

Doktori (Ph.D.) értekezés tézisei



**A JÓSIKA-ORGONA (*SYRINGA JOSIKAEA*
JACQ. FIL. EX RCHB.) AKTUÁLIS ÉS TÖRTÉNETI
BIOGEOGRÁFIÁJA**

Lendvay Bertalan

Kertészettudományi Doktori Iskola

Budapesti Corvinus Egyetem
Genetika és Növénynevelés Tanszék

Budapest

2014

A doktori iskola

megnevezése: Kertészettudományi Doktori Iskola

tudományága: Növénytermesztési és kertészeti tudományok

vezetője: Dr. Tóth Magdolna
egyetemi tanár, DSc
Budapesti Corvinus Egyetem, Kertészettudományi Kar,
Gyümölcsstermő Növények Tanszék

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

Dr. Pedryc Andrzej
egyetemi tanár, DSc
Budapesti Corvinus Egyetem, Kertészettudományi Kar,
Genetika és Növénynevelés Tanszék

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.

.....
Dr. Tóth Magdolna

.....
Dr. Höhn Mária

.....
Dr. Pedryc Andrzej

A doktori iskola vezetőjének
jóváhagyása

A témavezetők jóváhagyása

A MUNKA ELŐZMÉNYEI

A Jósika-orgona (*Syringa josikaea* Jacq. fil. ex Rchb.) az Erdélyi-szigethegység és az Ukrajnai-Kárpátok bennszülött cserjefaja. Rokonságának ázsiai elterjedése miatt már korábban felvetődött, hogy egy reliktum fajjal állunk szemben és ez a kérdés több, mint száz éve (Pax 1898) foglalkoztatja a szakmai közvéleményt. Az élő fajhoz közelálló orgona fossziliákat Európában több helyről is *S. josikaea* őseként azonosítottak, ezért mára e faj a Kárpát-medence harmadkori reliktumainak tankönyvi példája lett. A reliktum növényfajok történeti biogeográfiája fontos adatokkal egészítheti ki a flóratörténetről szerzett ismereteket. A rokonfajok elterjedésének ismerete és néhány fosszília alapján felállított hipotézisek alátámaszthatók vagy kiegészíthetők recens molekuláris eredményekkel. Az utóbbi évtizedekben a molekuláris genetikai technikák fejlődése új lehetőséget adott a fajtörténet feltárásához, vizsgálhatóvá vált a *S. josikaea* leszármazási ideje, és hogy ez milyen földtörténeti eseményekkel állhat kapcsolatban.

A *S. josikaea* az Ukrajnai-Kárpátok és az Erdélyi-szigethegység középhegységi régióinak bükkös és lucos övének csupán néhány pontján terem. A faj kiemelt figyelmet élvez; törvény által védett Ukrajnában és Romániában és különböző nemzetközi vörös listákon is. A megfelelő természetvédelmi kezelési tervek kialakításához alapvető a veszélyeztetett és ritka fajok fennmaradt állományainak, ezek méretének és élőhelyének pontos ismerete. A *S. josikaea* elterjedési adatainak java része egy évszázaddal ezelőttről származott (Fekete és Blattny 1913), ezt követően állományainak szisztematikus felkeresése és megerősítése csupán az Ukrajnai-Kárpátokban történt meg az utóbbi években (Kohut 2013). Az Erdélyi-szigethegységi populációk évszázados adatainak megerősítése fontos és sürgős feladat egy olyan időszakban, amikor e területen az erdei növényzetre ható antropogén befolyás folyamatosan növekszik.

A diszperz elterjedésű, kisméretű populációk között jelentős reprodukzív izoláció alakulhat ki, emiatt a faj fennmaradása a kisméretű állományok életképességétől függ. A *S. josikaea* állományai közötti genetikai távolság és az egyes populációk genetikai diverzitásának meghatározása választ adhat arra a kérdésre, hogy valójában milyen kapcsolat maradt fenn a populációk között, illetve bebizonyosodik-e az állományok korábban vélt izoláltsága. Vizsgálataink eredményei fontos természetvédelmi következtetések levonására adhatnak alapot; ezek ismeretében lehetővé válik, hogy a faj fennmaradásának biztosítására a legmegfelelőbb természetvédelmi intézkedéseket válasszuk ki.

A filogeográfiai és természetvédelmi genetikai vizsgálatokhoz elengedhetetlen a teljes elterjedési területet reprezentáló minta begyűjtése valamint megfelelően variábilis DNS markerek kifejlesztése.

CÉLKITŰZÉSEK

1. A *Syringa josikaea* Erdélyi-szigethegységi elterjedésének aktualizálása, az állományok méretének felmérése és természetvédelmi szempontú értékelése.
2. Mikroszatellit markerek fejlesztése a *Syringa josikaea* genomjára, és variábilis DNS szakaszok keresése.
3. A *Syringa josikaea* rokonaitól való elválási idejének meghatározása molekuláris módszerrel.
4. A *Syringa josikaea* elterjedési területének (Ukrajnai-Kárpátok és az Erdélyi-szigethegység) részei közötti rokonsági, filogeográfiai viszonyok meghatározása.
5. A *Syringa josikaea* populációi közötti rokonsági viszonyok megállapítása, a kis egyedszámú populációk genetikai diverzitásának meghatározása.

