

## Gének, ökoszisztémák, gazdálkodás: erdészet, paradigmaváltás után

MÁTYÁS Csaba

Környezettudományi Intézet, Nyugat-Magyarországi Egyetem, Sopron

*„Az erdészeti genetika kutatása tulajdonképpen a határtalan komplexitás megértésére, mintázatok, kapcsolatok feltárására irányuló küzdelem, a gének szintjétől az ökoszisztémáig”*  
G. Namkoong (2001)<sup>1</sup>

### Paradigmaváltás és előzményei

Az erdő és az erdőgazdálkodás szereplése a közvéleményben és a médiában évek óta erősödni látszik és messze meghaladja az ágazat tisztán gazdasági jelentőségét. Megjelent egy új társadalmi érzékenység, amely a természeti környezet, és azon belül az erdő károsodására, károsítására emocionálisan reagál, gondoljunk akár a Zengőn építendő radarállomás, vagy a tátrai orkáncatasztrófa visszhangjára [1]. Az urbánus társadalmi csoportok szemében az erdőgazdálkodás a „természeti egyensúlyt” veszélyeztető tevékenység. Az aggodalmak háttere egy új keletű társadalmi szorongás, amelyet a globális környezet, azon belül az erdők állapotának romlásáról szóló híradások táplálnak (Mátyás 2004c, 2006b, Mátyás, Vig 2004, Führer, Mátyás 2005b).

A társadalmi megítélés változásával egy időben szakmai körökben is jelentős feszültségek léptek fel, amelyeket a rendszerváltás gazdasági és intézményi átrendeződései váltottak ki. A korábbi társadalmi elvárások és a tradicionális szakmai elvek megkérdőjelezése új utak keresésére ösztönöztek, nemcsak a gazdálkodás mikéntjét, hanem tudományos alapjait tekintve is.

Az erdészettudomány oldaláról a kérdés úgy fogalmazható meg, hogy definiálhatók-e olyan új alapelvek, amelyekre építve az erdőgazdálkodás gyakorlata közelíthető az elvárásokhoz? Más szóval: egy új paradigma meghatározásának van-e természettudományos háttere [2]?

Az erdészetben évszázados hagyománya van a tartamosság paradigmájának, amelyre méltán lehetünk büszkék<sup>2</sup>. A tradíciók változatlan továbbvitele azonban egy ponton túl szünni nem akaró konfliktusok forrása lehet, ezért el kell fogadni a paradigmaváltással járó megrázkódtatásokat (Solymos et al. 2001, Solymos 2006, Asztalos 2004.).

Esetünkben a *paradigmaváltás középpontjában az erdő mint ökoszisztéma működőképességének a gazdálkodás feltételei közötti megőrzése áll. A továbbiakban ennek a kérdéskörnek néhány evolúciós, ökológiai és genetikai aspektusát foglaljuk össze.*

<sup>1</sup> Gene Namkoong (1934-2002) amerikai-kanadai erdészeti genetikus, a tudományterület egyik meghatározó személyisége volt.

<sup>2</sup> A tartamosság fogalmáról, értelmezésének változásáról I. Mátyás 1994

## Alkalmazkodóképesség: az ökoszisztéma működőképességének feltétele

Egy, részben megbízható rendszerességgel, részben szabálytalanul fluktuáló környezetben funkcionáló ökoszisztéma működőképességét elsősorban az élő rendszert alkotó fajok *alkalmazkodóképessége* fogja meghatározni, amelyet a faji diverzitás mellett a genetikai változottság határoz meg. Mind a fajösszetétel, mind pedig a fajon belüli genetikai diverzitás evolúciós és történeti előzmények terméke, amelyet az ökológiai feltételek foglalnak keretbe. A folyamatosan változó feltételek az erdei ökoszisztémában komplex ökológiai, genetikai és evolúciobiológiai folyamatokat generálnak, amelyekkel az evolúciós ökológia foglalkozik [3].

Az erdei ökoszisztémák működőképességével, alkalmazkodóképességével kapcsolatosan alapvetően két, a gazdálkodás irányát és eredményességét meghatározó evolúcióökológiai kérdés tehető fel:

- milyen ökológiai, evolúciós és történeti hatások befolyásolták az erdészetileg jelentős fajok genetikai strukturáltságát, és ezeket milyen mértékben szükséges figyelembe venni és fenntartani?
- hogyan optimálható a szelektív beavatkozás és erőforrás-hasznosítás az ökoszisztémában, a hosszú távú stabilitás és evolúcióképeség megőrzése mellett?

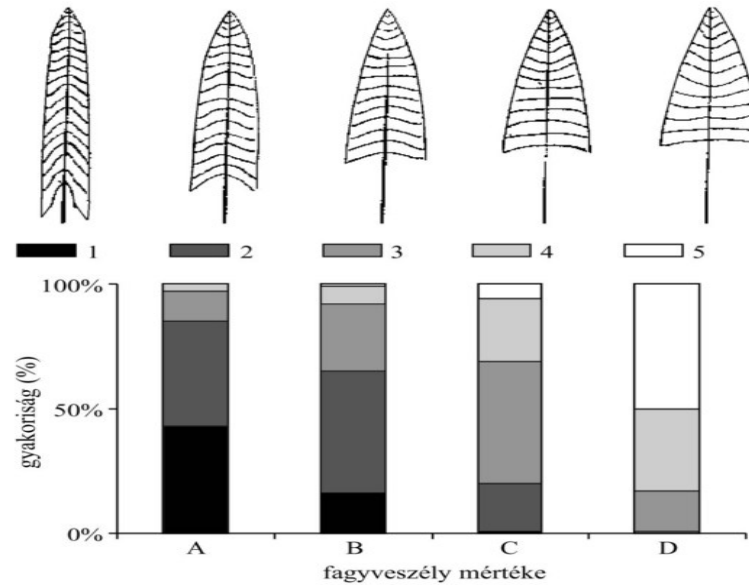
Az alkalmazkodás szempontjából elsőrendűen fontos adaptív tulajdonságok genetikai hátterének feltárása azonban időigényes és költséges feladat. Az elmúlt évtizedekben a nemzetközi erdészeti genetikai kutatás csak a kiemelkedően fontos vagy jelentősen veszélyeztetett fajok genetikai feltárásában haladt előre, és nincs remény arra, hogy valamennyi gazdaságilag jelentős, vagy védelemre érdemesült erdei faj genetikáját belátható időn belül megismerjük (Mátyás 1997b).

Emellett mind a mai napig áthidalhatatlannak tűnő űr tátong a molekuláris genetikai módszerekkel feltárt, legnagyobb részt semleges hatásúnak tekinthető diverzitás információk, és a terepi kísérletekben meghatározható kvantitatív genetikai diverzitás-mintázatok között (Mátyás 1999b). Az előttünk álló évek talán legfontosabb feladata a genotípus és a fenotípus szintjén kimutatott jelenségek közös nevezőre hozása, amelyhez a genetika és az ökológia eszköztárának együttes igénybevétele szükséges. Mivel a legtöbb fafajra vonatkozóan részletes genetikai ismeretek helyett csak ökológiai információk állnak rendelkezésre (elterjedési mintázat, életstratégia, ökológiai igények stb.), ezért fontos, hogy a genetikai strukturáltságot kiváltó hatásokat és általános törvényszerűségeket megismerjük, annak érdekében, hogy az erdei fajok és erdei ökoszisztémák tartamos kezelése és védelme megfelelően tervezhető legyen legalább az „intelligens becslés” („educated guess”) szintjén.

## Lehetőségek a környezeti oszcilláció hatásaihoz való alkalmazkodásra

Egy adott időpillanatban (és az evolúció időskáláján az erdőgazdálkodás csupán ennyi) a környezeti változatosság szélsőségeire és kiegyensúlyozására többféle ökológiai vagy evolúciós válasz adható.

*A faj vagy ökoszisztéma szintjén a térségi változásokra adható válasz a migráció, mag vagy pollen térbeli terjedése útján.* Bőséges adatokkal rendelkezünk arról, hogy ez a folyamat a földtörténeti múltban, a glaciálisok és interglaciálisok váltakozásában hogyan zajlott. A jövőben várható változások megoldásaként is a legtöbb előrejelzés a migráció lehetőségeit elemzi, illetve veti fel [4].



1. ábra. Lucfenyő koronalak-típusok gyakorisága a Szlovén Alpokban: a gyakorisági értékek a természetes szelekció, a fenotípusos plaszticitás és valószínű epigenetikus hatások egyidejű működésének eredői.

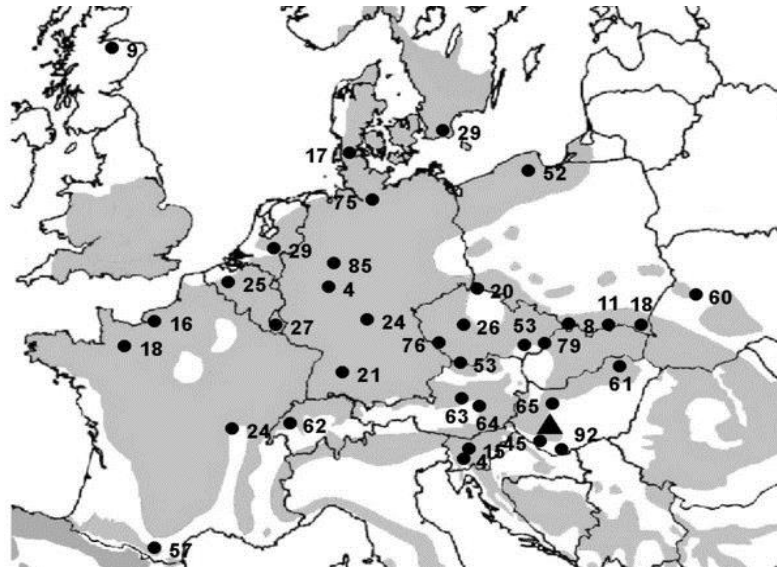
Az oszlopdiagrammok eltérő fagyveszélyeztettségű termőhelyek gyakoriságait mutatják: A: töbör, erős fagyzug; B: fagyveszélyes fennsík; C: átmeneti felszínek; D: nem fagyveszélyes fekvések (Z. Grec adataiból, Mátyás 200a2)

A populáció szintjén a természetes szelekció módosítja a génekészletet a környezet változásának megfelelően. Fisher fitness törvénye rámutat arra, hogy a gyors és hatékony genetikai adaptáció előfeltétele az elegendően nagy genetikai diverzitás. Ez természetesen nem jelenti azt, hogy a természetes szelekció minden esetben képes kiegyenlíteni a környezeti oszcilláció hatásait (Mátyás 1997a, 2006a, Savolainen et al. 2004). Maga Darwin is kihangsúlyozta, hogy a természetes szelekció működése korántsem tökéletes [5].

