

Doktori (PhD) értekezés

***A Dianthus sect. Plumaria (OPIZ) ASCH. et GRAEBN.*
közép-európai fajainak komplex molekuláris taxonómiai
értékelése**

Somogyi Gabriella

Budapesti Corvinus Egyetem,
Növénytani Tanszék és Soroksári Botanikus Kert

Budapest
2013

A doktori iskola

megnevezése: Kertészettudományi Doktori Iskola

tudományága: Növénytermesztési és kertészeti tudományok

vezetője: Dr. Tóth Magdolna, DSc
egyetemi tanár
BCE, Kertészettudományi Kar,
Gyümölcsstermő Növények Tanszék

Témavezetők: Dr.Höhn Mária, CSc
egyetemi docens
BCE, Kertészettudományi Kar
Növénytani Tanszék és Soroksári Botanikus Kert

Prof. Dr. Joachim W. Kadereit
egyetemi tanár
Johannes Gutenberg Universität, Mainz
Institut für spezielle Botanik und Botanischer Garten

A jelölt a Budapesti Corvinus 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

A Budapesti Corvinus Egyetem Élettudományi Testületi Doktori Tanácsának 2013. június 4-i határozatában a nyilvános vita lefolytatására az alábbi Bíráló Bizottságot jelölte ki:

BÍRÁLÓ BIZOTTSÁG:

Elnöke

Bernáth Jenő, DSc, BCE

Tagjai

Bényeiné Himmer Márta, CSc, (nyugd.)

Halász Júlia, PhD, BCE

Csiky János, PhD, PTE

Opponensek

Borhidi Attila, MHAS, PTE

Kalapos Tibor, CSc, ELTE

Titkár

Erős-Honti Zsolt, PhD, BCE

„A legsűrűbb káoszra mindig akkor lehet rábukkanni, ha valaki a rend után kutat.”

— Terry Pratchett —



A kép forrása: VendégVáros archív

Rövidítések és idegen kifejezések jegyzéke

AFLP	amplified fragment length polymorphism = amplifikált fragmentumhossz polimorfizmus
annealing hőmérséklet	a polimeráz láncreakció során az a hőmérsékleti érték, amelyen a primerek bekötődnek a célszekvenciához
BAPS	Bayesian Analysis of Population Structure, Bayes-módszeren alapuló populáció-szerkezet elemzésére szolgáló szoftver
bp	bázispár
BS	bootstrap support = bootstrap támogatottság, ahol a bootstrap kifejezés egyfajta újramintavételezési módszert jelent, amellyel bármilyen mintavételen alapuló statisztikánál meg lehet becsülni a mérés pontosságát
cpDNS	kloroplasztisz DNS
diurnális faj	nappal aktív beporzók által látogatott faj
DNS	dezoxiribonukleinsav
dNTPs	dezinukleozid-trifoszfát mix, a különböző dezoxiribonukleozidok egyenlő arányú keveréke
incomplete lineage sorting	olyan evolúciós mechanizmus, amely gének közötti filogenetikai ellentmondásokat okozhat, ennek következtében két faj elválását követően az egyes gének leszármazása nem mindig konvergál a fajok teljes filogéniájával.
ITS	internal transcribed spacer; a csoportokba rendeződő riboszomális RNS-t kódoló gének közötti átíródó, de fehérjére át nem fordítódó DNS-szakasz
matK	maturáz K gén
MP	maximum parsimony = maximális takarékoság elve
NJ	neighbour joining módszer = szomszéd összevonó módszer
nocturnális faj	éjszaka aktív beporzók által látogatott faj
PCA	főkomponens-analízis
PCR	polymerase chain reaction = polimeráz láncreakció
PP	posterior probability = Bayes módszerrel történő adatelemzéskor használatos valószínűségi érték, amely megadja egy esemény bekövetkezésének valószínűségét, amennyiben egy kapcsolódó esemény már bekövetkezett
psbA	fehérjét kódoló (photosystem II protein D1) kloroplasztisz gén
spacer	gének közötti átíródó, de fehérjére nem fordítódó DNS-szakasz
trnH	transzfer RNS-t kódoló kloroplasztisz gén

trnK

transzfer RNS-t (tRNS-Lys) kódoló kloroplasztisz gén

U (unit)

a definíció szerint 1 unit az az enzimmennyiség, amely 10 nmol dNTP beépülését katalizálja (sav-oldhatatlan formában), 30 perc alatt 74°C-on

WU (Weiss-Unit)

a definíció szerint 1 WU az az enzimmennyiség, amely katalizálja 1 nmol 32P-ATP átalakulását, 20 perc alatt, 37°C-on. 1 ligációs egység = 0,015 Weiss unit

TARTALOMJEGYZÉK

1.	BEVEZETÉS.....	9
2.	CÉLKITŰZÉS	11
3.	IRODALMI ÁTTEKINTÉS.....	12
3.1.	<i>A kutatási téma aktualitása</i>	12
3.2.	<i>Előzmények és a taxonómiai háttér</i>	13
3.3.	<i>A Plumaria szekció európai fajainak taxonómiai értékelése</i>	16
3.4.	<i>Poliploidia mint a fajképződés motorja.....</i>	19
3.5.	<i>A hibridizáció szerepe a szegfűfajok kialakulásában</i>	21
3.6.	<i>Vikarizmus elméletek</i>	24
3.6.1.	<i>Magyar kutatók vikarizmus elméletei</i>	26
3.7.	<i>A fajkonceptiók változása a közép-európai tollas szegfűveknél</i>	28
3.8.	<i>A fajkonceptiók változása a hazai tollas szegfűveknél.....</i>	29
3.9.	<i>Beporzásbiológiai megfigyelések</i>	32
4.	ANYAG ÉS MÓDSZER.....	35
4.1.	<i>Morfológiai vizsgálatok módszertana</i>	35
4.1.1.	<i>Morfometriai vizsgálatok módszertana</i>	35
4.1.2.	<i>Mikromorfológiai vizsgálatok módszertana</i>	36
4.2.	<i>Molekuláris genetikai vizsgálatok módszertana.....</i>	38
4.2.1.	<i>DNS-izolálás.....</i>	38
4.2.2.	<i>Szekvencia alapú vizsgálatok módszertana</i>	38
4.2.2.1.	<i>A vizsgált DNS-szakaszok felszaporítása</i>	38
4.2.2.2.	<i>A PCR-termékek tisztítása és szekvenálása</i>	40
4.2.2.3.	<i>A szekvenciák statisztikai kiértékelése</i>	41
4.2.3.	<i>AFLP vizsgálatok módszertana</i>	41
7.	táblázat: Az AFLP analízis során használt adapterek és primerek bázissorrendje.....	42
4.2.4.	<i>Mikroszatellit vizsgálatok módszertana</i>	44
4.2.4.1.	<i>Mikroszatellit adatok kiértékelése</i>	45
4.3.	<i>Nevezéktani vizsgálatok módszertana</i>	46
4.4.	<i>Beporzásbiológiai megfigyelések módszertana</i>	47

5.	EREDMÉNYEK.....	48
5.1.	<i>Morfológiai vizsgálatok eredményei</i>	49
5.1.1.	<i>Morfometriai vizsgálatok eredményei</i>	50
5.1.2.	<i>Mikromorfológiai bélyegek vizsgálatának eredményei</i>	53
5.2.	<i>Molekuláris genetikai eredmények</i>	57
5.2.1.	<i>Szekvencia analízis eredményei</i>	57
5.2.2.	<i>AFLP vizsgálatok eredményei</i>	58
5.3.	<i>Nevezéktani vizsgálatok eredményei</i>	64
5.3.1.	<i>Az István király szegfű nevezéktani problémái</i>	64
5.3.2.	<i>A hazai taxonok természetvédelmi besorolása</i>	66
5.4.	<i>Beporzásbiológiai megfigyelések eredményei</i>	67
6.	EREDMÉNYEK MEGVITATÁSA.....	70
6.1.	<i>Morfológiai vizsgálatok eredményeinek értékelése</i>	70
6.2.	<i>Molekuláris genetikai vizsgálatok eredményeinek értékelése</i>	71
6.2.1.	<i>A szekvencia alapú eredmények értékelése</i>	71
6.2.2.	<i>AFLP eredmények értékelése</i>	74
6.2.3.	<i>Mikroszatellit eredmények értékelése</i>	75
6.3.	<i>Nevezéktani vizsgálatok eredményeinek értékelése</i>	77
6.3.1.	<i>A nevezéktani problémák természetvédelmi vonatkozásai</i>	78
6.4.	<i>Beporzásbiológiai megfigyelések eredményeinek értékelése</i>	79
6.5.	<i>Új tudományos eredmények</i>	83
7.	ÖSSZEFOGLALÁS	85
8.	SUMMARY	88
	MELLÉKLETEK	92
	M1: Irodalomjegyzék	92
	M2: A morfometriai vizsgálatoknak alávetett 11 tollas szegfű taxon (sect. <i>Plumaria</i>) élőhelyi adatai.....	105
	M3: Az általunk újonnan szekvenált <i>Dianthus</i> taxonok génbanki adatai	107
	M4: GeneBank-ból származó taxonok neve és a szekvenciák sorszáma.	111
	M5: Az AFLP analízisben vizsgált <i>Dianthus</i> minták taxonómiai szinopszisa a gyűjtési adatokkal. ^a Az általunk begyűjtött minták jelölése.....	113
	M6: A mikroszatellit vizsgálathoz begyűjtött <i>Dianthus</i> minták élőhelyi adatai.	116

M7: Maximális Parszimónia kladogram a kombinált ITS és trnK-matK, trnH-psbA, valamint trnH-psbA kloroplasztisz szekvencia adatok alapján.	117
M8: Bayes kladogram a kombinált ITS és trnK-matK, trnH-psbA, valamint trnH-psbA kloroplasztisz szekvencia adatok alapján.	118
M9: Az AFLP-adatok NJ-cladogrammja, az OTU-k feltüntetésével.	119
M10: A mikroszatellit eredmények főkomponens analízise (PCA), PAST szoftverrel	120
M11: Különböző szegfűfajok beporzásbiológiai adatai	121

1. BEVEZETÉS

A *Dianthus* nemzetség taxonómiai szempontból kevésbé kutatott növénycsoportnak számít. Összességében az egész nemzetségről elmondható, hogy a nevezéktani és rendszertani nehézségek miatt a taxonok helyzete kritikus és revíziót igényel, ráadásul a teljes szegfű nemzetséget feldolgozó tudományos igényű munka Williams óta (1893) nem készült.

A *Dianthus* szekció *Plumaria* (Opiz) Asch. et Graebn. közép- és délkelet-európai fajainak korszerű módszerekkel történő molekuláris vizsgálata több szempontból aktuálissá vált az utóbbi időben. A szekcióba tartozó taxonok elkülönítésében a mai napig nincs egyező álláspont, és bár a szekció morfológiailag egységes, nem áll rendelkezésünkre olyan egyértelmű határozóbélyeg, amely alapján fajai egyértelműen elkülöníthetők lennének egymástól. Arra nézve sincs konszenzusos álláspont, hogy pontosan hány faj tartozik a szekcióba, illetve adott esetben mit is tekintünk fajnak, ugyanis a különböző szerzők felfogása eltérő: egyes taxonoknak bizonyos szerzők önálló faji rangot adnak, míg mások csupán alfajnak tekintik őket. Emiatt mind nevezéktanuk, mind a fajok chorológiája sok tisztázatlan kérdést vet föl.

Bár a *Plumaria* szekcióba tartozó taxonok szimpatrikusan is előfordulhatnak és hibridogén zónák is léteznek (Weiss és mtsai. 2002), a fajokra többnyire földrajzi és ökológiai vikariánsokként tekintettek az elődök. A Kárpát-medencében és az azt övező térségben florisztikailag, ökológiailag és élőhelyileg is jól definiálható taxonokként kezelték őket. Ezért vizsgálataink kezdetén úgy véltük, hogy a jól kiválasztott élőhelyekről gyűjtött, izolált populációkból vett minták molekuláris genetikai vizsgálata jó eredményeket hozhat a rokonsági kapcsolatok tisztázásában, és választ adhat areatörténeti kérdésekre is.

A *Plumaria* szekció morfológiailag közelálló, de ökológiailag és florisztikailag jól elkülönülő fajai mindig is fontos példafajként szerepeltek flóra- és vegetációtörténeti események leírásánál, különösképpen a posztglaciális időszak történéseit vázoló elméletekben, mint az Ősmátra elmélet (Borhidi 1997). Éppen a molekuláris kutatások fejlődésének korszakában válhat lehetővé a térséggel kapcsolatos filogeográfiai kérdések megválaszolása.

A téma külön jelentősége a fentebb említetteken kívül, hogy a szekcióba tartozó szegfűfajok szinte kivétel nélkül védettek, így a rokonsági viszonyok felderítése

konzervációbiológiai szempontból is fontos segítséget nyújthat egy, a jelenleginél megfelelőbb védelmi stratégia kidolgozásában.

2. CÉLKITŰZÉS

A *Dianthus* sect. *Plumaria* (Opiz) Asch. et Graebn. közép- valamint délkelet-európai fajainak morfológiai, molekuláris genetikai és megporzásbiológiai vizsgálatával célul tűztem ki:

1. A *Plumaria* szekció monofiletikus eredetének igazolását vagy elvetését.
2. A szekció fajai közti rokonsági kapcsolatok tisztázását.
3. A szekció közép-európai taxonjainak morfológiai bélyegek és molekuláris markerek alapján való elkülöníthetőségének igazolását.
4. A nevezéktani problémák, fajhatár-kérdések és a filogenetikai kapcsolatok tisztázását.
5. A fehér tollas szirm kialakulásában szerepet játszó ökológiai okok felderítését.
6. A virágmorfológia és a beporzási típus kapcsolatának tisztázását a *Dianthus plumarius* L. faj esetében.

3. IRODALMI ÁTTEKINTÉS

3.1. A kutatási téma aktualitása

A korszerű molekuláris genetikai módszerek alkalmazása a botanikai kutatásokban egyre inkább elterjedté vált az utóbbi évtizedben, új lendületet adva a hazánkban korábban kissé mellőzött tudományterületnek, a növényi taxonómiának. A közelmúltban született DNS-szekvencia alapú molekuláris kladisztikai eredmények nagyban átrendezték a növényvilág rendszerét (zárvatermők leszármazási viszonyai: Soltis és mtsai. 1999; Angiosperm Phylogeny Group 2003; 2009; stb.; Caryophyllales renden belüli leszármazási viszonyok: Downie és mtsai. 1997; Meimberg és mtsai. 2000; Cuénoud és mtsai. 2002; Nepokroeff és mtsai. 2002; Smitsen és mtsai. 2002; Fior és mtsai. 2006; Brockington és mtsai. 2009; stb.).

Számos esetben azt tapasztalhattuk, hogy a molekuláris kutatások megerősítették a botanikus elődök hipotéziseit, melyek az egyes taxonok morfológiai, ökológiai és chorológiai megfigyelésein alapultak (Borhidi 2008a, 2008b; 2012). Sok más esetben azonban a hagyományos eszközök nem voltak elégségesek az adott taxon pontos leszármazási viszonyainak megállapításához. Ennek több oka is lehet, például:

- Kiszámú megbízható morfológiai határozóbélyeg áll rendelkezésre az adott taxon esetében.
- A diverzifikáció recens fajképződés és/vagy gyors radiáció következménye (pl. Després és mtsai. 2003).
- Múltbéli hibridizációs esemény(ek), retikuláris evolúció (Brochmann és mtsai. 2000; Vriesendorp és Bakker 2005).
- Sajátságos meiózis vagy apomixis miatt bekövetkező speciális öröklésment (mint például a *Rosa* génusz ún. „*canina meiózisa*”, aminek következtében az utódban mindig az anyai genom kerül túlsúlyba az apaival szemben (Nybom és mtsai. 2004)), stb.

A fent említett esetekben célravezető megoldás lehet a molekuláris módszerek alkalmazása, mivel a DNS-ből igen nagy mennyiségű információ nyerhető ki, távolság- és karakteralapú egyaránt. Ezek előnye, hogy a genomban felhalmozódott információ alapján rekonstruálhatóvá válik az adott taxon eredete és areatörténete. Amennyiben megbízható

eredetű fosszilis leletek is rendelkezésre állnak, akár lehetséges az adott faj kialakulásának datálása is az úgynevezett molekuláris óra elmélet segítségével.

3.2. *Előzmények és a taxonómiai háttér*

A *Dianthus* L. nemzetség (Caryophyllaceae) holarktikus elterjedésű génusz, amely mintegy 300 fajt foglal magába. A nemzetség legnagyobb elterjedési központja a Mediterrán térségben található (~150 fajjal) és csupán néhány képviselője fordul elő a Capensis flórabirodalomban (~ 20), valamint Afrika trópusi klímájú területein (~ 10 taxon).

A *Dianthus* nemzetség első részletes rendszertani feldolgozása Williams nevéhez köthető (1893). Számos nemzetség alatti kategóriát különített el. A szegfű fajokat 3 alnemzetség 8 szekciójának 22 szubszekciójába sorolta be. Williams rendszerét többen bírálták (Carolin 1957; Hooper 1959), annak mesterséges volta miatt, hogy a fajokat megbízhatatlan, nem stabil morfológiai bélyegek alapján sorolta a különböző rendszertani kategóriákba. Ennek ellenére mindezidáig ez tekinthető a *Dianthus* nemzetség legteljesebb feldolgozásának, amit még manapság is hivatkoznak tudományos munkákban (Andersson-Kottó és Gairdner 1931; Romo 1992; Valente és mtsai. 2010; Balao és mtsai. 2011a).

A *Dianthus* nemzetség esetében általánosan elmondható, hogy viszonylag kevés azon biztos morfológiai bélyegek száma, amelyek alapján a nemzetségen belüli rokonsági kapcsolatok pontosan feltárhatóak lennének. Rohweder (1934) a szegfűfajokat a kromatin/sejtmag mennyiségi aránya alapján próbálta rendszerezni. Ez a módszer azonban szintén nem volt célravezető, hiszen e szerint az osztályozás szerint a nyilvánvalóan közel rokon fajok is különböző szekciókba kerültek.

A *Dianthus* nemzetség legújabb, molekuláris genetikai markereken alapuló filogeográfiai feldolgozását Valente és mtsai. (2010) végezték. Kutatásaik során az találták, hogy a vizsgált szegfűvek recens keletkezésűek, ráadásul a fajok nagyszámú képződése egy, a trópusi területeken végbemenő diverzifikációs eseményeket is meghaladó, robbanásszerű jelenség volt. Az általuk vizsgált ITS és kloroplasztisz szekvenciák konszenzus eredménye alapján a korábban leírt szekciók nagy részének létezését is megcáfolták, molekuláris genetikai alapon kizárólag az *Armerium* és a *Verruculosi* szekciók létét igazolták. A szekvencia analízis eredményei alapján néhány diverzifikációs area is körvonalazható, de ezek csupán tágabb földrajzi régióban (kontinensek közti viszonylabban) értelmezhetők. Valente és mtsai. (2010) a minták

begyűjtésénél Pax és Hoffmann (1934) rendszertani felosztását vették alapul, ami bár alapvetően Williams rendszerével egyező, annál valamivel egyszerűbb, kevesebb szekciót illetve szubszekciót tárgyal (1. táblázat).

1. táblázat: A *Dianthus* nemzetség felosztása szekciókra, Williams (1893) illetve Pax és Hoffmann (1934) munkája alapján.

Williams (1893)		Pax és Hoffmann (1934)	
Alnemzetség	Szekció	Alnemzetség	Szekció
<i>Carthusianastrum</i>	<i>Armerium</i>	<i>Armeriastrum</i>	<i>Armerium</i>
	<i>Carthusianum</i>		<i>Carthusiani</i>
	<i>Suffruticosi</i>		<i>Suffruticosi</i>
<i>Caryophyllastrum</i>	<i>Barbulatum</i>	<i>Caryophyllum</i>	<i>Barbulatum</i>
	<i>Caryophyllum</i>		<i>Eucaryophyllum</i>
	<i>Tetralepides Leiopetala</i>		<i>Tetralepides Leiopetala</i>
	<i>Fimbriatum</i>		<i>Plumaria</i>
	<i>Imparjugum</i>		
<i>Proliferastrum</i>	—		

A *Dianthus* nemzetség *Plumaria* (Opiz) Asch. et Graebn. szekciójának (syn. sect. *Fimbriatum* Boiss.) képviselői Eurázsia-szerte elterjedtek. Sőt, Williams (1893) megemlíti a szekció néhány Dél-Afrikából származó képviselőjét is. Mindemellett a dél-afrikai fajokkal való rokonsági viszony továbbra is kérdéses.

Williams (1893) 49 fajt említ, amelyek a sect. *Fimbriatum*-ba tartoznak, az említett taxonokat 5 szubszekcióba sorolta be, ezek az következők: *Plumarioides*, *Schistostolon*, *Cycaxostolon*, *Gonaxostolon* és *Monerestolon*. A morfológiai bélyegek, amik alapján a fenti szubszekciókba sorolta a fajokat a következők: a levelekben futó erek száma, a csészefogak alakja, a szár keresztmetszete hengeres-e avagy négyélű, stb. Ezen tulajdonságok szerint viszont még a könnyen összetéveszthető fajok is különböző szubszekciókba tagozódnak, így kétségtelen, hogy a fajok ilyen felosztása nem elfogadható.

Kovanda (1982) arról számolt be, hogy a *Plumaria* szekció a legnagyobb alcsoport a *Dianthus* nemzetségen belül és körülbelül 30 faj tartozik ide, melyek areája Nyugat-Európától egészen Észak-Afrikáig valamint a Himalájáig terjed. Ezt a szekciót korábban egyes szerzők (pl. Opiz 1852) önálló nemzetséggként kezelték.

Bizonyos szerzők (Vierhapper 1901; Ascherson és Graebner 1929) szerint a közép- és délkelet-európai térség, az itt fellelhető tollas szegfű taxonok nagy száma miatt a *Plumaria* szekció egyik fontos fejlődési központjának tekinthető.

3.3. A *Plumaria* szekció európai fajainak taxonómiai értékelése

Európában a *Plumaria* szekció mintegy 10–20 fajjal képviselteti magát, a taxonok pontos száma a különböző szerzők fajfelfogásától függ. Ascherson és Graebner (1929) 22, *Plumaria* szekcióba tartozó európai szegfűfajról ír. Ebben a flóraműben kizárólagosan a mélyen tagolt szirmokat említik a csoport egyetlen fontos morfológiai határozóbélyegeként: „A szirmlevelek rojtosan sallangostól a hasogatottig, ritkábban (pl. *D. gratianopolitanus*, *D. integripetalus* stb.) csak gyengén tagoltak vagy durván fogazottak, a virágok mindig nagyon illatosak.”

A szekció európai fajainak taxonómiai feldolgozását Novák végezte (Novák 1915, 1923, 1928a, 1928b, 1929a, 1929b, 1930). Részletes diagnózist adott munkáiban mind a szekcióról, mind pedig a csoport 9 fajába tartozó 70 európai taxonról, ideértve alfajokat, változatokat és formákat (2. táblázat). Érdekesség, hogy Novák nem tekintette a *Plumaria* szekcióba tartozónak a *D. superbus* L. fajt.

2. táblázat: A „*Dianthi fimbriati europaei*” fajai, Novák nyomán (1928a), a fajok elterjedési adatai a Flora Europaea-ból származnak (Tutin és Heywood 1964)

Faj	Intraspecifikus taxonok száma	Area
<i>D. acicularis</i> FISCH. EX LEDEB.	-	Közép- és Dél-Ural, nyugati irányban Saratov környékéig terjed
<i>D. arenarius</i> L.	12	Közép- és Kelet-Európa, déli irányban é.sz.46°-ig, Észak-Jugoszláviáig, nyugati irányban Csehszlovákiáig, ill. Kelet-Németországig és Svédorszáig
<i>D. broteri</i> BOISS. ÉS REUT.	2	Dél- és Kelet-Spanyolország, Dél- és Közép-Portugália
<i>D. gratianopolitanus</i> VILL.	8	Nyugat- és Közép-Európa; egy helyen Nyugat-Ukrajnában
<i>D. kitabelii</i> JANKA	11	Balkán félsziget, Délnyugat- és Közép-Románia
<i>D. monspessulanus</i> L.	18	Dél-Európa, északi irányban a Juráig és az ÉK-Alpokig, montán faj
<i>D. plumarius</i> L.	11	Kelet-Közép-Európa hegységeiben
<i>D. serotinus</i> WALDST. ÉS KIT.	8	Kelet-Közép-Európa, homoktalajon
<i>D. squarrosus</i> M.BIEB.	-	Kelet-Európa, Közép-Ukrajnától Nyugat-Kazahsztánig

A *Plumaria* szekció Novák által megadott morfológiai leírása az eredeti latin diagnózisból lefordítva a következő (1928a):

Évelők. Törpecserjék, sötét gyökerekkel. A szárak legfeljebb 30 cm magas (ritkán magasabb), a szár felső részén sűrűn elágazó rövid ágakkal rendelkeznek (ritkábban, pl. a

D. monspessulanum-nál megnyúltak az oldalágak), a szár középső része egyszerű és az alsó részén az ágak és a gyökerek gyengén elágazódnak. A meddő hajtások kopaszak, hengeresek (ritkán kissé szögletesek), nagyon rövidek, sűrűn levelesek, átellenes levélállásúak. Az internódiumok sokkal rövidebbek, mint a levelek hossza. (a D. squarrosus-nál kissé megnyúlt /18-30 mm hosszú/, sűrűn leveles meddőhajtások erednek). A virágzati szárak hosszúak, 3-50 cm magasak, kopaszak, zöldek vagy szürkék, de sohasem fényesek, hengeresek vagy ritkán tompán négyszögletesek (sosem négyszárnyúak, vagy határozottan négyélűek). A szár az alsó részén sűrűn leveles, a levelek átellenesen, rozettában állnak (a D. eumonspessulanus-nál, D. marsicus-nál és D. squarrosus-nál a tőlevélrózsák gyakran hiányoznak). A középső szárrészen és felül a levelek távolabb állnak egymástól, egyvirágúak, vagy 2-3 (ritkábban akár kb. 14) virággal rendelkeznek, továbbá az alsó részén egyszerű, felső részén elágazódó ágak egyvirágúak; a szárcsomók nem láthatóak (csak a D. serotinus-nál kissé duzzadtak), foltosak.

A levelek kicsik, ülők, keskenyek, szálasak, 1/3-2 mm (ritkábban, mint pl. a D. marsicum-nál kb. 4mm) szélesek, 1-5 érűek, 5-150 mm hosszúak, zöldek, élénk zöldek, szürkések vagy szürkék; kissé csatornásak vagy laposak, merevek, a D. squarrosus-nál (vissza)gömbültek, különben egyenesen állnak, felállóak vagy akár elállóak. A levéllemez a közepén a legszélesebb, csak a D. Noeanus, illetve ritkán a D. petraeus fajoknál tapasztalható, hogy a levelek alapi része a legszélesebb és fokozatosan keskenyednek a levél csúcsa felé. A levél ritkán épszlű, (D. petraeus), de gyakran fűrész, a „serték” nagyon rövidek, a levelek csúcsa felé ritkásabbak, a tőleveleken hosszabbak, de mindig rövidebbek, mint a levelek szélessége. A levélalap a csomókon röviden levélhüvellyé nő össze; a hüvely hosszúsága nagyjából azonos a levél szélességével.

A csészepikkelyek (bracteák) száma az európai fajoknál 2-12, ezek fűneműek, zöldek (sohasem hártyásak, szalma-szerűek, vagy sötétbarnák), és a tövükön nem láthatók markáns erek. Alakjuk lekerekített, visszás tojásdad, tojásdad vagy elliptikus, csúcsuk tompás vagy többé-kevésbé hosszan kihegyezett vagy szálkás, a szálka vagy hegy a csésze 1/5-1/3-áig ér, csak a D. monspessulanus-nál érik el a csészefogakat.

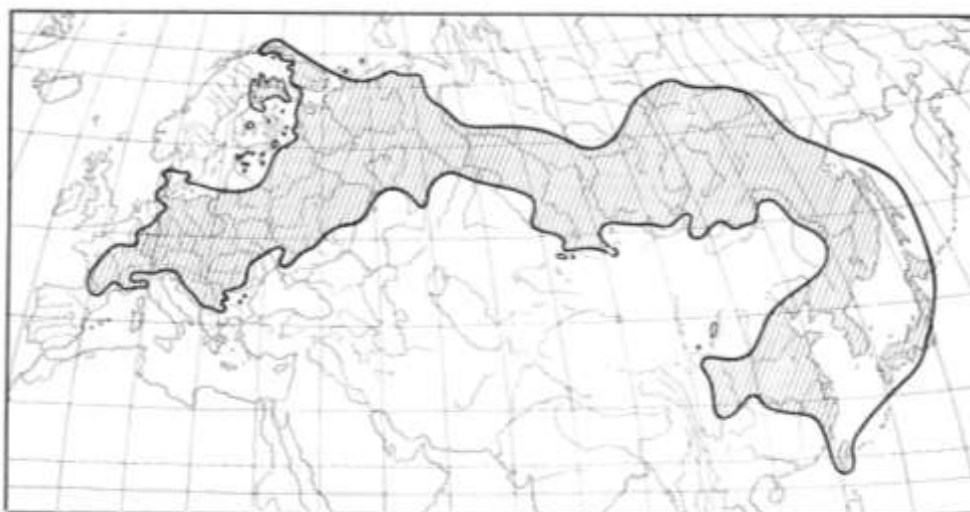
A virágok illatosak (ritkán nem illatoznak), magányosak. A csészecső hengeres, maradós; a teljes hosszában azonos szélességű, ritkán (D. serotinus) az alapi részétől többé-kevésbé keskenyedő, 2-6 mm széles, 15-31 mm hosszú, legalább háromszor olyan hosszú, mint amilyen széles (gyakran 5-7× hosszabb), zöld vagy szürkés színű (sohasem sötétbarna vagy szalmasárga), néha egyik oldala biborral futtatott. A csészefogak elliptikusak vagy lándzsásak, a szegélyük hártyás, hegyesek vagy szálkásak.

A szirmok nagyok, körmösek, a szirm lemeze kerekded, visszás tojásdad vagy elliptikus, ritkán épszélű vagy csipkés (*D. integripetalus*, *D. simonkaianus*), vagy fogazott (*D. gratianopolitanus*), a fajok többségénél mélyen fogazott, ujjasan osztott, tenyeresen tagolt vagy szárnyasan-többszörösen osztott, rojtos, az alapi része szőrös vagy közel szakállas, ritkán kopasz (*D. noeanus*, *D. petraeus*) vagy lekopaszodó (*D. spiculifolius*). A szirm körme a csésze hosszával nagyjából megegyező hosszúságú, vagy kissé hosszabb, egész hosszában többé-kevésbé keskenyedő, és két sávval vagy két lamellával rendelkezik.

Köves, sziklás élőhelyek növényei, mészkövön, ritkán más alapkőzeten fordulnak elő, cserjés lejtőkön vagy homokos élőhelyeken. A formák, változatok, alfajok, nem ritkán a fajok is átmeneti alakokat mutatnak.

Ezzel szemben a „*Dianthus superbi*”: Nem párnás növekedésű, levelei hosszúak és szélesek, puhák; meddő hajtásai megnyúltak, virágzó hajtásai 30-100 cm magasak, gyakran bugásak, ágai egyvirágúak; a szirm lemeze rózsás vagy piros, nem egybefüggő, mélyen fésűsen osztott. Fényes, ligetes erdők növénye, gyakran árnyas lejtőkön, gyepekben, nedves élőhelyeken és posványos réteken fordul elő, sosem nő cserjés sziklákon vagy száraz, köves helyeken; tipikus mezophyton faj. Az alpin változat gyakran egyvirágú, de szintén széles, tompa, lágy leveleket hoz.

Meusel és Mühlberg (1978) sok más szerzővel ellentétben beveszi a *D. gallicus* Pers., valamint a *D. superbus* L. fajokat is a *Plumaria* szekcióba. A *D. gallicus* Pers. Nyugat-Franciaország és Észak-Spanyolország tengerpartjain honos, míg a *D. superbus* L. eurázsiai elterjedésű faj, így a csoporton belül ez utóbbi a legnagyobb elterjedési területtel rendelkező faj (Tutin és Heywood 1964; 1. ábra).



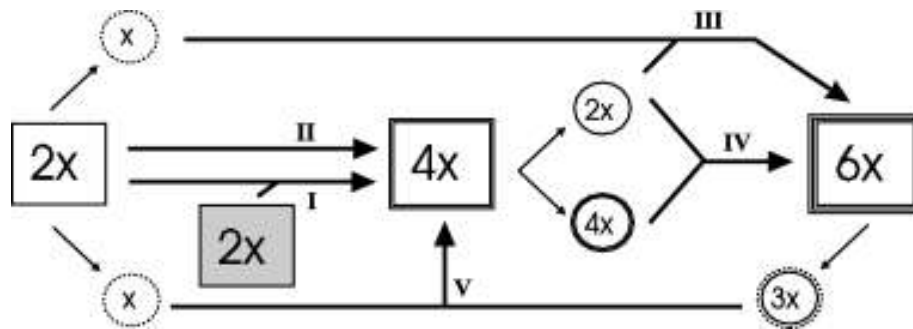
1. ábra: A *Dianthus superbus* L. areatérképe (Meusel és Jäger, 1965 nyomán)

Ezidáig senki sem kérdőjelezte meg a *Plumaria* szekció létét, illetve hogy ennek a szegfűcsoportnak a morfológiai körülhatárolása helyes-e avagy sem. Senkiben sem merült fel a kétség, hogy ezek a jellegzetes határozóbélyegek nem feltétlenül a monofiletikus eredet bizonyítékai, hanem akár parallel evolúciós jelenség következményei is lehetnek. Kovanda (1982) ugyan felvetette a parallelizmus gondolatát, de kizárólag a rózsaszín virágú *D. gratianopolitanus* – *D. moravicus* Kovanda fajpárral kapcsolatosan.

A *D. gratianopolitanus* Vill. egy különös, sokat tárgyalt képviselője a szekciónak. Ugyanis Williams (1893) ezt a fajt eredetileg még a *Barbulatum* szekcióba helyezte. És habár a *Plumaria* szekció egyéb képviselőitől szembenően eltér néhány tulajdonságban (pl.: fogazott szirmok, sötétrózsaszín virágszín, szélesebb csészecső), így morfológiai alapon megkérdőjelezhető a fent említett faj e szekcióba tartozása, de a közép-európai flórát tárgyaló alapvető szakirodalmakban kivétel nélkül a tollas szegfűvek között tartják számon (Vierhapper 1901; Ascherson és Graebner 1929; Novák 1926; Meusel és Mühlberg 1978). Hasonlóan érdekes a *D. integer* Vis. faj helyzete, ugyanis a fentebb is említett munkák egyike sem sorolja a *Plumaria* szekcióba annak ellenére, hogy a Balkánon egyes alakjait igen nehéz elkülöníteni *D. integripetalus* Schur-nak tartott, ugyancsak ép- vagy fogazott sziromszéllal rendelkező taxon példányaitól. Mindemellett Tutin és Heywood (1964) a *D. integer* Vis.-t a *D. petraeus* W. et K. alfajaként kezelik.

3.4. Poliploidia mint a fajképződés motorja

A *Dianthus* nemzetség *Plumaria* szekciója alkalmas csoport a poliploidizációnak a fajok kialakulásában és gradációjában betöltött szerepének vizsgálatára (Carolin 1957; Weiss és mtsai. 2002; Balao és mtsai. 2009, 2010, 2011a). A *Dianthus* nemzetségen belül a poliploidia feltűnően gyakori jelenség (Carolin 1957; Ushio és mtsai. 2002; Weiss és mtsai. 2002). Carolin (1957) 91 szegfűfaj ploidiaszintjét vizsgálta és azt találta, hogy a fajoknak csupán 67 %-a diploid, 18,7% tetraploid és további 6,6% hexaploid. A maradék 7,7% megoszlik további citotípusok között (Balao és mtsai. 2009). A közelmúltban készült egy tanulmány, amely a *Plumaria* szekcióba tartozó fajokat vizsgálta részletesen (Weiss és mtsai. 2002). Vizsgálataik alapján kijelenthető, hogy a tollas szegfűvek főként tetraploidok, vagy hexaploidok, de nem ritka, hogy egy fajon belül 2 vagy akár 3 különböző citotípus is előfordul. Ugyanebben a cikkben leírt elméletük szerint a *Plumaria* szekción belül több speciációs vonal is létrejött a hibridizációnak és a genom duplikációnak köszönhetően (Weiss és mtsai. 2002) (2. ábra).



2. ábra: A lehetséges poliploidizációs fajképződési lépések a *Plumaria* szekcióban Weiss és mtsai. (2002) nyomán.

Ábramagyarázat: tetraploidok kialakulása allopoliploidizációval I. vagy autopoliploidizációval II.; hexaploidok kialakulása a tetraploidok egyik vagy mindkét diploid szülővel való visszakereszteződésével és az azt követő poliploidizációval III.; hexaploidok kialakulása tökéletlen ivarsejtképzés miatt IV.; tetraploidok kialakulása diploidok és hexaploidok kereszteződésével V.

Egyértelmű és általánosan elfogadott a poliploidizációnak a speciációs folyamatokban betöltött szerepe (Grant 1971; Soltis és Soltis 1999; Johannesson 2001; de Bodt és mtsai. 2005; Soltis és mtsai. 2010), de egyes vélekedések szerint a ploidiaszint megváltozása a speciációs eseményeknek csupán 2-4 %-ért felelős (Otto és Whitton 2000; Schuler 2001). Ezidáig nem nyert bizonyítást a 2. ábrán feltüntetett hipotézisek egyike sem. A szekció közép-európai fajairól publikált citológiai adatok ráadásul meglehetősen ellentmondásosak (vö. Weiss és mtsai. 2002, és az általuk hivatkozott publikációk).

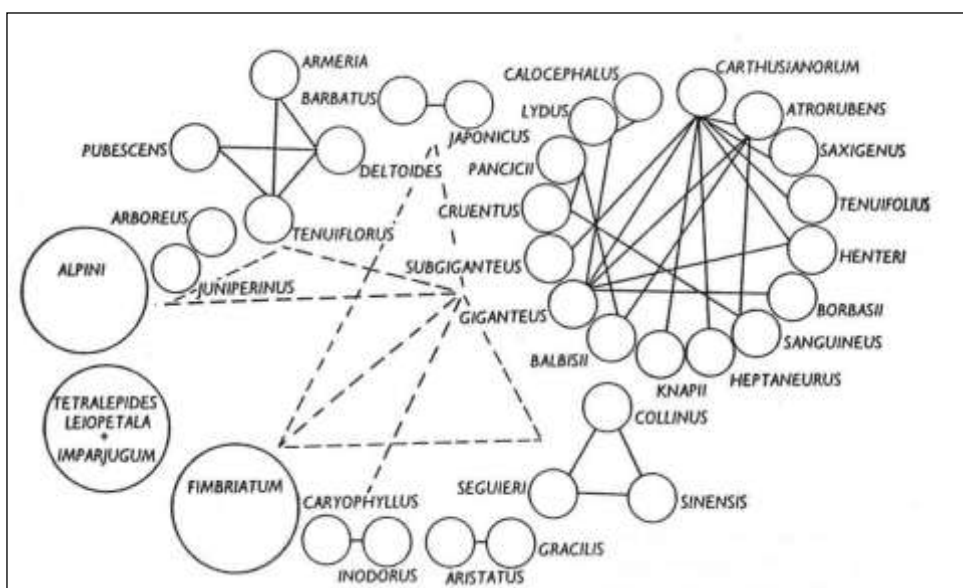
A poliploidizációval történő fajképződési események azonban többnyire morfológiai diverzifikációs változásokat is magukkal vonnak. Nem ritka az ún. „gigász effektus” megjelenése (Stebbins 1971; Levin 2002; Knight és Beaulieu 2008), aminek megnyilvánulása a poliploidizációt követő időszakban ugyan jelentősen mérséklődhet (Vamosi és mtsai. 2007), ennek ellenére elképzelhető, hogy ezt a jelenséget is figyelembe kellene venni az egyes taxonok értékelésekor, hiszen bizonyított tény, hogy egyazon *Dianthus* faj különböző citotípusú állományai között is kimutathatóak bizonyos morfológiai különbségek (Balao és mtsai. 2011a).

A hazai tollas szegfű populációkkal kapcsolatosan szintén számos citológiai adat áll rendelkezésünkre (Rohweder 1934; Genčev 1937; Favarger 1946; Carolin 1957; Borhidi 1968; Baksay 1972; Májovský 1970; Tischler 1931; Baksay 1972; Kmet'ová 1982; Kovanda 1984; Weiss és mtsai. 2002), azonban ezen adatok jó része botanikus kertekből származó példányok vizsgálatán alapult. A gyűjteményes kertekben előforduló esetleges hibridizáció, továbbá a fajok összetéveszthetősége és a fajfelfogás változása miatt a

természetes élőhelyekről származó egyedek citológiai vizsgálatai jóval megbízhatóbbak. Ezek száma azonban viszonylag kevés (pl. Borhidi 1968; Baksay 1972).

3.5. A hibridizáció szerepe a szegfűfajok kialakulásában

A Carolin (1957) által végzett hibridizációs tanulmány azt mutatja, hogy a tollas szegfűvek szekciója (sect. *Plumaria*) genetikailag jól körülhatárolható csoportot képez a nemzetségben belül (3. ábra). Más szerzők számos interspecifikus hibridről tudósítottak (Williams 1893; Novák 1915; Péterfi 1916; Ascherson és Graebner 1929; Andersson-Kottö és Gairdner 1931; Meusel és Mühlberg 1978).



3. ábra: *Dianthus* fajcsoportok között végzett keresztezéses kísérletek, Caroline nyomán (1957). A tollas szegfűvek csoportja „*Fimbriatum*” néven van megjelölve — fertilis hibridek; ---- sterilis hibridek

Baksay (1972) a Magyarországon honos tollas szegfűfajok keresztezéses vizsgálatát végezte. Kutatásai során megpróbálta rekonstruálni a természetben végbemenő hibridizációs eseményeket. Sikeresen állított elő hibrideket, melyek közül minden kombináció életképesnek bizonyult, tekintet nélkül a szülőfajok közti ploideasztinbeli különbségre. Emiatt feltételezte, hogy ezek a taxonok megfelelő körülmények között a természetben is alkalmasak életképes hibridek létrehozására, amennyiben populációik érintkeznek egymással. Így például, feltételezése szerint természetes hibridizációs események mehetnek végbe a sziklagyepi és a homoki élőhelyeken előforduló tollas szegfűvek között (Baksay 1972). A fenti jelenség létezését igazolandó, több esetet is ismertetett, ahol vélekedése szerint természetes hibridizációnak lehetünk tanúi. Például a

Morvamezőnél (4. ábra), ahol homokréteg halmozódott fel a Kis-Kárpátok nyugati lejtőin, így a homoki és a mészkősziklagyepek vegetációja közvetlenül érintkezik egymással. Degen és Gáyer (1923) innen írták le a *D. lumnitzeri* Wiesb. fajnak egy homoki változatát és ezt „forma *sabulicolus*”-nak nevezték el.



