

ÖSSZEHASONLÍTÓ POPULÁCIÓGENETIKAI VIZSGÁLATOK A PILIS HEGYSÉG KOCSÁNYTALAN ÉS MOLYHOS TÖLGY ÁLLOMÁNYAIBAN

Dobó Márton¹, Cseke Klára², Lakatos Ferenc³ és Lados Botond Boldizsár²

¹Soproni Egyetem, Erdészeti Tudományos Intézet, Ökológiai Osztály, 1027 Budapest, Frankel Leó u. 1.

²Soproni Egyetem, Erdészeti Tudományos Intézet, Nemesítési Osztály, 9600 Sárvár, Várkerület 30/A

³Soproni Egyetem, Erdő- és Természeti Erőforrás-Gazdálkodás Intézet, 9400 Sopron, Bajcsy-Zsilinszky u. 4.

Kivonat

Hazai kocsánytalan tölgyeseink kiemelkedő ökológiai és erdészeti jelentőséggel rendelkeznek. Ezeket a legújabb kutatási eredmények alapján jelentős mértékben érinti, érinteni fogja a klímaváltozás. A fajfaj genetikai változottsága kulcsszerepet játszik abban, hogy hosszú távon alkalmazkodni tudjon az egyre szélsőségesebb termőhelyi feltételekhez. Jelentősége ellenére tudásunk a hazai állományok genetikai adottságait illetően jelenleg hiányosnak mondható. Jelen kutatásunkban ezért ennek bővítésére 12 sejtmagi mikroszatellit marker alkalmazásával populációgenetikai vizsgálatokat végeztünk, melybe két kocsánytalan tölgyest és egy molyhos tölgyvel elegyes állományt vontunk be a Pilis-tető térségében. Eredményeink alapján a vizsgált állományokban magas genetikai diverzitást tapasztaltunk. Továbbá azt is megállapítottuk, hogy ebben a relatív kis földrajzi léptékben is, vélhetően a változatos domborzati és termőhelyi adottságok miatt, a kocsánytalan tölgy állományok között differenciálódás zajlik. A molyhos tölgyvel elegyes állomány esetén eredményeink alapján a két faj között recens génáramlás feltételezhető, amely felhívja a figyelmet a két faj közötti introgresszió potenciális szerepére a klímaváltozáshoz történő alkalmazkodás folyamataiban.

Kulcsszavak: *Quercus petraea*, *Quercus pubescens*, génáramlás, genetikai diverzitás, nSSR, Pilis hegység

COMPARATIVE POPULATION GENETIC STUDIES IN THE SESSILE OAK AND PUBESCENT OAK POPULATIONS OF THE PILIS MOUNTAINS

Abstract

Sessile oak forests have outstanding ecological and forestry significance in Hungary. However, based on the latest research findings, they are and will be significantly affected by climate change. During this process, the genetic diversity of the tree species plays a key role in its long-term ability to adapt to increasingly extreme site conditions. Despite its importance, our knowledge regarding the genetic characteristics of native stands is currently lacking. Therefore, in our present research, we aimed to expand this knowledge by conducting population genetic studies using 12 nuclear microsatellite markers on two sessile oak and one downy oak mixed stand from the Pilis-tető region. Our results showed high genetic diversity within the studied stands. Furthermore, we found that differentiation occurs between the sessile oak stands, likely due to the diverse topographic and site conditions, even at this relatively small geographical scale. In the case of the stand mixed with downy oak, our results also suggest possible gene flow

Levelező szerző / Correspondence:

Dobó Márton, 1027 Budapest, Frankel Leó u. 1., E-mail: dobo.marton@uni-sopron.hu



between the two species. In the future, it would be worth investigating whether adaptive introgression is occurring between the two species in relation to climate change.

Keywords: *Quercus petraea*, *Quercus pubescens*, gene flow, genetic diversity, nSSR, Pilis Mountains

BEVEZETÉS

A klímaváltozás következtében az erdei fajok szintjén a megváltozó környezeti feltételek egyes fajok térnyerését, más fajok visszaszorulását idézik elő, alkalmazkodó és kompetíciós képességük függvényében (Thurm et al. 2018). Hazai viszonylatban az eddigi termőhelyi feltételek jelentős megváltozására számítnak (főként annak szárazodására), melynek velejárója lehet erdőállományaink fajösszetételének és/vagy földrajzi helyzetének átalakulása is (Gálos & Führer 2018). Ebben a folyamatban őshonos tölgyeink, különös tekintettel a szárazságot relatív jól tűrő fajok (pl: *Q. petraea*, *Q. cerris*, *Q. pubescens*) szerepe felértékelődhet. Ennek oka egyrészt kedvező ökológiai tulajdonságaikban, de még inkább hatalmas fenotípusos és genetikai diverzitásukban rejlik, amely a hosszútávú alkalmazkodóképességük kulcsa lehet.

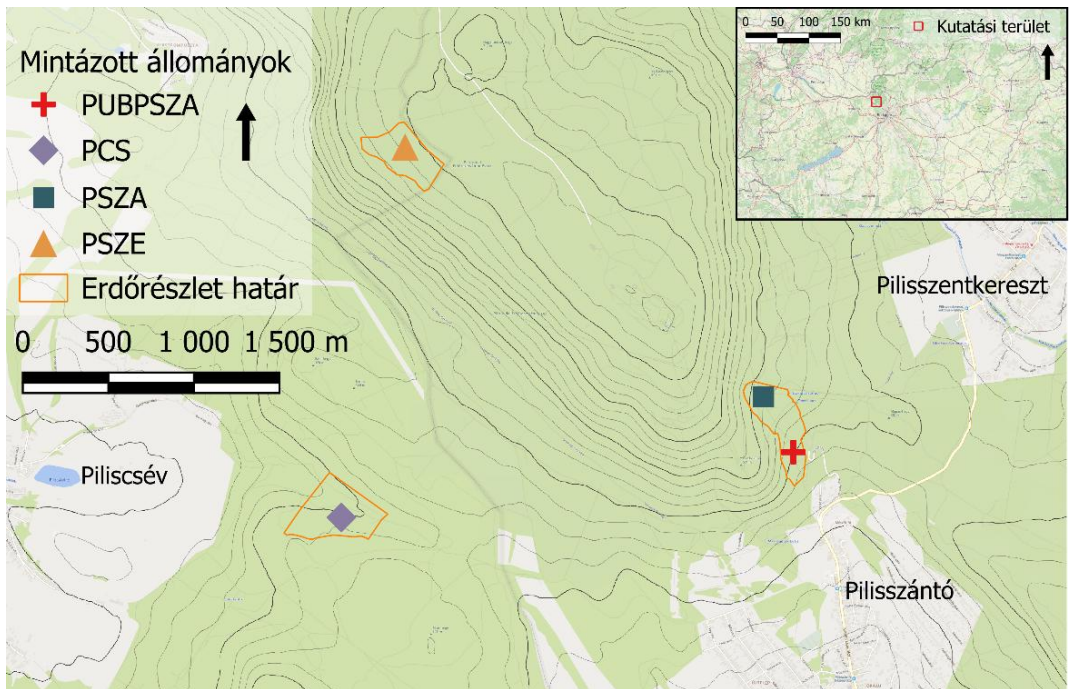
Hazai viszonylatban a tölgyek mind ökológiai, mind erdőgazdasági tekintetben kiemelkedő szerepet töltenek be, jelenleg az ország erdeinek egyharmadát tölgyerdők alkotják (Nemzeti Földügyi Központ 2023). Erdőgazdasági szempontból az egyik legértékesebb tölgy fajunk, a domb-hegyvidéki elterjedésű kocsánytalan tölgy jelenleg 176000 ha-os területen tenyészik. Ezért a klímaváltozás okozta kockázatok e faj esetén nem csak gazdasági, de ökológiai tekintetben is igen lényegesek. Az eddigi kutatási eredmények alapján a klímaváltozás az alkalmas termőhelyek vertikális átrendeződését okozhatja (Gálos & Führer 2018). A kocsánytalan tölgy számára megfelelő termőhelyek magasabb térszintekre tolódhatnak. Ennek kapcsán a már jelenleg is szárazsági határukon tenyésző állományok sorsa kérdéses lehet: képesek-e genetikai diverzitásukra támaszkodva a természetes szelekció révén alkalmazkodni, vagy visszaszorulnak ezekről a termőhelyekről, más fajok pl. a molyhos tölgy térnyerésével. Mivel azonban a tölgyek evolúciós sikere a genetikai változatosságukon túl a fajok közötti jelentős génáramlásban is rejlik (Kremer & Hipp 2020), fontos kérdés az is, hogy létrejönnek-e hibridonák a molyhos és kocsánytalan tölgy állományok határain, és ez a fajok közötti génáramlás jár-e adaptációs előnyökkel.

