

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

PhD ÉRTEKEZÉS

Cservenka Judit

Környezettudományi Doktori Iskola
Természetvédelmi Ökológia Program

Témavezető: Dr. Mihalik Erzsébet
tanszékvezető egyetemi docens

Szegedi Tudományegyetem Természetudományi Kar
Növénytan Tanszék és Fűvészkert
2004

TARTALOMJEGYZÉK

1. CÉLKITŰZÉS.....	4
2. IRODALMI ÁTTEKINTÉS	6
2.1. A <i>Primula veris</i> x <i>P. vulgaris</i> hibridek és szülőfajaik elterjedése	6
2.1.1. Irodalmi adatok és szóbeli közlések alapján ismert hazai hibrid előfordulások	9
2.1.2. A konkrét vizsgálati terület botanikai kutatásának áttekintése	10
2.2. A szülőfajok jellemzése (Wright Smith és Fletcher (1947) alapján)	10
2.2.1. <i>Primula veris</i> L. 1753 em. Huds. 1762	10
2.2.2. <i>Primula vulgaris</i> Huds. 1762	12
2.3. A <i>Primula veris</i> x <i>P. vulgaris</i> hibridek nevezéktanát érintő munkák, a hibridek jellemzése	13
2.3.1. A <i>Primula veris</i> L. és a <i>P. vulgaris</i> Huds. kereszteződéséből létrejövő hibridek taxonómiája Wright Smith és Fletcher alapján (1947).....	15
2.4. A <i>Primula veris</i> x <i>P. vulgaris</i> közötti hibridizáció jelenségével foglalkozó kutatások áttekintése.....	17
2.4.1. Reciprok keresztezések	17
2.4.2. A <i>Primula veris</i> x <i>P. vulgaris</i> hibridek értékelése és előfordulási körülményei, a szülőfajok izolációjában szerepet játszó tényezők	20
2.4.3. <i>Primula</i> populációkban előforduló introgresszióra utaló adatok	22
2.5. Hibrid zónák sajátosságai.....	24
2.5.1. A hibrid zónák típusai	25
2.5.2. Az új koncepció.....	27
2.5.3. Hibrid zóna – introgressziós zóna	30
2.6. Populációk genetikai struktúrájának elemzése.....	31
2.7. A szülőfajok és a hibridek hatóanyagai.....	33
3. ANYAG ÉS MÓDSZER.....	35
3.1. A <i>Primula</i> hibridek előfordulásainak vizsgálata a Bakonyban és a Keszthelyi-hegység területén.....	35
3.2. A Zörög-hegy	35
3.2.1. A kutatási terület jellemzése	35
3.2.2. Lokális elterjedési térképek, a populációk előfordulási súlypontjainak meghatározása erdészeti üzemtervi adatok alapján.....	36
3.2.3. A <i>Primula</i> hibridek zörög-hegyi élőhelyének vizsgálata a domborzat alapján	37
3.2.4. A <i>Primula</i> hibridek élőhelypreferenciájának vizsgálata cönológiai felvételek alapján	38
3.3. Morfológiai variabilitás vizsgálata.....	38
3.3.1. A zörög-hegyi <i>Primula</i> populációk többéves vizsgálata.....	38
3.3.2. A zörög-hegyi <i>Primula</i> populációk egymással és más populációkkal történő összehasonlítása	38
3.3.3. Vegetatív és generatív jellemzők vizsgálata	39
3.4. Genetikai variabilitás vizsgálata.....	39
3.4.1. DNS preparálás	40
3.4.2. RAPD-PCR reakció és értékelése	40
3.5. Kémiai anyagok (flavonoid-összetétel) vizsgálata.....	41
3.5.1. Mintaelőkészítés.....	41
3.5.2. A kivonat elkészítése.....	41
3.5.3. A kromatográfiás elválasztás, detektálás	41
3.6. Alkalmazott statisztikai módszerek.....	41

4. EREDMÉNYEK, KÖVETKEZTETÉSEK.....	42
4.1. A <i>Primula</i> hibridek előfordulási körülményei	42
4.1.1. A <i>Primula</i> hibridek előfordulási körülményei a Bakonyban és a Keszthelyi-hegység területén.....	42
4.1.2. A <i>Primula</i> hibridek jellemző előfordulásainak tipizálása; ökológiai, természetvédelmi vonatkozások.....	46
4.1.2.1. Hibridek megjelenése a <i>Primula veris</i> tipikus élőhelyein.....	47
4.1.2.2. Hibridek előfordulása a <i>Primula veris</i> nem tipikus élőhelyein.....	48
4.1.2.3. A hibrid zóna.....	50
4.1.3. A <i>Primula</i> hibridek előfordulási körülményei a Zörög-hegyen.....	52
4.1.3.1. A <i>Primula</i> fajok lokális elterjedési térképei.....	52
4.1.3.2. Az anyanövény <i>Primula veris</i> populációk méretének a rendelkezésre álló fény mennyiségétől való függése	55
4.1.3.3. A <i>Primula</i> hibridek előfordulásának függése a domborzattól	60
4.1.3.4. A vizsgált élőhelyek leírása és értékelése	63
4.2. Morfológiai variabilitás.....	74
4.2.1. Virágmorfológiai variabilitás	74
4.2.1.1. A zörög-hegyi <i>Primula</i> populációk többéves vizsgálata.....	74
4.2.1.2. A zörög-hegyi <i>Primula</i> populációk egymással és más populációkkal történő összehasonlítása	84
4.2.2. Levélmorfológia	89
4.2.3. Magméret-eloszlás és magmennyiség vizsgálata.....	92
4.3. Genetikai variabilitás.....	95
4.3.1. Elővizsgálatok	95
4.3.2. A szülőfajok és hibridjük populáción belüli és populációk közötti genetikai variabilitása	96
4.4. Fitokémiai variabilitás.....	102
5. ÖSSZEFOGLALÁS	105
5.1. A <i>Primula</i> hibridek előfordulási körülményei a Bakonyban és a Keszthelyi-hegység területén, az előfordulásukat meghatározó környezeti tényezők szerepe.....	105
5.2. A zörög-hegyi <i>Primula</i> hibrid zóna élőhelyi sajátosságai	106
5.3. Morfológiai variabilitás.....	107
5.4. Genetikai variabilitás.....	108
5.5. Flavonoid-összetétel.....	109
5.6. A <i>Primula veris</i> és <i>P. vulgaris</i> közötti hibridizáció és a hibrid zóna értékelése.....	109
5.7. Gondolatok a <i>Primula</i> hibridek védelméről.....	110
6. SUMMARY	112
6.1. Habitat conditions of <i>Primula</i> hybrids in the area of Bakony and Keszthelyi Hills; and the role of environmental factors determining their occurrences.....	112
6.2. Habitat characteristics of the <i>Primula</i> hybrid zone developed on the Zörög-Hill	113
6.3. Morphological variability.....	114
6.4. Genetic variability.....	115
6.5. Flavonoide composition	116
6.6. Evaluation of the hybridisation between <i>Primula veris</i> and <i>P. vulgaris</i> , and that of the hybrid zone.....	116
6.7. Thoughts about the conservation of <i>Primula</i> hybrids	117
7. AZ ÉRTEKEZÉS TÉMÁJÁHOZ KAPCSOLÓDÓ TUDOMÁNYOS KÖZLEMÉNYEK ÉS ELŐADÁSOK.....	119
8. IRODALOMJEGYZÉK.....	120

1. CÉLKITŰZÉS

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

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

A növények között gyakran előforduló hibridek közül olyan taxon áll vizsgálataim középpontjában, amely az eltérő termőhelyi igényű szülőfajok együttes előfordulásának kis valószínűsége miatt a természetben ritka, tömeges előfordulása pedig nagyon ritka jelenség. Ez a taxon a *Primula veris* x *P. vulgaris*, amelynél az egyik szülő, a *Primula veris* önmagában is nagyon heterogén, a taxonómiai irodalom számos alfaját és változatát különíti el, és ezek között többnyire nincs éles átmenet. A kutatás során célul tűztem ki a *Primula veris* x *P. vulgaris* hibridekre, és ezzel kapcsolatosan a hibrid zónákra vonatkozó ismeretek összefoglalását.

A hibridek magyarországi (dunántúli) előfordulási körülményeinek vizsgálatán túl részletes morfológiai és genetikai vizsgálatokhoz a hibrid élőhelyek közül mintaterületnek a bakonyi Zörög-hegyet választottam a hibridek tömegessége miatt.

A területet járva első megfigyeléseim egyike az volt, hogy a hibridek szüleikétől eltérő, jól körülhatárolható és definiálható területen (sávban vagy zónában) élnek, elterjedésüket nagymértékben befolyásolja a domborzat, és ezzel kapcsolatosan a fényellátottság. 1997-től folytatott kutatásaim során felmértem a mintaterületen a hibridpopulációkat, erdészeti üzemtervek adataiból kiindulva első közelítésként meghatároztuk a hibridek legjellemzőbb előfordulási körülményeit (vegetációtípus, lombkorona-záródás, talajtípus), illetve predikciós térképezés során a hibridek előfordulását meghatározó domborzati tényezők (kitettség, lejtőszög, felszíngörbület) súlyát állapítottuk meg.

A szülőfajok és hibridjük eltérő élőhelyén készített cönológiai felvételek indikációs spektrumainak kiértékelésén keresztül pedig 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 készült értékelés kimutat-e különbséget a hibridek és a szülőfajok élőhelye között?

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?

Az eredmények alapján hogyan értékelhetők a *Primula* hibridek és a hibrid zóna természetvédelmi szempontból?

2. IRODALMI ÁTTEKINTÉS

A *Primula veris* és *P. vulgaris* fajok morfológiai, előfordulási és megtermékenyülési viszonyaival számos európai, főleg brit kutató foglalkozott. Az irodalmak témáin keresztül az ökológiai kutatások irányvonala híven visszatükröződik. A két faj természetes hibridjének változékonysága már a XIX. század végén felkeltette a botanikusok figyelmét (Darwin 1877). Részletesebb és alaposabb vizsgálatok kezdődtek a múlt század közepén, mellyel fény derült a fajok *szaporodásbiológiai* jellegzetességeire is (Miller Christy 1922; Marsden és Jones 1926; Valentine 1947, 1948, 1952, 1955, 1956, 1966; Clifford 1958; Woodell 1959, 1960, 1965, 1969; Mowat 1961; Woodell és Valentine 1961-62, 1963; Nagy 1978; Nagy és Dános 1979). A *virágok dimorfizmusa és a megtermékenyülési folyamatok* vizsgálata kedvelt kutatási téma napjainkban is (Haldane 1938; Crosby 1940, 1949; Mather 1941; Heuch 1979; Ornduff 1980; Charlesworth és Charlesworth 1979, 1987; Charlesworth 1989; Golynskaya et al. 1976; Ford 1977; Lees 1971; Heslop-Harrison et al. 1981; Shivanna et al. 1981, 1983; Bodmer 1984; Richards és Ibrahim 1982; Richards 1984; Piper 1986; Piper et al. 1986; Wedderburn és Richards 1990, 1992; Kohn és Barrett 1992; Wadi és Richards 1993). Az 1980-as évektől egyre gyakoribbá váltak a *populációbiológiai* témájú kutatások (Tamm 1972; Helliwell 1980; Whale 1983, 1984; Calahan és Gliddon 1985; Boyd et al. 1990; Antrobus és Lack 1993; Mazer 1993; Syrjanen és Lehtila 1993; Valverde és Silvertown 1995, 1997), 2001-ben pedig megjelent a *Primula* nemzetség kloroplasztisz DNS vizsgálatokon alapuló filogenetikai „térképe” (Mast et al. 2001).

2.1. A *Primula veris* x *P. vulgaris* hibridek és szülőfajaik elterjedése

A *Primulaceae* családon belül legnagyobb nemzetség a *Primula*, melynek hozzávetőlegesen 425 faja ismert, melyek főleg az északi félteke mérsékelt éghajlati övében terjedtek el, azonban néhány faj megtalálható a trópusokon is, illetve egy-két izolálódott faj Dél-Amerika déli tájain is. A fajok 75 %-a Közép- és Dél-Ázsia hegyvidéki területein, a Himalájától Nyugat-Kínáig fordul elő (Richards 1993). Pax rendszere (1905) morfológiai bélyegek alapján csoportosította a fajokat 30 alnemzetségbe (*section*); melyeket Forrest és Wright Smith további fajcsoportokra (*subsection*) osztott (Robinson 1994). E morfológiai bélyegek alapján történő felosztás szerint hazánkban a *Vernales* (*Primula vulgaris*, *P. veris*, *P. elatior*), az *Auriculastrum* (*P. auricula* ssp. *hungarica*) és a *Farinosae* (*P. farinosa* ssp. *alpigena*) alnemzetségek képviselői fordulnak elő.

A *Primula* nemzetségen belül – a kosborokhoz hasonlóan – az egy alnemzetségbe, illetve fajcsoportba tartozó fajok gyakran kereszteződnek egymással. Közép-Európában a *Vernales* alnemzetségbe tartozó fajok: *P. veris*, *P. vulgaris* és *P. elatior* egymással kereszteződve termékeny utódokat hoznak létre (Lüdi in Hegi 1926), míg a különböző alnemzetségbe tartozó fajok nem vagy csak nagyon ritkán hoznak létre egymással hibrideket (Mast et al. 2001).

Ez magyarázatul szolgál arra, hogy miért nem fordulnak elő természetes hibridjei Magyarországon a nálunk előforduló másik két, fokozottan védett fajnak, a *P. auriculának* és a *P. farinosának*, még mesterséges körülmények között sem (vö. Nagy és Dános (1979), valamint Molnár V. (1998) észrevételei).

A tavaszi kankalin (*Primula veris* L.) eurázsiai, a szártalan kankalin (*Primula vulgaris* Huds.) atlanti-mediterrán elterjedésű faj (Soó 1970) (1. táblázat). Mast et al. (2001) a *Primula* nemzetség fajainak filogenetikai kapcsolatrendszerének felderítéséhez két kloroplasztisz DNS intron, a trnL és az rpl16 intronok szekvenciáit vizsgálták. Bebizonyosodott, hogy a fenti fajok nemcsak morfológiai, hanem genetikai alapon is közeli rokonok; kromoszómaszámuk (n=11), pollentípusuk (*stephanocolpate*), szélein fonák felé begöngyölt leveleik, a

heterosztilia mind közös vonásaik, noha ismertek homosztíl *P. vulgaris* populációk is (Piper et al. 1984).

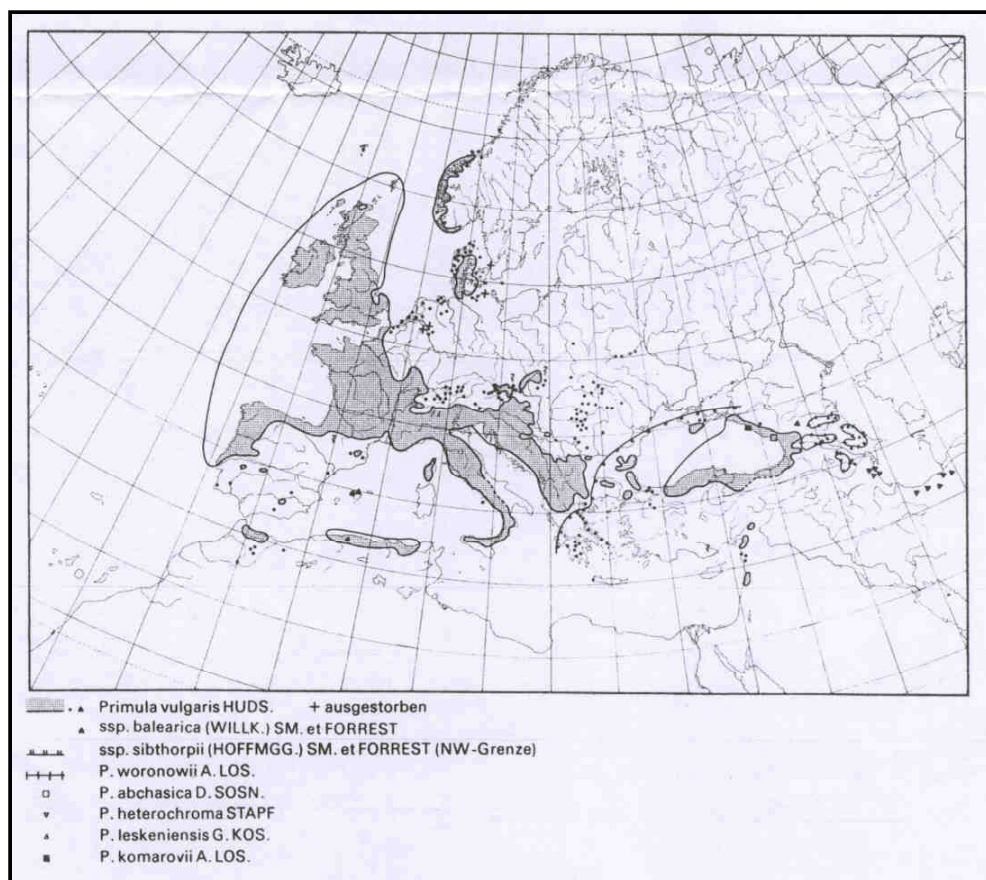
A szülőfajok areái Európában nagy területen átfednek (Meusel et al. 1978), és ebben a zónában a két faj helyenként hibridizálódik. Irodalmi adatok alapján ez a jelenség azonban viszonylag ritka. Európában többek között Angliában (Pugsley 1927, Valentine 1955, Clifford 1958, Woodell 1965), Skóciában (Mowat, 1961), Írország területén (Webb 1951), valamint Észak-Olaszországban (Pugsley 1927), Alsó-Ausztriában és Stájerországban figyeltek fel populációira (Lüdi in Hegi 1926). (Angliában csak a *P. veris subsp. veris* fordul elő, míg Alsó-Ausztriában és Stájerországban a *P. veris subsp. inflata* (Grime et al. 1986, Meusel et al., 1978)) is (1-3. ábrák).

<i>Primula vulgaris</i>	<i>Primula veris</i>
Cytot.: diploid, 2n=22	Cytot.: diploid, 2n=22
Area: ÉK (Tarna-v., Kiszűzes), DK (Vértes, Bakony, Balaton-v.), Dt (Sopron-Tolna) elég gyakori, A (Dráva-sík, ÉA: Fehérgyarmat, adv.)	Area: K gyakori, NyDt, DDt (Bakonyalja, Zala, Nagykanizsaig, a Balatonig, Simontornya, nincs Somogy-Baranya-Tolna), A (Kis-A, D-T: Csévharaszt, Tt: Hajdúnánás (adv.), Nyírség ÉA)
Flor.: a síkságtól a prealpin tájig, atlanti-mediterrán faj, keletre Transzkaukáziaig, Iránig.	Flor.: a síkságtól az alpin tájig, eurázsiai faj, de a Volga-vidéktől Kelet Szibériáig, a Kaukázusban és Iránban a <i>ssp. macrocalyx</i>
Biol.: rovarmegporzás, heterosztilia (homosztíl populációk is léteznek!), myrmeko- és endozoochoria	Biol.: rovarmegporzás, heterosztilia, anemochoria, endozoochoria
Ökol.: inkább mészkérülő. Üde, tápanyagokban gazdag, semleges-, gyengén savanyú humuszos erdei szikla-, törmelék-, vályogtalajon. <i>Stellaria holostea</i> csoport, H. március-április.	Ökol.: inkább mészkedvelő. Üde v. középszáraz, tápanyagban és bázisokban ± gazdag, semleges-szelíd humuszos, törmelék-, agyag-, vályogtalajokon. <i>Poa nemoralis</i> csoport, H. április-május.
Cönol.: bükkösök, gyertyános-tölgyesek, tölgyesek, szurdokerdők, ligeterdők, karsztbokorerdők, erdei fenyvesek, lucosok, gesztenyések, magaskórós társulások <i>Fagetalia</i> , nálunk inkább <i>Fagion illyricum</i> faj	Cönol.: száraz tölgyesek, gyertyános-tölgyesek, ritkábban bükkösök, mészkérülő erdők, szikla- és törmelékerdők, karsztbokorerdők, karszterdők, sziklai bükkösök, cserjések, ligeterdők, magaskórós, hegyi rétek, szörfügyepek, sziklagyepek, pusztafüves lejtők, irtásrétek, erdőpusztarétek, gesztenyések, erdőszélek <i>Quercus-Fagea</i> faj, a <i>ssp. veris</i> inkább <i>Arrhenathera</i>

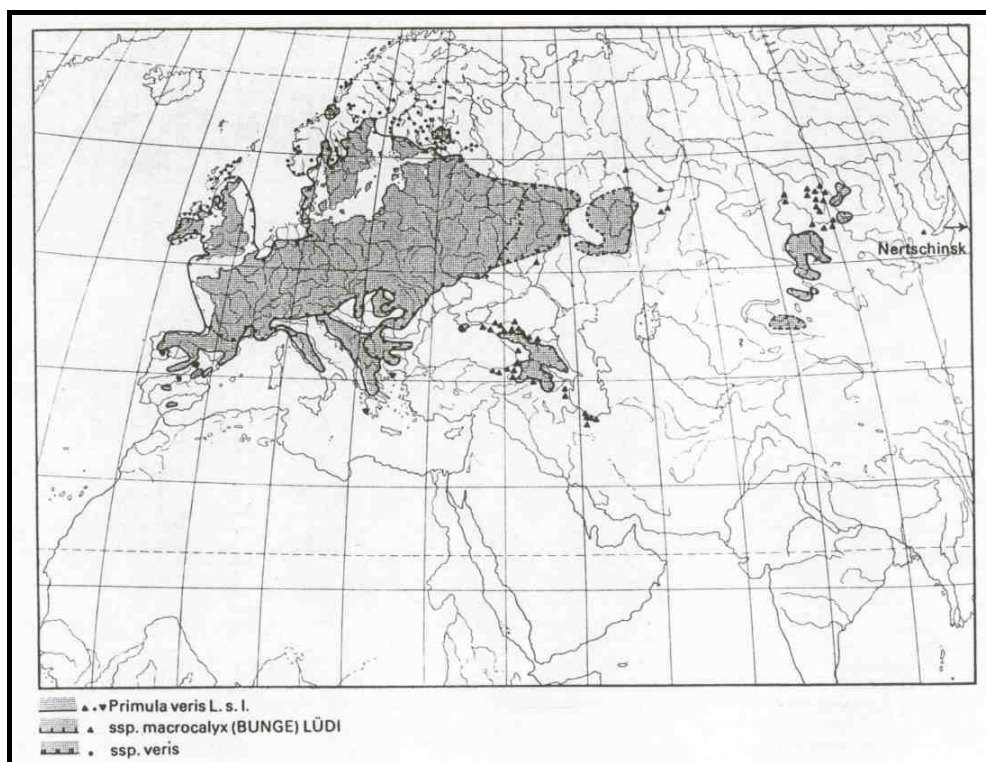
1. táblázat. A szülőfajok biológiájának és előfordulási körülményeinek összefoglalása (Soó 1970 alapján)

Magyarországon csak a Bakonyvidék területéről ismertek *Primula veris* L. és *P. vulgaris* Huds. között létrejött – *P. brevistyla* DC., *P. austriaca* Wettst. – hibridalakok (v. keverékfajok). 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 találhatók adatai. Bauer ex verb. részemre több eddig nem publikált bakonyi adatát is közölte. Hazánkban elsőként Simonkai (1874) munkájában található *Primula* hibridekre vonatkozó adat („Herend erdeiben gyéren”), de még *Primula variabilis* Goupil. néven. Simonkai „brevistyl” és „longistyl” alakot is jelez a *Primula officinalis* Jacp. (= *P. veris*) és *Primula sylvestris* Scop. (= *P. vulgaris*) között. Polgár (1935) hívta fel a figyelmet a két kankalinfaj között létrejött hibridek előfordulására a Cuha-völgyben. Kerner bécsi botanikus professzor 1886-ban *Primula veris subsp. inflata*-nak határozta az általa megvizsgált Cuha-völgyi *Primula veris* egyedeket, amelyeket *P. pannonica*-nak is nevezett (Nagy 1978). A Cuha-völgy alapos florisztikai feldolgozásában, számos különleges előfordulási adat mellett szerepel a *Primula vulgaris* és *P. veris* v. *canescens* (ma *subsp. inflata*) és hibridjeik megemlítése. Polgár felhívja a figyelmet arra is, hogy 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

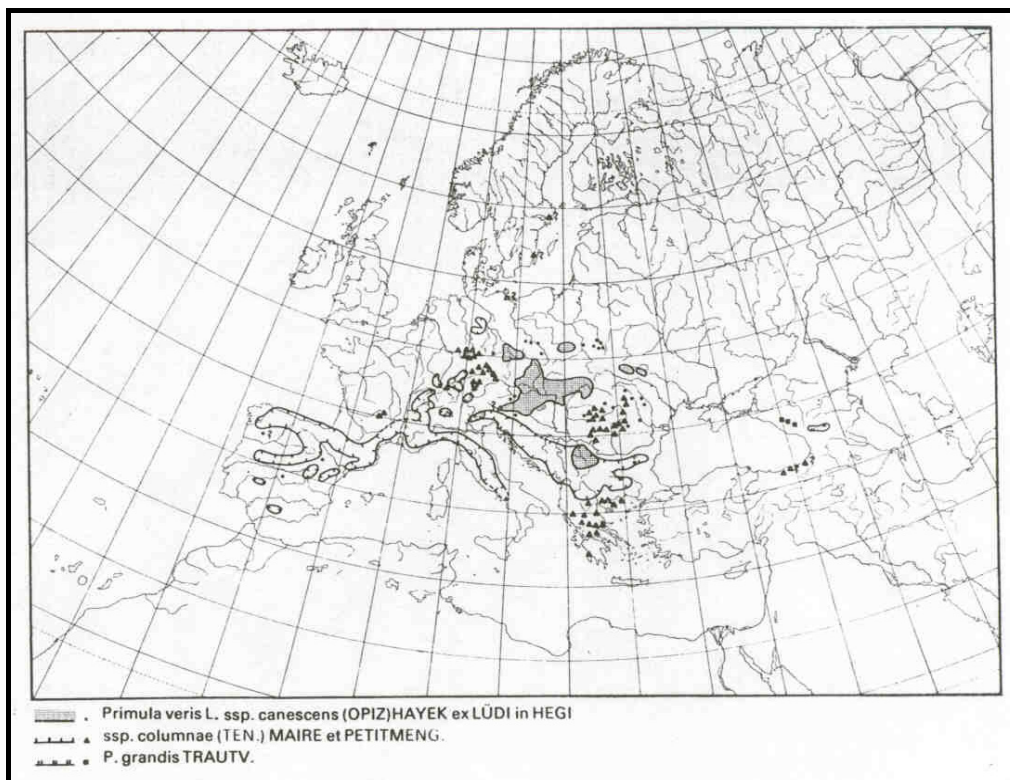
keresztkezéséből származó hibriddel". A Bakonyban Nagy (1978), illetve Nagy és Dános (1979) is vizsgálták a különböző *Primula* fajok elterjedési viszonyait.



1. ábra. A *Primula vulgaris* Huds. elterjedési areája (Meusel et al. 1978)



2. ábra. A *Primula veris* L. és a *P. veris subsp. veris* elterjedési areája (Meusel et al. 1978)



3. ábra. A *Primula veris* subsp. *canescens* elterjedési areája (Meusel et al. 1978)

2.1.1. Irodalmi adatok és szóbeli közlések alapján ismert hazai hibrid előfordulások

KESZTHELYI-HEGYSÉG:

Eddig főleg a hegység középső részén, a Keszthely-Várvölgy és a kígyós-völgyi utak közötti dolomitvonulatokon ismertek hibridelőfordulások (Nagy és Dános 1979):

Büdöskúti-völgy (1934. III. 27. Csapody V; TTM Növénytár; 1960. IV. 15. Károlyi Á. TTM Növénytár), Szabó I. 1987, Óvári M. és Bérces S. 1999, Almádi L. (ex verb.)). Szabó (1987) a Büdöskúti-, a Szentmiklós- és a Pórákháti-völgy (Keszthelyi-hegység) gyertyános-tölgyesei érdekességének tartja a *Primula veris* és a *P. vulgaris* állandósult fajhibridjét.

BAKONY:

Zörög-hegy (Boros Á. in Rédl 1942; Nagy 1978)

Herend (Simonkai L. 1875; MTM Növénytár),

Minatető (Kabhegytől keletre 381 m-es magaslát 1933. IV. 28. Rédl R.; MTM Növénytár),

Cuha-völgy (1937. V. 2. Vajda L.; TTM Növénytár),

Kisámos (Polgár S., Boros Á. (Rédl 1942),

Kakas-hegy (Zirc, réten 1975. IV. 6-án, Galambos I. (Zirc, BTM),

Bótakő (Ganna, cserjésben, 1954, V. 1.) Tallós Pál herbáriumából (Zirc, BTM).

Eplény: Ámos-hegy (sípályánál) in Quercus petraeae-Carpinetum, rara. Alt. cca. 460 m. s. m. 2001. 04. 05. Bauer N. (Zirc, BTM)

Olaszfalu-Alsópere, Csengő-hegy in faginetis rara. Alt. cca. 460 m. s. m. 2001. 04. 05. Bauer N. (Zirc, BTM)

Nagy 1973 és 1977 közötti terepbejárásai során gyűjtött további adatok (Nagy és Dános 1979):

Tapolcafőttől délre, a gannai elágazástól ÉNY-ra, a patak völgy menti réten, *Trollius europaeus* közelében (1976. IV. 10.),

Keselő-hegy platójának keleti peremén (1976),

Mögszeg – Mecsek hegy között enyhe horpadásban, 1974. III. 29. E terület a *Primula vulgaris* bakonyi elterjedésének legdélekeletibb helye, ahol csak szigetszerűen fordul elő a *P. veris* areában (Nagy 1979),

Üsti-hegy déli lábánál (Szentgál, 1974. IV. 9.).

Bauer N. újabb adatai (ex verb.):

Dudari-erdő nyugati részén, a Kopasz-domb É-i és ÉNy-i oldalán a tető közelében (elegyes-karszterdő),

Rekettyés-patak völgyének északi részén északi kitettségű oldalakon tölgyesben, a piros turistaút közelében (több a „erdős völgytalptól” nyugatra, kevesebb a Felső-kőhegy nevű helyen, a völgytalptól keletre),

Töbör-hegy: plató közelében, cseres-tölgyes irtásán (néhány tő),

Eplény: sípályánál, nyiladék szélén, Olaszfalu: Csengő-hegy, Tunyog, Ökör-tilos (Bauer 2001).

Takács B. (ex verb.):

Devecseri Széki-erdő: láprétek szélén

2.1.2. A konkrét vizsgálati terület botanikai kutatásának áttekintése

A vizsgálati terület – a bakonyi Cuha-völgy és a Zörög-hegy – botanikai kutatásának kezdetei Kitaibel Pál 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 találhatók adatok a Cuha-völgy és térségére vonatkozóan, de a terület első alapos és szisztematikus feldolgozása Polgár (1935) kutatásaival valósult meg. Több mint 300 taxon előfordulását közli cikkében, melyek közül kiemelést érdemel az *Aruncus dioicus*, *Asplenium ceterach*, *Epipogium aphyllum* és más különlegesen érdekes florisztikai adatok mellett a *Primula vulgaris* és *P. veris* v. *canescens* (subsp. *inflata*) és hibridjeik megemlézése. Polgár felhívja a figyelmet arra is, hogy a *P. vulgaris* a völgyben, a *P. veris* a naposabb lejtőkön fordul elő, és hogy „a völgyből felfelé haladva gyakran találkozhatunk a két kankalin kereszteződéséből származó hibriddel”. Zsák (1941) közli a *Ribes alpinum* felfedezését a völgyből, majd Rédl (1942) összeállítja a Bakony-hegység flóraművét, melyben Polgár nyomán a Cuha-völgyre vonatkozóan igen gazdag adatsor található.

A terület jelenleg ismert növényföldrajzi képének megismeréséhez jelentősen hozzájárultak Fekete et al. (1961), Fekete és Komlódi (1962), Fekete (1963, 1964), 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. A szülőfajok jellemzése (Wright Smith és Fletcher (1947) alapján)

2.2.1. *Primula veris* L. 1753 em. Huds. 1762

Évelő növény, vastag, hosszú vagy rövid rizómájának csúcsát több-kevesebb húsos hártya veszi körül, mely a ráncos levelek alján képződik. A rizómához számos rostos gyökér

kapcsolódik. A levelek a levélnyéllal együtt 5-20 cm hosszúak, 2-6 cm szélesek a virágzás idején, a termésképzés időszakában megnagyobbodnak, tojásdad vagy hosszúkás alakúak, csúcsuk lekerekített, a levéllemez alja hirtelen vékonyul el a levélnyéllhez, a levéllemez széle csipkézett vagy szabálytalanul csipkézett. Felszíne ráncos, a színén az erek benyomódnak, míg a fonákon kiemelkednek. A levél színe molyhosan szőrös vagy kopasz, fonáka enyhén szürkés, fehérén molyhos vagy kopasz. A levélnyel kezdetben rövidebb, mint a levéllemez, később azzal azonos hosszúságúvá válik, alját szárnyas hártya veszi körül. A virágzati tengely 10-30 cm hosszú, rendszeren szőrös, rajta sokvirágú féloldalas ernyőszerű virágzat fejlődik, melynek alján található murvalevelek 2-7 mm hosszúak, vékony lándzsa alakúak, szőrösek. A virágkocsányok 3-20 mm hosszúak, szőrösek, többé-kevésbé fokozatosan rövidülők – ettől lesz bókoló a virágzat. A csésze 8-15 mm hosszú, cső illetve harang alakú, ötszögletű, szőrös (különösen a fogéleknél), körülbelül harmadáig be van vágva, ezáltal háromszög alakú hegyes, néha szálkás hegyű karéjokat képezve. A pártá élénksárga színű, narancsszínű folt található a szirmok alján, heteromorf; a pártacsó többé-kevésbé a csészével azonos hosszúságú, kiszélesedik a porzók illeszkedési pontja felett. A pártá 8-15 mm átmérőjű, konkáv, fordított szív alakú, csipkézett karéjokkal. A porzók a 2 mm-es portokokkal a brevisztül (*thrum*) virágokban a pártacsó tetején, a longisztülokban (*pin*) pedig körülbelül a közepén találhatók. A hosszú bibeszál a pártacsóval kb. azonos hosszúságú, míg a rövid fele akkora. A tok ovális, a csészénél hosszabb, a csúcsi foggal nyílik fel. A magok 1-1,5 mm vagy kicsivel nagyobb átmérőjűek, tojásdadok vagy gömbölydedek, vagy szabálytalan köbös alakúak, feketések, finoman üreges (*vesicular*) felületűek.

A tipikus növény levéllemeze hirtelen keskenyedik a szárnyas levélnyelbe, gyengén szőrös vagy kopaszodó, a szőrök 1/6-1/3 mm hosszúak, merevek, nem elágazók, gyakran fejecskében végződő mirigyesek. A csésze 8-15 mm hosszú $\pm$ szűkülő harang alakú, csúcsánál nem szélesen szétálló. A pártacsó rendszerint hosszabb, mint a csésze, a pártá konkáv, 9-12 mm átmérőjű. Közép-Európától Angliáig és az Urálig, Svédorszáig, Svájcig és a Júliai Alpokig közönséges; Wright Smith és Fletcher szerint az alapfaj az Alpokon túl délre nem terjedt el.

A hazai növényföldrajzi szakirodalom (Soó 1970) két *Primula veris* alfajt említ Magyarország területén, a *subsp. veris*-t (lelőhely adatok nélkül), és a *subsp. inflata*-t. Soó az előbbi a réti, utóbbit pedig erdei ökotípusnak minősítette. A Meusel-féle areatérképek (2-4. ábrák) szerint is előfordul a *subsp. veris* hazánk területén, a *subsp. canescens*-sel közel azonos elterjedési területen.

***Primula veris ssp. veris* (typica Pax 1905)**

- a levelek fonákukon rendszeren zöldek, a csésze 8-15 mm hosszú, rendszeren rövidebb a pártá csövénél. A levéllemez tojásdad v. hosszúkás, rendszeren gyorsan nyélbe keskenyedő, szőrei 0,3-0,2 mm hosszúak, merevek, egyszerűek, gyakran mirigyesek; a csésze harang v. tölcsér alakú.

Elterjedés: Angliától az Urálig, Dél-Svédországtól az Alpokig.

***Primula veris ssp. inflata* (syn. *canescens*) Opiz 1838 p. sp. Hay. 1908**

- a levelek fonákukon rendszeren szürkén molyhosak, a csésze harang alakú, 15-20 mm hosszú, gyakran hosszabb a pártá csövénél. A levéllemez ovális vagy hosszúkás, rendszeren lassan nyélbe keskenyedő, szőrei 0,5-0,8 mm hosszúak, puhák, gyakran elágazók. A levél színén rövid mirigyszőrök nincsenek, fonákon elágazó mirigyszőrök találhatók (mm²-ként átlagosan 15, amelyek a csonktól 3-4 sejtűig ágaznak el). A rizóma központi hengerében kösejtek nem fordulnak elő (Nagy 1978).

Ez az alfaj átmeneti formát mutat a pannóniai flóratartománytól nyugatra, illetve északra elterjedt *subsp. veris* és a Balkán-félszigeten és Kisázsiaiban elterjedt *subsp. columnae* alfajok között. A Nyugat- és Észak-Európánál melegebb és napfényesebb Kárpát-medence a

klasszikus termőhelye, ezt az alfajt Kerner 1886-ban *P. pannonica* néven írta le. E területről sugárzik ki elterjedése az Alpokon, Dél-Franciaországon át Észak-Spanyolországig, valamint Thüringia és a Cseh-medence felé. A *P. veris subsp. canescens*-en belül három változat előfordulása elképzelhető hazánk területén (Soó 1970):

- *var. canescens* (*grandiflora* Schur 1866 sub *P. off.*, *cinerascens* Pax 1905 sub *P. off.*) a levelek alul szürkén molyhosak – *f. meridionalis* Morariu 1957 magas (25-40 cm), a levelek 20-30x5-10 cm nagyok, a csésze hengeres – *f. contracta* Morariu 1957 alacsony, 1-3 virágú – *f. uniflora* (Opiz l.c.) Dom. 1931 a tökocsány egyvirágú – *f. subintegra* Dom. 1910 a levelek majdnem épszélűek;
- *var. calvescens* (Pax 1905 sub *P. off.*) Lüdi 1926 (cetia Beck 1892) a levelek alul zöldek, kopaszodók, átmenet a *subsp. veris* felé – *f. montana* (Dom. 1904 sub *P. off.*) Dom. 1912 nagytermetű, mélyebben osztott csészéjű, nagyvirágú alak;
- *var. hardeggenensis* (Beck 1892 p. *var. P. off.*) Lüdi 1926. A levelek alul fehéren molyhosak, átmenet a *subsp. columnae* déli alfajhoz – *f. pseudocolumnae* Dom. 1931; a levelek tojásdadok, szívesek, hirtelen nyélbe keskenyedők.

Európa területén előforduló további alfajok:

***Primula veris ssp. columnae* Widmer 1891**

- a levelek fonákukon fehéren vastagon molyhosak, összekuszáltak, gyakran elágazó, 1 mm-es hosszú szőrökkel. A csésze harang alakú, felül nagyon széles, 16-20 mm hosszú, nagyon erősen szőrös. Virágai nagyok, 16-22 mm átmérőjűek.

Elterjedés: dél-európai félszigeteken és Kisázsiaiban, Közép-Európában csak néhány helyen.

***Primula veris ssp. macrocalyx* C. Koch**

- levelei nagyok, fonákukon molyhosak, zöldesek, vagy szürkések. A csésze 15-20 mm hosszúságú, rövid háromszögű tüskécsúcsú fogakkal. Virágai nagyok, 18-22 mm átmérőjűek. A pártacsó hosszabb, mint a csésze.

Elterjedés: a Volga-vidéktől Kelet-Szibériáig, a Kaukázusban és Iránban.

A *Primula veris* európai populációinak 50 levél- és virágmorfológiai bélyeg alapján történő taxonómiai „felülvizsgálata” során Langer és Saukel (1993) megállapította, hogy taxonómiai szempontból csak 24 tulajdonság használható. Európa egész területét lefedő közel 1000 herbáriumi példány geográfiai elemzése és morfológiai bélyegeik sokváltozós analízise során a korábban leírtaknál kevesebb számú alfajt tudtak elkülöníteni. Csak a ***subsp. columnae*** és a ***subsp. veris*** alakkörbe tartozó egyedek váltak el egymástól szignifikánsan; a *subsp. inflata* és *subsp. macrocalyx*-nak meghatározott egyedeket az elemzések a *subsp. veris*hez sorolták, a nagy egyedi variancia következtében morfológiai bélyegeik alapján azoktól nem különültek el; sőt tapasztalataik alapján a *macrocalyx*-nak határozott taxonok azonossága sem erősíthető meg.

2.2.2. *Primula vulgaris* Huds. 1762

Rövid, vastag rizómájú, szőrös évelő növény. Rizómája számos húsos gyökérrel rendelkezik, csúcsán a régi levelek alapjának maradványai találhatók. A rizóma központi hengerében előfordulnak kösejtszövetek (Nagy 1978). A levelek laza rózsa-állásban állnak, nyéllel együtt hosszuk 5-25 cm, szélességük 2-6 cm. A levéllemez lándzsás-tojásdad, illetve tojásdad alakú lehet, csúcsa lekerekített, fokozatosan levélnyélbe keskenyedő. A levélszél szabálytalanul fogazott vagy csipkézett, a levéllemez színe csupasz, a fonákon az erek mentén többé-kevésbé szőrös. A levél színén rövid mirigyszőrök vannak, azonban hosszúak nincsenek, a fonákon elágazó mirigyszőrök nem találhatók (Nagy 1978). Az erek

benyomódottak, a fonákon a középső főér és 8-10 pár oldalér kiemelkedik. A levélnyel rendszerint rövid, alig különíthető el a lemeztől, mindig hártványosan szárnyas, és alapjánál kiszélesedő. A virágzati tengely hiányzik - mások szerint csökevényes -, a levelek aljánál elbújva találhatók meg a murvalevelek, melyek 1-1,5 cm hosszúak, vékony lándzsa alakúak, csúcsuknál elvékonyodottak. A virágkocsányok kifejtett állapotban 6-20 cm hosszúságúak, puha válaszfalas szőrökkel borítottak. A csésze 1-2 cm hosszú, csöszzerű, feltűnően ötszögletű, az erek mentén erősen szőrös, harmadáig vagy közel feléig bevágott, ezzel lándzsás kihegyesedő fogat képezve. A párta halványsárga, a szirmok alján gyűrűszerű naracsszínű folt van, a virágok heteromorfak. A pártacsó ugyanolyan hosszú, vagy kicsivel hosszabb, mint a csésze, hengeres, enyhén kiszélesedő a porzók illeszkedése felett. A párta 2-4 cm átmérőjű, átfedő, szétterülő csipkés szélű karéjokkal. A porzók a 2 mm-es portokokkal a brevisztil virágokban a pártacsó tetején, vagy annak közelében, a longisztilokban pedig körülbelül a közepén találhatók. A hosszú bibeszál a pártacsóval kb. azonos hosszúságú, vagy kicsivel rövidebb, míg a rövid fele akkora. A tok ovális, vagy ovális-tojás alakú, a csésze kétharmadáig ér, megérve a kocsány lehajlásával kerül a földfelszínre. A magok 2-2,5 mm átmérőjűek, gömb vagy szabálytalan tojás alakúak, barnák, üreges felületűek.

Az alapfajon kívül nálunk esetleg előforduló alak:

Primula vulgaris* var. *caulescens (Koch) Miller Cristy in New Phytol., xxii, 233 (1923); Harrison in Trans. North. Nat. Union, i, 51 (1931). *P. acaulis* var. *caulescens* Koch, Synops. Fl. Germ., 585 (1837); Neilreich, Fl. Niederöster., 584 (1858); Pax in Engl. Bot. Jarhb., x, 180 (1889). *P. vulgaris* f. *caulescens* (Koch) Schinz et Thellung ex Lüdi in Hegi, Ill. Fl. Mittel-Eur., v, 1745 (1927). *P. pseudoacaulis* Schur, Enum. Pl. Transsylv., 552 (1866). ? x *P. caulescens* (Koch) Pax in Engl. Pflanzenr. Primulaceae, 61 (1905) – pro parte. *P. acaulis* f. *umbellifera* Beck in. Fl. Niederöster., 913 (1890); Pax, l.c. 55.

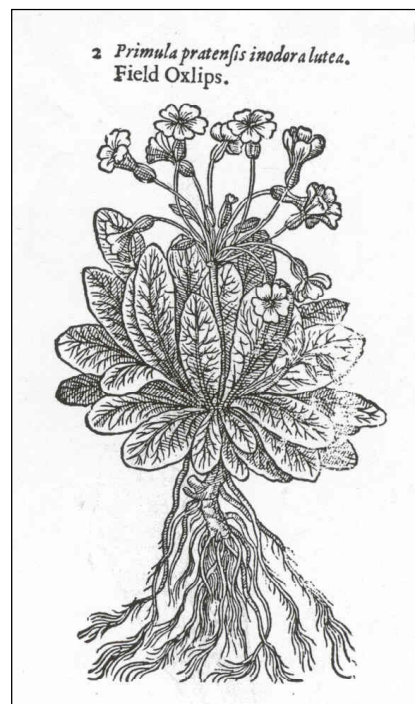
Ezt a változatot Németországban, Ausztriában, Franciaországban és Angliában írták le. Jól fejlett virágzati tengely figyelhető meg, amelyen a virágok ernyőben ülnek. Miller Christy (1922) szerint ez hibrid és nem változat, „tisztá” *P. vulgaris* populációban nem fordulhat elő (ld. később).

2.3. A *Primula veris* x *P. vulgaris* hibridek nevezéktanát érintő munkák, a hibridek jellemzése

A *Primula veris* és a *P. vulgaris* közötti kereszteződés eredményeképpen létrejött hibridekkel és ábrázolásukkal már középkori botanikuskönyvekben is találkozhatunk, noha ezek az első szakkönyvek nem említik e növény hibrid eredetét (4. ábra). Gerard 1633-as kiadású *The Herbal or General History of Plants* c. könyvének új kiadásában érdekes leírás található a – „*P. veris*-hez hasonlóan régóta jól ismert” – „*field Oxlip*”-ről (a *Polyanthus primroses* mellett ez a hibridek másik gyakori angol megnevezése), latin nevén *Primula pratensis inodora lutea*-ról, mely „nem sokban különbözik a *P. veris*-től, kisebb számú virágai nem állnak egymás mellett oly szorosan, azok szőrösebbek és illatuk nem oly kellemes, mint az előzőé”. Hibrid eredetet sejtet Gerard azon megállapítása, hogy „ez a növény később került a kertünkbe”.

A *Primula* hibridek nevezéktanát illetően Wright Smith és Fletcher (1947) munkáját találtam a legrészletesebbnek. Az általuk történő felosztást követi Soó (1970) is a magyarországi alakok megnevezésénél. Ezek, valamint Lüdi (1926) alapján a *Primula veris* x *P. vulgaris* hibridekre általánosan használt megnevezés a *Primula* x *brevistyla* DC. (= *P. variabilis* Goupil), ami a *P. veris* subsp. *veris* x *P. vulgaris* hibridekre is használatos. A *P. veris* subsp. *inflata* x *P. vulgaris* hibridekre a *P. austriaca* Wettst. elnevezés ismeretes. A hibridekkel foglalkozó külföldi – főleg angol – cikkek szerzői (Valentine, Clifford, Mowat stb.) – feltehetőleg a hibridalakok nagy változatossága miatt – óvakodtak külön (latin) – néven megnevezni vizsgálataik alanyait, azonban a Meusel-féle elterjedési térképek alapján nyilvánvaló, hogy ezekben az irodalmakban *P. veris* subsp. *veris* x *P. vulgaris* hibridekről lehet szó.

4. ábra. John Gerard 1633-as kiadású könyvében megjelent metszet



A hibridek *P. elatior*-hoz (*Oxlip*, vagy *True Oxlip*) való hasonlatossága jelenik meg angol elnevezésükben (*False Oxlip* vagy *Field Oxlip*). A zörög-hegyi hibrideket Rédl (1942), Nagy (1978), Nagy és Dános (1979) *Primula* x *austriaca* Wettst. néven tünteti fel. Rédl (1942) „A Bakonyhegység és környékének flórája” c. művében szerepeltet alfaj nélküli megnevezéssel hibrideket is a Bakony hegység területén (Simonkai, Polgár határozása - Herend, Cuha-völgy). A korábbi adatközlők „bizonytalanságára” utal az is, hogy pl. a Kisámoson (Eplény) fellelt hibrideket mindkét néven feltüntette Rédl; Boros Ádám *P. x austriaca*-nak, Polgár Sándor *P. x brevistyla*-nak határozta a feltehetőleg ugyanannak tekinthető egyedeket. (Jávorka (1925) és Rédl (1942) egyaránt *P. acaulis* (syn. *vulgaris*) x *P. veris* ill. *P. acaulis* x *P. veris* ssp. *canescens* néven tüntették fel a hibrideket, amely írásmódról idővel bebizonyosodott, hogy helytelen, az „egyirányú” hibridizáció miatt ennek fordítottja a helyes (magyarázatát ld. később)). A változatos *P. veris* x *P. vulgaris* hibrid alakok megjelenése miatt Nagy (1978, 1979) is feltételezte a reciprok kereszteződés lehetőségét. Rédl művében található utalás arra is, hogy ebben az időben a *P. vulgaris* virágainak kénsárga színéhez hasonló virágú, erdőben előforduló hibrideket még hazánkban is többen határozták *P. elatior*-nak, amiről aztán bebizonyosodott, hogy nem az, hanem a fenti fajok hibridje. Az Iconographia-ban is szerepel, (valószínűleg véletlenül benne maradt) a *P. elatior* mellett – tévesen – a bakonyi előfordulás (Jávorka és Csapody 1991). Soó (1970), valamint Wright Smith és Fletcher (1947) munkáiban azonban a *P. veris* x *P. vulgaris* hibridek leírásánál a Nagy (1978) által megfigyelt, *P. vulgaris*-ra jobban hasonlító egyedekre található utalás. Az Ausztria és az Oszták-Magyar Monarchia területéről leírt x *P. radiciiflora* 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 tengely meglétéről, illetve hiányáról. 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. alatt felsorolt hibridtípusok, a x *P. gaisbergensis* Pax (*P. veris* subsp. *canescens*-hez közel álló alak, nincsenek alapi virágai, virágai kicsik és félig-bókolók, kizárólag virágzati tengelyen találhatók, mely hosszabb a leveleknél), a x *P.*

richteri Pax (a virágok virágzati tengelyen találhatók, a levélfonák hamvas szürkés) és a *x P. wiesbaurii* Pax (a levél fonáka hamvas szürke, a virágok vagy rövid kocsányon ülnek vagy alapiak) leírása viszont jobban ráillik a *P. veris*-sel visszakereszteződött egyedekre. Ez némiképp utal arra, hogy a *P. veris* alfajok között - legalábbis bizonyos területeken – nincs éles átmenet.

2.3.1. A *Primula veris* L. és a *P. vulgaris* Huds. kereszteződéséből létrejövő hibridek taxonómiája Wright Smith és Fletcher alapján (1947)

A hazánk területén előforduló *Primula veris* alfajok *P. vulgaris*-sal történő kereszteződése eredményeként leírt alakok:

I. *Primula veris* L. *x P. vulgaris* Huds. Lüdi in Hegi, Ill. Fl. Mittel-Eur., v, 1786 (1927); Harrison in Trans. North.Nat.Union, i, 56 (1931). *P. acaulis x P. officinalis* Ljungström in Bot. Centralb., xxxv, 182 (1888); Beyer in Abh. Bot. Ver. Brandenburg, xxix, 26 (1888); Pax in Engl. Bot. Jahr., x, 184 (1889); Widmer, Eur. Art. Prim., 133 (1891). *P. officinalis x P. vulgaris* Grenier, Fl. Chaîne Jurass., 499 (1865-75). *P. officinalis var. genuina x P. acaulis var. genuina* Pax in Engl. Pflanzenr. *Primulaceae*, 63 (1905). *P. pseudoacaulis* Caruel in Parlatore Fl. Ital., viii, 610 (1889). *P. officinalis var. subacaulis* Döll. Fl. Baden, 636 (1857)?

= *x P. variabilis* Goupil in Ann. Soc. Linnéenne Paris, iii, 294, t. 4 (1825); Bailey in Journ. Bot., xli, 145 (1903); Lüdi in Hegi, l.c., 1786, fig. 2787 (1927). ***P. brevistyla*** DC. F. Franc., v, 383 (1815); Reichb. Ic. Pl. Germ., xvii, 35, t. 62 (1855); Kerner in Österr. Bot. Zeitschr., xxv, 77 (1875); Pax in Engl. Pflanzenr. *Primulaceae*, 63 (1905). *P. variabilis var. crenulata et var. expallens* Lange in Bot. Tidsskr., xiv, 157, 158 (1884-85). *P. intermedia* Facchini, Fl. Südtirol. In Zeitschr. Ferdinandeum 3, Folge v, 19 (1856)? *P. Legueana* Camus in Bull. Soc. Bot. Fr., xxxvii, 174 (1890); Beck in Fl. Neiderösterreich, 916 (1893); Pax, l.c. 63 (1905).

Ezek a hibridformák a *P. veris*-hez állnak közelebb. Jól fejlett virágzati tengellyel rendelkeznek, mely a virágkocsánynál rövidebb, hosszabb, vagy azzal azonos hosszúságú is lehet. Angliában, Svédországban, Franciaországban, Ausztriában találtak ilyeneket.

E kereszteződés eredményeképpen létrejött formákra a következő elnevezések ismeretesek még:

x P. flagellicaulis Kerner in Österr. Bot. Zeitschr., xxv, 79 (1875); Beck, l.c. 915; Pax, l.c., 63.

Ez a „bornholm-i” típus 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.

x P. radiciiflora Lange et Mortensen in Bot. Tidsskr., iii. Reihe 2, 237 (1877-79); Pax, l.c. 63. *P. variiflora* Beck, l.c. 914. Svédország, Németország, Franciaország, Osztrák-Magyar Monarchia területe.

x P. sanctae coronae Beck, l.c., 914; Pax, l.c. 63., Ausztria.

Ezek a típusok egyértelműen közelebb állnak a *P. vulgaris*hoz. Wright Smith és Fletcher (1947) azt írja, hogy e típusok főként a csésze fogazottságában különböznek egymástól, nem ejt szót a virágzati tengely hiányáról.

II. *Primula veris* subsp. *inflata* (Opiz) Hayek x *P. vulgaris* Huds. Lüdi in Hegi, Ill. Fl. Mittel-Eur., v, 1787 (1927); *P. officinalis* var. *canescens* (Opiz) Beck x *P. acaulis* var. *genuina* Pax in Engl. Pflanzenr. *Primulaceae*, 63 (1905).

= ***x P. austriaca*** Wettstein in Kerner, Schedae ad Fl. Austr. Hung., iv, 49 (1886); Bailey in Journ. Bot., xli, 146 (1903); Pax, Lüdi in Hegi, l.c.

E kereszteződés eredményeképpen létrejött hibrid Franciaországból és Ausztriából ismert, többé-kevésbé a két szülő közti átmeneti alak. A virágzati tengely hosszabb a leveleknél, nincsenek alapi, egyedülálló virágok, a virágkocsány megnyúlt. A levélfonák szürkés-bordó (!).

E kereszteződés alábbi formái ismeretesek:

x P. gaisbergensis Pax, l.c., 64. Ez az Ausztria területén fellelt növény közelebb áll a *P. veris* subsp. *canescens*-hez. Nincsenek alapi virágok. Virágai kicsik és félig bókolók (*semi-nodding*), kizárólag virágzati tengelyen találhatók, mely hosszabb a leveleknél.

x P. richteri Pax, l.c., 63 – a virágok virágzati tengelyen találhatók, a levélfonák hamvas szürkés.

x P. wiesbaurii Pax, l.c. 63 – a levélfonák hamvas szürke, a virágok vagy rövid virágzati tengelyen ülnek vagy kocsányosak (alapiak).

Európa más területein előforduló *Primula veris* alfajok *P. vulgaris*-sal történő kereszteződése eredményeként leírt alakok:

III. *Primula veris* subsp. *columnae* (Ten.) x *P. vulgaris* Huds. Lüdi in Hegi, Ill. Fl. Mittel-Eur., v, 1787 (1927); *P. officinalis* var. *columnae* (Ten.) Pax x *P. acaulis* var. *genuina* Pax in Engl. Pflanzenr. *Primulaceae*, 64 (1905).

= ***P. ternoviana*** Kern. in Österr. Bot. Zeitschr., xxv, 77 (1875); Bailey in Journ. Bot., xli, 146 (1903); Pax, Lüdi in Hegi, l.c. *P. travnicensis* Wiesbaur in Österr. Bot. Zeitschr., xxxii, 282 (1882); Beck in Ann. Hofmus. Wien, xiii, 5 (1898). *P. bosniaca* Beck in ibid., ii, 126 (1887); ibid., xiii, 4,5 (1898); Fiala in Glasn. Zemaljsk. Muz., iii, 30 (1891). *P. variabilis* Caruel in Parlatore, Fl. Ital., viii, 611 (1889).

Ez a hibrid többé-kevésbé a két szülő közti intermedier bélyegekkal rendelkezik. Minden virág virágzati tengelyen képződik, amely a levelekkel azonos hosszúságú, vagy azoknál hosszabb. A levélfonák vastagon ezüstös szőrzetű. Svájcban, Franciaországból, Olaszországból és Boszniából írták le.

A *P. veris* subsp. *columnae*-hoz legközelebb álló típust

x P. tommasinii Godr. néven írták le (et Grenier, Fl. France, ii, 449 (1852); Reichb. Icon. Fl. Germ., xvii, 41, t. 61 (1855); Willkomm et Lange, Prodr. Fl. Hisp., ii, 639 (1870); Caruel, l.c., 618, excl. var. β ; Beck, l.c., xiii, 4, 6 (1898); Pax, l.c.; Lüdi, l.c. *P. officinalis* subsp. *columnae* var. *tommasinii* Widmer Eur. Art. Prim., 130 (1891). *P. macedonica* Adamovic in Kneucker, Allg. Bot. Zeitschr., xi, 3 (1905).

E típus a Pireneusokból, Olaszországból, Bulgáriából, Örményországból ismeretes, citromsárga virágai vannak, narancsszínű folttal a torkukban.

Számos hibrid alak létezik, amelyek nyilvánvalóan közelebb állnak a *P. vulgaris*-hoz, mint a másik szülőfajhoz. Ezek az alábbiak:

x *P. ambigua* Beck, l.c., xiii, 4, 5; Pax, l.c. Boszniából és Svájcban ismeretes, a *P. vulgaris*-énál kisebb virágai nagyon rövid virágzati tengelyen helyezkednek el, és alapi (kocsányos) virágok is találhatók. A levélfonák hamvasszürke.

x *P. brandish* Wiesbaur, l.c.; Beck, l.c. 35; Pax, l.c.

Szintén Boszniában fellelt típus, a fentihez hasonló, csak nincsenek alapi virágai.

x *P. tomentosa* (Beck) Pax, l.c. *P. acaulis* var. *tomentosa* Beck. l.c., ii, 144 (1887); ibid, vii, 5 (1898).

Ez is boszniai típus, feltehetőleg másodlagos hibrid, virágzati tengely nélkül, a levélfonák fehéres, a virágkocsányok megrövidültek.

IV. *Primula veris* subsp. *macrocalyx* (Bunge) Lüdi x *P. vulgaris* Huds. Lüdi in Hegi, Ill. Fl. Mittel-Eur., v, 1787 (1927); *P. officinalis* var. *macrocalyx* (Bunge) C. Koch x *P. acaulis* var. *genuina* Pax in Engl. Pflanzenr. *Primulaceae*, 63 (1905). *P. acaulis* x *macrocalyx* Pax in Engl. Bot. Jahrb., x, 185 (1889).

