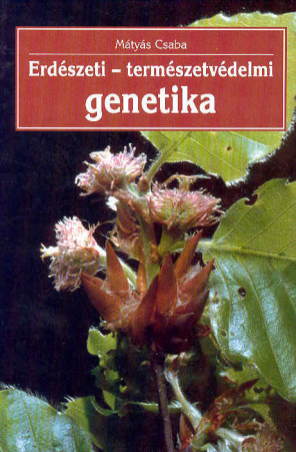


Mátyás Csaba

Erdészeti – természetvédelmi  
**genetika**



# 1. Bevezető gondolatok az erdészeti – természetvédelmi genetikához

„A biológiában minden csak az evolúció (és a genetika) fényében nyer értelmet”

Th. Dobzhansky<sup>1</sup>

A fenti idézet felhívja a figyelmet arra, hogy az ökoszisztémák működése, szabályozottsága nem érthető meg genetika nélkül. A tartamos (ha úgy tetszik, fenntartható) erdőgazdálkodás megvalósításához ugyanúgy szükség van a genetikai folyamatok megismerésére, mint az aktív természetvédelem tervezéséhez.

Jelenleg ettől messze vagyunk: az erdészeti stratégiákban, a biodiverzitás-védelmi programokban a genetikai megfontolások általában csak áttételesen jelennek meg. Ennek oka elsősorban a genetikai vizsgálatok idő- és költségigényességében keresendő. Különösen igaz ez az erdei fák esetében. Részletes adatok csak néhány, általában gazdaságilag jelentős fafaj esetében állnak rendelkezésre, és ez a helyzet a jövőben sem fog lényegesen változni.

A biodiverzitás-csökkenés riasztó statisztikai fényében az erdei fák genetikai elemzése különös hangsúlyt kap azáltal, hogy ezeknek a hosszú életű, helyhez kötött – vagyis alkalmazkodóképességükben korlátozott – szervezeteknek evolúciósan kialakult alkalmazkodási mechanizmusait vizsgálja.

Az általánosan elfogadott darwini elvek kimondják, hogy az a populáció, ill. faj, amely képtelen a változó feltételekhez való alkalmazkodásra, ki fog pusztulni. Az emberi faj robbanásszerű gyarodása kétséget kizáróan olyan gyors környezeti változásokat indított el, amelyre a földtörténeti korokban alig találunk példát. Az alkalmazkodóképesség jelentőségét tehát aligha lehet túlbecsülni. Ennek központi előfeltevétele a genetikai változatosság megfelelő mértéke.

Ugyanakkor a genetika konzervációbiológiai és ökológiai jelentősége egyáltalán nem tekinthető sem közismertnek, sem elfogadottnak. Általános az a felfogás, hogy a természetvédelem és biodiverzitás-megőrzés szempontjából a *faj szintű* dinamika, a statisztikailag jól megragadható fajösszetétel és demográfiai jellemzők a meghatározók, ezen belül a genetikai szempontok külön figyelembevétele nem szükséges.

Még ott is, ahol a konzervációbiológia egyértelműen örökléstani szempontokat érvényesít (beltenyésztés korlátozása, helyileg alkalmazkodott populációk védelme stb.), a genetika eszköztárát ritkán veszik igénybe. Új szemléletet tükröz viszont már Standovár és Primack (2001) tankönyve.

<sup>1</sup> A híres amerikai genetikus – a szerző által némileg módosított – kijelentése eredetiben a következő: „*Nothing in biology makes sense except in the light of evolution.*”

A genetikai szempontok figyelembevétele szempontjából további nehézség az adaptációs, ill. evolúciós időtávlatok hosszúsága. Az azonnali védelmet igénylő veszélyeztetett faj szempontjából az a körülmény, hogy több generáció után milyen genetikai következmények jelentkeznek, egyelőre alárendelt fontosságúnak látszik.

### Korai ökológiai genetikai megfigyelések erdei fákon

A jó minőségű fenyő- és tölgyrönk megszerzése a hajóépítéshez, különösen az árbócok elkészítéséhez kulcsfontosságú kérdés volt már az ókorban is. A megfelelő beszerzési források megfogyatkozása irányította a figyelmet a 18. században az erdőállományokban megfigyelhető minőségi különbségekre. Linné kortársa, Duhamel du Monceau, aki botanikai munkássága mellett a francia haditengerészet főfelügyelője volt, felfigyelt a fafajokon belüli változatosság tényére. 1745 és 55 között különböző európai erdefenyő-állományokban magot gyűjtetett és azokat növekedésük összehasonlítása érdekében közös tenyészkertben vetette el. Sajnos a mai szóhasználatnál származási kísérletnek tekinthető vizsgálatokról nem maradt ránk feljegyzés.

