

SZENT ISTVÁN EGYETEM

Kertészettudományi Kar

***SORBUS* FAJKELETKEZÉS TRIPARENTÁLIS
HIBRIDIZÁCIÓVAL A KELET- ÉS DÉLKELET-
EURÓPAI TÉRSÉGBEN
(Nothosubgenus *Triparens*)**

Doktori (PhD) értekezés

Németh Csaba

BUDAPEST

2019

A doktori iskola

megnevezése: Kertészettudományi Doktori Iskola

tudományága: Növénytermesztési és kertészeti tudományok

vezetője: Zámboriné Dr. Németh Éva
egyetemi tanár, DSc
Szent István Egyetem, Kertészettudományi Kar,
Gyógy- és Aromanövények Tanszék

Témavezető: Dr. Höhn Mária
egyetemi docens, CSc
Szent István Egyetem, Kertészettudományi Kar,
Növénytani Tanszék és Soroksári Botanikus Kert

A jelölt a Szent István Egyetem Doktori Szabályzatában előírt valamennyi feltételnek eleget tett, az értekezés műhelyvitájában elhangzott észrevételeket és javaslatokat az értekezés átdolgozásakor figyelembe vette, azért az értekezés védési eljárásra bocsátható.

.....
Az iskolavezető jóváhagyása

.....
A témavezető jóváhagyása

Édesanyám emlékének.

TARTALOMJEGYZÉK

RÖVIDÍTÉSEK JEGYZÉKE	7
1. BEVEZETÉS ÉS CÉLKITŰZÉS	9
2. IRODALMI ÁTTEKINTÉS	11
2.1. A Sorbus nemzetség taxonómiai vonatkozásai	11
2.2. Az európai Sorbus alnemzetségek növényföldrajzi vonatkozásai	13
2.3. A fajkeletkezés mozgatórugói a Sorbus nemzetségen belül	15
2.3.1. Hibridizáció	16
2.3.1.1. Pollendonáció az endospermium képzés során	16
2.3.1.2. Pollendonáció a hibridizációs fajkeletkezés során	17
2.3.2. Poliploidizáció	19
2.3.3. Reprodukciós mód	19
2.4. Hármass hibridizáció a növényvilágban	20
2.5. Hármass hibridizáció a Sorbus nemzetségben	20
2.5.1. Nothosubg. <i>Chamsoraria</i> (Subg. <i>Chamaemespilus</i> × Subg. <i>Sorbus</i> × Subg. <i>Aria</i>)	21
2.5.2. Nothosubg. <i>Triparens</i> (Subg. <i>Sorbus</i> × Subg. <i>Aria</i> × Subg. <i>Torminaria</i>).....	21
2.5.2.1. Bizonyítottan <i>Triparens</i> fajok.....	21
2.5.2.2. Feltételezett <i>Triparens</i> fajok.....	23
2.6. Az európai Sorbus alnemzetségek taxonómiai markerei	26
2.6.1. Morfológiai markerek.....	26
2.6.2. Többváltozós morfometriai vizsgálatok.....	31
2.6.2. Biokémiai markerek.....	32
2.6.3. Molekuláris markerek.....	33
2.6.3.1. Izoenzim markerek	33
2.6.3.2. Mitokondriális DNS markerek.....	34
2.6.3.3. Kloroplasztisz DNS markerek	34
2.6.3.4. Nukleáris DNS markerek	35
2.6.3.5. Egyéb molekuláris markerek.....	36
2.6.4. Citometriai markerek.....	36
3. ANYAG ÉS MÓDSZER	39
3.1. Terepi mintavételezés	39
3.2. Morfológiai vizsgálatok	39
3.2.1. Herbáriumi kutatások	39
3.2.2. Morfometriai vizsgálatok (PCA).....	42
3.3. Biokémiai vizsgálatok (HPLC-ESI-qTOFMS)	43
3.3.1. Minta előkészítés.....	43
3.3.2. Kromatográfiás elválasztás	43
3.3.3. HPLC-ESI-qTOFMS analízis	43
3.4. Molekuláris vizsgálatok (cpSSR)	44
3.4.1. DNS-kivonás.....	44
3.4.2. Fragmens amplifikáció PCR-rel	45
3.5. Áramlási citometriás vizsgálatok (FCM, FCSS)	46
3.5.1. Ploidia szint meghatározás (FCM)	46
3.5.2. Reprodukciós mód meghatározás (FCSS)	46
4. EREDMÉNYEK ÉS MEGVITATÁSUK	48
4.1. Morfológiai vizsgálatok	48
4.1.1. Herbáriumi kutatások.....	48

4.2. Biokémiai vizsgálatok (HPLC-ESI-qTOFMS)	49
4.2.1. Flavon O-glükozid (Apigenin O-glükuronsav)	49
4.2.2. Flavon C-glükozid (Apigenin-8-C-glükozid, vitexin).....	50
4.3. Molekuláris vizsgálatok (cpSSR)	53
4.4. Áramlási citometriás vizsgálatok (FCM, FCSS).....	55
4.4.1. Ploidia szint meghatározás (FCM)	55
4.4.2. Reprodukciós mód meghatározás (FCSS)	56
4.5. A <i>Sorbus dacica</i> s.l. taxonómiai revíziója	58
4.5.1. A <i>Sorbus dacica</i> s.l. a szakirodalmi forrásokban	58
4.5.2. A <i>Sorbus dacica</i> s.l. a herbáriumi forrásokban	60
4.5.3. A <i>Sorbus dacica</i> s.l. a terepen, földrajzi elterjedés	62
4.5.4. A <i>Sorbus dacica</i> s.l. morfológiai variabilitása.....	63
4.5.5. A <i>Sorbus dacica</i> s.l. kemotaxonómiai variabilitása	65
4.5.6. A <i>Sorbus dacica</i> s.l. kloroplasztisz variabilitása	66
4.5.7. A <i>Sorbus dacica</i> s.l. citotípus variabilitása	66
4.5.7.1. Ploidia szint	66
4.5.7.2. Reprodukciós mód	67
4.6. <i>Sorbus Triparens</i> fajkeletkezés lehetséges forgatókönyvei.....	68
4.7. Chorológiai, növényföldrajzi és ökológiai vonatkozások.....	71
4.8. Taxonómiai és nevezéktani következtetések.....	73
4.8.1. A <i>Triparens</i> alnemzetség taxonómiai és nevezéktani helyzete	73
4.8.2. A <i>Sorbus dacica</i> s.l. taxonómiai és nevezéktani helyzete	73
5. ÚJ TUDOMÁNYOS EREDMÉNYEK	76
6. ÖSSZEFOGLALÁS.....	77
7. SUMMARY	79
8. KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS.....	80
9. IRODALOMJEGYZÉK.....	82
10. FÜGGELÉK.....	95

RÖVIDÍTÉSEK JEGYZÉKE

AFLP	Amplified Fragment Length Polymorphism (amplifikált fragmentumhossz polimorfizmus)
agg.	aggregátum
bp	bázispár
BP	Magyar Természettudományi Múzeum Növénytár herbáriuma
CHISAM	chloroformisoamyl alcohol
CODE	International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (algák, gombák és növények nevezéktan nemzetközi kódexe)
cpSSR	chloroplast Simple Sequence Repeats (kloroplasztisz egyszerű szekvencia ismétlődés)
CTAB	hexadecyltrimethylammonium bromide
DAD	Diode Array Detector (diódasor detektor)
EDTA	EthyleneDiamineTetraAcetic acid (etilén-diamin-tetraecetsav)
ESI	ElectroSpray Ionisation (elektroporlasztásos ionizáció)
FCM	Flow Cytometry (áramlási citometria)
FCSS	Flow Cytometric Seed Screen (áramlási citometriás reprodukciós mód vizsgálat)
HCsN	Németh Csaba herbáriuma
HPLC	High Performance Liquid Chromatography (nagy hatékonyságú folyadékkromatográfia)
ITS	Internal Transcribed Spacer (riboszomális belső átíródó szakasz)
IUCN	International Union for Conservation of Nature (Nemzetközi Természetvédelmi unió)
MTM	Magyar Természettudományi Múzeum
Nothosubg.	Nothosubgenus (hibrid eredetű alnemzetség)
n.p., nom. prov.	nomen provisorium (provizórikus név)
nSSR	nuclear Simple Sequence Repeat (egyszerű szekvencia ismétlődés a sejtmagi genomban)
PCA	Principal Component Analysis (főkomponens-analízis)
PCR	Polymerase Chain Reaction (Polimeráz-lánreakció)
PP	Polipropilén
PTFE	Poli-tetrafluoro-etilén
QTOFMS	Quadrupole Time-Of-Flight Mass Spectrometer (kvadrupól analizátoros)

	repülési idő elvén működő tömegspektrometria)
RFLP	Restriction Fragment Length Polymorphism (restrikciós fragmentumhossz polimorfizmus)
SC	Self-Compatibility (önkompatibilitás)
SI	Self-Incompatibility (öninkompatibilitás)
s.l.	sensu lato (tágabb értelemben vett)
SNP	Single Nucleotide Polymorphism (egy-nukleotid polimorfizmus)
s.str.	sensu stricto (szűkebb értelemben vett)
Subg.	Subgenus (alnemzetség)
TLC	Thin Layer Chromatography (vékonyréteg kromatográfia)

1. BEVEZETÉS ÉS CÉLKITŰZÉS

A *Sorbus* (berkenye) nemzetség 250 körüli fajszámmal a legfajgazdagabb, legkomplikáltabb, a taxonómusok számára legnagyobb kihívást jelentő növénycsoportok egyike (Aldasoro *et al.* 2004, McAllister 2005, Rich *et al.* 2010). Az északi féltekén elterjedt nemzetség diverzitása az eurázsiai kontinensen a legnagyobb, de egyes fajok az észak-amerikai és észak-afrikai területekre is áthúzódnak (Aldasoro *et al.* 2004). A nemzetség eredetének és differenciálódásának elsődleges központját a kelet-himalájai térségre teszik. Ebből a régióból indult el a fajok Európába és Észak-Amerikába vándorlása. Másodlagos hibridizációs fajkeletkezési központok alakultak ki később a Himalájában, a Kaukázusban, Örményországban, valamint Európa több pontján (Gabrielian 1978, Jankun 1993).

Európa területéről eddig 201, többnyire szűk elterjedési területtel rendelkező, ún. sztenoendemikus taxon ismert (Kurtto *et al.* 2018), melyek bizonyos geomorfológiai és növényföldrajzi okokra visszavezethető hibridizációs centrumokban csoportosulnak (Jankun 1993). Európa területén ilyen „hot spot”-okat találunk Nagy-Britanniában (Rich *et al.* 2010), a Dél-Skandináv térségben (Hedlund 1901, Sennikov *et al.* 2016), Németországban Thüringiában (Meyer *et al.* 2005, Meyer 2016), Csehországban (Lepší és Lepší 2016), a Balkán-félszigeten (Ciocârlan 2009, Zieliński és Vladimirov 2013, Hajrudinović *et al.* 2015a), a Krím-félszigeten (Zaikonnikova 2001), a Kárpátok vonulatain (Kárpáti 1960, 1965, Bernátová és Májovský 2003), illetve a Kárpát-medence középhegységi régióiban (Kárpáti 1960, Németh 2009).

Európában a hibridizációs fajkeletkezés kiinduló fajai az ivaros és apomiktikus szaporodású, diploid és poliploid citotípust egyaránt felmutató *Sorbus aria* s.l. (lisztes berkenye) és *Sorbus chamaemespilus* (törpe berkenye), valamint a diploid ivaros szaporodású *Sorbus aucuparia* (madárberkenye) és *Sorbus torminalis* (barkócaberkenye). A fenti négy faj, illetve fajcsoport hibridizációjával létrejött apomiktikus fajok leggyakrabban biparentális, ritkán triparentális leszármazásúak, vagyis az alapfajok közül kettőnek vagy háromnak a genomját is hordozzák. A nemzetség korábbi, kizárólag morfológiai markerekre alapozott kutatása először a vékonyréteg kromatográfiás eljárás taxonómiai célú alkalmazásával élénkült meg, majd a modern, nagy felbontású kromatográfiás-, molekuláris- és citometriai módszerek térhódításával az utóbbi évtizedekben ismét új lendületet kapott. E módszerek együttes alkalmazásával komplexebb kérdésfeltevésekre is finomabb léptékű válaszokat várhatunk és lehetőség nyílik szélesebb spektrumú betekintést nyerni a hibridizációs fajkeletkezés háttérmechanizmusába, az egyes területek eredményeit puzzle-szerűen összeillesztve a morfológiai bélyegekre alapozott leszármazási elméletek megerősítésére, finomítására vagy megcáfolására. Több évtizedes terepi megfigyeléseim alapján, valamint a saját és a közgyűjtemények herbáriumai példányainak részletes

tanulmányozása során több, a *Sorbus* nemzetség fajképződéséhez kapcsolódó, taxonómiai és chorológiai kérdést fogalmaztam meg. A *Sorbus aria* s.l., *Sorbus aucuparia* és *Sorbus torminalis* hármas hibridizációjából ezidáig egyedülként az észak-európai *Sorbus intermedia* (svéd berkenye) ismert, mint trigenomikus hibrid eredetű faj. Feltételezhető azonban, hogy Kelet- és Délkelet-Európában is élnek olyan hármas hibridizációval létrejött és apomiktikusan stabilizálódott taxonok, melyeket ez idáig kettős hibrid eredetűeknek gondoltak. A *Sorbus dacica* (erdélyi berkenye) az Erdélyi-szigethegység, a *Sorbus paxiana* (Pax-berkenye) a Bánság sztenoendemikus berkenye faja, a *Sorbus tauricola* (krími berkenye) pedig a Krím-félsziget endemizmusa. Hibrid eredetüket morfológiai megfigyelésekre támaszkodva más európai analógiák alapján már régóta feltételezték. A jelenlegi általánosan elfogadott hipotézis szerint a *Sorbus dacica* a diploid *Sorbus aucuparia* és a rendkívül alakgazdag *Sorbus aria*-csoport egyik poliploid tagja közötti interspecifikus hibridizáció és az ezt követő apomiktikus stabilizálódás eredménye, míg a *Sorbus paxiana* létrejötte szintén a diploid *Sorbus torminalis* és a *Sorbus aria*-csoport egy másik poliploid tagja közötti kereszteződési eseményhez köthető (Kárpáti 1960). A *Sorbus tauricola* leszármazását pedig a *Sorbus aria* s.l. és a *Sorbus torminalis* közötti hibridizációból vezetik le (Popov 1959a, Zaikonnikova 1985, 2001, Sennikov és Phipps 2013). Előzetes vizsgálataim ezzel szemben inkább a hármas hibridizáció jelenségét valószínűsítik és ezen fajok taxonómiai helyzetének kritikai értékelését vetik fel. Munkám során a következő célkitűzéseket fogalmaztam meg:

1. Az ezidáig biparentális eredetűnek vélt, de morfológiai alapon inkább hármas hibridizációs múltat sejtető fajok (*Sorbus dacica*, *Sorbus paxiana*, *Sorbus tauricola*) élőhelyeinek felkutatása, valamint a vizsgálatokba bevont feltételezett szülőfajok (*Sorbus aria* s.l., *Sorbus aucuparia*, *Sorbus torminalis*) és további 30 európai referencia taxon terepi mintavételezése, a vizsgálatokhoz szükséges minták begyűjtése, majd a hármas hibridizáció biokémiai (HPLC-ESI-qTOFMS, flavonoid markerek) és molekuláris (cpSSR) módszerekkel történő alátámasztása.
2. Azon alaktani megfigyelés igazolása morfometriai, citometriai és biokémiai (HPLC-ESI-qTOFMS) módszerekkel, hogy a *Sorbus dacica*-ként értelmezett faj valójában két, eltérő evolúciós hátterű taxont takar, egy bigenomikus és egy trigenomikus hibrid eredetű alakot.
3. A *Sorbus dacica* és *Sorbus paxiana* ploiditásának és reprodukciós módjának meghatározása áramlási citometria módszerrel (FCM, FCSS).
4. A *Sorbus* Nothosubg. *Triparens* hármas hibridizációs fajkeletkezés hipotetikus forgatókönyvének felvázolása.

2. IRODALMI ÁTTEKINTÉS

2.1. A *Sorbus* nemzetség taxonómiai vonatkozásai

A *Sorbus* s.l. nemzetséget hagyományosan a *Rosaceae* családon belül a *Maloidae* alcsaládba sorolták. A molekuláris alapú kutatások a nemzetséget jelenleg a *Rosaceae* családon belül az *Amygdaloideae* alcsalád *Maleae* tribuszának *Malinae* altribuszába helyezik az *Amelanchier*, *Aronia*, *Cotoneaster*, *Crataegus*, *Malus* és *Pyrus* nemzetségek közvetlen rokonsági körébe (Potter *et al.* 2007). Az altribuszon belüli közeli rokonsági viszonyokat az intergenerikus hibridek nagy száma is jelzi: *Sorbus* és *Micromeles* (*Sorbomeles*), *Sorbus* és *Malus* (*Malosorbus*), *Sorbus* és *Pyrus* (*Sorbopyrus*), *Sorbus* és *Aronia* (*Sorbaronia*), *Sorbus* és *Cotoneaster* (*Sorbocotoneaster*), *Sorbus* és *Crataegus* (*Crataegosorbus*), *Sorbus* és *Amelanchier* (*Amelasorbus*), *Sorbus* és *Mespilus* (*Sorbomespilus*) (Robertson *et al.* 1991). A 17 alapkromoszómaszámú *Malinae* altribusz vélhetően a *Gillenia* (n=9) génuszban bekövetkező kromoszómaszám duplikáció, majd az ezt követő, egy homológ kromoszómapár elvesztésével járó aneuploidizáció eredménye (Evans és Campbell 2002, Evans és Dickinson 2005). Más hipotézis szerint egy 9, illetve egy 8 alapkromoszómaszámú ősi *Rosaceae* génusz hibridizációja állhat a háttérben (Phips *et al.* 1991).

A legszélesebb körben használt osztályozás szerint az Európában előforduló, ivaros szaporodású, diploid *Sorbus* fajok öt alnemzetséghez tartoznak (Kutzelnigg 1995, Meyer *et al.* 2005, Rich *et al.* 2010) (**1. ábra**):

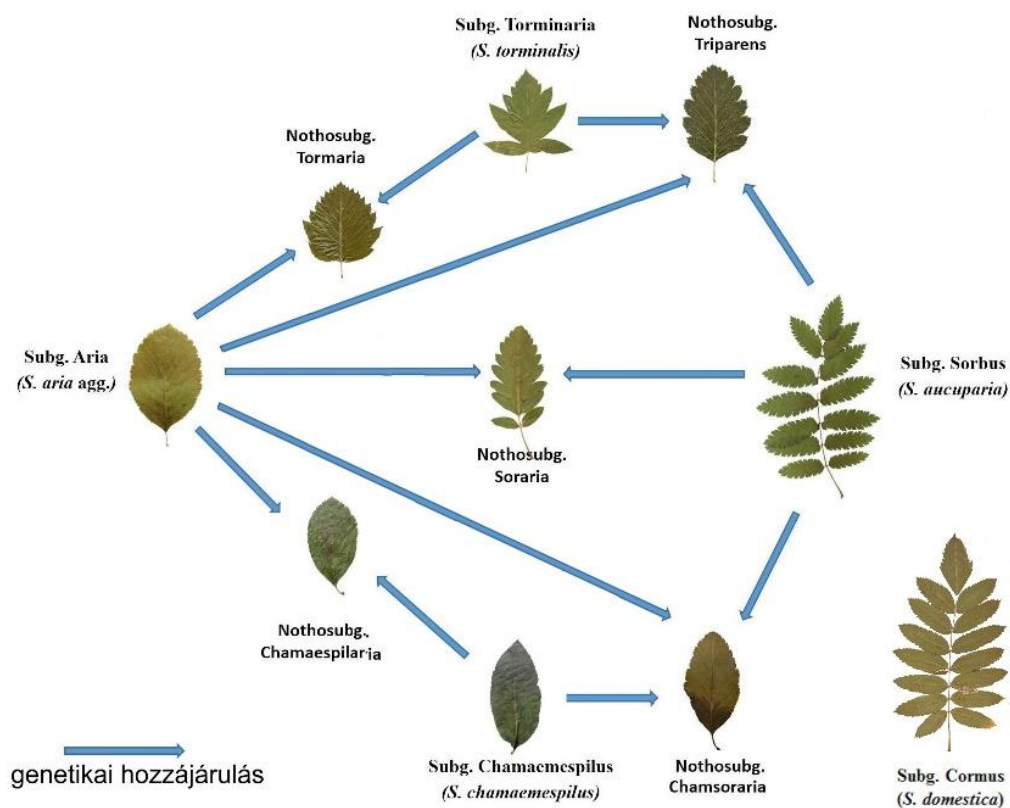
1. Subg. *Aria* Pers.
2. Subg. *Torminaria* (DC.) C. Koch
3. Subg. *Sorbus* (Medik.) Kovanda
4. Subg. *Cormus* (Spach) Duch.
5. Subg. *Chamaemespilus* (Medik.) C. Koch

A főleg Délnyugat Kínában és a sino-himalájai térségben nagyfokú fajdiverzitást mutató *Sorbus* alnemzetséget és a szintén rendkívül variábilis, eurázsiai elterjedésű *Aria* alnemzetséget leszámítva a többi három alnemzetség monotipikus (Kárpáti 1960, Aldasoro *et al.* 2004, McAllister 2005, Rich *et al.* 2010). Az *Aria* alnemzetség fajai (mind a széles elterjedésű, diploid, ivaros *Sorbus aria* s. str., mind a számos poliploid, apomiktikus, lokálisan endemikus faj) gyakran hibridizálnak a genetikailag és alaktanilag változatos *Sorbus torminalis* (Subg. *Torminaria*) (Hoebee *et al.* 2006, Kárpáti 1953), a szintén szélesebb genetikai és morfológiai plaszticitást mutató *Sorbus aucuparia* (Subg. *Sorbus*) (Kárpáti 1960, Raspé és Jacquemart 1998) és a magashegyi ökológiai karakterű, morfológiailag kevésbé variábilis, de többféle citotípussal rendelkező *Sorbus chamaemespilus* (Subg. *Chamaemespilus*) (Warburg és Kárpáti 1968, Meyer *et al.* 2005) fajokkal, homo- illetve allopoliploid kombinációk széles spektrumát létrehozva. Az

így létrejövő interszubgenerikus hibrid alakokat korábban csoportokba (pl. Meyer *et al.* 2005, Rich *et al.* 2010), újabban alnemzetségekbe sorolják (Májovský és Bernátová 2001, Rich *et al.* 2014) (1. ábra).

1. Nothosubg. *Tormaria* Májovský & Bernátová (Subg. *Torminaria* × Subg. *Aria*), korábban *Sorbus latifolia*-csoport.
2. Nothosubg. *Soraria* Májovský & Bernátová (Subg. *Sorbus* × Subg. *Aria*), korábban *Sorbus hybrida*-csoport.
3. Nothosubg. *Chamaespilaria* Májovský & Bernátová (Subg. *Chamaemespilus* × Subg. *Aria*), korábban *Sorbus sudetica*-csoport.
4. Nothosubg. *Chamsoraria* Májovský & Bernátová (Subg. *Chamaemespilus* × Subg. *Sorbus* × Subg. *Aria*), korábban *Sorbus hostii*-csoport.
5. Nothosubg. *Triparens* M. Lepší & T. C. G. Rich (Subg. *Sorbus* × Subg. *Aria* × Subg. *Torminaria*), korábban *Sorbus intermedia*-csoport.

A dél-európai, illetve nyugat-ázsiai elterjedésű *Sorbus domestica* (házi berkenye) (Subg. *Cormus*) a nemzetség hibridizációs folyamataiban nem vesz részt.



1. ábra. Az európai *Sorbus* taxonok osztályozása és lehetséges interszubgenerikus hibridizációs kapcsolataik.

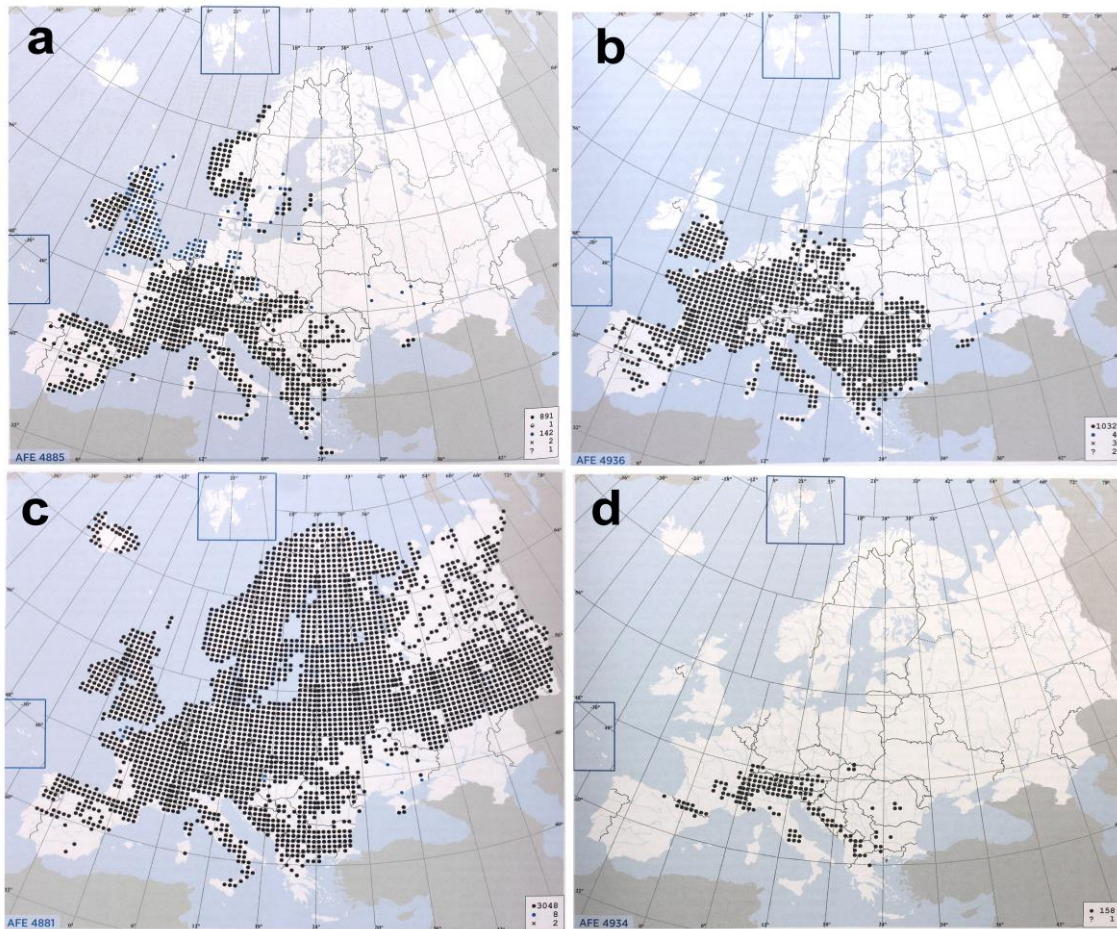
Az európai *Sorbus* fajok osztályozására más, kevésbé elterjedt rendszerek is léteznek. Gabrielian (1978) és Aldasoro *et al.* (2004) például az alakgazdag *Aria* alnemzetséget szekciókra, illetve alszekciókra osztva kezeli. A molekuláris filogenetika által is igazoltnak látszó (Campbell

et al. 2007) megközelítés az öt „alap” alnemzetséget nemzetség szinten értelmezi (*Aria* s.l., *Torminalis clusii*, *Sorbus aucuparia*, *Cormus domestica*, *Chamaemespilus alpina*) (Robertson *et al.* 1991, McAllister 2005, Potter *et al.* 2007, Li *et al.* 2012), Sennikov és Kurtto (2017) pedig a hibrid alnemzetségeket is génusz szintre emelik (*Karpatiosorbus*, *Hedlundia*, *Majovskya*, *Normeyera*, *Borkhausenia*). Újabban Christenhusz *et al.* (2017) valamennyi *Sorbus* fajt a *Pyrus* nemzetségbe sorolják.

Habár a *Rubus*-okhoz hasonló (Holub 1997, Weber 1999, 2002), kódexszerűen kidolgozott fajkonceptió a *Sorbus* nemzetség esetében egyelőre nem létezik, a legáltalánosabban elfogadott és alkalmazott fajkonceptió minden apomiktikus leszármazási vonalat független fajként értelmez. A hibrid eredetű taxonokat egyes szerzők ún. kislejtesként (microspecies) értelmezik (Proctor *et al.* 1992), mások szélesebb, kizárólag morfológiai alapokon nyugvó rendszertani felfogása a köztes alakokat az alaktanilag legközelebb álló szülőfaj alá rendeli (Aldasoro *et al.* 2004). Rich *et al.* (2010) szerint az ideális apomikta *Sorbus* faj morfológiailag jól elkülönülő (molekuláris technikák nélkül is azonosítható), monofiletikus leszármazású (egyklónú) biológiailag sikeres (kisebb-nagyobb elterjedési területtel rendelkezik) és obligát apomikta (kizárólag klónokat reprodukál).

2.2. Az európai *Sorbus* alnemzetségek növényföldrajzi vonatkozásai

Az interszubgenerikus hibridizációban résztvevő taxonok elterjedésüket és ökológiai igényeiket tekintve is különböznek. Az eurázsiai elterjedésű *Aria* alnemzetség fajtái inkább melegkedvelők, de a diploid *Sorbus aria* s.str., valamint néhány poliploid faj elsősorban a hegyvidéki területekre jellemző, illetve Észak-Európában honos (**2.a. ábra**). Az Európában elterjedt *Sorbus torminalis* jellemzően termofil lombdők elegyfaja (**2.b. ábra**), a széles elterjedésű eurázsiai *Sorbus aucuparia* pedig tipikusan a hűvösebb, hegyvidéki területek, valamint Észak-Európa jellemző növénye (**2.c. ábra**). Az európai endemizmus *Sorbus chamaemespilus* tipikus magashegységi faj, az erdőhatár feletti montán területek karakterfaja (**2.d. ábra**).



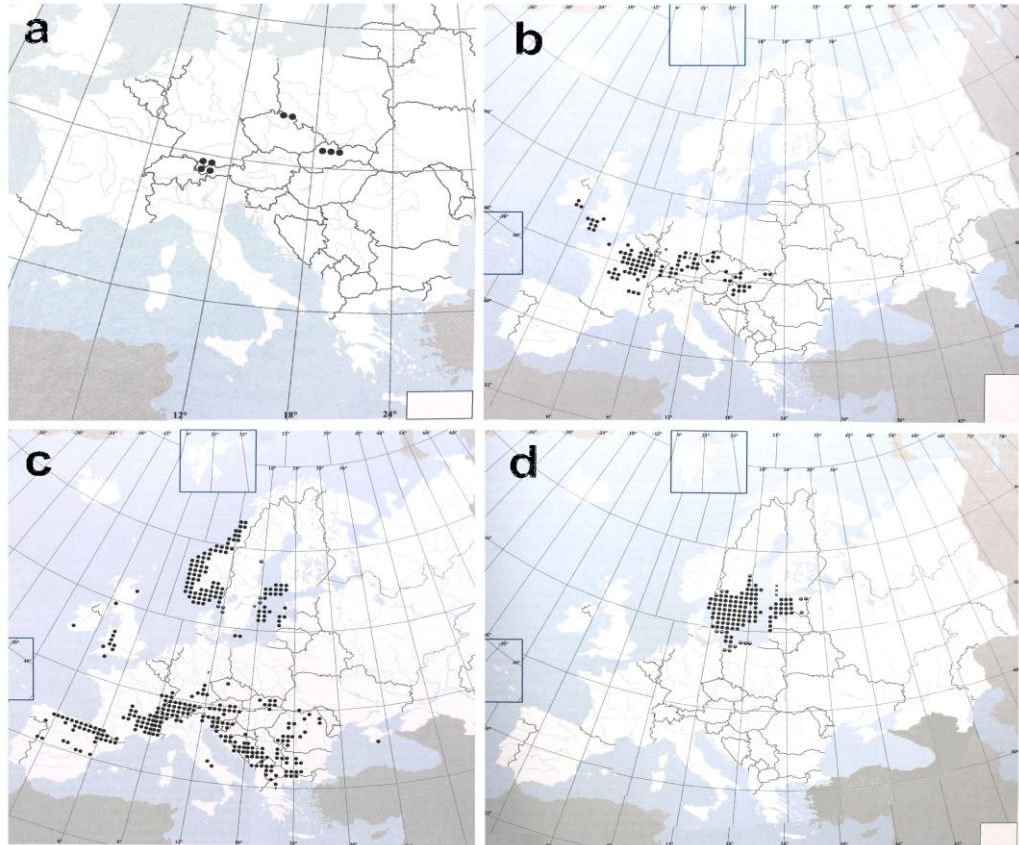
2. ábra. Az (a) *Aria* (*Sorbus aria* agg.), (b) *Torminaria* (*Sorbus torminalis*), (c) *Sorbus* (*Sorbus aucuparia*) és (d) *Chamaemespilus* (*Sorbus chamaemespilus*) alnemzetségek elterjedése Európában (Kurtto *et al.* 2018 alapján, módosítva).

A fenti fajok hibridizációjára azok együttes előfordulása során nyílik lehetőség. Ilyen, többé-kevésbé eltérő ökológiai igényű fajok természetes találkozási pontjai az erősen tagolt domborzatú, mozaikos vegetáció-strukturájú területek (dolomit, mészkő hegységek, bazalt tanúhegyek) különböző mikroklímájú élőhelytípusai, ahol a potenciális szülőfajok közötti hibridizáció megtörténhet.

A hibrid eredetű fajok/alnemzetségek ökológiai igénye és elterjedése korrelál egymással. Ennek megfelelően a *Chamaespilaria* és *Chamsoraria* alnemzetségek magasabb hegyvidéki flóraelemek (**3.a. ábra**), a *Tormaria* fajok az európai középhegységi területek jellemzői (**3.b. ábra**), a *Soraria* alnemzetség fajai főleg észak-európai és hegyvidéki elemek (**3.c. ábra**), a *Triparens* alnemzetség pedig a Balti-Skandináv térségből ismert (**3.d. ábra**).

A genetikailag változatos ivaros fajok nagy areájúak, de az apomikta (esetenként reziduális szexualitást is mutató fakultatív apomikta), önmegporzó tetraploidok is sokszor igen széles elterjedésűek (pl. *Sorbus danubialis* (dunai berkenye), *Sorbus intermedia* (svéd berkenye), *Sorbus*

mougeotii (Mougeoti-berkenye). Ezzel szemben igazán széles elterjedésű triploid *Sorbus* taxon nem ismert, ami a triploid *Sorbus*-okra általánosan jellemző öninkompatibilitásra vezethető vissza, miszerint fennmaradásuk erőteljesen függ más *Sorbus* fajok, mint pollendonorok jelenlététől, illetve hiányától (Ludwig *et al.* 2013, Hajrudinović *et al.* 2015b, Lepší *et al.* 2016).



3. ábra. A Nothosubg. **(a)** *Chamaespilaria* és *Chamsoraria*, **(b)** *Tormaria*, **(c)** *Soraria* és **(d)** *Triparens* elterjedése Európában (Kurtto *et al.* 2018 alapján, módosítva).

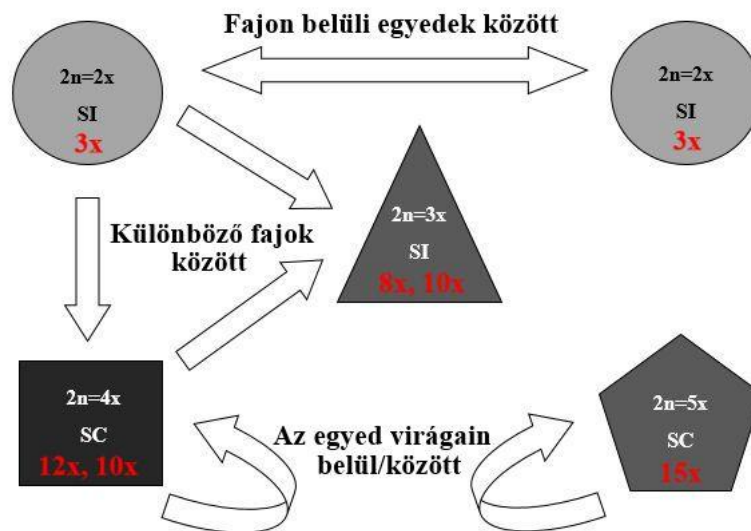
2.3. A fajkeletkezés mozgatórugói a *Sorbus* nemzetségben belül

A *Sorbus* nemzetségben, miként a *Rosaceae* család több más nemzetségében (*Alchemilla*, *Rubus*, *Crataegus*) is, a nagyfokú genetikai diverzitást eredményező, főként lokális léptékben zajló mikroevolúciós folyamatok fő hajtóereje a poliploidizációval és apomixissel (pszeudogámiával / apogámiával) kapcsolt, reprodukív izolációval járó, interszubgenerikus/interspecifikus hibridizáció.

2.3.1. Hibridizáció

2.3.1.1. Pollendonáció az endospermium képzés során

A diploid, ivaros *Sorbus* fajokra az idegenmegporzás, illetve a Rosaceae családra általánosságban is jellemző, S-lókuszt által kontrollált öninkompatibilitás jellemző (McClure *et al.* 2011). A triploid *Sorbus* fajok (néhány ritka kivételtől eltekintve, Hajrudinović *et al.* 2015b, Lepší *et al.* 2016) öninkompatibilisek, a sikeres endospermium-, illetve magképzéshez másik közelrokon *Sorbus* faj pollenjét igénylik (a fajazonos pollen az apomixis miatti genetikai egyezés miatt nem megfelelő), míg a tetraploid fajok önkompatibilitást mutatnak, a magképzéshez saját vagy fajtárs pollenjét használják. Az idegenmegporzó, öninkompatibilis triploid *Sorbus* fajok evolúciós jelentősége abban áll, hogy jelenlétük növeli az interspecifikus hibridizációt, ezzel együtt pedig az új genotípusok létrejöttének lehetőségét (Ludwig *et al.* 2013). A pentaploid taxonok önmegporzók,



4. ábra. A mag (endospermium-) képzéshez szükséges pollenmozgás (genetikai hozzájárulás) a diploid ivaros és poliploid apomiktikus *Sorbus* taxonok között. Az endospermium jellemző, leggyakrabban detektált ploidia szintjei piros színnel jelölve. SI: öninkompatibilis taxonok, SC: önkompatibilis taxonok. (eredeti, Ludwig *et al.* 2013, Hajrudinović *et al.* 2015b, Lepší *et al.* 2016 alapján)

a két ismert pentaploid faj egyike obligát-, a másik pedig fakultatív apomikta, viszont az, hogy utóbbi faj egyetlen ismert populációja morfológiailag teljesen egységes, arra enged következtetni, hogy csak az apomikta magok/magoncok életképesek (Rich *et al.* 2010) (**4. ábra**).

Az öninkompatibilis pszeudogám apomiktikus növények hosszútávú fennmaradása gátolt, ha inkompatibilis pollendonorok élnek a környezetükben, továbbá az interploid kereszteződés esetén az endospermium ploidia kiegyenlítetlenség következtében gyakori a mag abortációja. Általánosságban tehát egy sikeres pszeudogám apomiktikus taxon vagy önkompatibilis, elkerülve ezzel az interploid kereszteződést; vagy ha öninkompatibilis, akkor fakultatív apomikta nagy S-allél diverzitással és speciális, az endospermium kiegyesúlyozatlanságát csillapító

mechanizmussal rendelkezik, esetleg egy olyan szabályozó rendszert tartalmaz, mely képes átkapcsolni megporzás nélküli endospermium képzésre (Hörandl 2010). A *Sorbus* nemzetség kivételt képez, mivel nagymértékű kompatibilitás jellemzi a közeli rokon fajok pollenjével (produktivitásuk függ ezen pollendonorok jelenlététől és virágzásbiológiai sajátosságaitól). Továbbá biztosított a tolerancia az endospermium kiegyensúlyozatlansággal szemben, mely lehetővé teszi a normális, ivaros diploid fajoknál tapasztalható 2 anyai : 1 apai genetikai arányú endospermium mellett az abnormális, apomikta triploid taxonokra jellemző 3 anyai : 1 apai endospermium genetikai aránnyal rendelkező magvak életképességét is (Ludwig *et al.* 2013, Hajrudinović *et al.* 2015b, Lepší *et al.* 2016).

A nemzetség megporzásbiológiája szempontjából igen fontos Lepší *et al.* (2016) megfigyelése, hogy az általuk áramlási citometriával vizsgált különböző ploiditású taxonok pollenjei között egyetlen redukálatlan pollent sem találtak és még a triploid fajokra is kizárólag a redukált pollen volt jellemző.

Az endospermium ploidia szintje sokszor redukálatlan pollen általi fertilizációra utal (Lepší *et al.* 2016), ezzel szemben a központi sejt kettős megtermékenyülése a pollen két redukált hímivarsejtje által érvényesülhet általánosan a *Sorbus* nemzetségben belül (Hajrudinović *et al.* 2015b, Lepší *et al.* 2016), ellentétben a *Rosaceae* család egyéb nemzetségeinél tapasztaltakkal (Talent és Dickinson 2007, Šarhanová *et al.* 2012, Burgess *et al.* 2014). Ritkán a heterofertilizáció (megtermékenyítés két pollen által) jelenségét is megfigyelték (Lepší *et al.* 2016).

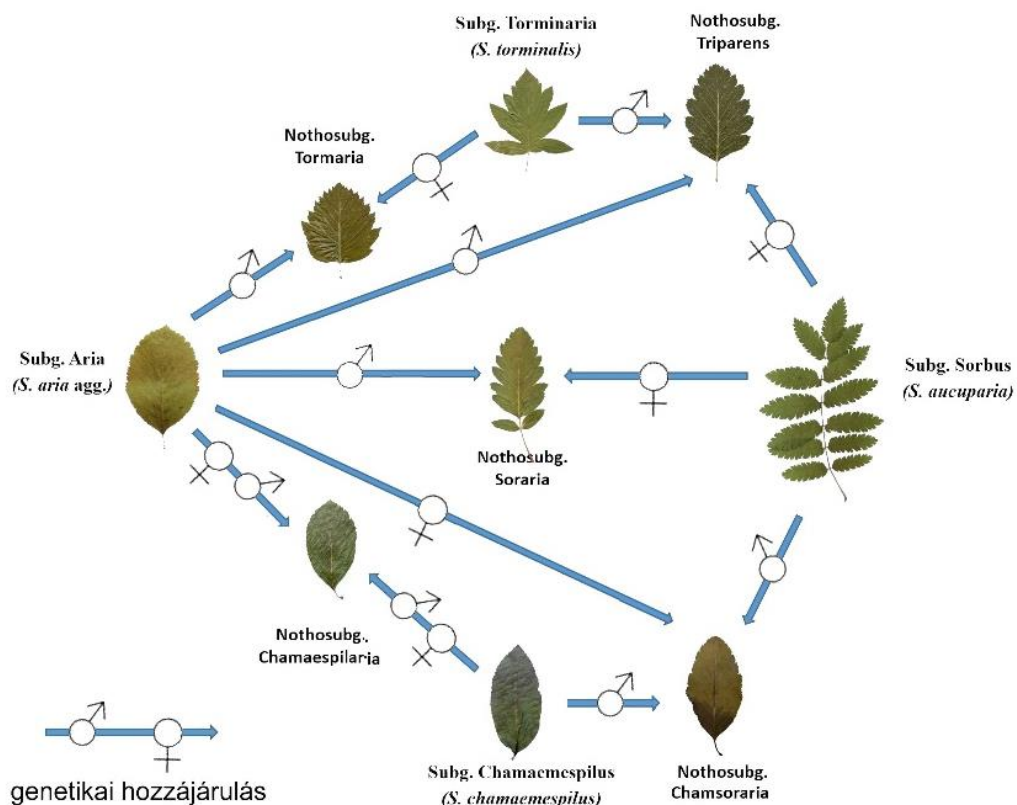
2.3.1.2. Pollendonáció a hibridizációs fajkeletkezés során

Az anyai öröklődésű kloroplasztisz és mitokondriális DNS vizsgálatával, valamint izoenzim elemzéssel a hibridizációs eseményekhez vezető pollenmozgás jól detektálható. A biparentális *Soraria* és *Tormaria* alnemzetségek esetében leggyakrabban megfigyelt pollendonor a hibridizációk során a *Sorbus aria* s.l. (Proctor *et al.* 1989, Aas *et al.* 1994, Nelson-Jones *et al.* 2002, Oddou-Muratorio 2001, Robertson *et al.* 2004b, 2010, Chester *et al.* 2007, Leinemann *et al.* 2013, Hajrudinović *et al.* 2015a, Uhrinová *et al.* 2017), de igen ritka esetben ellenkező irányú pollenmozgás is megtörténhet (Oddou-Muratorio *et al.* 2001, Nelson-Jones *et al.* 2002). A *Chamaespilaria* alnemzetség esetében mind a *Sorbus aria*, mind a *Sorbus chamaespilus* előfordul, mint pollendonor (Kučerová és Gömöry 2011, Uhrinová *et al.* 2017).

A triparentális *Chamsoraria* fajok egy kivétellel (ami *Sorbus chamaespilus*-típusú) *Sorbus aria*-típusú kloroplasztisszal rendelkeznek (Uhrinová *et al.* 2017), a *Triparens Sorbus intermedia* esetében pedig a *Sorbus aucuparia*-típusú kloroplasztisz és mitokondrium a jellemző (Nelson-Jones *et al.* 2002, Chester *et al.* 2007, Robertson *et al.* 2010) (5. ábra).

Baksay (1964) különböző berkenye fajokon végzett kompatibilitási, keresztezési kísérletei szerint a *Sorbus aucuparia* × *Sorbus torminalis* és reciproka teljesen inkompatibilis. Ugyan a *Sorbus aucuparia* pollenje csírázik a *Sorbus torminalis* bibéjén, de annak szövetébe behatolni nem képes. A kísérletek alapján a *Sorbus aria* × *Sorbus aucuparia* hibridek azonban már jól keresztezhetők a *Sorbus torminalis*-szal.

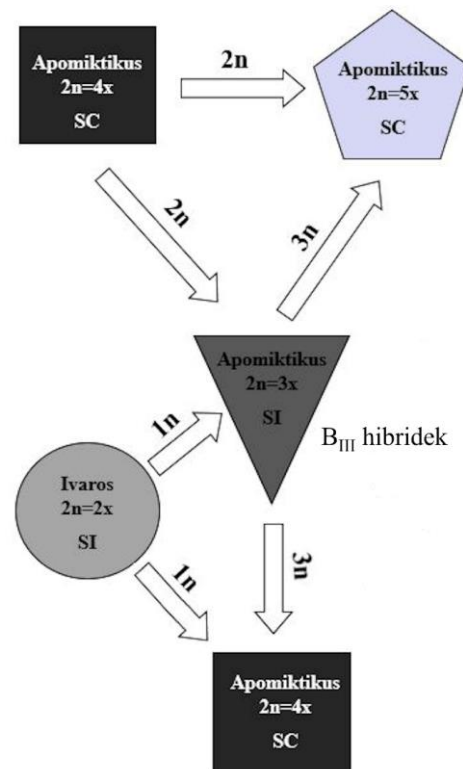
Az egyes taxonok pollenfertilitása ploidiaszint függő, a triploid hibrid eredetű taxonok alacsonyabb pollenfertilitásúak, mint a diploid, szexuális szülőfajok, valamint a tertraploid apomiktikus fajok (Rich 2009, Grosics 2014, Liljefors 1953, Hajrudinović *et al.* 2015b). Alacsonyabb szintű fertilitás jellemző a diploid (F1) interspecifikus hibridekre, ami a kromoszómák tökéletlen párosodásának az eredménye a meiózis folyamán. Ugyanez a párosodási defektus érvényes a triploid fajok kromoszómáira is, ami szintén alacsony fertilitást eredményez. A tertraploidok esetében, mivel kiegyensúlyozott (páros) számú kromoszómával rendelkeznek, a kromoszómapárosodás a meiózis során nem gátolt, ezért pollenfertilitásuk is viszonylag magas értéket mutat.



5. ábra. A *Sorbus* alnemzetségek közötti génáramlás irányai a hibridizációs fajkeletkezések során (eredeti, Proctor *et al.* 1989, Aas *et al.* 1994, Nelson-Jones *et al.* 2002, Oddou-Muratorio 2001, Robertson *et al.* 2004, 2010, Chester *et al.* 2007, Kučerová and Gömöry 2011, Leinemann *et al.* 2013, Hajrudinović *et al.* 2015a, Uhrinová *et al.* 2017 alapján).

2.3.2. Poliploidizáció

Az ivaros *Sorbus* alapfajok (*Sorbus aria* s.str., *Sorbus chamaemespilus*, *Sorbus aucuparia*, *Sorbus torminalis*), illetve az ezek kereszteződésével létrejött amfimiktikus hibridek diploidok ($2n=34$) (a *Sorbus chamaemespilus*-nak triploid- és tetraploid citotípusai is ismertek, Liljefors 1953, 1955), az ismert poliploid fajok többsége triploid ($2n=51$), kisebb hányaduk tetraploid ($2n=68$) és mindösszesen 2 pentaploid ($2n=85$, Pellicer *et al.* 2012) faj ismert. Az apomiktikusan rögzült fajok többsége a hibridizációt követő allopoliploidizáció eredménye, néhány esetben azonban inkább autopoliploidizáció vagy mutáció állhat a kromoszómaszám többszöröződés hátterében (Liljefors 1955, Rich *et al.* 2010). Különös jelentőséggel bírnak a diploid és tetraploid taxonok kereszteződésével létrejövő ún. B_{III} triploid hibridek, melyek kellő sikerességük esetén új taxonok kialakulásának lehetőségét hordozzák. A különböző ploideasztintú hibridogén *Sorbus* taxonok kialakulásának lehetséges útjait a 6. ábra szemlélteti.



6. ábra. A *Sorbus* nemzetség sematikus hibridizációs fajkeletkezési ciklusa egy apomiktikus poliploid – ivaros diploid komplexen belül (eredeti, Rich *et al.* 2010, Ludwig *et al.* 2013, Uhrinová *et al.* 2017, Lepší *et al.* 2016 alapján).

2.3.3. Reprodukciós mód

Valamennyi diploid *Sorbus* faj ivaros szaporodású, míg a poliploidizáció minden esetben apomixissal társul. A legtöbb apomikta *Sorbus* fajra az apospória jellemző (Liljefors 1953), esetenként diplospóriát (Jakun és Kovanda 1988, Liljefors 1953), illetve adventív embrióniát (Jankun és Kovanda 1986, 1987, 1988, Jankun 1994), ritkán partenogenezist (redukálatlan petesejt fertilizációja) (Liljefors 1953) vagy haploid partenogenezist (redukált petesejt fertilizációja) (Jankun és Kovanda 1986, Lepší *et al.* 2016) is megfigyeltek.

Az apomixis egy ivartalan reprodukciós mód, melynek során a magképzés megtermékenyítés és meiózis nélkül megy végbe és az apai genom nem vesz részt az embrió

kialakulásában. A legtöbb ismert poliploid *Sorbus* faj obligát apomikta, de nem ritka jelenség a reziduális szexualitású fakultatív apomixis sem (Lepší *et al.* 2016).

A *Sorbus* nemzetségre a *Polygonum*-típusú 8 sejtes embriózsák jellemző (Liljefors 1953). Esetenként az embriózsák fejlődése rendhagyó módon történik, pl. a 2 sejtmagos központi sejt helyett 3 (Jankun és Kovanda 1986, 1987, Hajrudinović *et al.* 2015b, Lepší *et al.* 2016), még ritkábban 4 (Lepší *et al.* 2016) sejtmagos sejt fejlődik, nagyon ritkán pedig 1 sejtmagos központi sejt valószínűsíthető (Lepší *et al.* 2016). Szintén igen ritkán bekövetkező esemény az embrió és/vagy az endospermium duplikációja (Jankun és Kovanda 1986, 1988, Lepší *et al.* 2016).

2.4. Hármás hibridizáció a növényvilágban

Az interspecifikus hibridizáció és fajkeletkezés általános jelenség a növényvilágban, mely rendszerint két szülőfaj genetikai anyagának találkozásával jár. A három szülőfajos fajkeletkezés természetes körülmények között azonban meglehetősen ritkán detektált jelenség a növényvilágban. Ennek oka vélhetően az lehet, hogy a közelrokon és morfológiailag nem túl nagy távolságra eső szülőfajok utódaiban a hármás hibridizációra utaló bélyegek elmosódnak. Ilyen taxonok ismertek például az *Epilobium* (*Epilobium ciliatum* × *E. hirsutum* × *E. parviflorum*, Kitchener 1997), a *Senecio* (*S. germanicus* × *S. hercynicus* × *S. ovatus*, Hodálová 2002), a *Potamogeton* (*Potamogeton perfoliatus* × *P. gramineus* × *P. lucens*, Kaplan és Fehrer 2007), a *Cardamine* (*Cardamine rivularis* × *C. amara* × *C. pratensis*, Zozomová-Lihová *et al.* 2014) vagy a *Salix* (Meikle és Robinson 2000) és *Populus* (Dickmann 2001) nemzetségekben. A természetben létrejövő triparentális taxonok mellett mesterséges keresztezésekből is ismertek trigenomikus hibridek a *Melilotus* (Maekawa *et al.* 1991), a *Rosa* (Iwata *et al.* 2000), a *Triticum* (Zhang *et al.* 2004), az *Allium* (Fredotović *et al.* 2014) vagy a *Brassica* (Mason *et al.* 2015) nemzetségekből.

2.5. Hármás hibridizáció a *Sorbus* nemzetségben

A genetikailag és alaktanilag egymástól elég távol álló szülőfajok marker értékű levélmorfológiai tulajdonságai (lásd „2.6.1. Morfológiai markerek” fejezet) a *Sorbus* hibridek fenotípusában jól tetten érhetők és a leszármazási vonalak morfológiai alapon is meglehetősen biztonsággal visszafejthetők.