Az egyedi genotípus szintjén a környezeti hatásokat elsősorban a fenotípusos plaszticitás egyenlíti ki, de - ma még nem kellően feltárt mértékben - közrejátszanak epigenetikus változások is (Skröppa, Johnsen, 2000, Martienssen, Colot 2001). A fenotípusos plaszticitás lehetővé teszi a túlélést nagyon eltérő, vagy erősen változó környezetben, genetikai változás nélkül. Végül soron a plaszticitás határozza meg azokat a kritikus határértékeket, amelyeken belül az egyed illetve a populáció életképes (Jablonka et al. 1995).

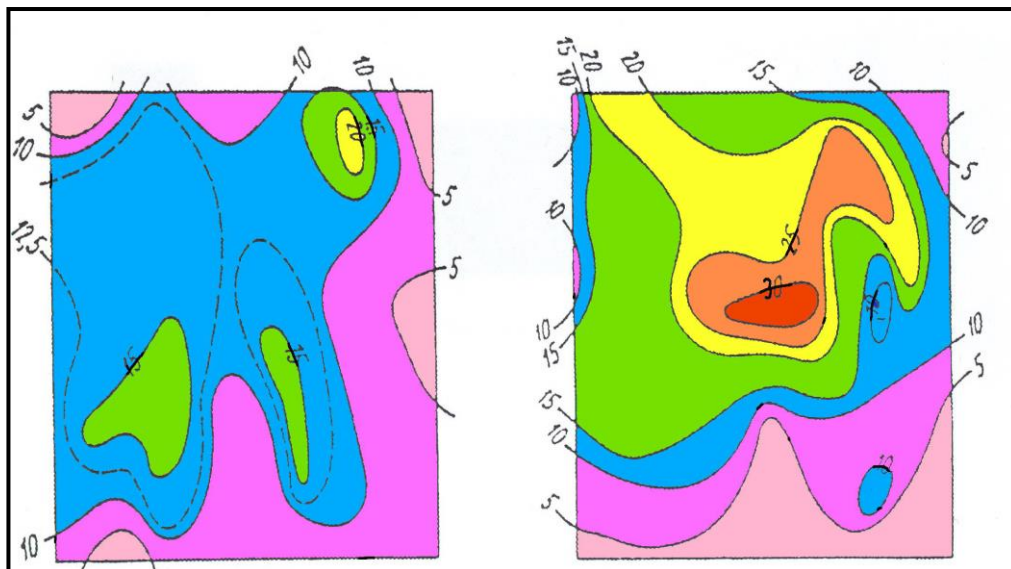
A természetes körülmények között folyamatosan változó környezet valamennyi alkalmazkodási lehetőség egyidejű működését váltja ki. A fenotípusok tényleges eloszlása, gyakorisága ezért nem vezethető vissza egyetlen mechanizmus, így pl. a természetes szelekció hatására és részt vesznek benne olyan pillanatnyi alkalmazkodást gátló véletlen hatások is, mint a génáramlás, a drift, a migrációs történeti előzmények, a mutáció stb. Ezáltal a génekészlet diverzitása (és a populáció alkalmazkodóképessége) bizonyos határok között fennmarad (1. ábra).

A populációkban tartalékolt, illetve felhalmozott genetikai diverzitás fő funkciójaként általában az ökológiai „finombeállítást” tekintik, vagyis a konkrét élőhely, termőhely ökológiai feltételeihez való szoros alkalmazkodást. Azonban túl azon, hogy ez a „finombeállítást” éppen genetikai okokból nem lehet túlságosan szoros (Mátyás 2004), nem árt figyelembe venni, hogy a fajok élettani toleranciahatárait is genetikai tényezők határozzák meg, tehát a faji vagy populáció szintű génekészlet nemcsak a helyi alkalmazkodást, hanem a faji jelenlétet is közvetlenül befolyásolja, sok esetben eldönti.



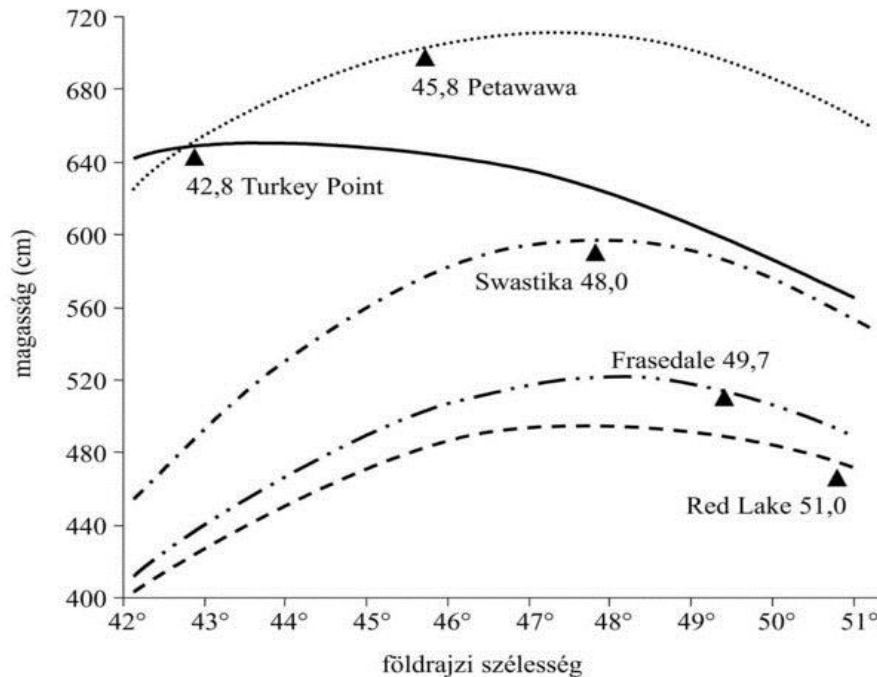
2. ábra. Bükk fenológiai változatossági mintázata az elterjedési területen belül. Az ábra a Zala megyei Bucsután létesített közös tenyészkeri kísérletben, a telepítést követő tavaszon, a 14. héten kihajtott csemeték százalékat mutatja az eredeti származási helyre vetítve. A kontinentális populációk korai fakadása (Kárpát medence, Ukrajna), és az atlantiak (Észak-Franciaország, Skócia) késeiége, azaz magasabb hőösszegigénye a regionálisan eltérően ható szelekciós nyomás bizonyítéka (Mátyás 2002a).

A diverzitás fenntartását kell elősegítse, egyúttal a természetes szelekció érvényesülését gátolja a számos erdei fafaj esetében kimutatott, korábban nem feltételezett mértékű génáramlás (pl. Lindgren et al. 1995). Fenyő magtermesztő ültetvényekben 50%-ot elérő vagy meghaladó idegen eredetű virágpport mutattak ki genetikai markerekkel. A genetikai markertechnika korlátai miatt feltételezhetően ennél nagyobb hatás is valószínűsíthető. Saját, léhamag-tartalom elemzésére alapozott vizsgálataim szerint a beporzás körülményeitől függően, állományszegélyben akár 95%-ot is elérő külső eredetű termékenyítés is kimutatható erdeifenyő esetében (3. ábra).



3. ábra. Egy 1 ha kiterjedésű erdeifenyő ültetvényben léhamag-tartalom vizsgálatok alapján meghatározott „saját”, azaz állományon belüli virágpport százalékos részaránya a termékenyítésben, 24 és 25 éves korban (Mátyás 2002a).

Ekkora mértékű génáramlás mellett optimumot megközelítő alkalmazkodottságot nehéz elképzelni. A közös tenyészkerti kísérletek tanúsága szerint az alkalmazkodottság korlátossága, az általam „adaptációs késésnek” elnevezett jelenség (*adaptation lag* - Mátyás 1990), ki is mutatható. A banks- erdei- és lucfenyő nemzetközi közös tenyészkerti kísérleteket elemezve, a számított válaszregressziók lefutásából jól követhető, hogy a görbék optima a legritkább esetben esik egybe a kísérleti helyszínen őshonos populáció teljesítményével (4. ábra).



4. ábra. Banksfenyő (*Pinus banksiana*) különböző földrajzi széleességről származó populációi 15 éves kori magasságának válaszregresszió polinomjai öt Ontario állambeli kísérletben. A kísérletek földrajzi szélességét háromszög jelzi. Amennyiben a helyi őshonos populáció teljesítménye lenne a legjobb, a kísérleti helyszín egybe kellene essen a görbék maximumával (Mátyás 1987, 2002a).

Időközben számos más fafajjal is igazolták az általam általános érvényűnek tartott összefüggést Északamerikában és Észak-Euráziában is (pl. Rehfeldt et al. 2003, Beaulieu, Rainville 2005, Geburek 2005 és mások). Az erőteljes génáramlással rendelkező fajok esetében ez a körülmény egyúttal megerősíti, hogy a termőhelyi alkalmazkodás mintázata a korábban feltételezettnél durvább lehet. Így „szelektív környezeti szomszédságok” (SEN) helyett inkább adaptívan homogén áréakról (AHA) beszélhetünk, amelyek genetikailag nem mindig tükrözik a szorosan vett helyi viszonyokat (Mátyás 2004a, l. még [7]).

Az adaptációs késés jelensége a szelekciós optimálás önszabályozó módon bekövetkező korlátozottságának kézzelfogható bizonyítéka. Mindezek miatt érdemes megvizsgálni azt a kérdést, hogy önmagában a fás életforma határoz-e meg jellegzetes törvényszerűségeket a fenntartott genetikai diverzitás tekintetében.

## Genetikai diverzitás és a fás életforma

A környezeti bizonytalanság hatása és jelentősége nem minden fajra azonos mértékű. Kiegyenlítettebb feltételei miatt a tengeri és édesvízi környezet az ott élő fajok számára kiszámíthatóbb, mint a teresztris környezet (nem véletlen, hogy utóbbi meghódítása az evolúció

során százmillió éveket igényelt). A szárazföldi környezetben élő mobilis fajok számára alapvető kérdés, hogy képesek-e mobilitásuk révén a számukra megfelelő környezetet felkeresni, illetve a kedvezőtlen hatások elől elvándorolni.