A fajon belüli örökletes változatosság jelentőségének felismerését tükrözi a svéd admirális előírása tölgy- és erdefenyő-csemetekertek létesítéséről. Az 1759-ben kelt rendelet északi származások alkalmazását javasolta (Langlet, 1971).

*Az erdőállományok tovább élnek, mint az őket létrehozó gazdasági megfontolások*  
1830-ban az admirális megbízta a svéd koronauradalmat, hogy létesítsen megfelelő nagyságú tölgyültetvényeket a hadihajóépítés (és részben a tüzérség) igényeinek kielégítésére. A Visingsö szigetén mesterségesen létrehozott mintegy 400 ha-os erdőállományt időközben a svéd államerdészet vette át, és a gondos nevelés révén olyan természetszerű erdőtömb jött létre, amelynek ma komoly természetvédelmi jelentősége van. Az Állami Erdészeti Szolgálat mindenestre 1998-ban jelentette a Haditengerészetnek, hogy a megrendelt tölgy alapanyag a megfelelő minőségben rendelkezésre áll...

D. Lindgren, személyes közlés, 2001

A 18. század utolsó negyedében már Közép-Európában is felismerték a megfelelő származás kiválasztásának fontosságát. 1788-ban a bajor kincstár alkalmazottja, Endorfer javasolja, hogy „hegyvidékeink területén meg kell oldjuk a helyi származású magvak felhasználását”. Ugyanebben az évben von Wagenheim már konkrét javaslatot tesz arra, hogy az amerikai kontinens 39° és 42° közötti földrajzi szélességről származó exótákat Németország sík vidékein, a 42° és 45° szélesség közötti származásokat a hegyvidéken alkalmazzák (Morgenstern, 1966).

Az első módszeres összehasonlító kísérleteket jegenye-, fekete- és erdefenyővel Ph. Vilmorin 1820-ban kezdte meg franciaországi birtokán (Les Barres-ban). 1862-ben publikált munkáját a fajon belül tapasztalt klimatikus rasszok létezéséről több nyelvre lefordították, és csakhamar több európai országban tudományos kutatás tárgya lett a „származási kérdés”, valójában a fafajok genetikai változatossága.

Az erdészeti genetikai kutatások nemzetközi szinten egy évszázaddal ezelőtt indultak meg. Az 1898-ban alapított IUFRO (Erdő-Kutató Intézmények Nemzetközi Szövetsége) 1900 szeptemberében, Zürichben tartott ülésén a bajor Erdészeti Kutatóintézet képviselője, Prof. H. Mayr javasolta, hogy kezdeményezzenek „nemzetközi összehasonlító kísérleteket a mag származás hatásának vizsgálatára”. A javaslatot az osztrák A. Cieslar eredményei hatására fogalmazta meg, aki különböző tengerszint feletti magasságban gyűjtött fenyőmagvakkal állított be összehasonlító kísérleteket.

„Ezek a kísérletek – írta H. Mayr – a növényi biológia és az agronómia egy fontos területét érintik. A növekedési erély öröklődése szorosan összefügg más kérdésekkel..., úgymint az éghajlati szélsőségekhez való alkalmazkodással, a természetes elterjedési területen kívüli természetessé, honosítással. Ha van öröklött alkalmazkodóképesség, hogyan örökítődik át az utódokra?” (Mátyás, 1999) Figyelemre méltóan korszerű gondolatok, különös tekintettel arra, hogy ugyanebben az évben fedezte fel újra G. Mendel munkásságát de Vries, Correns és Tschermak. És még egy további évtizednek kellett eltelni ahhoz, hogy Morgan azonosítsa a kromoszómákat, mint az örökítőanyag hordozóit. A kezdeményezés a 20. század elején több széles körű nemzetközi kísérletsorozat létesítését eredményezte, amelyekről a későbbiekben még szó lesz.