4. ábra: A: Marchfeld (Morvamező), Oberweiden, homokdűnék (Fotó: www.botanische-spaziergaenge.at); B: a hazai homokdűnék Fülöpházánál (Saját fotó, 2008)

Degen és Gáyer szemléletével ellentétben Baksay ugyaninnen két fajról tudósít, és úgy véli, hogy az érintkező areáik mentén végbe is megy a hibridizáció. Ráadásul Baksay szerint a *D. lumnitzeri* f. *sabulicus* Degen et Gáyer a *D. arenarius* subsp. *borussicus* Vierh.-nek a *D. plumarius* subsp. *lumnitzeri* (Wiesb.) Dom.-nal alkotott hibridje (Baksay 1972).

Baksay vélekedésének oka valószínűleg az volt, hogy Marchfeld-nél (a hazai, fenyőfői élőhelyhez hasonlóan) kiterjedt fenyőerdők találhatók homoktalajon, azonban már Degenék (Degen és mtsai. 1923) is felhívták rá a figyelmet, hogy ezek a fenyvesek mesterséges erdősítések eredményei. A forma *sabulicolius*-t Novák, a szekció európai fajainak szakértője már a *D. serotinus* W. et K. alá vonja (1929c). Így a marchfeldi homokon előforduló taxont a jelenleg használatos munkák *D. serotinus* W. et K.-ként kezelik (Fischer és mtsai. 2008, Bilz, 2011).

Hasonló jelenséget említ Baksay (1972) Budapest környékéről is (Egyeskő, Kisszénás) ahol a marchfeldihez hasonló geomorfológiai és edafikus körülmények alakultak ki: a hegylábát egyik oldalon körbeveszi a homoki vegetáció, így a *D. regis-stephani* Rapcs. a dolomitsziklagyepek faja elméletileg kereszteződhet a homokpusztagyepi *D. serotinus* W. et K. fajjal. És bár a „regis-stephani” virágzása korábbra tehető, Baksay megfigyelte, hogy az esőzések kiválthatnak egy második virágzási periódust, ezáltal lehetővé téve a két faj közötti hibridizációt. Borhidi szintén nem tartotta kizártnak hazánkban a *D. serotinus* W. et K. és a *D. regis-stephani* Rapcs. közötti hibridek létét, hasonlóképpen Baksayhoz ő is úgy vélekedett, hogy az átmeneti alakok főleg a Budai-hegységben, a Bakonyban, illetve ezek szélein találhatók (Soó 1970). Az akkori fajfelfogásában azonban ez intraspecifikus hibridet jelentett, hiszen ebben a munkájában Soó az István király szegfűvet is a „serotinus” alfajaként kezelte.

Baksay hibridizációs eseményekkel magyarázza többek között magának a *D. plumarius* subsp. *regis-stephani* (Rapcs.) Baksay-nak a létrejöttét is. A „regis-stephani”-t a *D. plumarius* fajcsoport legfiatalabb magyarországi képviselőjének tekintette (1970, 1972). Az egymásnak sokszor ellentmondó citológiai eredmények dacára, figyelembe véve a fajok és alfajok recens elterjedési mintázatát, valamint a lehetséges negyedidőszaki areájukat Baksay azt a következtetést vonta le (Baksay 1970), hogy a „regis-stephani” a *D. plumarius* subsp. *lumnitzeri* (Wiesb.) Dom. és a *D. plumarius* subsp. *praecox* (Kit.) Pawl. természetes hibridje, amely feltehetőleg az utolsó jégkorszak idején jött létre, amikor még a fentebb említett két taxon areái érintkeztek egymással és a szimpatrikusan elhelyezkedő populációk között hibridizáció mehetett végbe.

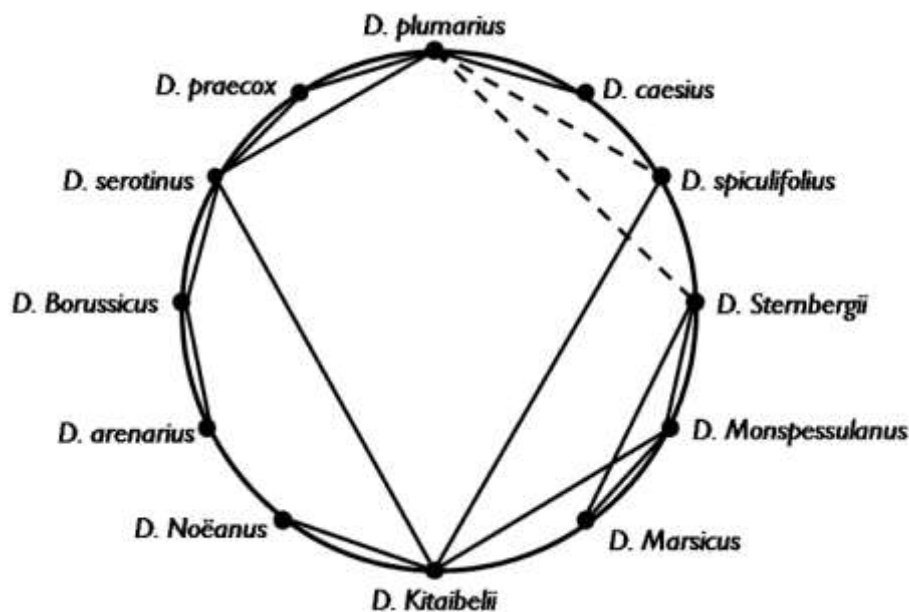
3.6. Vikarizmus elméletek

A tollas szegfűveket hagyományosan ökológiai és/vagy földrajzi vikariáns fajokként kezelték. A szakirodalomban számos ilyen elmélet található, melyek különböző taxonokat tárgyalnak vikariánsokként. A legtöbb munka a fehér és a rózsaszín virágú fajok egymáshoz való viszonyát tárgyalja.

Krašan (1889) a *D. plumarius* L. – *D. monspessulanus* L. – *D. sternbergii* Sieber ex Capelli (syn. *D. monspessulanus* L. subsp. *sternbergii* Hegi) taxonok viszonyáról írt. A fentebb említett 3 *Dianthus* taxonról azt a megállapítást jegyezte le, hogy kialakulásukban a különböző alapkőzeteknek volt jelentős szerepük. A *D. plumarius* L. és a *D. monspessulanus* L. fajok ugyanis meleg és kompakt mészkősziklákon nőnek, míg a *D. sternbergii* Sieber ex Capelli ettől eltérően dolomit-törmelékes váztaalajok növénye, illetve olyan sziklás élőhelyeken fordul elő, ahol hideg víz szivárog a sziklákból és az olvadó hólé nedvesíti a talajt a nyár folyamán.

Vierhapper (1901) a *D. caesius* Sm. (syn. *D. gratianopolitanus* Vill.) – *D. plumarius* L. fajpárt tanulmányozta számos más közel rokon taxonnal együtt (5. ábra). Vierhappert még nem nyomasztotta a dichotómikus törzsfában való gondolkozás kényszere. Vierhapper úgy vélte, hogy a recens tollas szegfűvek ősei, illetve az aggregátumokat képező fajok elődei (pl. *D. plumarius* L., *D. monspessulanus* L., és *D. superbis* L. taxonok ősei) a földtörténeti terciér időszak során egyetlen közös ősből jöttek létre. Hangsúlyozta, hogy a különböző alapkőzetek hatása mellett a vegetáció- és a klíma változása is nagyon fontos szerepet játszott a leszármazottak kialakulásában.

Másrészt azt is írta a *D. plumarius* L. – *D. monspessulanus* L. – *D. sternbergii* Sieber ex Capelli fajhármassal kapcsolatban, hogy a két utóbbi igen közeli rokonsági viszonyban áll egymással, ezek vertikálisan, a tengerszint feletti magasság szerint elváló fajok. Ugyanis a *D. sternbergii* Sieber ex Capelli kizárólag a Déli-Alpok magasabban fekvő területein fordul elő. Ezzel szemben a *D. plumarius* L. a másik két fajtól horizontálisan szegregálódott (Vierhapper 1901).



5. ábra: A sect. *Plumaria*-ba tartozó közép-európai fajok közötti rokonsági viszonyok, Vierhapper nyomán (1901)

Az eredetileg használt tudományos nevek megfelelői: *D. caesius* = *D. gratianopolitanus*; *D. Sternbergii* = *D. monspessulanus* subsp. *sternbergii*; *D. marsicus* = *D. monspessulanus* subsp. *marsicus*; *D. Kitaibelii* = *D. petraeus* subsp. *petraeus*; *D. noëanus* = *D. petraeus* subsp. *noëanus*; *D. Borussicus* = *D. arenarius* subsp. *borussicus*; *D. praecox* = *D. plumarius* subsp. *praecox*

Novák (1923) viszont a Vierhapper által ábrázolt elméletnek (5. ábra) kissé ellentmondóan azt írta a közép- és dél-európai fajok rokonsági viszonyairól: „A *Dianthus plumarius* L. a *D. kitaibelii* (Janka) Novák és a *D. hyssopifolius* (L.) Hermann fajok legközelebbi rokona – valódi vikarizmus –, kevésbé szoros a rokoni kapcsolat a *D. gratianopolitanus* Vill. fajjal (pseudovikarizmus), de filogenetikailag a *D. serotinus* W. et K. és *D. arenarius* (L.) Novák fajoktól igen távol áll.” Novák azt is lejegyezte, hogy maga a *D. plumarius* L. faj 6 vikariáns varietasra különül el: var. *praevertens*, var. *hoppei*, var. *blandus*, var. *neilreichii*, var. *lumnitzeri* és var. *praecox*. Nézete szerint ezek a taxonok filogenetikailag idősebbek, mint a *D. serotinus* W. et K., amelyet a posztglaciális időszakban kialakult fajnak tekint. Az ő koncepciója alapján a “serotinus” nem áll olyan közeli rokonságban a *D. plumarius* L.-vel, mint ahogyan azt Vierhapper, Borbás, Hegi és egyéb szerzők korábban gondolták (Novák 1923). Ezzel szemben Vierhapper (1901) és Novák hasonló véleményen voltak a *D. gratianopolitanus* Vill.-nek más tollas szegfű fajokkal való rokonsági viszonyát illetően. Mindketten azt állították, hogy a rózsaszín virágú *D. gratianopolitanus* Vill. legközelebbi őse a *D. plumarius* L., illetve ennek egy alpin változata. Novák azt feltételezte, hogy a hipotetikus *Dianthus* ős areájának keleti részén létrejött a *D. blandus* (Rchb.) Hayek (syn. *D. plumarius* L. subsp. *blandus* (Rchb.)

Hegi), míg a közös ős areájának nyugati felén, valamint az elterjedési terület központjában kialakult a *D. gratianopolitanus* Vill. A *D. plumarius* L. subsp. *blandus* (Rchb.) Hegi tehát szintén rózsaszín virágú szegfűfaj, de szirmai mélyen tagoltak, míg a *D. gratianopolitanus* Vill. pártája csupán fogazott. Novák a *D. gratianopolitanus* Vill. faj keletkezési központját a svájci Jura hegységbe helyezte. Ezt az állítását chorológiai adatokkal is alá lehet támasztani (Kovanda 1982).

Kovanda (1982) a moráviai tollas szegfűvekről írt tanulmányában egy, a *D. gratianopolitanus* Vill.-hoz hasonló új faj leírását adta *D. moravicus* néven. Ezt írta az új taxonról: "Földrajzi elterjedését tekintve a *D. moravicus* jól beleillik a *D. plumarius* komplex vikariáló taxonjainak sorába, ami a Keleti-Alpoktól a Nyugati-Kárpátokig terjed és rendelleneségeket mutat a *D. gratianopolitanus* areájában." A *D. moravicus* Kovanda fajt tehát beilleszti a *Plumaria* aggregátumba. Feltételezése szerint ez a faj annak a közös ősnek a relikta, amelyből aztán a *D. gratianopolitanus* Vill. vagy egy ahhoz nagyon közel álló faj evolválódott a Tercier időszak végén. Egy alternatív elmélete szerint az is elképzelhető, hogy mindkét faj, a *D. moravicus* és a *D. gratianopolitanus* Vill. is, egyetlen közvetlen közös ős leszármazottai.

3.6.1. Magyar kutatók vikarizmus elméletei

A *Plumaria* szekció vizsgálata alkalmasnak tűnt a Kárpátok valamint a Kárpát-medence növénytakarójának eredetére vonatkozó kérdések megválaszolására. A *Plumaria* szekció hazai vikariáns fajai mindig is fontos példafajként szerepeltek flóra- és vegetációtörténeti események leírásánál, különösképpen a posztglaciális időszak történéseit vázoló elméletekben. Ide tartoznak a sokat kutatott Magyar Alföld posztglaciális benépesedését magyarázó elméletek, mint a *hegyről füvesedés elmélete* (Kerner 1863; Rapaics 1918; Borbás 1900; Zólyomi 1942; Boros 1958; Zólyomi 1958; Soó 1959) és *hegyre torlódás elmélete* (Borhidi 1997; Borhidi és mtsai. 2005). Éppen a molekuláris kutatások fejlődésének korszakában vált lehetővé ezen filogeográfiai kérdések megválaszolása. Figyelembe véve a *Dianthus* sect. *Plumaria* fajainak ökológiai differenciáltságát, és feltételezhetően recens kialakulását, úgy véltük, hogy ez a növénycsoport kiválóan alkalmas a földtörténeti negyedidőszaki evolúciós kérdések további vizsgálatára, ugyanakkor elősegítheti a magyarországi területek, elsősorban az Alföld flóra- és vegetációtörténeti kérdéseinek megválaszolását, illetve kiegészíti az *Ősmátra* elmélettel kapcsolatos eddigi ismereteinket is. Ezen kívül fontos szempont volt,

hogy ez a szegfűcsoport alkalmasnak tűnt a Balkán és a Kárpátok között meglévő chorológiai kapcsolatok felderítésére.

Borbás (1879; 1889a; 1889b; 1900) a kárpát-medencei tollas szegfű taxonokat részletesebben is megvizsgálta. Munkájában említette, hogy a *D. hungaricus* Pers. (ami később *D. plumarius* L. subsp. *regis-stephani* (Rapcs.) Baksay néven vált ismertté hazánkban) a Dunántúli középhegységben honos, valamint megtalálható a Balaton környékén is. Ezt a fajt helyettesíti a *D. plumarius* L. Ausztriában és Horvátországban (ez utóbbi véleményem szerint valószínűleg téves adat).

Pár oldallal később Borbás egy másik nagyon hasonló fajról, a *D. tatrae*-ről ír (syn. *D. hungaricus* non Pers., ami később hazánkban *D. plumarius* L. subsp. *praecox* (Kit. ex Schult.) Dom. néven került be a határozókba), amely „csekélyebb eltéréssel nő” a Fátra szikláin. Egy másik munkájában viszont így ír a *D. plumarius* L. és a *D. praecox* Kit. kapcsolatáról: „ez utóbbi oly viszonyban áll a *D. plumarius*-hoz, mint a *D. speciosus* a *D. superbus*-hoz.” Tehát a két taxont vertikálisan elváló, különböző magassági régiókhoz kötődő fajoknak tekinti (Borbás 1889b).

Borbás az általa *D. hungaricus*-nak nevezett taxonnak a *D. serotinus* W. et K.-el való kapcsolatát „saisondimorfismus”-ként, azaz évszabbeli másformaságként definiálta. A kettő közül a *D. serotinus* W. et K. a később virágzó faj, vagyis inkább elhúzódó virágzási időszakkal rendelkezik, július közepétől október végéig virít (Simon 1992). A leírásból kiderül, hogy a „hungaricus”-t egy tavasszal nyíló, alacsony termetű, egyvirágú (vagy kevésvirágú, gyengén ágas), 1-2 pár csészepikkellyel rendelkező változatnak tekinti. Ez a típus főként sziklás élőhelyeken fordul elő. Ezzel szemben a nyáron virágzó forma, a „serotinus” magasabb termetű, elágazó szárú, sokvirágú, és a virágok 3 pár csészepikkellyel rendelkeznek. Ez utóbbi főként meszes homoki élőhelyek növénye (Borbás 1900).

Baksay (1972) szintén a magyarországi taxonokat próbálta rendszerezni munkássága során. Hasonlóan Novák (1923)-hoz, ő is úgy értelmezte, hogy a *D. plumarius* L. faj aggregátumot képez. Ebbe a gyűjtőfajba tartozó taxonok Közép-Európa hegyvidékein honosak. A *D. plumarius* L. megtalálható a Keleti-Alpokban és a Kárpátokban. Nézete szerint ez a gyűjtőcsoport a specifikus ökológiai igények (pl. alapkőzet) és az elterjedési terület jellegzetességei (sziklagyepi fajok) miatt tagolódik több „kisfajra”. Baksay ezeknek a „kisfajoknak” már alfaji rangot adott. Ugyancsak Novák (1923) hatása, hogy Baksay a homoki fajokat (a *D. serotinus* W. et K.-t és a *D. arenarius* L.-t) a szekcióhoz tartozó, morfológiailag közelálló, de elkülönülő ökológiai csoportként

tárgyalja. Nem említi viszont a fentebbi taxonoknak a dacikus és balkáni tollas szegfűvekhez való viszonyát, habár a Keleti-Kárpátokban élő *D. spiculifolius* Schur taxont bevonja a *D. plumarius* L. alá alfajként (Baksay 1970).

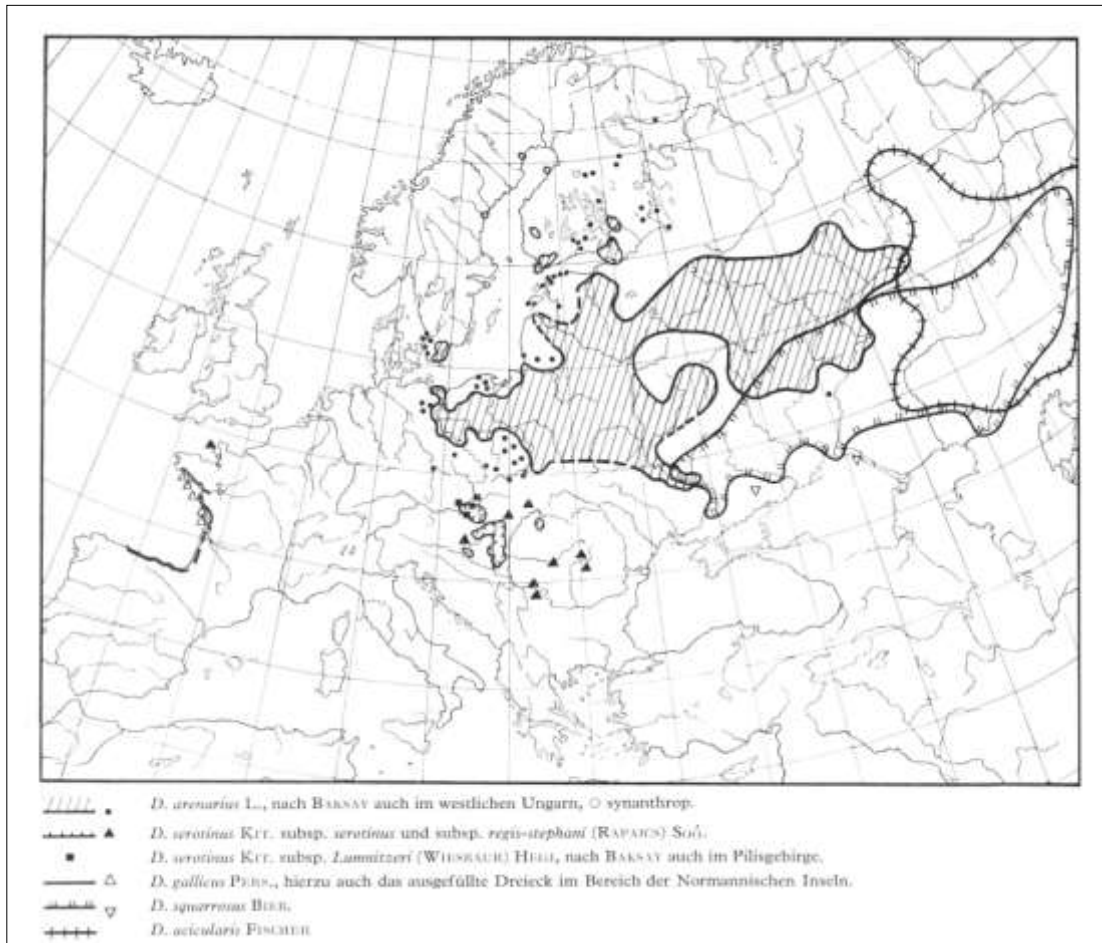
A *D. spiculifolius* Schur-ról annyi megjegyzendő, hogy ez az egyetlen olyan Romániából jelzett sziklagyepi tollas szegfű taxon, amit a Flora Europaea nem alfaji rangon, a *D. petraeus* fajkomplexbe vonva, hanem önálló fajként (Keleti-Kárpátok endemizmusaként) közöl (Tutin és Heywood 1964). Tutin és Heywood (1964) azonban azt is közli, hogy a *D. spiculifolius* Schur a *D. petraeus* W. et K.-hoz hasonló, azonban piros színű szirmokkal rendelkezik, míg az általunk ismert állományok fehér, vagy legfeljebb halvány rózsaszín színűek.

Maga a *D. petraeus* komplex a *D. plumarius* aggregátumhoz hasonló mértékű változékonysággal bír mind a szirmok méretét, tagoltságát, mind pedig a csészepikkelyek alakját illerően (Péterfi 1916, Prodan 1953; Tutin és Heywood 1964; Ciocârlan 2000).

3.7. A fajkonceptiók változása a közép-európai tollas szegfűveknél

Nehéz megítélni, hogy elsődlegesen melyik szerző hatása érvényesült a közép-európai fajok taxonómiai megítélésében. Vierhapper és Hegi a Lumnitzer-szegfűt bevonta a *D. serotinus* W. et K. alá (in Hegi 1911). Az átdolgozott *Illustrierte Flora von Mitteleuropa* című flóraműben ez mind a mai napig így szerepel, hasonlóképpen a „registephani”-hoz (Meusel és Mühlberg 1978; 6. ábra). De Hegi megemlítette munkájában a *D. hungaricus* Pers. nevű fajt is (Hegi 1911), amiről Borbás álláspontjával egybehangzóan (Borbás 1900) azt a kijelentést tette, hogy ez egy tisztázatlan taxon, de szintúgy a „serotinus” egyvirágú formájaként értelmezhető.

Novák (1928, 1929c) a szekció európai fajait taglaló cikkeiben az István király szegfűt ugyancsak a *D. serotinus* W. et K. alatt tárgyalja, varietasként, ellenben a Lumnitzer szegfűt már a *D. plumarius* L. változataként kezeli (Novák 1923, 1928) és Domin adott neki alfaji rangot 1935-ben.



6. ábra: A *D. arenarius* L., a *D. serotinus* W. et K. és néhány közel rokon, főként homoktalajon előforduló tollas szegfű taxon (és tengerparti- illetve sztyeppfajok) elterjedési térképe. Weinert nyomán (in Meusel és Mühlberg 1978)

A Flora Europaea (Tutin és Heywood 1964) nem tárgyalja a *D. regis-stephani* Rapcs.-ot, csupán annyit említ, hogy a *D. plumarius* L. fajnak számos izolált és szembetűnően elkülönülő populációja kapott önálló alfaji vagy akár faji rangot, térségünkben példaként említve a *D. hungaricus* Pers. és *D. lumnitzeri* Wiesb. taxonokat. Kizárólag a *D. lumnitzeri* Wiesb.-ről jelzi, hogy őshonos a magyarországi középhegységeken: „...Kelet Ausztriától (Hainburger Berge) Északkelet Magyarországig (Bükk hegység).”

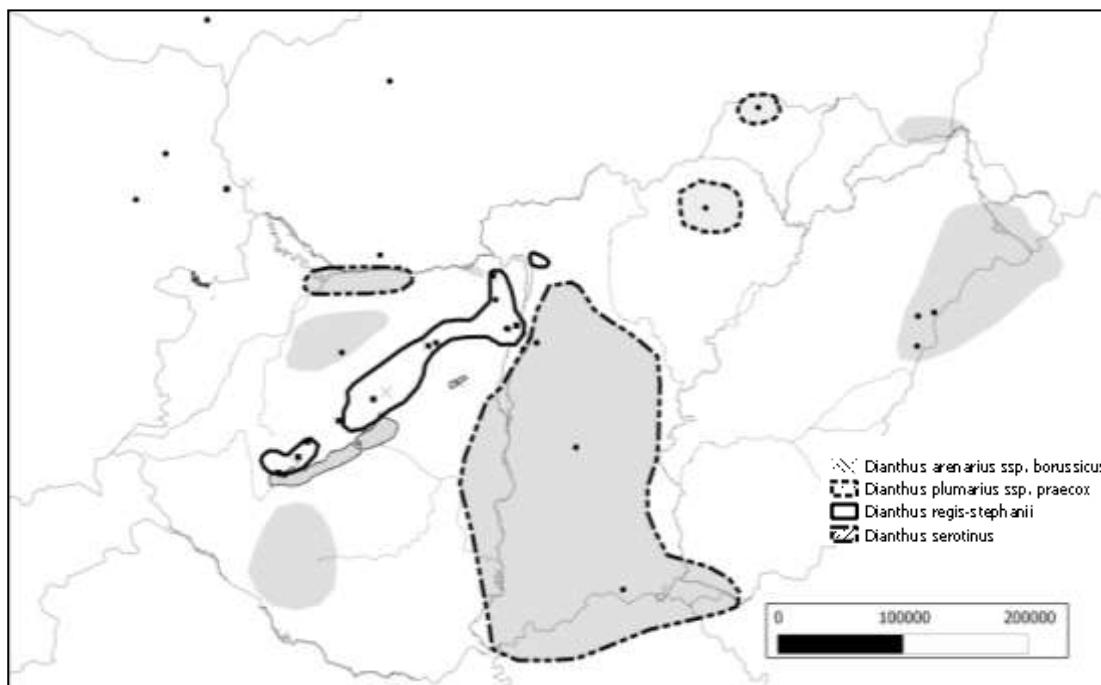
3.8. A fajkonceptiók változása a hazai tollas szegfűveknél

A hazai tollas szegfűveink taxonómiai megítélése sem egyöntetű. A XX. század második felétől megjelent feldolgozások (Soó 1970; Jalas & Suominen 1986, Simon 1992, 2000; Király 2009) mind Baksay Leona munkáján alapulnak (1970, 1972) azonban az egyes munkák különböző rangon kezelik a tárgyalt taxonokat. A szekcióba tartozó 6 hazai

taxon (*D. plumarius* L. subsp. *lumnitzeri* (Wiesb.) Dom., *D. plumarius* L. subsp. *praecox* (Kit. ex Schult.) Dom., *D. plumarius* L. subsp. *regis-stephani* (Rapcs.) Baksay, *D. serotinus* W. et K. , *D. arenarius* L. subsp. *borussicus* Vierh. és *D. superbus* L.) önállóságával és elkülönítésével kapcsolatban többen fogalmazták meg kétségeiket (Király 2007, Somogyi és Höhn 2008, Somogyi és mtsai. 2008, Király 2009) és európai szintű monográfiák (Tutin & Heywood 1964, Euro+Med 2006-) a hazai taxonok egy részét, nem tárgyalják, vagy csak szinonimként kezelik azokat. A honos taxonok elterjedési adatait és egyéb ökológiai jellemzőit a 3. táblázat és az 7. ábra foglalja össze.

3. táblázat: A Magyarországon honos tollas szegfűfajok élőhelyi adatai és ökológiai igényei, Baksay (1972) és Simon (1992) alapján.

	<i>D. plumarius</i> subsp. <i>lumnitzeri</i>	<i>D. plumarius</i> subsp. <i>praecox</i>	<i>D. plumarius</i> subsp. <i>regis-</i> <i>stephani</i>	<i>D. arenarius</i> subsp. <i>borussicus</i>	<i>D. serotinus</i>	<i>D. superbus</i>
Hazai előfordulás	Dunántúli-középhegység, Bakony	Északi-középhegység, Békő, Esztramos	Dunántúli-középhegység, Bakony, Vértes	Bakonyalja (Fenyőfő)	Alföld, Duna–Tisza-közi homokhátak	A faj elterjedési területének megfelelően
Élőhely, alapkőzet	dolomit vagy mészkő sziklagyepek	mészkő sziklagyepek	dolomit sziklagyepek	savanyú homoktalajon	meszes homokpusztagyepekben	láprétek

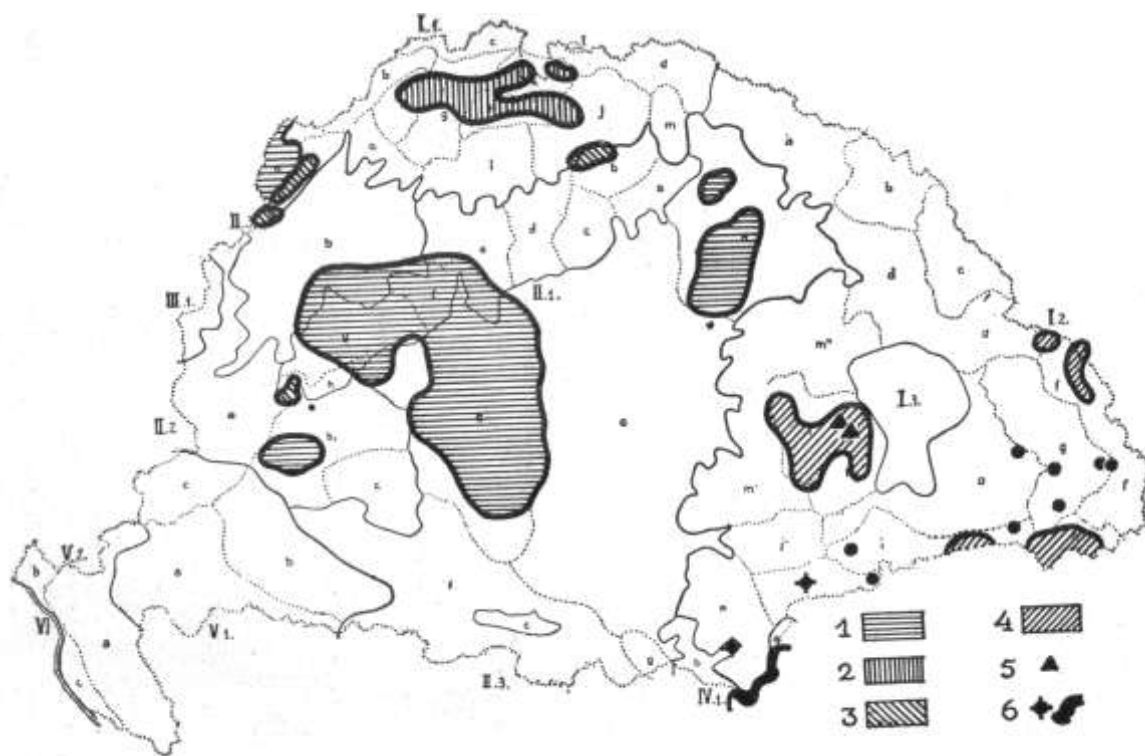


7. ábra: A hazai tollas szegfűfajok elterjedési térképe Baksay nyomán (1972).

A térképen a *Dianthus superbus*-t nem jelöltük, ugyanis Baksay (1972), hasonlóan Novákhhoz (1928a) és Soóhoz (1945) a buglyos szegfűt nem tekintette a *Plumaria* szekcióba tartozónak. A térképen fekete pontokkal az általunk vizsgált tollas szegfűvek AFLP mintavételi helyeit jelöltük.

Soó Növényföldrajz című tankönyvében (1945) a Kárpát-medencében honos tollas szegfű taxonokat kivétel nélkül vikariáns endemizmusnak tekintette. A mai Magyarország területéről viszont mindössze két taxont jelez: az Alföldről és a Dunántúli-középhegységből a *D. serotinus* W. et K.-t (8. ábra: 1) valamint az Északi középhegységből a *D. lumnitzeri* Wiesb.-t (8. ábra: 3). A *D. superbus* L. fajt tehát ő sem sorolta a *Plumaria* szekcióba. Fajkonceptiójának további érdekessége – ahogyan az 8. ábrából is kitűnik –, hogy a *D. arenarius* L. fajt nem tekintette őshonosnak régióinkban. A Magyarországon korábban megjelent határozókönyvek (Jávorka 1924-1925; 1937; Soó és Jávorka 1951) és Soó Synopsis-a (1970) szintén a fentebbi taxonómiai felfogást tükrözik, bár Soó ebben a flóraművében pótlásként már közli Baksay újszerű felosztását is.

Azonban az előzetes vizsgálatok ellenére a mai napig nem tisztázott, hogy pontosan melyik taxon él a Dunántúli-középhegység dolomit-, valamint mészkő sziklagyepeiben, az egyes populációkban, a *D. plumarius* L. subsp. *lumnitzeri* (Wiesb.) Dom. vagy a subsp. *regis-stephani* (Rapcs.) Baksay, illetve, hogy ezek a taxonok egymástól ténylegesen elkülöníthetőek-e vagy sem.



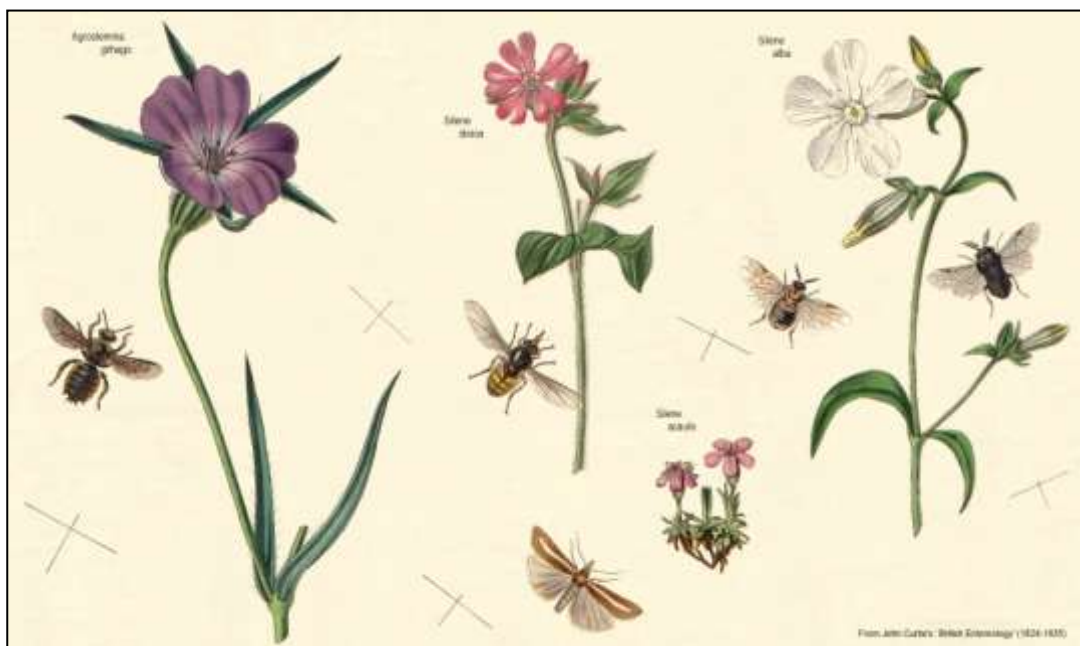
8. ábra: A *Dianthus* sect. *Plumaria* képviselői a Kárpát-medencében, mint vikariáns endemizmusok, Soó nyomán (1945)

Ábramagyarázat: 1. *D. serotinus*; 2. *D. hungaricus*; 3. *D. lumnitzeri*; 4. *D. spiculifolius*; 5. *D. simonkaianus*; 6. *D. petraeus*

3.9. Beporzásbiológiai megfigyelések

Egyes virágmorfológiai bélyegek alapján egy adott virág potenciális beporzói bizonyos mértékig megjósolhatóak, ez a következtetés vezetett annak idején a *beporzási szindróma* koncepció megalkotásához (Baker 1963; Faegri és van Pijl 1966; Stebbins 1970). A későbbiekben ezt az elméletet többen is megkérdőjelezték (Pellmyr és Thompson 1996; Waser és mtsai. 1996; Young 2002), mondván, hogy a növények – eltekintve néhány speciális esettől – inkább generalistaként viselkednek beporzásbiológiai szempontból, mások viszont azzal a kitételrel elfogadhatónak tekintik az elméletet, hogy nem az egyes beporzók rendelhetők a különféle virágtípusokhoz, hanem inkább a beporzók funkcionális csoportjára következtethetünk a virágmorfológiai sajátosságok alapján (Fenster és mtsai. 2004).

A Caryophyllaceae családra generalista virágtípus jellemző (9. ábra): a felfelé álló virágok, a sugaras szimmetria és a virágból hosszan kihajló ivarlevelek mind ezt a feltételezést erősítik (Fenster és mtsai. 2004). Ennek ellenére vannak arra utaló tények, hogy léteznek a családban virágbiológiai sokkal specializáltabb fejlődési vonalak is (Ellis és Ellis-Adam 1993; Jürgens és mtsai. 1996; Jürgens és mtsai. 2002). Például feltételezik, hogy az éjszaka nyíló fajok valószínűleg egymástól függetlenül több vonalon is kialakultak a nappal virágzó ősből (Ellis és Ellis-Adam 1993; Jürgens és mtsai. 1996; Jürgens és mtsai. 2002).



9. ábra: a Caryophyllaceae családra jellemző generalista virágtípus.
Ábra: Curtis (1824-1835)

A virágzatot alkotó virágok számának csökkenése és a magányos virágú fajok gyakorisága (Meusel és Mühlberg 1978; Willemstein 1987), valamint a csészecső megnyúlása (Willemstein 1987; Bloch és mtsai. 2006; Bloch 2009) mégis inkább azt jelzik, hogy a *Dianthus* nemzetség egy virágzásbiológiai szempontból specializált csoport lehet (11. melléklet).

A virágzat típusa és a virágmorfológia mindig is fontos szerepet játszott a *Dianthus* fajok rendszerezésében. A legfontosabb virágmorfológiai bélyegek, amelyek alapján a szegfűfajokat különböző szekciókba sorolták a következők: a virágzat felépítése, a csészepikkelyek száma, alakja és textúrája, a szirmok színe és tagoltságuk mértéke, szörképletek jelenléte vagy hiánya a párta torkánál (Williams 1893; Ascherson és Graebner 1929; Pax és Hoffmann 1934; Prodan 1953). A *Dianthus* nemzetségen belül a *Plumaria* szekciót általában pusztán a mélyen tagolt, tollszerű szirmokkal jellemzik, amelyek többnyire fehér, ritkábban rózsaszínes színűek.

Erhardt (1990, 1991) két *Plumaria* szekcióba tartozó fajon, a *D. gratianopolitanus* Vill.-on és a *D. superbus* L.-on végzett virágzásbiológiai megfigyeléseket a svájci Jura hegységben. Mindkét fajra jellemző, hogy főként rózsaszín virágú állományaik ismertek, sőt a *D. gratianopolitanus* Vill.-nak inkább bíborosak a virágai. Az utóbbi időben vizsgálták még az Ibériai-félszigeten honos *D. inoxianus* Gallego-t beporzásbiológiai szempontból (Balao és mtsai. 2011b). Ez utóbbi faj a *D. broteri* Boiss. et Reut. fajkomplexebe tartozó dodecaploid citotípusú taxon, szintén rózsás szirmokkal rendelkezik. Egyéb recens, a szekció fajain végzett beporzásbiológiai megfigyelés nem ismert (11. melléklet).

Szekvencia alapú vizsgálataink generálták azt a feltételezést, hogy a jellegzetes virágmorfológiai sajátosságok, amellyel a *Plumaria* szekció jellemezhető, valójában nem a feltételezett közös őstől származnak, hanem parallel evolúciós jelenség eredményei, amelyek a beporzó rovarokra vezethetők vissza. Valente és mtsai. (2010) publikációjukban szintén ezt feltételezték a *Dianthus*-okról, mint nyáron virágzó nemzetségről: „Vonzó az a hipotézis, hogy ilyen szokatlan fenológia egy olyan környezetben, ahol előre megjósolható a nyári szárazság, befolyásolhatta a diverzifikációs folyamatokat azáltal, hogy lokálisan erőteljes virágmorfológiai különbségek alakultak ki válaszul a beporzókra, amelyek ritkák nyáron”. Ezt az elmélet azok a megfigyelések is alátámasztják, hogy a *Dianthus* nemzetség *Plumaria* szekciójába sorolt halvány rózsaszín szíromszínnel rendelkező *D. monspessulanus* L. (Knuth 1898), *D. superbus* L. (Erhardt 1991) és *D. inoxianus* Gallego (= a *D. broteri* Boiss. et Reut. dodecaploid citotípusú változata; Balao és mtsai. 2011b),

fajokat éjszaka aktív (*sphingophil Dianthus* fajok) molyok és szenderek porozzák be, ellenben a sötét rózsaszín vagy vörös virágú, általában egyéb szekciókba tartozó *Dianthus* fajokat nappali rovarok (*psichophil Dianthus* fajok) porozzák be (*D. deltoides* L. – Jennersten 1984; *D. gratianopolitanus* Vill. – Erhardt 1990; *D. glacialis* Haenke – Erhardt és Jäggi 1995; *D. carthusianorum* L. – Bloch és Erhardt 2008). Sajnos nem állnak rendelkezésre a fehérvirágú tollas szegfűvekre vonatkozó újabb megfigyelések, de a fehér szíromszín, a keskeny, hosszúkás csészecső és az erős illat alapján ezek a fajok megfelelnek az éjszakai beporzási szindrómának (Faegri és van Pijl 1966). Érdekes megjegyezni, hogy a *D. arenarius* L. (sect. *Plumaria*) illatanyagának kémiai összetétele nagyon hasonló két másik éjszakai beporzású faj a *Saponaria officinalis* L. és a *D. sylvestris* Wulf. illatanyagához (Jürgens és mtsai. 2003).

Mivel nem állnak rendelkezésre beporzásbiológiai megfigyelések a *Dianthus plumarius* L. fajjal kapcsolatban, ezért beporzásbiológiai vizsgálatunk célja az volt, hogy kiderítsük, hogy a Sas-hegyen (Budapest) élő *D. plumarius* L. állomány fehér virágaira illik-e a beporzási szindróma vagy sem.

4. ANYAG ÉS MÓDSZER

A vizsgálandó növényanyag begyűjtésekor az alapvető flóraművekből (Hegi 1911; Ascherson és Graebner 1929; Meusel és Mühlberg 1978), valamint a *Plumaria* szekciót feldolgozó munkákból (Novák 1928a; 1928b; 1929a; 1929b; 1929c; Weiss és mtsai. 2002) kiindulva törekedtünk a szekció közép-európai fajainak legteljesebb mértékű lefedésére. Emiatt került bele a mintakészletbe például a *D. superbus* L., amelyet a fentebb felsorolt szerzők közül csak Meusel és Mühlberg (1978) tekint *Plumaria* szekcióba tartozónak, valamint a *D. integer* Vis., amit többnyire a *Tetralepides leiopetala* szekcióba szoktak sorolni (Williams 1893; Ascherson és Graebner 1929), azonban Tutin és Heywood (1964) ezt a fajt a *D. petraeus* W. et K. alfajaként tárgyalja.