= x *P. cupularis* Pax, l.c.; Lüdi in Hegi, l.c. Sziléziában talált típus, csészéje alagút alakú.

(V. *Primula veris* L. x *P. vulgaris* subsp. *Sibthorpii* W. W. Sm. Et Forrest. *P. veris* subsp. *genuina* x *P. vulgaris* var. *rubra* Lüdi in Hegi, Ill. Fl. Mittel-Eur., v, 1787 (1927); *P. acaulis* var. *rubra* x *P. officinalis* var. *genuina* Pax in Engl. Pflanzenr. *Primulaceae*, 65 (1905).

= x *P. anglica* Pax, l.c.; Lüdi in Hegi, l.c. Jól ismert kerti változat, mely a két szülő közti átmeneti tulajdonságokkal rendelkezik. Vörös vagy bordós lila virágai virágzati tengelyen fejlődő hosszú kocsányokon ülnek. A virágzati tengely legalább olyan hosszú, mint a levelek hossza.

A *P. veris*-hez sokkal közelebb áll a x *P. tristis* Pax, l.c.; Lüdi in Hegi, l.c.

Szintén gyakori kerti változat, sötétbordó virágokkal, melyek kisebbek, mint a *P. veris*-é és a virágkocsány sokkal rövidebb, mint a *P. anglica*-é.

2.4. A *Primula veris* x *P. vulgaris* közötti hibridizáció jelenségével foglalkozó kutatások áttekintése

2.4.1. Reciprok keresztezések

Darwin (1877) elvégzett néhány reciprok keresztezést; saját állítása szerint mindkét irányú keresztezésből nyert „jó” magot. Viszont a *vulgaris* ♀ x *veris* ♂ keresztezésnél a pollen néhány *Polyanthus*-ról (külföldi irodalmakban gyakran találkozhatunk a hibridek e megnevezésével) is származhatott, amelyet Darwin a *P. veris* egyik változatának vélt. Csak az ilyen keresztezésből jöhetett létre csírázóképes mag. Darwin sajnos nem írt azokról a magokról, melyeknél a *P. veris* volt a pollenadó, s a magméretről sem esik szó.

Miller Christy (1922) Essex, Suffolk és Cambridgeshire erdeiben végzett terepi megfigyelései kapcsán feltételezte, hogy mindkét faj lehet megporzott, de úgy gondolta, hogy a *P. vulgaris* talán gyakrabban. Ő több hibrid egyedet talált a *P. vulgaris*-ok között erdőben, erdőszéleken, mint réten, *P. veris* társaságában. Szerinte a *P. acaulis* var. *caulescens* néven leírt virágzati tengellyel rendelkező *P. vulgaris* változat tiszta *P. vulgaris* populációban a természetben nem fordul elő. Csak akkor jelenhet meg ez a tulajdonság szegregálódva az eredeti populációban, ha *P. veris* is van (volt) a közelben.

Ernst (1925) beszámol sikeres *veris* ♀ x *vulgaris* ♂ keresztezésről; ő azt találta, hogy a tok és a maghozam ebben az esetben gyakorlatilag ugyanolyan jó volt, mint az intraspecifikus kereszteződésből származóknál. Ő hibridcsaládokat nevelt fel ezekből a magokból.

Harrison (1931) azt állítja, hogy a *P. veris* és *P. vulgaris* közötti reciprok keresztezésekből nehézségek nélkül létre tudott hozni első generációs hibrideket. Ez ellentmondásban van a későbbi kutatásokkal, ahol öt éven keresztül, minden évben különböző szülői vonalakkal sem sikerült életképes utódokat létrehozni úgy, hogy a *P. vulgaris* volt a megporzott (Valentine 1955). Harrison csak az eredményeit közölte, kísérletének részleteit nem. Különleges körülmények között egyes egyedekkel elméletileg előfordulhat, hogy a *vulgaris* ♀ x *veris* ♂ keresztezés eredményeként létrejön legalább részben életképes mag; viszont az eddigi eredmények nem ezt igazolják. Az ilyen esetet inkább kivételesnek, semmint általánosnak kell tekinteni.

Szaporodásbiológiai kutatásokat végzett Valentine (1955) hidegházban: a szülőfajok és a hibridek terméshozamát, magjaik érését, a tokok hosszát és a tokonkénti magszámot vizsgálta, melyeknél szignifikáns különbséget nem észlelt az intra- és interspecifikus keresztezések között (2. táblázat). Azonban a magok tömege között kétségtelenül jelentős volt a különbség. A *P. veris* tokok sokkal hosszabb ideig érnek (átlagban 97 napig), mint a *P. vulgaris* tokok (68 nap). A reciprok interspecifikus keresztezésből származó magok egymástól és az intraspecifikus keresztezés eredményeként létrejött magoktól mind méretben, mind tartalmukban és tömegükben különböznek. A *P. veris* és a *P. vulgaris* magjai közel azonos hosszúságúak (1,5-1,8 mm). A *veris* ♀ x *vulgaris* ♂ keresztezésből származó magok kísérleteiben mindig kisebbnek bizonyultak; gyakran sokkal kisebbnek, mint a *veris* magok, viszont a magok teltek, érett endospermiumot és embriót tartalmaznak. Csírázási százalékuk is lényegesen kisebbnek bizonyult, mint a *P. veris* magoké. Másrészt, a *vulgaris* ♀ x *veris* ♂ hibrid magok körülbelül azonos hosszúságúak, vagy kicsivel hosszabbak, mint a *P. vulgaris* magok, de nem tartalmaznak érett endospermiumot. A kísérletben résztvevő magok fele teljesen üres volt, míg a többinél a táplálósövet nem fejlődött ki teljesen. Esetenként nagyon apró, éretlen embriókezdemény is megjelent. A mintában szereplő 230 mag közül egyben találtak érett embriót és többé-kevésbé kifejlődött táplálósövetet. A magok tartalmának pusztulása a korai fejlődési fázisban következett be, nem sokkal a megtermékenyítés után. A *vulgaris* ♀ x *veris* ♂ kereszteződésből létrejött magok egyáltalán nem csíráztak ki.

Keresztezés (először a megporzott)	Magok száma/tok	Átlagos magtömeg (mg)	Jó	Rendellenes	Üres	Csírázási % azonos magmenny. esetén	Átlagos maghossz (25 egység = 1 mm)	Érett embrióval rendelkező magok (%)	Legmagasabb csírázási arány (%)
			magok %-os aránya						
<i>P. vulgaris</i> x <i>P. vulgaris</i>	40/1 46/1 (27-66)*	1,7 1,3 (1,0-1,9)*	98	0	2	74	45,5		
<i>P. veris</i> x <i>P. veris</i>	67/1 51/1 (20-69)*	1,05 1,1 (0,8-1,8)*	100	0	0	100			
<i>P. veris</i> x <i>P. vulgaris</i>	44/1 46/1 (17-74)*	0,34 0,29 (0,12-0,55)*	43	57	0	10	25,5	90	37
<i>P. vulgaris</i> x <i>P. veris</i>	53/1 52/1 (23-79)*	0,78 0,47 (0,26-0,83)*	0	47	53	0	39,5	5	0
<i>P. veris-vulgaris</i> x <i>P. vulgaris</i>	14/1	1,20	93	7	0	61	31,3		
<i>P. veris-vulgaris</i> x <i>P. veris</i>	13/1	0,77	46	23	31	48	42,5		
<i>P. veris-vulgaris</i> x <i>P. veris-vulgaris</i>	12/1	1,55	83	17	0	72	37,5		
<i>P. vulgaris</i> x <i>P. veris-vulgaris</i>	50/1	1,10	40	56	4		50,3		
visszakeresztezödzött (vulg.aris) x visszakeresztezödzött (veris)	28/1	1,02	29	46	25	5			

2. táblázat. Valentine (1955*, 1956) többéves (1946-1953) keresztezési eredményei

Woodell (1959) vizsgálta a magfejlődés folyamatát az intra- és interspecifikus keresztezések esetében. Alapvetően hasonló a *P. veris* és *P. vulgaris* magjainak fejlődése, kisebb különbségek vannak a fejlődés ütemében és a magok méretében. A külső integumentum sejtjei két sejt sor vastagok, folyamatosan vastagodnak és képezik az érett mag kemény héját. A megtermékenyítés sikertelensége esetén a néhány sejtsornyi vastag belső integumentuma a mag fejlődésével párhuzamosan degenerálódik, és az érett magban csupán összepréselődött sejt-törmelékként marad vissza. Az endospermium kezdetben lassan fejlődik, majd ahogy az integumentum fejlődése lelassul, gyors növekedésnek indul és kitölti a magot. Ezt követően a kezdetben lassan fejlődő embrió gyorsan növekszik. Éretten mind a táplálószövet, mind az embrió tápanyaggal feltöltődnek.

A *veris* ♀ x *vulgaris* ♂ és a *vulgaris* ♀ x *veris* ♂ reciprok keresztezésekben a magfejlődés a fentitől teljesen eltérő. Az első esetben a külső integumentum normális, de a belső integumentum legbelső rétege megvastagszik és az érett magban jellegzetesen, réteggént megmarad. Az endospermium tömegében kisebb, de megjelenésre normális. Az embrió kicsi és fejletlen. A magok kicsik. A második esetben a magok nagyok, de a külső integumentum fejlődése rendellenes, alig történik vastagodás. A belső integumentum gyorsan degenerálódik, végül szinte teljesen eltűnik. Az endospermium ritkán fejlődik hosszabb ideig, legjobb esetben is kicsi marad. Sejtjei változatos alakúak és méretűek, a sejtmagok gyakran abnormálisan nagyok. Az embrió nagyon apró és nem differenciálódik. Az embriózsák tartalma gyakran degenerálódik. A belső integumentum feltehetőleg szerepet játszik az embriózsák tartalmának tápanyagellátásában, mivel ennek normálistól eltérő fejlődése a hibrid magok csökkent életképességét okozhatja.

A magképződés során jelentkező (részleges) inkompatibilitás (*seed incompatibility* – Woodell 1959) ökológiai szerepe a fajok genetikai identitásának megőrzése. F1 hibridek a fenti okok miatt valószínűleg csak akkor jönnek létre, ha a *P. veris* a megporzott. A hibridmagok viszonylag lassú csírázása és a magoncok kis termete a hibridek túlélése ellen hatnak. Ha azonban a hibridek eléri a generatív érettség stádiumát, akkor általában nagyobb termetővé és virágzatúvá fejlődnek. Woodell (1959) saját megfigyelései és korábbi irodalmi adatok alapján úgy találta, hogy a természetben – ahol a két faj találkozik – a hibridek gyakorisága kicsi. F1 hibridek jellemzően a *P. veris* közelében, inkább szórványosan, semmint tömegesen jelennek meg a populációban.

A hibridpopulációk életképességének vizsgálata és ökológiájának megértése miatt fontos lehet az F1 hibridek termékenysége és magképződés során jelentkező (részleges) inkompatibilitására vonatkozó eredmények összefoglalása. Amennyiben a *veris* ♀ x *vulgaris* ♂ hibrid a megporzott, maghozama körülbelül negyede, pollenjeinek életképessége (acetokárminos festéssel vizsgálva) is közelítőleg negyede a *P. veris*-ének. (Valószínűleg a meiózisban bekövetkező rendellenességek okozzák a csökkent termékenységet.) Ha viszont a visszakereszteződésnél a hibrid adja a pollent, akkor teljes maghozam várható, a magok jó minőségűek. 150-150, *P. vulgaris*-sal való visszakeresztezésből származó mag 40-41 %-os csírázást mutatott, míg ugyanez *P. veris*-sel való visszakeresztezésből származó magoknál (250-250 db) 53-75 % volt. Amennyiben a *veris* ♀ x *vulgaris* ♂ hibrid porzódik meg *P. veris*-sel vagy *P. vulgaris*-sal, az életképes magok aránya kb. 20 %. Néhány feljegyzést találtam visszakereszteződött egyedek megjelenéséről, többen viszont nem találtak ilyeneket (Harrison 1931, Webb 1951).

2.4.2. A *Primula veris* x *P. vulgaris* hibridek értékelése és előfordulási körülményei, a szülőfajok izolációjában szerepet játszó tényezők

Woodell (1965) 1963 tavaszán felfedezett egy kevert populációt egy Oxford közeli erdőben. A sokféle hibridtípust tartalmazó populáció, mely nyilvánvalóan tartalmazott F1 hibrideket is, egy mintegy száz évvel korábban tarvágásnak alávetett területen élt. Woodell a területen található összes növényt megvizsgálta. A legnagyobb virág és a legnagyobb levél adatait használta fel. A friss anyagból az alábbi öt tulajdonságot mérte: pártátmérő, szíromlevél-szélesség, csészekerület, csészfog-hossz, levél(nyílás)-szög. Ezeken túl 4 minőségi bélyeget pontozott: torokminta, csészeszőrözöttség, levél- és virágkocsány szőrözöttség. A *P. vulgaris* (Marley Wood, Berks) és a *P. veris* (Dickleburgh, Norfolk) „tisztá” populációit is hasonlóképpen értékelte. Felhívta a figyelmet arra, hogy a meglévő szezonális különbségek miatt akkor kell mintát venni, amikor a tulajdonságok leginkább stabilnak tekinthetők. Clifford (1958) eredményeit több populáció vizsgálatából nyerte, emiatt a környezetből eredő különbségek eltűntek.

Annak eldöntésére, hogy vajon vannak-e a longisztíl és brevisztíl virágok között dimenzióbeli különbségek, Woodell két éven keresztül vizsgált *P. vulgaris* populációból 30-30 longisztíl és brevisztíl egyedet. Megállapította, hogy ezek között nagyon kicsi a különbség, a populációk vizsgálata szempontjából a kétféle típusú virágot hordozó egyedek összevonva kezelhetők. A *P. vulgaris* és *P. veris* populációk „elválasztásához” a pártátmérőt és a csészfog-hosszt vette alapul.

E tulajdonságokat koordináta rendszerben kezelve a két szülőfaj populációja egyértelműen elkülönült egymástól. A hibridek a két faj között szóródnak, de több állt közelebb *P. vulgaris*-hoz. Ő ezt véletlen, környezet által befolyásolt jelenségnek tekintette.

A hibridek jellemzésénél még figyelembe vette a torokmintát (a torokban látható bélyeg és a virágszín), a levél nyílásszögét és a csésze körméretét.

A torokmintát az alábbiak szerint értékelte:

1. Virágok tipikus *veris* színnel és torokbélyeggel: élénk tojássárga, elkülönülő narancssárga folttal a szirmok alján.
2. A virágok valamivel nagyobbak, mint a *veris* virágai, valamivel halványabb sárgák, a virágzat kevésbé bókoló, a narancssárga folt kevésbé éles határú.
3. A virágok a *veris* és *vulgaris* között átmeneti méretűek, a színük közepsárga. A narancsszínű folt diffúz.
4. A virágok nagyok, majdnem akkorák, mint a *vulgaris*é, világossárgák, nagyon elmosódott halványnarancs folt van a szirmok alján.
5. A virágok halvány kénsárgák, nagyok, a pártacsó torkában zöldes színezettséggel. Tipikus *vulgaris* szín és mintázat.

Woodell szerint a torokminta adja a legjobb elkülönítést – vizsgálatai szerint a szülői populációk erre nézve homogének; a pártátmérő, csészfog-hossz/szélesség, levélnyílás-szög esetén a tulajdonságok jobban szóródnak a szülőpopulációknál is. A hibridek pedig átmeneti tulajdonságokkal rendelkeznek, de valamivel közelebb állnak a *P. vulgaris*-hoz.

A populációk jellemzésére bevezette a hibrid-indexet. 7 tulajdonság alapján 0-9-ig pontozta az egyes egyedeket (3. táblázat), majd a pontok összegzésével készített gyakorisági diagramot.

Tulajdonság	Pont	<i>P. veris</i>							<i>P. vulgaris</i>	
		0	1	2	3	4	5	6	7	8 9
1. Pártaátmérő (mm)		12-14	15-17	18-20	21-23	24-26	27-29	30-32	33-35	36-38 39-41
2. Csésze körméret (mm)		24-22	21-19	18-16	15-13	12-10				
3. Csészefog-hossz (mm)		2-3	3-4	4-5	5-6	6-7	7-8	8-9	9-10	
4. Torokminta		VE	VE (BC)	F1	VU (BC)	VU				
5. Csészeszörörözöttség		VE	VE (BC)	F1	VU (BC)	VU				
6. Virágkocsány- szörörözöttség		VE	VE (BC)	F1	VU (BC)	VU				
7. Levélszörörözöttség		VE	VE (BC)	F1	VU (BC)	VU				

Megj. A 4-7. tulajdonságoknál a VE = *P. veris*; VE (BC) = visszakereszteződött *P. veris*szel, F1 = 1. generációs hibrid, VU (BC) = visszakereszteződött *P. vulgaris*szel, VU = *P. vulgaris*. (A táblázat értelmében a „tisza” *P. veris* 0 ponttal jellemezhető, míg a „tisza” *vulgaris* 36 ponttal.)

3. táblázat. Woodell (1965) értékelési rendszere

A szülőfajok izolációjában Woodell (1965) szerint legnagyobb szerepe a **termőhelyi különbségeknek** van. Angliában a *P. veris* napos, vagy kissé árnyékos helyeken nő, erdőben ritkán fordul elő, gyakrabban inkább legelőkön, erdőszéleken és széles erdei utak mentén (vö. Grime et al. 1986) találkozhatunk vele. A *P. vulgaris* sokkal kevésbé igényes, Anglia nyugati részén inkább nyitott vidékeken, míg keleti részén inkább erdőkben fordul elő. (Skóciai tapasztalataim szerint a *P. vulgaris*-nak pára- és nedvességigénye emelhető ki, nyitott tengerparton ugyanúgy megtalálható, mint erdei vízesések mentén, árnyékos páradúsabb ligetekben.) Normális körülmények között a két faj erdőszéleken, erdei utak és ösvények mentén találkozhat. Emiatt a pollentranszfer némileg gátolt. Clifford (1958) rámutatott arra, hogy ezek a helyek zavarásnak vannak kitéve, és a zavarásos helyek kedveznek az introgresszióknak (Anderson 1949). Sok esetben a zavarás csak időleges, s ez lehet az egyik lehetséges oka annak, hogy a hibridizáció (ennyire) korlátozott.

Ha a kereszteződés mégis létrejön, és a *P. vulgaris* pollennel megporzott *P. veris* köt magot, nem valószínű, hogy az ebből kelő növények – nagyon kedvező körülmények között – második évük előtt virágot hoznának. Az irtásokon a talaj néhány év alatt hamar befűvesedik, és bármilyen új növény megtelepedésének lehetősége – akár a szülőfajoké, akár hibridjeiké – nagymértékben csökken. A hibridek Clifford (1958) feltételezése szerint gyenge adaptációs képességgel és nagy szelekciós hátránnyal bírnak. Az a tény, hogy az F1 nemzedék a *P. veris* közelében jöhet létre, azaz erre a lehetőség inkább füves területeken adott, nagyban hozzájárul ehhez a negatív hatáshoz. Azokon a réteken, amelyeket legeltetnek, ezáltal a növények folyamatos zavarásnak vannak kitéve, nagyon ritkán látni F2 vagy visszakereszteződött alakokat.

Mint láttuk, a megtermékenyítést követő magfejlődés során jelentős **genetikai akadályok** lépnek fel. Ezen kívül a virágzási periódusok is némileg eltérőek, bár jelentős, néhány hetes átfedés szinte mindenhol adódik. Mivel ez a két „akadály” nem befolyásolható, nyilvánvaló, hogy a nagyobb mérvű hibridizálódáshoz az ökológiai izolációt kell valamilyen módon feloldani. Feltehetőleg egy olyan „kevert” populáció, melynél a *P. vulgaris* mozdul ki árnyékos élőhelyéről a fenti fű-kompetíciós okok miatt nem sokáig lesz életképes. Ezzel szemben, ha a *P. veris* húzódik be az erdőbe, a kisebb gypszint-borítás miatt a hibrid magoncoknak nagyobb esélyük van virágzóképes egyedé fel nőni. Ez a megfigyelés egybevág Miller Christy (1922) korábbi tapasztalataival, aki több hibrid egyedet látott *P. vulgaris*-ok közelében, erdőben, erdőszélen, azaz olyan helyeken, ahol feltételezhetően kisebb volt a gypszint borítása, ezáltal a kompetíció. A rendszeres zavarás is kedvez a hibrideknek.

A Woodell (1965) által megfigyelt hibridpopulációra ez volt jellemző, mely sűrű mogoró cserjeszintű kocsányos tölgyesben fordult elő. Nem észlelt különbséget a *P. veris* és *P. vulgaris* populációk körüli növényzetben. Woodell vizsgálati területén a *P. veris* megjelenése volt atipikus, amely valószínűleg egy korábbi teljes tarvágás után tudott az erdőbe betelepülni. Az erdő rendszeres megnyitása elősegíti a megtelepedett populáció túlélését. Az F1 hibridek sokkal inkább a *P. veris*-éhez hasonló élőhelyeken fordulnak elő, ezért feltételezhetjük, hogy a *P. veris*-sel való visszakereszteződésnek sokkal kedvezőbbek a feltételei, mint bármi másnak.

Szaporodásbiológiai különbségek tekintetében az **eltérő virágzási periódus, a pollen- és a hibrid magok életképessége** alapján vonhatók le következtetések. A szülőfajok virágzási ideje átfedi egymást. A *P. vulgaris* körülbelül 6-8 hétig virágzik, az együttvirágzási idő kb. két-három hét. A hibridizáció sikertelensége megfelelő rovarmegporzás hiánya miatt csak hosszabb ideig tartó, folyamatosan rossz idő esetén jelentkezhetne okként, de ezzel a hosszú virágzási idő miatt nem kell számolni. Woodell (1965) úgy találta, hogy a kevert populációban a pollen-életképesség tág határok között mozog (9-100 %). A torokminta alapján szülőfajnak tekintett egyedek pollen-életképessége megegyezett a tiszta populációkból származó egyedekével. Az F1 egyedek pollen-életképessége általában alacsonynak, míg a visszakereszteződött egyedeké az F1-ekénél sokkal magasabbnak adódott. Ez azt jelzi, hogy a pollen-életképesség a szülőkénel nem sokkal alacsonyabb szintre gyorsan visszaáll, gyakran 100 % is lehet nyilvánvalóan hibrid egyedeknél is. A hibridmagok alacsony életképessége miatt azonban nem valószínű, hogy a hibrid egyedek tömegesen jelennének meg egy populációban. A megfigyelések zömében 1 % körüli a kevert populációban a hibridek aránya (Clifford 1958, Woodell 1965). Ez a szám azonban félrevezető lehet, mivel kerti kísérletekből egyértelműen kiderült, hogy az F1 hibridek majdnem mindig túlélnek szüleiket. Természetesen e ténynek terepi körülményekre való extrapolálása körültekintést igényel. Lehetséges, hogy a hibridizáció mértéke kisebb, mint a fenti arány, csak a hibridek hosszú életükből adódóan túlreprezentálódhatnak a populációban.

2.4.3. *Primula* populációkban előforduló introgresszióra utaló adatok

Anderson (1949) értelmezésében az introgresszió gének átjutása nem tökéletes genetikai akadályon, ezáltal jól adaptálódott – egyik szülőre jobban hasonlító - visszakereszteződött típusok kialakulásának folyamata. Ott, ahol introgresszió történik, az egyik szülőfaj egyedei nagyobb fenotípusos változékonyságot mutatnak. Clifford (1958) összehasonlította a szülőfajok egyedeit tisztán tartalmazó populációkat a kevert populációban található szülőfaj egyedekkel. A brevisztíl *P. vulgaris* egyedek kivételével nem észlelt szignifikáns különbséget a tiszta és a kevert populáció szülőfaj egyedei között. Mindazonáltal a második generációs, és visszakereszteződött hibrid egyedek jelenléte azt mutatja, hogy az introgresszió folyamata elkezdődött. A szülői- és hibridgenerációk életképességének hosszú távú vizsgálatával kaphatnánk erről jobb képet, bár található adatok arra vonatkozóan, hogy mesterséges körülmények között visszakereszteződött egyedek életképessége nem rosszabb, mint a szülőfajoké, bár az F1 nemzedék jóval erőteljesebb. Az a tény azonban, hogy a visszakereszteződött típusok ritkák (Pugsley 1927, Harrison 1931), és csak két kutató számolt be ilyen egyedeket tartalmazó populációkról (Mowat 1961, Clifford 1958) azt jelzi, hogy az introgresszió nem jelentkezik azonnal és a többszörös visszakereszteződés lehetősége kivételes körülményekhez kötött. Még ez esetben is nagyon ritka a szülőfajok között az első generáción túli kereszteződés.

Mowat (1961) Fife (Skócia) közelében tanulmányozott egy kevert populációt, ahol a *Primula veris* kevésbé volt gyakori, mint a *P. vulgaris*. 10 km átmérőjű kutatási területén a *P. vulgaris* egyöntetűnek, a *P. veris* változékonyságának bizonyult. Néhány helyen a *P. veris* kinézetű egyedek *vulgaris* tulajdonságokkal is rendelkeztek, míg mások a kettő közti

átmenetet mutatták. Az anyafaj populációjának megnövekedett változékonysága arra utal, hogy introgresszió történhetett. Mowat három *Primula* populációt vizsgált (kb. 10x10 m területen): az egyik olyan volt, amelyben a két faj együtt előfordult, a másik kettőben pedig csak a szülőfajok. A *P. veris* populáció, ami kb. 18 méterre volt a legközelebbi tipikus *P. vulgaris* egyedtől, tartalmazott néhány kétséges egyedet, míg a *P. vulgaris* populáció néhány száz méterre volt a *P. veris* egyedektől. Tíz, a két faj elkülönítésére alkalmas tulajdonság alapján a helyszínen értékelte az egyes egyedeket (4. táblázat). A tipikus *P. veris* egyed 10 pontot, míg a tipikus *P. vulgaris* egyed 0 pontot kapott.

<i>Primula veris</i> L.	<i>Primula vulgaris</i> Huds.
1. A levelek mindkét oldala finoman molyhos. (1 p)	1. A levelek fonáka szőrös, a levél színe szőrtelen, kivéve az erek mentén. (0. p.)
2. A levéllemez hirtelen megrövidül. (1 p)	2. A levéllemez fokozatosan nyélbe keskenyedő. (0. p.)
3. A virágzati tengely a levéllemezzel azonos hosszúságú. (1 p.)	3. A virágkocsány rövid. (0. p.)
4. Ernyőszerű virágzat. (1 p.)	4. Alapi virágok. (0. p.)
5. Bókoló virágok. (1 p.)	5. Felfelé álló virágok. (0. p.)
6. A csésze finoman molyhos. (1 p.)	6. A csésze durvább szőrös. (0. p.)
7. A pártá erősen konkáv. (1 p.)	7. A pártá lapos (vagy nem annyira konkáv). (0. p.)
8. A pártá 10-15 mm átmérőjű. (1 p.)	8. A pártá 15 mm-nél nagyobb átmérőjű. (0. p.)
9. A pártá sötét- vagy narancssárga. (1 p.)	9. A pártá világossárga (halványsárga). (0. p.)
10. A szirmokon narancssárga vonal vagy folt található. (1 p.)	10. A szirmokon nem található narancsszínű bélyeg. (0. p.)

4. táblázat. Mowat (1961) értékelési rendszere

A kevert populációból 65 egyedet értékelt. 54 százalékuk volt besorolható valamelyik szülőfajhoz, a többi különböző mértékben átmeneti tulajdonságokkal rendelkezett. Az 58 egyedből álló *P. veris* populációban az egyedek 43 %-a különbözött a tipikus *veris*-től az alábbi tulajdonságok valamelyikében: virágok elhelyezkedése a virágzatban, a pártá konkávitásának foka, a pártaszín, a narancsszínű bélyeg hiánya. A *P. vulgaris* populáció egyöntetű volt. A (feltehetőleg) F1 hibridek 3-6 pontot kaptak, míg a visszakereszteződött egyedek 1 ill. 8-9 pontot, attól függően, hogy *P. vulgaris*, vagy *P. veris* felé történt-e visszakereszteződés. A visszakereszteződött egyedek aránya 1:4,5-nek adódott, ami Valentine (1955) azon eredményeit igazolja, miszerint *P. veris* ♀ x *P. veris-vulgaris* (H) ♂ visszakereszteződésből több életképes mag jön létre. A *P. veris* populációban megjelenő *vulgaris* tulajdonságoknak is az lehet az oka, hogy pollenvektor segítségével a hibrid, *P. veris* ♀ x *vulgaris* ♂ növényekről pollen került a *P. veris* populáció egy-egy egyedére. A *P. vulgaris* populáció homogén volta főleg a kevert populációtól való nagyobb távolságának köszönhető, de hozzájárul a *P. vulgaris* ♀ x *P. veris* ♂ keresztezés során jelentkező magképződési defektus.

A természetben előforduló *P. veris* és *P. vulgaris* populációk diploidok ($2n = 22$) (Bruun 1932, Soó 1970, Darlington 1973), az általuk létrehozott *P. veris* ♀ x *P. vulgaris* ♂ is homoploid (a szülőfajokkal megegyező kromoszómaszámú). Többszörös kromoszómaszámú populációik a természetben nem ismertek, noha a poliploidizáció lehetőségét nem lehet kizárni. Amennyiben mégis létrejönnek poliploid egyedek, ezek diploid szüleiktől a magképződés során jelentkező inkompatibilitás miatt teljesen izolálódni fognak. Az ily módon keletkezett magok bár normális méretűek, éretten gyakorlatilag üresek. Mint láttuk, a

diploid szülőfajok interspecifikus kereszteződése esetén jelentős a magképződés során jelentkező defektus, csakúgy, mint mesterséges autotetraploidjaik keresztezésekor (Woodell és Valetine 1961-62). Még kifejezettebb inkompatibilitás alakul ki diploid x tetraploid egyedek keresztezésekor. Mesterségesen létrehozott tetraploid szülők keresztezésekor a magok fejlődése hasonló a diploidokéhoz, viszont méretük és tömegük lényegesen kisebb. Csak a *P. veris* (4n) ♀ x *P. vulgaris* (4n) ♂ és a *P. veris* (2n) ♀ x *P. vulgaris* (4n) ♂ keresztezésekből adódott életképes hibrid (Woodell és Valetine 1963).

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)).

2.5. Hibrid zónák sajátosságai

Sok fajon belül egymástól elkülönülő alfajok, földrajzilag elkülönülő rasszok, ökotípusok és változatok alakultak ki. Ezek tulajdonképpen olyan „evolúciós termékek”, amelyek különböző utakon jöttek létre és közöttük a genetikai elkülönülés mértéke különböző. Víták tárgyát képezi az, hogy ezek közül az utak közül melyek azok, amelyek végeredményben speciációhoz vezetnek. Egyes esetekben egy faj elterjedési areáján belül több parapatikus (egymás mellett párhuzamosan fejlődő) rassz vagy alfaj is előfordul. Hibrid zónák olyan helyeken alakulnak ki, ahol ezek a – legalább egy-két öröklődő tulajdonságban – különböző, (többnyire közeli) rokon taxonok areája átfed, és fennáll a lehetősége annak, hogy egymással kereszteződve hibrid utódok jöjjenek létre. Ezek a zónák egészen eltérő méretűek, néhány száz (esetleg tíz) méteres szélességtől akár több száz kilométeresek is lehetnek (Hewitt 1988). Az irodalomban általában nagyobb régiókra vonatkozik ez az elnevezés, például az *Aesculus* fajok esetében az USA délkeleti részén elkülöníthető hibrid zóna többszáz kilométer széles (dePamphilis et al. 1990).

Az eddigi kutatások alapján a hibrid zónák száma ma kétszáz körüli lehet az állatvilágban ismertekkel együtt, egy 1988-as tudományos cikk 170-et említ (Hewitt 1988).

A különböző rasszok és alfajok jellemző morfológiai bélyegeik alapján egymástól többé-kevésbé jól elkülöníthetők. A legutóbbi kutatások kimutatták, hogy a hibrid zónákban protein és DNS szekvenciabeli különbségek, kromoszómális változások lépnek fel, amelyek nem feltétlenül nyilvánulnak meg egyértelmű morfológiai különbségekben, viszont módosíthatják az öröklődési folyamatokat, fiziológiai változásokat és viselkedésbeli eltéréseket okozhatnak.

Miért érdekesek számunkra a hibrid zónák? A parapatikus rasszok között létrejött hibrid zónákban a populációktól a fajokig az elkülönülés különböző állapotainak és folyamatainak tanulmányozására nyílik lehetőség. A hibrid zónák eddig is számos alapvető fontosságú speciációs modell megalkotását tették lehetővé (Dobzhansky 1970, Mayr 1970, White 1978). A parapatikus rasszok, alfajok és a közöttük kialakult hibrid zónák révén megismerhetjük, hogy hogyan alakulnak ki új gének és genomok (Barton és Charlesworth 1984), milyen mértékű génáram áll fenn a kereszteződő taxonok között, és az új genotípusok eloszlásáról is képet kaphatunk (Hewitt 1988). A hibrid zónák lehetőséget teremtenek olyan folyamatok tanulmányozására is, amelyek nincsenek közvetlen kapcsolatban a speciációval vagy a divergenciával. Különböző tulajdonságok kölcsönhatása is megfigyelhető ily módon, és esetleg csak hosszas laboratóriumi keresztezések során előállítható rekombinálandó genotípusok válnak ezáltal könnyen hozzáférhetővé. A hibrid zónák tanulmányozása lehetőséget teremt olyan, napjainkban figyelemmel kísért témák vizsgálatára, mint például a ritka allélek elterjedése, a morfológiai aszimmetria (Mitton és Grant 1984), a gén expresszió, az egyedszámtól való függés szabályozása (*density dependence regulation*) (Nichols 1985), az udvarlás genetikai alapjai és párválasztási preferenciabeli különbségek (Butlin és Hewitt

1985), populációméret és mozaikosság (Nichols és Hewitt 1986), kártevőkkel szembeni rezisztencia (Carlsson-Graner et al. 1999), pollinátorokkal összefüggő szelekció (Campbell et al. 1997) stb.

A hibrid zónák kialakulásukat tekintve elsődlegesek és másodlagosak lehetnek (Mayr 1970). Az elsődleges zónában a kialakult különbségek folyamatos eloszlásúak és a differenciálódás eredményeként egészében véve azok is maradnak. Például, ha valamely környezeti tényező(k) bármelyik oldalról egy különleges allél kialakulását serkenti(k), akkor szelekciós hatások felerősödése révén a genetikailag egymáshoz adaptálódott szülőfajok között egy keskeny hibrid zóna jöhet létre. A másodlagos hibrid zóna úgy keletkezik, hogy korábban földrajzilag izolálódott populációk (alfajok, közel rokon fajok) az izoláció megszűnésével ismét kapcsolatba kerülnek egymással és hibridizálódnak. A másodlagos érintkezés a mérsékelt övi hibrid zónák kialakulására jó magyarázatul szolgál, az utolsó jégkorszak visszahúzódásával számos faj elterjedési areája kiterjedt, ezáltal az átfedő területek nagysága megnőtt. Állatfajok esetében az élőhelyváltozással/kiterjedéssel kapcsolatban kialakult hibrid zónák jól ismertek Európa és Észak-Amerika hegyvidéki területein (Hewitt 1988). Bár a zónák többsége az utolsó klímaváltozási periódus után alakult ki, a fajok korábbi fejlődése során bármikor érhatték elsődleges és másodlagos hatások is (pl. *Bombina bombina/variegata* (Szymura et al. 1985), *Mus musculus/domesticus* hibrid zónák (Sage et al. 1986)). Fászfajok – pl. *Pinus*, *Picea*, *Larix*, *Quercus* – növényfajok klímaváltozás miatt bekövetkező vándorlása következtében kialakuló átfedő zónákról Mátyás Csaba Erdészeti-természetvédelmi genetika c. könyvében (2002) található részletes információ. Összességében a hibrid zónák nagy többségére fennáll az a megállapítás, hogy a hibridizálódó taxonok közötti különbségek hosszú idő alatt alakultak ki, a közöttük található hibrid zóna pedig másodlagos érintkezés során valamilyen, közelmúltban bekövetkező lényeges környezeti változás hatására jött létre.

2.5.1. A hibrid zónák típusai

A hibrid zónákat a genotípus-rátermettség (fitness) összefüggés hat fő típusa alapján különíthetjük el (Hewitt 1988). A csoportosítás során feltüntettem az egyes csoportokra kialakított modellek megnevezését, melyek – homozigóta szülőket és heterozigóta hibrideket feltételezve – az alábbiak:

- (1) a homozigóta és heterozigóta egyedek azonos fitnessszel rendelkeznek – *neutrális diffúzió*;
- (2) az egyik homozigóta nagyobb fitnessszel rendelkezik, mint a többi genotípus – *terjedő hullám*;
- (3) a heterozigóták kisebb fitnessszel rendelkeznek, mint a homozigóták – *tenziós zóna*;
- (4) bizonyos egyedszám felett a homozigóták nagyobb fitnessszel rendelkeznek – *homozigóták gyakoriságtól való függése*;
- (5) mindegyik homozigóta nagyobb fitnessszel rendelkezik más környezeti körülmények között (hibrid zónán kívül) – *környezeti klinek*;
- (6) a heterozigóták nagyobb fitnessszel rendelkeznek a zónán belül, mint a homozigóták – *hibrid felsőbbrendűség (környezetfüggő/élőhelyhez kötött hibrid felsőbbrendűség)*.

A hibrid zónák szerveződésének vizsgálata alapján három modell jelentőségét kell kiemelni. A **környezetfüggő hibrid felsőbbrendűség** (*bounded hybrid superiority*) vagy egyszerűen hibrid felsőbbrendűség modell a **mozaik** (lásd később), vagy a **tenziós zóna** modelltől abban az alapfeltevésben különbözik, hogy a hibridek bizonyos habitatokban nagyobb fitnesszel rendelkeznek, mint bármely szülőfajuk. Ez a modell tehát a környezetfüggő vagy szelekciós-gradiens által irányított modellek csoportjába sorolható. A környezettől való függés azt vonja maga után, hogy az ilyen típusú hibrid zónák általában nagyon keskenyek, és ökotónális régiókban alakultak ki (Moore 1977). Az átmeneti élőhelyi régióban kialakuló keskeny hibrid zónák vizsgálata során levonható következtetés az, hogy az itt élő szülői genotípusok ezekhez az élőhelyekhez egyes hibrid genotípusokhoz viszonyítva rosszabbul alkalmazkodtak. Endler (1973) és Moore (1977) feltételezték, hogy az ilyen körülmények között élő egyedek rátermettségét környezeti tényezők határozzák meg.

Egy másik fontos – modellből adódó – következtetés, hogy a hibridek a szülők tipikus élőhelyein kisebb rátermettséggel rendelkeznek (Anderson 1949). Hibridek számára alkalmas „niche” akkor keletkezik, amikor az élőhely emberi vagy természetes beavatkozás révén zavarttá válik. Anderson arra a következtetésre jutott, hogy ha egy perturbálttá váló élőhely ismét a zavartság előtti állapotba kerül, akkor hibridek el fognak tűnni és helyüket felváltják a nagyobb rátermettséggel rendelkező szülőfajok egyedei. Ezzel a következtetéssel csak az a baj, hogy a zavarásmentes élőhelyeken is lehetnek nyitott vagy elfoglalatlan nichek (Walker és Valentine 1984; Futuyma 1986). Exogén szelekció révén kialakuló, új hibrid genotípusok kitölthetik ezeket a szabad nicheket. Mindazonáltal nem csak a szabad nichek jelentik kizárólagosan a hibridek számára a meghódításra alkalmas élőhelyeket. Wang et al. (1999) megfigyelései is a környezetfüggő hibrid felsőbbrendűség modell létjogosultságát látták beigazolódni abban, hogy jelentős genotípus-környezet kölcsönhatás eredményeként kialakult niche elkülönülés áll fenn két *Artemisia tridentata* alfaj és hibridjeik által alkotott hibrid zónában, Utahban (USA). Számos hibridről bebizonyosodott, hogy mind laboratóriumi, mind terepi körülmények között nagyobb rátermettséggel rendelkeznek, mint szüleik (Arnold és Hodges 1995). E modellel kapcsolatban az alábbi kérdések merülhetnek fel: ha a hibridek a szülők tipikus élőhelyein nem mindig rendelkeznek kisebb fitnessszel, mint a szülőfajok, akkor miért találhatók mégis a hibrid zónák ökotónális régiókban? Illetőleg pontosítanunk kell a kérdést: a hibrid zónák általában ökotónális régiókban helyezkednek el?

A szokásos, hibrid zónákban általában megfigyelhető egyik szülőtől a másikba áthajló átmeneti hibridelképzeléssel szemben Howard (1986) és Harrison (1986, 1990) úgy találták, hogy a hibrid zónák tulajdonképpen különböző gyakoriságú genotípusokból álló mozaikok (**mozaik modell**). A mozaik zóna szerkezete feltehetően a két szülő mozaikos élőhelyekhez történő adaptálódásának eredményét tükrözi. A Cruzan és Arnold (1993) által megfigyelt *Iris* hibrid zóna genetikai mintázata transzekt mentén tankönyvszerű klinalitást* mutat; az *Iris brevicaulis*, az *I. fulva* és az *I. fulva* hibrid genotípusok egymástól eltérő élőhelyeken fordulnak elő legnagyobb gyakorisággal. Az *I. brevicaulis* hibridek az *I. brevicaulis*-hoz nagyon hasonló élőhelyeken találhatók, és véleményük szerint ezek a *brevicaulis* hibridek az *I. brevicaulis* egyedekkel azonos fitnessszel rendelkezhetnek. Az *I. fulva* hibridek azonban a szülőfajok és a másik típusú hibrid élőhelyeitől különböző habitatokban fordulnak elő, és valószínűleg ezeken az „új” élőhelyen a *fulva* típusú hibridek rendelkeznek legnagyobb rátermettséggel az összes *Iris* taxon közül. Azt, hogy a hibrid zónákban milyen genotípusok alakulnak ki és maradnak fenn, valószínűleg környezettől független, termékenységre és életképességre ható szelekciós tényezők alakítják ki. Mindazonáltal úgy tűnik, hogy a hibrid zónák genetikai struktúrájának kialakulásában és ennek révén evolúciójában a környezettől

* *Klin* alatt általában olyan mintázattípust értünk, amely határozott átmenetek nélkül követi a fokozatosan változó szelekciós hatást (Mátyás 2002).

függő szelekció játszhatja a főszerepet. Barton és Hewitt (1985) **tenziós zóna** modelljének alapjául az szolgál, hogy a hibrid zónák tulajdonképpen olyan klinek, amelyeket a hibrid formák terjedése és az ellenük irányuló szelekció között fennálló egyensúly tart fenn. Fenti kutatók Key (1968) tenziós zóna fogalmát adoptálták, kinek leírása szerint a tenziós zónák olyan területek, amelyekben a szülőfajok kereszteződésekor nem lépnek fel akadályok, azonban a hibridek csökkent életképességgel és termékenységgel rendelkeznek. E két megállapítás – miszerint a hibridek ellen irányuló szelekció és a szülői genotípusok elterjedése az átfedő zónában – tartalmazza a hibrid zónák fenntartásában szerepet játszó legfőbb tényezőket. Ezek a megállapítások azonban nem vetik fel azt a kérdést, hogy a hibridek környezettől függetlenül kisebb rátermettséggel rendelkeznek-e, mint a szülői genotípusok. A tenziós zóna modell alapján a hibrid populációk genetikai szerkezetét illetően a következőket feltételezhetjük (Barton és Hewitt 1985):

1. A klinek meredeksége (azaz a géngyakoriságok közötti hirtelen átmenet) a hibrid genotípusok ellen ható negatív szelekció intenzitását tükrözi.
2. Abban az esetben, ha a hibrid zónákat általában a szülői típusok diszperziója és a hibridekre ható negatív szelekció tartja fenn, a klineknek párhuzamosaknak kellene lenniük. Az egymással megegyező klineknek ugyanolyan alakkal kellene rendelkezniük, és ugyanabban a földrajzi régióban kellene elhelyezkedniük.
3. Mivel ezek a típusú klinek függetlenek a környezettől, helyüket változtathatják, és arra törekszenek, hogy hosszúságuk csökkenjen.
4. A tenziós zónák jelentős kapcsoltsági egyensúlytalanságokkal jellemezhetők (*significant linkage disequilibria*). Matematikai modellek eredményei azt jelzik, hogy a szülők egymáshoz adaptálódott genomjainak szétválása ellen irányuló endogén szelekció a migrációval párosulva az egyik szülői típus markereinek súlyozott megjelenéséhez vezet a populációban. Ez végeredményben szignifikáns kapcsoltsági (Barton és Gale 1993) és citonukleáris egyensúlytalanságokhoz (Arnold 1993) vezet.
5. A hibridek becsült rátermettsége (pl. életképessége és termékenysége) kisebb, mint a szülői taxonoké.

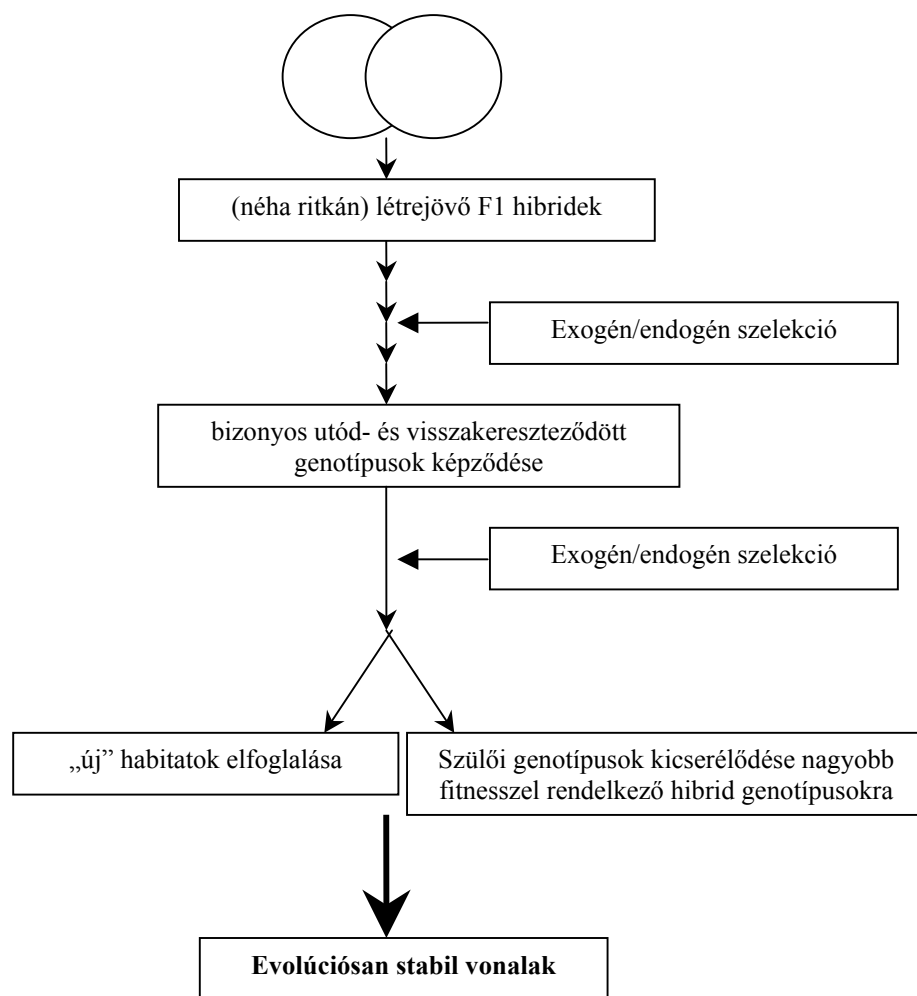
Bár a tenziós zóna modellből levonhatók a fenti következtetések, ezek a következtetések azonban nem kizárólagos jellemzői a tenziós zónának. Jelentős egyensúlytalanság nagyon különböző genetikai szerkezettel rendelkező, környezettől függő zónákban is megjelenhet, illetőleg egymástól nagyon különböző evolúciós erők eredménye is lehet. Az *Iris* hibrid zónában megjelenő egyensúlytalanság feltehetően a köztes hibrid típusok ellen irányuló belső szelekciónak és az egyik vagy másik szülőre jobban hasonlító hibrideknek kedvező külső szelekció együttes hatásának eredménye (Cruzan és Arnold 1993, 1994).

2.5.2. Az új koncepció

Noha mindegyik korábban említett fitness típusra találhatók példák az irodalomban, a vizsgálatok azt sugallják, hogy egyes kombinációk nagyobb gyakorisággal vannak jelen a hibrid zónákban és a hibrid zónák többségénél a fenti jelenségek kombinációja is megfigyelhető („sokszoros zónák”) (Hewitt 1988). Mivel egyik modell sem írja le valósághűen a természetben megjelenő mintázatokat, ezért egyre nyilvánvalóbbá vált egy új modell kidolgozásának szükségessége. A természetes hibridizációval kapcsolatos megfigyelések rácsfolnak arra a korábbi hipotézisre, miszerint a hibrid zónák környezeti behatástól függetlenül kialakult olyan területek, amelyeket viszonylag kis rátermettségű (*unfit*) hibridek alkotnak. Azonban a *tenziós zónákra jellemző klinális változatosság* is

rendező elvnek tűnik számos hibrid zóna esetén. Másrésről a hibrid zónákat jellemző *mozaikos genetikai és térbeli szerkezet* a külső szelekció jelenlétére utal. A genotípus-környezet kölcsönhatásának analízise megerősíti azt a hipotézist, hogy ez a heterogenitás külső szelekció eredménye. Az új koncepció alapjául tulajdonképpen a környezetfüggő hibrid felsőbbrendűség modell szolgál. A növény- és állatfajok hibridizációs jelenségeinek megfigyelésével kapcsolatosan másik magyarázat lehet a hibrid zónák ökotónális és diszturbált régiókban való elhelyezkedésére az, hogy természetes körülmények között pre- és poszt-fertilizációs akadályok miatt F1 hibridek többnyire nehezen képződnek. Ezért azt várhatnánk, hogy hibrid zónák olyan helyeken alakulnak ki, ahol a szülők közötti kereszteződés lehetősége maximális. Az ökotónok és a diszturbáció által uralt területek ilyenek. Az új modell szerint ezek a hibridek a külső szelekció miatt nem kényszerülnek kizárólagosan ökotónális vagy zavart régiókba, hanem itteni elhelyezkedésük inkább annak a ténynek köszönhető, hogy ezek a régiók a legvalószínűbb szimpatrikus helyei az egymástól eltérően adaptálódott szülői taxonoknak. Tehát ezek azok a területek, ahol az F1 generáció létrejöttének legnagyobb a valószínűsége. Ez a feltevés nincs ellentétben azzal, hogy ökotónális régiókban új hibrid genotípusok kialakulásának lehetősége fennáll. Ha a magtermő szülőpopuláció kicsi és a pollenadó szülőfaj populációja nagy, akkor a többszörös keresztbeporzás lehetősége, és ezzel a hibridek keletkezési valószínűsége meghatározódik. Ha létrejönnek F1 hibridek, más átmeneti vagy zavart élőhelyeken pozitív külső szelekció hatására további hibrid genotípusok is kialakulhatnak (Anderson 1949; Moore 1977). Ráadásul későbbi hibridgenerációk képződésekor a pre- és poszt-fertilizációs akadályok is többé-kevésbé elhárulnak. Számos hibrid zóna szerkezetének vizsgálata során azt tapasztalták, hogy bennük kisszámú szülőegyed, kevés F1 vagy F1-szerű egyed mellett többségében későbbi hibridgenerációkból származó egyedek fordulnak elő. Ez arra utal, hogy ha egyszer F1 hibridek létrejönnek, a természetes hibridizáció folyamata felgyorsul. Ebből viszont az következik, hogy két taxon kevert populációjában későbbi generációs hibridek képződésének gyakorisága szignifikánsan nagyobb, mint az első generációs hibrideké. Ezt a hipotézist Arnold kísérletesen igazolta az a, hogy *Iris hexagona* rizómákat telepített természetes *I. fulva* populációba, majd három éven keresztül magot gyűjtött e populáció egyedeiről. Azt tapasztalta, hogy az F1 hibridek képződésének gyakorisága *I. fulva* anyanövényeken 0,33 %, míg *I. hexagona* növényeken 0,74 % volt. A három éves maggyűjtési periódus végén mesterséges körülmények között nevelt F1 hibrideket telepítettek a populációba. A hibridképződés gyakorisága (F2) az *I. fulva* és *I. hexagona* anyanövényeken 1,7 és 6,9 %-ra nőtt. Ezek az értékek jóval meghaladják a korábban tapasztalt F1 képződési értékeket. Ez az eredmény is alátámasztja azt, hogy ha elsődleges hibridek létrejönnek (létre tudnak jönni), akkor a hibridizáció folyamata felgyorsul.

A hibrid zónákban zajló evolúciós folyamatokat legobjektívebben leíró „**evolúciós újdonság modell**” (*The Evolutionary Novelty Concept*, 5. ábra) egyesíti (i) az F1 hibridek képződésének ritkaságát, (ii) bizonyos hibrid genotípusok ellen ható belső szelekciót, és (iii) bizonyos hibrid genotípusokat előnyben részesítő vagy azok ellen ható külső szelekciót, amelyek együttesen (iv) képessé teszik a nagyobb fitnessszel rendelkező hibrid egyedeket a szülői vagy „új” élőhelyek meghódítására. A modell evolúciós léptékben mérve hosszú életű vonalak kialakulását vetíti előre (Arnold 1997).



5. ábra. A hibrid zónákban lejátszódó folyamatokat és a hibrid vonalak keletkezését leíró új, „evolúciós újdonság modell” (Arnold 1997)

Populus fremontii x *P. angustifolia* hibridek életképességének vizsgálatakor Schweitzer et al. (2002) úgy találták, hogy mind az F1, mind a visszakereszteződött generációk épp olyan rátermettséggel rendelkezhetnek, mint a szülőfajok. Az F1 hibridek ugyanannyi életképes magot érleltek, mint a *P. angustifolia*, de valamivel kevesebbet, mint a *P. fremontii* egyedek, azonban a visszakereszteződött genotípusokon ugyanannyi életképes mag képződött, mint a szülőfajokon.

Az idegentermékenyülés hatékony eszköz a virágos növények öntermékenyülésének megakadályozására, azonban bizonyos körülmények között a funkcionális idegentermékenyülési mechanizmus kiiktatódhat. Vad *Helianthus* fajoknál megfigyelték, hogy abban az esetben, ha a bibére saját és idegen pollen keveréke kerül, akkor sokkal nagyobb arányban következik be öntermékenyülés (Desrochers és Rieseberg 1998). Ez a jelenség az ún. **mentor hatás**, mely különösen jelentős tényező lehet a hibrid zónákban. A hibrid populációkban kicsit nagyobb arányban előforduló öntermékenyülés – pl. a mentor hatás következtében – szintén növelheti a hibridek kialakulásának valószínűségét.

Közel kétszáz hibrid zóna vizsgálata alapján Barton és Hewitt (1985) azt a következtetést vonták le, hogy a hibrid zónákat általában gyenge adaptációs képességű hibridek alkotják. Egyes hibrid zónák azonban stabilak, hosszú időn át fennmaradnak a hibridekre ható negatív szelekció és a szülői típusok közötti génáram kiegyensúlyozottsága révén (Harrison 1993). Az ilyen zónák stabilitására az lehet a magyarázat, hogy a hibrid zónában élő hibridek a szülőfajoknál nagyobb, de a zónán kívül kisebb fitnessszel rendelkeznek (Moore 1977).

Hasonló típusú hibrid zónát írtak le például a *Geum x intermedium* (Taylor 1997), az *Ipomopsis aggregata* x *I. tenuituba* (Campbell és Waser 2001), az *Iris brevicaulis* x *I. fulva* (Cruzan és Arnold 1993, 1994), az *Eucalyptus risdonii* x *E. amygdalina* (Sale és társai 1996), a *Helianthus annuus* x *H. bolanderi* (Gardner et al. 2001) esetében is.

A hibrid zónák a speciáció különböző fokozatainak tanulmányozására kiválóan alkalmasak. Unimodális zónákban a hibridek vannak túlsúlyban; bimodális zónákban a hibridek kisebb számban fordulnak elő, a szülői genotípusok vannak túlsúlyban, végül a fajok átfedhetnek, de sohasem hibridizálódnak. A legutóbbi kutatások eredményei azt mutatják, hogy a bimodalitás szorosan összefügg a fenotípus alapú preferenciákat magába foglaló – asszortatív- párosodási rendszerekkel (Velich szerk. 2001) (pl. idegentermékenyülés), és csak gyenge kapcsolatban van genetikai elkülönülés teljes szintjeivel vagy a lényeges (belső) genetikai inkompatibilitással. A bimodális hibrid zónákon keresztül lejátszódó ökológiai divergenciálódás azt sugallja, hogy a speciációban az ökológia nagyobb szerepet játszik, mint a genom inkompatibilitás. A stabil hibrid zónák nagy száma a speciáció olyan sajátos útját látszik igazolni, mely nem igényel allopatriát (elszigeteltséget) (Jiggins és Mallet 2000).

2.5.3. Hibrid zóna – introgressziós zóna

Ha az átfedő areájú – közel rokon, hasonló reprodukzív fenológiájú - fajok között nem teljes a reprodukzív izoláltság, megtörténhet, hogy az egyik faj génkészletének egy része hibridizálódás révén természetes körülmények között átkerül a másik fajba. Tartós elkülönülés egyébként ilyen esetben a két faj között nem is nagyon lehetséges. E jelenséget **introgresszió**nak nevezzük, melyre Anderson figyelt fel először, 1949-ben *Iris* fajok és hibridjeik tanulmányozása közben. Azóta sokan megfigyelték, hogy introgresszióra csak speciális körülmények között kerülhet sor; genetikailag érdekes jelenség, lehetőséget ad speciációs folyamatok tanulmányozására. Fontos megjegyezni, hogy ezeken a területeken általában jelentős a zavarás, és az emberi behatás sem elhanyagolható. Az átfedő területek megnevezését illetően a hibrid zóna elnevezés mellett találkozhatunk az **introgressziós zóna** megnevezéssel is, amely azokban az esetekben – az esetek többségében (!) – helytálló, amelyeknél a hibridek nem teljesen sterilek. Példaként említhető a *Fagus sylvatica* (európai bükk) és a *F. orientalis* (keleti bükk) fajok introgressziós zónája, mely izoenzim vizsgálatok alapján Nyugat-Bulgária és Macedónia területén található (Paule 1995). A hibridek általában az alapfajokkal semmint egymással kereszteződnek, ezáltal az introgresszió révén a genetikai változatosság a fajon belül megnövekszik, de a faji identitás az elterjedési terület nagyobb részén nem csorbul. Az introgresszió nem vezet olyan mértékű hibridizálódáshoz, hogy egy intermedier faj alakulhasson ki. A migrációnál, génáramlásnál kisebb jelentőségű folyamatról van szó, Mettler et al. (1988) csupán „génszivárgásról” beszélnek. A fajok közötti hibridizálódás lehet pozitív hatású, diverzitás- és fitnesznövelő, de a mesterségesen betelepített, behurcolt fajok introgresszióját biodiverzitás-védelmi okokból károsnak ítéljük, mert az őshonos fajok ellenőrizhetetlen mértékű megváltozásához vezethet. Közép- és Nyugat Európában a fekete nyár (*Populus nigra*) őshonos populációi kerültek veszélybe az euramerikai nemesnyár (*P. deltoides* x *P. nigra*=*P. x euramericana*) elterjedése miatt. Az amerikai fekete nyár (*P. deltoides*) a hibridnyarak előállításakor a legelterjedtebb keresztezési partnere az őshonos fekete nyárnak, a két faj és hibridjeik kölcsönösen megtermékenyíthetik egymást. Mindez komolyan fenyegeti az élőhelyeinek megfogyatkozása miatt amúgy is veszélyeztetett fekete nyár fajazonosságát (Borovics et al. 1999). Hasonló „genetikai szennyezést” mutattak ki pl. német vadkörte- és vadalma populációkban is, amelynek okozói rokon termesztett gyümölcsfajták (Borovics in Mátyás 2002). Molnár V. Attila „beolvasztó hibridizációnak” nevezi e jelenséget, amely a védett- és fokozottan védett növényfajok (pl. *Dianthus plumarius subsp. regis-stephani*, *Dianthus plumarius subsp. lumnitzeri*, *Knautia*

kitaibelii subsp. tomentella, *Salvia nutans*, *Crataegus nigra*) még meglévő állományait, vagy egyes populációit is veszélyezteti (Molnár V. in Farkas 1999).