Ezek a korai vizsgálatok a genetika egy speciális területének fontosságát mutatták meg az erdőgazdálkodás számára, amelyet ma ökológiai genetikának hívunk. *Az ökológiai genetika a populációk környezetükhöz való alkalmazkodását vizsgálja, valamint azokat a mechanizmusokat, amelyek révén a környezet változásaira reagálnak* (Merrell, 1981). Másképpen megfogalmazva, az ökológiai genetika *a fajon belüli genetikai változatosság azon részével foglalkozik, amely az eltérő ökológiai feltételek*

#### *Az ökológiai genetika magyar úttörője*

Daday Hunor (1922–1987) Nagy-Britanniában, majd Ausztráliában dolgozó magyar nemesítő. Figyelmének központjában a fehér here (*Trifolium repens*) populációi között megfigyelhető genetikai különbségek álltak. Ökológiai genetikai vizsgálatai úttörő jellegűek, mert elsőként elemezte és értelmezte az allélgyakoriság szintjén megfigyelhető interspecifikus változatossági mintázatokat. Daday a fehér here cianogén glikozidot előállító allélját, valamint a glikozidból roncsolás (rágás, szivogatás) esetén ciánt lehasító allélt vizsgálta. A két génhelyen előforduló domináns allélváltozatok ökológiai szerepe a legelő állatok, illetőleg más konzumens szervezetek elleni védelem, mivel a felszabaduló cián nehezíti a tápanyag-hasznosítást.

Daday megállapította, hogy a ciánképző glikozidok szintéziséért felelős domináns allél előfordulása összefügg a januári középhőmérséklettel, illetőleg a tengerszint feletti magassággal. A domináns allélok az előfordulási terület hűvösebb részén, valamint hegyvidéken ritkábbak. 10 °C-nál hidegebb januári átlag alatt, illetve 2000 m tszf. magasság felett a domináns (működőképes) cianogén glikozid termelő allél nem fordul elő. Daday és követői felfigyeltek arra is, hogy összefüggés van az említett allélgyakoriságok és a fehér here levélzetén megfigyelhető, V alakú rajzolatok megjelenése között is. Északon, illetve alpesi területeken csak recesszív allélt hordozó populációk fordulnak elő, levélrajzolat nélkül (Szabó, 1999).

között tenyésző populációk (esetleg egyedek) alkalmazásával, a természetes szelekció következményeivel hozható összefüggésbe. Ez a tudományterület egyfajta hídként két, egymástól meglehetősen távoli tudományterületet, a populációgenetikát és a populációökológiát kívánja összekötni.

Az ökológiai genetika korai erdészeti felismeréseire a biológiai tudományos közgondolkodás nem figyelt fel. Az ökológiai genetika úttörőinek változatlanul az egy évszázaddal később publikáló Clausent és társait (1940) tartják nemcsak az ismeretterjesztő, hanem a tudományos igényű szakirodalomban is (pl. Juhász-Nagy Pál, 1981).

### Az erdészeti genetika célkitűzései

*Az örökléstan vagy genetika tudománya az élő szervezetek tulajdonságai átörökítésével, az öröklődő változatosság okainak felderítésével, a genetikai (ön)szabályzással, vagyis tulajdonképpen a földi élet programjával (Heszky, 1997) foglalkozik. A genetika törvényszerűségei különböző típusú élőlényeken (pl. vírusok, állatok, ember), illetve eltérő szerveződési szinteken (sejt, organizmus, populáció, faj) tanulmányozhatóak; a molekuláris-, sejt-, populáció- és evolúciógenetika mára önálló tudományterületekké fejlődtek.*

*Az erdészeti genetika az örökléstan területén belül kialakult alkalmazott tudományterület, amely a fajok (ill. populációik) szintjén vizsgálja az erdei ökoszisztémák működését szabályzó genetikai törvényszerűségeket, a genetikai változatosságot kiváltó és fenntartó tényezőket.*

Bár az erdészeti genetika egyes kérdésekben évszázados eredményekre támaszkodhat, tudományos alapjait a 20. századi genetika, elsősorban a molekuláris és a populációgenetika viharos fejlődése teremtette meg. Mai értelemben vett erdészeti genetikáról az ötvenes évek óta beszélhetünk. Az első erdészeti genetikával foglalkozó könyvet Richens jelentette meg 1945-ben. Figyelemre méltó, hogy az első magyar nyelvű összefoglaló munka (Nemky, 1968) számos fejlett országot megelőzött, ami a hazai erdészeti genetikai kutatások akkori előrehaladottságát bizonyítja. Tompa és Sziklai könyve (1981) pedig igazolja, hogy a magyar erdészeti nemesítés gyakorlati eredményei a kor erdőművelésének részévé váltak.