Kocsánytalan tölgyeseink genetikai diverzitása tekintetében viszonylag kevés információ áll rendelkezésünkre (lásd Cseke et al. 2011, Tóth et al. 2023), ezért kutatásunk során három kocsánytalan tölgy állományban populációgenetikai vizsgálatokat végeztünk a faj szárazsági határának közelében, a Pilis-tető térségében. A genetikai diverzitás felmérése mellett másik célunk, hogy megvizsgáljuk, van-e a fajnak ilyen kis földrajzi léptékben is kimutatható egyedi populációstruktúrája, ami feltehetően az eltérő termőhelyi hatások miatt alakult ki. Genetikai vizsgálatainkat az egyik állomány esetén az ott előforduló molyhos tölgyekre is kiterjesztettük, így az ott fennálló génáramlást is tanulmányozni tudtuk. Kapott eredményeink alapján hasznos következtetéseket vonhatunk le egyrészt a kocsánytalan tölgy hazai genetikai változatosságát illetően a Pilis hegységben, másrészt a molyhos tölgygel fennálló génáramlás mértékét tekintve is. Ezek az eredmények a későbbiekben hozzájárulhatnak a klímaváltozás fajokra gyakorolt hatásainak mélyebb megértéséhez és ez által hatékonyabb erdészeti adaptációs intézkedések kidolgozásához.

ANYAG ÉS MÓDSZER

Növényanyag

A vizsgálathoz három természetes eredetű, nagyjából ugyanabból a korosztályból származó állományt választottunk ki annak érdekében, hogy képet alkothassunk a kocsánytalan tölgy genetikai diverzitásáról a faj szárazsági határa közelében, illetve, hogy az egyazon földrajzi régió belül esetlegesen kialakult populációstruktúrákat is észlelhessük. Mivel a Pilis-tető környezetében számos szárazsági határán megjelenő állomány található, ezért kiváló helyszín volt mintaterületeink kijelölésére. A kiválasztás alaphipotézise az volt, hogy kis földrajzi távolságra lévő állományok esetén a közöttük lévő nagy ökológiai távolság, ezek genetikai differenciálódásához vezethet. Fő ökológiai gradiensnek, mely mentén kijelöltük a három állományt a tengerszint feletti magasságot választottuk, de figyelembe vettük ezen kívül a kitétséget, a genetikai talajtípust és az erdőtársulás típusát is. Mintavételre mindezek alapján végül a Piliscsév 12/A (PCS), Pilisszántó 12/B (PSZA, PUBPSZA) és Esztergom-Pilisszentlélek 18/B (PSZE) erdőrészeket jelöltük ki (1. ábra). Az állományok fontosabb jellemzőit az 1. táblázatban foglaltuk össze.



1. ábra: A mintázott tölgy állományok földrajzi elhelyezkedése
Figure 1: Geographic location of the sampled oak stands

Mindhárom mintázott állományban 25-25 kocsánytalan tölgy egyedről gyűjtöttünk levélmintákat DNS kivonáshoz. Annak érdekében, hogy a mintavétel során elkerüljük az esetleges sarj eredetű klón egyedek mintázását, minden szomszédos mintázott egyed között 30 m izolációs távolságot tartottunk



fenn. A Pilisszántó 12/B erdőrésztletben a mintavétel során néhány kocsánytalan tölgy egyeden megfigyeltünk enyhe szőrözöttséget a levélfonák erezte mentén és a hajtáson, illetve a molyhos tölgyre hajazó kéregmintázatot. A molyhos tölgyre jellemző bélyegek megjelenése miatt, ebben az állományban 12 molyhos tölgyről is gyűjtöttünk mintákat a két fajaj közötti esetleges génáramlás vizsgálatára.

1. táblázat: A mintázott állományok főbb jellemzői
Table1: Main attributes of the sampled stands

Erdőrésztlet	Pop ID	n	Fafaj	Kor	Szélesség	Hosszúság	Tszfm.
Piliscsév 12/A	PCS	25	<i>Q. petraea</i>	85	47.6780	18.8473	304
Pilisszántó 12/B	PSZA	25	<i>Q. petraea</i>	79	47.6844	18.8801	477
Pilisszántó 12/B	PUBPSZA	12	<i>Q. pubescens</i>	79	47.6814	18.8825	413
Esztergom-Pilisszentlélek 18/B	PSZE	25	<i>Q. petraea</i>	128	47.6974	18.8522	682

A levélminták mellett hajtásokat is gyűjtöttünk, melyekből herbáriumokat készítettünk. Ezen kívül minden mintázott egyed esetén rögzítettük a törzs GPS koordinátáit, a mellmagassági átmérőt két irányból, a famagasságot, az egyed szociális helyzetét, a törzs minőségét, illetve a kéregmintázatról fényképet készítettünk. A herbáriumok scannelt változata és a kéregmintázatokról készült képek a következő adatbázisban érhetők el: <https://doi.org/10.5281/zenodo.10977473>.

Laboratóriumi vizsgálatok

Össességében 87 növény minta állt rendelkezésre a genetikai vizsgálataink elvégzésére. Ennek során először a DNS kivonást végeztük el a begyűjtött levélmintákból Dumolin et al. (1995) szerint (részletes protokollt lásd. Bruegmann et al. 2022). A vizsgált egyedek genotipizálására 12 nukleáris mikroszatellit markert használtunk. Ezek a fehér tölgyek populációgenetikai vizsgálataira korábban már sikerrel alkalmazott QrZAG sorozatból (Kampfer et al. 1998), a QpZAG sorozatból (Steinkellner et al. 1997) és az MSQ sorozatból (Dow et al. 1995) származnak. A markereket két szettbe rendeztük úgy, hogy a kapilláris gélelektroforézis során a fragmenshosszak vagy a jelölésükre alkalmazott festék vagy mérettartományuk alapján különüljenek el. Az 1. szett a következő markereket tartalmazta (zárójelben az alkalmazott fluoreszcens festékkel): QpZAG 9 (PET), QpZAG 1/5 (VIC), QpZAG 16 (6-FAM), QpZAG 36 (6-FAM), QpZAG 110 (NED), QrZAG 7 (PET), QrZAG 11 (VIC) és MSQ4 (VIC). A 2. szett komponensei a következők voltak: QrZAG 87 (PET), QrZAG 30 (VIC), QrZAG 101 (NED) és MSQ13 (6-FAM). A kiválasztott markereket a külön PCR reakciókban szaporítottuk fel az egész mintasoron az eredeti protokollokat követve. A fragmentanalízist a BIOMI Kft (Gödöllő) végezte ABI 35000xl készüléken.