A helyhez kötött (szesszilis) életmód eleve nagyobb környezeti inhomogenitás elviselését előfeltételezi. A szesszilis növényfajok helyváltoztatása és élőhelyszelekciója csak az újabb nemzedék térfoglalása, migrációja révén valósulhat meg, vagyis ebből a szempontból *a faj élettartama, a generációk hossza, az ivarérettségig szükséges időtartam hossza meghatározó jelentőségű*. A kedvezőtlen környezeti hatások térbeni, de főleg időbeni fluktuációjának kivédésére a növényvilágban különböző stratégiákat találunk, amelyek leírását, tipizálását életformák révén elsőként Raunkiaer végezte el. A kedvezőtlen feltételek elviselése szempontjából a legszélsőségesebb életforma az egynyáriaké, amelyek a kedvezőtlenül száraz vagy hideg időszakot mag formájában akár évekre-évtizedekre is képesek elviselni. Ugyanakkor a fás életformájú fajok, különösen ha nagyon hosszú élettartamúak, a környezeti változások sokkal nagyobb szélsőségeinek elviselésére kell berendezkedjenek (Mátyás 2000a, 2002c).

Kézenfekvő, hogy *az élettartamtól és életformától függően, az egyes élőlénycsoportok genetikai variabilitás felhalmozásának és tartalékolásának stratégiai eltérések*. Az élettartam és az életforma genetikai diverzitásra és strukturáltságra kifejtett hatását különböző fajcsoportok géndiverzitás-adatai összehasonlítása révén lehet elemezni. Erre a célra pl. az izoenzim-alapú genetikai diverzitás használható fel [6].

Különböző élőlénycsoportok átlagos heterozigóizisát egybevetve a legalacsonyabb értékeket a gerinceseknél találjuk (1. táblázat, 5. ábra). Kiemelkedő viszont a példaként szereplő bükk adata. Nehéz lenne vitatni, hogy a heterozigóta arány összefüggésben van a faj mobilitásával, illetve helyhez kötöttségével.

1. táblázat. Átlagos heterozigóta arány (*H*) néhány élőlény-csoportban

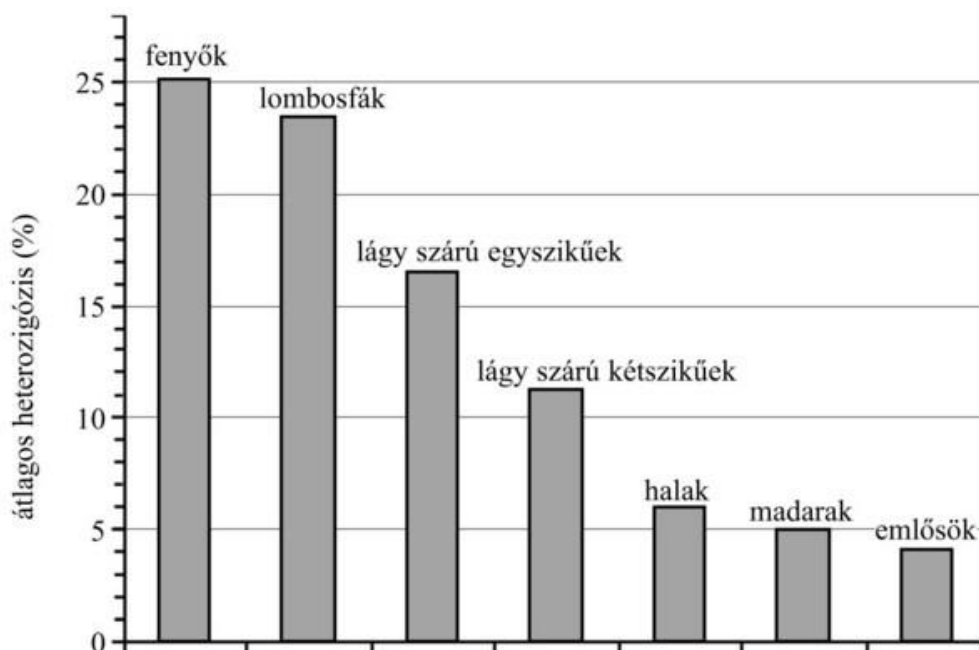
Faj(-csoport)	Vizsgált enzim-lókuszok száma	<i>H</i>
Ember	70	0,067
14 rágcsálófaj átlaga	18-41	0,056
Gerinces fajok átlaga	18-70	0,054
19 ecetmuslicafaj átlaga	11-33	0,145
Gerinctelen fajok átlaga	17	0,100
Növényfajok átlaga	10-30	0,150
<b>Bükk, 14 magyar populáció átlaga*</b>	<b>11</b>	<b>0,274!</b>

\*(Comps, Mátyás et al. 1998 adataiból)

Az 5. ábrán látható, hogy a növényfajok diverzitása kiemelkedően magas az állatfajokhoz képest, ezen belül *a zárwatermő, kétszikű fajok átlagos heterozigóizisa kétszerese a lágyszárú, kétszikű fajokénak*. A nyitwatermő fenyők átlaga pedig még ennél is magasabb.

A fásnövényekre vonatkozó diverzitás-adatok értelmezéséhez érdemes áttekinteni a magasabb rendű növényekre életformák szerint megállapított részletesebb genetikai diverzitás-mutatókat (2. táblázat).

Más életformájú fajokkal összehasonlítva, a hosszú életű fás növények több polimorf lokusszal és több allállal rendelkeznek, genetikai diverzitásuk nagyobb. (Az egynyári fajok viszonylag magas lókuszonkénti allélszáma részben annak a következménye, hogy az összeállításban a nagyon változatos génkészletű gabonafélék is szerepelnek.)



5. ábra. Az átlagos heterozigózis százalékos értéke ( $H \times 100$ ) néhány élőlénycsoportra (Mátyás, 2002a)

2. táblázat. Különböző életformákhoz tartozó 662 növényfaj enzimlókuszokra számított átlagos diverzitása (Hamrick et al., 1992, adataiból in: Mátyás 2002a)

Életforma	Szint	$P$	$A$	$A_e$	$H_e$	$G_{ST}$
Egynyári	fajon belül	49,2	2,02	1,22	0,15	0,36
	pop. belül	29,4	1,45	1,14	0,10	
Évelő lágyszárú	fajon belül	43,4	1,75	1,16	0,12	0,25
	pop. belül	28,3	1,39	1,12	0,10	
Évelő fás szárú	fajon belül	43,6	1,66	1,13	0,11	0,16
	pop. belül	31,7	1,54	1,11	0,10	
Hosszú életű, lágyszárú	fajon belül	39,3	1,64	1,15	0,12	0,28
	pop. belül	21,5	1,32	1,09	0,08	
<b>Hosszú életű, fás szárú</b>	<b>fajon belül</b>	<b>65,0</b>	<b>2,22</b>	<b>1,24</b>	<b>0,18</b>	<b>0,08</b>
	<b>pop. belül</b>	<b>49,3</b>	<b>1,76</b>	<b>1,20</b>	<b>0,15</b>	

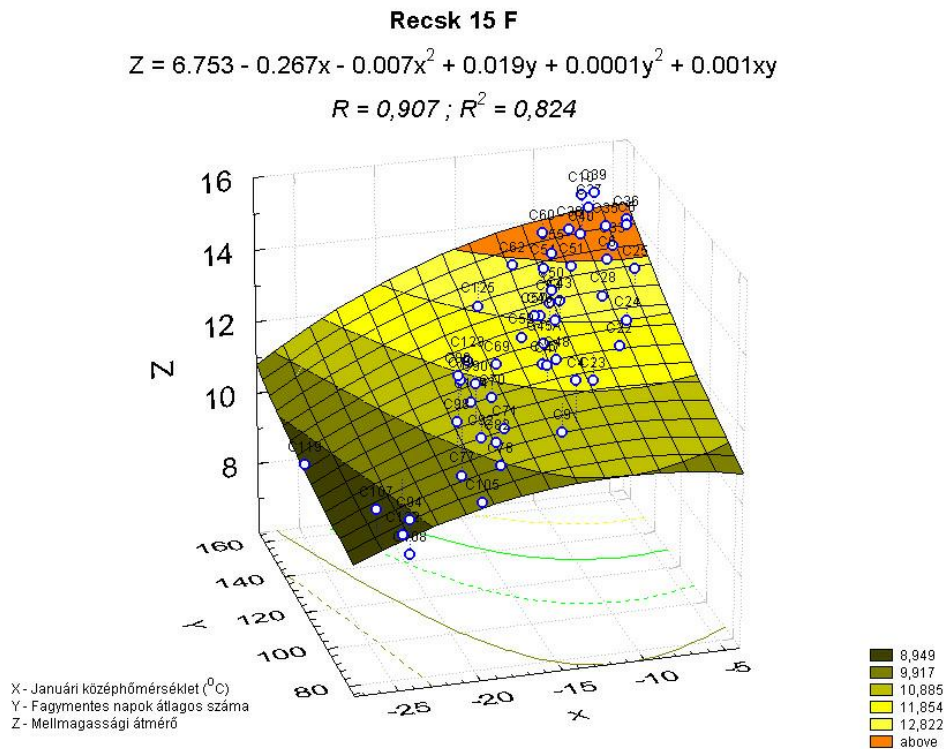
Jelmagyarázat:  $P$  = polimorf génhelyek százaléka;  $A$  = génhelyenkénti átlagos allélszám;  $A_e$  = effektív allélszám;  $H_e$  = heterozigóta-arány;  $G_{ST}$  = a fajon belül, populációk között mért differenciáltság.

Az elemzésben a fajonkénti populációk száma átlagosan 12, a vizsgált lókuszok száma 17 volt.

A 2. táblázat utolsó oszlopa a fajon belüli genetikai differenciálódás mértékét mutatja. A számított  $G_{ST}$  érték a fajon belül mért összes genetikai variabilitás azon részét adja meg, amely a populációk közötti genetikai különbségekre vezethető vissza. Feltűnő, hogy az erdei fák populációk közötti differenciáltsága alacsony ( $G_{ST} = 0,085$ ). A lágyszárú fajok esetében ellentétes tendenciák figyelhetők meg, populációk közötti differenciáltságuk minden összehasonlításban magasabb.

Az adatok értelmezéséhez meg kell jegyezni, hogy a fás növények csekély térbeli differenciáltságát a terepi kísérletek eredményei nem igazolják (6. ábra). Az ellentmondás magyarázata, hogy az alkalmazkodás szempontjából meghatározó kvantitatív tulajdonságok (rügyfakadás időpontja, a tenyészidőszak hossza, növekedési erély stb.) változatossága nem követi

a többnyire semleges izoenzim-változatosság mintázatát, mert eltérő szelektív hatások alakítják. A különböző adaptív értékű tulajdonságok a fajon belül egymástól független, eltérő differenciáltságot mutatnak, ez a fás növényekre egyértelműen kimutatható (Mátyás 2002a).



6. ábra. Kontinentális léptékű klín: eurázsiai erdeifenyő populációk átlagos 15 éves kori mellmagassági átmérője az eredeti származási helyszín januári középhőmérséklete (X) és fagymentes napok száma (Y) függvényében. A recski nemzetközi származási kísérlet adataiból készült válaszregresszió (szerk. Nagy L.)

