



SZENT ISTVÁN EGYETEM

Kertészettudományi Kar

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

Doktori (PhD) értekezés tézisei

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

.....  
Az iskolavezető jóváhagyása

.....  
A témavezető jóváhagyása

## 1. A MUNKA ELŐZMÉNYEI, KITŰZÖTT CÉLOK

A 250 körüli fajszámmal reprezentált *Sorbus* (berkenye) nemzetség alakgazdagságának hátterében az erőteljes hibridizációs hajlam, a poliploidizáció és az apomixis jelenségei állnak. Európa területéről eddig 201, többnyire szűk elterjedési területtel rendelkező, ún. sztenoendemikus taxon ismert, melyek növényföldrajzi okokra visszavezethető hibridizációs centrumokban csoportosulnak (Kurto et al. 2018). Az európai hibridizációs *hot spot*-okban a rendkívül variábilis *S. aria* agg. (Subg. *Aria*) lokálisan endemikus, poliploid alakjai kereszteződnek a diploid, ivaros szaporodású *S. torminalis*-szal (Subg. *Torminaria*), illetve *S. aucuparia*-val (Subg. *Sorbus*), a magashegységek alhavasi régióiban pedig a *S. chamaemespilus*-szal (Subg. *Chamaemespilus*). A létrejövő hibrid eredetű taxonok rendszerint biparentálisak, génállományuk a Subg. *Aria* genom mellett a fenti három faj egyikének genetikai örökségét is hordozza. Ritkán, valamely biparentális eredetű hibrid tovább kereszteződik egy harmadik „alapfaj” genomját is magába olvasztva. Ilyen hármas hibridizációs múlttal rendelkező taxonok kis számban (9) főleg az Északi-Kárpátok és az Alpok szubalpin területeiről ismertek ( $S. aria$  agg.  $\times S. aucuparia \times S. chamaemespilus =$  Nothosubg. *Chamsoraria*) (Düll 1961, Bernátová és Májovský 2003, Meyer et al. 2005), míg az alacsonyabb régiókat mindössze egyetlen, a Skandináv-Balti térségben széles körben elterjedt faj, a

*S. intermedia*, továbbá a *S. aucuparia*-val visszakereszteződött hibridje, a *S. × liljeforsii* képviseli (*S. aria* agg. × *S. aucuparia* × *S. torminalis* = Nothosubg. *Triparens*) (Kurtto et al. 2018).

Levél- és termés morfológiai bélyegek alapján feltételezhető volt, hogy Kelet- és Délkelet-Európában is élhet három olyan hármas hibridizációval létrejött és apomiktikusan stabilizálódott taxon, melyet ez idáig biparentális hibrid eredetűeknek gondoltak (*S. aria* agg. × *S. aucuparia* és/vagy *S. aria* agg. × *S. torminalis*) (Borbás 1883, Hedlund 1901, Jávorka 1915, Kárpáti 1940, 1960, Popov 1959, Zaikonnikova 1985, Sennikov és Phipps 2013, Somlyay és Sennikov 2016): a *Sorbus dacica* (Erdélyi berkenye) az Erdélyi-szigethegység, a *Sorbus paxiana* (Pax-berkenye) a Bánság sztenoendemikus faja, a *Sorbus tauricola* (Krími berkenye) pedig a Krím-félsziget endemizmusa. Ezeknél a fajoknál a sűrűn molyhos levélfonák a *S. aria* agg., a levélfonák zöldes színe és a termés kissé barnás árnyalata az érés során a *S. torminalis*, a viszonylag mély, ± lekerekített karéjok, illetve a hosszúhajtások levelein levélkepárrá különülő legalsó karéjok pedig a *S. aucuparia* hibridizációs szerepére utalnak. Ezen morfológiai sajátosságok a fajok taxonómiai helyzetének kritikai értékelését vetették fel.

Munkám során a következő célkitűzéseket fogalmaztam meg:

- A biparentális eredetűnek (*S. aria* agg. × *S. aucuparia* és/vagy *S. aria* agg. × *S. torminalis*) vélt, de morfológiai alapon inkább hármass 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 hármass hibridizáció biokémiai (HPLC-ESI-qTOFMS, flavonoid markerek) és molekuláris (cpSSR) módszerekkel történő alátámasztása.
- 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.
- A *Sorbus dacica* és *Sorbus paxiana* ploiditásának és reprodukciós módjának meghatározása áramlási citometria módszerrel (FCM, FCSS).
- A *Sorbus* Nothosubg. *Triparens* hármass hibridizációs fajkeletkezés hipotetikus forgatókönyvének felvázolása.

## 2. ANYAG ÉS MÓDSZER

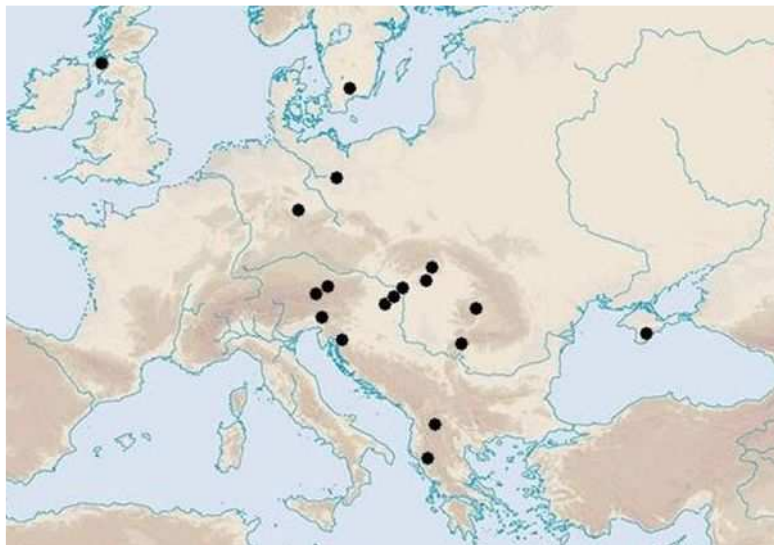
### 2.1. Terepi mintavételezés

A különböző típusú (morfológiai, biokémiai, molekuláris, áramlási citometriai) vizsgálatokba 37 taxon (a *Sorbus dacica* s.l.