Mint alkalmazott tudomány, az erdészeti genetika az erdőgazdálkodás sokrétű feladatait szolgálja:

- feltárja és értelmezi az erdészeti fajok fajon belül tapasztalható változatosságának törvényszerűségeit, okait, ezáltal
- megteremti a genetikai ismereteken nyugvó szaporítóanyag-gazdálkodás és erdőművelés alapjait;
- tudományos alapokat szolgáltat a nemesítési és szelekciós tevékenységhez;
- kutatja az erdészeti fajok génkészlete hosszú távú megőrzésének, valamint a ritka vagy veszélyeztetett fajok hatékony fenntartásának módszereit, ezen keresztül
- vizsgálja az erdei ökoszisztémák stabilitása megőrzésének, az evolúciós és alkalmazkodási folyamatok hosszú távú (tartamos) biztosításának feltételeit.

Nemcsak a konzervációbiológia, hanem az erdőgazdálkodás jövője, a legszélesebb értelemben vett tartamosság szempontjából is fontos, hogy megfogalmazhatók legyenek azok az alapelvek, amelyek a természetszerű állapotú populációk genetikai diver-

zításának, stabilitásának és evolúcióképességének biztosítását szolgálják. Ez annál is szükségesebb, mivel egyre inkább igazolódni látszanak azok az előrejelzések, amelyek a globális éghajlat aránylag gyors ütemű változását jósolják. Az éghajlati forgatókönyvek adatai arra utalnak, hogy a hazai erdőtakaró az eddigi, már igen jelentős ökológiai változásoknál még nagyobb kihívásokkal kell megbirkózzon. A megfelelő válasz lépések megtételéhez nem lehet nélkülözni a genetikai szempontokat.

Végző soron az erdészeti genetika az erdőgazdálkodás tartamosságának egy fontos előfeltételét, a *genetikai tartamosság* megvalósulását szolgálja.

### Magyarázat a könyv tartalmához

Az erdőgazdálkodásban tapasztalható, erőteljes igény a természetközeli erdőművelés alkalmazására felveti, hogy a genetika milyen konkrét segítséget, orientációt tud adni az erdőművelés számára a szaporítóanyag begyűjtése, termelése, forgalmazása, a természetes és mesterséges erdőfelújítás, valamint az erdőnevelési módszerek tekintetében. A könyv egyik célja, hogy az erdei fákra vonatkozó genetikai ismeretek bemutatása és értékelése révén erre a gyakorlatban dolgozó szakemberek figyelmét felhívja.

Emellett a szerző nem titkolt szándéka bemutatni *más szakterületek számára* egyrészt az erdei fák sok tekintetben egyedülálló, és kevésbé ismert genetikai jellegzetességeit, valamint azt, hogy milyen lehetőségei és korlátai vannak a természetes genetikai diverzitás megőrzésének a természetközeli erdőgazdálkodás feltételrendszerében. Nemcsak azért, mert az erdei ökoszisztémák az általunk ismert élő rendszerek között mind biológiailag, mind emocionálisan kitüntetett helyet foglalnak el. Azért is, mert a fák, mint hosszú életű, helyhez kötött élőlények, evolúciósan, genetikailag is különlegesebbek. Képzeljük el, milyen evolúciós stratégiát követ egy olyan faj, amelynek egyedei helyhez kötve akár több ezer évet képesek megélni egy örökké változó, alakuló világban. Nem lehet meglepő, hogy az erdei fák genetikai rendszere jelentős eltéréseket mutat a mikroszervezetektől, de még a lágy szárú növényektől is.

Más élőlénycsoportokhoz képest az erdei fák genetikai kutatása fejletlennek mondható (erről a 2. fejezetben részletesebben lesz szó). Mégis figyelemre méltóak az erdészeti genetika eredményei. Azért, mert jórészt még természetközeli állapotú populációkra vonatkoznak. Így nagyon értékes – az ökoszisztéma működését a gyakorlatban dokumentáló – eredmények segíthetik sok olyan kérdés bemutatását, amit egyébként csak modellek, jobb esetben laboratóriumi tenyészetben tartott mikroszervezetek szemléltetnek.

