



1949

KÁRPÁT-MEDENCEI HAJTÁSOS NÖVÉNYFAJOK ELTERJEDÉSÉNEK BIOKLIMATIKUS VIZSGÁLATA

Egyetemi doktori (PhD) értekezés

Molnár Attila

Témavezetők:

Dr. Tóthmérész Béla,

Dr. Végvári Zsolt

DEBRECENI EGYETEM

Természettudományi és Informatikai Doktori Tanács

Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola

Debrecen, 2021

Ezen értekezést a Debreceni Egyetem Természettudományi és Informatikai Doktori Tanács a Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola Kvantitatív és teresztris ökológia programja keretében készítettem a Debreceni Egyetem természettudományi doktori (PhD) fokozatának elnyerése céljából.

Nyilatkozom arról, hogy a tézisekben leírt eredmények nem képezik más PhD disszertáció részét.

Debrecen, 2021. 03.16.

*Molnár Attila
a jelölt aláírása*

Tanúsítom, hogy Molnár Attila doktorjelölt 2017-2021 között a fent megnevezett Doktori Iskola Kvantitatív és teresztris ökológia programjának keretében irányítással végezte munkáját. Az értekezésben foglalt eredményekhez a jelölt önálló alkotó tevékenységével meghatározóan hozzájárult.

Nyilatkozom továbbá arról, hogy a tézisekben leírt eredmények nem képezik más PhD disszertáció részét.

Az értekezés elfogadását javasolom.

Debrecen, 2021. 03.16.

*Dr. Tóthmérész Béla
a témavezető aláírása*

KÁRPÁT-MEDENCEI HAJTÁSOS NÖVÉNYFAJOK ELTERJEDÉSÉNEK BIOKLIMATIKUS VIZSGÁLATA

Értekezés a doktori (Ph.D.) fokozat megszerzése érdekében
a Környezettudomány tudományágban

Írta: **Molnár Attila** okleveles biológus

Készült a Debreceni Egyetem Juhász-Nagy Pál doktori iskolája
Kvantitatív és teresztrisz ökológia programja keretében

Témavezetők **Dr. Tóthmérész Béla,**
Dr. Végvári Zsolt

Az értekezés bírálói:

Dr.	
Dr.	
Dr.	

A bírálóbizottság:

elnök:	Dr.	
tagok:	Dr.	
	Dr.	
	Dr.	
	Dr.	

Az értekezés védésének időpontja: 2021.

TARTALOMJEGYZÉK

1. Bevezetés	11
2. Irodalmi előzmények	11
2.1. A hőtolerancia	11
2.2. Általános biogeográfiai szempontok	12
2.3. A klímatolerancia paleobiogeográfiai aspektusa	15
2.4. Makroökológiai megközelítésmód	19
3. Anyag és módszer	20
3.1. Elterjedésmodellek (SDM)	21
4. A klimatikus tolerancia ökológiai és biogeográfiai aspektusa: egyszerűsített, „manuális” SDM, a fehér fagyöngy elterjedésének klimatikus limitáltsága a Kárpát-medencében	21
4.1.1. Vizsgálati terület	25
4.1.2. Vizsgált faj	27
4.1.3. Anyag és módszer (felhasznált adatok, adatfeldolgozás)	29
4.2. Eredmények	33
4.3. Értékelés	36
5. Klimatikus tolerancia (paleobiogeográfia 1): a holocén klímaoptimum átlaghőmérsékletének becslése a Kárpátok és a Kárpát-medence fenyőféléinek recens vertikális elterjedése alapján	39
5.1. Módszertan	44
5.2. Modellfejlesztés	47
5.3. Eredmények	50
5.4. Értékelés	53
6. Klimatikus tolerancia (paleobiogeográfia 2): pannon reliktumok eredetének korolása recens horizontális elterjedésük alapján	58
6.1. Módszertan	62
6.2. Eredmények	65
6.3. Értékelés	73

7. Kitekintés	77
8. Új tudományos eredmények összefoglalása	80
9. Summary	86
Köszönetnyilvánítás	92
Irodalomjegyzék	93
Tudományos közlemények jegyzéke	108

Rövidítések jegyzéke

ACH = Abundant-Centre Hypothesis, az area szélein az adott faj ritkábban fordul elő, mint annak közepén.

E-OBS = a European Climate Assessment & Dataset projekt hálózatos adatbázisa napi időjárás-adatokkal

HTM = Holocene Thermal Maximum, a holocén hőmaximum-időszaka

I_{A7} = júliusra számított Gaussen-Bagnouls ariditási index

M = statisztikai átlag

MAT = Mean Annual Temperature, évi középhőmérséklet

MATD = MAT Difference, az évi középhőmérséklet eltérése a recenstől

MVP = Minimum Viable Population, legkisebb életképes populáció

N-SD = North-South Distance, reliktumfaj izolált előfordulása és az összefüggő area közti távolságnak az észak-déli irányú komponense

SD = statisztikai szórás

SDM = Species Distribution Model, faj-elterjedési modell

T_7 = júliusi középhőmérséklet

TSUM = a vegetációs periódus hőösszege

USDA = US Department of Agriculture

1. Bevezetés

Dolgozatom három, kapcsolódó biogeográfiai témát tárgyal:

(1) a hazai edényes flóra két hemiepipiton faja egyikének, a fehér fagyöngy (*Viscum album* L.) elterjedésének a klimatikus limitáltságát (Molnár & Végvári 2017; 4. fejezet);

(2) korábbi meleg klímaidőszak hőmérsékleti adottságaira vonatkozó becslést a Kárpátokban gyakori, a pannon flóratartományban azonban általában hiányzó erdőlakó fenyőfélék, továbbá a törpefenyő bihar-hegységi elterjedési viszonyai alapján (Molnár & Végvári 2016; 5. fejezet);

(3) a korai holocén (vagy éppen interglaciális) megtelepedésének gondolt, a Kárpát-medencére nézve relikturnak tekinthető hajtásos növényfajok recens és múltbeli areájával kapcsolatos vizsgálatokat, mely maximális elterjedésük korára, hőmérsékleti viszonyaira vonatkozik (Molnár et al. 2017; 6. fejezet).

Az (1) téma ökológiai biogeográfiai, míg a másik kettő történeti biogeográfiai. Mindhárom téma kérdésfeltevése klimatikus változókkal kapcsolatos, legyen az recens, vagy paleoklíma-hoz tartozó változó.

2. Irodalmi előzmények

Vizsgálataim alapvetően a hőmérséklet hatásaival foglalkoznak, kivéve a recens fagyöngy-elterjedésének vizsgálatát, ahol vízellátási tényezők is szerepet kaptak. Egy nagy adatbázist elemző tanulmány (Moles et al. 2014) globális léptékben is a hőmérsékleti paramétereket (éves középhőmérsékletet) találta lényegesen jobb prediktornak a hajtásos növények elterjedésére vonatkozóan, mint a vízellátottságra vonatkozókat (csapadékviszonyok). A bevezető fejezetekben elsősorban a hőlimitáltságra, a hőtoleranciára koncentrálok.

2.1. A hőtolerancia

A hőmérsékleti limitáltságban megkülönböztetjük az extrém és az átlagos hőmérsékletek szerepének súlyát. Ökofiziológiai vizsgálatok sora támasztja alá, hogy mennyire más élettani reakciókat vált ki egyik és a másik hatás. Akár egyes biotomok esetében is elkülöníthetjük a kettőt. Így Varga (2019a) említi az extremitások szerepét az extratropusi fák örökzöld vagy lombhullató jellegének, vagy a poláris erdőhatárnak az alakításában. Kiemeli, hogy az észak-amerikai szubtropusi babérerdők és meleg mérsékeltövi lombdombok, mint zónobiomok (Walter 2012) azért tartalmazznak jóval több lombhullató fajt (és jóval kevesebb örökzöldet), mint a kelet-ázsiaiak, mert az észak-amerikai kontinens a poláris hidegbetörésekkel szemben védtelenebb, az extrém hidegek itt zordabbak. A zónobiomokat mégis alapvetően

átlagértékekkel, klímadiagramokkal jellemezzük, azaz nem extrém értékkel (Walter & Lieth 1960, Walter 2012). A trópusi övnek az egyik legfontosabb klíma-kritériuma a tartósan fagymentes állapot, ami viszont újfent extremitásra vonatkozik. Az US Department of Agriculture – igaz kritizált – globális Winter Hardiness rendszerét (https://en.wikipedia.org/wiki/Hardiness_zone) is említhetjük példaként, ebben az esetben is hideg-extremitások alkalmazásával. A biotop kialakulására valószínűleg az átlagok vannak leginkább hatással, de egyes biotopoknál a szélsőségek szerepe megnő.

Ugyanez lehet a helyzet a fajok areájának alakulása esetében is. A limitáló tényezők megkeresésében megoldás lehet a faj elterjedési modellek (SDM, Species Distribution Modelling) szemlélete. Ez azonban nem okvetlenül igényli az SDM-ek modellépítésének meglehetősen bonyolult gyakorlatát, annál egyszerűbb megoldás is lehet, amint azt a *Viscum album* (a továbbiakban: *V. album*) areaperemén végzett vizsgálatunkban igazolni szándékoztam (lásd a 4.1. fejezetet).

2.2. Általános biogeográfiai szempontok

A biogeográfia a fajok és más taxonómiai egységek elterjedésére vonatkozó összefüggéseket igyekszik feltárni. A fajoknak az ezt meghatározó realizált niche-ét az abiotikus környezeti faktorokra vonatkozó igényeik mellett a kompetíciós viszonyok és a koegzisztencia bonyolultságából adódó sztochasztikus folyamatok is irányítják. Ez befolyásolja a fajok elterjedését és a kialakuló társulások, életközösségek összetételét is. Az areák és koalíciók ilyen mechanizmusú, állandó átalakulása és újraszerveződése nem minden élőlénycsoportra egyformán jellemző, például mohák, edényes növények (és növénytársulások), gerincesek és egyes rovarcsoportok esetében igen, míg más csoportokra, életközösségekre, sőt, speciálisan egyes élőhelytípusokra már jóval kevésbé (Jackson 2000).

Ami a hajtásos növények koalícióit illeti, két vegetációtípus között létezik éles különbség (*limes convergens*, *ökoton*) és folyamatos, diffúz átmenet (*limes divergens*, *ökoklin*; Crawford 2008a). Egy faj areaszélére is értelmezhető a *limes convergens* és *limes divergens* jelensége. A dolgozatban bemutatásra kerülő faj-areák esetében mindig *limes convergens*-re egyszerűsítettem feltételezéseimet. Ez egyes fajok esetében közelebb áll a valósághoz, másoknál kevésbé, így például – tapasztalataim szerint – a *V. album* alföldi elterjedés-szegélye érezhetően kevésbé éles, mint rokonáé, a *Loranthus europaeus*-é.

A biogeográfia vizsgálatai osztályozhatók a következőképp (Gaston 2003) (vastagon szedtem az általam vizsgált vagy ahhoz közelálló kérdéseket):

1. **intraspecifikus** vagy interspecifikus elterjedési mintázatok;

2. elterjedés alakja, mérete, abundanciája, **elterjedés szegélye**;
3. a 2-ben felsoroltak eloszlásainak matematikai vizsgálata;
4. A 2. kérdéskörben felsoroltak kapcsolódásai egymáshoz (pl. abundancia és area méretének kapcsolata általában, vagy különböző interspecifikus kombinációkban);
5. 2. kapcsolódása külső tényezőkhez, mint genetikai változatossághoz és eloszlásokhoz, időtényezőkhez, **földrajzi távolságokhoz (hosszúság, szélesség, magasság)**, kihalási eseményekhez, lemeztektonikai folyamatokhoz, trofikus csoportokhoz, **demográfiai tényezőkhez**, niche-szélességhez és **-pozícióhoz**, fajképződéshez, **terjedési képességhez, környezeti tényezőkhez**.

