

# A GYÉRÍTÉSEK LEHETSÉGES HATÁSA BÜKK ÁLLOMÁNYOK GENETIKAI SZERKEZETÉRE – HÁROM HOSSZÚLEJÁRATÚ, ERDŐNEVELÉSI SOR GENETIKAI ÉS FATERMÉSI SZEMPONTÚ ÉRTÉKELÉSE

Cseke Klára<sup>1\*</sup>, Borovics Attila<sup>1</sup>, Jagodics Anikó<sup>2</sup>, Ladós Botond Boldizsár<sup>1</sup>, Nagy László<sup>1</sup>, Benke Attila<sup>1</sup> és Kollár Tamás<sup>2\*</sup>

<sup>1</sup>Erdészeti Tudományos Intézet, Nemesítési Osztály, Soproni Egyetem

<sup>2</sup>Erdészeti Tudományos Intézet, Ökológiai és Erdőművelési Osztály, Soproni Egyetem

## Kivonat

Vizsgálatunkban három hosszúlejárta bükk (*Fagus sylvatica* L.) erdőnevelési kísérlet értékelését végeztük el az élőfakészlet alakulásának szempontjából, illetve a genetikai diverzitás esetleges változásainak feltárása céljából, Kőszegen, Tormaföldén, illetve Visegrádon. A kísérletben üzemi és intenzív erélyű gyérítések hatását elemeztük egy beavatkozástól mentes parcellához viszonyítva. A fatermési adatsorok alapján a 2000-es évektől kezdődően a kísérleti tervektől eltérő beavatkozások, illetve abiotikus károk nyomai is megfigyelhetőek voltak. A gyérítések hatása leginkább a tormaföldei és részben a kőszegi kísérlet parcellasorain érhető tetten. A genetikai vizsgálatok nem igazolták, hogy gyérítés hatására csökkenne a genetikai diverzitás, az alkalmazott öt nukleáris mikroszatellit marker alapján. Az üzemi gyérítésen átesett parcellák magasabb vagy közel azonos genetikai diverzitási értékekkel rendelkeznek, mint a kontroll. Kőszeg esetében a két kezelt parcella mutat nagyobb fokú genetikai hasonlóságot, míg Tormaföldén az üzemi gyérített és a kontroll parcella áll egymáshoz közelebb. A visegrádi parcellasor mind a fatermés alakulása szempontjából, mind a genetikai mintázat tekintetében nehezen értékelhetőnek bizonyultak. A genetikai diverzitás regionális szinten a kőszegi állományban volt a legmagasabb, a visegrádiban pedig a legalacsonyabb.

**Kulcsszavak:** bükk, *Fagus sylvatica* L., gyérítés, fatermés, genetikai diverzitás



## THE EFFECT OF THINNING ON THE GENETIC STRUCTURE OF BEECH STANDS – A GENETIC AND GROWTH ASSESSMENT OF THREE LONG-TERM BEECH FOREST THINNING TRIALS

### ABSTRACT

The study aimed to evaluate three long-term beech (*Fagus sylvatica* L.) forest thinning trials from the aspect of changes in forest yield and to explore putative changes in genetic diversity in the stands of Kőszeg, Tormafölde, and Visegrád. In the trials, we analyzed the effect of traditional and intensive thinning on two plots compared to a theoretically unmanaged control plot. Based on the tree yield data sets, we could trace abiotic damages, and in some cases, unplanned thinnings, especially from the 2000s onwards. The thinning effect on tree yield can adequately be evaluated on the plots of Tormafölde and partly in Kőszeg. The comparative analysis of the genetic diversity of the differently managed plots did not prove that genetic diversity would decrease due to thinning. The plots with the traditional thinning have almost the same or even higher genetic diversity values as the control plot. In the trial in Kőszeg, the two treated plots show higher degree of genetic similarity, while in Tormafölde, the traditionally thinned and the control plots are genetically closer to each other. The plots of Visegrád were not interpretable from both the view of yield changes and genetic patterns. The genetic diversity at the regional level was the highest in the forest stand of Kőszeg and the lowest in Visegrád.

**Keywords:** European beech, *Fagus sylvatica* L., thinning, yield, genetic diversity

### BEVEZETÉS

A klímaváltozás által veszélyeztetett bükkösök sorsa bő három évtizede foglalkoztatja mind a hazai, mind az európai szakmai közönséget (Frýdl et al. 2010; Horváth & Mátyás 2014; Führer et al. 2016; Janik et al. 2016; Somogyi 2016; Gálos & Somogyi 2017). Az őshonos bükkállományok részaránya a klímodellek alapján biztosan csökkenni fog (Illés & Móricz 2022), ugyanakkor élénk szakmai vita zajlik a fajokban rejlő valós potenciálról, a helyi állományok alkalmazkodóképességéről és lehetséges túlélési stratégiáiról. A középhegységeinktől a délnyugat-magyarországi dombvidékekig megtalálható hazai bükkösök szinte kivétel nélkül a fajaj elterjedésének szárazsági peremén léteznek (Cúcz et al. 2013). Az állományok genetikai mintázatáról, továbbá az elhelyezkedésükből fakadó, esetleges genetikai sajátosságaikról, nincsenek részletes ismereteink, illetve csak nagyon korlátozott mértékben áll rendelkezésünkre információ (Höhn et al. 2021).

A Soproni Egyetemhez tartozó Erdészeti Tudományos Intézet (továbbiakban ERTI) hosszúlejáratú tartamkísérletei az 1950-es, 1960-as években indultak, elsősorban faterméstani kutatási céllal, jellemzően 20-25 éves állományokban (Kollár & Borovics 2021). A hagyományos fatermési tartamkísérletek részét képező, ún. erdőnevelési kísérleti sorok olyan kísérleti területek, amelyek a kontroll (gyérítetlen) mellett különböző eréllyel gyérített parcellákból (kvadrátokból) épülnek fel. Az erdőnevelési beavatkozásokkal érintett parcellák között vannak a helyi nevelési gyakorlat szerint kezelt üzemi, és ehhez viszonyítva erősen és gyengén gyérített, illetve bizonyos esetekben köztes állapotú parcellák is. Az eredeti kísérleti koncepció szerint, a kontroll parcellában fakitermelés nem volt végezhető, és a holtfának is a területen kellett maradnia. Ugyanakkor, sajnálatos módon a kísérletek időtartama alatt, jellemzően a '90-es évektől kezdődően, ez a kísérleti fegyelem megszakadt, így ma már inkább a legkevésbé gyérített parcellaként hivatkozhatunk a kontrollra. A tartamkísérletek állományainak kora mára meghaladta a 70 évet, és sok esetben elmondható, hogy olyan hatások érték az elmúlt év-

tizedek során – felvételezések elmaradása, sorszámok eltűnése, nem tervezett gyérités a kontroll parcellán, biotikus és abiotikus károsítások, amelyek miatt az eredeti kísérleti rendeltetésük szerinti értékelés nehézkessé vált. Ugyanakkor épp a bükk kísérletek esetében, az itt bemutatásra kerülő három kiválasztott kísérleti helyszínen, megfigyelhető a kontinuitás az adatsorokban, amely a kísérlet fenntartása és többszemponútú értékelése mellett szól.

A három bükk állomány a Kőszegi-hegység, a Zalai-dombság (Göcsej) és a Visegrádi-hegység területén található, így némileg más-más növényföldrajzi, termőhelyi sajátosságokat mutatnak. A kőszegi állomány tengerszint feletti magassága alapján inkább már a szubmontán bükkösök zónájába esik, és az Alpok keleti lábán tenyészve, növényföldrajzi értelemben a kelet-alpi flóraidékhez tartozik. A Tormafölde mellett található zalai állomány ugyanakkor szinte síkvidéki bükkösnek tekinthető, illír jegyeket viselő állomány. A harmadik, Visegrád térségében lévő állomány a Dunántúli-középhegység és az Északi-középhegység flóraidékének találkozási zónájában helyezkedik el (Soó 1964). Ugyanakkor a bükk európai léptékű génkészlet vizsgálataiból egy olyan mintázat rajzolódik ki, amely alapján a déli refúgium területeket leszámítva, Európa nagy részére jellemző, domináns haplotípust tekinthetjük a hazai állományokban is általánosnak (Magri et al. 2006). Ez a nagyléptékű, kiterjedt és egyeduralkodó genetikai mintázat feltételezhetőleg arra vezethető vissza, hogy a bükk esetében a legutóbbi eljegesedés utáni visszavándorlás és rekolonizáció elsősorban közép-európai másodlagos refúgiumokból indult ki, nem pedig a diverzitás megőrzéséért felelős déli területekről. Az említett kutatás alapját olyan izoenzim, illetve kloroplaszt DNS markerek képezték, amelyek alkalmasak a leszármazási útvonalak nagyléptékű visszakövetésére, ugyanakkor kis felbontóképességgel rendelkeznek.

A nukleáris eredetű mikroszatellit vagy más néven SSR (*simple sequence repeat*) markerek szintén semleges mintázatot őriznek (jellemzően nemkódoló régiókhoz köthetőek), és alkalmasak a genetikai kapcsolatok, csoportmintázatok finomabb léptékű feltárására. Egy nemzetközi kutatás (Höhn et al. 2021) hat nukleáris SSR marker alkalmazásával vizsgálta 12 európai bükk állomány genetikai mintázatát Spanyolország, Észak-Olaszország, Németország, Lengyelország, Bosznia-Hercegovina, Szlovákia, Magyarország, Dél-Románia és Bulgária területéről. A mintasorban szereplő hazai állomány szintén a Kőszegi-hegységből származott. A kutatás öt különböző genetikai klasztert tudott elkülöníteni, amiből egyértelműen kivált két déli klaszter (pireneusi és bulgáriai), és ezen kívül elkülöníthető volt az Alpok és a Kárpátok egyedi mintázata, valamint a közép-balkáni térség mintázata is. A vizsgált állományokban egyöntetűen magas genetikai diverzitás volt kimutatható, a legtöbb esetben heterozigóta többlettel. Érdekes módon a kőszegi mintaterületen jelentkezett a legmagasabb heterozigóta többlet, illetve ez az állomány rendelkezett a legtöbb allélvariánsal. A vizsgált kőszegi állományban két genetikai klaszter típusa, a balkáni és az alpesi vonal volt megtalálható, közel fele-fele arányban. Ez a kutatás előrevetíti annak a lehetőségét, hogy a sejtmagi DNS vizsgálata alapján a hazai bükk állományokban is kimutatható lesz a különböző populációk pontosabb származása.