ANYAG ÉS MÓDSZER

***Syringa josikaea* Erdélyi-szigethegységi elterjedésének felmérése**

A faj leírásának idejétől kezdődően a faj előfordulására vonatkozó teljes szakirodalom és vonatkozó herbáriumai anyag áttekintését követően felkerestem a *S. josikaea* összes említett populációját az Erdélyi-szigethegységben, felmértem az állományok méretét, állapotát, élőhelyét, és feljegyeztem a fajt veszélyeztető tényezőket. Összesen 13 patak vagy folyó egyes szakaszai mentén vizsgáltam végig a *S. josikaea* előfordulását, és dokumentáltam a *S. josikaea* példányait. A megtalált példányok GPS pozícióját (összefüggő állomány esetében annak szélső pontjait) rögzítettem.

Mintagyűjtés

A genetikai vizsgálatokba bevontam a *S. josikaea* összes jelenleg ismert 25 állományát. A populációkból reprezentatív mintát vettem kollegáimmal. A mintagyűjtés során igyekeztünk látszólag különálló egyedekről mintát gyűjteni, elkerülve az azonos klónok többszöri mintázását.

Fajon belül variábilis DNS szakaszok keresése és nukleáris mikroszatellit markerek tesztelése és fejlesztése

A begyűjtött mintákból DNS kivonást követően a fajon belüli variabilitás tesztelésére 21 nukleáris és kloroplasztisz genomi DNS szakaszt szekvenáltam a faj elterjedési területének szélső pontjairól származó mintákon. A tesztelt 21 lókuszból mindössze kettő, az ETS és az ITS bizonyult variábilisnak. Ezeket megszekvenáltam mind a 25 populáció összesen 62 egyedén. A nagyobb populációkból négy, a kisebbekből egy vagy két egyedet szekvenáltam meg az ETS és ITS szakaszokat.

Közelrokon fajokra tervezett mikroszatellit markerekből összesen tizenkettőnek a hasznosíthatóságát teszteltem. Ezek közül kettő a de la Rosa et al. (2002) által *Olea europaea* L.genomjára, míg tíz a Kodama et al. (2008) által a *Ligustrum ovalifolium* Hassk. genomjára tervezett mikroszatellit markerek közül származott. A mikroszatellit markerek PCR-amplifikálhatóságát optimalizáció útján kíséreltem meg elérni, majd a sikeresen amplifikált lókuszek hossz-variabilitását teszteltem a *S. josikaea* elterjedésének két eltérő részéről származó mintákon.

A rokon fajokra tervezett mikroszatellit markereket a *Syringa josikaea* genomjára saját magam által tervezett mikroszatellit markerekkel egészítettem ki. A markerek fejlesztéséhez a Bloor et al. (2001) és Zane et al. (2002) által közölt mikroszatellit-dúsított könyvtár technikák kombinációját alkalmaztam. E módszer használata során a fragmentált genomból a mikroszatellit-régiókat tartalmazókat izolálják és szekvenálják, majd a szekvenciák alapján terveznek PCR primereket. A tervezett primerek amplifikációjának és a lókuszek hossz-polimorfizmusának tesztelése a rokon fajokra tervezett markerekkel azonos módon történt.

Kiszámítottam az összes sikeresen amplifikált és variábilis mikroszatellit marker variabilitását és általuk a különböző egyedekből származó DNS minták elkülöníthetőségét.

A *Syringa josikaea* divergencia idejének kiszámítása molekuláris óra analízissel

Fosszilis lelet alapon időkalibrált filogenetikai törzsfá készítésével kiszámítottam a *S. josikaea* elválásának idejét a rokon fajoktól. Az analízist ETS és ITS szekvenciák alapján készítettem, és a törzsfát a *Syringa* és *Fraxinus* genus elválásának lehetséges legkésőbbi korát bizonyító fosszilis leletek alapján datáltam. Az ETS és ITS szekvenciákat külön-külön illesztettem egymáshoz, és filogenetikai egyezőségüket teszteltem. Meghatároztam az e két régióra jellemző nukleotid szubsztitúciós modelleket, melyekkel Markov-lánc Monte Carlo szimulációt végeztem a BEAST 1.7.5 (Drummond et al. 2012) programcsomag

alkalmazásával. Megállapítottam a szubsztitúciós ráták heterogentiásának mértékét, amely alapján korrelálatlan lognormál relaxált órát (uncorrelated lognormal relaxed clock) állítottam be molekuláris óra típusként. A molekuláris óra kalibrációs pontjaként a legidősebb ismert *Fraxinus* fosszilis leletet használtam (Call és Dilcher 1992). Ennek a fossziliának a korával azt az időpontot határoztam meg, amikor a *Fraxinus* és *Syringa* nemzetségek már bizonyosan kialakultak és elváltak egymástól, melyet 40 millió évben állapítottam meg. A program lefutását követő kiértékelés során kapott törzsfán megjeleníthető a leszármazási vonalak elágazási pontjainak kora.

Szekvencia variabilitás a *Syringa josikaea* populációk közt

A *S. josikaea* populációi között variábilis ETS és ITS régiók szekvenciáit egyedenként összefűztem és riboszomális genotípusokat, ú.n. ribotípusokat állapítottam meg. Kulcsoportként meghatároztam a két legközelebbi *Syringa* faj, a *S. villosa* és *S. wolfii* ribotípusát is, melyek ETS és ITS szekvenciái Li et al. (2002) munkájából származtak. A ribotípusok alapján az Arlequin 3.5 (Excoffier és Lischer 2010) és HapStar (Teacher és Griffiths 2011) szoftverekkel minimum-spanning haplotípus hálózatot készítettem.