A „beolvasztó hibridizáció” negatív vagy pozitív voltát csak körültekintéssel lehet megítélni. Hogy nem egyértelműen negatív folyamat, azt bizonyítja az „evolúciós újdonság modell” koncepciója. Mint azt korábban említettem, 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 fenti védett- és fokozottan védett növényfajok esetén nyilvánvaló, hogy ezek voltak jelen lényegesebb kisebb egyedszámban, tehát valóban negatív hatásról van szó. Más a helyzet azonban a *P. veris* x *P. vulgaris* hibridek esetén, melyeknél az előfordulások tágabb környezetében jellemzően a közönséges faj van jelen kisebb egyedszámban és a pollenadó a védett faj. Ilyen esetben inkább pozitívként kell értékelni ezt a hatást, tehát ezek a hibridek „jó” hibrideknek tekinthetők. Van némi ellentmondás a természet védelméről szóló 1996. évi LIII. törvény 45. § (3) bekezdése* és a között az álláspont között miszerint a (beolvasztó) hibridizáció veszélyezteti a védett- és fokozottan védett fajok populációit (ld. Molnár V. in Farkas 1999). A törvény nem teljesen egyértelmű, elméletileg azok a hibridek is ide tartoznak, amelyek szülőfajai közül csak az egyik védett vagy fokozottan védett, szűkebb értelemben pedig azok, amelyeknek mindkét szülőfaja védett. Olyan hibridek esetén, amelyek mindkét szülőfaja védett- vagy fokozottan védett (pl. orchideafélék) ezt senki nem vitatja. Viszont tágabb értelmezés szerint, 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.

Az introgresszió jelenléte morfológiai bélyegek alapján többnyire nehezen igazolható, azonban fajspecifikus genetikai markerek segítségével ténye egyértelműen bizonyítható és folyamata nyomon követhető.

2.6. Populációk genetikai struktúrájának elemzése

A (haszon)növények genetikai variabilitásának vizsgálatára kifejlesztett DNS-markeres módszerek az RFLP (restrikciós fragmentumhossz polimorfizmus) és a különböző PCR (polimeráz láncreakció) technikák. Ez utóbbihoz tartozó, véletlen primerek használatán alapuló módszer az általam is alkalmazott RAPD (*random amplified polymorphic DNA*) analízis. Ezt a módszert 1990-ben írták le Williams et al., valamint Welsh et al. olyan eljárásaként, amellyel klónozott DNS-próbák nélkül lehet polimorfizmust találni szemben az RFLP-vel.

A RAPD PCR elterjedt módszer a populációk (*Helianthus*, *Vaccinium*, *Paulownia*, *Solanum*, *Medicago*, *Carica*, *Vitis*, *Salix*, *Iris*, *Nicotiana*, *Arachis*, *Eucalyptus*, *Brassica*, *Populus*, *Allium*, *Zea*, *Potentilla*, *Citrus*, *Fagopyrum*, *Oenothera*, *Picea*, *Glycyrrhiza*, *Cocos*, *Elaeis* stb.) genetikai variabilitásának becslésére, mivel ezzel az egyedek nagy számú lokuszaik alapján értékelhetők (Lynch és Milligan 1994).

Fajtaazonosítás esetében nagyon fontos, de nehezen megválaszolható kérdés az, hogy hány RAPD primert kell használni, és hogy a fajtákat hány sáv alapján lehet megkülönböztetni. Repcefajták megkülönböztetéséhez pl. elég lehet egy jól kiválasztott primer és/vagy 5-25 véletlenül kiválasztott fragmentum. A *Vaccinium macrocarpon* genetikai variabilitásának meghatározásához 40 primer-t próbáltak ki, melyek közül négyet használtak a populáció klonális analíziséhez (Stewart és Nielsen 1995). Cruzan és Arnold (1993) különböző

* Védett, illetve fokozottan védett fajnak minősülnek a védett, illetve fokozottan védett növényfajok, illetőleg állatfajok kereszteződései (hibridjei). Az ilyen fajok védettségére a magasabb védettségi szinthez tartozó szülőfajra vonatkozó szabályok az irányadók.

allopatrikus *Iris* fajok azonosításához 5 primerrel nyert 12 RAPD markert használt. *Eucalyptus risdonii*, *E. amygdalina* és hibridjeik genetikai variabilitásának vizsgálatához 26 primert teszteltek, amelyek közül 6 volt alkalmas polimorfizmusok kimutatására (Sale et al. 1996). Lin et al. (1996) szója fajták molekuláris markereinek azonosítását végezték RFLP, RAPD és AFLP DNS térképezési technikákkal. Leghatékonyabb módszernek az AFLP bizonyult, a kipróbált primerek 94 %-a mutatott polimorfizmust, míg leggyengébb eredményt RAPD primerekkel érték el; a 245 kipróbált primer 35 %-a volt alkalmas a fajták közötti különbségek kimutatására.

A RAPD módszerrel a genom ismeretlen szekvenciáit lehet felszaporítani 1 vagy 2 önkényesen választott 10 nukleotidból álló guanin és citozin bázisokban gazdag primerrel. Az amplifikáció kiindulását jelentő primer(ek) a genomon véletlenszerűen hibridizál(nak) a komplementer szekvenciával, általában a DNS nem kódoló szakaszain. Ha az amplifikációhoz 1 primert használunk, akkor a DNS minkét szálának felszaporításához a primerrel komplementer szekvenciáknak mindkét szálán néhány kbp-nyi távolságon belül kell lenniük. A PCR-rel általában maximum 2 kbp DNS-fragmentumot lehet felszaporítani. Azok a DNS-régiók, amelyek nem tartalmazzák egymástól kb. 2 kbp-re a primer szekvencia két kópiáját fordított orientációban, a PCR-rel csak akkor futtathatók, ha két primert használunk. Véletlen primerek használatakor az egyedek vagy vonalak között polimorfizmust egyrészt a primer kötőhelyi DNS-szekvenciakülönbség, másrészt pedig az amplifikált régióban vagy a primer kapcsolódási helyén delécio, inszercio vagy inverzió okozhatja. Primerpárok használatakor a termékeknek több, mint 50 %-a különbözik a bármelyik egyedüli primer által létrehozottól. A primerpárok használata növeli a RAPD analitikai feloldóképességét. Egyetlen primer használatakor a véletlen kiválasztás során arra kell vigyázni, hogy a C+G tartalom 40-60% között legyen, és palindrom szekvenciák ne forduljanak elő. Két primer együttes használatakor pedig arra kell ügyelni, hogy ne legyen közöttük komplementaritás (Hajós né szerk. 1999).

A RAPD-okkal kimutatott genetikai polimorfizmus lokuszonként 1 allélt fed fel, ami megfelel a látható amplifikációs termékeknek. A RAPD-mintázatok reprodukálhatósága körül sok vita van. A reprodukálhatóságot főleg a templát DNS minősége és mennyisége határozza meg, ezért a DNS bomlását kizáró izolálási módszert kell választani. A RAPD-mintázatokban levő variabilitást leginkább a DNS etanollal kicsapható szennyeződései okozzák. A templát DNS minőségét hígítási sor készítésével lehet ellenőrizni. Ha jó minőségű a templát DNS, akkor minden koncentrációnál azonos mintázatot kapunk. Legjobb minőségű DNS friss levelekből és apikális merisztémákból nyerhető. Ez nagyon lényeges, mivel a RAPD megbízhatóságát legjobban a kinyert DNS minősége befolyásolja. Abban az esetben azonban, ha nem áll rendelkezésünkre fiatal levél (apró termetű növények esetén, vagy a vegetációs periódus későbbi szakában), vagy pedig a levelek magas poliszacharidtartama (pl. *Lythrum salicaria*) miatt nem sikerül elég jó minőségű nukleáris DNS-t kinyerni Lin és Ritland (1995) vizsgálatai szerint erre a szíromlevelek is alkalmasak lehetnek. A szíromlevelek szövete lazább, emiatt könnyebb azokat eldörzsölni, többnyire a leveleknél kevesebb poliszacharidot tartamznak, ezért a DNS izolálása kevesebb lépésben megoldható. Ezt a módszert célszerű alkalmazni akkor is, ha a rátermettség mérésére szolgáló paramétereket (túlélési ráta, termékenység stb.) vizsgálunk, ugyanis a fiatal levelek eltávolítása ezeket jelentősen befolyásolhatja. A nagyon magas vagy nagyon alacsony templát DNS-koncentráció szintén megbízhatatlan mintázathoz vezet. Ha egy adott templát DNS-re az optimális koncentrációt megállapítottuk, akkor a további RAPD-analíziseknél is ezt kell használni.

RAPD-PCR-hez nincs szükség nagy mennyiségű tisztított DNS-re, a populáción belüli polimorfizmusok detektálhatók, ezért alkalmas a klónok megkülönböztetésére ellentétben az alloenzimekkel. A RAPD fingerprinting lehetséges hátránya, hogy ki tudja mutatni a szomatikus mutációt egy vegetatív vonalon belül. További potenciális probléma, hogy a

RAPD markerek domináns öröklődésűek, heterozigóta genotípusok kimutatására nem alkalmasak, a gyakorlatban azonban a domináns RAPD markerek okozta problémák populációsztű elemzéseknél elhanyagolhatók. A RAPD hatékony eszköz a genotípus azonosításában és megkülönböztetésében, de valószínűleg nemzetség szint fölött nem alkalmas genetikai kapcsolatok meghatározására (Anzizar et al. 1998).

A RAPD-markeres polimorfizmus alkalmazási területei: genetikai különbözőség és/vagy rokonság, illetve beltenyésztett vonalak homozigótaságának megállapítása, tulajdonságok térképezése, DNS-ujlenyomat készítése (fingerprinting), fajták homogenitásának és F1 hibrid vetőmagok uniformitásának vizsgálata. A RAPD markereket sikeresen használják továbbá növény- és gomba klónok eloszlási mintázatának becslésére (Brauner et al. 1992, Smith et al. 1994, Wilde et al. 1992, Eriksson és Bremer 1993 stb.) is.

Morell et al. (1995) hagyma-, árpa-, repce-, brokkoli-, karfiol-, zeller-, zab- és kakaófajták azonosítására használták a RAPD-technikát, és még olyan közeli rokon fajtákat is meg tudtak különböztetni, amelyek genomja 94 %-s hasonlóságot mutatott. A RAPD-analízissel feltárt rokonságot az alloenzim és a tartalékfehérje markerekkel kapott eredmények is igazolták.

2.7. A szülőfajok és a hibridek hatóanyagai

A növényhibridek jelentősége a mezőgazdaságban mindenki számára közismert, azonban a gyógynövények között viszonylag kevés termesztésbe vont hibrid ismeretes. A gyógynövényekből készült termékek nyersanyagának többsége természetes populációkból származik. Ebben a vonatkozásban a természetes hibridekkel eddig nem nagyon törődtek annak ellenére, hogy a hibridizáció révén új hatóanyagok halmozódhatnak fel, illetőleg a már ismert hatóanyagok nagyobb mennyiségben jelenhetnek meg.

A *Primula* nemzetség fajai évszázadok óta kedvelt dísz- és gyógynövények (Gerard 1633). A *Primula veris* és *P. vulgaris* fajok elsődleges drogja hazánkban a gyökeres gyöktörzs (*Primulae rhizoma et radix*). Ez 5-10 % triterpén szaponint tartalmaz, ami kb. 50 %-ban primulasav A, 50%-ban egyéb szaponinok keveréke, amiből a priverogenin-A- és -B- acetátot azonosították. Ezen kívül 0,1-0,25 % illóolajat, primveráz és primetin flavonoidokat, csersavat valamint keményítőt tartalmaz (Petri et al. 1989). Felső légúti megbetegedések esetén köptetőnek a drog főzete kiváló, görcsös, asztmás köhögés esetén is alkalmazható főleg kombinációban (Dános 1992). Korábban mindkét faj gyökeres gyöktörzsét gyűjtötték. Mióta azonban a *P. vulgaris* védett, azóta csak a *P. veris* gyűjthető, és ez szerepel a Magyar Gyógyszerkönyvben is (PhHg VII., MSZ 7663-1982). A *Primula* fajok közül gyógynövénynek elsősorban a *Primula veris*-t tekintik; középkori füveskönyvekben gyakran találkozhatunk gyógyászati alkalmazásával, mely népies elnevezéseiben is megmutatkozik (*gutaitésfű*, *köszvényfű* – Jávorka 1925). Levele és virága is tartalmaz hatóanyagokat (a drog neve *Primulae folium et flos*), a levelek kisebb mennyiségben tartalmazzak szaponinokat, C-vitamin tartalmuk jelentős. Angliában a virágokat tekintik elsődleges drognak, melyek igen gazdagok flavonoidokban. Eddig közel 20 flavonoidot izoláltak, amelyek közül legfontosabbak a kvercitrin- és kempferol glikozidok (0,05%) (Wagner és Bladt 1996), a gosszipetin, luteolin, apigenin és glikozidjai, emellett kisebb mennyiségben tartalmazzak ezek is szaponinokat, karotinokat, cseranyagokat és nyomokban illóolajat is.

A *Primula veris* virágaiban található metoxilált flavonoidok közül Huck et al. (2000) vékonyréteggromatográfiás eljárással beazonosítottak mono-, di-, tri- és pentametoxiflavonokat, valamint a 3', 4', 5'-trimetoxiflavont. Ez utóbbi hatóanyag növényi kivonatokból történő mennyiségi meghatározására Huck (1999) infravörös közeli spektroszkópiás eljárást javasol. Petitjean-Freytet et al. (1993) *P. veris* és *P. elatior* franciaországi populációiból származó minták flavonoidösszetételét hasonlították kereskedelmi forgalomban levő *P. vulgaris* mintákhoz. Mindegyik virágmintából azonosították a rutint (rutozidot), izokvercitrint és az izorhamnetin-3-rutinozidot. A *P. elatior*

több rutint tartalmaz (0,54%), mint a *P. veris* (0,16%) és a kereskedelmi *P. vulgaris* minták (0,19%). A *P. elatior* virágok tartalmaztak azonban kempferol-3-rutinozidot és izorhamnetin-3-glükózidot, melyeket nem tudtak kimutatni a többi mintából.

A flavonoidok gyulladáscsökkentő és nyugtató hatásúak, gátolják a hisztamin felszabadulást és szabadgyök-fogóként működnek (Wren 1988). A virágokat alkalmazták a népi gyógyászatban idegnyugtatónak, valamint teakeverékek színesítésére, jelölésére is (Neumayer in Bernáth 2000). A *P. vulgaris* ritkábban említi a gyógynövényes irodalom, dísznövénykénti felhasználása jelentősebb. E fajt Angliában a XVI. századtól kezdődően termesztik, érdekes adat, hogy leveleit zöldségként fogyasztották, Olaszországban pedig virágait fűszerként alkalmazták. Magyarországon főzetét tuberkulózis és tüdőgyulladás gyógyítására fogyasztották (Hanelt et al. 2001).

Nagy (1978) foglalkozott a *Primula* fajok farmakobotanikai összehasonlításával is. Vizsgálta a drogot szolgáltató *Primula* fajok és hibridjeik rizómájának és gyökerei szárazsúly alakulását és a földalatti szervek primulasav A-ra vonatkoztatott relatív szaponin értékeit (% - haemolitikus index) és értékelte az abszolút mg-ban kifejezhető szaponin tartalmat. Öt év (1972-78) mérési eredményei azt mutatták, hogy jelentős különbség van a fajok között. A szülőfajokénál átlagosan 13%-kal nagyobb gyökértömeg értékeket kapott a *P. veris* x *P. vulgaris* hibridekre vonatkozóan. Az egy növényre számított abszolút szaponintartalom is hasonlóképp alakult. Egyedeken belül a gyökerek szaponintartalma mintegy 50 %-kal magasabb mint a gyökértörzsé.

3. ANYAG ÉS MÓDSZER

3.1. A *Primula* hibridek előfordulásainak vizsgálata a Bakonyban és a Keszthelyi-hegység területén

A *Primula* hibrid előfordulások termőhelyi körülményeinek összehasonlítása végett 2003 tavaszán felkerestem a Nagy és Dános (1979) cikkében szereplő, és az azóta ismertté vált termőhelyeket (2.1.1. fejezet). A termőhelyi körülményeken túl a hibrid előfordulások környezetében rögzítettem a szülőfajok és hibridjük egyedi koordinátáit GARMIN eTrex Vista kézi GPS készülék segítségével. A mérési hibahatár mindenhol 10 m-en belül volt, a kora tavaszi időszakban végzett mérések idején 4-5 méteres pontosságot sikerült elérni. Részletes morfológiai és genetikai vizsgálatokhoz a bejárások során megfigyelt hibrid egyedszámok alapján európai szinten is unikális zörög-hegyi előfordulás bizonyult alkalmasnak

3.2. A Zörög-hegy

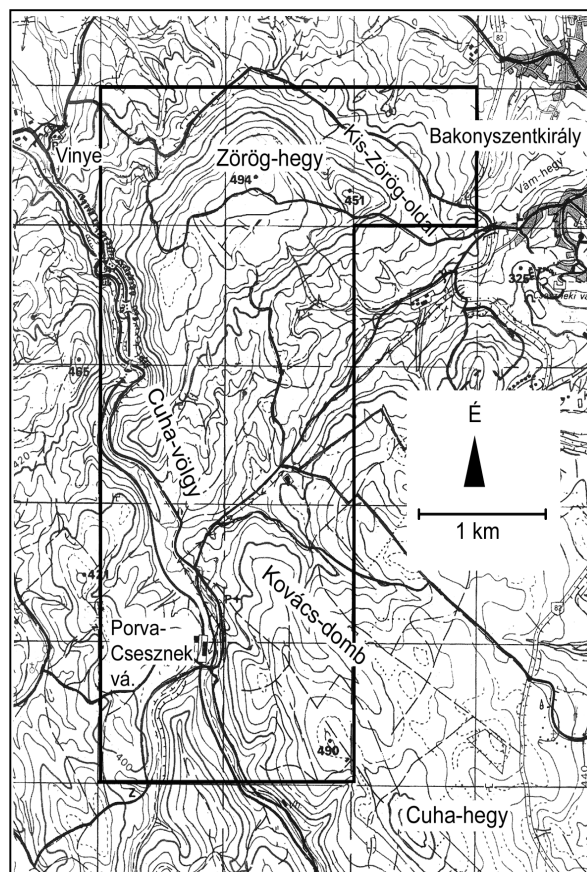
3.2.1. A kutatási terület jellemzése

A szülőfajok Dunántúli-középhegységben többnyire jellegzetes domborzati viszonyok között találhatók meg együtt. Ez lehet az oka annak, hogy az areák nagy átfedése ellenére a hibridizáció jelensége viszonylag ritka. Szálankénti előfordulással gyakrabban találkozhatunk, azonban jelentős, tömeges állomány csak a bakonyi Zörög-hegyről (6. ábra) ismeretes, ahol a *P. veris* populációk keskeny sávban, a hegy letöréseinek tetején élnek (a Kis-Zörög-oldalon a platón is), a *P. vulgaris* populációk pedig az előbbieik közelében, a letörések oldalain a völgytalpig találhatók meg. A terület hűvösebb klímájára utaló legfontosabb adatok (5. táblázat) az évi középhőmérséklet, a téli félév középhőmérséklete, a hótakarós napok száma, az utolsó fagy átlagos napja és a magas csapadék. E viszonyok lehetővé teszik a hűvös, páratelt klímát kedvelő szubmontán bükkösök gyakori előfordulását. Erre Borhidi klímazonális térképe (1961) is utal, amely a Magas-Bakony – Cuha-völgy területét a szubmontán bükkös övbe helyezi. Noha a Cuha-völgy keleti oldalát földrajzilag már a Keleti-Bakonyhoz sorolják, erdőgazdasági szempontból a Magas-Bakonyhoz tartozik (Danszky szerk. 1963). A bükk optimális viszonyait jelzi, hogy itt nemcsak a hűvösebb fekvésekben találhatók meg a bükkös erdőtípusok, hanem a déli oldalakra is áthúzódnak. Ez a Zörög-hegyen is megfigyelhető. Az első hó általában már november elején le hull, a hóborítás egyes helyeken március végéig kitart. Kései és korai fagyok gyakran előfordulnak.

Januári középhőmérséklet (C°)	-2,5	Évi csapadék (mm)	790
Áprilisi középhőmérséklet (C°)	9,3	A napsütés összege januárban (óra)	80
Júliusi középhőmérséklet (C°)	19,5	A napsütés összege júliusban (óra)	290
Októberi középhőmérséklet (C°)	9,5	A napsütés évi összege (óra)	2000
Évi középhőmérséklet (C°)	8,5	A tenyészidőszak napsütése (óra)	1470
A téli félév középhőmérséklete (C°)	2,7	Legcsapadékosabb időszak (hó)	V-VIII.
Az 5 C°-ot meghaladó középhőmérsékletű napok száma	230	Az utolsó fagy átlagos napja	IV. 25.
Az 10 C°-ot meghaladó középhőmérsékletű napok száma	180	Hótakarós napok évi száma	60

5. táblázat. A terület fontosabb éghajlati jellemzői (Danszky szerk. 1963)

A terület alapkőzete dachsteini mészkő, eocén nummuliteszes mészkő és földolomit, melynek tömbjébe a Cuha-patak mélyen bevágódik, meredek falú sziklaszorost és mellékvölgyeket hozva létre (Juhász 1987). A szorosban szép kifejlődésű szurdokerdő, a hűvösebb völgyekben és a völgy északias oldalain kiterjedt szubmontán bükkös, gyertyános-tölgyes állományok találhatók. A völgyeket a dolomittömbök lankás platói zárják le. A völgyoldalak és platók találkozásánál markáns letörések vannak, melyeken melegkedvelő-tölgyesek és cseres-tölgyesek díszlenek (vö. Fekete 1988), amelyek ezeken a helyeken a sekély termőréteg miatt nem tudnak záródni.



6. ábra. A kutatási terület

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

A munka kezdetén (1999) 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 terület kiválasztásában az itt élő hibrid *Primula* állományokról szóló korábbi kutatások, irodalmi adatok, és térképek (Nagy és Dános 1979) is segítettek. A kutatási területen korábban (és jelenleg) alkalmazott erdőművelési eljárásoknak és adatoknak (erdőrészletek összetétele, kora, záródása) erdőtervi adatlapokon néztünk utána (*Állami Erdészeti Szolgálat, Veszprém*). A populációk előfordulási súlypontjainak meghatározásához első megközelítésben az erdészeti üzemtervek adataiból ArcView 3.1 térinformatikai szoftver segítségével digitális fedvényeket készítettünk.

A zörög-hegyi hibrid előfordulások térképezését 2003-ban megismétltem, azokról GARMIN eTrex Vista kézi GPS készülék segítségével a korábban készítetttnél részletesebb és pontosabb ponttérképet készítettem.

A felmérés során a hegy déli nyúlványán megfigyelhető legsűrűbb előfordulásban, mintegy egy hektáros területen még ennél is jóval nagyobb 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* tövet 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. Az irányszög és távolság mérésekor az adatokat jegyzőkönyvben rögzítettük, azaz 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 helyét. Az egyes *Primula* tövek 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 a Trimble GPS Pathfinder Office alkalmazás segítségével.

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

A fajok előfordulását ábrázoló térképeket és a Zörög-hegy területét (a 7. ábrán vastag vonattal kiemelt 11 km²-t) lefedő 1:10 000-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 digitálizált 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 felszín 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 kitettség és a felszín görbület kiszámolásakor ezeket az algoritmusokat átirtuk (Aszalós 1997). A domborzatot leíró változók a következők voltak:

- *Tengerszint feletti magasság*; 270-495 m, a tengerszint feletti magasság méterekben kifejezve.
- *Égtáj szerinti kitettség két változója*; 0-360°, ahhoz, hogy a kitettség a forgási kontinuitást megőrző változó legyen, két egymásra merőleges változóra kellett bontani. Az egyik új változó a dél-észak, a másik a kelet-nyugat kitettséget mutatja, 0-200.
- *Lejtőmeredekség*; 0-48°, fokokban kifejezve.
- *Felszín görbület*; 1-256, melynek kis értékei a környező területekhez képest relatív völgyet, közepes értékei egyenes térszint, nagy értékei relatív gerincet jelentenek.

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.

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

A taxonok élőhelyválasztásának vizsgálatához a Zörög-hegy déli nyúlványának gerincén, nyugati lejtőjének tetején és alján áprilisban és júniusban készítettünk cönológiai felvételeket. 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.

A három típusban 5-5 cönológiai felvétel készült Braun-Blanquet módszerrel 20x20 m-es kvadrátok alkalmazásával. Terepen az AD értékek feljegyzése helyett borítási százalékértékeket becsültünk, ez került később átszámításra, s szerepel az 1. mellékletben. A felvételek klaszter-analízisét *Statistica 5.5* programcsomag segítségével végeztük el (StatSoft 1987). A mintákat a Borhidi (1993, 1995) által megadott relatív ökológiai indikátorszámok segítségével felvételenként, illetve a három csoport egyes felvételeit összevonva kiértékeljük, a vizsgált termőhelyek alapvető ökológiai különbségeinek megismerése érdekében.

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.

3.3. Morfológiai variabilitás vizsgálata

3.3.1. A zörög-hegyi *Primula* populációk többéves vizsgálata

Morfológiai megfigyeléseimet a Vinye és Porvacsesznek községek közt található Zörög-hegy déli nyúlványán végeztem, ott, ahol mindhárom populáció egyedei nagyobb egyedszámban egymás közelében előfordultak. 1998-ban jelöltem ki ötven-ötven-ötven *Primula vulgaris*, *P. veris* és hibrid egyedet. A *P. vulgaris* populáció a nyugati oldalon, közel a Cuha-patakhöz került kijelölésre, míg a hibridek főként a gerincen és annak közelében. A *P. veris* szigetszerű foltjának egyedeit a hegy platóján vizsgáltam. A mintaméret megválasztásánál a CPC 1991-es ajánlásait vettem alapul, miszerint, ha a populáció fenotípusosan változatosnak tűnik, és a növények kereszteződnek, akkor a mintavételnek az 50-hez kell közelítenie.

A kijelölt *Primula vulgaris* populáció egyedeit a három év 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 vannak téve a vadak taposásának. Az adott vizsgálati terület fekvéséből következően nem tette lehetővé az 1998-ban kijelölt összes egyed három éven keresztül való hiánytalan nyomon követését, viszont a populációk helyzete és alakulása emellett is követhető. Mindhárom évben 50 körüli mintaszámmal reprezentáltam a populációkat.

3.3.2. A zörög-hegyi *Primula* populációk egymással és más populációkkal történő összehasonlítása

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

Ez esetben nagyobb mintaszámmal dolgoztam:

	vizsgált egyedszám
<i>Primula vulgaris</i> – Zörög-hegy (Bakony)	223
<i>Primula vulgaris</i> – Büdöskúti-völgy (Keszthelyi-hg)	155
<i>P. hibrid</i> - Zörög-hegy (Bakony)	185
<i>Primula veris</i> – Zörög-hegy (Bakony)	169
<i>Primula veris</i> – Veszprémfajsz	82

A következő tulajdonságokat figyeltem meg, illetőleg méréseimet a vizsgált egyedek legnagyobb virágán végeztem:

- torokminta,
- virágszín,
- longisztíl-brevisztíl egyedek aránya,
- pártaátmérő,
- szíromlevél-szélesség,
- pártacsőhossz,
- csészehossz,
- pártacső-csésze hossza közti különbség,
- csészefoghossz,
- virágkocsányhossz,
- virágzati tengely hossza,
- virágkocsány hossza a virágzati tengelyen.

3.3.3. Vegetatív és generatív jellemzők vizsgálata

A levél- és magmorfológiai adatok 2001. júniusi gyűjtés eredményéből származnak. Mindhárom populáció egyedeiről a legnagyobb levelet gyűjtöttem be. Megmértem a levéllemez hosszát, szélességét, valamint levélszélek által bezárt szöget a levélvállon (nyílásszög). A levélepidermisz függelékeinek vizsgálatához kézzel nyúzatot készítettünk, a preparátumokat vizes glicerinnel fedtük, és azonnal értékeltük Image Pro Plus 3.0 (*Media Cybernetics, USA*) program segítségével.

Ugyanebben az időszakban tokterméseket gyűjtöttem mindhárom populációból, feljegyeztem az egy tokban levő magok számát, az egy virágzati tengelyen fejlődő tokok számát, és a virágzatonkénti átlagos magszámot. A magokat Petri-csészébe csipesszel, egyesével, legnagyobb felületi síkukra helyezve ragadós papírra kiraktam, majd a magokról digitális fényképet készítettem. A digitális képen látható magokat COLIM képanalizáló program segítségével megszámláltam, méretüket (legnagyobb felületüket) meghatároztam. A további értékelést Excel táblázatkezelő program segítségével végeztem el.

3.4. Genetikai variabilitás vizsgálata

A Szegedi Biológiai Központ Genetikai Intézetében végeztem molekuláris genetikai vizsgálatokat a RAPD-PCR módszerrel. A szülő- és a hibridtaxon populációi genetikai variabilitásának vizsgálatához 57 oligonukleotid primert (*Operon Alameda Technologies, Inc.*) 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 kb. 80 egyedi genotípus molekuláris analízisét.

3.4.1. DNS preparálás

Elsőként megfelelő minőségű és mennyiségű DNS-t kellett a *Primulákból* preparálni, amely meglehetősen nehéznek bizonyult, mivel nem állt rendelkezésre semmilyen irodalmi adat erre vonatkozóan.

Hosszas kísérletezés után legjobbnak a friss, kicsi, fiatal levél bizonyult, amit viszonylag könnyű szétdörzsölni, és az idővel felszaporodó poliszacharidok sem nehezítik a megfelelő mennyiségű és minőségű DNS kinyerését.

A DNS-t körülbelül 100-150 mg, egy-két napig -4 °C-on tárolt fiatal levél-mintákból nyertem ki Doyle és Doyle (1990) – kisebb változtatásokkal alkalmazott – módszere szerint. Néhány egyed esetében a DNS-t szíromból nyertük (Lin és Ritland 1995). A növényi szövetet Eppendorf csőben 300 µl CTAB pufferben csiszolt végű üvegbottal laboratóriumi fehér homok (Sigma) segítségével roncsoltam el néhány perc alatt, majd 200 µl CTAB puffert adtam hozzá. A szuszpenzió 30 percen át 65 °C-on inkubálódott. 650 µl kloroformmal szobahőmérsékleten végzett, 15 perces extrakció előtt még 250 µl CTAB puffert adtam a mintákhoz. Ezt követően a homogenátumot 15000/perc fordulatszámú centrifugán 10 percig centrifugáltam. A felülúszót áttettem 600 µl izopropanolt tartalmazó csőbe, majd 15 percre -80 °C-ra tettem. A nukleinsavak kicsapására 1-3 perces centrifugálást alkalmaztam, majd a felülúszót eltávolítottam. A DNS-t 70 %-os etanollal mostam, szárítottam, majd 100-200 µl TE RNázba reszuszpendáltattam. A DNS koncentrációt fluoriméterrel ellenőriztem (1 x TKO pufferben), 260 nm hullámhosszon.

Oldatok:

- *CTAB 100 ml-re*: 2 g CTAB, 10 ml Tris (pH 8) 1 M, 4 ml EDTA (pH 8) 0.5 M, 28 ml NaCl 5M+ 500 µl β-mercapto-etanol sterilizálás után
- *TE*: 10 mM Tris, 1 mM EDTA, 100 µg/ml RNáz

3.4.2. RAPD-PCR reakció és értékelése

A Williams et al. (1990) által kifejlesztett módszert kisebb változtatásokkal alkalmaztam. A PCR reakcióban résztvevő elegy végtérfogata 25 µl volt, amely 5 µl (5 ng/µl) DNS templátot, 18 µl, tízszeres hígítású PCR puffert (500 mM KCl, 0,01 % zselatint, 0,1 % Triton x-100, 25 mM MgCl₂ and 10 mM Tris-HCl pH 9,0), 0,3 µl, 1 egység *Taq* DNS polimerázt, valamint 3 µl (1 pmol/ µl) random módon kiválasztott oligonukleotid primert tartalmazott. A reakcióelegyet jégen mértem össze. A keverék tetejére 30 ml ásványi olaj került, mielőtt behelyeztem Thermocycler-be. A PCR program kezdeti szakasza 5 percig tartott 94 °C-on, majd 40 ciklus következett az alábbi lépésekkel: 5 másodperces denaturációs szakasz 94 °C-on, hűtés 1 percig 37 °C-on (annealing- ekkor kötődik a primer) majd 1 perces extenziós szakasz 72 °C-on (ez az optimális hőmérséklet a *Taq* polimeráznak).

Gél elektroforézis: Az amplifikációs termékek festés (50 mM Tris, 10 mM EDTA és 40 % szacharóz) után 2 %-os etídiumbromiddal megfestett agaróz gélen lettek megfuttatva. A futtatás kb. 1,5-2 óráig tartott, 120 V-on. Az alkalmazott molekulasúly marker MMM és λ-pst volt.

Ha egy populáció genetikai összetételét tanulmányozzuk, akkor azok a RAPD-termékek adják a legtöbb információt, amelyek egynél több egyedben találhatók meg, de nem mindegyikben. A populáció genetikai heterogenitásának egyik legismertebb jellemzője a polimorf lókuszok %-os aránya. Szakirodalmak alapján polimorfnak tekintjük azt a lókuszt, amelyben a leggyakoribb allél gyakorisága kisebb, mint 0,99, illetve 0,95. Az egyedi sávok kevés információt adnak a genetikai rokonságra vonatkozóan, de a génintrogresszió indikátorai lehetnek (Hajósné szerk. 1999). Az UV-fényben megjelenő RAPD band-ek jelenlétét bináris kódolással jelöltem. A populáción belüli egyedek közötti távolságot a RAPD mintázatok közötti euklédieszi távolság négyzetével becsüljük. Ez grafikusán a számtani

átlagokat figyelembevevő súlyozalan páros csoportmódszerrel jeleníthető meg (UPGMA) (Excoffier et al. 1992). A genotípusok közötti genetikai kapcsolat a Jaccard-féle szimilaritási együtthatón alapuló klaszter analízissel is meghatározható.

3.5. Kémiai anyagok (flavonoid-összetétel) vizsgálata

3.5.1. Mintaelőkészítés

Az egyedenként begyűjtött minta (1-2 virág) nagyon csekély mennyisége nem tett lehetővé egyedi értékelést, emiatt a hasonló morfológiai tulajdonságokkal (virágszín, pártátmérő, szíromlevél-szélesség, csészefoghossz) rendelkező egyedek mintáit összevontuk. Így 4-19 egyedi minta került a 6. táblázat szerint kialakított csoportokba.

A flavonglikozidok és fenolsavak minőségi és mennyiségi vizsgálatát vékonyréteg-kromatográfiával végeztük (Wagner és Bladt 1996, Wichtl 1994).

Csoportok	Szín (erősség)	Pártátmérő (cm)	Mintában szereplő egyedek száma
<i>Primula veris</i>			
1.	Világosnarancs (3,5)	1,4-1,6	7
2.	Világosnarancs (3,5)	1,7-1,9	13
3.	Napsárga (3)	1,5-1,7	5
4.	Napsárga (3)	1,8-2,0	4
5.	Tojássárga (4)	1,6-1,8	5
<i>Primula vulgaris</i>			
6.	Kénsárga (1)	2,5-3,2	7
7.	Kénsárga (1)	3,3-3,6	17
8.	Kénsárga (1)	3,7-4,2	8
<i>Hibrid</i>			
9.	Kénsárga-halvány napsárga (1,5)	2,5-2,7	5
10.	Halvány napsárga (2)	2,2-2,5	12
11.	Halvány napsárga (2)	2,6-2,8	19
12.	Napsárga (2,5)	2,1-2,5	15
13.	Napsárga (2,5)	2,6-3,1	17

6. táblázat. A flavonoid-összetétel vizsgálatára kialakított csoportok jellemzői

3.5.2. A kivonat elkészítése

0,300 g porított drogot 1 ml metanollal 10 percig extraháltuk ultrahang fürdő alkalmazása mellett. Az extraktumot 13 000-es fordulatszámon 10 percen át, -1 C°-on centrifugáltuk. A nyert felülúszóból mintánként 5-5 µl-t használtunk fel a vékonyréteg-kromatográfiához.

3.5.3. A kromatográfiás elválasztás, detektálás

A standard összetevőket: rutin (Rf~0.4), klorogénsav (Rf~0.45), hiperoxid (Rf~0.50), izokvercitrin (Rf~0.55), kvercitrin (Rf~0.75) 16.2 mg/10 ml metanol koncentrációban futtattuk.

Adsorbens réteg: Kieselgel 60 F₂₅₄ (Merck);

Kromatográfiás eluens: etilacetát – hangyasav – víz (8:1:1 V/V)

A kimutatás λ=254 nm hullámhossznál történt, UV tartományban, a mennyiségi vizsgálatokhoz TLC-denzitométert használtunk.

3.6. Alkalmazott statisztikai módszerek

A mért morfológiai jellemzők értékeléséhez (átlag, szórás, szignifikáns eltérések) SPSS PC+, a hisztogramok elkészítéséhez, illetve a klaszter- és főkomponens analízisekhez Statistica 5.5 szoftvert alkalmaztam.

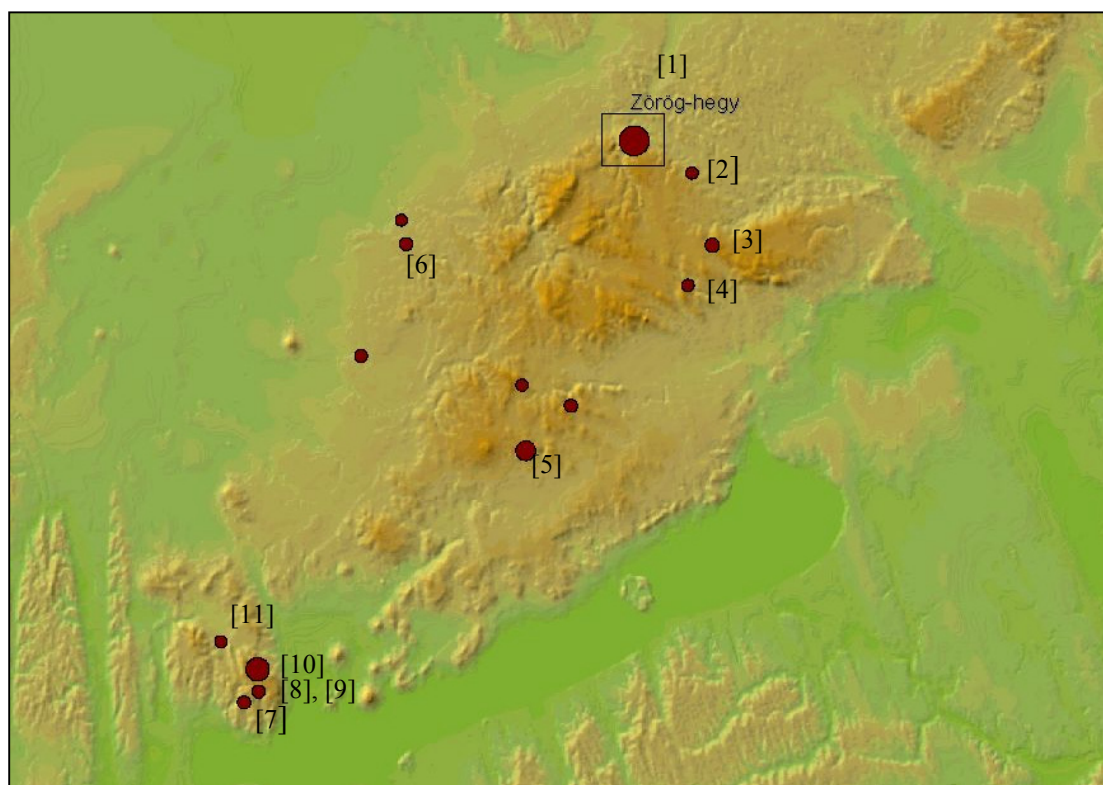
4. EREDMÉNYEK, KÖVETKEZTETÉSEK

4.1. A *Primula* hibridek előfordulási körülményei

4.1.1. A *Primula* hibridek előfordulási körülményei a Bakonyban és a Keszthelyi-hegység területén

A dunántúli előfordulások esetében 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 (1. táblázat). Soó (1970) szerint az erdei ökotípus *P. veris subsp. inflata* élőhelyi igényeit tekintve közelít a *P. vulgaris*-hoz, gyertyános-tölgyesekben, ritkábban bükkösökben is megjelenik.

A számokhoz tartozó helyszínek (7. ábra) saját bejárás alapján történő leírása a szövegben található, a számmal nem jelzett további előfordulások pedig irodalmi adatokból ismertek.



7. ábra. A dunántúli előfordulások helyszínei domborzati térképen (FÖMI)

BAKONY

Zörög-hegy [1]

A legjelentősebb, részletesen vizsgált hibrid előfordulás élőhelyi körülményeit a 4.1.3. fejezetben ismertetem.

Bakonyoszló [2]

Bauer Norbert az Ördögárokra fekvő hegyperemen (Töbör-hegy, Rekettyés-patak) talált hibrideket, illetve jelentősebb (100 körüli egyedszámú) előfordulást talált a Rekettyés-patak jobb oldalán található Kopasz-domb felső részének nyugati oldalán, a perem közelében, dolomitsziklák felett. A Kopasz-domb felső részén fordul elő a közeli térségben *Primula veris*, a *P. vulgaris* elterjedése az Ördög-árok környékén sokkal kiterjedtebb.

Végigjárva az előbb említett peremet, egyetlen helyen találtam hibrideket (feltehetőleg a késői bejárás miatt). Mintegy tíz egyed fordult elő az Ördög-árok felső részétől Csesznek felé tartó turistaút bal oldalán levő meredek oldal alsó részén, 25-30 *Primula veris* egyed társaságában. *Primula vulgaris* ezen az oldalon, de főleg a perem tetején van, de a közeli bükkösökben sok helyen megtalálható.

Csengő-hegy (Olaszfalu) északnyugati vége, Táblafa [3]

Az Alsópere felé és a Csengő-hegyre vezető utak által határolt, háromszög alakú területen, jelenleg ritkítás alatt álló, fenyővel elegyes gyertyános-tölgyesben – a Bauer (2001) által jelzett és gyűjtéssel igazolt termőhelyen – találtam terepbejárásom során hibrideket. A fejlett cserjeszintet *Rosa canina*, *Crataegus monogyna*, *Pyrus pyraeaster*, *Sorbus torminalis*, *Cerasus avium*, *Rubus* sp. alkotják. A gyepszint jellemző fajai *Symphytum tuberosum*, *Corydalis cava*, *Pulmonaria officinalis*, *Ficaria verna*, *Primula veris*, *Ajuga genevensis*, *Galium odoratum*, *Arum maculatum*, *Geum urbanum*, *Hedera helix*, *Stellaria holostea*, *Glechoma hederacea*, *Lamium purpureum* stb. A Csengő-hegyre vezető út jobb oldalán, gyertyános-tölgyesben is előfordult szálszerűen, illetve a hegy tetején levő tisztás alatt, hasonló körülmények között. Tovább haladva az út jobb oldalán keskeny sávban ugyanilyen típusú erdő, ebben is egy-két hibrid csoport előfordul. A hegy tetején a lesig tisztások foltok találhatók, sok *Primula veris*-sel. Hibridek találhatók az első folt déli oldala alatt is. (Ezen a területen összesen 60 hibrid egyedet találtam.) A *Primula vulgaris* az úttól Bakonyháza felé eső részen gyakori.

Eplény [4]

Kis-Ámos felső részén, a sípálya felső harmadában vettem észre – a korábban több szerző által is jelzett területen – hibrid egyedeket. A hegy felső részén gyertyános-tölgyes állományban, illetve a felvonó felső részén is gyakori a *P. vulgaris*. A gyepes sípálya alján nagy, körülbelül 1000 egyedből álló *P. veris* állomány található, melyben szálszerűen fordul elő egy-egy hibrid.

A falu Zirc felé eső végénél jobbra található erdőgazdasági úton, a sorompótól kb. 150 m-re balra, földút mentén cseres-tölgyes jellegű erdőben kis *P. veris* populációt vettem észre, melynek közelében 2-2 hibrid egyed előfordult. A *Primula vulgaris* az eplényi sípályához vezető út környékén, bükkösökben, gyertyános-tölgyesekben mindenhol gyakori.

Mina-völgy [5]

Jelentős, hibrid zóna-szerű előfordulás. A Nagyvázsöny feletti húzóórok felső, letörésekkel tarkított szakaszán fordulnak elő hibridek. A völgy alján fiatal és sűrű gyertyános-tölgyes állomány található, melynek völgyoldali, nyitottabb részeire szorultak vissza a pollenadó *Primula vulgaris* egyedei (8. ábra). A völgy Veszprém felőli oldalának nyugati felén idősebb bükkös állományban is *Primula vulgaris* fordul elő, míg a gerincen *Primula veris* tömeges. Az észak-dél irányú gerinc nyugati oldalán találkoztunk hibridekkel. A gerincen itt is földolomit van a felszínen, a nyugatra néző dolomitsziklák alatt gyakori a *Primula veris*. Fontosabb, védett fajok: *Daphne mezereum*, *Viola collina*, *Daphne cneorum*.

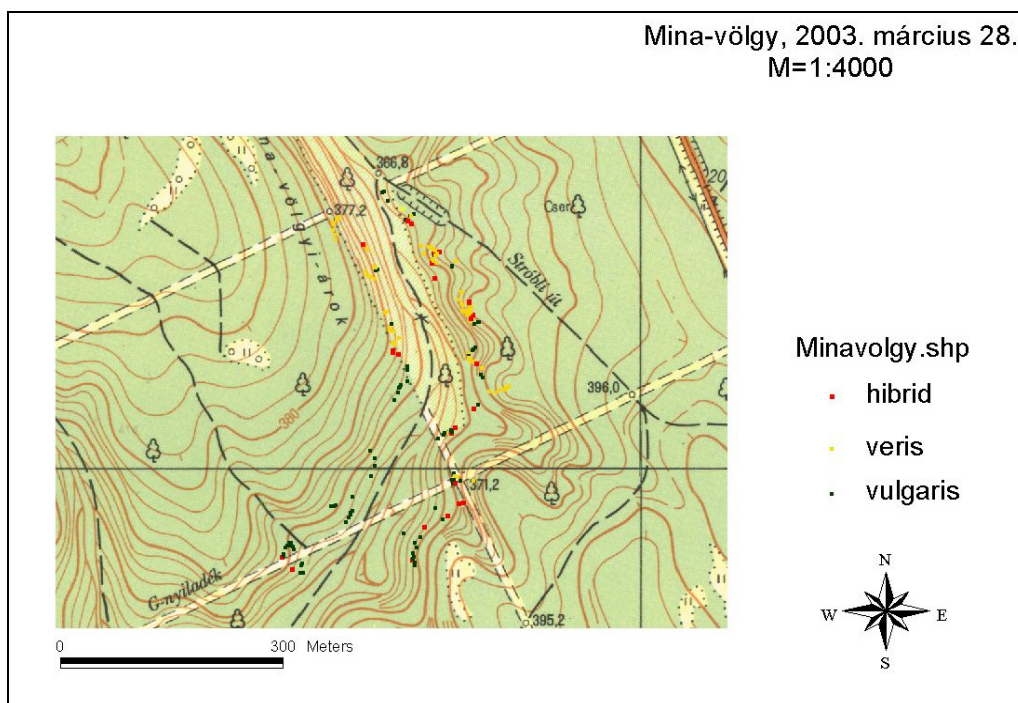
A völgy túloldalán, nyiladék mentén fordult még elő egy kisebb *P. veris* populáció, illetve ennek közelében elszórtan hibridek (9. ábra). A kb. 500 m hosszú és 150 m széles völgyszakaszon a hibridek *P. veris*hez viszonyított aránya 1:5-6. A hibridek egyedszáma 50 körülnek adódott; Simon Pál szerint a 80-as években 80-100-as állomány volt itt, 1998-ban is 80 egyedre becsülték az állományt (Mészáros és Simon 1999). Visszaszorulásuk magyarázható a *P. vulgaris* populáció nagymértékű visszaszorulásával, a fent említett völgyszakaszon mintegy 80-100 egyede fordult csak elő. A 10. ábrán a szülőfajok és hibridjük ponttérképe látható.



8. ábra. A Mina-völgy sziklás keleti oldala és a völgy alja sűrű, fiatal gyertyánossal (*Primula vulgaris* élőhelye)



9. ábra. Nyíladék a völgy nyugati oldalán (*P. veris* és hibridek előfordulása)



10. ábra. A *Primula* hibridek és a szülőfajok előfordulása a Mina-völgy felső szakaszán

Tapolcafői láprét [6]

Nagy Jenő az 1970-es évek végén a zergeboglár (*Trollius europaeus*) előfordulásának közelében figyelt fel *Primula* hibridekre (Nagy és Dános 1979). *Primula vulgaris* a hűvös és párás patakmenti égeresben fordul elő (kb. 200-300 tő), míg *Primula veris* főleg a láprét középső, jelenleg legeltetett, nyitott részén jelenik meg foltokban, de néhány egyeddel fák alá behúzódva is találkozhatunk. A két szülőfaj a fás terület szélén egymás közvetlen közelében előfordul, s bár nem találtam biztosan hibridnek tekinthető egyedet, előfordulásuk valószínűsíthető. Két olyan egyeddel találkoztam, amelynek virágzati tengelye a *Primula veris*-énél rendesen rövidebb volt, a virágzat azonban bundásbogár kártétel miatt nem volt értékelhető.

Keselő-hegy, Cuha-völgy keleti oldala

Nagy (Nagy és Dános 1979) állítása szerint talált itt hibrideket a hegy keleti, völgy felé néző oldalán, én azonban csak *Primula vulgaris*-okkal találkoztam. A hegy teteje nyitott, az újulát kb. 15 éves lehet, emiatt sűrű és nehezen járható. A keleti oldal meredeksége hasonló a nyugati oldalhoz, erősen vadjárta hely, a talaj helyenként bauxitos, vörösesbarna színű. Az oldalon a gypszint borítása kicsi, talán még kisebb, mint a Zörög-hegy nyugati oldalán (11. ábra). *P. veris* itt nem fordult elő (a közelben, a platón sem (12. ábra)).



11. ábra. Keselő-hegy, Cuha felé néző oldala



12. ábra. A Keselő hegy cserjésedő platója

KESZTHELYI-HEGYSÉG

Büdöskúti völgy felett [7]

Megritkított, szederrel sűrűn borított cseres-tölgyes erdőrészletben, a Pad-kő felé vezető erdei út mentén fordultak elő zömmel a hibridek (10 egyed), *P. veris* társaságában. *P. vulgaris* a közelben mindenhol gyakori.

Büdöskút, Hatlábú pajta feletti ÉK-DNY irányú vonulat tetején [8]

Nyiladék közelében, cseres-tölgyes állományban figyeltem fel hibridekre. Gyepszintben gyakori az *Iris variegata*, *Adonis vernalis*, *Origanum vulgare*, *Asphodelus albus*, a cserjeszintben főleg *Euonymus europaeus*, *Crataegus monogyna*. A vonulat keleti oldalán gyertyános-tölgyesben gyakori a *P. vulgaris*, de a tetőn is előfordul. *Primula veris*-sel a vonulat tetején kis foltokban lehet találkozni, ezekben a foltokban fordulnak elő hibridek is. (15-20 hibrid, 100-150 *P. veris*)

Pető-hegy északi oldalán [9]

Elegyes karszterdőben találtam egy tő hibridet, a *Primula auricula* ssp. *hungarica* előfordulása alatt, a sziklától kb. 20 m-re. *Primula veris* gyakori itt, míg *P. vulgaris*-t a közvetlen közelben nem láttam, inkább a közeli, gyertyános-tölgyes állományokkal borított völgyekben jellemző.

Láz-tető, Tizenkilences nyiladék mentén [10]

A bakonyi Zörög-hegyhez hasonlóan itt is alul a völgyben és a hegy lábánál fordul elő sok *P. vulgaris*, míg a nyiladék mentén és a tetőn megjelenik a *P. veris* is. Mintegy 25-30 hibrid egyeddel találkoztunk a Tizenkilences nyiladék mentén (13. ábra), ennek is felsőbb szakaszán, illetve a tetőn cseres-tölgyesben, *Corydalis cava*, *Ficaria verna*, *Daphne laureola*, *Allium ursinum* dominanciájú gyepszintben. A Láz-tető nyugati, dolomitkibúvásos, törmelékes oldalának felső részén még 1998-ban láttam egy-két hibridet, a nyiladékon azonban nagyobb egyedszámban előfordulnak.



13. ábra. Tizenkilences nyiladék
(Láz-tető)

Várvölgyi bányaudvar déli oldala alatt (Kis-Láz északi részén) [11]

Dr. Sonnevend Imre bukkant itt hibridekre néhány nappal közös bejárásunk előtt. A dolomitbánya déli oldalától mintegy 60 m-re levő K-NY irányú völgyben sok *Primula vulgaris* található bükkösben. A szint: *Fagus sylvatica*, *Fraxinus excelsior*, *Carpinus betulus*, *Tilia platyphyllos*, *Sorbus torminalis*. Cserjeszint gyengén fejlett. Gyepszint jellemző elemei: *Galium odoratum*, *Sanicula europea*, *Primula vulgaris*, *Ajuga genevensis*, *Tamus communis*, *Orchis purpurea*, *Salvia glutinosa*, *Ornithogallum umbellatum*, *Geum urbanum* stb. A völgy északi oldalán, a bánya alatt kis kiemelkedésen elegyes karszterdő folt. A bányaudvar felőli nyitottabb északi oldalon, kis elszigetelt foltban fordul itt elő a *P. veris* mintegy 20-30 egyedből álló kis megmaradt populációja, melyek között találtunk hibrideket (5-10 egyed). Itt a lombkoronaszintben megjelenik a *Fraxinus ornus*, *Quercus pubescens*, *Quercus cerris*, *Acer campestre*, míg a gyepszint jellemző fajai a *Mercurialis perennis*, *Chrysanthemum corymbosum*, *Vinca minor*, *Brachypodium pinnatum*, *Carex alba*, *Campanula persicifolia*, *Veratrum nigrum*, *Adonis vernalis*, *Allium ursinum*, *Polygonatum odoratum*, *Glechoma hederacea*, *Cynanchum vincetoxicum*, *Clematis recta*, *Orchis purpurea* stb. A *P. veris* élőhelyén az elszáradt borókák arra utalnak, hogy valamikor sokkal nyitottabb lehetett ez a terület.

4.1.2. A *Primula* hibridek jellemző előfordulásainak tipizálása; ökológiai, természetvédelmi vonatkozások

Az előfordulások csoportosításánál a *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 Keszthelyi-hegységben és az Északi-Bakonyban a *Primula veris* fordul elő szigetszerűen a *P. vulgaris* areájában, míg a déli-bakonyi és a bakonyaljai előfordulásokra inkább ennek ellenkezője jellemző.

4.1.2.1. Hibridek megjelenése a *Primula veris* tipikus élőhelyein

Mészkedvelő erdőkben:

Dolomit alapkőzetén, jellemzően déli kitettségben kialakult, laza, ligetes, kis lombkorona záródású társulásokban, jellemzően *P. veris* közelében bukkantam hibridekre (14., 15. ábrák). Előfordul, hogy a hibridelőfordulás közvetlen közelében *P. vulgaris* nem is találunk. Itt attól néhány tíz méternyire, zártabb cseres-tölgyesben találtam egyedeit.



14., 15. ábrák. Hibrid előfordulás és környezete a Kis-Zörög-oldal déli lejtőjének felső részén, mészkedvelő tölgyesben (piros nyíl jelzi a hibridek előfordulásának helyét)

Meszes talajon kialakult lápréteken:

A Tapolcafői lápréten a *Primula vulgaris* jellemzően patak mentén, égeresben, fűzesben míg a *P. veris* főleg nyílt réten fordul elő, néhány egyede behúzódik az erdőbe, a szülőfajok kis helyen egymás közvetlen közelében előfordulnak (16. ábra). A fűzes melletti réten találtam néhány, a *P. veris*-nél rövidebb virágzati tengellyel rendelkező példányt. (Nagyon erős bundásbogár-kártétel és a késői megfigyelési időpont miatt teljes bizonyossággal nem állítható, hogy sikerült itt megtalálni a Nagy és Dános (1979) leírásában szereplő hibrideket.)



16. ábra. A potenciális hibridelőfordulás helyszíne a Tapolcafői lápréten

Takács (ex verb.) megfigyelése hasonló előfordulásra utal; a devecseri Széki-erdőben láprét szélén látott hibrideket. A közelben a kiemelkedő térszíneken előfordult a *P. veris*, míg a lápréten gyakori volt a *P. vulgaris*.

Széles nyiladékokon:

Olyan populációkban, ahol a *P. veris* megjelenése tipikus, azaz tisztásokon, nyiladékokon, a hibridek – gyenge kompetíciós képességük miatt - valóban nagyon kis gyakorisággal jelennek meg (vö. Woodell 1965). Ilyen előfordulás figyelhető meg az eplényi sípályán (17. ábra), ahol 250-300 egyedből álló *P. veris* populációkban bukkan fel egy-egy hibrid. (0,5-1 % gyakoriság *P. veris*-hez képest). A dolomit alapkőzet és a magasság itt is adott.

17. ábra. Egy-egy hibrid előfordul az eplényi sípályán *P. veris*-ek között



4.1.2.2. Hibridek előfordulása a *Primula veris* nem tipikus élőhelyein

Cseres-tölgyesben, kevésbé zárt gyertyános-tölgyesben:

Ez tekinthető talán a legjellemzőbb hibrid-előfordulásnak. Nyitottabb, kevésbé záródott lombkoronasztintú erdőkben a *P. veris* előfordulása szintén atipikusnak tekinthető; jellemzően kicsi, foltszerű populációkban maradtak fenn állományai a lombkorona-záródás miatt. (Metapopulációkban való előfordulás ezeken a értelmezhető.) Ilyen helyeken a *Primula veris*-ek közvetlen közelében szálszerű hibrid-előfordulással találkozhatunk. Előfordul az is, hogy a hibrid-előfordulás közelében a záródott lombkorona miatt csak *P. vulgaris*-ok vannak. A kitettség és a tengerszint feletti magasság nem meghatározó, a dolomit alapkőzethez sem kötődik ez a megjelenés olyan szorosan (az előfordulások jelentős hányada (dachsteini) mészkövön van). Platóhelyzetben legjellemzőbb ez az előfordulás. A vadjárás általában jelentős, gyakran csapások, erdei utak, nyiladékok közelében jelennek meg a hibridek (itt nagyobb az esélye a *P. veris* fennmaradásának). Itt sem tömegesen jelennek meg ezek, de gyakrabban, és lényegesen magasabb számban figyeltem meg őket, mint füves eplényi nyiladékokon. (*P. veris*-hez viszonyított gyakoriságuk ezeken az élőhelyeken a 40-50 %-ot is elérheti.)