A fás növényeket most már külön elemezve, érdemes megvizsgálni, hogy milyen hatást gyakorol a genetikai diverzitás strukturáltságára az elterjedési terület nagysága, a génáramlás és szaporodás módja. Az eddigiek alapján feltételezhető, hogy a taxonómiai hovatartozás által is meghatározott faji genetikai rendszer (ivari megoszlás, párosodás és magterjedés módja stb.) és az ökoszisztémában betöltött szerep is befolyást gyakorol a genetikai változatosság evolúciósan kialakult mintázatára és mértékére. Ezt szemlélteti a 3. táblázat.

A diverzitás különbségei a földrajzi áreanagyság és a párosodási típus (pollen vektor) tekintetében minden fontosabb genetikai paraméterre szignifikánsak. Láthatólag ez az a két tényező, amely a fajon belüli diverzitásra a legnagyobb hatással van. Az endemikus fajok genetikai diverzitása csak harmada a nagy áreájú fajokénak.

A párosodási rendszert tekintve, az öntermékenyülő és a vegyes megporzású fajok diverzitása alacsony, csak töredéke az idegentermékenyülő fajokénak. A különbséget elsősorban a polimorf lókuszek számában mutatkozó eltérés okozza. Figyelemre méltó, hogy a kizárólag ivaros úton szaporodó és az ivartalanul is szaporodó fajok között van eltérés, az ivartalanul is szaporodó fajok diverzitása szignifikánsan nagyobb. A meglepő eredmény lehetséges magyarázata, hogy az ivartalan szaporodás lehetőséget teremt „sikeres” genotípusok fenntartására, a szegregációs teher csökkentésére. Ezáltal ezek a fajok a drifthatásoknak jobban ellenállnak, a genotípusok élettartama pedig potenciálisan hosszabb.



3. táblázat: Hosszú életű fás növényfajok enzimplókuszkokra számított diverzitása különböző csoportosításokban (Hamrick et al., 1992 adataiból in: Mátyás 2002a, egyszerűsítve)

Kategória	Vizsgált fajok száma	<i>P</i>	<i>A</i>	<i>A<sub>e</sub></i>	<i>H<sub>e</sub></i>	<i>G<sub>ST</sub></i>
<i>Taxonómiai hovatartozás</i>		**	*	NSz	NSz	*
Fenyők	89	71,1	2,38	1,22	0,17	0,073
Lombfák	102	59,5	2,10	1,26	0,18	0,102
<i>Elterjedés (área)</i>		***	*	***	***	*
Endemikus	20	42,5	1,82	1,09	0,08	0,141
Szűk	45	61,5	2,08	1,22	0,17	0,124
Közepes	115	55,7	1,87	1,23	0,17	0,065
Nagy	11	67,8	2,11	1,39	0,26	0,033
<i>Zonális előfordulás</i>		**	**	NSz	NSz	
Boreális	26	82,5	2,58	1,28	0,21	
Mérsékelt övi	122	63,5	2,27	1,22	0,17	
Szubtrópusi	5	62,2	1,89	1,21	0,17	
Trópusi	38	57,9	1,87	1,28	0,19	
<i>Párosodási típus, vektor</i>		***	**	**	***	NSz
Öntermékenyülő	1	11,0	1,15	1,03	0,03	—
Vegyes/állat	11	29,9	1,51	1,12	0,08	0,122
Idegenporzó/állat	51	63,2	2,18	1,30	0,21	0,099
Idegenporzó/szél	128	69,1	2,31	1,23	0,17	0,077
<i>Szaporodásmód</i>		NSz	NSz	***	**	
Ivaros	176	64,4	2,23	1,23	0,17	
Ivaros és ivartalan	15	72,7	2,12	1,39	0,25	
<i>Szukcessziós stádium</i>		NSz	NSz	NSz	NSz	
Korai	8	44,6	1,67	1,17	0,14	
Középső	58	65,6	2,18	1,23	0,17	
Klimax	125	66,0	2,27	1,25	0,18	

*Jelmagyarázat:* 1. 2. táblázat. Az alcímsorokban az osztályok közötti különbségek szignifikanciaszintje van feltüntetve (\* = 5%, \*\* = 1 %, \*\*\* = 0,1 %; NSz = nem szignifikáns).

A zárvatermőkkel összehasonlítva a fenyők polimorf lókuszaránya és a lókuszonkénti allélszáma nagyobb. (Ezt megerősítik a boreális zónára vonatkozó paraméterek is, amelyek elsősorban fenyők adatain alapszanak.) A lombfák előrehaladottabb evolúciós státusza tehát a diverzitásban nem mutatkozik meg. Bár tendenciájában kivehető, statisztikailag nem igazolható az a megállapítás sem, hogy a korai szukcessziós stádiumú fajok (r-stratégisták, pionírok) diverzitása mérsékeltebb, mint a kései stádiumok klimaxfajaié.

A fazon belüli, populációk közötti különbségek tekintetében is jelentős az áreanagyság hatása. A populációk közötti különbségek okozta diverzitás-részarány ( $G_{ST}$ ) határozottan nagyobb az endemikus és szűk elterjedésű fajok esetében, míg a közepes és nagy elterjedésű fajok  $G_{ST}$  értékei csekélyek. Az endemikus fajok esetében erre az adhat magyarázatot, hogy a populációk gyakorta kicsik és izoláltak, ami akadályozza a génáramlást és a drifthatás révén populációk között nagyobb különbségeket eredményez.

Öntermékenyülő, vegetatívan is szaporodó, illetve apomiktikus fajok esetében populációk között nagyobb genetikai differenciáltságot feltételezhetünk, mint az idegen-termékenyülőknél. A génáramlás gyengése egyúttal a genetikai sodródás mértékét is növeli.

Az elemzés megerősíti, hogy a széles elterjedésű, idegen-termékenyülő, apró magvú, szélporozta fajok (pl. fenyők) fajon belüli diverzitása nagy, de a szomszédos populációk közötti eltérések az erős génáramlás miatt kisebbek, mint más csoportokban. A populációk közötti génáramlás hatására a nagy és összefüggő elterjedésű fenyő fajok esetében élesen kirajzolódó klínális változatossági mintázat figyelhető meg a kvantitatív jellemzőknél, amely szorosan korrelál a mezoklimatikus paraméterekkel (Nagy, Mátyás 2001, Mátyás, Nagy 2005). A szélporzó erdeifenyő erre jó példát szolgáltat (6. ábra). A rovarporzó fajok esetében viszont kevésbé hatékony génáramlást feltételezhetnénk, de ezt az adatok nem igazolják (3. táblázat).

Végül feltehető a kérdés, hogy van-e valamilyen belső sajátossága a fás (fanerofita) életformának, ami a diverzitás magas szinten tartását idézi elő. Bár ez a kérdés közvetlenül nem válaszolható meg, a fás növények életformája és genetikai rendszere önmagában alkalmassá teszi ezeket a fajokat arra, hogy több diverzitást halmozzanak fel, mint más fajok. A magas termet önmagában is hozzájárul ahhoz, hogy a fás növények virágpora nagyobb távolságokat képes megtenni, ez is segíti a diverzitás fenntartását.

Emlékeztetni kell arra, hogy a fás fajok csoportosításához használt életmódjellemzők a diverzitásban mutatkozó különbségek mindössze 34 százalékát magyarázzák fajszinten. A fennmaradó eltérések magyarázatát elsősorban a faj evolúciós múltjában kell keresni. Így azok a fajok, amelyek életmódjukhoz képest aránylag csekély diverzitást mutatnak fel, nagy valószínűséggel evolúciós „palacknyakon” mentek keresztül a geológiai múltban (pl. a szurkosfenyő (*Pinus resinosa*) l. Mátyás 2002a).

## „Evolúciós ökológiai axiómák” az erdészetben

Az erdészet valószínű az egyetlen természeti ágazat, ahol az evolúciós ökológia szempontjai közvetlen gazdasági jelentőséggel bírnak, és azokat inkább megsejtett, mint bizonyított „erdészeti axiómák” formájában a gyakorlat eddig is - a lehetőségekhez mérten - figyelembe vette.

Bár ezeket az „axiómákat” konkrétan ritkán fogalmazzák meg, de az erdészeti gondolkodásban implicite mindig jelen vannak. A szaporítóanyag források felhasználása és a természetközeli gazdálkodás szempontjából a legfontosabbak a következők:

1. Az adott termőhelyi feltételekhez való (genetikai) alkalmazkodottság szoros. Általánosan elterjedt vélekedés szerint a fafajok térbeli genetikai változatossága „ökotípusok” formájában jelentkezik.
2. A helyi adottságokat a helyileg alkalmazkodott, őshonos populáció tudja legjobban kihasználni, növekedése és ellenálló képessége a legjobb.
3. A természetes felújítás révén az eredeti faállománnyal azonos genetikai összetételű utódnemzedékhez jutunk.

Az „erdészeti evolúciós ökológiai axiómák” azt sugallják, hogy a genetikai alkalmazkodottság szorosan követi a termőhelyi eltéréseket és optimális génkészlet átörökítését teszi lehetővé. A feltételezés alapja az a neodarwinista felfogás, miszerint a természetes szelekció folyamata képes a megfelelően alkalmazkodott populáció létrehozására. Ma már tudjuk, hogy a „tökéletes” alkalmazkodásnak nemcsak ökológiai, hanem genetikai korlátai is vannak, és ebben a fás növények előbb ismertetett genetikai sajátosságai, életmódja, szaporodásbiológiája és hosszú élettartama is szerepet játszik (Mátyás 2002b).