Az eddig ismert hibrid eredetű *Sorbus* fajok többsége biparentális eredetű, a trigenomiális hibridizáció meglehetősen ritka a nemzetségen belül is. A 11 bizonyítottan és 3 feltételezhetően háromszülős hibridizációval létrejött taxon két hibridogén alnemzetséghez tartozik.

2.5.1. Nothosubg. *Chamsoraria* (Subg. *Chamaemespilus* × Subg. *Sorbus* × Subg. *Aria*)

9 taxon (2 hibrid és 7 apomiktikus poliploid faj) tartozik ide. Előfordulásukat az Alpok és a Kárpátok vonulatának alhavasi régióiban a *Sorbus chamaemespilus* mint a legszűkebb ökológiai amplitúdóval rendelkező szülőfaj magashegységi karaktere határozza meg: *Sorbus* × *hostii*, *Sorbus* × *schinzii*, *Sorbus margittiana*, *Sorbus atrimontis*, *Sorbus caeruleomontana*, *Sorbus diversicolor*, *Sorbus montisalpaie*, *Sorbus salatini*, *Sorbus doerriana* (Düll 1961, Bernátová és Májovský 2003, Meyer *et al.* 2005, Uhrinová *et al.* 2017).

2.5.2. Nothosubg *Triparens* (Subg. *Sorbus* × Subg. *Aria* × Subg. *Torminaria*).

2.5.2.1. Bizonyítottan *Triparens* fajok

Sorbus intermedia (Ehrh.) Pers.

Syn.: *Scandosorbus intermedia* (Ehrh.) Sennikov; *Borkhausenia intermedia* (Ehrh.) Sennikov & Kurtto; *Pyrus intermedia* Ehrh.; *Lazarolus intermedia* (Ehrh.) Borkh.; *Crataegus intermedia* (Ehrh.) Dum. Cours.; *Aria intermedia* (Ehrh.) Schur; *Pyrus aria* subsp. *intermedia* (Ehrh.) Hook.; *Hahnia intermedia* (Ehrh.) Samp.; *Tormariosorbus intermedia* (Ehrh.) Mezhenskyj.

A *Sorbus intermedia* első említésével a 18. század végén találkozunk *Pyrus intermedia* név alatt (Ehrhart 1784). Az egyik legnagyobb areával rendelkező európai apomiktikus berkenye faj (3.d. ábra). Őshonos az észak- és kelet-európai térségben (Dánia, Svédország, Balti-tengeri szigetek, Lengyelország, Észak-Németország, Észtország, Litvánia, Finnország) (Kurtto *et al.* 2018) (7. ábra).



7. ábra. Utcai díszfaként ültetett virágzó *Sorbus intermedia* Komárom belvárosában. (fotó: Németh Cs.)

Tetraploid ($2n = 68$, Warburg és Karpati 1968, Clapham *et al.* 1987, Nelson-Jones *et al.* 2002, Pellicer *et al.* 2012) faj, hibridogén eredete régóta ismert, morfológiai alapon sokáig *Sorbus aria* agg. \times *Sorbus torminalis* (Hedlund 1901, Liljefors 1955) vagy *Sorbus aria* agg. \times *Sorbus aucuparia* (Wilmott 1934) eredetet feltételeztek, a hármas hibridizáció (*Sorbus aria* agg. \times *Sorbus aucuparia* \times *Sorbus torminalis*) lehetősége csak viszonylag későn merült fel (Liljefors 1955, Baksay 1964), majd a kemotaxonómiai, (Challice és Kovanda 1978), izoenzim (Proctor *et al.* 1989, Proctor és Groenhof 1992) és genetikai (Nelson-Jones *et al.* 2002, Chester *et al.* 2007, Robertson *et al.* 2010, Dłużewska *et al.* 2013, Leo 2015) vizsgálatok konkrét bizonyítékokat is szolgáltatottak.

Valószínűleg az *Aria* alnemzetséghez tartozó tetraploid *Sorbus rupicola* (tetraploid) lehet az egyik szülője (Rich *et al.* 2010), illetve akkor alakulhatott ki a faj, amikor még a *Sorbus torminalis* is honos volt Dél-Skandináviában, mielőtt a klímaváltozás miatt délebbre húzódott volna (Liljefors 1955). A *Sorbus aucuparia*-val visszakereszteződött spontán, morfológiailag variábilis, sporadikusan előforduló természetes hibridje a triploid *Sorbus* \times *liljeforsii* T.C.G. Rich (Erikson 1900, Liljefors 1934, 1953, 1955, Rich 2008, Rich *et al.* 2010, Pellicer *et al.* 2012).

A *Sorbus intermedia* természetes areája jelentős területeket ölel fel (**3.d. ábra**), ennek megfelelően az IUCN vörös listán LC (least concern, nem veszélyeztetett) besorolással szerepel (Beech és Rivers 2017a). Díszfaként szerte Európában ültetik (**8. ábra**) és sokfelé ki is vadul (Burda *et al.* 2006, Lepší *et al.* 2013, Kurtto *et al.* 2018). Ezen kívül kiváló kompatibilitási tulajdonságainak köszönhetően a díszkertészetben használt közelrokon *Sorbus* fajok oltási alanyaként széles körben termesztett és alkalmazott faj (Schmidt és Tóth 2006).



8. ábra. Idős, ültetett *Sorbus intermedia* a Tabán (Budapest) területén. (fotó: Németh Cs.)

2.5.2.2. Feltételezett *Triparens* fajok

Sorbus dacica Borbás

Syn.: *Sorbus semipinnata* Borbás; *Hedlundia semipinnata* (Borbás) Sennikov & Kurtto; *Pyrus dacica* (Borbás) M.F.Fay & Christenh.



9. ábra. A *Sorbus dacica* s.str. terméshajtása (Románia, Erdély, Tordai-hasadék). (fotó: Németh Cs.)

A fajt Borbás Vince fedezte fel az erdélyi Tordai-hasadékban (Borbás 1878), majd először *Sorbus semipinnata*, később *Sorbus dacica* néven közölte (Borbás 1883a, 1887). Erdélyben, a Bihar-hegységet déli és délkeleti irányból övező mészkővonulaton, a Torockói-hegység és környékének sziklás élőhelyein honos apomiktikus faj (**9. ábra**). A faj eredetét tekintve meglehetősen egyöntetűek a vélemények, a felfedezésétől napjainkig *Sorbus aria* agg. × *Sorbus aucuparia* leszármazásúnak tartják (Borbás 1883a, Hedlund 1901, Jávorka 1915, Kárpáti 1940, 1960, Buia 1956, Somlyay és Sennikov 2016, Sennikov és Kurtto 2017).

A *Sorbus dacica* ismert areája viszonylag nagy, de a hiányos chorológiai feltártság miatt IUCN vörös listás besorolása DD (data deficient, adathiányos) (Beech és Rivers 2017b). Kultivált faj, *Sorbus dacica* 'Torda' néven néha faiskolák kínálatában is megjelenik, díszfaként forgalmazzák és szórványosan városi környezetben, díszfaként ültetik (Schmidt és Tóth 2006) (**10. ábra**).



10. ábra. Ültetett *Sorbus dacica* Kolozsvár belvárosában. (fotó: Németh Cs.)

Sorbus paxiana Jávorka

Syn.: *Karpatiosorbus paxiana* (Jáv.) Sennikov & Kurtto.



11. ábra. A *Sorbus paxiana* terméshajtása (Románia, Bánság, Cserna völgye). (fotó: Németh Cs.)

A fajt Jávorka Sándor írta le 1927-ben a monarchiás bánsági fürdőváros, Herkulesfürdő környékéről (Jávorka 1927). A Cserna-hegység meredek sziklaperemein és sziklakibúvásain szórványosan előforduló faj (**11. ábra**).

Származástani megítélése sokszínű, Pax (1908) *Sorbus meridionalis* (*aria*) × *Sorbus torminalis* hibridként közli, leírója *Sorbus borbasii* × *Sorbus torminalis* (Jávorka 1927) eredetet feltételez, később hol *Sorbus aria* agg. × *Sorbus aucuparia* (Kárpáti 1940), hol *Sorbus aria* agg. × *Sorbus torminalis* (Kárpáti 1960, Sennikov és Kurtto 2017) leszármazásúnak tartják.

A *Sorbus paxiana* jelenleg csak a Cserna-hegység Cserna-völgyre néző sziklaletöréseiről ismert, IUCN vörös listás besorolása DD (data deficient, adathiányos) (Beech és Rivers 2017c).

***Sorbus tauricola* Zaik. ex Sennikov**

Syn.: *Karpatiosorbus tauricola* (Zaik. ex Sennikov) Sennikov & Kurtto.

A fajt Popov fedezte fel 1956-ban és 1959-ben írta le *Sorbus pseudolatifolia* K. Popov néven (Popov (1959a)). A *Sorbus pseudolatifolia* név azonban ekkor már foglalt volt egy magyarországi endemizmus számára (Boros 1937), ezért később Zaikonnikova (1985) *Sorbus tauricola* Zaik. néven megkísérelte Popov fajleírásának validálását. Mivel azonban típuspéldány kijelölésének hiányában (McNeill *et al.* 2012) ez a taxonómiai korrekció is érvénytelen maradt, végül ezt holotípus kijelölésével Sennikov és Phipps (2013) korigálta. A Krím-félsziget endemizmusa, a Krími-hegység Ai-Petri hegyének és környékének sziklás lejtőin szórványosan előforduló faj (Popov 1959b) (**12. ábra**).



12. ábra. A *Sorbus tauricola* terméshajtása (Krími-hegység).
(fotó: Pavel Evseenkov, forrás:

<http://www.plantarium.ru/page/image/id/68694.html>)

Tetraploid ($2n = 68$, Zaikonnikova és Kipiani 1980), széles körben *Sorbus aria* agg. \times *Sorbus torminalis* hibridnek tartott faj (Popov 1959a, Zaikonnikova és Kipiani 1980, Zaikonnikova 1985, 2001, Sennikov és Phipps 2013, Sennikov és Kurtto 2017).

A *Sorbus tauricola* areája rendkívül szűk, kizárólag a Krími-hegység Ai-Petri hegyéről és annak környékéről ismert (Sennikov és Phipps 2013), IUCN vörös listás besorolása EN (endangered, veszélyeztetett) (Beech és Rivers 2017d).

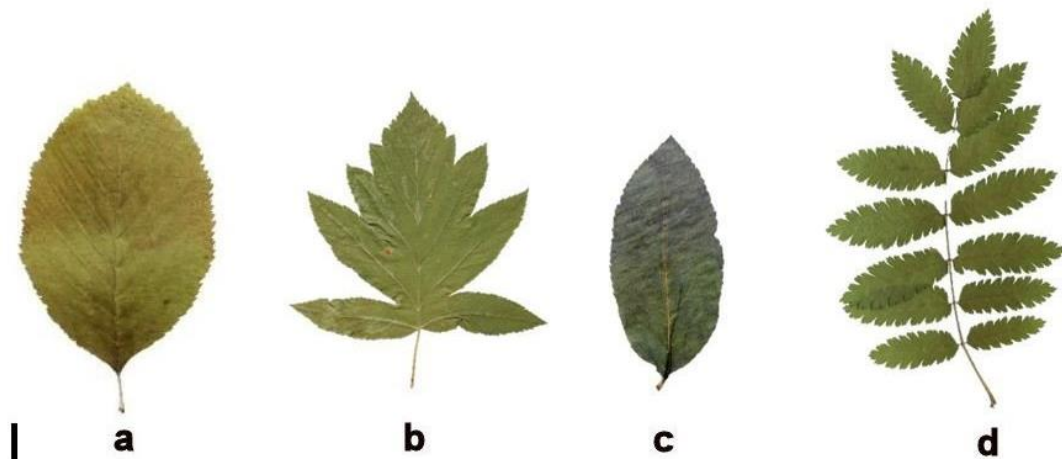
2.6. Az európai *Sorbus* alnemzetségek taxonómiai markerei

2.6.1. Morfológiai markerek

A hibridképző *Sorbus* alapfajok alaktanilag nagymértékben különböznek, ezért az azok közötti morfológiai átmeneteket képező hibridek eredete alaktani markerek alapján legtöbbször meglehetősen nagy biztonsággal megállapítható (pl. Kárpáti 1960, Meyer *et al.* 2005, Rich *et al.* 2010).

Egyszerű, tagolatlan levelű fajok a *Sorbus chamaemespilus* (Subg. *Chamaemespilus*) (**13.c ábra**) és a *Sorbus aria* s. str. (Subg. *Aria*) (**13.a ábra**) (előbbi faj sötétzöld és kopasz, utóbbi fehéresen molyhos levélfonákú (**14. ábra**), előbbi faj virágszíne rózsaszín (**15.d ábra**), utóbbié fehér vagy kissé krémszínű (**15.a ábra**) és mindkettő termése vörös (**16.a és 16.d ábra**).

Az *Aria* alnemzetség (*Sorbus aria* agg.) morfológiailag meglehetősen változékony. Mint infraspecifikus variabilitás igaz ez a széles elterjedéssel rendelkező diploid *Sorbus aria* s. str.-ra, és mint interspecifikus variabilitás a számos endemikus, rendszerint kis areájú apomiktikus poliploid fajra is (Kárpáti 1960, Meyer *et al.* 2005, Rich *et al.* 2010, Lepší *et al.* 2015). A levelek

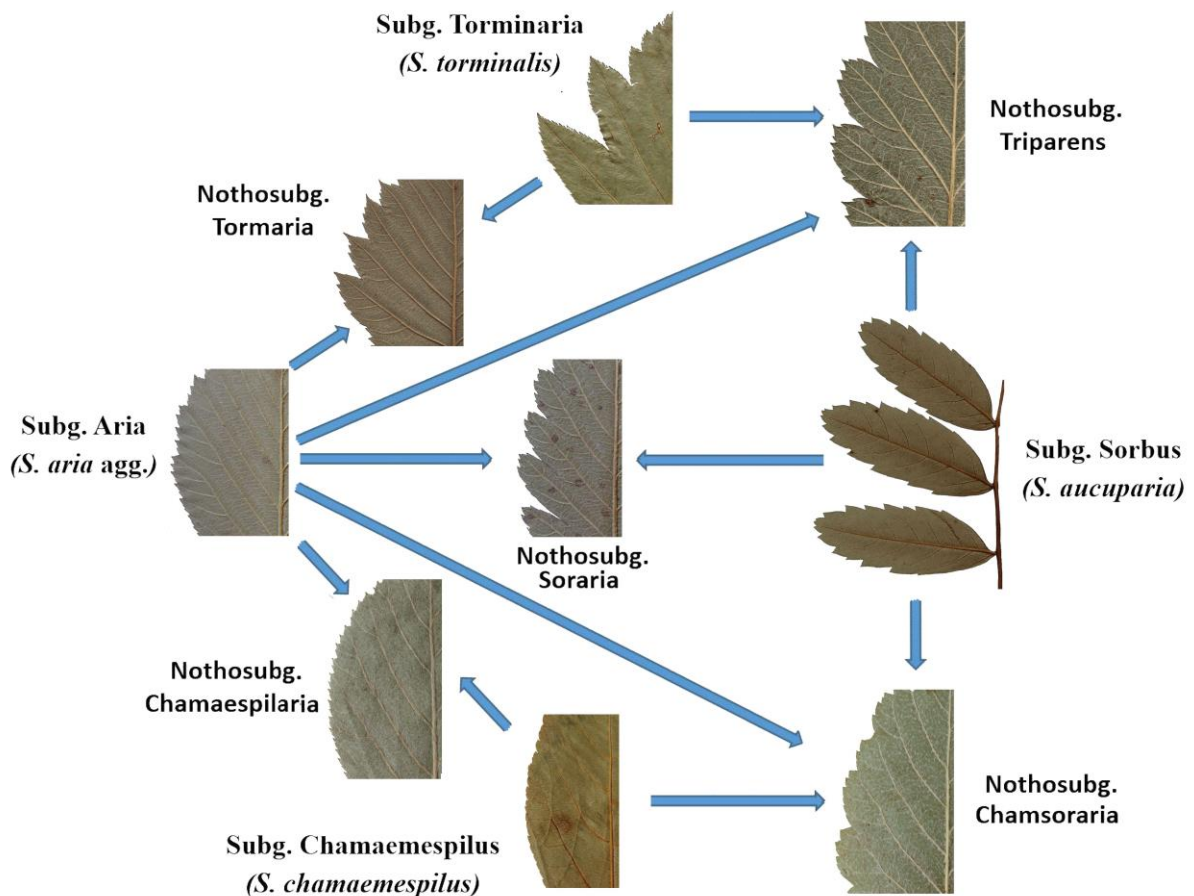


13. ábra. A hibridképző *Sorbus* alapfajok levelei: (a) *Sorbus aria*, (b) *Sorbus torminalis*, (c) *Sorbus chamaemespilus*, (d) *Sorbus aucuparia* (méretmarker 1 cm). (fotó: Németh Cs.)

rendszerint tagolatlanok, de előfordulnak kis mértékben karéjzotott *Sorbus aria* s. str. alakok is, valamint markánsabb karéjzotottságot mutató taxonok is, pl. a *Sorbus umbellata* agg. alakkör különféle morfortípusai (**F2.c ábra**). Az *Aria* alnemzetségbe tartozó taxonok sajátja a sűrűn, szürkén vagy fehéren molyhos levélfonák.

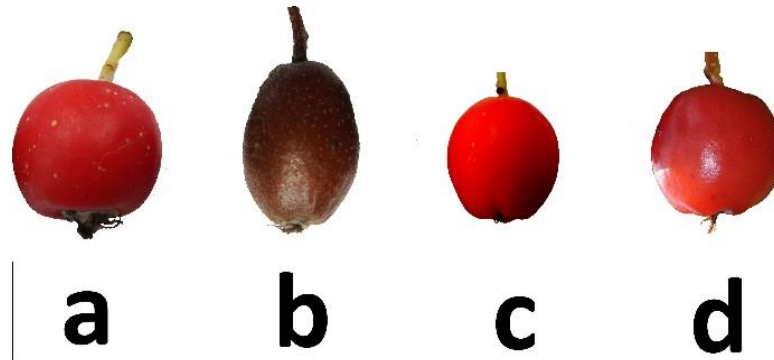
A *Chamaemespilus* és *Aria* alnemzetség közötti hibridek (Nothosubg. *Chamaespilaria*) főbb közös jellemzője az egyszerű, tagolatlan levél (**F2.e ábra**), a rózsaszín virág (*Sorbus chamaemespilus* szülőtől) és a molyhos levélfonák (*Sorbus aria* agg. szülőtől) (**14. ábra**) (Düll 1961, Bernátová és Májovský 2003, Meyer *et al.* 2005, Uhrinová *et al.* 2017).

A *Sorbus torminalis* (Subg. *Torminaria*) morfológiailag variábilis, rendszerint széles tojásdad, erőteljesen karéjos levelű, hegyes karéjú (**13.b ábra**), zölden kopasz levélfonákú (**14. ábra**), virágszíne fehér (**15.b ábra**), termése barna, rendszerint hosszúkás (**16.b ábra**) (Kárpáti 1953). Az *Aria* alnemzetséggel képzett hibridjei (Nothosubg. *Tormaria*) rendszerint tojásdadok-szélestojásdad levelűek, mindig valamilyen mértékben karéjosak, a karéjok rendszerint hegyesek és a karéjzottság a levéllemez alapi felére is kiterjed (*Sorbus torminalis* szülőtől) (**F2.d ábra**). A levélfonák mindig valamilyen mértékben molyhos (*Sorbus aria* agg. szülőtől) (**14. ábra**), a szülői génkifejeződéstől függően ezek a hibridek hol az *Aria* szülő fehéres, hol a *Torminaria* szülő zöldes levélfonákát öröklik (Kárpáti 1949). A termés alakja és színe is hasonló módon alternál, a szülőfaj genetikai hozzájárulásának függvényében hol barnásan hosszúkás, hol piros és gömbölyű (Kárpáti 1949, Kárpáti 1960, Meyer *et al.* 2005, Rich *et al.* 2010).



14. ábra. Hibridogén *Sorbus* taxonok és szülőfajaik levélfonák szőrözöttsége. A *Sorbus chamaemespilus*, *Sorbus torminalis* és *Sorbus aucuparia* fajok levélfonáka kopasz, a *S. aria* agg. sűrűn molyhos fonákú. Valamennyi hibrid eredetű taxon szőrözöttsége *S. aria* agg. örökség. (fotó: Németh Cs.)

A *Sorbus aucuparia* (Subg. *Sorbus*) összetett levelével alapvetően különbözik a többi hibridképző fajtól (**13.d ábra**), így a levél valamilyen mértékű összetettsége, legalább az alsó karéjok befűződése a levélgerincig és levélkeppárrá különülése egyértelműen *Sorbus aucuparia* eredetre utal. Virágai fehérek (**15.c ábra**), érett termése vörös (**16.c ábra**). Az *Aria* alnemzetséggel alkotott hibridjeit (Nothosubg. *Soraria*) az *aucuparia*-genom dominanciájától függő



16. ábra. A hibridképző *Sorbus* alapfajok termése: (a) *Sorbus aria* agg., (b) *Sorbus torminalis*, (c) *Sorbus aucuparia*, (d) *Sorbus chamaemespilus* (méretmarker 1 cm). (fotó: Németh Cs.)

levélösszetettség-levéltagoltság jellemzi (**F2.f ábra**), mindig ezüstösen molyhos levélfonákkal (*Sorbus aria* agg. szülőtől) (**14. ábra**). Közeli *aucuparia*-rokonságnál a steril rövidhajtásokon is jelentkezik a levél összetettsége elkülönülő alsó levélkeppár(ok) formájában (pl. *Sorbus borbasii*), távolabbi rokonságnál ez a jelenség sokszor csak a hosszúhajtásokon figyelhető meg (pl. *Sorbus tuzsoniana*). A levél alakja rendszerint keskeny tojásdad-elliptikus, a levélkaréjok jellemzően lekerekítettek (*Sorbus aucuparia* szülőtől) (**F2.f ábra**). A termés alakja és színe a két szülő közötti átmeneteket mutatja (Meyer *et al.* 2005, Rich *et al.* 2010).

A triparentális eredetű hibridek esetén a három szülőfaj morfológiai markerei keverten, mozaikszerűen jelentkeznek. A Nothosubg. *Chamsoraria* (Subg. *Chamaemespilus* × Subg. *Sorbus*



15. ábra. A hibridképző *Sorbus* alapfajok virágzata: (a) *Sorbus aria* agg., (b) *Sorbus torminalis*, (c) *Sorbus aucuparia*, (d) *Sorbus chamaemespilus*. (fotó: Németh Cs.)

× Subg. *Aria*) többszörös introgressziós hibridizációval létrejött, a *Sorbus aucuparia* genomot valószínűleg a *Sorbus austriaca* agg.-on keresztül öröklő taxonok csoportja enyhén, lekerekítetten karéjos (*Sorbus austriaca* (*aucuparia*) szülőtől), kissé molyhos fonákú (*Sorbus aria* agg. szülőtől)

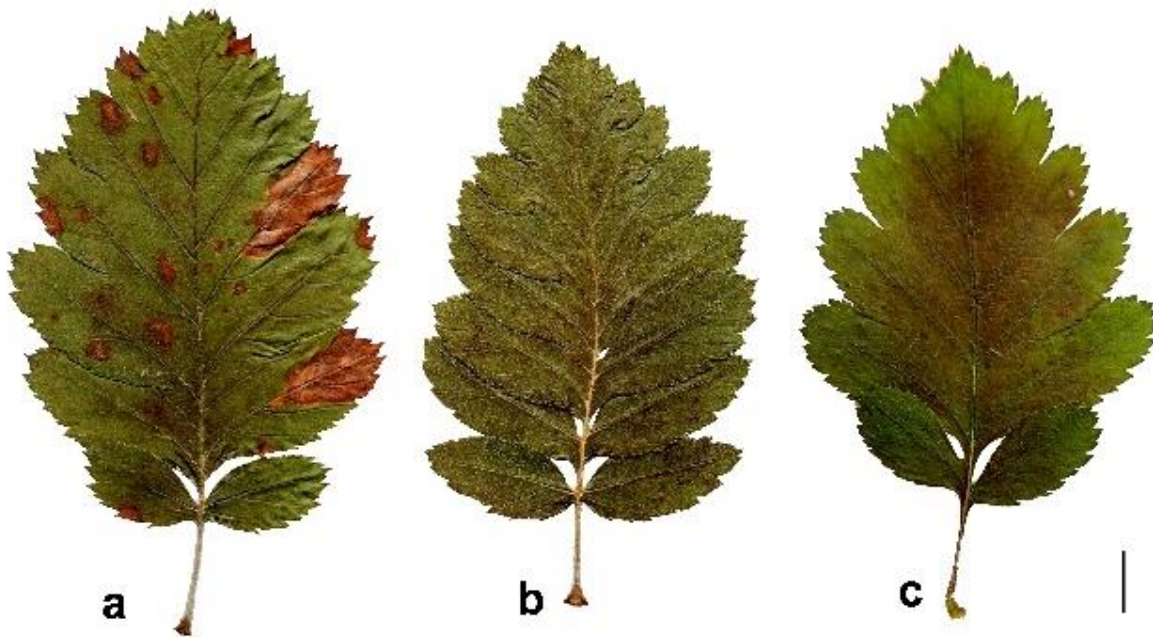
levelekkel (**14. ábra**) és rózsaszínes virágokkal (*Sorbus chamaemespilus* szülőtől) jellemezhető (Düll 1961, Bernátová és Májovský 2003, Meyer *et al.* 2005, Uhrinová *et al.* 2017).

A Nothosubg. *Triparens* (Subg. *Sorbus* × Subg. *Aria* × Subg. *Torminaria*) jellemzői a többé-kevésbé lekerekített karéjok (**F2.g ábra**), a többé-kevésbé elkülönülő alsó levélkeppár a hosszúhajtásokon (**17. ábra**) (*Sorbus aucuparia* szülőtől), a molyhos levélfonák (*Sorbus aria* agg. szülőtől), ami zöldes-zöldessárga színű (*Sorbus torminalis* szülőtől) (**18. ábra**). A termés az érés során jellemzően barnás színen (*Sorbus torminalis* szülőtől) keresztül megy át pirosba (**19. ábra**) (Liljefors 1955, Baksay 1964, Meyer *et al.* 2005, Rich *et al.* 2010).

A zárvatermő fásszárú növények esetében általánosan megfigyelhető heterofília jelensége (eltérő morfológiájú levelek a rövid- és hosszúhajtásokon) a *Sorbus* nemzetségre is érvényes. Különösen markánsan jelentkezik ez a *Sorbus aucuparia* genetikai örökségét hordozó hibrid eredetű *Sorbus* taxonoknál (Nothosubg. *Soraria* és *Triparens*).

A **17. ábra** a bizonyítottan *Triparens Sorbus intermedia*, valamint a *Triparens* jelölt *Sorbus dacica* s.str. és *Sorbus paxiana* hosszúhajtásáról származó leveleket mutatja különböző mértékben elkülönülő alsó levélkeppárral, sejtetve azok *Sorbus aucuparia* rokonságát.

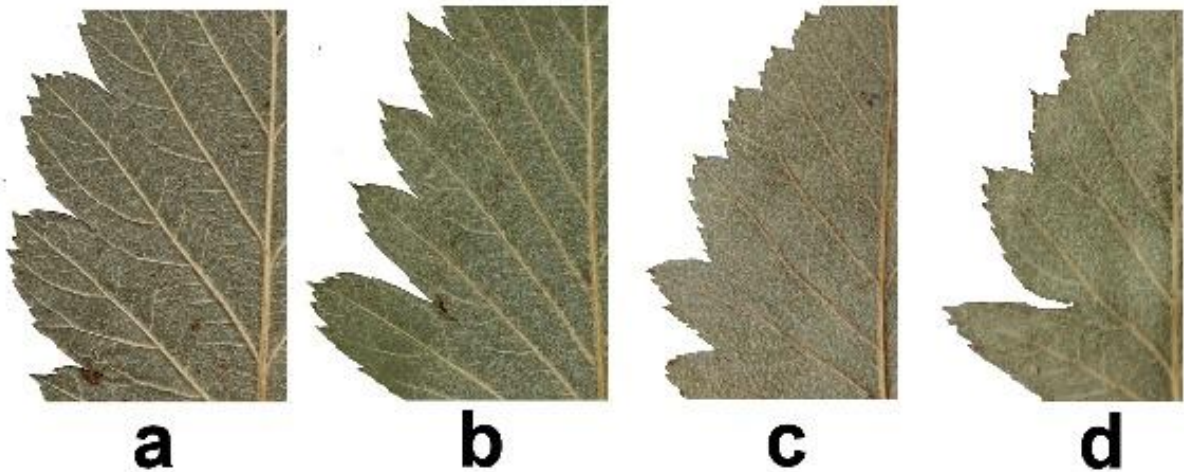
Mind a bizonyítottan *Triparens Sorbus intermedia*, mind pedig a *Sorbus dacica* s.str., *Sorbus*



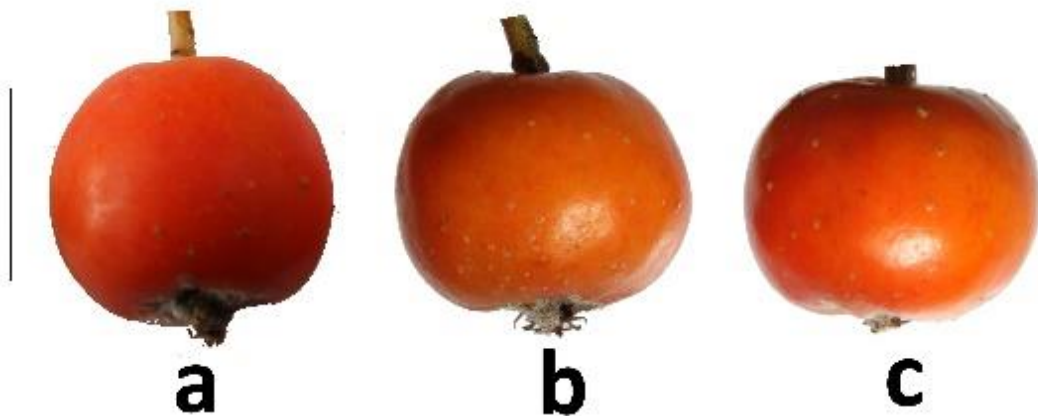
17. ábra. Levelek ± elkülönülő alsó levélkeppárral a **(a)** *Sorbus intermedia*, **(b)** *Sorbus dacica* s.str. és **(c)** *Sorbus paxiana* hosszúhajtásáról (méretmarker 1 cm). (fotó: Németh Cs.)

paxiana és *Sorbus tauricola* levélfonáka molyhos, ami a *Sorbus aria*-csoport valamelyik tagjának

hibridképző szerepét jelzi, a zöldes fonákszín pedig *Sorbus torminalis* eredetre enged következtetni (**18. ábra**), ahogy a teljes érés előtt álló termés kissé barnás árnyalata is (**19. ábra**).



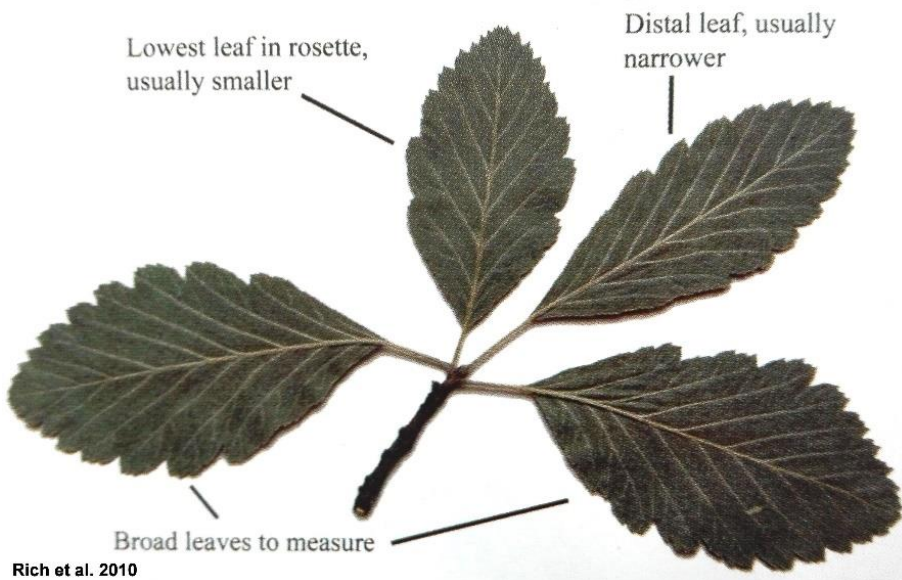
18. ábra. A (a) *Sorbus intermedia*, (b) *Sorbus dacica* s.str., (c) *Sorbus paxiana* és (d) *Sorbus tauricola* levélfonák szőrözöttsége a steril rövidhajtások levelein. (fotó: Németh Cs.)



19. ábra. A (a) *Sorbus intermedia*, (b) *Sorbus dacica* s.str. és (c) *Sorbus paxiana* termése a teljes beérést megelőzően (méretmarker 1 cm). (fotó: Németh Cs.)

2.6.2. Többváltozós morfolometriai vizsgálatok

A *Sorbus* nemzetség taxonjainak morfológiai alapú rendszerezése elsősorban levél-, kisebb mértékben termés morfológiai, illetve termésanatómiai bélyegekre épül (Aldasoro *et al.* 1998, 2004, Kárpáti 1960, Kovanda 1961). A nemzetség vonatkozásában többváltozós morfolometriai vizsgálatokat Gabrieljan és Gambarjan (1972) végzett először, kísérletet téve matematikai-statisztikai alapon a kaukázusi berkenyék között fennálló rendszertani kapcsolatok feltárására. Különös figyelmet fordítottak a levélmorfológiára, figyelmen kívül hagyva azonban a nemzetségre rendkívüli módon jellemző polimorfizmust. A *Sorbus* fajok heterofilia hajlamának kiszűrésére és a közelrokon, alaktanilag sokszor igen hasonló taxonok egzakt és sztenderdizált differenciálására Kutzelnigg (1995) az egy adott egyeden, illetve fajon belül morfológiailag legkevésbé variábilis, steril rövidhajtásokról származó középső, szélesebb levelek mérését javasolta. Az egyes taxonok összehasonlítására a többváltozós levélmorfológiai alapú elemzéseket alkalmazta. Ez a módszer



20. ábra. A levélmorfológiai mérésekhez használandó megfelelő levélminta kiválasztása (Rich *et al.* 2010).

azóta széles körben elterjedt és számos, részben vagy teljes egészében morfológiai megközelítésű monografikus taxonómiai munkák alapja (**20. ábra**) (Meyer *et al.* 2005, Rich *et al.* 2010).

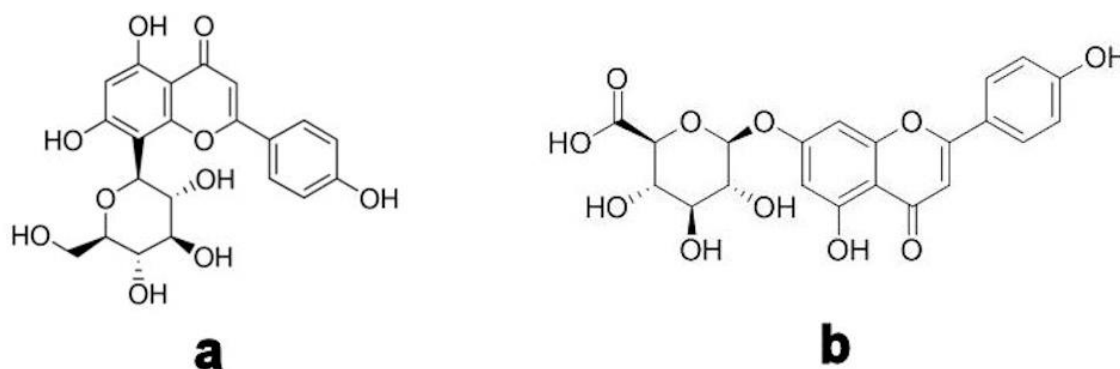
A levélmorfológiai tulajdonságok taxonómiai értékelésére és taxonok elkülönítésére a diszkrimináció analízis (Aas *et al.* 1994, Lepší *et al.* 2008, 2009, 2015, Vít *et al.* 2012) és a főkomponens analízis (PCA) (Aldasoro *et al.* 1998, Bednorz 2006, Lepší *et al.* 2008, 2009, 2013, 2015, Vít *et al.* 2012, Chang és Gil 2014, Faltermeier *et al.* 2016) egyaránt széles körben elterjedt.

2.6.2. Biokémiai markerek

A vékonyréteg kromatográfiás eljárás (TLC) elterjedésével a *Rosaceae* család, ezen belül a *Sorbus* genusz evolúciós eredetének biokémiai-kemotaxonómiai értelmezése az 1970-1980-as évek idején került erőteljesebben fókuszba (Challice 1974, 1981, Challice és Kovanda 1978, 1986).

Challice és Kovanda (1978) 37 európai, zömében hibridogén *Sorbus* taxont vizsgálva flavonoid markerek segítségével vontak le következtetéseket a vizsgált hibridek eredetére, azok szülőfajaira vonatkozóan. Megállapításaik szerint a *Sorbus torminalis* és a *Sorbus chamaemespilus* részvételét a hibridképzésben a flavon C-glükozid vitexin és a különféle flavon O-glükozidok (luteolin 7-O-ramnosilglükozid, luteolin 7-O-diglükozid, luteolin 7-O-glükozid, luteolin 4'-O-glükozid, apigenin 7-glükozid) jelzik. A hibrid eredetű fajoknál a vitexin egyedüli jelenléte a *Sorbus chamaemespilus*-ra, a vitexin és a flavon O-glükozidok együttes jelenléte pedig a *Sorbus torminalis*-ra utal, mint szülőfajra (**21. ábra**).

Az *Aria* (*Sorbus aria* agg.) és *Sorbus* (*Sorbus aucuparia*) alnemzetségek képviselőinek



21. ábra. A *Sorbus* nemzetség legfontosabb kemotaxonómiai markerei: (a) apigenin-8-C-glükozid (vitexin); (b) apigenin-glükuronid.

egyelőre nem ismert flavonoid markere, így azok részvétele a hibridképzésben ilyen módszerrel nem mutatható ki. Challice és Kovanda (1986) – korábbi eredményeikre támaszkodva – a Csehországban honos *Sorbus eximia* flavonoidjait (flavon-O glükozidok, flavon-C glükozid: vitexin) vizsgálták. A *Sorbus torminalis*-ra, mint egyik szülőfajra utaló vitexin hiánya a szerzők szerint annak tulajdonítható, hogy az introgressziós fajkeletkezés során a flavon-C glükozidokat kódoló gén különvált a flavon-O glükozidokat kódoló géntől, hasonlóan az 1978-ban vizsgált *Sorbus bakonyensis*, *Sorbus bohémica*, *Sorbus semiincisa*, *Sorbus slovenica* fajoknál tapasztaltakhoz. Vizsgálataik szerint a triparentális *Sorbus intermedia* esetében a vitexin (apigenin 8-C-glükozid) és a flavon-O-glükozidok (luteolin 7-O-ramnosilglükozid, luteolin 7-O-diglükozid), mint *Sorbus torminalis* marker együttesen jelen vannak, így ez alapján is valószínűsíthető, hogy a *Sorbus torminalis* a szülőfajok között szerepel.

A *Sorbus sudetica*, *Sorbus margittiana*, *Sorbus × hostii*, *Sorbus × ambigua* esetében csak a vitexin mutatható ki, ami megerősíti azt a korábbi, morfológiai alpokra helyezett feltételezést, hogy ezen alakok egyik szülőfaja a *Sorbus chamaemespilus*.

Az *Aria* (*Sorbus aria* agg.) alnemzetség vizsgált alakjainál és a *Sorbus aucuparia*-nál a vitexin és a flavon-O-glükozidok (luteolin 7-O-ramnosilglükozid, luteolin 7-O-diglükozid, luteolin 7-O-glükozid, luteolin 4'-O-glükozid, apigenin 7-glükozid) teljes hiányát tapasztalták.

Kézdy (1997) egyrészt megismételte Challice és Kovanda (1978) kemotaxonómiai vizsgálatait több általuk is vizsgált fajra (*Sorbus torminalis*, *Sorbus graeca*, *Sorbus danubialis*, *Sorbus aucuparia*, *Sorbus pseudovertesensis*, *Sorbus semiincisa*), másrészt kiterjesztette más hazai taxonokra is (*Sorbus pannonica*, *Sorbus borosiana*, *Sorbus pseudolatifolia*, *Sorbus degenii*, *Sorbus simonkaiana*, *Sorbus adami*, *Sorbus × rotundifolia*). Eredményei összhangban vannak Challice és Kovanda (1978) korábbi tapasztalataival, miszerint a Subg. *Aria* fajaiból a flavon-O-glükozidok hiányoznak, míg a Nothosubg. *Tormaria* taxonok mind tartalmazzák ezen flavonoid markereket.

2.6.3. Molekuláris markerek

2.6.3.1. Izoenzim markerek

Proctor *et al.* (1989), valamint Proctor és Groenhof (1992) taxonómiai célzatú peroxidáz izoenzim vizsgálatai Nagy-Britanniában előforduló taxonokra irányultak. Valamennyi általuk vizsgált diploid (*Sorbus aucuparia*, *Sorbus aria*, *Sorbus torminalis*) és poliploid taxon egyedi, jól elkülönülő peroxidáz fenotípussal rendelkezett; a Subg. *Aria* poliploid tagjai (*Sorbus anglica*, *Sorbus porridgeittijortitis*, *Sorbus rupicola*, *Sorbus vexans*) a diploid *Sorbus aria* peroxidáz izoenzim fenotípusával, a Nothosubg. *Soraria* (*Sorbus anglica*) a *Sorbus aria* és a *Sorbus aucuparia* átmeneti fenotípusával, a Nothosubg. *Tormaria* fajai (*Sorbus subcuneata*, *Sorbus devoniensis*) pedig a *Sorbus aria* és a *Sorbus torminalis* átmeneti fenotípusával rendelkeztek. Az izoenzim mintázatok a triparentális *Sorbus intermedia* *Sorbus torminalis*-hoz fűződő rokoni szálait mutatják. jelezve a. Kézdy (1994) észteráz izoenzim vizsgálata a Dunazug-hegységben bennszülött *Sorbus semiincisa* genetikai állandóságának bizonyítását célozta, míg Aas *et al.* (1994) dehidrogenáz és izomeráz vizsgálatai a nyugat-európai *Sorbus latifolia* s.l. fajra irányultak. Robertson *et al.* (2004a) a skóciai Arran-szigeten élő két hibrid eredetű faj (*Sorbus arranensis*, *Sorbus pseudofennica*) és a feltételezett szülőfajok (*Sorbus rupicola*, *Sorbus aucuparia*) transzferáz és dehidrogenáz izoenzimjeit vizsgálva megállapították, hogy a két faj izoenzim mintázata a feltételezett szülőfajok mintázatai közötti átmenetet mutatják.

2.6.3.2. Mitokondriális DNS markerek

A zárvatermőknél anyai ágon öröklődő kloroplasztisz- és mitokondriális DNS vizsgálata egyrészt lehetőséget kínál a hibridizációs fajkeletkezések során tapasztalható génáramlások irányának feltárására, másrészt taxonómiai marker értékkel is bírhat.

Nelson-Jones *et al.* (2002) mitokondriális DNS markerek segítségével (COXI-próba) az új hibrid fajok létrejöttének lehetőségeit vizsgálva megállapították, hogy a *Soraria* alnemzetség valamennyi vizsgált taxonja *Sorbus aucuparia*-típusú mitokondriummal rendelkezik, a *Tormaria* alnemzetség taxonjai – egy kivételével – *Sorbus torminalis*-típusú mitokondriumot hordoznak, tehát az esetek túlnyomó többségében a hibridizációk folyamán a *Sorbus aria*-csoportozáshoz tartozó egyed volt a pollendonor, vagyis az apai szülő. A triparentális eredetű *Sorbus intermedia* mitokondriuma *Sorbus aucuparia*-típusú, ami azt igazolja, hogy szülőfajai között a *Sorbus aucuparia* is szerepel.

2.6.3.3. Kloroplasztisz DNS markerek

Chester *et al.* (2007) kloroplasztisz mikroszatellit markereket (cpSSR) (*rpl16pm1*, *rps16pm1*, *rps16pm2*, *trnT-Lpm1*, *trnT-Lpm3*, *trnT-Lpm4*) használva megállapították, hogy a Subg. *Aria* fajok *Sorbus aria*-típusú kloroplasztisszal, a biparentális Nothosubg. *Soraria* taxonok *Sorbus aucuparia*-típusú, a szintén biparentális Nothosubg. *Tormaria* taxonok *Sorbus torminalis*-típusú, míg a triparentális *Sorbus intermedia* *Sorbus aucuparia*-típusú kloroplasztisszal rendelkeznek. Robertson *et al.* (2010) szintén egyik plasztisz régió (*trnH-psbA*) vizsgálata alapján többek között a *Sorbus intermedia* és a *Sorbus aucuparia* rokonságára mutattak rá. Faltermeier *et al.* (2016) egy biparentális *Tormaria* faj, a *Sorbus ratisbonensis* esetében mutatták ki kloroplasztisz marker (*psbA-trnH*) segítségével, hogy a faj anyai szülője a *Sorbus torminalis*. Leinemann *et al.* (2010) a cpDNA-Genort *ccmp3* és cpDNA-Genort *ccmp4* kloroplasztisz markereket használva megállapították, hogy az általuk vizsgált *Tormaria* fajok esetében hol a *Sorbus aria*, hol pedig a *Sorbus torminalis* az anyai szülőfaj. Fay *et al.* (2002) egy ismeretlen eredetű *Sorbus latifolia* s.l. hibrid *trnL-F* kloroplasztisz DNS régióját szekvenálták. A vizsgálatba bevonták a három lehetséges szülőfaj (*Sorbus aria*, *Sorbus rupicola*, *Sorbus torminalis*), valamint a *Sorbus aria* × *Sorbus torminalis* primer hibrid egyedeit is. A kapott szekvenciák analízise szerint mindkét esetben a *Sorbus torminalis* volt az anyai szülő. Robertson *et al.* (2004a) a *Sorbus arranensis* és *Sorbus pseudofennica*, valamint feltételezett szülőfajaik (*Sorbus rupicola* és *Sorbus aucuparia*) kloroplasztisz DNS-ének *trnL-F* régióját vizsgálták, megállapítva, hogy a hibridizációk folyamán a *Sorbus aucuparia* volt az anyai szülő. Uhrinová *et al.* (2017) három Nothosubg. *Chamaespilaria*, öt *Chamsoraria*, három *Soraria* taxont és a három szülőfajt (*S. aria*, *S. chamaespilus*, *S. aucuparia*) hat kloroplasztisz mikroszatellit primerrel (*trnT-Lpm4*,

trnTLpm3, *rps16pm2*, *rps16pm1*, *rpl16pm1*, *trnT-Lpm1*) vizsgálva megállapították, hogy különböző gyakorisággal, de mindhárom szülőfaj lehet anyai szülő. Az **1. táblázat** a *Sorbus aucuparia* két, a vizsgálataink során is felhasznált kloroplasztisz (SSR) markerének fragmenshosszait mutatja korábbi irodalmi források alapján.

1. táblázat. Karakterisztikus *Sorbus aucuparia* markerek fragmenshosszai két kloroplasztisz DNS lókuszon (*rpl16*, *trnT-L*).

primer	<i>Sorbus aria</i> s.l.	<i>Sorbus aucuparia</i>	<i>Sorbus torminalis</i>
<i>rpl16</i> <i>pm1</i>	142–144 (Chester <i>et al.</i> 2007)	110–112 (Chester <i>et al.</i> 2007)	142, 144, 145, 146 (Chester <i>et al.</i> 2007)
	143–144 (Uhrinová <i>et al.</i> 2017)	110–113 (Uhrinová <i>et al.</i> 2017)	
<i>trnT-L</i> <i>pm1</i>	268–272 (Chester <i>et al.</i> 2007)	240–241 (Chester <i>et al.</i> 2007)	275–277 (Chester <i>et al.</i> 2007)
	272 (Uhrinová <i>et al.</i> 2017)	239 (Uhrinová <i>et al.</i> 2017)	

2.6.3.4. Nukleáris DNS markerek

Mióta Oddou-Muratorio *et al.* (2001) kilenc *Sorbus torminalis* mikroszatellit régióra tervezett primer pár (*MSS1*, *MSS3*, *MSS4*, *MSS5*, *MSS6*, *MSS9*, *MSS10*, *MSS13*, *MSS16*) szekvenciáját közzétették és alkalmazták 24 *Sorbus*, ill. 12 *Malus* és *Pyrus* faj vizsgálatánál, a nukleáris régiók vizsgálata általánosan elterjedté vált a *Sorbus* nemzetségben (Robertson *et al.* 2004a, 2004b, Lepší *et al.* 2008, 2009, 2013, Houston *et al.* 2009, Kučerová *et al.* 2011, Vít *et al.* 2012, Ludwig *et al.* 2013, Hajrudinović *et al.* 2015a, Hamston *et al.* 2017, Piñeiro *et al.* 2017; Faltermeier *et al.* 2016; Feulner *et al.* 2017. A *Triparens* alnemzetség tekintetében Nelson-Jones *et al.* (2002) nukleáris mikroszatellit (*MS6g*, *MS14*) analízissel is kimutatták a *Sorbus intermedia* már korábban is feltételezett hármas hibrid eredetét (*Sorbus aria* × *Sorbus aucuparia* × *Sorbus torminalis*). Robertson *et al.* (2010) nukleáris mikroszatelliteket használva szintén megerősítették a *Sorbus intermedia* triparentális hibrid eredetét. Leo (2015) hat nukleáris mikroszatellit lókuszon végzett vizsgálatai a *Sorbus intermedia* háromszülős eredetére és monofiletikus (egyklónú) leszármazására egyaránt rávilágítottak.

2.6.3.5. Egyéb molekuláris markerek

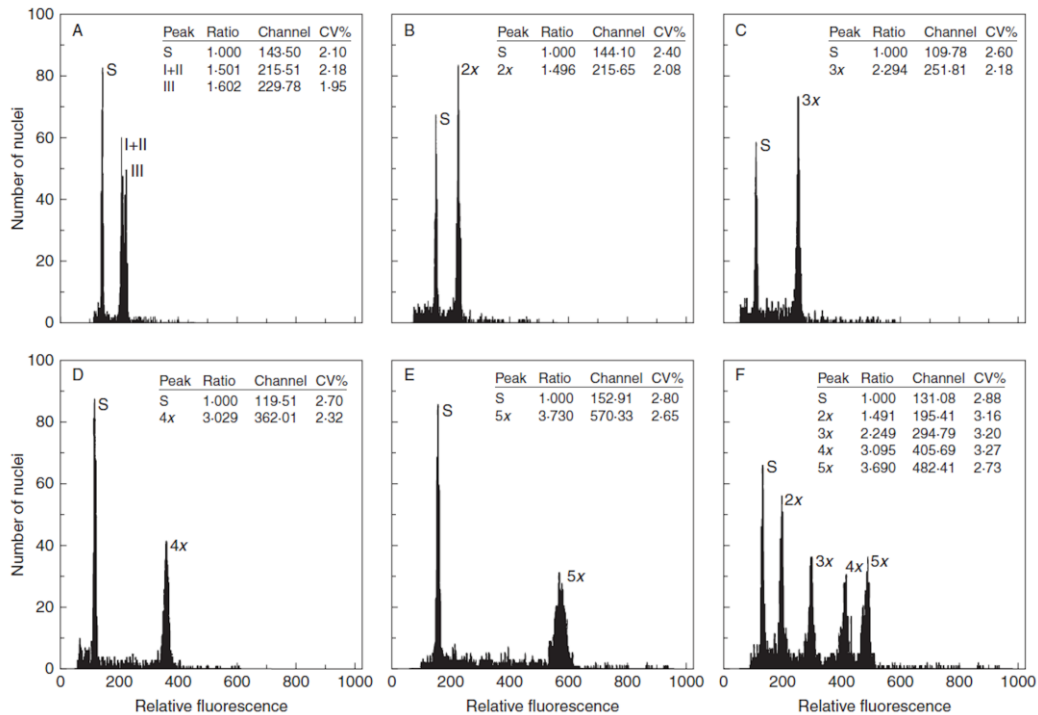
Dłużewska *et al.* (2013) hat *Sorbus* taxon, közöttük az *Aria*-csoportoz tartozó *Sorbus aria* és *Sorbus graeca*, továbbá a *Sorbus aucuparia*, a *Sorbus torminalis*, valamint a triparentális eredetű *Sorbus intermedia* ITS szekvenciáit vizsgálták, megállapítva, hogy bizonyos SNP-k marker értékkel bírnak és egyes nukleotid azonosságok mind a *Sorbus aucuparia*, mind pedig a *Sorbus torminalis* szerepét jelzik a *Sorbus intermedia* hibridizációs fajkeletkezése során.

Robertson *et al.* (2004b) a *Sorbus arranensis* és *Sorbus pseudofennica* Rubisco génjének (*RbcS*) intron régióját vizsgálták és az amplifikált fragmentek száma és mérete alapján megerősítették a két hibrid *Sorbus rupicola* × *Sorbus aucuparia* eredetét. Hajrudinović *et al.* (2015a) 4 morfológiailag *Sorbus aria* × *Sorbus aucuparia* eredetű taxon Rubisco intron mintázatát vizsgálva megállapították, hogy a feltételezett hibridogén taxonok mindkét szülőfaj *RbcS* mintázati fenotípusát hordozzák.