A szülőfajok és a hibridek előfordulási körülményei ezeken az élőhelyeken általában nagyon hasonlóak. Woodell (1965) megállapítása valószínűleg ehhez hasonló előfordulási körülményekre vonatkozhat.

Nagy (1979) is megfigyelte, hogy hibridek zömmel erdei nyiladékokon, mesterségesen kialakított tisztásokon, tarvágásokon fordulnak elő. Amint azonban újra megindul a sarj növekedés és a cserjeszint is zártabbá válik, a ritkulás bekövetkezik.

Ilyen jellegű hibridelőfordulások helyszínei:

Olaszfalu fölött, Táblafai elágazónál (18. ábra),

Büdöskúti-völgy, Hatlábú pajta feletti vonulat (19. ábra),

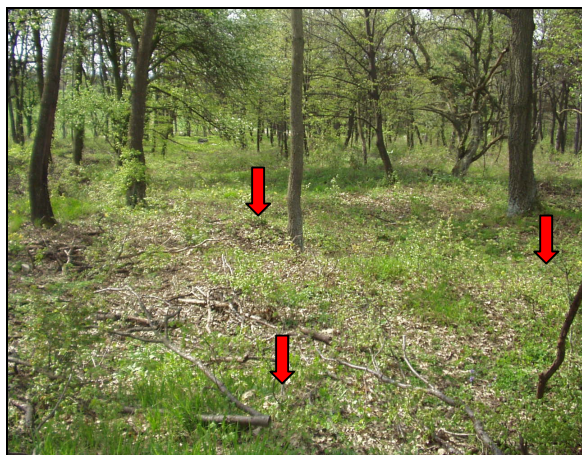
Láz-tető (Keszthelyi-hegység) platóján (20. ábra),

Büdöskút, Pad-kő felé vezető erdei út (21. ábra),

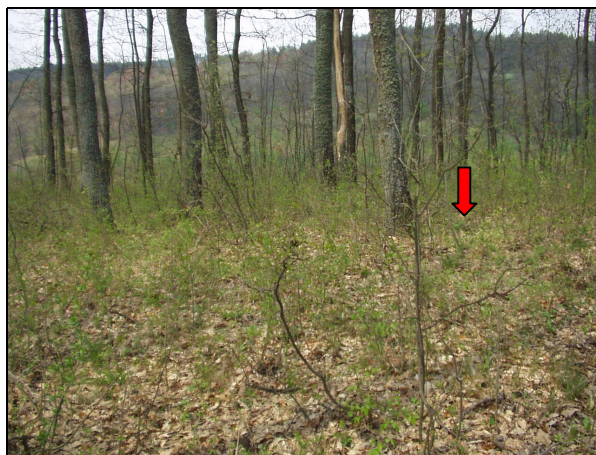
Zörög-tető (Keleti-Bakony) plató (rég. Rómer Flóris kilátó közelében,

Kis-Zörög-oldal platóján (22. ábra),

Ördögároktól Csesznek felé vezető turistaút mentén (23. ábra).



18. ábra. Táblafa, Olaszfalu



19. ábra. Büdöskúti-völgy, Hatlábú pajta feletti vonulat



20. ábra. Láz-tető platója



21. ábra. Büdöskút, Pad-kő felé



22. ábra. Kis-Zörög-oldal platója



23. ábra. Bakonyoszlop alatt

Elegyes karszterdőben:

Főleg a Keszthelyi-hegységben találkozhatunk ilyen erdőtípusban való megjelenéssel, amely kondícióit tekintve hasonló az előzőhöz. A dolomit alapkőzet azonban hangsúlyos, és itt is a *P. veris* atipikus megjelenése jellemző. A Pető-hegy északi oldalán, a *P. auricula ssp. hungarica* termőhelye alatt találtam egy egyedet, a Várvölgy alatt levő bánya déli oldalán, északi kitettségben előforduló hibrid populáció mérete 5-10 körüli volt. A bánya alatti zárt lombkoronaszintű erdőben a *P. veris* mintegy 20 körüli egyedszámú izolálódott populációja vegetál. Hibridekkel a *P. veris* populáció közvetlen közelében találkoztunk, a közeli völgyben, bükkösben nagy *P. vulgaris* populáció él.



24. ábra. A Kis-Láz feletti előfordulás helyszíne

Hibrid zónában:

A Zörög-hegyi előfordulási adatokból kiindulva és az ismert előfordulások helyszíneit vizsgálva feltételezésem az volt, hogy a hibridizáció jelensége szorosan kötődik a felszínen levő földolomit-előfordulásokhoz, viszonylag nagyobb tengerszint feletti magasságon, főleg nyugati kitettségben kialakuló jellemzően cseres-tölgyes - bükkös határán kialakuló átmeneti jellegű élőhelyekhez.

4.1.2.3. A hibrid zóna

A Zörög-hegy nyugati oldalán előforduló hibridek egyedszámát tekintve terepbejárásaim során ezt megközelítő előfordulást nem találtam. **Csak itt figyelhetők meg olyan 10-30 m szélességű szakaszok, ahol kizárólag hibridek fordulnak elő.** Ez a megfigyelés egybevág Kálmán et al. (2003) tapasztalataival. Megjelenésében ehhez az élőhelyhez legjobban a Nagyvázsony feletti, észak-déli irányban húzódó Mina-völgyi árok és a Láz-tető (Keszthelyi-hegység) hibridjeinek élőhelye hasonlít.

Az Északi-Bakonyban a Huszárokelőpuszta alatti Somberek-tető tűnt kitettsége és tengerszint feletti magassága miatt olyan lokalitásnak, ahol *P. veris* és hibridek előfordulására számítani lehetett. A tetőn kis kiterjedésű cseres-tölgyes által körülvelt sziklagyep is található, de sem itt, sem a sziklagyep alatti mészkősziklák között nem találtam egy *P. veris* egyedet sem. Azt gondolom, hogy a közelben levő, nagy kiterjedésű bükkösök miatt ennek betelepülésére nem is lehet itt számítani.

Noha a predikciós térképezés során végzett elemzés szerint a kitértség nem kizárólagos meghatározója az előfordulásnak, szerepe nem elhanyagolható. Nem bizonyítja jobban ezt az a tény, hogy a Cuha-völgy bal oldalán, a Zörög-heggyel szembeni vonulaton, a Keselő-hegyen Naggyal ellentétben (Nagy és Dános 1979) egyetlen *Primula veris* egyedet, ennek következtében hibridet sem találtam. A Keselő-hegy Cuha-völgyre néző keleti oldala semmi másban nem különbözik a Zörög-hegy nyugati oldalától, csak kitértségében. Szálban álló földolomit itt is van a felszínen, de egyetlen *P. veris* egyedet sem találtam közelükben. *Primula vulgaris* viszont itt is, és a Keselő-hegy platóján is gyakori.

A hibrid zóna kialakulásának feltételei: szálban álló triász földolomit a felszínen, mely meggátolja a záródást a gerincen, emiatt ezen „lazább” mészkedvelő erdő alakul ki; jellegzetesen észak-déli irányú hirtelen letörésekkel tarkított vonulat(ok) meredek nyugati oldalain figyelhetjük meg, 300-400 m tengerszint feletti magasságban. Itt a *Primula veris* megjelenése atipikus („gerince szorul”), bükkös és cseres-tölgyes átmeneti zónájában (gyertyános-tölgyes, vagy sziklakibúvásokhoz, lejtőtörmelékhez kötődő edafikus sziklaerdők, mint törmelék-lejtő-erdő, vagy elegyes-karszterdő) jelennek meg a hibridek. A *Primula veris* ezeken a helyeken, főleg a nyugatra néző dolomitsziklák alatti „refúgiumokban” tömeges. Mivel ezek az élőhelyek általában a vadállomány kedvelt tartózkodási helyei, jellemző az intenzív vadjárás (főleg vaddisznó és muflon). A szubmontán-montán övben törmelékes talajon, exponált oldalakon, gerinceken a bükk (*Fagus sylvatica*) versenyképessége a termőhelyi szélsőségek miatt jelentősen meggyengül, aminek következtében ezeken a helyeken változatos összetételű, fajgazdag koronaszint alakul ki. A mezoklimatikus sajátságok, a termőhelyi szélsőségek miatt a szukszcesszió lelassul, ezért ezek a társulások menedékkül szolgálhatnak számos reliktum jellegű, védett növényfaj számára. A dolomit mállási sajátságainak megfelelően a kőzet fizikai aprózódásának eredménye nem blokkos nagy kővek görgetege, hanem apró kőzetdarabokból álló laza törmelék-lejtő, melynek víztartó képessége rosszabb, mint a mészkőgörgetegé. Ezért a termőhely vegetációjának kialakításában a száraz tölgyesekre jellemző elemek nagyobb szerepet játszanak. Talajuk üde vagy nyirkos, sekély, többnyire törmelékes, ezért gyakran változó vízgazdálkodású, ugyanakkor a talaj felső szintje nagy humusztartalmú, tápanyagban gazdag. A törmelék-lejtő erdők kétszeresen is védelmet igényelnek, egyrészt mint talajeróziót gátló véderdők, másrészt mint reliktumokat őrző különleges élőhelyek (Borhidi 2003).

A *Primula* hibrid zónák hosszanti kiterjedése jellegzetesen lényegesen nagyobb, mint szélességük. A Zörög-hegyen ennek a sávnak a hossza hozzávetőlegesen 1,5 km, szélessége átlagosan 50-60 m. A Mina-völgyi zóna is hasonló szélességű, viszont lényegesen rövidebb (kb. 500 m). A hibrid zónákat *átmeneti habitat* jellemzi, amelyhez az e körülmények között feltehetőleg nagyobb fitnessszel rendelkező hibridek jobban alkalmazkodtak, mint szülőfajaik. A *Primula vulgaris* elterjedése sokkal általánosabb ezeken a helyeken, bár a Mina-völgyben visszaszorulóban van.

Hasonlóak, csak a kisebb lejtőszög és a rövidebb lejtőszakaszok miatt nem olyan feltűnőek a Dudari-erdőben található előfordulások is (Bauer, ex verb.).

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

Dolomittörmelék-lejtő-erdő (*Primula 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

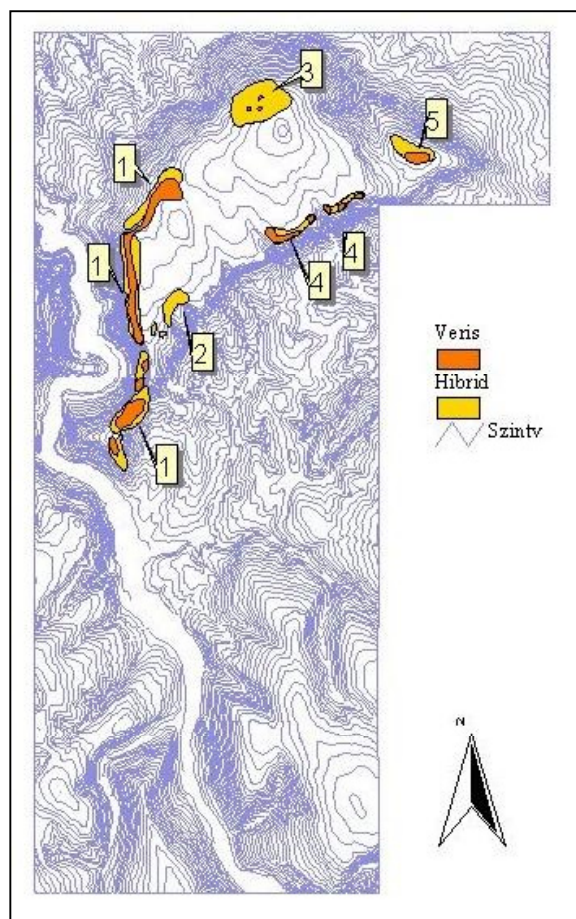
Hegyvidéki gyertyános-tölgyes (*Carici pilosae-Carpinetum* Neuhäusl & Neuhäuslova-Novotná 1964 em Borhidi 1996) – Bakony, Keszthelyi-hegység
 Középhegységi cseres-tölgyes (*Quercetum petraea-cerris* Soó 1963) – Bakony
 Genyőtés cseres-tölgyes (*Asphodelo-Quercetum roboris* (Borhidi & Járai-Komlódi 1959) 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

4.1.3. A *Primula* hibridek előfordulási körülményei a Zörög-hegyen

4.1.3.1. A *Primula* fajok lokális elterjedési térképei

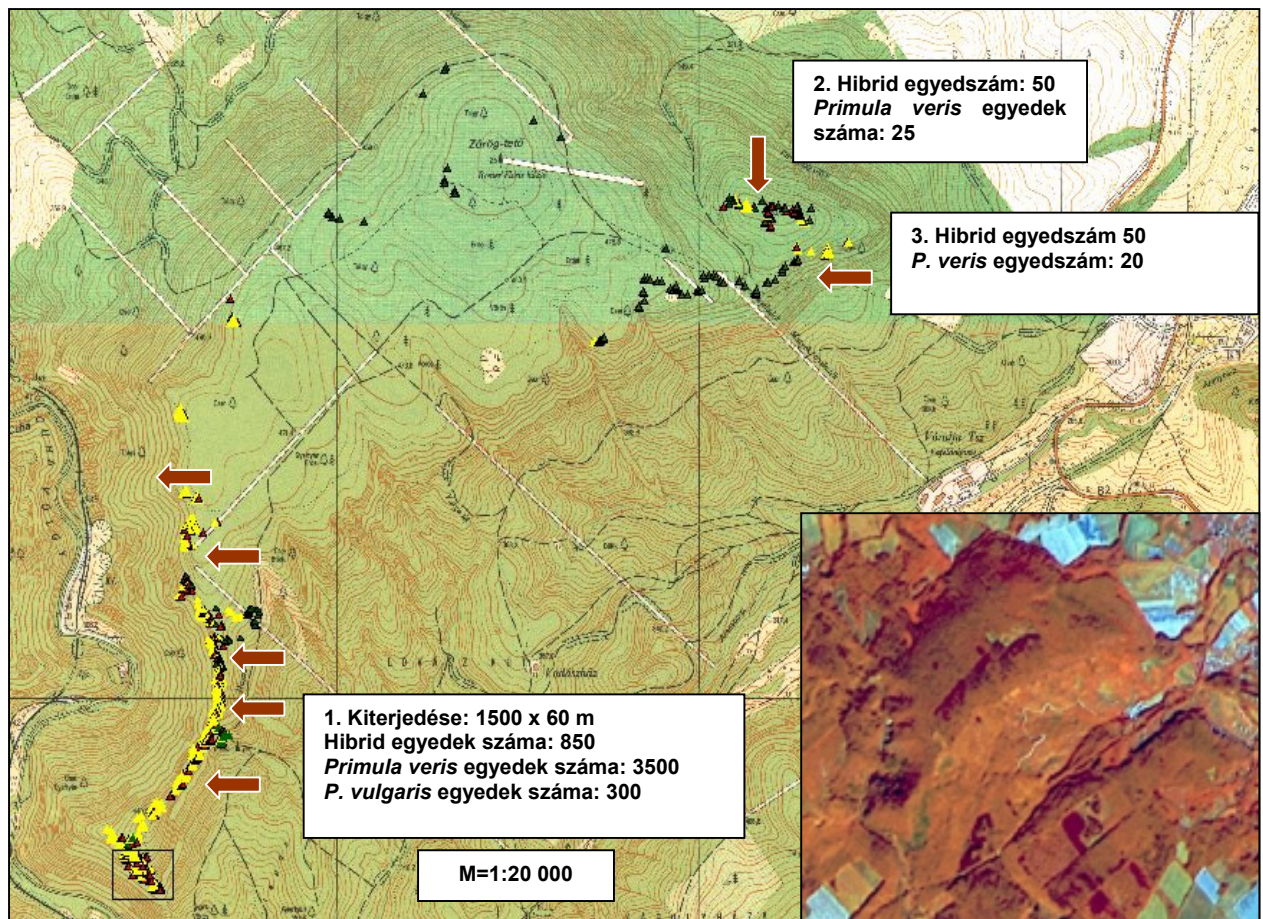
1999 tavaszán a predikciós térképezés során a Zörög-hegyen felmértük a hibridpopulációk előfordulását és nagyságát, és elkészítettük az anyanövény *Primula veris* és a hibridfaj előfordulási folttérképét (25. ábra).

2003-as terepbejárásom során a Zörög-hegyen élő hibrid- és az anyanövény *P. veris* előfordulásokat ponttérképezés során ismételten felmértem. **A Zörög-hegy sajátossága, hogy itt három különböző típusú előfordulás is megfigyelhető** (26. ábra). A *Primula veris* előfordulásainak súlypontja a plató meredek letöréseinek környékére esik, és elsősorban a nyitottabb koronaszintű tölgyes erdőkben található meg. A légifotón (27. ábra) érzékelhető, hogy a hibrid zóna az erdőtípusok közötti átmeneti sávban helyezkedik el. A hibrid taxon populációi többnyire a *P. veris* közvetlen közelében találhatók (28., 29. ábrák), mely esetünkben is igazolja azt a megfigyelést, hogy a hibrid alakok megjelenése a *Primula veris*-hez kötött, a magfejlődés során jelentkező defektus miatt csak a *P. veris* x *P. vulgaris* keresztezésből származik életképes hibrid mag (Valentine 1956, Woodell és Valentine 1961-62).



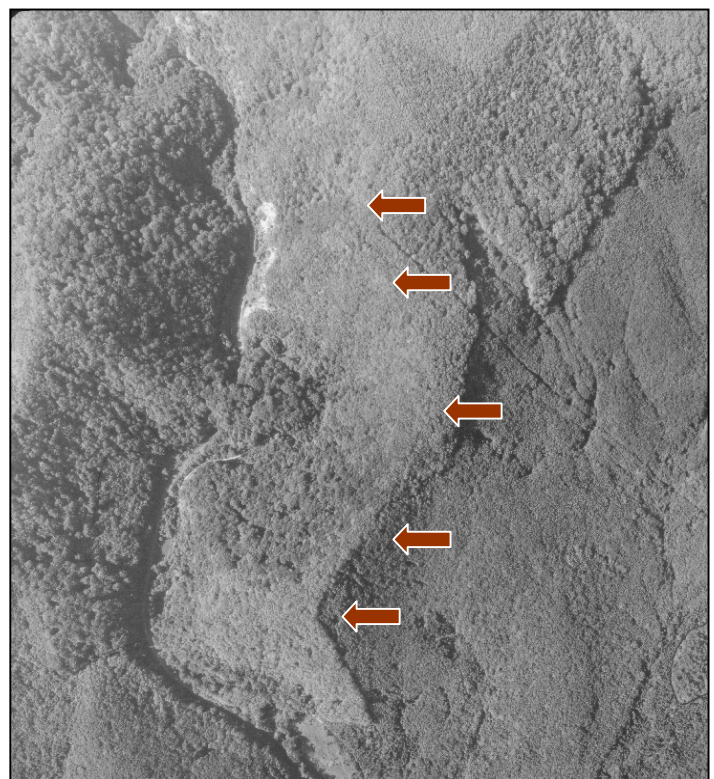
25. ábra. A *P. veris* és a hibridek előfordulásai a területen

A hibrid populációk azonban jobban tolerálják az árnyékoltságot, mint a *P. veris* populációi, záródottabb erdőkben is előfordulnak.

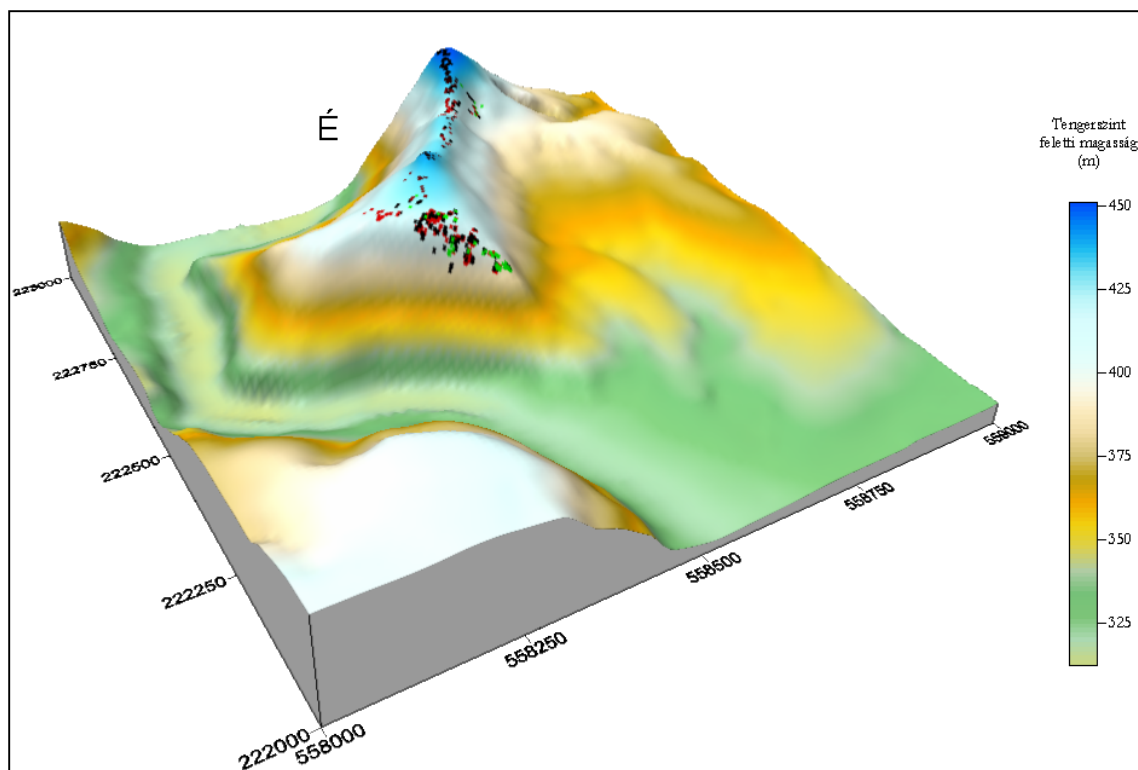


26. ábra. Három jellegzetes hibrid előfordulás a Zörög-hegyen*
(1. Hibrid zóna, 2. Cseres-tölgyes, 3. Mészkevelő tölgyes típusú előfordulás)

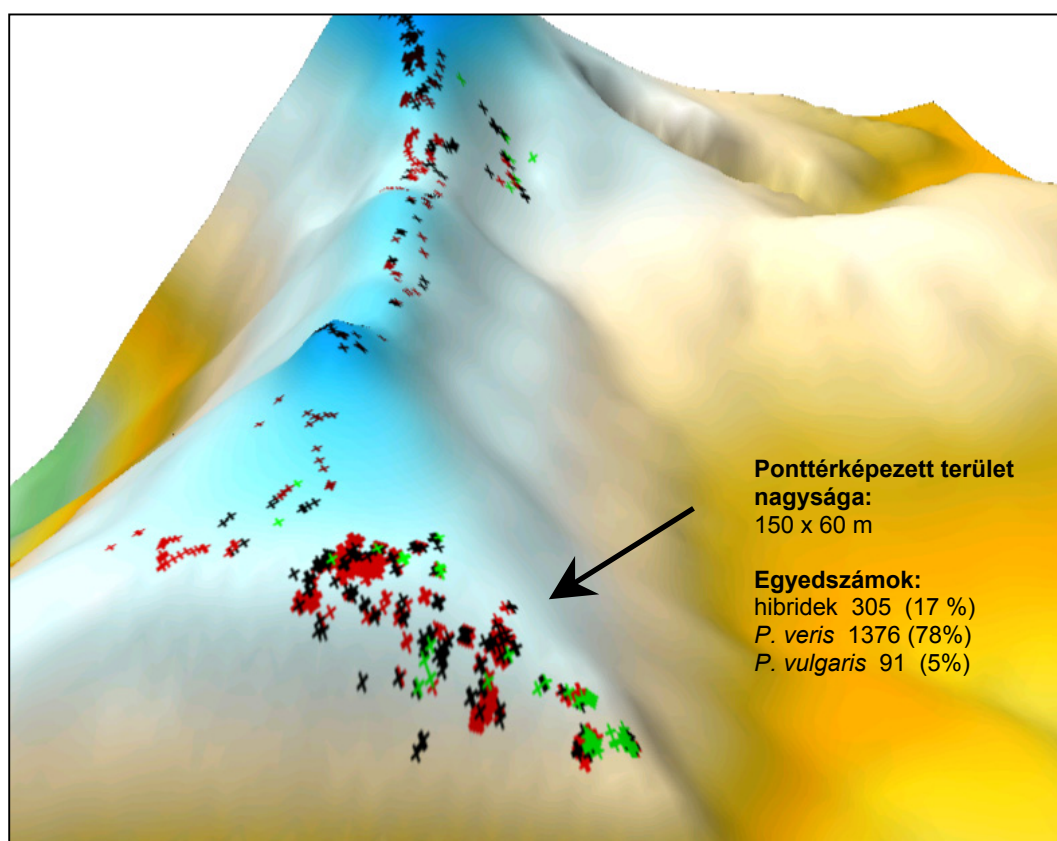
27. ábra. A Zörög-hegy déli része légifotón (2001), nyilak jelzik a hibrid zóna helyét (Állami Erdészeti Szolgálat, Veszprém)



* A kutatási területet ábrázoló űrfotóra vonatkozó copyright: CNES (1998-1999), terjeszti a SPOT IMAGE (1999), előfeldolgozást végezte a FÖMI.



28. ábra. A Zörög-hegy déli nyúlványának átnézetű domborzati képe a *Primula* előfordulásokkal



29. ábra. A hibrid zónán belül a legsűrűbb ponttérképezett terület elhelyezkedése
(Mindkét ábrán zöld szín jelöli a pollenadó *Primula vulgaris*-t,
piros az anyanövény *P. veris*-t; hibridjük előfordulásai fekete színnel vannak jelölve.)
(A domborzati modell *Golden Software Surfer 8.0* térinformatikai programmal készült.)



30. ábra. A *Primula veris* tömeges populációi maradtak fenn a nyugatra néző dolomitsziklák alatt

4.1.3.2. Az anyanövény *Primula veris* populációk méretének a rendelkezésre álló fény mennyiségétől való függése

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. Megfigyeltük, hogy a *P. veris* populációk mérete arányos a lombkorona nyitottságával. Legnagyobb méretű populáció (összességében mintegy 3500-4000 egyedszámú) a Zörög-hegy mintegy 2 km hosszú déli gerince közelében és nyugati oldalának felső részén kb. 70-75 % lombkorona záródással jellemezhető erdőben található (25. ábra [1]). A *Primula veris* inkább foltokban jelenik meg, különösen nagy állományai figyelhetők meg nyugatra néző dolomitsziklák alatt (akár 200-250 egyed/25m²) (30. ábra).

Ehhez egyedszámban közelítő foltok a gerinc mentén haladva északabbra is előfordulnak, azonban a gerinc végén, a plató kiszélesedésénél és a Huszár-út menti üde, zárt platós részen 90 % záródású gyertyános-tölgyes állományban csak *P. vulgaris*-ok és hibridek fordulnak elő, *P. veris*-ek nem (25. ábra [2]). A teljesen záródó részokről eltűnik, a nagy, 90-95 % záródású területeken (mint például a Zörög-hegy Vinye felé eső egyes részei) nagyon alacsony egyedszámban (0-10/100 m²) találkozhatunk vele; ezeken a helyeken tömegesebb a *P. vulgaris*, és a hibridek is főleg ezzel egy időben jelennek meg (25. ábra [3]). A Zörög-hegy keleti végén található Kis-Zörög oldal meredek déli részén nyitott, melegkedvelő tölgyes állományban bukkantam egy nagyobb, mintegy 50 egyedet tartalmazó *P. veris* foltra (25. ábra [4]), melyek között mintegy 40 %-os gyakorisággal jelennek meg a hibridek. A Kis-Zörög oldal platóján a hibridek előfordulása 70-80 %-os záródású cseres-tölgyes állományhoz köthető, amelyben előfordulnak kisebb *P. veris* foltok is (25. ábra [5]). Ezen a részen kétszer annyi a hibridek száma, mint az anyanövényé (22. ábra, 7. táblázat). *A különböző mértékben záródott lombkoronával párhuzamosan tehát térbelileg strukturálódott P. veris populációk mozaikja figyelhető meg a kutatási területen.* A foltok demográfiája a lombkorona záródással összefüggésben változik; ami pedig az erdő regenerációs ciklusának (szukcesszió) megfelelően halad előre. Feltételezésem szerint a *P. veris* a keleti és a déli irányból

települhetett tarvágás, vagy egyéb erdőnyitási mód következtében a hegyre, és az erdő felnövekvésével párhuzamosan szorulhatott a hegy gerincére, illetve a platóra.

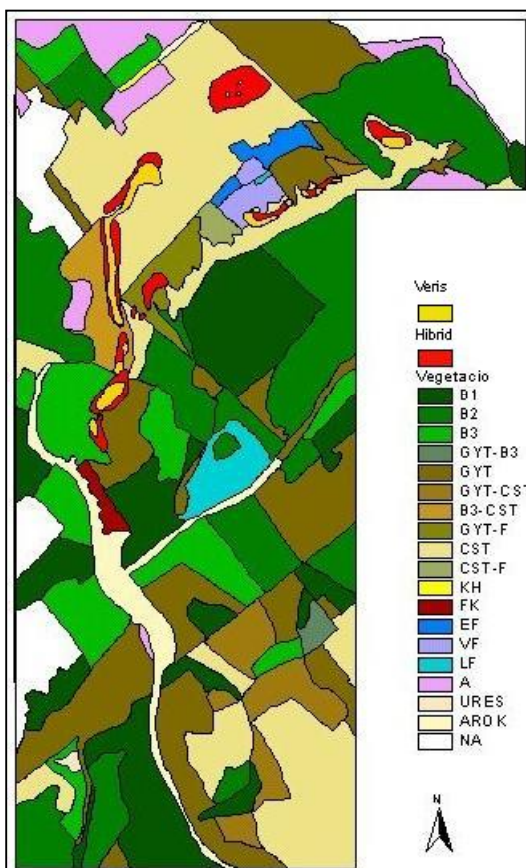
Jelenleg azokon a helyeken perzisztál, ahol elegendő fény áll számára rendelkezésre, azaz valamilyen –jelen esetben edafikus - okok miatt nem tudott záródni teljesen az erdő. Ha összevetjük az előfordulási foltterképét és a terület geológiai térképét (bakonyszentlászlói szelvény, *Magyar Állami Földtani Intézet 1982*) azt tapasztaljuk, hogy a foltok helyei nagymértékben egybeesnek a plató szélein és a gerinceken húzódó felső triász dolomitformációk jelölt helyeivel.

A populációk előfordulási súlypontjainak meghatározásához első megközelítésben az erdészeti üzemterv alapján készített fedvényeket használtuk (31-34. ábrák), melyek segítségével megállapítható, hogy a *Primula veris* populációk jellemzően sekély termőrétegű rendzinán (illetve köves-sziklás vázталajon), cser és tölgy dominanciával jellemezhető erdőtípusokban fordulnak elő.

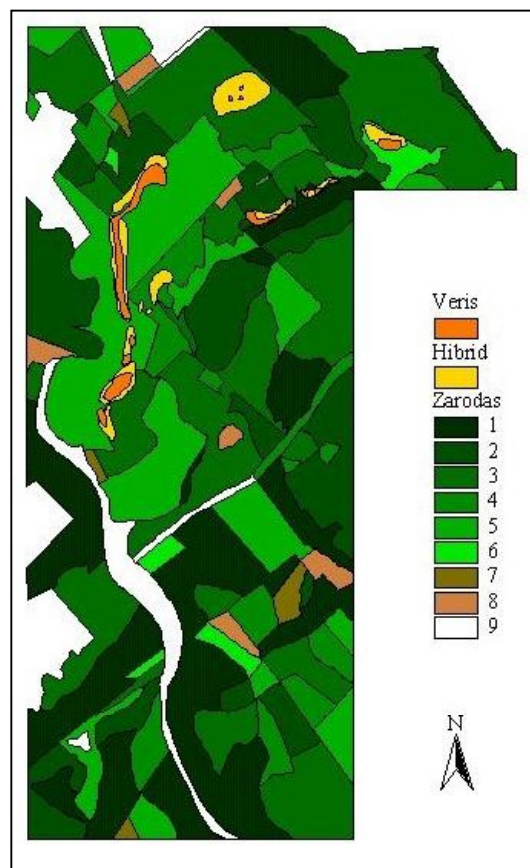
Az üzemtervek azonban nem különítik el a gerinceken levő nyitottabb, más jellegű állományrészeket, csak az látszik, hogy különböző típusú erdőtagok találkozásáról van szó (ld. a hegy déli nyúlványa - 31. ábra). Az erőteljesebb populációk zöme idős erdőkben, 70-75%-os záródás mellett fordul elő. A hibridek előfordulása szorosan köthető a *Primula veris*hez, azonban árnyéktűrésük révén záródottabb erdőkben is találkozhatunk erőteljes egyedekkel. E módszerrel azonban a vegetációban megjelenő erdőrészleten belüli különbségek nem deríthetők fel, ezért részletes cönológiai vizsgálatokat is végeztünk, amelynek eredményeit a következő alponban ismertetem.

Ha feltételezzük, hogy az árnyéktűrőbb *Primula vulgaris* erdei habitatokban metapopulációkat képez (Valverde és Silvertown, 1997), akkor ez a feltételezés megállja a helyét a fényigényesebb *P. veris* esetén is: terepi tapasztalataink alapján egyrészt a kolonizáció mértéke összefüggésben van a lombkoronában keletkező résekkel, másrészt a lokális populációk mérete a lombkorona záródásával csökken, és megfelelő „utánpótlás” híján a populáció ki is pusztulhat. Valverde és Silvertown (1997a, 1997b) *Primula vulgaris*-ra létrehozott metapopulációs modellje és ebből levont következtetései nagy segítséget nyújtanak a Zörög-hegyen élő *P. veris* populációk dinamikájának megértésében. A modellezés alkalmazhatóságát tekintve a szülőfajok között a rendelkezésre álló rések fajok által történő elfoglalhatósága szempontjából van lényegi különbség, mégpedig az, hogy magbank viselkedés szempontjából a *P. veris* a „tranzien” típusba tartozik, azaz a *P. vulgaris*-sal szemben nem képez magbankot; a magvai gyakorlatilag keletkezésük évében kicsíráznak (ha nem, akkor elhalnak) (Csontos 2001), továbbá terjesztésükben elsődlegesen a szélnek van szerepe (Grime 1978), míg a *P. vulgaris* magjainak terjesztésében hangyák és rágcsálók vesznek részt (Valverde és Silvertown 1995). Ebből adódóan feltételezhetjük, hogy a *P. vulgaris* rekolonizációs képessége valamivel jobb lehet, bár Valverde és Silvertown is jelentősebbnek tartja a „résnyílás” következtében alkalmassá váló élőhelyeken az idős egyedeken keresztül történő (re)kolonizációt, mint a magbank jelentőségét.

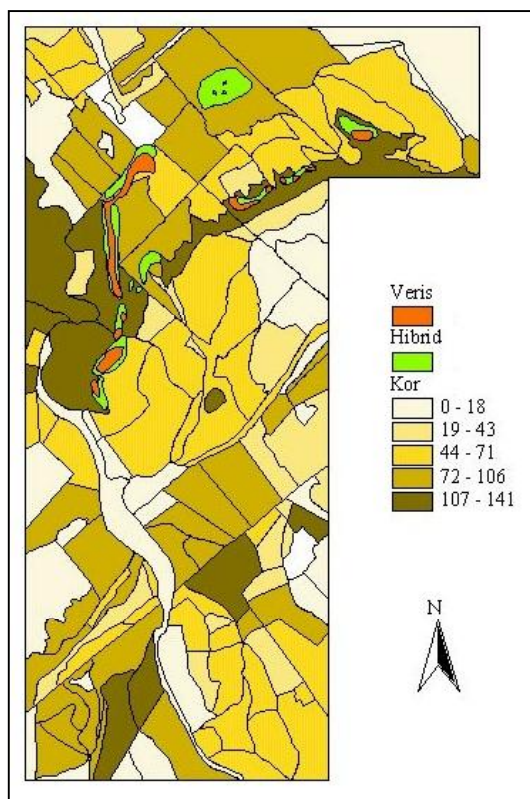
A hosszú élettartam fontos szerepet játszhat a környezet indukálta extinkció elkerülésében. Boyd et al. becslése szerint (1990) a *P. vulgaris* egyedek 10-30 évig élnek. Tamm (1972) is hasonló élettartamot figyelt meg a *P. veris* esetében, optimális körülmények között e faj élettartamának felső határa valamivel magasabb (50 év körüli). A várható élettartam azonban függ az egyedek aktuális életkorától. Például Ehrlén és Lehtilä (2002) becslése szerint egy *Primula veris* populációban a magoncok várható élettartama 6,9, a kis vegetatív egyedeké 14,4, a közepes méretű vegetatív egyedeké 29,1 a nagy vegetatív egyedeké 38,9, míg a virágzó egyedeké 33,6 évnek adódott. Valverde és Silvertown lombkorona záródási dinamikán alapuló modellje szerint – a diszturbancia mértékétől függően – 113,78 és 30,56 év alatt nyílik újra kolonizációra alkalmas lék az erdő ugyanazon pontján. Ha egy adott helyen ez a magasabb értékhez közelít, nagy a valószínűsége az adott helyen a populáció kihalásának.



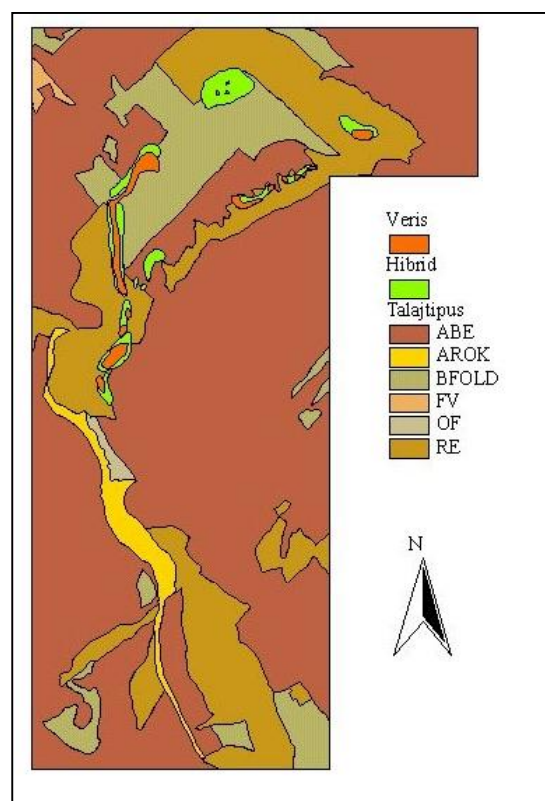
31. ábra. Vegetációtípusok
(jellemző fafaj dominanciájának jelölésével)



32. ábra. Lombkorona záródás
(kódolás: 1=96-100 %, 2=91-95 %, 3=86-90%, 4=81-85 %, 5=71-80 %, 6=61-70 %, 7=51-60 %, 8=50 %>, 9=árok)



33. ábra. Erdőrészlet fafajainak kora (év)



34. ábra. Előforduló talajtípusok

Kéry et al. (2000) különböző méretű *Primula veris* populációk vizsgálata során megállapították, hogy a 200-nál kisebb egyedszámú populációk esetében az egyedenkénti magszám nagyon lecsökken. Kimutatták, hogy a megporzást végzők közül a poszméhek a virágok nagyobb százalékát porozzák meg nagy populációkban, mint kis populációkban. A nem megfelelő minőségű és mennyiségű pollen magyarázat lehet a kis populációk csökkent termékenysége. Annak a valószínűsége, hogy megfelelő pollen kerüljön a virágokra akkor a legnagyobb, ha a két morf azonos arányban fordul elő. A morfok optimális 1:1 arányától való eltérés kis populációkban sokkal jelentősebb, mint nagy populációkban; ami csökkenti a megfelelő pollenhez való jutás esélyét. A kis populációk csökkent szaporodóképességük miatt jobban ki vannak téve a rövidtávon történő kihalás veszélyének, hosszú távon pedig kockázati tényező az, hogy a környezeti változásokhoz kevésbé képesek alkalmazkodni.

<u>Előfordulások</u>	<i>Primula veris</i>	Hibridek	Hibridek <i>P. veris</i> hez viszonyított aránya (%)
Kis-Zörög oldal teteje	25	50	200
Kis-Zörög oldal déli oldala	50	20	40
Zörög-hegy Cuha-felőli gerince	3500	850	24
Bakonyoszlop	30	10	33
Eplény sípálya	1000	6	0,6
Eplény, sorompó közelében	15	6	40
Csengőhegy, Táblafa	150-200 (a hibridek közvetlen közelében)	60	35
Mina-völgy	300	50	17
Várvölgy	40	10	25
Láz-tető	300	30	10
Büdöskúti-völgy	150-	10	6,7
Büdöskút, Hatlábú pajta feletti vonulat	80	15	19
Pető-hegy	100	1	1

7. táblázat. A hibridek és az anyanövény *Primula veris* egyedszáma az egyes előfordulásokban. Az egyedszám és a hibrid:*P. veris* arány alapján veszélyeztetett előfordulásokat félkövér betűtípus jelzi.

A *Primula vulgaris* areájában elszigetelten jelen lévő, kisméretű *Primula veris* populációk fokozottan veszélyeztetettek (7. táblázat). Hibridizálódás következtében génállományuk felhígul, majd fokozatosan eltűnnek a populációból. A populációméret csökkenés oka fragmentáció, a erdős területeken a fényigényes faj a lombkorona-záródást nehezen tolerálja. A Zörög-tető cseres-tölgyesében 1999-ben még láttam *P. veris*eket, és a Kis-Zörög oldal tetején is legalább 100-120 egyedes populáció volt. A többi, kis populációméretű hibrid lokalitás veszélyeztetett az anyanövény populációjának veszélyeztetettsége miatt, ezeken a helyeken utánpótlásra az elszigeteltség miatt nem is nagyon lehet számítani. Megoldást jelenthetne ezeken az élőhelyeken „lékek” nyitása, melynek révén a *P. veris* populációja megerősödhetne. A legkisebb életképes populációméret 40-50 egyed lehet, ez alatti egyedszám esetén valószínűleg léknyitással sem akadályozható meg a populáció kipusztulása. A genetikai változatosság fenntartása kis populációkban csak néhány generáción át lehetséges. Évelő növények (különösen ivartalan szaporodással) ezt hosszú időn át meg is teszik, de ezzel gyakran az adaptációban maradnak le, ha a környezet változóban van. A populációméret evolúciós dilemmáit a természet sokszor úgy oldja meg, hogy egyszerre nagy is és kicsi is. Egy nagy populáció több kisebb szubpopulációra tagolódik, melyek között mérsékelt migráció is lehetséges (Velich szerk. 2001)).

Jacquemyn et al. (2002) kis *Primula elatior* populációkban is úgy találták, hogy az egyes egyedek termékenységi magyszáma jelentősen alulmúlta a nagyobb populációkból származókéét. A fenti vizsgálatok bizonyítják, hogy erdei *Primula* fajok kis populációi kisebb fitnessszel rendelkeznek, mint a nagy populációk. Ha a populáció egyedszáma egy kritikus érték alá csökken, akkor a populáció már nem tekinthető „ideális”, azaz mendeli populációnak, és éppen a kis egyedszámból következik a géntváltozatok véletlenszerű változása az egymást követő nemzedékek során. Ennek következtében egyre allélszegényebb lesz a populáció, egyre kisebb életrevalósággal (fitnessz) rendelkeznek majd az utódok ami az alkalmazkodás hiányában és a betegségekkel szembeni fogékonyság növekedésében nyilvánul meg legszembetűnőbben (Szerényi 2003). Az, hogy a Zörög-hegyen is előfordulnak zárt lombkorona alatt *Primula veris* egyedek, hosszú élettartamuknak, perzisztenciájuknak köszönhető. Ha az edafikus vagy egyéb okból fennálló diszturbancia elég nagy, és emiatt lékek keletkezése biztosított, akkor elképzelhető, hogy az amúgy zárt lombkorona alatt élő populációk sosem halnak ki („megmentési effektus”). Valverde és Silvertown modellje szerint a *P. vulgaris* kolonizációs rátája a nagyobb felnyílt részeken a legnagyobb, ez igaz lehet a normális körülmények között nyitott helyeken előforduló *P. veris*-re is, míg a hibridek legnagyobb egyedszámban inkább záródottabb foltokban fordulnak elő, feltehetőleg rosszabb kompetíciós képességük miatt (ld. később). Az erdők záródásával a *P. veris* egyedszámát tekintve jelentősen visszaszorul, de a hibrid még árnyéktűréséből adódóan hosszú ideig túlélhet. Az idős egyedek mellett a hibridek is segíthetnek ilyen területeken a *P. veris* rekolonizációjában, ha az élőhely valamilyen oknál fogva ismét arra alkalmassá válik (*rescue effect*).

A félárnyék és fényigényes védett és veszélyeztetett fajok foltdinamikájának fenntartásában természetvédelmi szempontból a megfelelő erdőművelési eljárásoknak nagy szerepük van. A zörög-hegyi *Primula veris* populációk (és ezzel a hibrid taxon) esetében megfelelő számú optimális lék hiányában a kihalási ráta a területen feltehetőleg nagyobb, mint a kolonizációs ráta, ezért jelenleg hanyatló populációkról beszélhetünk. A rendelkezésre álló folt mérete és izoláltsága jelentősen befolyásolja egy élőhelyen a faj perzisztenciáját a kolonizáció valószínűségének megváltozása és a kis populációk csökkent reprodukciós sikerének következtében. Tamm (1972) *Primula veris* populációk vizsgálatakor megfigyelte, hogy viszonylag hosszú idő eltelik a populáció kihalásáig; az egyedek legyengülése a virágok számának csökkenésében, a levelek számának és méretének csökkenésében nyilvánul meg. Valverde és Silvertown a *Primula vulgaris*-ra kialakított metapopulációs modelljükben úgy számolták, ha a populáció mérete 5 egyed alá süllyed, a kihalás valószínűsége nagyon nagy. A bakonyi Zörög-hegy zárt részein élő metapopulációk egyedeinek száma közel van ehhez az értékhez. A terület egyes részeinek nagymértvű záródása miatt megfigyelhető a *Primula veris* populációk hanyatlása, ezért természetvédelmi szempontból elengedhetetlenek az erdészeti beavatkozások. A gyérítéseket időben, a teljes záródás bekövetkezése előtt kell végre hajtani. A felújításokat, főként a hegy cuha-völgyi oldalán a gerinctől keletre fekvő erdőkben minél előbb el kell kezdeni, hogy a felújítási időszakot ki lehessen tolni, és így a fajok számára a kedvezőbb feltételeket folyamatosan biztosítani lehessen. Megfelelő számú hagyásfa, illetve hagyásfacsoportok meghagyásával a kedvező állapot tovább is segíthető (Nagy Attila, szóbeli közlés).

A *Primula vulgaris*-hoz hasonlóan valószínűleg a *P. veris*-re is igaz az, hogy nem egyesülyi metapopulációkat alkot, azaz a foltok extinkciós-kolonizációs dinamikája instabil, ami magyarázat lehet a fajok Nyugat-Európa egyes régiókban megfigyelhető visszaszorulására (Grime 1978, Harrison 1991, Endels 2002) is. A zörög-hegyi *P. veris* populációk esetén a fent említett „megmentési effektust” a speciális domborzat idézheti elő, mely lokálisan meggátolja a lombkorona teljes záródását a gerinceken.

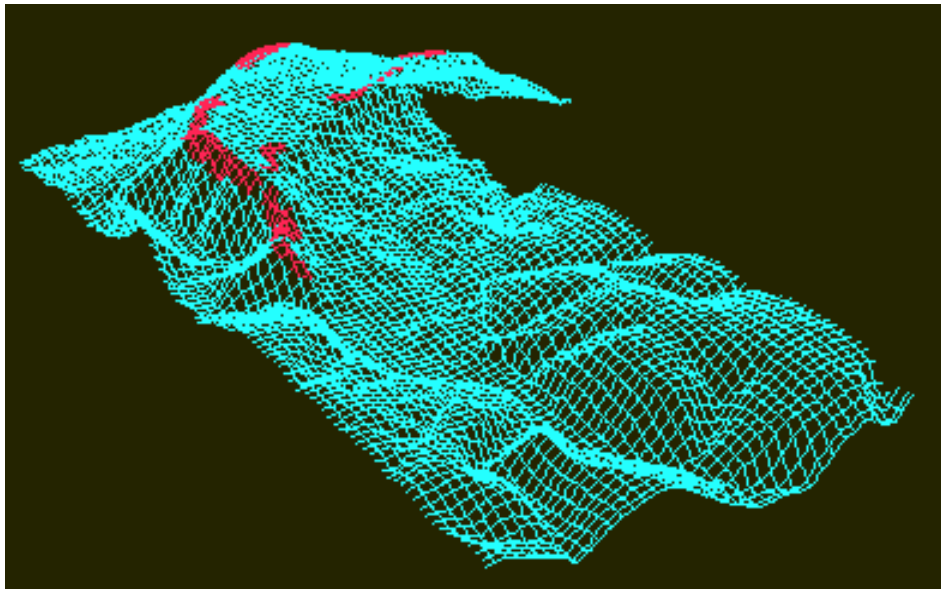
4.1.3.3. A *Primula* hibridek előfordulásának függése a domborzattól

Azt, hogy egy növényegyed tud-e egy adott helyen élni – az abiotikus környezeti tényezői közül – nagyrészt az határozza meg, hogy mennyi fényhez, vízhez, ásványi anyaghoz jut, és milyen az életterének hőmérséklete. Ezek a növényekre közvetlenül ható környezeti tényezők gyakran csak nagyon költségesen mérhetők és nehezen modellezhetők, ezért olyan környezeti tényezőket választunk ki, melyek közvetetten – az előzőkön keresztül – hatnak a vegetációra, és könnyebben megragadhatók. Ilyen például az éghajlat, az alapkőzet és a domborzat. Régóta ismert a domborzat és a vegetáció között fennálló szoros összefüggés; számos megfigyelés és tapasztalati tény támasztja alá azt a megállapítást, hogy bizonyos közzettani és éghajlati adottságok mellett hasonló domborzati helyzetben igen hasonló, illetve azonos vegetációtípusok találhatók. A domborzat vegetáció-mintázat meghatározó szerepe közismert, de hatása csupán másodlagos. A „közvetítő” a termőhely ökológiája (vízháztartás, hőháztartás, tápanyaggazdálkodás, fény, klíma), amelynek kialakulásában – középhegységi viszonyok között – a domborzat döntő szerepet játszik (Jakucs 1962). A domborzat markánsan megváltoztathatja a növényekre közvetlenül ható környezeti tényezők hatásának intenzitását, ezért szerepe igen fontos a fajok előfordulásának meghatározásában is (Zólyomi et al. 1954, Franklin 1998).

Bár mindkét szülőfaj a Dunántúlon meglehetősen gyakori, eltérő termőhelyi igényeik miatt mégis ritkán fordulnak elő együtt, ezért a hibridizáció korlátozott. Már első terepbejárásom alkalmával is feltűnt, hogy a Zörög-hegyen a hibrid kankalin-populációk jellegzetes domborzati viszonyok között fordulnak elő. A *Primula veris* populációi foltszerűen, keskeny sávban a hegy letörésein, a *P. vulgaris* populációi pedig a völgyekben és a völgyekből felhúzódva – az előbbieket közelében – a letörések oldalain élnek. A hibridpopuláció egyedei jellemzően a *P. veris* állományaival keveredve, vagy azok közelében jelennek meg, amely alátámasztja azt a megfigyelést, hogy életképes hibrid csak akkor jön létre a természetben, amikor a *Primula veris* a megporzott szülőfaj (vö. Valentine 1955, Woodell és Valentine 1961-62). Az 1999-2000-es években végzett predikciós térképezés alkalmával végzett kutatásunk (Cservenka et al. 2000) feltételezése az volt, hogy a hibridek terepi előfordulásai a domborzat változóival jól leírhatók, és előfordulásainak nem térképezett helyei – a domborzat ismeretében – megbecsülhetők. A domborzat elemei közül a tengerszint feletti magasság, a lejtőmeredekség, a kitettség és a felszíngörbület hatását vizsgáltuk.

A populáció a Cuha-völgyben viszonylagosan nagy tengerszint feletti magasságú letörések és gerincek kiritkult tölggyeseiben él, ezért a vizsgálat hipotézise szerint a tengerszint feletti magasságnak és a felszíngörbületnek nagy prediktív ereje van a hibridek előfordulásának meghatározásában (35. ábra). Jelen dolgozatban a predikciós térképezés élőhely-specifikációval kapcsolatos vonatkozásait ismertetem, az alkalmazott predikciós modellek (Bayes-formula, CART-modell) leírását, a velük nyert predikciós térképeket és eredményeket Aszalós (2003) ismertette PhD dolgozatában.

A hibrid taxon domborzati változók szerinti statisztikái (8. táblázat), és hisztogramjai (36. ábra) alapján elmondható, hogy populációi viszonylag nagy tengerszint feletti magasságokhoz kötődnek a vizsgált területen belül, és az ettől való eltérések kicsik (ld. a szórások alacsony értékeit, 8. táblázat). Előfordulásaik súlypontja kitettség szerint a nyugatias lejtőkre esik, de gyakorlatilag minden kitettségben megtalálhatók (nagy szórásértékek). Ugyanígy nem válogatnak lejtőmeredekség szempontjából sem: platóhelyzetben, és a legmeredekebb oldalakon is előfordulnak, a populációk zöme azonban 0° és 15° közé eső meredekségű helyeken él. Felszíngörbületi statisztikák alapján a faj előfordulásának súlypontja az enyhe gerinceken van, az ettől való eltérések nem nagyok.



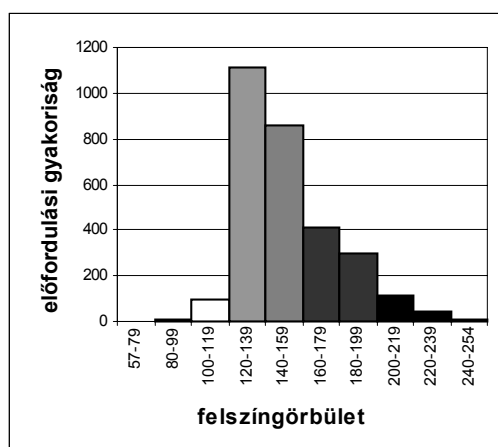
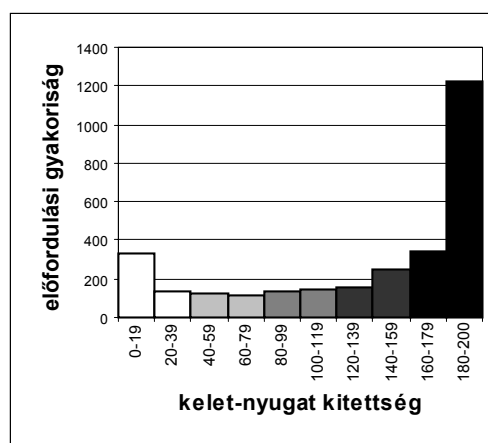
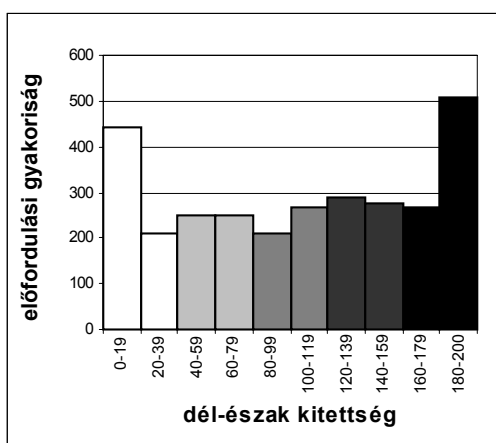
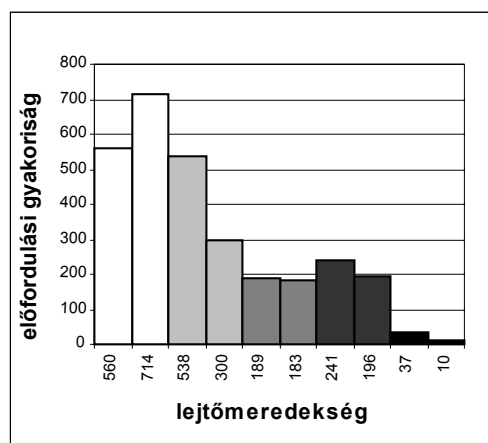
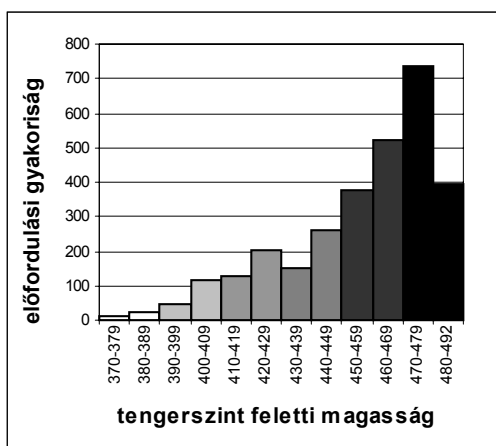
35. ábra. A *Primula* hibridek elterjedésének ábrázolása a digitális terepmodellen

<i>Primula x brevistyla</i>	Tszf-i magasság (270-495 m)	Meredekség (0-48°)	Dél-észak kitettség (0-200)	Kelet- nyugat kitettség (0-200)	Felszíngörbület (0-256)
Átlag	455.72	14.7	104.18	135.63	150.87
Középtérték	463	12	110	164	144
Legkisebb érték	370	0	0	0	-
Legnagyobb érték	492	48	200	200	254
Szórás	24.901	11.447	64.549	67.441	27.804

8. táblázat. A hibridfaj előfordulásának tengerszint feletti magasság, lejtőmeredekség, kitettség, felszíngörbület szerinti statisztikái

A vizsgált változók közül legfontosabbnak a tengerszint feletti magasság és a kitettség kelet-nyugat komponense adódott a *Primula* hibridek előfordulásának meghatározásában. Ez az eredmény a kiindulási feltételezést csak részben támasztotta alá, mert az a fontos változók között a felszíngörbületet is megjelölte. Valószínűleg felesleges lenne a domborzati változók pontos sorrendjének további elemzése, mert ezek hatása mind csak közvetett. Az azonban fontos, hogy a felszíngörbület hatásában mégis közelebb állhat az előfordulásokat valóban meghatározó okokhoz, hiszen a letörések – nagy felszíngörbületű 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 magasságban van a letörés. Könnyebben érthető és elfogadható a kitettség 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).

Az, hogy a felszíngörbület a feltételezéstől eltérően nem volt a legfontosabb prediktorok egyike, még egy okkal magyarázható. A változó – amely a tengerszint feletti magasság második deriváltja – nagyon érzékenyen reagál a felszínforma változására, mert a letörés, vagy gerinc esetében értéke nagy, de attól egy kicsit távolabb azonnal csökken. A biológiai jelenségek a felszínforma változásaira „durvábban válaszolnak”; a letörés és gerinc közelében a talaj még igen sekély, közethatású, a lombkorona nem tud záródni, nagy a besugárzás, stb. Ebből következhet, hogy a változó nincs szoros kapcsolatban a faj előfordulását valóban meghatározó tényezőkkel, ezért statisztikailag sem mutat olyan szoros összefüggést a faj előfordulásával, hogy annak jó prediktora legyen (Aszalós 2003).