Az előző csoportosításból az elterjedés szegélyéhez kapcsolódó niche-paraméterek és demográfiai tényezők kutatása közel áll az általam vizsgáltakhoz. Az area szélein és belsejében jellemző demográfiai viszonyokat átfogóan az abundancia-centrum hipotézis (abundant centre hypothesis, ACH) jellemzi. Állítása szerint az area határán a populáció növekedési rátája 1 alá esik ($\lambda < 1$) (Hengeveld & Haeck 1982). Kunstler et al (2019) a klíma-limitált areaperem ACH jelenségeit vizsgálva az alábbi hipotéziseket állították fel: (1) az area hideg- és meleghatárán az ACH kialakulásához a növekedési rátát negatívan befolyásoló demográfiai paraméterek eltérnek; (2) a növekedési rátát jelentősen befolyásolják az areaszegélyeken fellépő kompetícióviszonyok; (3) a demográfiai paramétereket nagyban befolyásolják a klimatikus stressz tolerálására az adott fajnál rendelkezésre álló mechanizmusok, adottságok. 27 európai fafaj areaszegélyét és areabelsejét vizsgálták az ACH tükrében. Az (1) hipotézist alátámasztotta, hogy a hideg-nedves areahatáron a növekedési ráta és a terjedési sebesség csökkent leggyakrabban, a meleg-száraz szegélyen a túlélőképesség és élettartam romlott. A hideg-nedves szegélyeken még nőtt is az élettartam. Úgy tűnik, hogy a hideg-nedves határon a generatív, a meleg-száraz határon a vegetatív funkciók bizonyulnak érzékenyebbnek. A (2) hipotézist nem sikerült alátámasztani, a kompetíciós viszonyok nem bizonyultak limitálóbbnak az area szegélyein, mint közepén. A vizsgálatba azonban megkülönböztetés nélkül beépítették az intra- és interspecifikus kompetíció paramétereit, így volt tere annak, hogy ezt a hatást félreindikálják. A tolerancia-paraméterek közül a levelek N-tartalma jó predikciós erejűnek bizonyult a (3) hipotézis vizsgálatánál. A hideg szegélyen a magas, a meleg szegélyen az alacsony tartalom kapcsolódott a toleranciához (a N-tartalom az enzimatis aktivitás jelzője, ami a magasabb hőmérsékleten eleve felfokozott anyagcserénél már nem előny). Sok más fiziológiai-morfológiai paraméternél nem kaptak igazoló eredményt. A vizsgálat hiányossága lehet, hogy nem vettek figyelembe metapopulációs dinamikákat és azt sem, hogy a vizsgált fajoknál (hosszú életű fák), az

elterjedés a recens klímával egyáltalán nem biztos, hogy egyensúlyban van. Végezetül az elfekvő magkészlet is fontos eleme a túlélésnek (Crawford 2008b). Mindazonáltal vannak bőven példák, melyek igazolják az ACH tényét, szélesebb (Daneck et al. 2016) és szűkebb elterjedésű fajokra is (Dixon et al. 2013).

Egyes fajok areája látványosan indikálja makroklimatikus tényezők eloszlását, ezek klímajelző fajok. A *Fagus sylvatica* keleti (kontinentális) elterjedési határa nem lép túl egy téli éghajlati kontinentalitás-határt, a januári $-2\text{ }^{\circ}\text{C}$ izotermát (Hortobágyi & Simon 1981a). A *Quercus robur* északi elterjedési határa a meteorológiai alapadatokból már kevésbé nyilvánvaló: a 4 legmelegebb hónap átlagos hőmérsékletének $10\text{ }^{\circ}\text{C}$ felett kell lennie (Hortobágyi & Simon 1981a). A *Picea abies* északi (felső) határát a legmelegebb hónap átlaghőmérsékletének $10\text{ }^{\circ}\text{C}$ alá esése jelenti (Hortobágyi & Simon 1981a). A fundamentális niche-en túlmenően ezt alapvetően a kompetíció alakítja. Így a bükk északi elterjedési határán a kocsányos tölgy, a magassági határán a lucfenyő a fő kompetítor, ami nyilvánvalóan nem következik az adott társfajok areája által sugallt hőtoleranciából. A bükk-luc orográfiai váltásnak az egyik vizsgálatomban (Molnár & Végvári 2017) nagy jelentősége van.

Kivételes esetben egész vegetációzóna limitáltsága is egyszerű hő-paraméterre vezethető vissza. Az orográfiai fahatár például jól korrelál a vegetációs periódus $6\text{--}7\text{ }^{\circ}\text{C}$ -os átlagos talajhőmérsékletével, ami a trópusoktól a boreális orobiomokig (Walter 2012) globálisnak tűnik (Körner & Paulsen 2004).

A biogeográfiai megközelítés sokszor foglalkozik klimatoszféra, témáink esetében termoszféra (nem meteorológiai szempontú!) vizsgálatával. Ez a hutchinsoni sokdimenziós niche-konceptió (Hutchinson 1959) speciális esete klimatikus paraméterekre, mint dimenziókra. A termoszféra extremitások, átlagok, akár hőösszegek, által meghatározott attribútumtérben az adott fajra jellemző térfoglalást jelent, melynek a széleit képező minimum és maximum értékeket a faj areáján belül mérhető szélsőértékek határozzák meg.

Az attribútumtérben helyet foglaló termoszféra ellipszoid területként értelmezhető (Jeffree & Jeffree 1996). Ebből olyan adatok nyerhetők ki, mint a modell-ellipszis centroidjára, orientációjára, vagy az előfordulási valószínűségek értékeire (pl. az ellipszis tengelyei mentén a földrajzi szélesség és hosszúság adatainak kovarianciájára és varianciájára /Maurer 1996/) vonatkozóak. Jeffree & Jeffree modelljük teszteléséhez két fajt választottak ki, melyek egyike éppen az általam is vizsgált *V. album* volt. A kifejlesztett modell alapján, a szerkesztett modell-ellipszoid például azt mutatja, hogy a *V. album* alig fordul elő $15\text{ }^{\circ}\text{C}$ -nál kisebb évi közepes hőingású területeken, a kontinentalitás irányában a felső határa pedig $25\text{ }^{\circ}\text{C}$

körül alakul. Ezek az értékek máris felrajzolják a *V. album* európai elterjedési súlyát, ami Ázsiába csak nagyon kis mértékben hatol, de elkerüli a legóceánikusabb atlanti-parti sávokat is.

A termoszféra az átlagosnál tisztábban értelmezhető olyan specifikus életformájú növényeknél, mint amilyen első vizsgálatom alanya, a *V. album*. Mint egy Európában egyedülálló életformájú hemiparazita epifiton, sem edafikus tényezőkkel, sem interspecifikus kompetícióval nem kell számolnunk klímatszférájának vizsgálatakor, ami jelentősen javítja a bioklimatológiai vizsgálatok eredményeinek interpretálását. Végeredményben ez, és könnyű detektálhatósága motiválta számomra e faj választását a klímáparaméterek és areaperem közti összefüggések, az elterjedés klíma-limitáltságának vizsgálatára.

2.3. A klímatolerancia paleobiogeográfiai aspektusa

A negyedidőszak paleontológiai kutatása és a biogeográfia közös gyökerekről származnak, és párhuzamosan fejlődtek a XX. század közepéig. Így a biogeográfia már korán becsülte a glaciális időszakok hőmérsékletének csökkenési mértékét a mérsékelt éghajlatú területek arktikus és boreális jellegű fajainak diszjunkt elterjedésű, reliktum populációi alapján. Termofil fajokat bizonyítékként használtak korábbi holocén időszak melegebb klímájának meglétéhez (Lomolino & Heaney 2004).

A XX. század közepétől a negyedidőszaki paleontológia és a biogeográfia fő áramlata jelentősen távolodott egymástól. A biogeográfia paleontológiai alátámasztottsága gyengült (Deevey 1949). A paleontológusok többsége a XX. század második felében csak fenntartásokkal alkalmazta a biogeográfiai megközelítést, melyet azonban a kladisztika és a molekuláris genetika a '90-es évektől újraélesztett (Lomolino & Heaney 2004).

A paleo-környezet rekonstrukciójának buktatói lehetnek. Így a negyedidőszaki környezet változásai paleontológiai mércével szinte fraktálszerűen (önhasonlóan) ágyazódnak egymásba különböző időléptékek szintjén. Ilyen dinamikát mutathatnak egyes észak-amerikai évgűrű-adatok, melyek közül a 200 éves és a simított 2.000 éves adatsorok szinte egyező struktúrájúak (Grissino-Mayer 1996), ha ugyanabból a régióból származnak. Ez megnehezíti azt a törekvést, hogy e környezeti változásokat dokumentálják az egyes fajok areájában, a populációk genetikai struktúrájában és mindezek változásaiban.

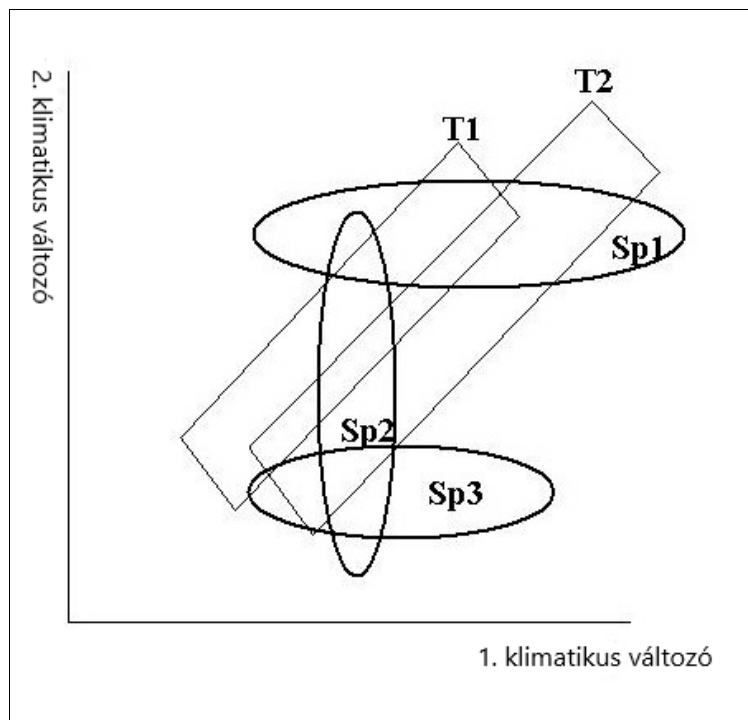
A probléma egyik megoldása lehet, ha a paleobiogeográfiai, vagy klimatikus magyarázó változók adatait nem egy teljes idősorra, hanem egy kiragadott, jól beazonosítható időszakra, például feltételezett szélsőértékek egy periódusára próbáljuk értelmezni. Három vizsgálatomból kettő is erre tesz kísérletet (egy hőmérsékleti maximum időszakára). A holocén korábbi, a jelenlegi interglaciális eddigi legmelegebb hőmérsékleti viszonyaival

jellemzett időszakának (klímaoptimum, hőmaximum, a továbbiakban HTM /= holocene thermal maximum/) a nyomait vizsgáltam recens elterjedési viszonyokon. A HTM paleontológiailag bizonyított módon nem rövid esemény volt, így szignifikáns biogeográfiai nyomokat kellett hagynia maga után. Utolsó témám esetében az is felmerül, hogy nem csak a HTM, hanem egy nagyságrenddel régebbi klímaesemények (Eemi interglaciális) hatásait is ki sikerült mutatnom.

A HTM óta zajló hűlés hatására, a vertikális elterjedés-változás jól dokumentált eseteiként több észak-amerikai fafaj mintegy 300 m-rel alacsonyabbra szorult vissza az elmúlt hatezer évben (Spear et al. 1994). A HTM utáni lehűlés a horizontális elterjedésben is hagyhatott jeleket, például az észak-amerikai *Pinus remota* fenyőfaj a Rio Grande folyó vidékén 300 km-t szorult vissza déli irányban a pleisztocén vége (!) óta (Lanner & Van Devender 1998). Talán hasonló eset fordulhatott elő a Kárpát-medencében is, a mára már a Balkán-félsziget középtájára viasszaszorult, ott lokális endemizmusnak minősülő *Picea omorika*, és a szélesebb recens elterjedésű, de ma csak még délebbre előforduló *Pinus peuce* esetén, melyek még a Würm első stadiálisa alatt is széles körben elterjedtek voltak Alföld-szerte (Járai-Komlódi 2000). A későbbi hideghullámok viasszaszorították őket déli irányban, ezt követően, a Würm végi felmelegedési hullámok sem voltak elegendőek e két fajnak ahhoz, hogy akár csak meg is közelítsék újra dél felől a Kárpát-medencét (valószínűleg azért, mert orográfiai csapdába estek a tektonikai folyamatok miatt). Látszólag tehát a Würmben, legalábbis annak elején, „délibb” elterjedésű fenyőfélék éltek a Kárpát-medencében, mint manapság. Ezek a dinamikák figyelmeztetnek arra is, hogy az area-expanziók és regressziók nem determinisztikusak, nem ismétlődik ugyanaz például két, egymást követő glaciális ciklusban. A kompetíciós viszonyok megváltozásából és a történetiségből fakadó bonyolultság miatt inkább a sztochasztikus folyamatok jutnak eszünkbe.

A kompetíciós viszonyoknak még determinisztikus megváltozása esetén is léphet fel bonyodalom, amint azt Jackson & Overpeck (2000) szemléletesen mutatják be egyszerűsített esetben, két környezeti változó és két faj niche-e figyelembevételével. A két faj csak a környezeti változók egy meghatározott átfedése esetén képes koegzisztálni. Ezt fejlesztve ábrázolják egy 2 változós és 3 fajos hipotetikus eset lehetséges kombinációit is, melyek modern analógia nélküli koegzisztenciákat tesznek lehetővé (1. ábra). Ennek következménye lehet a realizált niche-alapú ökológiai modellek klímaváltozásokkal kapcsolatos predikciós értékére is (Williams and Jackson 2007).

A helyzet gyorsan túl bonyolulttá válik a változók (pl. klímaparaméterek és a fajsám) növelésével, továbbá a migrációt befolyásoló új tényezők (pl. hegységképződés, vízhálózatok megváltozása) behozatalával.