Populációgenetikai elemzések

A fragmentanalízis beérkezett nyers eredményei alapján, a fragmenshosszakot az Osiris szoftverben (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/osiris/overview/>) olvastuk le. A leolvasott fragmenshosszakot ezután a GenAIEx (Peakall & Smouse 2006; Peakall & Smouse 2012) szoftverben rögzítettük. Az adatok minőségellenőrzése során a QPPSZ_18B_13 egyed lokuszainak többségén hiányoztak az értékek, ezért a genotípust töröltük az adatsorból. Így eggyel kevesebb, összesen 86 egyeddel vé-

geztük a populációgenetikai számításokat. Azért, hogy az eredmények több irányból is alátámaszthatóak legyenek, a populációgenetikai vizsgálatainkat többféle módszer alkalmazásával is elvégeztük. Az alapvető populációgenetikai számítások a GenAlex szoftverrel készültek. Ennek első lépéseként kiszámítottuk a vizsgált állományok főbb populációgenetikai mutatóit, melyek a markerenkénti allélszámok (N_a), az effektív allélszám (N_e), az egyedi allélek száma (N_p), a Shannon-index (I), a megfigyelt heterozigócia (H_o), a számított heterozigócia (H_e), az egyedszámmal súlyozott számított heterozigócia (uH_e) és a fixációs index (F) voltak.

Az egyedi genotípus adatokból távolság mátrixokat készítettünk a GenAlex szoftver genetikai távolság (genetic distance) funkciójával. Ezeket felhasználva az egyedek és populációk egymáshoz viszonyított genetikai viszonyának értékelésére főkoordináta elemzéseket végeztünk a szoftver PCoA programjával. Az első három főkoordinátát, melyek a teljes variancia legnagyobb hányadát hordozzák – az egyedek és a populációk szintjén egyaránt – háromdimenziós pontdiagrammokon ábráztuk, a "matplotlib" könyvtár alkalmazásával Python környezetben (Hunter 2007).

Azért, hogy a vizsgált állományok közötti differenciálódás fennállásáról információt nyerjünk a létrehozott genotípus táblázat felhasználva a GenAlex szoftverben molekuláris varianciaanalízist (AMOVA) is végeztünk, melyben a permutációk számát 999-re állítottuk. Az ennek eredményeképpen kapott populációk közötti fixációs indexeket és ezek szignifikanciáját hőtérképen ábráztuk Python környezetben a „seaborn” könyvtár (Waskom 2021) segítségével.

A populáció struktúrák részletesebb elemzésére egy másik megközelítésben, a STRUCTURE szoftverrel (Pritchard et al. 2000) elemeztük az adatokat. Ennek végeredményeit a STRUCTURE HARVESTER programmal (Earl & vonHoldt 2012) dolgoztuk fel, majd az egyedekből kialakítható genetikai csoportok legvalószínűbb számát az Evanno-módszer (Evanno et al. 2005) alapján határoztuk meg. A kimutatott genetikai csoportok grafikus ábrázolására az R szoftverben a „ggplot2” csomagot használtuk.

Mivel a pilisszántói állomány esetén felmerült az esetleges génáramlás lehetősége az ott megtalálható molyhos tölgy és kocsánytalan tölgy egyedek között, ezért arra is kerestük a választ, hogy ez a génáramlás milyen mértékben állhat fenn, illetve, hogy a másik két állomány esetén is kimutathatók-e a génáramlás jelei. Ennek egyszerű szemléltetésére egy egyedi allél mátrixot készítettünk az egyes állományok párba állításával, melyben azoknak az alléleknek a számát ábráztuk, amelyek kizárólag az adott állománypár egyedeiben fordulnak elő, a többiből pedig hiányoznak. A létrehozott mátrixot ezután Python környezetben a „seaborn” könyvtár segítségével hőtérképként ábráztuk.

EREDMÉNYEK

Az alkalmazott 12 nukleáris mikroszatellit marker kellően polimorfnek bizonyult mind az egyedi szintű azonosításhoz, mind a populációgenetikai sajátosságok elemzéséhez. Az alkalmazott marker nagy variabilitással rendelkeztek és nagyszámú allélvariánst eredményeztek az összes vizsgált állományban, mindkét tölgy faj esetében (2. táblázat). A legnagyobb allélváltozatosságot a QpZAG16-os marker mutatta 23 allélvariánssal a PSZA populációban, míg a legalacsonyabb értéket a QrZAG11-es és az MSQ13-as markerek mutatták 6-6 allélvariánssal a PCS, illetve PSZE állományokban. Ugyanakkor a vizsgált populációkban más-más markerek rendelkeztek a legmagasabb és a legalacsonyabb allélszámokkal, tehát egyik marker esetében sem állítható általánosan, hogy túl alacsony vagy épp kiugró allélváltozatossággal rendelkezik minden vizsgált helyszínen.



2. táblázat: Az alkalmazott 12 marker allélváltozatossága és megfigyelt hosszstartományja a vizsgált populációkban (N_a = markerenként előforduló allélszám, N_e = effektív allélszám)

Table 2: The allelic composition of the applied 12 markers and the fragment length range in the investigated populations (N_a = number of alleles per loci, N_e = effective number of alleles)

Marker	Marker szett (jelölés)	N_a				N_e				Allélhossz értékek
		PCS	PSZA	PSZE	PUBPSZA	PCS	PSZA	PSZE	PUBPSZA	
QrZAG 7	1 (PET)	17	15	14	9	10,870	8,333	8,288	7,784	135-189
QpZAG16	1 (6-FAM)	16	23	15	12	7,024	13,587	7,529	7,200	158-197
QpZAG 1/5	1 (VIC)	16	16	14	13	10,504	7,576	8,229	11,077	155-200
QpZAG 9	1 (PET)	12	14	10	10	7,576	8,013	7,890	6,400	202-278
MSQ4	1 (VIC)	9	10	8	8	5,297	5,365	4,608	6,261	217-241
QpZAG36	1 (6-FAM)	18	18	14	7	11,062	11,905	9,216	4,114	218-246
QpZAG 110	1 (NED)	17	16	15	8	5,952	5,814	9,846	3,429	223-273
QrZAG 11	1 (VIC)	6	15	12	10	3,378	5,760	4,397	6,061	257-321
QrZAG 87	2 (PET)	10	12	12	8	6,757	6,545	6,857	2,692	109-155
QrZAG 101	2 (NED)	12	16	14	8	5,969	7,440	7,291	5,538	124-175
QrZAG 30	2 (VIC)	13	18	15	15	2,660	4,630	3,681	10,667	171-245
MSQ13	2 (6-FAM)	9	10	6	9	4,139	4,266	2,762	6,545	190-230

Az főbb populációgenetikai mutatókat tekintve (3. táblázat), a pilisszántói kocsánytalan tölgy állomány (PSZA) rendelkezik a legmagasabb diverzitás értékekkel. Kitűnik a másik két kocsánytalan tölgy állomány (PCS, PSZE) közül, amelyek egymáshoz hasonló populációgenetikai mutatókkal rendelkeznek. A molyhos tölgy állományhoz (PUBPSZA) rendszerint a legalacsonyabb értékek tartoznak, bár ebben az esetben a fele akkora mintaszámot is tekintetbe kell venni. Az egyszámmal súlyozott heterozigócia értéke viszont kivételt képez, ebben az esetben ugyanis a molyhos tölgy állomány jelentősen kisebb egyszáma nem okoz különbséget, az állományhoz a második legnagyobb heterozigócia érték tartozik. Az egyszámmal súlyozott heterozigócia esetében, a pilisszántói molyhos és kocsánytalan tölgy állományokban megfigyelt heterozigócia többlet, amely bár nem kiugró érték, a terepen feltételezett génáramlás következménye lehet. A fixációs index értékei egyik vizsgált állomány esetében sem utalnak a véletlen párosodástól való eltérésre. Ez a mutató egyben azt is jelzi, hogy a választott markerek megfelelőek a populációgenetikai vizsgálatok elvégzésére, illetve a mintaszám is kellően nagy.