Az utóbbi évek genetikai kutatási eredményei alapján ezért az erdőművelésben az „erdészeti evolúciós ökológiai axiómák” árnyaltabb értelmezése szükséges. Ezeket az alábbiak szerint foglalhatjuk össze:

- a diverzitás genetikai szintű törvényszerűségei több vonatkozásban feltűnő analógiát mutatnak a faji szintű diverzitás törvényszerűségeivel, ami a hatásmechanizmusokban rejlő inherens rokonságot jelzi;
- a populációk termőhelyhez való genetikai alkalmazkodottsága még őshonosság esetén sem tökéletes, genetikai, történeti, ökológiai természetű korlátok miatt. Az alkalmazkodottság térbeli strukturáltsága fajonként eltérő lehet, sőt különböző adaptív tulajdonságokra is - a korlátozó tényezők és genetikai csereviszonyok függvényében - eltérő változatossági mintázatot mutathat;
- az eltérő szelektív hatású termőhelyek mintázatát nem követik az adaptáció során kialakult genetikai struktúrák, az adaptívan homogén körzetek termőhelye jelentősen inhomogén lehet [7];
- egy adott populáció természetesen felújult utódnemzedéke a komplex genetikai hatások miatt génkészletében eltér a szülőnemzedékétől;
- a lokálisan adaptálódott populációk ökológiai értéke összefüggésben van a helyi környezet szelekciós nyomásának erősségével - minél szélsőségesebb a környezet, annál fontosabb a megfelelően adaptálódott populáció alkalmazása;
- *az erdőgazdálkodási beavatkozások evolúciós következményekkel járnak, a génkészletre gyakorolt hatás ma már genetikai markerekkel kimutatható;*
- átlagos feltételek mellett az alkalmazkodottság genetikai tartaléka a populációk szintjén elegendően nagy ahhoz, hogy szakszerű szelektív beavatkozásokat lehetővé tegyen;
- a klímaváltozás trendje ismeretében felül kell vizsgálni az eddigi, statikus szemléletű szaporítóanyag-forgalmazási előírásokat;
- Az előrejelzett (és részben már jelentkező) szélsőségekhez alkalmazkodás tekintetében *a migráció szerepe elhanyagolható a plaszticitással, a perzisztenciával szemben!*
- Fentiek miatt határozott elsőbbséget kell biztosítani a kedvezőbb fenotípusos plaszticitással rendelkező populációknak.

### A tapasztalt változatosság genetikai, ökológiai és történeti-evolúciós értelmezése

Hutchinson (1959) híres kérdését, hogy vajon miért létezik annyi faj, analóg módon a fajon belüli változatosságra is feltehetjük: miért olyan nagymértékű a természetes változatosság nemcsak az adaptívan semleges, hanem a bizonyíthatóan adaptív tulajdonságok esetében is, amilyenek pl. az éves növekedési ciklus hossza, a fenológiai viselkedés, vagy a magtermőképesség. A kérdés megválaszolása történeti-evolúciós, genetikai és ökológiai megközelítésben más-más szempontokat emel ki.

*Az ökológiai értelmezés* szerint a változatosságot a környezeti feltételek időbeni és térbeni fluktuációja, egyenetlen eloszlása őrzi meg. Úgy tűnik, hogy ez a magyarázat nemcsak az ökoszisztémák faji diverzitása szintjén, hanem a fajon belüli genetikai változatosság szintjén is analóg módon értelmezhető.

*A genetikai értelmezés* szerint a változatosságot a különböző irányított és véletlen genetikai folyamatok szimultán dinamikája tartja fenn, tehát a természetes szelekció, mutáció, génáramlás/izoláció, drift, beltenyésztés egymást kölcsönösen gyengítő vagy erősítő folyamatai. Hozzájárulnak ehhez a faji genetikai rendszer korlátai is, mint a genetikai cserearányok, genetikai korrelációk, a poligénes tulajdonságok öröklődése stb. (Mátyás 2002a).

*A történeti-evolúciós okok* véletlenszerű, hosszú távú folyamatok, mint a fajképződés, helyi- vagy teljes fajkihalások, új élőhelyek kolonizálása vagy a visszavonulás refúgiumokba. Ezek a jelenségek földtörténeti és klíma-oszcillációs eseményekkel függnek össze, és geneti-

kai lenyomatuk a faj génkészletében visszamarad. A hosszú generációs idejű fás növények esetében ez a hatás jelentős és jól ki is mutatható (pl. Petit et al. 2002, Davis 2001).

Végül ki kell emelni a jelenkori genetikai diverzitásviszonyok alakulásában az ember szerepét is. Az *antropogén eredetű hatások* nemcsak a háziasított fajok, hanem az erdei fafajok esetében is kimutathatók, pl. az erdőművelési beavatkozások tekintetében (Mátyás, Borovics, Führer 2005).

### Hasznosítás és védelem egyensúlya: ökoszisztéma szemlélet

Az evolúcióökológiai elvekre épülő új erdészeti paradigma a sokféleség és alkalmazkodóképesség megőrzését dinamikus megközelítésben valósítja meg: a folyamatfenntartás, a védelem és a hasznosítás differenciált összehangolása révén. Az élő rendszerekben folytatott, ökológiailag fenntartható gazdálkodás természettudományos alapokra épülő mérnöki feladat, amely azonban nem nélkülözheti a társadalmi szempontok figyelembevételét sem (Mátyás 2001a, b, c).

Az erdőgazdálkodás evolúciós ökológiai alapú megközelítésében az „ökoszisztéma szemlélet” elvei hasznos kiegészítő támpontként szolgálhatnak [8]. Az ökoszisztéma szemlélet a természetes rendszerek hasznosításának, valamint működőképességük és értékeik megőrzésének a koncepciója. A koncepció szerint az ember az ökoszisztémák szerves része, ezért ökológiai, ökonómiai és szociális szempontok összehangolását feladatának tekinti.

Bár az ökoszisztéma szemlélet Biodiverzitás Konvenció által elfogadott alapelvei („Malawi alapelvek” – [8]) korántsem idegenek a tartamos erdőgazdálkodás eddig érvényesített szempontjaitól, érdemes ezek közül néhányat kiemelten értelmezni.

- 1) *Az élő erőforrások hasznosításának célkitűzései társadalmi döntések függvényei.* A társadalom, illetve annak különböző rétegei az ökoszisztémák szerepét és jelentőségét saját gazdasági, kulturális és szociális igényeik szerint ítélik meg. A fogyasztási és egyéb, nem konzumptív szempontokat a hasznosítás során nem lehet figyelmen kívül hagyni. Alapkérdés, hogy mekkora szerepet szánunk az ökoszisztéma erőforrásait hasznosító embernek. A probléma nemcsak az erdővel és ökológiai szolgáltatásaival kapcsolatban merül fel<sup>1</sup>, hanem más természeti erőforrást hasznosító ágazatban is, pl. a tengeri halászatban.
- 2) Az ökoszisztéma szemlélet lényege, hogy *a rendszer struktúrájának és működésének megőrzését kívánja biztosítani.* Az élő rendszer dinamikájának fenntartása, és ahol szükséges, helyreállítása nagyobb jelentőségű a sokféleség hosszú távú fenntartása szempontjából, mint az egyes fajok védelme. A koncepció tehát elsőbbséget biztosít a dinamika megőrzésének a merev, faj-centrikus védelem helyett. Analóg módon ez a követelmény a genetikai diverzitás szintjén is a folyamatfenntartás (=evolúcióképesség megőrzése!) elsődlegességét jelenti a statikus génmegőrzési szemlélettel szemben.
- 3) Az ökoszisztéma szemlélet *egyensúly kialakítására törekszik a diverzitás megőrzése és hasznosítása között.* Ezért a védelmi és gazdálkodási célok merev szétválasztása nem célravezető. A koncepció megkívánja az evolúciós ökológiai szempontok beépítését a gazdálkodás alapelveibe.
- 4) Élő rendszerben folytatott gazdálkodás során figyelembe kell venni az ökoszisztéma-folyamatok időbeni és térbeli hatásait (pl. szomszédos ökoszisztémákra), valamint az ökológiai, genetikai szabályzás késleltetett jellegét. A tervezés és döntéshozás során a *valóságos gazdasági hatások* (pl. externáliák) figyelembevétele alapvető fontosságú.
- 5) Élő rendszerek kezelése során folyamatosan számítani kell *előre nem látott változások* bekövetkeztére. A hasznosítási és védelmi célkitűzéseket ezért rendszeresen felül kell vizsgálni az ökológiai realitások fényében.

<sup>1</sup> Nyilvánvaló, hogy a fa, rost, vad és egyéb termékek mellett pl. a talaj- és vízvédelem, a légköri szénmegkötés, vagy a klímabefolyásolás legalábbis egyenrangúak

Az ökoszisztéma szemlélet tehát nem merev szabályok kialakítására ösztönöz, hanem megfelelő keretet biztosít a gazdálkodás és a védelem szempontjai integrálására (Mátyás 2004d).

## Zárszó

Az elmondottak alapján úgy tűnik, hogy az alkalmazkodást meghatározó genetikai mechanizmusok egymást átfedve, nehezen előrebecsülhető módon működnek, és hatékonyságuk alacsony. Nem szabad azonban elfelejtenünk, hogy a genetikai rendszer funkciója a populáció, a faj (végül: az ökoszisztéma) hosszú távú stabilizációja. A biológiai hálózatok fontos jellemzője, hogy a meghatározó kapcsolatok nagyrészt gyenge kölcsönhatások, a redundancia mértéke jelentős, és a rendszer párhuzamosan szabályozott (degenerált). Éppen a látszólagos feleslegesség és párhuzamosság, és a kölcsönhatások gyengesége biztosítja a metapopuláció és az ökoszisztéma mint hálózat vagy rendszer stabilitását – ez az alapelv, úgy tűnik, molekuláris biológiai vagy akár fizikai rendszerek fenntartásában is fontos (Csermely 2004).

Az ökológiai és genetikai optimálás sokféle korlátozását tapasztalva (pl. van Kleunen, Fisher 2005) a természetes alkalmazkodás tökéletességében, sőt még egy ilyen végállapot elméleti létezésében is kételkedhetünk. Az analógia a fajközösségek nem-egyensúlyi paradigmájával (Pickett et al. 1992, Standovár in: Mátyás 1996) nagyon kézenfekvőnek tűnik.

Az emberi tevékenység évezredek óta nem múltak el nyomtalanul az erdei ökoszisztémák tekintetében sem. A ma „természetesnek” vélt állapot is egyfajta ember-természet koevolúció eredménye. Ami új, az a felismerés, hogy beavatkozásunkkal befolyásoljuk az evolúciót. A kérdés akkor nyer etikai dimenziót is, ha a populáció, az ökoszisztéma létének, diverzitásának értéket tulajdonítunk, még ha nagyon homályosan látjuk is, miben áll ez. Az érték mivoltának meghatározására irányuló próbálkozások – amint elhagyjuk a társadalmi hasznosság kategóriáját – eddig nem jártak sok sikerrel. Még a természetfilozófus Aldo Leopold posztulátuma<sup>1</sup> is igazán csak akkor érvényesíthető, ha feltételezzük, hogy az alkalmazkodott fajnak, illetőleg az ökoszisztémának van egy stabil, optimális állapota. Bármennyire is tisztázatlan a kép, a természetközeli erdei ökoszisztémák evolúcióképessége fenntartásától nehéz elvitatni a természetfilozófiai értelemben vett etikai jelentőséget.