4.1. Morfológiai vizsgálatok módszertana

4.1.1. Morfometriai vizsgálatok módszertana

Az alapvető irodalmi adatok (Hegi 1911; Ascherson és Graebner 1929; Tutin és Heywood 1964; Soó 1970; Simon 1992) alapján előzetesen 25 különböző morfológiai bélyeget választottunk ki és értékeltünk herbáriumi példányokon, illetve élő növényanyagon (Somogyi & Höhn 2008). A fent említett 25 bélyeget tovább szűkítettük, ugyanis a herbáriumi példányok tanulmányozása alapján 14 morfológiai bélyeget találtunk hasznosnak, tehát a taxonok elkülönítésében potenciálisan felhasználhatónak. Ezt a 14 bélyeget rögzítettük 45 különböző élőhelyről származó 11 tollas szegfű taxonnál (sect. *Plumaria*). A vizsgált morfológiai tulajdonságok listája az 4. táblázatban, míg a vizsgált példányok élőhelyi adatai az 1. mellékletben olvashatók.

Egyes morfológiai bélyegeknél (pl.: szirmok tövének szőrözöttsége) az adott bélyeg meglétét (0) illetve hiányát (1) láttuk célszerűnek rögzíteni, míg a kiválasztott bélyegek között szerepeltek olyan tulajdonságok is (pl.: csésze szélessége), amelyek metrikus skálán mérhetők. A bináris adatok és a metrikus skálán mérhető adatok egybevetéséből származó torzulást, a metrikus értékek standardizálásával küszöböltük ki. A kapott adatok alapján a vizsgált példányokat nem metrikus ordinációval (NMDS) csoportosítottuk.

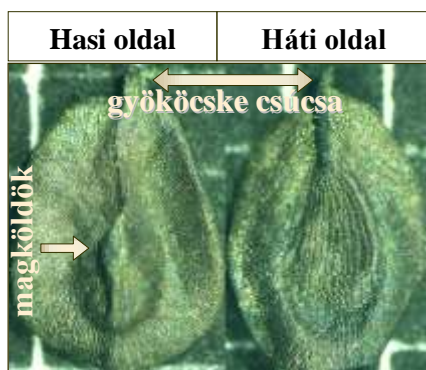
4. táblázat: A 45 különböző élőhelyről származó 11 *Dianthus* taxonon (sect. *Plumaria*) vizsgált morfológiai tulajdonságok listája.

	A mért tulajdonság
1.	Csészehossz (mm)
2.	Csésze szélessége (mm)
3.	Külső csészepikkelyek hossza (mm, átlag)
4.	Belső csészepikkelyek hossza (mm, átlag)
5.	Csészepikkely arányok (hosszabb, mint széles/ kb. uo. hosszú, mint széles)
6.	Csészepikkely hegye (hosszú/rövid)
7.	Csészepikkely hegye (szálkás/fűnemű)
8.	Sziromszín (rózsaszín/fehér)
9.	Szirom tagoltsága (rojtos/fogazott)
10.	Szörök a szirom körmén (van/nincs)
11.	Virágok száma a száron (1 virágú/sokvirágú)
12.	Szár hossza (cm)
13.	A virágok alatti legfelső szárlevél alakja (pikkelyszerű/lomblevél-szerű)
14.	Levélszél fogazottsága (szabad szemmel látszik-e vagy sem)

4.1.2. Mikromorfológiai vizsgálatok módszertana

A magvak hosszának meghatározása OLYMPUS SZH 10 típusú sztereomikroszkóp segítségével történt. Kilenc taxon magmintáját vizsgáltunk meg, populációnként 10-10 mag átlagával számoltunk. A vizsgált magvak többsége nemzetközi magcseréből, kisebb részük saját gyűjtésből származott.

A *D. monspessulanus* L. fajnál 4, a *D. plumarius* L. subsp. *lumnitzeri* (Wiesb.) Dom. és a *D. monspessulanus* L. subsp. *sternbergii* Hegi (syn: *D. sternbergii* Sieber ex Capelli) taxonoknál 3-3, a *D. arenarius* L., a *D. plumarius* L. subsp. *praecox* (Kit. ex Schult.) Dom. esetében 2-2, és végül a *D. petraeus* subsp. *petraeus* W. et K., a *D. petraeus*



10. ábra: A *D. plumarius* subsp. *praecox* magja

W. et K. subsp. *orbelicus* (Velen.) Greuter et Burdet (syn: *D. simonkaianus* Péterfi), a *D. spiculifolius* Schur valamint a *D. superbus* L. fajok esetében 1-1 populáció magmintáját vizsgáltuk. A magvak hosszúságán a hasi oldal közepén mérhető, többé-kevésbé legnagyobb távolságot értjük (10. ábra). Ez az érték magában foglalja a gyököcske kiugró csúcsát is. A magvak méret alapján történő elkülönítése mellett azonban célszerűnek tűnt más magmorfológiai bélyeg vizsgálata

is, ugyanis a magvak nagyságát az amúgy is kismértékű különbözőségek mellett az élőhelyi sajátosságok befolyásolhatják. A vizsgált taxonok maghosszúság-beli eltéréseinek statisztikai értékelését egyfaktoros ANOVA-val, SPSS v.20.0 (SPSS, Inc., Chicago IL, USA) programcsomaggal végeztük.

Az utóbbi időben a taxonómiai kutatásokban egyre inkább terjed a mikromorfológiai bélyegek (pl. bibe felülete, magfelszín, pollen felszín, levél epidermisz stb.) vizsgálata. Ugyanis jól megválasztott bélyegek esetén lehetővé válik az egyes taxonok nemzetség szintű, de akár nemzetségen belüli, szekció- vagy faji szintű elkülönítése is (McNeill és Bassett 1974; Karihaloo és Malik 1994; Babos és Borhidi 2000; Darók és Borhidi 2000; Koul és mtsai. 2000; Fawzi és mtsai. 2010; Gandhi és mtsai. 2011). Emiatt elvégeztük néhány magminta pásztázó elektromikroszkópos vizsgálatát. A scanning elektromikroszkópos vizsgálatokra 12 taxonba sorolható 13 magmintát választottunk ki (5. táblázat). A felvételeket TESLA BS 300 típusú scanning elektronmikroszkóppal készítettük, a magvak mindkét oldaláról, 50-, 100-, 300- és 1000-szeres nagyításban.

5. táblázat: A scanning elektromikroszkópos vizsgálatra kijelölt minták és származási helyük

No.	Taxonnév	Származási hely
1.	<i>D. plumarius</i> L. subsp. <i>praecox</i> (Kit. ex Schult.) Dom.	Botanická zahrada Přírodovědecké fakulty Univerzity Palackého v Olomouci, Olomouc, Csehország
2.	<i>D. plumarius</i> L. subsp. <i>lumnitzeri</i> (Wiesb.) Dom.	Botanická zahrada Přírodovědecké fakulty Masarykovy univerzity, Brno, Csehország
3.	<i>D. plumarius</i> L. subsp. <i>regisstephani</i> (Rapcs.) Baksay	Természetes élőhely: Vértes, Gánt, Magyarország
4.	<i>D. plumarius</i> L. subsp. <i>blandus</i> (Rchb.) Hegi	Botanischer Garten der Stadt Linz, Ausztria
5.	<i>D. serotinus</i> W. et K.	Soroksári Botanikus Kert, Budapest, Magyarország
6.	<i>D. arenarius</i> L. subsp. <i>borussicus</i> Vierh.	Botanikos Sodas Šiauliaiu Universitatis, Litvánia
7.	<i>D. superbus</i> L. subsp. <i>alpestris</i> Kablík. ex Čelak.	Grădina Agrobotanică Cluj-Napoca, Románia
8.	<i>D. superbus</i> subsp. <i>superbus</i> L.	Természetes élőhely: Soroksári Botanikus Kert, Budapest, Magyarország
9.	<i>D. spiculifolius</i> Schur	Természetes élőhely, Piatra Craiului (Királykő), Románia
10.	<i>D. petraeus</i> W. et K. subsp. <i>orbelicus</i> (Velen.) Greuter et Burdet	Természetes élőhely: Munții Apuseni, Posaga, Románia
11.	<i>D. petraeus</i> subsp. <i>petraeus</i> W. et K.	Botanischer Garten Krefeld, Németország
12.	<i>D. monspessulanus</i> L.	Természetes élőhely, Campocecina, Pisa, Olaszország
13.	<i>D. gratianopolitanus</i> Vill.	Botanischer Garten der Stadt Linz, Ausztria

Az egyes *Dianthus* fajokra jellemző pollenmorfológiai sajátosságok összevetését a rendelkezésre álló szakirodalmi eredmények (Tejaswini 2002; Jürgens és mtsai. 2002, 2012), valamint az online palinológiai adatbázisba feltöltött adatok alapján végeztük (Halbritter 2005, www.paldata.org).

4.2. Molekuláris genetikai vizsgálatok módszertana

4.2.1. DNS-izolálás

Molekuláris genetikai vizsgálatainkhoz természetes élőhelyekről gyűjtöttünk levélmintákat, ezeket szilikagélben szárítottuk és felhasználásig szobahőmérsékleten tároltuk. Teljes genomi DNS-t mintánként kb. 0,04 g szárított levélből izoláltuk, DNeasy™ Plant Mini Kit (Qiagen, Hilden, Németország) segítségével vontuk ki a gyártó protokolljának megfelelően. A DNS-mintákat további felhasználásig 4 °C-on tároltuk.

4.2.2. Szekvencia alapú vizsgálatok módszertana

A taxonómiai vizsgálatokban hagyományosan használatos és jól bevált sejtmagi riboszomális ITS szekvenciát valamint további 3 kloroplasztisz szekvenciát: a *trnK-matK* intront, a *psbA-trnK* spacer és a *trnH-psbA* intergénikus spacer vizsgáltuk. Összesen 112 szekvenciát, köztük 106 *Dianthus* mintát vettünk bele a vizsgálatainkba. Ezek közül 20 mintát szekvenáltunk újonnan (17 *Plumaria* szekcióba tartozó taxont valamint 3 egyéb szekcióba tartozó *Dianthus* fajt), és 92 szekvenciát (13 *Plumaria* szekcióba tartozó taxon mintája és 79 más szekcióba tartozó szegfűfaj mintáját) töltöttük le a GenBank-ból <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>. Valente és mtsai. (2010) 117 mintát vizsgáltak, amelyek közül 13 fajt képviselő, 16 szegfűminta tartozik a *Plumaria* szekcióba. A mi vizsgálatainkba kilencel több *Plumaria* szekcióba sorolt taxont vontunk be, ezek között 4 újonnan vizsgált faj és 5 alfaj található. A vizsgált taxonok listáját és gyűjési adataikat a 6. táblázat tartalmazza, a génbanki adatok pedig a 3. és 4. mellékletben találhatóak.

4.2.2.1. A vizsgált DNS-szakaszok felszaporítása

ITS (Internal transcribed spacer) — Az ITS-18 (GGA AGG AGA AGT CGT AAC AAG G) és ITS-28 (TCC TCC GCT TAT TGA TAT GC; Muir és Schlötterer 1999) primereket használtuk az ITS szakasz amplifikációjához.

6. táblázat: Az általunk újonnan szekvenált *Dianthus* taxonok és élőhelyi adataik.
^a - saját gyűjtésű minták

No.	Taxon	Gyűjtési hely	Gyűjtő
1.	<i>D. arenarius</i> L. subsp. <i>borussicus</i> Vierh.	Juodle, Kelme district, Litvánia	Vida Motiekaityte
2.	<i>D. hyssopifolius</i> L.	Cantabria, Spanyolország	Luis Valente
3.	<i>D. integer</i> Vis.	Thatë Mt. (Mali i Thatë), Albánia	Barina Zoltán & Pifkó Dániel
4.	<i>D. monspessulanus</i> subsp. <i>marsicus</i> (Ten.) Novák	Monte Gran Sasso, Olaszország	— ^a
5.	<i>D. moravicus</i> Kovanda	Moravský Krumlov, Csehország	— ^a
6.	<i>D. petraeus</i> . subsp. <i>petraeus</i> W. et K.	Beklemeto, Bulgária	Svetlana Bancheva
7.	<i>D. plumarius</i> L. subsp. <i>blandus</i> (Rchb.) Hegi	Hinterstoder, Ausztria	Vit Grulich
8.	<i>D. plumarius</i> L. subsp. <i>lumnitzi</i> (Wiesb.) Dom.	Hundsheimer Berge, Ausztria	— ^a
9.	<i>D. plumarius</i> L. subsp. <i>neilreichii</i> (Hayek) Hegi	Mödlinger Klause, Ausztria	Matthias Kropf
10.	<i>D. plumarius</i> L. subsp. <i>praecox</i> (Kit. ex Schult.) Dom.	L. Hrádok, Skalka, Szlovákia	Tibor Baranec
11.	<i>D. plumarius</i> L. subsp. <i>registephani</i> (Rapcs.) Baksay	Csákvár, Vértes, Magyarország	— ^a
12.	<i>D. serotinus</i> W. et K.	Fülöpháza, Magyarország	— ^a
13.	<i>D. spiculifolius</i> Schur	Piatra Craiului, Románia	— ^a
14.	<i>D. superbus</i> L. subsp. <i>alpestris</i> Kablík. ex Čelak.	Cabana Mt. Rosu, Munții Ciucaș, Románia	— ^a
15.	<i>D. superbus</i> subsp. <i>superbus</i> L.	Nyírábrány, Magyarország	Papp László
I. Külcsoport: <i>Plumaria</i> szekció, keleti származású fajok			
1.	<i>D. orientalis</i> Adams	Atens, Törökország	Fevzi Özgökçe
2.	<i>D. tabrisianus</i> Bien. ex Boiss.	Malazgirt, Kusluca, Törökország	Fevzi Özgökçe
II. Külcsoport: egyéb szekciók képviselői			
1.	<i>D. sylvestris</i> Wulf.	Karawanken, Ausztria	— ^a
2.	<i>D. giganteiformis</i> subsp. <i>pontederæ</i> (A.Kern.) Soó	Pilisszentiván, Pilis, Magyarország	— ^a
3.	<i>D. carthusianorum</i> L.	Dürnstein, Ausztria	— ^a

A reakcióelegy 25 µl végtérfogatban az alábbi összetevőket tartalmazta: 2 µl genomiális DNS (kb. 50 ng), 2,5 µl 10 × BioTherm PCR puffer, 200 µM dNTPs, 1 pM mindkét primerből, 2 mM MgCl₂, 1 U BioThermTM polimeráz enzim (GeneCraft, Köln, Németország). A reakciókat Whatman Biometra ® Gradiens TM készülékkel (Biometra

GmbH, Göttingen, Németország) és PTC 100 TM (MJ Research, Watertown, Massachusetts) készülékekkel végeztük. Az amplifikáció során alkalmazott hőmérsékleti ciklusok a következő lépésekből álltak: elődenaturációs lépés 94 °C 60 sec, ezt követően 35 cikluson keresztül 94 °C 18 sec, 52 °C 30 sec, 72 °C 60 sec és legvégül az utópolimerizáció: 1 ciklus 55 °C 78 sec valamint 72 °C 8 min.

3'trnK-matK — 3914F (TGG GTT GCT AAC TCA ATG G) és 1470R (AAG ATG TTG AT(T/C) GTA AAT GA; Johnson és Soltis 1994) primereket használtuk a PCR amplifikációhoz.

trnH-trnK — A *trnH-psbA* és *psbA-3'trnK* szakaszokat is tartalmazó trnH-trnK szekvencia amplifikálásához a trnK-UUUr (CCG ACT AGT TCC GGG TTC GA) és a trnH-GUG (ACG GGA ATT GAA CCC GCG CA; Demesure és mtsai. 1995) primereket használtuk.

A kloroplasztisz szekvenciák amplifikálásához használt reakcióelegy 25 µl végtérfogatban az alábbi összetevőket tartalmazta: 12,5 µl ImmoMix™ (Bioline GmbH, Berlin-Brandenburg, Németország), 1 pM mindkét primerből és 2 µl genomiális DNS kivonat (kb. 50 ng). Minden amplifikációt a 2720 Thermal Cycler (Applied Biosystems, Inc. Foster City, CA, USA) készülékekkel végeztünk, az amplifikáció során alkalmazott hőmérsékleti lépések az alábbiak voltak: elődenaturációs lépés 95 °C hőmérsékleten 10 percig, ezt követte 30 cikluson keresztül 94 °C 18 sec, 52 °C 30 sec, 72 °C 2 min és legvégül az utópolimerizációs lépések: 1 ciklus 55 °C 78 sec valamint 72 °C 8 min.

4.2.2.2. A PCR-termékek tisztítása és szekvenálása

A PCR termékeket 1%-os agaróz gélen ellenőriztük és QiaQuick PCR Purification Kittel (Qiagen) tisztítottuk a gyártó használati útmutatójának megfelelően. A szekvenálási reakcióban használt primerek ugyanazok voltak, mint amelyeket a PCR amplifikáció során használtunk. A szekvenálási reakciót Big-Dye Terminator Cycle Sequencing Ready Reaction Kittel (BD 3.1 10 µl reakcióelegyben, Perkin Elmer /Applied Biosystems, Inc.) végeztük és a szekvenálást ABI 3130xl genetikai analizátoron futtattuk (Mainz, Németország). Majd a Staden Package 2.0 (Staden és mtsai. 2000) Pregap4 és Gap4 programjainak segítségével konszenzus szekvenciákat generáltunk a kapott egyszálú szakaszok páronkénti összehasonlításával. A szekvenciák illesztését ClustalW program segítségével végeztük.

4.2.2.3. A szekvenciák statisztikai kiértékelése

Az ITS és kloroplasztisz DNS szekvenciák konszenzusából Maximum Parszímónia (MP), valamint Bayes analízist végeztünk MEGA 4.0 (Tamura és mtsai. 2007), illetve MrBayes v. 3.1.1 (Huelsenbeck és Ronquist 2001; Ronquist és Huelsenbeck 2003) filogenetikai programok segítségével.

A MP módszerrel készült bootstrap konszenzus törzsfát 500 ismétlésből készítettük, a legközelebbi szomszédok felcserélésének (Close-Neighbour-Interchange) algoritmusával kerestük, 3-as szintű keresést folytatva (Felsenstein 1985; Nei és Kumar 2000), 10 ismétléssel. A kiindulási fákat véletlenszerű szekvencia-hozzávétellel szerkesztettük. A vizsgálat során az 1., 2. és 3. kodonpozíciókat és a nem kódoló bázisokat külön kezeltük. Az adatbázisból minden hiátust (gap-et) és hiányzó adatot töröltünk (Complete Deletion opció).

A Bayesian analízist a szoftver alap („default”) beállításával végeztük el. Nem végeztünk előzetes modelltesztelést, mert az eredeti beállítások lehetővé teszik, hogy a program a legtöbb paramétert a kiindulási adatok alapján becsülje meg. Az általános idő-reverzibilis szubsztitúciós modellt (General Time Reversible, GTR) alkalmaztuk, a szubsztitúciós arányokra vonatkozóan gamma-eloszlást feltételezve, miközben a nem változó pozíciók arányát is figyelembe vettük. Az MCMC szimulációt 11.000.000 generáción keresztül futtattuk, minden 100. lépést mintázva. A végkövetkeztetéseket összesen 75.000 mintázott törzsfa alapján vontuk le (25%-os burn-in érték). A kapott filogenetikai törzsfákat a Dendroscope v3.1.0 szoftver (Huson és Scornavacca 2012) és a MEGA3.1 Tree Explorer (Kumar és mtsai. 2004) programjával szerkesztettük és jelenítettük meg.

4.2.3. AFLP vizsgálatok módszertana

83 lelőhelyről begyűjtött 187 szegfű egyedet vizsgáltunk AFLP módszer segítségével. A fajok és a gyűjtési adatok az 5. mellékletben találhatóak. A PCR-eket Whatman Biometra® Gradiens TM készülékkel (Biometra GmbH) vagy PTC 100 TM (MJ Research) készülékkel végeztük. A használt adapterek és primerek szekvenciáját a 7. táblázat foglalja össze. Az AFLP protokollt Teege és mtsai. (2011) által közöltek szerint végeztük, kisebb módosításokkal.

7. táblázat: Az AFLP analízis során használt adapterek és primerek bázissorrendje

Primer / adapter neve	Primer szekvencia 5' – 3'	Gyártó
Adapterek		
EcoRI ⁻	CTC GTA GAC TGC GTA CC	Metabion International AG
EcoRI ⁺	AAT TGG TAC GCA GTC	Metabion International AG
MseI ⁻	GAC GAT GAG TCC TGA G	Metabion International AG
MseI ⁺	TAC TCA GGA CTC AT	Metabion International AG
Preszelektív primerek		
EcoRI+1 (E01)	GAC TGC GTA CCA ATT CA	Metabion International AG
MseI+1 (M02)	GAT GAG TCC TGA GTA AC	Metabion International AG
Szelektív primerek		
E39 (NED TM jelölt)	GAC TGC GTA CCA ATT CAG A	Applied Biosystems
E37 (HEX TM jelölt)	GAC TGC GTA CCA ATT CAC G	Applied Biosystems
M50	GAT GAG TCC TGA GTA ACA T	Metabion International AG

Restriktív/ligációs lépés: mintánként 5 µl genomiális DNS extraktumot (kb. 100 ng DNS-nek megfelelő mennyiség) emésztettünk EcoRI és MseI enzimekkel. Ugyanebben a lépésben történt az EcoRI és MseI AFLP-adaptereknek az enzimek által kialakított ragadós végekhez történő ligálása is. A restriktív-ligációs mix összetétele: 1,2 µl 10 × T4 DNS ligáz puffer (Genecraft GmbH, Köln, Németország), 0,12 µl bovin szérum-albumin (100 µg/ml), 1,2 µl 0,5 M NaCl, 2,5 pmol EcoRI-adapter, 25 pmol MseI-adapter (Metabion International AG, Martinsried, Németország), 2 U EcoRI (NEB GmbH, Frankfurt aM, Németország), 1 U MseI (NEB GmbH), 1 U (Weiss-Unit) T4 DNS-ligáz enzim (Genecraft GmbH) és 5 µl DNS. Ezt a mixet 10 µl-re töltöttük fel PCR-vízzel. A restriktív-ligációs mixet 15 órán keresztül inkubáltuk 23 °C-on. Ezt követően a restriktív-ligációs mixet 1:3 arányban hígítottuk PCR-vízzel.

Preszelektív amplifikáció: 5 µl-t használtunk a hígított restriktív-ligációs mixből (kb. 12,5 ng DNS) a preszelektív amplifikációs lépésben, ehhez adtuk az EcoRI +1 (E01) és az MseI +1 (M02; Metabion International AG) primereket. A 25 µl preszelektív amplifikációs mix mintánkénti összetétele: 2,7 µl PCR-puffer, 1,3 µl 50 mM-os MgCl₂, 0,4 µl 20 mM dNTPs (PEQLAB Biotechnologie GMBH, Erlangen, Németország), 0,28 µl E01 (50 ng/µl), 0,28 µl M01 (50 ng/µl), 0,5 U Taq-polimeráz enzim (NEB GmbH), 5 µl hígított restriktív-ligációs mix és PCR-víz. A preszelektív PCR során alkalmazott hőmérsékleti ciklusok a következő lépésekből álltak: 1 ciklus 72 °C 2 min; 30 ciklus során 94 °C 20 sec, 56 °C 30 sec és 72 °C 3 min, majd legvégül az utópolimerizációs lépés: 72 °C 10 min. Ezt követően PCR-vízzel 1:9 arányban hígítottuk a PCR-termékeket. Majd ezután a preszelektív amplifikátumokat 0,8%-os agaróz gélen ellenőriztük, 5 µl PCR-terméket 3 µl futtató-pufferrel vittünk fel a géltre. Amennyiben a gélen az amplifikátum

etidium-bromiddal festett sávja 50 és 700 bp közötti mérettartományban nem látszott, túlságosan halvány volt, vagy nem fedte le a teljes fragmenshossz tartományt, akkor a preszelektív amplifikációt meg kellett ismételni.

Szelektív amplifikáció: 5-5 µl hígított preszelektív amplifikációs terméket használtunk mintánként (kb. 5 ng amplifikátum) a szelektív reakciókhoz. Eredetileg 3 különböző szelektív primerpárral végeztük a szelektív amplifikációs lépéseket (1) NED-E39 – M50; (2) HEX-E37 – M50 és (3) FAM-E59 – M53 (Metabion International AG), de a harmadik primerkombinációval végül nem kaptunk értékelhető eredményt. A 15 µl végtérfogatú szelektív amplifikációs mix mintánként 1,6 µl PCR-puffert, 0,8 µl 50 mM-os MgCl₂-ot, 0,3 µl 20 mM-os dNTP mixet, 0,2 µl fluoreszcens festékkel jelölt E-primert (50 ng/µl), 0,28 µl M-primert (50 ng/µl), 0,25 U Taq-polimeráz enzimet (NEB GmbH), 5 µl preszelektív amplifikációs terméket és PCR-vizet tartalmazott. A szelektív „touch-down” amplifikáció során alkalmazott hőmérsékleti ciklusok a következő lépésekből álltak: elődenaturációs lépés: 95 °C 10 min, 13 × (94 °C 30 sec, 1 min „touch-down” lépés, amely során az annealing hőmérséklet 65 °C-ról csökken fokozatosan 1 °C-ként 56 °C-ig, végül 72 °C 2 min), ezután 23 × (94 °C 30 sec, 56 °C 1 min, 72 °C 2 min), majd legvégül az utópolimerizáció: 72 °C 10 min. A szelektív PCR-termékeket 0,8% agaróz gélen ellenőriztük úgy, mint ahogyan fentebb a preszelektív amplifikációs lépésnél olvasható.

A szelektív amplifikációs termékek tisztítása: mivel fluoreszcens festékeket használtunk a fragmensek detektálásához, a módszer érzékenysége miatt szükséges volt a minták tisztítása. Mintánként 3,9 µl (NED)E39 – M50, 3,7 µl (HEX)E37 – M50 és 2,4 µl (FAM)E59 – M53 szelektív amplifikációs termékeket összepipettáztuk, és 6 µl PCR-vízzel hígítottuk. A kapott keveréket Sephadex G-50-el (GE Healthcare Europe GmbH, Glattdbrugg, Németország) 96-mintás szűrőlemezen (Millipore Corporation, Billerica, MA, USA) tisztítottuk a gyártó használati útmutatója alapján. A kapilláris gélelektroforézishez 2 µl multiplexet pipettáztunk össze 7,8 µl Hi-Di formamiddel (ABI) és 0,25 µl ROX™ 500 méret standarddal (Applied Biosystems). Az így előkészített multiplex mintákat ABI 3130xl genetikai analizátoron futtattuk, POP-7™ polimer (ABI) használatával.

Az AFLP kromatogramokat Gene Marker® (SoftGenetics, LLC. PA, USA) szoftverrel analizáltuk. A 75 bp és 300 bp közötti mérettartományba eső fragmenseket manuálisan ellenőriztük és 0/1 adat mátrix-szá konvertáltuk. A kérdéses fragmenseket kérdőjellel jelöltük.

Neighbor-Joining (NJ) törzsfát (Saitou és Nei 1987) készítettünk a Nei–Li távolsági index alapján (Nei és Li 1979), amit PHYLIP szoftverrel (Felsenstein 1985) számítottunk

ki. Ennek során a *Dianthus imereticus* mintát (sect. *Barbulatum*) használtuk külcsoportként.

4.2.4. *Mikroszatellit vizsgálatok módszertana*

A *Plumaria* szekcióba tartozó 5 taxon tizenegy populációjából gyűjtöttünk mintákat a Kárpát-medencéből valamint a Kárpátokból. Ezen kívül *D. giganteus* subsp. *giganteus* D'Urv. és *D. giganteus* D'Urv. subsp. *banaticus* (Heuff.) Tutin mintákat gyűjtöttünk a Déli-Kárpátok több élőhelyéről és használtuk vizsgálatainkban külcsoportként. A Dunántúli-középhegységéből származó *D. plumarius* L. minták begyűjtésekor fő szempont volt, hogy a gyűjtési helyek egymástól legalább 30-40 km távolságra legyenek egymástól. A hundsheimi populáció mintái korábban kerültek begyűjtésre, és a mintavétel szempontjai akkor a szekvencia vizsgálatokhoz voltak igazítva, így ebből a populációból csak 3 egyedet vizsgáltunk mikroszatellit markerekkel. A begyűjtött fajok valamint gyűjtési adataik a 6. mellékletben találhatóak.

Mikroszatellit vizsgálataink során 3 nukleáris mikroszatellit lókuszt vizsgáltunk: MS-DINCARACC; DCA221; DCD010. Ezek a markerek alapvetően szegfűfajták elkülönítésére lettek kifejlesztve (Smulders és mtsai. 2000, 2003), de sikeresen használhatók természetes szegfűfajok populációgenetikai vizsgálataiban is. A PCR-t 2720 típusú készüléken (Applied Biosystems) és PTC-200 gradies PCR-készüléken (MJ Research) végeztük a Smulders és mtsai. (2000, 2003) által közölt protokoll szerint. Az amplifikációs reakció 25 µl végtérfogatban a következő összetevőket tartalmazta: 2,5 µl 10 × Fermentas PCR puffer, 100 µM dNTPs, 0,32 µM mindkét primerből (Sigma-Aldrich, St. Louis, MO, USA), 1,5 mM MgCl₂, és 0,5 U Fermentas Taq polimeráz enzim (Thermo Fisher Scientific, Inc., Waltham, MA, USA) valamint 1 µl (kb. 25 ng) genomiális DNS.

A PCR során alkalmazott hőmérsékleti ciklusok a következő lépésekből álltak: elődenaturáció: 94 °C 3 min; ezt követően 30 ciklus során 94 °C 45 sec és 55 °C 45 sec, majd 72 °C 1 min 45 sec. Az utolsó ciklust követően még két utópolimerizációs lépést ikattunk be: 1 ciklus során 55 °C 45 sec majd végül 72 °C 3 min (Bredemeijer és mtsai. 1998).

A fluoreszcens festékkel jelölt PCR termékek pontos fragmenshossz-analízisét kapilláris gélelektroforézissel, ABI-310 genetikai analizátor (Applied Biosystems) segítségével határoztuk meg. A gélelektroforézis során a gyártó által megadott protokollt

köveztük. A kapott adatok feldolgozása GeneMapper® v4.1 szoftverrel történt (Applied Biosystems).

4.2.4.1. *Mikroszatellit adatok kiértékelése*

A mikroszatellit markereket alapvetően diploid fajok molekuláris genetikai vizsgálatához dolgozták ki (Selkoe és Toonen 2006). Azonban a *Dianthus* nemzetségen, és főként az általunk vizsgált szegfűcsoporton belül a poliploidia igen gyakori jelenség. Bár diploid taxonok is előfordulnak, pl. *D. petraeus* W. et K., *D. superbis* L., de a Kárpát-medencében honos taxonok jó része tetraploid vagy hexaploid citotípusú populációkkal rendelkezik (Weiss és mtsai. 2002). Ez viszont azt jelenti, hogy egy hexaploid egyed esetében az adott mikroszatellit markerrel akár 6 különböző allél is detektálható. A gondot viszont nem is a fenti eset jelenti a kiértékelés során, hanem ha a vizsgált egyedben az allélok száma 1 és 6 közé esik, hiszen az allélok egyedszinten való megoszlásának megállapítása gyakorlatilag lehetetlen feladat.

Vizsgálatainkban *D. giganteus* D'Urv. példányokat használtunk kulcsoportként. Ez a szegfűfaj azért alkalmas erre a célra, mert a *Carthusiani* Boiss. szekcióba tartozik, és a tollas szegfűvektől teljesen eltérő virágmorfológiai bélyegekkel rendelkezik: kompakt, fejecskeszerű virágzat, rózsaszín virágok, rövid csészecső stb. Ráadásul a közölt publikációk alapján (Ushio és mtsai. 2002; Weiss és mtsai. 2002, és a benne feldolgozott irodalmak) a *D. giganteus* subsp. *giganteus* D'Urv és a subsp. *banaticus* (Heuff.) Tutin taxonok populációi nagy valószínűséggel diploidok.

A szakirodalomban csak pár esettanulmány található, ahol a szerzők poliploid fajok mikroszatellit vizsgálatáról számoltak be (Esselink és mtsai. 2003; Nybom és mtsai. 2004; Kloda és mtsai. 2008). A mikroszatellit eredményeink kiértékelése során az egyes allélok meglétét (1) vagy hiányát (0) illetve az allélgyakoriságokat vettük figyelembe. Az adatok elemzéséhez PAST v. 2.13 (Hammer és mtsai. 2001) szoftvert használtuk. Adatainkon számos, eltérő elveken működő többváltozós adatelemzési módszert (NMDS, PCA, klaszter analízis különféle távolsági indexek alkalmazásával, korrespondencia analízis) próbáltunk ki, hogy elemezzük az egyedek hasonlóságát (az allélok prezencia/abszencia értékei alapján), illetve a populációk hasonlóságát (allélfrekvencia alapján) (Gergócs és mtsai. 2010). A kapott eredmények, függetlenül az alkalmazott módszertől, nagyon hasonlóak voltak egymáshoz.

A BAPS szoftver (Corander és Marttinen 2006; Corander és mtsai. 2008) a többváltozós adatelemzési módszerektől eltérő elven működő módszer. Ez egy Bayes-módszerre épülő, modell-alapú klaszterezési rendszer, ahol a „K” érték egyenlő a genetikailag eltérő csoportok számával. A csoportok vagy populációk meghatározása az allélgyakorisági értékek alapján történik. Mindegyik populáció (illetve klaszter) rendelkezik ugyanis a rá jellemző allélgyakorisági értékekkel a vizsgált lókuszokra nézve. Egyszerre történik a populációk allélgyakoriságának meghatározása és az egyes egyedeknek a különböző populációkhoz való rendelése. A programban nem szükséges előzetes információ megadása a vizsgált egyedek eredetéről. A BAPS szoftver használatakor az egyedek klaszterezéséhez csupán meg kell adni „K” maximális értékét. Az adatsorunkon különböző „K” értékekkel is (K=2-30) lefuttattuk a vizsgálatot, hogy teszteljük, vajon a kapott eredmények jelenetősebben változnak-e ennek hatására. A legmagasabb *posterior probability* támogatottsággal rendelkező érték lesz „K”, mint a legvalószínűbb megoldás az egyedek csoportosítására. Figyelembe véve, hogy néhány vizsgált taxon poliploid, jobbnak láttuk az input adatsort úgy megadni, mintha mindegyik vizsgált egyed haploid volna.

Úgynevezett „*admixture*” analízist is végeztünk annak érdekében, hogy kideríthessük, hogy az egyes egyedek genetikai mintázatát eredményezhette-e a populációk közötti közelmúltban lezajlott hibridizációs esemény. Ennél a vizsgálatnál meg kellett adni a minimális populációméretet, amit figyelembe vesz a program a populációk közti keveredés becslésekor. BAPS 3.2 ugyanis eltávolítja azokat az egyedeket, amelyek olyan klaszterbe tartoznának, amelyek mérete kisebb, mint a megadott populációnagyság. Ennél az opciónál az alábbi információkat is meg kell adni, a genetikai keveredés becsléséhez: i) az egyedenkénti hibridizációs koefficiens kalkulálásához az ismétlések száma = 100; ii) populációnkénti referencia egyedek száma = 200; iii) a referencia egyedek hibridizációs koefficiensének kiszámításához szükséges ismétlések száma = 20.

4.3. Nevezéktani vizsgálatok módszertana

A *Plumaria* szekción belül klasszikus morfológiai és molekuláris módszerekkel elkülönített csoportok mindegyikéhez megkerestük a botanikai kód (International Code of Botanical Nomenclature) értelmében elsőként érvényesen publikált (Art. 29–45.) nevet és ezek megfelelő rangú kombinációit javasoljuk használni a taxon megnevezésére.

A hazánkban honos tollas szegfű taxonok természetvédelmi státusában történt változtatásokat is nyomon követtük 1982-től napjainkig.

4.4. Beporzásbiológiai megfigyelések módszertana

A terepi megfigyeléseinket a *D. plumarius* L. egy nagy kiterjedésű populációjában végeztük, a budapesti Sas-hegy dolomit-sziklagyepében (47° 28' 52" N, 19° 0' 59" E). Megfigyeléseinket a faj fő virágzási periódusához igazítotva 2009 júniusában és júliusában végeztük, összesen hét alkalommal, késő délutántól egészen este 11 óráig (vizsgálati napok: 2009. 06. 17., 21., 29., 30. és 2009. 07. 14., 18., 22.), illetve egy alkalommal délelőtti órákban 6:30 és 11:30 között (2009. 07. 02.). Mivel vizsgálatainkat védett területen végeztük, ezért nem gyűjtöttük be a megfigyelt rovarokat, hanem fotókkal dokumentáltuk a jelenlétüket, amennyiben ez lehetséges volt, illetve a határozást követően elengedtük a befogott egyedeket.

5. EREDMÉNYEK

Doktori kutatási témám, a *Dianthus* nemzetség *Plumaria* szekciójába tartozó fajok vizsgálata kapcsán számos problémával kellett szembesülnöm, ami azt bizonyítja, hogy nem mindig lehetséges egy egyszerű kérdésre egyértelmű választ találni még molekuláris markerekkel sem. Vizsgálataink során szem előtt kellett tartani, hogy a hagyományos és a molekuláris módszerek együttes alkalmazása a legcélszerűbb és leginkább eredményre vezető eljárás.

Kutatásaink során a legnagyobb nehézséget az okozta, hogy a fajhatár-kérdések nem tisztázottak a *Dianthus* nemzetség *Plumaria* szekciójában. A fajok taxonómiai, valamint nevezéktani kezelése flóraművenként is eltérő. A 8. táblázatban csak egyetlen fajpéldán keresztül szeretném bemutatni a nomenklaturai problémákat, amelyek általánosan jellemzőek az egész csoportra.

8. táblázat: A *Dianthus arenarius* tudományos név hét különböző homonymája az IPNI adatbázisa alapján, az elterjedési adatokat az USDA (GRIN) online adatbázis valamint Tutin és Heywood (1964) alapján közöljük.

	Fajnév az auktor nevével	Protológus	Érvényes fajnév	Elterjedési terület
1.	<i>D. arenarius</i> THUILL.	Fl. Par. 212.	<i>D. pungens</i> L.	Délnyugat-Európa hegyvidékei (Fr, Sp)
2.	<i>D. arenarius</i> THORE	Essai Chl. 171.	<i>D. gallicus</i> PERS.	Délnyugat-Európa hegyvidékei (Fr, Sp)
3.	<i>D. arenarius</i> TOWNS.	It. Hung. iii. 488.	<i>D. plumarius</i> L.	Közép-Európa
4.	<i>D. arenarius</i> L.	Sp. Pl. 1: 412. 1753	<i>D. arenarius</i> L.	Észak- és Északkelet-Európa
5.	<i>D. arenarius</i> ALL.	Fl. Pedem. ii. 77. 1785	<i>D. caryophyllus</i> L.	Ültetett faj
6.	<i>D. arenarius</i> PALL.	Reise, iii. 600.	<i>D. squarrosus</i> M.BIEB.	Kelet-Európa
7.	<i>D. arenarius</i> COLMEIRO	Fl. Catal. 22.	<i>D. Requierii</i> GREN. ET GODR.	Délnyugat-Európa hegyvidékei

A nevezéktani bonyodalmak mellett a másik fő gondot az okozta, hogy bár a fajok közötti, illetve a fajon belüli változékonyság szembetűnő (Wiesbaur 1870; Borbás 1889a; 1889b; Vierhapper 1901; Péterfi 1916; Győrffy 1924; Novák 1915; 1923; 1926; 1928ab; 1929abc; 1930; Baksay 1970, 1972; Kovanda 1982), azonban ez a különbözőség nehezen megfogható, nehezen mérhető, sőt statisztikailag nem mindig kimutathatóak a különbségek.

A korabeli irodalmaknak nem volt követelménye, hogy statisztikai mérésekkel igazolják az újonnan leírt fajok különbözőségét. Például Wiesbaur ugyan megjegyezte (1870), hogy vizsgálatai során a morfológiai méréseket nemcsak botanikus kertből

származó növényanyagon, hanem természetes populációkon is elvégezte, és a különbségek stabilak voltak, cikkéből viszont nem derül ki, hogy pontosan hány egyeden végezte el a méréseit és vajon a populáción belüli változékonyságot is megmérte-e. Baksay (1972) már több részletet közölt az általa elvégzett morfológiai mérésekről, de ez még mindig nem olyan szigorúan részletekbe menő, mint Kovanda későbbi, a *D. moravicus*-t leíró cikke (1982), vagy mint a napjaink szakmai elvárásainak megfelelő, statisztikai vizsgálatokkal alátámasztott morfológiai tanulmányok, ahogyan az például a sokat vitatott *Dianthus pungens* L. csoport (sect. *Tetralepides leiopetala*) morfometriai vizsgálatáról szóló publikációban (Crespí és mtsai. 2007) is tapasztalható.

5.1. Morfológiai vizsgálatok eredményei

A *Plumaria* szekcióba sorolt taxonok, különösen a „lumnitzeri”, „regis-stephani” és „praecox” alakok hazai szakirodalmakban való elkülönítése nagyon különböző morfológiai bélyegek alapján történt (9. táblázat), ami annak következménye, hogy az egyes szerzők ugyanazon populációkat más-más taxonhoz sorolták, erősen eltérő értelmet adva ezzel a fentebb említett taxonoknak.

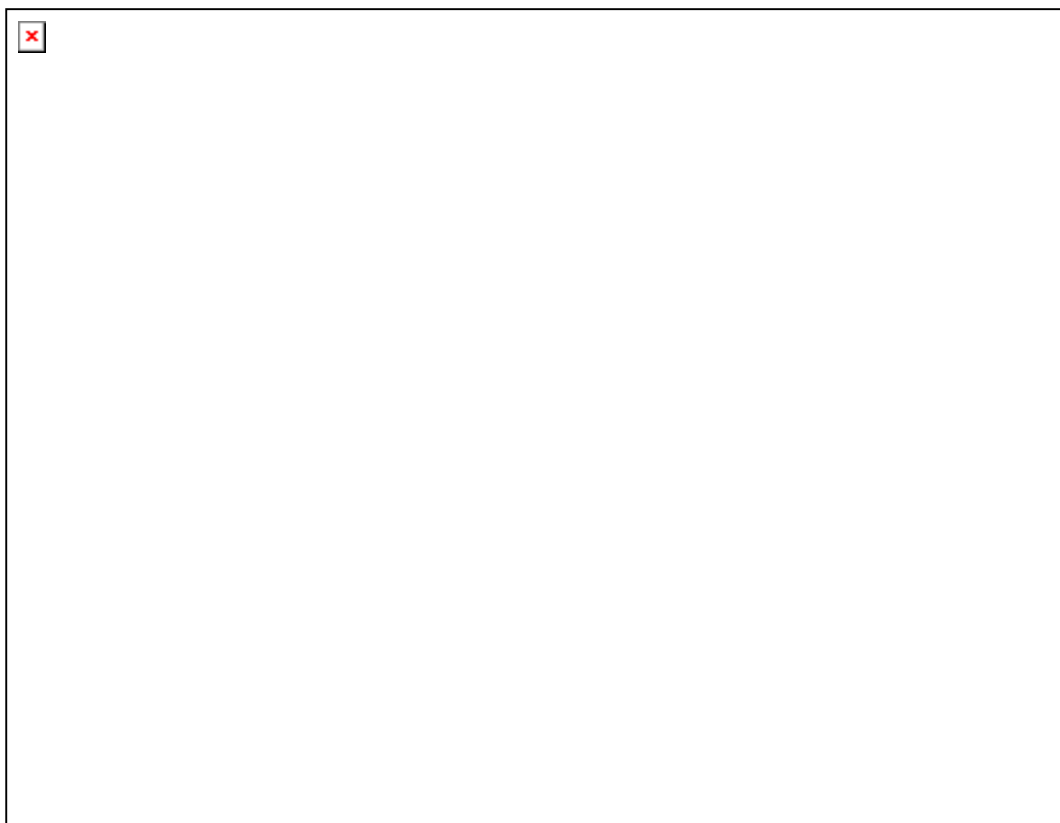
9. táblázat: A *Dianthus* sect. *Plumaria* egyes hazai alakjainak elkülönítő morfológiai bélyegei a különböző szerzők munkáiban.