**1. táblázat.** A biokémiai, molekuláris, áramlási citometriás és morfometriai vizsgálatokba bevont taxonok mintaszám összesítő táblázata.

Subgenus/Nothosubgenus	Taxon	Biokémiai vizsgálatok (HPLC)	Molekuláris vizsgálatok (cpSSR)	Áramlási citometriás vizsgálatok (FCM)	Morfometriai vizsgálatok (PCA) (egyed/levél)
<b>Tominaria</b>	<i>S. torminalis</i>	3	1		
<b>Chamaemespilus</b>	<i>S. chamaemespilus</i>	3	1		
<b>Sorbus</b>	<i>S. aucuparia</i>	3	1		
<b>Aria</b>	<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. vojdae</i>	3	2		
	<b>Chamaespilaria</b>	<i>S. x ambigua</i>	3	2	
<b>Soraria</b>	<i>S. arranensis</i>	1	1		
	<i>S. austriaca</i>	3	2		
	<i>S. borbasii</i>	3	2		
	<i>S. dacica</i> KL morfotípus	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. x thuringiaca</i>	3	2		
<i>S. tuzsoniana</i>	3	2			
<b>Tomaria</b>	<i>S. badensis</i>	2	2		
	<i>S. bakonyensis</i>	3	2		
	<i>S. balatonica</i>	2	2		
	<i>S. bohemica</i>	2	2		
	<i>S. gayeriana</i>	3	2		
	<i>S. pelsoensis</i>	3	2		
	<i>S. pseudolatifolia</i>	3	2		
	<i>S. semincisa</i>	4	2		
<b>Triparens</b>	<i>S. dacica</i> SZL morfotípus	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		
<b>Összesen:</b>	<b>37</b>	<b>114</b>	<b>63</b>	<b>32</b>	<b>21/79</b>

esetében 2 – egy széleslevelű: SZL és egy keskenylevelű:KL – morfortípust) Európa különböző területeiről származó mintáját vontam be (1. táblázat, 1. ábra).



**1. ábra.** A vizsgálatokba bevont *Sorbus* taxonok származási helyei.

## 2.2. Morfológiai vizsgálatok (PCA)

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.

A *Sorbus dacica* s.l. morfológiai variabilitásának igazolására többváltozós, 14 levélmorfológiai paraméterre épülő morfometriai analízist végeztem. A főkomponens elemzéshez R version 3.4.1 szoftvert használtam.

### **2.3. Biokémiai vizsgálatok (HPLC-ESI-qTOFMS)**

A minták előkészítését követően a kromatográfias elválasztás Phenomenex Kinetex C18, 4,6×150 mm, 2,6 µm oszlopon történt (Phenomenex, Macclesfield, UK) Agilent 1200 nagy teljesítményű folyadékkromatográf (HPLC) rendszerrel 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 minták vizsgálatához Agilent 1200 HPLC rendszerrel kapcsolt duál elektroporlasztásos ionforrással (ESI) és diódasoros detektorral (DAD) felszerelt Agilent (Santa Clara, CA USA) 6530 kvadрупól-repülési idő mérésén alapuló tömegspektrométert (q-TOFMS) használtunk. 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.



## **2.4. Molekuláris vizsgálatok (cpSSR)**

A DNS kivonás szilika-gélben szárított levélmintákból, CTAB protokoll alapján történt. 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 használtam és amplifikáltam Chester et al. (2007) alapján. A kromatogramok kiértékelését Peak Scanner v1.0 (Thermo Fisher Scientific, MA, Waltham, USA) program segítségével végeztem.

## **2.5. Áramlási citometriás vizsgálatok (FCM, FCSS)**

### **2.5.1. Ploidia szint meghatározás (FCM)**

A vizsgált *Triparens* minták genomméretének becslését (ploidia szintjének meghatározását) frissen gyűjtött levélmintákból áramlási citometriás módszerrel, DAPI (4',6-diamidino-2-fenilindol dihidroklorid) fluoreszcens festéssel végeztük. Belső standardként *Bellis perennis*-t ( $2C=3,38$  pg) vagy *Carex acutiformis*-t ( $2C=0,82$  pg) használtunk. A mintaelőkészítést követően a minta fluoreszcencia intenzitását egy 365 nm UV LED-del felszerelt CyFlow ML (Partec GmbH, Münster, Németország) áramlási citométerrel mértük. 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 kariológiaiilag ellenőrzött minták alapján határoztuk meg. (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.

### **2.5.2. 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. 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).