A mikroszatellit adatok kiértékelése és adatelemzése

Az egyes *S. josikaea* egyedeket bayesi nemhierarchikus klaszterező eljárással rendeltem különböző genetikai csoportokhoz a STRUCTURE 2.3.4 (Hubisz et al. 2009) szoftver felhasználásával. Az adatokra legjobban illő klaszterszámot a STRUCTURE HARVESTER (Earl és vonHoldt 2012) alkalmazásával határoztam meg. A populációk STRUCTURE analízis alapján meghatározott genetikai jellege alapján meghatároztam a genetikai típusok közti földrajzi választóvonalakat a Barrier 2.2 szoftverrel (Manni et al. 2004). Az Erdélyi-Szigethegységre és Ukrajnai-Kárpátokra kiszámítottam a mikroszatellit allélok számát, az unikális allélok számát és az allél diverzitást (uHe). Mantel-teszttel a GenAlEx 6.5 (Peakall és Mouse 2012) szoftverben meghatároztam a genetikai és földrajzi távolságok közötti korreláció mértékét.

EREDMÉNYEK ÉS ÉRTÉKELÉSÜK

A *Syringa josikaea* szakirodalomban jelzett állományainak felkutatása az Erdélyi-szigethegységben

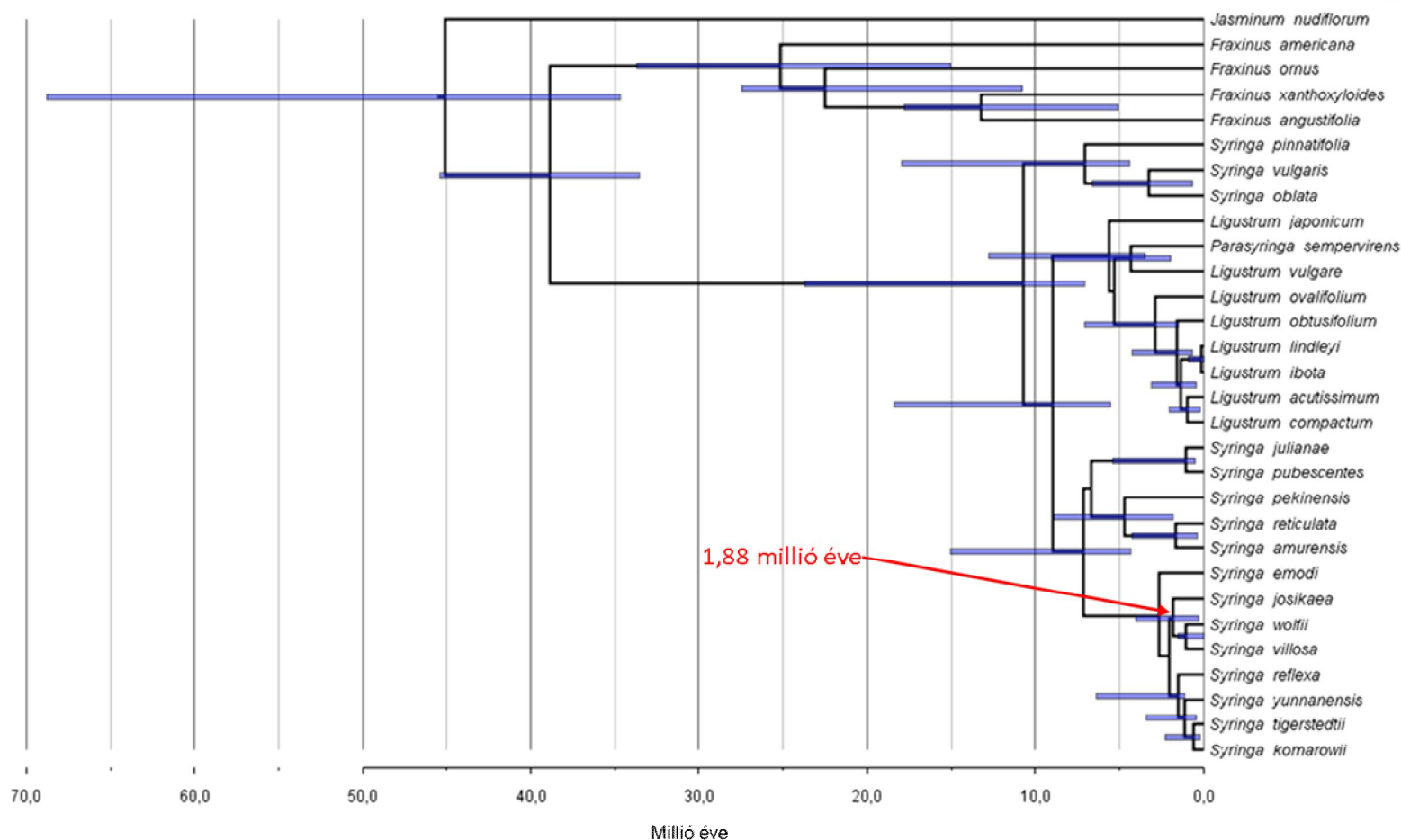
Az Erdélyi-szigethegységben hét természetes populációt, továbbá egy fel nem lelt, vélhetően eltűnt populációból származó kerti példányt találtam. Az állományok általánosan kisméretűek, négy esetben csupán néhány példányból állnak. A patakot kísérő állományokat több esetben is veszélyezteti az erdészeti véghasználat, melynek során a cserjék teljes kipusztítása is bekövetkezhet. Az utóbbi évtizedekben útépítések során a patakmenti támfalak építése az élőhelyek drasztikus átalakítását okozva nagy pusztítást végzett a *S. josikaea* élőhelyein, és így a populációkban is.