	„praecox”	„lumnitzeri”	„regis-stephani”
Jávorka (1925)	—	a legfelső 1-3 pár levél nem pikkelyszerű	a legfelső 1-3 pár levél pikkelyszerű
		a csésze pikkelylevelei hirtelen keskenyedő csúcsból rövidebben vagy hosszabban szálkásak, vagy rövid csúcsba végződnek	a csésze pikkelylevelei lekerekített csúcsból igen rövid hegyűek, a csészénél 3-4× rövidebbek
		a hosszabb tőlevelek 3 cm-nél rendszeren hosszabbak	a levelek 3 cm-nél ritkán hosszabbak
Soó & Kárpáti (1968)	—	a legfelső 1-3 pár levél nem sokkal rövidebb az oldalsóknál	a legfelső 1-3 pár levél rövid pikkelyszerű
Simon (1992, 2000), Király (2009)	a meddő hajtások levelei (4-)5-6 cm hosszúak	a meddő hajtások levelei 2-3 cm hosszúak	a meddő hajtások levelei 2-3 cm hosszúak
	a meddő hajtások levelei általában zöldek (összel szürkések)	a meddő hajtások levelei szürkészöldek vagy szürkék	a meddő hajtások levelei szürkészöldek vagy szürkék
		a levelek hajlékonyak, nem szúrósak	a levelek merevek, szúrósak
		a levelek éle érdes	a levelek éle sima
	sűrű gyepet alkot	lazán gyepes	tömött párnát alkot

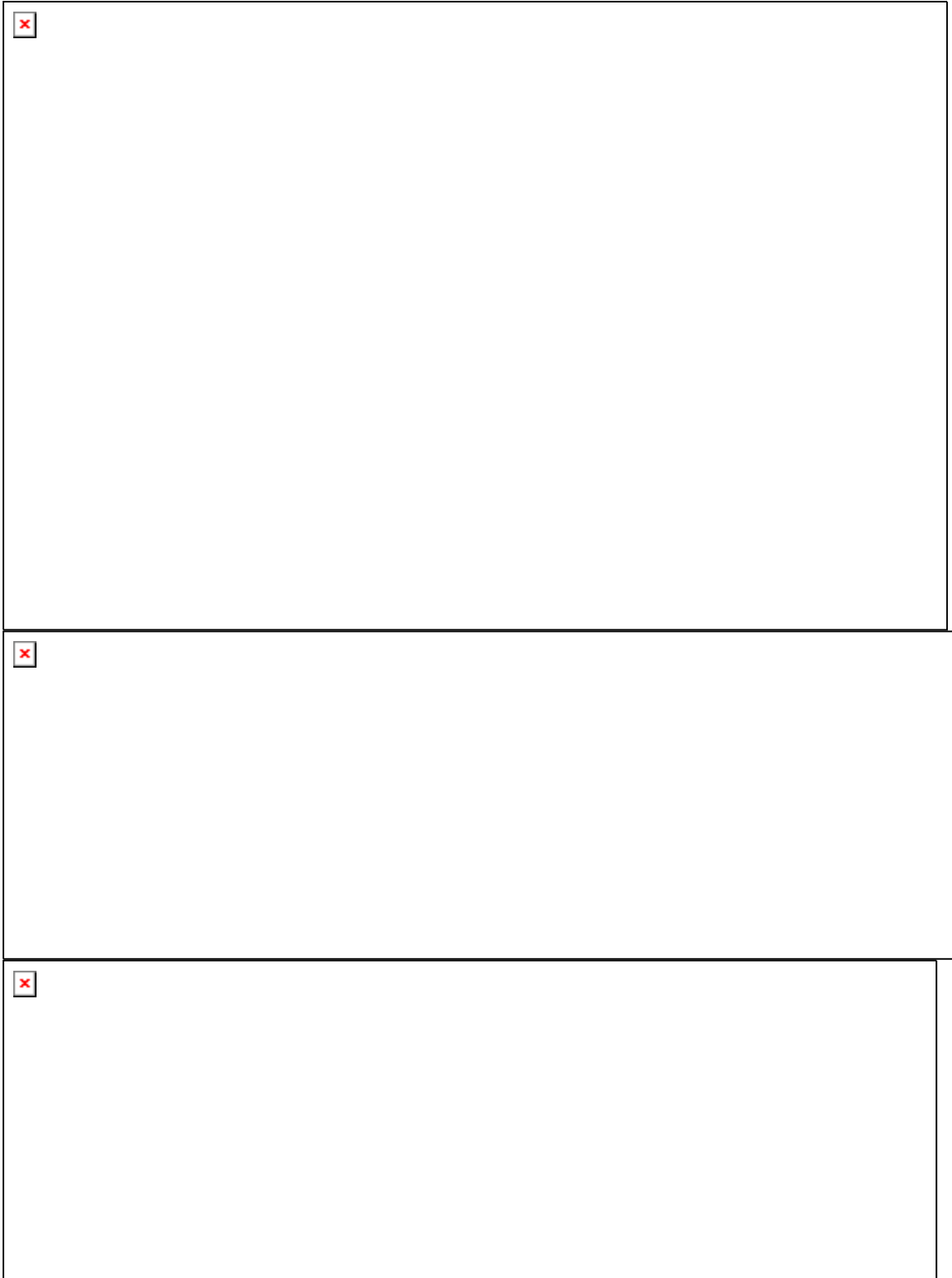
5.1.1. Morfometriai vizsgálatok eredményei

A szakirodalmi adatok alapján, a tollas szegfüvek elkülönítésére potenciálisan alkalmas 14 morfológiai bélyeget választottunk ki (4. táblázat) és teszteltünk különböző taxonokon. Morfometriai méréseink eredményei rávilágítanak arra, hogy a határozókönyvekben az egyes taxonokhoz kapcsolt morfológiai határozóbélyegek nem állják meg a helyüket nagyobb mintaszám figyelembevételével. Vizsgálatainkból kitűnik, hogy a virágmorfológiai sajátosságok voltak leginkább használhatók az egyes fajcsoportok elkülönítésére (12. ábra). A vizsgált növényanyag alapján elvégzett nem metrikus ordinációval (NMDS) 3 szegfü fajcsoport körvonalazódott. Ezek: a *Plumaria*, a *Petraeus* és a *Superbus* aggregátumok. A vizsgált tulajdonságok a „*Plumaria* csoporton” belül (incl. *D. serotinus* W. et K.) voltak a legkevésbé variábilisak (11. ábra). Ez is jelezheti a fajok közti közeli rokonsági kapcsolatot, illetve a taxonok recens eredetét. A „*Petraeus* csoporton” belül a *D. spiculifolius* Schur-ként megjelölt példányok szórnak a leginkább.

A zömmel *D. gratianopolitanus* Vill. és *D. superbus* L. egyedeket magába foglaló harmadik csoport léte, avagy nem léte a klaszterezési módszertől függ.

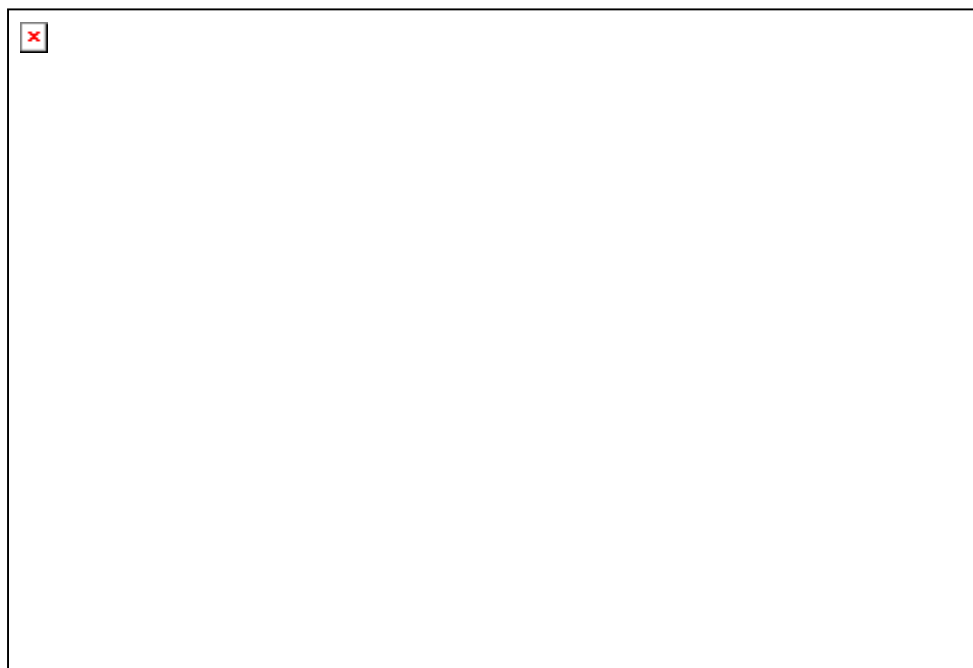


11. ábra: A morfometriai adatok nem metrikus ordinációja (NMDS), PAST szoftver. A jelölések: ♥ *D. gratianopolitanus*, ● *D. plumarius* subsp. *lumnitzeri*, ✧ *D. monspessulanus*, ✦ *D. plumarius* subsp. *neilreichii*, ○ *D. petraeus*, ⊛ *D. plumarius* subsp. *praecox*, ✱ *D. plumarius* subsp. *regis-stephani*, ▲ *D. serotinus*, ■ *D. petraeus* subsp. *orbelicus*, ◆ *D. spiculifolius*, ♣ *D. superbus*



12. ábra: Csészepikkelyek morfológiai változatossága a közép-európai tollas szegfűveknél (saját fotók)

A tollas szegfűeknek a Keleti- és Déli-Kárpátokban valamint a Balkánon tapasztalható populáción belüli morfológiai diverzitása igen magas. A Déli-Kárpátokban (például a Retyezát hegységben) az egyes populációkon belül is nehéz olyan egyedeket találni, amelyekről kijelenthető lenne, hogy az élőhelyre nézve egyedül tipikusak. A 13. ábra a Kárpátokban Péterfi (1916) által megfigyelt zavarbaejtő sokféleséget ábrázolja, míg a 14., 15. és 16. ábrákon ugyanezt saját fotóinkkal mutatjuk be, amelyeket az Albán Alpokban és a Déli-Kárpátokban készítettünk.



13. ábra: Az erdélyi tollas szegfűfajok virágmorfológiai változatossága. Péterfi nyomán (1916)



14. ábra: Az Prokletije hegység, (Albán Alpok) szegfűpopulációjában megfigyelhető virágmorfológiai változékonyság: szírom tagoltság, pártá torka, virágszín.



15. ábra: Az Prokletije hegység, (Albán Alpok) szegfűpopulációjában megfigyelhető virágmorfológiai változékonyság: csészepikkely, szíromszín.



16. ábra: A Retyezát hegységben (Déli-Kárpátok, Románia) megfigyelhető virágmorfológiai sokféleség.

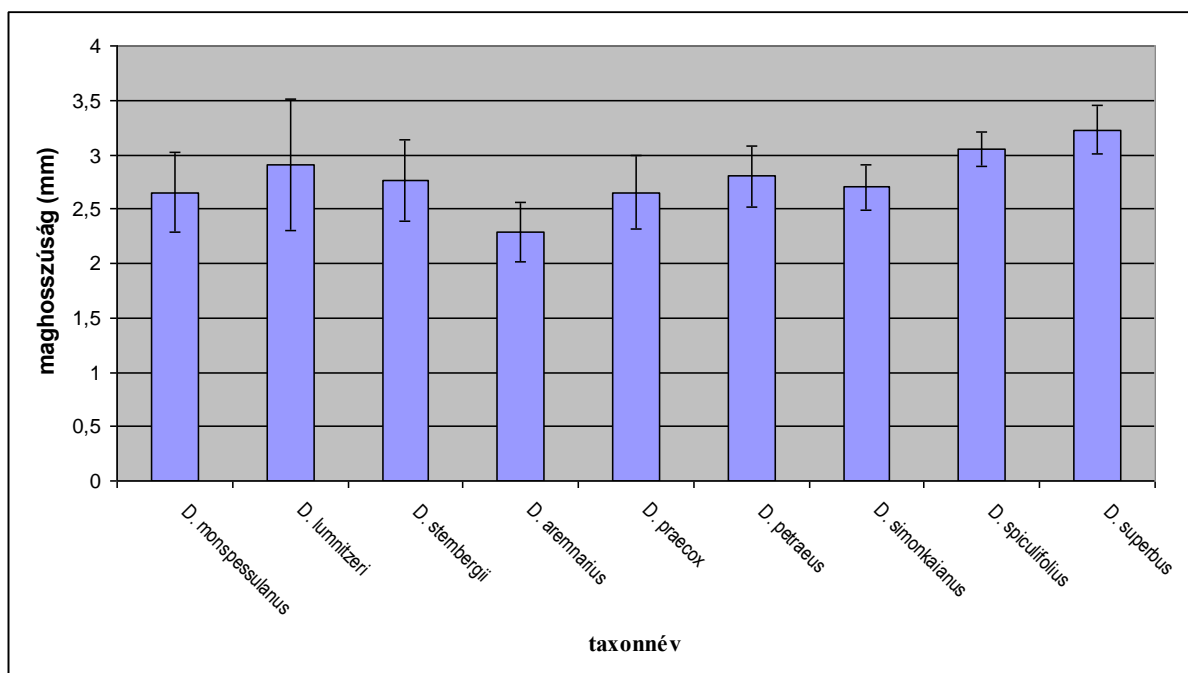
5.1.2. Mikromorfológiai bélyegek vizsgálatának eredményei

Vizsgálataink során nem sikerült korreláltságot kimutatnunk a magméret és a ploidiaszint között és a vizsgált fajok a mért mikromorfológiai tulajdonságokban sem mutattak szignifikáns különbséget.

A különböző taxonok átlagos maghosszúságát ábrázoló grafikonon (17. ábra) szembevetendő, hogy a fajok között nincs jelentős különbség, a mért értékek átfednek. A két szélsőséget lehetne csupán kiemelni: a vizsgált taxonok közül a *D. arenarius* L.-nak

vannak a legrövidebb, és a *D. superbus* L.-nak a leghosszabb magjai, amelyek eltérőségét a másik 7 vizsgált taxon magmintáitól az elvégzett Tukey-próba is igazolta.

A scanning elektromikroszkópos vizsgálatok alapján megállapítható, hogy a *Dianthus* sect. *Plumaria* fajainál a maghéj külső rétegén apró szemölcszerű vastagodások vannak. Az exotestát alkotó óriássejtek hullámos lefutásúak, a sejtek külső tangenciális fala többnyire kúposan kitüremkedik, a sejtek radiális falai pedig hullámosan vastagodottak (18., 19. ábra).



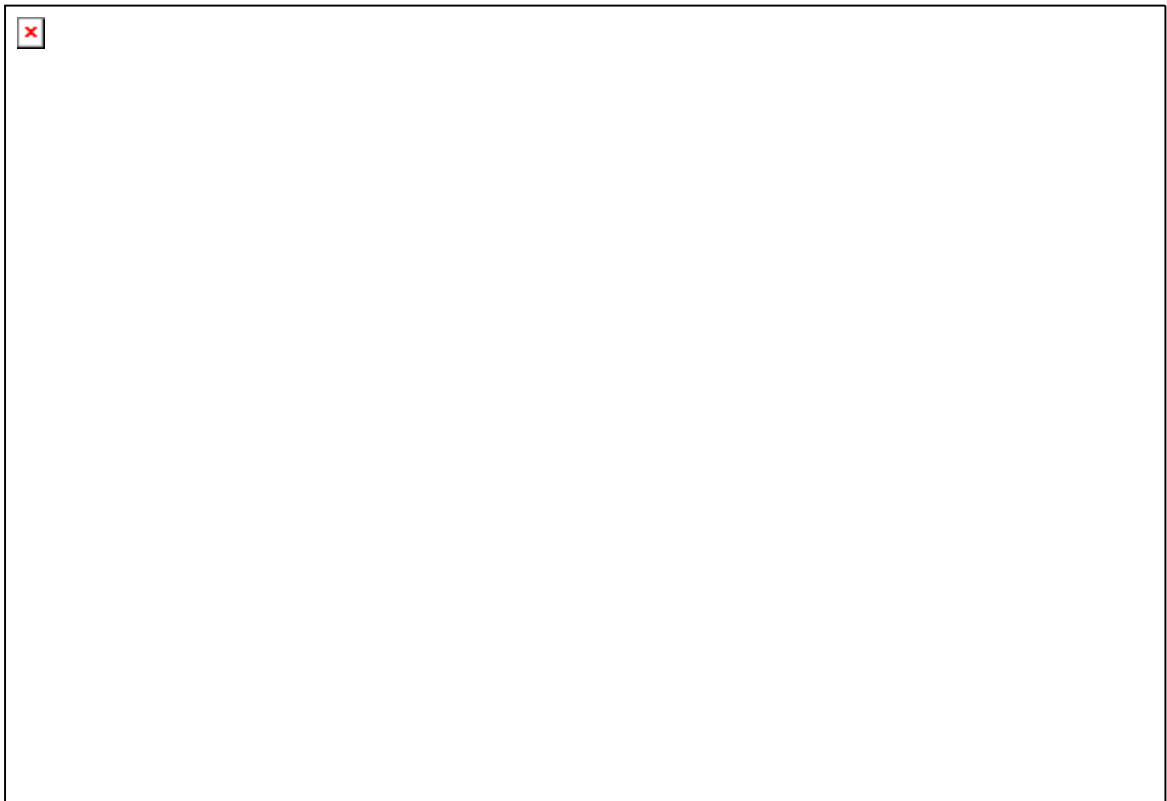
17. ábra: *Dianthus* fajok magjainak hosszúsága, a 10 mag / populáció átlagában (mm). A hibavonalak a szórást jelölik.

A scanning elektromikroszkópos vizsgálatra kijelölt mintákból származó magok eltérő fejlettségi állapotban kerültek begyűjtésre: egyes mintáknál még megfigyelhető volt a külső periklinális sejtfal a minták többségénél ez azonban már részben vagy teljesen felszakadt.

A különböző szegfűfajok pollenszemeinek elektroscanning vizsgálatáról készült fotókon (20. ábra, Halbritter 2005, online palinológiai adatbázis, www.paldata.org) sem a pollenszemek méretében, sem pedig a pollenszemek exinájának felépítésében nem fedezhető fel jelentős különbség. Irodalmi adatok arra mutattak rá, hogy a *Dianthus* nemzetségben, fajon belül 2-2 pollen méret kategória különíthető el (10. táblázat).



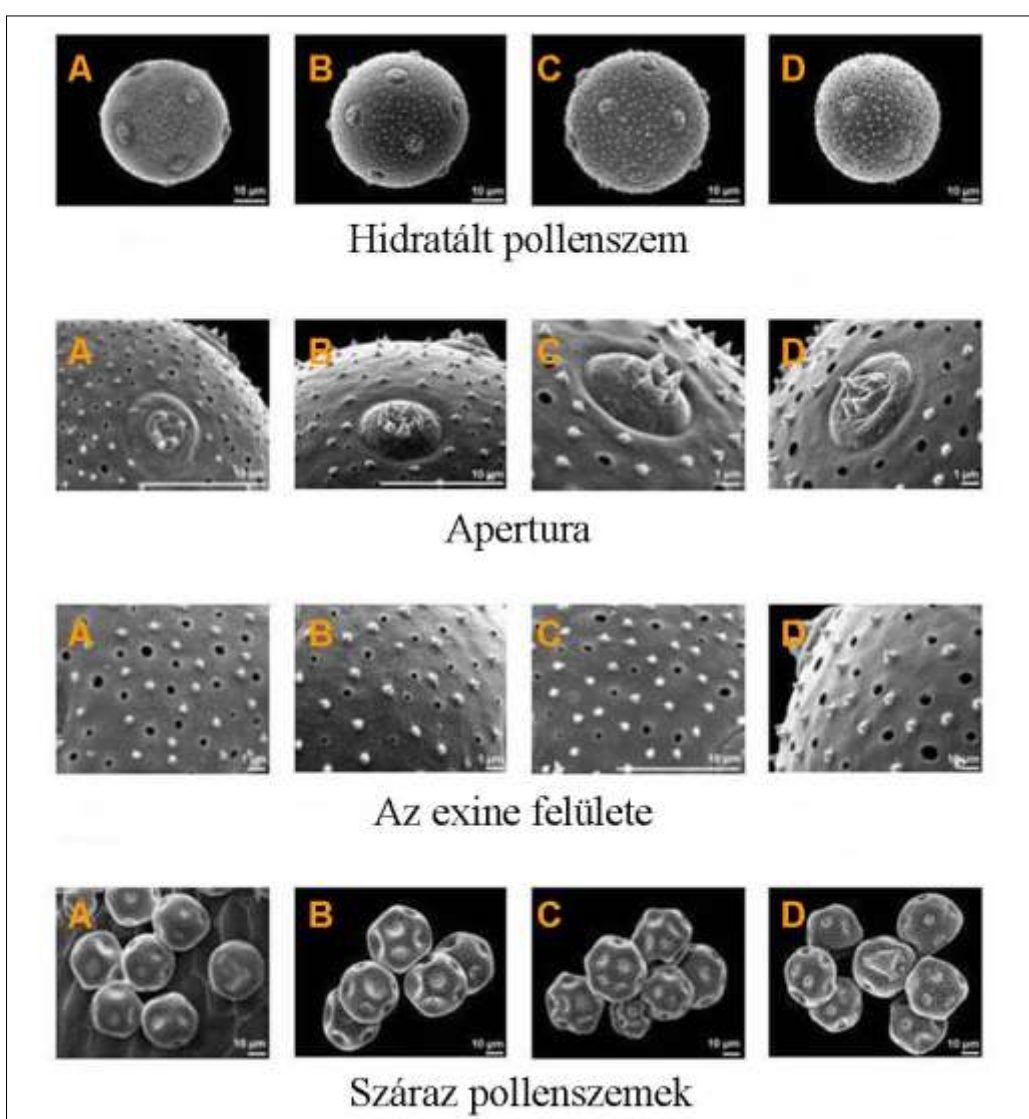
18. ábra: A vizsgált tollas szegfűfajok magjainak electroscanning felvételei a magvak hasi oldaláról, 1000-szeres nagyítás.



19. ábra: Két különböző élőhelyről származó *D. superbis* L. magminta scanning elektromikroszkópos képe, 1000-szeres nagyításon.

10. táblázat: Különböző *Dianthus* fajok pollen átmérője Jürgens és mtsai. (2012) alapján.

Faj	I. pollen méret kategória	II. pollen méret kategória	átlagos pollen átmérő (µm)
<i>D. arenarius</i> L.	26,5 ± 3,2	36,2 ± 5,2	31,35
<i>D. armeria</i> L.	27,2 ± 5,6	29,6 ± 5,0	28,4
<i>D. carthusianorum</i> L.	26,8 ± 2,8	30,7 ± 2,5	28,75
<i>D. deltoides</i> L.	22,1 ± 1,4	30,8 ± 2,6	26,45
<i>D. monspessulanus</i> L.	25,6 ± 1,6	39,4 ± 2,0	32,5
<i>D. superbus</i> L.	25,6 ± 1,6	36,6 ± 3,4	31,1
<i>D. sylvestris</i> Wulf.	25,9 ± 2,6	39,5 ± 2,0	32,7



20. ábra: Különböző *Dianthus* fajok pollenszemeinek sajátosságai.

A képek forrása: Halbritter, 2005 (online palinológiai adatbázis, PalDat)
 Ábramagyarázat: A) *D. alpinus*, B) *D. carthusianorum*, C) *D. monspessulanus*, D) *D. superbus*

5.2. Molekuláris genetikai eredmények

5.2.1. Szekvencia analízis eredményei

A szekvencia analízis során az általunk vizsgált 20 taxon újonnan generált szekvenciáit összevetettük a GeneBank-ban található, Valente és mtsai. (2010) által publikált 92 *Dianthus* egyed ugyanezen szekvenciáival. A végső adatsorban szereplő 2254 pozícióból végül összesen 123 volt maximális parszimóniai szempontból informatív.

A vizsgálatainkba bevont, 17 fajt reprezentáló 30 tollas szegfű minta (sect. *Plumaria*) összesen 19 kládban foglal helyet a Bayes analízissel készített törzsfán (8. melléklet). A *Plumaria* szekcióba tartozó mintákat tartalmazó kládok az ábrán számozva szerepelnek. Ennek a 19 kládnak jó része csekély támogatottsággal rendelkezik. Léteznek azonban olyan kládok is, amelyeket csupán egyetlen faj egy példánya alkot.

Az általunk szekvenált *D. orientalis* Adams minta kivételével (19. klád) minden egyéb *Plumaria* szekcióba tartozó minta egy nagy *Dianthus*-csoportba tagozódik be, amelynek, függetlenül az alkalmazott módszertől, igen jó a támogatottsága: PP: 1.0 és BS: 86% (a 18. ábrán az 1. számú csomópont). Ezen a nagy *Dianthus*-kládon belül az 1-től 16-ig számozott alcsoportok egy nagy politómikus ág részeit képezik (PP 0.76). Ezen kívül a vizsgált két *D. serrulatus* Desf. minta közül az egyik (17. klád), valamint a *D. broteri* Boiss. et Reut. példány (18. klád) már egy másik nagy klád részét képezik (PP 0.74), amelyen belül az említett két tollas szegfű faj egy igen jól támogatott alcsoportban foglal helyet (PP 0.99; az ábrán a 2. számú csomópont).

A fent leírt politómikus ágon belül található két jól támogatott csoport, amelyek kizárólag *Plumaria* szekcióba tartozó képviselőket tartalmaznak. Ezek: a 2. klád (PP 1.0), amely a két vizsgált *D. serrulatus* Desf. minta közül az egyiket, valamint a *D. crinitus* Sm.-t tartalmazza; és az 5. klád (PP 1.0) amelyik 3 *D. superbus* L. mintát és egy *D. plumarius* L. mintát foglal magába.

Ezekon kívül három olyan jól támogatott alcsoportot találunk, amelyek a *Plumaria* szekcióba sorolt képviselőkön kívül a *Dianthus* nemzetség más szekcióinak fajait is tartalmazzák. Ezek: a 12. klád (PP 1.0) a *D. arenarius* L., *D. integer* Vis., *D. plumarius* L. subsp. *regis-stephani* (Rapcs.) Baksay és *D. carthusianorum* L. mintákkal, melyek közül a legutóbbi a *Carthusiani* szekció képviselője; a 17. klád (PP 1.0), amelyben az egyik *D. serrulatus* Desf. minta (sect. *Plumaria*) mellett *D. sylvestris* Wulf. (sect. *Dianthus*) és *D. lusitanus* Brot. (sect. *Barbulatum*) példányok is megtalálhatóak; és végül a 19. klád (PP

1.0), amelyik *D. orientalis* Adams (sect. *Plumaria*) és *D. strictus* Banks et Soland. (sect. *Verruculosi*) mintákat tartalmazza.

A törzsfákon öt esetben is megfigyelhetjük, hogy ugyanannak a fajnak két vagy akár több példánya is különböző kládokba esik. Például az általunk gyűjtött *D. orientalis* Adams a 19. kládba kerül a *D. strictus* Banks et Soland. fajjal együtt (ennek areája Délkelet-Európától az Arab-félszigetig terjed), a Valente és mtsai. (2010) által vizsgált minta pedig a *D. zederbaueri* Vierh. fajjal (Törökország), a *D. cretaceus* Adams-al (Nyugat-Ázsia, Kaukázus) és a *D. barbatus* L. "B"-vel csoportosul (1. klád). A *D. serrulatus* Desf. minták a 2. és a 17. kládokba esnek. A *D. integer* Vis. esetében a Valente és mtsai. által vizsgált minta (2010) egyedül alkotja a 11. kládot, míg az általunk vizsgált példány a 12. kládba esik. Ezen kívül, míg az általunk vizsgált *D. carthusianorum* L. példány (nem sect. *Plumaria*) a 12. kládba esik, a Valente és mtsai. (2010) által vizsgált minta a *D. cibrarius* Clem. (Törökország), a *D. capitatus* Balbis ex DC. (Kelet-Európától a Kaukázusig), a *D. carmelitanum* Reut. ex Boiss. (Törökország) és a *D. biflorus* Sm. (Délkelet-Európa) fajokkal alkot csoportot.

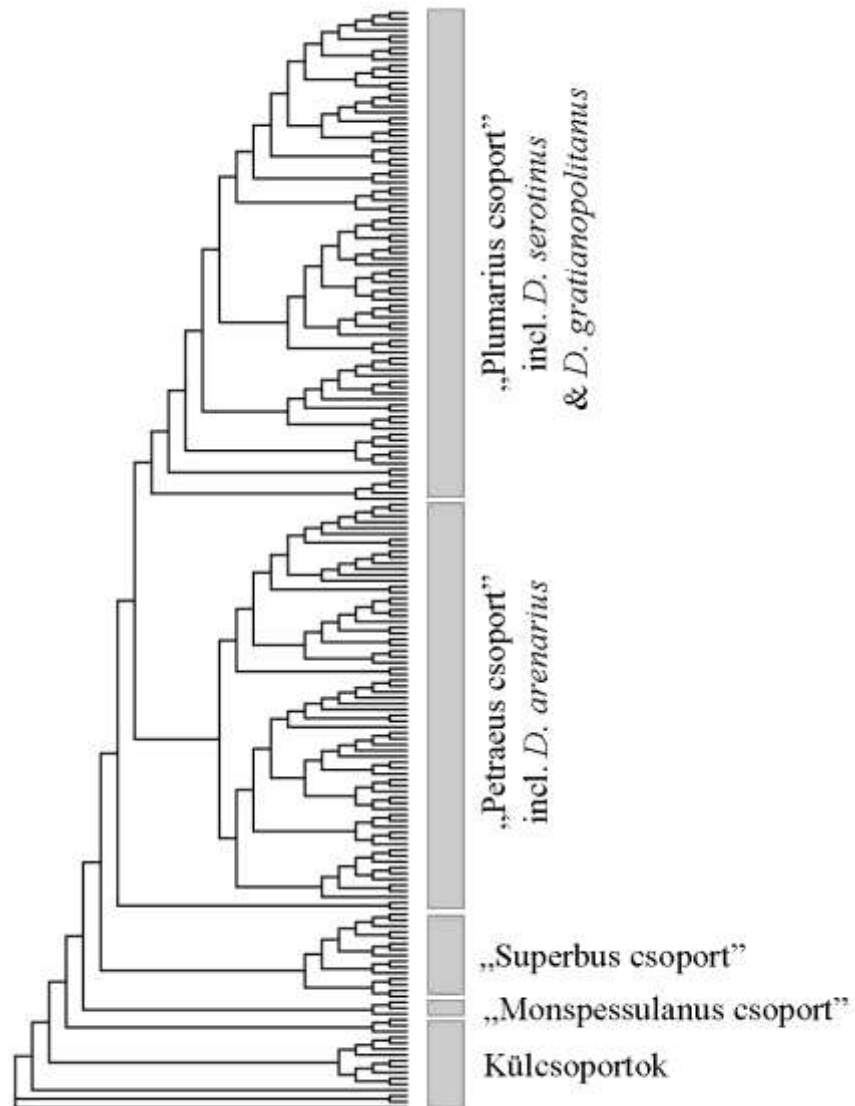
Munkánk során főként a *Plumaria* szekció közép- és délkelet-európai taxonjaira fókuszáltunk, ezért a *D. plumarius* L. fajnak több alfaját is bevontuk a vizsgálatainkba. A vizsgált alfajok a 8. (subsp. *blandus* (Rchb.) Hegi) és a 12. kládba (subsp. *regis-stephani* (Rapcs.) Baksay) esnek, vagy egyéni kládokat képviselnek a politómián belül (subsp. *lumnitzeri* (Wiesb.) Dom., *neilreichii* (Hayek) Hegi és *praecox* (Kit. ex Schult.) Dom.). A Valente és mtsai. (2010) által vizsgált *D. plumarius* L. esete érdekes, ugyanis ennek a mintának az alfaji besorolása nem ismert és a törzsfán az 5. kládba tagozódik be, amelyik egyébként *D. superbus* L. mintákat tartalmaz. Ha nem tekintjük a kétes eredetű *D. plumarius* L. mintát, akkor a *D. superbus* L. az egyetlen olyan faj, amely több példánnyal is képviseltetve volt a mintavétel során és monofiletikus csoportot képez.

5.2.2. AFLP vizsgálatok eredményei

Az E39-M50 és az E37-M50 primerpárokkal végzett szelektív amplifikáció 552 fragmentumot eredményezett 75 és 300 bp közötti tartományban.

Az AFLP eredmények neighbour joining (NJ) kladogramján (21. ábra, részletesen az 9. melléklet) 4 fő klád különül el: (i) „*Plumarius* csoport” magában foglalja a *D. plumarius* L. valamennyi alfaját valamint a *D. serotinus* W. et K.-t. Ezen kívül a fenti csoportba rózsaszín szíromszínnel rendelkező taxonok is tartoznak, mint a *D.*

gratianopolitanus Vill. és a *D. moravicus* Kovanda. Megjegyzendő, hogy a “plumarius” alfajok között is találhatóak olyanok, melyek szíromszíne konzekvensen rózsaszín;



21. ábra: Az AFLP eredmények alapján készített Neighbour Joining (NJ) kladogram.

(ii) „Petraeus csoport” tartalmazza a dacikus és a balkáni taxonokat: a *D. integer* Vis.-t, a *D. spiculifolius* Schur-t és a *D. petraeus* W. et K. minden alfaját. Ebbe a kládba tagozódtak be a *D. arenarius* L. (balti szegfű) mintái is, annak ellenére, hogy a fentebb említett taxonokkal nem fedődik át az areája; (iii) „Superbus csoport” magába foglalja az összes vizsgált *D. superbis* L. mintát; (iv) „Monspessulanus csoport” tartalmazza a Spanyolországból származó *D. hyssopifolius* L. mintákat, valamint egy Olaszországban (Gran Sasso, Abruzzo) gyűjtött *D. monspessulanus* L. mintát. Viszont a másik *D. monspessulanus* L. minta, amely ebből a régióból származik egy másik kládban helyezkedik el az Ausztriából gyűjtött *D. sylvestris* Wulf. (*Dianthus* szekció) egyedekkel együtt (v). A fentebb említett 4 leszármazási vonal létezése nem mond ellent a kombinált ITS és kloroplasztisz DNS-szekvenciák eredményeinek.

Külcsoportként használtunk Délnyugat-Ázsiából (Törökország, Grúzia) származó, *Plumaria* szekcióba sorolt taxonokat. Ezek a minták a NJ-kladogramon különállnak, együtt formálva egyetlen kládot (vi); A többi vizsgált példány nem formál közös csoportot. Ezeket a fajokat hagyományosan nem tekintik a *Plumaria* szekcióba tartozónak, tehát ezeket külcsoportként kezeltük (*D. giganteiformis* subsp. *pontederæ* (A. Kern.) Soó (Magyarország), *D. carthusianorum* L. (Ausztria), *D. henteri* Heuff. ex Griseb. & Schenk (Románia), *D. imereticus* (Rupr.) Schischk. (Grúzia) (vii).

Ezen kívül sikerült igazolni a *D. arenarius* L. faj jelenlétét Magyarország területéről, azonban a korábban közölt elterjedési adatok jócskán túlbecsülik a balti szegfű hazai areáját, a vizsgált mintáink közül ugyanis egyedül a fenyőfői populációról sikerült bebizonyítani, hogy valóban *D. arenarius* L. fajhoz tartozik, a Nyírségből származó (Létavértes, Aranka-domb) minták a vizsgált *D. serotinus* W. et K. példányokkal csoportosulnak.

A *D. serotinus* W. et K. minták a törzsfán nagyjából körülhatárolható csoportot képeznek, azonban betagozódnak a *D. plumarius* L. minták közé.

AFLP alapján sem a hazai, sem pedig az alpokbeli *D. plumarius* L. alfajok léte nem támogatott.

5.2.3. Mikroszatellit vizsgálatok eredményei

A 3 nukleáris mikroszatellit marker (MS-DINCARACC; DCA221; DCD010) mentén összesen 127 különböző allélt detektáltunk, a Kárpátokból és a Kárpát-medencéből származó 239 egyednél.

A *D. petraeus* W. et K., *D. giganteus* D'Urv. és a *D. superbus* L. minták esetében valóban csak 2-2 allélt találtunk lókuszonként az esetek nagy többségében. Ez egybevág az előzetesen publikált adatokkal, miszerint a fentebb említett 3 taxon többnyire diploid populációkkal rendelkezik. A *D. plumarius* L. minták általában 3-6 allélt produkáltak lókuszonként.

A vizsgált 3 mikroszatellit lókuszt PCA analízise három fő csoportot eredményezett (10. melléklet). Az első csoportba tartoznak a Déli-Kárpátokból begyűjtött *D. giganteus* D'Urv. minták. Ezen az ún. „Giganteus” csoporton belül két alcsoport különböztethető meg, azonban az alcsoportok elkülönülése sem földrajzilag sem taxonómiaiilag nem magyarázható. További vizsgálatok szükségesek a *D. giganteus* D'Urv. fajcsoporton (nem *Dianthus* sect. *Plumaria*) belüli populációstruktúra pontos felderítéséhez, azonban ez nem volt célja jelen dolgozatomnak.

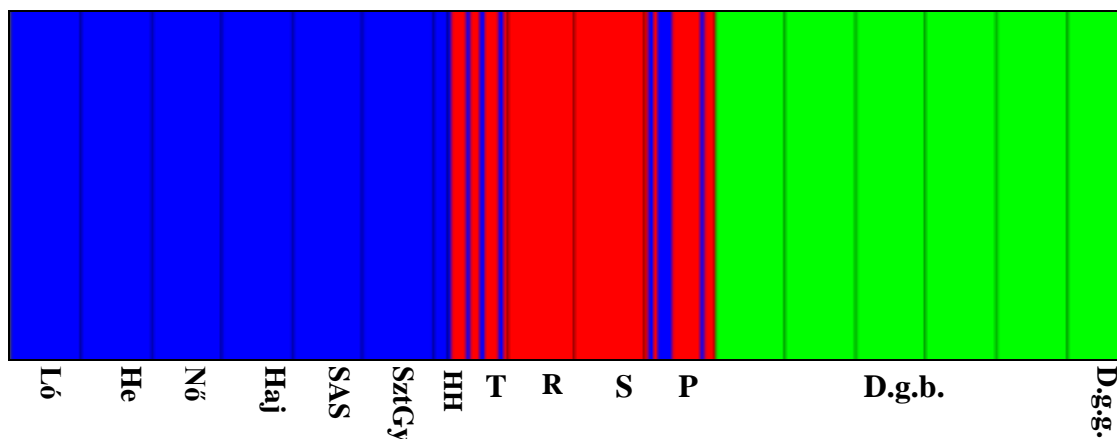
A Déli-Kárpátokban, bizonyos populációkban a *D. giganteus* D'Urv. szimpatrikusan fordul elő a *D. petraeus* W. et K.-szal. Ezidáig viszont még nem tudósítottak a két egymás mellett élő, különböző virágmorfológiai bélyegekkal rendelkező szegfűfaj kereszteződéséből létrejött hibridekről. A saját terepi megfigyeléseink valamint a mikroszatellit eredményeink szintén megerősítik a tényt, hogy a *D. giganteus* D'Urv. és a *D. petraeus* W. et K. nem képez egymással hibrideket. A vizsgált 3 mikroszatellit markerrel ugyanis nem mutatható ki génáramlás a két fajkomplex között.

A második nagy csoportba tartozik az összes vizsgált *D. plumarius* L. egyed. A harmadik csoport a Romániából származó tollas szegfűveket, mint a *D. petraeus* W. et K. subsp. *orbelicus* (Velen.) Greuter et Burdet, a *D. petraeus* subsp. *petraeus* W. et K. és a *D. superbus* L. subsp. *alpestris* Kablík. ex Čelak. taxonokat foglalja magába. Ez a csoport a „Giganteus” és a „Plumarius” csoportok közé tagozódik be. A „Plumarius” és a „Petraeus” csoportok között kismértékű átfedődés figyelhető meg. A „Plumarius” csoportba tartozó minták többnyire elszórtan helyezkednek el, a csoporton belül genetikai elválást sem alfaji sem pedig populáció szinten nem lehet kimutatni.

A Szent György-hegyi bazalton növő *D. plumarius* L. populáció (SztGy) elkülönül a többi hazai állománytól az egyesített populáció adatok nem gyökereztetett, euklidészi

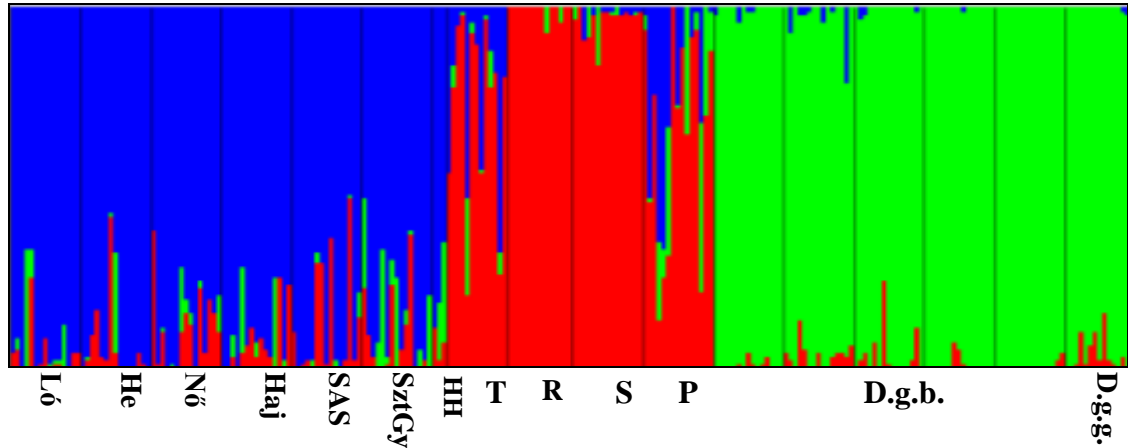
távolsági indexszel számított neighbour joining törzsfáján. Ez a populáció eltérően a többi hazai állománytól bazalt alapközetben nő, ezért az elkülönülés magyarázható ökotípusos adaptációval. Mivel ez az elkülönülés más módszerrel, vagy az adatok individuális szinten való kezelésével nem volt kimutatható, ezért ez a jelenség szintén további vizsgálatokat igényel.

A Bayes-módszerre épülő modell alapú klaszterezés (22. ábra) illetve az „admixture” analízis (23. ábra) hasonlóan a többváltozós adatelemzési módszerekhez 3 csoportot eredményezett. A kék szín jelöli a „Plumarius” csoportot, a piros szín a „Petraeus” csoportot és a zöld színű sávok mutatják a „Giganteus” csoportba tartozó populációkat. Érdekes módon a Trascău-ból (Torockó; T) és a Cheile Țesnei-ből (P) származó *D. petraeus* W. et K. minták között vannak olyan egyedek, amelyeket a BAPS szoftver a „Plumarius” csoportba helyez.