Rövid távon szemlélve, az erdei fafajokban felhalmozott adaptív változatosság egyfajta *genetikai teherként* is értelmezhető. A faji élettartam távlatában azonban — tehát átlagosan mintegy 5-10 millió év viszonylatában — ez a genetikai teher evolúciós előnynek bizonyult és a fajok túlélését tette lehetővé drasztikus és sokszor katasztrofális környezetváltozások dacára is. Az utóbbi évtizedekben gyűjtött bizonyítékok igazolják a fás életforma evolúcióökológiai hatását a fafajok példátlan mértékű genetikai diverzitására. Az erdei populációkban *mind egyedi, mind populáció-szinten általánosan tapasztalható, nagymérvű diverzitás felhívja a figyelmet arra, hogy nemcsak a természetbiztonság, hanem evolúciós ökológiai okokból is nagy fontosságot kell tulajdonítani a fásnövények genetikai változatossága fenntartásának* (Mátyás 1998, 2004b, 2005a, Mátyás, Bach 1998, Bach, Mátyás 2002, Mátyás, Bach, Borovics 2004). Mindezek miatt az erdei fák adaptív jelentőségű genetikai differenciáltságát a fatermesztés keretei között is fenn kell tartani, és figyelmet kell fordítani a diverzitás védelmének megoldására az erdőművelés különböző munkafázisaiban, mint amilyen a genetikai erőforrások kiválasztása és fenntartása, a szaporítóanyag-termesztés, a faállomány-nevelés. Ez a genetika, ökológia és evolúcióbiológia szempontjainak beépülését kívánja meg, mind az

---

<sup>1</sup> Egy lépés akkor helyes, ha a biotikus közösség integritását, stabilitását és szépségét segít megtartani.

erdőgazdálkodás, mind a természetvédelem gyakorlatába (Mátyás 1999a, Mátyás et al. 1998, Teissier, Mátyás, Paule 1999, Koskela et al. 2003). Az erdei fafajok szaporodásbiológiai és adaptációs jellegzetességei miatt ezek a feladatok csak nemzetközi együttműködésben oldhatók meg eredményesen (Mátyás 2000b, Turok, Mátyás 2000)

Végül, minden jövőkutatás és klíma-szcenárió modellezés dacára a földi környezet jövője kifürkészhetetlen marad. Ez a körülmény is óvatosságra kell intsen az erdei ökoszisztémák jövőbeni kezelésével kapcsolatban.

## Jegyzetek

[1]

2004. november 24-én pusztító erejű orkán csapott le a Tátra-alja erdőségeire. Percek alatt három millió köbméternyi faanyagot terített a földre és több ezer hektárnyi területet tett pusztasággá a Kárpát-medence turisztikailag talán legértékesebb övezetében. Szlovákia környezetvédelmi minisztere órákon belül nyilatkozatot tett közzé arról, hogy a katasztrófa kiváltó oka az ökológiai feltételeket figyelmen kívül hagyó erdőgazdálkodás, a nem megfelelő eredetű szaporítóanyag használata.

Nem sokkal korábban (2004 februárjában) a magyar sajtóban széles visszhangot váltott ki a Honvédelmi Minisztérium terve a Zengőn létesítendő radarállomásról. Egy idézet az akkori lapokból jól jellemzi a közhangulat emocionális töltését: „az erdészet biztonsági őreivel és favágóival szemben az egyházi dalokat és Himnuszt éneklő tüntetők győztek.”

[2]

A paradigma egy adott korszak általánosan elismert tudományos eredményeinek, vélekedéseinek köre, amely megalapozza a szakmai problémák megoldását. A fogalmat megalkotó Th. Kuhn (1984) szerint a paradigmák a tudományban tapasztalható forradalmak nyomán alakulnak ki és váltják fel a korábbi nézeteket.

[3]

Az evolúciós ökológia a természetes populációk alkalmazkodását és létezésének kényszerfeltételeit vizsgálja. Ez a jellegzetesen transzdiszciplináris tudományterület a századvég hozadéka. A 20. század második felében ért be a felismerés, hogy a populáció szintjén zajló folyamatok megismerése nemcsak az ökológia alapkérdése, hanem a genetikáé és az evolúcióbiológiáé is. Míg az egyes tudományterületeken folytatódott az elkülönült, egyre specializáltabb kutatás, a határterületeken megjelentek a szintézist kereső munkák, amelyek ezt a szakterületet a három háttértudomány legváltozatosabb kombinációról nevezték el: génökológia, ökológiai genetika, evolúciógenetika, evolúciós ökológia.

A szinte azonos célú irányzatok tartalma, fő érdeklődési területe inkább történeti, mintsem racionális okokból különül el. Az előadás szempontjából legfontosabb két irányzatból (ökológiai genetika illetve evolúciós ökológia) a mai ökológiai genetika elsősorban a molekuláris szinten kimutatható (és emiatt elsősorban adaptívan semleges) genetikai mintázatokat kutatja. Az evolúciós ökológia az adaptáció szélesebb, elsősorban kvantitatív bélyegekre alapozó megközelítése. A három tudományterület hazai első szintézisét Vida (1981) kezdeményezte, közelmúltjáról Pásztor (2004) számolt be. Mivel a gyakorlatban (terepen!) a szelekciós folyamatok, a fitness szabályozása a fenotípus kvantitatív tulajdonságain keresztül érvényesülnek, az előadottak inkább az evolúciós ökológiához sorolhatók. Mint az előadottakból kitűnik, az erdészet az egyetlen gazdálkodási ág, amely ennek a tudományterületnek közvetlen hasznosítója, ezért nem véletlen, hogy valószínű elsőként, a szerző alapított olyan tanszéket 1998-ban, amely egyesítette az ökológia és genetika tudományterületét. Az erdei ökoszisztémák kutatásában egyébként a két terület elkülönülése változatlan (Mátyás 2006a).

[4]

A spontán migrációt, illetőleg pontosabban a kolonizációt tételezi fel a legtöbb olyan előrejelzés, amely a mérsékelt égövben a várható klímaváltozási forgatókönyvek vegetációra gyakorolt hatását vizsgálja. Ebben a vonatkozásban nincs különbség az ökológiai indíttatású és a genetikai elemzések között. Néhány újabb populációgenetikai elemzés még azt is feltételezi, hogy nemcsak a fajok, hanem

a helyi klímához adaptálódott „klímátípusok” is spontán vándorlásra képesek (Tchebakova et al. 2005, Rehfeldt et al. 2003).

Saját vizsgálataim alapján egyértelműen igazolható, hogy még az optimistább forgatókönyvek feltételezése mellett sem képzelhető el a fás növények spontán migrációja. Az izotermák észak felé tolódásának sebessége ugyanis egy teljes nagyságrenddel gyorsabb, mint a paleoökológiai vizsgálatok alapján meghatározható spontán kolonizációs előrehaladás (Mátyás 1997, 2006b). A 20. század második felében bekövetkezett melegedés által kiváltott spontán erdőhatár-eltolódás szemléletesen igazolja ezt pl. a déli Uralban (Mátyás 2006c).

Ki kell hangsúlyozni, hogy még a lehetséges mértékű spontán vegetációs eltolódásnak sincsenek meg a feltételei Európában. Azzal, hogy gyakorlatilag a teljes európai erdőterületet tervszerű erdőgazdálkodás múltja és jelene határozza meg, a spontán folyamatok érvényesülésének nincsenek esélyei (Mátyás 2005b).

[5]

A „fajok eredeté”-ben (Darwin 1906) erről így írt: *"Natural selection tends only to make each organic being as perfect as, or slightly more perfect than, the other inhabitants of the same country with which it comes into competition... (it) will not produce absolute perfection, nor do we always meet, as far as we can judge, with this high standard under nature"*. (A természetes szelekció minden élőlényt csak annyira vagy kicsit jobban tökéletesít, mint amilyenek az ugyanott tenyésző és vele versengő más élőlények... így nem hoz létre abszolút tökéletességet, és megítélésünk szerint ilyen magas színvonalat a természetben ritkán találunk. - A szerző fordítása) Hozzátehetnénk, hogy az „abszolút tökéletesség” meghatározhatatlansága önmagában is jelzi, hogy a szelekció eredménye csak a pillanatnyi optimális állapotra törekvés lehet.

[6]

Azonos enzim többféle izomréjének egyidejű megjelenése a populációban az enzimet meghatározó gén többféle változatának jelenlétét jelzi, vagyis a populáció egyedei *a vizsgált génhelyre (lókuszra) nézve polimorfok*. A diverzitás mértékét emellett a megvizsgált genotípusok közül a heterozigótának talált egyedek százalékos aránya is jól jellemzi.

Nagyszámú növény- és állatfaj enzim-polimorfizmusát elemezve megállapítható, hogy a diverzitás átlagos értékei a szárazföldi magasabbrendű élővilágban viszonylag alacsonyak; az enzimeket kódoló génhelyek 28,4%-a polimorf (azaz egynél több allél található) és valamennyi vizsgált génhely átlagában a heterozigóták aránya mindössze 7,3 százalék (Hoelzel, Dover 1991).

[7]

A Brandon (1990) által kidolgozott szelektív környezeti szomszédság (SEN: selective environmental neighbourhood) fogalma alatt azt a területet értik, amelyen belül nincs genotípus x környezet kölcsönhatás a fitness tekintetében, és ennek megfelelően a termőhelyi környezet is homogén. Mivel az ismert okok miatt genetikai eredményeink nem erősítik meg ezt a hipotézist, a magam részéről az adaptívan homogén terület (AHA: adaptively homogenous area) fogalmának bevezetését javasoltam, ahol nem kritérium, hogy a megközelítően azonosan alkalmazkodott populáció szelektíven egységes környezetben legyen lehatárolható (Mátyás 2004a)

[8]

A Rio de Janeiro-i Föld Csúcs határozatainak megvalósításaként létrejött és Magyarország által is ratifikált Biodiverzitás Konvenció alapelveként fogadta el az ökoszisztéma szemlélet (ecosystem approach) érvényesítését a természetes élő rendszerek hasznosításával kapcsolatban.

A koncepció részleteit a Részes Felek Konferenciáin dolgozták ki, ebben a szerző is résztvett. 1998-ban, egy Malawiban megtartott workshop során határozták meg az ún. „12 Malawi alapelvet”, amely az ökoszisztéma szemlélet legfontosabb elemeit definiálja. A Részes Felek VI. konferenciája (2002, Hága) arról is határozott, hogy össze kell vetni a tartamos erdőgazdálkodás és az ökoszisztéma szemlélet alapelveit és megvalósítási tapasztalatait (Mátyás 2004d).