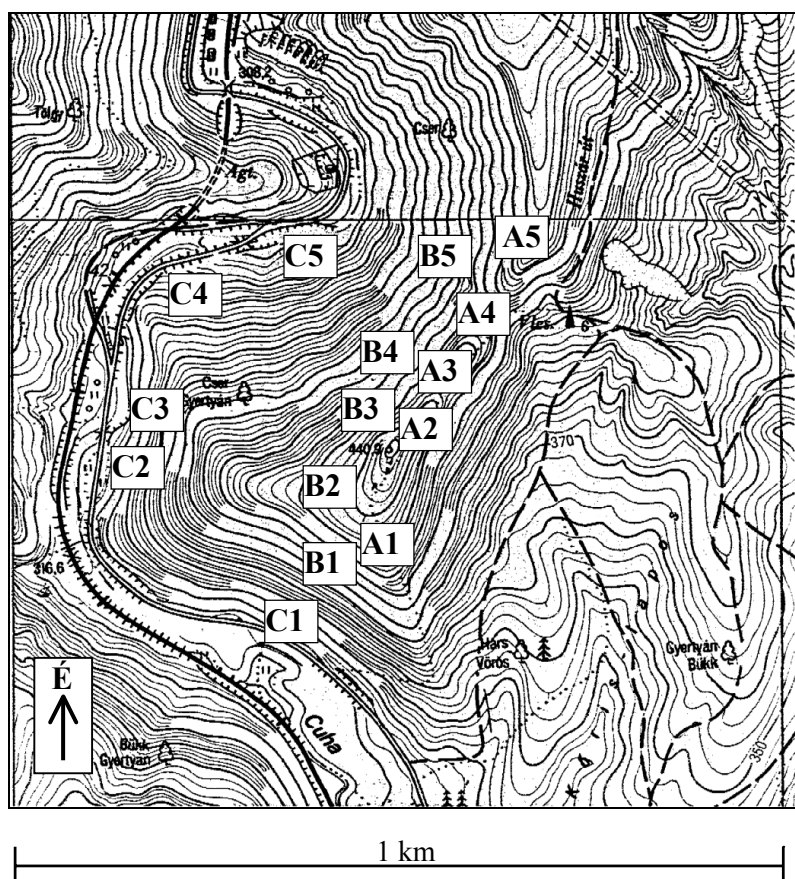


36. ábra. A hibrid taxon előfordulásának tengerszint feletti magasság, lejtőmeredekség, kitettség, felszíngörbület szerinti hisztogramjai (Y tengelyen a pixelszám található)

4.1.3.4. A vizsgált élőhelyek leírása és értékelése

A *Primula* hibridek élőhely-választása és termőhelyének tanulmányozása céljából elkészített tizenöt felvétel (37. ábra), három lényegesen eltérő erdőtársulást képvisel (1. melléklet). A felvételi alapadatokat a 9. táblázat tartalmazza.

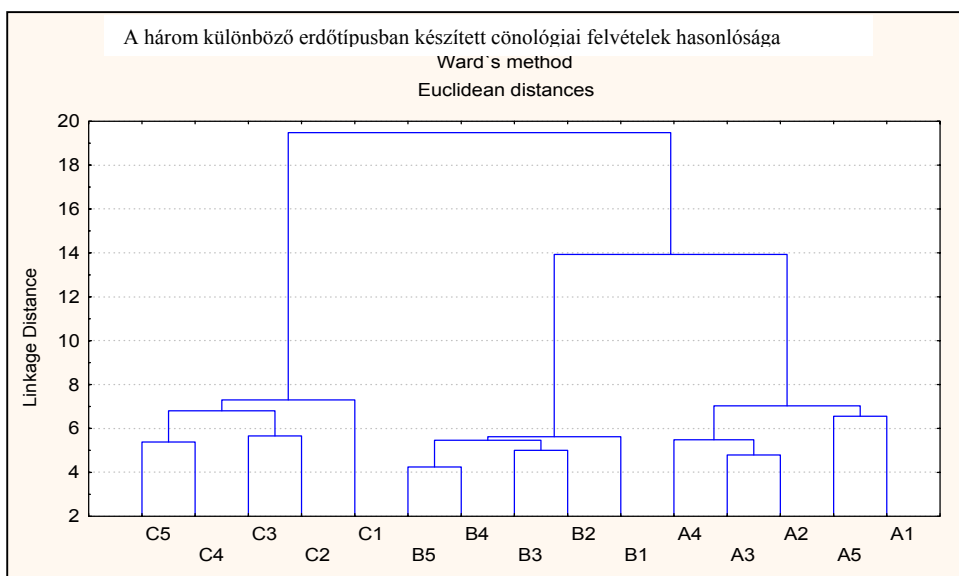
A tetőn még xerotherm tölgyes fajokat is szép számmal tartalmazó, törmeléklejtő-erdő és molyhos tölgyes átmenetét képező erdő található, míg a meredek nyugati lejtőn egy fajszegetény – szinte nudum jellegű – gyertyános-tölgyes erdő ismerhető fel. A cönológiai felvételek alapján készült dendrogramon (38. ábra) jól látható, hogy a 15 felvételtől már az első hasonlósági szinten elválik a völgytalp csak *Primula vulgaris*-t tartalmazó felvételeitől (C1-5) az a két mintacsoport, melyben a *Primula* hibridek is jelen vannak (A1-5, B1-5). Ennek elsődleges oka, hogy a völgytalp közelében a területen főleg zonális – elegyes – szubmontán bükkös (*Daphno laureolo-Fagetum* /Isépy 1970/ Borhidi in Borhidi et Keveý 1996) található, melyben a másik szülőfaj egyáltalán nem fordul elő. A dendrogram másik ágán a gerincen (A) és a meredek nyugati lejtőn készült felvételek (B) válnak el a második hasonlósági szinten. A vizsgált területen a *Primula vulgaris* szórványosan mindhárom típusban jelen van, a *Primula veris* a szárazabb termőhelyet biztosító dolomitgerincen nagy egyedszámban, a nyugati lejtő felső szakaszán a gyertyános-tölgyesben már erősen megritkul, a völgytalp szubmontán bükköséből teljesen hiányzik. A hibridek a gerincen és a nyugati lejtő felső szakaszán egyaránt nagy egyedszámban élnek.



37. ábra. A cönológiai felvételek kvadrátjainak elhelyezkedése a mintaterületen

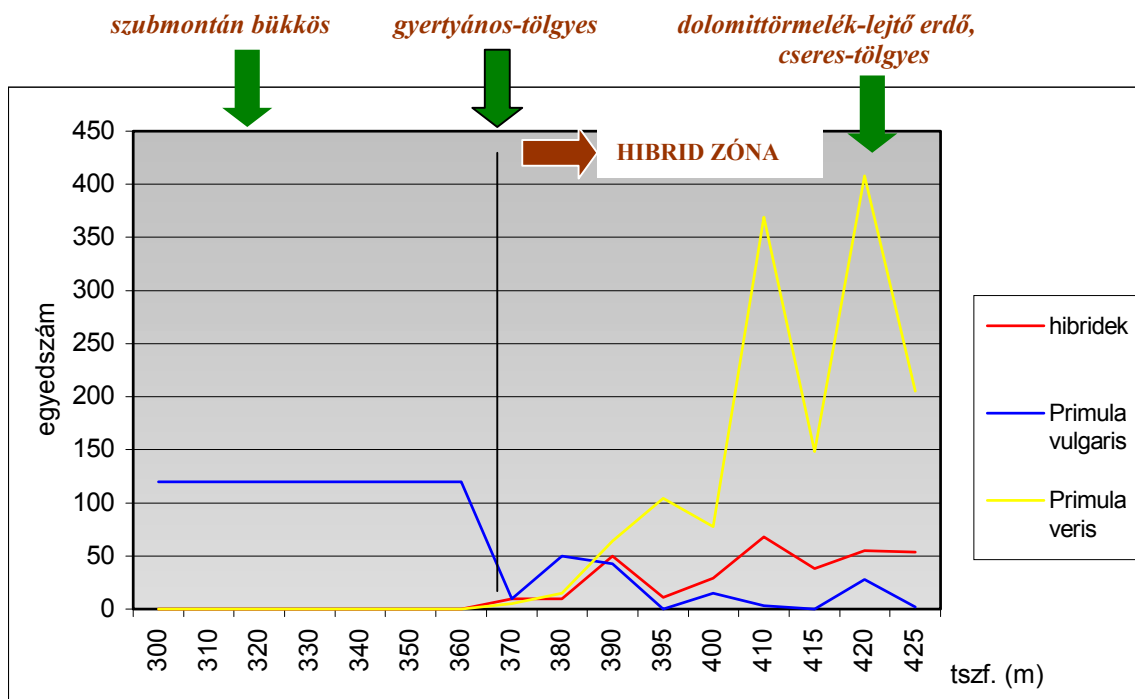
A felvétel kódja	A1	A2	A3	A4	A5	B1	B2	B3	B4	B5	C1	C2	C3	C4	C5
A felvétel helye	Zörög-hegy déli gerince					Zörög-hegy déli nyúlványa nyugati oldalának felső része					Cuha-völgy, völgytalp				
Alapkőzet	dolomit					dolomit					dolomit, lösz				
Talajtípus	köves-sziklás váztalaj, rendzina					köves-sziklás váztalaj, rendzina					anyagbemosódásos barna erdőtalaj				
Tengerszint feletti magasság (m)	425	430	425	435	445	420	425	410	415	420	330	330	340	330	330
Kitettség	DNY	NY	NY	NY	DNY	DNY	NY	NY	ÉNY	ÉNY	DNY	DNY	NY	ÉÉNY	ÉÉNY
Lejtőszög (°)	15	5	6	3	5	25	30	30	35	40	25	30	30	20	25
Felső lombkoronaszint borítása (%)	20	15	30	5	15	30	50	55	43	25	55	30	30	20	83
Alsó lombkoronaszint borítása (%)	20	40	10	20	15	10	16	5	23	23	20	38	30	10	5
Cserjeszint borítása (%)	17	20	5	5	10	20	6	32	25	35	25	5	15	11	23
Gyepszint borítása (%)	55	44	51	41	53	3	2	2	1,5	1,5	16	27	38	17	24
Fajszám	49	29	23	38	44	26	22	16	13	13	44	55	47	45	53

9. táblázat. A cönológiai felvételek alapadatai



38. ábra. A három különböző erdőtípusban készített cönológiai felvételek hasonlóságát ábrázoló dendrogram

A hibrid zóna aszimmetrikussága nemcsak a szülőfajok fent vázolt térbeli elhelyezkedésének különbségéből adódik, hanem abból is, hogy a hibridek alapvetően nem reciprok kereszteződés eredményei, mint azt az 1950-es években brit kutatók bebizonyították (Valentine 1955, Woodell 1959). Másrésről a jelentős hibridelőfordulások környezetében nagyarányú egyedszám-eltolódás figyelhető meg a *P. veris* irányába. A hibrid zóna ponttérképezett területén (29. ábra, 3. melléklet) belül a szülőfajok aránya 1:10-12 (*vulgaris:veris*). Bár a hibrid zóna környezetében tömeges a pollenadó *P. vulgaris*, magában a zónában egyedszámuk a másik szülőfajhoz képest nagyon alacsony, ami a *Primula* hibrid zóna genetikai egyensúlytalanságára utal (*genetic disequilibrium*) (39. ábra) (Cservenka és Mihalik 2003).



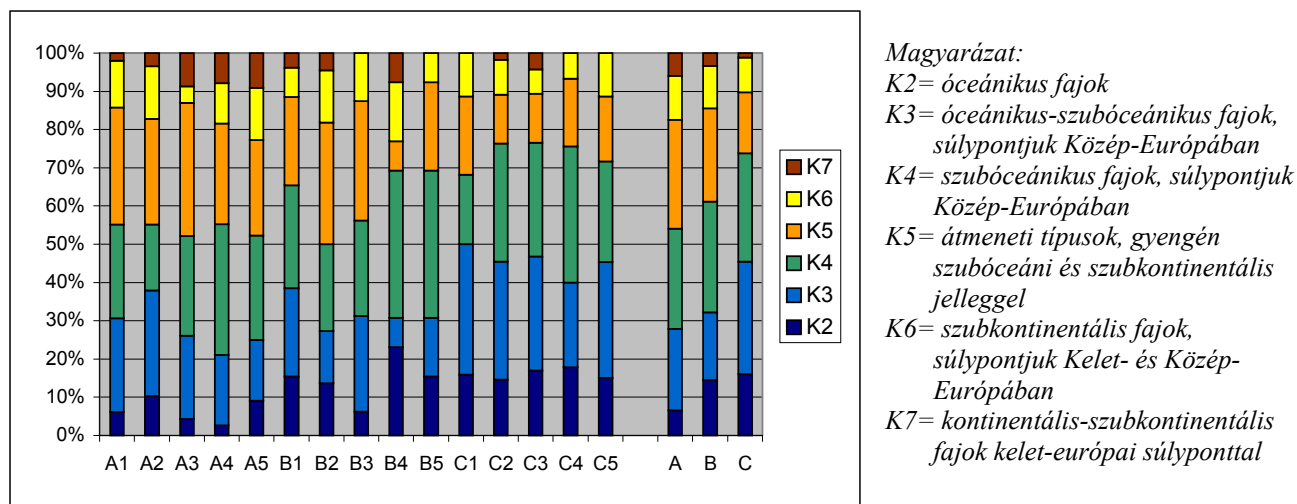
39. ábra. A zörög-hegyi hibrid zónában észlelhető egyedszámok a tengerszint feletti magasság függvényében

A Zörög-hegy lapos platója – melyen egy jellegzetes bakonyi cseres-tölgyes erdő alakult ki – délnyugati oldalán egy keskeny (5-20 m széles, néhány száz méter hosszan elnyúló) majdnem észak-déli irányú dolomitgerincben folytatódik. Az A1-5 felvételek e keskeny gerincen, tulajdonképpen a nyugati lejtő legfelső részén készültek. Az erdő itt két társulás – egy itt csak fragmentálisan kialakuló (mészkedvelő) molyhos-tölgyes és törmelék-lejtő-erdő – összefogazódásaként értelmezhető. A minták cönológiai leginkább a dolomit törmelék-lejtő-erdővel (*Primula veris-Tilietum platyphyllae* (Isépy 1968) Borhidi 1996) azonosíthatók. A társulás vizsgált állományainak lombkoronaszintjében az *Acer campestre* és hársfajok (*Tilia cordata*, *T. platyphyllos*) mellett a gerincen fragmentálisan kifejlődő mészkedvelő-tölgyes elemei a *Quercus pubescens*, *Q. cerris*, és néhány helyen a *Fraxinus ornus* is megtalálható. Elegyfaaként az *Cerasus avium*, *Pyrus pyraeaster* és a többnyire csak az alsó cserjeszintben jelentkező *Fagus sylvatica* társul. Az erdő cserjeszintje fejlett (*Acer campestre*, *Cornus mas*, *Tilia cordata*, *Crataegus monogyna*, *Prunus spinosa*, *Pyrus pyraeaster*), nem ritka a szinte fatermetű *Cornus mas*, *Crataegus monogyna* egyedek előfordulása. A gyepszint kora tavasszal közepesen fejlett, később egyes nitrofrekvens elemek (*Alliaria petiolata*, *Anthriscus cerefolium*, *Parietaria officinalis*, *Urtica dioica*, *Geranium robertianum*, *Chelidonium majus*) tömegessé válása következtében foltokban szinte zárt. A minták átmeneti jellege szépen kifejeződik kontinentalitás-mutató (40. ábra) vizsgálatában is, főleg egyes preferencia-típusok összevonását követően. A kontinentális, kontinentális-szubkontinentális fajok 50 % körüli értékkel szinte azonos mennyiségben vannak jelen a szubóceánikus és átmeneti (K4, K5) elemekkel (~ 40-50 %), az igazán atlantikus (K2 és K3) jellegű fajok elenyésző részaránya (~ 8%) mellett. A cönoelemek részesedésében is lényegében ez fejeződik ki (41. ábra). A molyhos-tölgyes (*Orchis purpurea*, *Veratrum nigrum*, *Buglossoides purpureo-coerulea*, *Piptatherum virescens*, *Scutellaria columnae*, *Sedum telephium* subsp. *maximum*, *Tanacetum corymbosum*) és a *Quercus-Fagetalia* elemek (*Mycelis muralis*, *Clinopodium vulgare*, *Poa nemoralis*, *Acer campestre*) aránya csoportrészesedést tekintve 15-15 % körüli, *Fagetalia* elemek (*Corydalis pumila*, *Ranunculus*

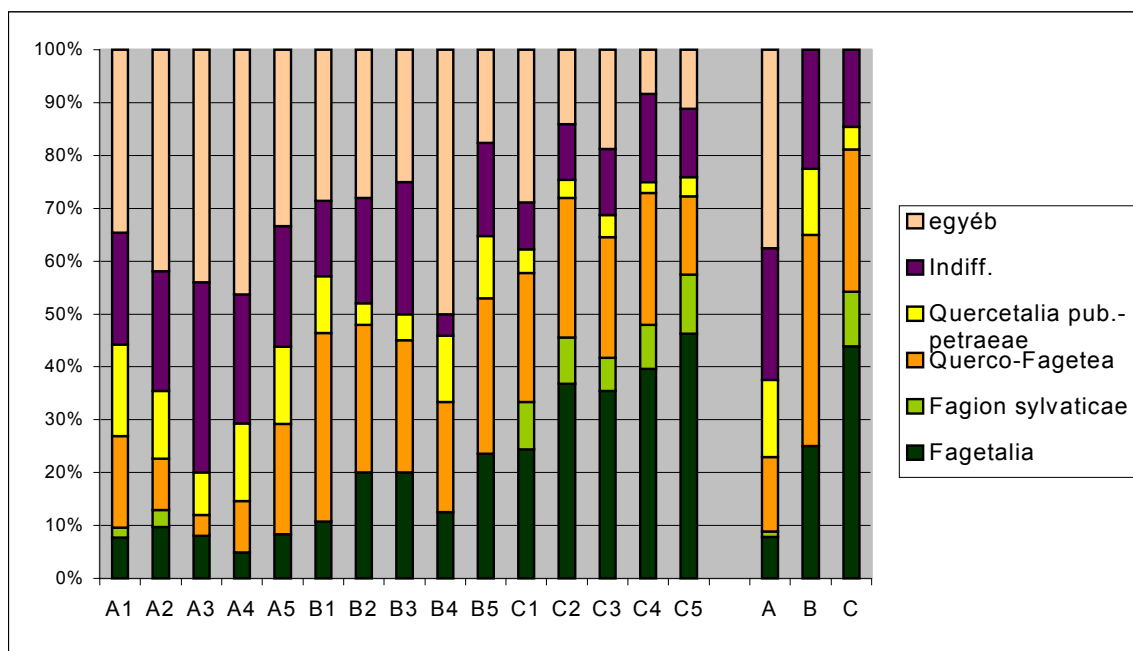
ficaria, *Lilium martagon*) 7-8 %-ban fordulnak elő. Viszonylag magas, közel 25%-os az indifferens fajok részesedése.

A meredek nyugati lejtőn gyertyános-tölgyes erdő alakult ki, mely – a minták (B1-5) alapján – itt minden szempontból átmenetet képvisel a felette elhelyezkedő törmeléklejtő-erdő és a völgyoldal alsóbb szakaszait uraló szubmontán bükkös között. Az erdő lombkoronaszintje többszintű (A1 és A2 szint jellemzőbb elemei: *Quercus cerris*, *Quercus petraea*, *Carpinus betulus*, *Fagus sylvatica*, *Cerasus avium*, *Acer campestre*, *Tilia cordata*, *Pyrus pyraeaster*, *Sorbus torminalis*) meglehetősen zárt, így a kora-tavaszi időszakot leszámítva, meglehetősen fényszegény termőhely. A gypszint borítása minimális, szinte nudum jellegű, a tavaszi aszeptus legmeghatározóbb elemei a *Primula* hibridek, melyek olykor néhány százalékos borítást is elérnek. Az erdő további előforduló fajai (*Campanula bononiensis*, *Campanula persicifolia*, *Campanula rapunculoides*, *Tanacetum corymbosum*, *Fallopia dumetorum*, *Galium odoratum*, *Galium sylvaticum*, *Geranium robertianum*, *Geum urbanum*, *Hieracium sylvaticum*, *Impatiens parviflora*, *Impatiens noli-tangere*, *Lactuca serriola*, *Lathyrus niger*, *Lilium martagon*, *Melica uniflora*, *Moerhingia trinerva*, *Parietaria officinalis*, *Platanthera bifolia*, *Primula vulgaris*, *Sanicula europea*, *Stachys recta*, *Stellaria media*, *Symphytum tuberosum*, *Urtica dioica*, *Veronica hederifolia*, *Vincetoxicum officinale*) szinte csak szálánként jelennek meg. Cönoelemek csoportrészesedése szerint itt a *Querco-Fagetea* elemek a meghatározóak (~ 30 %), megnő a *Fagetalia* (18-20 %) és erősen lecsökken a *Quercetalia pubescenti-petraeae* elemek (<10 %) részaránya.

A völgytalp közelében felvételezett erdő (C1-5 minták), egy viszonylag gazdagon kifejlődött, Polgár (1935) megállapításának megfelelően, elegyes lombkoronaszintű szubmontán bükkös (*Daphno laureolo-Fagetum* /Isépy 1970/ Borhidi in Borhidi et Kevey 1996). Itt a legmagasabb, mintegy 40 % a *Fagetalia* és 10 % a *Fagion sylvaticae* elemek aránya. A *Querco-Fagetea* elemek aránya 22 %, míg az indifferens fajok részesedése 12 %. A hűvösebb, páradúsabb élőhelyet jól jellemzi az óceánikus és szubóceánikus (K2, K3) fajok magasabb aránya (60%), míg a szubkontinentális, kontinentális-szubkontinentális fajok aránya 3 % alatti. A lombkoronaszintben a *Fagus sylvatica* mellett gyakori a *Carpinus betulus*, *Fraxinus excelsior*, *Quercus petraea*, *Quercus cerris*, *Acer campestre*, a cserjeszintben a lombkoronaszint legjellemzőbb elemeinek magoncai, fiatal példányai mellett a *Corylus avellana*, *Ulmus glabra*, *Crataegus monogyna*, *Tilia cordata*, *Acer platanoides*, *Acer pseudoplatanus*, *Sambucus nigra* egyaránt jellemző. A gypszint kifejezetten gazdag, az üde bakonyi bükkösök jellegzetes fajainak jó része megtalálható (*Actaea spicata*, *Adoxa moschatellina*, *Aegopodium podagraria*, *Ajuga reptans*, *Anemone ranunculoides*, *Arum maculatum*, *Asarum europaeum*, *Atropa belladonna*, *Brachypodium sylvaticum*, *Carex sylvatica*, *Cephalanthera damasonium*, *Chaerophyllum temulum*, *Convallaria majalis*, *Corydalis cava*, *Corydalis pumila*, *Cystopteris fragilis*, *Dactylis polygama*, *Daphne laureola*, *Daphne mezereum*, *Dentaria bulbifera*, *Dentaria enneaphyllos*, *Dryopteris filix-mas*, *Euphorbia amygdaloides*, *Ranunculus ficaria*, *Galanthus nivalis*, *Galeobdolon luteum*, *Galium odoratum*, *Geranium phaeum*, *Geranium robertianum*, *Geum urbanum*, *Heracleum sphondylium*, *Impatiens noli-tangere*, *Lactuca serriola*, *Lamium maculatum*, *Lathyrus vernus*, *Lilium martagon*, *Majanthemum bifolium*, *Melica uniflora*, *Mercurialis perennis*, *Mycelis muralis*, *Neottia nidus-avis*, *Oxalis acetosella*, *Paris quadrifolia*, *Platanthera bifolia*, *Primula vulgaris*, *Pulmonaria officinalis*, *Sanicula europea*, *Stachys sylvatica*, *Symphytum tuberosum*, *Verbascum nigrum*, *Viola odorata*, *Viola reichenbachiana* stb). A degradációra utaló elemek (*Impatiens parviflora*, *Alliaria petiolata*, *Urtica dioica*) inkább csak turistautak közvetlen közelében jelentkeznek tömegesen, de szórványosan mindenütt megtalálhatók.



40. ábra. Kontinentalitás mutató - spektrumok felvételenként és a felvételek átlagában (csoportrészesedés)



41. ábra. Cönoelem - spektrumok felvételenként és a felvételek átlagában (csoportrészesedés)

A két szülőfaj – Bakonyban szinte általánosan jellemző – élőhely-preferenciájából kiindulva feltételezéseink szerint a fény, a hő és vízigény-spektrumok kiértékelése tűnt leginkább ésszerűnek, de a vizsgálatokat a többi relatív ökológiai mutatóra is elvégeztük. A csoportrészesedés és csoporttömeg számítások során minden vizsgált esetben azonos tendenciákat kaptunk, a fokozati sorokban (A-tól C-ig) csoporttömeg figyelembevételével a típusok közötti különbségek mértéke kidomborodott, szembeűnőbbé vált. Az alábbiakban ennek ellenére a fény-, a hő-, és a vízmutató csoportrészesedéssel kapott számítási eredményeit, spektrumait mutatom be, mivel így az egyes típusok felvételei közt mutatkozó különbségek szórása kisebb. Bár Borhidi et al. (2000) munkájában csoporttömeggel számol az ökológiai mutatók elemzése során – itt a turisztikailag frekvált és a nagyvadállomány következtében is jelentősen zavart Cuha-völgyben – a kiválasztott paraméterek [fény- (LB), hő- (TB), víz-mutató (WB)] elemzésére a csoportrészesedés számítása is megfelelőnek tűnt.

A csoportrészesedés számításakor egy-egy kiugróan magas borítási értékekkel rendelkező, sokszor csupán degradáció következtében tömegessé váló taxon nem tolja el oly mértékben a felvétel ökológiai értékspektrumát. A degradációs hatások által jobban befolyásolt mutatók (N-mutató, természetességi mutató (SzMT, ill. SBT) számításakor nyilvánvalóan a csoporttömeg figyelembe vétele ad objektívebb, valóság-közelibb képet.

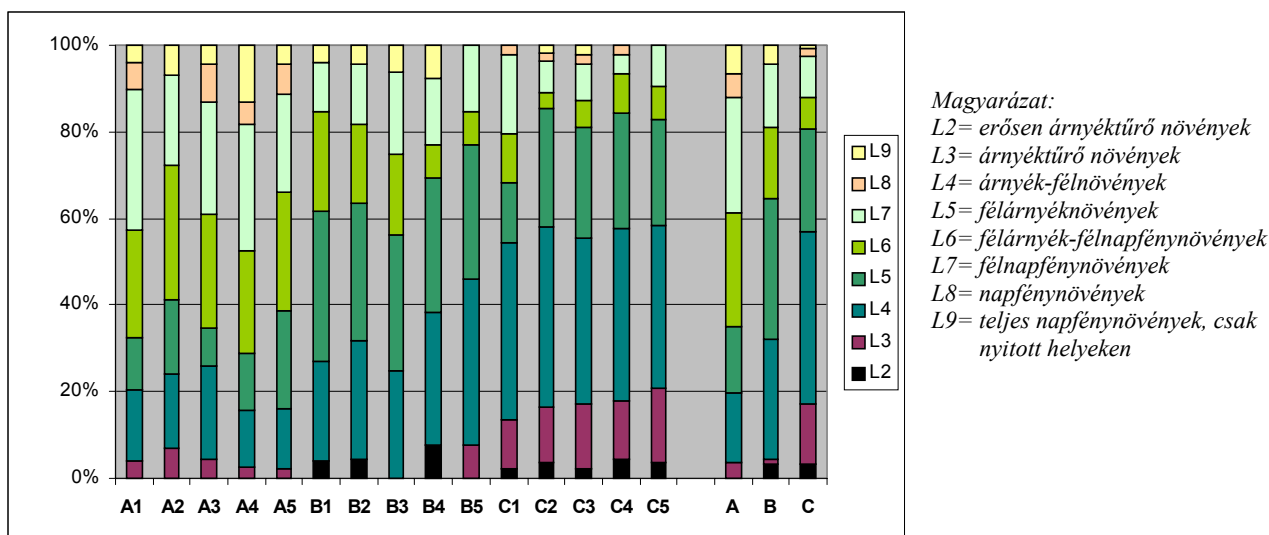
A fényspektrumot tanulmányozva (42. ábra) a tető (A), a völgyoldal (B) és a völgytalp (C) felvételei között egy egyértelműen csökkenő fény-fokozati sor ismerhető fel. Az A1-5 mintákban a félnapfény (L7) félárnyék-félnapfény (L6) növények részesedése meghatározó, de jelen vannak a teljes napfénynövények, nyílt helyek növényei (L8, L9) képviselői is. A B és C felvételekben L7, L6 részaránya lecsökken és az árnyék- és félárnyék-növények (L4, L5) válnak egyre meghatározóbbá. A völgytalpon készült felvételekben az árnyéktűrő növények (L3) csoportrészesedése már 10 % feletti. A fény, mint élőhelyváltozó alapján a spektrumokat összehasonlítva jól látható, hogy besugárzás tekintetében A-tól C-ig fokozatosság ismerhető fel, de A és B minták között a váltás szembetűnőbb.

A vízmutató elemzése alapján az A1-5 mintákban a felszáraz (W4), ill. ennél szárazabb termőhelyek (W3, W2) növényeinek részaránya együttesen 40-50 % körüli, mely a B mintákban már csak 15-25 %, a C felvételekben pedig 10 % alatt marad (43. ábra). A félüde termőhelyek képviselői (W5) a B mintákban, az üde termőhelyeket jelző növények (W6) a völgytalpon érik el a legmagasabb részesedést. A spektrum változása A és C között szinte teljesen fokozatosnak tekinthető, hiszen minden mintacsoportban más WB-értékű növények mutatnak legnagyobb csoportrészesedést.

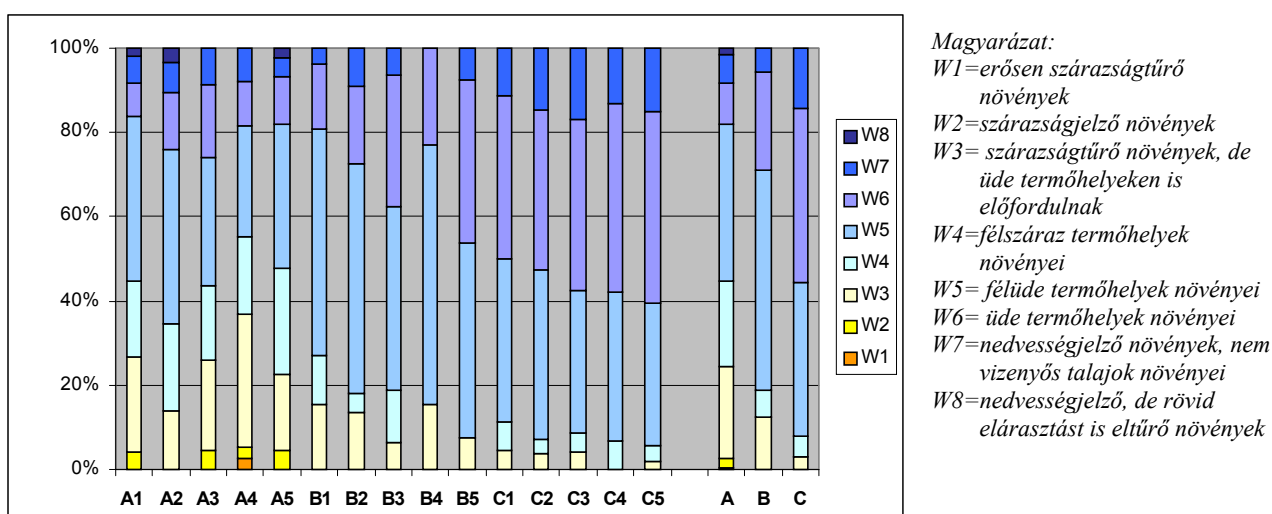
A TB-értékekből számított spektrumokon (44. ábra) is jól látható a három mintacsoport elkülönülése. Csoportrészesedés számításakor az A és B mintacsoport spektruma egymáshoz jobban hasonlít, C minták itt látványosan elkülönülnek. Alapvető különbség, hogy míg a völgytalp mintáiban a "montán lomblevelű erdők övének megfelelő taxonok" 60 %-nál magasabb részesedéssel bírnak, addig a tető közelében – A és B mintacsoportban – a T6, T7 (szubmontán lomblevelű mezofil, ill. termofil erdők- és erdőszyeppek fajai) érnek el együttesen 50 %-nál magasabb értéket. A különbségeket a csoporttömeg-számítás ebben az esetben igazán markánsan tükrözi (45. ábra). Szembetűnő, hogy a csoportrészesedést tekintve hasonlónak minősülő A és B mintacsoport milyen jelentős mértékben elkülönül, A-ban a T8-fajok, B-ben T6-fajok már több, mint 30 %-os részesedéssel bírnak. Csoporttömeg alapján A-tól C-ig egy viszonylag egyenletesen csökkenő hő-fokozati sor ismerhető fel.

A *Primula* hibridek megjelenése kapcsán e vizsgálatokból is jól érzékelhető, hogy a hibridek megjelenésének kulcskérdése a *Primula veris* jelenlétének közelsége. (A és B minták térben is jóval közelebb helyezkednek el egymáshoz.) Az ökológiai mutatókban a három vizsgált élőhely látványosan elkülönül, környezeti ökológiai tényezőit tekintve fokozatosság ismerhető fel.

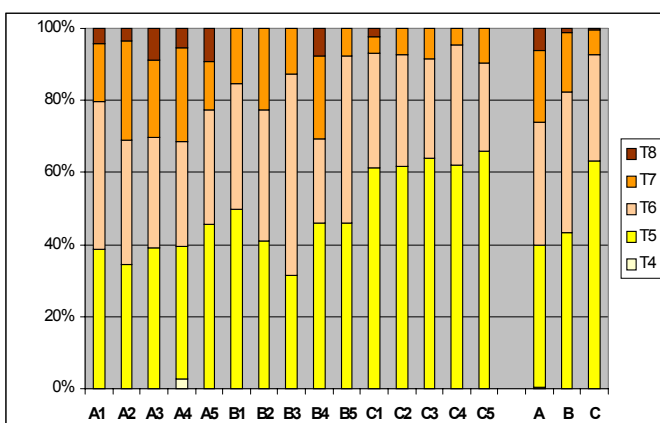
A különböző típusú élőhelyeken (A, B, C) vizsgáltuk a három *Primula* taxon egymáshoz viszonyított relatív gyakoriságait. A *Primula* hibridek legnagyobb relatív gyakorisággal a B mintákban fordulnak elő, mely elsősorban e minták gypsztípusának viszonylagos fajszegénységével magyarázható (14-27 faj). A B mintákban az erdő aljnövényzetének borítása a legalacsonyabb mértékű, mint korábban említésre került egyes foltjaiban szinte nudum jellegű. A kora tavaszi aszeptusban a kisebb-nagyobb foltokban megjelenő *Primula* hibridek az erdő aljnövényzetének legfeltűnőbb elemei (46. ábra).



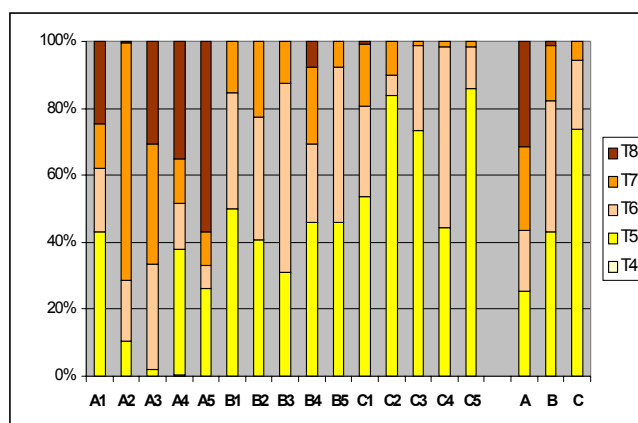
42. ábra. Fényigény (LB) - spektrumok felvételenként és a felvételek átlagában (csoportrészesedés)



43. ábra. Vízigény (WB) - spektrumok felvételenként és a felvételek átlagában (csoportrészesedés)



44. ábra. Hőigény (TB) - spektrumok felvételenként és a felvételek átlagában (csoportrészesedés)



45. ábra. Hőigény (TB) - spektrumok felvételenként és a felvételek átlagában (csoporttömeg)

Magyarázat:
 T4= a montán tűlevelű erdők, ill. a tajga övnek megfelelő növények
 T5= a montán lomblevelű mezofil erdők övének megfelelő növények
 T6= a szubmontán lomblevelű mezofil erdők övének megfelelő növények
 T7= a termofil erdők és erdős-sztyepek övének megfelelő növények
 T8= a szubmediterrán sibljak és sztyep övének megfelelő növények



46. ábra. A hibrid zóna kora tavasszal; a gyepszint szinte kizárólagos elemei a *Primulák*

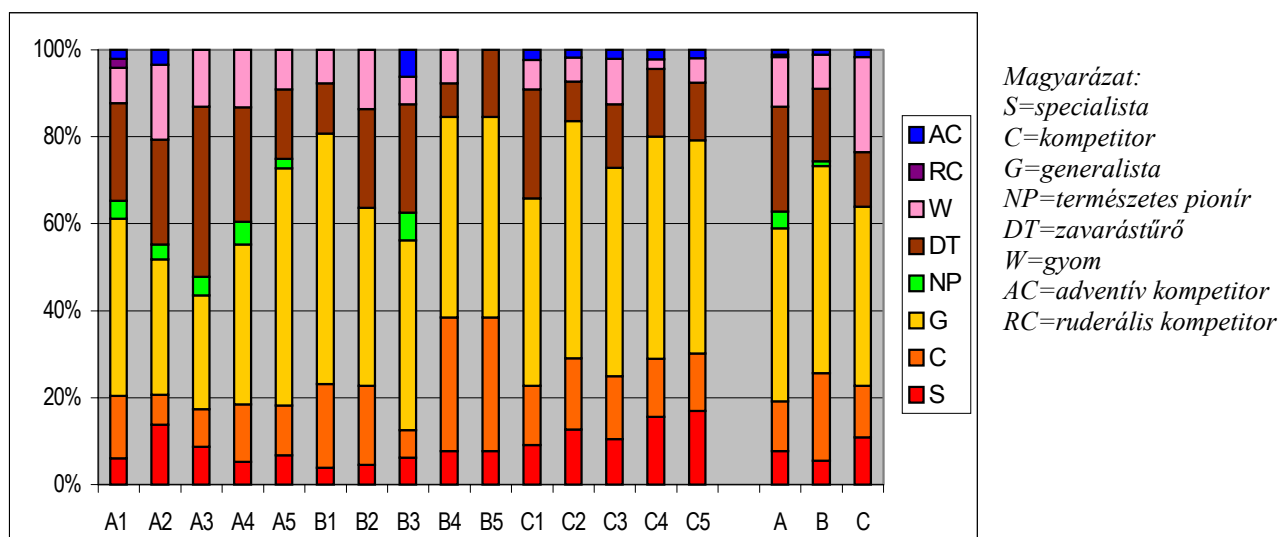


47. ábra. A *Primula* hibridek fennmaradása szempontjából kedvező a kompetíció hiánya és a vadak általi zavarás

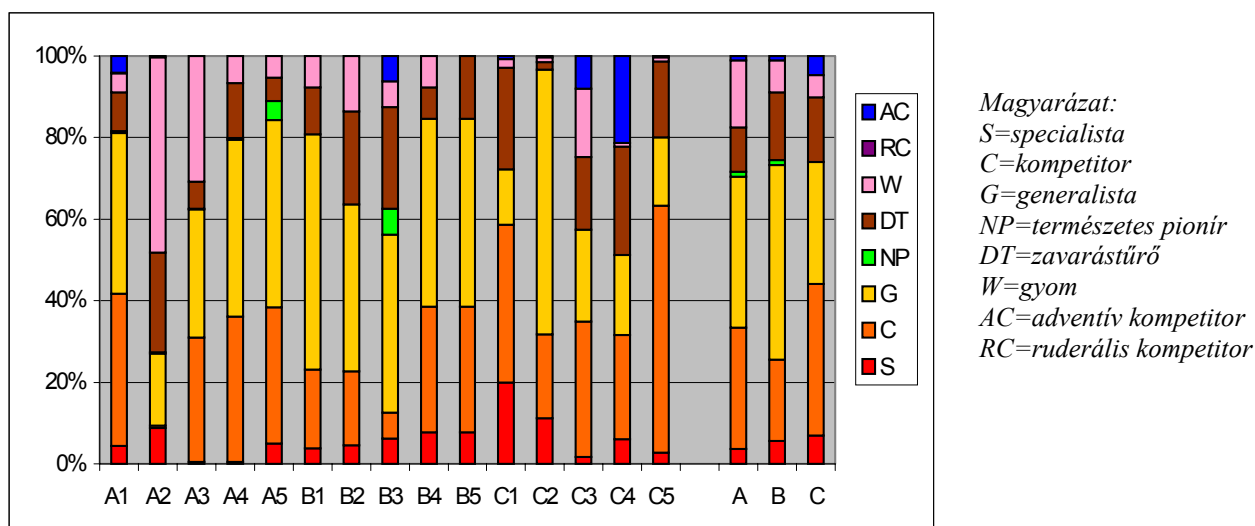
Szemmel láthatóan itt érvényesülnek a legkevésbé a gyepszint fajai közötti kompetíció hatásai, mely valószínűleg kedvező lehet az általában kompetícióra érzékenyebb hibrid taxonok megtelepedése és fennmaradása szempontjából (47. ábra). Ennek bizonyítása érdekében vizsgáltuk, hogy a *Primula* hibrid felvételekben mutatott relatív gyakoriság értéke mutat-e összefüggést a gyepszint borításának mértékével. A statisztikai vizsgálat alapján

kiderült, hogy a *Primula* hibridek és a gyepszint összborítása között – a 15 cönológiai felvétel borítási százalék adatai alapján – szignifikáns negatív korrelációs kapcsolat ($-0,725$; $p: 0,002$) van. Táplálékválasztási vizsgálatok azt mutatják, hogy az őzek normális körülmények között elkerülik a *Primula veris*-t, csak esetenként fogyasztják (Verheyden-Tixier et al. 1998). Noha a területen inkább vaddisznókkal és nyomaikkal találkoztunk, valószínűleg a hibridek is tartalmaznak repellens anyagokat, mert rágási kártételt nem tapasztaltunk, tehát elkerülésüknek is szerepe lehet nagyobb gyakoriságukban.

A szociális magatartástípusok (SzMT) csoportrészesedése (48. ábra) és csoporttömege (49. ábra) a különböző típusú felvételekben változó, mely a növényzet eltérő mértékű zavarására, illetve rezisztenciájára vezethető vissza. A két spektrumot tanulmányozva szembevetendő a gerinc közelében készült felvételek erőteljes zavartsága, mely az intenzív vadjárás következménye. A csoportrészesedés számításakor egy-egy kiugróan magas borítási értékekkel rendelkező – sokszor csupán degradáció következtében tömegessé váló – taxon nem tolja el oly mértékben a felvétel ökológiai értékspektrumát. Csoporttömeg számításakor erősen megnő a felvételek közti szórás mértéke, mely legtöbbször egy-egy tömegesen jelentkező, zavarástűrő (*Alliaria*, *Parietaria* stb.), vagy gyomfaj (*Anthriscus cerefolium*) tömeges, foltszerű megjelenésével van összefüggésben. A természetvédelmi mutatók esetén a megnövekedett szórás ellenére általában a csoporttömeg-számítás eredménye tekinthető objektívebbnek. A hegygerinc közeli régió bolygatottságára utal az is, hogy természetes pionírok (NP) és az egyetlen ruderális kompetitor (RC) faj, a *Chenopodium album* is csak ezekben a felvételekben fordulnak elő. *Primula* hibridek szempontjából ez, a társulás természetességében jelentős problémaként értékelhető degradáció, valószínűleg csak azért kisebb jelentőségű, mert a kankalinok életmenete szempontjából legfontosabb (virágzás és terméskötődés fázisa) kora-tavaszi aszpektusban a leromlást jelző tömeges fajok még nem, vagy alig jelentkeznek. Az egyetlen agresszív kompetitor (AC), az *Impatiens parviflora* mindhárom vizsgált élőhelyen megtalálható, a C felvételek állandó eleme. A völgytalp bükkösében e néhány felvételben nagyobb borítást elérő fajjal szemben a többi degradációra utaló elem nem számottevő mennyiségű, az erdő csoporttömeg-spektrumok alapján is viszonylag jó természetességi állapotú.



48. ábra Szociális magatartás típusok (SzMT) %-os részesedése felvételenként és a felvételek átlagában (csoportrészesedés)



49. ábra. Szociális magatartás típusok (SzMT) %-os részesedése felvételenként és a felvételek átlagában

A szociális magatartástípusok kiértékeléséhez hasonló következtetések vonhatók le a N-mutató értékelésén keresztül (50., 51. ábrák). A három típus az N-mutató értékelése során nyert spektrumok alapján egymástól jelentősen különbözik. Feltűnő a mezotróf és a tápanyagban gazdag talajokra jellemző fajok (N5-N9) szinte 100 %-os részesedése a völgytalpi (C1-5) felvételekben. Ezzel szemben gerinc közelében készült felvételekre a szélsőségek jellemzők, egyaránt jelentős a tápanyagszegény (N2, N3) termőhelyet jelző és a túltrágyázott, hipertróf talajok (N9) fajainak viszonylag magas részesedése. Ez utóbbi a meredek nyugati oldalon az intenzív vadjárás zavaró hatásának következménye. A spektrum formában való ábrázolás konkrét adatok hiányában félrevezető voltára, ill. összehasonlíthatósági problémákra hívja fel a figyelmet a B felvételek értékelése. Ez olyan mutatók értékelésénél okozhat téves következtetéseket, ahol nem elegendő a preferencia-típusok arányának ismerete, ahol a tömegesség indikációs értékére is fokozott figyelmet kell fordítani. A degradáció és természetesség vizsgálatára használt mutatók (N, SzMT) ilyenek. E mutatók esetén fontos a konkrét számadatok (11. és 12. táblázatok) ismerete a reális értékítéletekhez. A spektrumok és a táblázatok adatait összehasonlítva jól látható, hogy a diagrammok alapján 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 gypszint növényei szálanként fordulnak elő, nem jelentve kompetíciós hátrányt a – szülőfajok tipikus élőhelyein rosszabb adaptációs képességű - *Primula* hibridekre.

Tapasztalataink és az elvégzett élőhely-indikációs vizsgálatok alapján a következő relatív ökológiai mutató-értékeket, szociális magatartás típus (SBT) kategóriát, és cőnoelem-besorolást javasoltuk a *Primula x brevistyla*-ra (Bauer és Cservenka 2002) (10. táblázat):

	WB	TB	RB	LB	NB	KB	(SBT)	cőnoelem kategória
<i>Primula vulgaris</i>	6	7	7	5	5	2	S	Aremonio-Fagion
<i>Primula veris</i>	4	6	7	7	3	3	G	Querco-Fagetea
<i>P. x brevistyla</i> *	5	6	7	6	3	3	Sr	Querco-Fagetea

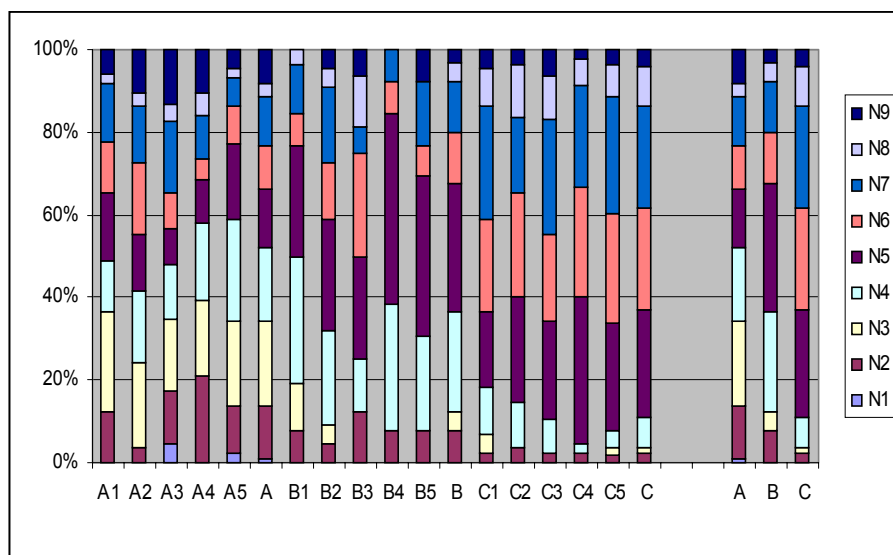
10. táblázat. A szülőfajok indikációs értékei és a *Primula x brevistyla*-ra javasolt mutatószámok

	A1	A2	A3	A4	A5	B1	B2	B3	B4	B5	C1	C2	C3	C4	C5		A	B	C
N1	0,0	0,0	0,1	0,0	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0		0,04	0,00	0,00
N2	17,9	0,1	15,2	15,7	15,4	0,2	0,1	0,2	0,1	0,1	0,1	0,2	0,1	0,1	0,1		12,86	0,14	0,12
N3	18,3	3,0	0,4	15,6	8,1	0,3	0,1	0,0	0,0	0,0	0,2	0,0	0,0	0,0	0,1		9,08	0,08	0,06
N4	5,4	2,9	0,3	0,7	23,2	0,8	0,5	0,2	0,4	0,3	0,5	0,6	0,4	0,1	0,2		6,50	0,44	0,36
N5	3,2	2,8	15,1	2,8	3,2	0,7	0,6	0,4	0,6	0,5	3,2	6,2	3,5	4,0	3,8		5,42	0,56	4,14
N6	3,0	0,5	0,2	0,2	0,4	0,2	0,3	0,4	0,1	0,1	1,0	16,3	8,2	3,6	3,8		0,86	0,22	6,58
N7	5,5	5,2	2,8	2,8	0,3	0,3	0,4	0,1	0,1	0,2	6,0	3,3	10,9	1,1	18,8		3,32	0,22	8,02
N8	0,1	0,1	0,1	0,2	0,1	0,1	0,1	0,2	0,0	0,0	0,4	0,7	7,7	0,3	0,4		0,12	0,08	1,90
N9	2,7	17,6	15,2	5,2	2,6	0,0	0,1	0,1	0,0	0,1	2,6	0,2	2,7	2,5	2,6		8,66	0,06	2,12

11. táblázat. N-mutatók csoporttömegre vonatkoztatott értékei felvételenként és a felvételek átlagában

	A1	A2	A3	A4	A5	B1	B2	B3	B4	B5	C1	C2	C3	C4	C5		A	B	C
AC	2,7	2,8	0,2	0,2	2,7	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	2,8	3,1	0,5	0,7	0,8		1,72	0,10	1,58
RC	22,8	0,2	15,1	15,4	17,8	0,5	0,4	0,1	0,4	0,4	5,4	5,7	10,3	3,0	18,0		14,26	0,36	8,48
W	24,1	5,7	15,5	18,7	24,5	1,5	0,9	0,7	0,6	0,6	1,9	18,0	7,0	2,3	5,0		17,70	0,86	6,84
DT	0,2	0,1	0,1	0,2	2,5	0,0	0,0	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0		0,62	0,02	0,00
NP	5,9	7,9	3,3	5,8	3,1	0,3	0,5	0,4	0,1	0,2	3,5	0,5	5,5	3,1	5,5		5,20	0,30	3,62
G	2,8	15,4	15,2	2,9	2,8	0,2	0,3	0,1	0,1	0,0	0,3	0,3	5,2	0,1	0,3		7,82	0,14	1,24
C	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0		0,02	0,00	0,00
S	2,5	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0	0,0	0,1	0,1	2,5	2,5	0,1		0,52	0,02	1,06

12. táblázat. Szociális magatartás típusok csoporttömegre vonatkoztatott értékei felvételenként és a felvételek átlagában



50. ábra. Nitrogénmutató (NB)-spektrumok felvételenként és a felvételek átlagában (csoportrészesedés)

51. ábra. Nitrogénmutató (NB)-spektrumok felvételenként és a felvételek átlagában (csoporttömeg)

Magyarázat:

N1= steril, szélsőségesen tápanyagszegény helyek növényei

N2= erősen tápanyagszegény termőhelyek növényei

N3= mérsékelten oligotróf termőhelyek növényei

N4= szubmezotróf termőhelyek növényei

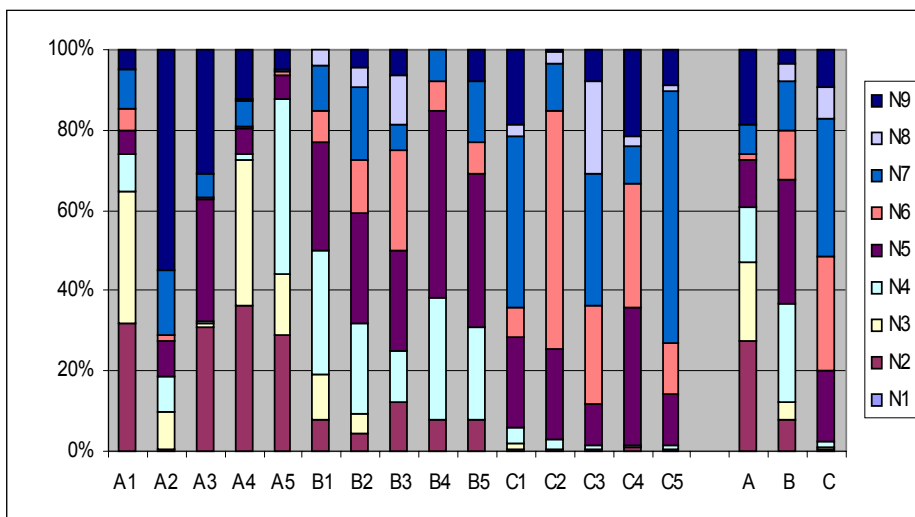
N5= mezotróf termőhelyek növényei

N6= mérsékelten tápanyaggazdag termőhelyek növényei

N7= tápanyagban gazdag termőhelyek növényei

N8= trágyázott talajok N-jelző növényei

N9=túltrágyázott hipertróf termőhelyek növényei

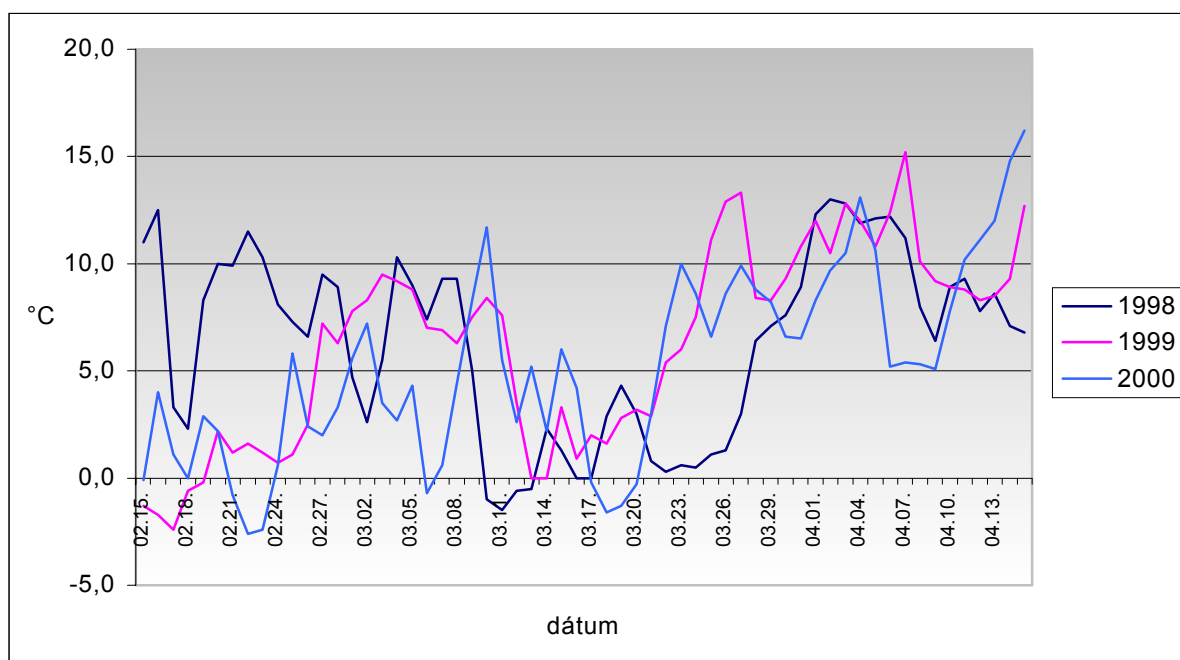


4.2. Morfológiai variabilitás

4.2.1. Virágmorfológiai variabilitás

4.2.1.1. A zörög-hegyi *Primula* populációk többéves vizsgálata

Az 1998-as évben rendkívül korán jött a tavasz, a *Primula vulgaris* már február végén teljes virágzásban volt, a hibrdek pedig március közepén voltak virágaik teljében. 2000 februárja-márciusa az átlagosnál jóval hidegebb volt, április végén szinte nyáriassá vált az idő. A *Primula vulgaris* virágzása 1998-hoz képest mintegy három hetet késett, a hibrdek és a *P. veris* virágzása majdnem összeért. 1999 az előbbiekhöz képest átlagosnak tekinthető. Az 52. ábrán az Országos Meteorológiai Szolgálat területre vonatkozó napi középhőmérséklet adatai (Farkasgyepű, Zirc) láthatók a *Primulák* virágzása szempontjából meghatározó február 15 - április 15-i periódusban 1998-2000 évekre vonatkozóan.



52. ábra. Napi középhőmérsékletek 1998-2000. február 15. és április 15. között

A virágmorfológiai tulajdonságokat a fővirágzás elején akkor vizsgáltam, amikor azok már viszonylag stabilnak voltak tekinthetők. A *Primula vulgaris* és a hibrdek fővirágzásában jelentős időbeli eltolódásokat figyeltem meg, míg a *Primula veris* virágmorfológiai tulajdonságai „megbízhatóan” április közepe táján voltak mérhetők. Az évjáratbeli különbségeket a mérési időpontok is tükrözik (13. táblázat). (Érdekességgént megjegyzem, hogy Angliában Woodell (1965) megfigyelése szerint erre az április végi periódus alkalmas. Skóciában 1998-ban május elején láttam *Primula vulgaris*-t teljes virágzásban.)

Az 1998-ban populációnként kijelölt 50-50-50 egyed virágmorfológiai tulajdonságait csak a Zörög-hegy déli nyúlványa meredek nyugati oldalának alsó részén kijelölt *Primula vulgaris* populáció esetén tudtam szinte hiánytalanul nyomon követni. A gerincen és a lejtő felső szakaszán kijelölt *P. veris* és hibrdek környezetében oly mértékű volt a vadjárás, hogy a karók egy részét eltűnés, kirúgás illetve lerágás miatt minden évben pótolni kellett, ezért részben új egyedek kerültek kijelölésre.

„Évjáratthatás” emiatt csak a *Primula vulgaris* egyedekre állapítható meg, a másik két populáció esetében csak populációsztintű eltéréseket tudtam megállapítani.