22. ábra: A mikroszatellit eredmények Bayes-módszerre épülő modell alapú klaszterezése. BAPS 3.2 szoftver (K=3). A különböző klaszterek eltérő színekkel vannak jelölve.

A rövidítések magyarázata: **Ló** – Ló-hegy; **He** – Hegyesd; **Nő** – Nőzsér; **Haj** – Hajmáskér; **SAS** – Sas-hegy; **SztGy** – Szent György-hegy; **HH** – Huhdsheimer Berge; **T** – *D. petraeus* subsp. *orbelicus*, Torockó; **R** – *D. petraeus* subsp. *orbelicus*, Ronk; **S** – *D. superbis* subsp. *alpestris*, Munții Ciucului; **P** – *D. petraeus* subsp. *petraeus*, Cheile Tesnei; **D.g.b.** – *D. giganteus* subsp. *banaticus*; **D.g.g.** – *D. giganteus* subsp. *giganteus*, több különböző populációból gyűjtve.



23. ábra: A klaszterekbe tartozó minták hibrid eredetének vizsgálata. BAPS 3.2 szoftver. A színes sávok az allélek genetikai eredetét jelzik.

A rövidítések magyarázata: **Ló** – Ló-hegy; **He** – Hegyesd; **Nő** – Nőzsér; **Haj** – Hajmáskér; **SAS** – Sas-hegy; **SztGy** – Szent György-hegy; **HH** – Huhdsheimer Berge; **T** – *D. petraeus* subsp. *orbelicus*, Torockó; **R** – *D. petraeus* subsp. *orbelicus*, Ronk; **S** – *D. superbis* subsp. *alpestris*, Munții Ciucului; **P** – *D. petraeus* subsp. *petraeus*, Cheile Tesnei; **D.g.b.** – *D. giganteus* subsp. *banaticus*; **D.g.g.** – *D. giganteus* subsp. *giganteus*, több különböző populációból gyűjtve.

5.3. Nevezéktani vizsgálatok eredményei

Hazánkból összesen 5, a *Plumaria* szekcióba tartozó sziklagyepekben élő szegfűvet ismerünk, ezek a következők:

1. *Dianthus arenarius* L. subsp. *borussicus* Vierh.
2. *Dianthus plumarius* L. subsp. *lumnitzeri* (Wiesb.) Domin
(basionym: *Dianthus lumnitzeri* Wiesb.)
3. *Dianthus plumarius* L. subsp. *praecox* (Kit. ex Schultes) Domin
(basionym: *Dianthus praecox* Kit ex Schultes.)
4. *Dianthus plumarius* L. subsp. *regis-stephani* (Rapaics) Baksay
(basionym: *Dianthus regis-stephani* Rapaics)
5. *Dianthus serotinus* W. et K.

A fenti bazionimokon alapuló kombinációk száma meghaladja a 15-öt. A csoporton belül a zavart fokozza, hogy az egyes szerzők a fajokat hol igen szélesen, gyűjtőfajokként (Hegi 1911; Jávorka 1937; Soó 1945), hol rendkívül szűken (Borbás 1889a; 1889b; Baksay 1972) értelmezték. Ennek következtében az egyes taxonokat különböző fajok alakjaiként és önálló fajokként is kezelik.

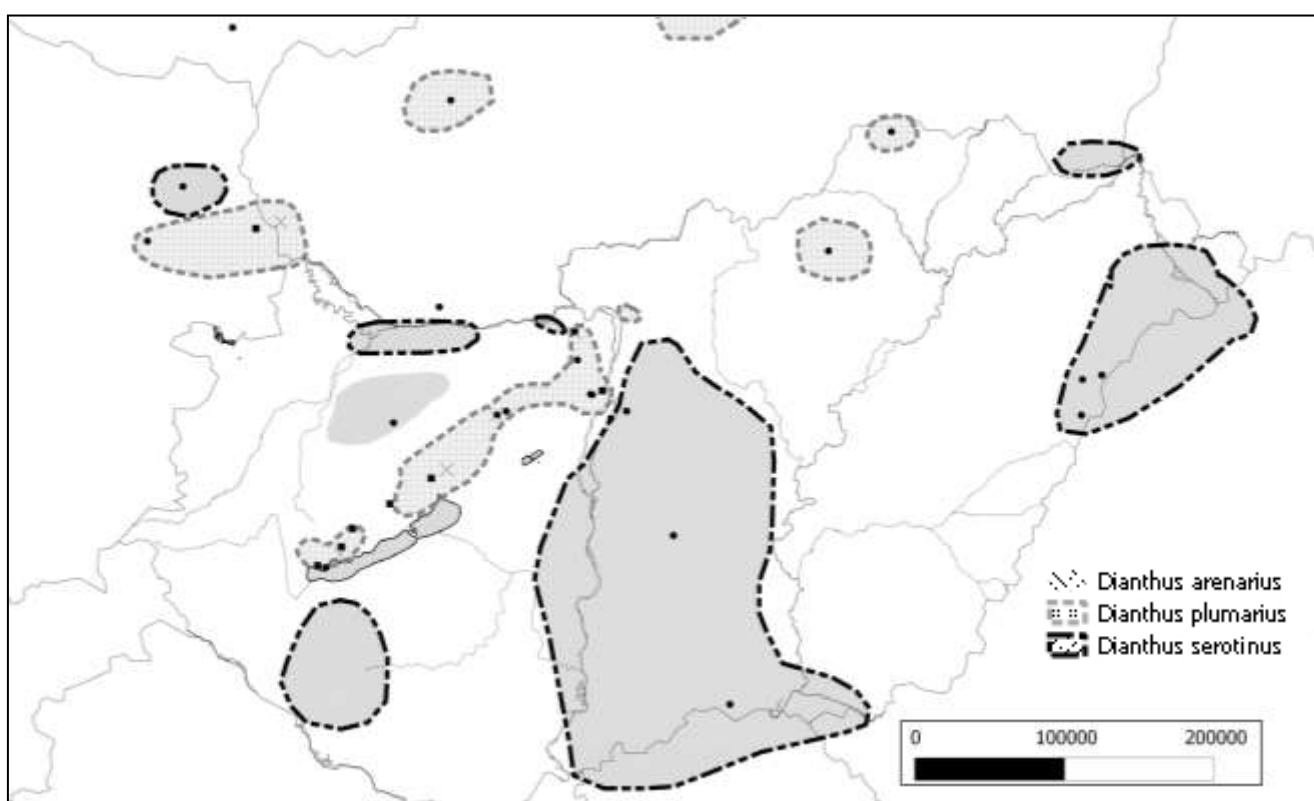
A hazai *Dianthus*-populációkon végzett morfológiai és molekuláris vizsgálataink eredményeként 3 csoportot tudunk elkülöníteni, melyek egységes, faji rangon való kezelését javasoljuk (ld. 24. ábra):

1. Egy sziklai, a középhegység teljes területén elterjedt csoportot, mely jelen van az Alpok keleti részeitől, Hainburgon keresztül a Tátráig = *D. plumarius*.
2. Egy szélesebb elterjedésű alföldi csoport, mely hazánk homokterületeinek nagy részén előfordul = *D. serotinus*.
3. Egy szűk elterjedésű, reliktum jellegű csoport, melynek jelenlétét vizsgálataink eddig kizárólag a fenyőfői ősfenyves területén erősítették meg = *D. arenarius*.

5.3.1. Az István király szegfű nevezéktani problémái

A közép-európai régió tollas szegfűveit érintő taxonómiai és nevezéktani munkák meglehetősen szövevényesek. A szinonim nevek, és a nevek közötti kapcsolatok felderítése nem könnyű feladat. Borbás tanulmányaiból például (1889a; 1889b; 1900) világosan kiderül, hogy ő a *D. hungaricus* név alatt két külön taxont látott: az egyik a tátrai

szegfű, aminek ő a *D. tatrae* nevet adta, a másik taxon pedig egy közép-magyarországi elterjedésű faj (1889b). Borbás (1889b) ugyanis rámutatott, hogy Persoon a *D. hungaricus* diagnózisában (1805) csupán új nevet adott egy korábban tévesen *D. arenarius*-ként (non L.) leírt fajnak. És ha elfogadjuk Borbás érvelését, hogy Townson annak idején (1797) az általa hibásan *D. arenarius*-nak nevezett növényt csak Közép-Magyarországon láthatta, akkor Persoon későbbi leírása (1805) mindenképpen a magyarországi szegfűre vonatkozik, és a tátrainak van szüksége másik névre. Ugyanebben a cikkében ezt a közép-magyarországi szegfűvünket már *D. plumarius* L.-nek tartja és ennek szinonimjai között szerepelteti a *D. hungaricus* Persoon-t.



24. ábra. A *Dianthus Plumaria* s. str. csoport fajainak hazai elterjedése molekuláris genetikai eredmények alapján.

A köztudatban, hazánkban elterjedt név a „regis-stephani”, amelynek az eredete meglehetősen homályos. Ugyan Rapaicsnak tulajdonítják és kivétel nélkül mindenki, aki az István király szegfűvel kapcsolatosan publikált, Rapaics 1922-es cikkére hivatkozik, ezen alapulnak a későbbi kombinációk is. Ebben a publikációban azonban nem szerepel érvényes fajleírás, sőt a mű alapvetően zuzmókról és nem hajtásos növényekről szól. A szövegben pusztán egy fél mondat esik az említett taxonról:

„...vagy egy szegfű, a *Dianthus regis Stephani* (*D. hungaricus* aut. Hung. centr., non Pers.) vánkosa fedi el a repedést és hajt a vánkos nagyszámú levélrózsáiból koronás virággal ékes szárat.” Ugyanitt két bekezdéssel később még ez olvasható: „Lassan ereszkedem alá a Sas-hegy keleti oldalán...”.

5.3.2. A hazai taxonok természetvédelmi besorolása

A Magyarországon honos tollas szegfűfajok a 13/2001 (V. 9.) KöM rendelet melléklete alapján kivétel nélkül védettek vagy fokozottan védettek. A 275/2004 (X. 8.) Korm. rendelet értelmében a *D. plumarius* L. subsp. *regis-stephani* (Rapcs.) Baksay közösségi jelentőségű, míg a *D. lumnitzeri* Wiesb. kiemelt közösségi jelentőségű ún. Annex II-es növényfaj.

Németh (1989) kizárólag a *D. serotinus* W. et K.-t, a *D. plumarius* L. subsp. *regis-stephani* (Rapcs.) Baksay-t, és a *D. plumarius* L. subsp. *praecox* (Kit. ex Schult.) Dom.-t tárgyalja veszélyeztetett fajként, melyek közül az utóbbi hazánkban kipusztulással fenyegetett, míg az előbbieket potenciálisan veszélyeztetettek.

Király (2007) szerint hazánkban a *D. arenarius* L. subsp. *borussicus* Vierh. és a *D. plumarius* L. subsp. *lumnitzeri* (Wiesb.) Dom. adathiányos (bizonytalan taxonómiai helyzetű) alfajok, a *D. plumarius* L. subsp. *regis-stephani* (Rapcs.) Baksay és a *D. serotinus* W. et K. veszélyeztetettség közele, míg a *D. plumarius* L. subsp. *praecox* (Kit. ex Schult.) kipusztulással veszélyeztetett taxon.

A honos tollas szegfűveink ezidáig az alábbi neveken voltak védettek:

1982 (1988-ban nem változott)

Szegfű, homoki (*Dianthus arenarius* agg.) — 1000 Ft

Szegfű, tollas (*Dianthus plumarius* agg.) — 2000 Ft

1993-tól:

Homoki szegfű (*Dianthus arenarius* agg.) — 5000 Ft

Balti szegfű (*Dianthus arenarius* subsp. *borussicus*) — 5000 Ft

Tollas szegfű (*Dianthus plumarius*) — 5000 Ft

1996-tól:

Homoki szegfű (*Dianthus arenarius* agg.) — 5000 Ft

Balti szegfű (*Dianthus arenarius* subsp. *borussicus*) — 5000 Ft

Tollas szegfű (*Dianthus plumarius*) — 5000 Ft

Kései szegfű (*Dianthus serotinus*) — 2000 Ft

2001-től:

Balti szegfű (*Dianthus arenarius* subsp. *borussicus*) — 5000 Ft

Lumnitzer-szegfű (*Dianthus plumarius* subsp. *lumnitzeri*) — 30.000 Ft (fv)

Korai szegfű (*Dianthus plumarius* subsp. *praecox*) — 30.000 Ft (fv)

Szent István-szegfű (*Dianthus plumarius* subsp. *regis-stephani*) — 30.000 Ft (fv)

Kései szegfű (*Dianthus serotinus*) — 2000 Ft

2005-től (2008-ban nem változott):

Balti szegfű (*Dianthus arenarius* subsp. *borussicus*) — 5000 Ft

Lumnitzer-szegfű (*Dianthus plumarius* subsp. *lumnitzeri*) — 100.000 Ft (fv)

Korai szegfű (*Dianthus plumarius* subsp. *praecox*) — 100.000 Ft (fv)

Szent István-szegfű (*Dianthus plumarius* subsp. *regis-stephani*) — 100.000 Ft (fv)

Kései szegfű (*Dianthus serotinus*) — 2000 Ft

2012-től:

balti szegfű (*Dianthus arenarius*, syn.: *Dianthus arenarius* subsp. *borussicus*)

Lumnitzer-szegfű, beleértve az István király-szegfűvet (*Dianthus plumarius* subsp. *lumnitzeri*, incl. *Dianthus plumarius* subsp. *regis-stephani*)

korai szegfű (*Dianthus plumarius* subsp. *praecox*)

kései szegfű (*Dianthus serotinus*)

5.4. Beporzásbiológiai megfigyelések eredményei

A *Dianthus plumarius* L. egyedek meglehetősen gyakoriak a Sas-hegy nyílt dolomit sziklagyepében, de a társulás jellemzőinek megfelelően, nem alkotnak összefüggő virágos szőnyeget, hanem elszórtan, kisebb nagyobb foltokban találhatóak meg a megfigyelési területen. Nem csak a *D. plumarius* L. volt az egyedüli virágzó növény a megfigyelési időszak folyamán, *Centaurea*, *Helianthemum* és *Linum* fajoknak is erre a periódusra esik a fő virágzási fenológiai időszakuk.

A szegfűfajok virágára általánosan jellemzőek olyan sajátságok, amelyek az önbeporzás elkerülésére alkalmassak pl. a virágok nőelzőek és gyakran előfordulnak váltivarú, gynodioecius virágok: hímnős virágok (♂), valamint hímsteril virágok (♀) is egy-

egy populáción belül. Tehát a *D. plumarius* L. fajt az irodalmi adatok alapján bátran tekinthetjük idegenbeporzású fajnak.

A vizsgált területen a *D. plumarius* L. fajon megfigyelt beporzók az alábbi rendszertani csoportokba tartoznak: 3 lepke család (*Geometridae*, *Noctuidae*, *Sphingidae*) 1 kétszárnyú család (*Syrphidae*) és további 1 hártványasszárnyú család (*Apidae*) (25. ábra).

Azokat a virágokat, amelyek 12 óránál hosszabb ideig nyitottak, elméletileg nappali- és éjszakai beporzók egyaránt látogathatják. Viszont azt tapasztaltuk, hogy a megfigyelt növényfaj illatanyagának mennyisége és így valószínűleg a nektárium mennyisége is napszaki ingadozást mutat, ami összefüggésben lehet azzal, hogy napközben nem, vagy csak kevés potenciális beporzó látogatja ezeket a virágokat, így a nektárium és a benne található illatanyagok felhalmozódnak és be is töményedhetnek a nap folyamán. A megfigyelési időszak során azt tapasztaltuk, hogy méhek nagyon ritka vendégek voltak a fehér virágú szegfűveken. Bár a megfigyelt területen nem voltak ritkák, mi csak két alkalommal tudtunk méheket megfigyelni a *Dianthus* virágokon. Úgy tűnik tehát, hogy ezek a szegfű virágok nem vonzóak a méhek számára. Ezzel szemben a zengőlegyek (*Episyrphus balteatus*, *Eupeodes luniger*) a *Dianthus* virágok állandó látogatói voltak, egészen sötétedésig minden alkalommal meg tudtuk figyelni a fentebb említett két zengőlegy fajt, ahogyan a *D. plumarius* L. pollenjével táplálkoztak.



25. ábra: A sas-hegyi tollas szegfű populáció potenciális beporzói. Saját fotók, kivéve a *Sphinx pinastri*-t ábrázoló kép (Fotó: Halász Antal).

Napközben és alkonyatkor a leggyakoribb lepkefaj a vizsgált szegfűvünkön egy nappal aktív szenderfaj, a *Macroglossum stellatarum* volt, amelyet alapvetően generalista beporzónak kell tekintenünk. Ezen kívül több éjjel aktív szenderfajt is megfigyeltünk beporzóként pl. *Sphinx pinastri*, *Sphinx ligustri*, *Hyles* sp., illetve egyéb meghatározatlan szenderfajokat, valamint kis- és közepes méretű bagolylepkéket pl. *Calophasia lunula*, *Hadena compta*, *Helicoverpa armigera*, *Sterrhia humiliata* is láttunk, ahogyan a *D. plumarius* L. virágait porozták. A 8 megfigyelési alkalom során a *Macroglossum stellatarum*-on kívül nem talákoztunk egyéb diurnális lepkefajjal, mint a *D. plumarius* L. potenciális beporzójával.

6. EREDMÉNYEK MEGVITATÁSA

Az előzetes tanulmányokból és flóraművekből kiindulva úgy véltük, hogy a *Dianthus* nemzetség *Plumaria* szekciójának fajai hasonló leszármazási viszonyokkal jellemezhetők, mint például a *Gentiana* nemzetség *Ciminalis* (Adans.) Dumort. szekciójába tartozó, morfológiailag közelálló fajok, amelyekről be tudták bizonyítani, hogy a nagymértékű morfológiai hasonlóságok ellenére valóban vikariálnak egymással (Hungerer és mtsai. 1998). Ezt a tényt a *Plumaria* szekció fajaival kapcsolatosan azonban ezidáig sem morfológiai alapon, sem molekuláris genetikai módszerekkel nem sikerült alátámasztani, vagyis a közép-európai régióban honos tollas szegfűfajok vikarizmusáról szóló teóriák nem igazolódtak (Somogyi és mtsai. 2010).

6.1. Morfológiai vizsgálatok eredményeinek értékelése

Az általunk és mások által használt makro- és mikromorfológiai bélyegek, vagy akár ezek kombinációi alapján a vizsgált tollas szegfű taxonok nem választhatók el egymástól. A határozóbélyegek jó része, amelyeket a hazai valamint a külföldi szakirodalomban említenek, többnyire olyan sajátosságok, amik nagyban függenek a szűkebb környezet mikroklimatikus és edafikus tényezőitől. Ilyen bizonytalan tulajdonságok pl.: a csésze antociánossága, a leveleken található kutikula illetve viaszréteg vastagsága, a levelek hossza, a virágok mérete és száma, stb. (Somogyi és Höhn 2008; Somogyi és mtsai. 2009).

Ezen túl a Magyarországon illetve a szűkebb térségében honos taxonokat elkülönítő bélyegek nehezen megfoghatók és objektivizálhatók, ezért a taxonok megbízható elkülönítésére nem alkalmasak (9. táblázat). Vizsgálataink során csak részleges átfedést tapasztaltunk az egyes populációk egyedeinek morfológiai változatossága és az egyes taxonokhoz rendelt morfológiai bélyegek között, és nem találtunk olyan morfológiai különbségeket a különböző taxonokhoz sorolt hazai populációk között melyek bármilyen szintű taxonómiai elkülönítést tennének lehetővé az állományok között (Somogyi és Höhn 2006; 2008, Somogyi és mtsai. 2009).

A magfelszín szkennig elektromikroszkópos vizsgálatával ugyan sikerült apróbb eltéréseket felfedeznünk, pl. a 16. ábrán két különböző helyről származó *D. superbis* L. magminta felülete látható, ahol szembetűnő a különbség, azonban nehezen

definiálható, hogy a különbség ploidiaszint-béli eltérésekből, a magvak eltérő fejlettségi állapotából vagy egyéb eddig nem ismert okból fakad.

A magvak méretét tekintve sem volt jelentősebb különbség a fajok között. Annyit érdemes csupán kiemelni, hogy a diploid *D. superbus* L. magjai voltak a leghosszabbak, a tetraploid *D. arenarius* L. magjai pedig legkisebbek (Somogyi és Höhn 2006). Ez az utóbbi adat egybevághat Baksay 1972-es közlésével, aki a hazai tollas szegfűfajok (sect. *Plumaria* sensu stricto, azaz a *D. superbus* L. fajt nem mérte) morfológiai vizsgálatát is elvégezte. A magvakkal kapcsolatosan Baksay tömeget mért (500 mag tömegét) és azt kapta, hogy a *D. arenarius* L. subsp. *borussicus* Vierh. faj magjai a legkönnyebbek.

A vizsgált szegfűfajok magjainak jellemzői egyeznek a Schermann által a *D. plumarius* L. valamint *D. serotinus* W. et K. fajokról közölt adatokkal (1966). A magvak alakja ovális-kerekded, könnyűek, laposak. Alakjuk gyakran kissé görbült vagy csavarodott. A magvak hossza 2–3 (4) mm között változik, méretük és felépítésük alapján szél által terjednek.

A magmorfológiához hasonlóan a különböző szegfűfajok pollenjeinek átlagos méretében, illetve a pollenszemek exinájának textúrájában sem fedezhető fel jelentősebb eltérés (18. ábra, 10. táblázat). A pollenszemek fajon belüli, méret szerinti elkülönülése a bibe hosszával mutat erős korreláltságot, és mivel a bibe hossza összefüggésbe hozható a fajok beporzási módjával (nokturnális vs. diurnális) ezért Jürgens és mtsai (2012) azt a következtetést vonták le ennek kapcsán, hogy a pollenméretbeli különbség a beporzóknak az egyes fajokra gyakorolt szelektív adaptációs hatásának eredménye lehet.

A szegfűvek mikromorfológiai sajátosságainál tapasztalható igen kismértékű variabilitás valószínűleg szintén a vizsgált taxonok recens eredetére és gyors evolválódásukra vezethető vissza.

6.2. Molekuláris genetikai vizsgálatok eredményeinek értékelése

6.2.1. A szekvencia alapú eredmények értékelése

A szekvencia analízisünk eredményei a *Dianthus* nemzetségen belül csupán csekély filogenetikai struktúrát tárnak fel. Vizsgálatainkkal meg tudtuk erősíteni a Valente és mtsai. (2010) által korábban publikált eredményeket, mivel mi további taxonokkal illetve mintákkal bővítettük a korábban közölt adatsort és nem használtunk újabb

szekvencia markereket sem vizsgálataink során. A kombinált ITS és kloroplasztisz szekvenciák alapján készített törzsfák topológiája alapvetően nem változott az eredeti, Valente és mtsai. (2010) által publikált filogramhoz képest. A általuk közölt csoportok mindegyike megtalálható itt is. Csupán kisebb eltérések figyelhetők meg a különböző módszerekkel szerkesztett Maximum Parszimónia (7. melléklet) és Bayes törzsfák (8. melléklet) között.

Nagy valószínűséggel a vizsgált növénycsoport fiatal korára vezethető vissza a csoporton belüli filogenetikai feloldás hiánya. Valente és mtsai. (2010) korábban azt feltételezték, hogy a *Dianthus* nemzetség „hiperdiverz” eurázsiai kládja csupán az utóbbi 1-2 millió évben diverzifikálódott.

A szekvencia eredményeink alapján feltételezhető a *Plumaria* szekció polifiletikus eredete, melyet az alábbi tények támasztanak alá:

1. A *Plumaria* szekcióba sorolható minták a kapott törzsfákon 19 különböző kládba esnek.

2. Amennyiben összevonnánk az összes ágat, ahol a PP érték $<0,95$, akkor a törzsfánk legtöbb ága egyetlen nagy politómiává olvadna össze. Ez alól csupán két kivétel van: az egyik a 19-es klád, amelyik az általunk vizsgált *D. orientalis* Adams mintát tartalmazza. Ezt a kládot egy jól támogatott csomópont választja el a törzsfá többi részétől amely, a *Plumaria* szekcióba tartozó egyéb fajokat is tartalmazza. A másik kivétel: a *D. broteri* Boiss. et Reut. mintát (18.) és a két vizsgált *D. serrulatus* Desf. példány közül az egyiket (17.) tartalmazó csoport, amelyet két jól támogatott csomópont is elválaszt a törzsfá fennmaradó, *Plumaria* szekcióba tartozó fajokat is tartalmazó részétől. Tehát a *D. orientalis* Adams, *D. broteri* Boiss. et Reut. és az egyik *D. serrulatus* Desf. példány nem lehet a legközelebbi rokona a *Plumaria* szekcióba sorolt példányok többségének, amelyek a nagy politomikus ágon helyezkednek el.

3. Három jól támogatott kládot azonosítottunk, amelyek a *Plumaria* szekcióba tartozó, valamint a *Dianthus* nemzetség egyéb szekcióiba sorolt képviselőket is magukba foglalják. Ezek az alábbiak: 12. klád (PP 1.0) a *D. arenarius* L., *D. integer* Vis., *D. plumarius* L. subsp. *regis-stephani* (Rapcs.) Baksay és *D. carthusianorum* L. fajokkal, melyek közül az utolsó nem tartozik a *Plumaria* szekcióba, 17. klád (PP 1.0) amely tartalmazza a két *D. serrulatus* Desf. minta közül az egyiket (sect. *Plumaria*) és ezen kívül magába foglalja a *D. sylvestris* Wulf. és *D. lusitanus* Brot. mintákat. Végül a 19. klád (PP 1.0), amelyik magába foglalja a *D. orientalis* Adams (sect. *Plumaria*) és a *D. strictus* Banks et Soland. (sect. *Verruculosi*) mintákat is. Tehát ez azt jelenti, hogy az egyes

Plumaria szekcióba tartozó fajok közelebbi rokonsági viszonyban állnak nem-*Plumaria* fajokkal, mint a többi kládban helyet foglaló egyéb *Plumaria* fajokkal.

4. A három fentebb felsorolt kládból kettőben a *Plumaria* szekció képviselői olyan fajokkal csoportosulnak, amelyek ugyanazon földrajzi régióból származnak. Ez azt jelentheti, hogy a *Plumaria* szekció adott képviselői helyi nem-*Plumaria* típusú szegfűvekből evolválódtak. Tehát például a 17. kládban a *D. serrulatus* Desf. és a *D. lusitanus* Brot. délnyugat-európai eredetű, a *D. sylvestris* Wulf. pedig kiterjedtebb areával rendelkezik Dél- és Közép-Európában, és a 19. kládból mindkét faj, a *D. orientalis* Adams és a *D. strictus* Banks et Soland. is Délnyugat-Ázsiában él.

Mindent együttvéve arra a következtetésre jutottunk, hogy amit korábban bizonyos jellegzetes virágmorfológiai bélyegek alapján *Plumaria* szekciónak tekintettek, valójában egy polifiletikus csoport.

Arra nézve nem tudunk magyarázattal szolgálni, hogy a *D. orientalis* Adams, *D. serrulatus* Desf., *D. integer* Vis. és *D. carthusianorum* L. replikátum minták miért helyezkednek el egymástól nagyon távol a törzsfán. Az, hogy ez vajon határozási hiba, vagy valamilyen evolúciós esemény, mint például a hibridizáció vagy ún. „*incomplete lineage sorting*” eredménye, további vizsgálatot igényel. Külön az ITS szekvencia és külön a cpDNA adatok alapján készített törzsfákon a *D. orientalis* Adams, *D. serrulatus* Desf. és a *D. carthusianorum* L. ismétlések ugyanúgy egymástól távol eső, bár többnyire alacsony támogatottsággal rendelkező kládokba tagozódnak. Csupán a két *D. integer* Vis. minta esik egy gyengén támogatott kládba az ITS törzsfán, ami azt jelentheti, hogy ez utóbbi fajnál a két minta eltérő elhelyezkedése hibridizációs esemény eredménye. Mivel a replikátum példányok meglehetősen eltérő elhelyezkedése, a *D. orientalis* Adams kivételével nincs különösebb befolyással az érvelésünkre, illetve ezen kládok támogatottsága minden törzsfán általánosan alacsony volt, ezért ennek a problematikának a további megvitatásától ezen a helyen eltekintenek.

A monofiletikus leszármazást még a Közép- és Délkelet-Európából származó tollas szegfű taxonok esetében sem sikerült egyértelműen bebizonyítani, habár ezt a régiót hagyományosan fontos diverzifikációs központnak tekintették a korábbi szerzők (Vierhapper 1901; Ascherson és Graebner 1929). Az eurázsiai fajok egy kiterjedt politómikus ágat alkottak mind a MP, mind pedig a Bayes analízissel készített törzsfákon. Az általunk újonnan szekvenált *Dianthus* taxonok többsége ezen a politómikus ágon helyezkedik el, emiatt a fajok közötti pontos rokonsági viszonyokat ez alapján nem lehet

rekonstruálni. A *D. superbus* L. az egyetlen olyan faj, amelynek mind a három vizsgált példánya egyetlen különálló, jól támogatott kládba esik.

6.2.2. AFLP eredmények értékelése

Az AFLP eredményeink alapján azt feltételezhetjük, hogy a *Plumaria* szekció Közép- és Délkelet-Európában honos fajai legalább négy különálló fejlődési vonalat képeznek. Ez a feltételezés nem mond ellent a szekvencia-alapú megállapításainknak sem. Ezen felül az AFLP alapján levonható következtetéseink helyessége alátámasztható részben a morfológiai eredményeinkkel (Somogyi és mtsai. 2009), részben pedig egy korábbi vizsgálat eredményeivel, amelyben egyes *Plumaria* szekcióba tartozó szegfűfajok illatanyag komponenseit vizsgálták, és kimutatható volt a különbség a fehérvirágú *D. arenarius* L. és a rózsaszín virágú *D. monspessulanus* L. és *D. superbus* L. fajok illatanyag összetételében (Jürgens és mtsai. 2003).

Az AFLP-ujjlenyomat adatok alapján meg tudjuk erősíteni a *D. superbus* L. fajnak a különállóságát, hiszen az AFLP törzsfán szintén önálló kládba került az összes vizsgált minta. A MP és Bayes-törzsfákon elhelyezkedő 12. klád sajátos fajösszetétele (*D. arenarius* L. subsp. *borussicus* Vierh., *D. integer* Vis.; *D. plumarius* L. subsp. *regisstephani* (Rapcs.) Baksay és *D. carthusianorum* L.) még AFLP alapján sem teljes mértékben magyarázható, ugyanis a felsorolt négy taxon az AFLP-adatok NJ törzsfáján három különböző kládba tagozódik be. AFLP-alapján kizárólag a balti szegfű (*D. arenarius* L.) és a Balkán-félsziget („*Petraeus* csoport”) közötti kapcsolatot tudjuk alátámasztani.

A hazai vonatkozások közül a legjelentősebb, hogy AFLP alapján sikerült igazolni a *D. arenarius* L. faj jelenlétét Magyarország területéről. A korábbi munkák többsége (Jávorka 1924–25; Soó 1945; Soó és Jávorka 1951; Soó 1970) ugyanis nem tekintette a balti szegfűvet őshonosnak Magyarországon. Baksay (1972) jelezte először hazánkból morfológiai és citológiai alapon. Az általa megadott elterjedési térképen (7. ábra) azonban jócskán túlbecsülte a *D. arenarius* L. (balti szegfű) hazai areáját. Baksay állítása szerint a *D. arenarius* L. egy würm kori reliktum növényünk és valószínűleg az utolsó eljegesedés idején vándorolt a Baltikumból délre, követve a *Pinus sylvestris* L. erdőket, így a *D. arenarius* L. előfordulása nagyobb bizonyíték a fenyőfői erdefenyő állományok őshonosságát illetően, mint magának a *Pinus sylvestris* L.-nek a jelenléte (Baksay 1970).

Továbbá Baksay azt is feltételezte, valószínűleg Novák hatására (1915; 1923), hogy a homoki tollas szegfűvek között szoros filogenetikai kapcsolat van és elkülönülnek a szekció többi sziklagyepi fajától. A két homoki tollas szegfűfaj közül az európai flóratörténeti események illetve a jelenlegi elterjedési mintázatok alapján feltételezte, hogy a *D. arenarius* L. az ősebb és a *D. serotinus* W. et K. a levezetett taxon (1972). AFLP vizsgálataink azonban cáfolják ezt a feltételezést, hiszen az AFLP ujjlenyomat eredményeink alapján a balti szegfű minták a „petraeus”-típusú szegfűvekkel mutatnak szoros rokonsági kapcsolatot, míg a *D. serotinus* W. et K. (kései szegfű) a „plumarius”-típusú szegfűvek közé tagozódik be. Ez részben Borbás (1889b; 1900), Hegi és Vierhapper (1911) elgondolását erősíti meg, akik a Lumitzer szegfűt és az István király szegfűt a *D. serotinus* W. et K.-el hozzák közelebbi kapcsolatba. A fentebb említett szerzők elméletei sem nyertek teljes mértékben megerősítést, hiszen AFLP alapján ezidáig nem sikerült igazolni az említett taxonoknak a többi, *D. plumarius* L. alatt tárgyalt taxontól (subsp. *blandus*, *neilreichii*, *praecox*) való elkülönülését.

6.2.3. Mikroszatellit eredmények értékelése

A vizsgált 3 mikroszatellit lókuszt mentén kimutatható, hogy a Dunántúli-középhegység tollas szegfű populációi rendelkeznek a legtöbb alléllal. A figyelemre méltó genetikai tartalék, ami a *D. plumarius* L. populációkban felhalmozódott, annak az egyszerű ténynek a következménye, hogy a *D. plumarius* L. faj főként hexaploid populációkkal rendelkezik, így az idők során számos allél kialakulhatott, és hosszú ideig megőrződhet egy adott populáción vagy akár egy adott egyedben belül.

Ha figyelembe vesszük a vizsgált populációk földrajzi elhelyezkedését (a Kárpát-medence központi része), nagyon valószínűnek tűnik az a feltételezés, hogy a posztglaciális időszakban ezek a populációk különféle (alpin, dacikus és szubmediterrán) hatásoknak voltak kitéve. Így a hasonló virágmorfológiával rendelkező fajok között bekövetkező sikeres hibridizációs események eredményezték ezt a nagyfokú variabilitást. Elképzelhető, hogy a poliploidia a *Plumaria* komplexen belül nem egy egyszerű hibridizációs esemény eredménye volt, hanem a tetraploid, hexaploid, és kevert citotípusú állományok keletkezése (Weiss és mtsai. 2002) egy ismétlődő folyamat következménye.

A vizsgált 3 mikroszatellit lókuszt főkomponens analízise alapján a „*Petraeus* csoport” elkülönülése egy szélesebb regionális kontextusban értelmezhető, taxonómiai szempontból viszont csupán kismértékű strukturáltságot mutat. A vizsgált *D. superbus* L.

minták ugyanis betagozódnak a *D. petraeus* W. et K. alfajok közé. Ez az eredmény ellentmond a szekvencia analízis során és az AFLP-analízis során tapasztalt eredményekkel, ugyanis az utóbbi két marker-típus mentén az összes vizsgált *D. superbis* L. példány a többi taxontól világosan elkülönülő, önálló kládot alkot. Az általunk vizsgált *D. petraeus* W. et K. subsp. *orbelicus* (Velen.) Greuter & Burdet populációk közül a Ronki-szorosból (Cheile Runcului) származó egyedeknél a populáció szerkezetének Bayes-analízissel történő vizsgálata során, a három lókuszt nézve nem volt kimutatható semmilyen hibridizációs esemény. Ez a Ronki élőhely a Gyalui havasoknak (Gilău-Muntele Mare) földrajzilag viszonylag félreeső része, a többi populációtól kissé elszigetelt helyzetű. Torockót (a másik gyűjtési helyet) egy széles folyó választja el a Gyalui-havasoktól, de a két élőhely közötti távolság légvonalban kisebb, mint 20 km. A torockói (Trascău) élőhelyről gyűjtött *D. petraeus* W. et K. subsp. *orbelicus* (Velen.) Greuter & Burdet egyedek esetében azonban nagyobb genetikai változékonyság volt tapasztalható a ronki-szoroséhoz képest. Ez utóbbi élőhelyről már más esettanulmányokban is bebizonyosodott, hogy egyes növényfajoknál itt sajátos izolációs folyamatok játszódhatnak le (Csörgő és mtsai. 2009). Másrészt az egyes „petraeus” minták látszólagos hibrid eredete homopláziával is magyarázható, tehát hogy az allélok egyezése nem a rokonsági kapcsolat, hanem a véletlen egybeesés következménye is lehet. A természetben a hibridek kialakulása esetleges és véletlenszerű esemény olyan szegfűfajok között, amelyek markánsan eltérő virágmorfológiai sajátosságokkal rendelkeznek. Néhány hibrid eredetű példány ugyan időről időre megjelenhet a populációkban. A különböző szakirodalmakban is számos ilyen hibridről számolnak be, például Ascherson és Graebner (1929) munkájában a legtöbb jelzett keverékfaj mellett ez a megjegyzés olvasható: „helyenkénti előfordulás”. Ezek a példányok aztán valószínűleg hamar eltűnnek a populációkból anélkül, hogy különösebb hatással lennének a populáció genetikai szerkezetére. A Carolin (1957) által végzett hibridizációs tanulmány azt sugallja, hogy a különböző virágmorfológiával rendelkező fajok között létrejöhetett egy beporzás előtti (pre-mating) és/vagy beporzás utáni (post-mating) izolációs rendszer. A munkájából az derült ki, hogy a fehér virágú, mélyen tagolt, rojtos szirmokkal rendelkező szegfűvek (sect. *Plumaria*) kizárólag steril hibrideket képeznek más szegfűvekkel (3. ábra). Ez következhet abból, hogy a különböző virágmorfológiai bélyegek a különböző beporzókat csalogatják és emiatt jöhetett létre a reprodukív izolációs rendszer a különböző szegfűcsoportok között.

A mikroszatellit eredmények alapján kijelenthető, hogy a Dunántúli-középhegység sziklagyepeiben csupán egy taxon él, amely e három lókuszt alapján nem különbözik az

ausztriai Hundsheimer Berge-nél gyűjtött példányoktól, ami pedig a *D. plumarius* L. faj Borbás szerinti *locus classicus*-a. Így megállapítható, hogy a *D. plumarius* L. fajkomplexen belül korábban elkülönített hazai endemikus alfaj léte e marker mentén sem nyert igazolást. A mikroszatellit adataink eredményei megerősítik a szekvencia-, illetve AFLP-alapú eredményeinket is.

A „regis-stephani” és „lumnitzeri” taxonokat érintő vita már hosszú ideje zajlik, nevezéktani problémák is súlyosbítják a kérdést. Viszont ha pusztán ökológiai szempontból tekintjük a Dunántúli-középhegységben található tollas szegfű állományok helyzetét, megállapíthatjuk, hogy a korábban feltételezett alfajok mindegyike nyílt sziklagyepék növénye. A tollas-szegfűvek által preferált élőhelyek tehát egymással gyakorlatilag folyamatosan kapcsolódó nyílt gyepék, ezért nem valószínű, hogy ilyen kis földrajzi területen (A Dunántúli középhegység egész területe csupán kb. 7000 km², és a legmagasabb pontja is csak 757 m magas) két taxon; illetve a *D. serotinus* W. et K. és a *D. arenarius* L. fajokkal együtt már 4 taxon (!) szimpatrikusan előfordulna úgy, hogy gyakorlatilag nincsenek/nem voltak olyan jelentősebb földrajzi akadályok, amik a génáramlást gátolnák, és a fajképződést elősegítő diverzifikációt lehetővé tennék.

A hazai sziklagyepi állományokat érintő következtetésünknek jelentős konzervációbiológiai hatásai és a növényfajok védelmét érintő következményei lehetnek, hiszen mindnyájunk jól felfogott érdeke, hogy a jogszabályok létező entitások védelmének biztosítsanak törvényi háttérrel.

6.3. Nevezéktani vizsgálatok eredményeinek értékelése

A hazánkban endemikusnak tekintett István király szegfűnél a Rapaics által használt *D. regis Stephani* névhez érvényes leírás nem tartozik. Az érvényes leírás csupán akkor volna hozzárendelhető, ha Rapaics cikkében (1922) a *D. regis Stephani* Rapcs. név mögött szereplő egyetlen megjegyzésből (auct. hung.) egyértelműen következtethetnénk egy leírásra, amihez viszont érvényes név nem tartozik. Ilyen leírás azonban nem létezik.

A Dunántúli-középhegységben fellelhető önálló taxonra tehát az első érvényes leírással rendelkező név a *D. hungaricus* Persoon lehetne.

Mindent összevetve a *D. regis Stephani* Rapcs. név egy *nomen nudum*, de amennyiben érvényes név lenne, a Sas-hegyi populációt tekinthetnénk hagyományosan a taxon *locus classicus*ának.

Eddigi vizsgálataink alapján tehát három hazai, sziklagyepi tollas szegfű csoportot körvonalaztunk. Külön faji rangú taxonokként kezelve hozzájuk rendeltük az első, megfelelő, érvényes leírással rendelkező nevet és az area többi pontjáról később leírt *Plumaria* taxonokat ez alá rendeltük. Ennek értelmében hazánkban a következő faji rangú, *Plumaria* szekcióba tartozó szegfűvek fordulnak elő (ld. 24. ábra):

1. *Dianthus plumarius* L.
2. *Dianthus serotinus* W. et K.
3. *Dianthus arenarius* L. (subsp. *borussicus* Vierh.)

Mindezek értelmében a hazánkból, a Sas-hegy dolomitjáról leírt és később a Dunántúli-középhegység dolomitjáról jelzett *Dianthus regis-stephani* nem tekinthető önálló taxonnak, hanem a *D. plumarius* L. szinonimja.

6.3.1. A nevezéktani problémák természetvédelmi vonatkozásai

A vizsgálataink alapján a hazánkból elkülöníthető 3, *Plumaria* s.str. szekcióba tartozó szegfű (*D. arenarius* L., *D. plumarius* L., *D. serotinus* W. et K.) közül a hatályos jogszabályok értelmében a *D. arenarius* L. és *D. serotinus* W. et K. esik védelem alá, míg a *D. plumarius* L. faji rangon nem élvez védeltséget.

A fenti fajok hazai areáját és populációinak egyedszámait valamint veszélyeztető tényezőiket figyelembe véve véleményünk szerint hazánkban a *D. plumarius* L. és *D. serotinus* W. et K. veszélyeztettség közeli (near threatened), míg a *D. arenarius* L. veszélyeztetett (endangered) kategóriába tartozik, utóbbi faj pontos hazai elterjedésének megállapítása azonban további vizsgálatokat igényel. A *D. plumarius* L. fajon belül az elszigetelt populációk (pl. Esztramos) mind a környezeti tényezők miatt, mind az elszigeteltségükből adódóan fokozottabban veszélyeztetettek és fokozottabb figyelmet igényelnek, azonban elmondható, hogy a hazai taxonok veszélyeztetettségét korábban jelentősen túlbecsülték (vö. Király 2007: 6).

A fentiek értelmében, hazánkban a *D. plumarius* L. és *D. serotinus* W. et K. törvényes védelmét és a *D. arenarius* L. fokozott védelmét javasoljuk. Az egyéb, hazánkból jelzett taxonok a fenti nevek szinonimjaiként kezelendők, így javaslatunkkal továbbra is fenntartható az összes hazánkból ismert *Plumaria* populáció törvényi védelme.