A helyi genetikai mintázatot befolyásoló másik fontos tényező a múltbéli antropogén hatás. Az egykori királyi központként működő visegrádi térség például, legalább a török hódoltság végéig az egyik legsűrűbben lakott terület volt a történeti Magyarországon, ami intenzív erdőhasználatot feltételezhet. A Nyugat-Dunántúl erdőségeit több történeti hatás is érintette (Szakács 2022), hiszen a török korig a fennmaradt gyeprüvidékkel együtt szintén királyi birtok volt (erdő- és vadászbirtok), amely a török időkben jelentős hadszínterré változott, majd a török



küüzése után újranépesedett. Ez a népesedés, a lakóterületek terjeszkedése mindig együtt járt az erdőterületek irtásával is, hogy a művelés alá vont területeket növelhessék. A legerőteljesebb hatást ugyanakkor a 18. században a hazánk egyik fő exportcikkének számító hamuzsír készítése, illetve az ezzel összefüggésben folyó mészégetés, szénégetés és üveggyártás hozta el. Bár mind a kőszegi, mind a zalai vidék az Esterházy-uradalom része volt, ugyanakkor markáns különbségek mutatkoztak a gazdálkodás minőségét illetően (Szakács 2022). A kőszegi területeken kifejezetten haladó szellemiségű, szakszerű és tudatos erdőgazdálkodás folyt, gyakorlatilag az osztrák rendtartás nagyon korai adaptálásával. Nagyobb hatással inkább az itt létesült gőzüzemű fűrésztelep (*Rotes Haus*, Léka) bírt, amely a kor egyik legkorszerűbb feldolgozó üzemének számított, és amely nagy volumenben használta fel a környező bükkösökben kitermelt faanyagot. Az állományokat ebben az időszakban ebben a régióban jellemzően ernyős felújítással újították fel. Ezzel szemben az Esterházy-hitbizományi erdők zalai térségre eső része nagyrészt bérbé került, ahol a bérlők a fellendülő fapiac hatására jelentős kitermelést végeztek a helyi bükkösökben. A környék legjelentősebb üveghutája ekkoriban Vétyemben, a tormaföldei terület közvetlen szomszédságában működött.

A jelenkori genetikai struktúrát az említett evolúciós, illetve antropogén hatások jelentősen befolyásolhatták. A gyéritések, mint kezelések hatását tehát ezek figyelembevételével szükséges értékelnünk. A szakirodalomban egyetlen nemzetközi kutatás áll rendelkezésünkre, amely hasonló célkitűzést fogalmazott meg és hasonló markerezési módszert, vagyis nukleáris SSR markereket alkalmazott. Buiteveld és munkatársai (2007) kutatásukban Európa öt montán bükk állományában (Északkelet-Németországban, Hollandiában, Ausztriában, Dél-Franciaországban és Olaszországban) vizsgálta a művelés hatását a genetikai diverzitás alakulására. A kutatás azzal a konklúzióval zárult, hogy az emberi beavatkozás nem csökkentette a genetikai diverzitási mutatókat a kontrollként vett, érintetlen erdőállományokhoz képest az öt helyszín egyikén sem. Egyedül a finomléptékű térbeli genetikai szerkezetben volt kimutatható egyfajta egyszerűsödés a művelés alatt álló állományokban, a komplexebb szerkezetű, természetközeli állományokéhoz képest (Piotti et al. 2013). A kutatás olaszországi helyszínén végzett, még részletesebb genetikai elemzés eredményeképpen (Paffetti et al. 2012) az derült ki, hogy ugyan a genetikai diverzitás mutatói nem csökkentek a művelt területen az érintetlen állományrészhez képest, de az összetett emberi beavatkozás (sarjztatás a 19. század végéig több ciklusban, majd ezután tudatos átalakítás alsószintű gyéritéssel és lékes felújítással) az egykori állomány finomléptékű genetikai struktúráját szinte teljesen megszüntette és homogenizálta az állományt. Ezen kívül kimutatható volt a ritka, egyedi allélok eltűnése is az emberi hatásoknak kitett területen.

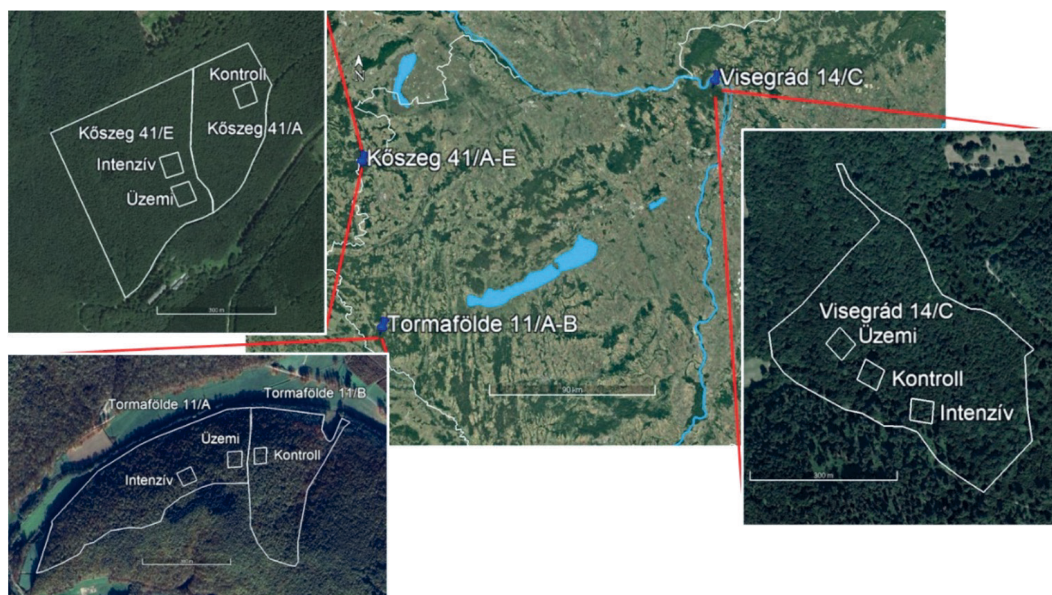
Jelen vizsgálat tárgyát egy 2000/2001 fordulóján megkezdett genetikai szempontú vizsgálat értékelése képezi, amely a három bükk erdőnevelési sor kísérleti parcelláinak genetikai szerkezetét célozta feltárni a gyéritési beavatkozások mentén. Az eredetileg tervezett izoenzim analízis ugyan nem készült el, azonban a fagyasztva tárolt rügmintákból később DNS-kivonást végeztünk és mikroszatellit (SSR) markerekkel fejeztük be az elemzést. A jelen kutatás részben a 24 évvel ezelőtti állapot értékelése, még fontosabb célkitűzésünk volt, hogy a kísérletek jelenkori állapotát felmérjük és jövőbeni hasznosíthatóságukat mérlegeljük. Értékeljük a magasság és átmérő átlagok, illetve az egy hektárra vetített tőszám és fatérfogat alakulását, helyszínenként és kezelésenként, amelyvel egy általános képet kaphatunk a kísérlet értékelhetőségéről az erdőművelés szempontjából. Ezután végeztük el a genetikai elemzést. Az elemzések során két alapfeltételezésből indultunk ki:

1) a különböző erélyű gyérítések hatására a fatermési mutatókban egységes tendenciák lesznek megfigyelhetőek a tőszám, fatérfogat, illetve magasság-átmérő tekintetében; 2) az egyre intenzívebb gyérítés hatására a genetikai diverzitási mutatókban csökkenés lesz megfigyelhető a kontroll parcellához viszonyítva. A vizsgálat fontos célkitűzése volt a hosszúlejárátú tartamkísérleti hálózat újabb szempontú hasznosíthatóságának feltárása is (pl. ökológiai szempontú vizsgálatok, genetikai monitoringterületként történő hasznosítás), amelyhez elengedhetetlen az állományok háttérének többretegű feltárása.

## ANYAG ÉS MÓDSZER

### Mintaterületek, kísérleti elrendezés, fatermési felvételezés

A vizsgálatra három, az ERTI kezelésében álló, hosszúlejárátú erdőnevelési parcellasor került kiválasztásra a Kőszegi-hegység, a Visegrádi-hegység és a Zalai-dombság Mura-menti területén (1. ábra). A helyszínek főbb adatait az 1. táblázat foglalja össze. Mindhárom helyszínen a következő 3-3 kísérleti parcellán történt mintagyűjtés: üzemi szempontú gyérítéssel kezelt (továbbiakban üzemi), intenzív gyérítéssel kezelt (továbbiakban intenzív), illetve emberi beavatkozástól elméletileg mentes (kontroll).



1. ábra: A vizsgálatba vont kísérleti parcellák elhelyezkedése  
Figure 1: Location of the experimental plots investigated

A felvételezések a '60-as években, jellemzően 20-25 éves korban indultak, a 0,2-0,25 ha területű parcellák összes egyedének sorszámozásával és felvételi adatainak rögzítésével. A kísérletek kitűzése, elindítása Mendlik Géza nevéhez köthető (Mendlik 1974, 1976). A tartamkísérlet felvételezései ötéves tervezett visszatéréssel indultak, azonban ez nem minden esetben volt megoldható. A visszatérési idő helyszínenként változó módon alakult, de átlagosan 5-6 év volt.