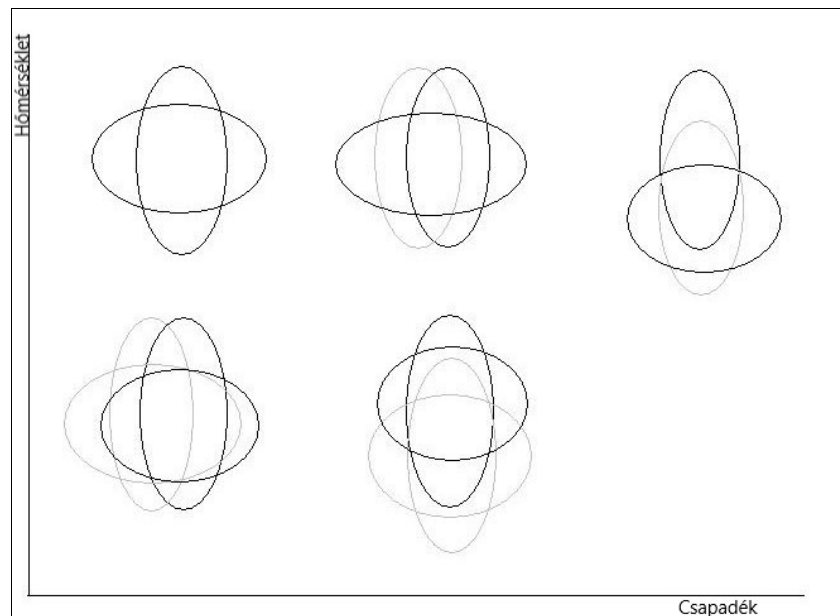


1. ábra. Három faj együttélésének koegzisztenciális mintázatai. Az ábrázolt helyzetben a T1 időszakban az 1. és 2. faj elterjedése átfedhet, ekkor közösségeket (pl. társulásokat) alkothatnak, míg a T2 időszakban a 2. és 3. faj fedett át, és nem képezhet közösségeket. Az Sp3 faj T1-ben alig maradt fenn néhány populációban, akkor reliktum jellegű. T1 = a két klimatikus változó jellemző eloszlása egy geológiai időintervallumban (pl. recens); T2 = egy másikban (pl. óholocén); Sp1-3 = fajok klímatozsférái. Jackson & Overpeck (2000) nyomán.

Ez a determinisztikus, részben kaotikus, részben sztochasztikus dinamika bizonyosan érvényesül a glaciálisok és interglaciálisok vegetációjának újraszerveződéseiben azon túlmenően is, hogy interglaciálisról interglaciálisra egyre szegényesebb fajkészletből alakul ki a melegkedvelő(bb) növényzet. Nem csak életközösségek, hanem egyes fajok esetében is egyéni lenyomata van az egyes interglaciálisoknak, ami a statikusabb szemléletmód felülvizsgálatát igényelheti.

Paleoklimához kapcsoló témáim esetében további buktató lehet, hogy hajlamosak vagyunk egyszerűsíteni a fajok klímaváltozásra adott area-változásait, mely szerint azok lineáris módon követik a fontos klímáparaméterek mozgását. Ez a valóságban nincs így. Ackerley (2003) szerint aszimmetrikus eloszlású niche esetén a környezeti változásokra adott válaszok is aszimmetrikusak, mennél több paraméterre nézve aszimmetrikusak, annál bonyolultabb válaszok várhatók. Szellemesen ábrázolja ezt egy egy-egy hőmérsékleti és csapadék-paraméterrel jellemzett

abiotikus környezeti térben (ellipszoid), amit a fundamentális niche ellipszoidja metsz (2. ábra).



2. ábra. Az aszimmetrikus niche-szélességek hatása környezeti változások esetén (Ackerley /2003/ nyomán, egyszerűsítve, hőmérsékletre és csapadékra). A függőleges megnyúlású ellipszisek a környezeti teret jelölik, a vízszintesen nyújtott ellipszisek a fundamentális niche-ek. A szürke kontúr a kiindulási helyzetet jelöli (ami a bal felső sarok rész-ábrája), a vele egy ábrán levő fekete kontúrú ellipszis-pár pedig az elmozdulást. (A) Felső sorban a középső: növekvő csapadék, adaptáció nélkül; (B) felső sorban a jobb oldali: hőmérséklet növekedése, adaptáció nélkül; (C) alsó sorban a bal oldali: növekvő csapadék, követő adaptációval; (D) alsó sorban a jobb oldali: növekvő hőmérséklet, követő adaptációval. (A) és (B) esetben a realizált niche csökkent, (C) és (D)-nél nem változott a mérete. A csapadék növelése befolyásolja a realizált niche hőmérsékleti szélességét is, és ez fordítva is igaz, a hőmérséklet növelése hat a csapadék tengelyén mért szélességére. (Ackerley (2003) nyomán)

Az aszimmetria a hőtolerancia-függvények fontos jellemvonása, jobbra meredekebb görbék formájában (Schultze et al 2019b), ily módon a fentebbi jelenség is széleskörű.

A továbbakban szimmetrikus eloszlásra és lineáris összefüggésekre egyszerűsíték. Ennek jogosságát az 5. és 6. témánál növeli, hogy a fentebbi ábrához képest csak hőmérsékleti dimenziók szereplnek, vízellátással – a fehér fagyöngyöt leszámítva – nem foglalkoztam.

Mi lehet a megoldás a fentebb taglalt bonyolultság és kiszámíthatatlanság kiküszöbölésére? Egyrészt a kellően durva tér- és időlépték megválasztása. Még így is számolni kell azzal, hogy ennek a léptéknek a mintázatát és dinamikáját jóval finomabb tér- és időléptékű biotikus és abiotikus környezeti tényezők befolyásolják (Booth et al. 2004).

A makroökológiai megközelítés az, amelyik a kis idő- és térléptékek „zaját” figyelmen kívül hagyva ad lehetséges válaszokat a paleontológia, a biogeográfia és az ökológia határán álló, és nehezen megválaszolható kérdésekre.

2.4. Makroökológiai megközelítésmód

A klasszikus ökológia által vizsgált kis léptékű mintázatok és folyamatok nem extrapolálhatók közvetlenül a biogeográfia és a paleontológia léptékére. A két tartomány közti hézagot hivatott áthidalni a makroökológia. Ökológiai kérdésfeltevésről, szemléletről, metodikáról van szó, melyek a biogeográfia-paleontológia tér- és időléptékében kerülnek alkalmazásra (Brown & Maurer 1989).

Az egyik legszellemesebb, globális léptékű makroökológiai munkának Launer analízisét tartom (Vitousek et al. 1997), mely az inváziós fajok globálisan összegzett, potenciális hatását azzal demonstrálta, hogy kiválasztott taxonokra nézve, az egyes kontinensek fajszámainak (átfedéseket figyelembe vevő) összegét (azaz a teljes globális fajlistát) összevetette a vizsgált csoportokra számított, empirikus, szigetbiogeográfiai terület-fajszám görbék eredményével. Ezt a Föld szárazföldjeinek teljes területére interpolálva a valósánál mindig jóval alacsonyabb fajszámokat kalkulált. Egy virtuális Pangea szegényebb flórája-faunája rajzolódik ki, amit az invázió fajcsökkentő hatásként értelmezett.

A makroökológiai vizsgálatok sokszor gyakorlatias kérdéseket feszegetnek. Így Jennings & Blanchard (2004) ezzel a megközelítéssel vizsgálták az északi-tengeri halászat hatásait. Képesek voltak olyan modellt építeni, mely a trofikus szintek közti energia- és anyagátviteli adatok ismeretében jósolja, hogy milyen lenne a halfaunában a különböző testnagyságú fajok részesedése a halászat nélkül. Ezt összevetve a fogási adatokkal azt kapták, hogy pl. a 16-66 kg-os méret-osztályban a csökkenés kb. 100-szoros a túlhalászás miatt.

Klasszikus hazai munkák sem nélkülözik ezt az egyszerűsítő - nagy léptékű látásmódot. A Moesz-vonal az egyik legjobb példa erre, mely intuitívan a szőlőtermesztés északi határát és 12 virágos növényfaj area-határát találta egybeesőnek, és mely vonal a mai Szlovákián kelet-nyugati irányban fut végig, az ország középtáján (Moesz 1911). Modern klímamodellezés (lásd a következő fejezet SDM-jeit) során azt találták, hogy a Moesz-vonalat legjobban a januári -3,85 °C-os középhőmérséklet izotermája közelíti meg (Bede-Fazekas 2012).

A számos, makroökológia által vizsgált kérdés (Gaston & Blackburn 2008, Maurer 1999) közül témáim esetében különösen relevánsak:

- Egy faj areájának szerkezete geográfiai értelemben (különös hangsúllyal peremének elhelyezkedésére);

- Az area nagysága és a niche-szélesség kapcsolata.

Dolgozatomban mind a vertikális, mind a horizontális areaváltozás vizsgálatoknál fajok elterjedési területének határait veszem szemügyre geográfiai megközelítéssel, azaz az elterjedés tengerszint feletti magassági és földrajzi szélességhez (vagy földrajzi távolsághoz) kötődő paramétereit. Ezeket vetem össze egyező térléptékű ökoklimatikus környezeti változókkal. A vizsgált időlépték is makroökológiai, a szekuláris szukcesszió (Glenn-Lewin et al. 1992) hosszabb, száz - ezer éves nagyságrendjébe esik.

3. Anyag és módszer

Az anyag és módszerek részletes bemutatása az egyes témákat taglaló fejezetekben történik, itt néhány általános vonást emelek ki.

Első témám a realizált niche (ami a *V. album* esetében a kompetíció hiányában közel egyezhet a fundamentális niche-sel) szélének attribútumtérberbeli lokalitása és az areaperem geográfiai lokalitása közti összefüggést vizsgálja. Ennek a megközelítésnek nagy múltja van, itt Hocker (1956) klasszikus munkáját említem. A *V. album* subsp. *album* alfaj magyarországi elterjedését vizsgáltam, Magyarország területét egy „fehér fagyöngy-mentes” és „fehér fagyöngyös” részre osztva, az elkülönítést igyekeztem értelmezni.

A másik két téma közül az első esetében rekonstruálni szándékoztam a Kárpát-medence HTM időszakának (MacDonald et al. 2000, Ralska-Jasiewiczowa et al. 2003, Wick & Tinner 1997) mértékét a lucfenyő és más erdőlakó fenyőfélék jelenlegi helyi elterjedése alapján, továbbá a törpefenyő jelenléte-hiánya alapján a tágabb értelemben vett Bihar-hegységben. Feltételezésem az volt, hogy a fenyőhiány (például) az Északi-Középhegység montán régióiban egy, a mainál melegebb klímaperiódus nyoma, és egy minimális pozitív hőmérsékleti eltérést indikál (ennél kisebb eltérés esetén fennmaradtak volna a tűlevelűelegyes montán bükkösök). Másfelől, az Bihar-hegység legmagasabb csúcsain teljesen izolált törpefenyő-övek maradtak fenn, melyek viszont ennek a meleg-eltérésnek a maximális lehetséges értékét indikálják, ha ennél melegebb lett volna, a törpefenyő az adott lokalitásokon véglegesen kipusztult volna. A paleohőmérséklet rekonstrukciója az adiabatikus hűlés, továbbá a recens szélsőséges magassági előfordulási adatok és topográfiai magasság-adatok különbségeinek szorzatából adódik.

Az utolsó témánál nagy észak-déli diszjunkciójú, nálunk reliktumnak tartott fajoknál a diszjunkciók észak-déli távolságát mértem. Ezt az értéket, a sík domborzaton a sarkok felé adódó globális középhőmérséklet-hűlés állandójával szorozva olyan adatokat kapunk, melyek – egykori összefüggő

areát feltételezve – ennek a korábbi állapotnak a középhőmérséklete eltérését adhatják meg.

Felvetődhet a kérdés, hogy miért nem alkalmaztam a ma oly gyakran használt elterjedési modelleket (SDM)? A válasz az SDM-ek által megválaszolni kívánt kérdések körében és szemléletében, korlátaiban, viszonylagos – adott esetben nem kívánatos – bonyolultságukban rejlik.

3.1. Elterjedési modellek

A 2.1. fejezetben már utaltam arra, hogy az SDM-ek hasznosak például akkor, ha a hőlimitáltság vizsgálatánál nem tudunk dönteni az egyes hőklíma-paraméterek szerepe kapcsán. Széles körben használják őket, bár az eredmények interpretálása nem problémamentes (Guisan and Thuiller 2005). Az egyik probléma a nagy elterjedésű fajok eltérő limitáltsága az area egymástól távol eső részein (melyről a 4. fejezetben lesz még szó). Vizsgálták például négy nagy elterjedésű alpin faj SDM-jeit az Alpokban és a Kaukázusban, és megállapították, hogy mind a négy faj (*Gnaphalium supinum*, *Poa alpina*, *Polygonatum viviparum*, *Pontetilla crantzii*) melegebb és szárazabb körülmények közt él a Kaukázusban, mint az Alpokban (Randin et al. 2017).

Az SDM-ek elsősorban fajok előfordulásának jóslására, elterjedési területének becslésére alkalmasak (például adathiányos régiókban, vagy klíma- és egyéb környezetváltozási scenáriókban), az ismert előforduláson belül hozzáférhető biotikus és abiotikus környezeti változó-adatok interpolálásával, és általában a predikciós tulajdonságaik alapján ítélik meg őket (Hao et al. 2020). Bár más célú felhasználásaik is ismertek (Guisan & Thuiller 2005), többségükre tulajdonképpen áll a „prediktív élőhely elterjedési modell” kifejezés (Guisan és Zimmermann 2000).