6.4. *Beporzásbiológiai megfigyelések eredményeinek értékelése*

A *Dianthus* fajok nagy többségére az élénk rózsaszín, bordó vagy vörös virágszín és a kevésbé tagolt, többnyire csak fogazott szírom a jellemző. Ezzel szemben a *Plumaria* szekció képviselői halványrózsaszín vagy fehér szirmokkal rendelkeznek, amelyek általában erősen tagoltak, tehát nem véletlenül érdemelték ki a tollas szegfű, vagy Borbás szavaival élve a pehelyszirmú szegfű elnevezést. A fentebb említett sajátos virágmorfológiai jellemzőkön kívül a tollas szegfű fajok keskeny-, valamint meglehetősen hosszú (az európai flórában többnyire > 15 mm) csészecsővel rendelkeznek, így a nektár a csészecső alján halmozódik fel és csupán olyan rovarok számára válik hozzáférhetővé, amelyek hosszú szájszervvel rendelkeznek (Erhardt, 1990). Ráadásul ezek a fajok erős illatanyag kibocsátást mutatnak, ahogyan azt már Ascherson és Graebner (1929) is leírták. Mindezek a sajátosságok arra utalnak, hogy a szekcióba tartozó fajokra illik a sokat vitatott nokturnális beporzási szindróma (Faegri és van Pijl 1966).

A *Dianthus* fajok virágai általában nőelzőek (Erhardt 1988, Bloch & Erhardt 2008), átlagosan 3-5 nap virágzási idővel rendelkeznek (Erhardt & Jäggi 1995) és a virágok a hervadásig sosem csukódnak össze. Azokat a virágtípusokat, amelyek több mint 12 órán át folyamatosan nyitva vannak, elméletileg diurnális és nokturnális beporzók egyaránt beporozhatják (Young 2002), azonban saját tapasztalataink azt mutatják, hogy a *D. plumarius* L. virágainak illatanyag-produkciója napi ingadozást mutat. Terepi munkánk során megfigyeltük, hogy a sas-hegyi *D. plumarius* L. példányoknak a késő délutáni-esti órákban a legintenzívebb az illatanyag-kibocsátásuk. Ez szintén azt a feltételezést támasztja alá, hogy a virágok az éjszakai beporzáshoz alkalmazkodtak.

A különböző beporzók számára a táplálékforrásként szolgáló virágok megtalálásában a legfontosabb szerepe nyilvánvalóan a vizuális ingereknek van (Kevan 1978; 1983; Chittka és Menzel 1992; Chittka és mtsai 1994; Lehrer 1993; 1994; Kevan és mtsai. 1996; Briscoe és Chittka 2001), ugyanakkor bizonyos beporzók a virágok illatát alkotó vegyületekkel szemben mutatnak erőteljes preferenciát (Brantjes 1978; Miyake és Yahara 1998; Balkenius és mtsai. 2006). Sőt, Schiestl (2010) arról számolt be, hogy a növényfajok a rovarok saját kémiai jelrendszerét használják, hogy csalogassák, avagy elriasszák őket. Azt találta, hogy a molyok és szenderek által beporzott növények illata gyakran jellemezhető különféle benzenoid típusú, ún. aromás vegyületekkel, míg például a méhbeporzású fajok illatanyagára inkább a monoterpén összetevők a jellemzők. Az aromás vegyületeknek a molyok és szenderek csalogatásában betöltött szerepét már egyéb

tanulmányok is alátámasztották (Haynes és mtsai. 1991; Heath és mtsai. 1992; Huber és mtsai. 2005; Dötterl és mtsai. 2006; Balao és mtsai. 2011b). A természetben viszont nem alakult ki egységes, kizárólagosan a nokturnális beporzók csalogatására jellemző illatanyag profil. Ez azt mutatja, hogy a szenderek által történő beporzás a növényvilágban a különböző leszármazási vonalakon parallel evolválódott. Ez szintén megerősíti a mi parallel evolúciós elképzelésünket is a *Dianthus* nemzetségbe tartozó, éjszakai beporzáshoz alkalmazkodott szegfűfajokkal kapcsolatban is (Jürgens és mtsai. 2003).

Az éjszaka aktív szenderek, összehasonlítva a nappali lepkékkel tehát a vizuális ingerek helyett inkább a szagláson alapuló jelzéseket használják a táplálékforrásként szolgáló virágok megtalálásához (Brantjes 1978; Balkenius és mtsai. 2006). A nagyméretű molyok, mint például a bagolylepkék vagy a szenderek a robosztus termetüknek köszönhetően több időt töltenek a virágos foltok között mozogva, táplálékot keresve, és nagy távolságokat képesek megtenni a pollen illetve a nektár felkutatásáért (Kelber és mtsai. 2003). A szaglásnak az éjszaka aktív lepkék érzékelésében betöltött elsődleges szerepe miatt ezek a fajok képesek még az igen apró foltokban nyíló virágokat is felfedezni, ellentétben a nappali lepkékkel, amelyek a virágok felkutatásában elsősorban a látásukra hagyatkoznak, és ezáltal jobban vonzzák őket a nagy, összefüggő virágos mezők (Handel 1983). A fentebbi tények miatt megjósolható, hogy a *D. plumarius* L. faj, illetve egyéb tollas szegfűfajok esetében, amelyek nyílt gyepek növényei, és emiatt a példányaik kisebb-nagyobb foltokat alkotnak az egyes élőhelyeken, az éjszakai beporzók fontosabb szerepet töltenek be a populációk közötti génáramlásban, mint a nappali lepkék. Az már korábban bizonyítást nyert, hogy a fehér vagy világos szíromszín (Baker és Hurd, 1968), és a mélyen tagolt párta növeli a virágok láthatóságát a beporzó rovarok számára (Kevan és mtsai. 1996). Ráadásul az éjjel aktív molyok és szenderek hosszabb pödörnyelvel rendelkeznek (22–28 mm), mint a nappali lepkék (9–16 mm), így könnyen elérhetik a 18–28 mm mélyen, vagy akár mélyebben akkumulálódó nektárt (Willemstein 1987).

A zengőlegyek és méhek pollenrablóknak tekinthetők, bár a *Dianthus* fajokra jellemző hosszú porzók és bibeszálak miatt a tollas szegfűvek potenciális beporzói lehetnek. A zengőlegyek ugyan gyakran és hosszasan időznek a *D. plumarius* L. virágain, de a zengőlegyeknek a pollenszállításban betöltött szerepe legfeljebb nagyon kis földrajzi területen belül érvényesülhet, illetve geitonogámiában játszanak szerepet. A zengőlegyekkel szemben a méhek nagyon ritkán látogatták a *D. plumarius* L. virágokat, megjelenésük inkább véletlenszerű eseménynek tekinthető. Tehát ez azt mutatja, hogy a vizsgált szegfűfaj virágai nem „méh-fehérek” (= *bee-white*; Backhaus és Menzel 1987),

azaz a méhek számára érzékelhető színtartományba esnek. Ez azt jelenti, hogy UV-tartományban is reflektálnak a tollas szegfűvek szirmai, de ez a reflektancia érték viszonylag alacsony, emiatt ezek a szegfűvek a méhek számára valószínűleg nem rendelkeznek elegendő vonzerővel más, színes pártával rendelkező növényfajokhoz képest.

Terepi megfigyelésekkel alátámasztható tény, hogy éjszaka aktív molyok és szenderek porozzák be a *Plumaria* szekcióba tartozó, halvány rózsaszín virágszínnel rendelkező *D. monspessulanus* L. (Knuth 1898), *D. superbus* L. (Erhardt 1991) és *D. inoxianus* Gallego (= *D. broteri* Boiss. et Reut. faj dodecaploid citotípusa; Balao és mtsai. 2011b) fajokat, és saját vizsgálatainkkal ugyanezt igazoltuk a szekció egyik fehér virágú képviselőjének, a *D. plumarius* L. fajnak esetében is. Ezzel szemben a sötétebb virágszínnel rendelkező, más szekcióba tartozó *Dianthus* fajokat nappali lepkék porozzák be (*D. deltoides* L. – Jennersten 1984, 1988; *D. glacialis* Haenke – Erhardt és Jäggi 1995; *D. carthusianorum* L. – Bloch és Erhardt 2008). További érdekesség, hogy a *D. arenarius* L. (sect. *Plumaria*) illatanyagainak vizsgálatakor azt találták, hogy a fentebb említett tollas szegfű faj illatanyag komponenseinek összetétele nagyon hasonló két másik nokturnális faj, a *Saponaria officinalis* L. és a *D. sylvestris* Wulf. (sect. *Dianthus*) illatanyag profiljához (Jürgens és mtsai. 2003). Így bár a *D. arenarius* L. fajjal kapcsolatban nem rendelkezünk konkrét beporzásbiológiai adatokkal, de az éjszakai beporzás itt is valószínűsíthető.

A *Plumaria* szekció képviselői közül csupán a *D. gratianopolitanus* Vill.-ról közölték, hogy bár főként nappali lepkék porozzák, de éjszakai lepkék szintén látogatják a virágait (Erhardt 1990). Ennek a szegfűfajnak élénk rózsaszínű, fogazott szirmai vannak, ellentétben a *Plumaria* szekció Euráziában élő taxonjainak többségével, ahol főként halvány rózsaszínű vagy fehér, mélyen tagolt szirmokkal rendelkező fajokat találunk. Erhardt (1990) szerint a *D. gratianopolitanus* Vill. egy speciális átmeneti alakot képvisel: itt jól megfigyelhető a tollas szegfűveknek a nappali lepkékről a molyok általi beporzásra való áttérése.

Számunkra az adott kontextusban viszont az a legfontosabb tény, hogy azok a fajok, amelyekkel kapcsolatban beporzásbiológiai megfigyelések állnak rendelkezésünkre különböző kládokba esnek, amelyeket jól támogatott csomópontok választanak el egymástól. A *D. broteri* Boiss. et Reut.-t két jól támogatott nódusz választja el attól a nagy politómikus ágától, amelybe a többi, beporzásbiológiai szempontból jól dokumentált *Dianthus* taxon is tartozik (a 18. ábrán a 2. és 3. számú csomópontok). Ez szintén a fentebb

leírt éjszakai beporzási szindróma paralell módon való kialakulásának meggyőző bizonyítéka.

A filogenetikai eredményeinket és a terepi megfigyelési adatainkat összegezve, kijelenthetjük, hogy a *Plumaria* szekció polifiliája valószínűleg konvergens adaptáció eredménye, a jellegzetes világos színű tollas szírom a nokturnális beporzókhöz (molyok, szenderek) való alkalmazkodás következménye. Érdekes módon nokturnális beporzást figyeltek meg a *D. sylvestris* Wulf. esetében is (Jürgens és mtsai. 2003; nem *Plumaria* szekció). A *D. sylvestris* Wulf. ép- vagy fogazott szélű, rózsaszín szirmokkal rendelkező faj. Az illatanyag-összetétele alapján azonban azt állították róla, hogy illik rá az éjszakai beporzási szindróma (Jürgens és mtsai. 2003). Ezek a megfigyelési adatok valószínűleg szintén azt a tényt igazolják, hogy a szirmok tagoltága illetve a párta színe kevésbé fontos információ a nokturnális fajok számára.

6.5. Új tudományos eredmények

1. Molekuláris genetikai alapon bebizonyítottuk, hogy világviszonylatban a *Plumaria* szekció képviselői polifiletikus eredetűek.
2. AFLP eredményeinkből következik, hogy a közép-európai tollas szegfűvek legalább négy fejlődési vonalon jöttek létre. Ezek: „*Plumarius* csoport”, „*Petraeus* csoport”, „*Monspessulanus* csoport” és „*Superbus* csoport”. Morfológiai vizsgálataink és korábbi beporzásbiológiai megfigyelések alátámasztják a fentebb említett 4 közép-európai fejlődési vonal létét.
3. Terepi megfigyeléseinkkel igazoltuk, hogy a *Dianthus plumarius* L. sas-hegyi állományára illik az éjszakai beporzási szindróma. Beporzásbiológiai vizsgálataink alátámasztják azt a feltételezést, hogy a virágmorfológiai bélyegek, amelyek alapján a *Plumaria* szekció képviselőit korábban definiálták, valójában parallel evolúciós események eredményei. A tollas szírom, a hosszú csészecső, a világos virágszín és az erősen illatozó virág az éjszakai beporzókhöz (molyok és szenderek) való adaptáció következménye.
4. Kimutattuk, hogy a vizsgált tollas szegfű fajok morfológiai bélyegek alapján sem különíthetők el, csupán nagyobb fajkomplexek körvonalazhatók.
5. AFLP vizsgálataink alátámasztották, hogy Magyarországon a fenyőfői erdei fenyvesben valóban *D. arenarius* L. (balti szegfű) él. Korábban jócskán túlbecsülték hazai areájának kiterjedését: valójában reliktum jellegű fajnak tekinthető hazánkban.
6. AFLP vizsgálataink cáfolták azt a feltételezést, miszerint a *D. serotinus* W. et K. a *D. arenarius* L. fajjal mutat közelebbi rokonságot, a *D. serotinus* W. et K. a sziklagyepi taxonokkal (*D. plumarius* L.) áll legközelebbi rokonságban.
7. Molekuláris alapú populációgenetikai vizsgálatainkkal igazoltuk, hogy a Dunántúli-középhegység sziklagyepeiben nem különíthető el több tollas szegfű taxon és az állományok egységesen *Dianthus plumarius* L. névvel illetendők.

8. Sem morfológiai, sem pedig molekuláris alapon nem sikerült igazolni az endemikusnak tartott, fokozottan védett *D. plumarius* L. subsp. *regis-stephani* (Rapcs.) Baksay faj önállóságát. Morfológiai változatossága beleillik a *D. plumarius* L. faj változékonyságába, így a subsp. *regis-stephani* külön taxonként való említése, elkülönítése nem indokolt.

7. ÖSSZEFOGLALÁS

Dolgozatomban a *Dianthus* sect. *Plumaria* (Opiz) Asch. et Graebn. közép- valamint délkelet-európai fajainak átfogó morfológiai valamint molekuláris genetikai vizsgálatát végeztem el. Ezen kívül nevezéktani- és beporzásbiológiai tanulmányokat is folytattam a szekció egyes képviselőivel kapcsolatban. Eddigi eredményeim az alábbiakban foglalhatók össze:

A vonatkozó szakirodalom alapján összegyűjtöttem és értékeltem a morfológiai bélyegeket, amelyeket a szekcióba tartozó európai taxonok kapcsán említettek. A vizsgált morfológiai tulajdonságok közül kiválasztottam az abiotikus illetve biotikus környezet által kevésbé befolyásolható, objektívizálható bélyegeket, amelyek a fajok elkülönítésére leginkább alkalmasnak tűntek. Ezek leginkább virágmorfológiai sajátosságok voltak, bár ez nem meglepő, ha figyelembe vesszük, hogy a *Dianthus* nemzetségen belül a szekciók, szubszekciók elkülönítésében is a virágmorfológiai karaktereknek jut a legfontosabb szerep. A kiválasztott 14 morfológiai bélyeget teszteltük élő- illetve herbáriumi anyagon. A fajok konkrét elkülönítése ezek alapján azonban nem lehetséges, pusztán fajcsoportokat tudunk körvonalazni a vizsgált bélyegek alapján. Ezek: *Plumarius* csoport és *Petraeus* csoport. A harmadik csoport léte, avagy nem léte a klaszterezési módszertől is függött. A harmadik csoportot *D. superbus* L., *D. monspessulanus* L. és *D. gratianopolitanus* Vill. minták alkotják.

A mikromorfológiai bélyegek (úgy, mint magfelszín, pollenfelszín, pollenméret) tanulmányozása szintén nem hozott a taxonok biztos elkülönítésében használható eredményt. A fajok között nem tapasztalható jelentős különbség a vizsgált mikromorfológiai tulajdonságokban, ami ugyancsak megerősíti a fajok recens eredetét és gyors evolválódását, tehát a fajok keletkezése óta nem állt rendelkezésre elegendő idő a morfológiai különbségek felhalmozódásához.

A közép-európai térségben honos tollas szegfű taxonok filogenetikai kapcsolatát és a fajok diverzifikációját szekvencia analízissel, valamint AFLP markerekkel vizsgáltuk. A szekvencia analízis során, a taxonómiai vizsgálatokban eddig már jól bevált nukleáris ITS valamint cpDNS szakaszok (*3'trnK-matK*, *trnH-psbA* valamint *psbA-3'trnK*) bázissorrendjét vizsgáltuk. Az általunk újonnan szekvenált 20 mintát (17 sect. *Plumaria*/ 3 nem *Plumaria*) pedig összevetettük a GeneBank-ban megtalálható *Dianthus* szekvenciákkal. Így tágabb kontextusba helyezve, világviszonylatban értelmezhetjük a *Plumaria* szekció filogenetikai helyzetét. A kapott törzsfákon a *Plumaria* szekció

képviselői többnyire alacsony támogatottsággal rendelkező kládokban foglaltak helyet, ennek ellenére több evidenciát is fel tudunk sorolni bizonyítandó, hogy a *Plumaria* szekció polifiletikus eredetű és hogy a morfológiai bélyegek, amelyek alapján az egyes fajokat a tollas szegfűvek közé sorolták (világos, európai viszonylatban többnyire fehér szíromszín, mélyen tagolt, rojtosan hasogatott szirmok, hosszú csészecső, illatos virágok) nem a közös leszármazás bizonyítékai.

Az irodalmi adatokat kiegészítve a saját beporzásbiológiai megfigyeléseinkkel meg tudtuk erősíteni, hogy a fentebb leírt virágmorfológiai sajátosságok a nokturnális beporzási szindróma jelei. Terepi megfigyeléseinket a sas-hegyi (Budapest) *D. plumarius* L. populációban végeztük és először közöltünk konkrét megfigyelési adatokat ennek a tollas szegfű fajnak a beporzóiról.

Azon tollas szegfű fajok, amelyekkel kapcsolatban beporzásbiológiai megfigyelések állnak rendelkezésünkre a filogenetikai törzsfáinkon különböző kládokba esnek, amelyeket jól támogatott csomópontok választanak el egymástól. Ez alátámasztja azt a feltételezést miszerint a *Dianthus* nemzetségen belül egymástól függetlenül, paralell módon alakult ki a fentebb leírt éjszakai beporzási szindróma, így a tollas szegfűvekre jellemző sajátos virágmorfológiai bélyegek az éjszakai beporzókhöz (molyok, szenderek) való adaptációnak a következményei.

Szekvencia vizsgálataink alapján a közép- és dél-európai fajok között fennálló rokonsági- és leszármazási kapcsolatokat ezidáig sem cáfolni, sem pedig megerősíteni nem sikerült. Térésükből AFLP eredményeink alapján viszont 4 leszármazási vonal léte körvonalazható: „*Plumarius* csoport” (incl. *D. serotinus* W. et K. és *D. gratianopolitanus* Vill.), „*Petraeus* csoport” (incl. *D. arenarius* L.), „*Superbus* csoport” és a „*Monspessulanus* csoport”. Az AFLP alapján felvázolt 4 csoport nem mond ellent a szekvencia eredményeinknek, sőt a *D. superbus* L. volt az egyetlen faj, amelynek több mintáját vizsgálva a szekvenciák alapján is egy önálló közös kládot formáltak a filogramon. A leszármazási vonalak léte másfelől részben morfológiai alapon (*Plumarius* – *Petraeus* csoportok), részben pedig a szakirodalomban közölt illatanyag-profilban kimutatható különbségekkel is (*D. arenarius* L. – *D. superbus* L. – *D. monspessulanus* L.) igazolható.

Az AFLP vizsgálataink hazai taxonokat érintő jelentősége, hogy molekuláris alapon is sikerült igazolni a *D. arenarius* L. subsp. *borussicus* Vierh. faj jelenlétét Magyarországon.

Az AFLP ujjenyomat vizsgálatok további érdekessége, hogy a másik homoki faj, a *D. serotinus* W. et K. a *D. arenarius* L.-hez képest jóval kiterjedtebb hazai areával rendelkezik, és nem csak a Duna-Tisza közti homokháton él, hanem jelenlétét igazoltuk pl. a Nyírségből is. A két hazánkban előforduló homoki faj (*D. arenarius* L. és *D. serotinus* W. et K.) közötti szoros rokonsági kapcsolatot nem sikerült igazolni, sőt kimutattuk, hogy a *D. serotinus* W. et K. a *D. plumarius* L. fajkomplex tagjaival mutat közeli rokonságot, míg a *D. arenarius* L. (a hazai, lengyel és a balti állományok egyaránt) a dacikus és balkáni tollas szegfűekkel, a *D. petraeus* W. et K. fajkompleksszel áll közelebbi leszármazási kapcsolatban.

Hazai és környező területek sziklagyepeiben élő tollas szegfű fajok populációstruktúrájának felderítésére is vállalkoztunk nukleáris mikroszatellit eredmények elemzésével. A vizsgált 3 mikroszatellit marker mentén (MS-DINCARACC; DCA221; DCD010), függetlenül az alkalmazott adatelemzési módszertől azt kaptuk, hogy az elkülönülő tollas szegfű csoportok szélesebb, regionális kontextusban értelmezhetők, taxonómiai strukturáltság nem fedezhető fel. Az egyik kládba tagozódnak a Romániából gyűjtött minták (*D. petraeus* W. et K. subsp. *orbelicus* (Velen.) Greuter et Burdet, *D. petraeus* subsp. *petraeus* W. et K., *D. superbus* L. subsp. *alpestris* Káblík. ex Čelak.), míg a másik csoportot a Dunántúli-középhegységből gyűjtött *D. plumarius* L. minták alkotják.

A *D. plumarius* L. alfajok egyértelmű molekuláris elkülönítése sem szekvencia-, sem AFLP-, sem pedig mikroszatellit eredményeink alapján nem lehetséges.

Molekuláris genetikai vizsgálataink és nomenklaturai tanulmányaink alapján megállapítottuk viszont, hogy hazánkban a korábban számon tartott öt száraz gyepekben honos tollas szegfű faj helyett csak három elkülönítése indokolt, ezek a *Dianthus plumarius* L., *D. serotinus* W. et K. és a *D. arenarius* L..

Mivel a hazai középhegységből jelzett *D. plumarius* L. subsp. *lumnitzeri* (Wiesb.) Dom., *D. plumarius* L. subsp. *praecox* (Kit. ex Schult) Dom. és *D. plumarius* L. subsp. *regis-stephani* (Rapcs.) Baksay populációi között sem stabil morfológiai bélyeget, sem molekuláris különbséget nem tudtunk kimutatni, azok külön taxonként való kezelését nem tartjuk indokoltnak.

8. SUMMARY

Here we summarize the comprehensive morphological and molecular investigations performed on Central- and South-eastern European species of *Dianthus* sect. *Plumaria* (Opiz) Asch. et Graebn., are also provided nomenclatural and pollination observation's data in some representatives of the sect. *Plumaria*. The results are as follows:

Based on the related literature we collected and evaluated morphological characters mentioned in connection with the European taxa belonging to the section. We selected those morphological traits analysed which were assumed to be less influenced by the biotic or abiotic environment, could be measured easily and seem to be proper in delimiting the different taxa. These were mainly flower morphological characters. However it is not surprising that flower morphology plays the most important role as delimitation of sections or subsections within *Dianthus*. The selected 14 morphological traits were tested on living- and herbarium material. Unfortunately the particular separation of the species based on these characters was not possible, only species complexes could have been recognised. These are: *Plumarius* group and *Petraeus* group. The existence of the third group is depending also on the clustering method. This third group comprises the samples of *D. superbis* L., *D. monspessulanus* L. and *D. gratianopolitanus* Vill..

The investigation of micromorphological characters like seed surface, size of seeds, pollen surface, and size of pollen grains have not provided unexpected results. Namely there are no remarkable differences among species based on micromorphological traits analysed. This finding also confirmed the recent origin, and the rapid diversification of *Dianthus* species, thus since the formation of the species has not been sufficient time for the accumulation of morphological differences.

The phylogenetic relationship and the species diversification of feather carnations native to Central-European region were studied with sequence analysis and AFLP analysis, respectively. During the sequence analysis we investigated the nuclear ITS as well as cpDNA (*3'trnK-matK*, *trnH-psbA* and *psbA-3'trnK*) regions, which are traditionally used in resolving taxonomical problematics. The sequences of 20 taxa newly generated by us (17 sect. *Plumaria*/ 3 non *Plumaria*) were assembled with similar *Dianthus* sequences found in GenBank. Therefore the phylogenetic status of sect. *Plumaria* was placed in a global, worldwide context. In the phylogenetic trees the specimens belonging to the sect. *Plumaria* are located mainly in clades with low support, nevertheless there are several evidences proving the polyphyly of sect. *Plumaria*. It is also clear that the morphological traits (light

colour of the corolla, deeply divided, featherlike petals, long calyx tube, smelling flowers) based on the particular species are classified as feather carnations are not the signs of common origin.

The data found in the literature supplemented with own pollination observations confirmed that the above described flower morphological traits are characteristic features for nocturnal pollination syndrome. Our field observations were carried out on *D. plumarius* L. population in Sas-hegy (Budapest) and we provided for the first time pollination observation data about this species.

The feather carnation species for which pollinator observations exist fall into clades which are separated by well-supported nodes and cannot be closest relatives to each other. This evidence supports our presumption about the parallel formation of the nocturnal pollination syndrome within *Dianthus* described above. Thus the characteristic flower morphology of feather carnations is the consequence of adaptation to nocturnal pollinators (moth and hawkmoths).

Based on our sequence analyses the close relationship among Central- and Southeastern-European species has been neither refuted nor confirmed. However, based on our AFLP results four lineages are outlined from this geographical region: “*Plumarius* group” (incl. *D. serotinus* W. et K. and *D. gratianopolitanus* Vill.), “*Petraeus* group” (incl. *D. arenarius* L.), “*Superbus* group” and finally “*Monspessulanus* group”. The existence of these 4 groups was not contradicted by sequence findings. Moreover *D. superbus* L. represented the only species with multiple samples which was monophyletic on the phylogram. The existence of different lineages can be verified partly from morphology (*Plumarius* – *Petraeus* groups), partly from differences in scent profile found by previous authors (*D. arenarius* L. – *D. superbus* L. – *D. monspessulanus* L.).

For the Hungarian flora the major outcome of our AFLP analyses was that we were able to confirm the presence of *D. arenarius* L. subsp. *borussicus* Vierh. from Hungary also by molecular tools.

Another interesting result of the AFLP fingerprinting is that we found *D. serotinus* W. et K., the other native sand dwelling species, being more widespread compared to *D. arenarius* L., not only along the interfluves between Danube and Tisza rivers but the presence of *D. serotinus* W. et K. was evidenced e.g. from Nyírség. The close genetical relationship between the two sand dwelling species occurring in Hungary (*D. arenarius* L. and *D. serotinus* W. et K.) were not confirmed and even we demonstrated that *D. serotinus* W. et K. is closely related to the members of the *D. plumarius* L. species complex, while

D. arenarius L. is closely related to Dacic and Balkanic feather carnations, so to the *D. petraeus* W. et K. species complex.

The population structure of the native taxa in the rocky grasslands of Hungary and surroundings were also studied in sect. *Plumaria*, by using microsatellite analysis. Based on the 3 nuclear microsatellite markers (MS-DINCARACC; DCA221; DCD010), the taxonomic separation of feather carnation groups are poorly resolved and they show a geographical separation either at a larger regional level, regardless of the clustering method used. The specimens collected from Romania (*D. petraeus* W. et K. subsp. *orbelicus* (Velen.) Greuter et Burdet, *D. petraeus* subsp. *petraeus* W. et K., *D. superbus* L. subsp. *alpestris* Kablík. ex Čelak.) are located in one clade while the other clade contains the *D. plumarius* L. specimens collected from the Transdanubian Middle Mountains (Hungary).

The delimitation of different *D. plumarius* L. subspecies was not possible based on either sequences-, AFLP-, or microsatellite results.

Based on our molecular genetic as well as nomenclatural studies we concluded that in Hungary only 3 feather carnations can be distinguished along the dry grasslands, instead of the 5 previously taxa considered. These are as following: *Dianthus plumarius* L., *D. serotinus* W. et K. and *D. arenarius* L..

From the Hungarian Middle Mountains there were described *D. plumarius* L. subsp. *lumnitzeri* (Wiesb.) Dom., *D. plumarius* L. subsp. *praecox* (Kit. ex Schult.) Dom. and *D. plumarius* L. subsp. *regis-stephani* (Rapcs) Baksay. Since there are neither clear morphological delimitations and molecular differences are missing, the treatment of these *D. plumarius* L. subspecies as separate taxa cannot be accepted.

Köszönetnyilvánítás

Köszönet témavezetőimnek, Höhn Máriának és Joachim W. Kadereit-nak munkájukért és bizalmukért!

Köszönet a Balatonfelvidéki Nemzeti Park valamint a TÁMOP-4.2.1/B-09/1/KMR-2010-0005 pályázat támogatásáért!

Ezúton szeretném megköszönni mindazoknak a segítségét, akik hozzájárultak dolgozatom elkészüléséhez! Elsősorban köszönöm a minták begyűjtésében nyújtott segítséget a következő személyeknek: Svetlana Bancheva (Szófia, Bulgária), Baranec Tibor (Nitra, Szlovákia), Barina Zoltán (Budapest, Magyarország), Jan Chmiel (Zakopane/Lengyelország), Andreas Erhardt (Bázel, Svájc), Vit Grulich (Brno, Csehország), Liliana Jarda (Kolozsvár, Románia), Kerényi-Nagy Viktor (Budapest, Magyarország), Matthias Kropf (Bécs, Ausztria), Darko Michelj (Zágráb, Horvátország), Vida Motiekaityte (Šiauliai, Litvánia), Fevzi Özgökçe (Van, Törökország), Papp László (Debrecen, Magyarország), Pifkó Dániel (Budapest, Magyarország), Ralf Omlor (Mainz, Németország), Enikő Tweraser (Mainz, Németország), Udvardy László (†), Luis M. Valente (London, Egyesült Királyság). Ezen kívül külön köszönet Bata Kingának (ViM) és a Nemzeti Parkok munkatársainak, Cservenka Juditnak (BfNP) és Halász Antalnak (DINP) a segítségükért.

A labormunkában nyújtott segítség miatt külön köszönettel tartozom Pedryc Andrzejnek, valamint a Genetika és Növénynevelés Tanszék, a Növénytan Tanszék (Budapesti Corvinus Egyetem, Kertészettudományi Kar), és a mainzi botanikai intézet (Johannes Gutenberg Universität, Institut für spezielle Botanik) valamennyi munkatársának.

MELLÉKLETEK

M1: Irodalomjegyzék

1. Angiosperm Phylogeny Group. [A.P.G.] (2003): An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. *Botanical Journal of Linnean Society* 141: 399-436.
2. Angiosperm Phylogeny Group. [A.P.G.] (2009): An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of Linnean Society* 161: 105-121.
3. Andersson-Kottö, I., Gairdner, A. E. (1931): Interspecific crosses in the genus *Dianthus*. *Genetica* 13: 77–112.
4. Ascherson, P., Graebner, P. (1929): Synopsis der Mitteleuropäischen Flora. *Dianthi Plumaria* sect. Leipzig, Verlag von Gebrüder Borntraeger, 5. 2. 409-436.
5. Babos, K. & Borhidi, A. (2000): Comparative morphological and anatomical study on leaves of two Cuban *Rondeletia* taxa. *Acta Botanica Hungarica*, 42: 53-58.
6. Backhaus, W., Menzel, R. (1987): Color distance derived from a receptor model for color vision in the honeybee. *Biological Cybernetics* 55. 321-331.
7. Baker, H. (1963): Evolutionary mechanisms in pollination biology. *Science*, 139: 877–883.
8. Baker, H. G., Hurd, P. D. (1968): Intrafloral ecology. *Annual Review of Entomology* 13: 385–414.
9. Baksay, L. (1970): A *Dianthi Fimbriati* szekció hazai fajai. *Botanikai Közlemények* 57:3. 215 – 216.
10. Baksay, L. (1972): Biosystematik der *Dianthus plumarius* L. (sensu lato) in Ungarn. In: *Symposia Biologica Hungarica* 12. 149-161.
11. Balao, F., Casimiro-Soriguer, R., Talavera, M., Herrera, J., Talavera, S. (2009): Distribution and diversity of cytotypes in *Dianthus broteri* as evidenced by genome size variations. *Annals of Botany* 104:965-73.
12. Balao, F., Valente, L. M., Vargas, P., Herrera, J., Talavera, S. (2010): Radiative evolution of polyploid races of the Iberian carnation *Dianthus broteri* (*Caryophyllaceae*). *New Phytologist* 187:542-51.
13. Balao, F., Herrera, J., Talavera, S. (2011a): Phenotypic consequences of polyploidy and genome size at the microevolutionary scale: a multivariate morphological approach. *New Phytologist* 192:256-265.
14. Balao, F., Herrera, J., Talavera, S., Dötterl, S. (2011b): Spatial and temporal patterns of floral scent emission in *Dianthus inoxianus* and electroantennographic responses of its hawkmoth pollinator. *Phytochemistry* 72:601–609.
15. Balkenius, A., Rosén, W., Kelber, A. (2006): The relative importance of olfaction and vision in a diurnal and a nocturnal hawkmoth. *Journal of Comparative Physiology A* 192: 431–437.

16. Bilz, M. (2011): *Dianthus serotinus*. In: IUCN 2012. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012.2. <www.iucnredlist.org>. Utolsó megtekintés időpontja: 2012. október 31.
17. Bloch, D., Werdenberg, N., Erhardt, A. (2006): Pollination crisis in the butterflypollinated wild carnation *Dianthus carthusianorum*? *New Phytologist* 169:699-706.
18. Bloch, D., Erhardt, A. (2008): Selection toward shorter flowers by butterflies whose probosces are shorter than floral tubes. *Ecology* 89(9) 2453 – 2460.
19. Bloch, D. (2009): Butterflies and moths - agents of pollinator-mediated selection and species separation in the two closely related carnations *Dianthus carthusianorum* and *D. sylvestris*. PhD Thesis, University of Basel, Switzerland.
20. Borbás, V. (1879): Budapestnek és környékének növényzete. Magyar Királyi Egyetemi Könyvnyomda, Budapest, 147.
21. Borbás, V. (1889a): A lemergi egyetem herbariumában lévő Schur-féle erdélyi szegfűvekről. (Dianthi Hungarici [Transsilvanici] Schuriani, in herbario universitatis Leopolitanae asservati.) *Természetráji Füzetek*, 12:4. 40-44.
22. Borbás, V. (1889b): Hazai szegfűveink mint kert virágok. (*Species Dianthorum Hungariae Hortos Exornantes.*) *Természetráji Füzetek*. 12: 211-224.
23. Borbás, V. (1900): A Balaton tavának és partmellékének növényföldrajza és edényes növényzete. A Balaton Tudományos Tanulmányozásának Eredményei II/2: 432 pp.
24. Borhidi, A. (1968): Karyological studies on southeast European plant species, I. *Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungarica* 14:253–260.
25. Borhidi, A. (1997): Gondolatok és kételyek: Az Ösmátra elmélet. *Studia Phytologica Jubilaria*, Pécs. 161-188.
26. Borhidi, A., Csiky, J., Kevey, B., Molnár, Zs., Pál, R. (2005): Origin, present and future of the flora and vegetation in Pannonian protected areas. XVII. International Botanical Congress, Vienna, Book of abstracts p. 124.
27. Borhidi, A. (2008a): A zárwatermők molekuláris filogenetikai és rendszertani vizsgálatainak néhány tanulsága. In: Kröel-Gulay, Gy., Kalapos, T., Mojzes, A. (szerk.): *Talaj - Vegetáció - Klíma Kölcsönhatások. Köszöntjük a 70 éves Láng Editet*. MTA ÖBKI Kiadvány, Vácrátót, 197-215.
28. Borhidi, A. (2008b): A zárwatermők rendszertana molekuláris filogenetikai megközelítésben. PTE Kiadó, Pécs, 324 pp.
29. Borhidi, A. (2012): Földindulás vagy földosztás? A molekuláris filogenetikai növényrendszerek fejlődése napjainkig. „Egy új korszak kezdetén...” Molekuláris biológiai módszerek az ökológiai és taxonómiai kutatás szolgálatában. A Magyar Tudományos Akadémia Biológiai Tudományok Osztályának tudományos ülése. Budapest, 2012. május 14.
30. Boros, Á. (1958): A magyar puszták növényzetének származása. *Földrajzi Értesítő* VII. 33-52.

31. Brantjes, N. B. M. (1978): Sensory responses to flowers in night-flying moths. In: Richards, A. J. (ed.) The pollination of flowers by insects. Dorset Press, Dorchester, pp. 13–19.
32. Bredemeijer, G. M. M., Arens, P., Wouters, D., Visser, D., Vosman, B. (1998): The use of semi-automated fluorescent microsatellite analysis for tomato cultivar identification. *Theoretical and Applied Genetics* 97: 584–590.
33. Briscoe, A. D., és Chittka, L. (2001): The evolution of color vision in insects. *Annual Review of Entomology* 46: 471–510.
34. Brochmann, C., Borgen, L., Stabbetorp, O. E. (2000): Multiple diploid hybrid speciation of the Canary Island endemic *Argyranthemum sundingii* (Asteraceae). *Plant Systematics and Evolution* 220: 77–92.
35. Brockington, S. F., Alexandre, R., Ramdial, J., Moore, M. J., Crawley, S., Dhingra, A., Hilu, K., Soltis, P. S., Soltis, D. E. (2009): Phylogeny of the Caryophyllales and the evolution of the perianth. *International Journal of Plant Sciences* 170: 627–643.
36. Carolin, R. C. (1957): Cytological and hybridization studies in the genus *Dianthus*. *New Phytologist* 56: 81–97.
37. Chittka, L. és Menzel, R. (1992): The evolutionary adaptation of flower colours and the insect pollinators' colour vision. *Journal of Comparative Physiology A* 171. 171–181.
38. Chittka, L., Shmida, A., Troje, N., Menzel, R. (1994): Ultraviolet as a component of flower reflections, and the colour perception of *Hymenoptera*. *Vision Research* 11:1489–1508.
39. Ciocârlan, V. (2000): Flora ilustrată a României, Pteridophyta et Spermatophyta. Ediția a doua revăzută și adăugită. Editura Ceres, București 1141 pp.
40. Collin, C., Pennings, P., Rueffler, C., Widmer, A., Shykoff, J. (2002): Natural enemies and sex: how seed predators and pathogens contribute to sex differential reproductive success in a gynodioecious plant. *Oecologia* 131:94–102.
41. Crespí, A. L., Fernandes, C. P., Castro, A., Bernardos, S., Amich, F. (2007): Morpho-environmental characterization of the genus *Dianthus* (Caryophyllaceae) in the Iberian Peninsula: *D. pungens* group. *Annales Botanici Fennici* 44: 241–255.
42. Corander, J., Marttinen, P. (2006): Bayesian identification of admixture events using multi-locus molecular markers. *Molecular Ecology*, 15. 2833–2843.
43. Corander, J., Marttinen, P., Sirén, J., Tang, J. (2008): Enhanced Bayesian modelling in BAPS software for learning genetic structures of populations. *BMC Bioinformatics*, 9:539.
44. Csergő, A.-M., Schönswetter, P., Mara, G., Deák, T., Boşcaiu, N., Höhn, M. (2009): Genetic structure of peripheral, island-like populations: a case study of *Saponaria bellidifolia* Sm. (Caryophyllaceae) from the Southeastern Carpathians. *Plant Systematics and Evolution* 278:33–41.
45. Cuénoud, P., Savolaonen, V., Chatrou, L. W., Powell, M., Grayer, R. J., Chase, M. W. (2002): Molecular phylogenetics of Caryophyllales based on nuclear

18S rDNA and plastid rbcL, atpB, and matK DNA sequences. *American Journal of Botany* 89: 132–144.

46. Curtis, J. (1824-1835): *British Entomology: being illustrations and descriptions of the genera of insects found in great Britain and Ireland; containing coloured figures from nature of the most rare and beautiful species, and in many instances of the plants upon which they are found.* Printed for the author, London. (Volumes 1–12 of the first edition.) A kép forrása: <http://delta-intkey.com/angio/images/caryo05.jpg> [utolsó hozzáférés időpontja: 2013.01.25].
47. Darók, J., Borhidi, A. (2000): Application of leaf epidermal morphology to taxonomic delimitations in the genus *Javorkeae* Borhidi & Járαι-Komlódi (Rubiaceae). *Acta Botanica Hungarica* 42: 83-89.
48. de Bodt, S., Maere, S., van de Peer, Y. (2005): Genome duplication and the origin of angiosperms. *Trends in Ecology and Evolution* 20: 591-597.
49. Degen Á., Gáyér Gy., Scheffer J. (1923): Ungarische Moorstudien. I. Die Flora des Detreköcsütörtöker Moores und des östlichen Teiles des Marchfeldes = Magyar láptanulmányok. A detreköcsütörtöki láp és a Morvamező keleti részének Flórája. *Magyar Botanikai Lapok* 22. 1-12. 1-116.
50. Demesure, B., Sodzi, N., Petit, R. J. (1995): A set of universal primers for amplification of polymorphic non-coding regions of mitochondrial and chloroplast DNA in plants. *Molecular Ecology* 4: 129–131.
51. Després, L., Gielly, L., Redoutet, B., Taberlet, P. (2003): Using AFLP to resolve phylogenetic relationships in a morphologically diversified plant species complex when nuclear and chloroplast sequences fail to reveal variability. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 27: 185–196.
52. Downie, S. R., Katz-Downie, D. S., CHO, K.-Y. (1997): Relationships in the Caryophyllales as suggested by phylogenetic analyses of partial chloroplast DNA ORF 2280 homolog sequences. *American Journal of Botany* 84: 253–273.
53. Dötterl, S., Jürgens, A., Seifert, K., Laube, T., Weibbecker, B., Schütz, S. (2006): Nursery pollination by a moth in *Silene latifolia*: the role of odours in eliciting antennal and behavioural responses. *New Phytologist* 169. 707–718.
54. Duchon, P., Renner, S. S. (2010): The evolution of *Cayaponia* (Cucurbitaceae): Repeated shifts from bat to bee pollination and long-distance dispersal to Africa 2–5 million years ago. *American Journal of Botany* 97(7): 1129–1141.
55. Ellis, W. N. és Ellis-Adam, A. C. (1993): To make a meadow it takes a clover and a bee: the entomophilous flora of N.W. Europe and its insects. *Bijdragen tot de Dierkunde* 63: 193-220.
56. Erhardt, A. (1988): Pollination and reproduction in *Dianthus silvester* Wulf. In: Cresti M, Gori P, Pacini E (szerk.) *Sexual reproduction in higher plants.* Springer, Berlin Heidelberg New York.
57. Erhardt, A. (1990): Pollination of *Dianthus gratianopolitanus* (Caryophyllaceae). *Plant Systematics and Evolution* 170: 125–132.