Divergencia idő meghatározása

A bayesi filogenetikai törzsfán a *S. josikaea* erős támogatottságú kládot alkot a *S. villosa*-val és *S. wolfii*-val, melyben a *S. josikaea* leválása megelőzi az utóbbi két faj szétválását (1. ábra). Megállapítottam, hogy a *S. josikaea* divergencia ideje a *S. villosa* – *S. wolfii* fajpártól 1,88 millió év (konfidencia intervalluma: 0,30-4,04 millió év 95 % highest posterior density confidence interval, HPD). E szerint a *S. josikaea* a kelet-ázsiai rokonaitól a *S. villosa* és *S. wolfii* fajpártól a Pliocén korban vagy a Pleisztocén elején vált el. Az 1,88 évet jelentő legvalószínűbb időpont, a Pleisztocén eleje pedig egybe esik az európai Tercier flóra jelentős részének kihalásával (Willis és Niklas 2004; Postigo-Mijarra et al. 2010). Ez alapján feltételezhetjük, hogy a *S. josikaea* és a *S. villosa* – *S. wolfii* fajok közös őse egy eurázsiai elterjedési területtel rendelkezett, amely a Pleisztocén elején bekövetkezett lehülésekkel és szárazodással az elterjedési területe nagy részéről kipusztult.

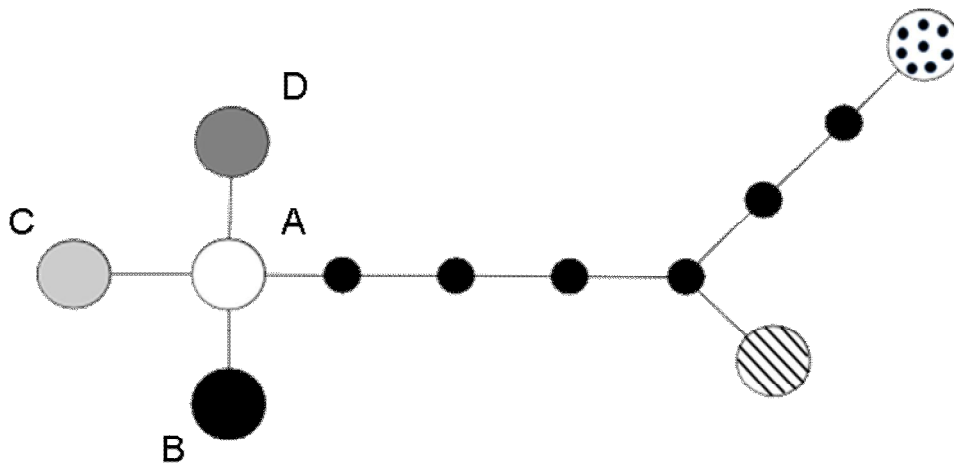
DNS szekvenciák változékonyságának tesztelése a *Syringa josikaea* populációi közt

A 21 tesztelt lókuszt közül 18-nak a szekvenálása volt sikeres összesen 13739 bázispár hosszan. E szekvenciák közül mindössze kettő, a riboszomális ETS és az ITS volt variábilis összesen három pozícióban, és a variábilis pozíciók négy ribotípust határoztak meg. A ribotípusok minimum-spanning hálózata csillag alakú, a hálózat közepén álló ősi ribotípussal (2. ábra).



1. ábra: A Bayes-féle filogenetikai törzsfá és divergencia idők a riboszomális ETS és ITS szekvenciák alapján a BEAST 1.7.5 szoftverrel megállapítva. A csomópontok korának 95 %-os posterior sűrűség eloszlását kék sáv jelöli a 0,8-nál magasabb posterior valószínűséggel támogatott csoportoknál. A vízszintes tengely az evolúciós ágak szétválási idejét mutatja. A *Syringa josikaea* divergencia ideje a legközelebbi rokon *Syringa villosa* és *Syringa wolfii* fajoktól 1,88 millió év.

Az Ukrajnai-Kárpátokban mind a négy, míg az Erdélyi-szigethegységben három ribotípus volt jelen, köztük az ősi típus is. Összességében a három nukleotid eltérés 13 739 bp-ból egy rendkívül alacsony szekvencia változatosságot takar. A csillag alakú genotípus hálózatok palacknyak-effektust túlélt egyetlen genotípus recens mutációjára utalnak (O’Corry-Crowe et al. 1997). E feltételezett egykori palacknyak-effektust követően a tesztelt kloroplasztisz és nukleáris génekben még nem alakult ki változatosság. Abból következően, hogy mindkét területen találunk azonos ribotípusokat is, egy egykori közös area maradványaiként kell tekinteni az elterjedési terület két külön részére.



2. ábra: A *Syringa josikaea* ribotípusainak minimum-spanning hálózat ábrája. A *S. josikaea* négy ribotípusát A-D betűk jelzik, a *Syringa villosa* és *Syringa wolfii* ribotípusai pedig csíkozva illetve pöttyözve szerepelnek. A hipotetikus ribotípusokat a kisebb fekete pontok reprezentálják.