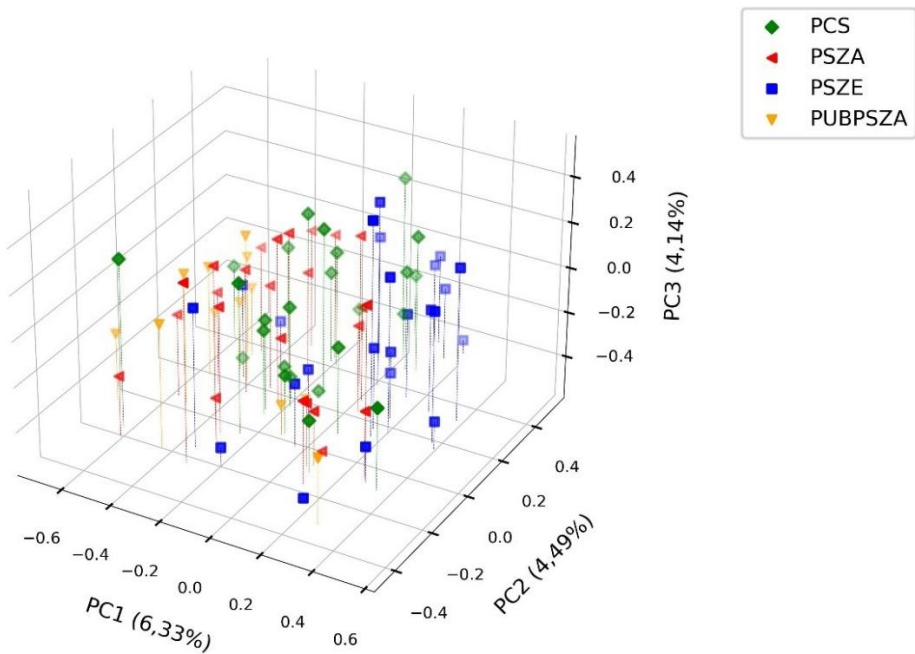
3. táblázat: A vizsgált állományok fontosabb populációgenetikai mutatói az alkalmazott 12 marker átlagában kifejezve (Pop ID = populációazonosító, n = mintázott egyedek száma, N_a = markerenként előforduló allélszám, N_e = effektív allélszám, N_p = egyedi allélszám, I = Shannon-index, H_o = megfigyelt heterozigócia, H_e = számított heterozigócia, uH_e = egyszámmal súlyozott heterozigócia, F = fixációs index)

Table 3. Population genetic indices of the investigated stands

(mean average of the 12 loci, where Pop ID: population identifier, n = number of samples, N_a = number of alleles per loci, N_e = effective number of alleles, I = Shannon index, H_o = observed heterozygosity, H_e = expected heterozygosity, uH_e = unbiased expected heterozygosity, F = fixation index)

Pop ID	n	N_a	N_e	N_p	I	H_o	H_e	uH_e	F
PCS	25	12,917	6,766	20	2,112	0,765	0,822	0,839	0,075
PSZA	25	15,250	7,436	35	2,287	0,840	0,850	0,867	0,012
PSZE	24	12,417	6,716	23	2,114	0,790	0,827	0,845	0,052
PUBPSZA	12	9,750	6,481	16	2,003	0,751	0,819	0,855	0,080
Átlag	21,5	12,583	6,850	23,5	2,129	0,787	0,829	0,851	0,055

Következő lépésben az egyedek és állományok közötti kodomináns genetikai távolságok alapján főkoordináta elemzést hajtottunk végre az egyedek, majd az állományok szintjén. A 2. ábrán az egyedek szintjén elvégzett főkoordináta elemzés látható. Az elemzés során egy pontfelhőt kaptunk, amelyben a pontok térbeli helyzete az egyedek közötti genetikai különbségek mértékére utal. Noha az ábrán az egyes állományokba tartozó egyedek pontfelhői átfednek egymással, az állományok között egy enyhe differenciálódás megfigyelhető. Az 1. tengely hordozza a variancia legnagyobb hányadát, így az ebben az irányban történő differenciálódás a legmeghatározóbb. Ebben az esetben megfigyelhető, hogy a PUBPSZA állomány pontjainak nagy része bal oldalon tömörül, a PSZE állomány pontjai pedig jobb oldalon, köztük pedig a PCS és PSZA állományok pontjai helyezkednek el. Megjegyzendő az is, hogy a PUBPSZA és PSZA állományok jelentős része az ábra szerint közeli kapcsolatban van egymással.

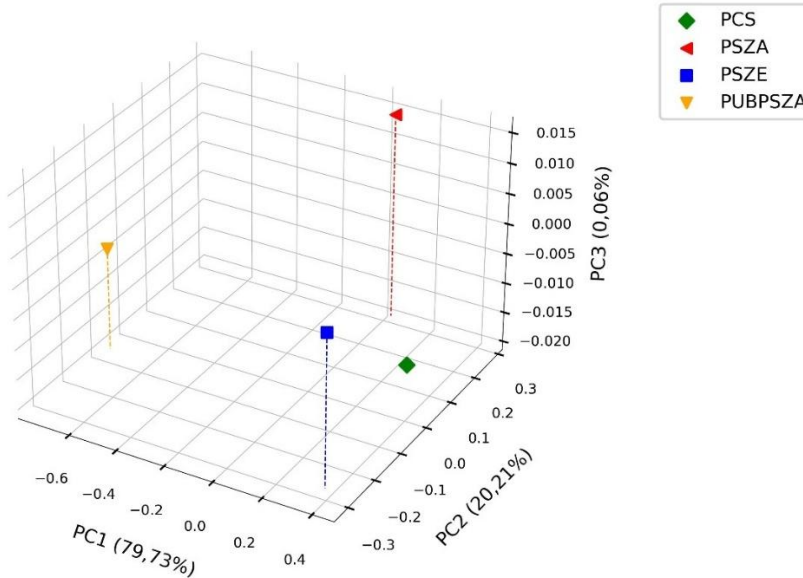


2. ábra: Főkoordináta elemzés (PCoA) minden vizsgált faegyedre, ahol a tengelyek által reprezentált variancia hányad a tengelyfeliratokban szerepel

Figure 2: Principal coordinate analysis of the investigated tree individuals, the variance percentage represented by the axes is given in the axis labels

Az állományok szintjén elvégzett főkoordináta elemzés eredménye a 3. ábrán látható. Az állományok közötti eltérések itt már szembetűnőbbek. Ebben az esetben a molyhos tölgy állomány került a legmesszebb a másik három állománytól. Ez várható is volt, hiszen egy másik fajról van szó. Ebben az esetben is az 1. tengely képviseli a variancia legnagyobb hányadát, a tengely mentén a kocsánytalan tölgy állományok közel egy magasságban vannak. A kocsánytalan tölgy állományok közül a PSZA és PCS állományok vannak egymáshoz a legközelebb, a két pont közti legnagyobb eltérést a harmadik, egyben a varianciának csak elenyésző hányadát hordozó tengely okozza. Ezzel

szemben a PSZE állomány esetén a differenciálódás jelentősebb, hiszen ez nagyrészt a nagyobb variáciát hordozó második tengely mentén történik. A molyhos tölgy állomány az ábra alapján a PSZA állományhoz állhat a legközelebb, mivel a leginkább differenciáló első tengelyen az utóbbi állománytól található a legkisebb távolságra.