58. Erhardt, A. (1991): Pollination of *Dianthus superbis* L. *Flora* 185:99–106.
59. Erhardt, A., Jäggi, B. (1995): From pollination by *Lepidoptera* to selfing: the case of *Dianthus glacialis* (*Caryophyllaceae*). *Plant Systematics and Evolution* 195:67–76.
60. Esselink, G. D., Smulders, M. J. M., Vosman, B. (2003): Identification of cut rose (*Rosa hybrida*) and rootstock varieties using robust sequence tagged microsatellite site markers. *Theoretical and Applied Genetics* 106: 277–286.
61. Euro+Med (2006-): Euro+Med PlantBase - the information resource for Euro-Mediterranean plant diversity. Published on the Internet <http://ww2.bgbm.org/EuroPlusMed/> [utolsó hozzáférés időpontja: 2013.01.25].
62. Faegri, K., van der Pijl, L. (1966): The principles of pollination ecology. Pergamon Press, New York. 248 pp.
63. Favarger, C. (1946): Recherches caryologiques sur la sous-famille des Silénoïdées. *Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft* 56:364–466.
64. Fawzi, N. M., Fawzy, A. M., Mohamed, A. A.-H. A. (2010): Seed Morphological Studies on Some Species of *Silene* L. (*Caryophyllaceae*). *International Journal of Botany*, 6: 287-292.
65. Felsenstein, J. (1985): Confidence limits on phylogenies: An approach using the bootstrap. *Evolution* 39:783-791.
66. Fenster, C. B., Armbruster, W. S., Wilson, P., Dudash, M. R., Thomson, J. D. (2004): Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35:375-403.
67. Fior, S., Karis, P. O., Casazza, G., Minuto, L., Sala, F. (2006): Molecular phylogeny of the Caryophyllaceae (*Caryophyllales*) inferred from chloroplast matK and nuclear rDNA ITS sequences. *American Journal of Botany* 93(3): 399–411.
68. Genčev, G. J. (1937): Eksperimentalno i kariologično razučvane na rodstvenitě vzaimootnošenija meždu vidovetě na roda *Dianthus* L. (Experimental and caryological investigation of the relationships among the species of the genus *Dianthus* L.) *Disszertáció. Szófia, Bulgária: University Sofia*.
69. Gergócs, V., Garamvölgyi, Á., Hufnagel, L. (2010): Indication strength of coenological similarity patterns based on genus-level taxon lists. *Applied Ecology and Environmental Research* 8(1): 63-76.
70. Gandhi, D., Albert, S., Pandya, N. (2011): Morphological and micromorphological characterization of some legume seeds from Gujarat, India. *Environmental and Experimental Biology*, 9: 105–113.
71. Grant, V. (1971): *Plant Speciation*. Columbia Press, New York, 563 pp.
72. Györffy, I. (1924): Über die Variabilität des *Dianthus hungaricus* Pers. in der Hohen Tatra und über *Dianthus Genersichii* hybr. nov. *Magyar Botanikai Lapok* 23:1-12. 65-71.
73. Halbritter, H. (2005): *Dianthus alpinus*, *Dianthus carthusianorum*, *Dianthus monspessulanus*, *Dianthus superbis*. In: Buchner, R. & Weber, M. (2000

onwards). PalDat - a palynological database: Descriptions, illustrations, identification, and information retrieval. Online publikáció. <http://www.paldat.org>

74. Hammer, Ř., Harper, D. A. T., Ryan, P. D. (2001): PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9. http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm
75. Handel S. N. (1983): Pollination ecology, plant population structure, and gene flow. In: Real, L., szerk. *Pollination biology*. Orlando, FL, USA: Academic Press, 163–212.
76. Hegi, G. (1911): *Dianthus*. *Illustrierte Flora von Mitteleuropa*. vol. III. Pichler's Witwe és Sohn, Wien, 338-343.
77. Herrera C. M. (1989): Pollinator abundance, morphology, and flower visitation rate: analysis of the "quantity" component in a plant-pollinator system. *Oecologia* 80: 241-248.
78. Haynes, K. F., Zhao, J. Z., Latif, A. (1991): Identification of floral compounds from *Abelia grandiflora* that stimulate upwind flight in cabbage looper moths. *Journal of Chemical Ecology* 17, 637–646.
79. Heath, R. R., Landolt, P. J., Dueben, B., Lenczewski, B. (1992): Identification of floral compounds of night-blooming jessamine attractive to cabbage looper moths. *Environmental Entomology* 21. 854–859.
80. Hooper, S. S. (1959): The genus *Dianthus* in central and south Africa. *Hooker's Icones Plantarum* 37, 1–58.
81. Huber, F. K., Kaiser, R., Sauter, W., Schiestl, F. P. (2005): Floral scent emission and pollinator attraction in two species of *Gymnadenia* (Orchidaceae). *Oecologia* 142. 564–575.
82. Huelsenbeck, J. P. & Ronquist, F. (2001): MRBAYES: Bayesian inference of phylogeny. *Bioinformatics* 17:754-755.
83. Hungerer, K. B., Kadereit, J. W. (1998): The phylogeny and biogeography of *Gentiana* L. sect. *Ciminalis* (Adans.) Dumort. a historical interpretation of distribution ranges in the European high mountains. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 1:121–135.
84. Huson, D. H., Scornavacca, C. (2012): Dendroscope 3: An interactive tool for rooted phylogenetic trees and networks. *Systematic Biology* 61(6): 1061-1067.
85. Jalas, J., Suominen, J. (eds.) (1986): *Atlas Florae Europaeae. Distribution of Vascular Plants in Europe*. 7. Caryophyllaceae (Silenoideae). — The Committee for Mapping the Flora of Europe & Societas Biologica Fennica Vanamo, Helsinki. 229 pp.
86. Jávorka, S. (1924–25): *Magyar Flóra (Flora Hungarica)*. Magyarország virágos és edényes virágtalan növényeinek meghatározó kézikönyve. Studium, Budapest, CII+1307 pp.
87. Jávorka, S. (1937): *A magyar flóra kis határozója*. 2. kiad. Studium, Budapest, pp.106-107.

88. Jennersten, O. (1984): Flower visitation and pollination efficiency of some North European butterflies. *Oecologia* 63: 1. 80-89.
89. Jennersten, O. (1988): Pollination in *Dianthus deltoides* (*Caryophyllaceae*): effects of habitat fragmentation on visitation and seed set. *Conservation Biology* 2:359–366.
90. Johnson, L. A., Soltis, D. E. (1994): matK DNA and phylogenetic reconstruction in Saxifragaceae s. str. *Systematic Botany* 19: 143–156.
91. Johannesson, K. (2001): Parallel speciation: a key to sympatric divergence. *Trends in Ecology and Evolution* 16:3:148-153.
92. Jürgens, A., Witt, T., Gottsberger, G. (1996): Reproduction and pollination in Central European populations of *Silene* and *Saponaria* species. *Botanica Acta* 109: 316-324.
93. Jürgens, A., Witt, T., Gottsberger, G. (2002): Pollen grain numbers, ovule numbers and pollen-ovule ratios in *Caryophylloideae*: correlation with breeding system, pollination, life form, style number, and sexual system. *Sex Plant. Reprod.* 14:279–289.
94. Jürgens, A., Witt, T., Gottsberger, G. (2003): Flower scent composition in *Dianthus* and *Saponaria* species (*Caryophyllaceae*) and its relevance for pollination biology and taxonomy. *Biochemical Systematics and Ecology* 31:345–357.
95. Jürgens, A., Witt, T., Gottsberger, G. (2012): Pollen grain size variation in *Caryophylloideae*: a mixed strategy for pollen deposition along styles with long stigmatic areas? *Plant Systematics and Evolution* 298:9–24.
96. Karihaloo, J. L., Malik, S. K. (1994): Systematic relationships among some *Solanum* L. sect. *melongana* L. Evidence from seed characters. *Indian J. Plant Genet. Resour.* 7: 13–21.
97. Kelber, A., Balkenius, A., Warrant E. J. (2003): Colour vision in diurnal and nocturnal hawkmoths. *Integrative and Comparative Biology* 43: 571–579.
98. Kerner, A. (1863): *Pflanzenleben der Donauländer*. Innsbruck. 1-348.
99. Kevan, P. (1978): Floral coloration, its colorimetric analysis and significance in anthecology. In: *The pollination of flowers by insects*. (ed. Richards, A.J.) 51-78. Academic Press.
100. Kevan, P. (1983): Floral colours through the insect eye: what they are and what they mean. In: *Handbook of Experimental Pollination Biology*. (eds. Jones, C.E. és Little, R.J.) 3-30. Scientific and Academic Editions.
101. Kevan, P., Giurfa, M., Chittka, L. (1996): Why are there so many and so few white flowers? *Trends in Plant Science*. 1:8. 280-284.
102. Király, G. (szerk.) (2007): *Vörös Lista. A magyarországi edényes flóra veszélyeztetett fajai*. [Red list of the vascular flora of Hungary]. – Saját kiadás, Sopron, 73 pp.
103. Király, G. (szerk.) (2009): *Új Magyar fűvészkönyv. Magyarország hajtásos növényei. Határozókulcsok*. – Aggteleki Nemzeti Park Igazgatóság. Jósvalfő, pp. 146–149.

104. Kloda, J. M., Dean, P. D. G., Maddren, C., MacDonald, D. W., Mayes, S. (2008): Using principle component analysis to compare genetic diversity across polyploidy levels within plant complexes: an example from British Restharrowes (*Ononis spinosa* and *Ononis repens*). *Heredity*. 100: 253–260.
105. Kmet'ová, E. (1982): Zaujímavá populácia druhu *Dianthus serotinus* Waldst. et Kit. na záhorskej nížine. *Acta Botanica Slovaca Academiae Scientiarum Slovaca Series A (Taxonomica Geobotanica)* 6: 114–118.
106. Knight, C. A., Beaulieu, J. M. (2008): Genome size scaling through phenotype space. *Annals of Botany* 101: 759–766.
107. Knuth, P. (1898–1899) *Handbuch der Blütenbiologie* (I Bd 1898, Einleitung und Literatur; II Bd 1898 Die bisher in Europa und im arktischen Gebiet gemachten blütenbiologischen Beobachtungen 1 Ranunculaceae bis Compositae, 2 Lobeliaceae bis Gnetaceae 1899). Engelmann, Leipzig
108. Koul, K. K., Ranjna, N., Raina, S. N. (2000): Seed coat microsculpturing in *Brassica* and allied genera (Subtribe *Brassicinae*, *Raphanine*, *Moricandiinae*). *Annals of Botany* 86: 385–397.
109. Kovanda, M. (1982): *Dianthus gratianopolitanus*: variability, differentiation and relationships. *Preslia* 54:223 – 242.
110. Kovanda, M. (1984): Chromosome numbers in selected angiosperms (2). *Preslia* 56: 289–301.
111. Krašan, F. (1889): Kalk und Dolomit in ihrem Einflusse auf die Vegetation. *Österr. Bot. Zeitschr.* 39. S. 399-402.
112. Kumar, S., Tamura, K., Nei, M. (2004): MEGA3: Integrated software for molecular evolutionary genetics analysis and sequence alignment. *Briefings in Bioinformatics* 5: 150–163.
113. Lehrer, M. (1993): Parallel processing of motion, colour and shape in the visual system of the honeybee. In: *Arthropod sensory systems*. (ed. Wiese, K.) 266–272. Basel, Boston, Berlin: Birkhäuser.
114. Lehrer, M. (1994): Spatial vision in the honeybee: the use of different cues in different tasks. *Vis. Res.* 34:18. 2363-2385.
115. Levin, D. A. (2002): *The role of chromosomal change in plant evolution*. New York, NY, USA: Oxford University Press. 230 pp.
116. Fischer, M. A., Oswald, K., Adler, W. (2008): *Exkursionsflora für Österreich, Liechtenstein und Südtirol*. Biologiezentrum der Oberösterreichischen Landesmuseen, Linz, 3., átdolgozott kiadás, 1391 pp.
117. Májovský, J. (1970): Index of chromosome numbers of Slovakian flora. Vol. 2. *Acta Facultatis Rerum Naturalium Universitatis Comenianae, Botanica* 18: 45–60.
118. Meimberg, H., Dittrich, P., Bringmann, G., Schlauer, J., Heubl, G. (2000): Molecular phylogeny of Caryophyllidae s.l. based on matK sequences with special emphasis on carnivorous taxa. *Plant Biology* 2: 121–252.

119. McNeill, J., Bassett, I. J. (1974): Pollen morphology and the infrageneric classification of *Minuartia* (Caryophyllaceae) Canadian Journal of Botany 52(6): 1225-1231.
120. Meusel, H., Mühlberg, H. (1978). *Silenoideae*. (Lindl.) A. Br. In Gustav Hegi, Illustrierte Flora von Mitteleuropa (ed. Rechinger, K. H.), 2te Aufl. Berlin and Hamburg, Germany: Paul Parey, 947–1182.
121. Miyake, T., Yahara, T. (1998): Why does the flower of *Lonicera japonica* open at dusk? Canadian Journal of Botany 76: 1806–1811.
122. Muir, G., Schlötterer, C. (1999): Limitations to the phylogenetic use of ITS sequences in closely related species and populations - a case study in *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. In: Gillet E. M. (szerk.) Which DNA Marker for which Purpose?
123. Müller, H. (1873): Die Befruchtung der Blumen durch Insekten und die gegenseitigen Anpassungen beider. Leipzig, Germany: Wilhelm Engelmann.
124. Müller, H. (1881): Alpenblumen, ihre Befruchtung durch Insekten und ihre Anpassungen an dieselben. Leipzig, Germany: Engelmann.
125. Nei, M. & Kumar, S. (2000): Molecular Evolution and Phylogenetics. Oxford University Press, New York.
126. Nei, M., Li, W. H. (1979): Mathematical model for studying genetic variation in terms of restriction endonucleases. Proceedings of the National Academy of Sciences 76: 5269-5273.
127. Nepokroeff, M., Wagner, W. L., Rabeler, R. K., Zimmer, E. A., Weller, S. G., Sakai, A. K. (2002): Relationships within Caryophyllaceae inferred from molecular sequence data. Botany 2002: The annual meeting of the Botanical Society of America, in Madison, Wisconsin, website <http://www.botany2002.org/sympos12/abstracts/6.shtml> (Abstract).
128. Németh, F. (1989): Száras növények. [Vascular plants]. In: Rakonczay Z. (ed.): Vörös Könyv. A Magyarországon kipusztult és veszélyeztetett állat- és növényfajok. [Red Data Book. Extinct and threatened animal and plant species of Hungary]. – Akadémiai Kiadó, Budapest, pp. 265–325.
129. Novák, A. F. (1915): *Dianthus arenarius* in Böhmen. Österr. Bot. Zeitschr. 10-12: 324.
130. Novák, A. F. (1923): Monografická studie o *Dianthus plumarius* (L.). Vestník Kral. společ. Nauk Tr. II. 1-42.
131. Novák, A. F. (1926): Monografická studie o *Dianthus gratianopolitanus* VILL. Spisy Přírod. Fak. Karl. Univ. , Praha, 51: 1-32
132. Novák, A. F. (1928a): *Dianthi fimbriati* europaei. I. Repertorium Specierum Novarum Regni Vegetabilis. 25. 38–47.
133. Novák, A. F. (1928b): *Dianthi fimbriati* europaei. II. Repertorium Specierum Novarum Regni Vegetabilis. 25. 204–208.
134. Novák, A. F. (1929a): *Dianthi fimbriati* europaei. III. Repertorium Specierum Novarum Regni Vegetabilis. 26. 219-228.

135. Novák, A. F. (1929b): *Dianthi fimbriati* europaei. IV. Repertorium Specierum Novarum Regni Vegetabilis. 26:280-285.
136. Novák, A. F. (1929c): *Dianthi fimbriati* europaei.V. *Dianthus serotinus* Waldstein et Kitaibel. Repertorium Specierum Novarum Regni Vegetabilis. 27:26-28. 233-236.
137. Novák, A. F. (1930): *Dianthi fimbriati* europaei. VI. (Schluß.) Repertorium Specierum Novarum Regni Vegetabilis. 27:29-32. 383-384.
138. Nybom, H., Esselink, G. D., Werlemark, G., Vosman, B. (2004): Microsatellite DNA marker inheritance indicates preferential pairing between two highly homologous genomes in polyploid and hemisexual dog-roses, *Rosa L. Sect. Caninae* DC. *Heredity* 92: 139–150.
139. Opiz, F. M. (1852): Seznam rostlin květeny české. Prague. Kommissí u Fr. Řivnáče. p. 75.
140. Otto, S. P., Whitton, J. (2000): Polyploidy incidence and evolution. *Annual Review of Genetics* 34:401-437.
141. Pax, F., Hoffmann, K. (1934): Caryophyllaceae. In: A. Engler és K. Prantl (szerk.): Die natürlichen Pflanzenfamilien. pp. 275–364. Leipzig, Germany: Engelmann.
142. Pellmyr, O., Thompson, J. N. (1996): Sources of variation in pollinator contribution within a guild: the effects of plant and pollinator factor. *Oecologia* 107: 595–604.
143. Persoon, C. H. (1805): Synopsis Plantarum: seu Enchiridium botanicum, complectens enumerationem systematicam specierum hucusque cognitarum. Parisiis Lutetiorum. 1: 494.
144. Pettersson, M. W. (1991): Pollination by a guild of fluctuating moth populations: option for unspecialisation in *Silene vulgaris*. *Journal of Ecology* 79:591–604.
145. Péterfi, M. (1916): Néhány erdélyi szegfű ismeretéhez. *Magyar Botanikai Lapok* 15:1-5. pp. 8-27.
146. Prodan, I. (1953): *Dianthus* L. In: Savulescu, T. (szerk.) *Flora RPR* 2: 217-290.
147. Proctor, M., Yeo, P. (1973): *The pollination of flowers*. London, UK: Collins.
148. Rapaics, R. (1918): Az Alföld növényföldrajzi jelleme. *Erdészeti Kísérletek*. 20: 1-164.
149. Rapaics, R. (1922): A növénytársadalom úttörői a sziklán. *Természettudományi Közlöny* 54. 284-292.
150. Rohweder, H. (1934): Beiträge zur Systematik und Phylogenie des Genus *Dianthus* unter Berücksichtigung der karyologischen Verhältnisse. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie*. 66: 249–368.
151. Romo, A. M. (1992): Contribution to the taxonomy and nomenclature of the vascular plants of Morocco. *Botanical Journal of the Linnean Society* 108: 203-212.

152. Ronquist, F., Huelsenbeck, J. P. (2003): MRBAYES 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics* 19:1572–1574.
153. Saitou, N., Nei, M. (1987): The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. *Molecular Biology and Evolution* 4: 406-425.
154. Schermann, Sz. (1966): *Magismeret I.* Akadémiai Kiadó, Budapest, 861 pp.
155. Schiestl, F. P. (2010): The evolution of floral scent and insect chemical communication. *Ecology Letters* 13: 643–656.
156. Schulter, D. (2001): Ecology and the origin of species. *Trends in Ecology and Evolution* 16:7:372-380.
157. Selkoe, K. A., Toonen, R. J. (2006): Microsatellites for ecologists: a practical guide to using and evaluating microsatellite markers. *Ecology Letters* 9: 615–629.
158. Simon, T. (1992): *Dianthus*. 570-574. In: A magyarországi edényes flóra határozója. Tankönyvkiadó, Budapest, 892 pp.
159. Simon, T. (2000): A magyarországi edényes flóra határozója. Nemzeti Tankönyvkiadó, Budapest, 4., átdolgozott kiadás, 976 pp.
160. Smissen, R. D., Clement, J. C., Garnock-Jones, P. J., Chambers, G. K. (2002): Subfamilial relationships within Caryophyllaceae as inferred from 50 *ndhF* sequences. *American Journal of Botany* 89: 1336–1341.
161. Smulders, M. J. M., Rus-Kortekaas, W., Vosman, B. (2000): Microsatellite markers useful through the genus *Dianthus*. *Genome* 43:208-210.
162. Smulders, M. J. M., Noordijk, Y., Rus-Kortekaas, W., Bredemeijer, G. M. M., Vosman, B. (2003): Microsatellite genotyping of carnation varieties. *Theoretical and Applied Genetics* 106:1191–1195.
163. Soltis, D. E., Soltis, P. S. (1999): Polyploidy: recurrent formation and genome evolution. *Trends in Ecology and Evolution* 14. 9:348–352.
164. Soltis, P. S., Soltis, D. E., Chase, M. W. (1999): Angiosperm phylogeny inferred from multiple genes as a tool for comparative biology. *Nature* 402: 402–404.
165. Soltis, D. E., Buggs, R. J. A., Doyle, J. J., Soltis, P. S. (2010): What we still don't know about polyploidy. *Taxon* 59: 1387–1403.
166. Somogyi, G., Höhn, M. (2006): *Dianthus Plumaria* szekció fajainak magmorfológiai vizsgálata. XII. Magyar Növényanatómiai Szimpózium Sárkány Sándor emlékére. Abstract Book: 40-44.
167. Somogyi, G., Höhn, M. (2008): A *Dianthus* L. nemzetség *Plumaria* (Wiesb.) Novák szekciójának taxonómiai értékelése morfológiai bélyegek alapján. – *Kitaibelia* 13(1): 130.
168. Somogyi, G., Höhn, M., Kadereit, J. W. (2008): A *Dianthus* nemzetség *Plumaria* szekciójának taxonómiai értékelése AFLP alapján. – *Kitaibelia* 13(1): 213.
169. Somogyi, G., Höhn, M., Kadereit, J. W. (2009): Morphological and molecular diversity of the protected species of *Dianthus* sect. *Plumaria* from Central

Europe. 2nd European Congress for Conservation Biology. Prague. Book of abstracts, 143.

170. Somogyi, G., Höhn, M. & Pedryc, A. (2010): Vicariance: myth or reality in the *Dianthus* section *Plumaria*. – Forum Carpathicum, Krakko, Abstract Book: 48–49.
171. Soó, R. (1945): Növényföldrajz. Budapest, Magyar Természettudományi Társulat pp. 21-22.
172. Soó, R., Jávorka S. (1951): A magyar növényvilág kézikönyve. Budapest, Akadémiai Kiadó. pp. 755-757.
173. Soó, R. (1959): Az Alföld növényzete kialakulásának mai megítélése és vitás kérdései. Földrajzi Értesítő 8. 1-26.
174. Soó, R. (1970): *Dianthus*. In: A magyar flóra és vegetáció rendszertani-növényföldrajzi kézikönyve. IV. 324-327; 598-601. Akadémiai Kiadó, Budapest.
175. Staden, R., Beal, K. F., Bonfield, J. K. (2000): The Staden package, 1998. Methods in Molecular Biology 132:115–130.
176. Stebbins, G. L. (1970): Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms. I: Pollination mechanisms. Annual Review of Ecology and Systematics 1: 307-326.
177. Stebbins, G. L. (1971): Chromosomal evolution in higher plants. London, UK: Addison-Wesley.
178. Tamura, K., Dudley, J., Nei, M., Kumar, S. (2007): MEGA4: Molecular Evolutionary Genetics Analysis (MEGA) software version 4.0. Molecular Biology and Evolution 24: 1596-1599.
179. Teege, P., Kadereit, J. W., Kadereit, G. (2011): Tetraploid European *Salicornia* species are best interpreted as ecotypes of multiple origin. Flora 206: 910-920.
180. Tejaswini (2002): Variability of pollen grain features: a plant strategy to maximize reproductive fitness in two species of *Dianthus*? Sex. Plant. Reprod. 14:347–353.
181. Tischler, G. (1931): Pflanzliche Chromosomen-Zahlen (Nachtrag, 1). Tabulae Biologicae Periodicae 1 (= Tabulae Biologicae VII): 109–226.
182. Townson, R. (1797): Travels in Hungary with a short account of Vienna. – London, 506.
183. Tutin, T. G., Heywood, V. H. (1964): *Dianthus*. – In: Tutin T. G., Heywood V. H., Burges N. A., Moore D. M., Valentine D. H., Walters S. M. & Webb D. A. (ed.): Flora Europaea 2. – Cambridge, Cambridge University Press, pp. 197–199.
184. USDA, ARS, National Genetic Resources Program. Germplasm Resources Information Network - (GRIN) [Online Database]. National Germplasm Resources Laboratory, Beltsville, Maryland. URL: <http://www.ars-grin.gov/cgi-bin/npgs/html/index.pl> (utolsó megtekintés dátuma: 2012. július 31.)

185. Ushio, A., Onozaki, T., Shibata, M. (2002): Estimation of polyploidy levels in *Dianthus* Germplasms by Flowcytometry. *Bull. Natl. Inst. Flor. Sci.* 2: 21-26.
186. Valente, L. M., Savolainen, V., Vargas P. (2010): Unparalleled rates of species diversification in Europe. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 277: 1489–1497.
187. Vamosi, J. C., Goring, S. J., Kennedy, B. F., Mayberry, R. J., Moray, C. M., Neame, L. A., Tunbridge, N. D., Elle, E. (2007): Pollination, floral display, and the ecological correlates of polyploidy. *Functional Ecosystems and Communities* 1:1–9.
188. Vierhapper, F. (1901): Zur systematischen Stellung des *Dianthus caesius* Sm. *Österreichische Botanische Zeitschrift* 51:10 361-366. 51:11. 409-416.
189. Vriesendorp, B. & Bakker, F. T. (2005): Reconstructing patterns of reticulate evolution in angiosperms: what can we do? *Taxon* 54(3): 593–604.
190. Waser, N. M., Chittka, L., Price, M. V., Williams, N. M., Ollerton, J. (1996): Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology* 77: 1043–1060.
191. Weiss, H., Dobe, Ch., Schneeweiss, G. M., Greimler, J. (2002): Occurrence of tetraploid and hexaploid cytotypes between and within populations in *Dianthus* sect. *Plumaria* (*Caryophyllaceae*). *New Phytologist* 156:1. 85–94.
192. Wiesbaur, J. B. (1870): Priortaetszweifel über *Dianthus Lumnitzeri* und *Viola wiesbauriana*. *Botanisches Zentralblatt* 26: 83. 116. 165.
193. Willemstein, S. C. (1987): *An evolutionary basis for pollination ecology*. E. J. Brill, Leiden. 425 p.
194. Williams, F. N. (1893): A Monograph of the Genus *Dianthus*. *Journal of Linnean Society* 29. 346-469.
195. Young, H. J. (2002): Diurnal and nocturnal pollination of *Silene alba* (*Caryophyllaceae*). *American Journal of Botany* 89: 433–440.
196. Zólyomi, B. (1942): A középdunai flóráválasztó és a dolomitjelenség. *Botanikai Közlemények* 39: 209-231.
197. Zólyomi, B. (1958): Budapest és környékének növénytakarója. In: Pécsi, M. (szerk.) *Budapest természeti képe* pp. 511-644.

M2: A morfometriai vizsgálatoknak alávetett 11 tollas szegfű taxon (sect. *Plumaria*) élőhelyi adatai.

Fajnév	Élőhely
<i>D. gratianopolitanus</i> Vill.	Falkenstein, Svájc
<i>D. gratianopolitanus</i> Vill.	Froburg, Svájc
<i>D. gratianopolitanus</i> Vill.	Chasseron, Svájc
<i>D. gratianopolitanus</i> Vill.	Holzfluh, Svájc
<i>D. petraeus</i> W. et K. subsp. <i>orbelicus</i> (Velen.) Greuter et Burdet	Ordaskő, Erdélyi Szigethegység, Románia
<i>D. petraeus</i> W. et K. subsp. <i>orbelicus</i> (Velen.) Greuter et Burdet	Torockószentgyörgy, Erdélyi Szigethegység, Románia
<i>D. petraeus</i> W. et K. subsp. <i>orbelicus</i> (Velen.) Greuter et Burdet	Ronk, Erdélyi Szigethegység, Románia
<i>D. petraeus</i> subsp. <i>petraeus</i> W. et K.	Makarska, Biokovo, Horvátország
<i>D. petraeus</i> subsp. <i>petraeus</i> W. et K.	Piule csúcs, Kis-Retyezát, Románia
<i>D. petraeus</i> subsp. <i>petraeus</i> W. et K.	Herkulesfürdő, Románia
<i>D. petraeus</i> subsp. <i>petraeus</i> W. et K.	Karas-szurdok, Románia
<i>D. petraeus</i> subsp. <i>petraeus</i> W. et K.	Beklemeto, Bulgária
<i>D. petraeus</i> subsp. <i>petraeus</i> W. et K.	Néra-völgye, Románia
<i>D. petraeus</i> subsp. <i>petraeus</i> W. et K.	Galambóc, Szerbia
<i>D. petraeus</i> subsp. <i>petraeus</i> W. et K.	Piatra Jorgovanului, Románia
<i>D. petraeus</i> subsp. <i>petraeus</i> W. et K.	Cheile Oltetului, Polovragi, Románia
<i>D. petraeus</i> subsp. <i>petraeus</i> W. et K.	Galambóc, Szerbia
<i>D. plumarius</i> L. subsp. <i>lumnitzei</i> (Wiesb.) Dom.	Pilis, Feketekő, Magyarország
<i>D. plumarius</i> L. subsp. <i>lumnitzei</i> (Wiesb.) Dom.	Prasice, Szlovákia
<i>D. plumarius</i> L. subsp. <i>lumnitzei</i> (Wiesb.) Dom.	Hundsheim, Ausztria
<i>D. plumarius</i> L. subsp. <i>lumnitzei</i> (Wiesb.) Dom.	Kis-Szénás, Borbás gerinc, Magyarország
<i>D. plumarius</i> L. subsp. <i>neilreichii</i> (Hayek) Hegi	Mödling, Klause, Ausztria
<i>D. plumarius</i> L. subsp. <i>praecox</i> (Kit. ex Schult.) Dom.	Liptóújvár, fehér Szlovákia
<i>D. plumarius</i> L. subsp. <i>praecox</i> (Kit. ex Schult.) Dom.	Liptóújvár, rózsaszín, Szlovákia
<i>D. plumarius</i> L. subsp. <i>praecox</i> (Kit. ex Schult.) Dom.	Esztramos, Magyarország
<i>D. plumarius</i> L. subsp. <i>regis-stephani</i> (Rapcs.) Baksay	Gánt, Magyarország
<i>D. plumarius</i> L. subsp. <i>regis-stephani</i> (Rapcs.) Baksay	Gánt meddőhányó, Magyarország
<i>D. plumarius</i> L. subsp. <i>regis-stephani</i> (Rapcs.) Baksay	Csákvár, Magyarország
<i>D. plumarius</i> L. subsp. <i>regis-stephani</i> (Rapcs.) Baksay	Budaörs, Odvashegy, Magyarország
<i>D. monspessulanus</i> subsp. <i>marsicus</i> (Ten.) Novák	Gran Sasso, Abruzzo, Olaszország
<i>D. serotinus</i> W. et K.	Ásotthalom, Magyarország
<i>D. serotinus</i> W. et K.	Csepel, Tamariska domb, Magyarország
<i>D. serotinus</i> W. et K.	Keszegfalva, Szlovákia
<i>D. serotinus</i> W. et K.	Marchfeld, Ausztria

Fajnév	Élőhely
<i>D. serotinus</i> W. et K.	Tatárszentgyörgy, Magyarország
<i>D. serotinus</i> W. et K.	Ludas-tó, Alföld, Magyarország
<i>D. serotinus</i> W. et K.	Fülöpháza, herbi, Magyarország
<i>D. serotinus</i> W. et K.	Fülöpháza, élő, Magyarország
<i>D. spiculifolius</i> Schur	Bratocea hágó, Románia
<i>D. spiculifolius</i> Schur	Kis-Cohárd, Románia
<i>D. spiculifolius</i> Schur	Kis-Királykő, Románia
<i>D. spiculifolius</i> Schur	Cab. Mt. Rosu, Románia
<i>D. superbus</i> L. subsp. <i>alpestris</i> Kablík. ex Čelak.	Mt. Rosu, Románia
<i>D. superbus</i> L. subsp. <i>alpestris</i> Kablík. ex Čelak.	Bratocea kaszáló, Románia
<i>D. superbus</i> L. subsp. <i>alpestris</i> Kablík. ex Čelak.	Maltaberg, Ausztria

M3: Az általunk újonnan szekvenált *Dianthus* taxonok génbanki adatai

No.	Taxon	GeneBank-beli azonosító		
		ITS	trnK-matK	psbA-trnK
1.	<i>D. arenarius</i> L. subsp. <i>borussicus</i> Vierh.	KC293971	KC291293	KC291313
2.	<i>D. hyssopifolius</i> L.	KC293974	KC291296	KC291316
3.	<i>D. integer</i> Vis.	KC293975	KC291297	KC291317
4.	<i>D. monspessulanus</i> subsp. <i>marsicus</i> (Ten.) Novák	KC293977	KC291299	KC291319
5.	<i>D. moravicus</i> Kovanda	KC293978	KC291300	KC291320
6.	<i>D. petraeus</i> . subsp. <i>petraeus</i> W. et K.	KC293981	KC291303	KC291323
7.	<i>D. plumarius</i> L. subsp. <i>blandus</i> (Rchb.) Hegi	KC293972	KC291294	KC291314
8.	<i>D. plumarius</i> L. subsp. <i>lumnitzei</i> (Wiesb.) Dom.	KC293976	KC291298	KC291318
9.	<i>D. plumarius</i> L. subsp. <i>neilreichii</i> (Hayek) Hegi	KC293979	KC291301	KC291321
10.	<i>D. plumarius</i> L. subsp. <i>praecox</i> (Kit. ex Schult.) Dom.	KC293983	KC291305	KC291325
11.	<i>D. plumarius</i> L. subsp. <i>regis-stephani</i> (Rapcs.) Baksay	KC293984	KC291306	KC291326
12.	<i>D. serotinus</i> W. et K.	KC293985	KC291307	KC291327
13.	<i>D. spiculifolius</i> Schur	KC293986	KC291308	KC291328
14.	<i>D. superbus</i> L. subsp. <i>alpestris</i> Kablík. ex Čelak.	KC293987	KC291309	KC291329
15.	<i>D. superbus</i> subsp. <i>superbus</i> L.	KC293988	KC291310	KC291330
16..	<i>D. orientalis</i> Adams	KC293980	KC291302	KC291322
17.	<i>D. tabrisianus</i> Bien. ex Boiss.	KC293990	KC291312	KC291332
18.	<i>D. sylvestris</i> Wulfen	KC293989	KC291311	KC291331
19.	<i>D. giganteiformis</i> subsp. <i>pontederae</i> (A.Kern.) Soó	KC293982	KC291304	KC291324
20.	<i>D. carthusianorum</i> L.	KC293973	KC291295	KC291315

Mivel a GeneBank az utóbbi években ragaszkodik ahhoz az irányelvhez, hogy nem fogad el 200 bp-nál rövidebb, részleges szekvenciákat, ezért az általunk újonnan szekvenált taxonok részleges *trnH-psbA* (kloroplasztisz) intergénikus spacerének bázissorendjét itt közöljük:

***D. arenarius* L. subsp. *borussicus* Vierh.**

CATCCGCCCTCTTTACTTAAAAATAAACTTTAAAAGAAAAAGATTTTAAAACTAAGGATTGGAGTAA
AGAAATAAAAAAATTAATTATATAAAAAACTAGCGAATAACGGAGCAATACTCCTTTCTTGATA
ACAAGAAAGTTTTTATTGCTCCGTTCTAAAAA

***D. hyssopifolius* L.**

CATCCGCCCTCTTTACTTAAAAATAAACTTTAAAAGAAAAAGATTTTAAAACTAAGGATTGG
AGTAAAGAAATAAAAAAAAAATTAAATTATATAAAAACTAGCGAATAACGGAGCAATACTCCTTTCT
TGATAACAAGAAAGTTTTTATTGCTCCGTTCTAAAAAAAAAAAA

***D. integer* Vis.**

CATCCGCCCTCTTTACTTAAAAATAAACTTTAAAAGAAAAAGATTTTAAAACTAAGGATTGGAGTAA
AGAAATAAAAAAAAAATTAAATTATATAAAAACTAGCGAATAACGGAGCAATACTCCTTTCTTGATA
ACAAGAAAGTTTTTATTGCTCCGTTCTAAAAAAAAAAAA

***D. monspessulanus* L. subsp. *marsicus* (Ten.) Novák**

CATCCGCCCTCTTTACTTAAAAATAAACTTTAAAAGAAAAAGATTTTAAAACTAAGGATTGGAGTAA
AGAAAAAAAAAAAAAAAAATTAAATTATATAAAAACTAGCGAATAACGGAGCAATACTCCTTTCTTGATA
ACAAGAAAGTTTTTATTGCTCCGTTCTAAAAAAAAAAAA

***D. moravicus* Kovanda**

CATCCGCCCTCTTTACTTAAAAATAAACTTTAAAAGAAAAAGATTTTAAAACTAAGGATTGGAGTAA
AGAAATAAAAAAAAAATTAAATTATATAAAAACTAGCGAATAACGGAGCAATACTCCTTTCTTGATA
ACAAGAAAGTTTTTATTGCTCCGTTCTAAAAAAAAAAAA

***D. petraeus* W. et K.**

CATCCGCCCTCTTTACTTAAAAATAAACTTTAAAAGAAAAAGATTTTAAAACTAAGGATTGGAGTAA
AGAAATAAAAAAAAAATTAAATTATATAAAAACTAGCGAATAACGGAGCAATACTCCTTTCTTGATA
ACAAGAAAGTTTTTATTGCTCCGTTCTAAAAAAAAAAAA

***D. plumarius* L. subsp. *blandus* (Rchb.) Hegi**

CATCCGCCCTCTTTACTTAAAAATAAACTTTAAAAGAAAAAGATTTTAAAACTAAGGATTGGAGTAA
AGAAATAAAAAAAAAATTAAATTATATAAAAACTAGCGAATAACGGAGCAATACTCCTTTCTTGATA
ACAAGAAAGTTTTTATTGCTCCGTTCTAAAAAAAAAAAA

***D. plumarius* L. subsp. *lumnitzeri* (Wiesb.) Dom.**

CATCCGCCCTCTTTACTTAAAAATAAACTTTAAAAGAAAAAGATTTTAAAACTAAGGATTGGAGTAA
AGAAATAAAAAAAAAATTAAATTATATAAAAACTAGCGAATAACGGAGCAATACTCCTTTCTTGATA
ACAAGAAAGTTTTTATTGCTCCGTTCTAAAAAAAAAAAA

***D. plumarius* L. subsp. *neilreichii* (Hayek) Hegi**

CATCCGCCCTCTTTACTTAAAAATAAACTTTAAAAGAAAAAGATTTTAAAACTAAGGATTGGAGTAA
AGAAATAAAAAAAAAATTAAATTATATAAAAACTAGCGAATAACGGAGCAATACTCCTTTCTTGATA
ACAAGAAAGTTTTTATTGCTCCGTTCTAAAAAAAAAAAA

***D. plumarius* L. subsp. *praecox* (Kit. ex Schult) Dom.**

CATCCGCCCTCTTTACTTAAAAATAAACTTTAAAAGAAAAAGATTTTAAAACTAAGGATTGGAGTAA
AGAAATAAAAAAAAAATTAAATTATATAAAAACTAGCGAATAACGGAGCAATACTCCTTTCTTGATA
ACAAGAAAGTTTTTATTGCTCCGTTCTAAAAAAAAAAAA

***D. plumarius* L. subsp. *regis-stephani* (Rapcs.) Baksay**

CATCCGCCCTCTTTACTTAAAAATAAACTTTAAAAGAAAAAGATTTTAAAACTAAGGATTGGAGTAA
AGAAATAAAAAAAAATTAAATTATATAAAAAACTAGCGAATAACGGAGCAATACTCCTTTCTTGATA
ACAAGAAAGTTTTTATTGCTCCGTTCTAAAAA

***D. serotinus* W. et K.**

CATCCGCCCTCTTTACTTAAAAATAAACTTTAAAAGAAAAAGATTTTAAAACTAAGGATTGGAGTAA
AGAAATAAAAAAAAATTAAATTATATAAAAAACTAGCGAATAACGGAGCAATACTCCTTTCTTGATA
ACAAGAAAGTTTTTATTGCTCCGTTCTAAAAA

***D. spiculifolius* Schur**

CATCCGCCCTCTTTACTTAAAAATAAACTTTAAAAGAAAAAGATTTTAAAACTAAGGATTGGAGTAA
AGAAATAAAAAAAAATTAAATTATATAAAAAACTAGCGAATAACGGAGCAATACTCCTTTCTTGATA
ACAAGAAAGTTTTTATTGCTCCGTTCTAAAAA

***D. superbus* L. subsp. *alpestris* Kablík. ex Čelak.**

CATCCGCCCTCTTTACTTAAAAATAAACTTTAAAAGAAAAAGATTTTAAAACTAAGGATTGGAGTAA
AGAAATAAAAAAAAATTAAATTATATAAAAAACTAGCGAATAACGGAGCAATACTCCTTTCTTGATA
ACAAGAAAGTTTTTATTGCTCCGTTCTAAAAA

***D. superbus* subsp. *superbus* L.**

CATCCGCCCTCTTTACTTAAAAATAAACTTTAAAAGAAAAAGATTTTAAAACTAAGGATTGGAGTAA
AGAAATAAAAAAAAATTAAATTATATAAAAAACTAGCGAATAACGGAGCAATACTCCTTTCTTGATA
ACAAGAAAGTTTTTATTGCTCCGTTCTAAAAA

***D. orientalis* Adams**

CATCCGCCCTCTTTCTAGTTACTTAAAAATAAACTACAAATAACTTTAAAAGAAAAAGATTTTAAA
ACTAAGGATTGGAGTAAAGAAATATAAAAAATTTTAAATTATATAAAAAAAAATAACGAATAA
CGGAGCAATACTCCTTTCTTGATAACAAGAAAGTTTGGATTGCTCCGTTACTAAAAA

***D. tabrisianus* Bien. ex Boiss.**

CATCCGCCCTCTTTCTAGTTACTTAAAAATAAACTTTAAAAGAAAAAGATTTTAAAACTAAGGATTGG
AGTAAAGAAATAAAAAAATTTTAAATAAAAAACTAGCGAATAACGGAGCAATACTCCTTTCTTGATA
ACAAGAAAGTTTGTATTTCTCCGTTCTAAAAA

***D. carthusianorum* L.**

CATCCGCCCTCTTTACTTAAAAATAAACTTTAAAAGAAAAAGATTTTAAAACTAAGGATTGGAGTAA
AGAAATAAAAAAAAATTAAATTATATAAAAAACTAGCGAATAACGGAGCAATACTCCTTTCTTGATA
ACAAGAAAGTTTTTATTGCTCCGTTACTAAAAA

***D. giganteiformis* subsp. *pontederiae* (A.Kern.) Soó**

CATCCGCCCTCTTTCTAGTTACTTAAAAATAAACTTTAAAAGAAAAAGATTTTAAAACTAAGGATTGG
AGTAAAGAAATAAAAAAATTTTAAATTATATAAAAAACTAGCGAATAACGGAGCAATACTCCTTTCTT
GATAACAAGAAAGTTTTTATTGCTATTGCTCCGTTCTAAAAA

***D. sylvestris* Wulf.**

CATCCGCCCTCTTTACTTAAAAATAAACTTTAAAAGAAAAAGATTTTAAAATAAGGATTGGAGTAA
AGAAAAAAAAAATTAAATTATATAAAAACTAGCGAATAACGGAGCAATACTCCTTTCTTGATAAA
CAAGAAAGTTTTTATTGCTCCGTTCTAAAAAAAAA

M4: GeneBank-ból származó taxonok neve és a szekvenciák sorszáma.