Legújabbán Bede-Fazekas és Somodi a bioklimatikus változók kritizmusát fogalmazták meg sokféle SDM-szenárió lefuttatása eredményeinek összehasonlításával (Bede-Fazekas & Somodi 2020). Kimutatták, hogy a leszámaztatott változók típusa jelentős jóslási bizonytalansággal jár az SDM-modellekben.

4. A klimatikus tolerancia ökológiai és biogeográfiai aspektusa: egyszerűsített, „manuális” SDM, a fehér fagyöngy elterjedésének klimatikus limitáltsága a Kárpát-medencében

A *V. album* elterjedésének déli szélén fellépő, limitáló klimatikus faktorokat vizsgáltam Magyarország területén. A faj areahatára itt feltűnően közel esik a klimatikus erdősztyepp – zárt erdő határvonalához, mely a Dráva-síkot, Nyírséget és a Felső-Tisza-vidéket kivéve nagyjából az Alföld peremén fut (4. és 5. ábra).

A fagyöngyfélék a bioklimatológiai vizsgálatok optimális alanyai. A *V. album* különösen szerencsés választás lehet, mivel még érdemi gazdaspecifikussága sincs. Nálunk és Délkelet-Európában csak még egy hasonló életmódú faj él, távoli rokona, a *Loranthus europaeus*, de annak eltérnek a gazdanövényei. Emiatt a bioklimatikus modellépítést bonyolító tényezők, mint a sokféle, számításba jövő talaj és kompetítor (Farber & Kadmon 2003) hiányoznak. Areája kellően nagy, a nyugati hosszúság 10° és a keleti hosszúság 80° valamint az északi szélesség 60° és 35° között fordul elő (Jalas & Suominen 1976). A fehér fagyöngy legelterjedtebb alfaja, a *V. album* subsp. *album* (a továbbiakban: *V. a. album*) gyakran előfordul agrárterületeken (Briggs 2011) és lakott területeken is (Zachwatowicz et al. 2008), azaz az emberi zavarásra sem érzékeny, eredeti elterjedését az antropogén hatások csak kevésbé módosíthatták, ráadásul, természetközeli élőhelyeknek is széles spektrumában él, általános *Quercus-Fagea* faj (Soó 1980).

A *V. album* bioklimatológiai vizsgálatának már nagy múltja van. Iversen (1944) például a faj – paleontológiai módszerekkel kimutatott – korábbi expanzióját a holocén klímaoptimumához kapcsolta. SDM-eket is már korán alkalmaztak a vizsgálatánál (Dobbertin et al. 2005, Jeffree & Jeffree 1996, Skre 1979), melyek során meghatározónak találták a januári és júliusi átlaghőmérsékletek szerepét. Az atlantikus areaperemen 15 °C, a kontinentálison 25 °C évi közepes hőingás értékét nem lépi túl a termoszférája (Kahle-Zuber 2008, Zuber 2004), a júliusi 15 – 22 °C és a januári -7 – +6 °C középhőmérsékletek tartományán belül él. A legtöbb előfordulás a júliusi 15 – 20 °C és a januári -4 – +4 °C értékek közé esik, indikálva a faj öklóklima-optimumát (Skre 1979). Jeffree & Jeffree (1996) szerint a termoszféra felső limitje a júliusi középhőmérsékletre vonatkoztatva 25-26 °C, ami talán túl magasnak tűnik. A szerzők valószínűleg nem vették figyelembe a dél-európai montán régiókba eső előfordulásoknál, hogy a – nyilvánvalóan völgyi elhelyezkedésű – meteorológiai állomások és a faj ennél sokkal magasabban elhelyezkedő – ám légvonalban közeli – lokalitásainak hűvösebb klímája miatt a mért meteorológiai adatok közvetlenül nem alkalmazhatók. A Kárpát-medence domborzati adottságai miatt ez a probléma nálunk nem lép fel.

A korábbi, fehér fagyönggyel kapcsolatos SDM-vizsgálatok az area északi határvonalát vagy az elterjedés felső határát választották vizsgálati területül (Briggs 2011, Dobbertin et al. 2005, Iversen 1944, Jeffree & Jeffree 1996, Skre 1979, Walther et al. 2005). Zuber (2004) ezeket a javarészt északnyugat-európai eredményeket az area északkeleti részére is extrapolálta. Ezidáig nem vizsgálták viszont a bioklimatikus hatásokat az area déli szélén. Vizsgálatomban a célkitűzés annak feltárása volt, hogy milyen klimatikus paraméterek limitálják leginkább az elterjedést az area déli határának

Magyarországra eső részén. A kérdés valójában arra vonatkozik, hogy milyen klimatikus paraméterek eloszlása jósolja legjobban az areahatárt (1), és milyen ezeknek a klimatikus paramétereknek a fontossági sorrendje (2).

Mivel a kirajzolódó areahatár két oldalán nem állapítható meg szignifikáns különbség a gazdanövények hozzáférhetőségében, az elterjedésben vektorként közreműködő madárfajok eloszlásában és a topográfiában (mindkét oldal alapvetően sík, vagy gyengén hullámos domborzatú, 200 m tengerszint felettinél alacsonyabb magasságú), kizárásos alapon a klimatikus tényezők tűnnek az egyetlen lehetséges, valóban létező potenciális limitáló faktoroknak.

A feltételezésem az, hogy a faj vizsgált areaperem-szakasza stabil maradt a vizsgált időszakban annak ellenére, hogy a prediktornak tekintett klimatikus paraméterek ebben az időintervallumban nyilvánvalóan változtak. Ezt a feltételezést elsősorban saját, 30 éves, terepi adatokon alapuló térképezésem és a Jalas & Suominen (1976) által térképezett elterjedés jelentős hasonlósága alapozza meg.

Ha a hőmérsékletviszonyokhoz kapcsolódó paramétereket tekintjük, adódik az alapvető kérdés: ha szignifikáns felmelegedés zajlik az elmúlt évtizedek óta, annak hatása miért nem mutatkozik már meg a *V. album* kontrakciójában vagy expanziójában? Lehetséges magyarázatul szolgálhat a vízellátási paraméterek, elsősorban az ariditás fontossága. Ezt támasztja alá az, hogy az ariditás mértéke – nagy léptékben – nem változott lényegesen az areaperemen, a felmelegedés ellenére sem.

A stabil areaperemre vonatkozó feltételezésem komoly ellentmondásban van Varga és munkatársai (2014) állításával, akik a *V. a. album* pannon flóratartományon belül zajló jelentős terjeszkedését mutatták ki. Tanulmányuk szerint a fertőzött terület, azaz az alfaj areája a XX. században megháromszorozódott. Megítélésem szerint azonban ezt az expanziót sem adataik, sem az általuk választott metodika nem támasztja alá. Legkorábbi adatkészletük a Roth (1926) által összegyűjtött és publikált térképezés. Roth azonban alapvetően csak saját megfigyeléseit publikálta és ezek gyűjtéséhez a kor szintjén rendelkezésre álló közlekedési eszközöket vehette igénybe. Varga et al (2014) nem vette figyelembe mások korabeli adatait (Boros 1926, Soó 1937a, Soó 1937b, Tubeuf et al. 1923), noha már azok is jelentős mértékben bővítették volna a faj elterjedéséről kirajzolódó képet. A következő forrás egy kérdőívet feldolgozó tanulmány volt (Bartha & Mátyás 1996), mely egy országos szinten erdészekhez eljuttatott kérdőíven alapult (az általuk ismert fa- és cserjefaj-elterjedésekkel kapcsolatban). Azonban a fehér fagyöngy nem csak, sokhelyütt nem elsősorban erdei növény. Az emlékezés pontatlanságaival is számolni kell, valószínű, hogy többen és többször keverték a sárga és a fehér fagyöngyöt is. A harmadik forrás a FLÓRA térképezés adatait jelenti, melyet elsősorban 2002-2003-ban,

önkéntes botanikusok részvételével valósítottak meg, és melynek eredményein alapul a cikknél később publikált hazai flóraatlasz is (Bartha et al. 2015). A három forrásból ez az utolsó tekinthető igazán releváns areatérképezésnek, a másik kettő nem. Északkelet-Magyarországon folytatott saját, harminc éves terepi adatgyűjtéseim során sem mutatkozott érdemi expanzió. Hasonló léptékű terjeszkedésről nincs tudomásunk Európa más részeiről sem, ami méginkább megkérdőjelezi a pannon flórakerületben lezajló folyamat valóságosságát. Ami kevés expanziót jelentettek a kontinensen, az lokális jelenség (Zachwatowicz et al. 2008). Ilyet a Közép-Tisza-vidék északi részén magam is észleltem, izolált megjelenések formájában. Ha mégis expanzió indulna el napjainkban, annak lehetséges oka lehet, hogy terjedőben van az alkalmazása karácsonyi díszként (3. ábra), és az ünnepek elmúltával a terjesztő rigók sokszor hozzáférnek. Azonban a tárgyban vizsgálódó Baltazár et al. (2017) sem hangsúlyoznak jelentős terjedést.



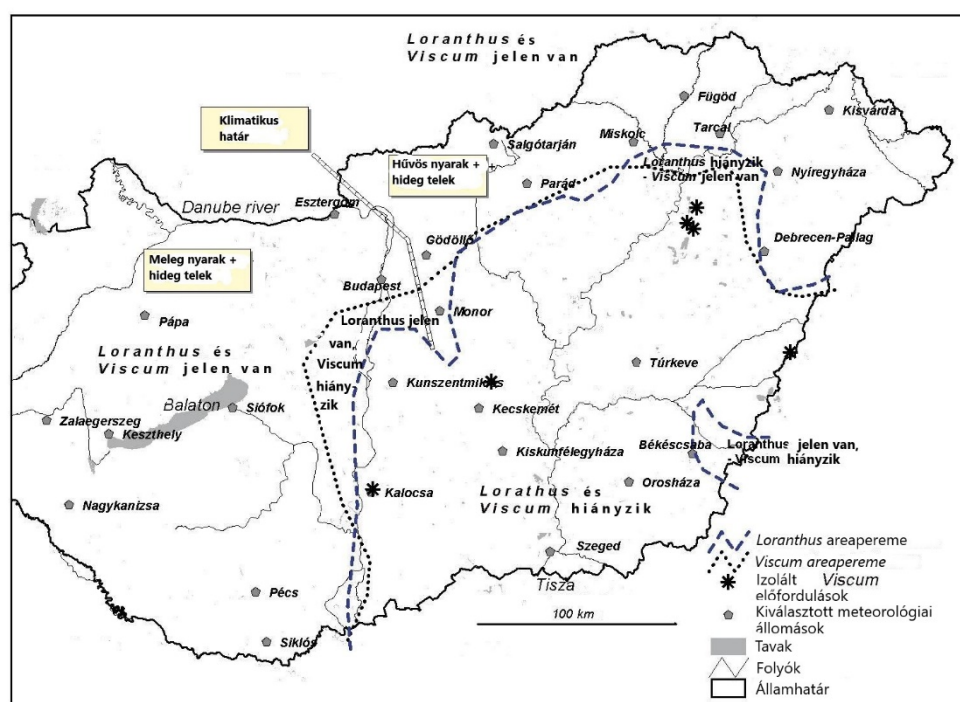
3. ábra. Fehér fagyöngy árusítása egy debreceni karácsonyi fenyőpiacon, 2019-ben. A faj terjesztésének új hullámát indítja el ez a divat?

Kérdéseim megválaszolásához a következő hipotéziseket állítottam fel: (1) Mivel a *V. a. album* nem fordul elő túlságosan kontinentális és valódi mediterrán klímán (ahol a nyári legmelegebb hónapok középhőmérséklete meghaladja a 22-23 °C-ot), a nyári meleget leíró klimatikus faktorok statisztikai értelemben szorosan kapcsolódnak az elterjedés széléhez. (2) Mivel a kontinentális klímán az éves hőingás is nő, hasonló statisztikai egybeesés várható az éves közepes hőingás faktorról is, melynek értéke 25-26 °C-ot nem haladhat meg. (3) Mivel a pannon flóratartományban a klimatikus

erdősztyepp legnyugatibb, nagy kiterjedésű előfordulása van, annak középső és déli részén, valószínűnek tartom, hogy a szárazság, mint stresszforrás ugyancsak jelentős limitáló tényező, így annak valamely paramétere is jó predikciós értékű lehet az areaperem jóslásában. (4) Feltételezem, hogy a Woodward (1988) által évelő növényekre igazolt összefüggés alapján a vegetációs periódus hőösszege (a továbbiakban: TSUM) és a téli átlagos leghidegebb hőmérséklet (a tél „keménysége”) is jelentős hatással lehet a *V. album* elterjedésére (azaz a „túl meleg” és a „túl nagy kontinentalitás” is).