Mikroszatellit markerek tesztelése és tervezése

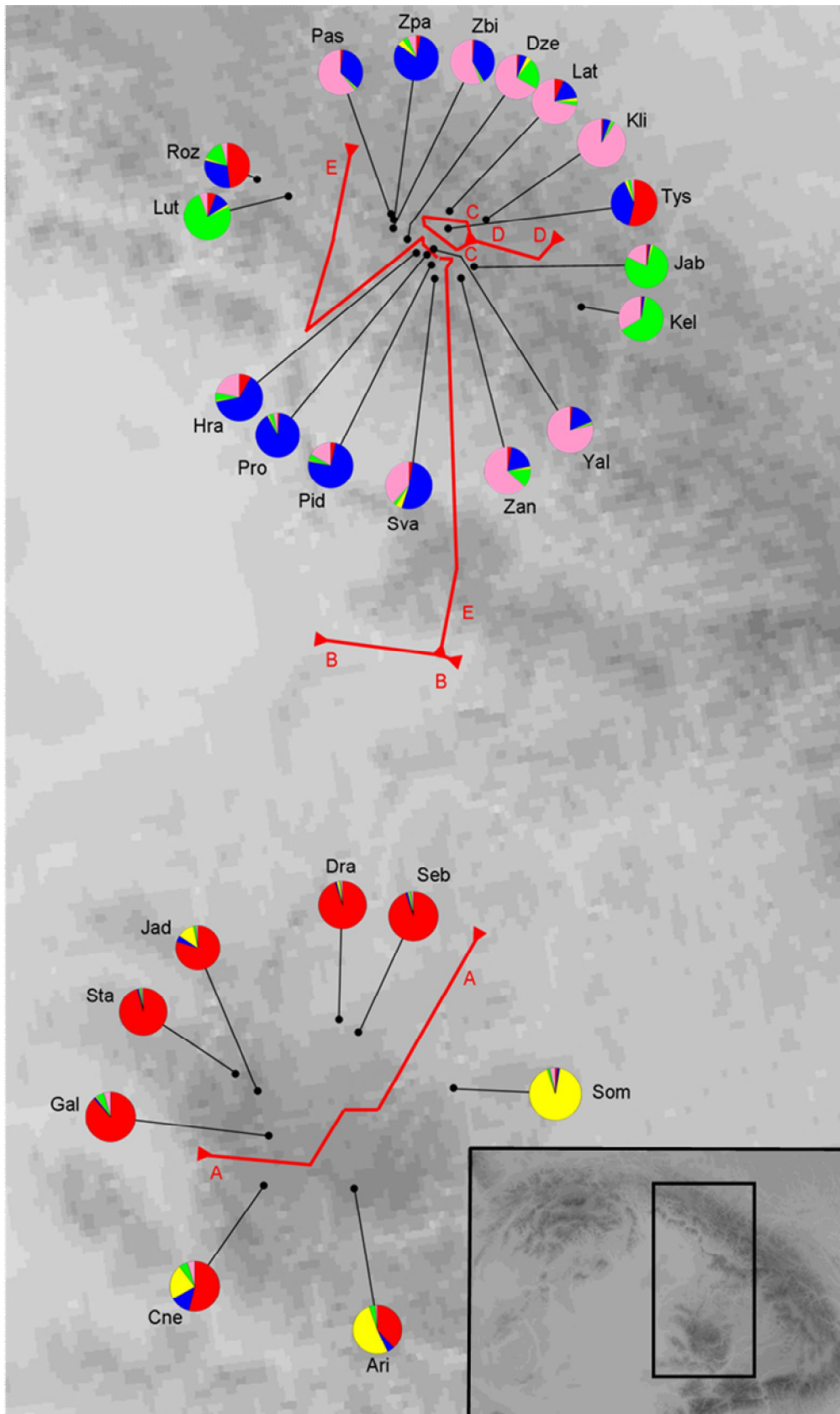
A rokon fajokra tervezett 12 tesztelt mikroszatellit marker közül mindössze egyet (Lig15) sikerült megbízhatóan használni a *S. josikaea* mintáinál. E mellé három nagy variabilitású mikroszatellit markert terveztem a *S. josikaea* genomjára (primerjeik Syr4, F:5'-GGGTGTGTCCAAAATTCTG-3' R:5'-TCGAACCATTGCTTATTTCAAC-3'; Syr5, F:5'-TTGGTCTAATGCTGGACACAA-3' R:5'-CAATGCGGGCAAATATTCAC-3'; Syr9, F:5'-GGAAATCTGCTTGTTGATACC-3' R:5'-CACACACACAGAGAGAGAG-3'). A négy marker együttesen a *S. josikaea* mintáinak 98%-ához egyedi genotípust rendelt hozzá. E markerek a jövőben fajták és hibridek vizsgálatára is alkalmasak lehetnek.

A populációk mikroszatellit elemzése

A STRUCTURE analízis eredménye szerint éles genetikai elkülönülés van az Erdélyi-szigethegység és az Ukrajnai-Kárpátok között. A genetikai csoportok legvalószínűbb száma öt lett, amely csoportszámánál az Erdélyi-szigethegységre két, míg az Ukrajnai-Kárpátokra három másik genetikai típus jellemző (3. ábra). Az Erdélyi-szigethegység areáját vizsgálva a genetikai és geográfiai távolságok korrelációjára végzett Mantel tesztek a génáramlás limitáltságára utalnak, az Ukrajnai-Kárpátokban a genetikai és geográfiai távolságok közötti korreláció elhanyagolható. Az Erdélyi-szigethegység mikroszatellit allélszáma és diverzitása magasabb volt, mint az Ukrajnai-Kárpátokban. Ez különösen az Erdélyi-szigethegység jelentősen alacsonyabb mintaszámának fényében meglepő. A *S. josikaea* két elterjedési területének genetikai jellemzői a mikroszatellit-diverzitás alapján jelentősen eltérnek, ami mind az ukrajnai, mind az erdélyi kis méretű populációk megőrzésének fontosságát jelenti.