2.6.4. Citometriai markerek

A *Sorbus* nemzetség taxonómiai értékelése, a nemzetségen belüli hibridizációs és leszármazási viszonyok megállapításának szempontjából kulcsfontosságú az egyes taxonok ploidia szintjének és reprodukciós módjának ismerete. Ezek meghatározására korábban a klasszikus embriológiai-citológiai módszerek álltak rendelkezésre (Liljefors 1934, 1953, 1955, Jankun és Kovanda 1986, 1987, 1988), újabban erre a célra egyre inkább az áramlási citometriát használják (Vít *et al.* 2012, Pellicer *et al.* 2012, Hajrudinović *et al.* 2015a, 2015b, Faltermeier *et al.* 2016, Uhrinová *et al.* 2017, Feulner *et al.* 2017, Lepší *et al.* 2013, 2015, 2017).

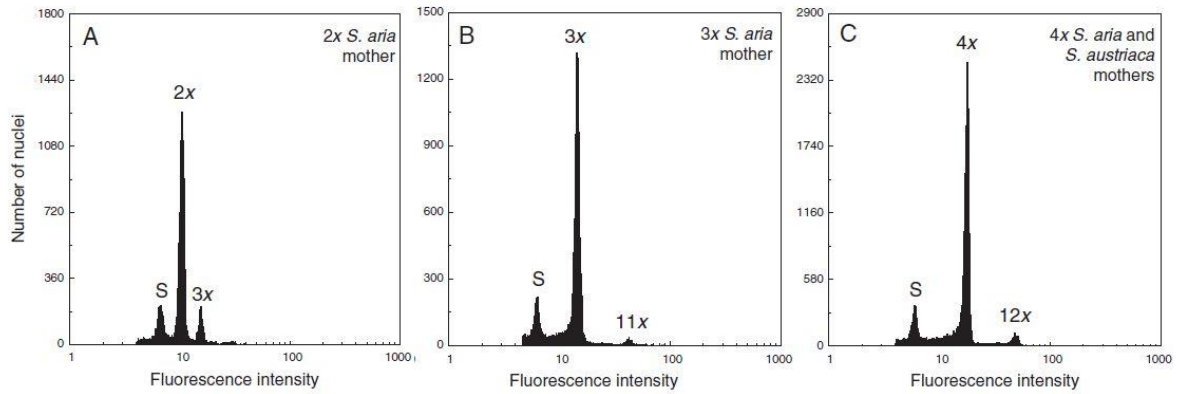
Az eljárás folyadékban szuszpendált sejtek lézerefény és detektorok előtt történő áramoltatásán alapul. A folyadékban áramló sejtek egyesével elhaladnak a lézersugár előtt, majd a fluoreszcens festésen átesett gerjesztett molekulák által kibocsátott, dikroikus tükrökkel terelt fluoreszcens fény intenzitását detektorok érzékelik. Ez a fluoreszcencia intenzitás (jelerősség) aztán hisztogramon ábrázolható, ahol a vízszintes tengelyen a detektorban mért fluoreszcencia intenzitást, a függőleges tengelyen pedig a sejtek számát ábrázoljuk. A *Sorbus* nemzetség áramlási citometriás vizsgálatához leggyakrabban használt belső standardok: *Bellis perennis* [2C=3,38 pg] (Vít *et al.* 2012, Lepší *et al.* 2013, 2015, 2017); *Solanum lycopersicum* ‘Montfavet 63-5’ [2C=1,99 pg], *Salvia brachyodon* [2C=0,95 pg], *Oryza sativa* ssp. *japonica* ‘Nipponbare’ [2C=0,9 pg] (Hajrudinović *et al.* 2015a, 2015b), *Oryza sativa* ‘IR36’ [2C=1,0 pg] (Pellicer *et al.* 2012), *Glycine max* ‘Polanka’ [2C=2.50 pg], *Lycopersicon esculentum* [2C=1.96 pg] (Feulner *et al.* 2017, Uhrinová *et al.* 2017). Az áramlási citometria rendkívüli előnye, hogy gyors és hatékony populáció



22. ábra. Különböző ploiditás szintű *Sorbus* taxonok levélmintáinak áramlási citometriás hisztogramjai a Brit-szigetektől. S: belső standardként használt *Oryza sativa*. A: diploid *S. aria* (I), *S. aucuparia* (II) és *S. torminalis* (III); (B) diploid *S. aria*; (C) triploid *S. leyana*; (D) tetraploid *S. eminens*; (E) pentaploid *S. cambrensis*; (F) az *Oryza sativa* standard, illetve valamennyi *Sorbus* citotípus kombinált hisztogramja (Pellicer *et al.* 2012).

szintű citotípus- és reprodukciós mód térképezést tesz lehetővé a relatív DNS tartalom meghatározásán keresztül (22. ábra). A módszer segítségével hatékonyan feltárhatók például a diploid szülőfajok között mutatkozó apró genom méret különbségek, ami a közöttük létrejött hibridek evolúciós múltjának feltárását is nagyban segítheti (Pellicer *et al.* 2012) (22.a. ábra).

A magok áramlási citometriás vizsgálatával pontosabb képet kaphatunk a reprodukciós mechanizmusokról, valamint a háttérben zajló pollenmozgásokról. A magban található endospermium genom méretének ismeretén keresztül a pollendonorok vonatkozásában kaphatunk értékes információkat (Lepší *et al.* 2016). Az ivaros, diploid *Sorbus* taxonok *Polygonum*-típusú, haploid sejtekből felépülő embriózájkjában a klasszikus, zárvatermőkre általánosan jellemző kettős megtermékenyítés érvényesül a petesejt és a központi sejt fertilizációjával. A poliploid, apomiktikus, pszeudogám *Sorbus* fajoknál a petesejt fertilizációja elmarad és kizárólag a központi, kétsejtmagvú sejt termékenyül meg, ezáltal a petesejtből autonóm módon fejlődő embrió genetikai állománya és ploidia szintje tisztán anyai eredetű és csak a fertilizációval létrejövő endospermium tartalmaz apai genomot, ploidia szintje pedig a megtermékenyítő hím gaméta ploidia szintjének függvényében alakul (23. ábra).



23. ábra. Különböző ploidia szintű *Sorbus* taxonok magvainak áramlási citometriás hisztogramjai.

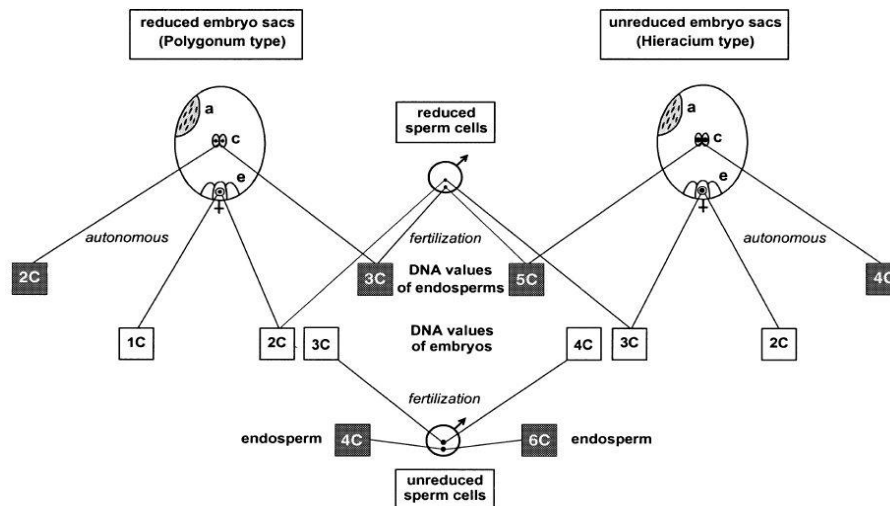
A: diploid anyanövény + diploid embrió + triploid endospermium => ivaros reprodukciós mód haploid pollen hozzájárulással;

B: triploid anyanövény + triploid embrió + undekaploid endospermium => apomiktikus reprodukciós mód diploid pollen hozzájárulással;

C: tetraploid anyanövény + tetraploid embrió + dodekaploid endospermium => apomiktikus reprodukciós mód tetraploid pollen hozzájárulással.

Fluoreszcencia csúcsok: bal oldali (S) – belső standard *Oryza sativa* ssp. *japonica* ‘Nipponbare’; középső – embrió; jobb oldali – endospermium. (Hajrudinović *et al.* 2015b)

A magok embrió/endospermium genomméretének áramlási citometriás mérésével és ezen keresztül a ploidia szintek meghatározásával a háttérben munkáló reprodukciós módok jól detektálhatók, a fluoreszcencia hisztogramokon keresztül pedig jól vizualizálhatók (**24. ábra**).



24. ábra. Az embrió és az endospermium C-értékének alakulása redukált, illetve redukálatlan embriózsák sejtek, valamint az embrió/endospermium autonóm módon vagy megtermékenyítés útján történő fejlődése esetén. a: antipodiális sejtek; c: kétsejtmagvas központi sejt; e: petesejt a két szinergida sejtrel (Matzk *et al.* 2000).

3. ANYAG ÉS MÓDSZER

3.1. Terepi mintavételezés

A különböző típusú vizsgálatokba (morfológiai, biokémiai, molekuláris, áramlási citometriai) 37 taxont vontam be (**2. táblázat**). A szükséges minták (herbáriumi bizonyító példányok, a HPLC mérésekhez szükséges levélminták, a DNS kivonásokhoz szükséges, szilikagéles tasakokba gyűjtött levélminták, továbbá az áramlási citometriás elemzésekhez friss levél- és termés (mag) minták) begyűjtése 67 terepnapot vett igénybe, döntő többségük saját gyűjtés a 2003 és 2018 közötti időszakból. A herbáriumi minták egy része kollégák önzetlen hozzájárulása a munkámhoz. A gyűjtési adatokat a pontos lelőhelyekkel, földrajzi koordinátákkal, valamint az egyes mintákon elvégzett vizsgálati módszerek felsorolását az **F1. táblázat**, a vizsgálatokba bevont taxonok levélábráit pedig az **F2. ábra** mutatja. A *Sorbus intermedia*, *Sorbus arranensis*, *Sorbus pseudofennica*, *Sorbus hohenesteri*, *Sorbus pulchra* és *Sorbus pseudothuringiaca* példányok botanikus kertekből, illetve kultivációból származnak, a térképen viszont ezek esetében is a természetes származási helyüket jelöltem (**25. ábra**).

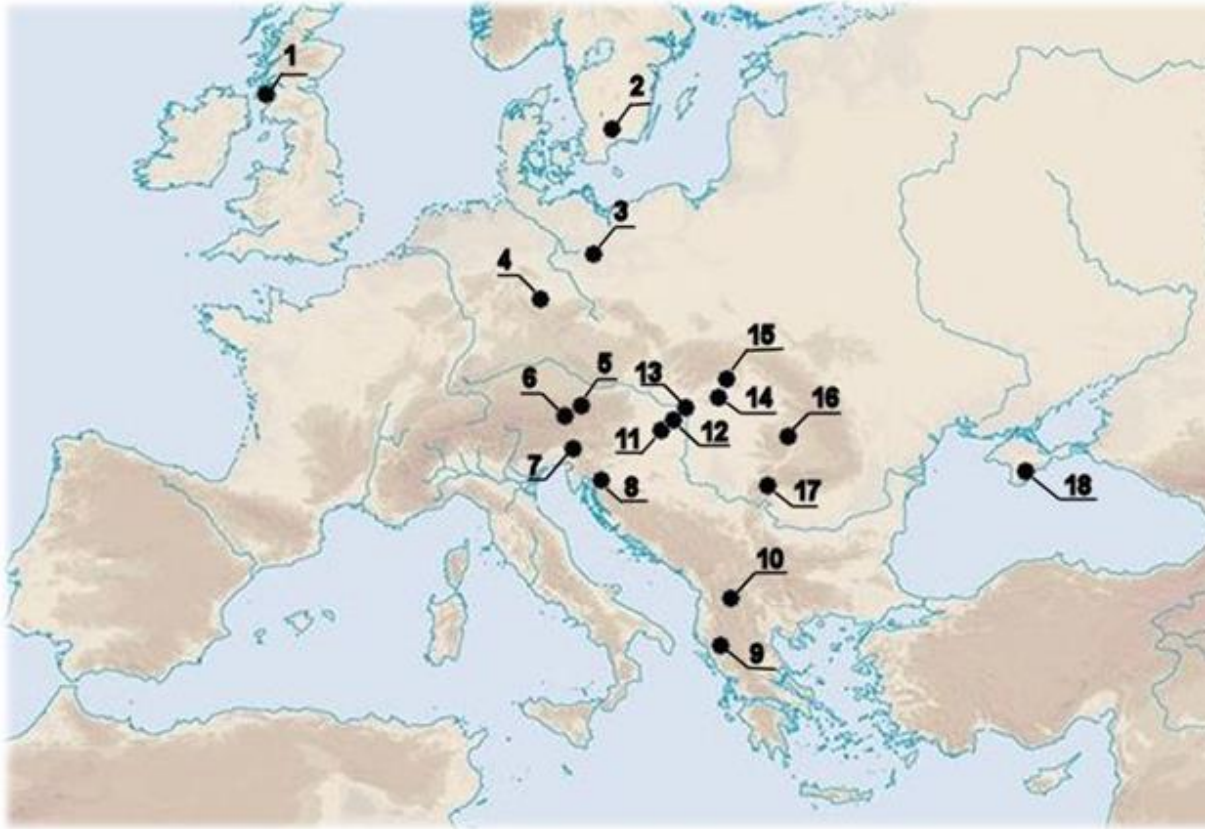
3.2. Morfológiai vizsgálatok

3.2.1. Herbáriumi kutatások

Munkám során áttekintettem és revideáltam a Magyar Természettudományi Múzeum gyűjteményének teljes *Sorbus* anyagát és az ott fellelhető számos típuspéldány vizsgálatát követően elvégeztem a típus kijelöléseket, beleértve a dolgozatban kiemelten tárgyalt *Sorbus paxiana* lektotípusát is. Tanulmányoztam a mintegy 4000 lapból álló, számos európai ország (Magyarország, Szlovákia, Csehország, Németország, Albánia, Észak-Macedónia, Románia) *Sorbus* fajainak herbáriumi anyagát tartalmazó saját gyűjteményemet, továbbá valamennyi megjelent európai *Sorbus* monográfiát (Kárpáti 1960, Aldasoro *et al.* 2004, Meyer *et al.* 2005, Rich *et al.* 2010) és valamennyi releváns európai flóramű vonatkozó részét (Komarov 1939, Buia 1956, Warburg és Kárpáti 1968, Jovanović 1972, Clapham *et al.* 1987, Májovský 1992, Stace 2010), valamint a világhálón elérhető digitális herbáriumok (Bécs – Herbarium WU, Párizs – Muséum national d'Histoire naturelle, Stockholm – Naturhistoriska riksmuseet, Jéna – Herbarium Haussknecht, Berlin – Botanischer Garten und Botanisches Museum Berlin) *Sorbus* lapjait is. A több ezernyi megvizsgált példány alapján, elsősorban levélmorfológiai karakterekre alapozva választottam ki a már ismert *Sorbus intermedia* (**F3. ábra**) mellett a *Sorbus dacica*, a *Sorbus paxiana* és a *Sorbus tauricola* fajokat, mint potenciálisan triparentális eredetű taxonokat (**F4-F6. ábra**).

2. táblázat. A biokémiai, molekuláris áramlási citometriás és morfológiai vizsgálatokba bevont taxonok mintaszám összesítő táblázata.

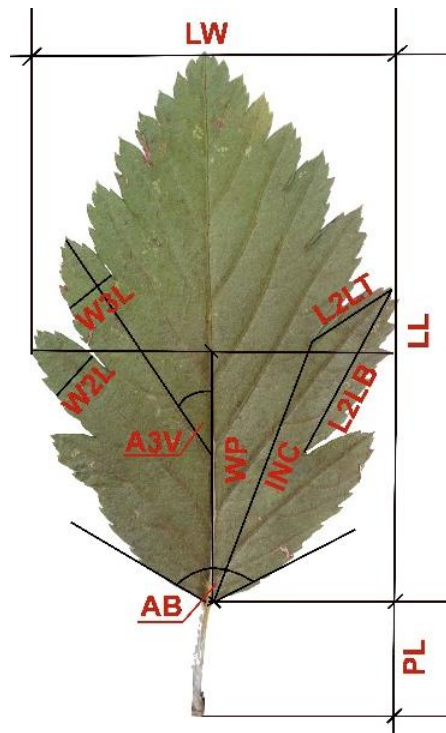
Subgenus/Nothosubgenus	Taxon	Biokémiai vizsgálatok (HPLC)	Molekuláris vizsgálatok (cpSSR)	Áramlási citometriás vizsgálatok (FCM)	Morfológiai vizsgálatok (PCA) (egyed/levél)
Torminaria	<i>S. torminalis</i>	3	1		
Chamaemespilus	<i>S. chamaemespilus</i>	3	1		
Sorbus	<i>S. aucuparia</i>	3	1		
Aria	<i>S. aria</i> s.str.	3	1		
	<i>S. danubialis</i>	4	2		
	<i>S. domugledica</i>	2	2		
	<i>S. graeca</i>	3	2		
	<i>S. pannonica</i>	3	2		
	<i>S. ulmifolia</i>	3	2		
	<i>S. umbellata</i> agg.	13	1		
	<i>S. vajdae</i>	3	2		
Chamaespilaria	<i>S. × ambigua</i>	3	2		
Soraria	<i>S. arranensis</i>	1	1		
	<i>S. austriaca</i>	3	2		
	<i>S. borbasii</i>	3	2		
	<i>S. dacica</i> KL morfortípus	4	2	9	12/39
	<i>S. hazslinszkyana</i>	3	2		
	<i>S. hohenesteri</i>	1	1		
	<i>S. macedonica</i> n.p.	3	2		
	<i>S. mougeotii</i>	2	2		
	<i>S. pseudofennica</i>	1	1		
	<i>S. pseudothuringiaca</i>	1	1		
	<i>S. pulchra</i>	1	1		
	<i>S. × thuringiaca</i>	3	2		
	<i>S. tuzsoniana</i>	3	2		
Tormaria	<i>S. badensis</i>	2	2		
	<i>S. bakonyensis</i>	3	2		
	<i>S. balatonica</i>	2	2		
	<i>S. bohémica</i>	2	2		
	<i>S. gayeriana</i>	3	2		
	<i>S. pelsoensis</i>	3	2		
	<i>S. pseudolatifolia</i>	3	2		
	<i>S. semiincisa</i>	4	2		
Triparens	<i>S. dacica</i> SZL morfortípus	7	2	10	9/40
	<i>S. intermedia</i>	3	1	1	
	<i>S. paxiana</i>	6	2	12	
	<i>S. tauricola</i>	1	2		
Összesen:	37	114	63	32	21/79



25. ábra. A vizsgálatokba bevont *Sorbus* taxonok származási helyei: **1.** *S. arranensis*, *S. pseudofennica*; **2.** *S. intermedia*; **3.** *S. bohemica*, *S. danubialis*, *S. mougeotii*; **4.** *S. badensis*, *S. hohenesteri* *S. pulchra*, *S. pseudothuringiaca*; **5.** *S. × ambigua*, *S. aria* s.str., *S. aucuparia*, *S. chamaemespilus*; **6.** *S. mougeotii*; **7.** *S. × ambigua*, *S. chamaemespilus*; **8.** *S. domestica*; **9.** *S. aria* s.str., *S. austriaca*, *S. umbellata* agg.; **10.** *S. austriaca*, *S. macedonica* n.p., *S. umbellata* agg.; **11.** *S. aria* s.str., *S. bakonyensis*, *S. balatonica*, *S. danubialis*, *S. gayeriana*, *S. graeca*, *S. pelsoensis*, *S. torminalis*; **12.** *S. danubialis*, *S. domestica*, *S. graeca*, *S. pannonica*, *S. pseudolatifolia*, *S. torminalis*, *S. ulmifolia*; **13.** *S. domestica*, *S. semiincisa*, *S. × thuringiaca*; **14.** *S. aucuparia*, *S. vajdae*; **15.** *S. hazslinszkyana*, *S. × thuringiaca*, *S. tuzsoniana*; **16.** *S. aucuparia*, *S. dacica* SZL morfortípus, *S. torminalis*, *Sorbus dacica* KL morfortípus; **17.** *S. austriaca*, *S. borbasii*, *S. domugledica*, *Sorbus paxiana*, *S. umbellata* agg.; **18.** *S. tauricola*.

3.2.2. Morfometriai vizsgálatok (PCA)

A *Sorbus dacica* s.l. morfológiai variabilitásának, vagyis a széles levelű *Sorbus dacica* s.str. [továbbiakban SZL) morfortípus és a keskenylevelű (továbbiakban KL) morfortípus] morfológiai elkülönülésének igazolására többváltozós morfometriai analízist végeztem. Az elemzéshez kifejlett egyedek jól fejlett steril rövidhajtásainak középső leveleit (9 *Sorbus dacica* SZL morfortípusú egyed 40 levele, 12 *Sorbus dacica* KL morfortípusú egyed 39 levele) használtam (**20. ábra**). Ezek az egy adott fajon belül morfológiailag legkevésbé variábilis levelek a fajra vonatkoztatva tipikusnak tekinthetők (Kutzelnigg 1995, Meyer *et al.* 2005, Rich *et al.* 2010). A morfológiai mérésekhez a két morfortípus elkülönítése a levél alakja, a levélfonák színe alapján, a mért morfológiai paraméterek kiválasztása pedig Lepší *et al.* (2008, 2009, 2013), valamint Vít *et al.* (2012) munkái alapján történt (**26. ábra**). A főkomponens elemzéshez R version 3.4.1 szoftvert használtam.



26. ábra. A levélmorfológiai mérések metrikus paraméterei.

LL – levél hosszúság a levélalaptól a levélcúsig mérve; LW – levélszélesség; WP – a levél legszélesebb pontja és a levélalap távolsága; PL – levélnyel hossza; AB – a levélalap által bezárt szög; AV – a levélalaptól mért 3. oldalér és a levélgerinc által bezárt szög; L2LT – a 2. karéj felső alapja és a karéj csúcsa közötti távolság; L2LB – a 2. karéj alsó alapja és a karéj csúcsa közötti távolság; NV – a levél oldalérpárjainak száma; W3L – a 3. karéj szélessége; W2L – a 2. karéj szélessége; INC – a 2. és 3. karéj közötti bemetszés aljának levélalaptól mért távolsága; LL/LW – levélhossz és levélszélesség hányadosa; WP/LL – a levél

3.3. Biokémiai vizsgálatok (HPLC-ESI-qTOFMS)

3.3.1. Minta előkészítés

100 mg dörzsmozsárban porrá zúzott száraz levél PP csőbe helyezését követően a mintához 5 ml 1% hangyasavat és 25 µl 1000 µg ml⁻¹ daidzein belső standardot tartalmazó 60 %-os metanolt adtunk hozzá. 40 perces ultrahangos vízfürdőt követően (<35 °C) a mintákat centrifugáltuk (8000 g, 10 perc), majd 2,5 ml felülúszót vízzel 10 ml-re hígítva áthelyeztünk egy másik PP csőbe. Végül a HPLC-be injektálás előtt a mintákat 0,22 µm-es pórusátmérőjű PTFE membránszűrőn átszűrtük. A mérésekhez – néhány kivételtől eltekintve, amikor csak kisebb számú minta állt rendelkezésre – taxononként 3 egyed szárított levelét használtuk. Néhány további esetben (*Sorbus umbellata* agg., *Sorbus dacica*, *Sorbus paxiana*) háromnál több egyed levélmintája került elemzésre. A nagyhatékonyságú folyadékkromatográfiás, tömegspektrometriás (HPLC-ESI-QTOF-MS) vizsgálatok a SZIE Alkalmazott Kémia Tanszékén történtek.

3.3.2. Kromatográfiás elválasztás

A kromatográfiás elválasztás Phenomenex Kinetex C18, 4,6×150 mm, 2,6 µm oszlopon történt (Phenomenex, Macclesfield, UK) Agilent 1200 nagy teljesítményű folyadékkromatográf (HPLC) rendszerrel (Waldbronn, Németország) 0,5 % (v/v) hangyasav/víz elegyet (mozgófázis „A”) és 0,5 % (v/v) hangyasav/acetonitril elegyet (mozgófázis „B”) alkalmazva 500 µl/perc áramlási sebességgel. A polifenol komponensek azonosításához a következő grádiens programot használtuk: kezdésként 8 % „B”, 5 perc izokratikus mód után „B” oldószer részarányát egyenletesen emeltük, míg 35 percnél elérte a 45 %-ot, majd 40 percnél a 100 %-ot, aztán a 100 % „B” értéket 5 percig tartottuk, majd végül 15 perc ekvilibrálnálási szakasz következett. Az apigenin származékok mennyiségi meghatározásához a következő grádiens programot használtuk: kezdésként 25 % „B”, 1 perc izokratikus mód után „B” oldószer fokozatosan emeltük, míg 8 percnél elérte a 44 %-ot, majd 9 percnél a 100 %-ot, aztán a 100 % „B” értéket 2 percig tartottuk, majd végül 15 perc ekvilibrálnálási szakasz következett.

3.3.3. HPLC-ESI-qTOFMS analízis

A minták vizsgálatához Agilent 1200 HPLC rendszerrel kapcsolt duál elektroporlasztásos ionforrással (ESI) és diódasoros detektorral (DAD) felszerelt Agilent (Santa Clara, CA USA) 6530 kvadrupól-repülési idő mérésén alapuló tömegspektrométert (q-TOFMS) használtunk a következő paraméterekkel: kapilláris feszültség, 4000 V; porlasztó gáz nyomása, 40 psi; szárító gáz térfogatárama, 13 l/perc; gázhőmérséklet, 350 °C; skimmer feszültség, 65 V; fragmentor feszültség, 160 V és 210 V között pozitív ionizációs üzemmódban, 140 V és 240 V között negatív

ionizációs üzemmódban; teljes letapogatás (full scan) tartománya, 50–1100 m/z 1,5 spektrum/másodperc letapogató sebességnél. A készülék tömegkalibrálását a berendezés automatikusan végzi el purin és HP-0921 [hexakis-(1H,1H,3H-tetrafluoropropoxi)-foszfazin] segítségével. Referenciatömegként pozitív ionmódban protonált purin ($[C_5H_5N_4]^+$, 121,0509 m/z) és HP-0921 ($[C_{18}H_{19}O_6N_3P_3F_{24}]^+$, 922,0098 m/z) molekulákat, negatív ionmódban pedig deprotonált purin (119,0363 m/z) és a HP-0921 hangyasav adduktját ($[C_{19}H_{19}O_8N_3P_3F_{24}]^-$, 966,000725 m/z) használtuk. A diódasoros detektálás 200–800 nm tartományban 2 nm-es lépésekkel 0,5 spektrum/másodperc sebesség mellett történt. A vitexin mennyiségi elemzését referencia standard segítségével végeztük, az apigenin glükuronid esetében standard hiányában a relatív csúcs alatti területekkel számoltunk és a mennyiségi értékeket a „compound peak area/daidzein peak area” hányados alapján kalkuláltuk. Végül az így kapott értékeket átlagoltuk és az összehasonlításához ezeket az átlagolt értékeket használtuk.

3.4. Molekuláris vizsgálatok (cpSSR)

3.4.1. DNS-kivonás

A DNS kivonás szilika-gélben szárított levélmintákból, a *Rosa* nemzetségre szabott módosításokkal (Xu *et al.* 2004), CTAB protokoll alapján történt (Doyle és Doyle 1987). A mintákat Wash bufferben (100mM Tris-HCl (pH 8,0), 5mM EDTA (pH 8,0), 350mM glükóz, 2% PVP, 4% β -merkaptotanol, 3% CTAB) homogénre dörzsöltük és 30 percig jégben inkubáltuk, majd extrakciós buffer (100mM Tris-HCl (pH 8,0), 15M NaCl, 50mM EDTA (pH 8,0), 4% β -merkaptotanol, 3% CTAB) és 5 μ l ribonukleáz (10mg/ml) enzim hozzáadása után a mintákat 30 percig 65°C-on inkubáltuk. Az inkubálást követően hozzáadtunk 600 μ l kloroform-izomil-alkoholt (CHISAM, 24:1) és 60 μ l kálím-acetátot, majd 13000 rpm-en 15 percig centrifugáltuk. A felülúszóhoz ismét 600 μ l kloroform-izomil-alkoholt (CHISAM, 24:1) adtunk, majd 13000 rpm-en 15 percig centrifugáltuk. Ezek után a felülúszóhoz 500 μ l izopropanolt és 50 μ l nátrim-acetátot adtunk és -20°C-on 30 percig inkubáltuk, majd 13000 rpm-en 10 percig centrifugáltuk. Végül 70% jéghideg etanollal történő tisztítás után a pelletet 50 μ l 3x desztillált vízben feloldottuk. A kloroplasztisz DNS vizsgálatokhoz – néhány kivételtől eltekintve, amikor vagy csak kisebb számú minta állt rendelkezésre vagy az adott taxon általunk vizsgált DNS régiójáról korábbi irodalmi források alapján már voltak információink – taxononként 2 egyed szárított levélmintáját használtuk. A DNS-kivonás a SZIE Szőlészeti Tanszékén történt.

3.4.2. Fragmens amplifikáció PCR-rel

A triparentális hibridizációs fajkeletkezés génáramlásának, valamint a *Sorbus aucuparia* hibridképző szerepének megállapítására a kloroplasztisz nem kódoló DNS szakaszai közül az *rpl16* intron, valamint a *trnT* (UGU) és *trnL* (UAA) 5' exonok közötti intergénikus specer-t választottam ki és amplifikáltam Chester *et al.* (2007), Kučerová és Gömör (2012), Uhrinová *et al.* (2017) irodalmi források alapján *rpl16pm1* és *trnT-Lpm1* primerek segítségével (**3. táblázat**). A mikroszatellit primerek (oligonukleotidok) szintézisét a Biocenter Kft. (Szeged) végezte. A PCR

3. táblázat. A vizsgált *Sorbus* DNS régiók amplifikálásához használt primerek szekvenciái.

Típus	Lókusz	Szekvencia
Kloroplasztisz nem kódoló DNS szakasz	<i>rpl16</i>	Forward GTCATATCATTGTAGCAACTG Reverse TTCTATCTTTCTCTCACCCCT
	<i>trnT-L</i>	Forward CATTACAAATGCGATGCTCT Reverse CGCTATATTAATAGGTATGTT

mix (25 µl) 1 U Taq DNA polimeráz enzimet (Thermo Scientific, Inc.), 2,5 µl 10 × reakciós buffert (Thermo Scientific, Inc.), 0,2 mM dNTP mixet (Thermo Scientific, Inc.), 2,5 µM primert és 20–80 ng DNS-t tartalmazott. A polimeráz lánreakció (PCR) Esco Aeris™ Thermal Cycler (Esco Healthcare Pte, Szingapúr) készülékben a következő hőmérsékleti profillal történt: a PCR reakciók 4 perc kezdeti denaturációval indultak 94°C-on, ezt 32 ciklus 94°C-os 30 másodpercig tartó denaturációs szakasz, majd egy 50°C-on 30 másodpercig tartó tapadási lépésből és egy 72°C-os 1 perces elongációs lépésből álló ciklus követte, végül a folyamat egy 72°C-on 8 percig tartó végső elongációs lépéssel zárult. A PCR termékek elválasztása 1% agaróz gélen történt (1g agaróz 100 ml 1x TBE oldatban feloldva). A gélt GelRed (Biotium, Fremont, CA, USA) festékkel festettük és UV fényt használtunk a PCR termékek megjelenítéséhez. A gélelektroforézissel ellenőrzött PCR fragmensek analízise ABI 3100 (Applied Biosystems, Foster City, CA, USA) kapilláris gélelektroforézis rendszerrel történt ROX 500 méret standardot (Applied Biosystems) adva a keverékhez (2 µl PCR termék, 0,5 µl belső méret standard, 10 µl HiDi formaldehid). A kromatogramok kiértékelését Peak Scanner v1.0 (Thermo Fisher Scientific, MA, Waltham, USA) program segítségével végeztem. A fragment amplifikációs munkák a SZIE Növénytani Tanszékén történtek.

3.5. Áramlási citometriás vizsgálatok (FCM, FCSS)

3.5.1. Ploidia szint meghatározás (FCM)

A vizsgált *Triparens* minták genomméretének becslését (ploidia szintjének meghatározását) frissen gyűjtött levélmintákból (mintaszámok: *Sorbus dacica* SZL morfortípus: 10 egyed; *Sorbus dacica* KL morfortípus: 9 egyed; *Sorbus intermedia*: 1 egyed; *Sorbus paxiana*: 12 egyed), áramlási citometriás módszerrel, DAPI (4',6-diamidino-2-fenilindol dihidroklorid) fluoreszcens festéssel végeztük. Belső standardként *Bellis perennis*-t ($2C=3,38$ pg; Schönswetter *et al.* 2007) vagy *Carex acutiformis*-t ($2C=0,82$ pg; Lipnerová *et al.* 2013) használtunk. Utóbbi esetében a relatív genomméretet 3,319 arányszámmal átkalkuláltuk *Bellis perennis*-re. A mintaelőkészítést követően Doležel *et al.* (2007) két lépéses eljárását alkalmaztuk. Petri csészébe helyezett 0,5 ml Otto I pufferben (0,1 M citromsav-monohidrát, 0,5% Tween 20) (Otto 1990) a mintáról származó kb. 0,5–1 cm hosszú levélgyeget egy kevés *Bellis perennis* vagy *Carex acutiformis* levélszövettel együtt összeztunk. Ezt követően a 42 μ m lyukátmérőjű nejlon hálón átszűrt sejtmag szuszpenziót 10 percig szobahőmérsékleten inkubáltuk, majd hozzáadtuk az 1 ml Otto II pufferben (0,4M $\text{Na}_2\text{HPO}_4 \cdot 12 \text{H}_2\text{O}$; Otto 1990) feloldott DAPI-t (végső koncentráció 4 μ g/ml; Sigma, Steinheim, Németország) és a 2-merkaptotetanolt (2 μ l/ml; Fluka, Buchs, Németország). 5 perc szobahőmérsékleten történő inkubálás után a minta fluoreszcencia intenzitását egy 365 nm UV LED-del felszerelt CyFlow ML (Partec GmbH, Münster, Németország) áramlási citométerrel megmértük. Mintánként 3000 részecske fluoreszcencia intenzitását detektáltuk. A fluoreszcencia hisztogramok kiértékelése FloMax 2.0 program (Partec GmbH, Németország) segítségével történt. Az egyes minták relatív genomméretét és ploidia szintjét korábban kariológiailag ellenőrzött minták alapján származtattuk (Lepší *et al.* 2008, Lepší *et al.* 2015). A mean-x Minta/mean-x Standard arány alapján kalkulált ploidia szintek a következők: 0,37–0,39 = diploid; 0,55–0,59 = triploid; 0,75–0,79 = tetraploid.

3.5.2. Reprodukciós mód meghatározás (FCSS)

A vizsgált fajok reprodukciós módjára a magok áramlási citometriás elemzésével következtettünk (Matzk *et al.* 2000). Az eljárás menete néhány kisebb módosítástól eltekintve azonos a ploidia szint meghatározásával. 0,5 ml Otto I puffer helyett 0,7 ml-t használtunk, a szűrést követően pedig 10 perc helyett 30 percig inkubáltuk a mintákat szobahőmérsékleten. Ezt követően 0,5 ml mennyiségű felülúszót ismételt szűrtük, majd közvetlenül utána hozzáadtuk a festék oldatot és elvégeztük a méréseket. A mean-x Endospermium / mean-x Standard arány alapján kalkulált ploidia szintek a következők: 1,28 = heptaploid (7x); 1,52–1,55 = oktoploid (8x); 2,01–2,02 = dekaloid (10x); 2,19 = undekaploid (11x); 2,32–2,45 = dodekaploid (12x). A reprodukciós

módra az anyanövény, az embrió és az endospermium ploidia szintjéből következtettünk (Matzk *et al.* 2000, Talent és Dickinson 2007) (**4. táblázat**).

Az áramlási citometriás vizsgálatok (FCM, FCSS) a prágai Károly Egyetem Növényteni Tanszékén történtek.

4. táblázat. Az embrió és az endospermium (zárójelben) C-értékei alapján következtetett reprodukciós módok Matzk *et al.* (2000) alapján.

Pathway	C values ^a in histograms	Female gametes		Embryo		Endosperm		Male gametes		Seed formation
		Reduced	Unreduced	Zygotic	Partheno- genetic	Fertilized	Autonomous	Reduced	Unreduced	
2C + (3C)		×		×		×		×		Sexual, reduced sperms
3C + (5C)			×	×		×		×		Unreduced, zygotic
2C + (4C)			×		×		×			Autonomous apomictic
2C + (5C)			×		×	×		×		Pseudogamous, reduced sperms
2C + (6C)			×		×	×			×	Pseudogamous, unreduced sperm
1C + (3C)		×			×	×		×		Reduced, parthenogenetic
1C + (4C)		×			×		×			Unreduced, parthenogenetic

4. EREDMÉNYEK ÉS MEGVITATÁSUK

4.1. Morfológiai vizsgálatok

4.1.1. Herbáriumi kutatások

Az MTM Növénytár herbáriumában végzett kutatások során az egyik feltételezett *Triparens* faj, a *Sorbus paxiana* esetében fény derült egy korábbi hibás, téves taxonómiai és nomenklaturai következtetésekhez vezető típus kijelölésre. A gyűjtemény Jávorka Sándor által leírt taxonjainak tipizálása során Kováts (1998) a *Sorbus paxiana* típusaként egy *Sorbus torminalis* példányt jelölt ki. Ennek korrekciója egy átfogó revíziós és tipizálási munka során megtörtént és a faj első illusztrációja (Jávorka 1915, p.101, Fig. C) és diagnózisa (Jávorka 1927) alapján az eredeti típusanyagból új lektotípus példány került kijelölésre (Németh 2010) (27. ábra).



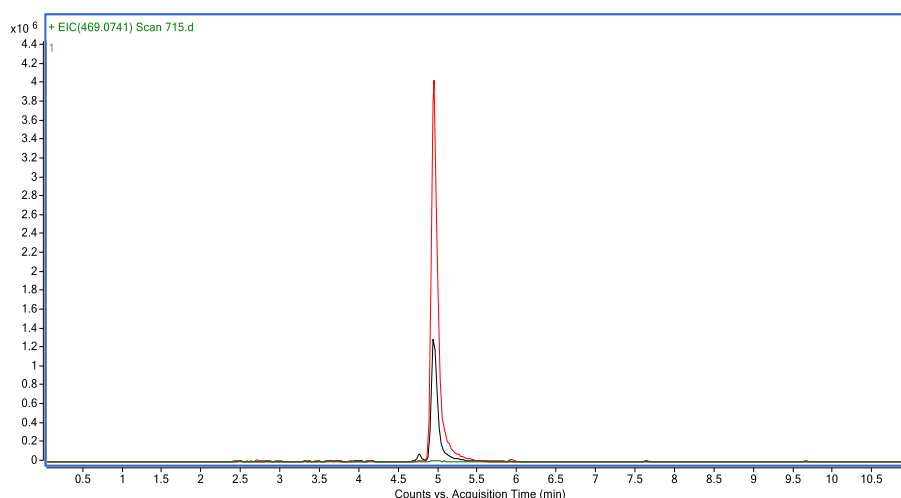
27. ábra. A *Sorbus paxiana* 1997-ben és 2010-ben kijelölt típus példányai: (a) *Sorbus torminalis* (Kováts 1998), (b) *Sorbus paxiana* (Németh 2010). (fotó: Németh Cs.)

4.2. Biokémiai vizsgálatok (HPLC-ESI-qTOFMS)

Vizsgálataink során két flavonoid komponens, a standard hiányában a csúcsok spektruma alapján csak feltételesen azonosított apigenin O-glükuronsav, valamint a standard segítségével is megerősített vitexin bizonyult taxonómiai marker értékűnek (**F7. ábra**).

4.2.1. Flavon O-glükozid (Apigenin O-glükuronsav)

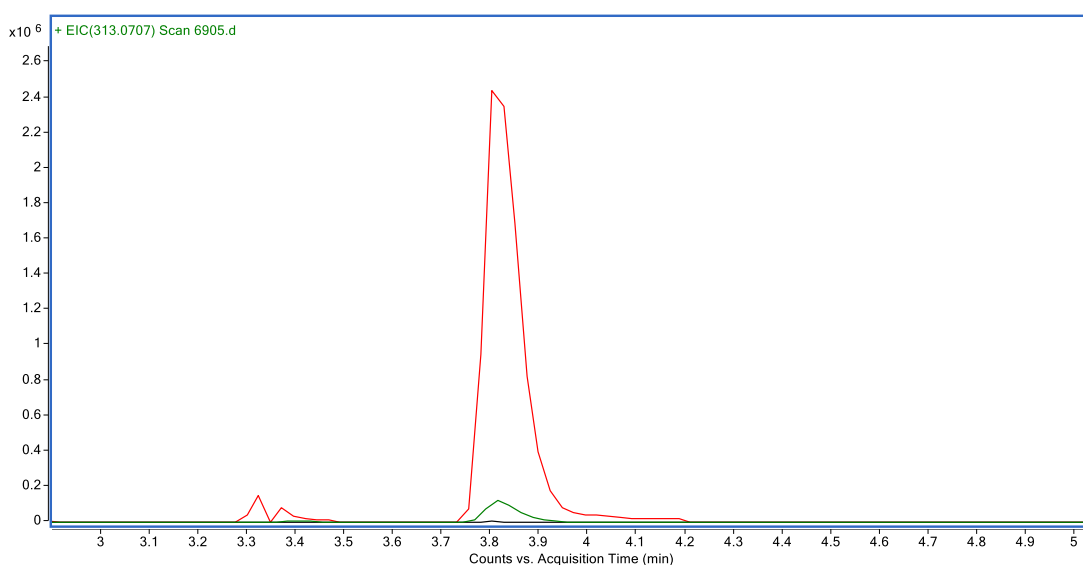
A hibridizációs folyamatokban résztvevő alapfajok közül a *Sorbus torminalis* (Subg. *Torminaria*) kizárólagos biokémiai markere (**28. ábra**). A *Sorbus torminalis*-nál kisebb koncentrációban ugyan, de a komponens minden olyan biparentális, hibrid eredetű faj esetében kimutatható volt, ahol a *Sorbus torminalis* hibridképző szerepe morfológiai alapon is nyilvánvaló (*Sorbus badensis*, *S. bakonyensis*, *S. balatonica*, *S. bohemica*, *S. gayeriana*, *S. pelsoensis*, *S. pseudolatifolia*, *S. semiincisa* = Nothosubg. *Tormaria*). A korábbi, hasonló jellegű munkák eredményeivel (Challice és Kovanda 1978, Jankun 1993) összhangban a vegyület detektálható volt a bizonyítottan hármas hibrid eredetű *Sorbus intermedia* leveleiben is (Nothosubg. *Triparens*). Az apigenin O-glükuronsavat kimutattuk továbbá azon három berkenye faj leveleiben (*Sorbus dacica*, *Sorbus paxiana*, *Sorbus tauricola*) (**F8. ábra**), amelyek a szakirodalmi forrásokban biparentális leszármazással szerepelnek, feltételezésünk szerint azonban szintén triparentális eredetűek a *Sorbus intermedia*-hoz hasonló leszármazással. Ezen taxonok szülőfajai között tehát a *Sorbus torminalis*, mint hibridképző faj jelenléte valószínűsíthető. Az apigenin O-glükuronsav nem volt kimutatható sem a hibridizációs fajkeletkezésben résztvevő többi, ún. alapfajban (*Sorbus aria* agg., *Sorbus aucuparia*, *Sorbus chamaespilus*), sem azok egymással alkotott hibridjeiben (Nothosubg. *Soraria*, Nothosubg. *Chamaespilaria*) (**5. táblázat**).



28. ábra. A *Sorbus torminalis* apigenin O-glükuronsav komponensének extrahált ion kromatogramja (piros: 447 m/z anyaiion, zöld: 271 m/z fragmension).

4.2.2. Flavon C-glükozid (Apigenin-8-C-glükozid, vitexin)

A korábban tapasztaltakkal összhangban az apigenin-8-C-glükozid (vitexin) a hibridizációs komplex két alapfajában (*Sorbus torminalis*, *Sorbus chamaemespilus*) (Challice és Kovanda 1978, 1986), illetve fajcsoportjában (*Sorbus umbellata* agg.) is kimutatható volt (Challice és Kovanda 1985). A komponenst (29. ábra) legnagyobb mennyiségben a *Sorbus chamaemespilus* leveleiben detektáltuk (2,675–5,935 mg/g/levél), valamint a *S. × ambigua*-ban, a *Sorbus chamaemespilus*-nak *Sorbus aria*-val alkotott hibridjében (0,654–2,583 mg/g/levél). A *Sorbus torminalis* levelek vitexin tartalmára 0.265–0.512 mg/g/levél értéket mértünk. A várakozásoknak megfelelően a vizsgált *Sorbus torminalis* és a *Sorbus aria* agg. közötti hibridogén fajok is tartalmaztak vitexint (0,025–0,435 mg/g/levél) a *Sorbus pelsőensis* kivételével. Ezt a jelenséget már korábbi szerzők is tapasztalták, miszerint néhány *Tormaria* hibrid esetében a mindig jelen lévő flavon O-glükozidok mellett a vitexin hiányzik a flavonoid profilból. A jelenséget az introgressziós hibridizációk során a flavon O- és C-glükozidokat kódoló gének szétválásával magyarázták (Challice és Kovanda 1978, 1986). Az *Aria* szubgénusz egy morfológiailag és földrajzilag jól körülhatárolható csoportja, a balkáni-mediterrán-kis-ázsiai areájú, *Sorbus umbellata* agg. a *Sorbus torminalis*-ét átlag másfélszeresen meghaladó mennyiségben (0,260–1,015 mg/g/levél) tartalmaz vitexint. Várakozásainkat igazolta, hogy a faj leírója által morfológiai alapon *Sorbus umbellata* subsp. *banatica* származéknak feltételezett bántási endemizmus *Sorbus domugledica* (Kárpáti 1960) szintén rendelkezik vitexin tartalommal (0,054–0,083 mg/g/levél). A vitexin jelenléte más, nem *Sorbus umbellata* származékként értékelt *Aria* fajok levelében azonban meglepő eredménynek bizonyult, így a *Sorbus pannonica* és a *Sorbus vajdae* 0,076–0,318 mg/g/levél, illetve 0,029–0,031 mg/g/levél vitexin tartalma. Erre talán a két faj korábbi időköt idéző balkáni genetikai kapcsolatai



29. ábra. *Sorbus chamaemespilus* vitexin komponensének extrahált ion kromatogramja (piros: 433 m/z anyaion, zöld: 313 m/z fragmension).

szolgálhatnak magyarázatul, amikor a *Sorbus umbellata* északi areahatára északon elérhette a Magyar-középhegység vonulatát és részt vehetett a lokális hibridizációs folyamatokban. Ezt a feltételezett kapcsolatot látszik alátámasztani a két faj leveleinek felső harmadában jelentkező sekély karéjzottság is (**F2.b ábra**), ami a *Sorbus umbellata* alakkör egyik karakterisztikus morfológiai bélyege (**F2.c ábra**). Kárpáti (1960) a *Sorbus danubialis* esetében vázolt fel hasonló filogeográfiai forgatókönyvet, melyet azonban vitexin-alapú vizsgálataink nem támasztanak alá.

A triparentális leszármazású *Sorbus intermedia* (Nothosubg. *Triparens*) vitexin tartalmára 0,092–0,166 mg/g/levél értékeket mértük. A vegyület jelenléte a faj leveleiben – mivel a vitexint szintén tartalmazó *Sorbus chamaemespilus* és a *Sorbus umbellata* fajcsoport ökológiailag és földrajzilag is igen távol esik a *S. intermedia*-tól – a *Sorbus torminalis* eredetre utalhat. Szintén a *Sorbus torminalis* hibridképző szerepét valószínűsíti a vitexin jelenléte a *Sorbus dacica*, *Sorbus tauricola* és *Sorbus paxiana* fajok esetében is, habár utóbbi faj környezetében megtalálható a vitexint szintén tartalmazó *Sorbus umbellata* subsp. *banatica* is. Végül, ahogy az várható volt, méréseink sem a *Sorbus aucuparia*, sem a *Soraria* alnemzetség taxonjainál nem igazolták a vitexin jelenlétét (**5. táblázat**).

5. táblázat. A vizsgált *Sorbus* taxonok HPLC-ESI-qTOFMS analizisének összesített eredménye (nd: nem detektált).

Subgenus/Nothosubgenus	Taxon	Száraz levelek vitexin tartalma (mg/g)	Száraz levelek átlagolt vitexin tartalma (mg/g)	Száraz levelek apigenin O-glükuronosav tartalma (intenzitás; millió beütésszám/másodperc)	Száraz levelek átlagolt apigenin O-glükuronosav tartalma (intenzitás; millió beütésszám/másodperc)	Flavonoid profil
Tommaria	<i>S. terminalis</i>	0.265–0.512	0.368	17.667–22.634	19.982	TORMALIS
Chamaemespilus	<i>S. chamaemespilus</i>	2.675–5.935	3.841	nd	nd	
Sorbus	<i>S. aucuparia</i>	nd	nd	nd	nd	
Aria	<i>S. aria</i> s.str.	nd	nd	nd	nd	
	<i>S. danubialis</i>	nd	nd	nd	nd	
	<i>S. domugledica</i>	0.054–0.083	0.068	nd	nd	
	<i>S. graeca</i>	nd	nd	nd	nd	
	<i>S. pannonica</i>	0.076–0.318	0.189	nd	nd	
	<i>S. ulmifolia</i>	nd	nd	nd	nd	
	<i>S. umbellata</i> agg.	0.260–1.015	0.579	nd	nd	
	<i>S. vajdae</i>	0.029–0.031	0.030	nd	nd	
Chamaespilaria	<i>S. x ambigua</i>	0.654–2.583	1.667	nd	nd	
Soraria	<i>S. arranensis</i>	nd	nd	nd	nd	
	<i>S. austriaca</i>	nd	nd	nd	nd	
	<i>S. borbasii</i>	nd	nd	nd	nd	
	<i>S. dacica</i> KL morfortipus	nd	nd	nd	nd	
	<i>S. hazslinszkyana</i>	nd	nd	nd	nd	
	<i>S. hohenesteri</i>	nd	nd	nd	nd	
	<i>S. macedonica</i> n.p.	nd	nd	nd	nd	
	<i>S. mougeotii</i>	nd	nd	nd	nd	
	<i>S. pseudojennica</i>	nd	nd	nd	nd	
	<i>S. pseudothuringiaca</i>	nd	nd	nd	nd	
	<i>S. pulchra</i>	nd	nd	nd	nd	
	<i>S. x thuringiaca</i>	nd	nd	nd	nd	
	<i>S. tuzsoniana</i>	nd	nd	nd	nd	
Tommaria	<i>S. badensis</i>	0.065–0.134	0.099	1.677–2.377	2.027	TORMALIS
	<i>S. bakonyensis</i>	0.025–0.065	0.047	5.182–7.119	5.951	TORMALIS
	<i>S. balatonica</i>	0.076–0.110	0.093	3.035–3.299	3.167	TORMALIS
	<i>S. bohémica</i>	0.095–0.143	0.119	0.792–3.151	1.972	TORMALIS
	<i>S. gayeriana</i>	0.052–0.435	0.199	8.131–9.553	8.801	TORMALIS
	<i>S. peisoensis</i>	nd	nd	1.820–7.658	4.523	TORMALIS
	<i>S. pseudolatifolia</i>	0.029–0.084	0.057	4.628–6.908	5.427	TORMALIS
	<i>S. semiinca</i>	0.178–0.287	0.235	3.845–6.841	5.346	TORMALIS
Triparens	<i>S. dacica</i> SZL morfortipus	0.010–0.055	0.029	1.832–3.398	2.530	TORMALIS
	<i>S. intermedia</i>	0.092–0.166	0.130	3.439–5.337	5.315	TORMALIS
	<i>S. paxiana</i>	0.031–0.484	0.206	0.102–2.430	0.787	TORMALIS
	<i>S. tauricola</i>	0.551	0.551	3.718	3.718	TORMALIS

4.3. Molekuláris vizsgálatok (cpSSR)

A hibridizáció során a génáramlás irányának meghatározása céljából kloroplasztisz DNS szakaszok vizsgálatát végeztük el. A rendelkezésre álló irodalmi források alapján az *rpl16pm1* és a *trnT-Lpm1* mikroszatellit markereket használtuk, melyek a legnagyobb polimorfizmust mutató lokuszoknak bizonyultak. Eredményeink összhangban vannak a korábbi irodalmi forrásokban közöltekkel (Chester *et al.* 2007, Uhrinová *et al.* 2017) (6. táblázat, F9. és F10. ábra).

6. táblázat. A vizsgált *Sorbus* taxonok fragmenshosszai az *rpl16* és a *trnT-L* kloroplasztisz DNS lokuszokban.