4.1.1. Vizsgálati terület

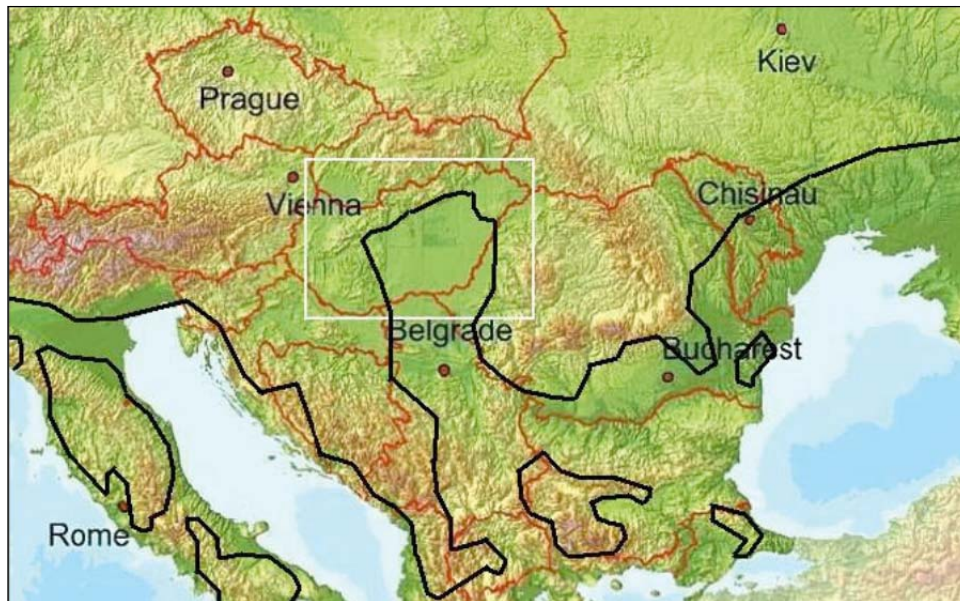
Vizsgálati területem a pannon flóratartományon belül, annak magyarországi részére korlátozódik (4. ábra). Itt is az areaperem kétoldali, 50-50 km széles sávjára fókuszáltam, így Nyugat- és Délnyugat-Magyarországot kevésbé vettem figyelembe, mivel ettől a sávától távol helyezkednek el. Az ország topográfiai szempontból kevésbé tagolt, területének kevesebb, mint 3 %-a fekszik magasabban 300 m-nél, így orográfiai hatásokkal kevésbé kell számolnunk.



4. ábra. A fehér és a sárga fagyöngy elterjedése Magyarországon + a vizsgálatba vont meteorológiai állomások elhelyezkedése

Magyarország területén átvezet a *V. a. album* areájának déli pereme, mely – megfelelően a Balkán és a Kárpát-medence orográfiai hatásainak –

nem kelet-nyugati lefutású (5. ábra). Ez az alfaj a Balkán, az Appennini- és Pireneusi-félsziget bizonyos részein Magyarországnál jóval délebbre is eljut.



Ezekben a régiókban azonban már csak a hegyekben fordul elő, plakor és kollin körülmények között nem él (Jalas & Suominen 1976, Kahle-Zuber 2008). A tanulmány a Balkán közepe és Nyugat-Magyarország közti „üres félsziget”-re és annak peremeire fókuszál, ahol az alfaj hiányzik.

5. ábra. A *V. album* kárpát-medencei elterjedésének tágabb környezete

A pannon flóratartomány a legtöbb gazdanövény elterjedésének középtájára esik, azok széles skálája, tömeges előfordulással áll rendelkezésre a *V. a. album* számára. Így ezek lokális vagy szélesebb körű korlátozott hozzáférhetősége, mint limitáló tényező nem jöhet számításba. Ehhez még hozzáadható a gazdafákat jelentő nyár- és akácültetvények kiterjedt mivolta (az akác a legnagyobb területet borító fafaj Magyarországon - sajnos). Gyümölcsösök is nagy kiterjedésben fordulnak elő, bár a gyümölcsfák relatív fontossága gazdafaként jóval kisebb itt, mint például az Egyesült Királyságban (Briggs 2011). Valószínűleg nem jelentéktelen az elterjedés szempontjából az sem, hogy a *V. a. album* az útmenti fasoroknak is gyakori lakója. Természetes élőhelyei – többek között – a sík- és dombvidéki ligeterdők, ahol a *Fraxinus*, *Populus*, *Salix* és *Betula* fajok gyakoriak.

Az Alföld nagy részéről a *V. album* valamennyi alfaja hiányzik, és innen tovább déli irányban, Szerbiában is, a Balkán északi dombjai között. Magyarországon a fehér fagyöngy-mentes terület makroklimatikus erdősztyepp, melynek klímáját a januári -1,0 – -3,0 °C és júliusi 21,0 – 22,5 °C, valamint az évi közepes hőingás 22,0-24,5 °C intervalluma jellemez. Az

éves csapadék 480-590 mm, júniusi csúccsal. A Bagnouls és Gaussen (1957) által definiált szemi-humid periódus alakul ki késő nyáron, ami 2-4 hónapig tart, és mely az erdősztyepp-klíma alapvető indikátora. A legalacsonyabb havi csapadékösszeg – ez is kontinentális karakter – a januártól áprilisig tartó négyhónapos intervallumra esik. A *V. a. album* hazai elterjedése két klimatikus típusba sorolható első közelítésben: (1) a Kárpát-medence nyugati részén melegebb nyarak és enyhébb telek jellemzőek, évi két csapadékcúccsal, melyek közül a második, az őszi, szubmediterrán hatás. Néhol gyenge nyári szemi-humid időszak is van, de hatását elnyomja az év többi részében bőséges csapadéktöbblet, ilyen pl. Pécs (egyébként zárt erdő) klímája is; (2) a pannon elterjedési terület északi részén valamivel hűvösebb nyarak és jóval hidegebb telek jellemzőek, általában az éves hőingás is nagyobb valamelyest, az évi csapadékcúcs határozottan a nyár elejére esik. Mindkét altípus zárt erdő klímának tekinthető, de az adatok jobban szórnak, mint az areán kívül eső területek mérőállomásaié. A fagyöngy-lakta területek januári középhőmérséklete $-1,0 - -4,0$ °C közé esik, a júliusi $17,0 - 22,0$ °C közé. Az évi közepes hőingás értéke $21,0 - 24,0$ °C. Az évi csapadék mennyisége 570-900 mm, de 650 mm-nél több csapadék Magyarországnak csak egy meglepően kis részén esik, az Alpokalján és a magasabb hegyvidékeken.

A téli hőviszonyok tekintetében a pannon flóratartomány nagy része a '7' USDA téli zordsági zónába esik (az évi leghidegebb átlagos várható értéke -17 és -12 °C közé esik). A terület északkeleti kb. egynegyede már a 8-ba tartozik (az évi leghidegebb átlagos várható értéke -23 és -17 °C közé esik, bár a globális melegedés miatt átalakulóban van itt is a 7. kategória felé). Ez a hidegsarok érint fagyöngyös és anélküli területeket is. Az erdősztyepp zóna, ahol a fehér fagyöngy hiányzik, Észak-Magyarországnál melegebb nyarakkal és Nyugat-Magyarországnál hidegebb telekkel jellemezhető szárazságán túlmenően.

4.1.2. A vizsgált faj

A *V. a. album* autökológiájának taglalásánál érdemes arra tekintettel lenni, hogy mely tényezők hathatnak leginkább regionálisan vagy nagyobb léptékben az alfaj elterjedésére. E tekintetben a terjesztők, gazdanövények és az esetleges kompetitor regionális viszonyai érdemelnek különös figyelmet. A „terjesztő ágens” nálunk a léprigó (*Turdus viscivorus*) és más rigófajok, különösen a fenyőrigó (*Turdus pilaris*), miképp kontinentális Európa nagy részén. Nyugat-Európában és a Földközi-tenger medencéjében ezt a szerepet egyre inkább a barátposzáta (*Sylvia atricapilla*) veszi át (Briggs 2011). A kontinentális Európa nagy részén, így a Kárpát-medencében is, a barátposzáta vonuló (Mokwa 2009), nálunk költési és egyéb előfordulásai – egyelőre – késő március és október közepe közé esnek. A fehér fagyöngy

érése ezzel szemben novemberben kezdődik és május elejéig tart (Kahle-Zuber 2008), azaz a barátságosabb a bogycsőr fő terjesztési időszakában hiányzik a régióból. Dél-Európából más terjesztő madarakat is jelentettek (Mellado & Zamora 2014), nálunk lokálisan és esetleg fontos szerepe nem ezeknek a fajoknak /pl. a vörösbegynek (*Erithacus rubecula*)/ van, hanem a csonttollúnak (*Bombycilla garrulus*), mely több ezres, több tízezres csapatokban jelenhet meg inváziószerűen (és Dél-Európáig ezek a csapatok nem jutnak el). Ezek a megjelenések azonban rendszertelenek, emiatt lehetséges, hogy jelentős mértékben nem alakíthatják a fagyöngyfélék areáját a Kárpát-medencében. A rigófajok (különösen a fenyőrigó) rendszeresebbek, eloszlásuk is egyenletesebb, különböző térléptékekben vizsgálva is.

Vizsgálati területünkön a másik európai elterjedésű fagyöngyfélé, a *Loranthus europaeus* is él, ráadásul hozzávetőleg ugyanott, ahol a fehér fagyöngy is (4. ábra). Teljesen eltérő gazdanövényeik miatt azonban az interspecikus kompetíció alacsony, fizikailag nem fordulnak elő egymás mellett, egymás közvetlen közelében. A verseny egyedül a terjesztő madárfajok kegyeiért folyhat. Ebben valószínűleg a fehér fagyöngy a hatékonyabb: örökzöld megjelenése miatt már messziről feltűnik lombhullató gazdáinak ágain egy táplálékot kereső rigó vagy épp rigócsapat számára. A sárga fagyöngy ezzel szemben a tömeges és egyenletes megjelenésben bízhat. A hazai lomberdők többségének uralkodó fái a tölgyfajok (voltak), azaz számára a gazdanövények többé-kevésbé egyenletes eloszlásban rendelkezésre álltak természetes viszonyok között, sokkal inkább, mint a speciális társulásokhoz (pl. vízfolyások partja) vagy pionír gazdafajokhoz (mint a nyírfafélék) kötődő fehér fagyöngy esetében.

Regionális léptékben a *V. a. album* mégis többé-kevésbé egyenletes eloszlásban jelentkezik. Tapasztalataim szerint areája szélei felé az állomány sűrűsége általában érezhetően csökken, és gyakran a rendszeres előfordulástól viszonylag távol is előfordulnak egyedek, kisebb egyedcsoportok, akár kilométerekre is. A sárga fagyöngy elterjedésének határvonala általában élesebben rajzolódik ki. Ezt a gazdanövények eltérő eloszlása éppúgy magyarázhatja, mint a terjesztés során fellépő eltérő vizuális inger, melyet a két faj nyújtani képes a terjesztő rigófajok számára.

A fehér fagyöngy (és rokonai) esetében az areán belüli eloszlás terén mindenesetre bizonyos szintű aggregációt kimutattak. Ez 4-5 km-nél nagyobb mintázati léptékben a vegetáció szerkezetén vagy abiotikus faktoron múlik elsősorban, 1 km alatti léptékben viszont a terjesztő madaraktól (Aukema & Martínez del Rio 2002, Mellado & Zamora 2015, Rist et al 2011) függ. Fentiekből következik, hogy az összefüggő elterjedéstől 5 km-nél távolabb eső izolátumok esetében a vegetáció vagy fontos abiotikus faktorer megváltozása már felléphet. Ezt azonban csak akkor érdemes tekintetbe venni, ha az adott izolátum kellően nagy és kellően stabil. A legtöbb általam

nyomon követett, izolált előfordulás nem ilyen, egy-két egyedből áll, és nem ritkán néhány év alatt felszámolódik. A fontosabb izolátumokat a 4. ábra térképe feltünteti.

4.1.3. Anyag és módszer (felhasznált adatok, adatfeldolgozás)

3.1.3.1. *V. a. album* adatok

A *V. a. album* area-térképezése publikált florisztikai adatokon (Baltazár et al. 2017, Bartha & Mátyás 1995, Bartha et al. 2015, Boros 1926, Kovács & Molnár 1981, Nagy 2007, Roth 1926, Soó 1937a, Soó 1937b, Soó 1938, Szujkó-Lacza & Kovács 1993, Tuba et al. 2008, Tubeuf 1923, Varga 2013, Varga et al. 2014, Vojtkó 2001) és saját megfigyeléseken (több száz lokalitásra vonatkozó adat) alapult. Stabil areaperemet feltételezve összegeztem az adatokat a 4. ábra térképén. Az elterjedés digitalizálása ArcView 3.1. verzióval, geokoordináták felhasználásával történt. Az elkészült térkép jól egyezik az elmúlt évtized más publikált eredményeihez (Bartha et al. 2015, Hungarian FLORA database, Varga et al. 2014).

Az olyan *V. a. album* előfordulásokat, melyek 5-10 km-re, vagy távolabb esnek az összefüggő elterjedéstől, nem vettem figyelembe a további kalkulációknál (egy ellenőrző számítást kivéve). Megfigyeléseim szerint a legtöbb ilyen nem marad fenn stabilan, és nem válik további terjeszkedés kiindulópontjává – az elmúlt három évtizedben az Északkelet-Alföldön egyetlen ilyen sem tapasztaltam.