A felvételezések során, melyek vegetációs időn kívül történnek, rögzítésre kerül a sorszámozott faegyedek fajtája, két oldali mellmagassági átmérő, magassági görbe szerkesztéséhez elegendő mennyiségű magasság adat, nevelési és magassági osztályozás minden egyes egyed esetében. Az adatbázisban ezáltal nyomon követhető a tőszám változása, illetve a fatermés alakulása.

1. táblázat: A vizsgált kísérleti helyszínek főbb adatai  
Table 1: Description of the investigated experimental sites

Erdőrészlet	Tszfm (m)	Állománytípus	Kitűzési kor	Jelen Kor* (év)	Kitűzés / első felvétel	Utolsó felvétel
Kőszeg 41/A-E	650-750	szubmontán bükkös	25	71	1966	2021
Tormafölde 11/A-B	150-250	illír bükkös	20-22	79	1965	2021
Visegrád 14/C	350-450	szubmontán bükkös	20	81	1963	2024

\*2024 évre vonatkoztatott adat

A kísérleti helyszíneken a jelenkori tőszám nagy eltéréseket mutat. A visegrádi parcellák kisebb alapterületűek, illetve a nagyfokú elegyesség miatt a három parcellán már csak összesen 139 bükk egyed fordul elő. Tormaföldén ez az összesített adat 228, Kőszegen pedig 334; az utóbbi terület magas egyedszámát az állomány fiatalabb kora és a parcellák nagyobb mérete magyarázza. A kőszegi állományban még jelentős számban megtalálhatóak az egykori genetikai vizsgálatra kijelölt mintafák, ugyanakkor az idősebb tormaföldei, és még inkább a visegrádi állomány parcelláin az akkori 50 mintás merítés már csak töredékében lelhető fel.

Végezetül, azt is ki kell emelni, hogy a kísérleti parcellák nem 100% elegyarányú bükkösök. Noha a tormaföldei és kőszegi parcellák elegyaránya 87% vagy nagyobb, és az évek folyamán javult is a bükk elegyaránya, megközelítve a 100%-ot, a visegrádi terület jóval elegyesebb. Ott a kísérlet kezdetén 44-60% bükk elegyarányt jegyeztek fel, amely az évek folyamán az üzemi parcellában elérte a 90%-ot, azonban a kontroll és intenzív parcellákban 60% körüli maradt. Az állományok jellemzően záródottak. A visegrádi terület kontroll parcelláján tapasztaltunk jelentős lékesedést a 2014-es jég-törés hatásaként (Csépanyi et al. 2017). Ez kb. 20% záródásihiányt okozott a 2014-es felvételkor. Ugyanitt, az intenzív parcellán 10% záródásihiányt tapasztaltunk az utolsó gyérités hatására 2024-ben. Az egész visegrádi erdőtübről elmondható, hogy az erdőgazdaság örökerdőként kezeli, és már az újulatra bontás fázisában van.

Ahhoz, hogy a genetikai szerkezetben bekövetkezett esetleges változásokat leírassuk, az összehasonlító vizsgálathoz négy alapvető fatermési paramétert értékeltünk, a következők szerint: hektáronkénti átlagmagasság, átlagátmérő, tőszám és fatérfogat (Kollár & Borovics 2021). A vizsgálatban használt paraméterek:

- Átlagmagasság ( $H_g$ ) (m): az egyes törzsek magasságának körlappal súlyozott átlaga,

$$H_g = \frac{g_1 \cdot h_1 + g_2 \cdot h_2 + \dots + g_n \cdot h_n}{G}$$

- Átlagátmérő ( $D_g$ ) (cm): az egyes törzsek átmérőinek átlaga, kiszámítása a hektáronkénti körlapösszeg alapján történik,  $D_g = \sqrt{\frac{4 \cdot G}{N \cdot \pi}}$ .
- Törzsszám (N) (db/ha), a törzsek darabszáma, egy hektárra vetítve.
- Fatérfogat (V) ( $m^3/ha$ ), a törzsek fatérfogatának összege, egy hektárra vetítve

Egyes állományok esetén a fatermési táblákkal való összehasonlítás céljából, körlap szerinti elegyarányral és záródás értékkel módosítottuk a törzsszám és fatérfogat adatokat 100% bükk elegyarányra és 100% záródásra való átváltáshoz. Az adatbázisban rögzített adatok megjelenítése Microsoft Excel programmal történt. A diagrammokon a legújabb bükk fatermési tábla hat fatermési osztályát és a kísérleti parcellák adatait jelenítettük meg (Kollár 2023).

## Genetikai vizsgálat

2000/2001 telén parcellánként 50, véletlenszerűen kiválasztott egyedről, nyugalmi fázisban lévő rügyminta (4-5 vessző, minimum 4-5 db rüggyel) begyűjtésére került sor, amelyeket feldolgozásig  $-80\text{ }^\circ\text{C}$ -on tároltunk. A mintagyűjtés random volt, térben jól elkülönülő fákról történt és nem vette figyelembe az egyedek szociális helyzetét, illetve annak eloszlását a mintaparcellán.

A genetikai vizsgálatokra 2010-11 folyamán került sor. A DNS-extrakciót ATMB-protokolált követve (Dumolin et al. 1995, lásd még Bruegmann et al. 2022) végeztük el, egyedenként 5-6 tisztított rügy felhasználásával. Az extrakció sikerességét 0,5%-os agaróz gélelektroforézissel ellenőriztük. A vizsgálathoz a következő öt nukleáris mikroszatellit (nSSR) marker került kiválasztásra: FS1-15, FS1-25, FS1-03, FS3-04 (Pastorelli et al. 2003), mfc5 (Tanaka et al. 1999). A markerrégiók felszaporításához a PCR reakciót 15  $\mu\text{l}$  végtérfogatban állítottuk össze, GoTaq Flexi polimeráz (Promega, Madison, WI, USA) alkalmazásával a következő összetételben: 5x GoTaq Flexi puffer, 1,5 mM  $\text{MgCl}_2$  (kivéve FS1-15 markernél 2,5 mM), 0,2 mM dNTPmix (egyenként), 0,4 unit polimeráz enzim. A PCR programozása a következő volt: 5 perc  $95\text{ }^\circ\text{C}$ , 30 cikluson keresztül 1 perc  $95\text{ }^\circ\text{C}$ , 1 perc  $60\text{ }^\circ\text{C}$  (FS1-15, FS1-03, FS3-04, mfc5) /  $65\text{ }^\circ\text{C}$  (FS1-25), 1perc  $72\text{ }^\circ\text{C}$ , végül 8 perc  $72\text{ }^\circ\text{C}$  záró lépésként. A fragmentanalízis ABI Prism 310-es genetikai analizátorral készült C-mátrix alkalmazásával, TAMRA 350 (ABI GeneScan) méretstandard mellett az ERTI Genetikai Laboratóriumában. Az alkalmazott mátrix három fluoreszcens jelzés használatát tette lehetővé, amellyel egy multiplex mixben elemeztük a következő négy markert (zárójelben a forward primer 5' végén található fluoreszcens jelölés): FS1-25 (TET), FS1-03 (HEX), FS3-04 (6-FAM), mfc5 (TET). Az FS1-15 (TET) marker fragmentanalízisét, mivel méretében átfedett az FS1-25-tel, külön végeztük el. Az elektroferogramok értékelése, és a nyers fragmenthosszak leolvasása a GeneMapper v3.7 szoftverrel történt.

A genotípus adatsor értékelését a GenAlEx 6.5 (Peakall & Smouse 2006, 2012) populációgenetikai elemző szoftverrel végeztük. Az elemzésekben a következő allélgyakoriság értékek alapján számított paramétereket értékeltük: allélszám ( $N_a$ ), effektív allélszám ( $N_e$ ), egyedi allélok száma ( $N_p$ ), Shannon diverzitási index (I), megfigyelt heterozigócia ( $H_o$ ), elvárt heterozigócia ( $H_e$ ), illetve az előbbi kettőből levezethető fixációs index (F), amely a heterozigóták többletére vagy hiányára utalhat az egyensúlyi állapothoz képest. Következő lépésként molekuláris variancianalízissel (AMOVA) ellenőriztük a helyszínek és parcellák közötti, illetve azokon belüli variancia alakulását 9999 újrandezét



alkalmazva. Páronkénti genetikai távolság mátrixot állítottuk elő a helyszínek és parcellák összehasonlításával, majd ebből egy főkoordináta elemzéssel ábrázoltuk a parcellák egymáshoz viszonyított genetikai kapcsolatát. A Nei-féle genetikai távolságot (Nei 1978) szintén kiszámítottuk a csoportok között és ezt kiindulási távolság mátrixként felhasználva, klaszterezési eljárással egy UPGMA dendrogramon ábrázoltuk a populációk genetikai kapcsolatát. Az ábrák szerkesztéséhez az R programkörnyezetet (R Core Team 2022) használtuk; a dendrogramok elkészítéséhez a 'poppr' csomag (Kamvar et al. 2014) aboot függvényét alkalmaztuk 1000 bootstrap ismétléssel, a fa szerkesztését pedig a 'ggtree' csomag (Yu et al. 2017) segítségével végeztük.