### 3. EREDMÉNYEK

#### 3.1. Biokémiai vizsgálatok (HPLC-ESI-qTOFMS)

##### 3.1.1. Flavon O-glükozid (Apigenin O-glükuronsav)

A hibridizációs folyamatokban résztvevő alapfajok közül a *Sorbus torminalis* (Subg. *Torminaria*) kizárólagos biokémiai markere. 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 (Nothosubg. *Tormaria*). A korábbi, hasonló jellegű munkák eredményeivel (Chalice és Kovanda 1978, Jankun 1993) összehangban a vegyület detektálható volt a bizonyítottan hármass hibrid eredetű *Sorbus intermedia* leveleiben is (Nothosubg. *Triparens*). Az apigenin O-glükuronsavat kimutattuk továbbá a *Sorbus dacica*, a *Sorbus paxiana* és a *Sorbus tauricola* esetében is. Ezen taxonok szülőfajai között tehát a *Sorbus torminalis*, mint hibridképző faj jelenléte valószínűsíthető. A vegyületet nem detektáltuk a hibridizációs fajkeletkezésben résztvevő többi, ún. alapfajban (*Sorbus aria*, *Sorbus aucuparia*, *Sorbus chamaemespilus*), sem azok egymással alkotott hibridjeiben (Nothosubg. *Soraria*, Nothosubg. *Chamaespilaria*) (2. táblázat).

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

Subgenus/Nothosubgenus	Taxon	Száraz levelek átlagolt vitézín tartalma (mg/g)	Száraz levelek átlagolt apigenin O-glikuronsav tartalma (lincenzátás; millióg beötésszám/másodperc)	Flavonoid profil
<b>Torminaria</b>	<i>S. torminalis</i>	0.368	19.982	TORMINALIS
<b>Chamaemespilus</b>	<i>S. chamaemespilus</i>	3.841	nd	
<b>Sorbus</b>	<i>S. aucuparia</i>	nd	nd	
<b>Aria</b>	<i>S. aria</i> s.str.	nd	nd	
	<i>S. danubialis</i>	nd	nd	
	<i>S. domugledica</i>	0.068	nd	
	<i>S. graeca</i>	nd	nd	
	<i>S. pannonica</i>	0.189	nd	
	<i>S. ulmifolia</i>	nd	nd	
	<i>S. umbellata</i> agg.	0.579	nd	
	<i>S. vajdae</i>	0.030	nd	
<b>Chamaespilaria</b>	<i>S. × ambigua</i>	1.667	nd	
<b>Soraria</b>	<i>S. arranensis</i>	nd	nd	
	<i>S. austriaca</i>	nd	nd	
	<i>S. borbasii</i>	nd	nd	
	<i>S. dacica</i> KL. morfotípus	nd	nd	
	<i>S. hazslinszkyana</i>	nd	nd	
	<i>S. hohenesteri</i>	nd	nd	
	<i>S. macedonica</i> n.p.	nd	nd	
	<i>S. mougeoti</i>	nd	nd	
	<i>S. pseudojennica</i>	nd	nd	
	<i>S. pseudothuringiaca</i>	nd	nd	
	<i>S. pulchra</i>	nd	nd	
	<i>S. × thuringiaca</i>	nd	nd	
	<i>S. tuzsoniana</i>	nd	nd	
<b>Tormaria</b>	<i>S. badensis</i>	0.099	2.027	TORMINALIS
	<i>S. bakonyensis</i>	0.047	5.951	TORMINALIS
	<i>S. balatonica</i>	0.093	3.167	TORMINALIS
	<i>S. bohemia</i>	0.119	1.972	TORMINALIS
	<i>S. gayeriana</i>	0.199	8.801	TORMINALIS
	<i>S. pelsőensis</i>	nd	4.523	TORMINALIS
	<i>S. pseudolatifolia</i>	0.057	5.427	TORMINALIS
	<i>S. semilincsa</i>	0.235	5.346	TORMINALIS
<b>Triparens</b>	<i>S. dacica</i> SZL. morfotípus	0.029	2.530	TORMINALIS
	<i>S. intermedia</i>	0.130	5.315	TORMINALIS
	<i>S. padana</i>	0.206	0.787	TORMINALIS
	<i>S. tauricola</i>	0.551	3.718	TORMINALIS

### 3.1.2. 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 komponens legnagyobb mennyiségben a *Sorbus chamaemespilus* leveleiben detektáltuk, valamint a *S. × ambigua*-ban, a *Sorbus chamaemespilus*-nak *Sorbus aria*-val alkotott hibridjében (Nothosubg. *Chamaespilaria*). A várakozásoknak megfelelően a vizsgált *Sorbus torminalis* és a *Sorbus aria* agg. közötti hibrid eredetű fajok (Nothosubg. *Tormaria*) is tartalmaztak vitexint a *Sorbus pelsoensis* kivételével. A hiányzó vitexin tartalmat a hibridizációk során szétváló flavon O- és C-glükozidokat kódoló génekkel magyarázzák (Challice és Kovanda 1978, 1986). Várakozásainkat igazolta, hogy a faj leírója által morfológiai alapon *Sorbus umbellata* subsp. *banatica* származéknak feltételezett bányai endemizmus *Sorbus domugledica* (Kárpáti 1960) szintén rendelkezik vitexin tartalommal. A vitexin jelenléte más, nem *Sorbus umbellata* származékként értékelt Subg. *Aria* fajok (*Sorbus pannonica* és *Sorbus vajdae*) levelében meglepő eredménynek bizonyult. Erre talán a két faj korábbi időket idéző balkáni genetikai kapcsolatai szolgálhatnak magyarázatul, amikor a *Sorbus umbellata* északi areahatára 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, ami a *Sorbus umbellata* alakkör egyik karakterisztikus morfológiai bélyege. Kárpáti (1960) a *Sorbus danubialis* esetében vázolt fel hasonló filogeográfiai forgatókönyvet, melyet azonban vitexin-alapú vizsgálataink nem támasztanak alá.