3. ábra: Főkoordináta elemzés (PCoA) a vizsgált tölgy állományokra, ahol a tengelyek által reprezentált variancia hányad a tengelyfeliratokban szerepel

Figure 3: Principal coordinate analysis of the investigated oak stands, the variance percentage represented by the axes is given in the axis labels

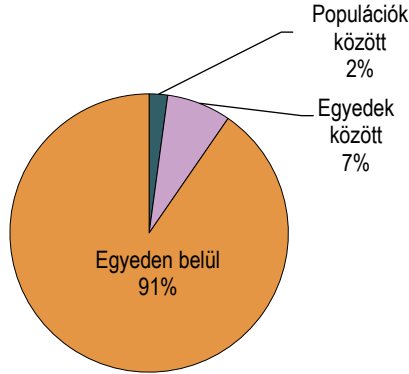
Az állományok közötti differenciálódás további vizsgálatához AMOVA elemzést végeztünk (4. táblázat, 4. ábra). A varianciaanalízis F_{st} értéke alapján a vizsgált állományok genetikai összetételében szignifikáns különbség van. A populációkon belül nem találtunk szignifikáns eltérést az egyedek között (az F_{is} érték nem szignifikáns), tehát a vizsgált állományokon belül nem feltételezhetők szubpopulációs struktúrák.

4. táblázat: Molekuláris varianciaanalízis (AMOVA) eredményei a megmintázott állományokkal (df = szabadság fok; SS = eltérés-négyzetösszeg; MS = szórásnégyzet; Est. Var. = becslt variancia komponens; % = variancia komponens hányada a teljes varianciában; F-Stat. = F statisztikák; P = F statisztikák p értéke; P(rand>=data) = annak a valószínűsége, hogy a véletlen érték nagyobb vagy egyenlő, mint a megfigyelt érték; *szignifikáns összefüggés)

Table 4: Analizes of molecular variance (AMOVA) on the sampled stands (df=degree of freedom, SS = sum of squares, MS = mean square, Est. Var. = estimated variance, % = percentage of the variance component, F-stat = F statistics, P = P value for F statistics, P_(rand>=data) = probability of random value is grater or equal to the observed vale, *significant correlation)

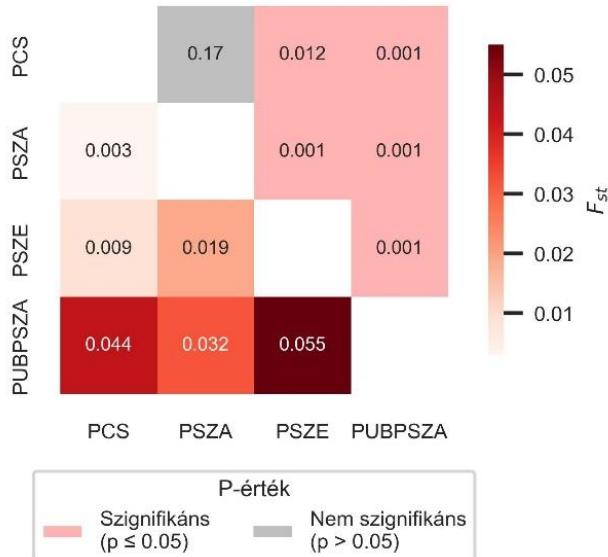
Variancia forrása	df	SS	MS	Est. Var.	%	F-Stat.	P	P _(rand >= data)
Populációk között	3	30,697	10,232	0,112	2%	F_{st}	0,021*	0,001
Egyedek között	82	452,105	5,513	0,390	7%	F_{is}	0,076	0,001
Total	171	889,802		5,235	100%	F_{it}	0,096	0,001

A teljes molekuláris variancia legnagyobb része (91%) egyeden belül mutatható ki, az egyedek közötti variancia 7%, míg a populációk közötti variancia 2%.



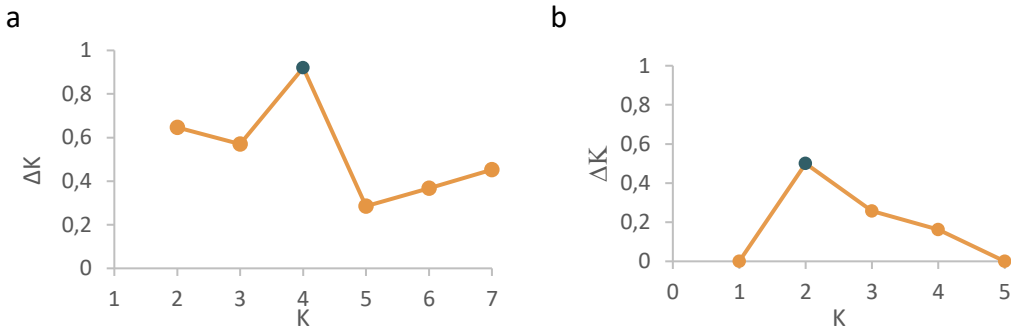
4. ábra: Molekuláris variancia komponensek aránya a vizsgált állományokra
 Figure 4: Proportion of molecular variance components for the studied stands

Ahhoz, hogy azt is megvizsgáljuk, hogy a differenciálódás mértéke mely állományok között szignifikáns, az AMOVA elemzés során kiszámítottuk az egyes állományok közötti fixációs indexeket és ezek páronkénti P értékeit (0.05 szignifikancia szint mellett értékelve) (5. ábra). Ennek eredményeként szignifikáns differenciálódást állapítottunk meg a PUBPSZA és mindhárom kocsánytalan tölgy állomány között. Ezen kívül a PSZE állomány is szignifikánsan eltért a PSZA és PCS állományoktól. A PSZA és PCS állományok között viszont nem volt szignifikáns a differenciálódás.



5. ábra: Az állományok közötti fixációs index (F_{st}) (diagonál alatt) és ezek szignifikanciája (diagonál felett)
 Figure 5: Fixation indices between stands (F_{st}) (above diagonal) and their significance (below diagonal)

A populációstruktúrák részletesebb elemzésére a következő lépésben két klaszteranalízist futtattunk le a STRUCTURE programban. Az elsőben a kocsánytalan tölgy állományokkal együtt vizsgáltuk a molyhos tölgy egyedeket is, míg a második analízisben pedig csak a három kocsánytalan tölgy állomány adatait használtuk. Az első analízis során kettőtől nyolc klaszterig ($K=1-8$) futtattuk le a programot. A futtatást követően az Evanno-módszer alkalmazásával az összes egyed négy csoportra osztását ($K4$) találtuk a legvalószínűbbnek (6/a. ábra). A második analízist kettőtől öt klaszterig ($K=1-5$) futtattuk le, majd az Evanno-módszer (6/b. ábra) alkalmazásával az egyedek két csoportra osztását ($K2$) találtuk legvalószínűbbnek.