Az ökoszisztémában szükséges vagy megengedhető beavatkozásokról, a napi és távlati teendőkről ezen tények, eredmények ismeretében lehet és érdemes döntést hozni. Ennek alátámasztására a könyvben a szokásosnál nagyobb mennyiségű példa és hivatkozás található. Egyáltalán nem foglalkozik viszont a könyv a tematikailag külön álló *nemesítés és szelekció* kérdéskörével, mivel erről a korábbi évtizedekben több könyv is készült (Nemky, 1968; Tompa – Sziklai, 1981; Mátyás, 1986).

Ez a könyv *nemzetközileg is első* próbálkozás az elmúlt évtizedek során az erdei fafajokkal kapcsolatban összegyűjtött erdészeti genetikai ismeretek rendszerezésére és feldolgozására. Az erdei fák ugyanakkor – fentebb említett természetközelségük miatt – a konzervációbiológia érdekes alanyai is. A fák az erdei ökoszisztémák dominánsan

meghatározó elemei, vagyis az erdei fafajok genetikája a természetvédelem szempontjából is fontos kérdés. Emiatt került be a természetvédelem a könyv címébe is.

Az erdészeti genetika tárgyalása mellett a genetika általános ismeretei nem kaphattak helyet a könyvben, a szöveg megértéséhez ezért az *alapvető genetikai ismeretek elengedhetetlenek*. Másrészt, mivel a tárgyalást a gyakorlat szempontjából legfontosabb témákra korlátoztam, nem egyforma hangsúllyal szerepelnek az örökléstan klasszikus tudományterületei, egyes területek teljesen hiányoznak (pl. sejtgenetika). Genetikai szakkönyvek szerencsére magyar nyelven nagy számban állnak rendelkezésre. Ugyanez az erdészeti genetika ismeretanyagáról nem mondható el; a magyar nyelvű szakirodalom a témával foglalkozó szakemberek kis száma miatt csekély. Az idegen nyelvű források mennyisége azonban jelentős, és a hasonló tankönyvekhez képest igen nagyszámú irodalmi hivatkozás az olvasó számára lehetőséget kíván adni a témában való további elmélyüléshez.

A könyv egyetemi tankönyvként íródott, de a graduális képzésben szükségesnél lényegesen több adatot, információt tartalmaz annak reményében, hogy a könyvet haszonnal forgathatják a posztgraduális képzésben részt vevő hallgatók, illetve rokon szakterületek kutatói, gyakorlati szakemberei.

Végül néhány szó a használt szakkifejezésekről és az írásmódról. Az erdészeti ágazat specialitásai és különállása következtében sajátos, a mezőgazdaságtól és állattenyésztéstől eltérő szakkifejezéseket is alkalmaz. A szöveg megértéséhez szükséges általános erdészeti szakkifejezésekből rövid szószeret található a könyv végén. Az erdészeti genetikai fogalmak magyarázata a szövegben, rendszerint kiemelten szerepel. A definíciók visszakeresését a tárgymutató segíti. A könyv tematikai célkitűzésének megfelelően az alapvető genetikai szakszavak, fogalmak magyarázatát nem tárgyalom, azokról az általános genetikai tankönyvekben kell tájékozódni.

Az erdészeti fogalmak írásmódja egyes esetekben eltér az elfogadott helyesírási szabályoktól. A könnyebb megértés érdekében a bonyolultabb szóösszetételek, ill. a hangsúlyozott fogalomkapcsolatok esetében is gyakran a különírást vagy a kötőjelezést választottam egybeírás helyett (pl. fosszilis pollen modellterkép, luc área,  $h^2$  érték).