3.1.3.2. *Klimatikus adatok*

Két forrást használtam az adatok beszerzéséhez. Először a már régi, de rendkívül sok (több száz) meteorológiai paramétert tartalmazó Kakas (1967) féle adatbázisból válogattam, mely a hazai meteorológiai állomások 1901-1950 közti méréseit tartalmazza. Másodsorban internetes forrást választottam, ami sokkal aktuálisabb adatokat tartalmaz, igaz, jóval kevesebb meteorológiai paraméterre (Haylock et al. 2008, <http://www.ecad.eu/>), ez az Európai Klímaértékelési Adatbázis (European Climate Assessment & Dataset, ECAD). Előnye az ingyenes hozzáférés. Mintegy 2300 mérőállomás adatain alapul és a szükségszerű interpolációkat minőségellenőrző algoritmusoknak vetették alá. Alkalmazása széleskörű, hazai (Nagy 2015) és külföldi kutatók is használták és használják. Ez az adatbázis E-OBS grid alapú, melynek felbontása 0,25°. Az adatok 1950-2010 közöttiek, és nem összevontak, hanem napi értékek: átlag, minimum és maximum hőmérséklet, napi csapadékmennyiség és napi átlagos légnyomás. A napi adatokat havi felbontásba vontam össze további vizsgálatainkhoz.

A régebbi, 1900-1950-es intervallumú adatbázissal kezdtem az elemzéseket. Első lépésben 21 olyan mérőállomást választottam ki, melyek – legalábbis első megközelítésben – kellően reprezentálják a *V. a. album* areáján belül (12 állomás) és azon kívül (9) a lehetséges elhelyezkedést, ugyanakkor kellően sok paraméterről tartalmaznak folyamatos adatsort. Ezt követően kalkulációimat megismétltem az E-OBS adatokra is, hogy a két adatbázis összehasonlítását elvégezhessem (6. ábra). Mint majd látni fogjuk, a Kakas (1967) féle adatbázisból összegyűjtött klimatikus paraméterekből statisztikailag – szerencsére – azok bizonyultak igazán relevánsnak, melyek az E-OBS alapadatokból is levezethetők, így az időben elkülönülő források összevetésének valóban nem volt érdemi akadálya. Végezetül az E-OBS adatbázisból minden olyan 0,25°-os grid adatait vettem, melyek legalább egyik sarka vagy keskeny pereme a *V. a. album* areaperemétől 10-20 km-nél nincs távolabb, de maga az areaperem nem vezet át a grid területén. Összesen 53 db ilyen grid van, 31 az areán belül, és 22 amelyik kívül helyezkedik el. Ezzel a vizsgálatunk robusztusságát szándékoztam tesztelni, mivel ez két, olyan extrém módon leválogatott adathalmazt jelent, melyek térben nem fednek át, mégis, a grid szemcsemérete adta lehetőségek között a létező legközelebb esnek egymáshoz, átlagosan 20-30 kilométer távolságra, azaz 0,25°-ra (6. ábra). Ha a különbség a két adathalmaz között még mindig értékelhető, akkor a választott eljárás nagy valószínűséggel jó, és a választott klimatikus paraméterek térbeli változása meggyőzően egybeesik az areaperemmel, és azok nagy valószínűséggel limitáló hatásúak is a fehér fagyöngy elterjedésére.

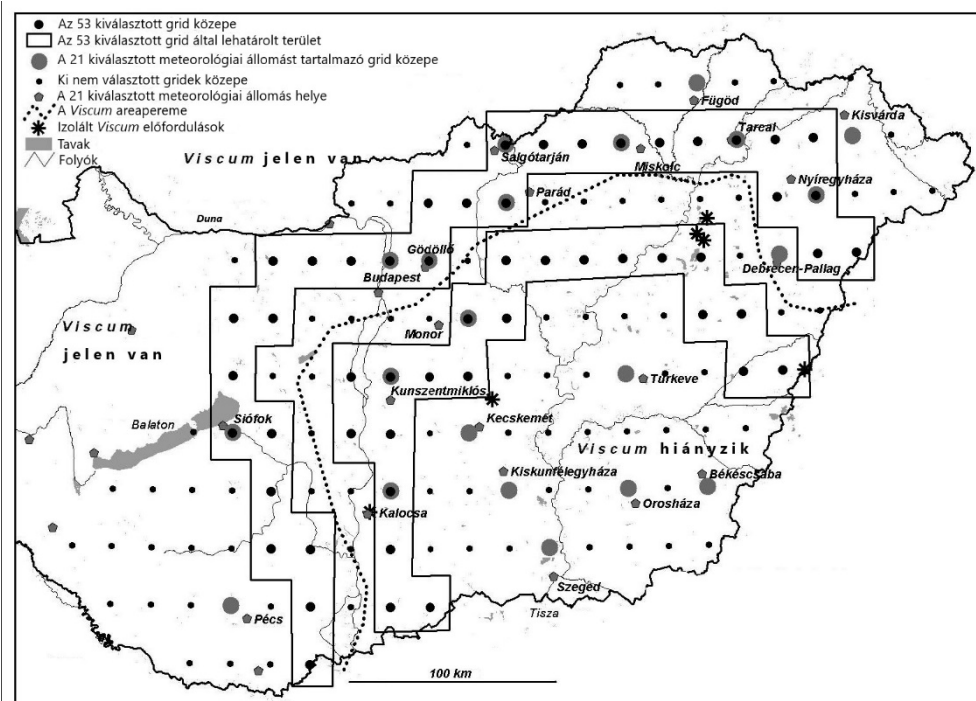
Első analízisemhez (1901-1950-es adatok, 21 mérőállomás) hét változót választottam: (1) júliusi középhőmérséklet; (2) évi közepes hóingás; (3) a vegetációs periódus (itt egyszerűsítve, márciustól novemberig) hőösszege; (4) átlagos évi extrém minimum hőmérséklet; (5) átlagos évi extrém maximum hőmérséklet; (6) júliusra számított Gaussen-Bagnouls ariditási index; végül (7) átlagos 14.00 órai relatív páratartalom júliusban.

1. Júliusi középhőmérséklet

A legmelegebb hónap, a július középhőmérséklete (a továbbiakban: T_7) a déli areaperemen jelentős hatású lehet a fehér fagyöngy elterjedésére nézve (Skre 1979, Jeffree & Jeffree 1996).

2. Évi közepes hóingás

Irodalmi adatok alapján a *V. a. album* termoszférájára tekintettel az alfaj (és valószínűleg maga a faj is) nem fordul elő olyan kontinentális területeken, ahol ennek értéke a 25-26 °C-ot meghaladja (Iversen 1944, Skre 1979, Jeffree & Jeffree 1996). A Kárpát-medence legszélsőségeesebb értékei (24,0-24,5 °C) már ehhez közel esnek. Mivel kalkulációmban T_7 rögzített paraméter, az évi közepes hóingás tulajdonképpen a januári középhőmérsékletről is hordoz információt.



6. ábra. A fehér fagyöngy magyarországi elterjedése, valamint az elemzéshez használt E-OBS gridek és meteorológiai állomások

3. A vegetációs periódus hőösszege (TSUM)

A TSUM fontossága a növényfajok termoszférájának karakterizálásában általában fontos, amint azt Woodward (1988) megmutatta, javasolva széles körű agrometeorológiai alkalmazását. Tanulmányomban a március 1. és november 30. közti napi középhőmérsékletek összegeként számoltam ki. Úgy tekintettem, hogy ez az intervallum közelíti a vegetációs periódust, mely definíció szerint azt az időszakot jelöli, amikor a napi átlaghőmérséklet 5°C fölött van (Magyarországon márciusban kb. 2 héttel később kezdődik, novemberben 2 héttel hamarabb ér véget, mint az általam választott intervallum, de a melegedés miatt valószínűleg eleve szélesedőben van).

4. Átlagos évi extrém minimum hőmérséklet (tél zordsága)

Az élő növényfajok általában érzékenyebbek erre a paraméterre, mint a hideg időszak hőmérsékleti átlagaira (Woodward 1988). A Kárpát-medence kontinentális jellege miatt a tél zordsága fontos szereppel bírhat a fehér fagyöngy elterjedésében annak ellenére is, hogy a déli areaperemről van szó. Az átlagos évi extrém minimum hőmérséklet fontosságát tükrözi a szélesen alkalmazott USDA tél-zordsági rendszere, melynek a tél keménységi zónabeosztási térképeit (Plant Hardiness Zone Maps) globálisan, sokszor magas szintű döntések megalapozásában is használják.

5. Átlagos évi extrém maximum hőmérséklet

Kulcsfontosságú lehet ez a paraméter, alapvetően közvetlen hatásai miatt (hőstressz), és tekintettel a déli areaperemre. Erősen korrelál a legmelegebb és leghidegebb hónap átlaghőmérsékletével is, ám hatásmechanizmusa mind élettani, mind dinamikai szempontból teljesen más (Schultze et al. 2019a).

6. Júliusra számított Gaussen-Bagnouls ariditási index (I_A)

Második életévében a *V. album* magonc primer hausztóriumra eléri a gazdanövény másodlagos xylemjét (Kahle-Zuber 2008). Innentől kezdve a fagyöngy vízellátása már nem a környezettől, hanem a gazdanövényről függ. A fiatal magonc azonban érzékeny a vízellátásra, amíg el nem éri a gazda edényrendszerét (Mellado & Zamora 2014). A 2 évesnél idősebb *V. album* egyedek hausztóriumukon keresztül folyamatos vízellátást kapnak a gazdanövényről (Kahle-Zuber 2008), viszont emiatt a gazdanövény állapotára érzékenyek, mivel nagyobb negatív vízpotenciált kell tolerálniuk, mint a gazdafának (Glatzel & Geils 2009). A vízellátáshoz kötődő klimatikus faktorok a Kárpát-medencében különösen fontosak lehetnek, mivel a pannoni flóratartomány középső része erdősztyepp- és nem erdőklíma. A csapadékadatok önmagukban elégtelenek a vízellátás egzakt mérőszámaként, mivel a párolgás hőmérséklet-függő. Az ariditási indexek informatívabbak, melyek közül a *Gaussen-Bagnouls ariditási index*-et (a továbbiakban: I_A) választottam, ami egyenlő a $P/2T$ kifejezéssel, ahol P átlagos csapadékösszeget jelent mm-ben (leggyakrabban havi összeg), T átlagos középhőmérsékletet °C-ban. Az index egyik nagy előnye, hogy nem csak egy évre ad egyetlen vízellátottsági értéket, hanem változtatható az időintervallum, amikorra vonatkozik. Az index alapján a vizsgált periódus osztályozható humid (ha $I_A > 1,5$), szemi-humid (ha $1,5 > I_A > 1,0$) és arid (ha $I_A < 1,0$) kategóriákba (Bagnouls & Gaussen 1957). Leegyszerűsítve, a mérsékelt övben egy adott terület erdőklímájú, ha minden hónap humid, és erdősztyepp, ha az év egy szignifikáns hosszúságú periódusa (2 vagy több hónap) szemi-humid. Ezt az ariditási indexet a Walter-Lieth klímadiagram is beépíti (Walter & Lieth 1960). A teljes éven belül júliust, mint a kárpát-medencei viszonyok között átlagosan legszárazabb hónapot vettem figyelembe, így használatára a továbbiakban I_{A7} jelöléssel hivatkozom.

7. Átlagos 14.00 órai relatív páratartalom júliusban

A transpiráció mértékét nem csak a hőmérséklet, hanem a víz-egyensúly, a szél és a relatív páratartalom is befolyásolja. Az amúgy is legszárazabb és legmelegebb júliusi relatív páratartalom kora délutáni (a nap legforróbb időszaka) értékét választottam, mivel értékei az egész év során ilyenkor a legalacsonyabbak, hiánya ilyenkor számíthat a legerősebben.

3.1.3.3. Statisztikai értékelés

Lineáris diszkriminancia analízist alkalmaztam annak érdekében, hogy a meteorológiai paraméterek olyan lineáris kombinációját találjam, ami jól elkülöníti a *V. a. album* areáján kívül és belül eső meteorológiai állomásokat. Kanonikus megközelítéssel dolgoztam, amennyiben az osztályok előre meghatározottak („fagyöngyös” és „fagyöngy nélküli” osztályok) és az adatok egységes halmazt képeznek bármilyen előzetes csoportosítás nélkül. A diszkriminancia analízis széles körben használt ökológiai vizsgálatokban, olyan kérdések megválaszolására is, mint jelen vizsgálaté, azaz annak megállapítására, hogy mely környezeti faktorok szabják meg az aktuális elterjedést (Hocker 1956, Williams 1983). Számításaimat SPSS 21 statisztikai szoftverrel végeztem.

4.2. Eredmények

A *Viscum album* esetében a 3.1-ben említett ACH az egyedsűrűség csökkenéseként jelentkezhet az areaszegély irányában. Tapasztalataim szerint ez az areahatár terepi térképezését nehezíti.