Annak ellenére, hogy mintagyűjtésünk során kerültük az egyes klónok többszöri mintázását, az Ukrajnai-Kárpátokban magas volt az azonos klónhoz tartozó genetikailag analizált minták száma. Egyes populációkat feltételezhetően csupán egy illetve két kiterjedt klón alkot. Ebből következik, hogy a populációk térbeli kiterjedése nem feltétlenül van kapcsolatban az önálló egyedek számával, melyre a populációk méretének felmérésekor figyelemmel kell lenni.

A *S. josikaea* mikroszatelliteken alapuló genotípusai két eltérő genetikai forrásra utalnak az Erdélyi-szigethegységben és az Ukrajnai-Kárpátokban. E két terület az utolsó eljegesedés ideje óta vagy egy közös jégkorszaki refugialis elterjedési terület posztglaciális szétválása óta nem állt genetikai kapcsolatban egymással.



3. ábra A *Syringa josikaea* populációk elhelyezkedése a Kárpátokban és átlagos besorolásuk genetikai csoportokba bayesi nemhierarchikus klaszterező analízis (STRUCTURE 2.3.4 programmal, Hubisz et al. 2009) analízis eredménye alapján, és a populációk közti földrajzi választóvonalak kijelölése Barrier 2.2 (Manni et al. 2004) analízissel a genetikai csoportok alapján.

ÚJ TUDOMÁNYOS EREDMÉNYEK

1. Aktualizáltam a *Syringa josikaea* Erdélyi-szigethegységi elterjedését; összesen nyolc állományt találtam, több korábban ismertnek vélt állományról megállapítottam, hogy hibás adat, vagy azóta kihalt a populáció. Megállapítottam, hogy a *Syringa josikaea* populációi az Erdélyi-szigethegységben általánosan kisméretűek, és emberi tevékenység, elsősorban útépitések és erdészeti munkák következtében veszélyeztetettek.
2. Molekuláris óra eljárással meghatároztam a *Syringa josikaea* és legközelebbi rokonai közti divergencia időt, eszerint a *Syringa josikaea* és *Syringa villosa* – *Syringa wolfii* fajok közti elválás ideje 1,88 (0,30-4,04 HPD) millió évvel ezelőtre tehető. Ez az időszak a Kora Pleisztocén idején a klímaváltozás következtében bekövetkezett kihalási hullámmal hozható összefüggésbe.
3. Megállapítottam, hogy a *Syringa josikaea* populációi között a DNS szekvenciák variabilitása rendkívül alacsony, amely egy ősi palacknyak-hatás következménye lehet.
4. DNS szekvenciák variabilitása alapján megállapítottam, hogy a *Syringa josikaea* diszjunkt areájának két része, melyek az Erdélyi-szigethegységben és Ukrajnai-Kárpátokban helyezkednek el, egy korábban létezett elterjedési terület feldarabolódásával keletkezettek.
5. Mikroszatellit markereket fejlesztettem ki, amelyek alkalmasak *Syringa josikaea* populációk populációgenetikai vizsgálatára.
6. Mikroszatellit markerek alapján megállapítottam, hogy az Erdélyi-szigethegységben két földrajzilag elkülönülő genetikai típus létezik, míg az Ukrajnai-Kárpátokban a genetikai típusok nagymértékű keveredése tapasztalható.

KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Köszönettel tartozom témavezetőimnek, Dr. Höhn Mária egyetemi docensnek, és Dr. Pedryc Andrzej egyetemi tanárnak a messzemenő támogatásért, melyet doktori éveim alatt nyújtottak. Benyóné Dr. György Zsuzsanna, Szabadiné Dr. Szikriszt Bernadett és Dr. Gutermuth Ádám nagy segítséget nyújtottak a laboratóriumi munkában. A terepi munkában való részvételéért hálás vagyok Dr. Kohut Erzsébetnek, Dr. Csergő Annamáriának, Dr. Pócs Tamásnak. A genetikai vizsgálatokhoz nyújtott nélkülözhetetlen segítségért szeretném köszönetemet kifejezni Prof. Joachim W. Kadereitnek és Dr. Erik Westbergnek (Johannes

Gutenberg-Universität, Mainz, Németország) és Dr. Carolina Cornejonak (WSL, Birmensdorf, Svájc).

IRODALOMJEGYZÉK

- Bloor PA, Barker FS, Watts PC, Noyes HA, Kemp SJ (2001) Microsatellite libraries by enrichment, Version 1.0. <http://www.genomics.liv.ac.uk/animal/MICROSAT.PDF>
- Call VB, Dilcher DL (1992) Investigations of angiosperms from the Eocene of southeastern North America: samaras of *Fraxinus wilcoxiana* Berry. Review of Palaeobotany and Palynology 74:249–266
- de la Rosa R, James CM, Tobutt KR (2002) Isolation and characterization of polymorphic microsatellites in olive (*Olea europaea* L.) and their transferability to other genera in the *Oleaceae*. Molecular Ecology Notes 2:265–267
- Drummond AJ, Suchard MA, Xie D, Rambaut A (2012) Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7. Molecular Biology and Evolution 29:1969–1973
- Earl DA, vonHoldt BM (2012) STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. Conservation Genetics Resources 4:359–361
- Excoffier L, Lischer HEL (2010) Arlequin suite ver 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. Molecular Ecology Resources 10:564–567
- Fekete L, Blattny T (1913) Az erdészeti jelentőségű fák és cserjék elterjedése a magyar állam területén. Vol 1, Joerges Ágost özv. és fia, Selmecbánya
- Hubisz MJ, Falush D, Stephens M, Pritchard JK (2009) Inferring weak population structure with the assistance of sample group information. Molecular Ecology Resources 9:1322–1332
- Kodama K, Yamada T, Maki M (2008) Development and characterization of 10 microsatellite markers for the semi-evergreen tree species, *Ligustrum ovalifolium* (Oleaceae). Molecular Ecology Resources 8:1008–1010
- Kohut E (2013) A *Syringa josikaea* Jacq. fil. ex Rchb. és a *Leucojum aestivum* L. kárpátaljai természetes állományainak felmérése és in vitro szaporítása. PhD értekezés, Budapesti Corvinus Egyetem, Budapest