Taxon	GeneBank-i azonosító			
	ITS	trnK-matK	trnH-psbA	psbA-trnK
Genus Dianthus				
<i>Dianthus albens</i> Sol.	GU440775	GU441115	GU441001	GU440891
<i>Dianthus algetanus</i> Graells ex F.N. Williams	GU440776	GU441116	GU441002	GU440892
<i>Dianthus anatolicus</i> Boiss.	GU440777	GU441117	GU441003	GU440893
<i>Dianthus anticarius</i> Boiss. és Reuter	GU440778	GU441118	GU441004	GU440894
<i>Dianthus armeria</i> L.	GU440779	GU441119	GU441005	GU440895
<i>Dianthus armeria</i> L.	GU440780	GU441120	GU441006	GU440896
<i>Dianthus barbatus</i> L.	GU440782	GU441122	GU441008	GU440898
<i>Dianthus biflorus</i> Sm.	GU440785	GU441125	GU441010	GU440900
<i>Dianthus bolusii</i> Burt Davy	GU440786	GU441126	GU441011	GU440901
<i>Dianthus broteri</i> Boiss. és Reuter	GU440787	GU441127	GU441012	GU440902
<i>Dianthus caespitosus</i> Thunb. subsp. <i>caespitosus</i> Thunb.	GU440788	GU441128	GU441013	GU440903
<i>Dianthus caespitosus</i> Thunb. subsp. <i>pectinatus</i> Hooper	GU440789	GU441129	GU441014	GU440904
<i>Dianthus callizonus</i> Schott és Kotschy	GU440790	GU441130	GU441015	GU440905
<i>Dianthus calocephalus</i> Boiss.	GU440791	GU441131	GU441016	GU440906
<i>Dianthus capitatus</i> Balbis ex DC	GU440792	GU441132	GU441017	GU440907
<i>Dianthus carmelitarum</i> Reut. ex Boiss.	GU440793	GU441133	GU441018	GU440908
<i>Dianthus carthusianorum</i> L.	GU440794	GU441134	GU441019	GU440909
<i>Dianthus charidemi</i> Pau	GU440795	GU441135	GU441020	GU440910
<i>Dianthus chinensis</i> L.	GU440796	GU441136	GU441021	GU440911
<i>Dianthus cibrarius</i> Clem.	GU440797	GU441137	GU441022	GU440912
<i>Dianthus ciliatus</i> Guss.	GU440798	GU441138	GU441023	GU440913
<i>Dianthus cintranus</i> Boiss. és Reuter	GU440799	GU441139	GU441024	GU440914
<i>Dianthus corymbosus</i> Sibth. és Sm.	GU440801	GU441141	GU441026	GU440916
<i>Dianthus costae</i> Willk.	GU440802	GU441142	GU441027	GU440917
<i>Dianthus crassipes</i> R. de Roemer	GU440803	GU441143	GU441028	GU440918
<i>Dianthus cretaceus</i> Adam	GU440804	GU441144	GU441029	GU440919
<i>Dianthus crinitus</i> Sm.	GU440805	GU441145	GU441030	GU440920
<i>Dianthus cruentus</i> Griseb.	GU440807	GU441147	GU441032	GU440922
<i>Dianthus diffusus</i> Sm.	GU440811	GU441151	GU441036	GU440926
<i>Dianthus diffusus</i> Sm.	GU440812	GU441152	GU441037	GU440927
<i>Dianthus erinaceus</i> Boiss.	GU440814	GU441154	GU441038	GU440928
<i>Dianthus fischeri</i> Sprengel	GU440816	GU441156	GU441040	GU440929
<i>Dianthus gallicus</i> Pers.	GU440817	GU441157	GU441041	GU440930
<i>Dianthus giganteus</i> D'Urv.	GU440819	GU441159	GU441043	GU440931
<i>Dianthus giganteus</i> D'Urv.	GU440820	GU441160	GU441044	GU440932
<i>Dianthus glacialis</i> Haenke	GU440821	GU441161	GU441045	GU440933
<i>Dianthus gracilis</i> Sm.	GU440822	GU441162	GU441046	GU440934
<i>Dianthus haematocalyx</i> Boiss. és Heldr.	GU440824	GU441164	GU441048	GU440936
<i>Dianthus hyssopifolius</i> L.	GU440826	GU441166	GU441049	GU440937
<i>Dianthus integer</i> Vis.	GU440827	GU441167	GU441050	GU440938
<i>Dianthus knappii</i> (Pant.) Ascherson és Kanitz ex Borbás	GU440828	GU441168	GU441051	GU440939
<i>Dianthus laingsburgensis</i> Hooper	GU440829	GU441169	GU441052	GU440940
<i>Dianthus langeanus</i> Willk.	GU440830	GU441170	GU441053	GU440941
<i>Dianthus laricifolius</i> Boiss. és Reuter	GU440831	GU441171	GU441054	GU440942
<i>Dianthus legionensis</i> (Willk.) F.N. Williams	GU440832	GU441172	GU441055	GU440943
<i>Dianthus leptoloma</i> Steud. ex A. Rich.	GU440833	GU441173	GU441056	GU440944

Taxon	GeneBank-i azonosító			
	ITS	trnK-matK	trnH-psbA	psbA-trnK
Genus Dianthus				
Dianthus leucophaeus Sibth. és Sm.	GU440834	GU441174	GU441057	GU440945
Dianthus libanotis Lab.	GU440835	GU441175	GU441058	GU440946
Dianthus lusitanus Brot.	GU440837	GU441177	GU441060	GU440947
Dianthus lusitanus Brot.	GU440838	GU441178	GU441061	GU440948
Dianthus micranthus Boiss. és Heldr.	GU440839	GU441179	GU441062	GU440949
Dianthus microlepis Boiss.	GU440840	GU441180	GU441063	GU440950
Dianthus mooiensis F.N. Williams	GU440842	GU441182	GU441065	GU440951
Dianthus multiaffinis Pau	GU440843	GU441183	GU441066	GU440952
Dianthus multiceps Costa ex. Willk.	GU440844	GU441184	GU441067	GU440953
Dianthus myrtinervius Griseb.	GU440845	GU441185	GU441068	GU440954
Dianthus namaënsis Schinz	GU440846	GU441186	GU441069	GU440955
Dianthus orientalis Adams	GU440847	GU441187	GU441070	GU440956
Dianthus pavonius Tausch.	GU440848	GU441189	GU441072	GU440958
Dianthus petraeus Waldst. és Kit.	GU440849	GU441190	GU441073	GU440959
Dianthus pinifolius Sm.	GU440850	GU441191	GU441074	GU440960
Dianthus plumarius L.	GU440851	GU441192	GU441075	GU440961
Dianthus pungens L.	GU440852	GU441193	GU441076	GU440962
Dianthus pyrenaicus Pourret	GU440854	GU441195	GU441078	GU440964
Dianthus rupicola Biv.	GU440855	GU441196	GU441079	GU440965
Dianthus seguieri Vill.	GU440856	GU441197	GU441080	GU440966
Dianthus serotinus Waldst. és Kit.	GU440857	GU441198	GU441081	GU440967
Dianthus serratifolius Sm.	GU440858	GU441199	GU441082	GU440968
Dianthus serrulatus Desf.	GU440859	GU441200	GU441083	GU440969
Dianthus serrulatus Desf.	GU440860	GU441201	GU441084	GU440970
Dianthus stenopetalus Griseb.	GU440861	GU441202	GU441085	GU440971
Dianthus strictus Banks és Solander	GU440862	GU441203	GU441086	GU440972
Dianthus strymonis Rech.	GU440863	GU441204	GU441087	GU440973
Dianthus subacaulis Vill.	GU440864	GU441205	GU441088	GU440974
Dianthus subulosus Freyn et Conr.	GU440865	GU441206	GU441089	GU440975
Dianthus superbus L.	GU440867	GU441208	GU441091	GU440977
Dianthus sylvestris Wulfen	GU440869	GU441210	GU441093	GU440979
Dianthus sylvestris Wulfen	GU440870	GU441211	GU441094	GU440980
Dianthus thunbergii Hooper	GU440872	GU441213	GU441096	GU440982
Dianthus toletanus Boiss. és Reuter	GU440873	GU441214	GU441097	GU440983
Dianthus trifasciculatus Kit.	GU440874	GU441215	GU441098	GU440984
Dianthus turkestanicus Preobr.	GU440876	GU441217	GU441100	GU440986
Dianthus versicolor Fischer ex Link	GU440878	GU441219	GU441102	GU440988
Dianthus viscidus Bory és Chaub.	GU440879	GU441220	GU441103	GU440989
Dianthus zederbaueri Vierh.	GU440880	GU441221	GU441104	GU440990
Dianthus zonatus Fenzl	GU440882	GU441223	GU441106	GU440992
Genus Petrorhagia				
Petrorhagia sp.	GU440884	GU441225	GU441108	GU440994
Petrorhagia thessala (Boiss.) P.W. Ball és Heywood	GU440886	GU441227	GU441110	GU440996
Genus Saponaria				
Saponaria officinalis L.	GU440887	GU441228	GU441111	GU440997
Genus Velezia				
Velezia rigida L.	GU440888	GU441229	GU441112	GU440998
Velezia rigida L.	GU440889	GU441230	GU441113	GU440999
Velezia rigida L.	GU440890	GU441231	GU441114	GU441000

M5: Az AFLP analízisben vizsgált *Dianthus* minták taxonómiai szinopszisa a gyűjtési adatokkal. ^a Az általunk begyűjtött minták jelölése.

Taxon	Gyűjtési hely	Begyűjtött egyedek száma	Gyűjtő
<i>D. arenarius</i> L. subsp. <i>borussicus</i> Vierh.	Komitat Kelme, Juodle, Litvánia	4	Vida Motiekaityte
	Galvydiskes (Kurtuvenai Regional Park), Litvánia	4	Vida Motiekaityte
	Kampinski Park, Narodowy, Lengyelország (cult. in Vielné)	1	Vit Grulich
	Bakony, Fenyőfő, Magyarország Létavértes, Aranka-domb, Magyarország	5 3	— ^a
<i>D. petraeus</i> W. et K. subsp. <i>orbelicus</i> (Velen.) Greuter et Burdet	Coltesti, Románia	1	— ^a
	Gilău-Muntele Mare, Cheile Runcului, Románia	5	— ^a
	Trascău, Piatra Urdaşului, Romania	4	— ^a
	Gilău-Muntele Mare, Cheile Poşăgii, Románia	1	— ^a
	Gilău-Muntele Mare, Scăriţa-Belioara, Vulturese, Románia	1	— ^a
<i>D. petraeus</i> . subsp. <i>petraeus</i> W. et K.	Balkan Mts, Beklemeto, Bulgária	5	Svetlana Bancheva
	Caraş-Severin, Cheile Nerei, Románia	2	— ^a
	Alduna, Braničevo, Golubac, Szerbia	1	— ^a
	Caraş-Severin, Cheile Carasului, Románia	2	— ^a
	Munţii Mehedinti, Baile Herculane, Románia	3	— ^a
	Zavizan, Northern Velebit National Park, Horvátország	3	Darko Michelj
<i>D. petraeus</i> W. et K. var. <i>hunyadensis</i>	Munţii Retezat, Cheile Buşii, Románia	2	— ^a
	Munţii Retezat, Piatra Iorgovanului, Románia	2	— ^a
	Munţii Retezat, Valea Jiului, Románia	1	— ^a
<i>D. integer</i> (Vis.)	Biokovo, Sveti Jure, Horvátország	3	Darko Michel
	Rrheti i Skaparit, Mali i Ostrovices, Backë, Albánia	1	Barina Zoltán és Pifkó Dániel
	Rrheti i Kolonjë, Mali i Gammozit, Rehovë, Albánia	1	Barina Zoltán és Pifkó Dániel
	Rrheti i Korçës, Mali i Thatë, Podgorije Albánia	1	Barina Zoltán és Pifkó Dániel

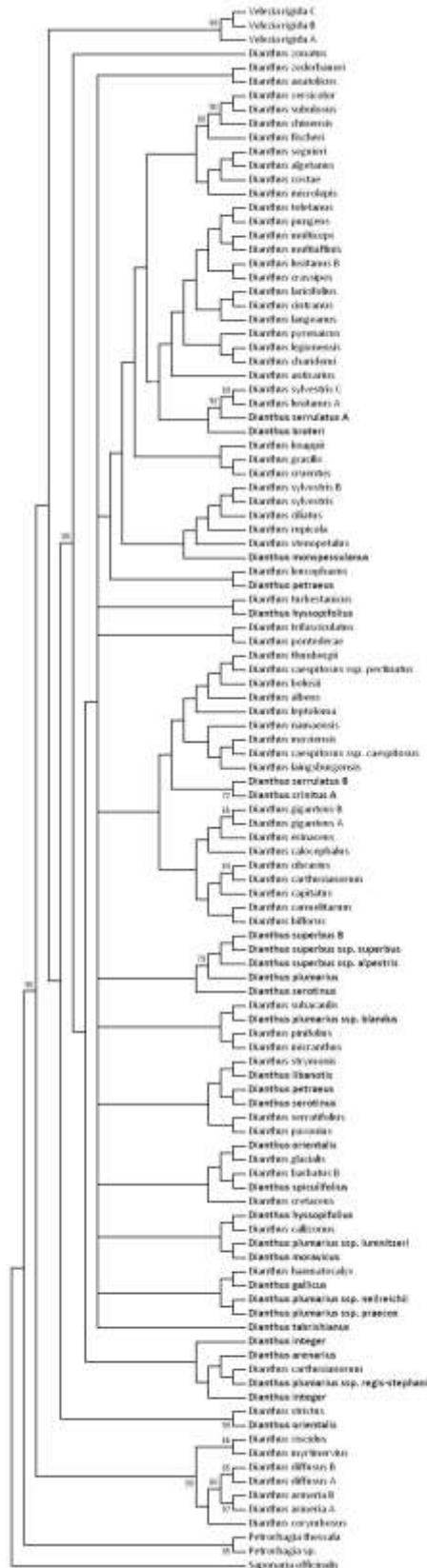
Taxon	Gyűjtési hely	Begyűjtött egyedek száma	Gyűjtő
<i>D. lumnitzeri</i> Wiesb. subsp. <i>palaviensis</i> (Novák) Dostál	Tabulova, Csehország	3	– ^a
<i>D. plumarius</i> L. subsp. <i>lumnitzeri</i> (Wiesb.) Dom.	Hundsheimer Berge, Ausztria	3	– ^a
	Prašice, Szlovákia	4	Udvardy László
	Bakony, Balatonyörök, Magyarország	5	– ^a
	Pilis, Pilisszentlélek, Magyarország	4	– ^a
<i>D. plumarius</i> L. subsp. <i>blandus</i> (Rchb.) Hegi	Hinterstoder, Oberösterreich, Ausztria	3	Vit Grulich
<i>D. plumarius</i> L. subsp. <i>neilreichii</i> (Hayek) Hegi	Mödling, Klause, Ausztria	4	Matthias Kropf
<i>D. plumarius</i> L. subsp. <i>praecox</i> (Kit. ex Schult.) Dom.	Tátra, Lengyelország	2	Jan Chmiel
	Liptovský Hrádok, Skalka, Szlovákia	2	Tibor Baranec
	Liptovský. Mikuláš-Jalovec, L. Tatry, Minichy, Szlovákia	1	Tibor Baranec
	Sedem kostolov, Studničná, Szlovákia	1	Tibor Baranec
	Belianske Tatry, Skalné rváta, Szlovákia	1	Tibor Baranec
	Bükk, Bélkő, Magyarország	5	– ^a
	Tornai-karszt, Esztramos, Magyarország	1	– ^a
<i>D. plumarius</i> L. subsp. <i>registephani</i> (Rapcs.) Baksay	Budaörs, Odvas-hegy, Magyarország	2	– ^a
	Budaörs, Kőhegy, Magyarország	2	– ^a
	Budapest, Sas-hegy, Magyarország	4	– ^a
	Pilis, Kisszénás, Magyarország	3	Kerényi-Nagy Viktor
	Vértes, Csákvár, Magyarország	2	– ^a
	Vértes, Gánt, Magyarország	3	– ^a
<i>D. serotinus</i> W. et K.	Marchfeld, Sandberge bei Oberweiden, Ausztria	2	Matthias Kropf
	Kameničná, Szlovákia	3	Udvardy László
	Csepel-sziget, Tamariska-domb, Magyarország	4	Kerényi-Nagy Viktor
	Fülöpháza, Magyarország	4	– ^a
	Soroksár, Péteri-major, Soroksári Botanikus Kert, Magyarország	3	– ^a
	Ásotthalmi Emlékerdő, Magyarország	2	– ^a
<i>D. spiculifolius</i> Schur	Castelul Bran, Region Brasov, Románia	3	– ^a
	Munții Ciucaș, Bratocea saddle, Románia	4	– ^a
	Munții Giurgeului, Lacu rosu (Kis-Cohárd), Románia	4	– ^a
	Munții Piatra Craiului, Románia	4	– ^a

Taxon	Gyűjtési hely	Begyűjtött egyedek száma	Gyűjtő
<i>D. superbus</i> L. subsp. <i>alpestris</i> Kablík. ex Čelak.	Maltaberg, Ausztria	1	– ^a
	Munții Ciucaș, Cabana Mt. Rosu, Románia	4	– ^a
	Munții Rodnei, Muntele Calul, Románia	3	– ^a
<i>D. superbus</i> subsp. <i>superbus</i> L.	cultiv. in Mainz, Németország	1	Enikő Tweraser
	Nyírábrány, Káposztás lapos, Magyarország	2	Papp László
	Vámospércs, Jónás-rész, Magyarország	1	Papp László
	Soroksár, Péteri-major, Soroksári Botanikus Kert, Magyarország	3	– ^a
<i>D. moravicus</i> Kovanda	Moravský-Krumlov, Csehország	3	– ^a
<i>D. gratianopolitanus</i> Vill.	Sibsko, Csehország	3	Vit Grulich
	Altenahr (cultiv. in Mainz Bot. Garten), Németország	1	Ralf Omlor
	Chasseron (Ste-Croix), Svájc	1	Andreas Erhardt
	Frohburg (Olten), Svájc	1	Andreas Erhardt
	Lehnfluh (Oensingen), Svájc	1	Andreas Erhardt
<i>D. monspessulanus</i> subsp. <i>marsicus</i> (Ten.) Novák	Monte Gran Sasso, Olaszország	2	– ^a
<i>D. crinitus</i> Sm.	Van: Gürpınar, Törökország	1	Fevzi Özgökçe
	Van: Gürpınar, between Geçereli and Taşlıyazı villages, Törökország	2	Fevzi Özgökçe
<i>D. tabrisianus</i> Bien. ex Boiss.	Malazgiit, Kusluca, Törökország	1	Fevzi Özgökçe
<i>D. orientalis</i> Adams	Tbilisi, Grúzia	3	Udvardy László
	Atens, Törökország	1	Fevzi Özgökçe
	Balkán, (cultiv. in Vácrátót, Magyarország)	1	Priszter Szaniszló
<i>D. hyssopifolius</i> L.	Cantabria, Spanyolország	1	Luis M. Valente
	Asturias, Spanyolország	1	Luis M. Valente
Külcsoportok:			
<i>D. sylvestris</i> Wulf.	Karawanken, Austria	2	– ^a
<i>D. henteri</i> Heuff. ex Griseb. et Schenk	Varful Ciucaș, Munții Ciucaș, Románia	1	Kerényi-Nagy Viktor
<i>D. imereticus</i> (Rupr.) Schischk.	Tbilisi, Grúzia	1	Udvardy László
<i>D. giganteiformis</i> subsp. <i>pontederacae</i> (A. Kern.) Soó	Pilisszentiván, Pilis, Magyarország	1	Kerényi-Nagy Viktor
<i>D. carthusianorum</i> L.	Dürnstein, Austria	1	– ^a

M6: A mikroszatellit vizsgálathoz begyűjtött *Dianthus* minták élőhelyi adatai.

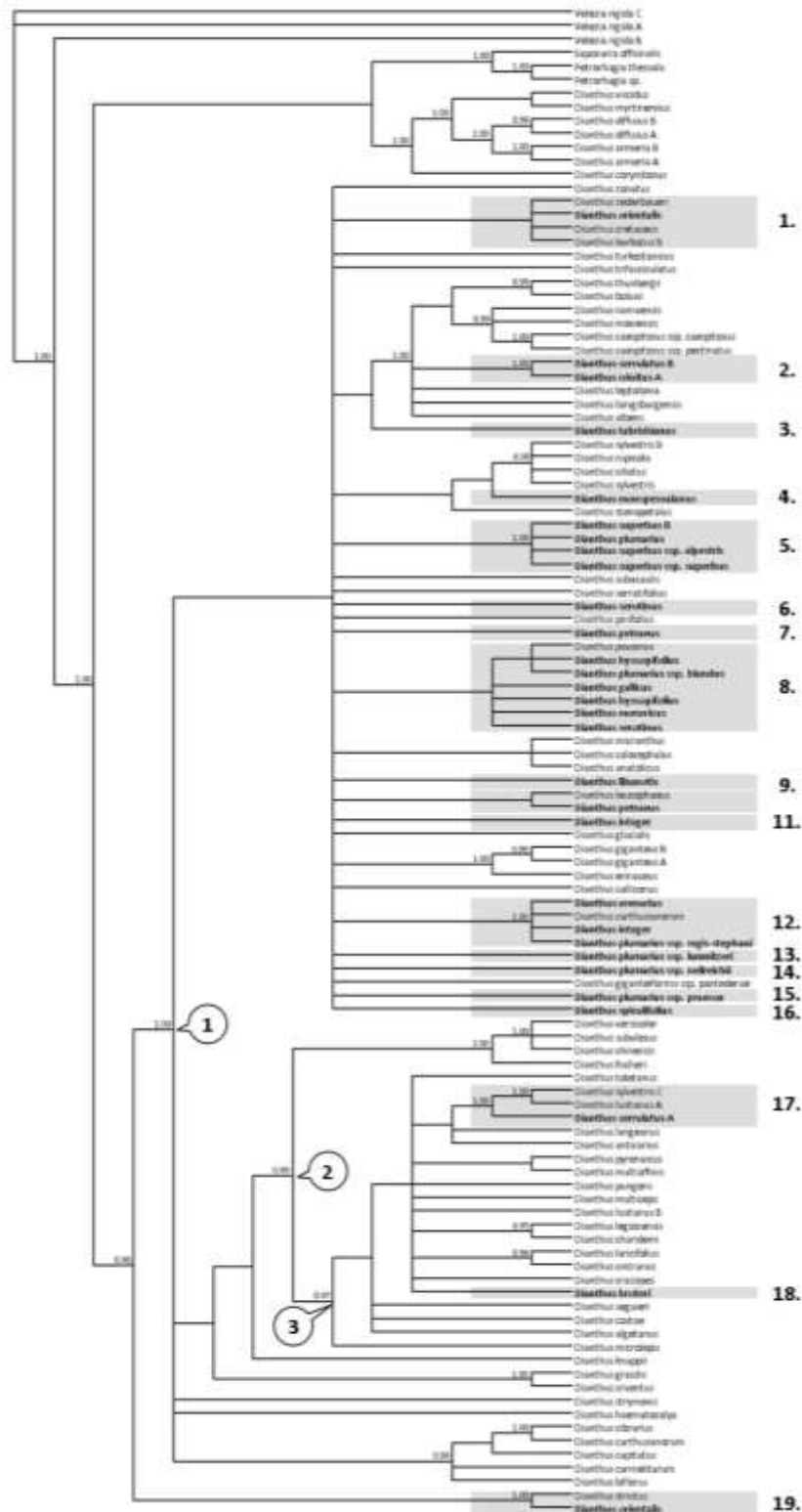
Flóraművekben közölt tudományos név	Minta szám	Ország	Populációk gűjtési helyei és rövidítésük (zárójelben)	Koordináták
<i>D. plumarius</i> L. subsp. <i>lumnitzeri</i> (Wiesb.) Dom.	15	Magyarország	Keleti Bakony, Hajmáskér (Haj)	N: 47° 07' 59,68" E: 17° 59' 53,76"
<i>D. plumarius</i> L. subsp. <i>lumnitzeri</i> (Wiesb.) Dom.	15	Magyarország	Dél-Bakony, Hegyesd (He)	N: 46° 55' 16,75" E: 17° 31' 00,68"
<i>D. plumarius</i> L. subsp. <i>lumnitzeri</i> (Wiesb.) Dom.	15	Magyarország	Keszthelyi-hegység, Gyenesdiás, Ló-hegy (Ló)	N: 46° 46' 14,23" E: 17° 18' 29,35"
<i>D. plumarius</i> L. subsp. <i>lumnitzeri</i> (Wiesb.) Dom.	15	Magyarország	Dél-Bakony, Nagyvázsony, Nőzsér (Nő)	N: 47° 01' 22,95" E: 17° 44' 36,80"
<i>D. plumarius</i> L. subsp. <i>regisstephani</i> (Rapcs.) Baksay	15	Magyarország	Budai hegyek, Sas-hegy (SAS)	N: 47° 28' 52" E: 19° 00' 59"
<i>D. plumarius</i> L. subsp. <i>lumnitzeri</i> (Wiesb.) Dom.	15	Magyarország	Tapolcai-medence, Szent-György hegy (SztGy)	N: 46° 50' 45,27" E: 17° 27' 04,50"
<i>D. plumarius</i> L. subsp. <i>lumnitzeri</i> (Wiesb.) Dom.	3	Ausztria	Hundsheimer Berge, Hainburg és Hundsheim között (HH)	N: 48° 7' 56" E: 16° 56' 19"
<i>D. petraeus</i> subsp. <i>petraeus</i> W. et K.	15	Románia	Cheile Țesnei (P)	N: 44° 58' 17.9" E: 22° 30' 1.3"
<i>D. petraeus</i> W. et K. subsp. <i>orbelicus</i> (Velen.) Greuter et Burdet	14	Románia	Munții Apuseni, Cheile Runcului (R)	N: 46° 30.863' E: 23° 26.264'
<i>D. petraeus</i> W. et K. subsp. <i>orbelicus</i> (Velen.) Greuter et Burdet	13	Románia	Munții Apuseni, Trascău (Torockó) (T)	N: 46° 22.794' E: 23° 35.014'
<i>D. superbus</i> L. subsp. <i>alpestris</i>	15	Románia	Munții Ciucului, Szellő (S)	N: 46° 25' 28.7214" E: 26° 0' 24.5772"
<i>D. giganteus</i> D'Urv. subsp. <i>banaticus</i> (Heuff.) Tutin	75	Románia	A Déli-Kárpátok több élőhelyéről: (Dgb) Cheile Țesnei (8) Domogled (7) Platoul Corinini (Baile Herculane)(15) Valea Mraconiei (11) Ciucarul Mare (4) Cornea (7) Sadova Nouă (8) Moldova Nouă (13) Cheile Nerei-Beușnița (2)	N: 44° 58' 17.9" E: 22° 30' 1.3" N: 44° 52' 36" E: 22° 26' 10" N: 44° 88' 70" E: 22° 41' 51" N: 44° 64' 78" E: 22° 28' 73" N: 44° 61' 073" E: 22° 26' 76" N: 45° 01' 46" E: 22° 32' 63" N: 45° 25' 08" E: 22° 30' 69" N: 44° 72' 74" E: 21° 68' 95" N: 44° 83' 75" E: 21° 78' 41"
<i>Dianthus giganteus</i> subsp. <i>giganteus</i> D'Urv.	14	Románia	Gura Văii (8) Orșova (6) (Dgg)	N: 44° 65' 70" E: 22° 56' 69" N: 44° 42' 28" E: 22° 24' 19"

M7: Maximális Parszimónia kladogram a kombinált ITS és trnK-matK, trnH-psbA, valamint trnH-psbA kloroplasztisz szekvencia adatok alapján. A 65% feletti *bootstrap támogatottsági* értékeket (MEGA4) az ágak mellett jelöltük. A *Plumaria* szekció képviselői félkövér betűtípussal szedve olvashatók.



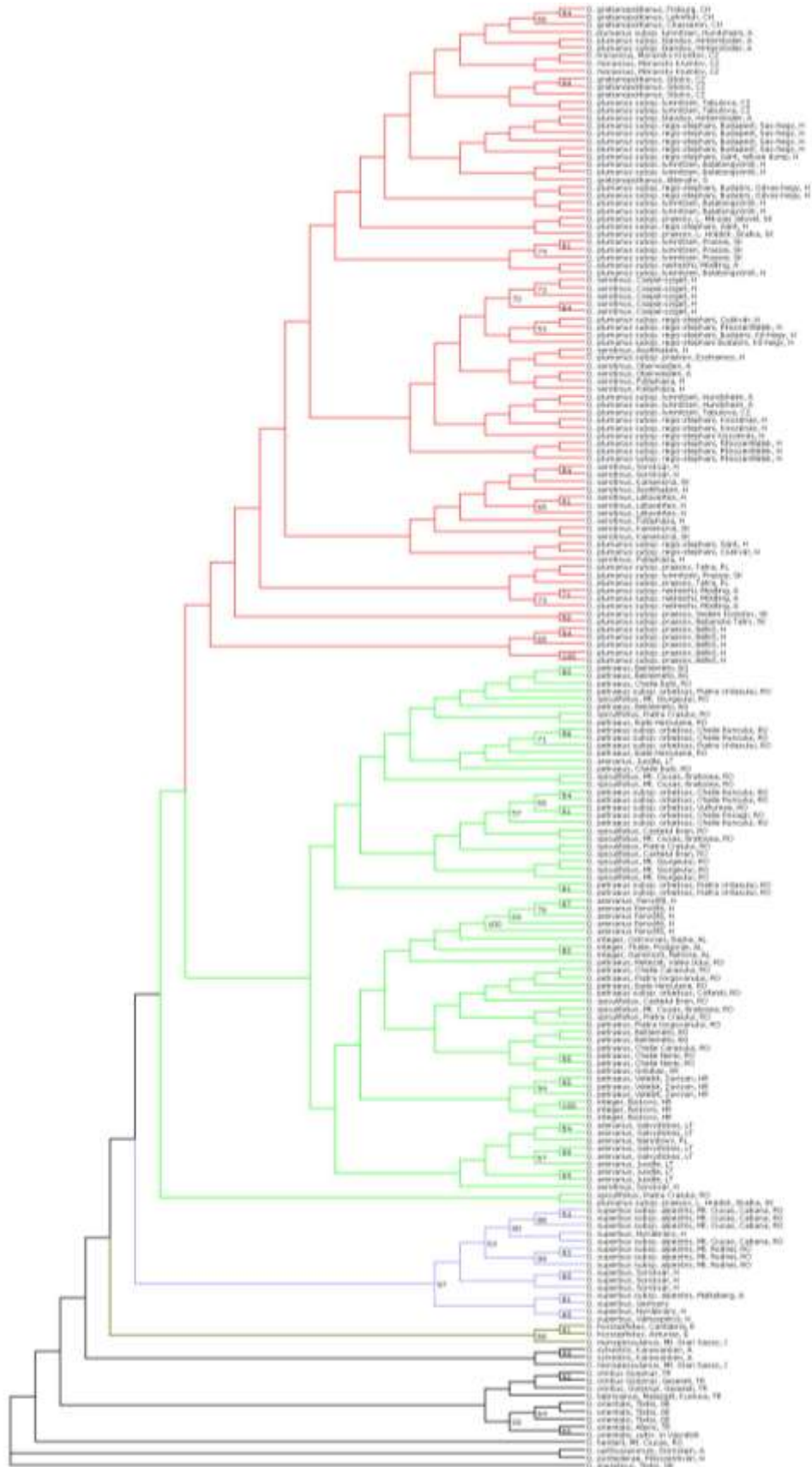
M8: Bayes kladoogram a kombinált ITS és trnK-matK, trnH-psbA, valamint trnH-psbA kloroplasztisz szekvencia adatok alapján.

A 95% feletti *posterior probability* értékeket (Mr Bayes) az ágak felett jelöltük. A *Plumaria* szekció képviselői félkövér betűtípussal szedve olvashatók. A *Plumaria* szekcióba sorolt taxonokat tartalmazó kládokat 1-től 19-ig számoztuk. A szövegben kiemelt csomópontok szintén számozva vannak.

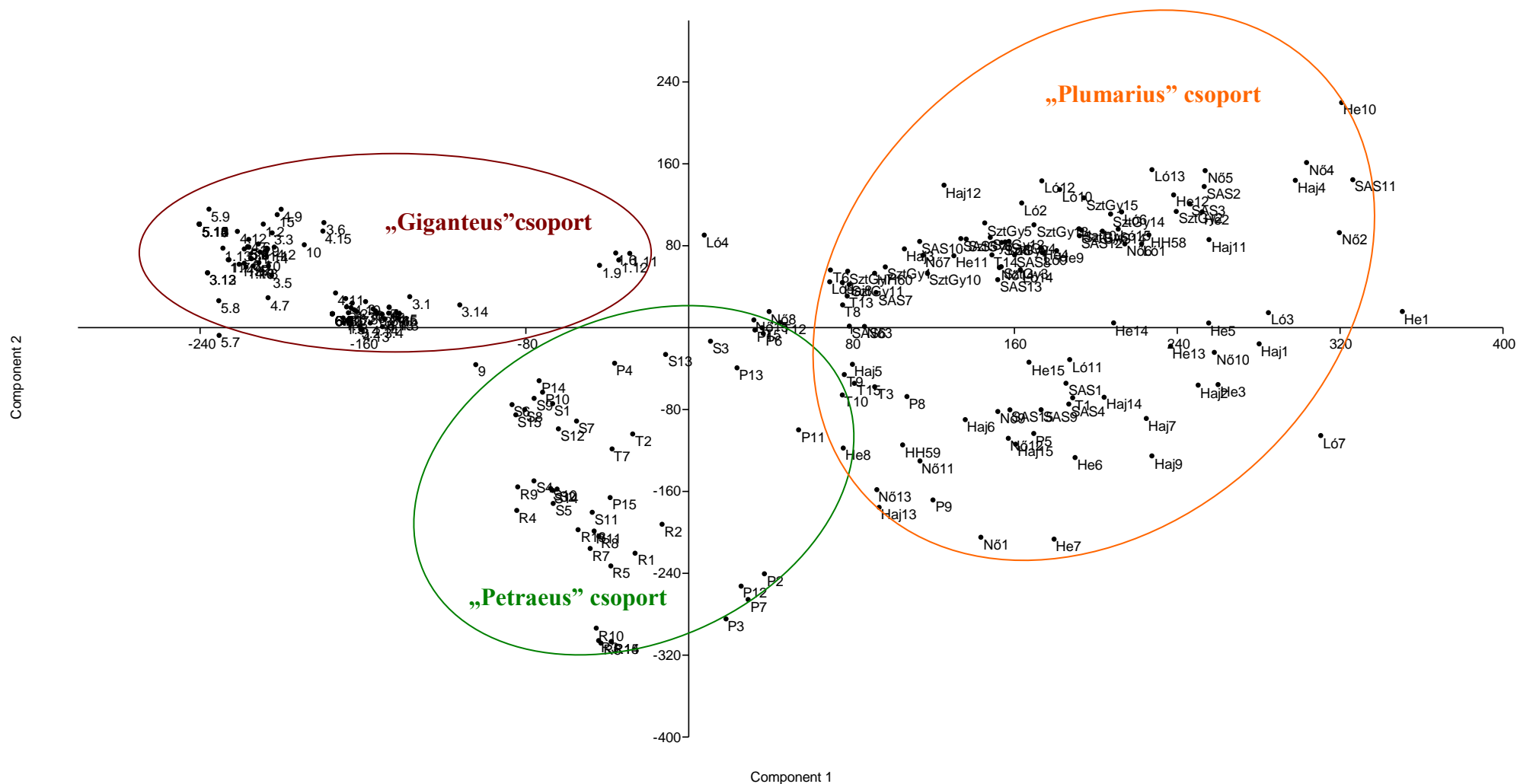


M9: Az AFLP-adatok NJ-cladogrammja, az OTU-k feltüntetésével.

A 65%-ot meghaladó *bootstrap* támogatottságot az ágak felett jelöltük. A különböző csoportokat eltérő színek jelölik: piros – „Plumarius csoport”; zöld – „Pertraeus csoport”; kék – „Superbus csoport”; khaki – „Monspessulanus csoport”; fekete – külső csoportok.



M10: A mikroszatellit eredmények főkomponens analízise (PCA), PAST szoftverrel



A rövidítések magyarázata: **Ha** – Hajmáskér; **He** – Hegyesd; **HH** – Huhdsheimer Berge; **Nő** – Nőzsér; **Ló** – Ló-hegy; **SAS** – Sas-hegy; **SztGy** – Szent György-hegy; **P** – *D. petraeus* subsp. *petraeus*, Cheile Tesnei; **R** – *D. petraeus* subsp. *orbelicus*, Ronk; **T** – *D. petraeus* subsp. *orbelicus*, Torockó; **S** – *D. superbis* subsp. *alpestris*, Munții Ciucului; **Számok (1-6)** – *D. giganteus*, több különböző populációból

M11: Különböző szegfűfajok beporzásbiológiai adatai

Szegfűfaj	Csészecső hossza és szélessége (mm)	Beporzó rovar	A beporzó családja	Irodalom, amelyben publikálták	A beporzó szájszervének hossza	Irodalom, amelyben a szájszervre vonatkozó adatokat publikálták
Dianthus armeria	15-20 × 2-3	Aglais urticae (syn. Vanessa urticae)	Nymphalidae	Willemstein 1987	14-15 mm	Müller (1881);
Dianthus barbatus	15	Macroglossum stellatarum	Sphingidae	Willemstein 1987	25-28 mm; 22-28 mm; 24-25 mm; 26.4 mm	Müller (1881); Knuth (1898); Erhardt (1989); Herrera (1989)
		Pieris brassicae	Pieridae	Willemstein 1987	16 mm	Knuth (1898)
		Aglais urticae (syn: Vanessa urticae)	Nymphalidae	Willemstein 1987	14-15 mm	Müller (1881);
Dianthus carthusianorum	10-20 × 2-5	Inachis io	Nymphalidae	Bloch és mtsai. 2008	14,7-15,5 mm	Bloch és mtsai. 2008
		Macroglossum stellatarum	Sphingidae	Willemstein 1987; Bloch és mtsai. 2006	25-28 mm; 22-28 mm; 24-25 mm	Müller (1881); Knuth (1898); Erhardt (1989)
		Melanargia galathea	Satyridae	Bloch és mtsai. 2006; Bloch és mtsai. 2008	12-13,4 mm; 12 mm	Bloch és mtsai. 2008; Herrera (1989)
		Ochlodes venatus	Hesperiidae	Müller (1873)	nincs adat	-
		Papilio machaon	Papilionidae	Bloch és mtsai. 2006	18 mm; 17-18,5 mm; 17.3 mm	Müller (1881); Erhardt (1989); Herrera (1989)
		Autographa gamma (syn. Plusia gamma)	Noctuidae	Willemstein 1987	15-16 mm; 16,5+/- 0,9 mm	Knuth (1898); Pettersson (1991)
		Gonepteryx rhamni (syn. Rhodocera rhamni)	Pieridae	Willemstein 1987	15-16 mm; 16-17 mm	Müller (1881); Knuth (1898)
		Satyrus ferula	Satyridae	Bloch és mtsai. 2006	nincs adat	-
		Thymelicus sylvestris	Hesperiidae	Bloch és mtsai. 2006	nincs adat	-
Zygaena carniolica, Z. lonicerae, Z. trifolii	Zygaenidae	Willemstein 1987	7-11mm	Knuth (1898)		

Szegfűfaj	Csészecső hossza és szélessége (mm)	Beporzó rovar	A beporzó családja	Irodalom, amelyben publikálták	A beporzó szájszervének hossza	Irodalom, amelyben a szájszervre vonatkozó adatokat publikálták
Dianthus deltoides	(8-12) 14 -18	Pandoriana pandora (syn: Argynnis pandora)	Nymphalidae	Willemstein (1987)	ca. 10 mm; 18,8 mm	Knuth (1898); Herrera (1989)
		Epinephele janira	Nymphalidae	Willemstein (1987)	10mm	Knuth (1898)
		Gnophria quadra	Arctiidae	Willemstein (1987)	short-tongued	-
		Polyommatus icarus (syn. Lycaena icarus)	Lycaenidae	Willemstein (1987)	<10 mm	Knuth (1898)
		Ochlodes venatus	Hesperiidae	Jennersten (1988b)	nincs adat	-
		Pieris brassicae	Pieridae	Willemstein (1987)	16 mm	Knuth (1898)
		Pieris napi	Pieridae	Willemstein (1987)	10-12 mm	Knuth (1898)
		Pieris rapae	Pieridae	Willemstein (1987)	13-18 mm	Müller (1881); Knuth (1898)
		Gonepteryx rhamni (syn. Rhodocera rhamni)	Pieridae	Willemstein (1987)	15-16 mm; 16-17 mm	Müller (1881); Knuth (1898)
		Thymelicus lineola (syn. Hesperia lineola)	Hesperiidae	Jennersten (1988b); Knuth (1898); Willemstein (1987)	ca.15 mm	Knuth (1898)
Volucella bombylans	Syrphidae	Willemstein (1987)	8 mm	Knuth (1898)		
Dianthus glacialis		Zygaena exulans	Zygaenidae	Erhardt & Jaggi (1995)	nincs adat	-
Dianthus gratianopolitanus	13-17(-20)	Autographa gamma (syn. Plusia gamma)	Noctuidae	Erhardt (1990)	15-16 mm; 16,5+/- 0,9 mm	Müller (1881)
		Euchalcia variabilis	Noctuidae	Erhardt (1990)	19-21,5 mm	Erhardt (1989)
		Hadena caesia	Noctuidae	Erhardt (1990)	18 mm	
		Macroglossum stellatarum	Sphingidae	Erhardt (1990)	25-28 mm; 22-28 mm; 24-25 mm	Müller (1881); Knuth (1898); Erhardt (1989)
		Papilio machaon	Papilionidae	Erhardt (1990)	18 mm; 17-18,5 mm; 17.3 mm	Müller (1881); Erhardt (1989); Herrera (1989)
Dianthus monspessulanus	18-25 × 3-5	Macroglossum stellatarum	Sphingidae	Willemstein (1987)	25-28 mm; 22-28 mm; 24-25 mm	Müller (1881); Knuth (1898); Erhardt (1989)

Szegfűfaj	Csészecső hossza és szélessége (mm)	Beporzó rovar	A beporzó családja	Irodalom, amelyben publikálták	A beporzó szájszervének hossza	Irodalom, amelyben a szájszervre vonatkozó adatokat publikálták
Dianthus plumarius	17-30 × 4-6	Bombus hortorum	Apidae	Müller (1880); Knuth (1898)	18-19mm	Proctor & Yeo (1973)
Dianthus superbus	15-30 × 3-6	Autographa bractea	Noctuidae	Erhardt (1991)	17-20,4 mm	Erhardt(1991)
		Celerio euphorbiae	Sphingidae	Erhardt (1991)	25 mm	Müller (1881)
		Herse convolvuli	Sphingidae	Erhardt (1991)	65-80 mm	Müller (1881)
Dianthus sylvestris	12-30 × 4-7	Hadena compta	Noctuidae	Erhardt (1988); Collin és mtsai. (2002)	nincs adat	
		Macroglossum stellatarum	Sphingidae	Erhardt (1988); Collin és mtsai. (2002)	25-28 mm; 22-28 mm; 24-25 mm	Müller (1881); Knuth (1898); Erhardt (1989)
Dianthus inoxianus (syn. D. broteri)	30	Hyles livornica	Sphingidae	Balao és mtsai. 2011b	25,5 mm (H. galii)	Pettersson (1991)