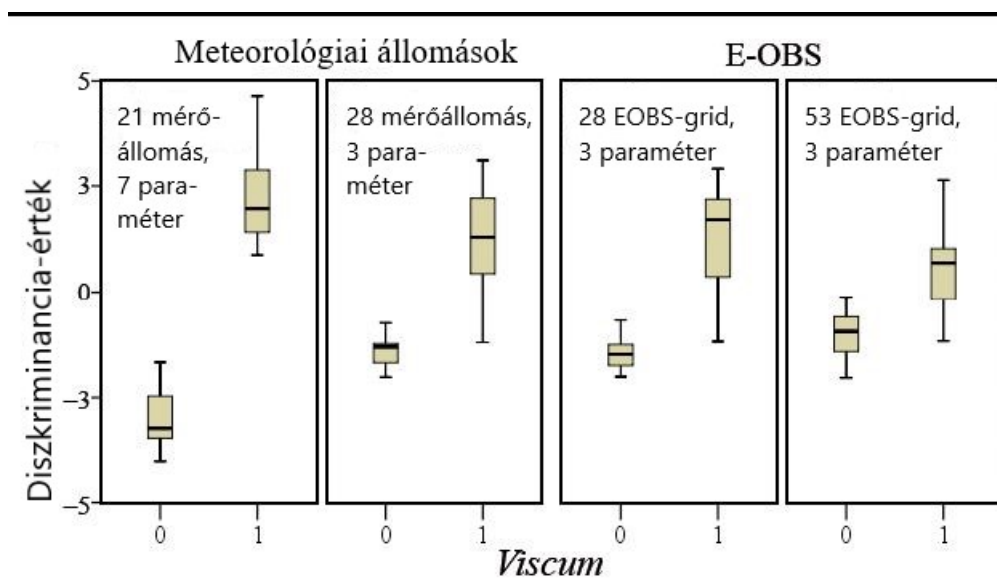
A 21 meteorológiai állomás (4. ábra) 1901-1950 közti adatait tekintve, a hét vizsgált paraméterből négy különbözött szignifikánsan a *V. a. album* areáján kívül és belül ($t_s > 3,34$; $p_s < 0,01$). Azokon az állomásokon, melyek a *V. a. album* előfordulási területén belül esnek, jobb a júliusi klimatikus vízmérleg, azaz nagyobb az I_{A7} értéke ($M = 1,48$; $SD = 0,17$, összehasonlítva a fagyöngytelenekkel, ahol $M = 1,15$; $SD = 0,06$). A továbbiakban M jelentése átlag (mean), míg SD a tapasztalati szórás (standard deviation). A további eltéréseket jelzi, hogy (1) a „fagyöngyös” állomásokon hűvösebb a július a T_7 értéke szerint ($M = 20,57$; $SD = 0,76$ vs. $M = 21,81$; $SD = 0,35$). Alacsonyabb a vegetációs periódus hőösszege (TSUM) ($M = 3564,00$; $SD = 205,92$ vs. $M = 3846,67$; $SD = 91,55$). Alacsonyabb az átlagos évi extrém maximum hőmérséklet ($M = 34,54$; $SD = 0,69$ vs. $M = 35,41$; $SD = 0,42$). Az átlagos évi extrém minimum hőmérséklet, az évi közepes hőingás és a júliusi, 14.00 órai relatív páratartalom nem különbözik szignifikánsan.

A diszkriminanciafüggvény szignifikáns kapcsolatot írt le a csoportok (a fagyöngyös és a fagyöngytelen meteorológiai állomások csoportja) és a változók között ($\lambda = 0,12$; $p < 0,01$), mely a csoportok közti variancia 88%-át magyarázza (7. ábra). A struktúramátrix elemzése alapján a 7 változó közül 3 bírt igazán meggyőző jóslási erővel, az aszályindex (0,495), a júliusi átlagos középhőmérséklet (-0,381), és a vegetációs hőösszeg (-0,326) (1. táblázat). A kategorizálás a meteorológiai állomások valós és jóslt fagyöngy-státusza között tökéletes együttjárást eredményezett, a 21 állomást a diszkriminanciafüggvény 100%-os jóssággal, a valóságnak megfelelően osztályozta.

1. táblázat. A változók korrelációja a diszkriminanciafüggvénnyel

IA7	0,495
T7	-0,381
TSUM	-0,326
Átlagos évi extrém maximum hőmérséklet	-0,285
Évi közepes hóingás	-0,109
Átlagos 14.00 órai relatív páratartalom júliusban	0,085
Átlagos évi extrém minimum hőmérséklet	-0,052

A 7. ábrán látható dobozdiagramok az előbbi és a további három adatelemzés (a következőkben részletezésre kerülő) eredményeit ábrázolják grafikusán. A diagramok közül a baloldali („21 mérőállomás, 7 paraméter”) ábrázolja a fenti elemzés eredményét.



7. ábra. Az elvégzett diszkriminancia-elemzések eredményei dobozdiagrammokon. A bal oldali dobozok a fagyöngytelen, a jobb oldaliak a fagyöngyös területekről származó adatokból számított diszkriminancia-értékek és azok szórásai.

Ezt az osztályozást érhetik kritikák. Először is, elég alacsony mintaelemszámmal (21 meteorológiai állomás) dolgoztam, mivel a figyelembe vett 7 változó tekintetében adatbázisom limitált volt. Másodsor, ezek a régebben publikált meteorológiai kézikönyvből (Kakas 1967) származnak, az 1901-1950 közti intervallumból valók. A *V. a. album* elterjedésének jelen állapota szerinti, a múltbéli meteorológiai adatok alapján való sikeres osztályozása esetleg a véletlen műve, vagy más szempontból

hibás. A kételyt valamelyest mérsékli, hogy a hosszabb életű évelő növények reagálása a környezeti változásokra több évtizedes lefutású, késleltetésű lehet, hosszú életű fajoknál évszázadokról is beszélhetünk. Céлом volt ezért, hogy a mintaelemszámot növeljem és aktuálisabb meteorológiai adatokat használjak.

Első lépésként megismételtem az osztályozást a három legerősebb ($\pm 0,3$ feletti korrelációs értékű) prediktorra, azaz a struktúra-mátrix alapján az I_{A7} , T_7 és a TSUM paraméterekre. Erre a kevesebb paraméterre Kakas (1967) táblázataiból további hét állomás adataival növelhettem saját adatbázisom méretét. A diszkriminanciafüggvény újra szignifikáns kapcsolatot írt le a fagyöngyös és a fagyöngytelen meteorológiai állomások csoportja, valamint a változók között ($\lambda = 0,35$; $p < 0,01$), mely a csoportok közötti variancia 65%-át magyarázza (7. ábra, '28 stations, 3 parameters'). A struktúra-mátrix alapján mindhárom paraméter szignifikáns bejósolási erejű. Azokon az állomásokon, melyek körül a *V. a. album* jelen van, nagyobb az I_{A7} értéke (kisebb az ariditás), hűvösebb a július és kisebb a TSUM értéke. A kategorizáció a meteorológiai állomások valós és jósolt fagyöngy-státusza között már nem tökéletes együttjárású, de még majdnem az, a 28 állomásból 25 (88 %) megfelelő módon lett osztályozva.

Második lépésként a leszűkített három paraméterre az E-OBS adatbázist vizsgáltam, az 1950-2010 közti időintervallumra. Azokat a $0,25^\circ$ -os grideket vettem figyelembe, melyek átfednek az előző számításba bevont 28 meteorológiai állomással. A diszkriminanciafüggvény hatékonysága megegyezett az előző számításával, azaz szignifikáns kapcsolatot írt le a fagyöngyös és a fagyöngytelen gridek csoportja, valamint a változók között ($\lambda = 0,35$; $p < 0,01$), mely itt is a csoportok közötti variancia 65%-át magyarázza (7. ábra, '28 grids, 3 parameters'). A továbbiak is alapvetően egyeznek az előző számítás eredményeivel. A struktúra-mátrix alapján mindhárom paraméter szignifikáns bejósolási erejű, és a független változók predikciós ereje is nagyon hasonló a meteorológiai állomásokéhoz, leszámítva a TSUM paramétert (2. táblázat). Azokon a grideken, melyek körül a *V. a. album* jelen van, nagyobb az I_{A7} értéke (kisebb az ariditás), hűvösebb a július és kisebb a TSUM értéke is. A kategorizáció a gridek valós és jósolt fagyöngy-státusza között újra majdnem tökéletes együttjárású, a 28 gridből itt is 25 lett megfelelő módon osztályozva. Az előző, 1901-1950 közti és az utóbbi, 1950-2010 közti időszakra számított eredményeket a független paraméterekre a 2. táblázat hasonlítja össze. A paraméterek predikciós ereje mindkét esetben ugyanaz: az I_{A7} a legjobb, a T_7 közepes predikciós erejű, a leggyengébb a TSUM.

2. táblázat. A változók korrelációja a diszkriminanciafüggvénnyel 28 meteorológiai állomás 190-1950-es és a velük átfedő 28 E-OBS grid 1950-2010-es adatai alapján.

	Meteorológiai állomások	Átfedő E-OBS gridek
IA7	0,927	0,924
T7	-0,826	-0,767
TSUM	-0,332	-0,715

Végezetül, hipotézisem legszigorúbb próbájaként azt is megvizsgáltam, hogy a *V. a. album* areájának határvonala mentén húzódó azon fagyöngyös és fagyöngytelen grideket is osztályozni tudom-e a három leválogatott meteorológiai klímaváltozóval, melyeket nem érint ez a határvonal, viszont szomszédosak azzal, annak belső vagy külső oldalán (6. ábra). Itt egymástól igen kis távolságra eső (átlagosan 0,25°-ra) elhelyezkedő gridek kerültek összevetésre. Amennyiben a diszkriminanciafüggvény a korábbi szignifikáns kapcsolatot írja le a csoportok és a klímaváltozók között, még erősebb támogatást kap az, hogy a kárpát-medencei kontinentális klímán a fehér fagyöngy elterjedését legerősebben az aszály limitálja.

A határvonal két oldalán húzódó grides adatokból (53 grid, ebből 22 fagyöngytelen, 31 fagyöngyös, 6. ábra) származó előbbi prediktorváltozók felvázolt diszkriminanciafüggvény ezúttal is szignifikáns kapcsolatot írt le a csoportok és a prediktorok között. A diszkriminanciafüggvény a variancia 43 %-át magyarázza ($\lambda = 0,57$; $p < 0,01$ mellett, 7. ábra, '53 grid, 3 paraméter'). A struktúramátrix alapján a fagyöngyös grideket a nagyobb aszály-index, azaz kisebb júliusi aszály (0,943), a kisebb júliusi középhőmérséklet (-0,923) és a kisebb vegetációs hőösszeg (-0,713) jellemzi. A diszkriminanciafüggvény az 53-ból 44 gridet (83 %) osztályozott a valóságnak megfelelően. Noha ez a függvény közel sem tökéletesen választja szét a fagyöngyös és fagyöngytelen területeket, az osztályozás még a határszéli területek esetében is elég sikeresnek mondható (7. ábra).

A 7. ábrán feltűnő a fagyöngytelen terület viszonylagos homogenitása mellett a fagyöngyös terület változatossága mind a négy számítás esetében. Ezt magyarázhatja, hogy már előzetesen is két altípusba sorolhattam be a fagyöngyös területek klímáját: a meleg nyarú és hűvös telű, alapvetően dunántúlba és a hűvös nyarú, hideg telű észak-magyarországi.

4.3. Értékelés

Ezidáig a fehér fagyöngy ökoklimáját az area északi, „hideg oldali” szélén vizsgálták, ideértve skandináviai, mint pl. Skre (1979), és orográfiai felső határhoz kapcsolódó (Alpok) Dobberty et al. (2005) tanulmányokat. E kutatások eredményei a tél zordságának fontosságát hangsúlyozzák. Eredményeim igazolják a *V. a. album* klíma-limitáltságát areájának déli

peremén, a pannon flóratartományban ez nem egyszerűen az északi elterjedési szélen régóta ismert hőhiány ellentettje (azaz a túl sok hő), az ariditásnak kulcsszerepe van. Nyilvánvalóan emiatt van az, hogy az areaperem majdnem egybeesik az erdősztyepp és zárt erdő klímájának határvonalával.

Az ariditás mellett, de fontosságában mindig csak azt követően, a túlzott hőellátottság szerepe is igazolódott, elsősorban a júliusi középhőmérsékleté, másodsorban a vegetációs hőösszegé. A Woodward (1988) által élő növényekre kimutatott összefüggés fontosságát nem sikerült igazolnom az extremitások jelentős szerepével kapcsolatban. Az elterjedés széle nem korrelált szorosan sem a várható téli leghidegebb, sem a nyári legmagasabb hőmérsékletekkel, noha a fehér fagyöngy több éves (bokor), hemiparazita. A három legfontosabb klimatikus paraméter viszont az időintervallum és a mintavétel térbeli eloszlásának megváltoztatása esetén is megőrizte jelentős szerepét.

Metodikám újdonsága a szigorú ellenőrzés. A diszkrimancia elemzés eredményeinek próbája során nem az areaperem két oldalán egymástól viszonylag messze eső mintavételeken teszteltem az eljárás során kiválasztott paramétereket (ahogy általában az SDM-ek szokták, pl. Czúcz et al. 2013), hanem épp ellenkezőleg, a mintavételeket minél közelebb helyeztem el egymáshoz az areán belül és kívül, nem megengedve az átfedéseket, és azt sem, hogy a teszteléshez választott mintavételi grideket az area határvonala metszse. Megítélésem szerint a diszkriminanciafüggvény predikciós ereje igazán ezen az úton igazolható. Emiatt javaslom honosítását az SDM-alkalmazásokban is.