	1998	1999	2000
<i>Primula vulgaris</i>	II. 28., 30.	III. 13., 14.	III. 26., 28.
<i>Primula hibridek</i>	III. 16., 20., 25.	III. 28.,30., IV. 5.	IV. 15., 17.
<i>Primula veris</i>	IV. 11. 12.	IV. 10., 13.	IV. 17., 18

13. táblázat. A Virágmorfológiai mérések időpontjai

Primula vulgaris

A virágmorfológiai tulajdonságokban tapasztalt nagy szórás ellenére a pollenadó *Primula vulgaris* populáció megjelenését tekintve egyöntetű volt. A virágok viszonylag hosszú (2,5-11 cm) kocsányon fejlődnek, a pártaátmérő 25-43 mm közötti, a csésze hossza 17-20 mm. A csésze és a pártacsó hossza (1,9-2,0) közel azonos. A pollendonor *Primula vulgaris* populáció egyedei között a pártaátmérőt, szíromlevél-szélességet és a virágkocsány-hosszt tekintve adódott szignifikáns különbség az 1998-1999 évek összehasonlításában. A szíromlevél-szélesség és a virágkocsány-hossz tekintetében az 1998-2000 évek összehasonlításakor volt lényeges különbség (Duncan-teszt, $p < 0,05$ és $p < 0,01$). Ezek a tulajdonságok azok, amelyeknél a mérési időpontnak nagy szerepe lehet; évjáráthatás leginkább a virágszám alakulásában lenne mérhető, a magas szórásértékek miatt azonban ebben a tulajdonságban nem mutatható ki különbség az évek között (14. táblázat).

		párta átmérő (cm)	szíromlevél- szélesség (cm)	pártacsóhossz (cm)	csészehossz (cm)	csésze- foghossz (cm)	virágkocsány (cm)	virágszám (db)
1998	átlag	3,19	1,10	1,95	1,82	0,76	4,58	13,08
(1)	SD	0,27	0,13	0,16	0,23	0,14	0,96	5,40
	n	52	52	52	52	52	52	52
		** (2-1)	** (2-1) * (3-1)				** (2-1) ** (3-1)	
1999	átlag	3,01	1,00	1,89	1,76	0,73	3,65	13,90
(2)	SD	0,27	0,15	0,15	0,17	0,12	0,80	7,26
	n	52	52	52	52	52	52	52
2000	átlag	3,11	1,05	1,95	1,79	0,72	3,87	11,77
(3)	SD	0,32	0,14	0,15	0,20	0,11	1,00	8,03
	n	52	52	52	52	52	52	52
		DN	DN	NS	NS	NS	DN	NS

Megjegyzések:
NS = Nem szignifikáns
* = $p < 0.05$
** = $p < 0.01$
DN = Duncan's multiple range test
*(group1-group2) group mean1 < group mean2
SPSS PC+

14. táblázat. A *Primula vulgaris* populáció morfológiai bélyegeinek összehasonlítása évenként

Primula veris

A vizsgált *Primula veris* egyedek levelei általában tojásdadok vagy oválisak, gyorsan nyélbe keskenyedők (*subsp. veris* tulajdonság), a csésze hosszabb, többnyire beleesik 1,6-2,0 cm közötti kategóriába (*subsp. inflata* tulajdonság), általában a pártacsóval közel azonos hosszúságú vagy annál kicsivel hosszabb (szintén inkább a *subsp. inflata*-ra jellemző). A pártátmérő, a szíromlevél-szélesség, a csésze hossza és a virágzati tengelyen fejlődő leghosszabb kocsány nagyon változékony tulajdonságok. A világosabb és nagyobb - hosszabb virágkocsányon fejlődő – virágú egyedek, valamint a hasonló hosszúságú virágkocsányok miatt felálló virágzatú egyedek jelenléte a populációban génszivárgásra (introgresszió) utal (2.5. melléklet).

Az anyanövény *Primula veris* populáció esetében az 1998-2000 éveket összehasonlítva csak a virágkocsányon növe legnagyob kocsány hosszát és a tengelyen fejlődő virágkocsányok számát tekintve nem volt szignifikáns különbség. Pártátmérő, szíromlevél-szélesség, csészehossz, virágkocsányon növe legnagyob kocsány hossza és a tengelyen fejlődő virágkocsányok száma tekintetében szignifikáns különbség volt az 1999-es és a 2000-es évek között is. 1998 és 1999 csészefog- és pártacsó-hossz, a virágzati tengely, illetve a virágkocsányon növe legnagyob kocsány hossza és a tengelyen fejlődő virágkocsányok száma alapján különbözött (Duncan-teszt, $p < 0,05$ illetve $p < 0,01$) (15. táblázat).

		pártá átmérő (cm)	szíromlevél szélesség (cm)	csésze- hossz (cm)	csésze- foghossz (cm)	pártacsó- hossz (cm)	virágzár- hossz (cm)	v.kocsányhossz/ v. tengely (cm)	virágkocsány/ v. tengely (db)
1998	átlag	1,60	0,56	1,73	0,45	1,61	15,74	1,56	7,83
(1)	SD	0,17	0,09	0,21	0,06	0,23	2,34	0,37	2,68
	n	40	40	40	40	40	40	40	40
1999	átlag	1,60	0,60	1,67	0,49	1,74	17,43	1,79	8,98
(2)	SD	0,15	0,07	0,12	0,07	0,12	3,98	0,39	2,51
	n	40	40	40	40	40	52	40	40
					** (1-2)	** (1-2)	* (1-2)	* (1-2)	* (1-2)
								** (3-2)	** (3-2)
2000	átlag	1,70	0,63	1,89	0,52	1,80	18,58	1,58	6,82
(3)	SD	0,15	0,07	0,18	0,08	0,12	3,54	0,39	2,60
	n	61	61	61	61	61	61	61	61
		** (1-3)	** (1-3)	** (1-3)	** (1-3)	** (1-3)	** (1-3)		
		*(2-3)	** (2-3)	** (2-3)					
		DN	DN	DN	DN	DN	DN	DN	DN

Megjegyzések:
 NS = Nem szignifikáns
 * = $p < 0.05$
 ** = $p < 0.01$
 DN = Duncan's multiple range test
 *(group1-group2) group mean1 < group mean2
 SPSS PC+

15. táblázat. A *Primula veris* populáció morfológiai bélyegeinek összehasonlítása évenként

Primula veris* x *Primula vulgaris

Tavasszal a hegygerinc és plató közeli, mintegy 50 m széles sávjában, ahol mindkét szülőfaj együttesen előfordul, megjelennek hibridjeik. A 2003-as ponttérképezés során (3. melléklet) a hegy déli nyúlványán a hibrid zónában 1772 egyed koordinátáit határoztuk meg, ebből 1376 (78 %) volt a *P. veris* egyedek, 305 (17 %) a hibridek és 91 (5 %) a *P. vulgaris* egyedek száma (34. ábra). A hibrid alakok a visszakereszteződés lehetőségének fennállása miatt rendkívül változatosak (53. ábra), a két szülőfaj között minden átmeneti forma előfordul (54. ábra).

A hibrid alakok három fő alaptípusba sorolhatók aszerint, hogy melyik szülőfaj bélyegei nyilvánulnak meg erősebben. Az esetek túlnyomó többségében (95 %-ban) rövidebb-hosszabb virágzati tengely fejlődik, a virágkocsány mindig hosszabb a *P. veris*-re jellemző kocsányhoz viszonyítva; a párta színében és méreteiben a két faj közötti nagyságot és formát mutatja (2.1. melléklet). A „*vulgaris* típusoknál” a virágzati tengely hiányzik, hosszú a virágkocsány, a virág méreteiben és színében átmeneti formát mutat (2.2. melléklet). A hegy déli lábánál felmért populációban előfordult egy-két olyan egyed, amelynek kocsányos és ernyőben álló virágai is voltak. Ezeket „vegyes” tőnek neveztem. Ezek két változatban jelennek meg. Az egyik változat esetében az azonos morfológiai jellegű virágok kocsányos vagy rövid virágzati tengellyel rendelkező, közvetlenül egymás mellett elhelyezkedő külön egyedeken fordulnak elő. A másik változat esetében ezek egy egyeden belül jelennek meg (2.3. melléklet). Néhány ilyen egyed a mina-völgyi hibridpopulációban is előfordult. Megfigyeléseink szerint a „*vulgaris* típusok” gyakorisága a hibrid populációban mintegy 1,5-2 %. „Vegyes” hibridek is hasonló arányban fordulnak elő, valamivel kisebb az egy egyeden belül kocsányos és virágzati tengelyen fejlődő virágokat tartalmazók aránya, mint azoké, ahol ezek külön egyeden találhatók (1,3% ill. 2%) (3. melléklet). Ezeknek a hibrid típusoknak *P. vulgaris* egyed(ek)től való távolsága sosem nagyobb 15 m-nél.

A populáción belüli heterogenitás, „átmenetiség” és a visszakereszteződési fokozatok következtében a hibridpopulációról nagyon nehéz egzakt morfológiai leírást adni. A nagyvirágú (30 mm körüli pártaátmérőjű), világossárga virágú hibridek virágzata általában rövid, 5 cm körüli virágzati tengelyen található. Csak néhány hibrid rendelkezik 15 cm-nél hosszabb virágzati tengellyel, ezek többnyire kisebb és sötétebb virágúak, közelebb állnak a *P. veris*hez. Sokszor a fenotipikus bélyegek nem győznek meg minket arról, hogy vajon tényleg hibrid egyeddel állunk-e szemben. Ez az átmeneti sor szélén álló, a szülőfajoktól ránézésre csak nagyon kicsit – általában a virágok színében és méretében - eltérő 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” tőre 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 Oszták-Magyar Monarchia területéről leírt x *P. radiciflora* 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 (2.4. melléklet).



53. ábra. Különböző hibrid alakok egymás mellett



54. ábra. A szülőfajok „egymásba alakulása” hibrid formákon keresztül

A *Primula x austriaca* Wettst. alatt felsorolt hibridtípusok, a *x P. gaisbergensis* Pax (*P. veris* subsp. *canescens*-hez közel álló forma, nincsenek alapi virágai, virágai kicsik és félig-bókolók, kizárólag virágzati tengelyen találhatók, mely hosszabb a leveleknél), a *x P. richteri* Pax (a virágok virágzati tengelyen találhatók, a levélfonák hamvasszürkés) és a *x P. wiesbaurii* Pax. Ez utóbbi leírása (a levélfonák hamvasszürke, a virágok vagy rövid kocsányon ülnek vagy alapiak) ráillik a Cservenka (2001) által megtalált „vegyes” tő egyik típusára, azonban a másik változatról (ahol egy egyeden vannak virágzatban és kocsányokon fejlődő virágok) sehol nem találtam utalást (Cservenka és Mihalik 2001). A hibrid zónában felfigyeltem olyan alakra is, amely *Primula vulgaris* var. *caulescens*-nek tekinthető (2.3.2. fejezet). Annyiban különbözött ez az egyed a tipikus *P. vulgaris*-tól, hogy a kocsányos virágok mellett egy rövid virágzati tengely jelent meg, melyen hosszú virágkocsányokon kevés számú (3) virág fejlődött (2.4. melléklet). Ez a tulajdonság szerintem sem jelenik meg tiszta *P. vulgaris* populációban, szegregálódott tulajdonságról lehet szó.

E forma és a „vegyes” (*P. x wiesbaurii*?) hibridek között annyiban van különbség, hogy az utóbbi sokkal jellemzőbben átmeneti virágmorfológiai bélyegekkal rendelkezik, míg az előbbi a rövid virágzati tengelytől eltekintve teljesen *P. vulgaris* kinézetű.

A *Primula veris* alfajok megkülönböztetése terén tapasztalt taxonómiai bizonytalanságok és az elterjedési területek egymástól néha eltérő megítélése miatt megjelent tudományos cikkeimben a hibridek néven nevezésére az általános, *Primula x brevistyla* nomenklaturát használtam. Átmeneti alaksorozatról lévén szó - a hibridfaj *notospecies*ként, a különböző hibrid alakok pedig *notomorfak*ént is kezelhetők (Szabó T., ex verb.).

A szülőfajok közötti átmeneti alaksorozat (54. ábra) a fentiek alapján a következőképpen írható le a taxonómiai leírásokban található hibridváltozatokkal:

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

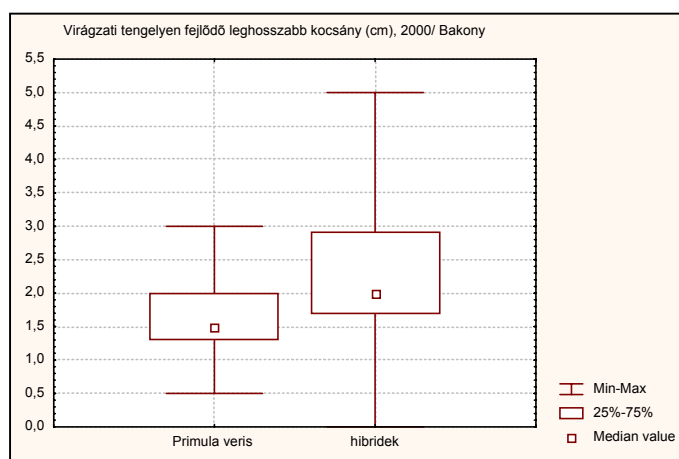
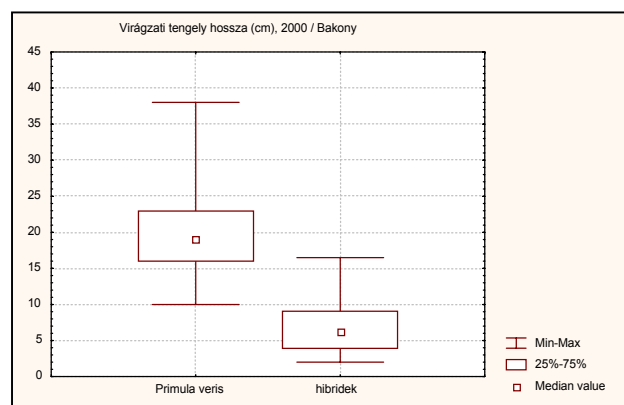
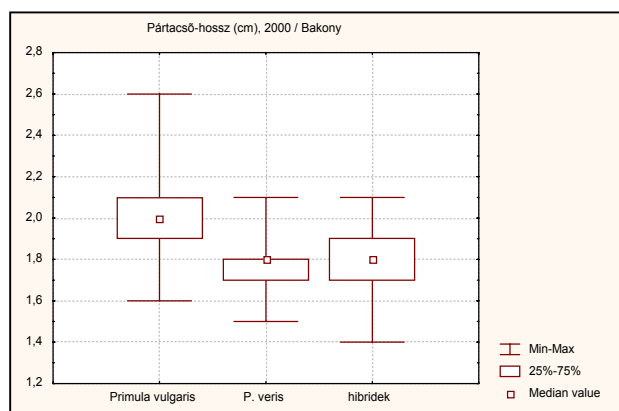
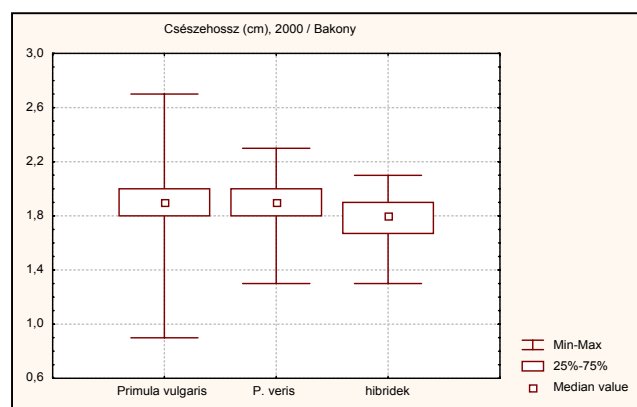
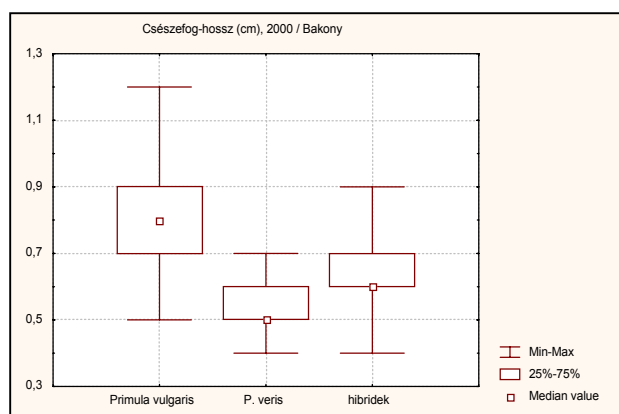
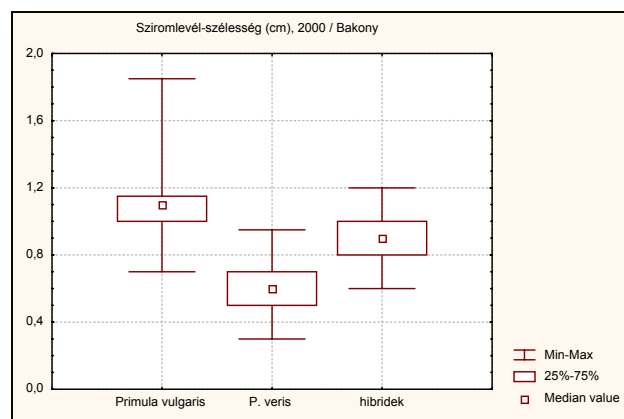
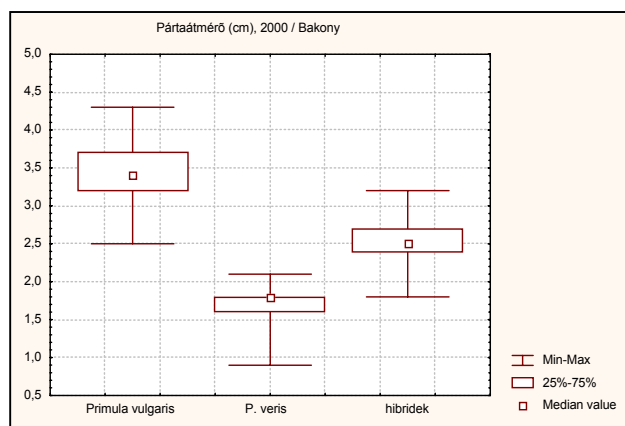
→ *P. x flagellicaulis* → *P. x brevistyla* → *P. x richterii* → *P. x gaisbergensis* → *Primula veris*
P. x austriaca

A hibridpopulációban 1998 és 1999 között a csésze és a virágzati tengely hosszában mutatkozott szignifikáns különbség. 1998 és 2000 pártaátmérő, pártacső-hossz, csészefog-hossz, virágzati tengelyen fejlődő virágkocsányok száma és a virágzati tengely hossza tekintetében tért el egymástól, míg 1999 és 2000 pártacső-, csésze- és csészefog-hossz tulajdonságokban különbözött (16. táblázat).

		párta átmérő (cm)	szíromlevél szélesség (cm)	pártacső- hossz (cm)	csésze- hossz (cm)	csészefog- hossz (cm)	vir. teng. hossz (cm)	virágkocsány hossz (cm)	virágkocsány/ tengely (db)	v.kocsányhossz/ tengely (cm)
1998	átlag	2,36	0,87	1,73	1,73	0,55	4,37	5,48	8,08	1,71
(1)	SD	0,27	0,16	0,18	0,18	0,11	3,08	1,60	4,43	0,98
	n	52	52	52	52	52	52	12	52	52
						*(2-1)				
1999	átlag	2,46	0,90	1,78	1,66	0,53	6,31	4,98	7,48	1,97
(2)	SD	0,33	0,14	0,14	0,16	0,10	3,87	1,41	4,65	0,90
	n	63	63	63	63	63	63	13	63	63
						** (1-2)				
2000	átlag	2,56	0,88	1,86	1,75	0,60	7,62	3,80	5,71	2,08
(3)	SD	0,24	0,10	0,15	0,16	0,10	3,75	2,97	3,24	0,76
	n	45	45	45	45	45	45	10	45	45
		** (1-3)		** (1-3)	** (2-3)	*(1-3)	** (1-3)		** (1-3)	
				*(2-3)		** (2-3)				
		DN	NS	DN	DN	DN	DN	NS	U	NS

Megjegyzések:
NS = Nem szignifikáns
* = p < 0.05
** = p < 0.01
DN = Duncan's multiple range test;
*(group1-group2) group mean1 < group mean2
U = Mann-Whitney test
SPSS PC+

16. táblázat. A *Primula* hibrid populáció morfológiai bélyegeinek összehasonlítása évenként



55. ábra. A szülőfajok és a hibridpopuláció virágmorfológiai tulajdonságai

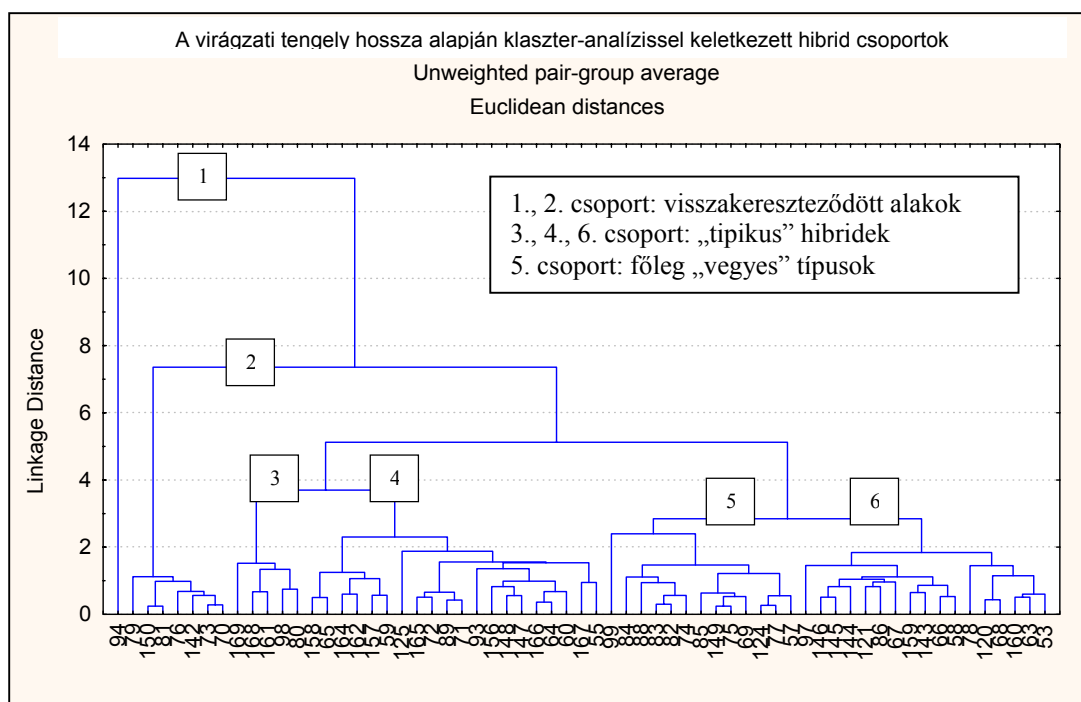
Mindhárom populációban legváltozékonyabb bélyegeknél a pártaátmérő, a csésze- és a pártacsó hossza bizonyult; legkisebb szórásértékek a csészefog-hossz esetében adódtak. „Évjáráthatás” véleményem szerint az adatokból nem állapítható meg, az évek közötti szignifikáns különbség oka a szülőfajok egyes tulajdonságai tekintetében – bár ezt igyekeztem kiküszöbölni – mégis a mérési időpontokban kissé eltérő fejlettségi állapot lehet. A hibrideknél ezek a különbségek adódhatnak a hibridpopuláció szerkezetének változásából is.

A fenti tulajdonságok közül a hibridek leginkább virágszín, pártaátmérő, a szíromlevél-szélesség, a csészefog-hossz, virágzati tengely hossza és a virágzati tengelyen levő leghosszabb kocsány hossza alapján különülnek el legjobban a szülőfajoktól (55. ábra); e tulajdonságok figyelembe vételével készült klaszter-analízis az 56. ábrán látható.

A klaszter-analízis a hibrideket virágzati tengelyhossz – mint legnagyobb szórást mutató tulajdonság – alapján választotta csoportokra a következők szerint:

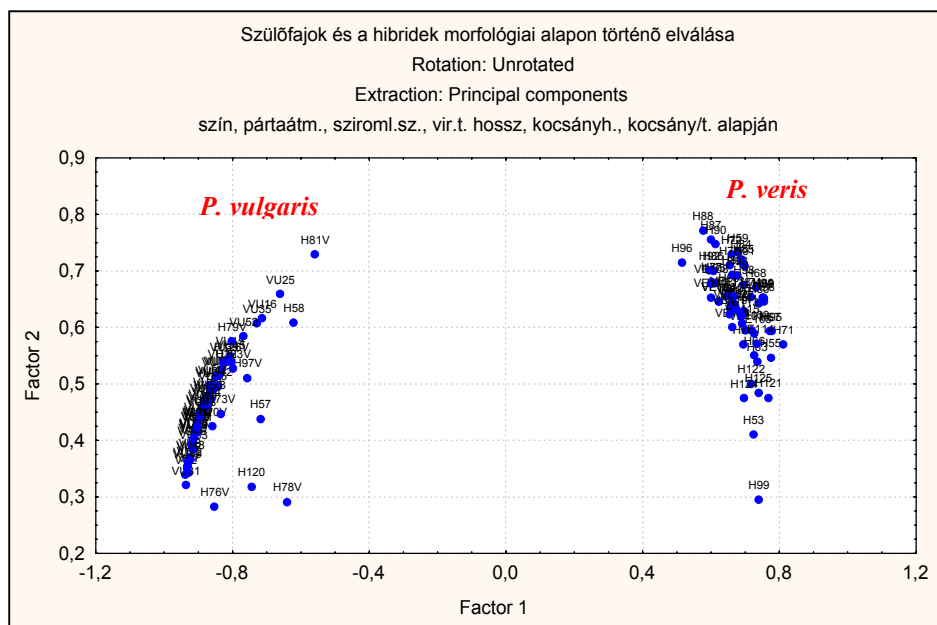
1. A virágzati tengely hossza 15 cm-nél nagyobb (ide tartoznak a *Primula veris*-sel visszakereszteződött, illetve a feltehetőleg inogresszáldott *P. veris* egyedek)
2. A virágzati tengely hiányzik (átmeneti virágú „*vulgaris* típusok”)
3. A virágzati tengely hossza 11,0-15,0 cm közötti
4. A virágzati tengely hossza 7,5-10,5 cm közötti
 - 4/1. A virágzati tengely hossza 10,0-10,5 cm közötti
 - 4/2. A virágzati tengely hossza 7,5-9,0 cm közötti
5. A virágzati tengely hossza 2,5-4,5 cm közötti
 - 5/1. A virágzati tengely hossza 2,5 cm
 - 5/2. A virágzati tengely hossza 3,0-4,5 cm közötti
6. A virágzati tengely hossza 4,5-7,0 cm közötti
 - 6/1. A virágzati tengely hossza 5,5-7,0 cm közötti
 - 6/2. A virágzati tengely hossza 4,5-5,5 cm közötti

E csoportokon belül az egyedek a pártaátmérő és a csészefog-hossz alapján különülnek el.



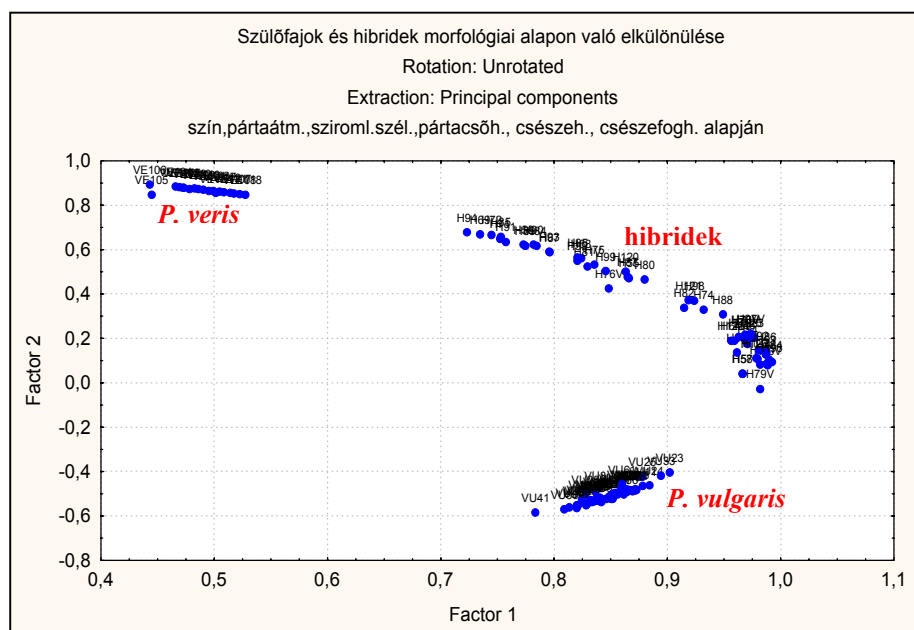
56. ábra. A virágzati tengely hossza alapján klaszter-analízissel keletkezett hibrid csoportok

Ha a hibridtulajdonságok közül figyelembe vesszük a virágzati tengely hosszát, illetve a virágzati tengelyen fejlődő legnagyobb kocsány hosszát, a főkomponens analízissel (PCA) készült 57. ábrán láthatjuk, hogy a H-jelű hibridek alapvetően két nagy csoportra válnak szét, azaz vagy a virágzati tengellyel nem rendelkező *Primula vulgaris*-okkal kerülnek egy csoportba (*vulgaris* típusok), vagy pedig a *Primula veris*-ek közelében csoportosulnak (tipikus F1 hibridek, illetve *Primula veris*-sel visszakeresztződött alakok.)



57. ábra. A szülőfajok és a hibridek elkülönülése (virág szín, pártaátmérő, szíromlevél-szélesség, virágzati tengely-hossz, virágkocsány-hossz és a tengelyen fejlődő leghosszabb virágkocsány alapján)

Ha a virágzati tengely és a virágkocsány hosszától eltekintünk, és csak a konkrét virágmorfológiai bélyegekkel végezzük az elemzést, a hibridek a két szülőfaj közé csoportosulnak, azoktól egyértelműen elkülönülnek (58. ábra).



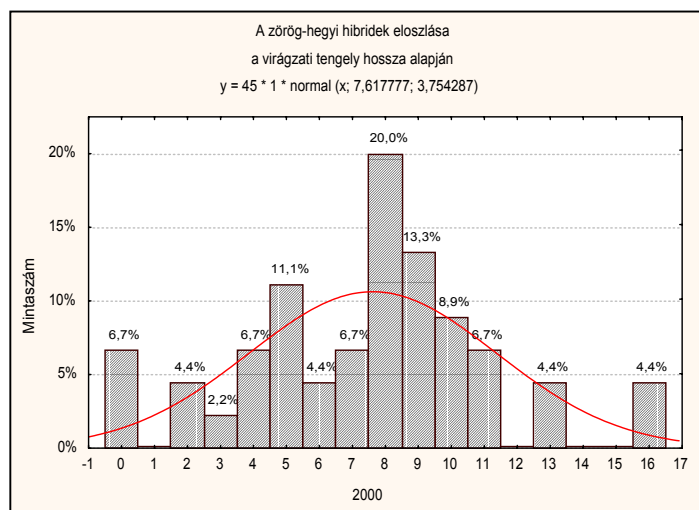
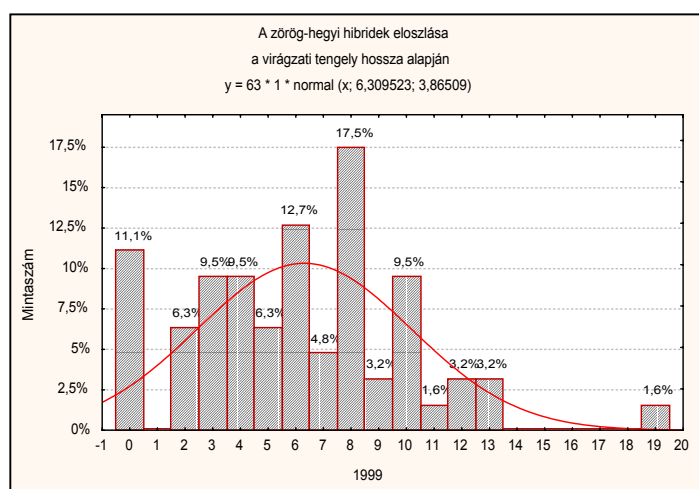
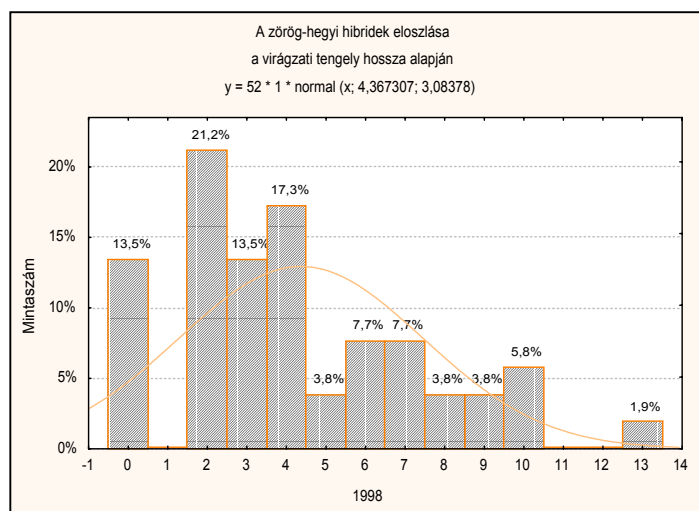
58. ábra. A szülőfajok és a hibridek elkülönülése (virág szín, pártaátmérő, szíromlevél-szélesség, pártacső- és csészehossz, csészfogh-hossz alapján)

A virágzati tengely hosszának évenkénti ábrázolásakor (59. ábra) jól látszik, hogy a mintázott populációban három éves viszonylatban 7-13 % volt a „*vulgaris*” típusú (azaz virágzati tengellyel nem rendelkező), és 2-4% a szinte *P. veris*-hez hasonló hosszú (15 cm feletti) virágzati tengellyel rendelkező hibrid egyedek aránya. Ezek a valószínűleg visszakereszteződött alakok mindhárom évben hasonló arányban jelentek meg.

Leggyakrabban a 8-10 cm-es tengelyhossz fordult elő (az 1998-as év kivételével, amikor a mérés időpontjában a virágzati tengely valószínűleg nem volt teljesen kifejlődve).

Nagy (1978) több élőhely (Eplény, Keszthelyi-hg., Tapolcafő, Zörög-hegy, Mögszeg) egyedeit vizsgálta; virágszín, pártanagyság, virágzati tengely hossza alapján sorolta csoportokba a fellelt egyedet. Eplénynél és Tapolcafőn talált kocsányos virágú (*vulgaris* típusú) hibrideket, Eplényen kívül a Keszthelyi-hegységben és Mögszegnél is látott vegyes (azaz kocsányos és közepes virágzati tengellyel rendelkező) típusokat. Vizsgálata szerint is leggyakoribbak a közepes (10 cm körüli) hosszúságú virágzati tengellyel rendelkező, köztes színű és pártátmérőjű hibridek.

59. ábra. A zörög-hegyi hibrdek megoszlása a virágzati tengely hossza alapján (cm), 1998., 1999. és 2000. években

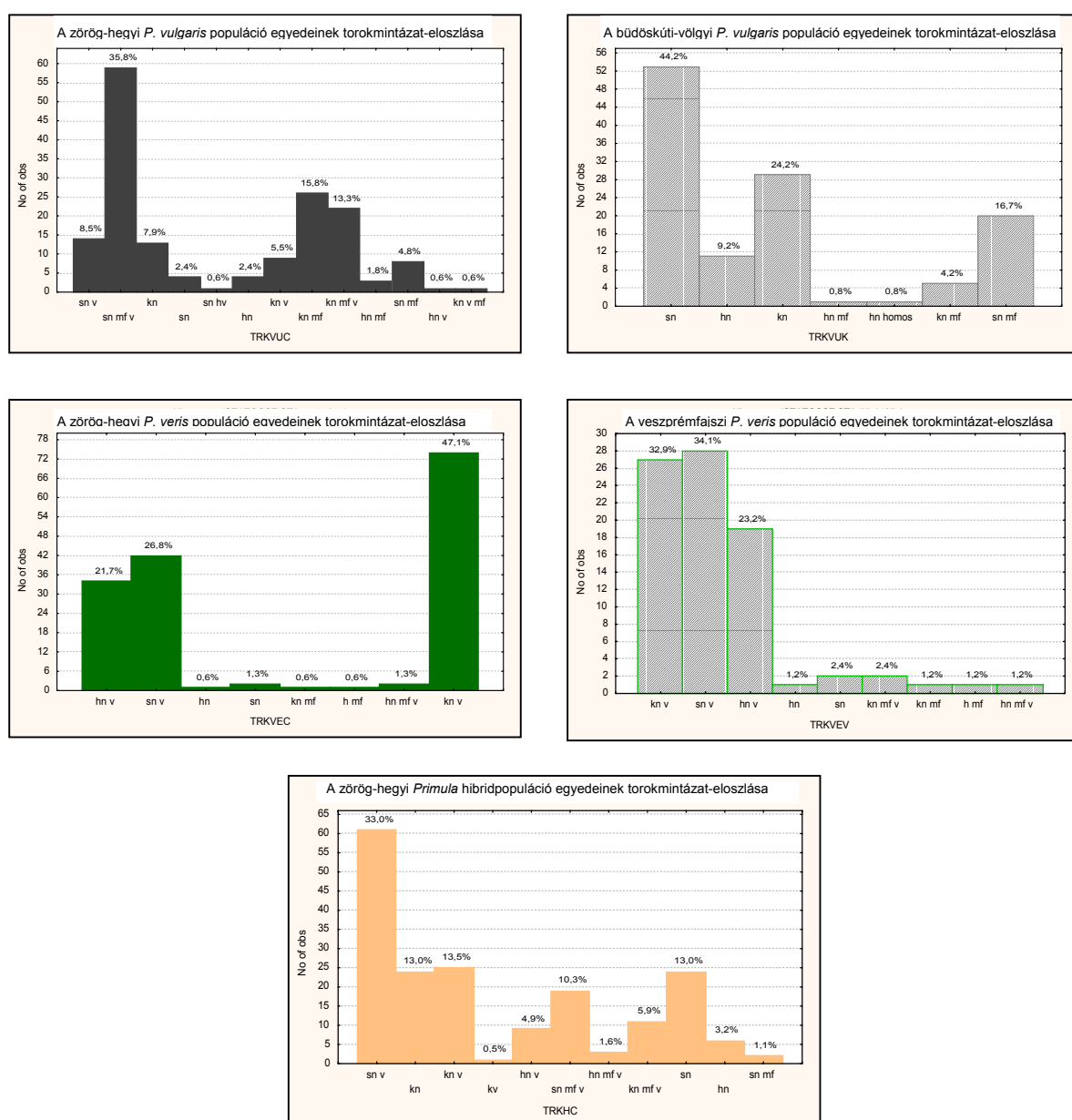


4.2.1.2. A zörög-hegyi *Primula* populációk egymással és más populációkkal történő összehasonlítása

A sajátos morfológiai tulajdonságokkal rendelkező 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. A hisztogramokon szürke szín jelöli a zörög-hegyi, sraffozott szürke a keszthelyi-hegységi „tisztá” *Primula vulgaris* populációt, sötétzöld a zörög-hegyi és sraffozott zöld a „tisztá” veszprémfajszai *P. veris* populációt. A zörög-hegyi hibridpopulációt narancssárga színnel különböztettem meg.

1. Torokminta

A szirmok alján levő folt 3 árnyalatát tudtam szabad szemmel jól megkülönböztetni (sötétsárga=sn, középsárga=kn, halványsárga=hn), illetőleg a szírom alján a főér vonalszerű színezettségét (v) értékeltem. A mézfejtő jelenlétét mf rövidítéssel jelöltem.

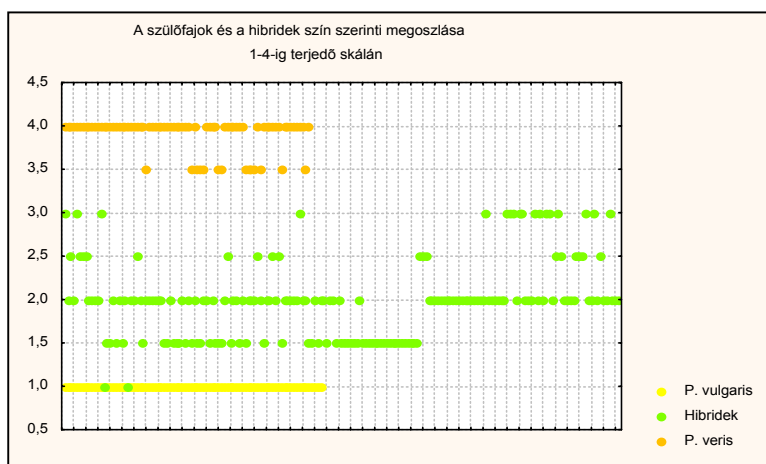


60. ábra. Torokmintázat eloszlás az egyes populációkban

Woodell (1965) szerint a torokminta alapján különülnek el legjobban a szülőfajok. Az általa vizsgált *P. veris* populáció egyedei elkülönülő narancssárga folttal rendelkeztek a szirmok alján, míg a *P. vulgaris* egyedek torokfoltja elmosódott zöldes színű, nem található rajtuk az előbb említett narancsszínű folt. A hibrid virágok torkában a narancsszínű folt diffúz (Mowat 1961).

Az általam vizsgált mindkét *P. vulgaris* populációban a sötét- vagy narancssárga folt sokkal inkább jellemző volt a populációkat alkotó egyedekre (50 és 63 %), mint a *P. veris* egyedekre (28 és 37 %). Ez utóbbiaknál inkább a középsárga torokminta (37 és 48 %) volt jellemző, illetve nagyobb arányban fordultak elő halványsárga (zöldessárga) torokfolttal rendelkező egyedek (24 és 33 %). Mindkét *P. vulgaris* populációban a brit kutatók által jellegzetesnek tekintett zöldessárga torokminta volt legritkábban megfigyelhető (5 és 11 %). Mint az a 60. ábrán látható, a szülőpopulációk torokmintára nézve egyáltalán nem homogének. A hibridek pedig inkább a *Primula vulgaris* populáció mintázatához hasonlítanak, a populációt zömmel sötét folttal rendelkező egyedek alkotják (57 %), a zöldessárga torokfoltú egyedek aránya a pollenadó szülőfaj populációjához hasonlóan alacsony (10 %).

2. Virágszín

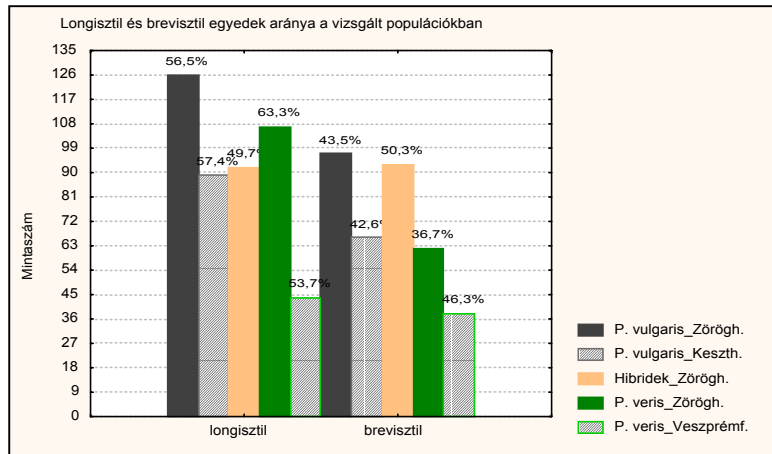


61. ábra. A zörög-hegyi hibridek és szülőfajaik elkülönülése virágszín alapján

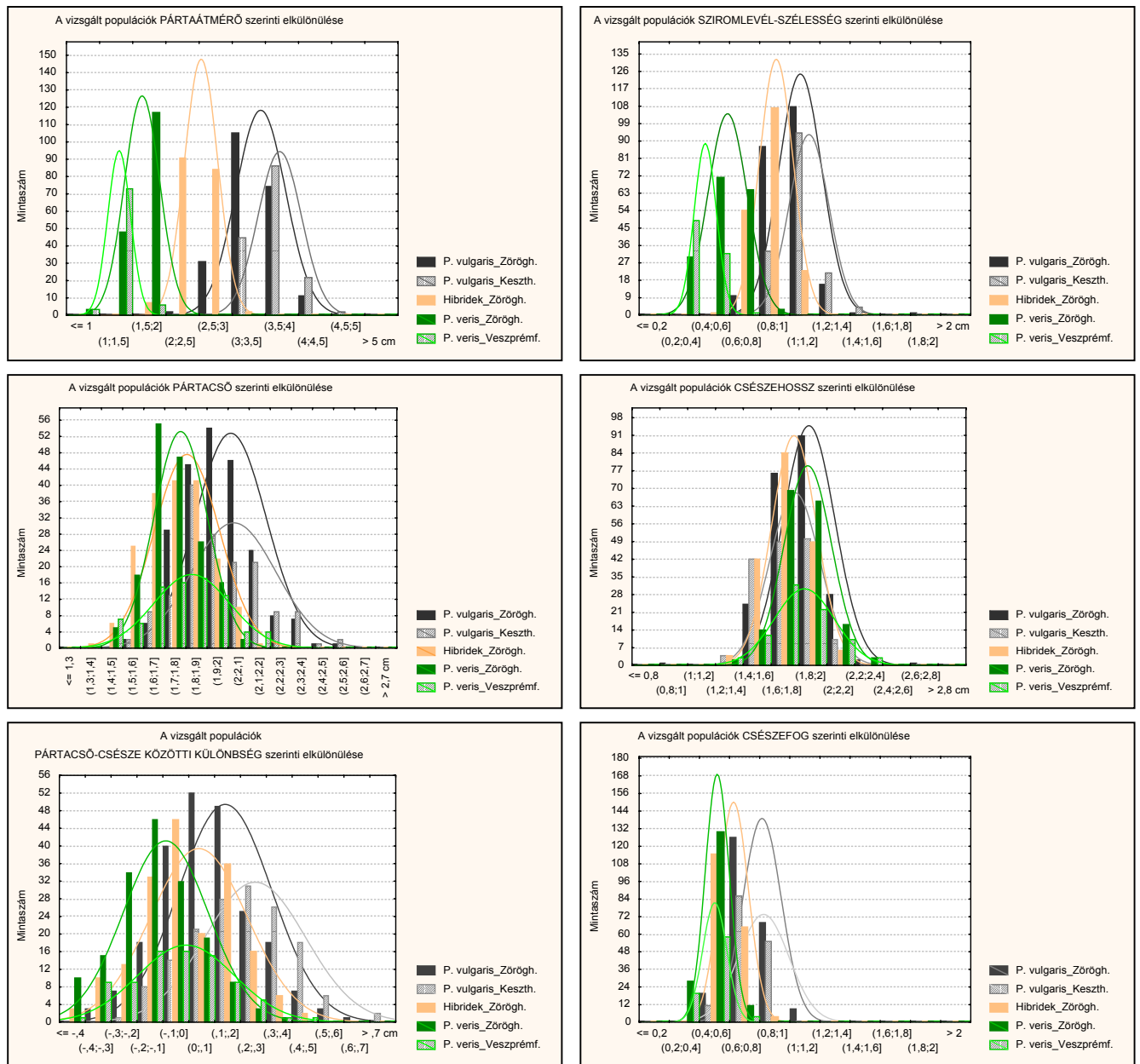
A *Primula vulgaris* kénsárga virágszínét 1-nek vettem, míg a *P. veris* jellegzetes napsárga színét 4-nek. A virágszín viszonylag jó bélyegnek tekinthető a fajok elkülönítéséhez, bár a vizuális értékelés meglehetősen szubjektív. A szülőfajok egyértelműen elkülöníthetők, a *Primula vulgaris* egyedek egyöntetűek, a *P. veris* egyedek között előfordulnak valamivel világosabb színűek is. A hibridek között leggyakoribb az átmeneti középsárga szín, de vannak *P. vulgaris*-ra jellemző színűek is. Jellegzetes sötét, *P. veris* virágszínű hibrid egyedet nem találtam (61. ábra).

3. Longisztíl – brevisztíl egyedek aránya

Mindkét szülőpopulációban magasabbnak bizonyult a brevisztíl egyedek aránya, a zörög-hegyi szülőpopulációk esetében ez az eltérés még jelentősebb, viszont a hibridpopulációban közel azonos arányban jelent meg a két típus (62. ábra).



62. ábra. Longisztűl és brevisztűl egyedek aránya a vizsgált populációkban

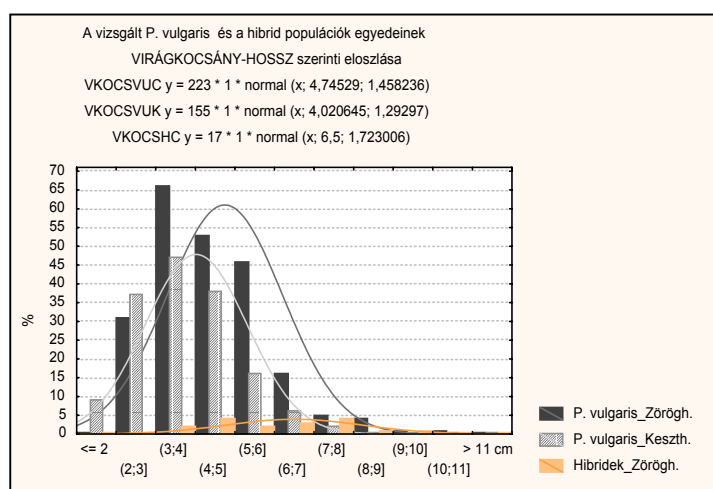


63. ábra. A vizsgált populációk elkülönülése pártátmérő, szíromlevél-szélesség, pártacso- és csészehossz, pártacso és csészé közötti különbség és csészefog-hossz alapján

A 63. ábrán látható hisztogramok azt mutatják, hogy a hibrdek pártaátmérő, szíromlevél-szélesség, csészefog-hossz és a párta-csésze közötti különbség tekintetében átmeneti jellegűek. Mindazonáltal csoportosításukra egyértelműen a virágzati tengely hiánya, illetőleg megléte – ez esetben a hossza - ad lehetőséget.

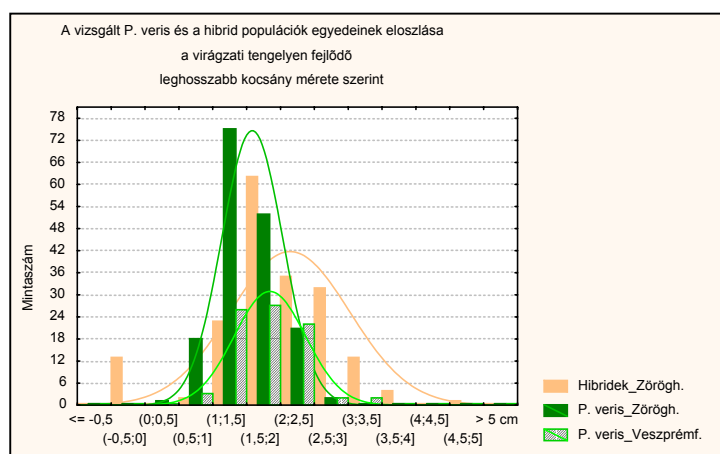
4. Virágkocsány-hossz

Ha a virágzati tengellyel nem, de virágkocsánnyal rendelkező hibrid egyedek („*vulgaris* típusok”) eloszlását összevetjük a vizsgált *P. vulgaris* populációk egyedeinek eloszlásával (64. ábra) láthatjuk, hogy a virágkocsánnyal rendelkező hibrdekre hosszabb virágkocsány jellemző, mint a pollenadó szülőfajra; többségük a 6-8 cm-es kategóriába esett, de akadtak köztük 10 cm-es kocsánnyal rendelkezők is. A *P. vulgaris* populációkra rövidebb, 3-6 cm-es virágkocsány jellemző. A szülőfajok vizsgált populációi között ebben a tulajdonságban az eltérés szignifikáns volt (17. táblázat).



64. ábra. A vizsgált *Primula vulgaris* és a hibrid populációk egyedeinek virágkocsány-hossz szerinti eloszlása

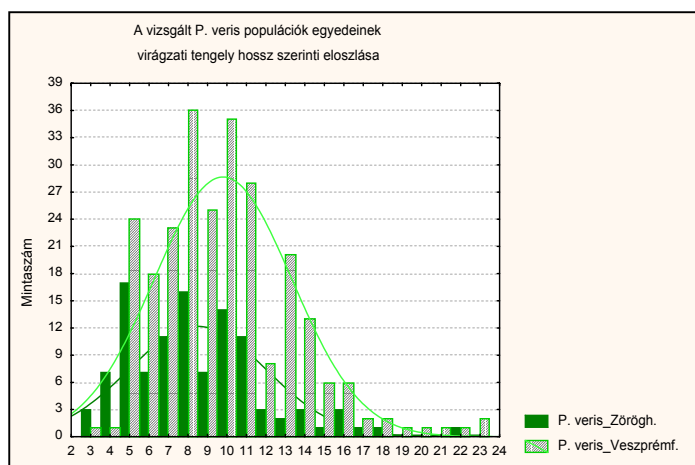
5. Virágkocsány hossza a virágzati tengelyen



65. ábra. A vizsgált *Primula veris* és a hibrid populációk egyedeinek eloszlása a virágzati tengelyen fejlődő leghosszabb virágkocsány mérete szerint

A virágzati tengellyel rendelkező hibrid egyedek virágkocsánya jellemzően valamivel hosszabb, mint a *P. veris* egyedeké (65. ábra). A vizsgált *Primula veris* populációk között a virágzati tengelyen fejlődő leghosszabb kocsány méretében szignifikáns volt a különbség (17. táblázat).

6. Virágzati tengely hossza



66. ábra. A vizsgált *Primula veris* populációk egyedeinek virágzati tengely-hossz szerinti eloszlása

A veszprémfajsi *P. veris* populáció egyedei jellemzően 2-3 cm-rel hosszabb virágzati tengellyel rendelkeznek (66. ábra), mint a cuha-völgyi *P. veris* egyedek, de ez az eltérés nem volt szignifikáns (16. táblázat).

T-próbával hasonlítottam egymáshoz a vizsgált „szülő” *Primula vulgaris* és *P. veris* populációk virágmorfológiai tulajdonságait. A *Primula vulgaris* vizsgált populációi pártátmérő, szíromlevél-szélesség, csészehossz és virágkocsány-hossz, míg a *P. veris* populációk pártátmérő, szíromlevél-szélesség, pártacső-hossz, virágkocsányhossz/tengely, virágszám/tengely és a virágzati tengely hossza tekintetében szignifikánsan különböznek egymástól (17. táblázat).

		pártá- átmérő (cm)	szíromlevél- szélesség (cm)	pártacső- hossz (cm)	csészé- hossz (cm)	csészefog- hossz (cm)	v.kocsány- hossz (cm)	v.kocsány- hossz/tengely (cm)	virág/ tengely (db)	tengely- hossz (cm)
<i>P. vulgaris</i>	átlag	3,54	1,07	2,01	1,87	0,82	4,77	-	-	-
Zörög-hegy	SD	0,33	0,14	0,17	0,19	0,13	1,46	-	-	-
	n	165	217	217	217	217	217	-	-	-
<i>P. vulgaris</i>	átlag	3,72	1,13	2,03	1,77	0,83	4,02	-	-	-
Keszthelyi-g.	SD	0,33	0,13	0,20	0,18	0,17	1,29	-	-	-
	n	155	155	155	155	155	155	-	-	-
		**	**	NS	**	NS	**			
<i>P. veris</i>	átlag	1,61	0,586	1,76	1,86	0,52	-	1,58	8,49	20,01
Zörög-hegy	SD	0,31	0,13	0,12	0,17	8,00	-	0,45	3,54	6,94
	n	108	169	173	169	169	-	169	108	90
<i>P. veris</i>	átlag	1,30	0,439	1,83	1,84	0,50	-	1,84	10,52	27,67
Veszprémfajsz	SD	0,17	0,74	0,18	0,22	0,08	-	0,53	3,89	5,39
	n	82	82	82	82	82	-	82	82	82
	n	**	**	**	NS	NS	-	**	**	**

Megjegyzések:

NS = Nem szignifikáns

* = $p < 0.05$, ** = $p < 0.01$

T-test Versus control

SPSS PC+

17. táblázat. A szülőfajok hibrid zónából származó populációinak „tisza” populációkkal történő összehasonlítása virágmorfológiai bélyegek alapján

A hibridek pártaátmérő, szíromlevél-szélesség és csészefog-hossz tekintetében szignifikánsan különböztek mindkét szülőfajtól (Duncan-teszt, $p < 0,01$), a kocsányokon fejlődő virágok („*vulgaris*” típusok, illetve vegyes tövek) virágkocsánya hosszabb, mint a *P. vulgaris* virágkocsánya. A virágzati tengellyel rendelkező (tipikus) hibridek virágzati tengelye rövidebb a *P. veris*-énél, a virágzati tengelyen fejlődő kocsányok pedig hosszabbak, mint *P. veris* virágzatában fejlődők (18. táblázat).

		párta- átmérő (cm)	szíromlevél- szélesség (cm)	pártacső- hossz (cm)	csészé- hossz (cm)	csészefog- hossz (cm)	v.kocsány- hossz (cm)	v.kocsány- hossz/tengely (cm)	virág/ tengely (db)	tengely- hossz (cm)
<i>P. vulgaris</i>	átlag	3,54	1,07	2,01	1,87	0,82	4,77	-	-	-
Zörög-hegy	SD	0,33	0,14	0,17	0,19	0,13	1,46	-	-	-
(1)	n	165	217	217	217	217	217	-	-	-
		** (2-1)	** (2-1)	** (2-1)	** (2-1)	** (2-1)				
		** (3-1)	** (3-1)	** (3-1)	** (3-1)	** (3-1)				
<i>P. veris</i>	átlag	1,61	0,59	1,76	1,86	0,52	-	1,58	8,49	20,01
Zörög-hegy	SD	0,31	0,13	0,12	0,17	0,08	-	0,45	3,54	6,94
(2)	n	108	169	173	169	169	-	169	108	90
Hibridek	átlag	2,52	0,92	1,79	1,77	0,64	6,76	2,16	8,81	5,31
Zörög-hegy	SD	0,25	0,11	0,15	0,16	0,10	1,38	0,92	3,576	2,66
(3)	n	140	134	140	140	140	17	140	52	52
		** (2-3)	** (2-3)			** (2-3)	**	**	NS	**
		DN	DN	DN	DN	DN	T-test	T-test	T-test	T-test

Megjegyzések:
 NS = Nem szignifikáns
 * = $p < 0.05$
 ** = $p < 0.01$
 DN = Duncan's multiple range test;
 *(group1-group2) group mean1 < group mean2
 SPSS PC+

18. táblázat. A hibrid és a szülőfajok hibrid zónából származó populációinak összehasonlítása virágmorfológiai bélyegek alapján

4.2.2. Levélmorfológia

A *Primula vulgaris* populációt alkotó egyedek levele hosszúkás tojásdad, élénkzöld, lemeze a levélnyel alapjánál kezdődik (4.1. melléklet), vékonyabb szövetű. Az epidermiszen a fedőszőr soha nem elágazó, a mirigyszőr szám* (átlagosan 4,4) a hibrid (3,5) és a *P. veris* (0,12) közé esik. A *Primula veris* levelek színe sötétebb zöld, inkább szíves vagy lándzsa alakúak, lemezük széle esetenként fodros, a lemez hirtelen nyélbe keskenyedő (4.2. melléklet). Szövege vastagabb, fonáka enyhén molyhos. A levél epidermiszen található fedőszőrök mindig elágazók, igen kevés mirigyszőr fordul elő rajtuk. A hibridek levéllemeze általánosságban szélesebb tojásdad, lassan nyélbe keskenyedő, a levél széle fodros (4.3.

*egységnyi, $1730 \mu\text{m}^2$ látótérben

melléklet). A levél epidermiszén a fedőszőrök többnyire (70 %-ban) nem elágazók, sok mirigyszőr figyelhető meg.