- Li J, Alexander JH, Zhang D (2002) Paraphyletic *Syringa* (Oleaceae): Evidence from sequences of nuclear ribosomal DNA ITS and ETS regions. *Systematic Botany* 27:592–597
- Manni F, Guérard E, Heyer E (2004) Geographic patterns of (genetic, morphologic, linguistic) variation: how barriers can be detected by “Monmonier’s algorithm”. *Human Biology* 76:173–190
- O’Corry-Crowe GM, Suydam RS, Rosenberg A, Frost KJ, Dizon AE (1997) Phylogeography, population structure and dispersal patterns of the beluga whale *Delphinapterus leucas* in the western Nearctic revealed by mitochondrial DNA. *Molecular Ecology* 6:955-970
- Pax F (1898) *Grundzüge der Pflanzenverbreitung in der Karpathen I*. W Engelmann, Leipzig
- Peakall R, Smouse PE (2012) GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research—an update. *Bioinformatics* 28:2537–2539
- Postigo-Mijarra JM, Morla C, Barrón E, Morales-Molino C, García S (2010) Patterns of extinction and presence of Arctotertiary flora in Iberia during the Quaternary. *Review of Paleobotany and Palynology* 162:416–426
- Teacher AGF, Griffiths DJ (2011) HapStar: automated haplotype network layout and visualization. *Molecular Ecology Resources* 11:151–153
- Willis KJ, Niklas KJ (2004) The role of Quaternary environmental change in plant macroevolution: the exception or the rule? *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 359:159–172
- Zane L, Bargelloni L, Patarnello T (2002) Strategies for microsatellite isolation: a review. *Molecular Ecology* 11:1–16

PUBLIKÁCIÓS JEGYZÉK

Az értekezés témaköréhez tartozó publikációk:

Impakt faktoros cikk:

Lendvay B., Pedryc A., Höhn M. (2013) Characterization of Nuclear Microsatellite Markers for the Narrow Endemic *Syringa josikaea* Jacq. fil. ex Rchb. Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca 41:301-305 IF(2012):0,59

Lektorált folyóiratban megjelent cikk:

Lendvay B., Kohut E., Höhn M. (2012) A Jósika-orgona – *Syringa josikaea* Jacq. fil. ex Rchb. történeti és aktuális előfordulása, a populációk élőhelyi és természetvédelmi jellemzése. Kanitzia 19:27-58

Veress A., Lendvay B., Pedryc A., György Zs. (2013) Mikroszatellit markerfejlesztés *Rhodiola rosea* fajra. Kertgazdaság 45:63-70

Lektorálás alatt álló cikk:

Lendvay B., Kadereit J.W., Westberg E., Cornejo C., Pedryc A., Höhn M.: Phylogeography of *Syringa josikaea* (Oleaceae): Early Pleistocene divergence from East Asian relatives and survival in small, isolated areas of the Carpathians (Central Europe).

Konferencia-kiadványok (Abstract)

Lendvay B., Pedryc A., Höhn M. (2014): A Jósika-orgona (*Syringa josikaea*) történeti biogeográfiája. Szóbeli előadás. X. Aktuális Flóra- és Vegetációkutatás a Kárpát-medencében nemzetközi konferencia. 2014. március 6-8, Sopron. Absztraktkötet p. 62.

Lendvay B., Pedryc A., Höhn M. (2013) Genetic characteristics of the Carpathian endemic *Syringa josikaea*: regional structuring of small and isolated populations. Oral presentation., Biogeography of the Carpathians Symposium 26-28 September 2013, Kraków, Poland. Acta Biologica Cracoviensia Series Botanica 55(Suppl. 1):28.

Lendvay B., Höhn M., Pedryc A.(2012) Mikroszatellit primerek tervezése a *Syringa* nemzetségre. Poszter előadás. XVIII. Növénynevelési Tudományos Napok 2012. március 6. Magyar Tudományos Akadémia, Budapest, Absztraktkötet p. 107

Lendvay B., Pedryc A., Kohut E., Höhn M. (2012) Actual and historical biogeography of *Syringa josikaea* Jacq. fil. ex Rchb. Oral presentation. Actual Flora- and Vegetation

Research in the Carpathian Basin. Oral presentation. IX. International Conference. 24-26 February 2012, Gödöllő, Hungary. Book of abstracts p. 37.

Lendvai B., Pedryc A., Höhn M. (2012) Asymmetrical distribution of genetic variation within the small disjunct area of *Syringa josikaea*, a Tertiary relict species. Poster presentation. Molecular Ecology International Conference, 4-7 February 2012, Vienna, Austria. Book of abstracts p. 35.