Subgenus/Nothosubgenus	Taxon	rpl16 locus (bp)	trnT-L locus (bp)	Kloroplasztisz típus
Torminaria	<i>S. torminalis</i>	146	272	
Chamaemespilus	<i>S. chamaemespilus</i>	141	271	
Sorbus	<i>S. aucuparia</i>	110	238	AUCUPARIA
Aria	<i>S. aria</i> s.str.	142	272	
	<i>S. danubialis</i>	142	272	
	<i>S. domugledica</i>	142	272	
	<i>S. graeca</i>	143	272	
	<i>S. pannonica</i>	143	272	
	<i>S. ulmifolia</i>	142	272	
	<i>S. umbellata</i> agg.	142	272	
	<i>S. vajdae</i>	142	272	
Chamaespilaria	<i>S. × ambigua</i>	141	272	
Soraria	<i>S. arranensis</i>	109	238	AUCUPARIA
	<i>S. austriaca</i>	109	238	AUCUPARIA
	<i>S. borbasii</i>	111	238	AUCUPARIA
	<i>S. dacica</i> KL morfortípus	109	238	AUCUPARIA
	<i>S. hazslinszkyana</i>	109	238	AUCUPARIA
	<i>S. hohenesteri</i>	108	238	AUCUPARIA
	<i>S. macedonica</i> n.p.	109	238	AUCUPARIA
	<i>S. mougeotii</i>	109	238	AUCUPARIA
	<i>S. pseudofennica</i>	109	238	AUCUPARIA
	<i>S. pseudothuringiaca</i>	109	238	AUCUPARIA
	<i>S. pulchra</i>	110	238	AUCUPARIA
<i>S. × thuringiaca</i>	109	238	AUCUPARIA	
<i>S. tuzsoniana</i>	109	238	AUCUPARIA	
Tormaria	<i>S. badensis</i>	143	273	
	<i>S. bakonyensis</i>	144	273	
	<i>S. balatonica</i>	144	273	
	<i>S. bohémica</i>	144	273	
	<i>S. gayeriana</i>	144	273	
	<i>S. pelsoensis</i>	143	273	
	<i>S. pseudolatifolia</i>	146	272	
	<i>S. semiincisa</i>	141	272	
Triparens	<i>S. dacica</i> SZL morfortípus	111	238	AUCUPARIA
	<i>S. intermedia</i>	111	238	AUCUPARIA
	<i>S. paxiana</i>	112	238	AUCUPARIA
	<i>S. tauricola</i>	111	238	AUCUPARIA

Az egyszerű levelű alapfajok, a *Sorbus torminalis*, a *Sorbus chamaespilus*, valamint a Subg. *Aria* valamennyi taxonja meglehetősen egyhangú képet mutat mind az *rpl16*, mind a *trnT-L* lókuszon 141–146, illetve 271–272 bázispár tartománnyal. A hibridizációs mátrix negyedik alapeleme, az összetett levelű *Sorbus aucuparia* kloroplasztisza mindkét vizsgált lókuszon nagymértékben különbözik a hibridizációban szerepet játszó összes többi alapfaj kloroplasztisától 110, illetve 238 bázispár fragmenshosszakkal.

A hibrid eredetű alnemzetségek közül a *Chamaespilaria* és a *Tormaria* fajokra is alacsony fokú polimorfizmus jellemző a vizsgált lókuszokon a génállományukat alkotó alapfajokhoz (*Sorbus torminalis*, *Sorbus chamaespilus*, Subg. *Aria*) hasonló fragmenshosszakkal (*rpl16* = 141–146, *trnT-L* = 272–273).

A morfológiai bélyegekre alapozva *Soraria* alnemzetséghez sorolt valamennyi vizsgált taxon *aucuparia*-típusú kloroplasztisszal rendelkezik (*rpl16* = 109–111 bp, *trnT-L* = 238 bp), ami egyrészt ezen taxonok esetében a *Sorbus aucuparia* hibridképző szerepét bizonyítja, másrészt a hibridizációs fajképződés során tapasztalható pollenmozgás irányára is rávilágít.

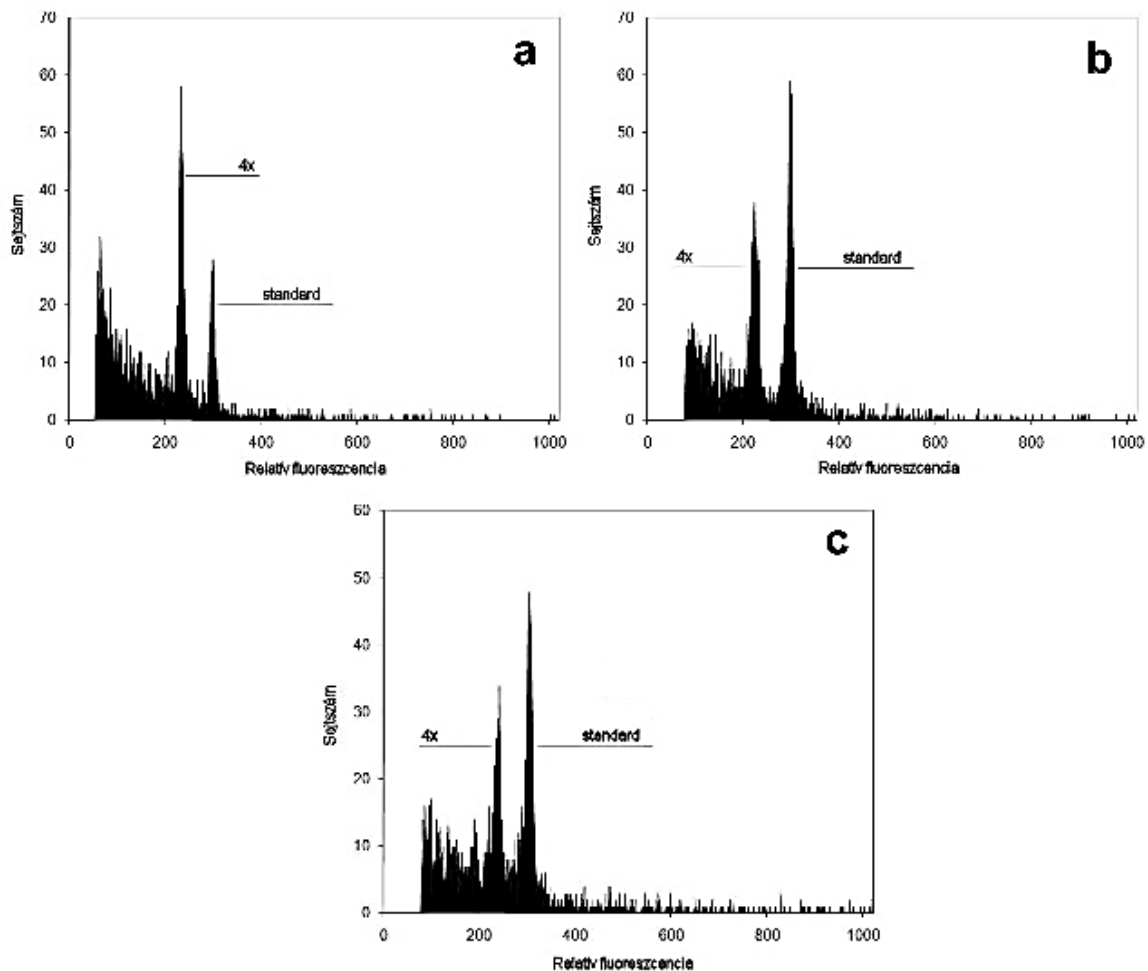
Hasonlóan *aucuparia*-típusú kloroplasztisszal jellemezhető a bizonyítottan *Triparens* alnemzetséghez tartozó *Sorbus intermedia* (*rpl16* = 111 bp, *trnT-L* = 238 bp), továbbá a *Sorbus dacica* s.str. (*rpl16* = 111 bp, *trnT-L* = 238 bp), *Sorbus paxiana* (*rpl16* = 112 bp, *trnT-L* = 238 bp) és *Sorbus tauricola* (*rpl16* = 111 bp, *trnT-L* = 238 bp), meggyőző módon kijelölve a *Sorbus aucuparia*-t, mint pollen akceptort a szülőfajok között.

4.4. Áramlási citometriás vizsgálatok (FCM, FCSS)

4.4.1. Ploidia szint meghatározás (FCM)

A *Triparens* fajok közül a *Sorbus intermedia* és a *Sorbus tauricola* ploidia szintje (tetraploid, $2n=68$) már korábbról is ismert volt. A *Sorbus intermedia* tetraploiditását mi is megerősítettük (30.a. ábra). A *Sorbus dacica* s.str. és a *Sorbus paxiana* ploidia szintje ez idáig ismeretlen volt, méréseink alapján mindkét faj tetraploidnak bizonyult (30.b-c. ábrák).

A minta/standard arány a *Sorbus dacica* s.str. esetében 0,75–0,78 tartományban mozgott. A minták CV átlaga 2,80, a standard CV átlaga 2,37 volt. A *Sorbus paxiana* vonatkozásában a minták CV átlagára 2,80, a standard CV átlagára pedig 2,32 értékeket mértünk, 0,77–0,79 minta/standard arány szórási tartománnyal (F11. táblázat).



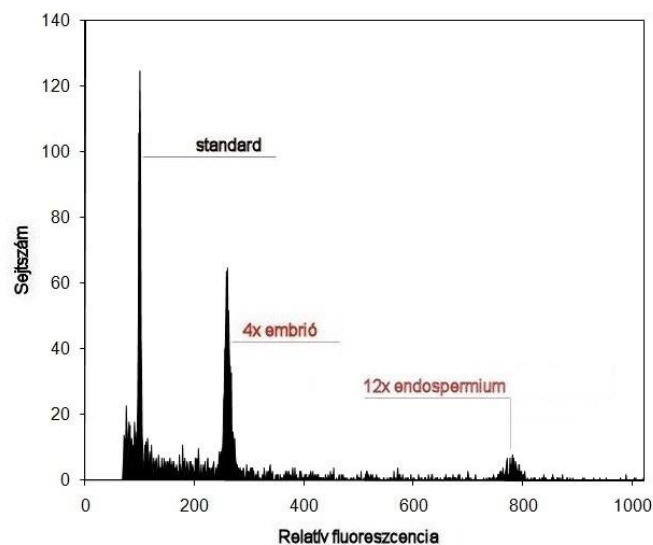
30. ábra. A (a) *Sorbus intermedia* (4x), (b) *Sorbus dacica* s.str. (4x) és (c) *Sorbus paxiana* (4x) áramlási citometria elemzésének hisztogramjai. (standard: *Bellis perennis*)

4.4.2. Reprodukciós mód meghatározás (FCSS)

Az áramlási citometriás vizsgálatok során ivaros megtermékenyítést nem detektáltunk, a gaméták egyesülése minden vizsgált esetben elmaradt, az embrió kizárólag anyai genomot tartalmazott. Ez mindhárom faj esetében obligát apomixisre (pszeudogámiára) utal.

Sorbus intermedia

A vizsgált *Sorbus intermedia* magok embriói egyöntetűen tetraploidok voltak, az embriókhoz tartozó endospermium minden esetben dodekaploid volt, ami tetraploid hím gaméta általi megtermékenyítésére utal (**31. ábra, F12. táblázat**).



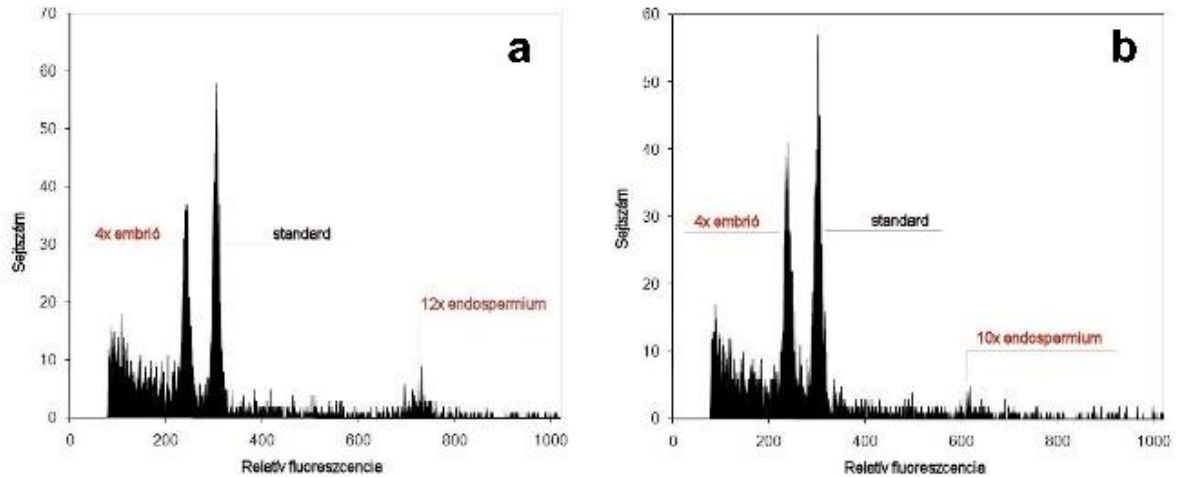
31. ábra. *Sorbus intermedia* (4x) mag áramlási citometria elemzésének hisztogramja tetraploid pollen hozzájárulással (4x m). (standard: *Carex acutiformis*)

Sorbus dacica

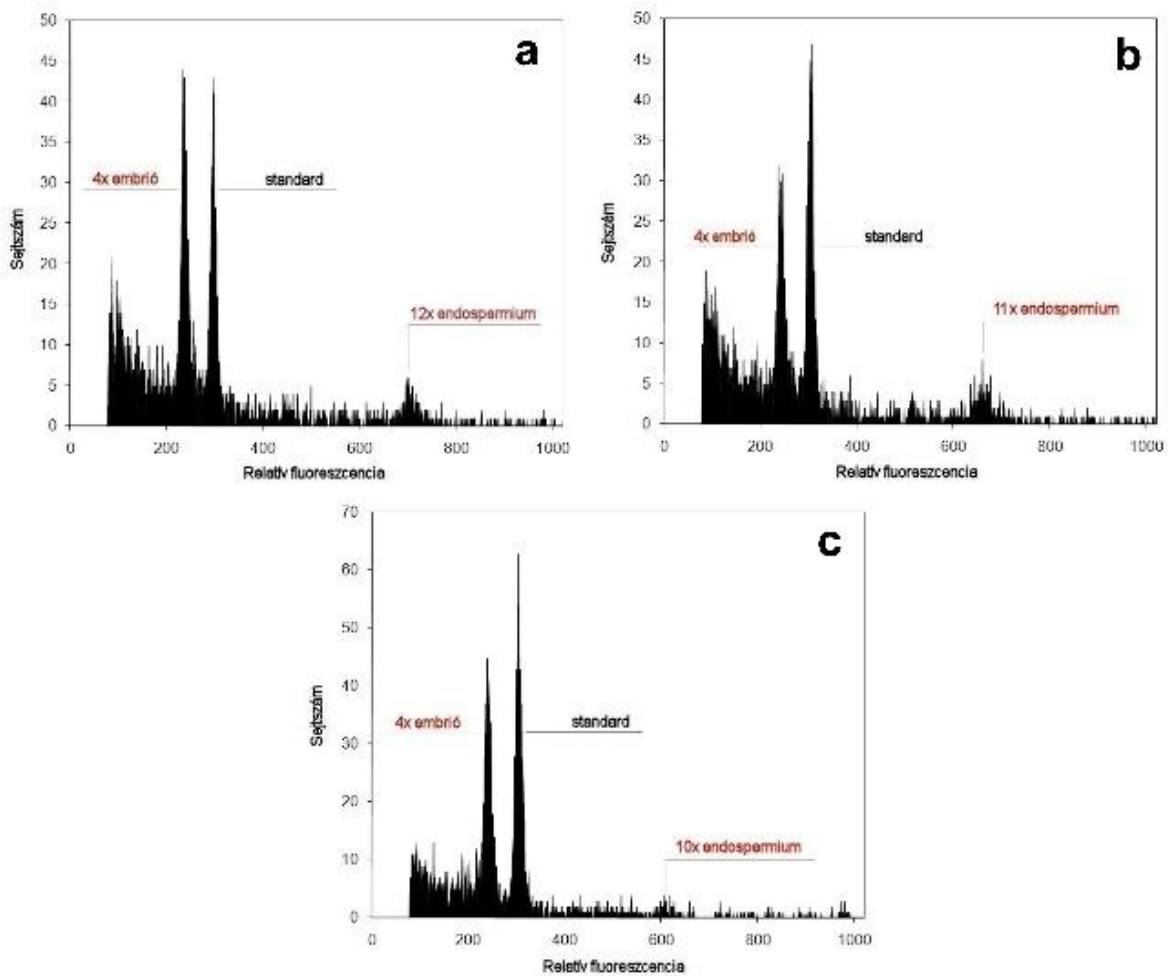
A vizsgált *Sorbus dacica* s.str. magok embriói egyöntetűen tetraploidok voltak, csakúgy, mint az anyanövény szomatikus sejtjei (**F9. táblázat**). Az embriókhoz tartozó endospermium legtöbb esetben dodekaploid volt, egy esetben pedig dekaploid, mely az embriózsák két központi, együttesen oktoploid sejtmagjának tetraploid, illetve a dekaploid embrió esetében diploid hím gaméta általi megtermékenyítésére utal (**32. ábra, F12. táblázat**).

Sorbus paxiana

Ahogy az anyanövény szomatikus sejtjei, úgy minden vizsgált *Sorbus paxiana* embrió is tetraploidnak bizonyult. Az endospermium az esetek 78 %-ában dodekaploid, 5 % undekaploid, 17 % pedig dekaploid volt, tetraploid, triploid, illetve diploid pollen hozzájárulással (**33. ábra, F12. táblázat**).



32. ábra. *Sorbus dacica* s.str. magok áramlási citometria elemzésének hisztogramjai: (a) tetraploid embrió + dodekaploid endospermium, tetraploid pollen hozzájárulással, (b) tetraploid embrió + dekaploid endospermium, diploid pollen hozzájárulással. (standard: *Bellis perennis*)



33. ábra. *Sorbus paxiana* magok áramlási citometria elemzésének hisztogramjai: (a) tetraploid embrió + dodekaploid endospermium, tetraploid pollen hozzájárulással, (b) tetraploid embrió + undekaploid endospermium, triploid pollen hozzájárulással, (c) tetraploid embrió + dekaploid endospermium, diploid pollen hozzájárulással. (standard: *Bellis perennis*)

4.5. A *Sorbus dacica* s.l. taxonómiai revíziója

4.5.1. A *Sorbus dacica* s.l. a szakirodalmi forrásokban

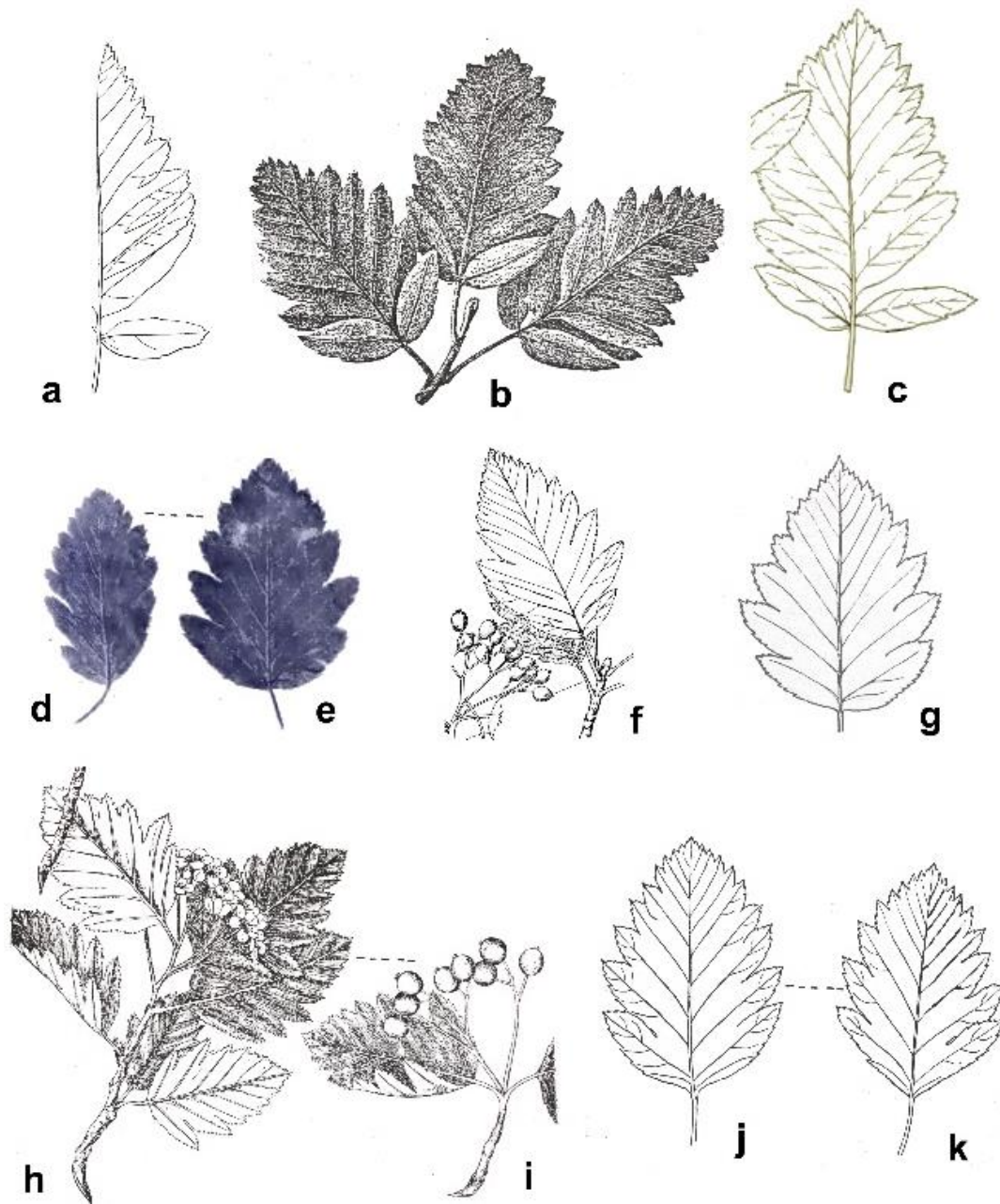
A *Sorbus dacica* első ismert említését *Sorbus latifolia* néven Simonkai Lajosnál (1878), illetve *Sorbus aucuparia* × *Sorbus aria* néven Borbás Vincénél találjuk, aki a Torda városhoz közeli, a Torockói-hegységhez tartozó Tordai-hasadékban gyűjtötte a növényt (Borbás 1878), majd később elsőként közölte leírását *Sorbus semipinnata* néven (Borbás 1883a). A fajleírást hamarosan követve fajkonceptióját a Bánság délkeleti szegletében húzódó Mehádiai-hegységben gyűjtött növényekre is kiterjesztette (Borbás 1883b). Ez utóbbit később Jávorka Sándor, mint önálló fajt, *Sorbus borbasii* néven írta le (Jávorka 1915). Nyman (1884) és Wágner (1901) *Sorbus semipinnata*, Simonkai (1886) *Sorbus intermedia* néven említi a fajt, Pax (1908) pedig *Sorbus mougeotii* × *Sorbus torminalis* hibridként közli előfordulását Torda környékéről (**34. ábra**). A *Sorbus dacica* nevet Borbás 1887-ben vezette be a *Sorbus semipinnata* név helyett, ezt a nevezéktant veszi át Hedlund (1901) és Schneider (1906) is. A borbási kiterjesztett fajkonceptió szélesebb körben is elterjedt és a kor monográfusai *Sorbus semipinnata* név alatt és annak illusztrálására rendszerint a Mehádiai-hegységben előforduló növény (*Sorbus borbasii*) levélábráját közlik (**35.a–c. ábra**). Érdekes módon Jávorka, aki a *Sorbus borbasii* leírásával leszűkítette a *Sorbus dacica* értelmezését a Tordai-hasadékban és a Torockói-hegység más pontjain élő növényekre, ugyanakkor maga terjeszti ki újra a tordai *locus classicus*-szal rendelkező *Sorbus dacica* koncepciót egy általa is felismert másik morfortípusra (Jávorka 1915:102), megjegyezve, hogy „Maga a *Sorbus dacica* azonban meglehetősen alakváltozásokat is mutat, így a Tótfaludról és a torockói Tilalmasról való legtöbb példány a 2. képen feltüntetett J. levélalakot mutatják (**35.d. ábra**), más példányok levelei viszont már a *S. austriaca*-ra emlékeztetnek, tehát



34. ábra. A *Sorbus dacica* s.l. különböző munkákban különböző neveken publikált historikus előfordulásai: (a) *Sorbus aria* × *Sorbus aucuparia* (Borbás 1878), (b) *Sorbus semipinnata* (Borbás 1883b), (c) *Sorbus latifolia* (Simonkai 1878), (d) *Sorbus intermedia* (Simonkai 1886) (e) *Sorbus mougeotii* × *Sorbus torminalis* (Pax 1908), (f) *Sorbus dacica* (Jávorka 1915).

nem oly mély karélyúak és szélesebbek, mint a leggyakoribb *dacica*-levélalakok, az igazi

austriaca-val szemben azonban zöldebb levél fonákjuk, sűrűbb oldalereik, meg valamivel keskenyebb levélkarélyaik a *Sorbus dacica*-hoz utalják őket” (35.e. ábra).

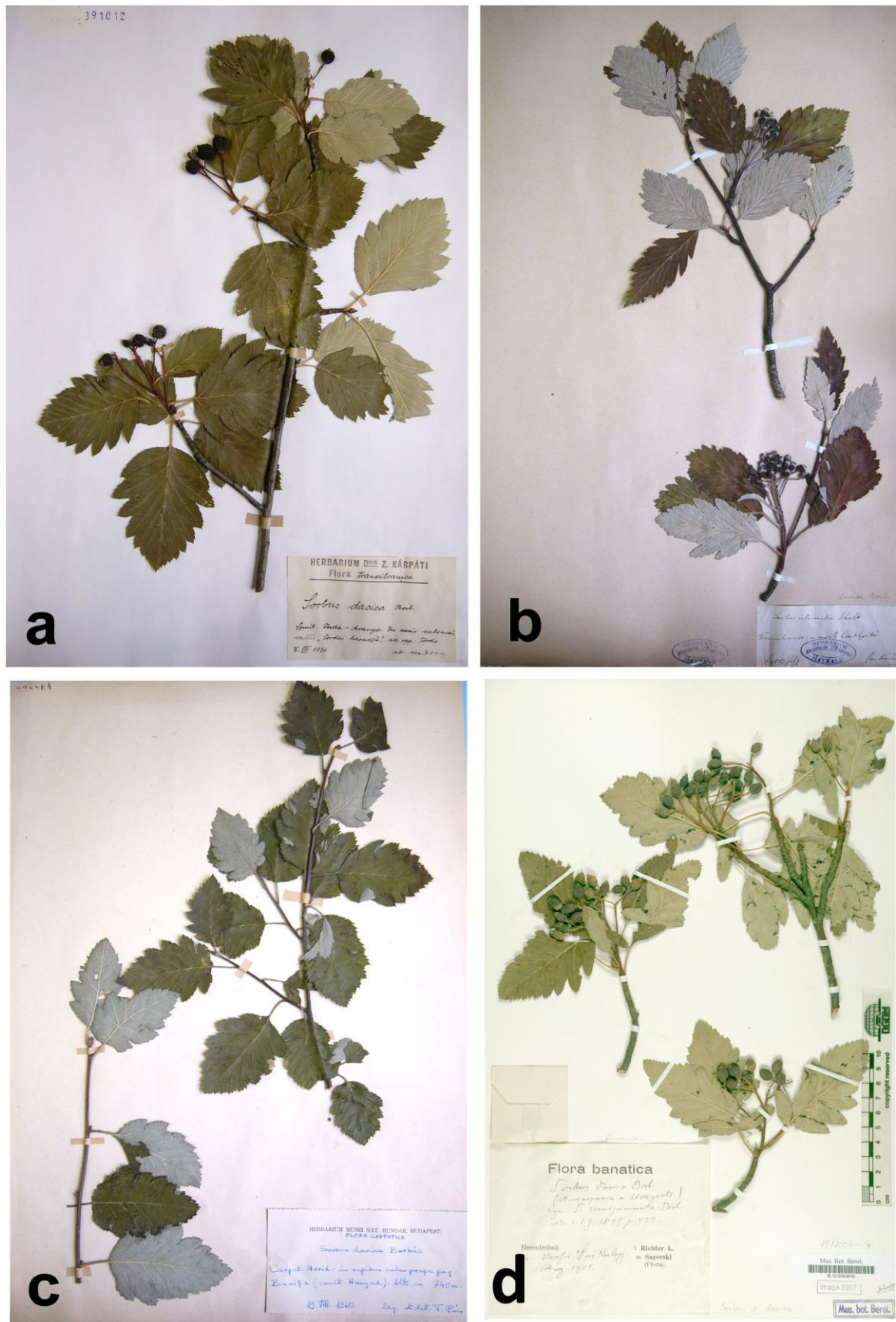


35. ábra. A *Sorbus dacica* s.l. különböző munkákban megjelent illusztrációi: (a) = Hedlund 1901:59 mint *S. dacica*, valójában *S. borbasii*; (b) = Wágner 1901:405 mint *S. semipinnata*, valójában *S. borbasii*; (c) = Schneider 1906:675 mint *S. dacica*, valójában *S. borbasii*; (d–e) = Jávorka 1915:105 mint *S. dacica*, valójában (d) *S. dacica* KL morfortípus és (e) *S. dacica* SZL morfortípus; (f) = Jávorka & Csapody 1934:235 mint *S. dacica*, valójában *S. dacica* KL morfortípus; (g) = Kárpáti 1940:89, (h–i) = Buia 1956:241, (j–k) = Kárpáti 1960:211 mint *S. dacica*, ténylegesen *S. dacica* SZL morfortípus).

Úgy tűnik, hogy Jávorka ezt a szélesebb, ambivalens fajkonceptiót később is megtartotta és habár a *Sorbus dacica* típusának maga is a szélesebb levelű tordai növényt tartotta („A *Sorbus dacica* eredeti típusául tehát a tordavidéki növényt kell tekintenünk.”, Jávorka 1915), nagyszabású vállalkozásában, az „Iconographia”-ban a faj illusztrálására mégis a keskenyebb levelű morfortípust választotta (**35.f. ábra**) (Jávorka és Csapody 1934). A faj ezt követően publikált illusztrációi aztán már Borbás eredeti (Borbás 1883a), kizárólag a tordai alakra vonatkozó, szűk fajkonceptióját követik (Kárpáti 1940, 1960, Buia 1956) (**35.g-k. ábra**). Kárpáti (1960) átfogó monografikus munkában összegzi korának ismereteit Magyarország és a környező területek berkenyéiről, listázva a *Sorbus dacica* s.l. ismert lelőhelyeit, beleértve a szélesebb levelű alak tordai élőhelyet, valamint számos egyéb torockói-hegységi lokalitást, melyek egy része valószínűleg a keskenylevelű alakra vonatkozik (pl. Csáklyakő).

4.5.2. A *Sorbus dacica* s.l. a herbáriumi forrásokban

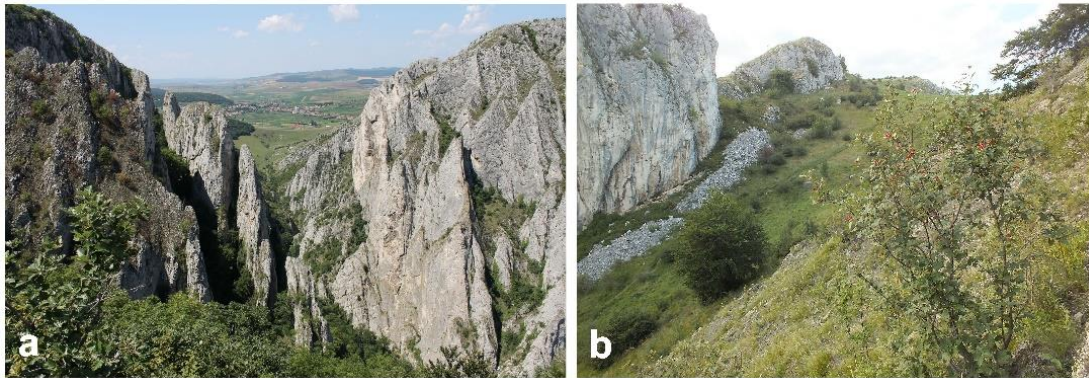
A Magyar Természettudományi Múzeum *Sorbus dacica* herbáriumi anyaga meglehetősen morfológiai heterogenitást mutat, mindazonáltal három jól elkülönülő morfortípust tartalmaz: 1. Egy szélesebb, tojásdad levelű, viszonylag keskeny, hegyes karéjokkal és zöldes levélfonákkal rendelkező, Tordai-hasadékból gyűjtött növény, mely az eredeti, Borbás által képviselt, szűk *Sorbus dacica* s.str. koncepciónak egyértelműen megfeleltethető (**36.a. ábra**). 2. Egy szintén szélesebb tojásdad alak, de szélesebb, tompább karéjokkal a távoli Retyezát északkeleti mészkő előhegyeiről, mely a közeli Herkulesfürdő feletti mészkőszirtekről leírt *Sorbus paxiana*-val jól azonosítható (**36.c. ábra**). 3. A Torockói-hegység szívében, a Csáklyakőn gyűjtött, keskenyebb levelű, hegyes karéjú és fehéresszürkén molyhos levélfonákú morfortípus (**36.b. ábra**), mely Jávorka Tótfalud környékéről közölt növényével (Jávorka 1915, **35.d. ábra**) és későbbi *Sorbus dacica* illusztrációjával (Jávorka és Csapody 1934, **35.f. ábra**) azonos. Egy negyedik – keskeny, hosszúkas levelű, a levél alapi részén elkülönülő levélképarokkal jellemezhető – morfortípusként a Berlieni Botanikus Kert, valamint a Párizsi Természettudományi Múzeum herbáriumi anyagában több olyan, a 20. század legelejéről származó herbáriumi lap is található, amely még Borbás Vince szélesebb fajkonceptióját követve a Herkulesfürdő környékén előforduló, később Jávorka Sándor (1915) által elkülönített és önálló fajként leírt *Sorbus borbasii*-t is a *Sorbus dacica* név alatt értelmezi (**36.d. ábra**), miként azt Hedlund (1901), Wágner (1901), valamint Schneider 1906 is teszik, amikor a *Sorbus dacica* grafikus illusztrálására a herkulesfürdői növényt választják, a Tordai-hasadéki típus helyett (**35.a-c. ábra**).



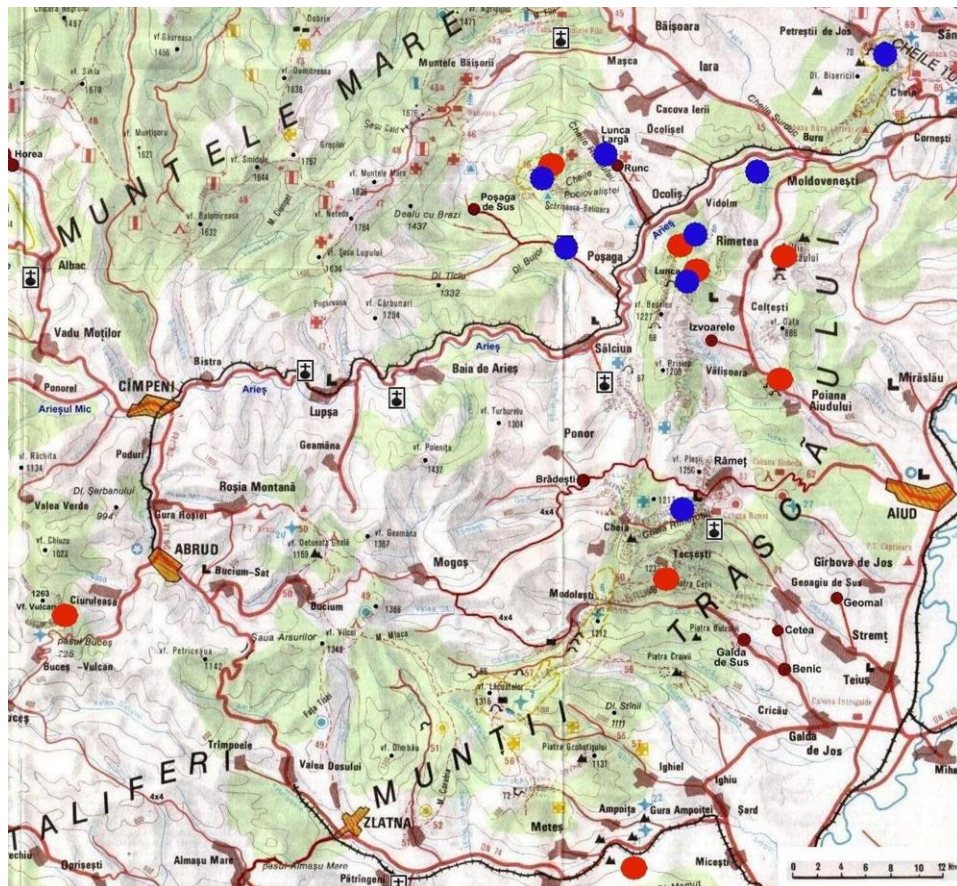
36. ábra. Az MTM Növénytár gyűjteményének *Sorbus dacica*-ként határozott morfortípusai (a–c): (a) Tordai-hasadék, 1934. 08. 07., valójában *Sorbus dacica* SZL morfortípus, (b) Csáklya-kő, 1882. 07. 07., valójában *Sorbus dacica* KL morfortípus, (c) Bănița, 1960. 08. 19., valójában *Sorbus paxiana*; (d) *Sorbus dacica*-ként határozott *Sorbus borbasii* példány a Berlini Botanikus Kert herbáriumából, Herkulesfürdő, 1901. 08. (a–c fotó: Németh Cs.; d Curators Herbarium B 2019)

4.5.3. A *Sorbus dacica* s.l. a terepen, földrajzi elterjedés

A Torockói-hegység területén folytatott terepbejárások során az irodalmi és herbáriumi forrásokban fellelhető mindkét morfortípust, a keskenytojásdad-elliptikus levelű, fehérésszürkén molyhos fonákú KL és a szélesebb tojásdad, zöldes fonákú SZL alakot (*Sorbus dacica* s.str.) egyaránt sikerült kimutatni, mindkettőt a hegység több pontjáról is.



37. ábra. (a) A *Sorbus dacica* s.l. SZL morfortípusa és élőhelye a Tordai-hasadékban; (b) A *Sorbus dacica* s.l. KL morfortípusa és élőhelye a Székelykőn. (fotó: Németh Cs.)

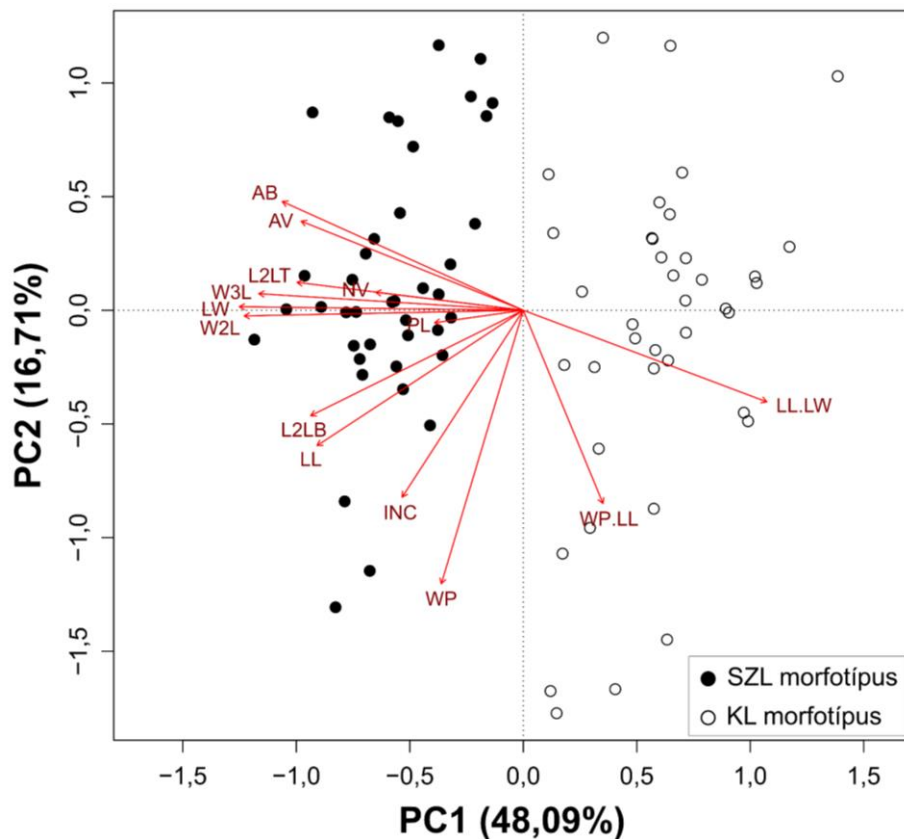


38. ábra. A *Sorbus dacica* s.l. SZL (●) és KL (●) morfortípusának ismert elterjedése a Torockói-hegységben és környékén (Öreghavas, Erdélyi-érchegység) saját terepbejárások alapján.

A *Sorbus dacica* s.str. *locus classicus*-ának tekinthető Tordai-hasadékból kizárólag az utóbbi alak került elő (**37.a. ábra**), más élőhelyeken, mint pl. a Székelykőn (**37.b. ábra**) és a Csáklyakőn kizárólag a keskenylevelű alak él (**F13. ábra**), míg néhány helyen, mint az Ordaskő vagy a Bélavár mindkét alak előfordul (**38. ábra**). A két alakra vonatkozó részletes lelőhelyi adatokat az **F14. táblázat** tartalmazza.

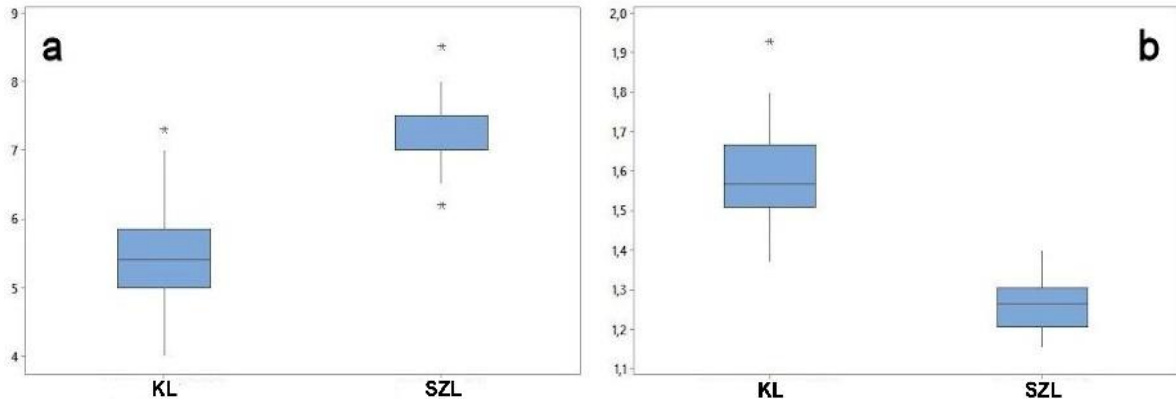
4.5.4. A *Sorbus dacica* s.l. morfológiai variabilitása

A megfigyelések és morfometriai elemzés alapján mind levél-, mind termésmorfológiai szempontból a *Sorbus dacica* s.l. két morfotípusa különíthető el. A levélmorfológiai alapú főkomponens elemzés alapján a vizsgálatba bevont minták két, egymástól határozottan elkülönülő csoportot alkottak, mutatva a *Sorbus dacica* SZL és KL morfotípusának levélmorfológiai alapú differenciálódását. Az első két tengely a teljes variancia 48.09 %, illetve 16.71 %-át magyarázza (**39. ábra**, **F15. táblázat**).



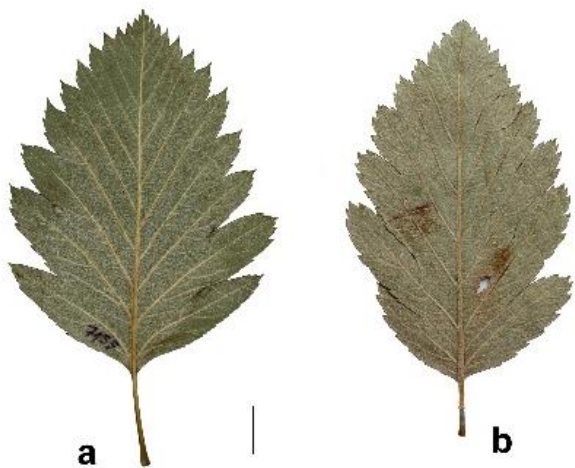
39. ábra. A *Sorbus dacica* s.l. SZL (●) és KL (○) morfotípusának levélmorfológiai alapú főkomponens analízise (PCA). LL – levél hosszúság a levélalaptól a levélcúsig mérve; LW – levélszélesség; WP – a levél legszélesebb pontja és a levélalap távolsága; PL – levélnyel hossza; AB – a levélalap által bezárt szög; AV – a levélalaptól mért 3. oldalér és a levélgerinc által bezárt szög; L2LT – a 2. karéj felső alapja és a karéj csúca közötti távolság; L2LB – a 2. karéj alsó alapja és a karéj csúca közötti távolság; NV – a levél oldalérpárjainak száma; W3L – a 3. karéj szélessége; W2L – a 2. karéj szélessége; INC – a 2. és 3. karéj közötti bemetszés aljának levélalaptól mért távolsága; LL/LW – levélhossz és levélszélesség hányadosa; WP/LL – a levél legszélesebb pontja és a levélalap közötti távolság, valamint a levélhosszúság hányadosa.

Az első főkomponens tengelyével a 14 kvantitatív karakter közül leghatározottabban korreláló morfológiai jellemző a levéllemez szélessége (LW) és a levélhosszúság/levélszélesség aránya (LL.LW). A két morfotípus e két levélalaktani jellemző értékei alapján átfedést alig mutatva jól elkülöníthető egymástól (**40. ábra**).

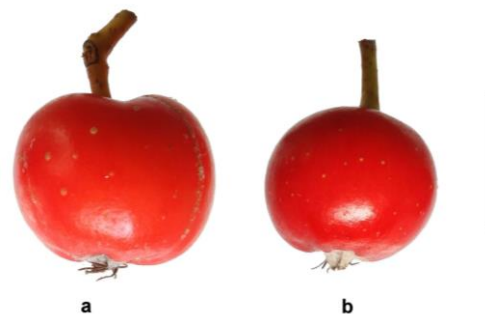


40. ábra. A *Sorbus dacica* s.l. KL és SZL morfotípusok (a) levélszélesség (LW), valamint (b) levélhosszúság/levélszélesség hányadosának (LL.LW) box plot diagramja.

A SZL morfotípus levele tojásdad, (6.5–)7–8 cm széles, levélfonáka zöldesszürkén molyhos, termése nagyobb (14–17 mm átmérőjű), éréskor barnás színből vált fokozatosan vörösbe. A KL morfotípus levele keskenytojásdad-elliptikus, (4.5–)5–6 cm széles, levélfonáka fehéresszürkén molyhos, termése kisebb (13–14 mm átmérőjű), vörös színű (**41–42. ábra**).



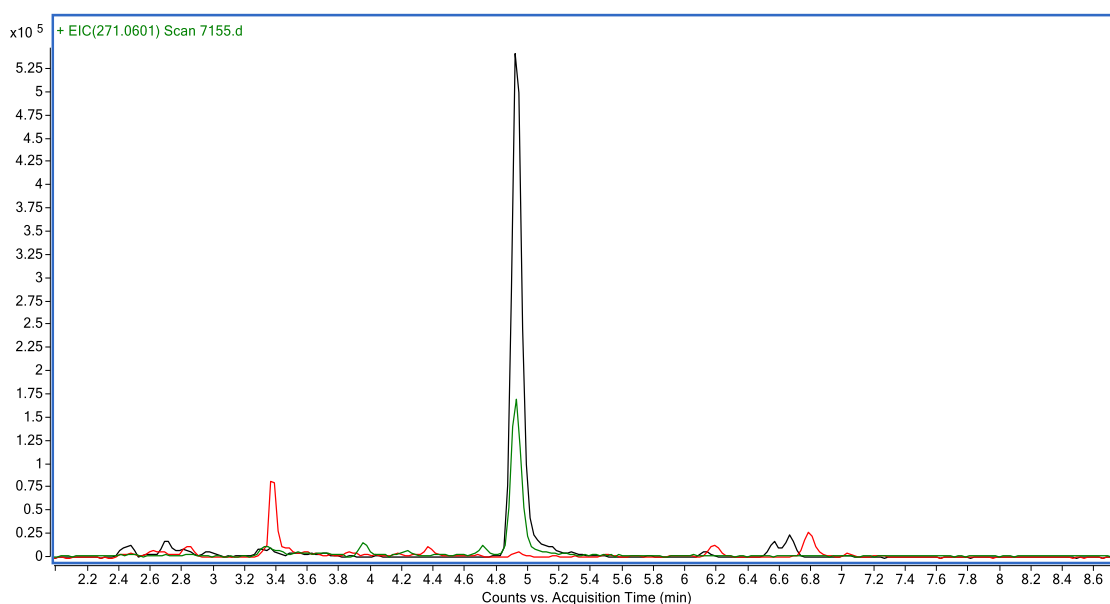
41. ábra. A *Sorbus dacica* s.l. (a) SZL és (b) KL morfotípusának tipikus levélalakja és levélfonáka (méretmarker 1 cm). (fotó: Németh Cs.)



42. ábra. A *Sorbus dacica* s.l. (a) SZL és (b) KL morfotípusának érett termése (méretmarker 1 cm). (fotó: Németh Cs.)

4.5.5. A *Sorbus dacica* s.l. kemotaxonómiai variabilitása

A két morfortípus flavonoid komponensek tekintetében is eltéréseket mutat. A SZL morfortípus levele tartalmaz vitexint, míg a KL morfortípus leveleiben nem detektáltunk ilyen komponenst. A SZL morfortípus levele továbbá tartalmaz apigenin O-glükuronsavat, ami kizárólag a *Sorbus torminalis*-ban és annak leszármazottaiban van jelen (**43. ábra**), tehát ezen alak szülőfajai között a *Sorbus torminalis* is szerepel. Ezzel szemben a KL morfortípus leveleiben nem találtunk apigenin O-glükuronsavat, így ahogy azt egyébként a levélmorfológiai bélyegek is sejtetik, ez az alak nem *Sorbus torminalis* származék (**7. táblázat**).



43. ábra. A *Sorbus dacica* SZL morfortípus apigenin O-glükuronsav komponensének extrahált ion kromatogramja (fekete: 447 m/z anyaion, zöld: 271 m/z fragmension).

7. táblázat. A *Sorbus dacica* s.l. SZL és KL morfortípusok leveleinek vitexin és apigenin O-glükuronsav tartalma.

Taxon	Mintaszám	Vitexin (mg/g levél)	Apigenin O-glükuronsav (intenzitás; millió beütésszám/másodperc)
SZL morfortípus	7	0.010–0.055	1.832–3.398
KL morfortípus	4	–	–

4.5.6. A *Sorbus dacica* s.l. kloroplasztisz variabilitása

rpl16, *trnT-L*

A SZL morfortípus 111 bp, a KL típus 109 bp fragmenshosszal rendelkezik az *rpl16* lókuszban, a *trnT-L* lókuszban mindkét morfortípusnál 238 bp hosszúságú (8. táblázat, F9. ábra, F10. ábra).

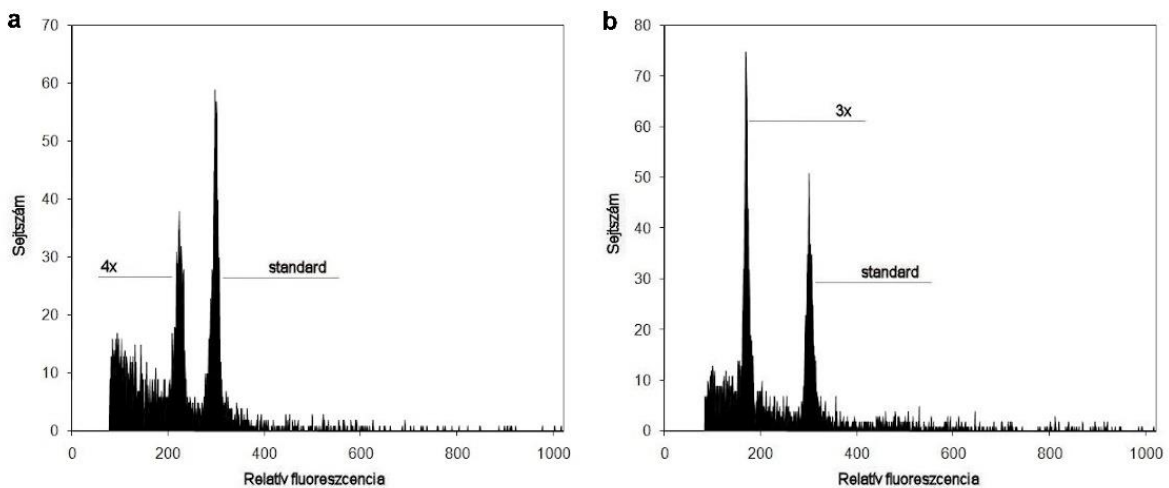
8. táblázat. A *Sorbus dacica* s.l. SZL és KL morfortípusának fragmenshosszai a *rpl16* és a *trnT-L* kloroplasztisz DNS lókuszekben.