Az epidermisz sejtek méretét tekintve csak a sejtek és a sztómák szélességében tapasztaltunk szignifikáns különbséget a *P. veris* egyedek és a hibridek között (Duncan-teszt, $p < 0,05$, illetve $p < 0,01$ szinten) (19. táblázat), mindazonáltal a hibridek szülőfajainál robusztusabb mérete sejtszinten is megjelenik.

		sejthossz (μm)	sejtszélesség (μm)	sztómahossz (μm)	sztómaszélesség (μm)
<i>P. veris</i> (1)	átlag	61,86	34,59	25,27	20,83
	SD	18,92	7,80	6,46	3,48
	n	66	66	138	138
<i>P. vulgaris</i> (2)	átlag	59,67	36,28	25,73	21,57
	SD	8,61	8,14	3,08	1,90
	n	60	60	60	60
hibrid (3)	átlag	62,19	37,27	25,94	22,31
	SD	13,48	7,67	2,67	2,98
	n	108	108	135	135
			*(1-3)		** (1-3)
		NS	DN	NS	DN

Megjegyzések:
 NS = Nem szignifikáns
 * = $p < 0.05$
 ** = $p < 0.01$
 DN = Duncan's multiple range test;
 *(group1-group2) group mean1 < group mean2
 SPSS PC+

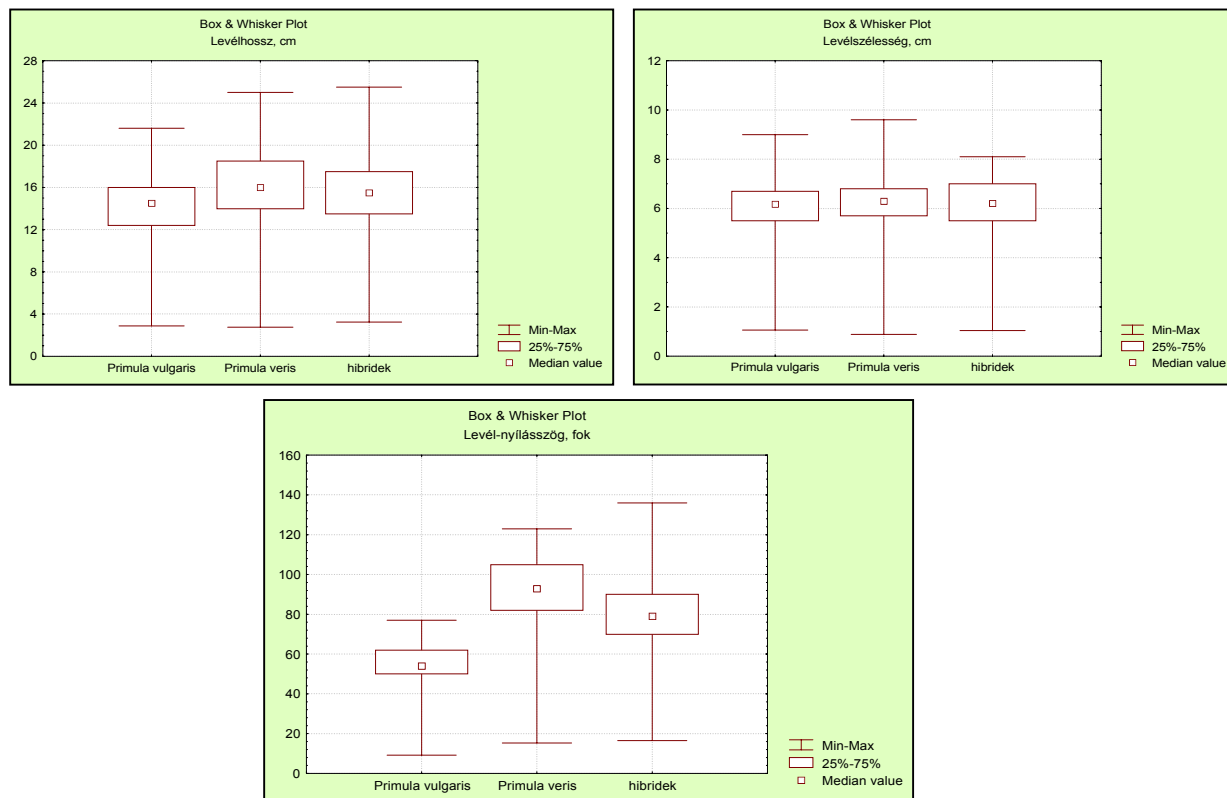
19. táblázat. *Primula* populációk epidermisz sejt méret szerinti összehasonlítása

Az átlagos levélhossz mindhárom fajnál hasonló (14-16,5 cm), nagy az egyedek közötti variancia. A levélhosszt tekintve a szülőfajok, valamint a *P. vulgaris* és a hibridek között szignifikáns eltérés mutatható ki $p < 0,01$ szinten (Duncan-teszt); ez megjelenik a levelek hosszúság:szélesség arányában is. Lényegesen legkisebb szórást tapasztaltam a levéllemez szélességét illetően. Mindhárom faj levéllemezének szélessége 6 cm körülnek adódott, ebben a tulajdonságban a populációk között nem volt szignifikáns különbség. A fajok legjobban a nyélbe keskenyedő levéllemez szélei által bezárt szögben (nyílásszög) különültek el egymástól, és ez a tulajdonság mutatta a legnagyobb változatosságot (67. ábra) is. A *Primula vulgaris* esetében az átlagos nyílásszög 55° volt ($35-77^\circ$), míg a *P. veris*-nél ugyanez 92° -nak adódott ($60-123^\circ$). A hibridek átlaga a két szülőfaj átlaga közül a *P. veris*-hez áll közelebb (81°), azonban a szórás itt a legnagyobb ($31-136^\circ$). A levelek nyílásszögét tekintve mindhárom taxon között szignifikáns az eltérés $p < 0,01$ szinten (20. táblázat).

		levél- hossz (cm)	levél- szélesség (cm)	levélhossz/ szélesség (cm)	levél- nyílásszög (°)
<i>P. vulgaris</i> (1)	átlag	14,28	6,14	2,33	55,40
	SD	2,88	1,05	0,30	9,16
	n	96	96	96	96
<i>P. veris</i> (2)	átlag	16,46	6,36	2,60	92,93
	SD	2,76	0,88	0,34	15,27
	n	61	61	61	61
		** (1-2)		** (1-2)	** (1-2) ** (3-2)
hibrid (3)	átlag	15,68	6,21	2,53	80,57
	SD	3,24	1,03	0,34	16,50
	n	84	84	84	84
		** (1-3)		** (1-3)	** (1-3)
		DN	NS	DN	DN

Megjegyzések:
 NS = Nem szignifikáns
 * = $p < 0.05$
 ** = $p < 0.01$
 DN = Duncan's multiple range test;
 *(group1-group2) group mean1 < group mean2
 SPSS PC+

20. táblázat. *Primula* populációk levélméret szerinti összehasonlítása



67. ábra. A szülőfajok és hibridjük levélhossz, -szélesség és -nyílásszög szerinti eloszlása

Vizsgáltam a zörög-hegyi *Primula* szülőfajok és a hibridek virág- és levélmorfológiai tulajdonságainak kapcsolatát 248 egyed morfológiai adatait alapul véve. Ehhez a 2000-es mérések virágmorfológiai és a levélmorfológiai mérések adatai közül azokat vettem figyelembe, amelyeknél szignifikáns különbség adódott a fajok között. A 21. táblázatban piros színnel jelölt tulajdonságok között szignifikáns korreláció figyelhető meg $p < 0,05$ szinten (*Statistica 5.5*); az értékek nagysága a kapcsolat erősségét tükrözi. A csillaggal jelölt tulajdonságok összehasonlítása virágzati tengellyel rendelkező *Primula veris* és hibrid egyedek adatai alapján történt.

	párta- átmérő	sziromlevél- -szélesség	pártacső- hossz	csésze- hossz	csészefog- hossz	v.kocsány- hossz /tengely*	tengely- hossz*	levél- hossz	levél nyílás- szög
pártaátmérő	1,00	0,94	0,22	0,01	0,62	0,26	-0,74	-0,05	-0,34
sziromlevél- szélesség		1,00	0,20	0,06	0,60	0,30	-0,72	-0,05	-0,30
pártacső-hossz			1,00	0,30	0,26	0,10	-0,22	0,03	-0,07
csészehossz				1,00	0,30	-0,04	0,19	0,11	0,02
csészefog- hossz					1,00	0,14	-0,49	0,03	-0,22
v.kocs.hossz /tengely*						1,00	-0,33	-0,01	-0,10
tengelyhossz*							1,00	0,12	0,29
levélhossz								1,00	-0,18
levél- nyílásszög									1,00

21. táblázat. *Primula* fajok tulajdonságai közötti korrelációs mátrix (Pearson r)

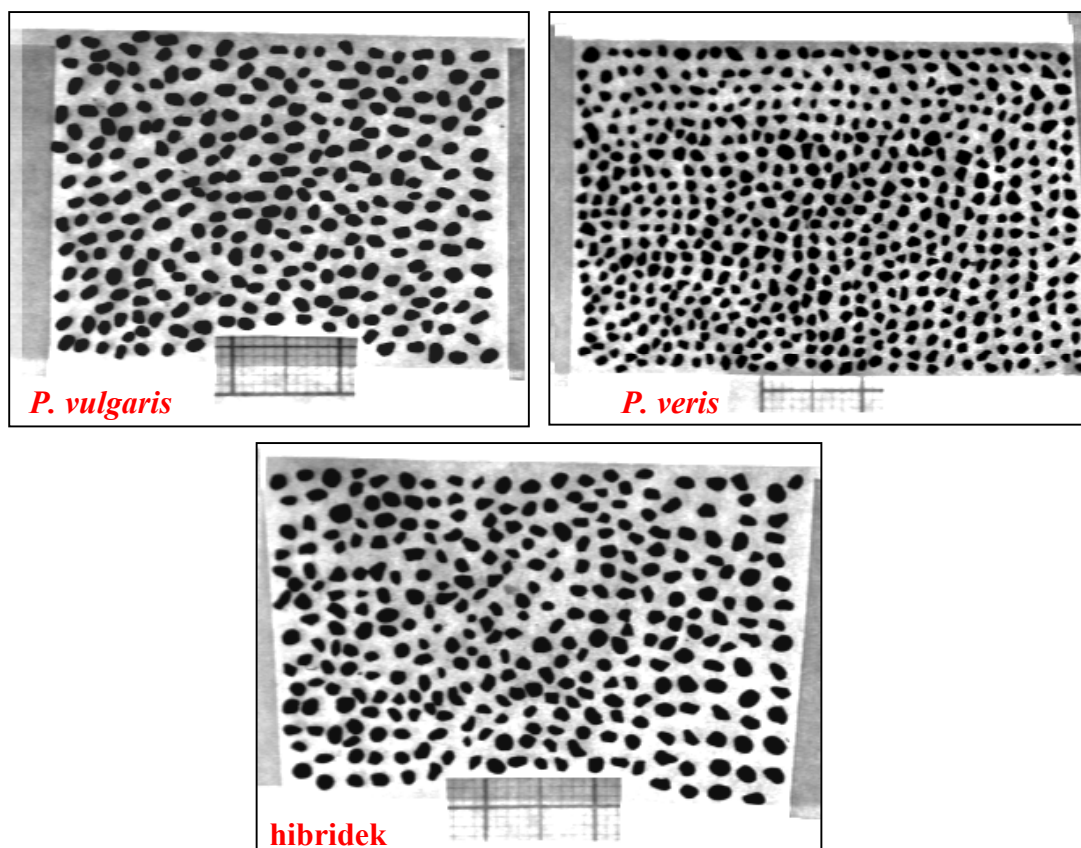
Legerősebb, pozitív kapcsolat figyelhető meg a pártaátmérő és a sziromlevél-szélesség között, de még viszonylag szorosabb kapcsolat van a pártanagyság és a csészefog hossza között is (a nagyvirágú *Primula vulgaris* egyedek csészefoga a leghosszabb). Erősebb negatív kapcsolatot a pártanagyság és a tengelyhossz között figyelhetünk meg (a nagyobb virágú hibridek virágzati tengelye általában lényegesen rövidebb, mint a *Primula veris*-é). A hosszabb virágzati tengellyel rendelkező *Primula veris*-ek csészefoga rövidebb, mint a hibrideké, ez tükröződik a viszonylag magasabb negatív korreláció értékében. A levélhossz egyedül a levél-nyílásszöggel áll gyengébb kapcsolatban, amely viszont több virágmorfológiai tulajdonsággal mutat némi összefüggést. A *Primula vulgaris*-ok nagyobb pártamérete (pártaátmérő és sziromlevél-szélesség) és kisebb levél-nyílásszöge közötti kapcsolatot tükrözik a gyengébb, de szignifikáns negatív korrelációs értékek.

4.2.3. Magméret-eloszlás és magmennyiség vizsgálata

A tokokban fejlődő magok számát tekintve szignifikáns különbség van a fajok között. A tokokban fejlődő hibrid magok száma (átlagosan 12) 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 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) (68. ábra).

A hibridmagok mérete a másik két szülőfajhoz viszonyítva nagy, majdnem kétszeres szórás mutat (22. táblázat, 69. ábra). A szülőfajok és a hibridek magméretüket tekintve $p < 0,01$ szinten szignifikánsan különböznek egymástól (Duncan-teszt) (23. táblázat).



68. ábra. *Primula vulgaris*, *P. veris* és hibrid magvak

	<i>Primula vulgaris</i>		<i>Primula veris</i>		Hibridek	
Felület (mm ²)	db	%	db	%	db	%
0,5000 < x ≤ 1,0000	728	32,82	3821	84,80	377	26,05
1,0000 < x ≤ 1,5000	1221	55,05	532	11,81	628	43,40
1,5000 < x ≤ 2,0000	250	11,27	128	2,84	301	20,80
2,0000 < x ≤ 2,5000	18	0,81	25	0,55	108	7,46
2,5000 < x ≤ 3,0000	1	0,05	-	-	24	1,66
3,0000 < x ≤ 3,5000			-	-	5	0,35
3,5000 < x ≤ 4,0000			-	-	4	0,28
Összesen	2218	100	4506	100	1447	100
Átlag	1,15		0,79		1,33	
Maximum	2,52		2,44		3,95	
Szórás	0,30		0,27		0,50	

22. táblázat. A szülőfajok és a hibridek magjainak méretkategóriák szerinti megoszlása

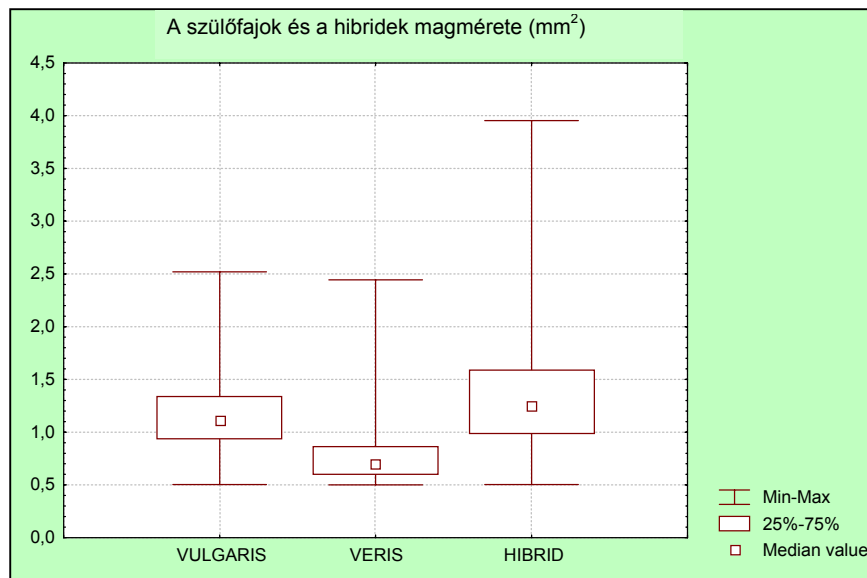
		magméret (mm ²)	mag/tok (db)			tokok száma (db)			léha tokok száma (db)
<i>P. vulgaris</i> (1)	átlag	1,15	31,83						
	SD	0,3	8,96						
	n	2218	60						
		** (2-1)	** (2-1)						
hibrid (2)	átlag	1,33	11,99	hibrid	átlag	4,77	hibrid	átlag	1,31
	SD	0,5	12,23	(1)	SD	2,49	(1)	SD	1,28
	n	1447	135		n	39		n	39
		** (1-2)	** (3-2)						
<i>P. veris</i> (3)	átlag	0,79	38,34	<i>P. veris</i>	átlag	5,89	<i>P. veris</i>	átlag	1,45
	SD	0,27	16,07	(2)	SD	2,06	(2)	SD	1,13
	n	4510	169		n	38		n	38
			** (1-3)						
			** (2-3)						
		DN	DN			T-test			NS

Megjegyzések:
 NS = Nem szignifikáns
 * = $p < 0.05$
 ** = $p < 0.01$
 DN = Duncan's multiple range test;
 *(group1-group2) group mean1 < group mean2
 SPSS PC+

23. táblázat. *Primula* populációk magmennyiség és –méret szerinti összehasonlítása

A *Primula* magok mérete és tömege között szoros kapcsolat van (Mihalik et al. 2001, Kálmán et al. 2003). Legkönnyebbek a *Primula veris* apró magjai (~0,5 mg); a pollenadó *Primula vulgaris* magjai valamivel nagyobbak és nehezebbek (~0,8 mg). A hibridek nagy magvai az anyanövény magjaihoz képest kb. kétszeres tömegűek (~1,0 mg). Kálmán et al. (2003) azt tapasztalta, hogy a kedvezőbb megporzási körülmények ellenére (kiemelkedő termő) a longisztíl hibrid egyedeken a brevisztilekhez képest kevesebb a magot kötött termések száma és a termésenkénti magszám. A szülőfajok longisztíl és brevisztíl morfjai között viszont nem észlelt szignifikáns különbséget a képződő termések és a tokokban fejlődött magok számát illetően. A *Primula veris* magvak dimenzionális (hosszúság és szélesség) elemzése során azonban azt tapasztaltuk, hogy a longisztíl egyedek magjai valamivel hosszúkásabbak, mint a brevisztileké. A kisebb tömegű magok pedig kerekdedebbek (Mihalik et al. 2001).

A szülőfajok esetén megfigyelhető tokonkénti magszám és az átlagos magtömeg közötti negatív korreláció (Boyd et al., 1990, Kálmán et al. 2003) a hibridek esetén egyáltalán nem érvényesül. A hibrid egyedek tokterméseiben - a szülőfajokénál lényegesen kisebb számban - képződő magok fejlődésük során nem töltik ki a tokot, méretük ezáltal nem limitált. További vizsgálatokra van szükség annak felderítése érdekében, hogy a gyenge terméskötés és a tokonkénti alacsony magszám a nem megfelelő pollenellátottság, vagy pedig a meiózis során bekövetkező rendellenességek következménye-e (Valentine 1955).



69. ábra. A szülőfajok és a hibridek magmérete (mm²)

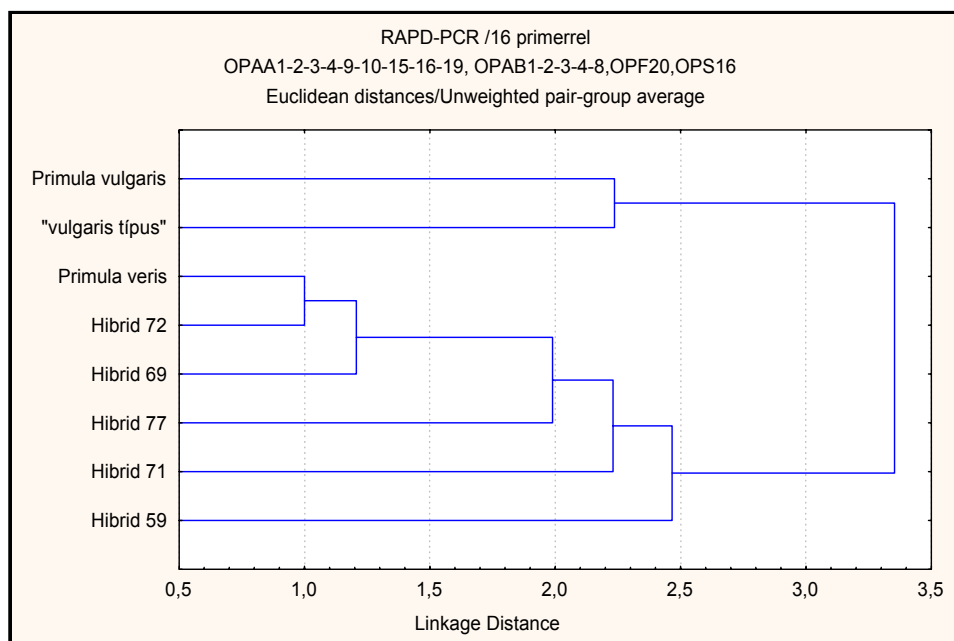
4.3. Genetikai variabilitás

A hibridek pusztán morfológiai alapon történő elkülönítése problémákat vet fel, mivel a hibridek és a szülőfajok közti vonalak folyamatosan változnak, és a környezet is hatással van a fenotípusra. A molekuláris markerek alkalmazásával a genotípusra ható környezeti hatások kiküszöbölhetők, a populáción belüli genetikai diverzitás viszonylag hatékonyan és gyorsan feltárható. A „hibrid DNS fragment mintázat” megkönnyíti a fenotípusosan kérdéses egyedek hibrid eredetének azonosítását.

4.3.1. Elővizsgálatok

A természetes hibrid *Primula veris* x *Primula vulgaris* notomorfák és a szülőfajok populációinak egyedei közötti genetikai különbségeket RAPD molekuláris markerekkel vizsgáltam. Az elővizsgálatok során 57 random módon kiválasztott oligonukleotid primert teszteltünk, melyek közül 29 bizonyult további vizsgálatra alkalmasnak. A kapott 208 fragmentum közül 167 mutatott polimorfizmust. 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.

Az OPAA 1-2-4-9-10-15, OPAB 2-3-4-8, OPS 16 és az OPF 20 oligonukleotid primerekkel nyert RAPD markerekre elvégzett klaszter analízis eredményeként azt tapasztaltuk, hogy a fenotipikus tulajdonságok és a genetikai vonalak közötti szoros kapcsolat van. A fentiek azt sejtetik, hogy a hibridek genetikailag sokkal inkább az anyanövényhez, a *Primula veris*-hez állnak közelebb. A feltehetőleg visszakereszteződött „*vulgaris* típusok” (*P. veris* x *P. vulgaris* ♀ x *P. vulgaris* ♂?) a többi hibridtől az esetek többségében elkülönültek, és a *Primula vulgaris* egyedekkel kerültek egy csoportba (70. ábra).



70. ábra. A genetikai mintázatok közötti kapcsolat a szülőfajok és hibridjeik esetében

4.3.2. A szülőfajok és hibridjük populáción belüli és populációk közötti genetikai variabilitása

A szülő- és hibridfajok populációi mintázatainak alaposabb megismerése végett a szülőfajok 25-25 egyedéből, illetőleg a hibridpopuláció közel 80 egyedéből preparáltunk DNS-t (fiatal levélből és sziromból). A szülőfajok elkülönítésére kipróbált primerek közül mind alkalmas volt faj szintű különbségek kimutatására. A brevisztíl és longisztíl egyedek közötti különbséget is próbáltam vizsgálni, ehhez fajonként egy-egy mintába 12 egyed DNS-e került, egyedenként 7,5 ng/μl koncentrációban. A fajok közeli rokonságáról tanúskodik, hogy a kipróbált 13 primerrel (OPP13, OPQ10, OPR03, OPAC02, OPAD11, OPAG06, OPAH10, OPZ13, OPZ14, OPZ15, OPAA10, OPAA11, OPAA12) 186 csíkot kaptam, melyből 74 volt közös mindkét fajban (24. táblázat). Ez kifejeződik a genetikai hasonlóságot tükröző Nei-Li indexek (1979) magas átlagértékében (1,53) is. A *Primula vulgaris* populáción belül a brevisztíl és longisztíl csoportok az OPQ10, OPR03, OPAH10, OPZ14, OPAA11 primerekkel nyert mintázatokban egy-egy fragmentumban elkülönültek; míg az OPAD11 primerrel három ilyen fragmentum adódott. A *Primula veris* populáción belül a brevisztíl és longisztíl csoportok ezekkel a primerekkel nem váltak szét. Kivételt csak az OPAA12 primerrel nyert mintázatok jelentenek, ahol mindkét fajban a mikrosztíl csoportoknál megjelent egy plusz fragmentum (1,3 kbp), melyet érdemes lenne további genetikai vizsgálatoknak alávetni.

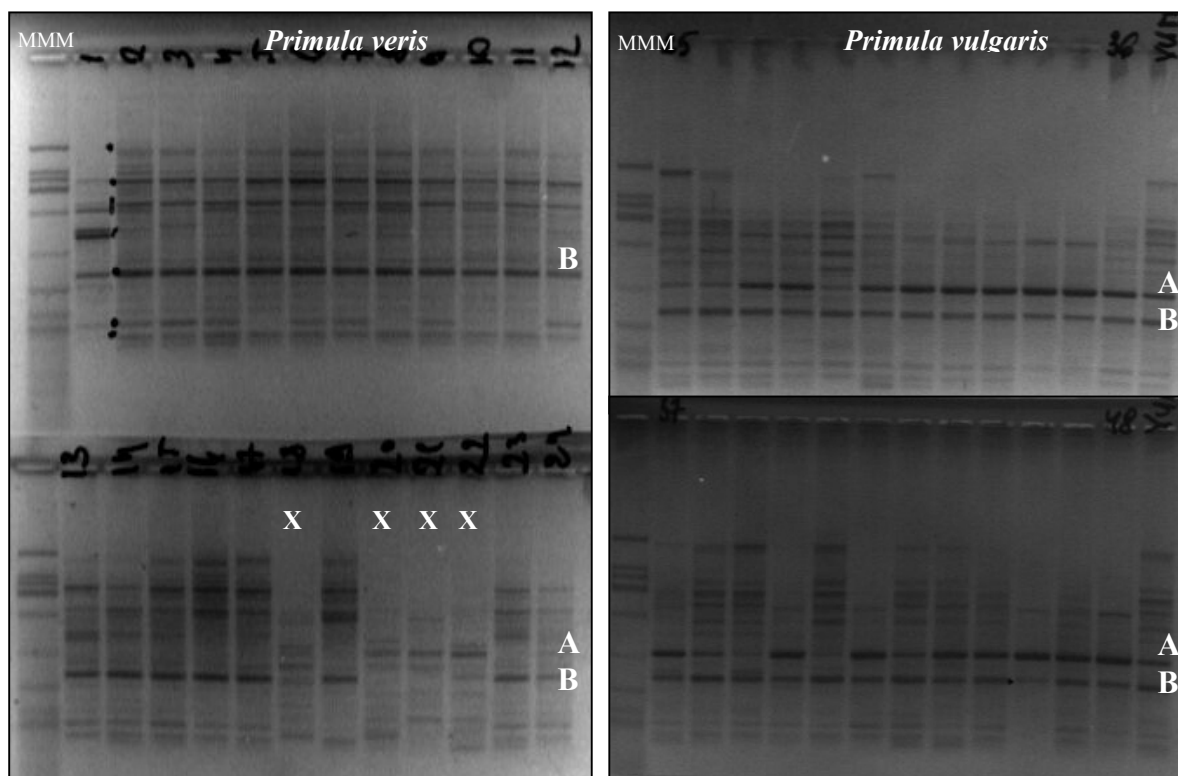
A populációkon belüli és a populációk közötti variabilitás vizsgálatához a RAPD-PCR-reakciót az előzetes vizsgálatok alapján legmegfelelőbbnek tűnő 3 primerrel (OPAA4, OPAA10 és OPF20) végeztük el. A három primerrel 42 értékelhető fragmentumot (12, 15, 15) kaptunk, melyek közül 32 volt polimorf (76,2%). A primerekkel kapott fragmentumgyakoriságokat a 25., 26. és 27. táblázatokban tüntettem fel.

	Közös fragmentumok száma (N _{ij})	<i>Primula vulgaris</i> specifikus fragmentumok száma (N _i)	<i>Primula veris</i> specifikus fragmentumok száma (N _j)	Nei-Li-féle genetikai hasonlósági index $GS_{Nei}=2N_{ij}/N_i+N_j$
OPP13	5	3	2	2.00
OPQ10	2	2	1	1.33
OPR03	8	5	4	1.78
OPAC02	5	2	3	2.00
OPAD11	5	6	2	1.25
OPAG06	7	2	9	1.27
OPAH10	10	4	1	4.00
OPZ13	6	5	6	1.09
OPZ14	5	7	4	0.91
OPZ15	4	6	8	0.57
OPAA10	9	5	4	2.00
OPAA11	4	6	8	0.57
OPAA12	4	4	3	1.14
Összesen:	74	57	55	

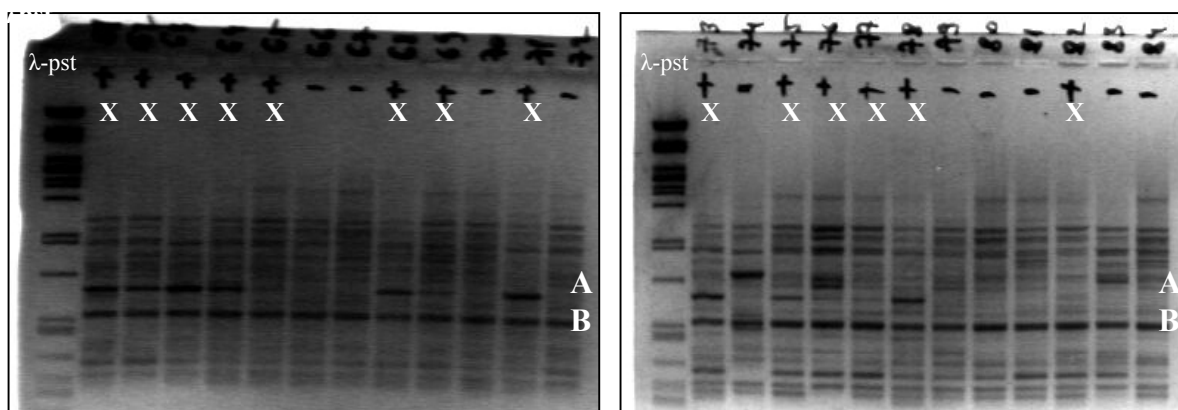
24. táblázat. Közös és fajspecifikus fragmentumok aránya oligonukleotid primerenként

OPAA4	<i>Primula veris</i>	<i>Primula vulgaris</i>	Hibrid zóna, hibridek	Kisebb populációból származó hibridek (Kis-Zörög-oldal)
DNS fragment mérete (kbp) Egyedszám (N)	24	20	48	21
1.4	0,8333	1,0000	1,0000	1,0000
1.2	0,3333	1,0000	1,0000	1,0000
1.05	1,0000	0,9500	0,4792	0,0809
1.02	0,5000	0,1000	0,5000	0,4762
0.8	0,7919	1,0000	0,8542	0,6190
0.75	0,7083	0,0500	0,4167	0,6666
0.7 (A)	0,2083	1,0000	0,6042	0,2381
0.56	0,0000	0,1000	0,0208	0,0000
0.52 (B)	0,9167	1,0000	1,0000	0,9524
0.3	0,6250	1,0000	0,9583	0,9524
0.27	0,8333	1,0000	nem értékelhető	nem értékelhető
0.25	0,5000	0,6500	nem értékelhető	nem értékelhető

25. táblázat. Megjelenő fragmentumok populációkon belüli relatív gyakorisága, OPAA4



71. ábra. A *Primula vulgaris* specifikus A marker (0.7 kbp) megjelenik *Primula veris* egyedekben (RAPD-PCR, OPAA4 primer)



72. ábra. A *Primula vulgaris* specifikus A marker megjelenése a hibridekben

A *Primula vulgaris* populációban 100 %-os gyakorisággal megjelenő 0,7 kbp méretű, A-val jelölt marker megjelenése *P. veris* egyedekben génszivárgásra utal (71. ábra). Ez a hibrid zóna egyedeinek több mint felében is megjelent (72. ábra).

A genetikai változatosságot fragmentum és mintázat szinten vizsgáltam, ennek mérésére a Shannon-Weaver diverzitási indexet (1949) használtam:

$$H' = - \sum_{i=1}^n [p_i (\log p_i)],$$

ahol n = fragmentumok száma,
 p_i = i -edik fragmentum gyakorisága,
és n = mintázatok száma,
 p_i = i -edik mintázat gyakorisága.

OPAA10 DNS fragment mérete (kbp)	<i>Primula veris</i>	<i>Primula vulgaris</i>	Hibrid zóna, hibridek
Egyedszám (N)	10	12	47
1.3	1,0000	1,0000	1,0000
1.22	0,9000	0,2500	0,8723
1.159	0,5000	0,6667	0,3191
1.093	1,0000	1,0000	1,0000
1.0	0,2000	1,0000	0,5106
0.9	0,7000	0,0000	0,7447
0.85	0,9000	0,0000	0,5745
0.81	1,0000	1,0000	1,0000
0.68	0,0000	0,1667	0,1702
0.59	1,0000	0,3333	0,8936
0.56	0,0000	0,8333	0,5319
0.51	0,0000	0,0833	0,1915
0.48	1,0000	1,0000	1,0000
0.35	0,0000	1,0000	1,0000
0.30	1,0000	1,0000	1,0000

26. táblázat. Megjelenő fragmentumok populációkon belüli relatív gyakorisága, OPAA10

OPF20 DNS fragment mérete (kb)	<i>Primula veris</i>	<i>Primula vulgaris</i>	Kisebb populációból származó hibridek (Kis-Zörög-oldal)
Egyedszám (N)	22	22	19
2.215	1,000	nem értékelhető	1,0000
2.2	0,4091	nem értékelhető	0,5263
1.7	0,0902	nem értékelhető	0,0000
1.6	1,000	nem értékelhető	1,0000
1.44	0,8636	nem értékelhető	0,6313
1.33	1,0000	nem értékelhető	1,0000
1.020	0,9545	0,6364	1,0000
0.95	0,0000	0,5454	0,0526
0.8	1,0000	1,0000	1,0000
0.7	0,8636	0,8182	0,9474
0.6	0,9545	0,9090	1,0000
0.58	0,0000	0,0909	0,1579
0.52	0,2727	0,2273	0,0526
0.36	1,0000	1,0000	1,0000
0.32	0,3182	0,3182	0,0526

27. táblázat. Megjelenő fragmentumok populációkon belüli relatív gyakorisága, OPF20

A populációk RAPD változatosságának elemzéséhez a következő képleteket használtam (Hajós né szerk. 1999):

A populáción belüli genetikai diverzitás megkapható az allélgyakoriságok ismeretében:

$$H_j(i) = 2q_j(i)[1 - q_j(i)],$$

ahol j jelenti a j-dik populációt, i pedig az i-edik lókuszt.

Az értékelésbe bevont L lókuszt alapján az átlagos genetikai diverzitás a j-edik populációban:

$$H_j = \frac{1}{L} \sum_{i=1}^L H_j(i).$$

Két populáció közötti genetikai diverzitás megadható az i-edik lókuszon az alábbi korrekcióval:

$$H'_{jk}(i) = q_j(i) + q_k(i) - 2q_j(i)q_k(i),$$

illetve a populációkban megfigyelhető heterozigóciák szerint:

$$H_{jk}(i) = H'_{jk}(i) - \frac{H_j(i) + H_k(i)}{2}.$$

Az összes vizsgált L lókuszt alapján átlagolva az értéke:

$$H_{jk} = \frac{1}{L} \sum_{i=1}^L H_{jk}(i).$$

Kiszámoltam mindhárom primer esetében a kapott fragmentumok és mintázatok diverzitását mindhárom populációra. A primerekre kapott értékeket populációnként átlagoltam, legmagasabb értékeket a hibridek esetében kaptam. Legtöbbféle mintázat a hibrideknél jelent meg, mintegy kétszerese a szülőfajokénak. A populációkon belüli genetikai variabilitás értéke mindhárom populációban hasonló volt (28. táblázat). A hibrid zónából származó egyedek mintázat- és genetikai diverzitása kisebb hibridpopulációból származó egyedekénél magasabbnak bizonyult (29. táblázat).

	<i>Primula veris</i>	<i>Primula vulgaris</i>	Hibridek
Shannon-diverzitás (fragmentum)			
OPAA4	1,08	0,41	0,71
OPAA10	0,48	0,71	1,05
OPF20	0,71	0,78	0,62
átlag	0,57	0,48	0,6
Mintázatok száma			
OPAA4	18	6	28
OPAA10	7	9	37
OPF20	15	14	9
átlag	10	7,25	18,5
Shannon-diverzitás (mintázat)			
OPAA4	1,46	1,24	2,49
OPAA10	0,95	1,00	1,80
OPF20	1,41	1,24	1,09
átlag	0,96	0,87	1,35
Populáción belüli heterozigócia (genetikai variabilitás)			
OPAA4	0,37	0,21	0,30
OPAA10	0,32	0,33	0,37
OPF20	0,32	0,34	0,23
átlag	0,25	0,22	0,23

28. táblázat. A szülőfajok és a hibridek DNS-mintázatainak száma, fragmentum- és mintázat diverzitása, valamint genetikai variabilitása primerenként és a primerek átlagában

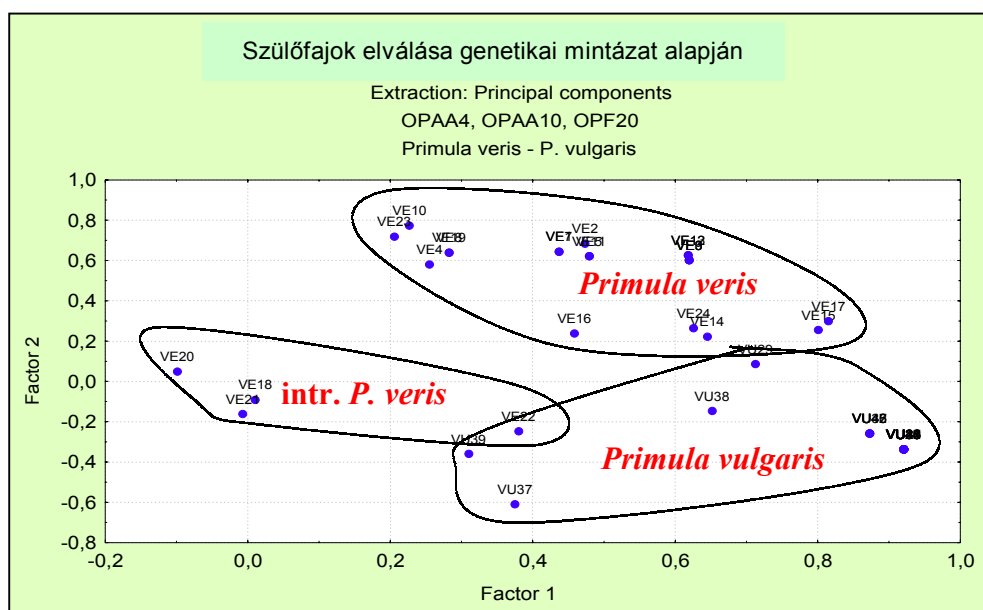
	Hibrid zóna, hibridek	Kisebb populációból származó hibridek (Kis-Zörög-oldal)
Mintázat-diverzitás		
OPAA4	2,02	1,03
OPA10	1,80	-
OPF20	-	1,09
átlag	1,91	1,06
Populáción belüli genetikai diverzitás		
OPAA4	0,33	0,30
OPA10	0,37	-
OPF20	-	0,23
átlag	0,35	0,27

29. táblázat. Nagy- és kis hibridpopulációból származó egyedek mintázat- és genetikai diverzitása

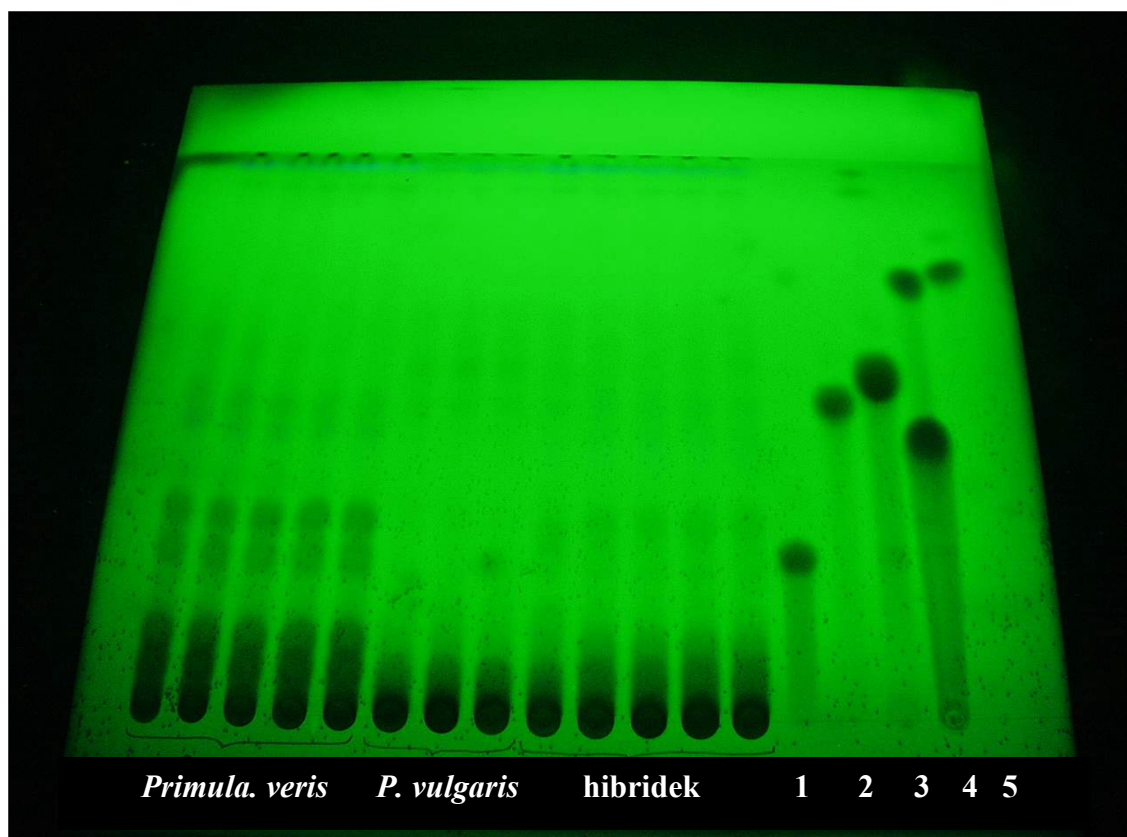
A hibridek és a szülőfajok populációi közötti - a három vizsgált primerből kettővel kapott - genetikai diverzitási értékek azt sugallják, hogy a hibridek és az anyanövény *Primula veris* populációk között nagyobb a genetikai hasonlóság, mint a hibridek és a pollenadó faj között. (Az OPAA4 primerrel mindkét szülőfajra hasonló érték adódott.) A populációk összehasonlításában – mint az várható volt – a szülőfajok populációi közötti genetikai diverzitás értéke a legmagasabb, tehát közöttük áll fenn legkisebb mérvű hasonlóság (30. táblázat).

	<i>Primula veris</i> – <i>P. vulgaris</i>	<i>Primula veris</i> – hibridek	<i>Primula vulgaris</i> – hibridek
OPAA4	0.1673	0.0895	0.0885
OPAA10	0.4580	0.1598	0.2561
OPF20	0.1127	0.0316	0.0722

30. táblázat. Populációk közötti genetikai diverzitás



73. ábra. Szülőfajok elválása genetikai mintázat alapján

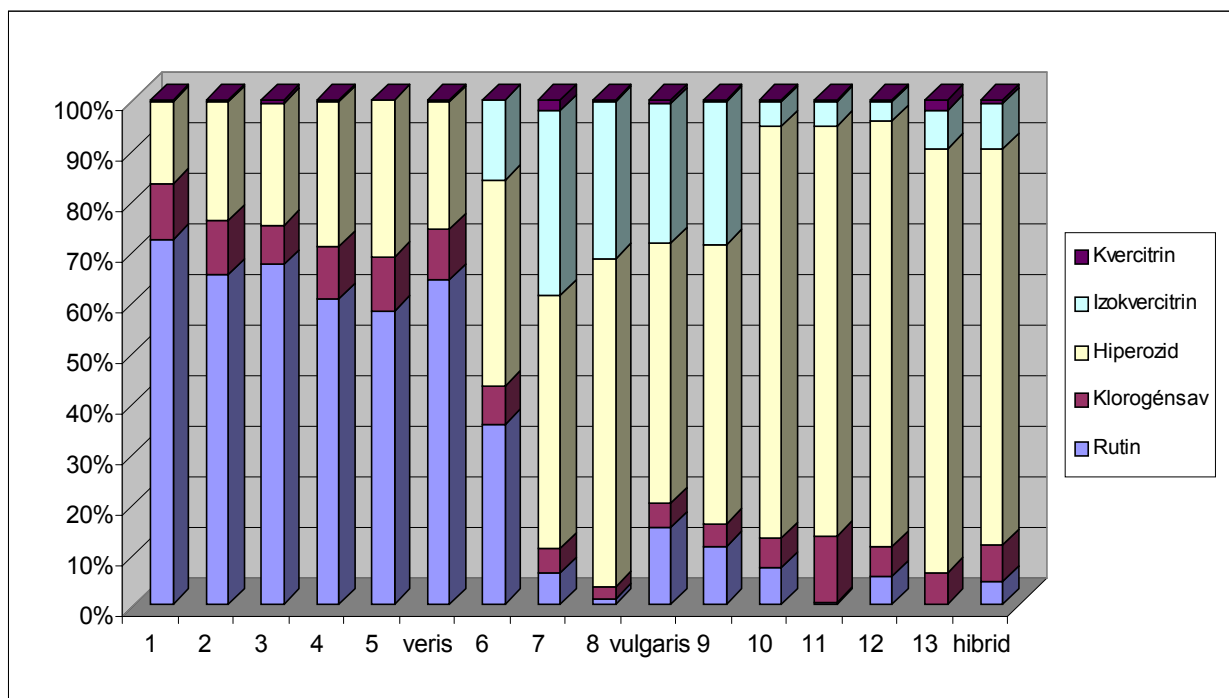


75. ábra. A szülőfajok és hibridjük flavonoidösszetételét tükröző vékonyréteg-kromatogram (*Primula veris* 1-5. oszlop, *P. vulgaris* 6-8. oszlop, hibridek 9-13. oszlop; 1=rutin, 2=hiperozid, 3=izokvercitrin, 4=klorogénsav, 5=kvercitrin)

Izokvercitrin a mintákból nem tudtunk kimutatni, szemben a *P. vulgaris* mintákkal, melyek ezt az összetevőt mintegy 18-40 %-ban tartalmazták. A *Primula veris* mintáknál jóval nagyobb mennyiségű hiperozidot (40-65 %) és lényegesen kisebb mennyiségű rutint (2-34 %) sikerült kimutatni ezekből a mintákból. A hibridek flavonoid-összetételüket tekintve a *Primula vulgaris*-hoz állnak közelebb (vö. 61. ábra), mintegy 5-30 %-ban tartalmaznak izokvercitrin, kis mennyiségben rutint (0-10%), azonban a másik két fajhoz viszonyítva hiperozidot ezek tartalmazznak legnagyobb mennyiségben (átlagban 80 % az összetevő aránya a mintákban) (76. ábra). Ez a spektrum önmagában azonban félrevezető lehet a mennyiségek pontos ismerete nélkül. Az értékeket vizsgálva látható, hogy a hibridek hiperozidból átlagosan mintegy 44 %-kal tartalmazznak többet, mint a *P. vulgaris*, és 20%-kal többet, mint a *P. veris* minták (31. táblázat).

Flavonoid- összetevő	VE1	VE2	VE3	VE4	VE5	veris átl.	VU6	VU7	VU8	vulgaris átl.	H9	H10	H11	H12	H13	hibrid átl.
Rutin	5,32	6,05	5,26	5,35	6,01	5,60	1,37	0,22	0,04	0,54	0,31	0,22	0,01	0,22	0,01	0,15
Klorogénsav	0,81	0,99	0,62	0,91	1,12	0,89	0,29	0,16	0,08	0,18	0,12	0,18	0,45	0,22	0,24	0,24
Hiperozid	1,19	2,16	1,88	2,54	3,21	2,20	1,56	1,7	2,22	1,83	1,49	2,46	2,73	3,25	3,23	2,63
Izokvercitrin	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,6	1,25	1,07	0,97	0,77	0,15	0,17	0,15	0,29	0,31
Kvercitrin	0,03	0,04	0,06	0,05	0,01	0,04	0,01	0,07	0,01	0,03	0,01	0,01	0,01	0,02	0,09	0,03

31. táblázat. A szülőfajok és hibridjük mintáiban mért flavonoidok és mennyiségük (10^{-5} g/ml)



76. ábra. *Primula veris*, *P. vulgaris* és hibridjeik flavonoid-összetétele csoportonként és a csoportok átlagában

A gyógynövények közül jelentős mennyiségű hiperozidot tartalmaz még a nyír (*Betula pendula*) levele, egyes galagonyafajok (*Crataegus monogyna*, *C. laevigata*) levele és virága, a közönséges orbáncfű (*Hypericum perforatum*) levele és virága, valamint a lórom fajok (*Rumex spp.*) termése és herbája is (Bernáth szerk. 2001).

5. ÖSSZEFOGLALÁS

1997 óta folytatott megfigyeléseim célja a *Primula veris* x *P. vulgaris* hibridek dunántúli előfordulási körülményeinek vizsgálata mellett az európai szinten is egyedülálló kiterjedésű zörög-hegyi hibrid zónában (Keleti-Bakony) megjelenő egyedek morfológiai és genetikai változatosságának vizsgálata, és a *Primula* hibrid zóna kialakulásában és fennmaradásában szerepet játszó környezeti hatótényezők feltárása volt. Kutatásaim során a hibridizáció jelenségét próbáltam minél több oldalról megközelíteni.

Tágabb értelemben azt a földrajzi régiót nevezhetnénk hibrid zónának, amelyben a szülőfajok átfedő elterjedési areáin belül irodalmi adatok alapján előfordulnak hibridek. Ilyen megközelítésben 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 olyan habitatokban jelennek meg nagyobb egyedszámban, amelyek speciális adottságaik révén ezt lehetővé teszik. A hibridizációs jelenségek tanulmányozására ezek, a hibrid egyedeket viszonylag nagy számban tartalmazó, általában átmeneti jellegű habitatok a legalkalmasabbak. *Szűkebb értelemben* tehát ezek tekinthetők hibrid zónának, azaz a lokális speciációs és adaptációs folyamatok helyszínei. Részletesen a hazánkban legjelentősebb, közel ezres egyedszámú, zörög-hegyi hibrid előfordulásnak a jellegzetességeit vizsgáltam.

5.1. A *Primula* hibridek előfordulási körülményei a Bakonyban és a Keszthelyi-hegység területén, az előfordulásaikat meghatározó környezeti tényezők szerepe

Már első terepbejárásom alkalmával is feltűnt, hogy a Zörög-hegyen a hibrid *Primulák* nagy egyedszámban jellegzetes domborzati viszonyok között, mintegy 1,5-2 km hosszú, 50-60 m széles sávban fordulnak elő, ezért alkalmaztam elsőként a zörög-hegyi populációra a hibrid zóna fogalmát (Cservenka 2000). Az 1999-2000-es években végzett predikciós térképezés alkalmával végzett kutatásunk (Cservenka et al. 2000) feltételezése az volt, hogy a hibrid faj terepi előfordulásai a domborzat változóival jól leírhatók, és előfordulásának nem térképezett helyei – a domborzat ismeretében – megbecsülhetők. A populáció a Cuha-völgyben viszonylagosan nagy tengerszint feletti magasságú letörések és gerincek kiritkult tölgyeseiben él, ezért a vizsgálat hipotézise szerint a tengerszint feletti magasságnak és a felszíningöbületnek nagy prediktív ereje van a faj előfordulásának meghatározásában. A vizsgált változók közül legfontosabbnak a tengerszint feletti magasság és a kitettség kelet-nyugat komponense adódott a hibrid *Primula* populáció előfordulásának meghatározásában. A letörések (nagy felszíningöbületű 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 magasságban van a letörés. Könnyebben érthető és elfogadható a kitettség 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).

A *Primula veris* elsősorban a száraz tölgyesek növénye, populációinak fennmaradásához a nyílt lomberdők lombsátra alá bejutó többletfény szükséges. Ha a hibridek nagyobb árnyék-toleranciával is rendelkeznek, mint anyanövényük, előfordulásuk térben mégis ehhez kötött. A különböző mértékben záródott lombkoronával párhuzamosan térbelileg struktúráldott *P. veris* populációk mozaikja figyelhető meg a Zörög-hegyen. A foltok demográfiája a lombkorona-záródással összefüggésben változik; ami pedig az erdő regenerációs ciklusának megfelelően halad előre. Feltételezésem szerint a *P. veris* a keleti és a 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 számára rendelkezésre, azaz valamilyen – jelen esetben edafikus – okok miatt nem tudott záródni teljesen az erdő. Ha összevetjük az előfordulási foltterképét és a terület geológiai térképét, azt tapasztaljuk, hogy a foltok helyei nagymértékben egybeesnek a plató szélein és a gerinceken húzódó felső triász dolomitformációk jelölt helyeivel. Ha a domborzati tényezők mellett a nyílt és száraz tölgyesek, dolomit-törmelékletű erdők előfordulása is szerepelne az alkalmazott predikciós modell (Cservénka et al. 2000, Aszalós 2003) bemenő változói között, akkor a modell nagyobb földrajzi régióban is pontos becslést adna a hibrid faj előfordulására.

A sziklakibúvásos – dolomitos – felszín, a viszonylag nagyobb tengerszint feletti magasság, és a nyugatias kitettség a fenti vizsgálatok alapján meghatározónak látszik a *Primula* hibridek elterjedésében. Ezért felkerestem az irodalmi adatok alapján ismert hibrid előfordulások helyszíneit a Bakonyban és a Keszthelyi-hegység területén. 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 zörög-hegyihez hasonló – bár attól egyedszámukat tekintve jóval elmaradó - előfordulást két helyen észleltem, a Nagyvázsontól északra fekvő Mina-völgyben, és a Keszthelyi-hegységben, a Láz-tetőn. Ezeken a helyeken a zörög-hegyi hibrid zónához hasonló domborzat és alapkőzet figyelhető meg. A legtöbb esetben azonban a hibridek szórványosan, kis és egymástól elszigetelt populációkban figyelhetők meg, olyan helyeken, ahol a domborzatnak nincs kitüntetett szerepe. A korábban leírt, és az általam megfigyelt hibrid előfordulások – érdekes módon – hegységperemi területekre esnek. Feltételezésem, hogy a *Primula veris* és *P. vulgaris* közötti hibridizáció hazánktól nyugatra is a zömmel a dolomitos régiók hegységperemi területeire korlátozódik (350-450 m, nyugati kitettség); ilyen helyeken alakulnak ki átmeneti élőhelyek, illetve adódhat lehetőség a hibridizációra. Webb (1951) a Dublintól délre fekvő Wicklow hegység területén található hibrid előfordulások esetén azt tapasztalta, hogy itt a hibridek gyakorisága az észak-angliai előfordulásokénál nagyobbak adódott. Hasonló megfigyelésekről számol be Pugsley (1927), aki egyes észak-olaszországi előfordulások esetén azt találta, hogy a hibridek gyakorisága a szülőfajokéhoz hasonló volt, vagy azokéval megegyezett.

5.2. A zörög-hegyi *Primula* hibrid zóna élőhelyi 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 virágzóképes egyedekké való felnövése. Erre akkor van lehetőség, ha a *Primula veris* “vonul be” az erdőbe, mégpedig olyan élőhelyre, ahol a gypszint 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, mely annak köszönhető, hogy a kedvező élőhelyet jelentő gerinctől mindössze néhány tíz méteres távolságban fekszik. Különösen sok egyed található a nyugatra néző dolomittömbök alatt, amelyek 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 – szinte nudum jellegű – gyertyános-tölgyes erdő ismerhető fel, itt 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 gypszint növényei szálanként fordulnak elő, nem jelentve kompetíciós hátrányt a – szülőfajok tipikus élőhelyein rosszabb adaptációs képességű – *Primula* hibridekre (Bauer és Cservenka 2002). Korábbi kutatásokkal (Clifford 1958, Woodell 1965) egybeesik az is, hogy a hibridek túlreprezentálódhatnak a hibrid élőhelyeken (zónákban), mely 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 legmagasabb relatív gyakoriság-értékei, illetve ezen értékek és a gypszint összborítása között kimutatott szignifikáns negatív korreláció (Cservenka és Bauer 2002); továbbá az is, hogy vannak olyan szakaszok a hibrid zónán belül, ahol csak hibridek fordulnak elő.

5.3. Morfológiai variabilitás

Három vegetációs periódusban (1998-2000) vizsgáltam a szülőfaj- és a hibrid egyedek virágmorfológiai sajátosságait, mértem a virágzati tengely, a virágkocsány, a csészefog és a pártacsó hosszát, a szíromlevél szélességét, értékeltem a párta színét és mértem átmérőjét, és megfigyeltem a torok mintázatát. A bakonyi Zörög-hegyen élő populációk feltérképezése során megállapítottam, hogy vizsgálati területünkön az anyanövény *Primula veris* egyedei nagy alakgazdagságban fordulnak elő. Polgár és Borbás is leírta a területről mindkét alfaj hibridjét (Rédl 1942). Véleményem szerint a hazánkban leírt *Primula veris* alfajok (Soó 1970) morfológiai bélyegei a területen összemosódnak, ezek morfológiai alapon nem különíthetők el. A területen előforduló *Primula veris* egyedek levelei szíves vagy lándzsa alakúak, lemezük széle esetenként fodros, a levéllemez hirtelen nyélbe keskenyedő. A csésze a pártacsóval többnyire közel azonos hosszúságú. A pártaátmérő, szíromlevél-szélesség, a csészehossz és a virágkocsány-hossz változékony bélyegeeknek bizonyultak. A pollendonor *P. vulgaris* lényegesen kisebb fenotípusos változatosságot mutat.

Az, hogy a hibrid zónában mindkét *P. veris* alfajnál leírt hibrid alakok előfordulnak szintén azt sugallja, hogy a területről korábban leírt *Primula veris* alfajok nem különíthetők el (Länger és Saukel 1993). A szülőfajok között szinte minden átmeneti alak előfordul. A hibridek elkülönítésére legalkalmasabb bélyegeeknek a vizsgált virágmorfológiai tulajdonságok közül a virágszín, a pártaátmérő, a szíromlevél-szélesség, a csészefog-hossz, a virágzati tengely hossza és a virágkocsány-hossz tűnt. Jellegzetes, tojásdad, de lassan nyélbe keskenyedő levéllemezük és többnyire fodros levélszélük alapján is elég jól elkülöníthetők a szülőfajoktól.

Megfigyeléseink szerint a tipikus (virágzati tengellyel rendelkező) *P. x brevistyla*, *P. x austriaca* mellett eltérő habitusú *notomorfa*-alakok is előfordulnak (ezeket a taxonómiai irodalom változatként kezeli). A hibrid egyedek – a várokozásnak megfelelően – nagyon változatosak: a virágzati tengely megléte, illetőleg hossza alapján elkülöníthettünk “tipikus” és “*vulgaris* típusú” (*P. x radiculiflora*?), valamint “vegyes” *notomorfákat*. 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 (*P. x wiesbaurii*?). A “*vulgaris* típusú” és a “vegyes” egyedek aránya a hibridpopulációban mindössze 2-3 %.

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 tekintve szignifikáns különbség van a fajok között. 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 szülőfajok és a hibridek magméretüket tekintve szignifikánsan különböznek egymástól. 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*szel 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 változékonnyabb faj, lehet, hogy genetikailag plasztikusabb is!?).