## EREDMÉNYEK

### Fatermési adatok alakulása a gyérítések hatására

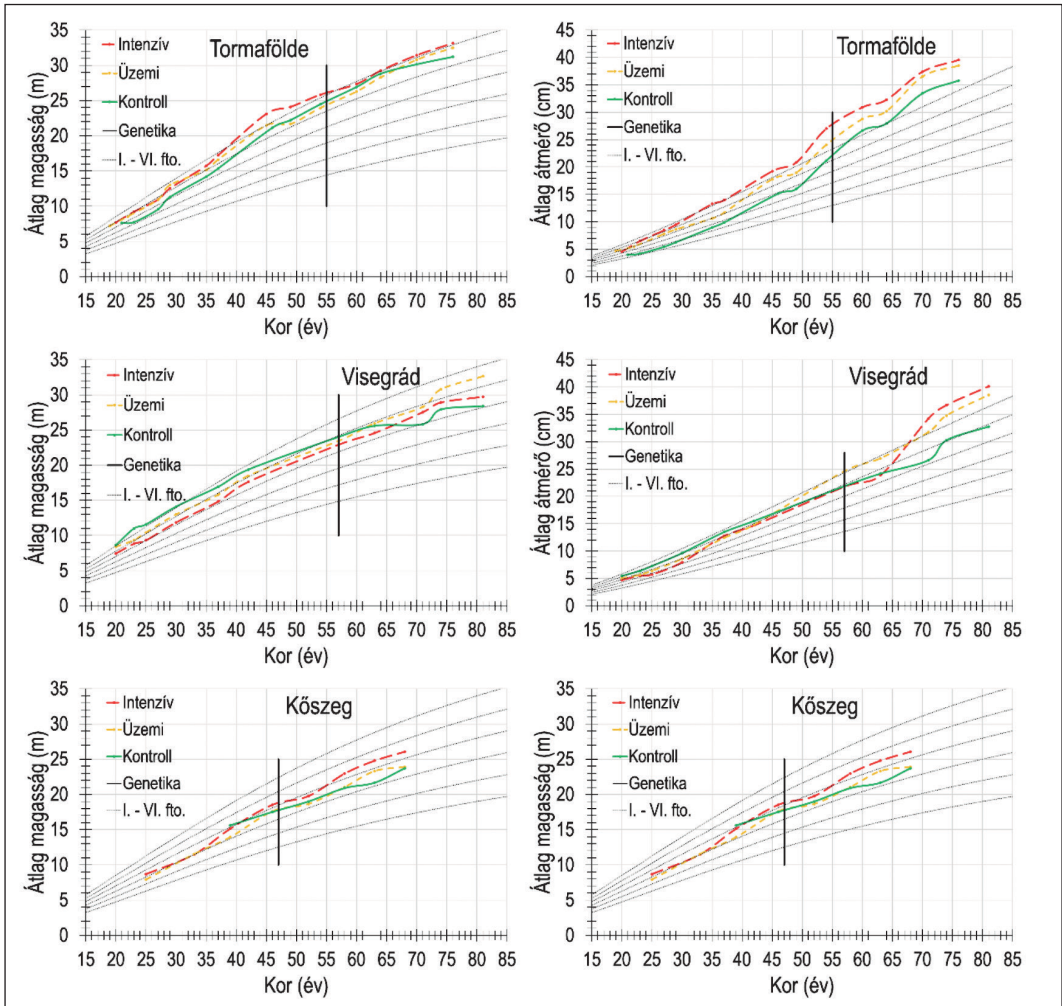
A kísérleti területek faterméstani változóit a legújabb bükk fatermési táblához viszonyítottuk (Kollár 2023), amelyekből a legjellemzőbb adatokat mutatjuk be. A tartamkísérlet adatsoraiból az élőállományra vonatkozó fatermési paraméterek változásának alakulását ábrázoltuk négy paraméter mentén (magasság, átmérő, tőszám, fatérfogat), a három helyszínen a két különböző gyérítési eljárás hatására a kontroll parcellával összevetve (2. és 3. ábra). A kőszegi mintaterületen a kontroll parcella adatai csak 2000-től értékelhetőek, mivel a teljes parcellára vonatkoztathatóan a mintafák csak ekkor kerültek felvételezésre. A genetikai mintavétel időpontját (2000/2001 tele) egy függőleges fekete vonal jelzi az ábrákon.

A mintaparcellák kísérleti területenként egyértelműen más fatermési osztályokba sorolhatóak, így a tormaföldei parcellák jellemzően az I-es fatermési osztályba, a visegrádi parcellasor a II-esbe, a kőszegi parcellák pedig a III-as fatermési osztályhoz állnak közelebb. Továbbá, esetenként előfordul, hogy egy kísérleten belül az egyes parcellák eltérő fatermési osztályba tartoznak, melynek okai az erdőrésztetek területének nem egységes termőhelyi adottságaiban keresendők. A fatermési osztályokban megfigyelhető különbségeket az állományok magassági adatai jól szemléltetik (2. ábra, bal oldal).

A gyérítések hatása látványosan megmutatkozik az átlagátmérő (2. ábra, jobb oldal) és a tőszám alakulásában (3. ábra, bal oldal). A kisebb tőszámhoz jellemzően nagyobb átlagátmérő párosul.

Jelen erdőnevelési kísérletben a fatérfogat alakulásával a kezelések hatását értékelhetjük (3. ábra, jobb oldal). Az elvárás szerint a kontroll parcellák körlapja és élőfakészlete magasabb lesz, míg az intenzíven kezelt parcelláké a legalacsonyabb. Az üzemi gyérítés hatására a kontrollhoz képest kicsivel alacsonyabb vagy azonos élőfakészletre számítunk, viszont egyenletesebb átmérőeloszlással (célátmérővel). A három kísérleti helyszín közül a tormaföldei és a visegrádi parcellasorban figyelhetjük meg leginkább ezt a fajta tendenciát. Azonban azt is meg kell jegyezni, hogy a kontroll parcellák adatsorában mindhárom helyszínen felfedezhető a 1990-es és 2000-es évek közötti időszakban a kísérleti koncepció sajnálatos megsértése.





2. ábra: A vizsgálatba vont három erdőnevelési kísérleti sor átlagmagasság (bal oldal) és átlagátmérő (jobb oldal) adatainak alakulása a kor függvényében (a fekete vonal a genetikai mintavétel idejét jelöli)

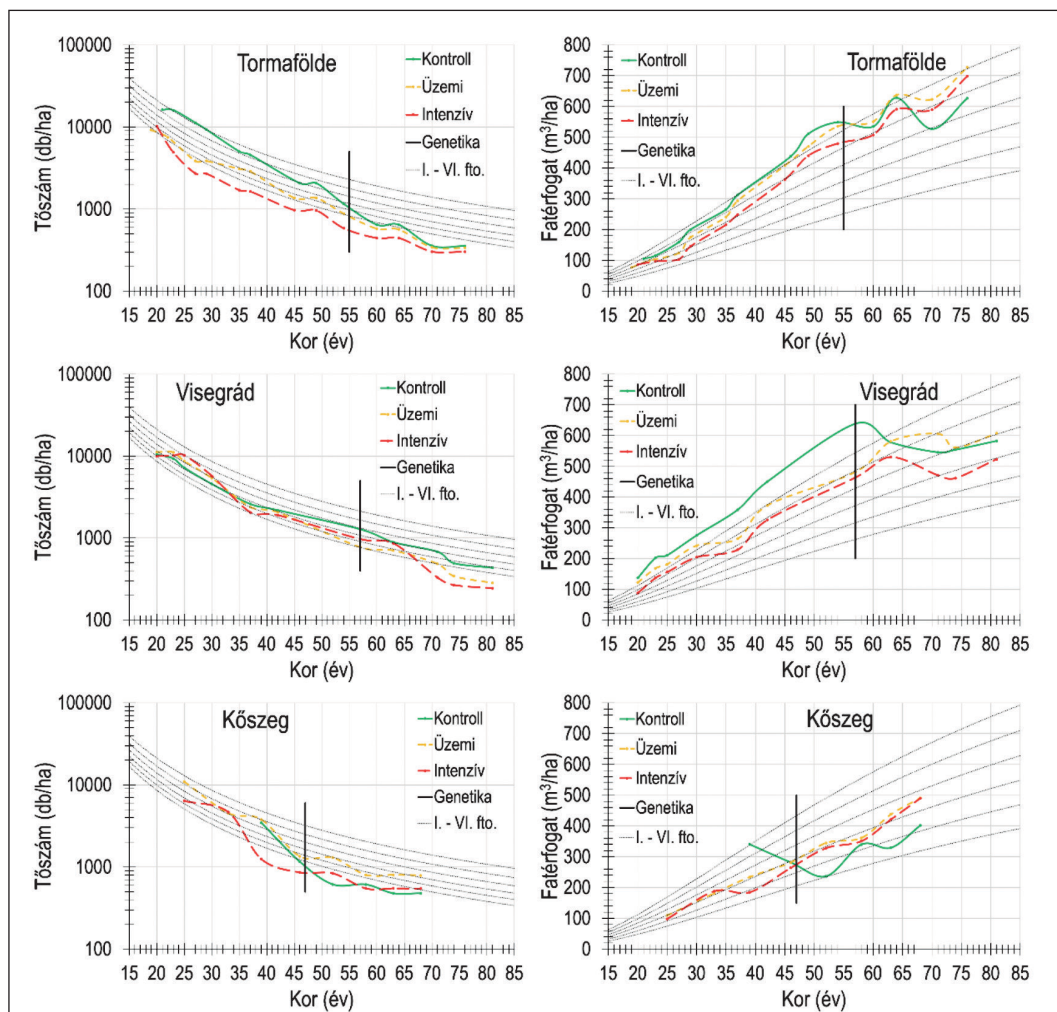
Figure 2: The range of the average height (left side) and average diameter (right side) data of the three trials by plots (control: green line, intensive thinning: red line and common/traditional thinning: yellow line; the black line indicates the time of genetic sampling)

### Tormafölde

Az erdőnevelési kísérlet kezdete 1965-67., akkor 20-22 éves állományban alakítottak ki öt parcellát, melyekből háromban végeztünk genetikai mintavételezést 2000-ben. Fatermési vizsgálatok éve a kiűzés után 1968., 1972., 1975., 1981., 1982., 1991., 1995., 2000., 2006., 2010., 2016., 2021.