Taxon	Mintaszám	<i>rpl16</i>	<i>trnT-L</i>
SZL morfortípus	2	111	238
KL morfortípus	2	109	238

4.5.7. A *Sorbus dacica* s.l. citotípus variabilitása

4.5.7.1. Ploidia szint

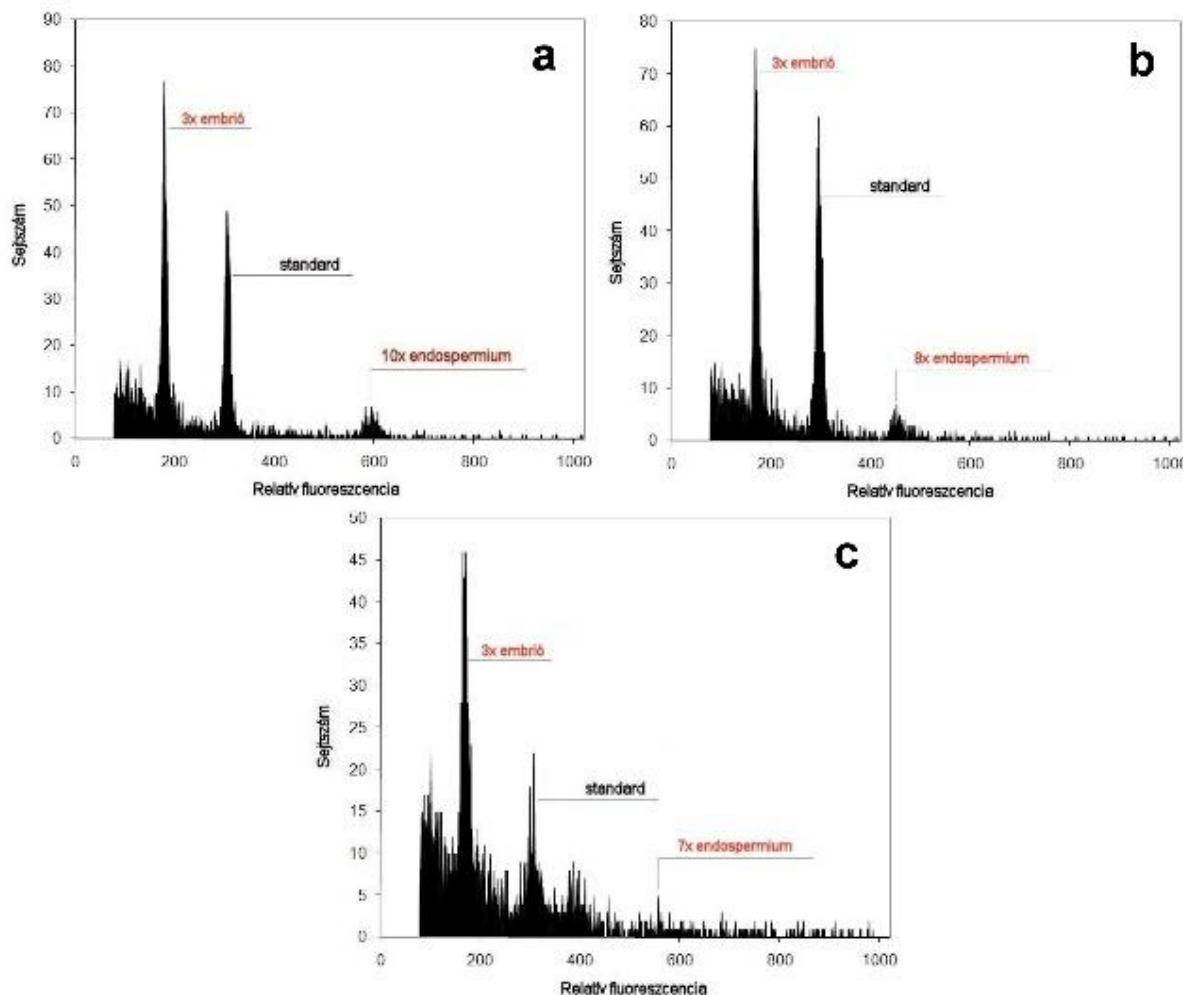
A *Sorbus dacica* két eltérő morfortípusa különböző ploidia szintet képvisel. Az SZL alak tetraploid (44.a. ábra), a KL morfortípus pedig triploid (44.b. ábra). Az SZL alakra mért értékeket a 4.5.7.1. fejezet részletezi és az F11. táblázat mutatja. A KL alak vonatkozásában a minták CV átlagára 3,41, a standard CV átlagára pedig 2,44 értékeket mértünk, 1,09–1,85 minta/standard arány szórási tartománnyal (F16. táblázat).



44. ábra. A *Sorbus dacica* s.l. (a) SZL (4x) és (b) KL (3x) morfortípusok áramlási citometria elemzésének hisztogramjai. (standard: *Bellis perennis*)

4.5.7.2. Reprodukciós mód

A vizsgált magminták alapján mind az SZL alak, mind pedig a KL morfortípus reprodukciós módja pszeudogámia, az embrióképzés hím genetikai hozzájárulás nélkül történik. Az SZL alakra mért értékeket a **4.5.7.2.** fejezet részletezi és az **F12. táblázat** mutatja. A embrió/standard arány a KL alak esetében 0,55–0,62 tartományban mozgott, ami megfeleltethető a triploid ploidia szintnek. Az embrió minták CV átlaga 3,24, az endospermium mérések CV átlaga 2,78, a standard CV átlaga pedig 2,04 volt (**F17. táblázat**). Az endospermium képzés SZL esetében tetraploid, triploid, illetve diploid pollen hozzájárulással (**F12. táblázat**), KL esetében pedig tetraploid, triploid, valamint haploid pollen hozzájárulással történt (**45. ábra, F17. táblázat**).

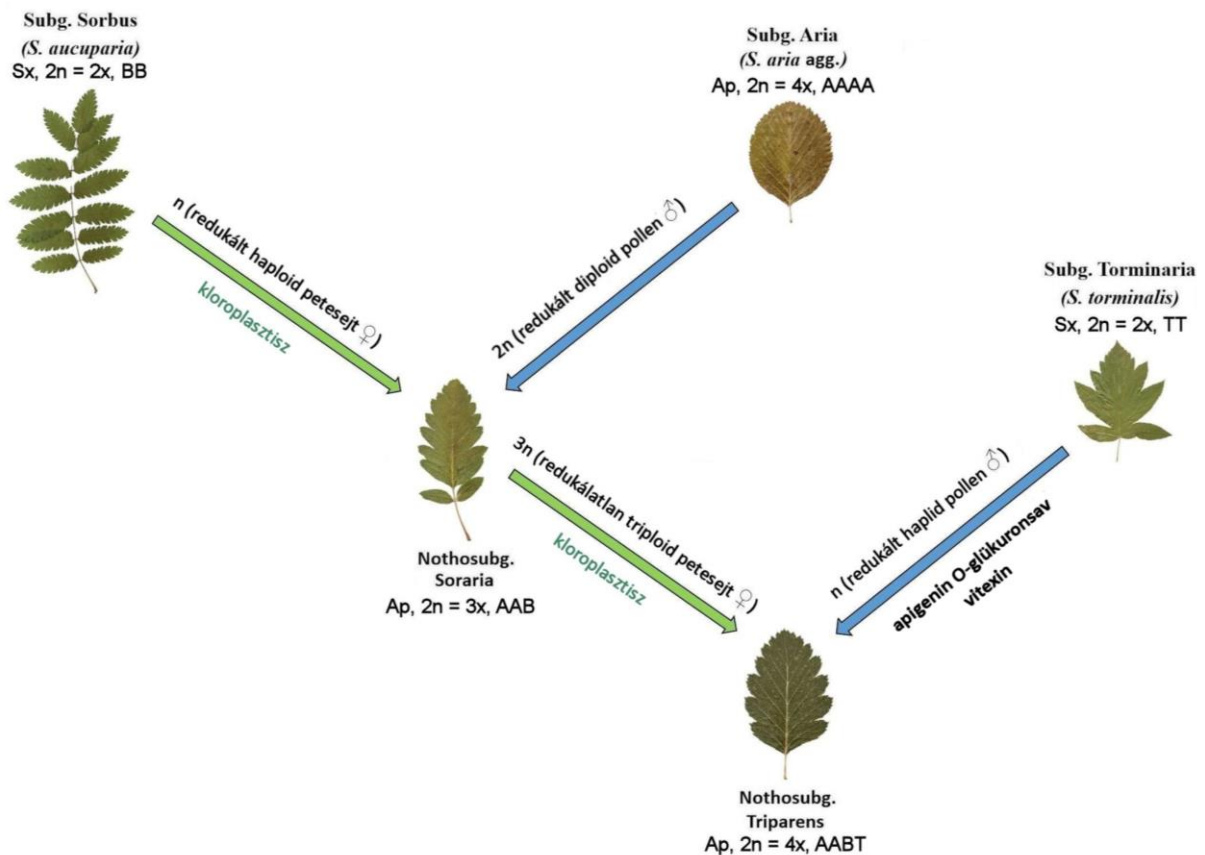


45. ábra. A *Sorbus dacica* s.l. KL morfortípus (3x) magok áramlási citometria elemzésének hisztogramjai: **(a)** triploid embrió + dekaploid endospermium, tetraploid pollen hozzájárulással, **(b)** triploid embrió + oktaploid endospermium, diploid pollen hozzájárulással, **(c)** triploid embrió + heptaploid endospermium, haploid pollen hozzájárulással. (standard: *Bellis perennis*)

4.6. *Sorbus Triparens* fajkeletkezés lehetséges forgatókönyvei

A *Triparens* alnemzetséghez a *Sorbus aria* agg., *Sorbus aucuparia* és *Sorbus torminalis* genomot egyaránt tartalmazó *Sorbus* taxonok tartoznak. Ezen taxonok evolúciós története legalább két alkalommal bekövetkező hibridizációs eseményre vezethető vissza. Mivel valamennyi *Triparens* taxon *aucuparia*-típusú plasztisszal rendelkezik, a *Sorbus aucuparia* részvétele, mint pollen akceptor legalább az egyik hibridizációs esemény során biztosra vehető.

A triparentális fajkeletkezés legvalószínűbb forgatókönyvét a **46. ábra** szemlélteti. A többlépcsős hibridizáció első lépéseként a diploid és ivaros *Sorbus aucuparia* mint petesejt donor (haploid petesejt hozzájárulással) kereszteződött egy a *Sorbus aria*-csoporthoz tartozó tetraploid apomikta taxonnal (diploid pollen hozzájárulással) létrehozva egy anyai ágon örökölt *aucuparia*-



46. ábra. *Sorbus* Nothosubg. *Triparens* hibridizációs fajkeletkezés legvalószínűbb hipotetikus forgatókönyve.

Feltételezett genom összetétel: A: *S. aria* agg., B: *S. aucuparia*, T: *S. torminalis*;
Sx: ivaros fajok, Ap: apomiktikus fajok (eredeti).

típusú plasztisszal rendelkező triploid apomiktikus *Soraria* hibridet. Egy következő hibridizációs esemény során ez a *Soraria* hibrid, mint anyai szülő (triploid petesejt hozzájárulással), tovább örökítve *aucuparia*-típusú kloroplasztiszt, hibridizált az ivaros és diploid *Sorbus torminalis*-szal (haploid pollen hozzájárulással), örököelve attól az apigenin O-glükuronsav és vitexin szintézis génjeit. Az így létrejövő tetraploid triparentális hibrid tehát *aucuparia*-típusú kloroplasztiszú és

apigenin O-glükuronsav, valamint vitexin szintézisre is képes. A hibridizáció első lépcsőjében a *Sorbus aria* s.str.-tól származó, redukátlan diploid pollen hozzájárulás elég valószínűtlen. Lepší *et al.* (2016) pollenploiditás vizsgálataik során a vizsgált diploid *Sorbus aria* s.str. egyedek esetében kizárólag redukált, haploid pollent detektáltak. Ezen kívül a diploid *Sorbus aria* s.str., mint potenciális pollendonor nem honos a Balti-Skandináv térségben (Sennikov és Kurtto 2017), ahol a triparentális *Sorbus intermedia* kialakult. Itt a *Sorbus rupicola*-t, az *Aria* alnemzetség fajai közül az egyetlen szimpatikus előforduló fajt tekintik a *Sorbus intermedia* *Aria* típusú szülőjének (Rich *et al.* 2010). A diploid *Sorbus aria* s.str. a Krími-hegységből, a *Sorbus tauricola* élőhelyéről is hiányzik, innen kizárólag tetraploid *Aria* fajok együttes előfordulása ismert (Zaikonnikova és Kipiani 1980, Zaikonnikova 2001, Sennikov és Kurtto 2017). A *Sorbus dacica* és a *Sorbus paxiana* élőhelyein folytatott áramlási citometriás citotípus térképezés során (Nosková és Németh *et al.* publikálatlan adatok) sem találtunk diploid *Sorbus aria* s.str. egyedeket, kizárólag tri- és tetraploid subgenus *Aria* taxonok együttes jelenlétét igazoltuk. Ezt a forgatókönyvet erősíti továbbá az a tény is, hogy valamennyi ismert *Triparens* fajjal együtt legalább egy *Soraria* taxon mindenütt előfordul (Jávorka 1915, 1927, Liljefors 1953, Kárpáti 1960, Zaikonnikova 2001, Németh *S. dacica* KL morfortípusa).

Egy másik lehetséges scenárió szerint a hibridizációs lánc első állomásaként egy tetraploid *Sorbus aria* agg. taxon diploid gamétája fuzionált egy haploid *Sorbus torminalis* gamétával. A biparentális *Tormaria* alnemzetség fajainak létrejötte során az *Aria* taxon a jellemző pollenadó szülő (Proctor *et al.* 1989, Aas *et al.* 1994, Nelson-Jones *et al.* 2002, Oddou-Muratorio 2001, Robertson *et al.* 2004, 2010, Chester *et al.* 2007, Leinemann *et al.* 2013, Hajrudinović *et al.* 2015, Uhrinová *et al.* 2017), míg a *Sorbus torminalis* csak rendkívül ritkán tölti be a pollendonor szerepét (Oddou-Muratorio *et al.* 2001, Nelson-Jones *et al.* 2002). A második hibridizációs lépésben a biparentális triploid *Tormaria* utód, mint pollen donor triploid pollenjével megtermékenyített egy haploid *Sorbus aucuparia* petesejtet, létrehozva ezzel egy tetraploid triparentális *Triparens* genotípust. Ez az evolúciós történet azonban sokkal kevésbé valószínű, mivel az eddigi pollenvizsgálatok szerint redukátlan pollen csak nagyon ritkán fordul elő *Sorbus* fajoknál és még a triploid fajok is redukált pollent produkálnak (Lepší *et al.* 2016). E forgatókönyv ellen szól az a tény is, hogy koegzisztenciális *Tormaria* taxonok, mint potenciális köztes szülők nem ismertek egyik *Triparens* faj környezetében sem (Zaikonnikova 2001, Sennikov és Kurtto 2017, Németh publikálatlan adatok).

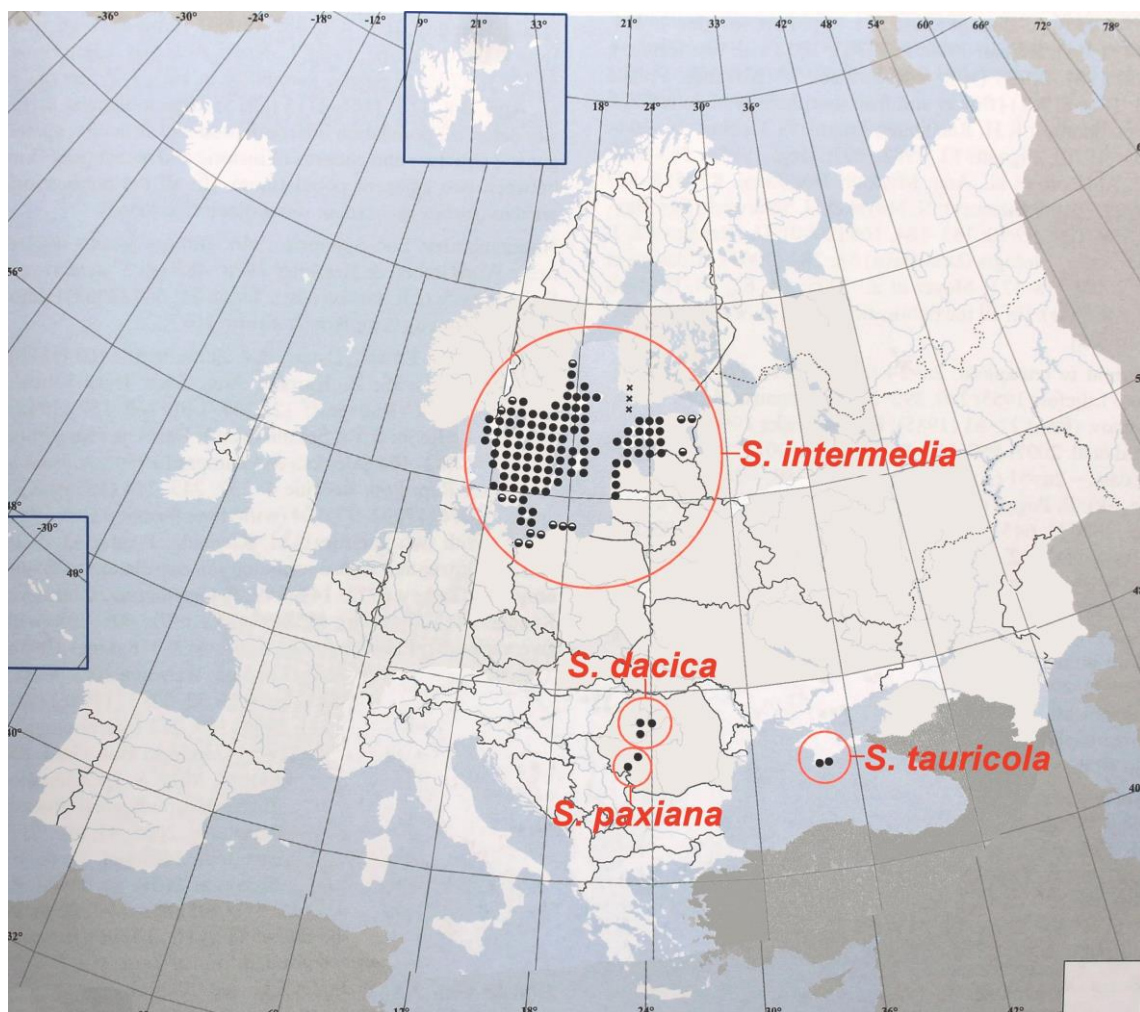
Egy harmadik speciációs forgatókönyv szerint a *Sorbus aria* agg. (Subg. *Aria*) valamelyik tagja kereszteződött egy *Sorbus aucuparia* × *Sorbus torminalis* hibriddel. Ez azonban a *Sorbus aucuparia* és a *Sorbus torminalis* teljes inkompatibilitása miatt aligha lehetséges, ilyen típusú

hibrid kombinációk a természetben nem ismertek, de a létrehozásukra irányuló direkt keresztezési kísérletek sem vezettek eredményre (Baksay 1964).

Egy negyedik, spekulatív evolúciós scenárió lehet, amikor egy diploid amfimiktikus *Soraria* hibrid redukátlan, diploid gamétája találkozik egy amfimiktikus *Tormaria* hibrid szintén redukátlan gamétájával. Habár ez a forgatókönyv elméletileg nem lehetetlen, bekövetkezte alig valószínű, figyelembe véve, hogy a diploid ivaros *Sorbus aria* s.str. szülőfaj valamennyi *Triparens* faj előfordulási területén hiányzik (Zaikonnikova és Kipiani 1980, Zaikonnikova 2001, Sennikov és Kurto 2017, Nosková és Németh *et al.* publikálatlan adatok), ezáltal az amfimiktikus F1 *Soraria* és *Tormaria* hibridek létrejötte eleve gátolt. Másrészt az eddigi pollenvizsgálatok szerint redukátlan pollen csak nagyon ritkán fordul elő *Sorbus* fajoknál (Lepší *et al.* 2016), továbbá nem elhanyagolható tény az sem, hogy a diploid F1 *Sorbus* hibridek pollenfertilitása viszonylag alacsony (Rich 2009).

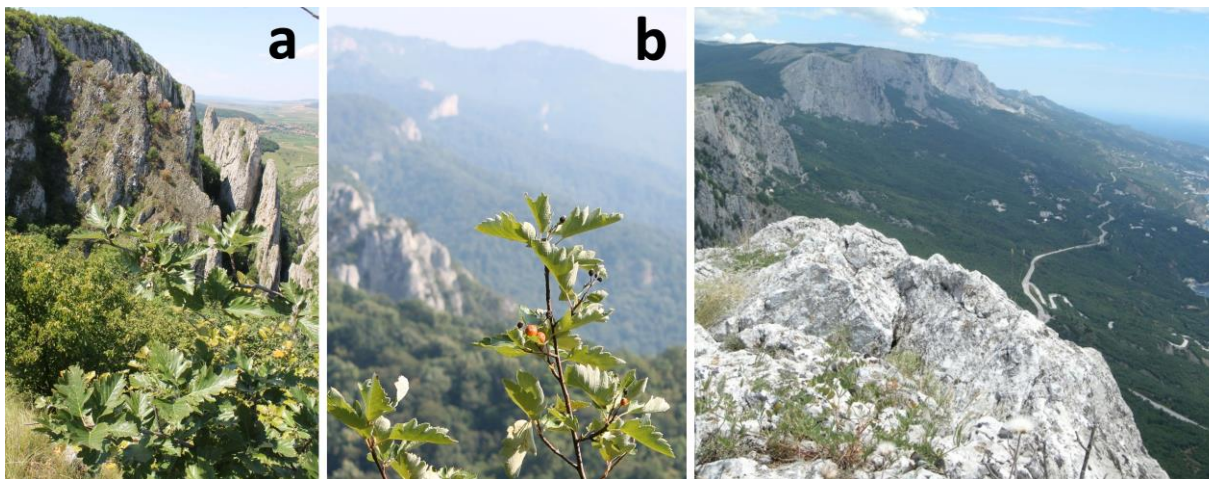
4.7. Chorológiai, növényföldrajzi és ökológiai vonatkozások

A *Sorbus dacica*, a *Sorbus paxiana* és a *Sorbus tauricola* hármas (Subg. *Sorbus* × Subg. *Aria* × Subg. *Torminaria*) hibrid eredetének igazolása a *Triparens* alnemzetség ismert természetes elterjedését az egységes, tömörszerű Dél-Skandináv-Balti area (*Sorbus intermedia*) mellett a kelet-délkelet-európai térségre is kiterjesztette (47. ábra). Ezzel együtt a *Triparens* típusú háromszülős hibridizáció valószínűleg igen ritka esemény lehet, mivel ez idáig a fenti fajokat, valamint a *Sorbus* × *liljeforsii*-t (a *Sorbus intermedia* igen ritkán létrejövő spontán visszakereszteződését a *Sorbus aucuparia* szülőfaj irányába) leszámítva egyéb *Triparens* hibrid másutt eddig nem került elő.



47. ábra. A *Sorbus* nothosubg. *Triparens* természetes elterjedése Európában. ●: őshonos; ◐: őshonossága bizonytalan; x: őshonos volt, de feltehetően kipusztult. (Kurto *et al.* 2018 módosítva, kiegészítve).

Az interspecifikus hibridek létrejöttének nélkülözhetetlen alapfeltétele a potenciális szülőfajok térbeli közelsége. A potenciális szülőfajok gamétáinak találkozása természetes körülmények között csak a virágzási idők valamilyen mérvű átfedése esetén lehetséges. A geomorfológiailag változatos, ennek következtében egymáshoz közel kerülő, ökológiailag elterő növénytársulásokban mozaikszerűen gazdag, erősen tagolt domborzatú felszín ideális a különböző ökológiai igényű *Sorbus* fajok találkozására (a *Triparens* vonatkozásában a száraz tölgyesekben, sziklaerdőkben növekvő *Sorbus torminalis*, az üdebb élőhelyekhez kötődő, hegyvidéki jellegű *Sorbus aucuparia*, valamint a *Sorbus aria*-csoport sziklaletöréseken, sziklakibukkanásokon élő fényigényes taxonjai) és azok hibridizációjára (Kárpáti 1950). Ez igaz mindhárom újonnan igazolt *Triparens* fajra is: a *Sorbus dacica* az Erdélyi-szigethegység, a *Sorbus paxiana* a Cserna-hegység, a *Sorbus tauricola* pedig a Krími-hegység sztenoendemizmusa, mindhárom térszín geomorfológiailag rendkívül tagolt, mély szurdokvölgyekkel szabdaltnak, sziklaszirtekkel tarkított. Mindhárom délkelet-európai *Triparens* faj pionír természetű, fényigényes, egyedeiket nyílt sziklaletöréseken, laza lombkoronájú sziklaerdőkben találjuk. (48. ábra).



48. ábra. A *Sorbus dacica* s.str. (a), *Sorbus paxiana* (b) és *Sorbus tauricola* élőhelyei az erdélyi Tordai-hasadékban (a), a bánáti Cserna-völgyében (b), valamint a Krími-hegységben. (fotók: a–b: Németh Csaba, c: Barina Zoltán)

A jelentős hibridizációs központok sokszor növényföldrajzi egységek találkozásánál alakulnak ki (Kárpáti 1964). A *Sorbus dacica* élőhelyén az Erdélyi-szigethegységben kelet-kárpáti dominancia mellett pannóniai, kelet-balkáni hatások érvényesülnek, a *Sorbus paxiana* kelet-kárpáti és kelet-balkáni flórába beágyazott (Kárpáti 1964). A *Sorbus tauricola* a növényföldrajzilag rendkívül sokszínű, flórája szempontjából unikális helyen, Európa egyik legdiverzebb területén, a Krím-félszigeten fordul elő (Takhtajan 1986).

4.8. Taxonómiai és nevezéktani következtetések

4.8.1. A *Triparens* alnemzetség taxonómiai és nevezéktani helyzete

A nemzetség polifiletikus leszármazása a korábbi molekuláris vizsgálatok alapján tisztán látszik és az összetett (*Sorbus*, *Cormus*), illetve egyszerű levelű (*Aria*, *Chamaemespilus*, *Torminaria*) alnemzetségek két elkülönülő monofiletikus csoportot képeznek (Campbell *et al.* 2007). Az egyes csoportokon belüli pontos taxonómiai viszonyok (főképp az *Aria* és *Chamaemespilus* esetében), valamint az azokat összekötő számos hibridogén taxon pontos rendszertani pozíciója egyelőre nem mindig meggyőző módon tisztázott. Sennikov és Kurtto (2017) a hibridogén alnemzetséget is génusz szintre emelték és a triparentális *Triparens* alnemzetség taxonjaira bevezették a *Borkhausenia* nevet. Így a már korábban bizonyítottan *Sorbus aria* agg. \times *Sorbus aucuparia* \times *Sorbus torminalis* eredetű *Sorbus intermedia*-t *Borkhausenia intermedia* (Ehrh.) Sennikov & Kurtto néven újrakombinálták. Újabban nevezéktani okokból a *Borkhausenia* nevet *Scandosorbus* Sennikov névre cserélték (Sennikov 2018). Mivel a korábbi, kizárólag morfológiai benyomásokra épülő osztályozási kísérletek a *Sorbus dacica*-t a biparentális *Soraria* alnemzetséghez sorolták, fenti szerzők a fajt a *Sorbus aria* agg. \times *Sorbus aucuparia* hibridekre bevezetett *Hedlundia* nemzetségbe helyezték, míg a *Sorbus paxiana* és *Sorbus tauricola* fajokat a *Sorbus aria* agg. \times *Sorbus torminalis* hibrideket összefogó szintén biparentális *Karpatisorbus* génuszba. Jelen dolgozatban felsorakoztatott kemotaxonómiai és molekuláris eredmények azonban ezt az osztályozást nem támogatják, és amennyiben a Sennikov-féle nevezéktan szélesebb körben elfogadottá válik, a *Sorbus dacica*, *Sorbus paxiana* és *Sorbus tauricola* fajokat a *Scandosorbus* nemzetségbe javasolt újrakombinálni.

4.8.2. A *Sorbus dacica* s.l. taxonómiai és nevezéktani helyzete

A fentiekben felvázolt morfológiai, biokémiai, molekuláris és citometriai adatok egyaránt a *Sorbus dacica* s.l. taxonómiai heterogenitását és nem egyöntetű evolúciós múltját bizonyítják. A levélmorfológiai alapú főkomponens analízis a SZL és KL típus egyértelmű morfológiai elkülönülését mutatja. A SZL típus levele vitexint és apigenin O-glükuronsavat egyaránt tartalmaz, a KL típus leveléből viszont mindkét komponens hiányzik. SZL és KL típus a trnT-L kloroplasztisz lókuszon 238 bp fragmenshosszal jellemezhető, az rpl16 lókusz KL típusnál 109 bp, SZL típusnál 111 bp hosszúságú, mindkét típusnál a *Sorbus aucuparia*-ra jellemző értékeket mutatja. SZL típus szomatikus sejtjeinek ploidia szintje $2n=4x$ (tetraploid), KL típus $2n=3x$ (triploid) citotípussal jellemezhető. SZL típus zöldes levélfonáka, nagyobb termése, a termés érése során mutatkozó barnás árnyalat, a levelek vitexin és apigenin O-glükuronsav tartalma arra engednek következtetni, hogy SZL típus egyik szülőfaja a *Sorbus torminalis*. Ugyanakkor a

kloroplasztisz trnT-L és rpl16 régiójának *aucuparia*-típusa egyértelműen utal a *Sorbus aucuparia*-ra, mint maternális szülőfajra. A *Sorbus aria* s.l. genetikai örökség a levélfonák molyhosságában mutatkozik. KL típus fehéresszürke levélfonáka, kisebb termése, a vitexint és apigenin O-glükuronsav hiánya mutatja, hogy a *Sorbus torminalis* nincs a KL típus szülőfajai között. Az *aucuparia*-típusú kloroplasztisz viszont jelzi a *Sorbus aucuparia*, mint anyai szülő kulcsszerepét a hibridizációban (**9. táblázat**).

Mindezek alapján megállapítható, hogy SZL morfortípus triparentális eredetű (*Sorbus aria* agg. \times *Sorbus aucuparia* \times *Sorbus torminalis*) és a *Triparens* alnemzetséghez tartozik, KL morfortípus pedig biparentális leszármazású (*Sorbus aria* agg. \times *Sorbus aucuparia*) és ilyenformán a *Soraria* alnemzetség tagja. SZL típus egyértelműen azonosítható a *Sorbus dacica* s.str. típusának tekinthető Torda-vidéki növényvel, az ettől számos tulajdonságban eltérő KL típus taxonómiai helyzete és esetleges faji szintű elkülönítése további, elsősorban molekuláris alapú vizsgálatokat igényel.

9. táblázat. A *Sorbus dacica* s.l. SZL és KL morfortípusok vizsgált morfológiai, biokémiai és genetikai bélyegeinek, valamint ploidia szintjének, reprodukciós módjának és feltételezett evolúciós múltjának összehasonlító táblázata.

Morfortípus	Levél/ Termés	Vítexin (mg/g levél)	Apigenin O- glükuronsav (cps)	rp116 (bp)	trnT-L (bp)	Ploidia szint	Reprodukciós mód	Eredet	Szülőfajok
SZL	Tójasdad ,zöldessz ürkén molyhos, (6.5-)7- 8 cm széles/ enyhén narancsv örös, Ø 14-17 mm	0,0098- 0,0545	1831712- 3398224	111	238	2n=4x tetraploid	pszeudogámia	Triparentális	<i>S. aria</i> agg. × <i>S. aucuparia</i> × <i>S. torminalis</i>
KL	keskenyt ojásdad- elliptikus fehéressz ürkén molyhos, (4.5-)5- 6 cm széles/ vörös, Ø 13-14 mm	-	-	109	238	2n=3x triploid	pszeudogámia	Biparentális	<i>S. aria</i> agg. × <i>S. aucuparia</i>

5. ÚJ TUDOMÁNYOS EREDMÉNYEK

- Biokémiai (flavonoid markerek), molekuláris (kloroplasztisz markerek) módszerek és morfológiai markerek segítségével igazoltam az erdélyi *Sorbus dacica* s.str., a bánági *Sorbus paxiana*, valamint a krími *Sorbus tauricola* fajok triparentális eredetét, vagyis mindhárom taxon olyan hármas hibridizációs fajképződés eredménye, melynek során a *Sorbus aria* agg., a *Sorbus aucuparia* és a *Sorbus torminalis* genetikai öröksége többlépcsős hibridizáció során egy genomban egyesült.
- Áramlási citometria segítségével meghatároztuk az eddig ismeretlen kromoszómaszámú *Sorbus dacica* s.str. és *Sorbus paxiana* ploidia szintjét és reprodukciós módját, mindkét faj tetraploid ($2n=4x=68$) citotípust képvisel és apomiktikus szaporodású pszeudogám.
- Klasszikus morfológiai, valamint biokémiai (flavonoid markerek, nagy hatékonyságú folyadékkromatográfia-tömegspektrometria) és áramlási citometriás (ploidia szint szkennelés) módszerek segítségével sikerült igazolni, hogy a *Sorbus dacica* valójában két alakilag, valamint flavonoid tartalomban és ploidia szintben egyaránt eltérő, különböző evolúciós utakat bejárt pszeudogám taxont takar, egy tetraploid, triparentális eredetű, valamint egy triploid, biparentális leszármazású alakot.
- Kemetaxonómiai (flavonoid markerek, nagy hatékonyságú folyadékkromatográfia-tömegspektrometria) módszerekkel kimutattuk, hogy a bánati endemizmus *Sorbus domugledica* levele vitexint tartalmaz, ami a szimpatrikus *Sorbus umbellata* subsp. *banatica* korábban morfológiai alapon már feltételezett genetikai örökségére utalhat. Szintén detektáltuk a vitexin jelenlétét a bakonyi-vértesi endemizmus *Sorbus pannonica*, valamint a zempléni bennszülött *Sorbus vajdae* leveleiben, ami szintén *Sorbus umbellata* hibridizációs múltat sejtet.
- Kloroplasztisz mikroszatellit markerek fragmenshossz elemzésével megállapítottam, hogy a *Sorbus aucuparia* karakterisztikus kloroplasztisza valamennyi általunk vizsgált és a *Sorbus aucuparia* morfológiai bélyegeit valamilyen mértékben hordozó hibridogén taxon esetében detektálható volt (Nothosubg. *Soraria* és *Triparens*), tehát feltételezhetően valamennyiük anyai szülője a madárberkenye (*Sorbus aucuparia*).

6. ÖSSZEFOGLALÁS

A *Sorbus* nemzetség alakgazdagságának háttérében az erőteljes hibridizációs hajlam, a poliploidizáció és az apomixis jelenségei állnak. Az európai hibridizációs *hot spot*-okban a rendkívül variábilis *S. aria*-csoport (Subg. *Aria*) lokálisan endemikus, intraszubgenerikus hibridizációk sorozatával létrejövő, poliploid alakjai kereszteződnek a diploid, ivaros szaporodású *S. torminalis*-szal (Subg. *Torminaria*), illetve *S. aucuparia*-val (Subg. *Sorbus*), a magashegységek alhavasi régióiban pedig a diploid és poliploid citotípusokkal egyaránt reprezentált *S. chamaemespilus*-szal (Subg. *Chamaemespilus*). A létrejövő hibridogén taxonok rendszerint biparentálisak, génállományuk az *Aria*-genom mellett a fenti három faj egyikének genetikai örökségét is hordozza. Az ilyen kétszülős taxonok három különböző hibridogén alnemzetségbe csoportosulnak (Nothosubg. *Soraria* = *S. aria* agg. × *S. aucuparia*; Nothosubg. *Tormaria* = *S. aria* agg. × *S. torminalis*; Nothosubg. *Chamaespilaria* = *S. aria* agg. × *S. chamaemespilus*). Ritkán azonban valamely biparentális eredetű hibrid tovább kereszteződik egy harmadik „alapfaj” genomját is magába olvasztva. Az így létrejövő alakok két hibridogén alnemzetség valamelyikébe sorolhatók (Nothosubg. *Chamsoraria* = *S. aria* agg. × *S. aucuparia* × *S. chamaemespilus*; Nothosubg. *Triparens* = *S. aria* agg. × *S. aucuparia* × *S. torminalis*). Előbbi csoportból hét, az Északi-Kárpátokból, illetve az Alpokból leírt apomiktikus faj, valamint két hibrid, utóbbiból pedig mindösszesen egy faj és egy hibrid ismert. Ezek a skandináv-balti elterjedésű, díszfaként Európa számos országában ültetett, helyenként meghonosodó *S. intermedia*, továbbá a *S. aucuparia*-val visszakereszteződött hibridje, a *S. × liljeforsii*. Levél- és termésmorfológiai bélyegekre alapozva, kemotaxonómiai (nagy teljesítményű folyadékkromatográfiás és tömegspektrometriás, HPLC-ESI-qTOFMS) eljárással, flavonoid markerekre alapozva, valamint molekuláris módszerekkel, kloroplasztisz mikroszatellit markerekkel további három, ez idáig biparentális eredetüként (*S. aria* agg. × *S. aucuparia* vagy *S. aria* agg. × *S. torminalis*) értelmezett tetraploid, apomiktikus taxon triparentális eredetét (*S. aria* agg. × *S. aucuparia* × *S. torminalis*) sikerült igazolnunk a Déli-Kárpátok, az Erdélyi-szigethegység és a Krím-félsziget területéről. Így a bánásági, cserna-hegységi bennszülött *S. paxiana*-val, az erdélyi, torockói-hegységi sztenoendemizmus *Sorbus dacica*-val, valamint a krími Ai-Petri hegyen élő *Sorbus tauricola*-val a *Triparens* alnemzetséghez tartozó ismert taxonok száma ötre emelkedett. E háromszülős fajokban a *S. torminalis* genetikai anyagának jelenlétére az apigenin O-glükuronsav utal, a *S. aucuparia* részvételét a hibridizációkban pedig a levélmorfológiai bélyegek mellett az *aucuparia*-típusú kloroplasztisz is jelzi. Ez utóbbi anyai ágon történő öröklődése arra is rámutat, hogy a keresztezések során minden esetben a *S. aucuparia* volt a pollen akceptor, vagyis az anyai szülő. A *S. aucuparia* × *S. torminalis*, valamint reciprok keresztezése totális inkompatibilitást mutat, a közöttük fennálló

genetikai barrier feloldása, a két genetikai anyag intranukleáris találkozása csak egy közbűlső, *S. aria* s.l. hibridizáción keresztül lehetséges. Ez a hibridizációs esemény a vizsgált fajok levélmorfológiai paramétereiben is tetten érhető. A triparentális fajkeletkezés legvalószínűbb forgatókönyve, hogy a többlépcsős hibridizáció első lépéseként a diploid *Sorbus aucuparia* mint petesejt donor kereszteződött egy a *Sorbus aria*-csoportba tartozó tetraploid apomikta taxonnal létrehozva egy triploid apomiktikus *Soraria* hibridet, mely aztán pollen akceptorként egy következő hibridizációs esemény során hibridizált a diploid *Sorbus torminalis*-szal.

A terepi megfigyelések, a morfológiai-, biokémiai- és áramlási citometriás vizsgálatok együttesen alátámasztják, hogy a tradicionálisan *Sorbus dacica*-ként értelmezett faj valójában két, jól körülhatárolható, eltérő evolúciós utat bejárt alakot takar: a triparentális eredetű, tetraploid (*S. aria* agg. \times *S. aucuparia* \times *S. torminalis*) *Sorbus dacica* s.str.-t, valamint egy biparentális leszármazású, triploid (*S. aria* agg. \times *S. aucuparia*) alakot.

7. SUMMARY

Hybridisation associated with polyploidization and apomixis is considered to be a frequent mechanism of speciation. *Sorbus* is an example of a genus with ongoing hybridisation resulting in a polyploid complex with different parental lineage combinations that are classified in hybridogenous nothosubgenera. Subgenus *Triparens* is known as the smallest nothosubgenus of *Sorbus*, comprising a single species, *Sorbus intermedia* with Scandinavian-Baltic distribution and its backcross hybrid, *Sorbus* × *liljeforsii*. These taxa have originated by triparental hybridization of *Sorbus aria* agg. (Subg. *Aria*), *Sorbus aucuparia* (Subg. *Sorbus*) and *Sorbus torminalis* (Subg. *Torminaria*).

Combination of parental morphological features suggested that there are three other species, *S. dacica* and *S. paxiana* from the South-East European region, Romania, and *S. tauricola* from East Europe, Crimean Peninsula, which might be also of triparental origin. To elucidate the origins of these three new trigeneric candidates formerly believed to be of biparental origin with either *Sorbus aria* agg. *Sorbus aucuparia* (Subg. *Soraria*) or *Sorbus aria* agg. × *Sorbus torminalis* (Subg. *Tormaria*) lineage we combined data from HPLC and chloroplast DNA analysing additional 33 related taxa collected in 12 European countries as well.

We concluded that vitexin is characteristically present in *Sorbus torminalis* (Subg. *Torminaria*), *Sorbus chamaespilus* (Subg. *Chamaespilus*) and *Sorbus umbellata* agg. (latter treated as a part of Subg. *Aria*) as well as their progenies (taxa of Nothosubg. *Tormaria*, Nothosubg. *Chamaespilaria* and Nothosubg. *Triparens*). Apigenin O-glucuronide was solely detected in *Sorbus torminalis* (Subg. *Torminaria*) and its derivatives (Nothosubg. *Tormaria* and Nothosubg. *Triparens*). The 'torminalis-type' flavonoid profile and the 'aucuparia-type' plastid indicate the participation of both *Sorbus torminalis* and *Sorbus aucuparia* in the hybridization processes leading to the formation of *Sorbus dacica*, *Sorbus paxiana* and *Sorbus tauricola*. *Sorbus aria* agg. as the third ancestor is obvious based on morphological features (densely tomentose undersides of leaves).

The most probable evolutionary scenario for *Triparens* species is: 1. a diploid sexual *Sorbus aucuparia* as pollen acceptor hybridized with a tetraploid apomictic taxon from the *Sorbus aria* agg. producing a triploid apomictic taxon with 'aucuparia-type' plastid inherited maternally; 2. during a second crossing event this subgenus *Soraria* hybrid as maternal progenitor hybridized with the sexual diploid *Sorbus torminalis* (providing gene(s) of apigenin O-glucuronide synthesis) forming a tetraploid *Triparens* hybrid with 'aucuparia-type' plastid and 'torminalis-type' flavonoids.

The tetraploid cytotypes and obligate pseudogamy of *Sorbus dacica* and *Sorbus paxiana* were determined by flow cytometry.

8. KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

A dolgozat elkészítéséhez számos embertől kaptam rengeteg segítséget. Mindenek előtt köszönettel tartozom témavezetőmnek, Dr. Höhn Máriának sokrétű segítségével, támogatásáért, ösztönzéséért.

Nagyon köszönöm Dr. Papp Nórának (SZIE Alkalmazott Kémia Tanszék) a biokémiai vizsgálatokban, valamint Jana Noskovának (Károly Egyetem, Prága) az áramlási citometriás vizsgálatokban nyújtott nélkülözhetetlen és önzetlen segítségét.

Köszönöm továbbá Stefanovitsné Dr. Bányai Évának (SZIE Alkalmazott Kémia Tanszék), hogy tanszékvezetőként lehetővé tette a HPLC vizsgálatokat. Dr. Deák Tamásnak (SZIE Szőlészeti Tanszék) a tanszéki molekuláris laboratórium használatáért tartozom köszönettel.

Hálával tartozom továbbá Dr. Barabits Elemér (Alsótekeresi Faiskola), Dr. Barina Zoltán (MTM Növénytár), Békefi Nóra, Dr. Martin Lepší (Jihočeské muzeum, České Budějovice), Petr Lepší (Jihočeské muzeum, České Budějovice), Dr. Lenz Meierott, Dr. Mészáros Gábor (MTA TTK), Dr. Norbert Meyer, Pifkó Dániel (MTM Növénytár), valamint Tálás László Máté kollégáimnak és barátaimnak az általuk gyűjtött és a vizsgálatokhoz felajánlott növényanyagért. A terepi munkákban és a mintagyűjtésben nyújtott segítséget Dr. Barina Zoltánnak (MTM Növénytár), Peter Erzbergernek, Dr. Höhn Máriának (SZIE Növénytani Tanszék), Dr. Király Gergelynek (Soproni Egyetem EK), Kovács Andornak, Dr. Mészáros Gábornak (MTA TTK), Pifkó Dánielnek (MTM Növénytár), Pintér Balázsnak, Rigó Attilának, Schmotzer Andrásnak (BNPI) és Tálás László Máténak köszönöm. A laboratóriumi munkákban nyújtott segítségért Dr. Deák Tamást (SZIE Szőlészeti Tanszék), Kellner Nikolettet (SZIE Szőlészeti Tanszék), Kovács Andort és Dr. Tóth Endre Györgyöt (ERTI) illeti hálás köszönet.

Nagyon köszönöm Benyóné Dr. György Zsuzsannának (SZIE Genetika és Növénynevelés Tanszék) és Dr. Kézdy Pálnak (DINPI) a dolgozat előzetes bírálata és műhelyvitája során tett értékes észrevételeit, tanácsait.

Hálás vagyok továbbá jelenlegi főnökömnek, Dr. Ódor Péternek (MTA ÖK), hogy időt biztosított a dolgozat befejezéséhez, jelenlegi kollégáimnak Dr. Kovács Bencének és Szabó Krisztinának (MTA ÖK), valamint egykori kollégáimnak Dr. Papp Viktornak (SZIE Növénytani Tanszék), Dr. Nagy Józsefnek (Magyar Mezőgazdasági Múzeum és Könyvtár), Dr. Somogyi Gabriellának (SZIE Növénytani Tanszék), Sulyok Mónikának (SZIE Növénytani Tanszék), Dr. Kőbölkúti Zoltánnak (ERTI) és a Növénytani Tanszék és Soroksári Botanikus Kert valamennyi munkatársának mindennemű segítségükért.

Köszönöm Papp Gábornak (MTM Növénytár) és Myroslav Sheveranak (Ukrán Tudományos Akadémia) néhány nélkülözhetetlen irodalmi forrás beszerzésében nyújtott segítségét.

Végül, de nem utolsó sorban legnagyobb hálával Szüleimnek, Családomnak, Anyósomnak és Apósomnak tartozom végtelen türelmükért és szeretetükért, az Ő támogatásuk nélkül biztosan nem készülhetett volna el ez a dolgozat.

9. IRODALOMJEGYZÉK

1. Aas G., Maier J., Baltisberger M. & Metzger S. (1994): Morphology, isozyme variation, cytology and reproduction of hybrids between *Sorbus aria* (L.) Crantz and *Sorbus torminalis* (L.) Crantz. – *Botanica Helvetica* 104: 195–214.
2. Aldasoro J. J., Aedo C., Navarro C. & Garmendia F. M. (1998): The genus *Sorbus* (Maloideae, Rosaceae) in Europe and in North Africa: morphological analysis and systematics. – *Systematic Botany* 23(2): 189–212.
3. Aldasoro J. J., Aedo C., Garmendia F. M., de la Hoz F. P. & Navarro C. (2004): Revision of *Sorbus* subgenera *Aria* and *Torminaria* (Rosaceae – Maloideae). – *Syst. Bot. Monogr.* 69: 1–148.
4. Baksay L. (1964): *Sorbus*-fajok embriológiai-sejttani és származási vizsgálata. Kézirat. – megjelent (1999). *Kitaibelia* 4 (1): 11–16.
5. Bednorz, L. (2006): Morphological variability of leaves of *Sorbus torminalis* (L.) Crantz in Poland. – *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* 75(3): 233–243.
6. Beech E. & Rivers M.C. (2017a): *Sorbus intermedia*. The IUCN Red List of Threatened Species 2017: e.T61957574A61957576.
7. Beech E. & Rivers M.C. (2017b): *Sorbus semipinnata*. The IUCN Red List of Threatened Species 2017: e.T97121661A86091221.
8. Beech E. & Rivers M.C. (2017c): *Sorbus paxiana*. The IUCN Red List of Threatened Species 2017: e.T86096715A86134713.
9. Beech E. & Rivers M.C. (2017d): *Sorbus tauricola*. The IUCN Red List of Threatened Species 2017: e.T86105683A86134863.
10. Bernátová D. & Májovský J. (2003): New endemic hybridogeneous species of the genus *Sorbus* in the Western Carpathians. – *Biologia Bratislava* 58: 781–790.
11. Borbás V. (1878): Correspondenz. – *Oesterreichische Botanische Zeitschrift* 28(9): 310–311.
12. Borbás V. (1883a): Floristikai közlemények. – *Mathematikai és Természettudományi Értesítő* 1(3–4): 81–88.
13. Borbás V. (1883b): Sorbusainkról. – *Erdészeti Lapok* 22(3): 212–224.
14. Borbás V. (1887): Correspondenz. – *Oesterreichische Botanische Zeitschrift* 37(11): 403–404.
15. Buia, A. (1956): *Sorbus* L. — In: Săvulescu, T. & Nyárády, E.I. (Eds.), *Flora Republicii Populare Romîne* 4: 236–256. *Academia Republicii Populare Romîne, București*.

16. Burda S., Padure Iona M., Tomescu C. (2006): Aspects regarding morpho-anatomy, bioecology and chorology of *Sorbus intermedia* (Ehrh.) Pers. (Rosaceae) from Romania. – Conference: European Society for New Methods in Agricultural Research (ESNA), XXXVI Annual Meeting, At Iasi, Romania, Volume: Edited by Jitareanu G. et al, Ed. "Ion Ionescu de la Brad".
17. Burgess M. B., Cushman K. R., Doucette E. T., Talent N., Frye, C. T., and Campbell C. S. (2014): Effects of apomixis and polyploidy on diversification and geographic distribution in *Amelanchier* (Rosaceae). – American Journal of Botany 101: 1375–1387.
18. Campbell C. S., Evans R. C., Morgan D. R., Dickinson T. A. & Arsenault M. P. (2007): Phylogeny of subtribe Pyrinae (formerly the Maloideae, Rosaceae): Limited resolution of a complex evolutionary history. – Plant Syst. Evol. 266: 119–145.
19. Challice J. S. (1974): Rosaceae chemotaxonomy and the origins of the Pomoideae. – Bot. J. Linn. Soc. 69: 239–259.
20. Challice J. S. (1981): Chemotaxonomic studies in the family Rosaceae and the evolutionary origins of the subfamily Maloideae. – Preslia 53: 289–304.
21. Challice J. & Kovanda M. (1978): Flavonoids as markers of taxonomic relationships in the genus *Sorbus* in Europe. – Preslia 50: 305–320.
22. Challice J. & Kovanda M. (1985): A chemotaxonomix survey of *Sorbus umbellata* agg. – Preslia 57: 171–174.
23. Challice J. & Kovanda M. (1986): Flavonoids of *Sorbus eximia*. – Preslia 58: 165–167.
24. Chang, C.S & Gil, H.Y (2014): *Sorbus ulleungensis*, a new endemic species on Ulleung Island, Korea. – Harvard Papers in Botany 19(2): 247–255.
25. Chester M., Cowan R. S., Fay M. F. & Rich T. C. G. (2007): Parentage of endemic *Sorbus* L. (Rosaceae) species in the British Isles: evidence from plastid DNA. – Bot. J. Linn. Soc. 154: 291–304.
26. Christenhusz M.J.M., Fay M.F. & Byng J. W. (2018): The Global Flora. A practical flora to vascular plant species of the world. Special Edition. GLOVAP Nomenclature Part 1, Vol. 4: 1–155.
27. Ciocârlan V. (2009): Flora ilustrată a României. Editura Ceres, București
28. Clapham A.R., Tutin T.G., Warburg E., (1987): Flora of the British Isles. Cambridge University Press. Cambridge, UK. 688 pp.
29. Cowan R. S., Smith R. J., Fay M. F. & Rich T. C. G. (2008): Genetic variation in Irish Whitebeam, *Sorbus hibernica* E. F. Warb. (Rosaceae) and its relationship to a *Sorbus* from the Menai Strait, North Wales. – Watsonia 27: 99–108.

30. Curators Herbarium B (2019). Digital specimen images at the Herbarium Berolinense. [Dataset]. Version: 14 May 2019. Data Publisher: Botanic Garden and Botanical Museum Berlin. Available from: <http://ww2.bgbm.org/herbarium/> [<http://herbarium.bgbm.org/object/B100263618>, image ID: 258085.] (accessed 5 March 2019)
31. Dickmann, D.I. (2001) An overview of the genus *Populus*, in: Dickmann E.I., Isebrands J.G., Eckenwalder J.E., Richardson J. (Eds.), *Poplar Culture in North America*, NRC Research Press, Ottawa, 2001, 1–42.
32. Dłużewska J., Ślesak I., & Kruk J. (2013): Molecular analysis of *Sorbus* sp. from the Pieniny Mts. and ITS relation to other sorbus species. – *Acta Biologica Cracoviensia Series Botanica* 55(1): 86–92.
33. Doležel J., Greilhuber J. & Suda, J. (2007): Estimation of nuclear DNA content in plants using flow cytometry. – *Nature Protocols* 2: 2233–2244.
34. Doyle J. J. & Doyle J. L. (1987): A rapid DNA isolation procedure for small amounts of fresh leaf tissue. – *Phytochem. Bull.* 19: 11–15.
35. Düll R. (1961): Die *Sorbus*-Arten und ihre Bastarde in Bayern und Thüringen. – *Ber. Bayer. Bot. Ges.* 34: 11–65.
36. Ehrhart F. (1784): Bestimmung einiger Bäume und Sträucher aus unsern Lustgebüschchen. In: Hirschfeld, C.C.L. (ed.), *Gartenkalender [auf das Jahr 1785]* 4: 189–204. Hirschfeld, Kiel.
37. Erikson J. (1900): Om *Sorbus scandica* (L.) Fr. × *aucuparia* L. – *Bot. Not.* 1900: 201–207.
38. Evans R. C. & Campbell C. S. (2002): The origin of the apple subfamily (Maloideae; Rosaceae) is clarified by DNA sequence data from duplicated GBSI genes. – *Am. J. Bot.* 89 (9): 1478–1484.
39. Evans R. C. & Dickinson T. A. (2005): Floral ontogeny and morphology in *Gillenia* (“Spiraeoideae”) and subfamily Maloideae C. Weber (Rosaceae). – *Int. J. Plant Sci.* 166: 427–447.
40. Faltermeier M., Meyer N., Gregor T., Paule J., Lepší M., Fussi B., Koutecky P., Schäfer H., Ewald J. (2016): Genetische und blattmorphologische Variabilität von *Sorbus ratisbonensis* – *Berichte der Bayerischen Botanischen Gesellschaft zur Erforschung der Flora* 86: 37–56.
41. Fay MF, Gernandt DS, Cowan RS, Kitchen MAR, Kitchen C, Rich TCG. (2002): Parentage of an unknown member of the *Sorbus latifolia* (Lam.) Pers. group. – *Watsonia* 24: 91–100.