5.4. Genetikai variabilitás

A zörög-hegyi *Primula veris* populációban a fenotipikus bélyegek alapján korábban csak feltételezett introgresszió a genetikai vizsgálatok során megerősítést nyert. A természetes hibrid *Primula veris* x *Primula vulgaris* notomorfák és a szülőfajok populációinak egyedek közötti genetikai különbségeket RAPD molekuláris markerekkel vizsgáltam. Az elővizsgálatok során 57 random módon kiválasztott oligonukleotid primert vizsgáltunk, melyek közül 29 bizonyult további vizsgálatra alkalmasnak. A kapott 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* az esetek többségében (87,5%-ban) a hibridekkel egy csoportba sorolta. A fentiek azt sejtetik, hogy a hibridek genetikailag sokkal inkább az anyanövényhez, 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 a formák 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 indexek (1979) 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 és Mihalik 2001, Cservenka et al.

2002). E genetikai aszimmetria tükröződik a hibridpopuláció és a *P. veris* populáció közötti kis genetikai diverzitási értékekben.

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

A pollenadó *Primula vulgaris* populációjában a hibrid zónán belül sokkal kisebb genetikai 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 hibrid zónából származó hibrid egyedek mintázat- és genetikai diverzitása kisebb hibridpopulációból származó egyedekénél magasabbnak bizonyult, ami a speciális élőhelyhez való sikeres adaptációról tanúskodik.

5.5. Flavonoid-összetétel

A hibridek jellegzetes átmeneti színe a virágokban levő színanyagok eltérő összetételére utal, ezért vizsgáltam azt, hogy a hibrid jelleg a flavonoid-összetételben miképpen jelenik meg. Vékonyréteg-kromatográfiával kimutattuk, hogy a hibridekben mindkét szülőfajra jellemző flavonoidok, flavonglikozidok jelen vannak, azonban azoknál jelentősen nagyobb mennyiségben (20-40 %-ban) tartalmaznak hiperozidot (Cservenka és Sztefanov 2002). A hibridek flavonoid-mennyiségüket és összetételüket tekintve a *P. vulgarishoz* állnak közelebb, ez áttételesen a virágszínben is megnyilvánul.

5.6. 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 genetikai génbeolvadás (introgresszió) gyakorisága és adaptációs jelentősége megbecsülhető. 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). A jelentős hibridelőfordulások környezetében nagyarányú egyedszám-eltolódás figyelhető meg a *P. veris* irányában. A részletesen vizsgált zörög-hegyi hibrid zónán belül a szülőfajok és a hibridek aránya 1:3:10-12 (*vulgaris*:hibridek:*veris*). Bár a hibrid zóna környezetében tömeges a pollenadó *P. vulgaris*, magában a zónában egyedszámuk a másik szülőfajhoz képest nagyon alacsony, 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 élőhelye(ke)n 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, mint 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 átmeneti élőhelyeken – vagyis az ökotonok (Zólyomi 1987) területén – realizálódhat leginkább. Az átmeneti, gyakran extrém meredek és vadak taposása révén zavart élőhelyeken a gyepszint 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 „tisza” 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 anyanövény *Primula veris* kis populációira, melyek génkészlete az introgresszió következtében „felhígul”. A szülőfajok számára szuboptimális környezet viszont optimális feltételeket nyújt a hibrideknek. A 70-es évek végén a Zörög-hegyen Nagy és Dános (1979) is nagy hibrid abundanciáról számolt be, és már jóval korábban is tudtak a hibridek létezéséről. A nagy egyedszámok és a hibridpopulációban tapasztalt nagy genetikai variabilitás azt sugallják, hogy stabilis (esetleg növekvő egyedszámú) hibridpopuláció él a Zörög-hegyen, ami elméletileg lehetővé teszi a környezethez jól adaptálódott, hosszú távon stabil, új vonalak kialakulását.

5.7. 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. Ha megpróbálnám a hibrideket ebbe a rendszerbe besorolni, azt mondanám rájuk, hogy a lokális populációméretük (tömegességük) – néhány kivételtől eltekintve – kicsi, földrajzi elterjedésük inkább széles, mint szűk (bár ez relatív, attól függ, hogy az anyanövény *Primula veris*-t faji, vagy alfaji szinten kezeljük), élőhelyigény 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. „A szűk elterjedésű specialisták élőhelyei azonnali védelmet, esetenként célzott kezelést igényelnek még akkor is, ha helyenként nagyobb populációval rendelkeznek” (Standovár és Primack 2001, 155 o.).

Másfelől közelítve, kihalással különösen azok a fajok veszélyeztetettek, amelyek az alábbi kategóriák közül egybe vagy többbe beletartoznak: nagyon kis areájú fajok, egy vagy kevés populációval rendelkező fajok, kis populációméretű fajok, csökkenő populációméretű fajok, kis egyedsűrűségű populációval rendelkező fajok, nagy territórium igényű fajok, rosszul terjedő fajok, kis genetikai változatosságú fajok, speciális élőhelyigényű fajok, zavartalan

élőhelyek K-stratégista fajai, ideiglenesen vagy állandóan kolóniát képező fajok, stb. (Standovár és Primack 2001). 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 korukban válnak szaporodóképessé, valamint (hibrid létüknél fogva is) kevés utódot hoznak létre, ezért *Primula veris* x *P. vulgaris* hibridek K-stratégistának tekinthetők. Védelmük 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 hibrid egyedeket nagy számban tartalmazó hibrid zónák és a kis hibrid populációk fenntartásában is 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.

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. Akkor még 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. Azonban a degradációs hatások növekedése (gyomfajok terjedése) és a *P. veris* populációk visszaszorulása a záródás fokozódása miatt veszélyezteti egyes területeken a hibrid populációk fennmaradását. Előrelépés, hogy bár nem *Primula* hibridek miatt, de 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.

6. SUMMARY

The objectives of my studies having been carried on since 1997 were – beyond the examination of Transdanubian occurrences of *Primula veris* x *P. vulgaris* – the examination of morphological and genetic variability of individuals appearing in a narrow hybrid zone on the Zörög Hill (Bakony Hills, Transdanubian Mountain Range, Hungary), and revealing environmental circumstances playing role in development and conservation of the *Primula* hybrid zone. During my studies I tried to approach the phenomenon of hybridisation from as most aspects as I could.

In a wider sense the geographic region might be called a hybrid zone in which – on the basis of the data in the literature - hybrids occur within the spreading area of parent species. In this sense the hybrid zone would spread from Ireland to Hungary (Eastern-Bakony) over Scotland, England, France, Italy, South and East of Austria (Lüdi in Hegi 1926, Meusel et al. 1978). Significant hybrid occurrences may develop in such habitats, whose environmental circumstances are favourable for this. These habitats containing hybrids in significant numbers – and usually of extreme rather than of intermediate nature – are suitable the most for studying the phenomenon of hybridisation. Therefore *in a special sense* these suitable habitats can be considered hybrid zones, namely the scenes of local speciation and adaptation processes. I examined the characteristics of such an „abound” in detail, the most significant hybrid occurrence known in Hungary – with nearly a thousand hybrid individuals.

6.1. Habitat conditions of *Primula* hybrids in the area of Bakony and Keszthelyi Hills; and the role of environmental factors determining their occurrences

Already during my first visit of the study site I noticed that hybrid *Primulas* occur in large numbers within characteristic relief conditions in a 1,5-2 km long and about 50-60 m wide narrow, strip-like area on the Zörög Hill, therefore I used first the term *hybrid zone* for the Zörög Hill *Primula* population (Cservenka 2000). The assumption of our research on predictive mapping performed in the years of 1999-2000 was that field occurrences of hybrids can be modelled with relief variables and its non-mapped occurrences – in the knowledge of relief conditions - can be predicted. The hybrid population lives near breakdowns, at relatively big heights above sea level in sparse oak forests along the chine, therefore according to our hypothesis height above sea level and surface curvature have strong predictive force in the determination of the occurrences of the taxon. Of the examined variables, height above sea level and east-west component of exposure turned to be the most important factors in the determination of the occurrence of the hybrid *Primula* population. Breakdowns, i.e. areas with significant curvature are the occurrences of dry, open oakwoods, so that of the seed parent species *P. veris*. Compared to this, the effect of height above sea level is only secondary, although its role is highlighted in this case because breakdowns can be found at a relatively big height above sea-level in the study site. The importance of east-west component of exposure may be more easily explained and understood: the focal points of the modelled occurrences - similarly to occurrences in the field - fell onto the western sides because of high solar irradiation. The *Primula veris* is the plant of dry oakwoods: for the survival of its populations it needs extra light getting to the foliage of open deciduous woods. Even if hybrids have higher shade tolerance than that of their mother species, their occurrences still tied to the latter. If, beside relief factors, the occurrences of open or dry oakwoods, dolomite detritus slope forests had been present among the input factors of the applied predictive mapping (Cservenka et al. 2000, Aszalós 2003) the model would have provided appropriate prediction for the occurrence of the hybrid species even in wider geographic region.

By my opinion, the rocky – dolomitic surface, the relatively big height above sea level and western exposure are the most significant factors in the occurrences of *Primula* hybrids. In order to make sure of this I visited the sites of hybrid occurrences known in the Bakony and in the Keszthelyi Hills. In the Keszthelyi Hills and in the Eastern Bakony island-like/fragmented populations of *Primula veris* occur in the area of *P. vulgaris*, while in case of Southern Bakony and Lower Bakony (Bakonyalja) rather the opposite can be observed. Occurrences similar to the Zörög Hill, but less significant were found at two other sites: in the Mina Valley located north of Nagyvázsony and at the Láz-tető (Keszthelyi Hills). In these places the relief and the base rock are similar to that of the Zörög Hill. Nevertheless hybrids occur sporadically, in small and isolated populations, in places not specially effected by relief. The previously recorded and the observed occurrences, interestingly, locate at margins of hilly areas. I suppose that to the west from Hungary hybridisation between *Primula veris* and *P. vulgaris* is predominantly limited or concentrated to marginal areas (300-450 m height above sea level, western exposure) of dolomitic regions; these areas are the most favourable places for the development of intermediate habitat types (ecotones) where hybridisation may occur in larger scale. Webb (1951) found in case of hybrid occurrences locating in the Wicklow Mountains, situated to the south of Dublin that frequency of hybrids here was higher than what was found in case of North-England occurrences. Pugsley (1927) had similar observations, namely that frequency of hybrids was similar to that of the parent species or even higher in case of North-Italian occurrences.

6.2. Habitat characteristics of the *Primula* hybrid zone developed on the Zörög-Hill

The experiences of our examinations performed at the habitat of the hybrids are basically similar to those of earlier observations of Clifford (1958), Mowat (1961) and Woodell (1965) according to whom it is necessary for the establishment of hybrid populations that one of the parents should move out from its typical habitat and move in such a place which lets the hybrid seedlings to grow up and bring flowers. This is only possible if the *Primula veris* settles in the forest in such a habitat where the coverage of the grass level is small for some reason. This is the case in almost every examined area, but the steep, rocky slopes near to the plateau of the Zörög Hill having frequently been disturbed by game are typically such places. In the rocky forest developed on the dry chine the *P. veris* common in the nearest Turkey oakwood appears in large number and still finds favourable conditions regarding temperature and light. In small number, but it also occurs on the steep western slopes, in the closed forest a few meters far from the chine. Especially many *P. veris* individuals can be found under huge dolomite blocks facing west. These seem to serve as refugees to the *P. veris* (the forest cannot close in the near of these blocks, the irradiation is higher therefore favourable microclimatic conditions are ensured). The Atlantic-Mediterranean *Primula vulgaris*, which is very frequent in the mesophilous forests (and on clearances, along cuts) of the Northern-Bakony, regarding its habitat preference here is less specialised. It is due to these factors that the two species meet with relatively high frequency on the upper third of the western slope of the Zörög-Hill providing thus the possibility for hybridisation. The slow germination of hybrid seeds acts against the survival of seedlings (Woodell 1959), so the joint occurrence of the parent species is not enough in itself for either the establishment or stable existence of hybrid populations.

On the steep western slope of the Zörög Hill an – almost nudum like – hornbeam-oakwood could be recognised; here can be found the weighpoint of the occurrences of hybrids. The intermediate feature of the relatively narrow (some ten meters wide) zone rich in hybrids is well represented by the shown light-, humidity and temperature requirement spectra comparing to those of the adjacent areas (Bauer and Cservenka 2002). Beyond the assessment of ecological indicator values we also tried to reveal other factors playing role in the long-

term survival of the hybrid population, from which by our studies a community structural factor, the low coverage of the grass level and therefore the resulting weak competition proved to be the most important. Our observations also correspond with those of the earlier researches (Clifford 1958, Woodell 1965) namely, that hybrids may be over-represented in hybrid zones by the virtue of living longer. This is shown by the highest relative frequencies of the *Primula* hybrids experienced on the western slopes of the Zörög-Hill and the significant relative negative correlation found between these values and the cover of the grass-level (Cservenka and Bauer 2002).

6.3. Morphological variability

Flower morphological characteristics of individuals of the parent and the hybrid populations were being examined on the Zörög Hill for three consecutive years, between 1998 and 2000. Length of scape, pedicels, tube, calyx and calyx tooth and corolla diameter were measured, the colour and throat pattern of flowers were evaluated. I found that individuals of seed parent *P. veris* show high phenotypic variability. Former botanists, both Polgár and Borbás reported the hybrids of both *P. veris* subspecies (*ssp. veris* and *ssp. inflata*) in the area. Morphological characteristics of the *P. veris* subspecies seem to be mixed up in the area, they cannot be distinguished on morphological basis. The leaves of *P. veris* individuals usually lanceolate, normally abruptly narrowing to petiole, the calyx the same long as the tube or little longer (1,8-1,9 cm). The corolla diameter, petal width, calyx and pedicel length proved to be variable. The pollen donor *P. vulgaris* shows much smaller phenotypic variability. Among the examined flower morphological characteristics hybrids could be best distinguished from their parents (showed intermediate feature) on the basis of the colour and size of the corolla (corolla diameter and petal width), the length of calyx tooth, scape and pedicel on scape. They also differ from their parents in leaf-shape; their leaves are characteristically oval and gradually narrowing to petiole. Beside typical hybrid forms having scape, several other nothomorphs (treated as varieties in the taxonomical literature) in a transition series between the two species could be observed within the zone (Cservenka 2001).

Hybrid individuals found in the hybrid zone are very variable: on the basis of the presence of scape and its length „typical”, „*vulgaris* type” (basal flower with intermediate flower characteristics – *P. x radiciflora*?) and „mixed” forms (*P. wiesbaurii*?) could be obviously distinguished. The latter appears in two different forms: flowers with similar flower characteristics appear in inflorescence (short scape, long pedicels) and on (basal) pedicels within one individual or on separate individuals very close to each other (Cservenka et al. 2002). The proportion of *vulgaris* type and mixed individuals in the hybrid population is approximately 2-3 %. Hybrids with nearly as long pedicels as the scape and bigger pale yellow colour flowers (*P. x flagellicaulis*?) and *P. veris* like (*P. x gaisbergensis*?) also occur.

The fact that hybrid forms classified as belonging to both *P. veris* subspecies (Wright Smith and Fletcher 1947, Soó 1970) occur in the hybrid zone, relatively close to each other, also suggests that *Primula veris ssp. veris* and *ssp. inflata* subspecies described earlier in the area cannot be distinguished from each other (see Länger and Saukel 1993).

On the basis of the above, the transitional series can be described with the following hybrid forms:

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

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

Neither the examined populations of the parent species nor that of the hybrid could be separated clearly on the basis of throat pattern what former researchers (Mowat 1961, Woodell 1965) found characteristic to the species.

The species significantly differ from each other regarding the number of seeds developed in the capsules. Most seeds were found in the capsules of *P. veris* (38 in average), while somewhat less were developed in the capsules of *P. vulgaris* (32 in average). No difference was observed between number of capsules developed on hybrids and *P. veris* individuals; ratio of empty capsules was also similar.

Regarding seed size, the parent species and the hybrids differ from each other significantly at $p < 0,01$ level. Majority (84,8 %) of *Primula veris* seeds fell in the 0,5-1,0 mm² surface category, while seeds of *P. vulgaris* (55 %) and the hybrids (43,4 %) predominantly were classified in the next, 1,0-1,5 mm² category. Standard deviation of the size of hybrid seeds is almost twice than that of the parent species. The ratio of seeds having bigger surface than 2,0 mm² in case of hybrids is about 10 %, while this value is less than 1 % in case of the parent species (0,9 and 0,6 %). Large hybrid seeds are usually round and flat, these are probably not viable (Valentine 1955).

The Zörög Hill populations of the parent species significantly differed in many characteristics from clean populations originating from other places of the Transdanubian Mountain Range. In the case of *Primula vulgaris*, this might be caused by the different environmental circumstances (phenotypic plasticity), but – while hybrids frequently occur mixed with its seed parent *P. veris*, or in its nearest neighbourhood – in the case of the Zörög Hill population of *P. veris* this might be the result of introgression. This would explain the its high morphological variability and its significant differences from the clean population. From the other hand the *Primula veris* seems to be a much more variable species, it might be genetically also more plastic.

6.4. Genetic variability

In the Zörög Hill population of *Primula veris* the introgression assumed only on the basis of phenotypic variability was confirmed during genetical examinations. The determination of genetic differences among individuals and between populations of natural *Primula veris* x *Primula vulgaris* hybrids and their parent populations was done with RAPD molecular markers. Of the preliminary tested 57 oligonucleotide primers, 29 proved to be suitable for further examinations. The ratio of polymorphic bands was high, of the gained 208 fragments 167 showed polymorphism. While the pollen donor *Primula vulgaris* was separated from the hybrids in 44 % of all cases, the *P. veris* was clustered together with the hybrids in most of the cases (87,5%). The above seem to suggest that the genetic similarity between hybrids and seed-parent *P. veris* is higher than between hybrids and the pollen donor species. *Vulgaris* type hybrids were separated from the other hybrids in the majority of cases and clustered together with *P. vulgaris*. These forms are probably backcrosses. The close relationship of the parent species is also proved by the fact that 186 fragments were gained with 13 oligonucleotide primers of which 74 appeared in both species (40%). This is indicated by the high average value (1,53) of Nei-Li indices (1979) reflecting genetic similarity. For the examination of intra- and interpopulation genetic variability, the RAPD-PCR reaction was carried out with 3 primers which proved to be the most suitable on the basis of preliminary examinations (OPAA4, OPAA10 and OPF20). 42 evaluable fragments could be gained with the three primers from which 32 proved to be polymorphic (76,2%).

Though hybrids could be distinguished well and were also clearly separated from the parent species, they are genetically much closer to *P. veris* than to *P. vulgaris* (Cservenka et al. 2002). This genetic asymmetry is reflected by the small diversity values received between the hybrid and *P. veris* populations.

In the population of the pollen provider *Primula vulgaris*, much smaller pattern diversity values were gained than in the case of the other parent and the hybrid population. This may partly originate from the occurrence of the small number of *P. vulgaris* individuals in the hybrid zone and partly from the fact that only certain genotypes could adapt to the dry habitat less optimal for *P. vulgaris* and these take part in the maintenance of the hybrid zone. That the values of genetic variability calculated for the *Primula veris* population are much higher than those of the *P. vulgaris* population may also be the sign of ongoing introgression.

On the basis of the results of my morphological and genetic studies, I can only partly agree with Clifford (1958), whose opinion is that hybridisation and introgression in the case of Primulas rather act upon the stabilisation of intermediate forms than upon the modification of the parents. The pattern and genetic diversity of hybrids originating from the hybrid zone proved to be higher than those of hybrids originating from small populations.

6.5. Flavonoide composition

The characteristic intermediate flower colour of hybrids refer to flavonoid composition different from parent species. With thin layer chromatography we could detect all components characteristic to the parent species, but hybrids contain significantly more hyperoside (20-40%) than the parent species (Cservenka and Sztefanov 2002). Regarding the amount of flavonoids and their composition hybrids are closer to *P. vulgaris*, and this appears also in the colour of their flower.

6.6. Evaluation of the hybridisation between *Primula veris* and *P. vulgaris*, and that of the hybrid zone

The effect of hybridisation on evolution has central importance from the view of the speciation of species. The limitations of parent species can be well studied through their hybrids. In hybrid zones the frequency of introgression and its role in adaptation can be estimated. It is characteristic for all hybrid *Primula* occurrences that in their immediate vicinity one of the parents is present in smaller number therefore the chance for its fertilisation by the other species is obviously higher. The asymmetric feature of the zone does not only arise from the asymmetric spatial arrangement of the parent species but also from the fact that hybrids result from non-reciprocal hybridisation as it was proved in the 1950'. In the vicinity of hybrid abundances the *P. veris* is prevailingly dominant. Within the studied hybrid zone the ratio of the parent species and their hybrids is 1:3:10-12 (*vulgaris*:hybrids:*veris*). Contrary to this, in the wider surroundings of the hybrid zone the pollen provider *P. vulgaris* is very frequent. Their number in the zone is however very low compared to the other parent species, which suggest *genetic disequilibria* in the *Primula* hybrid zone. Regarding habitat requirements hybrids are also closer to *P. veris*. Similar hybridisation phenomenon was observed in the case of *Geum* (Taylor 1997), although the hybrid zone in this case seems symmetric due to reciprocal crossing.

The Evolutionary Novelty Concept (Arnold 1997), which combines the characteristics of bounded hybrid superiority, the tension zone, and the mosaic models finely describes the processes which take place in the *Primula* hybrid zone. The appearance of hybrids at a certain height (clinality), the heterogeneous, mosaic genetic and spatial structure (probably as the result of exogenous selection), the high values of genetic variability experienced, the ongoing introgression and the stable presence of backcrossed individuals (probably due to endogenous selection) all support the fact that there are local adaptational processes occurring in this habitat. The final result, the „product” is not known yet, as for the development of evolutionarily new, stable genotypes a much longer time is needed. However, it is for sure that hybrid genotypes have higher fitness in extreme, intermediate habitats.

Primula hybrids also support Rieseberg's (1997) observation, according to which homoploid hybrid species are outcrossing without exception, are characteristically perennials, and their habitat is of extreme rather than intermediate nature between those of the parents. Nagy and Dános (1979) already reported significant hybrid abundance at the site at the end of the 70's and the presence of hybrids here (and in the region) was known even much earlier. The large number of hybrids and the high genetic variability observed in the zone suggest that a quite stable (or growing) hybrid population lives on the Zörög Hill, theoretically providing a chance for the development of stable new genotypes well-adapted to extreme conditions. The fact that we can almost always find hybrids together with the parents, and that when hybrids occur in habitats similar to that of the parents they never appear in large number prove their weaker adaptation ability in these habitats.

In the case of larger hybrid occurrences, some kind of transitionality can always be observed. One thing is important: in these places both parent species get into a suboptimal situation, they „open up”, which probably roots in smaller genetic variability (only certain genotypes tolerate the suboptimal situation, the allele frequency probably changes in such circumstances). Hybridisation is – as a matter of fact – a „marginal phenomenon”; a phenomenon which can be mostly realised in spatial (topographic) sense at the margins of hills, in a smaller scale at the margins of local spreadings, in an even smaller scale in transitional habitats, as in ecotones (Zólyomi 1987). It is a marginal phenomenon in genetical sense as well, one, which can be realised in differing genotype frequencies due to suboptimal habitat conditions. „Clean” populations of the parent species and their populations living in the hybrid zone differ significantly from each other in many morphological characters. This difference is probably not only morphological but also appears in the genetic structure. Populations of the parents species living in suboptimal circumstances at the margin of local occurrences probably have more plastic genotypes which are more susceptible to introgressive hybridisation. It is especially true in the case of small *P. veris* populations occurring in the vicinity of hybrid occurrences, which genom seems to be “diluted” due to introgression. However, the habitat suboptimal for the parents ensures optimal conditions for the hybrids. The high number of hybrid individuals and the high genetic variability experienced in the hybrid population suggest that a stable hybrid population lives on the Zörög Hill, whose conditions theoretically allow for the development of new, stable genotypes well-adapted to special habitats.

6.7. Thoughts about the conservation of *Primula* hybrids

With the application of quantitative, geographic and ecological criteria of rarity Rabinowitz et al. (1986) classified 160 plant species of the British Isles. This classification can excellently be used for selecting priorities for nature conservation. If I tried to place the *Primula* hybrids in this system I should say that their local population size is small (not concerning a few exceptions), their geographic spread is rather wide – though this is relative: it depends whether the seed parent *P. veris* is treated at species or subspecies level –, and that the hybrids are unambiguously specialists regarding habitat requirements. This is supported by the results of habitat indicational studies (Cservenka and Bauer 2002, Bauer and Cservenka 2002) and the predictive mapping (Cservenka et al. 2000, Aszalós 2003). If I consider the geographic spread of *Primula* hybrid zones, spread then can be considered narrow. Habitats of specialists with narrow spreading area require directed management in some cases (or at least higher attention), even if their large populations also exist (Standovár and Primack 2001). From the hybridisation of homoploid species of other genera partly fertile F1 hybrids and backcrossed generations may also be formed, but this is a rare natural phenomenon in their case, too (*Aster* (Avers 1953), *Vaccinium* (Ritchie 1955), *Gossypium* (Hutchinson et al. 1947)).

It seems generally true for the hybrids that they usually occur in small populations, the size of these shows a declining tendency, they are specialists and colonise badly. Individuals living in the hybrid zone have adapted to extreme habitats free of human disturbance, they can produce seeds only after several years and have only a few viable offspring due to their hybrid origin, therefore they can be considered K-strategists. These reasons are supposedly enough for supporting their protection.

Negative or positive effect of introgressive hybridisation can only be judged cautiously. That it is not an exclusively negative process is proved by the concept of the evolutionary novelty hybrid zone model. As it was mentioned earlier, during hybridisation the population of the species which is present in small number is exposed to introgression, while in the case of closely related species the probability of interspecific fertilisation is much higher. In the wider neighbourhood of occurrences of protected or strictly protected species, it is usually the (more) common parent species that is present in a higher number, so the effect is negative, indeed. If only one of the parents is protected or endangered and the other is common, the judgement will be more difficult, and genetic (and conservational) problems caused by „bad hybrids” will turn up. Nevertheless the situation is different in case of *P. veris* x *P. vulgaris* hybrids, in which the common parent species is present in a smaller number in the wider area of occurrence and the pollen provider is a protected species. At this time, this effect is positive; therefore these hybrids can be considered „good” ones.

The *Primula vulgaris* is protected in vain (its theoretical value is HUF 2000) given that the value of the hybrid is the same although it should be much higher due to its rarity and scientific importance. One should consider that in the maintenance and survival of hybrid zones containing legally protected hybrid individuals in a big number and also of small populations, the non-protected seed parent species *Primula veris* has a most stressed role. Due to the above mentioned spatial and genetic asymmetry the occurrence of hybrids is more tightly bounded to the seed parent, therefore, the survival of isolated populations of the non-protected *P. veris*, which is becoming endangered due to canopy closure, is a matter of life and death from the aspect of the hybrids.

Similarly to the *Primula vulgaris* it seems to be true for the *P. veris* is that it consists of non-equilibrium metapopulations, so the extinction-colonisation dynamics of its patchy populations is not stable, which may be an explanation for its decline in some regions of Western Europe (Grime 1978, Harrison 1991, Endels 2002). In the case of the Zörög Hill populations of *P. veris*, the special relief induces the „rescue effect”, which locally prevents complete closure of canopy on the chine and on plateau edges. Proper forest management is primarily important in the maintenance of patch dynamics of protected or endangered species requiring half-shade or light. In turkey oak type, gradually closing forests the size and isolation of colonisable patches significantly influence the persistence of a species in a habitat due to the change of probability of successful colonisation and reduced success of reproduction of small populations (Kery et al. 2000). Valverde and Sivertown in their metapopulation model developed for *Primula vulgaris* (1997) calculated that if the size of the population falls under 5 individuals, the probability of extinction will be very highly. In the case of Transdanubian hybrid occurrences, the number of *P. veris* individuals is not far from this number. The decline of *Primula veris* is related to canopy closure, therefore, planned thinnings have to be carried out in time, before the canopy would completely close. The recovery phase has to be prolonged in order to continuously ensure favourable conditions. Favourable conditions can be promoted with leaving an appropriate number of old trees and tree-groups in the area.

Nagy and Dános (1979) looked into the future with anxiety even twenty years ago, hoping that the hybrid populations living on the Zörög Hill would survive until the declaration of protection for the Higher Bakony in the 1990. At that time it seemed that the Cuha-valley

would also gain protection (Kopasz 1976). The Higher Bakony Protected Landscape Area was established in 1991 but the area in question did not become protected. The expansion of protection would also be worth today while hybrids still occur in high numbers, and the area is unique even at a European level. It is a step forward that the area is enrolled among Natura 2000 sites, although not because of the hybrids.

Through the examination of the spatial arrangement of genotypes and their relationship with ecological factors we may have an insight into micro-evolutionary processes responsible for maintaining hybrid zones. With my studies I wished to contribute to the knowledge of hybrid zones and to call the attention to the necessity of their protection.

7. AZ ÉRTEKEZÉS TÉMÁJÁHOZ KAPCSOLÓDÓ TUDOMÁNYOS KÖZLEMÉNYEK ÉS ELŐADÁSOK

7.1. 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.

7.2. 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.

7.3. 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.

8. IRODALOMJEGYZÉK

- Anderson, E. (1949): Introgressive hybridization. John Wiley and Sons, New York
- Antrobus, S., Lack, A. J. (1993). Genetics of colonizing and established populations of *Primula veris*. Heredity 71(3): 252-258.
- Anzizar I., Herrera, M., Rohde, W., Santos, A., Dowe, J.L., Goikoetxea, P., Ritter, E. (1998): Studies on the suitability of RAPD and ISTR for identification of palm species (Arecaceae). Taxon 47, 635-645.
- Arnold, M. L. (1993): Rarity of hybrid formation and introgression in Louisiana irises. Plant Genetics Newsletter 9, 14-17.
- Arnold, M. L. (1997): Natural Hybridization and Evolution. Oxford University Press
- Arnold, M. L., Hodges, S. A: (1995): Are natural hybrids fit or unfit relative to their parents? Trends in Ecology and Evolution 10, 67-71.
- 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.

- Barton, N. H., Charlesworth, B. (1984): Genetic revolutions, founder effects, and speciation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15, 133-164.
- Barton, N. H., Gale, K. S. (1993): Genetic analysis of hybrid zones. In *Hybrid zones and the Evolutionary processes* (Harrison, R. G. szerk.), pp. 13-45. Oxford University Press
- Barton, N. H., Hewitt, G. M. (1985): Analysis of hybrid zones. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16, 113-148.
- Bauer N. (2001): Florisztikai adatok a Bakonyból és a Bakonyaljáról. *Folia Musei Historico-Naturalis Bakonyiensis* 17: 21-35.
- 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.
- 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.
- Bodmer, W. F. (1984): Sex and generations of primroses. *Nature*, Vol., 310., 731.
- Borhidi A. (1961): Klimadiagramme und Klimazonale Karte Ungarns. *Acta Univ. Sci. Budapestiensis de Rolando Eötvös, Sect. Biol.* 4. 21-50. old.
- 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.
- Borovics A. (2002): Introgresszió in Mátyás, Cs. (2002): *Erdészeti-természetvédelmi genetika.* Mezőgazda
- Borovics A., Gergáczy J., Bordács S., Bach I., Bagaméry G., Gabnai E. (1999): A fekete nyár génmegőrzésben elért eredmények. *Erd. Kutatások* 89: 135-148.
- Boyd, M., Silvertown, J., Tucker, C. (1990): Population ecology of heterostyle and homostyle *Primula vulgaris*: growth, survival and reproduction in field populations. *Journal of Ecology*, 78, 799-813.
- Bölöni J., Király G. (1997): A Bakony florisztikai feltárásának részeredményei. *Kitaibelia* 2(2): 210-212.
- Bölöni J., Király G., Szomorad F., Tímár G. (1997): Új adatok az Északi-Bakony flórájának ismeretéhez. *Kitaibelia* 2 (1): 13-19.
- Brauner, S., Crawford, D.J., Stuessy, T. F. (1992). Ribosomal DNA and RAPD variation in the rare plant family *Lactoridaceae*. *Am. J. Bot.*, 79: 1436-1439.
- Bruun, H. G. (1932): Cytological studies in *Primula* with special reference to the relation between the karyology and taxonomy of the genus. *Symb. Bot. Ups.* 1, pp. 1-239.
- Butlin, R.K., Hewitt, G.M. (1985) A hybrid zone between *Chorthippus parallelus parallelus* and *Chorthippus parallelus erythropus* (Orthoptera: Acrididae) I Morphological and electrophoretic characters. *Biological Journal of the Linnean Society* 26, 269-285.
- Calahan, C. M., Gliddon, C. (1985): Genetic neighbourhood sizes in *Primula vulgaris*. *Heredity* 54, pp. 65-70.
- Campbell, D. R., Waser, N. M (2001): Genotype by environment interaction and the fitness of plant hybrids in the wild. *Evolution* 55: 669-676.

- Campbell, D. R.; Waser, N. M.; Melendez-Ackerman, E. J. (1997): Analyzing pollinator-mediated selection in a plant hybrid zone: hummingbird visitation patterns on three spatial scales. *American Naturalist*, Vol. 149, No. 2, pp. 295-315.
- Carlsson-Graner, U.; Burdon, J. J.; Thrall, P. H. (1999): Host resistance and pathogen virulence across a plant hybrid zone. *Oecologia*, Vol.121, No.3, pp. 339-347.
- Charlesworth, D. (1989): Allocation to Male and Female Function in Hermaphrodites, in Sexually Polymorphic Populations. *J. Theor. Biol.* 139, 327-342.
- Charlesworth, D., Charlesworth B. (1979): A model for the evolution of distyly. *The American Naturalist*. Vol. 114, No.4, 467-513.
- Charlesworth, D., Charlesworth, B. (1987): Evolution of inbreeding and inbreeding avoidance. in *Annual Rev. of Ecology and Systematics*. Vol. 18., 256-261.
- 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.
- Crosby, J. L. (1940): High proportions of homostyle plants in populations of *Primula vulgaris*. *Nature*, Vol. 145, pp.672-673.
- Crosby, J. L. (1949): Selection of an unfavourable gene-complex. *Evolution*, Vol. 3., 212-230.
- Cruzan, M. B., Arnold, M. L. (1993): Ecological and genetic associations in an *Iris* hybrid zone. *Evolution*, 47(5), pp. 1432-1445.
- Cruzan, M. B., Arnold, M. L. (1994): Assortative mating and natural selection in an *Iris* hybrid zone. *Evolution* 48, 1946-1958.
- 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.
- 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.
- 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.
- 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.
- 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. (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.
- 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 posztterek összefoglalói, 65. o.
- 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.

- Csontos P. (2001): A természetes magbank kutatásának módszerei. Synbiologica Hungarica 4, Scientia Kiadó, Budapest
- Dános B. (1992): Gyógynövényismeret II. Diákkönyvtár középiskolásoknak és egyetemistáknak. p. 41. Semmelweis Kiadó
- Danszky I. (szerk.) (1963): Magyarország erdőgazdasági tájainak erdőfelújítási, erdőtelepítési irányelvei és eljárásai. IV. Dunántúli középhegység erdőgazdasági tájcsoport. Országos Erdészeti Főigazgatóság. Budapest
- Darlington, C. D. (1973): Chromosome Botany and the Origins of Cultivated Plants. George Allan and Unwin Ltd., London.
- Darwin, C. (1877): Heterostyled dimorphic plants. Chapter I. in Different forms of flowers on plants of the same species. John Murray, London. 14-75.
- dePamphilis, C.W., and Wyatt, R. (1990): Electrophoretic confirmation of interspecific hybridization in *Aesculus* and the genetic structure of a broad hybrid zone. *Evolution* 44:1295-1317.
- Desrochers, A. M., Rieseberg, L. H. (1998): Mentor effects in wild species of *Helianthus* (*Asteraceae*). *American Journal of Botany*, Vol. 85, pp. 770.
- Dobzhansky, T. (1970) Genetics of the Evolutionary Process. Columbia University Press
- Doyle, J. J., Doyle, J. L. (1990): Isolation of plant DNA from fresh tissue. *Focus* 12: 13-15.
- Ehrlén, J., Lehtilä, K. (2002): How perennial are perennial plants? *Oikos*, 98, pp. 308-322.
- Endels, P. (2002): Relic plant populations along small landscape elements: from habitat characteristics analysis to dynamic modelling. PhD thesis. Catholic University of Leuven
- Endler, J. A. (1973): Gene flow and population differentiation. *Science* 179, 243-250.
- Eriksson, O., Bremer, B. (1993). Genet dynamics of the clonal plant *Rubus saxatilis*. *Journal of Ecology* 81, pp. 533-542.
- Ernst, A. (1925): Zur Kenntnis des Artbastardes *Primula variabilis* Goupil (*Pr. vulgaris* x *veris*) and seiner Nachkommenschaft. *Verh. schweiz. naturf. Ges.* p. 149.
- Excoffier, L., Smouse, P.E., Quattro, J. M. (1992): Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: Application to human mitochondrial DNA restriction data. *Genetics* 131:479–491.
- 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. (1966): Die xerotherme Flaumeichen-Buschwald des Nördlichen Bakony-Gebirges. *Ann. Hist. Nat. Mus. Hung.* 58: 207-221.
- Fekete G. (1988): Természetes növénytakaró (A Bakony). In: Ádám L., Marosi S., Szilárd J. (szerk.): A Dunántúli középhegység B, Magyarország tájfeldrajza 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.
- Ford, E. B. (szerk.) (1977): The Heterostyle-Homostyle System. Chapter ten in *Ecological Genetics*. Chapman and Hall., New York., 218-233.
- Franklin, J. (1998): Predicting the distribution of shrub species in southern California from climate and terrain-derived variables. *J. of Veg. Sci.* 9: 733-748.

- Futuyma, D. J. (1986): Evolutionary biology. Sinauer, Sunderland, MA
- Galambos I. (2001) Adatok a Bakony-hegység flórájához II. Folia Musei Historico-Naturalis Bakonyiensis (Zirc) 17: 7-20.
- Gardner, K. A., Baird, S. J. E., Carney, S. E., Rieseberg, R. H. (2001): A comparison of different molecular and morphological markers for hybrid index estimation in a natural hybrid zone. Abstracts of conference *Botany 2001 "Plants and People"* August 12 - 16, 2001 Albuquerque Convention Center Albuquerque, New Mexico
- Genetic sampling guidelines for conservation collections of endangered plants. In: Genetics and Conservation of Rare Plants (Falk, D. A., és Holsinger, K. E. (szerk.) (1991) pp. 224-238. Oxford University Press, New York)
- Gerard, J. (1975): The Herbal or General History of Plants. The Complete 1633 Edition as Revised and Enlarged by Thomas Johnson. Dover Publications, Inc. New York. 1975. p. 780.
- Golynskaya, E. L., Bashkirova, N. V., Tomchuk, N. N. (1976): Phytohaemagglutinins of the pistil in *Primula* as possible proteins of generative incompatibility. Soviet Plant Physiology 23, 69-77.
- 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.
- Hajósné Novák M. (szerk.) (1999): Genetikai variabilitás a növénynevelésben. Mezőgazda
- Haldane, J. B. S. (1938): Heterostylism in natural populations of the Primrose, *Primula acaulis*. Biometrika, 30: 196-198.
- Hanelt, P. & Institute of Plant Genetics and Crop Plant Research (szerk.) (2001): Mansfeld's Encyclopedia of Agricultural and Horticultural Crops. 3: 1670. Springer
- Harrison, J. W. H. (1931): The Northumberland and Durham Primulas of the section *Vernales*. - Trans. North. Nat. Union, I. pp. 48.
- Harrison, R. G. (1986): Pattern and process in a narrow hybrid zone. Heredity 56, 337-349.
- Harrison, R. G. (1990): Hybrid zones: windows on evolutionary process. Oxford Surveys in Evolutionary Biology 7, 69-128.
- Harrison, R. G. (1993): Hybrids and hybrid zones: historical perspective. In Hybrid Zones and the Evolutionary process (Harrison, R. G. szerk.) - Oxford University Press pp. 3-12.
- Harrison, S. (1991): Local extinction in a metapopulation context: an empirical evaluation. Biol. Journal of the Linn. Soc., 42: 73-88.
- Helliwell, D. R. (1980): Germination and growth of *Primula vulgaris* Huds. Watsonia, 13, 41-47.
- Heslop-Harrison, Y., Heslop-Harrison, J., K.R. Shivanna (1981): Heterostyly in *Primula*. 1. Fine-Structural and Cytochemical Features of the Stigma and Style in *Primula vulgaris* Huds. Protoplasma 107, 171-187.
- Heuch, I. (1979): Equilibrium populations of heterostylous plants. Theoretical Population Biology, 15, 43-57.
- Hewitt, M. (1988): Hybrid Zones - Natural Laboratories for Evolutionary Studies. Trends in Ecology and Evolution, Vol. 3, No. 7, 158 - 167.
- Howard, D. J. (1986): A zone of overlap and hybridization between two ground cricket species. Evolution 40, 34-43.
- Huck, C. W. (1999): Online quality control of liquid plant extracts in phyto-pharmacological production by means of near infrared spectroscopy. Deutsche Gesellschaft für Qualitätsforschung (Pflanzliche Nahrungsmittel) DGQ e.V. XXXIV. Vortragsstagung, Zerstorungsfreie Qualitätsanalyse, Freising-Weihenstephan, Germany, 22-23 März 1999., pp. 55-65.

- Huck, C. W.; Huber, C. G.; Ongania, K. H.; Bonn, G. K. (2000): Isolation and characterization of methoxylated flavones in the flowers of *Primula veris* by liquid chromatography and mass spectrometry. *Journal of Chromatography, A*, Vol. 870, No. 1/2, pp. 453-462.
- Hutchinson, J. B., Silow, R. A., Stephens, S. G. (1947): *The Evolution of Gossypium*. O. U. P., London.
- Jacquemyn, H.; Brys, R.; Hermy, M. (2002): Patch occupancy, population size and reproductive success of a forest herb (*Primula elatior*) in a fragmented landscape. *Oecologia*, Vol. 130, No. 4, pp. 617-625.
- Jakucs P. (1962): A növényzet és a domborzat kapcsolatáról. *Földrajzi értesítő* 11: 203-217.
- Jávorka S. szerk. (1925): *Magyar Flóra I-II*. 805-808.
- Jávorka, S., Csapody, V (1991): Közép-Európa délkeleti részének flórája képekben. *Iconographia Florae partis Austro-orientalis Europae Centralis*. Akadémiai Kiadó, Budapest. p. 390.
- Jiggins, C. D., Mallet, J. (2000): Bimodal hybrid zones and speciation. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 250-255.
- Juhász Á. (1987): *Évmilliók emlékei*. Gondolat, Budapest.
- Kálmán K., Medvegy A., Mihalik E. (2003): Characteristics of infructescence 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.
- Key, K. H. L. (1968): The concept of stasipatric speciation. *Systematic Zoology* 17, 14-22.
- Kohn, J. R., Barrett, S. H. (1992): Experimental studies on the functional significance of heterosyly. *Evolution*, 46 (1), 43-55.
- 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.
- Lees, D.R. (1971): Frequencies of pin and thrum plants in a wild population of the Cowslip, *Primula veris* L. *Watsonia*, 8, 289-291.
- Lin, J.-J., Kuo, J., Ma, J., Saunders, J. A., Beard, H. S., MacDonald, M. H., Kenworthy, W., Ude, G. N., Matthews, B. F. (1996): Identification of Molecular Markers in Soybean Comparing to RFLP, RAPD and AFLP DNA Mapping Techniques. *Plant Molecular Biology Reporter* 14 (2) pp. 156-169.
- 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.
- Lynch, M. Milligan, B. Cl. (1994): Analysis of population genetic structure with RAPD markers. *Molecular Ecology* 3, pp. 91-99.
- Marsden, E.M., Jones, F.L.S. (1926): On the Pollination of *Primula vulgaris* Huds. *Linn. Soc. London, Jour. Bot.* 47 (316): 367 - 381.
- Mast, A. R., S. Kelso, A. J. Richards, D. J. Lang, D. M. S. Feller and E. Conti. 2001. Phylogenetic relationships in *Primula* L. and related genera (*Primulaceae*) based on noncoding chloroplast DNA. *International Journal of Plant Sciences* 162: 1381-1400.
- Mather, D. de Winton (1941): Adaptation and Counter-adaptation of the breeding system in *Primula*. *Annals of Botany, N.S.* Vol. V, No. 18, 297-311.
- Mátyás, Cs. (2002): *Erdészeti-természetvédelmi genetika*. Mezőgazda
- Mayr, E. (1970): *Populations, Species and Evolution*. Harvard University Press

- Mazer, Hultgard, U. (1993): Variation and covariation among floral traits within and among four species of northern European *Primula* (*Primulaceae*). *American Journal of Botany*, 80(4): 474-485.
- Mészáros, A. Simon, P. (1999): Adatok a Déli-Bakony flórájához I. *Kitaibelia* 4. No. 1. pp. 113-120. Debrecen.
- Mettler, L.E., Gregg, T. G., Schaffer, H. E: (1988): *Population genetics and evolution*. Prentice Hall, 2nd ed. Englewood Cliffs, NJ
- 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.
- 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.
- 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.
- Mitton, J. B., Grant M. C. (1984): Associations Among Protein Heterozygosity, Growth Rate, and Developmental Homeostasis. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 15, pp. 479-500.
- Molnár V. A. (1999): A növényeket közvetlenül veszélyeztető tényezők in Farkas S. (szerk.): *Magyarország védett növényei*. Mezőgazda
- Molnár, V.A. (1998): Hibridizáció. *Ökológia címszavakban*. Természetbúvár, 53. Évfolyam, 1998/5.szám, 26-27.
- Moore, W. S. (1977): An evolution of narrow hybrid zones in vertebrates. *Quarterly Review of Biology* 52, 263-277.
- Morell, M. K., Peakall, R., Appels R., Preston L. R., and Lloyd, H. L. (1995): DNA profiling techniques for plant variety identification. *Aust. J. Exp. Agric.*, 35, 807-819.
- 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.
- Neumayer É. (2000): *Primula veris* Huds. Tavaszi kankalin in Bernáth J. (szerk): *Gyógy- és aromanövények*. p. 485. Mezőgazda
- Nichols, R.A. (1985): in *Orthoptera I* (Gosalvez, J., Lopez-Fernandez, C. és Garcia de la Vega, C. (szerk.): pp. 55-83, *Fundacion Ramon Areces*
- Nichols, R.A., Hewitt, G.M. (1986) Population structure and the shape of a chromosomal cline between two races of *Podisma pedestris*. *Biological Journal of the Linnean Society* 29, 301-316.
- Ornduff, R. (1980): Pollen Flow in *Primula veris* (*Primulaceae*). *Pl. Syst. Evol.*, 135, 89-93.
- 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
- Paule, L. (1995): Gene conservation in European beech. *Forest Genetics* 2:3, 161-170.

- Pax, F., Knuth, R (1905): *Primulaceae*. Pp. 1-386 in Engler, A. (szerk.): Das Pflanzenreich, Engelmann, Leipzig
- Petitjean-Freytet, C.; Carnat, A.; Lamaison, J. L. (1993): Primrose flowers: a comparison between *Primula veris* L. and *Primula elatior* (L.) L. *Plantes Medicinales et Phytotherapie*, Vol.26, No.1, pp.27-35.
- Petri G., Nyiredyné M. K., Nyiredy Sz. (1989): Gyógynövények korszerű terápiás alkalmazása. p. 109 Medicina Könyvkiadó Vállalat, Budapest
- Pillitz B. (1908) Veszprém vármegye növényzete. 1. Közlemény. Veszprém, Krausz ny.
- Pillitz B. (1910) Veszprém vármegye növényzete. 2. Közlemény. Veszprém, Krausz ny.
- Piper, J. G. (1986): The evolution of distyly in *Primula vulgaris*. *Biol. Journal of the Linn. Soc.* 29: 123-137.
- Piper, J. G., Charlesworth, B., Charlesworth, D. (1984): A high rate of self-fertilization and increased seed fertility of homostyle Primroses. *Nature* 310, 50-51.
- Piper, J.G., Charlesworth, B., Charlesworth, D. (1986): Breeding system evolution in *Primula vulgaris* and the role of reproductive assurance. *Heredity* Vol. 56, No. 2, pp. 207-217
- Polgár S. (1935): A Cuha-völgy növényzeti viszonyai. *Győri Szemle* (1935): 149-160.
- Pugsley, H. W. (1927): *Primula* hybrids. *J. Bot. Lond.* 65, p. 351.
- 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.
- Richards, A.J. (1984): The sex life of primroses. *Nature*, Vol. 310., 12-13.
- Richards, A.J., Ibrahim, H. (1982): The breeding system in *Primula veris* L. II. Pollen tube growth and seed-set. *New. Phytol.* 90, 305-314.
- Richards, J. (1993): *Primula*. Timber, Portland, Oregon
- 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.
- Robinson, M. A. (1994). *Primulas. The Complete Guide*. The Crowood Press
- Sage, R.D., Heyneman, D., Lim, K.C., Wilson, A. C. (1986): Wormy mice in hybrid zone. *Nature* 324, pp. 30-36.
- Sale, M. M., Potts, B. M., West, A. K., Reid, J. B. (1996): Molecular differentiation within and between *Eucalyptus risdonii*, *E. amygdalina* and their hybrids using RAPD markers. *Australian Journal of Bot.* Vol. 44, No. 5, pp. 559-569.
- Schweitzer, J. A., Martinsen, G. D., Whitham, T. G. (2002): Cottonwood hybrids gain fitness traits of both parents: a mechanism for their long-term persistence? *American Journal of Botany*, Vol. 89, pp. 981-990.
- Shivanna, K.R., Heslop-Harrison, J., Heslop-Harrison, Y. (1981): Heterostyly in *Primula*. 2. Sites of Pollen Inhibition, and Effects of Pistil Constituents on Compatible Pollen-Tube Growth. *Protoplasma* 107, 319-337.
- Shivanna, K.R., Heslop-Harrison, J., Heslop-Harrison, Y. (1983): Heterostyly in *Primula*. 3. Pollen Water Economy: a Factor in the Intramorph-Incompatibility Response. *Protoplasma* 117, 175-184.
- Simonkai L. (1874): Adatok magyarhon edényes növényeihez. *Math. és Term. Tud. Közl.* XI: 161-211.
- Smith, S., Luk, S., Sobral, B., Muhawish, S., Peleman, J., Zabeau, M. (1994): Associations among inbred lines of maize using RFLP and DNA amplification technologies (AFLP, and AP-PCR), and correlations with pedigree, F1 yield and heterosis. *Maize Genet Newslett* 68, p. 45.

- 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
- Stewart, C. N. Jr., Nielsen, E. T. (1995): Phenotypic plasticity and genetic variation of *Vaccinium macrocarpon*, the American cranberry. II. Reaction norms and spatial clonal patterns in two marginal populations. *Int. J. Plant Sci.* 156(5), pp. 698-708.
- Syrjanen, K., Lehtila, K. (1993): The cost of reproduction in *Primula veris*: differences between two adjacent populations. *Oikos*, Vol. 67, No. 3, pp. 465-472.
- Szabó I. (1987): A Keszthelyi-hegység növényvilágának kutatása. *Folia Musei Historico-Naturalis Bakonyiensis. A Bakonyi Természettudományi Múzeum Közleményei* 6, Zirc, 86. old.
- Szerényi G. (2003): Générózió. *Ökológiai címszavakban. Természetbúvár*, 58. évf. 2. szám 26-27. o.
- Szymura, J. M., Spolsky, C., Uzzell, T. (1985): Concordant change in mitochondrial and nuclear genes in a hybrid zone between two frog species (genus *Bombina*). *Experientia* 41, 1469-1470.
- Tamm, C. O. (1972): Survival of flowering of perennial herbs III. The behaviour of *Primula veris* on permanent plots. *Oikos*, 23: 159-166.
- Taylor, K (1997a): Biological flora of the British Isles: *Geum urbanum* L. *J. of Ecol.* 85: 705-720.
- Taylor, K (1997b): Biological flora of the British Isles: *Geum urbanum* L. *J. of Ecol.* 85: 721-731.
- Valentine, D.H. (1947): Studies in British Primulas. I. Hybridization between primrose and oxlip (*Primula vulgaris* Huds and *P. elatior* Schreb.) *New Phytol.*, 46, 229-253.
- Valentine, D.H. (1948): Studies in British Primulas. II. Ecology and Taxonomy of primrose and oxlip (*Primula vulgaris* Huds and *P. elatior* Schreb.) *New Phytol.*, 47, 111-130.
- Valentine, D.H. (1952): Studies in British Primulas. III. Hybridization between *Primula elatior* (L.) Hill and *P. veris*. *New Phytol.*, 50, 383.
- Valentine, D.H. (1955): Studies in British Primulas. IV. Hybridization between *Primula vulgaris* Huds and *P. veris* L. *New Phytol.*, 54, 70-80.
- Valentine, D.H. (1956): Studies in British Primulas. V. The inheritance of seed compatibility. *New Phytol.*, 55, 305-318.
- Valentine, H. (1966): The experimental taxonomy of some *Primula* species. *Trans. Bot. Soc. Edin.* 40, 169-180.
- Valverde, T., Silvertown, J. (1995): Spatial variation in the seed ecology of a woodland herb (*Primula vulgaris*) in relation to light environment. *Functional Ecology*, 9, 942-950.
- Valverde, T., Silvertown, J. (1997a): An integrated model of demography, patch dynamics and seed dispersal in a woodland herb, *Primula vulgaris*. *Oikos*, 80: 1, 67-77.
- Valverde, T., Silvertown, J. (1997b): A metapopulation model for *Primula vulgaris*, a temperate forest understorey herb. *Journal of Ecology*, 85, 193 - 210.
- Velich, I. (szerk.) (2001): Növénygenetika. Mezőgazda.
- Verheyden-Tixier, H., Duncan, P., Maizeret, C. (1998): Selective feeding behaviour in roe deer: learning and recognition of plant species, and effects on the development of repellents. *Bulletin Technique - Office National des Forêts*, No. 35, pp. 29-37.
- Wadi, A., Richards, A.J. (1993): Primary homostyly in *Primula* L. subgenus *Sphondylia* (Duby) Rupr. and the evolution of distyly in *Primula*. *New Phytol.*, 124, 329-338.
- Wagner, H., Bladt, S. (1996): *Plant Drug Analysis - A Thin Layer Chromatography Atlas*, Springer pp. 199-217.

- Walker, T. D., Valentine, J. W. (1984): Equilibrium models of evolutionary species diversity and the number of empty niches. *American Naturalist* 124, 887-899.
- Wang, H., McArthur, E. D., Freeman, D. C. (1999): Narrow hybrid zone between two subspecies of big sagebrush (*Artemisa tridentata*: *Asteraceae*). IX. Elemental uptake and niche separation. *American Journal of Botany*. Vol. 86, pp. 1099-1107.
- Webb, D. A. (1951): Hybrid plants in Ireland. *Irish Nat. Journ.*, 10, p. 201.
- Wedderburn, F. M., Richards, A.J. (1990): Variation in within-morph incompatibility inhibition sites in heteromorphic *Primula* L. *New. Phytol.*, 116, 149-162.
- Wedderburn, F.M., Richards, A.J. (1992): Secondary homostyly in *Primula* L.; evidence for the model of the S supergene. *New. Phytol.*, 121, 649-655.
- Welsh, J., McClelland (1990): Fingerprinting genomes using PCR with arbitrary primers. *Nucleid Acids Research*, Vol. 18, No. 24, 7213-7218.
- Whale, M. (1983): The response of *Primula* species to soil waterlogging and soil drought. *Oecologia*, 58: 272-277.
- Whale, M. (1984): Habitat requirements in *Primula* species. *New Phytol.* 97, 665-679.
- White, M. J. D. (1978): *Modes of Speciation*, Freeman
- Wichtl, M. (eds.) (1994). *Herbal Drugs and Phyto-pharmaceuticals*. CRC Press, Stuttgart
- Wilde, J., Waugh, R., Powell, W. (1992): Genetic fingerprinting of *Theobroma* clones using randomly amplified polymorphic DNA markers. *Theor. Appl. Genet.* 83: 871-877.
- 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. *Nucleid 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. (1969): Natural hybridization between *Primula vulgaris* Huds. (primrose) and *P. elatior* (L.) Hill (the oxlip). *Watsonia* 7 (3), 115-127.
- Woodell, S. J. R., Valentine, D. H. (1963): Studies in British Primulas. X. Seed incompatibility in intraspecific and interspecific crosses at diploid and tetraploid levels. *New Phytol.*, 62, 125-143.
- 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. (1960a): What pollinates Primulas? *The New Scientist*. 568-571.
- 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.
- Woodell, S.R.J.(1960b): Studies in British Primulas. VIII. Development of seed from reciprocal crosses between *Primula vulgaris* Huds and *P. elatior* (L.) Hill: and between *P. veris* L. and *P. elatior* (L.) Hill. *New Phytol.*, 59, 314-325.
- Wren, R. C. (1988): *Potter's New Encyclopaedia of Botanical Drugs and Preparations*, Daniel. p. 94.
- 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 Botanica Hungarica* 33, pp. 3-18.
- Zólyomi B., Jakucs P., Baráth Z., Horánszky A. (1954): A Bükk hegység geobotanikai térképezésének erdő gazdasági eredményei. *Az Erdő*. 78-82., 97-105., 160-171.
- Zsák Z. (1941): Florisztikai adatok a magyarországi növényvilág ismeretéhez. *Bot. Közlem.* 38: 12-34.

KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Elsősorban témavezetőmnek, Dr. Mihalik Erzsébet tanszékvezető egyetemi docensnek tartozom köszönettel szakmai iránymutatásaiért, kitartó buzdításáért.

Ezúton szeretnék köszönetet mondani Dr. Aszalós Rékának és egykori hallgatóimnak, Bráz Eszternek, Rossmann Zoltánnak, Petőházi Attilának, akik a hibrdek predikciós térképezésének megvalósításában vállaltak aktív szerepet.

Közös cikkeink írásában való részvételéért, munkámhoz való segítő hozzáállásáért, tanácsaiért és dolgozatom átnézéséért nagy köszönettel tartozom Bauer Norbertnek.

A hibrdek előfordulási körülményeinek vizsgálatában nyújtott segítségükért, adataikért köszönet illeti Simon Pál, Mészáros András, Dr. Sonnevend Imre kollégáimat és Dr. Almádi László professzor urat.

A hibrdek és szülőfajaik ponttérképezéséhez a módszert és segítő hozzáállását köszönöm Korbély Barnabás kollégámnak.

Témavezetőm, Dr. Mihalik Erzsébet közreműködése nélkül nem tudtam volna genetikai vizsgálataimat elvégezni, ennek gyakorlati megvalósításában Dr. Endre Gabriella és Jenei Sándor voltak segítségemre.

A fitokémiai vizsgálatok kivitelezéséért köszönettel tartozom Sztefanov Alexandrának.

Németh Anikó, Dr. Neumayer Éva, Dr. Pluhár Zsuzsanna, Petheő Flóra és Gáti Eszter morfológiai méréseimhez nyújtott segítségét nagyon köszönöm. Petheő Flórának a rendelkezésemre bocsátott fényképeiért is köszönettel tartozom.

Adataim statisztikai feldolgozásához Tenk Márta nyújtott segítséget.

A témában megjelent tudományos cikkeim bírálatait, segítő hozzászólásaikat ezúton köszönöm Dr. Fekete Gábor, Dr. Borhidi Attila és Dr. Szabó T. Attila professzor uraknak.

Nem tudtam volna tanulmányaimat és kutatásaimat elvégezni egykori munkahelyi vezetőm, Dr. Rédey Ákos segítő hozzáállása és a Veszprémi Egyetem több éven keresztül nyújtott anyagi támogatása nélkül. Kutatásaimat a KAC (10470-1222) és az OTKA T/026343 forrásai is segítették.

Kasza Andrásnak köszönöm, hogy a terepi munkában szinte mindig elkísért, és segítségemre volt. Türelméért és szüleim támogatásáért is nagyon hálás vagyok, köszönöm nekik, hogy amivel csak tudták, segítették munkámat.