A korábbi észleléseket megerősítve a triparentális leszármazású *Sorbus intermedia* (Nothosubg. *Triparens*) levelére szintén mértünk vitexin tartalmat (Chalice és Kovanda 1978). 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 – *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 Nothosubg. *Soraria* alnemzetség taxonjainál nem igazolták a vitexin jelenlétét (**2. táblázat**).

### 3.2. Molekuláris vizsgálatok (cpSSR)

Az egyszerű levelű alapfajok, a *Sorbus torminalis*, a *Sorbus chamaemespilus*, valamint a Subg. *Aria* valamennyi taxonja meglehetősen egyhangú képet mutat mind az *rpl16*, mind a *trnT-L* lókuszon. A hibridizációs mátrix negyedik alapeleme, az összetett levelű *Sorbus aucuparia* kloroplasztisza mindkét vizsgált lókuszon nagymértékben különbözik a hibridizációban szerepet játszó összes többi alapfaj kloroplasztizától. A hibrid eredetű alnemzetségek közül a Nothosubg. *Chamaespilaria* és a Nothosubg. *Tormaria* fajokra is alacsony fokú polimorfizmus jellemző a vizsgált lókuszosokon a génállományukat alkotó alapfajokhoz (*Sorbus torminalis*, *Sorbus chamaemespilus*, Subg. *Aria*) hasonló fragmenshosszakkal. A morfológiai bélyegekre alapozva *Soraria* alnemzetséghez sorolt valamennyi vizsgált taxon *aucuparia*-típusú kloroplasztisszal rendelkezik, 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*, továbbá a *Sorbus dacica*, *Sorbus paxiana* és *Sorbus tauricola*, meggyőző módon kijelölve a *Sorbus aucuparia*-t, mint anyai szülőt a szülőfajok között (3. táblázat). Eredményeink összhangban vannak a korábbi irodalmi forrásokban közöltekkel (Chester et al. 2007, Uhrinová et al. 2017).

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

Subgenus/Nothosubgenus	Taxon	rpl16 locus (bp)	trnT-L locus (bp)	Kloroplasztisz típus
<b>Torminaria</b>	<i>S. torminalis</i>	146	272	
<b>Chamaemespilus</b>	<i>S. chamaemespilus</i>	141	271	
<b>Sorbus</b>	<i>S. aucuparia</i>	110	238	<b>AUCUPARIA</b>
<b>Aria</b>	<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	
<b>Chamaespilaria</b>	<i>S. x ambigua</i>	141	272	
<b>Soraria</b>	<i>S. arranensis</i>	109	238	<b>AUCUPARIA</b>
	<i>S. austriaca</i>	109	238	<b>AUCUPARIA</b>
	<i>S. borbasii</i>	111	238	<b>AUCUPARIA</b>
	<i>S. dacica</i> KL morfortípus	109	238	<b>AUCUPARIA</b>
	<i>S. hazslinszkyana</i>	109	238	<b>AUCUPARIA</b>
	<i>S. hohenersteri</i>	108	238	<b>AUCUPARIA</b>
	<i>S. macedonica</i> n.p.	109	238	<b>AUCUPARIA</b>
	<i>S. mougeotii</i>	109	238	<b>AUCUPARIA</b>
	<i>S. pseudofennica</i>	109	238	<b>AUCUPARIA</b>
	<i>S. pseudothuringiaca</i>	109	238	<b>AUCUPARIA</b>
	<i>S. pulchra</i>	110	238	<b>AUCUPARIA</b>
	<i>S. x thuringiaca</i>	109	238	<b>AUCUPARIA</b>
	<i>S. tuzsoniana</i>	109	238	<b>AUCUPARIA</b>
<b>Tormaria</b>	<i>S. badensis</i>	143	273	
	<i>S. bakonyensis</i>	144	273	
	<i>S. balatonica</i>	144	273	
	<i>S. bohemia</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	
<b>Triparens</b>	<i>S. dacica</i> SZL morfortípus	111	238	<b>AUCUPARIA</b>
	<i>S. intermedia</i>	111	238	<b>AUCUPARIA</b>
	<i>S. paxiana</i>	112	238	<b>AUCUPARIA</b>
	<i>S. tauricola</i>	111	238	<b>AUCUPARIA</b>



### **3.3. Áramlási citometriás vizsgálatok (FCM, FCSS)**

#### **3.3.1. 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 (Pellicer et al. 2012, Zaikonnikova és Kipiani 1980). A *Sorbus intermedia* tetraploiditását mi is megerősítettük. A *Sorbus dacica* és a *Sorbus paxiana* ploidia szintje ez idáig ismeretlen volt, méréseink alapján mindkét faj tetraploidnak bizonyult.

#### **3.3.2. Reprodukciós mód meghatározás (FCSS)**

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

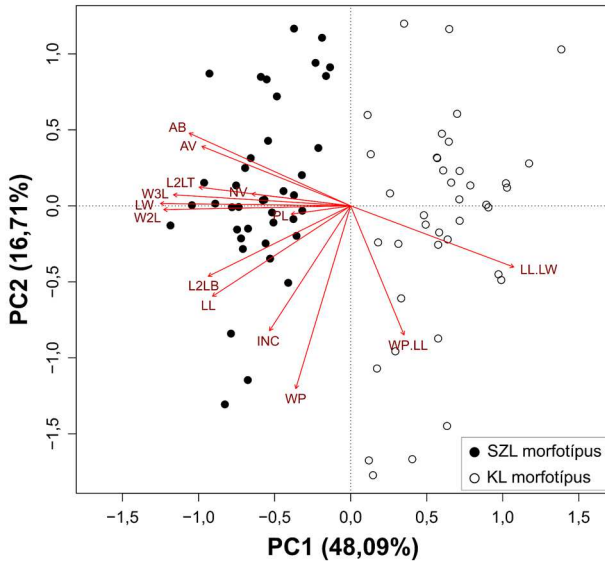
A vizsgált *Sorbus intermedia* magok embriói egyöntetűen tetraploidok voltak, az embriókhoz tartozó endospermium minden esetben dodekaploid volt, ami tetraploid hím gaméta általi megtermékenyítésére utal. A vizsgált *Sorbus dacica* magok embriói egyöntetűen tetraploidok voltak, csakúgy, mint az anyanövény szomatikus sejtjei. 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.