Az átlagmagassági adatok folyamatos növekedést mutatnak, 40 éves kortól stabilan az I. fatermési osztály környékén. A bükk elegyaránya 90% feletti. Az átlagátmérő és tőszám adatok tökéletesen mutatják a három kiválasztott parcella szerkezeti különbségét, miszerint a kontroll parcella rendelkezik a legnagyobb tőszámmal, legkisebb átlagátmérő mellett, az intenzív parcella pedig a legkisebb tőszámmal, legnagyobb átlagátmérő mellett. A fatérfogatok a genetikai mintavételig, a 2000-es

évek elejéig szintén az elvart különbségeket hozzák, legjelentősebb a fatérfogat a kontrollban, legkisebb az intenzívben, azonban ekkor egy sematikus gyéritéssel a kontroll parcellából eltávolították a korábban felhalmozódott alá és közbeszorult egyedek egy részét. Ekkor a kontroll fatérfogata az üzemi kezelés alá esett vissza, majd egy újabb nem tervszerű beavatkozással tovább gyéritették a kontrollt, teljesen eltávolítva a nem kívánatos alá- és közbeszorult, kis átmérőjű egyedeket, ezáltal a kontroll fatérfogata lett a legkisebb, tőszáma pedig elérte az üzemihez hasonló mértéket.



3. ábra: A vizsgálatba vont három erdőnevelési kísérleti sor tőszám adatai (bal oldal) és a fatérfogat (jobb oldal) változása a kor függvényében (a fekete vonal a genetikai mintavétel idejét jelöli)

Figure 3: The data of the number of trees per hectare (left side) and the change in timber volume (right side) of the three trials by plots (control: green line, intensive thinning: red line and common/traditional thinning: yellow line; the black line indicates the time of genetic sampling)

## Visegrád

Az erdőnevelési kísérlet kezdete 1963., az akkor 20 éves állományban alakítottak ki öt parcellát, melyekből háromban végeztünk genetikai mintavételezést 2000-ben. Fatermési vizsgálatok éve a kiűzés után 1966., 1968., 1972., 1980., 1985. (itt kimaradt két tervezett felvételezés), 2000., 2006. (szintén kimaradt egy felvételezés), 2014., 2017., 2024. Az elemzéseket nehezíti, hogy a bükk elegyaránya a kísérlet kezdetén 45-65%, mely 2000-re is csak 60-65%-ra nő az intenzív és kontroll területen, míg az üzemi parcellában ekkorra elérte a 90%-ot. Emellett a kontroll parcellában 2014-re jelentős széldöntéssel egy nagy méretű lék alakult ki, kb. 20%-os záródáshiányt okozva.

Az átlagmagassági adatok folyamatos növekedést mutatnak, stabilan a II. fatermési osztály környékén. A kontroll parcellát ért széldöntés megmutatkozik a magassági adatokon is, ekkor a felső szintből kieső egyedek hiánya jelentősen lecsökkenti az átlagmagasságot, mely korábban inkább termőhelyi okokból magasabb volt, mint az intenzív vagy üzemi parcellában. Az átlagátmérő adatok nem mutatják az ideális erdőnevelési sorban elvárt adatokat a kísérletben egészen 2014-ig, aminek az oka az elegyességben kereshető. A bükk inkább felső szintű, nagy átmérőjű fákból áll, míg az elegyek alkotják inkább a kisebb átmérő kategóriákat. A lék kialakulásától kezdve az átmérő adatok ideálisnak tekinthetők. A fatérfogat adatok a genetikai mintavételig, 2000-ig mutatják az ideális nevelési sort. A nevelési sorban 2017-ben történt egy újabb beavatkozás, ekkor már örökerdő üzemmódban kezelve, kifejezetten az újulat megsegítését célozva, tovább csökkentve a fatérfogatot.

## Kőszeg

Az erdőnevelési kísérlet kezdete 1966., az akkor 13 éves állományban alakítottak ki öt parcellát, melyekből háromban végeztünk genetikai mintavételezést 2000-ben. Fatermési vizsgálatok éve a kiűzés után 1968., 1975., 1979., 1983., 1986-87., 1993. (itt kimaradt egy tervezett felvételezés), 2000., 2006., 2012., 2016., 2021. A kontroll parcella a kezdetektől csak a kiűzött parcella négy sarkában kialakított mintaterületeken került felvételezésre, mely adatok is csak 1993-tól állnak rendelkezésre. 2000-től váltottak teljes felvétellel, mely nehezíti az adatsorok értelmezését.

Az átlagmagassági adatok folyamatos növekedést mutatnak, 40 éves kortól stabilan a III. fatermési osztály környékén. A bükk elegyaránya 90-95%. Az átlagátmérő és tőszám adatok tökéletesen mutatják az üzemi és intenzív parcella szerkezeti különbségét, miszerint az üzemi parcella rendelkezik a nagyobb tőszámmal, kisebb átlagátmérő mellett, az intenzív parcella pedig a legkisebb tőszámmal, legnagyobb átlagátmérő mellett. Itt a kontroll sajnos nem nyújtja az elvárt adatokat. Valószínűleg az 1990-es évek előtt még ideális kontroll szerkezetű volt ez a parcella. A fatérfogat adatok az üzemi és intenzív parcellában az elvárás szerint mutatják az intenzív parcella csökkent fatérfogatát. A kontrollnál az 1993-as magas fatérfogat adat mutathatja, hogy valószínűleg előtte is meghaladta a fatérfogata a többi parcelláét, azonban a 2000-es évektől két, nem tervezett, erőteljes gyérités hatására a parcella a továbbiakban értékelhetetlenné vált.

## A genetikai diverzitás mintázata

Az alkalmazott öt nukleáris SSR marker közül három kimagasló polimorfizmust mutatott. A legtöbb allélvariáns a teljes mintasoron az FCM5-ös marker adta ( $N_a=49$ ), amelyet 40-40 megfigyelt allélva-



riánssal az FS1-03-as és az FS1-25-ös markerek követtek. Az FS1-15-ös marker esetében 22 allélváltozatot rögzítettünk a teljes mintasoron. Az említett négy markertől változatosságában jelentős mértékben elmarad az FS3-04-es marker, amely csak négy allélvariánssal jelent meg az elemzésben. Az alkalmazott öt marker összességében megfelelő felbontással rendelkezett az egyedi szintű genetikai azonosításhoz, azonos allélkombinációval rendelkező minták nem voltak kimutathatóak.

Az allélgyakoriság értékekből levezethető diverzitási paramétereket a 2. táblázat foglalja össze, elsőként parcellánkénti bontásban. A három vizsgált helyszín közül a kőszegi állomány parcellái rendelkeznek a legnagyobb diverzitási mutatókkal minden számított paraméter esetében. A tormaföldei és a visegrádi parcellák az alap diverzitási adatok alapján egymáshoz közelebb állnak, Tormafölde esetében magasabb értékekkel. A fixációs index (F) csak a Kőszeg üzemi és kontroll parcelláján vesz fel 0 közeli értéket, amely az egyensúlyi állapotot jelzi. A többi parcellán homozigóta többletet jelzett a különböző mértékű, pozitív irányú eltolódás (Kőszeg intenzív 0,11 – Tormafölde intenzív 0,26). A legmagasabb homozigóta többlet mindhárom helyszínen az intenzív gyéritéssel kelet parcellán figyelhető meg.

A parcellatípusok szerinti bontásban, a három kísérleti helyszínen más-más trendek figyelhető meg a kezelések és a diverzitási mutatók kapcsolatában. A kőszegi állomány esetében az allélszám ( $N_a$ ) és az egyedi allélok száma ( $N_p$ ) a kontroll parcellán a legnagyobb, majd az üzemi és intenzív sorrendben csökken. Az allélgyakoriság értékekkel kalkulált mutatók esetében viszont ez a sorrend megfordul és az üzemi gyéritésen átesett parcella mutatja a legnagyobb értékeket, amelyet a kontroll követ, majd az intenzíven gyéritett zár. Tormafölde esetében minden alléldiverzitási mutató az üzemi gyéritésű parcellánál veszi fel a legnagyobb értéket, amelyet követ a kontroll, és végül az intenzív parcella (kivéve az  $N_p$  értékét, amely magasabb az intenzív esetében). A visegrádi mintaterület parcelláin ez a tendencia teljesen megfordul és minden mutató esetében a kontroll parcella rendelkezik a legkisebb értékekkel. Az allélszám az intenzív parcellán a legmagasabb, a további mutatók tekintetében pedig az üzemi parcella mutatta a legnagyobb értékeket.

2. táblázat: A vizsgálatba vont három erdőnevelési kísérleti sor genetikai diverzitásának mutatói öt nukleáris mikroszatellit marker átlaga alapján (ahol N: mintaszám,  $N_a$ : allélszám,  $N_e$ : effektív allélszám,  $N_p$ : egyedi allélok száma,  $H_o$ : megfigyelt heterozigócia,  $H_e$ : elvárt heterozigócia, F: fixációs-index)

Table 2: Main genetic indices of three forestry experimental rows included in the study in the mean of five nuclear microsatellite markers (where N: number of samples,  $N_a$ : allele number,  $N_e$ : effective allele number,  $N_p$ : number of private alleles,  $H_o$ : observed heterozygosity,  $H_e$ : expected heterozygosity, F: fixation index)

Kísérleti parcella	N	$N_a$	$N_e$	$N_p$	$H_o$	$H_e$	F
Kőszeg üzemi	46,20	15,40	6,89	2,20	0,75	0,80	0,05
Kőszeg intenzív	49,40	15,20	6,39	0,60	0,68	0,78	0,11
Kőszeg kontroll	46,40	16,00	5,00	2,80	0,70	0,72	0,03
Tormafölde üzemi	49,25	14,00	5,47	1,00	0,59	0,73	0,17
Tormafölde intenzív	47,50	11,00	4,50	0,80	0,48	0,65	0,26
Tormafölde kontroll	51,25	12,75	5,30	0,40	0,59	0,70	0,14
Visegrád üzemi	45,00	11,50	4,95	0,60	0,56	0,67	0,13
Visegrád intenzív	43,00	11,75	4,16	0,60	0,51	0,65	0,18
Visegrád kontroll	45,00	10,80	4,41	0,40	0,55	0,69	0,15

Az állományok szintjén is elvégeztük a diverzitási paraméterek értékelését, a parcellák összesített adatsorának elemzésével. A 3. táblázatban összefoglalva látható, hogy az alléldiverzitási paraméterek szempontjából a legnagyobb változatosságot Kőszeg állománya képviselte, amelyet a Tormafölde, és még alacsonyabb értékekkel a Visegrád állománya követett. A Shannon-Weaver diverzitási index ( $I$ ) ugyanezt a sorrendet erősíti meg. A kőszegi állomány adatai általánosan magas genetikai diverzitásra utalnak, szemben a másik két állománnyal, amelyek jól elkülönülnek és egymással nagyobb hasonlóságot mutattak. Az egyedi allélok ( $N_p$ ) markerenkénti száma a kőszegi mintasoron kimagasló értéket mutat a másik két állományhoz képest (4. táblázat). Az alkalmazott markerek közül az FS3-04 nem volt alkalmas egyedi allélok kimutatására az alacsony felbontóképessége miatt. A fixációs index ( $F$ ) az összesített adatsorokon is csak a Kőszeg esetében utal egyensúlyi helyzetre, míg a másik két állománynál homozigóta többlet figyelhető meg. A megfigyelt heterozigócia ( $H_o$ ) alacsonyabb értékei az elvárthoz képest ( $H_e$ ) szintén utalhatnak az alkalmazott markerek egyedi sajátosságaira is (esetleges nullallélokra), bár a kőszegi adatsor ezt nem támasztja alá.