42. Feulner M., Weig A., Liede-Schumann S., Meve U., Weig A. & Aas G. (2013): Genetic structure of three *Sorbus latifolia* (Lam.) Pers. taxa endemic to northern Bavaria. – *Plant Syst. Evol.* 299: 1065–1074.
43. Feulner M., Weig A., Paule J., Gregor T., Schott L. F. & Aas G. (2017): Genetic variability and morphology of tri- and tetraploid members of the *Sorbus aria* complex in northern Bavaria. – *Preslia* 89: 275–290.
44. Fredotović Ž., Šamanić I., Weiss-Schneeweiss H., Kamenjarin J., Jang TS. & Puizina J. (2014): Triparental origin of triploid onion, *Allium × cornutum* (Clementi ex Visiani, 1842), as evidenced by molecular, phylogenetic and cytogenetic analyses. – *BMC Plant Biol* 14: 1–12.
45. Gabrielian E. (1978): The genus *Sorbus* L. in Eastern Asia and Himalayas. – Armenian Academy of Sciences, Yerevan. 264 pp.
46. Gabrielian E. C. & Gabrielian P. I. (1972): Primenenyije matemaicsezkava metoda v szisztematike roda. – *Akad. Nauk. Arm. CCP. Biol. Zsurnal Arm.* (Jereván) 25(9): 23–31.
47. Grosics Ákos (2015): Magyarországi endemikus *Sorbus* taxonok pollenfertilitás vizsgálata – Diplomamunka, Budapesti Corvinus Egyetem, Budapest. (mscr.)
48. Hajrudinović A., Frajman B., Schönswetter P., Silajdžić E., Siljak-Yakovlev S. & Bogunić F. (2015a): Towards a better understanding of polyploid *Sorbus* (Rosaceae) from Bosnia and Herzegovina (Balkan Peninsula), including description of a novel, tetraploid apomictic species. – *Bot. J. Linn. Soc.* 178: 670–685.
49. Hajrudinović A., Siljak-Yakovlev S., Brown S. C., Pustahija F., Bourge M., Ballian D. & Bogunic F. (2015b): When sexual meets apomict: genome size, ploidy level and reproductive mode variation of *Sorbus aria* s.l. and *S. austriaca* (Rosaceae) in Bosnia and Herzegovina. – *Ann. Bot.* 116(2): 301–312.
50. Hamston T.J., Wilson RJ, de Vere N, Rich TC, Stevens JR, Cresswell JE. *et al.*, (2017): Breeding system and spatial isolation from congeners strongly constrain seed set in an insect-pollinated apomictic tree: *Sorbus subcuneata* (Rosaceae). – *Scientific Reports*, 7, p.45122.
51. Hedlund T. (1901): Monographie der Gattung *Sorbus*. – *K. Sven. vetensk. akad. handl.* 35 (1): 1–147.
52. Hodálová I. (2002): A new hybrid *Senecio × slovacus* from the *S. nemorensis* group (Compositae) in the West Carpathians. *Biologia (Bratislava)* 57: 75–82.
53. Hoebee SE, Menn C, Rotach P, Holderegger H, Finkeldey R (2006): Spatial genetic structure of *Sorbus torminalis*: the extent of clonal reproduction in natural stands of a rare tree species with scattered distribution. *Forest Ecology and Management*, 226, 1–8.

54. Holub J. (1997): Some considerations and thoughts on the pragmatic classification of apomictic *Rubus* taxa. – Osnabrück. Naturwiss. Mitt. 23: 147–155.
55. Houston L, Robertson A, Jones K, Smith SCC, Hiscock SJ, Rich TCG. (2009): An account of the Whitebeams (*Sorbus* L., Rosaceae) of Cheddar Gorge, England, with description of three new species. – *Watsonia* 27:283–300.
56. Hörandl E. (2010): The evolution of self-fertility in apomictic plants. *Sexual Plant Reproduction* 23: 73–86.
57. Iwata H., Kato T. & Ohno S. (2000): Triparental origin of Damask roses. – *Gene* 259: 53–59.
58. Jankun A. (1993): Evolutionary significance of apomixis in the genus *Sorbus* (Rosaceae). – *Fragmenta Floristica et Geobotanica* 38(2): 627–686.
59. Jankun A. (1994): Embryological studies in *Sorbus intermedia*. – *Pol. Bot. Stud.* 8: 69–74.
60. Jankun A. & Kovanda M. (1986): Apomixis in *Sorbus sudetica* (Embryological studies in *Sorbus* 1). – *Preslia* 58: 7–19.
61. Jankun A. & Kovanda M. (1987): Apomixis and origin of *Sorbus bohemica*. (Embryological studies in *Sorbus* 2). – *Preslia* 59: 97–116.
62. Jankun A. & Kovanda M. (1988): Apomixis at the diploid level in *Sorbus eximia* (Embryological studies in *Sorbus* 3). – *Preslia* 60: 193–213.
63. Jávorka S. (1915): Kisebb megjegyzések és újabb adatok III. – *Botanikai Közlemények* 14 (3–4): 98–109.
64. Jávorka S. (1927): A *Sorbus torminalis* (L.) CR. magyar keverékfajai – *Magyar Botanikai Lapok* 25: 83–90.
65. Jávorka S. és Csapody V. (1934): A Magyar Flóra Képekben. *Iconographia Florae Hungaricae*. - Kir. Magyar Természettud. Társ. - Stúdium, Bp. 576 pp. + XL színes tábla + 72 fénykép.
66. Jovanović, B. (1972): Rod *Sorbus* L. In: Josifović M (ed.), *Flora SR Srbije*, Vol. 4., pp. 150-161, Srpska Akademija Nauka i Umetnosti, Odeljenje Prirodno- matematičkih Nauka. Beograd.
67. Kaplan Z. & Fehrer J. (2007): Molecular evidence for a natural primary triple hybrid in plants revealed from direct sequencing. – *Annals of Botany (Oxford)* 99: 1213–1222.
68. Kárpáti Z. (1940): Die zwischen *Sorbus aria* (s. l.) und *Sorbus aucuparia* stehenden Arten und Bastarde des historischen Ungarns. – *Index Horti Botanici* 4: 78–91.

69. Kárpáti Z. (1949): Taxonomische Studien über die zwischen *Sorbus aria* und *Sorbus torminalis* stehenden Arten und Bastarde im Karpathenbecken – Hung. Acta Biol. 1 (3): 94–125.
70. Kárpáti Z. (1950): Vizsgálatok vadontermő növényi kereszteződésekben – Agrártud. Egyet. Kert. Szőlőgazd. Tud. Kar Évk. 1 (14): 106–121.
71. Kárpáti Z. (1953): A barkócafa – *Sorbus torminalis* alakváltozatossága. – Agrártud. Egyet. Kert. Szőlőgazd. Tud. Kar Évk. 2 (15): 11–46.
72. Kárpáti Z. (1960): Die *Sorbus*-Arten Ungarns und der angrenzenden Gebiete. – Feddes Repert. 62: 71–331.
73. Kárpáti Z. (1964): A fajkeletkezés geobotanikai vonatkozásai az európai berkenyénél – Kertészeti és Szőlészeti Főiskola Közleményei 2: 33–41.
74. Kárpáti Z. (1965): Adatok az Északi Kárpátok *Sorbus*-ainak ismeretéhez. – Botanikai Közlemények 52 (3): 135–140.
75. Kézdy P. (1994): A Vértes-hegység berkenyéi és erdőgazdasági jelentőségük. – Szakdolgozat, Erdészeti és Faipari Egyetem, Sopron. (mscr.)
76. Kézdy P. (1997): A hazai flóra endemikus *Sorbus* kistípusainak taxonómiai vonatkozásai. – Kitaibelia 2(2): 193–196.
77. Kitchener GD. (1997): A triple hybrid willowherb: *Epilobium ciliatum* × *E. hirsutum* × *E. parviflorum*. – *BSBI News* 75:66–67.
78. Komarov, V.L. (1939): *Sorbus* L. subgen. Eu-Sorbus Kom. In: Juzepczuk, S.V. (ed.), Flora of the USSR 9: 372–387. Academy of Sciences of the USSR, Moscow & Leningrad.
79. Kovanda M. (1961): Flower and Fruit morphology of *Sorbus* in Correlation to the Taxonomy of the Genus. – *Preslia* 33: 1–16.
80. Kováts D. (1998): Plant types of Sándor Jávorka in the Hungarian Natural History Museum in Budapest I. – *Ann. Hist.-nat. Mus. Nation. Hungar.* 90: 115–132.
81. Kučerová V. & Gömöry D. (2011): Reticulate phylogeny in the genus *Sorbus*: the case of *Sorbus haljamovae* Bernátová et Májovský. – *Folia Oecologica* 38(2): 169–175.
82. Kučerová V., Gömöry D., Ďurkovič J., Paule L. & Kardošová M. (2011): Allopolyploid hybridization in the genus *Sorbus*: pink-flowered hybrids in the National Nature Reserve Skalná Alpa. – *Acta Facultatis Forestalis Zvolen*, 53(1): 41–49.
83. Kurtto A., Sennikov A.N. & Lampinen R. (eds.) (2018): Atlas Florae Europaeae. Distribution of Vascular Plants in Europe. 17. Rosaceae (*Sorbus* s. lato). – The Committee for Mapping the Flora of Europe & Societas Biologica Fennica Vanamo. Helsinki. 132 pp.

84. Kutzelnigg H. (1995): *Sorbus* L. – In: Conert H. J., Hamann U., Schultze-Motel W. & Wagenitz G. (eds), Gustav Hegi, Illustrierte Flora von Mitteleuropa, Ed. 2, Vol. IV/2B: 328–385, Blackwell Wissenschafts-Verlag, Berlin & Wien.
85. Leinemann L, Kahlert K, Arenhövel W, Voth W, Hosius B (2010): Einblicke in genetische Variationsmuster bei der Gattung *Sorbus* in Thüringen. – Allg Forst- u Jagdzeitung 181:169–174.
86. Leinemann L., Hosius B., Kahlert K., Kuchma O., Czernikarz H., Arenhövel W. und K. Helmecke. (2013): Genmarkeranalysen zur Hybridbildung und natürlichen Vermehrung bei *Sorbus latifolia* agg. in Thüringen. – Allg. Forst- u. J.-Ztg., 184. Jg., 9/10 s. 204–213.
87. Leo J. (2015): Origins and genetic structure of *Sorbus intermedia* (Ehrh.) Pers. and *S. hybrida* L. (Rosaceae) in Fennoscandia. MSc thesis. – Lund University. <https://lup.lub.lu.se/student-papers/search/publication/5471105>
88. Lepší M., Vít P., Lepší P., Boublík K. & Suda J. (2008): *Sorbus milensis*, a new hybridogenous species from northwestern Bohemia. – Preslia 80: 229–244.
89. Lepší M., Vít P., Lepší P., Boublík K. & Kolář F. (2009): *Sorbus portae-bohemicae* and *Sorbus albensis*, two new endemic apomictic species recognized based on a revision of *Sorbus bohemica*. – Preslia 81: 63–89.
90. Lepší M., Lepší P. & Vít P. (2013): *Sorbus quernea*: taxonomic confusion caused by the naturalization of an alien species, *Sorbus mougeotii*. – Preslia 85: 159–178.
91. Lepší M. Lepší P., Koutecký P., Bílá J., & Vít P. (2015): Taxonomic revision of *Sorbus* subgenus *Aria* occurring in the Czech Republic. – Preslia 87: 109–162.
92. Lepší M. & Lepší P. (2016): *Sorbus*. In: Kaplan Z., Danihelka J., Lepší M., Lepší P., Ekrt L., Chrtek J. Jr., Kocián J., Pránčl J., Koblíková L., Hroneš M. & Šulc V. (2016): Distributions of vascular plants in the Czech Republic. Part 3. – Preslia 88: 459–544.
93. Lepší M., Koutecký P., Bílá J., Lepší P., Urfus T. & Rich T. C. G. (2016): Versatility of reproductive modes and ploidy level interactions in *Sorbus* (Malinae, Rosaceae): playful youth and serious adults. – Manuscript.
94. Li Q. Y., Guo W., Liao W. B., Macklin J. A. & Li J. H. (2012): Generic limits of Pyrinae: Insights from nuclear ribosomal DNA sequences. – Bot. Stud. 53(1): 151–164.
95. Liljefors A. (1934): Über normale und apospore Embryosackentwicklung in der Gattung *Sorbus*, nebst einigen Bemerkungen über die Chromosomenzahlen. — Svensk Botanisk Tidskrift 28: 290–299.

96. Liljefors A. (1953): Studies on Propagation, Embryology, and Pollination in *Sorbus*. – Acta Horti Bergiani 16: 277–329.
97. Liljefors A. (1955): Cytological studies in *Sorbus*. – Acta Horti Bergiani 17: 47–113.
98. Lipnerová, I., Bureš, P., Horová, L. & Šmarda, P. (2013) Evolution of genome size in *Carex* (Cyperaceae) in relation to chromosome number and genomic base composition. Annals of Botany 111: 79–94.
99. Ludwig S., Robertson A., Rich T. C. G., Djordjevic M., Cerovic R., Houston L., Harris S. A. & Hiscock S. J. (2013): Breeding systems, hybridisation and continuing evolution in Avon Gorge *Sorbus*. – Ann. Bot. 111: 563–575.
100. Maekawa M, Ha S, Kita F. (1991): Identification of reciprocal translocations observed in several *Melilotus* species (subgenus *Eumelilotus*) by interspecific triple crossings. – Euphytica 54:255–261.
101. Mason A. S., Takahira J., Atri C., Samans B., Hayward A., Cowling W. A., Batley J. & Nelson M. N. (2015): Microspore culture reveals complex meiotic behaviour in a trigenomic *Brassica* hybrid. – BMC Plant Biol. 15: 173.
102. Matzk F., Meister A. & Schubert I. (2000): An efficient screen for reproductive pathways using mature seeds of monocots and dicots. – Plant Journal 21: 97–108.
103. Májovský J. (1992): *Sorbus* L. emend. Crantz. — In: Bernátová, L. (ed.), Flóra Slovenska IV/3: 401–446. VEDA, Bratislava.
104. Májovský J. & Bernátová D. (2001): New hybridogenous subgenera of the genus *Sorbus* L. emend. Crantz. – Acta Horticulturae et Regiotecturae 4: 20–21.
105. McAllister H. A. (2005): The genus *Sorbus*: Mountain Ash and other Rowans. – The Royal Botanic Gardens, Kew. 252 pp.
106. McClure BA, Cruz-Garcia F, Romero C. (2011). Compatibility and incompatibility in S-RNase-based systems. Annals of Botany 108: 647–658.
107. McNeill J., Barrie F. R., Buck W. R., Demoulin V., Greuter W., Hawksworth D. L., Herendeen P. S., Knapp S., Marhold K., Prado J., Prud'homme van Reine W. F., Smith G. F., Wiersema J. H. & Turland N. J. (ed.) 2012: International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Melbourne Code) adopted by the Eighteenth International Botanical Congress, Melbourne, Australia, July 2011. – Koeltz Scientific Books, Königstein [Regnum Veg. 154].
108. Meikle R.D. & Robinson N.D. (2000): A new record for *Salix x angusensis* (Salicaceae) Rech. f. from Ainsdale Sand Dunes National Nature Reserve, S. Lancs. v.c. 59. Watsonia 23: 327–330.

109. Meyer N. (2016): *Sorbus*. – In: Müller F., Ritz Ch., Welk E., Wesche K. (eds), Rothmaler – Exkursionsflora von Deutschland: 113–130, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.
110. Meyer N., Meierott L. & Angerer O. (2005): Beiträge zur Gattung *Sorbus* in Bayern. – Ber. Bayer. Bot. Ges. 75/Suppl.: 5–216.
111. Nelson-Jones E. B., Briggs D. & Smith A. G. (2002): The origin of intermediate species of the genus *Sorbus*. – Theor. Appl. Genet. 105 (6–7): 953–963.
112. Németh Cs. (2009): XVIII. *Sorbus* L. – Berkenye. – In: Király G. (ed.), Új magyar fűvészkönyv. Magyarország hajtásos növényei. Határozókulcsok [New Hungarian herbal. The vascular plants of Hungary. Identification key]: 223–229, Aggteleki Nemzeti Park Igazgatóság, Jósvafő.
113. Németh Cs. (2010): Taxonomic revision, typification and validation of *Sorbus* (Rosaceae) taxa in the Herbarium Carpato-Pannonicum in Budapest I. – Acta Botanica Hungarica 52 (3-4): 377–397.
114. Nyman C. F. (1884): Conspectus florae Europaeae. Supplementum I. – Örebro Sueciae : Typis officinae Bohlinianae. 1046 pp. .
115. Oddou-Muratorio S., Aligon C., Decroocq S., Plomion C., Lamant T. & Mush-Demesure B. (2001): Microsatellite primers for *Sorbus torminalis* and related species. – Mol. Ecol. Notes 1: 297–299.
116. Otto F. (1990): DAPI staining of fixed cells for high-resolution flow cytometry of nuclear DNA. In: Crissman, H., Darzynkiewicz, A.Z. (eds.), Methods in Cell Biology, vol. 33. Academic Press, New York, pp. 105–110.
117. Pax F. (1908): Grundzüge der Pflanzenverbreitung in den Karpathen II. Leipzig. pp. 321.
118. Pellicer J., Clermont S., Houston L., Rich T. C. G. & Fay M. F. (2012): Cytotype diversity in the *Sorbus* complex (Rosaceae) in Britain: sorting out the puzzle. – Ann. Bot. 110: 1185–1193.
119. Phipps J. B., Robertson K. R., Rohrer J. R. & Smith P. G. (1991): Origins and evolution of subfamily Maloideae (Rosaceae). – Syst. Bot. 16: 303–332.
120. Piñeiro R., Karrman-Bailey F., Cowan R. S. and Fay M. F. (2017): Isolation and Characterization of Microsatellite Loci in *Sorbus porrigentiformis* and Cross-Amplification in *Sorbus aria* and *S. rupicola* (Rosaceae) - Applications in Plant Sciences 2017 5(2): 1600150
121. Popov K. P. (1959a): A new species of whitebeams from the Crimea. – Bot. Mater. Gerb. Bot. Inst. Komarova Akad. Nauk SSSR 19: 188–196.
122. Popov K. P. (1959b): Some results of critical studies in the Crimean rowans and whitebeams. – Izvestiya Krymskogo Pedagogicheskogo Instituta 34: 65–76.

123. Potter D., Eriksson T., Evans R. C., Oh S., Smedmark J. E. E., Morgan D. R. & Kerr M. (2007): Phylogeny and classification of Rosaceae. – *Plant Syst. and Evol.* 266: 5–43.
124. Proctor M. C. F., Proctor M. E. & Groenhof A. C. (1989): Evidence from peroxidase polymorphism on the taxonomy and reproduction of some *Sorbus* populations in southwest England. – *New Phytol.* 112: 569–575.
125. Proctor M. C. F. & Groenhof A. C. (1992): Peroxidase isoenzyme and morphological variation in *Sorbus* L. in South Wales and adjacent areas, with particular reference to *S. porrigentiformis* E. F. Warb. – *Watsonia* 19: 21–37.
126. Raspé O., Jacquemart A.-L. & De Sloover J.R. (1998): Isozymes in *Sorbus aucuparia* (Rosaceae: Maloideae): genetic analysis and evolutionary significance of zymograms. – *International Journal of Plant Sciences* 159: 627–636.
127. Rich T. C. G. (2008): *Sorbus* × *liljeforsii*, a name for the *Sorbus aucuparia* × *intermedia* hybrid (Rosaceae). – *Nordic Journal of Botany* 25: 339–341.
128. Rich T. C. G. (2009): Pollen stainability in British *Sorbus* L. (Rosaceae). – *Plant Ecol. Divers.* 2/1: 85–88.
129. Rich T. C. G., Houston L., Robertson A. & Proctor M. C. F. (2010): Whitebeams, rowans and service trees of Britain and Ireland. A monograph of British and Irish *Sorbus* L. – BSBI Handbook No. 14. Botanical Society of the British Isles, London. 223 pp.
130. Rich T. C. G., Green D., Houston L., Lepšić M., Ludwig S., Pellicer J. (2014): British *Sorbus* (Rosaceae): six new species, two hybrids and a new subgenus—*New Journal of Botany* 4: 2-12.
131. Robertson K.R., Phipps J.B., Rohrer J.R. (1991): A synopsis of genera in Maloideae (Rosaceae) – *Systematic Botany* 16: 376-394.
132. Robertson A., Newton A. C. & Ennos R. A. (2004a): Multiple hybrid origins, genetic diversity and population genetic structure of two endemic *Sorbus* taxa on the Isle of Arran, Scotland. – *Molec. Ecol.* 13: 123–143.
133. Robertson A., Newton A. C. & Ennos R. A. (2004b): Breeding systems and continuing evolution in the endemic *Sorbus* taxa on Arran. – *Heredity* 93: 487–495.
134. Robertson A., Rich T. C. G., Allen A. M., Houston L., Roberts C., Bridle J. R., Harris S. A. & Hiscock S. J. (2010): Hybridization and polyploidy as drivers of continuing evolution and speciation in *Sorbus* L. (Rosaceae). – *Molec. Ecol.* 19: 1675–1690.
135. Schmidt G. & Tóth I. (szerk) (2005): *Kertészeti dendrológia*. – Mezőgazda kiadó. Budapest. 404 pp.

136. Schneider C.K. (1906) *Illustriertes Handbuch der Laubholzkunde*. Gustav Fischer, Jena, 810 pp.
137. Schönswetter P., Suda J., Popp M., Weiss-Schneeweiss H. & Brochmann C. (2007): Circumpolar phylogeography of *Juncus biglumis* (Juncaceae) inferred from AFLP fingerprints, cpDNA sequences, nuclear DNA content and chromosome numbers. – *Molecular Phylogenetics and Evolution* 42: 92–103.
138. Sennikov, A. N. (2018) *Scandosorbus* (Rosaceae), a new generic name for *Sorbus intermedia* and its hybrid. *Annales Botanici Fennici* 55(4), 321–323. <https://doi.org/10.5735/085.055.0413>
139. Sennikov A. N. & Phipps J. B. (2013): Atlas Florae Europaeae notes, 19–22. Nomenclatural changes and taxonomic adjustments in some native and introduced species of Malinae (Rosaceae) in Europe. — *Willdenowia* 43: 33–44.
140. Sennikov A.N., Hjertson M. & Salvesen P.H. (2016): Taxonomy of the *Sorbus arranensis* group (Rosaceae) in Norway, a hybrid aggregate between *Sorbus aria* s. lato and *Sorbus aucuparia*. – *Annales Botanici Fennici* 53: 1–13.
141. Sennikov A.N. & Kurtto, A. (2017): A phylogenetic checklist of *Sorbus* s.l. (Rosaceae) in Europe. – *Memoranda Soc. Fauna Flora Fennica* 93: 1–78.
142. Simonkai L. (1878): Adatok Kolozsvár és Torda vidékének flórájához. – *Magyar Növénytani Lapok* 2(21): 145–153.
143. Simonkai L. (1886): Erdély edényes flórájának helyesbitett foglalata. *Enumeratio florae Transsilvanicae vesiculosae critica*. Királyi Magyar Természettudományi Társulat, Budapest, 678 pp.
144. Somlyay L. & Sennikov A. N. (2016): Atlas Florae Europaeae notes 30. Resurrection and typification of the name *Sorbus semipinnata* Borbás (Rosaceae). – *Phytotaxa* 266(1): 45–47.
145. Šarhanová P., Vašut R. J., Dančák M., Bureš P. and Trávníček B. (2012): New insights into the variability of reproduction modes in European populations of *Rubus* subgen. *Rubus*: how sexual are polyploid brambles? – *Sexual Plant Reproduction* 25: 319–335.
146. Stace C. A. (2010): *New Flora of the British Isles*, third edition. 1232 pp. Cambridge University Press, New York
147. Takhtajan L. (1986): *The Floristic Regions of the World*. – Berkeley, UC Press.

148. Talent N. & Dickinson T. A. (2007): Endosperm formation in aposporous *Crataegus* (Rosaceae, Spiraeoideae, tribe Pyreae): parallels to Ranunculaceae and Poaceae. – *New Phytologist* 173: 231–249.
149. Uhrinová V., Zozomová-Lihová J., Bernátová D., Paule J., Paule, L. & Gömöry D. (2017): Origin and genetic differentiation of pink-flowered *Sorbus* hybrids in the Western Carpathians. – *Annals of Botany* 120(2): 271–284.
150. Vít P., Lepší M. & Lepší P. (2012): There is no diploid apomict among Czech *Sorbus* species: a biosystematic revision of *Sorbus eximia*, and the discovery of *Sorbus barrandienica*. – *Preslia* 84: 71–96.
151. Zaikonnikova T. I. (1985): Renaming the Crimean species *Sorbus pseudolatifolia* K. Pop. (Rosaceae). – *Novosti Sist. Vyssh. Rast.* 22: 136–138.
152. Zaikonnikova T. I. (2001): *Sorbus* L. – pp. 535–543 in: Tzvelev N. N. (ed.), *Flora of East Europe* 10. – St Petersburg: World & Family Publishers & St Petersburg State Chemical-Pharmaceutical Academy.
153. Zaikonnikova T. I. & Kipiani V. V. (1980): Chromosome counts in some species of *Sorbus* (Rosaceae) in the flora of the USSR. – *Bot. Žurn.* 65(9): 1326–1330.
154. Zhang P., Li W., Friebe B. & Gill B. S. (2004): Simultaneous painting of three genomes in hexaploid wheat by BAC-FISH. – *Genome* 47: 979–987.
155. Zieliński J. & Vladimirov V. (2013): *Sorbus ×latifolia* s.l. (Rosaceae) in the Balkan Peninsula and SW Asia. – *Phytol. Balcan.*, 19(1): 39-46.
156. Zozomová-Lihová J., Krak K., Mandáková T., Shimizu K. K., Spaniel S., Vít P. & Lysak M. A. (2014): Multiple hybridization events in *Cardamine* (Brassicaceae) during the last 150 years: revisiting a textbook example of neoallopolyploidy. – *Annals of Botany* 113(5): 817–830.
157. Xu Q., Wen X. & Deng X. (2004): A Simple Protocol for Isolating Genomic DNA from Chestnut Rose (*Rosa roxburghii* Tratt) for RFLP and PCR Analyses –*Plant Molecular Biology Reporter* 22: 301.
158. Warburg E. F. & Kárpáti Z. E. (1968): *Sorbus*. – In: Tutin T. G. *et al.* (eds), *Flora Europaea* 2: 67–71, Cambridge University Press, Cambridge.
159. Wágner J. (1901): Vadon termő berkenyéink II. – *A Kert* 7 (13): 404–406.
160. Weber H. E. (1999): The present state of taxonomy and mapping of blackberries (*Rubus*) in Europe. – *Acta Bot. Fenn.* 162: 161–168.

161. Weber H. E. (2002): Entwicklung und Stand der *Rubus*-Forschung in Europa. – Ber. Bayer. Bot. Ges. 72: 177–185.
162. Wilmott A. J. (1934): Some interesting British Sorbi. – Proceedings of the Linnean Society of London 146: 73–79.

10. FÜGGELÉK

F1. táblázat: A vizsgált *Sorbus* taxonok mintáinak részletes gyűjtési adatai és az egyes mintákra alkalmazott vizsgálati módszerek.

Taxon	Gyűjtési sorszám	Ország	Régió	Lelőhely	Koordináta	Gyűjtők	Gyűjtési dátum	Módszer
Subgenus <i>Torminaria</i>								
<i>Sorbus torminalis</i>	715	Magyarország	Súri-Bakonyalja	Nagybéri-erdő	47°27'16.6", 18°02'11.9", 220 m	Cs. Németh	10.07.2003	HPLC
<i>Sorbus torminalis</i>	5057	Magyarország	Balaton-felvidék	Király-kúti-völgy	47.01249°, 17.93376°, 271 m	Cs. Németh	22.09.2013	HPLC, DNS
<i>Sorbus torminalis</i>	7166	Románia	Torockói-hegység	Tordai-hasadék	46°33'42,0", 23°40'52,2", 692 m	Cs. Németh, A. Kovács	17.07.2015	HPLC
Subgenus <i>Chamaespilus</i>								
<i>Sorbus chamaespilus</i>	6905	Ausztria	Dachstein	Hoher Krippenstein	47°31'34,1", 13°42'26,1", 1776 m	Cs. Németh, P. Erzberger, A. Rigó, A. Kovács	25.06.2015	HPLC
<i>Sorbus chamaespilus</i>	6912	Ausztria	Dachstein	Hoher Krippenstein	47°31'34,1", 13°42'26,1", 1776 m	Cs. Németh, P. Erzberger, A. Rigó, A. Kovács	25.06.2015	HPLC, DNS

<i>Sorbus chamaemespilus</i>	SHLP2880	Szlovénia	Juliai-Alpok	Triglav NP	46°18'59", 13°48'36", 1640 m	P. Lepší	29.07.2011	HPLC
Subgenus								
<i>Sorbus</i>								
<i>Sorbus aucuparia</i>	7168	Románia	Torockói-hegység	Tordai-hasadék	46°33'42,0", 23°40'52,2", 692 m	Cs. Németh, A. Kovács	17.07.2015	HPLC
<i>Sorbus aucuparia</i>	6823	Ausztria	Totes-hegység	Zimitz-völgy	47°38'48.2", 13°53'20.5", 880 m	Cs. Németh, P. Erzberger, A. Rigó, A. Kovács	24.06.2015	HPLC
<i>Sorbus aucuparia</i>	7103	Magyarország	Bükk	Nagy-Kopasz	48°3,4582', 20°025,356', 861 m	G. Mészáros, N. Békefi	10.07.2015	HPLC
<i>Sorbus aucuparia</i>	7205/1	Magyarország	Bükk	Garadna-völgy	48°06'24.9", 20°31'06.2", 600 m	Cs. Németh, P. Erzberger	05.08.2015	DNS
Subgenus								
<i>Aria</i>								
<i>Sorbus aria</i> s.str.	6155	Albánia	Cajup-hegység		40°12'39,9", 20°09'43,7", 1503 m	Cs. Németh, Z. Barina, D. Pifkó	15.08.2014	HPLC
<i>Sorbus aria</i> s.str.	6820	Ausztria	Totes-hegység	Zimitz-völgy	47°38'48.2", 13°53'20.5", 880 m	Cs. Németh, P. Erzberger, A. Rigó, A. Kovács	24.06.2015	HPLC, DNS

<i>Sorbus aria</i> s.str.	6739	Magyarország	Bakony	Csákány- völgy környéke	47°13'58,7", 18°02'43,9", 530 m	Cs. Németh	19.06.2015	HPLC
<i>Sorbus danubialis</i>	5948	Magyarország	Balaton- felvidék	Malom- völgy	47°01'03,9", 17°56'06,8", 281 m	Cs. Németh	26.07.2014	HPLC, DNS
<i>Sorbus danubialis</i>	7251 (KB1)	Csehország	Knobložka		50° 33' 03,9", 14° 05' 28,0", 327 m	G. Mészáros	22.08.2015	HPLC
<i>Sorbus danubialis</i>	198	Magyarország	Gerecse	Lóingató- hegy	47°31'08.8", 18°33'26.8", 246 m	Cs. Németh	22.08.2004	HPLC
<i>Sorbus danubialis</i>	3742/2 (3745/1)	Magyarország	Balaton- felvidék	Király-kúti- völgy	47.01244°, 17.93541°, 248 m	Cs. Németh	24.07.2011	HPLC, DNS
<i>Sorbus domugledica</i>	931	Románia	Mehádiai- hegység	Domugled	44.88159°, 22.42855°, 732 m	Cs. Németh, D. Pifkó, B. Pintér	28.07.2007	HPLC, DNS
<i>Sorbus domugledica</i>	7134	Románia	Mehádiai- hegység	Domugled	44°52'53.2", 22°25'43.1", 725 m	Cs. Németh, M. Höhn, A. Kovács	15.07.2015	HPLC
<i>Sorbus graeca</i>	5061	Magyarország	Balaton- felvidék	Király-kúti- völgy	47.01244°, 17.93541°, 248 m	Cs. Németh	22.09.2013	HPLC, DNS

<i>Sorbus graeca</i>	5780	Magyarország	Gerecse	Lóingató-hegy	47°30'21,8", 18°33'44,8", 221 m	Cs. Németh	09.07.2014	HPLC
<i>Sorbus graeca</i>	3930	Magyarország	Bakony	Malom-hegy	47.11080°, 17.81656°, 293 m	Cs. Németh	21.08.2011	HPLC, DNS
<i>Sorbus pannonica</i>	5746	Magyarország	Vértes	Öregsomos-völgy	47°21'10,8", 18°18'26,7", 309 m	Cs. Németh	06.07.2014	HPLC
<i>Sorbus pannonica</i>	5969	Magyarország	Bakony	Malom-völgy	47°12'37,4", 17°56'32,9", 379 m	Cs. Németh	26.07.2014	HPLC, DNS
<i>Sorbus pannonica</i>	000/1	Magyarország	Vértes	Német-völgy	47°26'58.2", 18°23'40.0", 370 m	Cs. Németh	12.06.2004	HPLC, DNS
<i>Sorbus ulmifolia</i>	4403	Magyarország	Vértes	Boglári-oldal	47.45391°, 18.44968°, 340 m	Cs. Németh	08.06.2012	HPLC
<i>Sorbus ulmifolia</i>	4371	Magyarország	Vértes	Tábor-hegy	47.44869°, 18.44225°, 362 m	Cs. Németh	08.06.2012	HPLC
<i>Sorbus ulmifolia</i>	6191	Magyarország	Vértes	Boglári-hegy	47°27'42,3", 18°26'42,1", 319 m	Cs. Németh	25.08.2014	HPLC, DNS
<i>Sorbus ulmifolia</i>	6193	Magyarország	Vértes	Boglári-hegy	47°27'42,3", 18°26'42,1", 319 m	Cs. Németh	25.08.2014	DNS

<i>Sorbus umbellata</i> subsp. <i>banatica</i>	8265	Románia	Cserna- hegység	Cserna- völgy	44°53'56.0", 22°25'22.5", 520 m	Cs. Németh, L. M. Tálas	24.08.2016	HPLC, DNS
<i>Sorbus umbellata</i> agg.	938	Románia	Mehádiai- hegység	Domogled	44.87325°, 22.44174°, 1059 m	Cs. Németh, D. Pifkó, B. Pintér	28.07.2007	HPLC
<i>Sorbus umbellata</i> agg.	923/2	Románia	Cserna- hegység	Cserna- völgy	44.90344°, 22.42658°, 418 m	Cs. Németh, D. Pifkó, B. Pintér	27.07.2007	HPLC
<i>Sorbus umbellata</i> agg.	928	Románia	Mehádiai- hegység	Domugled	44.88332°, 22.42742°, 487 m	Cs. Németh, D. Pifkó, B. Pintér	28.07.2007	HPLC
<i>Sorbus umbellata</i> agg.	10069/1	Albánia		Rungajë- hegy	40,50914°, 20,55062°, 1779 m	Cs. Németh, Z. Barina, D. Pifkó, G. Király	20.07.2006	HPLC
<i>Sorbus umbellata</i> agg.	6138 (20138)	Albánia	Thate-hegység		40,75762°, 20,86382°, 1563 m	Cs. Németh, Z. Barina, D. Pifkó	25.05.2007	HPLC
<i>Sorbus umbellata</i> agg.	14411	Albánia	Melesin- hegység		40,152667°, 20,585481°, 1180 m	Cs. Németh, Z. Barina, A. Schmotzer	13.08.2008	HPLC
<i>Sorbus umbellata</i> agg.	14416/1	Albánia	Melesin- hegység		40,156701°, 20,579085°, 1360 m	Cs. Németh, Z. Barina, A. Schmotzer	13.08.2008	HPLC

<i>Sorbus umbellata</i> agg.	18102	Albánia	Morava- hegység (Mali i Moravës)	Kisha Shen Ilia	40,60945°, 20,81329°, 1334 m			HPLC
<i>Sorbus umbellata</i> agg.	6164	Albánia	Cajup-hegység		40°12'42,2", 20°09'39,1", 1495 m	Cs. Németh, Z. Barina, D. Pifkó	15.08.2014	HPLC
<i>Sorbus umbellata</i> agg.	6163	Albánia	Cajup-hegység		40°12'42,2", 20°09'39,1", 1495 m	Cs. Németh, Z. Barina, D. Pifkó	15.08.2014	HPLC
<i>Sorbus umbellata</i> agg.	181	Albánia	Kulmakes- hegység		40°35'52,4", 20°12'59,9", 1542 m	Cs. Németh, Z. Barina, D. Pifkó, Z. Fehér	09.08.2004	HPLC
<i>Sorbus umbellata</i> agg.	6100	Macedónia	Bistra-hegység		41°36'43,8", 20°44'42,2", 1737 m	Cs. Németh, Z. Barina, D. Pifkó	11.08.2014	HPLC
<i>Sorbus vajdae</i>	8183	Magyarország	Zempléni- hegység	Füzér, Vár- hegy	48°32'32,0", 21°27'32,0", 526 m	Cs. Németh	01.08.2016	HPLC, DNS
<i>Sorbus vajdae</i>	8184	Magyarország	Zempléni- hegység	Füzér, Vár- hegy	48°32'32,0", 21°27'32,0", 526 m	Cs. Németh	01.08.2016	HPLC, DNS
<i>Sorbus vajdae</i>	8187	Magyarország	Zempléni- hegység	Kerékgyártó bükk	48°33'38,3", 21°26'47,7", 665 m	Cs. Németh	01.08.2016	HPLC

Nothosubgenus								
<i>Chamaespilaria</i>								
<i>Sorbus × ambigua</i>	6951	Ausztria	Totes-hegység	Losser	47.653403°, 13.772071°, 1339 m	Cs. Németh, P. Erzberger, A. Rigó, A. Kovács	26.06.2015	HPLC, DNS
<i>Sorbus × ambigua</i>	6952	Ausztria	Totes-hegység	Losser	47.653403°, 13.772071°, 1339 m	Cs. Németh, P. Erzberger, A. Rigó, A. Kovács	26.06.2015	HPLC, DNS
<i>Sorbus × ambigua</i>	SHLP2870	Szlovénia	Juliai-Alpok	Triglav NP	46°22'14", 13°53'19", 1600 m	P. Lepší	26.07.2011	HPLC
Nothosubgenus								
<i>Soraria</i>								
<i>Sorbus arranensis</i>	201507313 (B)	Nagy-Britannia	Arran szigete	Belmore Botanikus Kert	56°01'34.8"N 4°59'28.0"W, 30 m	L. M. Tálás	31.07.2015	HPLC, DNS
<i>Sorbus austriaca</i>	6121	Macedónia	Bistra-hegység		41°39'02,9", 20°42'50,9", 1681 m	Cs. Németh, Z. Barina, D. Pifkó	11.08.2014	HPLC, DNS
<i>Sorbus austriaca</i>	7143	Románia	Mehádiai-hegység	Domogled	44°52'44,2", 22°25'59,0", 959 m	Cs. Németh, M. Höhn, A. Kovács	16.07.2015	HPLC

<i>Sorbus austriaca</i>	17693	Macedónia	Bistra-hegység		41°35'36,9", 20°39'57,9", 1433 m	Z. Barina, D. Pifkó	1.07.2010	HPLC, DNS
<i>Sorbus borbasii</i>	934	Románia	Mehádiai-hegység	Domogled	44.87921°, 22.43283°, 936 m	Cs. Németh, D. Pifkó, B. Pintér	28.07.2007	HPLC
<i>Sorbus borbasii</i>	7115	Románia	Cserna-hegység	Cserna-völgy	44°54'17.7", 22°25'19.9", 514 m	Cs. Németh, M. Höhn, A. Kovács	15.07.2015	HPLC, DNS
<i>Sorbus borbasii</i>	7140	Románia	Mehádiai-hegység	Domogled	44°52'48.0", 22°25'55.0", 880 m	Cs. Németh, M. Höhn, A. Kovács	16.07.2015	HPLC, DNS
<i>Sorbus hazslinszkyana</i>	7241	Szlovákia	Szlovák-karszt	Szádelő-völgy	(Nursery Alsótekeres, collected by E. Barabits)	Cs. Németh	31.08.2015	HPLC, DNS
<i>Sorbus hazslinszkyana</i>	256	Szlovákia	Szlovák-karszt	Szádelő-völgy	48°37'33.0", 20°50'06.9", 570 m	Cs. Németh	12.09.2004	HPLC, DNS
<i>Sorbus hazslinszkyana</i>	12854/1 (12851)	Szlovákia	Szlovák-karszt	Barka-fennsík, Malom-hegy	48.637540°, 20.770020°, 780 m	Cs. Németh, Z. Barina	26.08.2007	HPLC
<i>Sorbus hohenesteri</i>	7255	Németország	Frankenalb	Katzenköpfe	49,714106186°, 11,1853334514°	N. Meyer	9.08.2015	HPLC, DNS

<i>Sorbus macedonica</i> nom. prov.	6116	Macedónia	Bistra-hegység		41°38'50,9", 20°42'39,6", 1695 m	Cs. Németh, Z. Barina, D. Pifkó	11.08.2014	HPLC, DNS
<i>Sorbus macedonica</i> nom. prov.	6118	Macedónia	Bistra-hegység		41°38'53,1", 20°42'44,5", 1686 m	Cs. Németh, Z. Barina, D. Pifkó	11.08.2014	HPLC, DNS
<i>Sorbus macedonica</i> nom. prov.	6120	Macedónia	Bistra-hegység		41°38'53,1", 20°42'44,5", 1686 m	Cs. Németh, Z. Barina, D. Pifkó	11.08.2014	HPLC
<i>Sorbus mougeotii</i>	8178	Csehország	Prága	Jabloňka	50° 07' 06,2", 14° 26' 06,7", 231 m	G. Mészáros	28.07.2016	HPLC, DNS
<i>Sorbus mougeotii</i>	S1001	Svájc	Jura-hegység	Hasenmatt	47°14'37,1", 07°28'02,6", 1369 m	G. Mészáros	10.06.2012.	HPLC, DNS
<i>Sorbus pseudofennica</i>	201507316 (A)	Nagy-Britannia	Arran szigete	Belmore Botanikus Kert	56°01'34.8"N 4°59'28.0"W, 30 m	L. M. Tálás	31.07.2015	HPLC, DNS
<i>Sorbus pseudothuringiaca</i>	7254	Németország	Frankenalb	Stöppach- Hohenstein	49,574430318°, 11,434230748°	N. Meyer	09.08.2015	HPLC, DNS

<i>Sorbus pulchra</i>	7266	Németország	Frankenalb	Bärenstein	49,763273993°, 11,330699056°	N. Meyer	09.08.2015	HPLC, DNS
<i>Sorbus × thuringiaca</i>	7194	Magyarország		Budai Arborétum	47°28'49.6", 19°02'16.7", 120 m	Cs. Németh	28.07.2015	HPLC, DNS
<i>Sorbus × thuringiaca</i>	7195	Magyarország		Budai Arborétum	47°28'49.6", 19°02'16.7", 120 m	Cs. Németh	28.07.2015	HPLC, DNS
<i>Sorbus × thuringiaca</i>	12858	Szlovákia	Szlovák karszt	Barka- fennsík, Malom-hegy	48.637800°, 20.769690°, 767 m	Cs. Németh, Z. Barina	26.08.2007	HPLC
<i>Sorbus dacica</i> KL morfotípus	8274	Románia	Torockói- hegység	Székelykő	46°26'59,3", 23°35'19,5", 1019 m	Cs. Németh, L. M. Tálás	25.08.2016	FCM
<i>Sorbus dacica</i> KL morfotípus	8275	Románia	Torockói- hegység	Székelykő	46°26'59,3", 23°35'19,5", 1019 m	Cs. Németh, L. M. Tálás	25.08.2016	HPLC, DNS, FCM, MOR
<i>Sorbus dacica</i> KL morfotípus	8276	Románia	Torockói- hegység	Székelykő	46°27'00,4", 23°35'19,5", 1026 m	Cs. Németh, L. M. Tálás	25.08.2016	FCM, MOR
<i>Sorbus dacica</i> KL morfotípus	8277	Románia	Torockói- hegység	Székelykő	46°27'00,4", 23°30'29,7", 1211 m	Cs. Németh, L. M. Tálás	25.08.2016	FCM, MOR

<i>Sorbus dacica</i> KL morfotípus	8279	Románia	Torockói- hegység	Vidalykő és Tilalmas között	46°27'06,2", 23°31'55,9", 951 m	Cs. Németh, L. M. Tálas	26.08.2016	HPLC, FCM, MOR
<i>Sorbus dacica</i> KL morfotípus	8280	Románia	Torockói- hegység	Vidalykő	46°27'21,6", 23°31'55,9", 951 m	Cs. Németh, L. M. Tálas	26.08.2016	HPLC, FCM
<i>Sorbus dacica</i> KL morfotípus	8287	Románia	Torockói- hegység	Ordaskő	46°26'25,6", 23°31'25,8", 907 m	Cs. Németh, L. M. Tálas	26.08.2016	HPLC, FCM, MOR
<i>Sorbus dacica</i> KL morfotípus	8288	Románia	Torockói- hegység	Ordaskő	46°26'29,4", 23°31'29,0", 964 m	Cs. Németh, L. M. Tálas	26.08.2016	FCM
<i>Sorbus dacica</i> KL morfotípus	8292	Románia	Torockói- hegység	Ordaskő	46°26'38,9", 23°31'32,1", 1109 m	Cs. Németh, L. M. Tálas	26.08.2016	MOR
<i>Sorbus dacica</i> KL morfotípus	8295	Románia	Torockói- hegység	Ordaskő	46°26'38,9", 23°31'32,1", 1109 m	Cs. Németh, L. M. Tálas	26.08.2016	MOR
<i>Sorbus dacica</i> KL morfotípus	8298	Románia	Torockói- hegység	Csáklyakő	46°15'56,5", 23°29'23,0", 1115 m	Cs. Németh, L. M. Tálas	27.08.2016	FCM, MOR
<i>Sorbus dacica</i> KL morfotípus	8299	Románia	Torockói- hegység	Csáklyakő	46°15'56,5", 23°29'23,0", 1115 m	Cs. Németh, L. M. Tálas	27.08.2016	FCM, MOR

<i>Sorbus dacica</i> KL morfortípus	8300	Románia	Torockói- hegység	Csáklyakő	46°15'56,5", 23°29'23,0", 1115 m	Cs. Németh, L. M. Tálás	27.08.2016	FCM, MOR
<i>Sorbus dacica</i> KL morfortípus	8698	Románia	Torockói- hegység	Székelykő		L. M. Tálás	25.05.2017	MOR
<i>Sorbus dacica</i> KL morfortípus	9336	Románia	Torockói- hegység	Székelykő		L. M. Tálás	11.08.2015	MOR
<i>Sorbus tuzsoniana</i>	255/1	Szlovákia	Szlovák-karszt	Szádelő- völgy	48°37'32.3", 20°50'06.3", 561 m	Cs. Németh	12.09.2004	HPLC
<i>Sorbus tuzsoniana</i>	259 (11971)	Szlovákia	Szlovák-karszt	Szádelő- völgy	48°37'37.8", 20°50'01.0", 561 m	Cs. Németh	12.09.2004	HPLC, DNS
<i>Sorbus tuzsoniana</i>	7240	Szlovákia	Szlovák-karszt	Szádelő- völgy	(Nursery Alsótekeres, collected by E. Barabits)	Cs. Németh	31.08.2015	HPLC, DNS
Nothosubgenus								
<i>Tormaria</i>								
<i>Sorbus badensis</i>	MTB 6024/2	Németország	Ostsaum "Breitholz" n Karlstadt			L. Meierott	29.08.2009	HPLC, DNS
<i>Sorbus badensis</i>	MTB 6125/1	Németország	nw Veitshöchheim	Westrand "Edelmannswald"		L. Meierott	29.08.2009	HPLC, DNS
<i>Sorbus bakonyensis</i>	2848/1	Magyarország	Balaton- felvidék	Badacsony	46.80622°, 17.49495°, 370 m	Cs. Németh	15.05.2009	HPLC

<i>Sorbus bakonyensis</i>	2852/8	Magyarország	Balaton-felvidék	Szent György-hegy	46.84655°, 17.44926°, 330 m	Cs. Németh	16.05.2009	HPLC, DNS
<i>Sorbus bakonyensis</i>	5591	Magyarország	Bakony	Uzsa	46°55'28.3", 17°20'36.4", 193 m	Cs. Németh, P. Erzberger	07.06.2014	HPLC
<i>Sorbus bakonyensis</i>	Bad_3	Magyarország	Balaton-felvidék	Badacsony	46.80622°, 17.49495°, 370 m	A. Kovács, A. Rigó	21.08.2015	DNS
<i>Sorbus balatonica</i>	2897/1	Magyarország	Keszthelyi-hegység	Púpos-hegy	46.86843°, 17.22414°, 351 m	Cs. Németh	13.06.2009	HPLC
<i>Sorbus balatonica</i>	3281/1	Magyarország	Bakony	Fehér-kövek	46.99123°, 17.29244°, 350 m	Cs. Németh	03.07.2010	HPLC, DNS
<i>Sorbus balatonica</i>	5087	Magyarország	Keszthelyi-hegység	Púpos-hegy	46.86857°, 17.22396°, 344 m	Cs. Németh, P. Erzberger	08.10.2013	DNS
<i>Sorbus bohemica</i>	B/65310	Csehország	Porta bohemica	Prackovica nad Labem	50°32'50,131", 14°2'13,387", 250 m	M. Lepší	11.05.2007	HPLC, DNS
<i>Sorbus bohemica</i>	7250 (PS1)	Csehország	Plešivec		50° 33' 53,4", 14° 05' 21,2", 509 m	G. Mészáros	22.08.2015	HPLC, DNS
<i>Sorbus gayeriana</i>	3361	Magyarország	Bakony	Uzsa	46.90324°, 17.37184°, 190 m	Cs. Németh	24.07.2010	HPLC

<i>Sorbus gayeriana</i>	3896	Magyarország	Keszthelyi-hegység	Babarcs-hegy	46.84208°, 17.32241°, 396 m	Cs. Németh	21.08.2011	HPLC, DNS
<i>Sorbus gayeriana</i>	2538/3	Magyarország	Keszthelyi-hegység	Bise-kő	46.78408°, 17.34712°, 243 m	Cs. Németh	22.06.2008	HPLC
<i>Sorbus gayeriana</i>	Uzsa_1	Magyarország	Bakony	Uzsa	46.90324°, 17.37184°, 190 m	A. Kovács, A. Rigó	20.08.2015	DNS
<i>Sorbus pelsoensis</i>	3724/3	Magyarország	Balaton-felvidék	Malom-völgy	47.01796°, 17.93765°, 244 m	Cs. Németh	24.07.2011	HPLC
<i>Sorbus pelsoensis</i>	5045	Magyarország	Balaton-felvidék	Malom-völgy	47.01786°, 17.93546°, 262 m	Cs. Németh	22.09.2013	HPLC
<i>Sorbus pelsoensis</i>	5059	Magyarország	Balaton-felvidék	Király-kúti-völgy	47.011252°, 17.93476°, 256 m	Cs. Németh	22.09.2013	HPLC, DNS
<i>Sorbus pelsoensis</i>	3726/1	Magyarország	Balaton-felvidék	Malom-völgy	47.01800°, 17.93711°, 259 m	Cs. Németh	24.07.2011	DNS
<i>Sorbus pseudolatifolia</i>	2482/1	Magyarország	Vértes	Német-völgy	47.45024°, 18.39621°, 397 m	Cs. Németh	14.06.2008	HPLC
<i>Sorbus pseudolatifolia</i>	2889	Magyarország	Vértes	Szedres-völgy	47.37931°, 18.32738°, 361 m	Cs. Németh	06.06.2009	HPLC

<i>Sorbus pseudolatifolia</i>	5931	Magyarország	Vértes	Kotló-hegy	47°25'31,3", 18°25'56,0", 364 m	Cs. Németh	20.07.2014	HPLC, DNS
<i>Sorbus pseudolatifolia</i>	5874	Magyarország	Vértes	Cseresnyés- völgy	47.38233°, 18.32534°, 379 m	Cs. Németh	18.07.2014	DNS
<i>Sorbus semiincisa</i>	5522	Magyarország	Budai-hegység	Kutya-hegy	47.59616°, 18.84105°, 441 m	Cs. Németh, P. Erzberger	21.05.2014	HPLC, DNS
<i>Sorbus semiincisa</i>	5558	Magyarország	Pilis	Pilis-hegy	47°40'46,3", 18°52'28,5", 478 m	Cs. Németh, P. Erzberger	28.05.2014	HPLC
<i>Sorbus semiincisa</i>	3404/1	Magyarország	Budai-hegység	Tündér-hegy	47.51528°, 18.96851°, 366 m	Cs. Németh	15.08.2010	HPLC
<i>Sorbus semiincisa</i>	5545	Magyarország	Budai-hegység	Zajná- hegyek	47°37'44,6", 18°52'04,2", 363 m	Cs. Németh, P. Erzberger	23.05.2014	HPLC, DNS
Nothosubgenus								
<i>Triparens</i>								
<i>Sorbus dacica</i> SZL morfortípus	6313	Románia	Torockói- hegység	Tordai- hasadék	(Nursery Alsótekeres, collected by E. Barabits)	Cs. Németh	04.10.2014	HPLC
<i>Sorbus dacica</i> SZL morfortípus	7155	Románia	Torockói- hegység	Tordai- hasadék	46°33'39,0", 23°40'44,4", 717 m	Cs. Németh, A. Kovács	17.07.2015	HPLC, FCM, MOR