Ahogy az anyanövény szomatikus sejtjei, úgy minden vizsgált *Sorbus paxiana* embrió is tetraploidnak bizonyult. Az endospermium legnagyobb részben dodekaploid, undekaploid vagy dekaploid volt, tetraploid, triploid, illetve diploid pollen hozzájárulással.

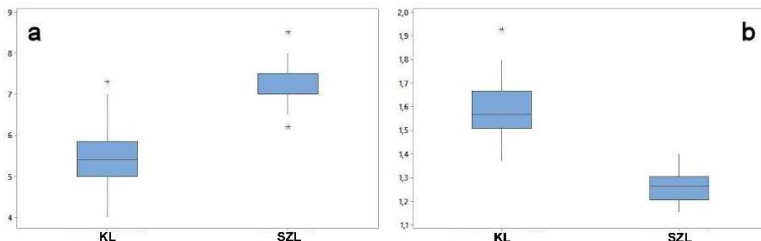
### **3.4. A *Sorbus dacica* s.l. taxonómiai revíziója**

#### **3.4.1. A *Sorbus dacica* s.l. morfológiai variabilitása**

A morfometriai elemzés alapján mind levél-, mind termés morfológiai szempontból a *Sorbus dacica* s.l. két morfortípusa különíthető el. A levél morfológiai alapú főkomponens elemzés alapján a vizsgálatba bevont minták két, egymástól határozottan elkülönülő csoportot alkottak, mutatva a *Sorbus dacica* SZL és KL morfortípusának levél morfológiai alapú differenciálódását. Az első két tengely a teljes variancia 48.09 %, illetve 16.71 %-át magyarázza (**2. ábra**). Az első főkomponens tengelyével a 14 kvantitatív karakter közül leghatározottabban korreláló morfológiai jellemző a levéllemez szélessége (LW) és a levélhosszúság/levél szélesség aránya (LL/LW). A két morfortípus e két levélalaktani jellemző értékei alapján átfedést alig mutatva jól elkülöníthető egymástól (**3. ábra**).



**2. ábra.** A *Sorbus dacica* s.l. SZL (●) és KL (○) morfortípusának levélmorfológiai alapú főkomponens analízise (PCA). Az első két tengely a teljes variancia 48.09 %, illetve 16.71 %-át magyarázza. Az első főkomponens tengelyével a leghatározottabban korreláló morfológiai jellemző a levéllemez szélessége (LW) és a levélhosszúság/levélszélesség aránya (LL.LW).



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

### **3.4.2. 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, tehát ezen alak szülőfajai között a *Sorbus torminalis* is szerepel. Ezzel szemben a KL morfortípus leveleiben nem találtunk apigenin O-glükuronsavat, így vélhetően ez az alak nem *Sorbus torminalis* származék (**2. táblázat**).

### **3.4.3. A *Sorbus dacica* s.l. kloroplasztisz variabilitása**

A SZL morfortípus 111 bp, a KL típus 109 bp fragmenshosszal rendelkezik az *rpl16* lókuszban, a *trnT-L* lókuszt mindkét morfortípusnál 238 bp hosszúságú (**3. táblázat**), tehát mindkét alakot *aucuparia*-típusú kloroplasztisz jellemzi.

### **3.4.4. A *Sorbus dacica* s.l. citotípus variabilitása**

#### **3.4.4.1. Ploidia szint**

A *Sorbus dacica* két eltérő morfortípusa különböző ploidia szintet képvisel. Az SZL alak tetraploid, a KL morfortípus pedig triploid.

#### **3.4.4.2. Reprodukciós mód**

A vizsgált magminták alapján mind az SZL alak, mind pedig a KL morfortípus reprodukciós módja pszeudogámia, az

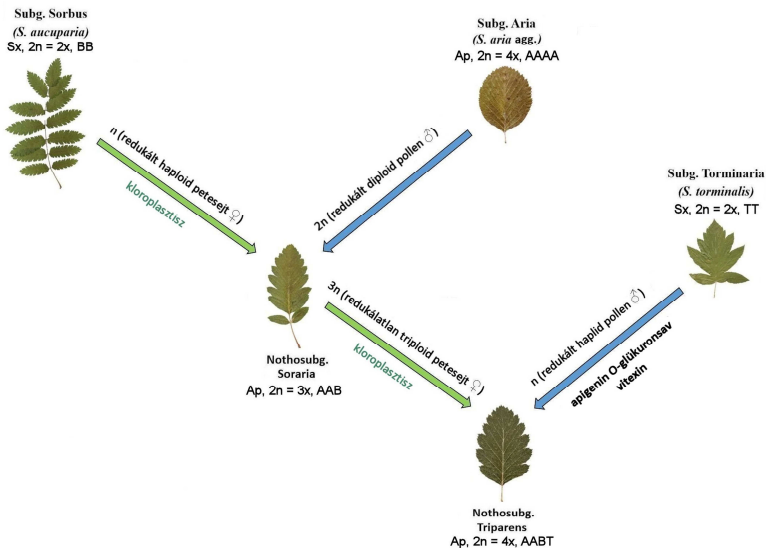
embrióképzés hím genetikai hozzájárulás nélkül történik. Az endospermium képzés SZL esetében tetraploid, triploid, illetve diploid pollen hozzájárulással, KL esetében pedig tetraploid, triploid, valamint haploid pollen hozzájárulással történt.