3. táblázat: A három kísérleti helyszín genetikai diverzitási mutatóinak összesített elemzése az alkalmazott öt mikroszatellit marker átlagában (ahol  $N$ : mintaszám,  $N_a$ : allélszám,  $N_e$ : effektív allélszám,  $N_p$ : egyedi allélok száma,  $H_o$ : megfigyelt heterozigócia,  $H_e$ : elvárt heterozigócia,  $F$ : fixációs-index,  $I$ : Shannon-Weaver-index)  
 Table 3: Main genetic indices of the three trials in the mean of the five applied microsatellite markers (where  $N$ : number of samples,  $N_a$ : allele number,  $N_e$ : effective allele number,  $N_p$ : number of private alleles,  $H_o$ : observed heterozygosity,  $H_e$ : expected heterozygosity,  $F$ : fixation index,  $I$ : Shannon-Weaver index)

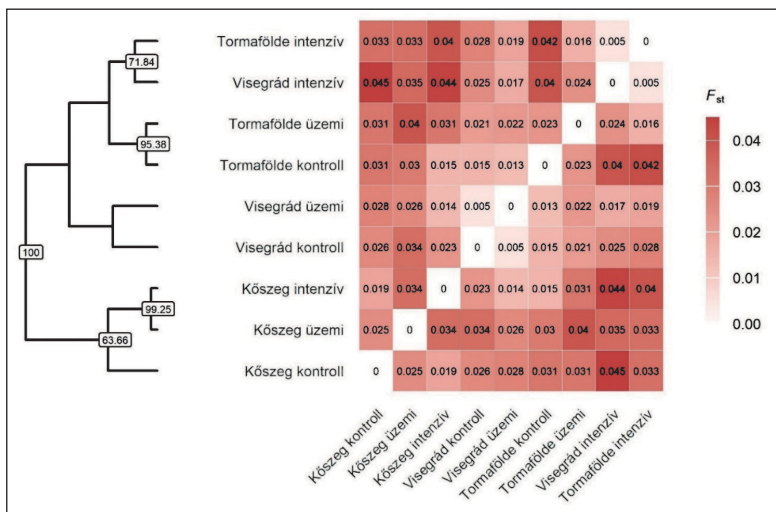
	$N$	$N_a$	$N_e$	$N_p$	$H_o$	$H_e$	$UH_e$	$F$	$I$
<b>Kőszeg</b>	142	24,6	6,834	8,4	0,706	0,78	0,783	0,08	2,18
<b>Tormafölde</b>	147,8	18,8	5,762	3,2	0,606	0,735	0,737	0,17	1,93
<b>Visegrád</b>	133	16,2	4,825	2,2	0,567	0,702	0,704	0,16	1,80

A parcellánkénti bontásban elvégzett AMOVA alapján a molekuláris variancia 97%-ban a populációkon belüli változatosságból fakad és csak 3%-ra tehető a parcellák, mint populációk közötti elkülönülés mértéke. Ugyanakkor az egyedek között egy 15%-os variancia is kimutatható volt, amely jelzi, hogy az adatsoron belül van valamiféle strukturálódás. Ennek a belső struktúrának az eredetét regionális szinten is elvégzett varianciaanalízissel ellenőriztük az állományok összesített adatsorán. Ebben az esetben az AMOVA csupán 2%-os genetikai elkülönülést jelzett a populációk között, míg a fennmaradó 98%-os egyedi variancián belül szintén kimutatható volt egy 16%-os variancia az egyedek közötti szinten. Ez arra enged következtetni, hogy a kirajzolódó struktúráért felelhet a parcellák egyedi jellegzetessége is. A populációk páronkénti összehasonlításában a kőszegi állomány különül el legjobban a visegráditól ( $F_{st}$  = 0,026 értékkel), a Kőszeg–Tormafölde közötti elkülönülés  $F_{st}$  értéke 0,017, illetve a Tormafölde és a Visegrád elkülönülése 0,012 értéket vesz fel. A kezelések szerinti páronkénti AMOVA elemzésből számított  $F_{st}$  értékek alakulását a 2. ábra mutatja be, kiegészítve a parcellák genetikai mintázatának struktúráját szemléltető UPGMA dendrogrammal.

4. táblázat: Az egyedi allélok ( $N_p$ ) számának alakulása markerenként a három vizsgált állományban  
 Table 4: Number of private alleles ( $N_p$ ) detected in the three sites

	Visegrád	Tormafölde	Kőszeg
FS1-03	0	8	15
FS3-04	0	0	0
FS1-15	1	2	2
FS1-25	5	2	11
FCM5	5	4	14

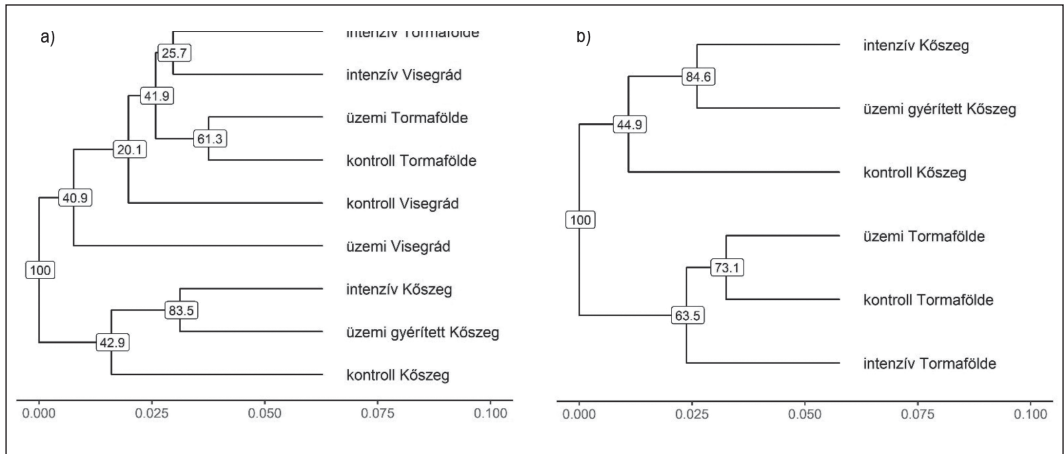
A Nei-féle genetikai távolságmátrix alapján szerkesztett UPGMA dendrogramon a három állomány genetikai elkülönülését ábrázoltuk parcellánkénti bontásban (5.a ábra). Az ábrán a Kőszeg parcellái egy külön klasztert alkotva jól elkülönülnek, míg a Visegrád intenzív parcellája a Tormafölde parcellái alkotta csoportban jelenik meg. A Visegrád adatsorai nélkül megismételve az elemzést az 5.b ábrán látható, hogy a Kőszeg és a Tormafölde parcellái két elkülönülő klasztert alkotnak. A két csoporton belül a Tormafölde esetében az üzemi és a kontroll parcella mutat nagyobb genetikai hasonlóságot, míg a Kőszeg parcelláinál a kontroll különül el jobban a másik két kezeléstől.



4. ábra: A vizsgált búkk nevelési parcellák genetikai elkülönülése az AMOVA elemzésből származó páronkénti  $F_{st}$  értékekkel és az ezekből szerkesztett UPGMA dendrogrammal (elágazásokban a támogatott bootstrap értékek)  
 Figure 4: Genetic separation of the study plots based on the  $F_{st}$  values derived from AMOVA visualized on a heatmap and with a UPGMA dendrogram (bootstrap values in the nodes)

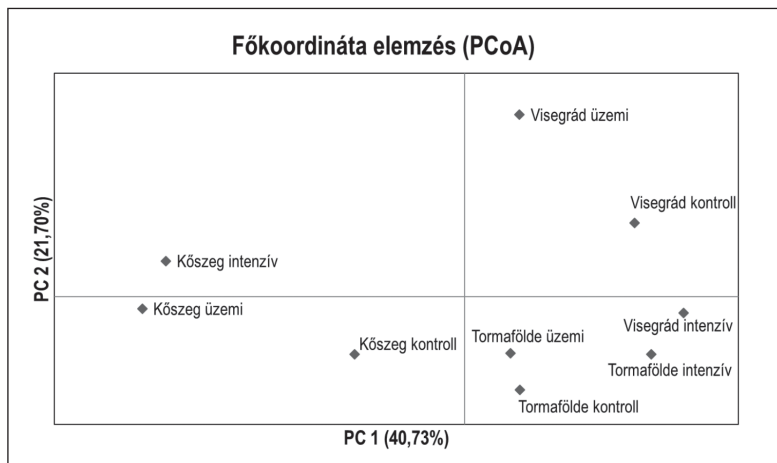
Végezetül, a Nei-féle genetikai távolságból kiindulva egy főkoordináta elemzéssel (PCoA) is áttekintettük a genetikai mintázat alakulását a parcellák között. Az analízis eredménye összhangban áll az AMOVA  $F_{st}$  értékeiből, illetve szintén a Nei-féle genetikai távolságokból, de UPGMA-klaszterezéssel levezethető elkülönüléssel. A variancia megoszlásáért dominánsan (40,73%-ban) az első koordináta tömörített változók (PC 1) felelnek, a második komponens (PC 2) 21,70%-ban, míg a harmadik

komponens (PC 3) 15,86%-ban járul hozzá a varianciához. A parcellák egymáshoz viszonyított helyzetét az első két komponens mentén ábrázolva (6. ábra) látható, hogy az első főkomponens mentén a Kőszeg parcellái különülnek el, a második főkomponens leválasztja a Visegrád üzemi és kontroll parcelláját (illetve a Kőszeg intenzív parcelláját is). Térben a harmadik tengely (PC 3) mentén a Tormafölde három parcellája, illetve a Kőszeg és a Visegrád üzemi parcellái kerülnek egy térfelre és mutatnak elkülönülést a többi parcellától (ábra itt nem közölve).