Sopron, 2002 júliusában

Mátyás Csaba

# Tartalom

<b>1. Bevezető gondolatok az erdészeti – természetvédelmi genetikához</b> . . . . .	7
<b>2. A génszintű változatosság és elemzése</b> . . . . .	13
A növényi genom szervezetsége . . . . .	13
A nukleáris genom . . . . .	14
A sejt-organellumok genomja és átörökítésük . . . . .	15
A genom térképezése . . . . .	16
Modellszervezetek felhasználása a genetikai kutatásokban; az erdei fajok elemzésének nehézségei . . . . .	19
Az öröklött tulajdonságok megnyilvánulása . . . . .	21
Geno- és fenotípus . . . . .	21
A genetikai és a fenotipikus változatosság, a diverzitás . . . . .	23
A genetikai változatosság és változékonyság forrásai . . . . .	24
A genetikai rendszer . . . . .	25
Szaporodási rendszer . . . . .	26
Párosodási rendszer . . . . .	27
Kromoszómák száma . . . . .	30
Az allélváltozatosság statisztikai elemzése . . . . .	33
A populáción belüli változatosság indexei . . . . .	33
Változatosság a populációk között . . . . .	35
Markerek felhasználása a genetikai változatosság elemzésére . . . . .	40
Külső morfológiai bélyegek . . . . .	42
Anyagcseretermék-markerek: terpének . . . . .	42
Izoenzimek . . . . .	47
DNS-markerek . . . . .	50
Markerek erdészeti alkalmazási lehetőségei . . . . .	55
<b>3. Mennyiségi tulajdonságok öröklődése és genetikai elemzése</b> . . . . .	59
„Minőségi” és „mennyiségi” tulajdonságok . . . . .	59
Kvantitatív tulajdonságok öröklődése . . . . .	62
A kvantitatív tulajdonság genetikai hátterének vizsgálata . . . . .	64
Utódvizsgálat . . . . .	65
Klónvizsgálat . . . . .	70
Örökölhetőség . . . . .	71
Szelekció és genetikai haladás . . . . .	75
A kvantitatív tulajdonságok korral változó genetikai kontrollja . . . . .	80
A környezet és a genotípus kölcsönhatása . . . . .	85
Genetikai markerek felhasználása kvantitatív genetikai elemzésekhez . . . . .	86

<b>4. Spontán genetikai folyamatok nagyméretű populációkban</b> .....	89
A populáció egyensúlyi állapota .....	90
A génkészletet befolyásoló véletlen hatások .....	92
A reprodukzív hozzájárulás egyenlőtlenségei: eltérés a pánmiktikus állapottól .....	93
Mutáció .....	98
Migráció, génáramlás .....	106
<b>5. Természetes szelekció, alkalmazkodás</b> .....	120
Alkalmazkodás és az ökoszisztémák stabilitása .....	120
Genetikai adaptáció .....	122
Adaptációs stratégia és korlátai .....	125
Adaptáció a populációban: a természetes szelekció működése .....	129
Rátermettség .....	130
A szelekció hatása az allélgyakoriságra .....	135
Szelektív hatások kimutatása a populációban .....	
Az alkalmazkodottság (rátermettség) értékelése .....	145
Az alkalmazkodást fékező genetikai hatások .....	147
Genetikai bevésődés, epigenézis .....	149
Fenotípusos alkalmazkodás (modifikáció) .....	151
Reakciónorma .....	152
Morfológiai plaszticitás .....	154
Szervesanyag-allokáció .....	154
Fenotípusos stabilitás: a genotípus kvantitatív reakciója környezetváltozásra .....	157
Genotípus–környezet kölcsönhatás .....	161
<b>6. A génkészlet változása kis létszámú populációkban</b> .....	164
Genetikai sodródás (drift) .....	165
Beltenyésztés .....	172
A beltenyésztés hatása a génkészletre .....	173
Rokonpárosodást és önmegporzást korlátozó mechanizmusok .....	176
Beltenyésztett egyedek csökkent kompetitív kézsége .....	180
Génkészletváltozás a génáramlás túlsúlya miatt .....	182
Lecsökkent egyedszám hatása kvantitatív tulajdonságokra .....	183
A helyi populáció kihalásának valószínűsége .....	186
<b>7. A genetikai változatosság fajon belüli strukturáltsága</b> .....	187
A fajon belüli változatosság taxonómiai, erdőművelési és genetikai megítélésének eltérései .....	188
A tér- és időbeni környezeti heterogenitás hatása a genetikai strukturáltságra .....	189
Kvantitatív mintázattípusok .....	193
Klinális változatossági mintázat összefüggő elterjedési területen .....	193
Rasz- (ökotípusos) változatosság .....	196
Fenotípusos (kvantitatív) polimorfizmus .....	199