## 4. KÖVETKEZTETÉSEK ÉS JAVASLATOK

### 4.1. *Sorbus Triparens* fajkeletkezés hipotetikus forgatókönyve

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 **4. ábra** szemlélteti. A többlépcsős hibridizáció első lépéseként a diploid és ivaros *Sorbus aucuparia* mint petesejt donor (haploid petesejt hozzájárulással) kereszteződött egy a *Sorbus aria*-csoportba tartozó tetraploid apomikta taxonnal (diploid pollen hozzájárulással) létrehozva egy anyai ágon örökölt *aucuparia*-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 kloroplasztiszát, hibridizált az ivaros és diploid *Sorbus torminalis*-szal (haploid pollen hozzájárulással), örökölve attól az apigenin O-glükuronsav és vitexin szintézis génjeit.



**4. 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).

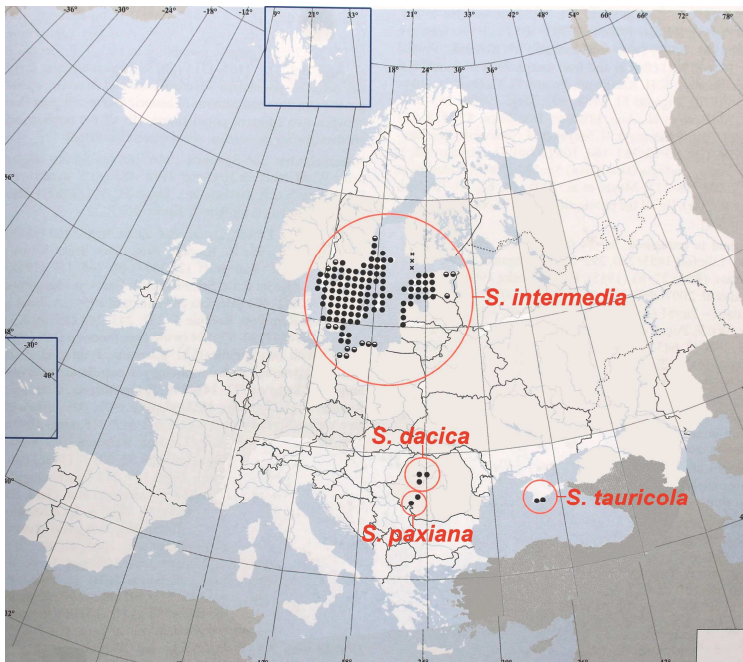
Az így létrejövő tetraploid triparentális hibrid tehát *aucuparia*-típusú kloroplasztiszú és apigenin O-glükuronsav, valamint vitexin szintézisre is képes. A hibridizáció első lépcsőjében a *Sorbus aria* s.str.-tól származó, redukálatlan diploid pollen hozzájárulás elég valószínűtlen. Lepší at al. (2016) 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 szimpatrikusan 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).

#### **4.2. Chorológiai és növényföldrajzi 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, tömbszerű Dél-Skandináv-Balti area (*Sorbus intermedia*) mellett a kelet-délkelet-európai térségre is kiterjesztette (5. ábra).





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

### **4.3. Taxonómiai és nevezéktani következtetések**

#### **4.3.1. A *Triparens* alnemzetség taxonómiai és nevezéktani helyzete**

A nemzetség polifiletikus leszármazása a 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 hibrid eredetű taxon pontos rendszertani pozíciója egyelőre nem mindig meggyőző módon tisztázott. Sennikov és Kurtto (2017) a hibridogén alnemzetségeket is génusz szintre emelték és a triparentális *Triparens* alnemzetség taxonjaira bevezették a *Borkhausenia* nevet. Így a már korábban bizonyítottan *Sorbus aria* agg. × *Sorbus aucuparia* × *Sorbus torminalis* eredetű *Sorbus intermedia*-t *Borkhausenia intermedia* (Ehrh.) Sennikov & Kurtto néven újrakombinálták. Újabb 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. × *Sorbus aucuparia* hibridekre bevezetett *Hedlundia* nemzetségbe helyezték, míg a *Sorbus paxiana* és *Sorbus tauricola* fajokat a *Sorbus aria* agg. × *Sorbus torminalis* hibrideket összefogó, szintén biparentális *Karpatiosorbus* 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.

#### **4.3.2. A *Sorbus dacica* s.l. taxonómiai és nevezéktani helyzete**

A 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. A *trnT-L* és az *rpl16* lókuszek fragmenshosszban mindkét típusnál egyaránt 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 (14–17 mm átmérőjű), 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 molyosságában mutatkozik. KL típus fehéresszürke levélfonáka, kisebb termése (13–14 mm átmérőjű), a vitexint és apigenin O-glükuronsav hiánya mutatja,

hogy a *Sorbus torminalis* nincs KL típus szülőfajai között. Az *aucuparia*-típusú kloroplasztisz viszont jelzi a *Sorbus aucuparia*, mint anyai szülő kulcsszerepét a hibridizációban.