<i>Sorbus dacica</i> SZL morfortípus	7157	Románia	Torockói- hegység	Tordai- hasadék	46°33'39,3", 23°40'45,3", 720 m	Cs. Németh, A. Kovács	17.07.2015	FCM, MOR
<i>Sorbus dacica</i> SZL morfortípus	7158	Románia	Torockói- hegység	Tordai- hasadék	46°33'39,7", 23°40'46,3", 711 m	Cs. Németh, A. Kovács	17.07.2015	FCM, MOR
<i>Sorbus dacica</i> SZL morfortípus	7161	Románia	Torockói- hegység	Tordai- hasadék	46°33'39,7", 23°40'46,3", 711 m	Cs. Németh, A. Kovács	17.07.2015	FCM, MOR
<i>Sorbus dacica</i> SZL morfortípus	7163	Románia	Torockói- hegység	Tordai- hasadék	46°33'40,4", 23°40'47,1", 703 m	Cs. Németh, A. Kovács	17.07.2015	FCM, MOR
<i>Sorbus dacica</i> SZL morfortípus	7164	Románia	Torockói- hegység	Tordai- hasadék	46°33'42,0", 23°40'52,2", 692 m	Cs. Németh, A. Kovács	17.07.2015	HPLC, DNS, FCM, MOR
<i>Sorbus dacica</i> SZL morfortípus	7165	Románia	Torockói- hegység	Tordai- hasadék	46°33'42,0", 23°40'52,2", 692 m	Cs. Németh, A. Kovács	17.07.2015	HPLC, DNS, FCM, MOR
<i>Sorbus dacica</i> SZL morfortípus	8281	Románia	Torockói- hegység	Vidalykő	46°27'06,2", 23°30'29,7", 1211 m	Cs. Németh, L. M. Tálás	26.08.2016	HPLC, FCM

<i>Sorbus dacica</i> SZL morfortípus	8282	Románia	Torockói- hegység	Vidalykő	46°27'07,8", 23°30'32,3", 1219 m	Cs. Németh, L. M. Tálas	26.08.2016	FCM
<i>Sorbus dacica</i> SZL morfortípus	8283	Románia	Torockói- hegység	Vidalykő	46°27'13,3", 23°30'36,2", 1233 m	Cs. Németh, L. M. Tálas	26.08.2016	FCM
<i>Sorbus dacica</i> SZL morfortípus	8290	Románia	Torockói- hegység	Ordaskő	46°26'29,4", 23°31'29,0", 964 m	Cs. Németh, L. M. Tálas	26.08.2016	HPLC, FCM, MOR, DNS
<i>Sorbus dacica</i> SZL morfortípus	8291	Románia	Torockói- hegység	Ordaskő	46°26'38,9", 23°31'32,1", 1109 m	Cs. Németh, L. M. Tálas	26.08.2016	HPLC, FCM, MOR
<i>Sorbus intermedia</i>	7287	Magyarország	Lábatlan	Rákóczi F. u., ültetett utcai díszfa	47°45'06.2"N 18°30'50.2"E, 110 m	Cs. Németh	22.09.2015	HPLC
<i>Sorbus intermedia</i>	9002	Magyarország	Budai Arborétum	ültetett utcai díszfa	47°28'48.5"N 19°02'24.3"E, 160 m	Cs. Németh	28.07.2015	HPLC, DNS
<i>Sorbus intermedia</i>	9001	Magyarország	Komárom	Igmándi út, ültetett utcai díszfa	47°44'48.2"N 18°07'11.8"E, 110 m	Cs. Németh	27.07.2015	HPLC, DNS

<i>Sorbus paxiana</i>	924	Románia	Cserna- hegység	Cserna- völgy	44.90358°, 22.42728°, 401 m	Cs. Németh, D. Pifkó, B. Pintér	27.07.2007	HPLC
<i>Sorbus paxiana</i>	7117	Románia	Cserna- hegység	Cserna- völgy	44°54'12.5", 22°25'36.1", 409 m	Cs. Németh, M. Höhn, A. Kovács	15.07.2015	FCM
<i>Sorbus paxiana</i>	7118	Románia	Cserna- hegység	Cserna- völgy	44°54'12.5", 22°25'36.1", 409 m	Cs. Németh, M. Höhn, A. Kovács	15.07.2015	FCM
<i>Sorbus paxiana</i>	7120	Románia	Cserna- hegység	Cserna- völgy	44°54'12.5", 22°25'36.1", 409 m	Cs. Németh, M. Höhn, A. Kovács	15.07.2015	FCM
<i>Sorbus paxiana</i>	7121	Románia	Cserna- hegység	Cserna- völgy	44°54'12.9", 22°25'38.2", 401 m	Cs. Németh, M. Höhn, A. Kovács	15.07.2015	HPLC, FCM, DNS
<i>Sorbus paxiana</i>	7122	Románia	Cserna- hegység	Cserna- völgy	44°54'12.9", 22°25'38.2", 401 m	Cs. Németh, M. Höhn, A. Kovács	15.07.2015	FCM
<i>Sorbus paxiana</i>	7124	Románia	Cserna- hegység	Cserna- völgy	44°54'12.9", 22°25'38.2", 401 m	Cs. Németh, M. Höhn, A. Kovács	15.07.2015	FCM
<i>Sorbus paxiana</i>	7125	Románia	Cserna- hegység	Cserna- völgy	44°54'12.9", 22°25'38.2", 401 m	Cs. Németh, M. Höhn, A. Kovács	15.07.2015	HPLC, DNS, FCM

<i>Sorbus paxiana</i>	8256	Románia	Cserna-hegység	Cserna-völgy	44°53'37.5", 22°25'23.1", 498 m	Cs. Németh, L. M. Tálas	24.08.2016	HPLC, FCM
<i>Sorbus paxiana</i>	8258	Románia	Cserna-hegység	Cserna-völgy	44°53'37.5", 22°25'23.1", 498 m	Cs. Németh, L. M. Tálas	24.08.2016	FCM
<i>Sorbus paxiana</i>	8259	Románia	Cserna-hegység	Cserna-völgy	44°53'37.5", 22°25'23.1", 498 m	Cs. Németh, L. M. Tálas	24.08.2016	HPLC, FCM
<i>Sorbus paxiana</i>	8260	Románia	Cserna-hegység	Cserna-völgy	44°53'37.5", 22°25'23.1", 498 m	Cs. Németh, L. M. Tálas	24.08.2016	FCM
<i>Sorbus paxiana</i>	8263	Románia	Cserna-hegység	Cserna-völgy	44°53'56.0", 22°25'22.5", 520 m	Cs. Németh, L. M. Tálas	24.08.2016	FCM
<i>Sorbus paxiana</i>	8264	Románia	Cserna-hegység	Cserna-völgy	44°53'56.0", 22°25'22.5", 520 m	Cs. Németh, L. M. Tálas	24.08.2016	HPLC
<i>Sorbus paxiana</i>	8270	Románia	Cserna-hegység	Cserna-völgy	44°54'18.3", 22°25'30.4", 435 m	Cs. Németh, L. M. Tálas	24.08.2016	FCM
<i>Sorbus tauricola</i>	17645	Ukrajna (Oroszország)	Krím-félsziget	Krím-hegység, Ai-Petri-hegy	44.502120°, 34.082420°, 1260 m	Z. Barina, D. Pifkó	21. 06.2010	HPLC, DNS

F2. ábra: A vizsgálatokba bevont *Sorbus* taxonok tipikus levelei. (fotó: Németh Cs.)

a. Subgenus *Torminaria*. Subgenus *Chamaemespilus*. Subgenus *Sorbus*



S. torminalis



S. chamaemespilus



S. aucuparia

b. Subgenus *Aria*



S. aria s.s.



S. graeca s.l.



S. pannonica



S. ulmifolia



S. damubialis

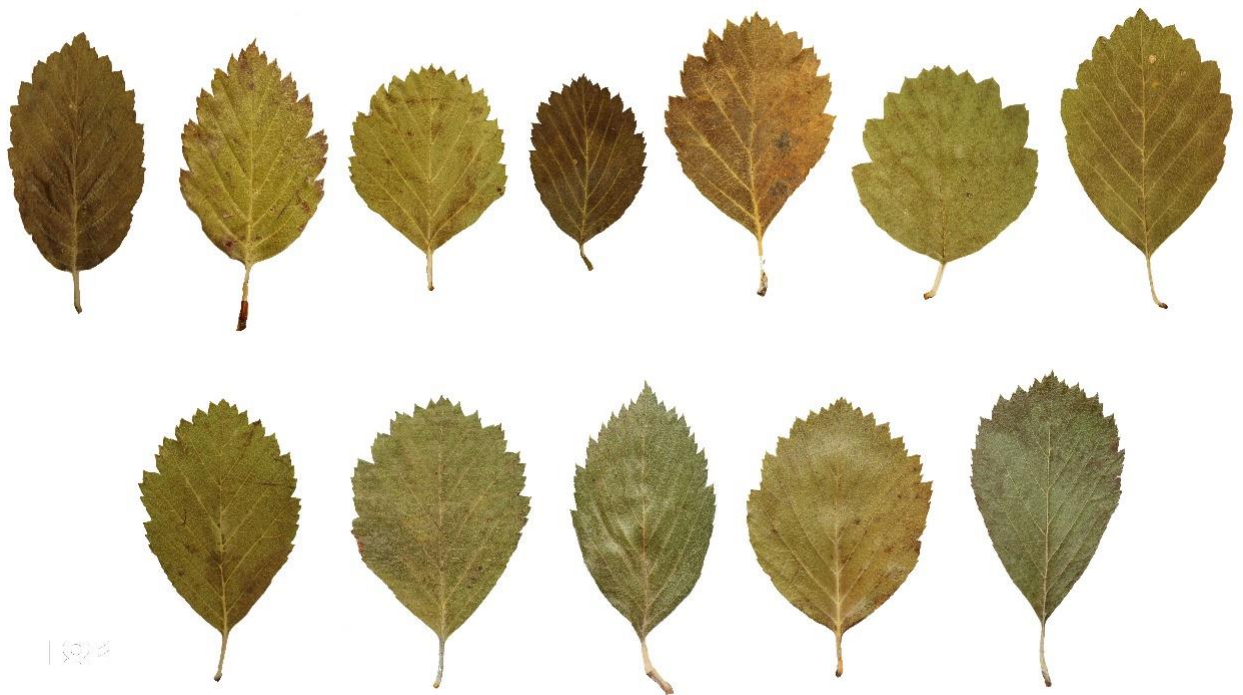


S. vajdae



S. domugledica

c. Subgenus *Aria* – *S. umbellata* agg.



d. Nothosubgenus *Tormaria*



S. bakonyensis



S. balatonica



S. gayeriana



S. bohemica



S. pseudolatifolia



S. pelsoensis



S. semiincisa

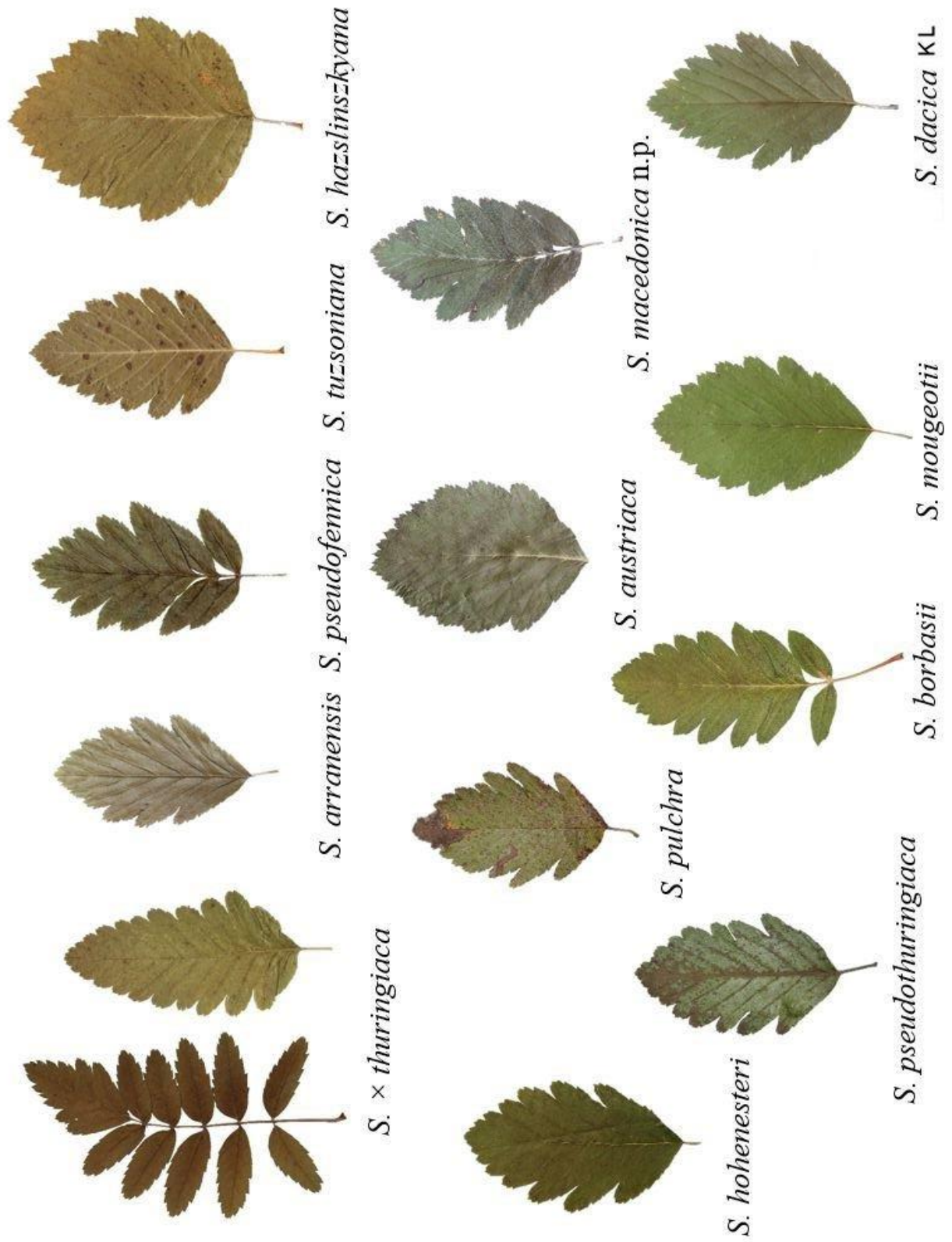


S. badensis

e. Nothosubgenus *Chamaespilaria*



f. Nothosubgenus *Soraria*



g. Nothosubgenus *Triparens*

Bizonyítottan Nothosubgenus *Triparens* fajok



S. intermedia

Feltételezett Nothosubgenus *Triparens* fajok



S. dacica SZL



S. paxiana



S. tauricola

F3. ábra: *Sorbus intermedia*, Románia, Erdély, Kolozsvár, díszfaként ültetve. (fotó: Németh Cs.)



HERBARIUM CS. NÉMETH
FLORA ROMANIA

Sorbus intermedia (Ehrh.) Pers.

ERDÉLY; Kolozsvár (Cluj);
planted as ornamental tree.

No.: 9500	Specimen: 1/1
Lat.: 46°45'33"	Height a.s.l.: 319 m
Alt.: 23°33'45"	Date: 21. 09. 2018.
Coll.: Cs. Németh, M. L. Tálás	Det.: Cs. Németh

F4. ábra: *Sorbus dacica*, Románia, Erdély, Torockói-hegység, Torda, Tordai-hasadék. (fotó: Németh Cs.)



F5. ábra: *Sorbus paxiana*, Románia, Bánság, Cserna-hegység, Herkulesfürdő, Cserna völgye.
(fotó: Németh Cs.)



HERBARIUM CS. NÉMETH
FLORA ROMANIA

Sorbus paxiana JAV.

ROMANIA, Krassó-Szörény (Caraş-Severin) county,
Herkulesfürdő (Băile Herculane) town, Cserna
Mountains, Cserna Valley; in rocky forest, on limestone

No.: 924

Lat.: 44.90358°

Alt.: 22.42728°

Coll.: Cs. Németh, D. Pifkó,
B. Pintér

Specimen: 1/6

Height a.s.l.: 401 m

Date: 27. 07. 2007.

Det.: Cs. Németh

F6. ábra: *Sorbus tauricola*, Oroszország, Krím-félsziget, Krími-hegység, Ai-Petri hegy.

(fotó: Németh Cs.)



HERBARIUM CS. NÉMETH

FLORA OF CRIMEA

Sorbus tauricola Zaikonn. ex Sennikov

Ukraine (today Russia), Crimean peninsula, Crimean Mountains, Mount Ai-Petri,
on limestone plateau.

Coll. Nr.: 45

Latitude: 44°30'07,6"N

Longitude: 34°04'56,7"E

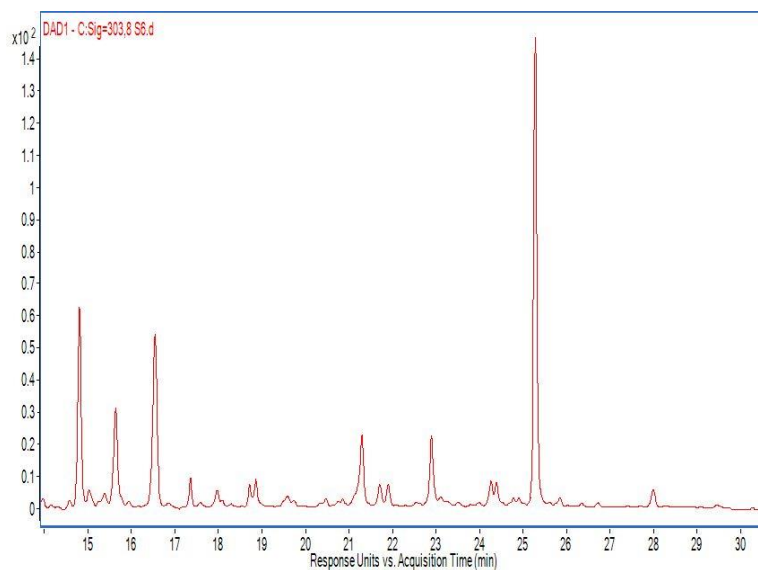
Collectors: Z. Barina & D. Pifkó

Altitude: 1260 m

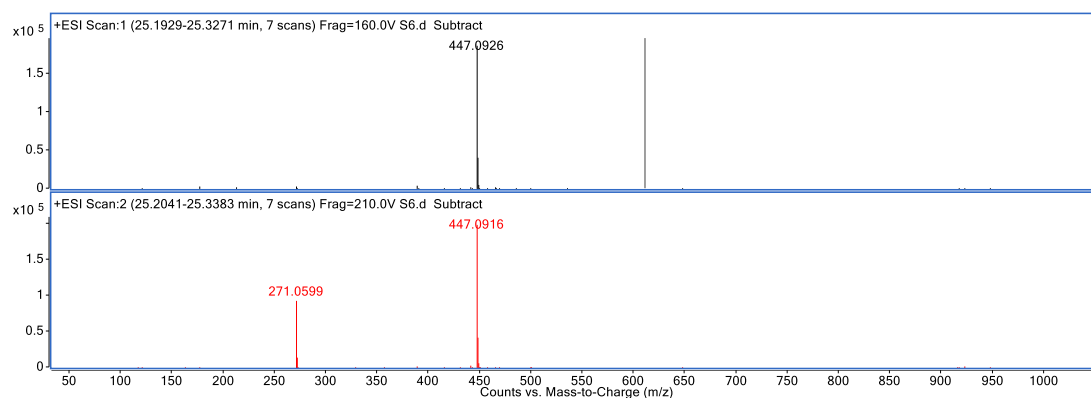
Date: 21. 6. 2010

Det.: Cs. Németh

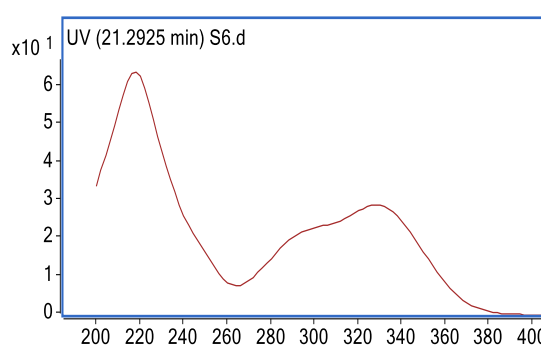
F7. ábra: A *Sorbus torminalis* HPLC-ESI-qTOFMS analízisének DAD, ESI és UV kromatogramjai.



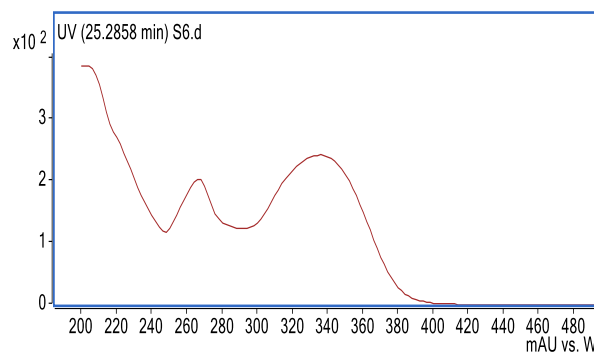
A *Sorbus torminalis* HPLC kromatogramja, 25.2858 percenél a karakterisztikus apigenin O-glükuronsav csúccsal.



A *Sorbus torminalis* apigenin O-glükuronsav komponensének ESI-MS spektruma.

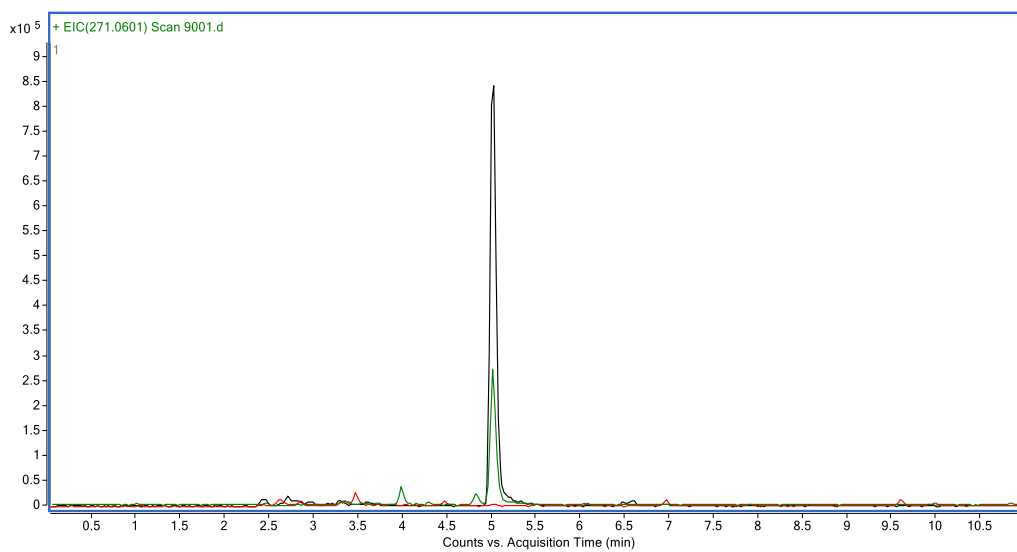


A *Sorbus torminalis* vitexin komponensének UV spektruma (intenzitás/hullámhossz).

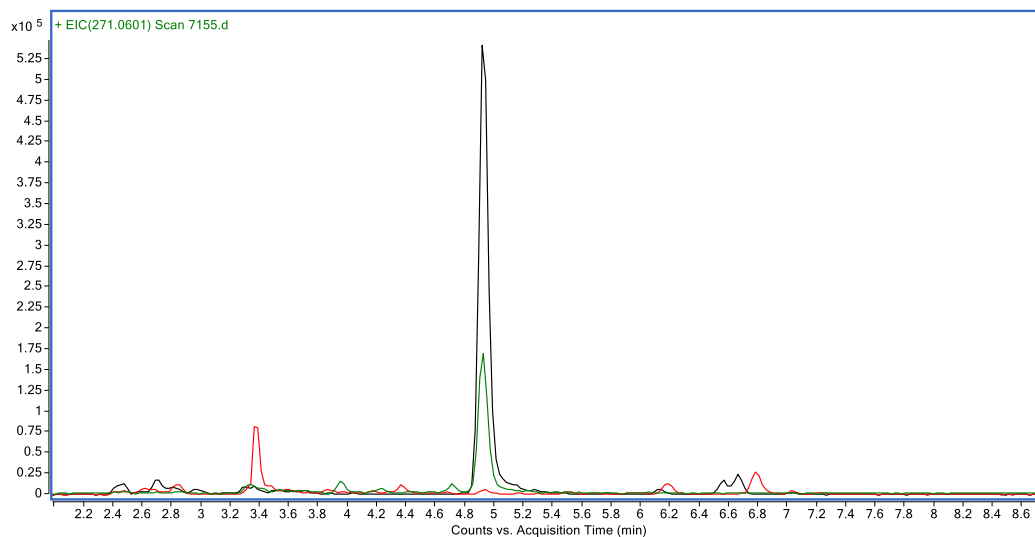


A *Sorbus torminalis* apigenin O-glükuronsav komponensének UV spektruma (intenzitás/hullámhossz).

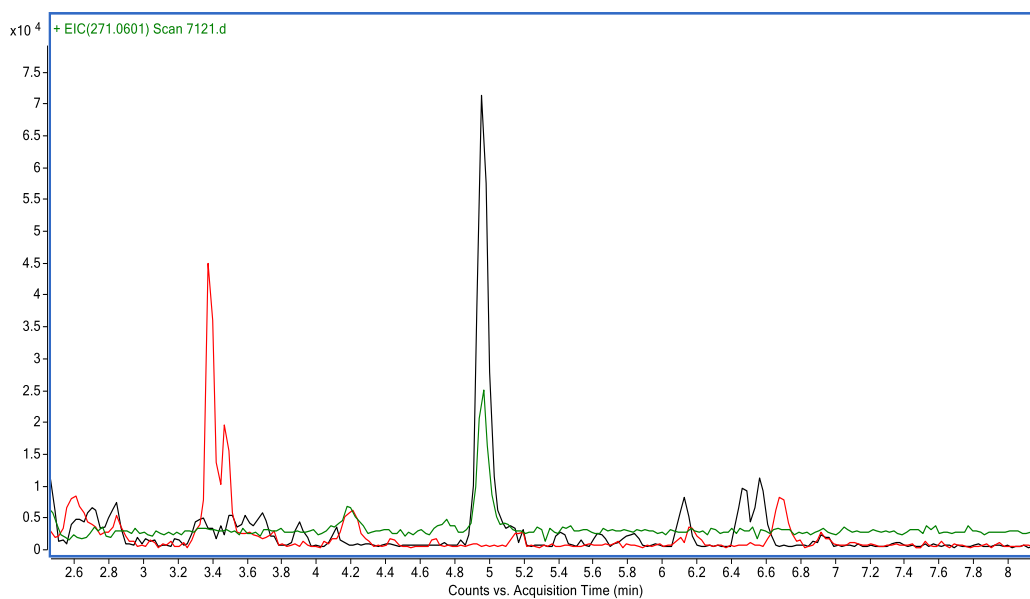
F8. ábra: A feltételezett *Sorbus Triparens* fajok apigenin O-glükuronsav komponensének extrahált ion kromatogramjai (fekete: 447 m/z anyaion, zöld: 271 m/z fragmension).



Sorbus intermedia



Sorbus dacica

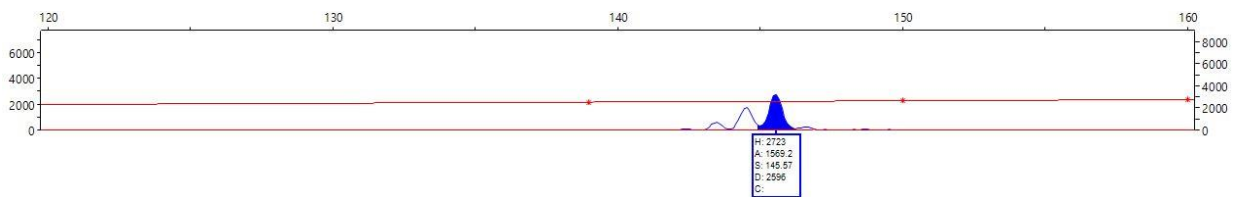


Sorbus paxiana

F9. ábra: A vizsgálatokba bevont *Sorbus* taxonok kloroplasztisz DNS-ének fragmenshossz kromatogramjai az *rpl16* lókuszon.

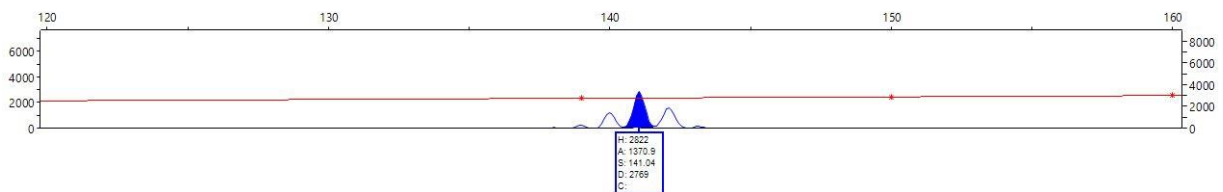
Subgenus *Torminaria*

Sorbus torminalis (5057)



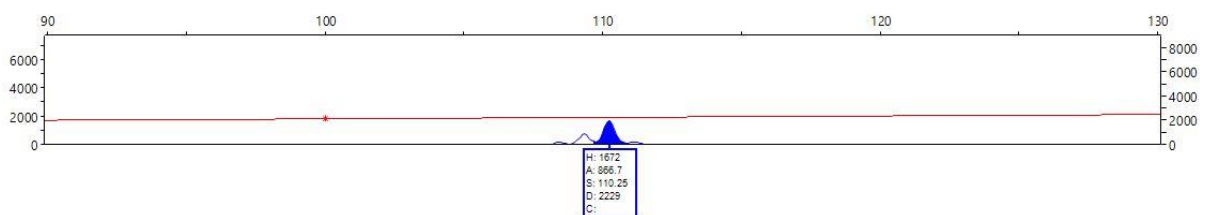
Subgenus *Chamaemespilus*

Sorbus chamaemespilus (6912)



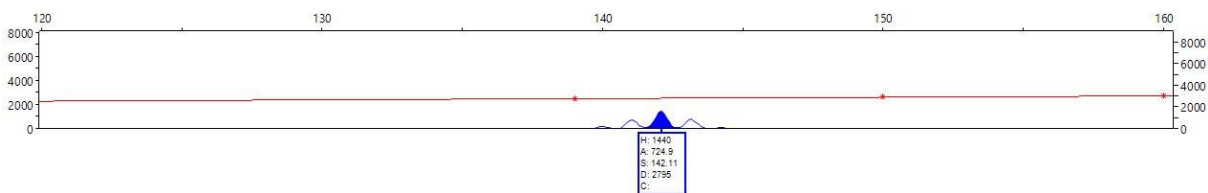
Subgenus *Sorbus*

Sorbus aucuparia (7205/1)

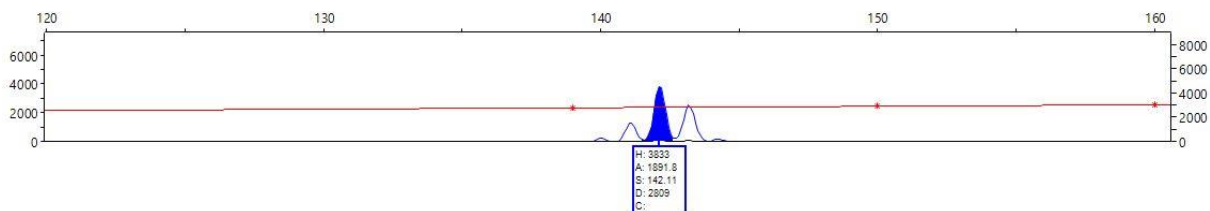


Subgenus *Aria*

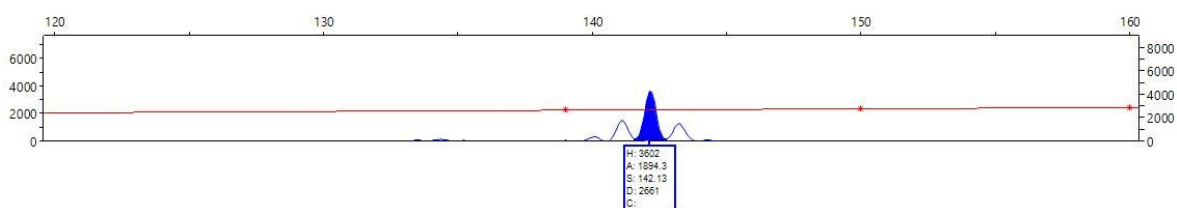
Sorbus aria s.str. (7205/1)

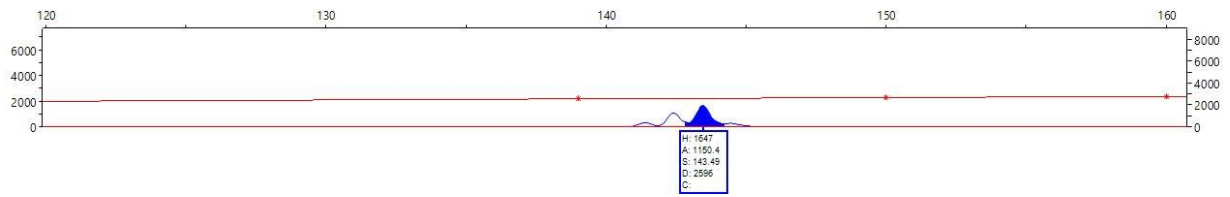
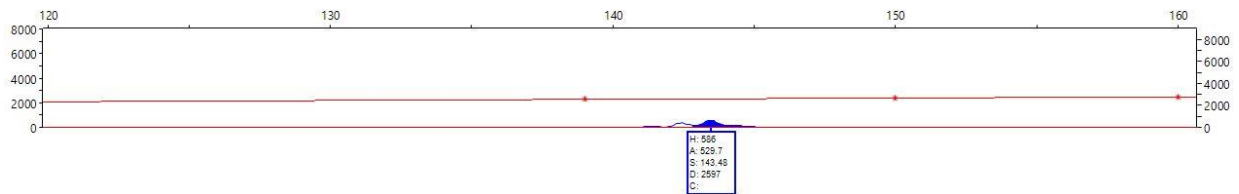
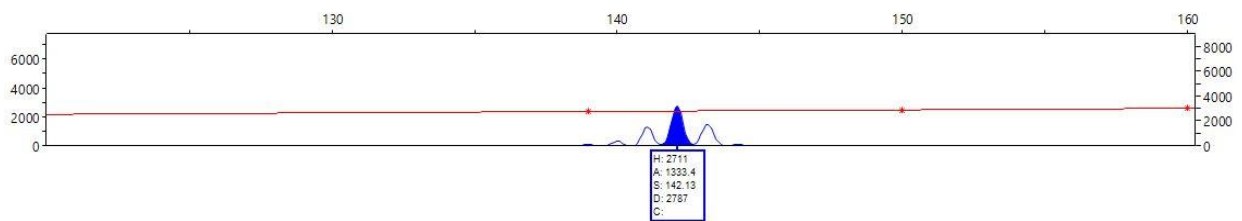
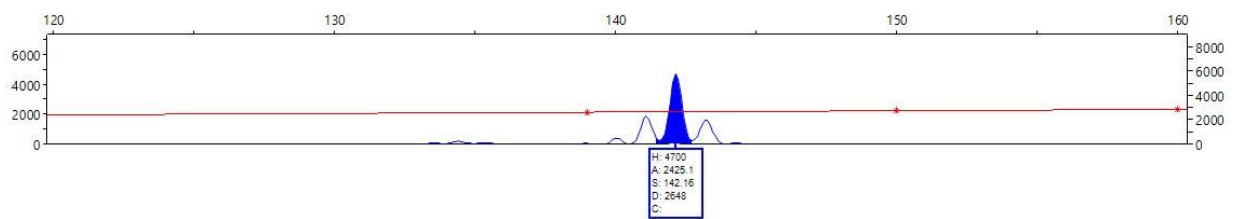
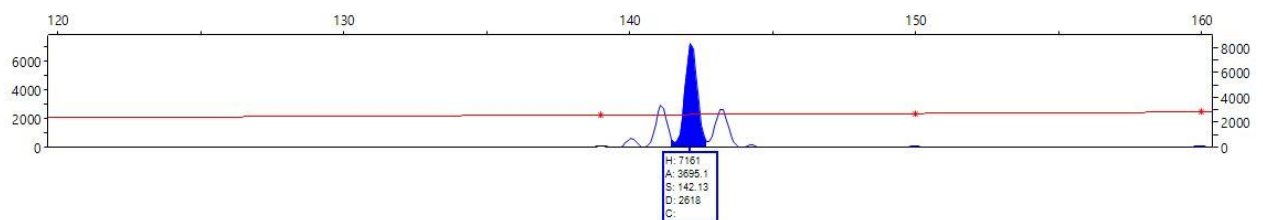


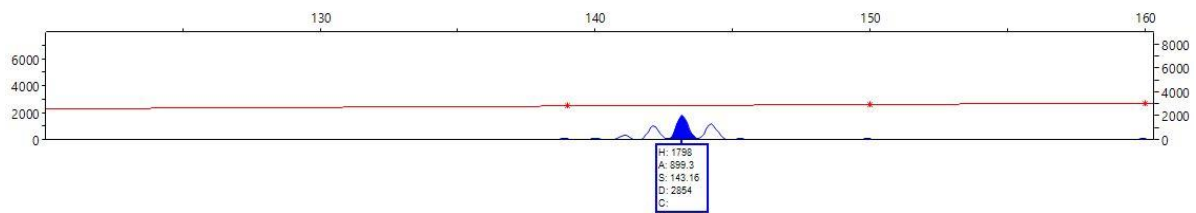
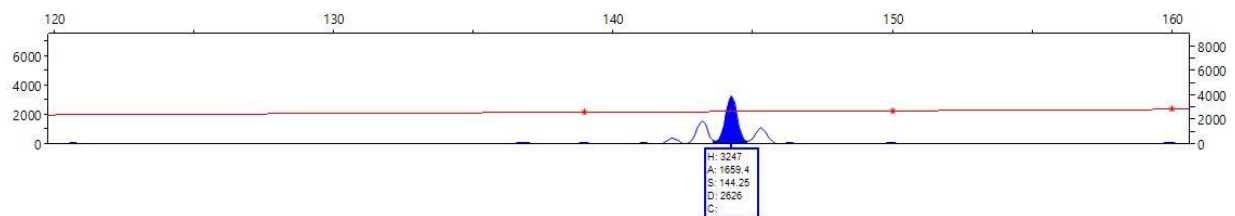
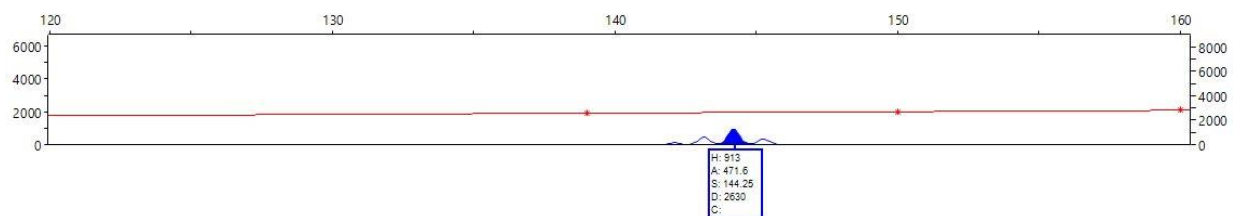
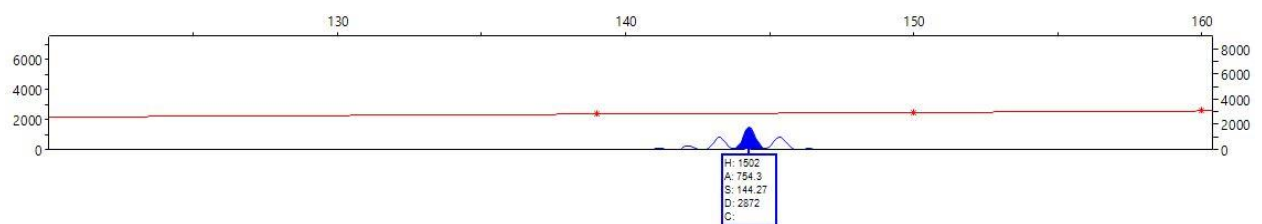
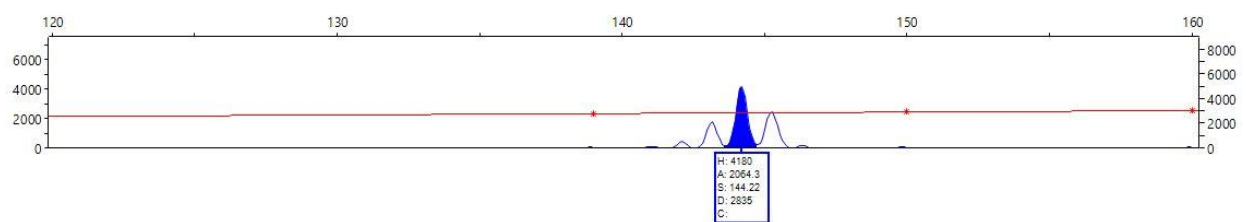
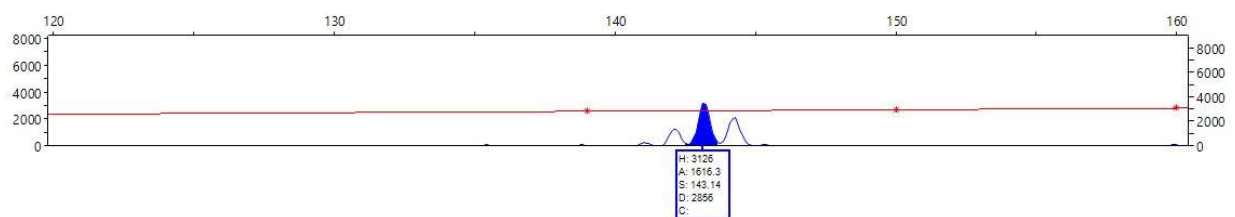
Sorbus danubialis (3742/2)

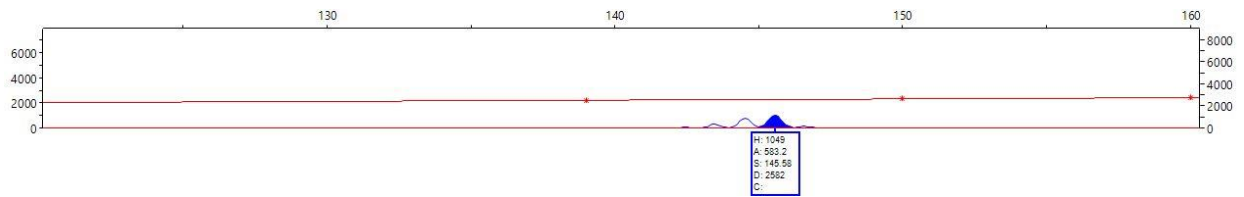
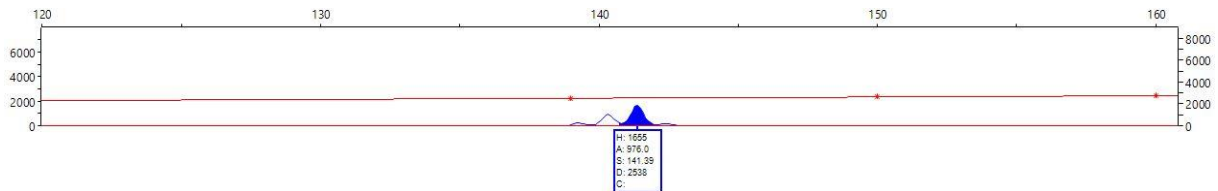
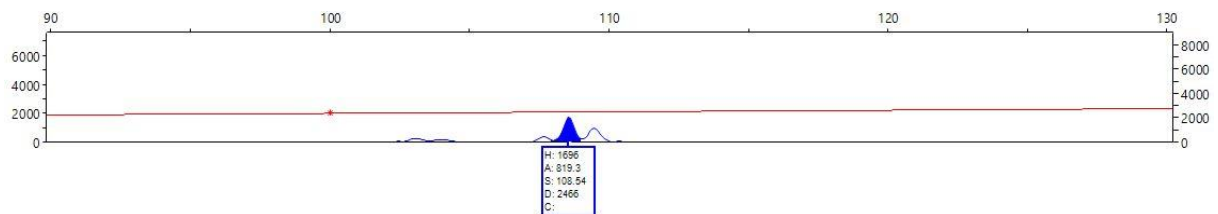
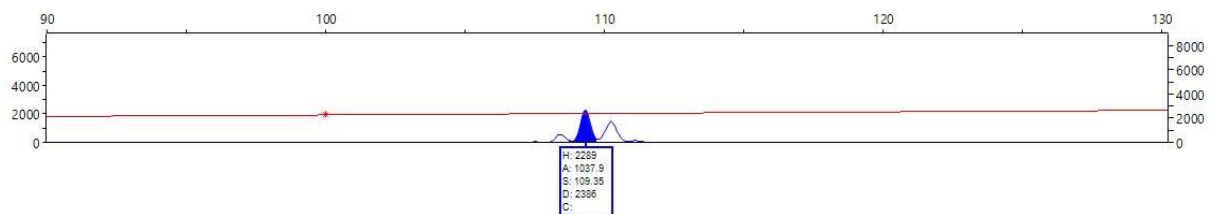
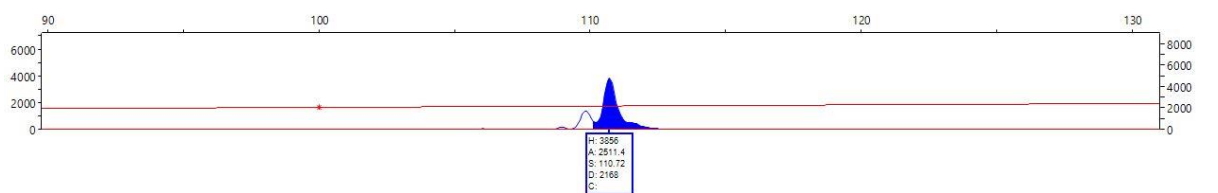
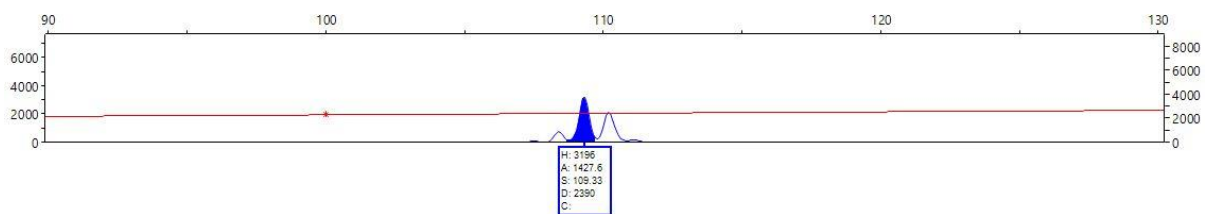
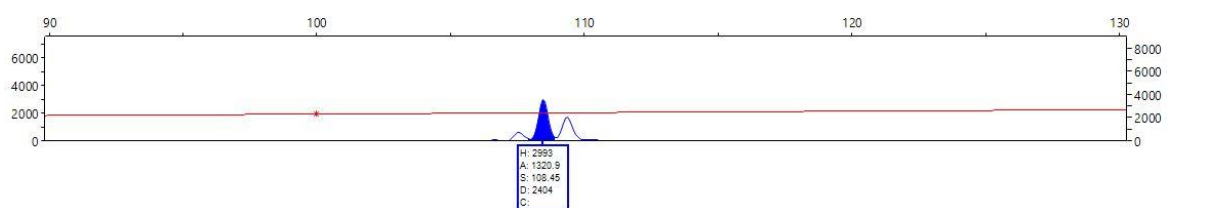


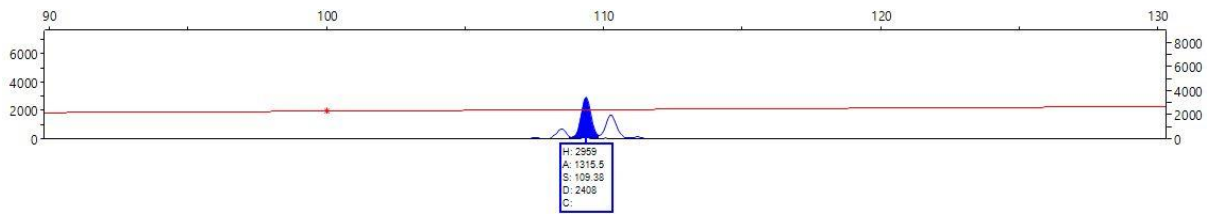
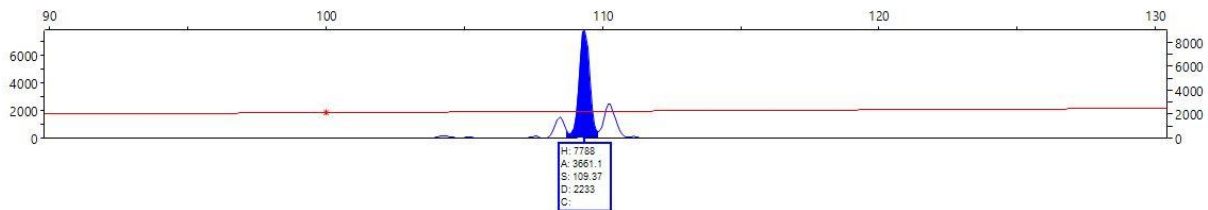
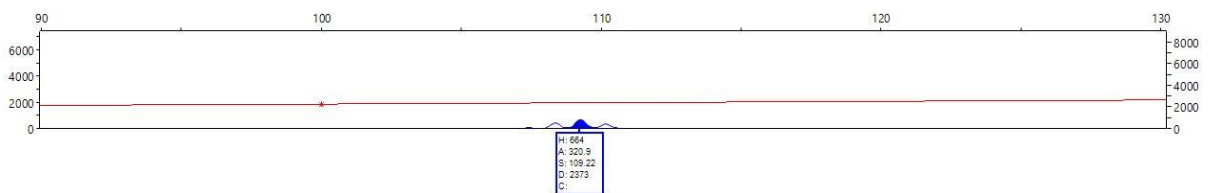
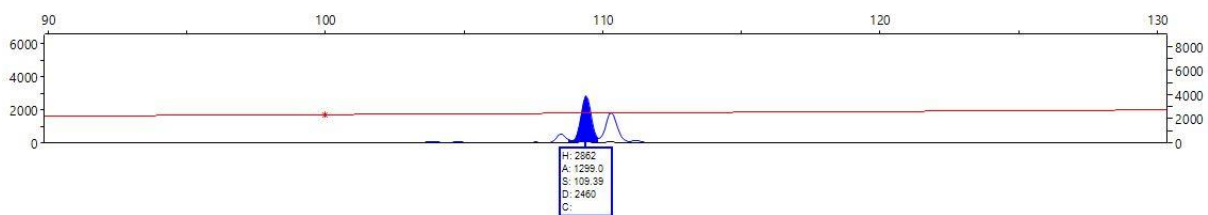
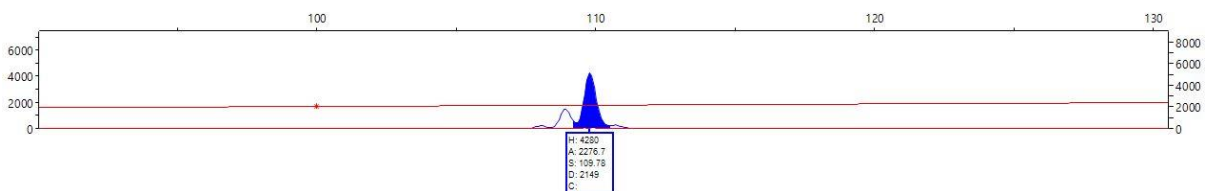
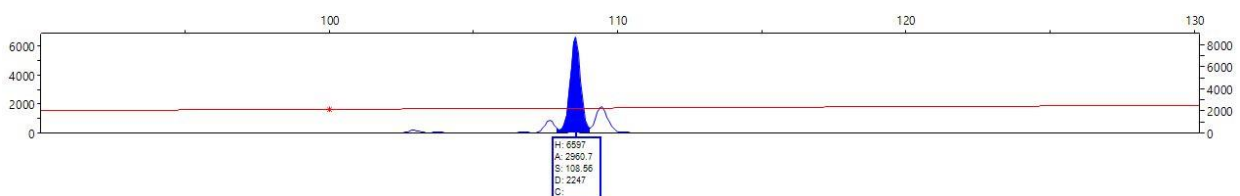
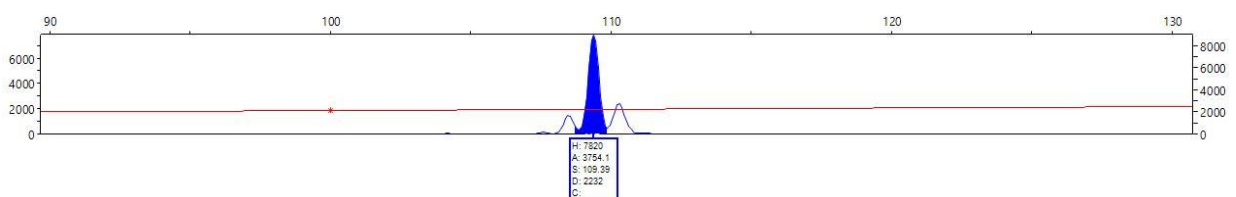
Sorbus domugledica (7138)

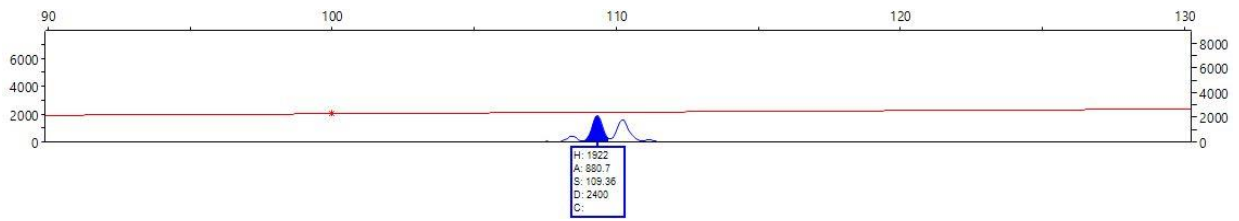
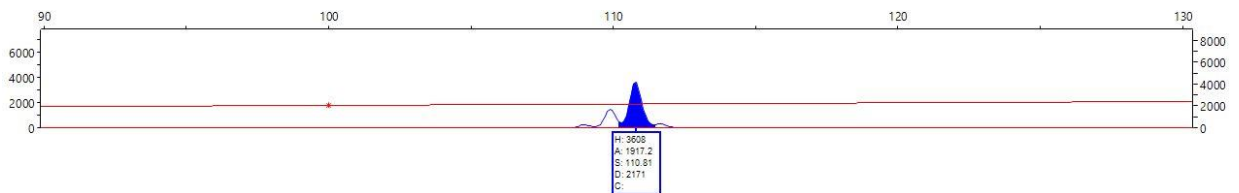
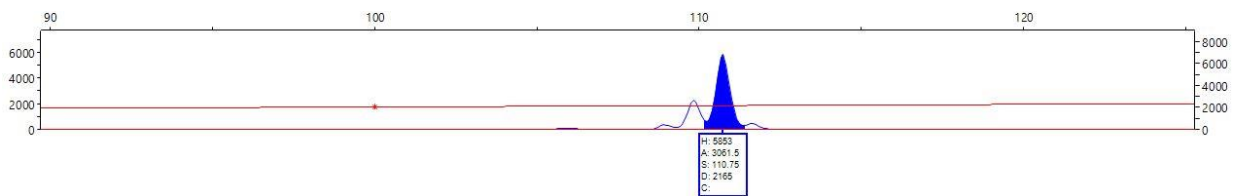
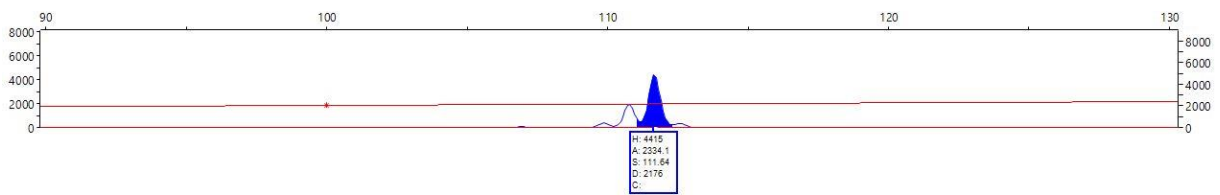
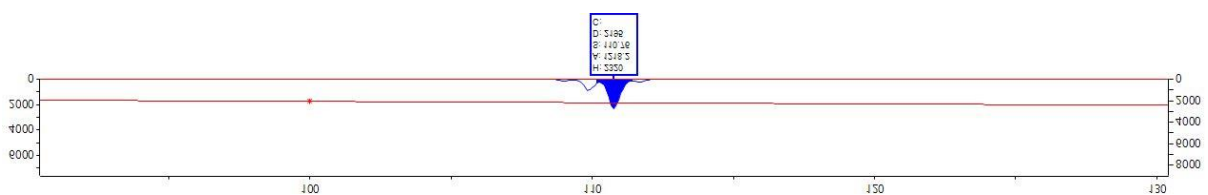
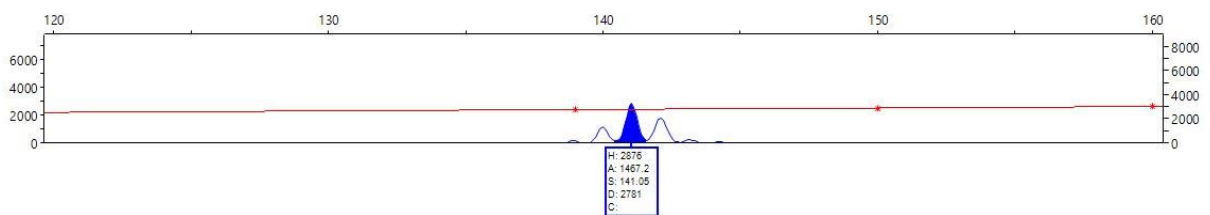


Sorbus graeca (5061)*Sorbus pannonica* (5969)*Sorbus ulmifolia* (6193)*Sorbus umbellata* subsp. *banatica* (8265)*Sorbus vajdae* (8184)

Nothosubgenus Tormaria*Sorbus badensis* (6024/2)*Sorbus bakonyensis* (Bad_3)*Sorbus balatonica* (5087)*Sorbus bohémica* (7250)*Sorbus gayeriana* (Uzsa_1)*Sorbus pelsőensis* (3726/1)

Sorbus pseudolatifolia (5874)*Sorbus semincisa* (5545)**Nothosubgenus Soraria***Sorbus arranensis* (201507313)*Sorbus austriaca* (6121)*Sorbus borbasii* (7140)*Sorbus hazslinszkyana* (7241)*Sorbus hohenesteri* (7255)

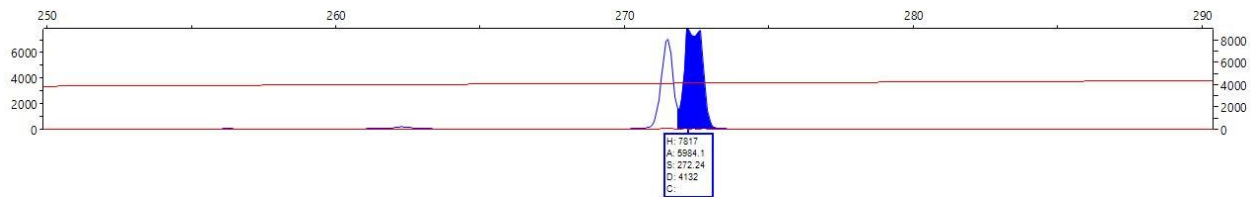
Sorbus macedonica nom. prov. (6116)*Sorbus mougeotii* (8178)*Sorbus pseudofennica* (201507316)*Sorbus pseudothuringiaca* (7254)*Sorbus pulchra* (7256)*Sorbus* × *thuringiaca* (7194)*Sorbus dacica* KL morfotipus (8274)

Sorbus tuzsoniana (7240)**Nothosubgenus *Triparens****Sorbus dacica* SZL morfotípus (7164)*Sorbus intermedia* (9002)*Sorbus. paxiana* (7120)*Sorbus tauricola* (45)**Nothosubgenus *Chamaespilaria****Sorbus* × *ambigua* (6952)

F10. ábra: A vizsgálatokba bevont *Sorbus* taxonok kloroplasztisz DNS-ének fragmenshossz kromatogramjai az *trnT-L* lókuszon.