Populációk differenciálódása	201
Metapopulációk kialakulása	201
„Szomszédságok” elkülönülése	201
Kvantitatív változatosság strukturáltsága	204
Markerekkel jellemzett genetikai differenciáltság	209
<b>8. Fajsztintű genetikai folyamatok</b>	<b>218</b>
A genetikai diverzitás és a fás életforma	218
Életforma és genetikai diverzitás	218
Az elterjedés, a szaporodásmód és az életmód hatása a fás fajok diverzitására	220
Faji elkülönülés és introgresszió	222
Faji elkülönülés korlátai	222
Introgresszió	224
Közeli rokon fajok elhatárolásának genetikai lehetőségei <i>Pinus</i> fajok példáján	227
A fajon belüli földrajzi változatosság és kiváltó tényezői	229
Adaptív genetikai mintázatot kiváltó hatások	229
Nem adaptív, sztochasztikus földrajzi mintázatot kiváltó fajvándorlási hatások	238
Az egyedszámcsökkenés evolúciós következményei	250
A párosodási rendszer változása kis áréájú fajok esetében	251
A diverzitás visszanyerése „palacknyak-hatás” után	253
Genetikai kölcsönhatások fajok között: koevolúció	253
Koevolúció fajok között	254
Koevolúció rovarok és tápnövényük között	254
Koevolúció más fogyasztókkal	259
A mutualista kapcsolatok jelentősége és a kihalási örvény	259
<b>9. Antropogén hatások</b>	<b>267</b>
A hagyományos erdőkielés és erdőhasználat genetikai hatásai	267
Mesterséges erdőtelepítés genetikai hatásai	272
Nem őshonos szaporítóanyag felhasználása	276
A helyi származás, az őshonosság (autochtonitás) jelentősége és korlátai	276
Áttelepítési kockázat becslése	281
Származási körzetesítés	286
Az erdőművelés genetikai hatásai	290
Szaporítóanyag-előállítás	290
Törzsszámcsökkentések hatása a populáció génkészletére	296
A természetes felújítási módszerek hatása	300
A nemesítés és a szelekció alkalmazása	302
A környezetet terhelő antropogén hatások lehetséges genetikai következményei	306
A klímaváltozás és az erdő	306
Környezetszennyezés	309

A genetikai változatosság jelentősége a környezetváltozások fényében .....	313
<b>10. A természetes génkészlet megőrzése .....</b>	<b>314</b>
A génmegőrzés általános céljai és stratégiája .....	314
A génmegőrzés megvalósításának általános szempontjai .....	317
A legkisebb életképes populációméret („LÉP”) koncepciója .....	319
Az erdei fás növények génmegőrzése .....	323
Az erdészeti génmegőrzési stratégiát meghatározó szempontok .....	325
A génmegőrzésben alkalmazott módszerek .....	326
Statikus megőrzés: ex situ gyűjtemények, génbankok .....	326
Dinamikus génmegőrzés .....	330
Génrezervátumok .....	331
A génmegőrzés nemzetközi együttműködési kerete .....	336
<b>11. Néhány fafaj genetikai jellemzése .....</b>	<b>338</b>
Tölgyek .....	338
A tölgyek genetikai változatosságát meghatározó fontosabb külső tényezők .....	341
A tölgyek genetikai diverzitása .....	342
Bükk .....	345
Fekete nyár .....	352
Erdeifenyő .....	355
Feketefenyő .....	362
Lucfenyő .....	366
<b>12. Genetikai tartamosság megvalósítása és ellenőrzése</b>	
<b>az erdőművelésben .....</b>	<b>374</b>
A szaporítóanyag-gazdálkodás genetikai szempontjai .....	374
Az erdőművelési beavatkozások irányelvei .....	380
Természetes felújítás .....	380
Mesterséges felújítás .....	380
Törzsszámcsökkentés és válogató jellegű fahasználat .....	381
A „genetikai tartamosság” ellenőrzése .....	382
Pillantás a jövőbe: a genetika kihívásai .....	385
A növényi géntechnológia alkalmazásának lehetőségei .....	385
Géntechnológia alkalmazási lehetőségei az erdőgazdálkodásban .....	388
A genetikai erőforrások hasznosításának és védelmének összegeztethetősége .....	389
<b>Utószó .....</b>	<b>392</b>
<b>Hivatkozott irodalom .....</b>	<b>393</b>
<b>A szövegben előforduló erdészeti szakkifejezések magyarázata .....</b>	<b>407</b>
<b>Tárgy- és névmutató .....</b>	<b>410</b>