Mindezek alapján megállapítható, hogy a *Sorbus dacica* SZL morfortípusa triparentális eredetű (*Sorbus aria* agg. × *Sorbus aucuparia* × *Sorbus torminalis*) és a *Triparens* alnemzetséghez tartozik, KL morfortípusa pedig biparentális leszármazású (*Sorbus aria* agg. × *Sorbus aucuparia*) és a *Soraria* alnemzetség tagja. SZL morfortípus egyértelműen azonosítható a *Sorbus dacica locus classicusa*-n élő Torda-vidéki egyedekkel és a *Sorbus dacica* s.str. típusával. KL morfortípus taxonómiai helyzete és esetleges faji szintű elkülönítése további vizsgálatokat igényel.

## 5. ÚJ TUDOMÁNYOS EREDMÉNYEK

1. Biokémiai (flavonoid markerek), molekuláris (kloroplasztisz markerek) módszerek és morfológiai markerek segítségével igazoltam az erdélyi *Sorbus dacica* s.str., a bánási *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.
2. 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.
3. 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.

4. Kemotaxonómiai (flavonoid markerek, nagy hatékonyságú folyadékkromatográfia-tömegspektrometria) módszerekkel kimutattuk, hogy a bányai endemizmus *Sorbus domugledica* levele vitexint tartalmaz, ami a szimpatrikus *Sorbus umbellata* subsp. *banatica* korábban morfológiai alapon már feltételezett genetikai örökségére utalhat. A vitexin jelenlétét detektáltuk a bakonyi-vértesi endemizmus *Sorbus pannonica*, valamint a zempléni bennszülött *Sorbus vajdae* leveleiben, ami szintén *Sorbus umbellata* hibridizációs múltat sejtet.
  
5. Kloroplasztisz mikroszatellit markerek fragmenshossz elemzésével megállapítottam, hogy a *Sorbus aucuparia* karakterisztikus kloroplasztisa valamennyi általunk vizsgált és a *Sorbus aucuparia* morfológiai bélyegeit valamilyen mértékben hordozó hibrid eredetű taxon esetében detektálható volt (Nothosubg. *Soraria* és *Triparens*), tehát feltételezhetően valamennyiük anyai szülője a madárberkenye (*Sorbus aucuparia*).

## 6. IRODALOM

- Bernátová D. & Májovský J. (2003): New endemic hybridogeneous species of the genus *Sorbus* in the Western Carpathians. – *Biologia Bratislava* 58: 781–790.
- Borbás V. (1883): Floristikai közlemények. – *Mathematikai és Természettudományi Értesítő* 1(3–4): 81–88.
- 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.
- Challice J. & Kovanda M. (1978): Flavonoids as markers of taxonomic relationships in the genus *Sorbus* in Europe. – *Preslia* 50: 305–320.
- Challice J. & Kovanda M. (1985): A chemotaxonomix survey of *Sorbus umbellata* agg. – *Preslia* 57: 171–174.
- Challice J. & Kovanda M. (1986): Flavonoids of *Sorbus eximia*. – *Preslia* 58: 165–167.
- 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.
- Düll R. (1961): Die *Sorbus*-Arten und ihre Bastarde in Bayern und Thüringen. – *Ber. Bayer. Bot. Ges.* 34: 11–65.

- Hedlund T. (1901): Monographie der Gattung *Sorbus*. – K. Sven. vetensk. akad. handl. 35 (1): 1–147.
- Jankun A. (1993): Evolutionary significance of apomixis in the genus *Sorbus* (Rosaceae). – *Fragmenta Floristica et Geobotanica* 38(2): 627–686.
- Jávorka S. (1915): Kisebb megjegyzések és újabb adatok III. – *Botanikai Közlemények* 14 (3–4): 98–109.
- Jávorka S. (1927): A *Sorbus torminalis* (L.) CR. magyar keverékfajai – *Magyar Botanikai Lapok* 25: 83–90.
- 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.
- Kárpáti Z. (1960): Die *Sorbus*-Arten Ungarns und der angrenzenden Gebiete. – *Feddes Repert.* 62: 71–331.
- 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.
- Lepší M., Vít P., Lepší P., Boublík K. & Suda J. (2008): *Sorbus milensis*, a new hybridogenous species from northwestern Bohemia. – *Preslia* 80: 229–244.
- 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.



- 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.
- Liljefors A. (1953): Studies on Propagation, Embryology, and Pollination in *Sorbus*. – Acta Horti Bergiani 16: 277–329.
- 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.
- Meyer N., Meierott L. & Angerer O. (2005): Beiträge zur Gattung *Sorbus* in Bayern. – Ber. Bayer. Bot. Ges. 75/Suppl.: 5–216.
- 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.
- Popov K. P. (1959): A new species of whitebeams from the Crimea. – Bot. Mater. Gerb. Bot. Inst. Komarova Akad. Nauk SSSR 19: 188–196.
- 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.
- 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>

- 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.
- Sennikov A.N. & Kurtto, A. (2017): A phylogenetic checklist of *Sorbus* s.l. (Rosaceae) in Europe. – Memoranda Soc. Fauna Flora Fennica 93: 1–78.
- 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.
- 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.
- 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.
- Zaikonnikova T. I. (1985): Renaming the Crimean species *Sorbus pseudolatifolia* K. Pop. (Rosaceae). – Novosti Sist. Vyssh. Rast. 22: 136–138.
- 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.

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.