6. ábra: A legvalószínűbb csoportszám kiválasztása a STRUCTURE vizsgálatban az Evanno-módszer alapján az összes tölgy állomány (a) és csak a kocsánytalan tölgy állományok esetén (b)

Figure 6: Selection of the most probable number of clusters in the STRUCTURE analysis based on the Evanno method for all oak stands (a) and only for sessile oak stands (b)

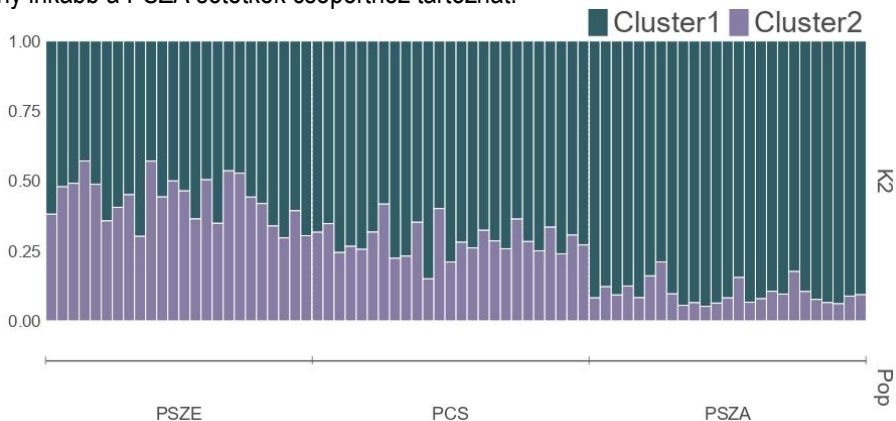
A 7. ábra szemlélteti az első elemzés eredményeit, ahogy a STRUCTURE algoritmus először kettő, majd három és végül a legvalószínűbb négy csoportba rendezi a vizsgált állományok egyedeit. A $K2$ elemzésben a molyhos tölgy állomány (PUBPSZA) és a PSZA állomány válik külön a PSZE és PCS állományoktól. A sötétlila feltehetően kocsánytalan tölgy jelleget jelző csoport aránya, átmenetet képez a molyhos tölgy állomány felé. A sötétkék csoport meghatározó jelenléte minden állományban a fehér tölgyekre jellemző jegy lehet. A $K3$ elemzésben nagyon hasonló mintázatot lehet megfigyelni, a kocsánytalan tölgy állományokban. A molyhos tölgy állomány itt még egyértelműbben elválik a másik három állománytól a világos lila csoport erőteljes megjelenésével. A kocsánytalan tölgy állományokban kismértékben szintén megjelenik a világos lila csoport, a PSZE állományban elhanyagolhatóan kis mértékben. A $K4$ elemzés mutatja a feltételezett valós struktúrát a kocsánytalan tölgy állományok között. A $K2$ elemzésnél a PSZE és PCS állományokat soroltuk egy csoportba, de a $K4$ elemzés szerint ez a csoportosítás tovább bontható. A PSZA és a PCS állományok genetikai közelségét a sötét lila csoport mutatja. A PUBPSZA állomány továbbra is elválik az újonnan megjelent sárga csoport miatt. A PSZE állomány szintén elválik, mert a sötétlila csoportból keveset tartalmaz, ennek ellenére a világos lila csoport miatt érzékelhető a közelsége a PCS állományhoz. Ezen kívül az is megfigyelhető, hogy a molyhos tölgy állományhoz a PSZA állomány mintázata a leghasonlóbb, a világos lila és sötétkék csoportok aránya miatt. Ez utóbbit alátámasztja a főkoordináta elemzések eredménye is.



7. ábra: Az összes tölgy állományokra elvégzett STRUCTURE elemzés eredményei, ahol az oszlopok az egyes egyedek színekkel jelölt genetikai csoportokhoz való tartozásának valószínűségét jelölik

Figure 7: Results of STRUCTURE analysis for all investigated stands, where the bars represent the probability of each individual belonging to the genetic group indicated by the colours

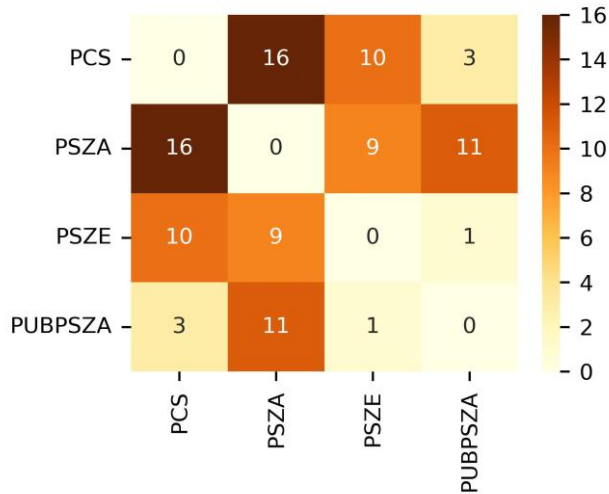
A három kocsánytalan tölgy állomány genetikai struktúrájának mélyebb feltárására külön elemzést végeztünk. A 8. ábra szemlélteti az analízis eredményét, mely átmenetet mutat a PSZE és PSZA állományok között. A jobb oldali PSZA állományban domináns a sötétkék csoport, a PCS állományban ez a dominancia csökken, de minden egyedben 50% feletti a sötétkék csoport aránya. A PSZE állományban hat egyed esetében lépi át a sötét lila csoport aránya az 50%-ot. A PCS állományban igaz, hogy jelentős a sötét lila csoport aránya is, de ez egyértelműen kevesebb 50%-nál, így az állomány inkább a PSZA sötétkék csoportához tartozhat.



8. ábra: A kocsánytalan tölgy állományokra elvégzett STRUCTURE elemzés eredményei, az oszlopok az egyes egyedek színekkel jelölt genetikai csoportokhoz való tartozásának valószínűségét jelölik

Figure 8: Result of STRUCTURE analysis for the sessile oak stands, the bars represent the probability of each individual belonging to the genetic group indicated by the colours

Az egyes állományok közötti génáramlás mértékének megállapítása érdekében megvizsgáltuk, hogy az állományok páronként mennyi közös egyedi allélt tartalmaznak, majd ezekből az adatokból hőtérképet készítettünk (9. ábra). A molyhos tölgy állomány oszlopában található értékek közül kiugró a PSZA állománnyal 11 közös egyedi allél, ami a másik két kocsánytalan tölgy állományban nem megtalálható. A közös egyedi allélek száma ebben az esetben a két faj közötti génáramlásra utalhat, mely a fajok mintaterületen való közös előfordulása miatt is várható. Meglepő azonban, hogy a PSZA állománynak több közös egyedi alléja van a molyhos tölgy állománnyal, mint az azonos fafajú PSZE állománnyal. Ezen a kiugró értéken kívül az eddig leírt mintázatot ismerhetjük fel ebben az elemzésben is.



9. ábra: Az állományok páronként vett egyedi alléljainak összehasonlító mátrixa
 Figure 9: Comparative matrix for the number of private alleles within pairs of stands

EREDMÉNYEK MEGVITATÁSA

A Pilis-tetőn végzett vizsgálat eredményei az összes elemzés során hasonló karakterisztikát mutatnak. Várható eredmény volt a molyhos tölgy állomány elkülönülése a három kocsánytalan tölgy állománytól. Ezt az összes elemzés során sikerült meggyőzően kimutatni. A kutatás alapvető célja viszont a három kocsánytalan tölgy állomány közötti genetikai különbségek felderítése volt. Az AMOVA elemzés alapján ki tudtunk mutatni szignifikáns különbséget az állományok között, annak ellenére, hogy a kocsánytalan tölgy szaporodási rendszere (pl.: szélbeporzás, nagy effektív populációméret) és az állományok közötti csekély földrajzi távolság miatt az állományok között lehetséges a génáramlás, így logikusnak tűnhetne, hogy a három vizsgált állomány valójában egy nagy populációt képvisel. Az állományok szintjén a főkoordináta elemzés vizuálisan mutatta meg a kocsánytalan tölgy állományok egymáshoz való viszonyát. Fontos a koordináta rendszer tengelyei közötti hierarchia szem előtt tartása. Az első tengely képviseli a variancia legnagyobb hányadát, utána a második tengely kisebb részt képvisel, végül a harmadik tengely a legkisebb hányadot. A háromdimenziós ábra ezért kicsit becsapós lehet, hiszen a teljes varianciát különböző mértékben reprezentáló tengelyek mentén történő elkülönülés térbeli mértéke nem azonos a genetikai különbség mértékével. Ezt

figyelembe véve megállapítható, hogy a vizsgált kocsánytalan tölgy állományok közül a PSZE állomány különül el a legjobban, míg a PCS és PSZA állományok között ennél kisebb különbség fedezhető csak fel. Utóbbiak esetén az AMOVA vizsgálat során sem tapasztaltunk szignifikáns differenciálódást. A nagyobb felbontást biztosító STRUCTURE vizsgálat eredményei alapján a PSZE állományhoz genetikai értelemben a PCS állomány közelebb áll, mint a PSZA állomány.