5. ábra: A Nei-féle genetikai távolságból származtatott UPGMA-dendrogramok (elágazásban a bootstrap értékekkel 1000 replikáció után). Az ábra a) részén a három helyszín három parcellájának genetikai csoportosulása látható, a b) részén a Visegrád nélküli elemzés eredménye

Figure 5: UPGMA dendrogram derived from Nei's genetic distance matrix (bootstrap values in the nodes after 1000 repetitions). Picture a) genetic clustering of the plots of the three experimental trials and picture b) results without the Visegrád site



6. ábra: A Nei-féle genetikai távolságmátrixból levezetett főkoordináta elemzés (PCoA) eredménye a vizsgált kísérleti helyszínek és parcellák vonatkozásában.

Figure 6: Principal coordinate analysis (PCoA) derived from the Nei's genetic distances representing the genetic separation of the experimental plots

## DISZKUSZIÓ

A három vizsgálatba vont, hosszúlejáratú bükk erdőnevelési sor nem mutatott egységes képet az elemzések során sem a genetikai mintázat tekintetében, sem a fatermési szempontú elemzésekben. A genetikai diverzitás változására vonatkozó előzetes feltételezés, vagyis a diverzitás csökkenése a gyérités hatására, nem igazolódott be, és a diverzitás alakulásában is csak két állományra vonatkozóan (Tormafölde és Kőszeg) volt megfigyelhető némileg hasonló tendencia. A fatermési adatok fafajra vonatkoztatott egységes és együttes értékelését pedig több tényező is megakadályozta. Az adatsorokból látható, hogy a három kísérleti helyszín merőben más állományösszetétellel rendelkezett, és a kísérlet elrendezése, illetve fenntartása során is más-más paraméterek befolyásolták az állományok szerkezetének alakulását. Volt olyan helyszín, ahol az induló tőszám számottevően eltért a parcellák között, például Tormafölde esetében, miközben Kőszegen a kontroll parcella felvételi adatsora nem teljes, ráadásul Kőszeg korban is elmarad a másik két helyszín mögött, nehezítve az összevont értékelést. A harmadik fontos eltérés az elegység mértéke, amely a visegrádi állományban kifejezetten magas, 60% körüli értéken mozog, a kezelt bükkösökre egyébként jellemző 80-90%-os mértékkel szemben.

Mindezekhez az anomáliákhoz társult további torzító hatásként a tartamkísérlet fenntartása szempontjából is kritikus 1990-es és 2000-es évek időszaka. Mindezek ellenére a bükk tartamkísérletek voltak azok, amelyek még legnagyobb mértékben átvészelték ezt az átmeneti időszakot, és így ma már 80 év feletti állományokról rendelkezünk értékelhető adatsorokkal.

Bár a 2000-ben célul kitűzött genetikai vizsgálat eredeti formájában (a genetikai mintázat és diverzitás izoenzim markerekkel történő feltérképezése) végül nem valósult meg, azonban 10 évvel később egy helyettesítő DNS vizsgálatra sor került. Az alkalmazott öt mikroszatellit marker felbontása már elegendőnek bizonyult az egyedek ujjlenyomat szintű azonosításához, azonban az akkoriban hozzáférhető és alkalmazott markerek mintázata sajnos nem összevethető a jelenleg elérhető, legkiterjedtebb kutatás genetikai adatsoraival (Höhn et al. 2021). Mégis, az itt közölt adatok értékes adalékokkal szolgálnak a kísérletek értékeléséhez több szempontból is. Egyrészt regionális szinten bepillantást nyerhetünk a bükköseinkben tapasztalható genetikai mintázatok különbségeibe. Ez részben összefüggésben állhat a különböző földrajzi régiókban, illetve tengerszint feletti magasságokban előforduló állománytípusok különbségeivel is. Így jelentős eltérés tapasztalható a kőszegi szubalpin jellegű állomány, valamint a tormaföldei, dombvidéki, illír jegyeket mutató állomány genetikai mintázatában, noha azok földrajzilag nem túl távol helyezkednek el. A különbség még szembeötlőbb, ha a Visegrádi-hegység bükkösének genetikai mintázatát vesszük alapul. Ez az állomány mind florisztikai szempontból, mind a termőhely tekintetében eltér a kőszegi és a zalai állományoktól. Ahogy azt a korábbi, nemzetközi vizsgálatból láthattuk, a kőszegi állomány két genetikai klaszter (az alpesi és a balkáni) találkozási zónájába esik, ami vélhetőleg magyarázatot ad a magas diverzitásra (a két genetikai típus találkozási és keveredési zónájában az allélváltozatok „feldúsulásával”). A zalai állomány esetében hasonló hatások érvényesülhetnek. Ezzel szemben a visegrádi állomány vélhetőleg más genetikai eredettel rendelkezhet. A visegrádi mintaterület parcelláin mért alacsony diverzitási mutatók részben eredhetnek a más állománystruktúrából is (nagyobb elegyarány, kisebb tőszám), illetve felvetődhet a korábbi, antropogén hatások nyoma is. Bár a bükköseink esetében nem feltételezzük, hogy a múltban a tölgy állományainkhoz hasonlóan jelentős mértékben történt volna idegen származású szaporítóanyagból felújítás, de az állományokban, főként a faszénégetés kapcsán, erőteljes emberi beavatkozások történtek (Mátyás 2002). Ezeket a történeti antropogén



hatásokat szintén érdemes szem előtt tartani, és a jövőbeni vizsgálatok tervezésekor a terület kiválasztásakor ezt a szempontot is mérlegelni.

A gyérítési beavatkozások szerinti értékelés mind a fatermési paraméterek alakulása, mind a genetikai szerkezetre gyakorolt hatás szempontjából, felemás eredményeket hozott. Általánosan elmondható, hogy a fatermés alakulása az 1980-as évekig a kísérleti koncepció mentén, vagyis a különféle erélyű gyérítések hatásának megfelelően, jól értékelhető volt mindhárom kísérleti soron. A 2000/2001 fordulóján vett genetikai merítésben tehát elméletben mindhárom helyszínen egyformán érintett volt már a kontroll parcella a beavatkozással. A genetikai diverzitást leíró paraméterek alakulásában csupán két egységes megállapítás tehető a három kísérleti helyszín értékeléséből: 1) egyik helyszín esetében sem jelenthető ki, hogy a kontroll parcellák rendelkeztek a legmagasabb diverzitási paraméterekkel, illetve 2) mindhárom helyszínen az intenzív gyérítéssel kezelt parcellán volt kimutatható a legmagasabb pozitív értékű fixációs index, amely homozigóta többletet jelez.

A három vizsgált helyszín közül a Visegrád parcellasora mutatja a legtöbb anomáliát. A genetikai diverzitás alakulásában itt teljesen ellentétes trendek fedezhetőek fel, a másik két helyszínnel összehasonlítva, ami arra hívja fel a figyelmet, hogy a visegrádi parcellasor erdőnevelési adatait is fenntartással érdemes kezelni.

A kőszegi és a tormaföldei parcellákon ugyanakkor a genetikai diverzitás más összefüggést mutat a gyérítés hatásával, bár a tendencia itt sem tekinthető teljesen egységesnek. Az azonban egyértelműen megfigyelhető, hogy a kontroll parcella diverzitási mutatói nem magasabbak a kezelt parcelláknál, hanem épp ellenkezőleg, az üzemi mértékű gyérítésen átesett parcellák rendelkeznek a magasabb allélváltozatossági mutatókkal és az abból származtatott heterozigóciával, hasonlóan a már említett nemzetközi kutatásban megfigyeltékhez (Buiteveld et al. 2007). A ritka, egyedi allélok számának csökkenése csak a kőszegi kísérletben volt megfigyelhető. Az itt nyert eredmények felvetik annak a lehetőségét, hogy a szakszerű és fenntartható módon végzett erdőnevelési beavatkozásoknak pozitív hatása is lehet egy bükk állomány genetikai szerkezetének alakulására.