## 7. AZ ÉRTEKEZÉSHEZ KAPCSOLÓDÓ PUBLIKÁCIÓK

### Impakt faktoros folyóiratcikk:

**Németh, Cs., Papp, N., Nosková, J. & Höhn, M. (2019):** Speciation by triparental hybridization in genus *Sorbus* (Rosaceae). – *Biologia Futura* (accepted manuscript)

### Lektorált folyóiratban megjelent közlemény:

**Németh, Cs., Barabits, E. & Bílá, J. (2016):** New *Sorbus* subg. *Tormaria* (*S. latifolia* agg.) species from the southwestern part of the Transdanubian Mountain Range (Keszthely Mts, Hungary). – *Studia bot. hung* 47: 297–318.

**Németh, Cs. (2015):** *Sorbus pelsőensis* (*Sorbus* subgenus *Tormaria*), a new species from the surroundings of Lake Balaton, Hungary. – *Studia Botanica Hungarica* 46 (1): 49–60.

**Németh, Cs. (2015):** Taxonomic revision of *Sorbus pseudosemiincisa* (Rosaceae), a stenoendemic whitebeam from Vértes Mts, Hungary, with the description of a new species, *Sorbus pyricarpa*. – *Studia Botanica Hungarica* 46 (2): 157–174.

**Németh, Cs. (2013):** Hibrid eredetű, bennszülött *Sorbus aria* s. l. × *Sorbus torminalis* taxonok (nothosubgenus *Tormaria*, *S. latifolia* agg.) elterjedése a Bakonyban. – *Kitaibelia* 18 (1–2): 89–104.

**Németh, Cs. (2012):** Two new *Sorbus* (Rosaceae) species from the Bakony Mts, Hungary. – *Acta Botanica Hungarica* 54 (1–2): 131–144.

**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.

Barina, Z., Kerényi-Nagy, V. & **Németh, Cs. (2010):** The herbarium of Endre Jeney IV. Rosaceae. – *Studia Botanica Hungarica* 41: 97–112.

**Németh, Cs.** (2009): Új berkenye (*Sorbus*) kistajok a Vértésből. – Kitaibelia 14 (1): 89–103.

**Németh, Cs.** (2007): Új berkenye kistaj a magyar flórában *Sorbus tobani* Németh. – Flora Pannonica 5: 173–184.

### **Elektronikus publikáció:**

Beech, E., **Németh, C.** & Rivers, M.C. 2017. *Sorbus degenii*. The IUCN Red List of Threatened Species 2017: e.T86091238A86091242. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2017-2.RLTS.T86091238A86091242.en>.

**Németh, C.** & Beech, E. 2017. *Sorbus domugledica*. The IUCN Red List of Threatened Species 2017: e.T101493143A101493165. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2017-2.RLTS.T101493143A101493165.en>.

Rivers, M.C., **Németh, C.** & Beech, E. 2017. *Sorbus gerecseensis*. The IUCN Red List of Threatened Species 2017: e.T79748631A79748635. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2017-2.RLTS.T79748631A79748635.en>.

**Németh, C.** & Beech, E. 2017. *Sorbus herculis*. The IUCN Red List of Threatened Species 2017: e.T101492894A101493005. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2017-2.RLTS.T101492894A101493005.en>.

Beech, E., **Németh, C.** & Rivers, M.C. 2017. *Sorbus karpatii*. The IUCN Red List of Threatened Species 2017: e.T79749185A79749189. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2017-2.RLTS.T79749185A79749189.en>.

Beech, E., **Németh, C.** & Rivers, M.C. 2017. *Sorbus pseudolatifolia*. The IUCN Red List of Threatened Species 2017: e.T86097793A86134728. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2017-2.RLTS.T86097793A86134728.en>.

### **Konferencia összefoglaló (absztrakt):**

**Németh, Cs.** (2014): Apomiktikus *Sorbus* taxonok a Tapolcai-medence bazalt tanúhegyein. – Aktuális Flóra- és Vegetációkutatás a Kárpát-medencében X., Sopron. Absztrakt p. 196

**Németh, Cs.** (2014): *Sorbus*-kutatások a Keszthelyi-hegység területén. – Aktuális Flóra- és Vegetációkutatás a Kárpát-medencében X., Sopron. Absztrakt p. 64–65.

**Németh, Cs.** (2008): Új berkenye kisfajok a Vértesből. – Aktuális Flóra- és Vegetációkutatás a Kárpát-medencében VIII., Gödöllő. – Kitaibelia 13(1): 181.

### **Tudományos könyvrészlet:**

Király, G., **Németh, Cs.** & Somlyay, L. (2018): Records of Rosaceae (*Sorbus*) from Hungary. In: 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.

**Németh, Cs.** (2015): *Sorbus* L. – Berkenye. In Bartha D., Király G., Schmidt D., Tiborcz V., Barina Z., Csiky J., Jakab G., Lesku B., Schmotzer A., Vidéki R., Vojtkó A., Zólyomi Sz. (szerk.) (2015): Magyarország edényes növényfajainak elterjedési atlasza. – Nyugat-magyarországi Egyetem Kiadó, Sopron, 329 pp.

**Németh, Cs.** (2011): *Sorbus* L. — Berkenye. — In: Király, G., Virók, V. & Molnár, V.A. (eds.), Új magyar fűvészkönyv, Magyarország hajtásos növényei, Ábrák: 201—213. Aggteleki Nemzeti Park Igazgatóság, Jósvalfő.

**Németh, Cs.** (2009): *Sorbus* L. — Berkenye. — In: Király, G. (ed.), Új magyar fűvészkönyv, Magyarország hajtásos növényei, Határozókulcsok: 223—229. Aggteleki Nemzeti Park Igazgatóság, Jósvalfő.