Noha a szélbeporzású szaporodási rendszer elméletben lehetővé teszi a génáramlást a vizsgált állományok között, a PSZE állomány elkülönülése feltehetőleg a korlátozott génáramlás eredménye lehet, melyre az állományok termőhelyi adottságai adhatnak magyarázatot. Mivel ez a legmagasabban fekvő állomány, elképzelhető, hogy a másik két állomány virágzási ciklusa éppen annyival tolódik el a különböző termőhelyi viszonyok miatt, hogy az átporzás lehetősége jelentősen csökken. Neheztítő körülmények lehetnek még a helyi szélviszonyok is, előfordulhat, hogy az uralkodó szélirány és a domborzat a háromból csak két állomány közti szaporodást teszi lehetővé, legalábbis az átporzás mértékét jelentősen befolyásolhatja. Feltételezésünk szerint a PSZA és PCS állományok virágzási ciklusai időben nem különböznek jelentősen, ezért az állományok közötti átporzásra van időbeli lehetőség. A PSZE és PCS állományok a tájból hirtelen kiemelkedő Pilis-tető DNY-i oldalán való elhelyezkedése növelheti az átporzás valószínűségét, az eltolódott virágzási ciklusok miatt rendelkezésre álló kisebb időablak esetén is, hiszen a hegyoldalon lefutó szél elősegítheti a pollenek mozgását. A PSZA állomány a Pilis-tető DK-i lejtőjén helyezkedik el, így a szélviszonyok feltehetőleg csökkentik az átporzás lehetőségét különösen a PSZE állománnyal. Ezek az adottságok magyarázhatják azt, hogy az elkülönülő PSZE és a PSZA állomány között jelentősebb differenciálódás alakult ki, mint a PCS és PSZE között.

A kistajok jelenléte szintén hatással lehet ezekre a folyamatokra. Erre vonatkozóan mindenképpen érdemes lenne folytatni a kutatást. Így további betekintést nyerhetnénk a faj szaporodásbiológiájába, illetve az állományok közötti génáramlást befolyásoló paraméterekbe. Ezen kívül morfológiai bélyegek alapján érdemes lenne felderíteni az állományokban potenciálisan jelen levő kocsánytalan tölgy kistajok arányát is.

A molyhos tölgy állományt alapvetően azért vettük be a vizsgálatba, mert a PSZA kocsánytalan tölgy állomány mintázása közben az állományban elegyfajként megtalálható molyhos tölgy morfológiai bélyegeit fedeztük fel néhány kocsánytalan tölgy egyeden. Az állományokkal elvégzett főkoordináta és STRUCTURE elemzésekben a molyhos tölgy csoport ugyan jól elkülönült, de mindkét esetben az egy helyről származó PSZA állomány állt a legközelebb hozzá, mely utalhat a két faj közötti lokális génáramlásra. Továbbá a számított diverzitási mutatók értékeit tekintve a PSZA állomány kiemelkedő értékekkel rendelkezik a három kocsánytalan tölgy állomány közül. Ez a diverzitás többet akár a molyhos tölgyektől is származhat. A közös egyedi allélek vizsgálata alapján a PSZA és PUBPSZA állományok kiugróan nagyszámú (11) közös egyedi alléllal rendelkeznek, míg a PCS állománynak három, a PSZE állománynak pedig csupán egy közös egyedi allélla van a PUBPSZA állománnyal. Emellett az a jelenség, hogy a PSZA állománynak kevesebb közös allélla van a PSZE állománnyal, mint a PUBPSZA állománnyal, annak ellenére, hogy utóbbi egyedei másik fafajhoz tartoznak, szintén arra utalhat, hogy a pilisszántói állományban génáramlás zajlik a kocsánytalan és molyhos tölgyek között.

Ugyan a Pilis-tető térségében végzett vizsgálatunk célja a helyi kocsánytalan tölgyesek genetikai szerkezetének feltárása volt, az alkalmazott markerek hasonlósága lehetőséget nyújt más, nemzetközi vizsgálatokkal történő összevetésre is.

A Neophytou et al. (2010) által alkalmazott 20 marker tartalmazta azokat is, amelyekkel mi dolgoztunk, így ezekre vonatkozóan is találhatunk értékes adatokat. A heterozigócia értékei például



nagyon hasonlóan alakultak, mind a németországi, mind a balkáni állományokban a hazai értékekhez. A QrZAG 30, 96 és 112 markerek kifejezetten jól szerepeltek a vizsgálatban szereplő két fehér tölgy faj (kocsányos és kocsánytalan tölgy) azonosításában. A QpZAG1/5, 15, 110, QrZAG87 és 101 markerek pedig a földrajzi elkülönülésben játszottak szerepet mindkét faj esetében.

Dostálek et al. (2011) kutatásában, amely csehországi kocsánytalan tölgyesek diverzitását vizsgálta, a heterozigócia értékek a PSZA állományhoz voltak leginkább hasonlóak, az általunk megmintázott többi állomány értékei egy kicsivel alacsonyabbak. Azt is ki kell ugyanakkor hangsúlyozni, hogy a vizsgált mintaszám négyszerese volt a cseh állományokban a hazai 25-25 egyedhez viszonyítva. Ennek fényében a heterozigócia értékek eltérése nem számottevő. Ezen kívül, a csehországi vizsgálat az előző vizsgálatokhoz képest eggyel kisebb földrajzi léptékben (egy országon belül) folyt ugyan, de a hazai vizsgálatunkhoz képest még így is egy nagyságrenddel nagyobb földrajzi távolságról van szó a vizsgált populációk között.

Dvorak et al. (2022) Csehország szerte hasonlóan a mi vizsgálatunkhoz 30 egyedet mintázott meg állományonként, de több (18) markert használt a genetikai elemzésekhez. Ezek közül hármat saját kutatásunkban is alkalmaztunk (QpZAG110, QrZAG7, QrZAG11). A vizsgált állományok főbb populáció genetikai mutatói – lokuszonkénti átlagos allélszám (N_a), heterozigócia (H_o, H_e), Shannon-index (I) – értékei konzekvensen kis mértékben kisebbek az általunk mért adatoknál, talán ez az egyirányú különbség a különböző markerszettek alkalmazásából adódik.