**Idézett irodalom**

- ASZTALOS I. (2005): Paradigmaváltás vagy tulajdonosváltás? *Erd. Lapok CXL* 1: 32
- BACH I. – MÁTYÁS Cs. (2002): Fafaj-választás és szaporítóanyag ellátás gazdasági célú erdőtelepítésekben. *ERTI Kiadv.*, 16: 39-56
- BEAULIEU, J. – RAINVILLE, A. (2005): Adaptation to climate change: genetic variation is both a short- and long term solution. *The Forestry Chronicle*, Montreal, 81: 5, 701-709
- BRANDON, R. (1990): Adaptation and environment. Princeton University Press, New Jersey
- COMPS, B. – MÁTYÁS Cs. – GEBUREK, T. – LETOUZEY, J. (1998): Genetic variation in beech populations along the Alp chain and in the Hungarian basin. *Forest Genetics*, 5: (1) 1-9
- CSERMELY P. (2004): A gyenge kölcsönhatások ereje a stresszfehérjéktől a szociális hálózatokig. *Magyar Tudomány*, 12: 1318-1324
- DARWIN, Ch. (1906): The origin of species. London, J. Murray
- DAVIS, M.B. – SHAW, R.G. (2001): Range shifts and adaptive responses to quaternary climate change. *Science*, 292: 673-679
- FÜHRER E. – MÁTYÁS Cs. (2005): A klímaváltozás hatása a hazai erdők szénmegkötő képességére és stabilitására. *Magyar Tudomány*, 7: 837-841
- GEBUREK, Th. (2005): Genetic diversity in forest trees – its importance and potential human impact. In: Th. Geburek, J. Turok (eds.): Conservation of forest genetic resources in Europe. *Arbora*, Zvolen, 437-463
- HAMRICK, J.L. – GODT, J.W. – SHERMAN. BOYLES, S.L. (1992): Factors influencing levels of genetic diversity in woody plants. *New Forests*, 6: 95-124
- HOELZEL, A.R. – DOVER, G.A. (1992): Molecular genetic ecology. IRL Press, Oxford
- HUTCHINSON, G.E. (1959): Homage to Santa Rosalia, or Why are so many animals? *Am. Naturalist*, 93: 145-159
- JABLONKA, E. – OBORNY, B. – MOLNÁR, I. – KISDI, É. – HOFBAUER, J. – CZÁRÁN, T. (1995): The adaptive advantage of phenotypic memory in changing environments. *Phil. Trans. Royal Soc. London*, Ser. B, 350: 133-141
- KOSKELA, J. – deVRIES, S. – Gil, L. – MÁTYÁS Cs. – RUUSANEN, M. – PAULE, L. (2003): Silviculture and conservation of forest genetic resources for sustainable forest management. In: Beaulieu, J. (ed.): Proceedings of Symp. N. Am. For. Comm. and IUFRO, 9-19
- KUHN, Th. (1984): A tudományos forradalmak szerkezete. Gondolat, Budapest
- LINDGREN, D. – PAULE, L. – XIHUAN, S. – YAZDANI, R. – SEGERSTRÖM, U. – WALLIN, J.E. – LEJDEBRO, M.L. (1995): Can viable pollen carry Scots pine genes over long distances? *Grana* 34: 64-69
- MARTIENSSEN, R.A. – COLOT, V. (2001): DNA methylation and epigenetic inheritance in plants and filamentous fungi. *Science*, 293: 1070-1074
- MÁTYÁS, Cs. (1990): Adaptation lag: a general feature of natural populations. Invited lecture. Jt. Meet. Genetics & Breeding, Western For. Genet. Assoc.- IUFRO, Olympia, Wash. Paper no. 2.226, 10 p.
- MÁTYÁS Cs. (1994): Egy megújítható erőforrás hasznosításának évszázados tanulságai. *Magyar Tudomány*, 10: 1184-1188
- MÁTYÁS Cs. (1996): Erdészeti ökológia. Mezőg. Kiadó, Budapest
- MÁTYÁS Cs. (1997a): A feltételezett klímaváltozáshoz adaptálódás genetikai és migrációs feltételei és korlátai. In: Tar K., Vig P. (szerk.): II. Erdő és Klíma Konferencia, Sopron: Soproni Egyetem, 18-24
- MÁTYÁS Cs. (1997b): Perspectives of forest genetics and tree breeding in a changing world. IUFRO World Series, Vienna, No. 6. 160 p.
- MÁTYÁS Cs. (1997c): Genetics and adaptation to climate change: a case study of trees. In: Huntley, B., W. Cramer, A.V. Morgan [et mult.] (eds.): Past and future rapid environmental changes: the spatial and evolutionary responses of terrestrial biota. Frankfurt: Springer-Verlag, 357-369
- MÁTYÁS Cs. (1998): Az erdei fás növények génmegőrzési alapelveinek kidolgozása. In: A biológiai alapok hasznosítása az erdőszetben. OMMI, Budapest, 1-20
- MÁTYÁS Cs. (ed.) (1999a): Forest genetics and sustainability. (Forestry Sciences; Vol. 63.) Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 287 p.



- MÁTYÁS Cs. (1999b): Molekuláris markerek alkalmazása az erdészeti növények nemesítésében. In: Hajósne Novák M. (szerk.): A genetikai variabilitás a növénynevelésben: Molekuláris diagnosztika. Budapest: Mezőgazdasági Kiadó, 65-73
- MÁTYÁS Cs. (2000a): Naturnähe und Stabilität in veränderter, unsicherer Umwelt. *Österr. Forstzeitung*, 9: 10-11
- MÁTYÁS Cs. (szerk., 2000b): Páneurópai kezdeményezés az erdők védelmére. MTA Erdészeti Biz. – FM Erd. Hiv., Budapest, 86 p.
- MÁTYÁS Cs. (2001a): A genetika hozzájárulása a tartamos erdőgazdálkodáshoz. *MTA Agr. Tud. Oszt. Közl.* 325-327
- MÁTYÁS Cs. (2001b): Fragen zum naturnahen Waldbau und Antwort eines Forstgenetikers. In: Nachhaltige Nutzung forstlicher Genressourcen: 24. Internationale Tagung der Arbeitsgemeinschaft für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung, Pirna, Sächs. Landesanst. f. Forsten, Graupa, 30-32
- MÁTYÁS Cs. (2001c): Diversität und Stabilität im Ökosystem - Bedeutung für die Waldbewirtschaftung und Generhaltung. *Media Naturae*, Wien: Universität für Bodenkultur, 11 p.
- MÁTYÁS Cs. (2002a): Erdészeti-természetvédelmi genetika. Mezőgazda Kiadó, Budapest: 422 p.
- MÁTYÁS Cs. (2002b): Can advantages of natural regeneration be challenged by genetics? In: Meier-Dinkel, A., W. Steiner (eds.): Forest tree breeding in an ecologically oriented forest management system, Frankfurt: Sauerlaenders Verlag, 51-63
- MÁTYÁS Cs. (2002c): Use of long-term field trial datasets in forestry to model ecosystem responses to environmental change. In: D.J. Rapport, W.L. Lasley, D.E. Rolston [et al ] (eds.): Managing for healthy ecosystems, Boca Raton, Florida: Lewis Publishers, 481-487
- MÁTYÁS Cs. (2004a): Population, conservation and ecological genetics. In: J. Burley, J. Evans, J. Youngquist (eds.): Encyclopedia of Forest Sciences, Oxford: Elsevier Science Publ, 188-197
- MÁTYÁS Cs. (2004b): Veszélyeztetett fajok, populációk megőrzésének genetikai szempontjai, különös tekintettel fás növényekre. *Term.véd. Közl.*, 11: 391-402
- MÁTYÁS Cs. (2004c): A természetes növénytakaró, az erdő klímaérzékenysége. *Természet Világa*, 2004/II különszám 70-73
- MÁTYÁS Cs. (2004d): Ökoszisztéma szemlélet, a biodiverzitás megőrzésének eszköze. In: Fűhrer E., Molnár S. (szerk.): *Erdő-fa NKFP kutatási projekt zárójelentése*. Nyugat-Magyarországi Egyetem, Sopron 15-19 (Kéziratban)
- MÁTYÁS Cs. (2005a): Veszélyeztetett fajok védelmének genetikai szempontjai. *Erdészeti Kutatások*, 91(2002-2004 köt.): 205-214
- MÁTYÁS Cs. (2005b): Expected climate instability and its consequences for conservation of forest genetic resources. In: Geburek, T., J. Turok (eds.): Conservation and management of forest genetic resources. Arbora Publ., Zvolen, 465-476
- MÁTYÁS Cs. (2006a): Migratory, genetic and phenetic response potential of forest tree populations facing climate change. *Acta Silvatica et Lignaria*, 2: 33-46
- MÁTYÁS Cs. (2006b): Az előrejelzett klímaváltozás és a magyar erdőtakaró sorsa. In: Fekete G. – Varga Z. (szerk.): Magyarország tájainak növényzete és állatvilága. MTA Társad.tud. Kut. Központ, Budapest, 420-424
- MÁTYÁS Cs. (2006c): Vándorló erdők. *Természet Világa*, 137. 10: 448-450
- MÁTYÁS Cs. – BACH I. (1998): Erhaltung forstgenetischer Ressourcen in Ungarn mit besonderer Berücksichtigung von seltenen und bedrohten Mischlaubholzarten. In: T. Geburek, B. Heinze (eds.): Erhaltung forstgenetischer Ressourcen im Wald. Landsberg: Ecomed Verl., 170-177
- MÁTYÁS Cs. – BACH I. – BOROVIČS A. (2004): A szaporítóanyag-gazdálkodás és erdőfelújítás genetikai szempontjai a természetközeli erdőgazdálkodásban. In: Solyomos R. (szerk.): Erdő- és fagazdaságunk időszzerű kérdései. MTA/FVM, Budapest, 225-236
- MÁTYÁS Cs. – BOROVIČS A. – FÜHRER E. (2005): Minőségi fatermesztés és biodiverzitás. In: Solyomos R. (szerk.): Erdő- és fagazdaságunk időszzerű kérdései. MTA/FVM, Budapest. 83-94
- MÁTYÁS Cs. – FÜHRER E. – GERGÁČS J. – KOSZTKA M. – MÉSZÁROS K. – RÉDEI K. (1998): Az erdőgazdálkodás stratégiája a következő évszázad és az EU csatlakozás küszöbén. In: Solyomos R. (szerk.) Erdő-, Vad- és Fagazdaság, (Stratégiai Kutatások a Magyar Tudományos Akadémián) MTA, Budapest, 150-157