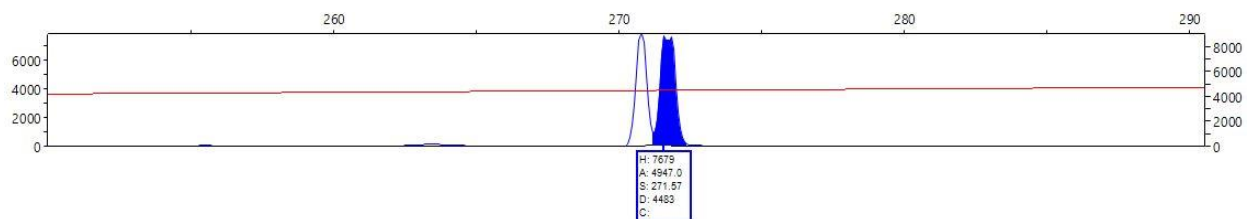
Subgenus *Torminaria*

Sorbus torminalis (5057)



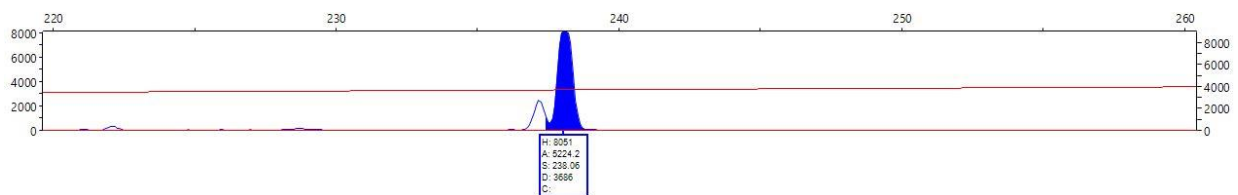
Subgenus *Chamaemespilus*

Sorbus chamaemespilus (6912)



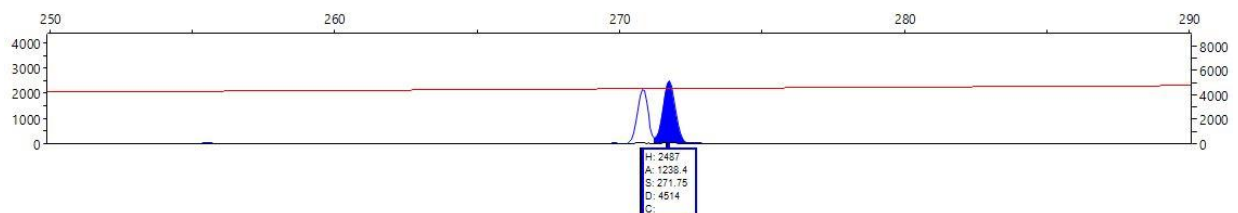
Subgenus *Sorbus*

Sorbus aucuparia (7205/1)

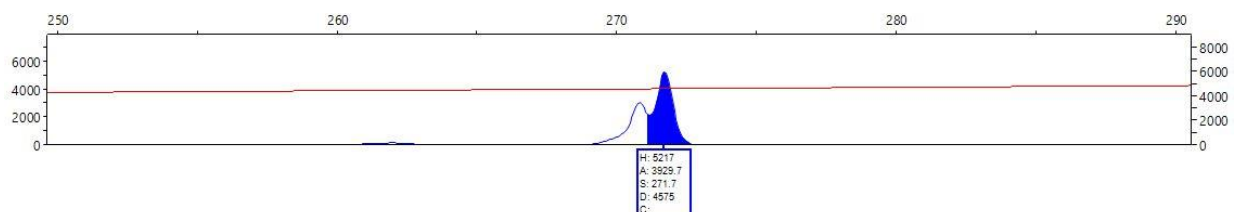


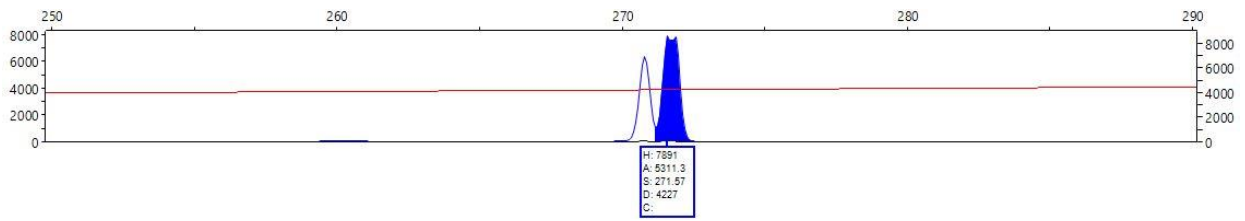
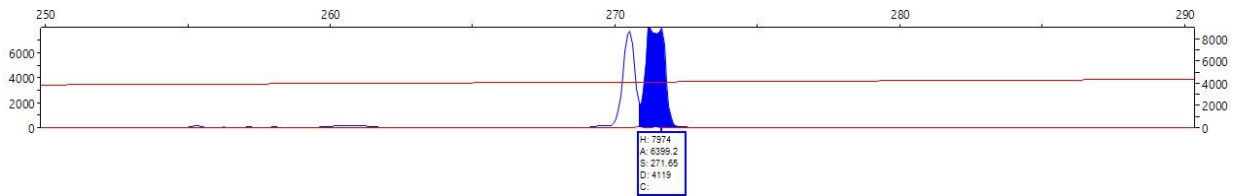
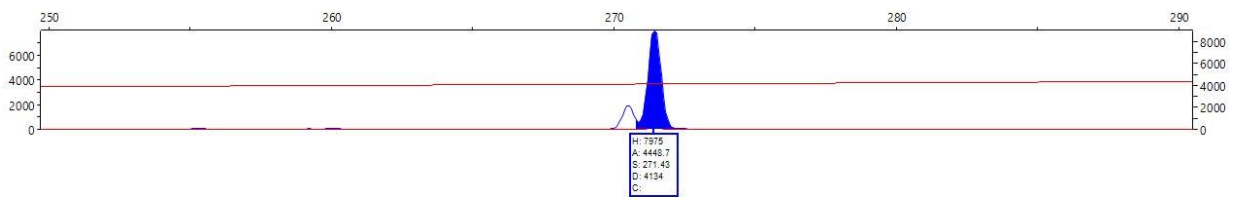
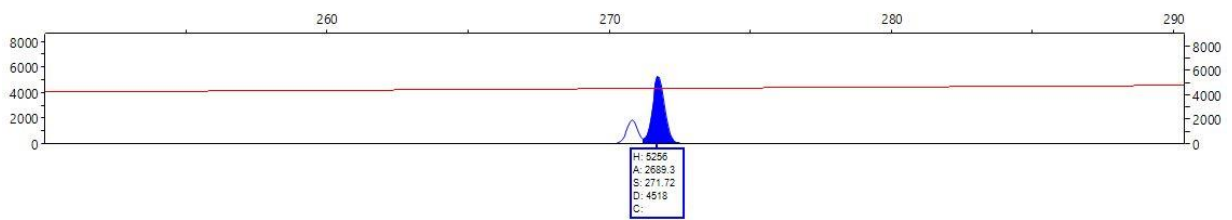
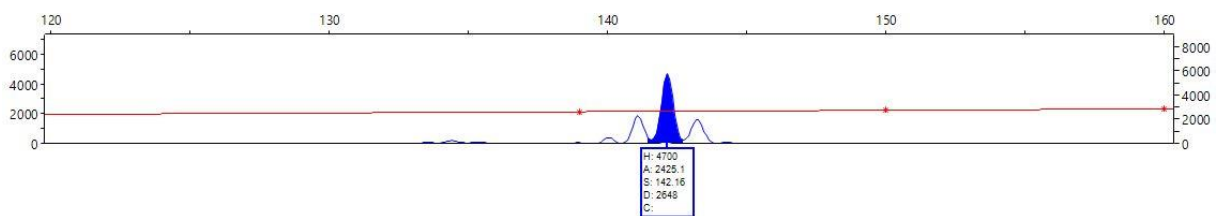
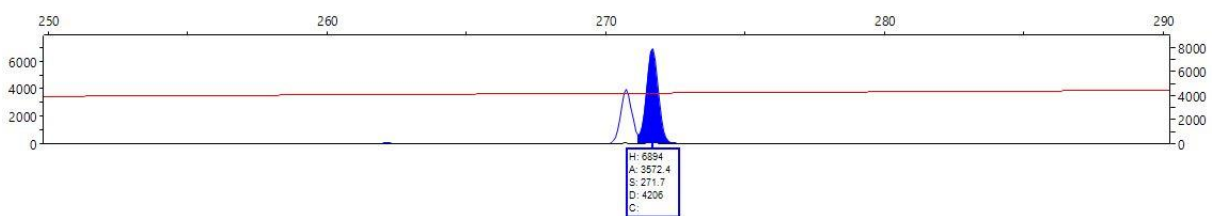
Subgenus *Aria*

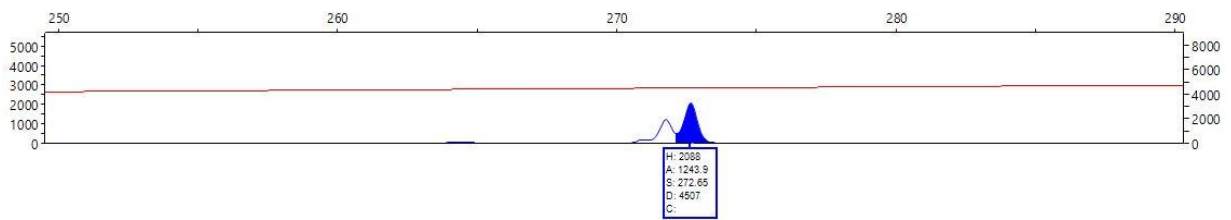
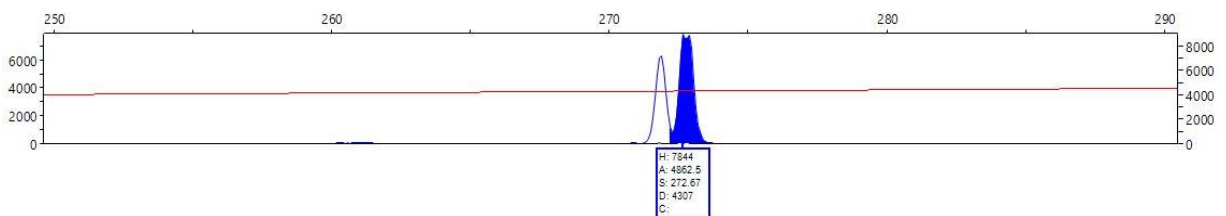
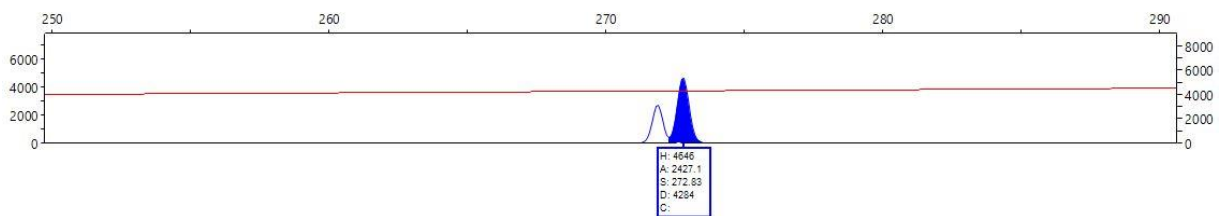
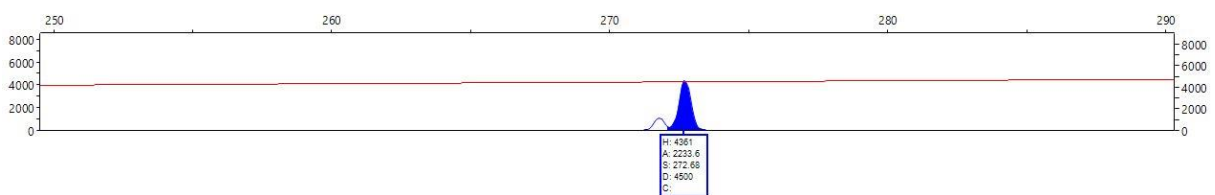
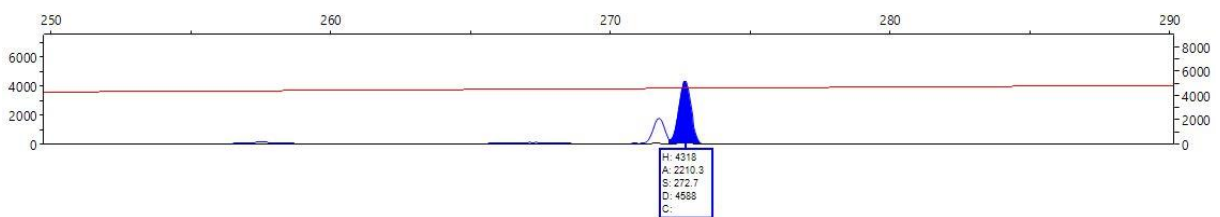
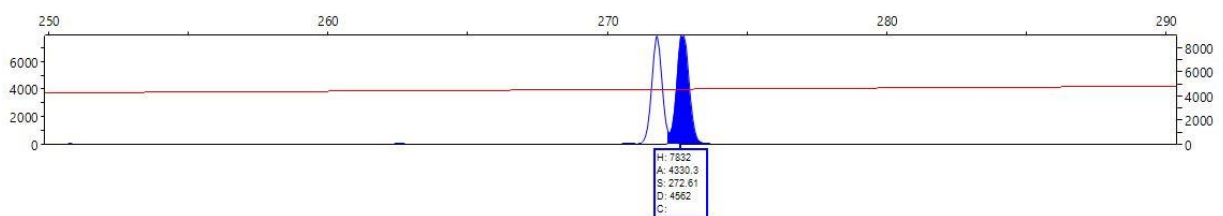
Sorbus aria s.str. (7205/1)

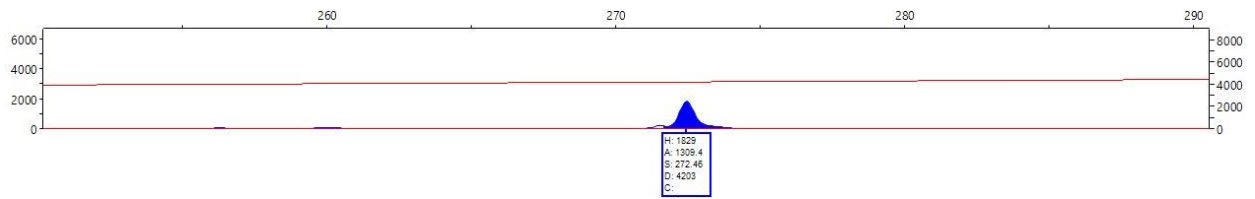
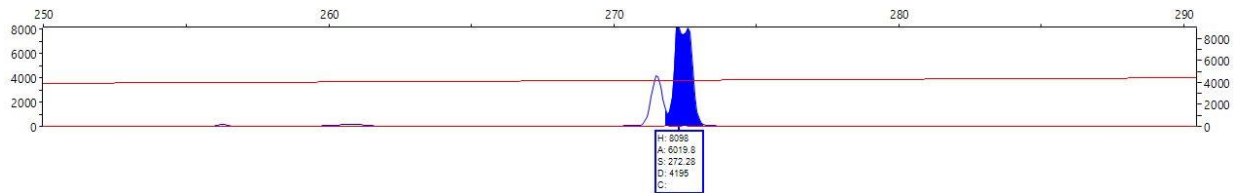
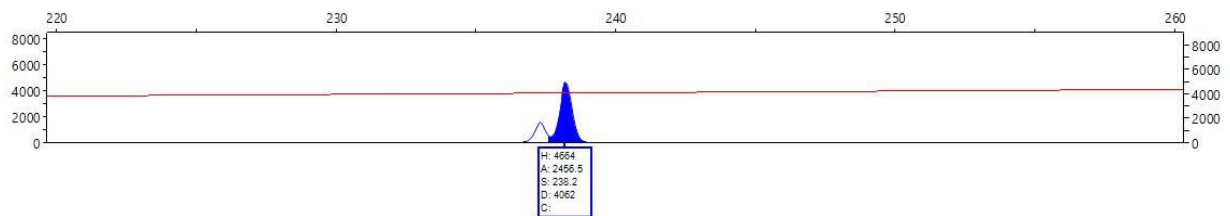
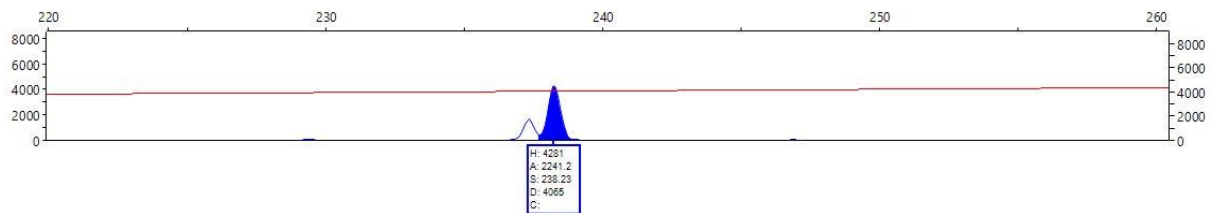
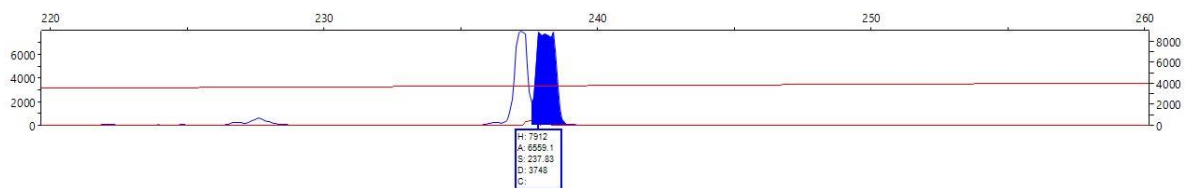
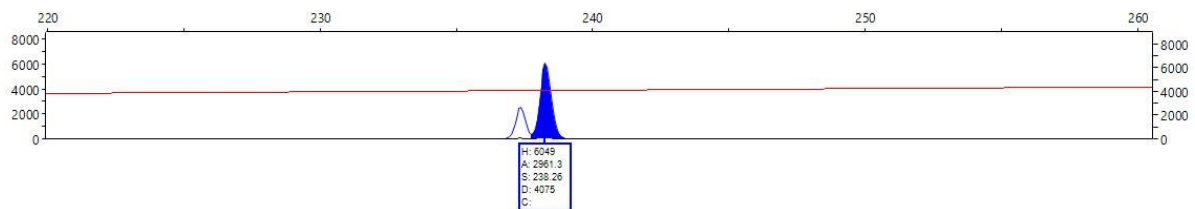
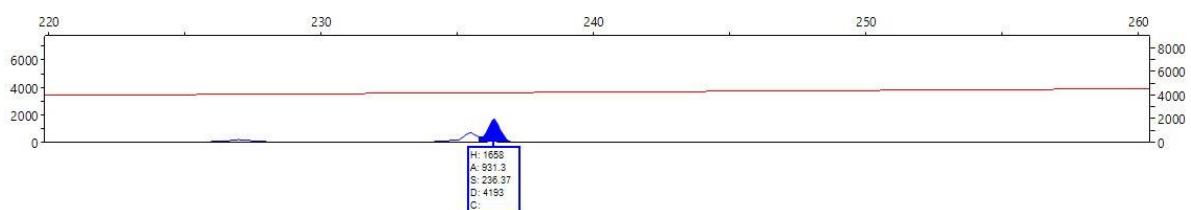


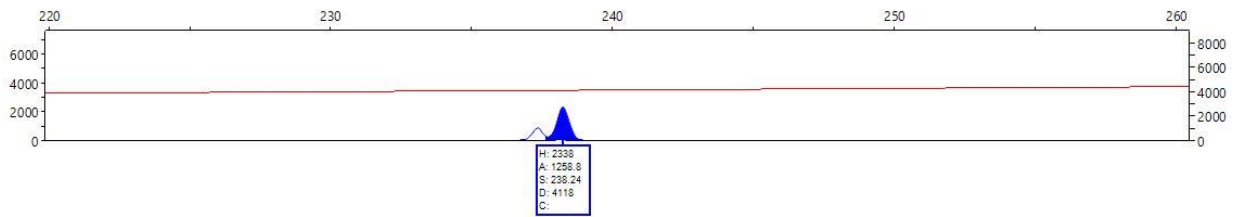
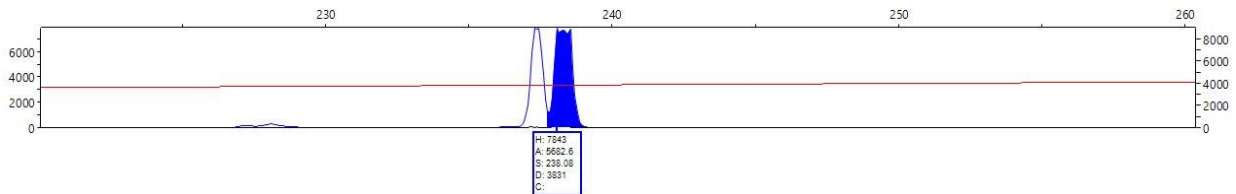
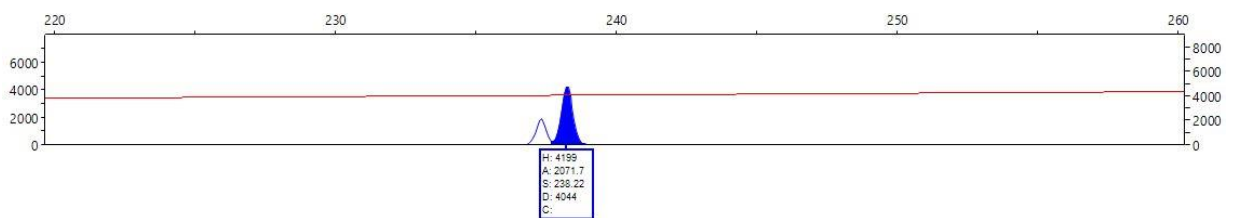
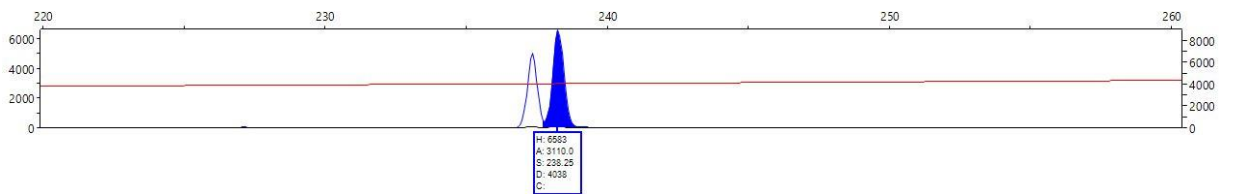
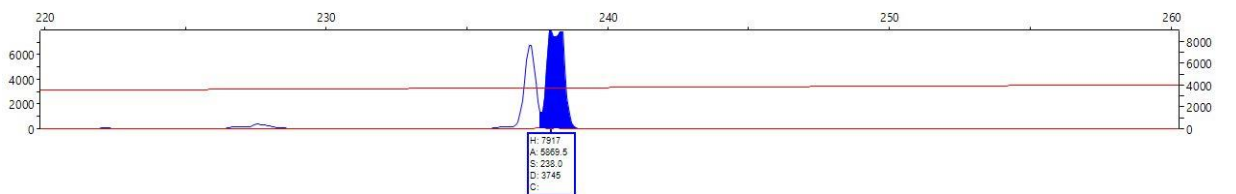
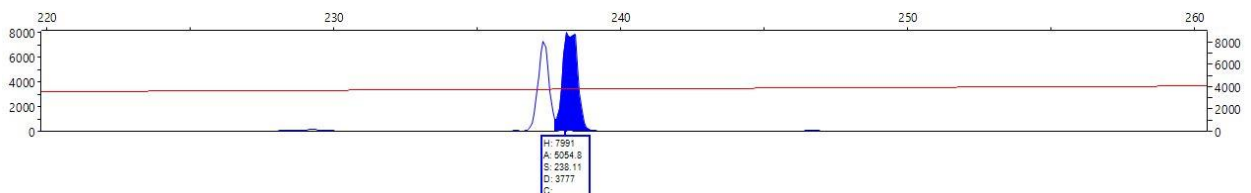
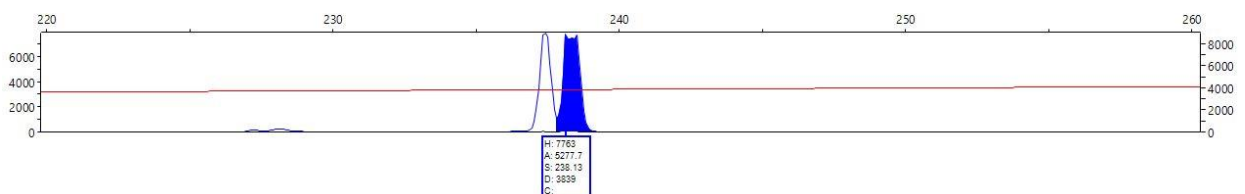
Sorbus danubialis (3742/2)

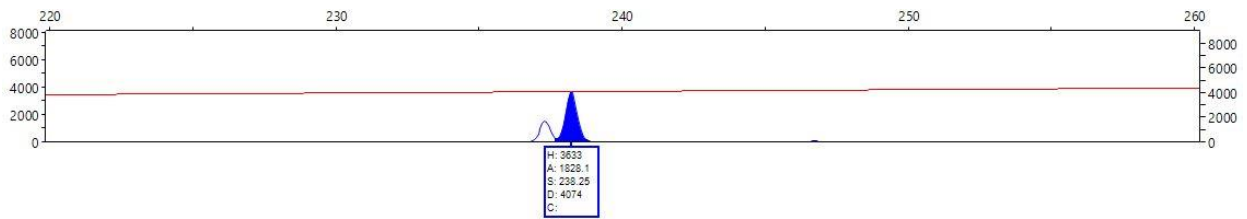
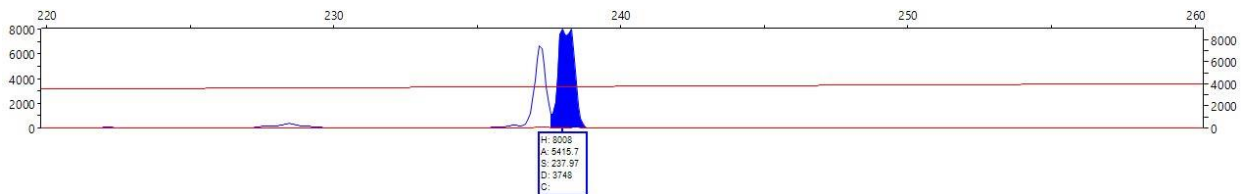
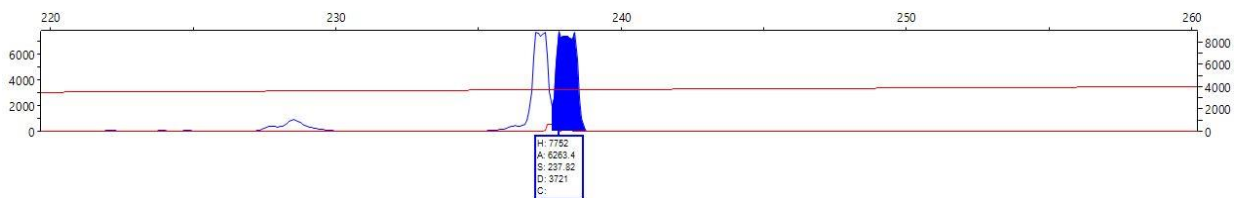
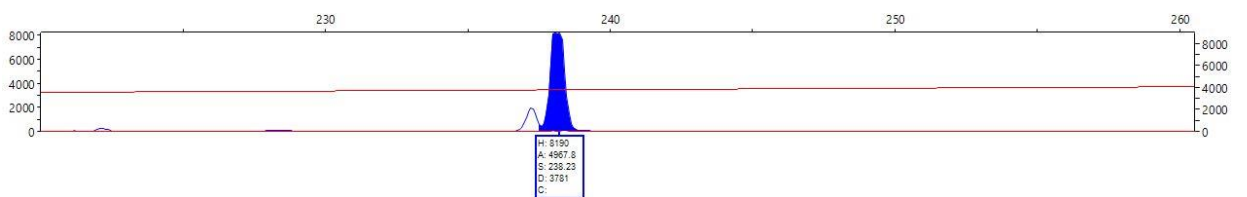
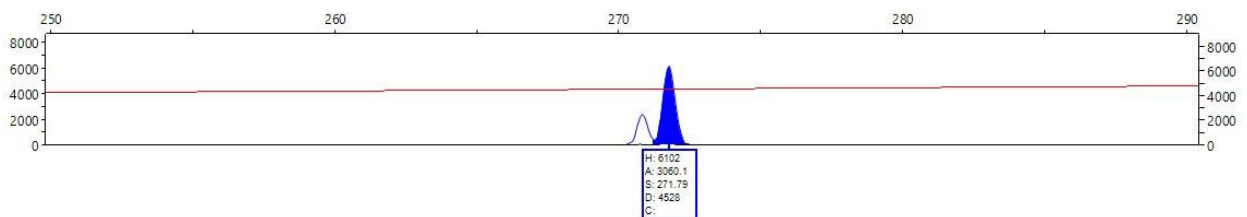


Sorbus domugledica (7138)*Sorbus graeca* (5061)*Sorbus pannonica* (5969)*Sorbus ulmifolia* (6193)*Sorbus umbellata* subsp. *banatica* (8265)*Sorbus vajdae* (8184)

Nothosubgenus *Tormaria**Sorbus badensis* (6024/2)*Sorbus bakonyensis* (Bad_3)*Sorbus balatonica* (5087)*Sorbus bohémica* (7250)*Sorbus gayeriana* (Uzsa_1)*Sorbus pelsőensis* (3726_1)

Sorbus pseudolatifolia (5874)*Sorbus semincisa* (5545)**Nothosubgenus Soraria***Sorbus arranensis* (201507313)*Sorbus austriaca* (6121)*Sorbus borbasii* (7140)*Sorbus hazslinszkyana* (7241)*Sorbus hohenesteri* (7255)

Sorbus macedonica nom. prov. (6116)*Sorbus mougeotii* (8178)*Sorbus pseudofennica* (201507316)*Sorbus pseudothuringiaca* (7254)*Sorbus pulchra* (7256)*Sorbus* × *thuringiaca* (7194)*Sorbus dacica* KL morfotípus (8274)

Sorbus tuzsoniana (7240)**Nothosubgenus *Triparens****Sorbus dacica* SZL morfortípus (7164)*Sorbus intermedia* (9002)*Sorbus paxiana* (7120)*Sorbus tauricola* (45)**Nothosubgenus *Chamaespilaria****Sorbus* × *ambigua* (6952)

F11. táblázat: Összesítő táblázat a *Sorbus Triparens* taxonok ploidia szintjének meghatározásáról áramlási citometriás módszerrel (FCM). Standard: *Bellis perennis*.

Taxon	mean-x MINTA	mean-x STANDARD	MINTA/STANDARD arány	MINTA ploidia	CV MINTA	CV STANDARD
<i>Sorbus dacica</i> SZL	232.39	298.09	0.78	4	2.96	2.36
	233	303.52	0.768	4	3.05	2.79
	230.18	297.84	0.773	4	2.07	2.37
	222.85	296.57	0.751	4	2.86	2.08
	230.55	299.52	0.77	4	2.75	2.33
	235.49	300.72	0.783	4	2.63	2.43
	228.55	294.69	0.776	4	3.09	2.19
	229.49	299.41	0.766	4	2.93	2.44
	232.29	301.99	0.769	4	2.93	2.34
	226.13	288.49	0.784	4	2.72	2.38
<i>Sorbus paxiana</i>	241.65	304.93	0.792	4	3.51	2.42
	232.81	297.7	0.782	4	2.59	2.35
	237.09	303.72	0.781	4	2.26	1.87
	233.61	300.59	0.777	4	2.74	2.22
	233.48	297.66	0.784	4	2.62	2.12
	234.6	301.33	0.779	4	2.35	2.1
	231.71	298.12	0.777	4	3.19	2.31
	233.41	297.55	0.784	4	2.97	2.75
	231.73	295.02	0.785	4	3.28	2.69
	234.3	302.37	0.775	4	2.92	2.44
	237.08	305.63	0.776	4	2.58	2.63
	235.08	305.18	0.77	4	2.19	1.99
<i>Sorbus intermedia</i>	232.16	297.01	0.781657183	4	2.81	1.77

F12. táblázat: Összesítő táblázat a *Sorbus Triparens* taxonok reprodukciós módjának meghatározásáról áramlási citometriás (FCSS) módszerrel. Standard: *Bellis perennis*.

Anyanövény	Anyanövény ploidia	mean-x EMB	mean-x STD	mean-x END	EMB/STD arány	EMBRÍÓ ploidia	END/STD arány	ENDOSPERMIUM ploidia	END/EMB arány	CV-minta CV-std	CV-emb CV-std	EMB-END ploidiás	Reprodukciós mód	Anyai hozzájárulás	Apai hozzájárulás	
<i>Sorbus dacica</i> SZL (8282)	4x	234.23	295.96	726.03	0.791425	4	2.453136	12.5	3.1	2.29	1.95	3.82	pszeudogámia	4x	4x	
		245.74	310.78	739.51	0.79072	4	2.379529	12.1	3.01	2.72	2.01	2.32	pszeudogámia	4x	4x	
		238.18	301.82	722.84	0.789146	4	2.394937	12.2	3.03	2.46	1.79	2.66	pszeudogámia	4x	4x	
		236.25	298.04	726.37	0.792679	4	2.437156	12.4	3.07	2.23	2.2	3.39	pszeudogámia	4x	4x	
		238.01	301.28	622.63	0.789996	4	2.066616	10.5	2.62	2.46	2.14	3.59	pszeudogámia	4x	2x	
		239.91	302.86	722.39	0.792148	4	2.385227	12.1	3.01	2.74	2	3.84	pszeudogámia	4x	4x	
		241.53	303.53	720.93	0.795737	4	2.375152	12.1	2.98	2.76	1.94	2.88	pszeudogámia	4x	4x	
		240.8	305.54	713.76	0.788113	4	2.336061	11.9	2.96	2.3	2.11	2.72	pszeudogámia	4x	4x	
		4x	241.42	303.08	664.62	0.796555	4.1	2.192886	11.4	2.75	2.57	1.89	3	pszeudogámia	4x	3x
<i>Sorbus paxiana</i> (8259)		237.77	300.61	704.68	0.790958	4.1	2.344167	12.2	2.96	2.6	2.08	3.68	pszeudogámia	4x	4x	
		240.39	303.68	612.15	0.79159	4.1	2.015773	10.5	2.55	2.94	1.94	3.84	pszeudogámia	4x	2x	
		236.91	298.56	710.77	0.793509	4.1	2.380661	12.4	3	2.42	1.64	1.76	pszeudogámia	4x	4x	
		246.93	313.65	625.48	0.787279	4.1	1.994197	10.4	2.53	3.41	2.16	1.7	pszeudogámia	4x	2x	
		236.47	295.55	703.23	0.800102	4.2	2.379394	12.4	2.97	2.68	1.86	2.73	pszeudogámia	4x	4x	
		239.84	296.28	717.45	0.809505	4.2	2.421527	12.6	2.99	4.04	1.98	4.34	pszeudogámia	4x	4x	

F13. ábra: A *Sorbus dacica* s.l. KL morfortípus herbáriumí példányá a Székelykőről (HCsN 8275/7). (fotó: Németh Cs.)



F14. táblázat: A *Sorbus dacica* s.l. SZL és KL morfortípusának előfordulásai az Erdélyi-szigethegység területén (herbáriumi azonosító: BP, HCsn).

Sorbus dacica SZL morfortípus (*Sorbus dacica* s.str.):

Torockói-hegység (Munții Trascăului)

Tordai-hasadék (Cheile Turzii). (gyűjt. Z. Kárpáti 7. 8. 1934, BP 391011, BP 391012); 46°33'39,0"N, 23°40'44,4"E, 717 m a.s.l. (gyűjt. Cs. Németh és A. Kovács 17. 7. 2015, HCsn 7155/1-2), 46°33'39,3"N, 23°40'45,3"E, 720 m a.s.l. (gyűjt. Cs. Németh és A. Kovács 17. 7. 2015, HCsn 7157/1-2), 46°33'39,7"N, 23°40'46,3"E, 711 m a.s.l. (gyűjt. Cs. Németh és A. Kovács 17. 7. 2015, HCsn 7158/1-2, 7161/1-2), 46°33'40,4"N, 23°40'47,1"E, 703 m a.s.l. (gyűjt. Cs. Németh és A. Kovács 17. 7. 2015, HCsn 7163/1-2), 46°33'42,0"N, 23°40'52,2"E, 692 m a.s.l. (gyűjt. Cs. Németh és A. Kovács 17. 7. 2015, HCsn 7164/1-3, 7165/1-3), (gyűjt. Gy. Juhász 7. 7. 2005, HCsn 9337/1-2). **Vidalykő (Mt. Vidolm).** 46°27'06,2"N, 23°30'29,7"E, 1211 m a.s.l. (gyűjt. Cs. Németh és L. M. Tálás 26. 8. 2016, HCsn 8281), 46°27'07,8"N, 23°30'32,9"E, 1219 m a.s.l. (gyűjt. Cs. Németh és L. M. Tálás 26. 8. 2016, HCsn 8282/1-5), 46°27'13,3"N, 23°30'36,2"E, 1233 m a.s.l. (gyűjt. Cs. Németh és L. M. Tálás 26. 8. 2016, HCsn 8283/1-3). **Ordaskő (vârful Ardascheia).** 46°26'29,4"N, 23°31'29,0"E, 964 m a.s.l. (gyűjt. Cs. Németh és L. M. Tálás 26. 8. 2016, HCsn 8290/1-3), 46°26'38,9"N, 23°31'32,1"E, 1109 m a.s.l. (gyűjt. Cs. Németh és L. M. Tálás 26. 8. 2016, HCsn 8291). **Remete-szurdok (Cheile Rimetului).** 46°17'43"N, 23°28'07"E, 465 m a.s.l. (gyűjt. Cs. Németh és L. M. Tálás 20. 9. 2018, HCsn 9497).

Öreghavas (Muntele Mare)

Runki-szoros (Cheile Runcului). 46°30'28"N, 23°26'24"E, 430 m a.s.l. (gyűjt. Cs. Németh és L. M. Tálás 19. 9. 2018, HCsn 9482). **Podságai-szoros (Cheile Poșegii).** 46°27'27"N, 23°23'47"E, 431 m a.s.l. (gyűjt. Cs. Németh és L. M. Tálás 19. 9. 2018, HCsn 9483). **Bélavár (Scârta Belioara).** 46°29'07"N, 23°21'40"E, 804 m a.s.l. (gyűjt. L. M. Tálás, 5. 6. 2018, HCsn 9434), 46°29'07"N, 23°21'40"E, 804 m a.s.l. (gyűjt. Cs. Németh és L. M. Tálás 19. 9. 2018, HCsn 9485), 46°29'48"N, 23°22'56"E, 1188 m a.s.l. (gyűjt. Cs. Németh és L. M. Tálás 19. 9. 2018, HCsn 9491, 9493).

Sorbus dacica KL morfortípus:

Torockói-hegység (Munții Trascăului)

Székelykő (Piatra Secuiului). 46°26'59,3"N, 23°35'19,5"E, 1019 m a.s.l. (gyűjt. Cs. Németh és L. M. Tálás 25. 8. 2016, HCsn 8274/1-2, 8275/1-7), 46°27'00,4"N, 23°35'19,5"E, 1026 m a.s.l. (gyűjt. Cs. Németh és L. M. Tálás 25. 8. 2016, HCsn 8276/1-2, 8277), (gyűjt. L. M. Tálás 25. 5. 2017, HCsn 8698/1, 8698/2). (gyűjt. L. M. Tálás 11. 8. 2015, HCsn 9336/1, 9336/2). **Tilalmas és Vidalykő között.** 46°27'21,6"N, 23°31'55,9"E, 951 m a.s.l. (gyűjt. Cs. Németh és L. M. Tálás

26. 8. 2016, HCsN 8279/1-4). **Vidalykő (Mt. Vidolm)**. 46°27'06,2"N, 23°30'29,7"E, 1211 m a.s.l. (gyűjt. Cs. Németh és L. M. Tálás 26. 8. 2016, HCsN 8280/1-3). **Ordaskő (vârful Ardascheia)**. 46°26'25,6"N, 23°31'25,8"E, 907 m a.s.l. (gyűjt. Cs. Németh és L. M. Tálás 26. 8. 2016, HCsN 8287), 46°26'29,4"N, 23°31'29,0"E, 964 m m a.s.l. (gyűjt. Cs. Németh és L. M. Tálás 26. 8. 2016, HCsN 8288), 46°26'38,9"N, 23°31'32,1"E, 1109 m a.s.l. (gyűjt. Cs. Németh és L. M. Tálás 26. 8. 2016, HCsN 8292, 8295/1-3). **Csáklyakő (Piatra Cetii)**. (gyűjt. olvashatatlan 7. 7. 1882, BP s.n.); 46°15'56,5"N, 23°29'23,0"E, 1115 m a.s.l. (gyűjt. Cs. Németh és L. M. Tálás 27. 8. 2016, HCsN 8298/1-3, 8299/1-6, 8300/1-3). **Kőköz (Cheile Vălişoarei)**. (gyűjt. L. M. Tálás 26. 5. 2017, HCsN 8700/1, 8701/1-2).

Öreghavas (Muntele Mare)

Bélavár (Scărita Belioara). (gyűjt. L. M. Tálás, 5. 6. 2018, HCsN 9435), 46°29'08"N, 23°21'40"E, 819 m a.s.l. (gyűjt. Cs. Németh és L. M. Tálás 19. 9. 2018, HCsN 9486), 46°29'14"N, 23°21'36"E, 904 m a.s.l. (gyűjt. Cs. Németh és L. M. Tálás 19. 9. 2018, HCsN 9487), 46°29'20"N, 23°21'34"E, 926 m a.s.l. (gyűjt. Cs. Németh és L. M. Tálás 19. 9. 2018, HCsN 9488-9489), 46°29'49"N, 23°22'53"E, 1186 m a.s.l. (gyűjt. Cs. Németh és L. M. Tálás 19. 9. 2018, HCsN 9492, 9494), 46°29'42"N, 23°23'01"E, 1083 m a.s.l. (gyűjt. Cs. Németh és L. M. Tálás 19. 9. 2018, HCsN 9495).

Erdélyi-érchegység (Munții Mtaliferi)

Vulkán-hegy (Buceş-Vulcan). 46°14'10"N, 22°57'46"E, 1054 m a.s.l. (gyűjt. Cs. Németh és L. M. Tálás 18. 9. 2018, HCsN 9478-9481). **Tótfaludi (Tăut) várrom**. 46°04'55"N, 23°26'46"E, 581 m a.s.l. (gyűjt. Cs. Németh és L. M. Tálás 20. 9. 2018, HCsN 9499).

F16. táblázat: Összesítő táblázat a *Sorbus dacica* s.l. KL morfortípus ploidia szintjének meghatározásáról áramlási citometriás (FCM) módszerrel. Standard: *Bellis perennis*.

Minta	mean-x MINTA	mean-x STANDARD	MINTA/STANDARD arány	MINTA ploidia	CV MINTA	CV STANDARD
8274	168.82	292.35	0.577458526	3	3.75	2.9
8275	168.6	288.59	0.584219827	3	3.22	2.95
8276	166.98	297.09	0.562051903	3	3.89	2.1
8277	173.8	305.36	0.569164265	3	3.65	2.87
8279	175.39	307.82	0.569781041	3	2.88	2.3
8280	171.13	301.46	0.567670669	3	3.79	2.59
8287	176.06	302.53	0.581958814	3	3.15	2.22
8288	171.32	301.94	0.567397496	3	2.77	1.84
8298	170.23	300.34	0.56679097	3	3.55	2.2

F17. táblázat: Összesítő táblázat a *Sorbus dacica* s.l. KL morfortípus reprodukciós módjának meghatározásáról áramlási citometriás (FCSS) módszerrel. Anyanövény: HCsN 8275. Standard: *Bellis perennis*.

mean-x EMB	mean-x STD	mean-x END	EMB/STD arány	EMBRÍÓ ploidia	END/STD arány	ENDOSPERMIUM ploidia	END/EMB arány	CV-minta	CV-std	CV-emb	EMB:END ploidiás	Reprodukciós mód	Anyai hozzájárulás	Apai hozzájárulás
169.18	305.12	389.64	0.55447	2.9	1.277006	6.7	2.30	4.13	3.28	4.2	3:7	pszeudogámia	3x	1x
170.36	298.73	732.57	0.570281	3.0	2.452281	12.8	4.30	2.25	1.82	2.24	3:13	pszeudogámia, valószínűleg abnormális embriózsák több központi sejtmaggal	3x	4x
170.35	297.58	453.14	0.572451	3.0	1.52275	7.9	2.66	2.31	1.66	2.1	3:8	pszeudogámia	3x	2x
175.36	306.96	583.66	0.57128	3.0	1.90142	9.9	3.33	2.84	2.13	2.66	3:10	pszeudogámia	3x	4x
170.07	296.22	458.11	0.574134	2.99	1.546519	8.1	2.69	2.84	1.79	3.15	3:8	pszeudogámia	3x	2x
174.7	304.79	578.7	0.573182	3.0	1.898684	9.9	3.31	2.75	1.97	2.35	3:10	pszeudogámia	3x	4x
171.24	301.61	746.16	0.567753	3.0	2.473923	12.9	4.36	2.11	1.51	1.99	3:13	pszeudogámia, valószínűleg abnormális embriózsák több központi sejtmaggal	3x	4x
184.63	302.88	586.72	0.609581	3.2	1.937137	10.1	3.18	5.44	1.85	3.64	3:10	pszeudogámia	3x	4x
172.11	299.4	457.26	0.57485	3.0	1.527255	8.0	2.66	3.19	1.91	2.78	3:8	pszeudogámia	3x	2x
177.78	302.5	465.8	0.587702	3.1	1.539835	8.0	2.62	3.06	2.19	3.53	3:8	pszeudogámia	3x	2x
173.66	300.36	570.85	0.578173	3.0	1.900553	9.9	3.29	2.52	1.93	2.46	3:10	pszeudogámia	3x	4x
176.19	305.54	572.58	0.576651	3.0	1.873994	9.8	3.25	3.31	1.93	2.98	3:10	pszeudogámia	3x	4x
175.6	301.51	582.47	0.582402	3.0	1.931843	10.1	3.32	2.99	1.87	1.98	3:10	pszeudogámia	3x	4x
175.93	299.65	589.18	0.587118	3.1	1.966227	10.2	3.35	3.7	2.22	2.7	3:10	pszeudogámia	3x	4x
175.43	302.51	592.98	0.579915	3.0	1.9602	10.2	3.38	2.79	2.49	1.45	3:10	pszeudogámia	3x	4x
177.9	305.49	585.84	0.582343	3.0	1.917706	10.0	3.29	2.96	1.51	2.36	3:10	pszeudogámia	3x	4x
178.73	305.3	595.64	0.585424	3.0	1.950999	10.2	3.33	2.61	1.68	2.2	3:10	pszeudogámia	3x	4x
180.12	306.85	599.99	0.586997	3.1	1.95532	10.2	3.33	3.22	1.99	3.89	3:10	pszeudogámia	3x	4x
192.29	306.92	595.48	0.626515	3.3	1.94018	10.1	3.10	4.38	2.35	2.84	3:10	pszeudogámia	3x	4x