A kísérletek további fenntartása során indokolt lehet a genetikai monitoring szemléletének érvényesítése is. Mivel a kísérletek belépnek az idős állomány fázisába, ezért a parcellánkénti főszám kezelhető mértékeket ölt egy intenzív genetikai mintázás kivitelezéséhez is. Az itt bemutatott genetikai vizsgálat fontos konklúziója ugyanakkor, hogy az alkalmazott markerek bővítésre (vagy részben cserére) szorulnak, hogy a Höhn et al. (2021) kutatásban közölt, európai léptékű genetikai mintázat térképpel is összhangba hozható eredményeket kapjunk. Tekintettel arra, hogy a kísérleti helyszíneken jelenleg egyéb ökológiai kutatások (például avarvizsgálat, széntartalom mérése stb.) is folynak, a kísérletek fenntartását és újragondolását feltétlenül szükségesnek tartjuk. A jelenleg rendelkezésünkre álló három kísérlet adataiból azonban egyelőre célszerűbbnek tűnik a három helyszínt önállóan, külön-külön értékelni és a helyi gazdálkodói célkitűzéseket figyelembe véve folytatni a kísérletek fenntartását és értékelését. Ilyen egyedi szempont lehet például a visegrádi kísérletsor esetében a közeli Erdőnyai-völgyben, örökzöld koncepció mentén kezelt Madas-féle kísérleti tömbbel (Madas 1956) való összevetés, a hagyományos üzemi parcellák átalakításának jövőbeni követése. A Tormafölde kísérleti sora pedig a vétyemi ősbükkös egyfajta intenzíven kezelt kísérleti külcsoportja lehet a jövőben. Az erdőnevelési kísérletek további fenntartását és értékelését ugyan a kontroll parcellákon bekövetkezett belenyúlás megnehezítheti, ugyanakkor új értékelési cél lehet az is, hogy a kontroll parcellákon a megkésett, nem megfelelő időben elvégzett beavatkozások szemszögéből vizsgáljuk.

## KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Köszönettel tartozunk mindenekelőtt az érintett erdőgazdaságoknak, a hosszúlejárátú tartamkísérletek megőrzéséért és fenntartásában nyújtott segítségükért. Köszönet illet minden egykori ERTI-s kollégát, aki az évtizedek során hozzájárult az adatsorok folytonosságának biztosításához. Szeretnénk külön köszönetünket kifejezni Prof. Dr. Mátyás Csabának és Dr. Führer Ernőnek, egykori ERTI főigazgatónak, amiért felhívták a figyelmünket a nevelési sorokban rejlő lehetőségekre és értékekre. Végezetül, köszönettel tartozunk a két közreműködő Lektornak, akik a kézirat véleményezése során számos hasznos megjegyzéssel és információval segítették a cikk létrejöttét.

## FELHASZNÁLT IRODALOM

- Bruegmann T., Fladung M. & Schroeder H. 2022: Flexible DNA isolation procedure for different tree species as a convenient lab routine. *Silvae Genetica* 71: 20–30. <https://doi.org/10.2478/sg-2022-0003>
- Buiteveld J., Vendramin G.G., Leonardi S., Kamer K. & Geburek T. 2007: Genetic diversity and differentiation in European beech (*Fagus sylvatica* L.) stands varying in management history. *Forest Ecology and Management* 247: 98–106. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.04.018>
- Czúcz B., Gálhidy L. & Mátyás Cs. 2013: A bükk és a kocsánytalan tölgy elterjedésének szárazsági határa. *Erdészettudományi Közlemények* 3(1): 39–53.
- Csepányi P., Magassy E., Kontor Cs., Szabó Cs., Szentpéteri S., Németh R. et al. 2017: A 2014. decemberi jégkár okai és következményei a Pilisi Parkerdő ZRT. által kezelt erdőállományokra. *Erdészettudományi Közlemények* 7(1): 25–41. <https://dx.doi.org/10.17164/EK.2017.002>
- Dumolin S., Demesure B. & Petit R.J. 1995: Inheritance of chloroplast and mitochondrial genomes in pedunculate oak investigated with an efficient PCR method. *Theoretical and Applied Genetics* 91: 1253–1256 <https://doi.org/10.1007/BF0022093>
- Frýdl J., Novotný P., Fennessy J. & von Wühlisch G. 2010: Genetic resources of beech in Europe – current state. Implementing output of COST Action E 52 Project, “Evaluation of beech genetic resources for sustainable forestry” (2006–2010). (Communicationes Instituti Forestalis Bohemicae Vol. 25.), Forestry and Game Management Research Institute, Strnadý, Czech Republic.
- Führer E., Edelényi M., Horváth L., Jagodics A., Jereb L., Kern Z., Móring A., Szabados I. & Pödör Z. 2016: Effect of weather conditions on annual and intra-annual basal area increments of a beech stand in the Sopron Mountains in Hungary. *Időjárás* 120(2): 127–161.
- Gálos B. & Somogyi Z. 2017: Új klímaszcenáriók – fellélegezhetnek bükköseink? *Erdészettudományi Közlemények* 7(2): 85–98. <https://dx.doi.org/10.17164/EK.2017.006>
- Horváth A., Mátyás Cs. 2014: Növedéksökkenés előrevetítése egy bükk származási kísérlet alapján. *Erdészettudományi Közlemények* 4 (2): 91–99.
- Höhn M., Major E., Avdagić A., Bielak K., Bosela M., Coll L. et al. 2021: Local characteristics of the standing genetic diversity of European beech with high within-region differentiation at the eastern part of the range. *Canadian Journal of Forest Research* 51(12): 1791–1798. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2020-0413>
- Illés G. & Móricz N. 2022: Hazai fafajok klímaanalóg területeinek vizsgálata a klímaváltozás tükrében. *Erdészettudományi Közlemények* 12(2): 91–112. <https://dx.doi.org/10.17164/EK.2022.06>
- Janik G., Hirka A., Koltay A., Juhász J. & Csóka Gy. 2016: 50 év biotikus kárai a magyar bükkösökben. *Erdészettudományi Közlemények* 6(1): 45–60. <https://dx.doi.org/10.17164/EK.2016.005>
- Kamvar Z.N., Tabima J.F. & Grünwald N.J. 2014 Poppr: an R package for genetic analysis of populations with clonal, partially clonal, and/or sexual reproduction. *PeerJ* 2:e281. <https://doi.org/10.7717/peerj.281>
- Kollár T. & Borovics A. 2021: A magyarországi hosszú lejárátú tartamkísérleti hálózat fenntartásának korszerű irányelvei, adatfeldolgozási módszerei és legfontosabb eredményei. *Erdészettudományi Közlemények* 11(1-2): 95–114. <https://dx.doi.org/10.17164/EK.2021.006>

- Kollár T. 2023: Bükk (*Fagus sylvatica*) állományok fatermési függvénye és táblája az ERTI tartamkísérleti hálózatának adatbázisa alapján. Erdészettudományi Közlemények 12(1): 5-29. <https://doi.org/10.17164/EK.2022.01>
- Madas L. 1956: Ígéretes fákra alapított fatermesztési terv a visegrádi 77/A erdőrészen. Országos Erdészeti Főigazgatóság, Budapest.
- Magri D., Vendramin G.G., Comps B., Dupanloup I., Geburek T., Gömörly D., et al. 2006: A new scenario for the Quaternary history of European beech populations: palaeobotanical evidence and genetic consequences. *New Phytologist* 171: 199-221. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01740.x>
- Mátyás Cs. 2002: Antropogén hatások. In: Mátyás Cs.: Erdészeti-természetvédelmi genetika. Mezőgazda Kiadó, Budapest, 267–313 pp.
- Mendlik G. 1974: A visegrádi bükk erdőnevelési sor 5. és 10. éves újrafelvetelének eredményei. *Erdészeti Kutatások* 1973. 69(1): 183–190.
- Mendlik, G., 1976. A bükkösök erdőnevelésének legújabb eredményei. *Erdészeti Kutatások* 1975. 71(1): 159-165.
- Nei M. 1978: Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics* 89(3): 583-590. <https://doi.org/10.1093/genetics/89.3.583>
- Paffetti D., Travaglini D., Buonamici A., Nocentini S., Vendramin G.G., Giannini R. & Vettori C. 2012: The influence of forest management on beech (*Fagus sylvatica* L.) stand structure and genetic diversity. *Forest Ecology and Management* 284: 34–44. <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2012.07.026>.
- Pastorelli R., Smulders J.M.J., Van't Westende W.P.C., Vosman B., Giannini R., Vettori C. & Vendramin G.G. 2003: Characterization of microsatellite markers in *Fagus sylvatica* L. and *Fagus orientalis* Lipsky. *Molecular Ecology Notes* 3(1): 76–78. <https://doi.org/10.1046/j.1471-8286.2003.00355.x>.
- Peakall P.E. & Smouse R. 2012: GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research – an update. *Bioinformatics* 28(19): 2537–2539. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bts460>
- Peakall R. & Smouse P.E. 2006: GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Molecular Ecology Notes* 6(1): 288-295. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2005.01155.x>
- Piotti A., Leonardi S., Heuertz M., Buiteveld J., Geburek T., Gerber S., Kramer K., Vettori C. & Vendramin G.G. 2013: Within-population genetic structure in beech (*Fagus sylvatica* L.) stands characterized by different disturbance histories: does forest management simplify population substructure? *PLOS One* 8, e73391. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0073391>.
- R Core Team. 2022: R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. <http://www.R-project.org/>
- Somogyi Z. 2016: Projected effects of climate change on the carbon stocks of European beech (*Fagus sylvatica* L.) forests in Zala County, Hungary. *Central European Forestry Journal* 62(1): 3–14. <https://doi.org/10.1515/forj-2016-0001>
- Soó R. 1964: A magyar flóra és vegetáció rendszertani-növényföldrajzi kézikönyve. I. kötet, Akadémiai Kiadó, Budapest, 61-63.
- Szakács L. 2022: A tájcsoport erdészettörténeti leírása. In Fűhrer E. (ed.): Magyarország erdészeti tájai. V. Nyugat-Dunántúl erdészeti tájcsoport. Agrárminisztérium Nemzeti Földügyi Központ, Budapest, 33–42.
- Tanaka K., Tsumura Y. & Nakamura T. 1999: Development and polymorphism of microsatellite markers for *Fagus crenata* and the closely related species, *F. japonica*. *Theoretical and Applied Genetics* 99: 11–15. <https://doi.org/10.1007/s001220051203>
- Wickham H. 2016: ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. Springer-Verlag New York. <https://ggplot2.tidyverse.org>
- Yu G., Smith D.K., Zhu H., Guan Y. & Lam T.T.-Y. 2017: ggtree: an r package for visualization and annotation of phylogenetic trees with their covariates and other associated data. *Methods in Ecology and Evolution* 8(1): 28–36. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12628>

Érkezett: 2024. október 01.

Közlésre elfogadva: 2025. január 24.