Curtu et al. (2015) kutatásában, amely egy romániai elegyes tölgyes finomléptékű szerkezetét tárta fel, a vizsgált markerekben szintén volt átfedés. Ebben az esetben a heterozigócia hasonlóan alakult, mint a hazai vizsgálatunkban. Mivel ez az említett vizsgálat egy állományban folyt, viszont finomléptékű mintázással, amely az összes jelenlévő egyedet érintette, ezért az összevetés lehetősége itt is korlátozott. A szerzők által alkalmazott térbeli genetikai struktúra elemzése (SGS, spatial genetic structure) ugyanakkor egy érdekes felvetés. A jövőben érdemes lenne ezt is ellenőrizni, azonban ehhez mindenképp szükséges a vizsgált egyedszám növelése. Az alkalmazott markerek nagy száma minden esetre biztató.

Összefoglalva elmondható, hogy az általunk végzett vizsgálat eredményei összhangban állnak a kocsánytalan tölgyön, hasonló markerekkel végzett nemzetközi kutatások eredményeivel is.

ÖSSZEFOGLALÁS

A vizsgálat során egy kis földrajzi területen térképeztük fel három kocsánytalan tölgy állomány diverzitását és populációstruktúráit. Eredményeink alapján a kocsánytalan tölgy esetében ilyen finomléptékben is kimutatható a populációk genetikai struktúráldása, mely feltehetően a nagy termőhelyi különbségek és a domborzati hatások miatt alakulhatott ki. Véleményünk szerint ezt hasznos lenne további kutatások keretében vizsgálni az ország többi régiójában is. Ezek a vizsgálatok lehetőséget adhatnak a finomléptékű állománystruktúra országos áttekintésére, illetve az egyes régiók összehasonlítására, vagy akár a jelenlegi szaporítóanyag származási körzetek határainak felülvizsgálatára. A klímaváltozás előrehaladásával egyre fontosabb lenne ismernünk a magyarországi erdők genetikai hátterét, hogy az erdőgazdálkodás során szükségszerű döntések meghozatalában döntéstámogató információként álljon a gazdálkodók rendelkezésére.

A molyhos tölgy és a kocsánytalan tölgy között feltételezett génáramlás további vizsgálata is fontos lehet. Ugyanis a molyhos tölgy egy olyan hazai fafaj, amely a klímaváltozás negatív hatásaival szemben ellenállóbb lesz, úgymond „nyertese” lehet a klímaváltozásnak egyes helyeken. Ha a két

faj közötti génáramlás következtében a kocsánytalan tölgy jobban tud alkalmazkodni a klímaváltozáshoz, ez néhol akár a faj túlélésének kulcsát is jelentheti. Az itt közölt eredményeink alapján a génáramlás pozitív hatásaira ugyan nem lehet közvetlenül következtetni, a génáramlás fennállásának tényére viszont igen. A későbbiekben tehát a kérdés fontossága miatt érdemes lenne célzott kutatást végezni a jelenség pontosabb megismerésére.

KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

A terepi mintavételezésben Farkas Máté segítségével, a laboratóriumi munkákban Molnár Csilla segítségével tartozunk hálás köszönettel. A terepi mintavételezésben és a mintaterületek kiválasztásában nyújtott segítségével a Pilisi Parkerdő Zrt. pilisszentkereszti erdészeti vezetőjének, Farkas Viktornak is hálás köszönettel tartozunk.

A Kulturális és Innovációs Minisztérium ÚNKP-23-I kódszámú Új Nemzeti Kiválóság Programjának a Nemzeti Kutatási, Fejlesztési és Innovációs Alapból finanszírozott szakmai támogatásával készült.

FELHASZNÁLT IRODALOM

- Brueggemann 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/doi:10.2478/sg-2022-0003>
- Curtu A.L., Craciunesc I., Enescu C.M., et al. 2015: Fine-scale spatial genetic structure in a multi-oak-species (*Quercus spp.*) forest. *iForest-Biogeosciences and Forestry* 8:324. <https://doi.org/10.3832/ifor1150-007>
- Cseke K., Bordács S. & Borovics A. 2011: Egy elegyes tölgyes taxonómiai és genetikai szerkezetének elemzése. *Erdészettudományi Közlemények*: 1:95–105.
- Dostálek J., Frantik T. & Lukášová M. 2011: Genetic differences within natural and planted stands of *Quercus petraea*. *Central European Journal of Biology* 6:597–605. <https://doi.org/10.2478/s11535-011-0034-8>
- Dow B.D., Ashley M. V. & Howe H.F. 1995: Characterization of highly variable (GA/CT)_n microsatellites in the bur oak, *Quercus macrocarpa*. *Theoretical and Applied Genetics* 91:137–141. <https://doi.org/10.1007/BF00220870>
- 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/BF00220937>
- Dvorak J., Korecky J., Faltinova Z. & Zadravova D. 2022: Genetic diversity of sessile oak populations in the Czech Republic. *Journal of Forest Science (Prague)* 68:8–18
- Earl D.A. & von Holdt B.M. 2012: STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. *Conservation Genetics Resources* 4:359–361. <https://doi.org/10.1007/s12686-011-9548-7>
- Evanno G., Regnaut S. & Goudet J. 2005: Detecting the number of clusters of individuals using the software structure: a simulation study. *Molecular Ecology* 14:2611–2620. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02553.x>
- Gálos B. & Führer E. 2018: A klíma erdészeti célú előrejelzése. *Erdészettudományi Közlemények* 8:43–55.
- Hunter J.D. 2007: Matplotlib: A 2D Graphics Environment. *Computing in Science & Engineering* 9:90–95. <https://doi.org/10.1109/MCSE.2007.55>
- Kampfer S., Lexer C., Glössl J. & Steinkellner H. 1998: Characterization of (GA)_n Microsatellite Loci from *Quercus Robur*. *Hereditas* 129:183–186. <https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.1998.00183.x>
- Kremer A. & Hipp A.L. 2020: Oaks: an evolutionary success story. *The New phytologist* 226:987–1011. <https://doi.org/10.1111/nph.16274>
- Nemzeti Földügyi Központ 2023: Magyarország erdeinek összefoglaló adatai 2022. Nemzeti Földügyi Központ Erdészeti Főosztály, Budapest.



- Neophytou C., Aravanopoulos F.A., Fink S & Dounavi A. 2010: Detecting interspecific and geographic differentiation patterns in two interfertile oak species (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl. and *Q. robur* L.) using small sets of microsatellite markers. *Forest Ecology and Management* 259:2026–2035. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.02.013>
- Peakall R. & Smouse P.E. 2012: GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research—an update. *Bioinformatics* 28:2537–2539. <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. *Mol Ecol Notes* 6:288–295. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2005.01155.x>
- Pritchard J.K., Stephens M. & Donnelly P. 2000: Inference of Population Structure Using Multilocus Genotype Data. *Genetics* 155:945–959. <https://doi.org/10.1093/genetics/155.2.945>
- Steinkellner H., Fluch S. Turetschek E. et al. 1997: Identification and characterization of (GA/CT)_n-microsatellite loci from *Quercus petraea*. *Plant Molecular Biology* 33:1093–1096. <https://doi.org/10.1023/A:1005736722794>
- Thurm E.A., Hernandez L., Baltensweiler A. et al. 2018: Alternative tree species under climate warming in managed European forests. *Forest Ecology and Management* 430:485–497. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.08.028>
- Tóth E. Gy., Cseke K., Benke A. et al. 2023: Key triggers of adaptive genetic variability of sessile oak [*Q. petraea* (Matt.) Liebl.] from the Balkan refugia: outlier detection and association of SNP loci from ddRAD-seq data. *Heredity*. <https://doi.org/10.1038/s41437-023-00629-2>
- Waskom M.L. 2021: seaborn: statistical data visualization. *Journal of Open Source Software* 6:3021. <https://doi.org/10.21105/joss.03021>

Érkezett: 2024.11.04.

Közlésre elfogadva: 2025.03.10.