- MÁTYÁS Cs. – NAGY L. (2005): Genetic potential of plastic response to climate change. In: M. Konnert (ed.): Tag.Ber., Forum Genetik und Wald, Teisendorf, 2004. 55-69
- MÁTYÁS Cs., – YEATMAN, C.W. (1987): A magassági növekedés adaptív változatosságának vizsgálata *P. banksiana* populációkban. *EFE Tud. Közl.* 1-2 sz. 191-197
- MÁTYÁS Cs. – VIG P. (szerk.) (2004): Erdő és klíma IV. NYME, Sopron, 328 p.
- NAGY L., – MÁTYÁS Cs. (2001): Modellierung der phenotypischen Variation von eurosibirischen Kiefernherkünften. In: Nachhaltige Nutzung forstlicher Genressourcen: 24. Internationale Tagung der Arbeitsgemeinschaft für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung, Pirna, 2000, Sächs. Landesanst. Forsten, Graupa: 233-234
- NAMKOONG, G. (2001): Forest genetics: pattern and complexity. *Can. Journ. For. Res.* 31: 623-632
- PÁSZTOR E. (2004): Evolúciós ökológia: az adaptációk kutatásának tudománya. *Magyar Tudomány* 1: 49-58.
- PETIT, R., – BORDÁCS S., – MÁTYÁS G., – KREMER, A. [és további 25 szerző] (2002): Chloroplast DNA variation in European white oaks: phylogeography and patterns of diversity based on data from over 2600 populations. *Forest Ecology and Management*, 156: 1-2, 5-26
- PICKETT, S.T.A., – PARKER, V.T. – FIEDLAR, P.L. (1992): The new paradigm in ecology. In: Fiedlar P.L., S. Jain (eds.): Conservation biology. Chapman and Hall, London, 65-88
- REHFELDT, G.E., – TCHEBAKOVA, N.M. – MILYUTIN, L.I. – PARFENOVA, E.I. – WYKOFF, W.R. – KUZMINA, N.A. (2003): Assessing population responses to climate in *Pinus sylvestris* and *Larix* spp. of Eurasia with climate transfer models. *Euras. J. For.Res.* 6-2: 83-98
- SAVOLAINEN, O. – BOKMA, F. – GARCÍA-GIL, R. – KOMULAINEN, P. – REPO, T. (2004): Genetic variation in cessation of growth and frost hardiness and consequences for adaptation of *Pinus sylvestris* to climatic changes. *Forest Ecology and Management*, 197: 79-89
- SKRÖPPA, T. – JOHNSEN, G. (2000): Patterns of adaptive genetic variation in forest tree species: the reproductive element as an evolutionary force in *Picea abies*. In: Cs. Mátyás (ed.): Forest genetics and sustainability. Kluwer Acad. Publ. 49-58
- SOLYMOS R. (2006): Századunk erdőstratégiai célja és feladata. I. - II. rész. *Erd. Lapok*, CXLI 5:135-137, és 6: 173-175
- SOLYMOS R. – KÖHALMY T. – MÁTYÁS Cs. – WINKLER A. (2001): Korszakváltás - szemléletfejlesztés: Erdő-, vad- és fagazdaság. In: MTA Közgyűlési előadások. Millennium az Akadémián, MTA Agrártudományok Osztálya, Budapest, 42-45
- TCHEBAKOVA, N.M. – REHFELDT, G. E. – PARFENOVA, E.I. (2005): Impacts of climate change on the distribution of *Larix* species and *Pinus sylvestris* and their climatotypes in Siberia. Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change. Springer Verl. (in press)
- TESSIER DU CROS, E. – MÁTYÁS Cs. – PAULE, L. (1999): Contribution of genetics to the sustained management of global forest resources. *Forest Genetics* 6: (3) 61-64
- TUROK J. – MÁTYÁS Cs. (2000): Collaboration on forest genetic resources in Europe and national implementation in Hungary. In: Gyulai I. (szerk.): Az Agrobiodiverzitás megőrzése és hasznosítása: Szimpózium Jánossy Andor emlékére, Budapest - Tápiószele: Agrobotanikai Intézet, 125-131
- VAN KLEUNEN, M. – FISCHER, M. (2005): Constraints on the evolution of adaptive phenotypic plasticity in plants. *New Phytologist*, 166: 49-60
- VIDA G. (szerk.) 1981. Az evolúció genetikai alapjai. (Evolúció I.) Natura, Budapest

**A székfoglaló témájában tartott fontosabb előadások 2001-től**

- Mátyás Cs. – NAGY L. (2001): Az erdészeti genetikai erőforrások megőrzése. VII Növ.nemesítési Tud. Napok. MTA Bp. 2001. jan. 23.
- Mátyás Cs. (2001): Genetics and ecosystem stability. EUFORGEN International Course on Conservation of Forest Genetic Resources, Gmunden, Austria, 2001. máj. 1.
- Mátyás Cs. (2001): Provenance research: detecting the spatial dimension of genetic diversity. EUFORGEN International Course on Conservation of Forest Genetic Resources, Gmunden, Austria, 2001. máj. 9.
- Mátyás Cs. - Bach I. (2001): Fafajválasztás és szaporítóanyag-ellátás gazdasági célú erdőtelepítésekben. Erdő- Vad- és Fatudományi Fórum – 2001, MTA Bp. 2001. máj. 11.
- Mátyás Cs. (2001): Limitations for natural regeneration. (Invited lecture). Forest tree breeding in an ecologically oriented forest management system. Niedersaechs. Forstl. Vers. Anst. Escherode, 2001. jun. 28.
- Mátyás Cs. (2002): Do we have the determination and courage for action? Biodiversity Convention, International Biodiversity and Forests Conf., Accra, Ghana, 2002. jan 30.
- Mátyás Cs. (2002): Einführung in die ökologische Genetik. Media Naturae Lehrgang, Universitaet für Bodenkultur, Wien - Sopron, 2002. márc. 22.
- Mátyás Cs. (2002): The Convention on Biodiversity and its significance for the conservation of forest gene resources. EUFORGEN Steering Comm. Meeting, Jönköping, Sweden, 2002. jun. 30.
- Mátyás Cs. (2002): Autochtony in the perspective of evolutionary genetics. Keynote address. IUFRO Meeting on Forest Genetics, Stara Lesná, Szlovákia 2002. aug. 26.
- Mátyás Cs. (2002): Klimatológia és erdészet: párhuzamok és kölcsönhatások. Magyarhoni Földtani Társulat, VI. Világtalálkozó, Sopron, 2002. aug. 23
- Mátyás Cs. (2002):. Klímaváltozás és erdőtakaró – modellezési megközelítések. Erdélyi Magyar Műsz. Tud. Egyesület II. Erdészeti Szakkonf., Ojtoz - Székelyföld, 2002. okt. 12.
- Mátyás Cs. (2002): Konzerváció –genetika? Genetikai szempontok kis populációk védelméhez. I. Magyar Termvédelmi Biológiai Kongresszus, Sopron 2002. nov. 15.
- Mátyás Cs. – Borovics A. – Führer E. (2003): Minőségi fatermesztés és a biodiverzitás. VI. Országos Erdő- Vad- és Fatudományi Fórum, MTA Budapest, 2003. máj. 14.
- Mátyás Cs. (2003): Erdőművelési feladatok a magyar erdőtakaró védelmében. Klimaváltozás és fenntartható fejlődés. Humboldt Alapítvány konferencia, Budapest, 2003. nov. 10.
- Mátyás Cs. (2003): Erdei fák genetikai változatossága és a nemesítés lehetőségei. N.genetikai, N.nemesítési sz.mérn. szí. tképz., SZIE Gödöllő, 2003. dec. 4.
- Mátyás Cs. (2004): The missing link: can the gap between forest genetic research and current ecological problems be bridged? Bundes-Vers.-Anst. f. Forstwirtschaft Hamburg, 2004. febr. 19.
- Mátyás Cs. – BACH I. – BOROVICS A. (2004): A szaporítóanyag-gazdálkodás fejlesztésének tudományos alapjai a természetközeli erdőgazdálkodásban. MTA VII. Erdő- Vad- és Fatudományi Fórum, Budapest, 2004. máj. 11.
- Mátyás Cs. – NAGY L. (2004): Konservativität der Anpassung aus der Sicht eines kontinentalen Kiefernprovenienzversuches. Forum Genetik – Wald – Forstwirtschaft, Teisendorf, Bayern, 2004. szept. 20.
- Mátyás Cs. (2004): Pan-European initiative on conservation of forest genetic resources: implementation and experiences. IUFRO Conf. Forest Genetics and Tree Breeding in the Age of Genomics: Progress and Future. Charleston, S.C. 2004. nov 1.
- Mátyás Cs. (2004): Helyhezkötték-e a fák? VEAB közgyűlése, Veszprém, 2004. dec. 11.
- Mátyás Cs. (2005): Within-species differentiation of climate change response based on provenance test data. EUFORGEN Conif. Network meeting, Larnaca, Cyprus, 2005. ápr. 9.
- Mátyás Cs. (2005): Quantitative modelling of long term response of tree populations to changing environments. 4th ALTERNet Workshop Meeting WG RA2 „Methods for analysing trends in biodiversity data”, Budapest 2005. máj. 9.
- Mátyás Cs. – Nagy L. – Ujvári Fné (2005): Az alkalmazkodás genetikai tartalékának elemzése származási kísérletek alapján. VIII. Erdő- Vad- és Fatudományi Fórum, MTA, Budapest, 2005. máj. 17.
- Mátyás Cs. (2005): Ecological genetics. Training Workshop on Forest Biodiversity, Pushkino, Russia, 2005. jun. 18.

- Mátyás Cs. (2005): Conservation of forest genetic resources in view of climatic threats. XIIth IUFRO Congress, Session: Threats to forest genetic resources and approaches in gene conservation. Brisbane, Australia 2005. aug. 9.
- Mátyás Cs. (2005): Climate change and forests: conservation genetics from the perspective of widespread species. European Science Foundation Wshop, Santiago de Compostela, Spain, 2005. nov. 17.
- Mátyás Cs. (2005): Climatic change in SE Europe and its effects, with special regard to production and increment. Fakultät f. Forst- und Umweltwissenschaften, Universität Freiburg/Br, 2005. dec. 13.
- Mátyás Cs. (2006): What do field trials tell about the future use of forest reproductive material? Climate change and forest genetic diversity: implications to sustainable forest management in Europe. MCPFE Workshop, Paris, Ministère d'Agriculture, (invited lecture) 2006. márc. 16.
- Mátyás Cs. (2006): Adaptive response and genetic limits of tolerance. Climate changes and their impact on boreal and temperate forests. Ekaterinburg, (Rossiya) 2006. jun. 6.
- Mátyás Cs. (2006): Ökologische und genetische Konsequenzen des Klimawandels. Media Naturae Lehrgang, Universität f. Bodenkultur, Wien - Sopron, 2006. szept. 6.
- Mátyás Cs. (2006): Az élő rendszerek reakciója a fluktuáló környezetre, a klímaváltozás példáján. MTA-SZAB Kémiai Szakbizottsága / SZTE, Szeged, 2006. nov. 13.

*A szöveg a székfoglaló 2006 novemberében szerkesztett és aktualizált változata.*