Lendvai B., György Z., Kohut E., Pedryc A., Höhn M. (2010) Survey of Hungarian lilac (*Syringa josikaea*), a threatened endemic of the Eastern Carpathians. Poster presentation. The 1st Forum Carpaticum Integrating Nature and Society Towards Sustainability, 15-18 September 2010, Kraków, Poland. Ostapowicz K., Kozak J. (eds.) (2010) Conference Proceedings p. 45.

Lendvai B., György Z., Kohut E., Pedryc A., Höhn M. (2010) ISSR markers reveal population genetic structure of Hungarian lilac (*Syringa josikaea*, Oleaceae). Poster presentation. Forest ecosystem genomics and adaptation, 9-11 June, 2010, San Lorenzo de El Escorial (Madrid) Spain. Book of abstracts p. 145.

Lendvai B., György Z., Kohut E., Pedryc A., Höhn M. (2010) A Jósika-orgona (*Syringa josikaea* Jacq.) természetes populációinak genetikai variabilitása ISSR markerek alapján. Poszter előadás. XVI. Növénynevelési Tudományos Napok 2010. március 11. Magyar Tudományos Akadémia, Budapest. Absztraktkötet p. 95.

Lendvai B. (2010) Survey of the distribution and genetic variability of a narrow endemic, Hungarian lilac (*Syringa josikaea*, Oleaceae). Poster presentation. Student Conference on Conservation Science, 23-25 March 2010, Cambridge, UK. Book of abstracts p. 30.

Az értekezés témakörén kívüli publikációk:

Impakt faktoros cikk:

Lendvai B., Kalapos T. (2014) Population dynamics of the climate-sensitive endangered perennial *Ferula sadleriana* Ledeb. (Apiaceae). Plant Species Biology 29:138-151
IF(2012):1,283

Lektorált folyóiratban megjelent cikk:

Gutermuth Á., Lendvai B., Pedryc A. (2010) Different responses of sensitive and resistant apricot genotypes to artificial *Monilia laxa* (Aderh. & Ruhl) infection. Acta Agronomica Hungarica 58:289-294

Lendvay B., Kalapos. T. (2009) A magyarföldi husáng populációinak állapotfelmérése 2008-ban. Természetvédelmi közlemények 15:486-492

Lektorálás alatt álló cikk:

Lendvay B., Höhn M., Brodbeck S., Mindrescu M., Gugerli F.: Genetic structure in *Pinus cembra* from the Carpathian Mountains inferred from nuclear and chloroplast microsatellites confirms postglacial range contraction and identifies introduced individuals.

Konferencia-kiadványok (Abstract)

Lendvay B., Magyar E. (2014): A Déli-Kárpátok lucfenyő populációinak genetikai diverzitás változása az elmúlt 11 ezer évben: klimatikus vagy emberi hatás alakította ki a mai genetikai mintázatot? Szóbeli előadás. X. Aktuális Flóra- és Vegetációkutatás a Kárpát-medencében nemzetközi konferencia. 2014. március 6-8, Sopron. Absztraktkötet p. 179.

Lendvay B., Bálint M., Magyar E. (2014): A genetikai diverzitás időbeli változása a Brazi-tó körüli lucfenyő állományban a Holocén során. Prolong Projekt előadóülés az Őslénytani szakosztály szervezésében. 2014. január 6., Debrecen. Absztraktkötet p. 14.

Lendvay B., Höhn M., Gugerli F. (2013) Chloroplast and nuclear microsatellites reveal shallow genetic structure and introduced individuals in scattered *Pinus cembra* populations from the Carpathians. Oral presentation. Biogeography of the Carpathians Symposium. 26-28 September 2013, Kraków, Poland. Acta Biologica Cracoviensia Series Botanica 55(Suppl. 1):28.

Lendvay B., Kalapos T. (2012) Outstanding demographic fluctuations and strong rainfall response in the largest population of *Ferula sadleriana* Ledeb., a perennial relic-endemic species with repeated producing; results of a 20-year-observation. Poster presentation. Actual Flora- and Vegetation Research in the Carpathian Basin IX. International Conference. 24-26 February, 2012, Gödöllő, Hungary. Book of abstracts p. 130.

Lendvay B. (2009) Comparison of disjunct populations of the threatened relict endemic plant *Ferula sadleriana* (Apiaceae), by using fruit (mericarp) morphology. Poster presentation. Student Conference on Conservation Science, 23-26 March 2009, Cambridge, UK. Book of abstracts p. 23.

Lendvay B. (2009) Molecular genetic investigation of the Pilis Mt. (Hungary) population of the threatened relict endemic plant *Ferula sadleriana*. Poster presentation. Conservation

Genetics Conference: Integrating Population Genetics and Conservation Biology, Norway, 23-26 May 2009, Trondheim, Norway. Book of abstracts p. 24.

Lendvay B., Kalapos T. (2009) A threatened relict-endemism, *Ferula sadleriana*: variability within and among its populations as factors for finding the proper conservation policy. Poster presentation. 2nd European Congress of Conservation biology and beyond: from science to practice, 1-5 September 2009, Prague, Czech Republic. Book of abstracts, Erratum

Lendvay B., Kalapos T. (2008) A magyarföldi husáng populációinak állapotfelmérése 2008-ban. Poszter előadás. "Molekuláktól a globális folyamatokig". V. Magyar Természetvédelmi Biológiai Konferencia. Nyíregyháza, 2008. november 6-9. Absztraktkötet p. 130.

Lendvay B., Bárány G., Kalapos T. (2008) A magyarföldi husáng populációinak összehasonlítása a termés morfológiája alapján. Poszter előadás. VIII. Flórakonferencia, Gödöllő (2008). Kitaibelia 13:172