Az 1901-1950 közti, meteorológiai állomások adatain alapuló, és az 1950-2010 közti, grid-adatbázison alapuló analízis a klimatikus paraméterek klasszifikációjában nem mutatott érdemi eltérést. Ez alapján arra következtethetünk, hogy a *V. a. album* szempontjából a bioklimatikus kényszerek hatása nem változott meg szignifikánsan az elmúlt évtizedekben, legalábbis az areaperem kb. 50-100 km széles sávjában nem. Tekintettel a júliusi ariditás mindig primer szerepére, valószínű, hogy a hőmérséklet – egyébként egyértelmű – növekedése együtt járt a nyári csapadék növekedésével, ami miatt a vízmérleg többé-kevésbé változatlan maradt. A Magyar Meteorológiai Szolgálat adatbázisa alapján szerkesztett térképek 1981-2016 között a MAT (évi középhőmérséklet, mean annual temperature) kb. 1,3-1,8 °C-os növekedését és 1961-2016 között az évi csapadékmennyiség kb. 0(3)-15 %-os növekedését mutatják az areaperem sávjában. A nyarak csapadékmennyisége – az évszakok között egyedülálló módon – növekedett (bár a forrás szerint nem szignifikánsan) és ez ellensúlyozhatja az egyre nagyobb nyári melegek szárító hatását

(http://www.met.hu/eghajlat/eghajlatvaltozas/megfigyelt_valtozasok/Magyarorszag/).

A vizsgálat hiányosságaként említhető, hogy csak korrelációt, és nem valódi ok-okozati összefüggéseket tekintettem. Az areaperem megrajzolása is önkényes, amennyiben a túlságosan izolált előfordulásokra nem voltam tekintettel. Megvizsgáltam ez utóbbi miatt, hogy a kiejtett lokális, areaperemi előfordulások érdemben befolyásolták volna-e az eredményt. A figyelembe vett mérőállomások közül csak Kecskemét került volna a fehér fagyöngy areáján belülré jelenlegi, azon kívüli státuszához képest. Teszteltem ezt a helyzetet is, de végigfuttatva a diszkriminancia analíziseket, nem tapasztaltam az eredményekben érdemi eltérést. Ezt az ellenőrzési gondolatmenetet és eljárást javaslom honosítani diffúz areaperemek vizsgálatakor más esetekben is.

Eredményeim alátámasztják a Davis et al. (1998) által megállapítottakat az SDM-ek többségének azon hiányosságával kapcsolatban, hogy a különböző klimatikus faktorok fontossága eltérhet egy kellően nagy area különböző pontjain. Hocker (1956) eredményei a *Pinus taeda* esetében már korán igazolták ezt. Mindez – összevetve a fehér fagyöngy északi areaperemi vizsgálatával – egybecseng az ő tapasztalataival.

Az SDM-tanulmányok többsége hangsúlyozza a regionális jellemvonások figyelembevételének fontosságát. A klímaváltozások hatásaival foglalkozó ökológiai tanulmányok jelentős része ennél kisebb térléptékben gondolkozik, mikroökológiai megközelítéssel (Brown 1995), lokális adatgyűjtéssel, majd az eredmények általánosításával, akár a teljes area léptékéig (Walther et al. 2005). Ez hibás interpretációhoz vezethet. Elkerülésének egyik lehetséges módja, ha az area egészéről a vizsgálat szempontjából kellően homogén részterületet határolunk le a bonyodalmat okozó biotikus faktorok (kompetíció, predáció, parazitizmus stb.), az elterjedés feltételezett történeti háttere, valamint az edafikus viszonyok tekintetében.

A *V. a. album* esetében az előzőekből az edafikus faktorok és a kompetíció egyértelmű hiánya és a gazdafajok széles körű elterjedése (a gazda-limitáltság hiánya) megkönnyíti az ilyen homogén részterület-lehatárolást. A fő fagyöngy-terjesztők viszont a nagyobb régiókban eltérnek. Az atlanti tengerpartokon és a mediterrán térségben a barátka (*Sylvia atricapilla*) a meghatározó (Mokwa 2009), ezt a szerepet a léprigó (*Turdus viscivorus*) és a fenyőrigó (*Turdus pilaris*) veszi át a kontinens belseje felé, keleti és északi irányban. A *V. a. album* areáját alapvetően feloszthatjuk ezen az alapon két fő alegységre. Ha még az areaperem elhelyezkedésére is tekintettel vagyunk (északi és déli), reményeim szerint megvalósul az area kellően homogén részterület-lehatárolása, a vizsgálati területem tágabb térségére nézve az alábbi módon: (1) léprigó-terjesztő (kontinentális)

alegység; (1-1) az elterjedés déli pereme; (1-1-1) (esetleg, ha szükséges) pannon flóratartomány (vagy Kárpát-medence).

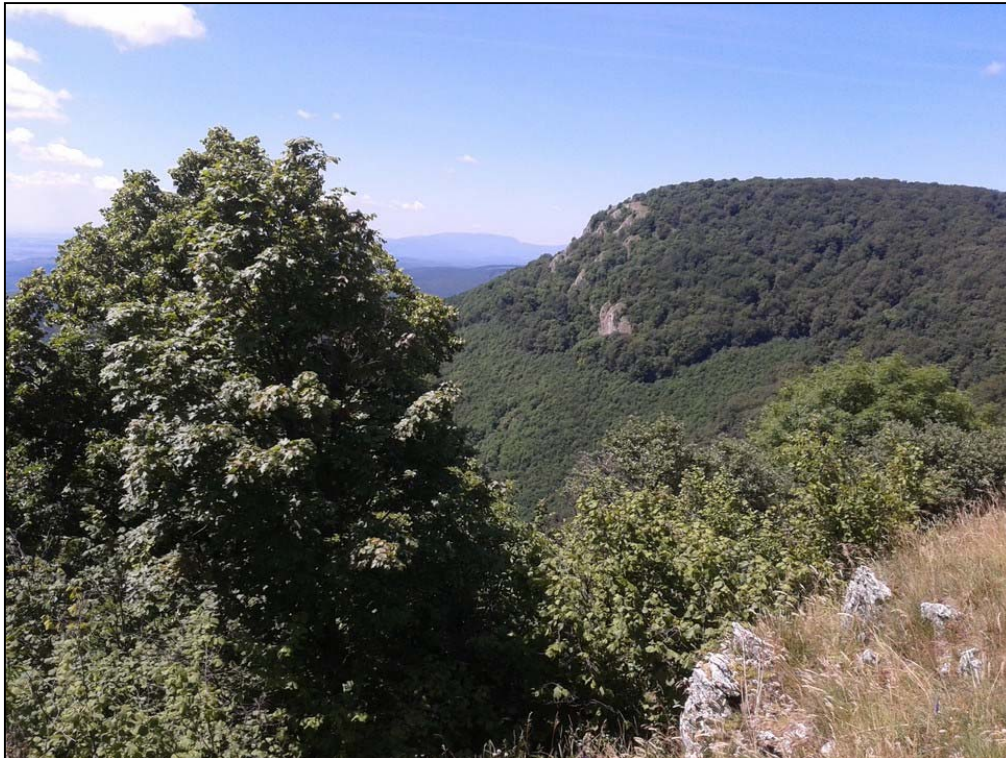
Az eredmények összehasonlítása az area más alegységeivel fokozott figyelmet igényel, például a Kárpát-medencétől távoli előfordulások a makroklimatikusan sztyepp éghajlatú Duna-delta mellett (a Dobruzsai-masszívumon), vagy a Mediterráneum egyes, az év legaridabb periódusára nézve szemihumid, sőt, szemiarid alacsony hegyvidékein egészen más klimatikus és biotikus faktorok hatásával magyarázhatók csak meg.

5. Klimatikus tolerancia (paleobiogeográfia 1): a holocén klímaoptimum átlaghőmérsékletének becslése a Kárpátok és a Kárpát-medence fenyőféléinek recens vertikális elterjedése alapján

A HTM pozitív eltérésének becslése a MAT recens viszonyától (továbbiakban MATD, MAT difference) különböző helyszíneken és különböző metodikájú vizsgálatokban eltérő eredményeket mutat (MacDonald et al. 2000, Marcott et al. 2013). Ez az eltérés a jelentéktelen mértékűtől a + 3-4 °C-ig terjed. Az eredmények eltérnek a HTM kezdetét és hosszát illetően is (Birks 2015a, Jackson & Overpeck 2000). Ezek nem okvetlenül műtermékek, regionális különbségekkel számolni kell, leginkább kontinens-léptékben (Huntley & Prentice 1993). Az észak-atlanti régióban a HTM pozitív hőmérsékleti eltérését a recenstől 2 °C körülre teszik (Marcott et al. 2013). Mogyoró makrofossziliák alapján Észak-Európára a MATD 2,5 °C körül adódott (Seppä et al. 2015). A Baltikumra Huntley & Prentice (1993) már jóval korábban ehhez hasonló értékeket kalkulált (2,0-3,0 °C). Térmodelljük innen déli irányban csökkenő MATD-t mutatott, növekvő bizonytalansággal. Ez a bizonytalansági tendencia a legtöbb újabb, lokálisnál nagyobb léptékű rekonstrukcióban is fennmaradt (BACC Author Team, 2008). Ilyen értelemben a Kárpát-medence már kevésbé szerencsés helyzetben van, túlságosan délre esik. Ráadásul a pannon régió intakt lápokban (korolható tőzeg, növényi makrofossziliák, ¹⁴C analízis lehetősége) szegény (lecsapolások). Az egyéb paleoklimatikus információkat szolgáló proxy adatok, mint a palinológiai (Járai-Komlódi 2000), a pocokhőmérő (Kordos 1987), malakológiai adatok (Sólymos et al. 2002, Sümegi & Krolopp 2000) évgyűrű-vizsgálatok (Falcon-Lang 2005) a hőmérsékleti eltérés becslése tekintetében sokszor elég bizonytalanok. A helyzetet tovább bonyolítja, hogy a pannon régiót – ahogy a jelenben is – átmeneti biogeográfiai hatások (és vegetációzónák) jellemezték (Sümegi & Sándor 2004, Varga 2019b), az extrazonalitás és az edafikus hatások szerepe nagy.

Vizsgálatomban én is a HTM MATD értékét próbáltam rekonstruálni. Ennek lehetséges minimális értékéhez azt vettem figyelembe, hogy az

Északi-Középhegységben (ideértve annak szlovákiai folytatásait az Eperjesi-hegységben és a Gömöri-karszton) a montán bükkösökből természetes körülmények között hiányoznak a fenyő elegyfajok, (Farjon & Filer 2013), azok a kárpáti montán bükkösök fenyőelegy nélküli vikariánsainak tekinthetők (Borhidi 2003) (8. és 9. ábra).

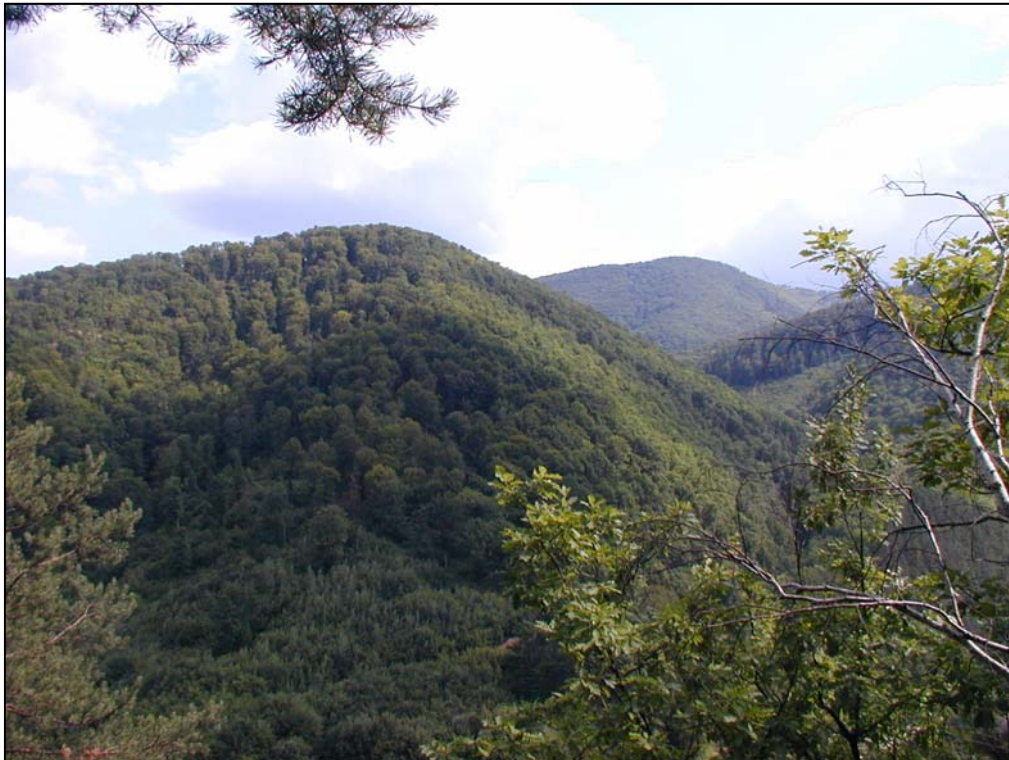


8. ábra. Bükk hegység, a Három-kőről nyugat felé a Tar-kő és háttérben a Kékes-tető. Az Északi-Középhegység egyik legnagyobb montán magasságot elérő vidéke, természetes fenyő-előfordulások nélkül (2016. 07. 10.)

Mindez annak ellenére áll fenn, hogy a csúcsmagasság (kb. 1.100 m az Eperjesi-hegységben), de a tetőrégiók átlagos magassága is (800-1.000 m) klimatikusan lehetővé tenné az *Abies alba*, *Picea abies* jelenlétét. A környező kárpáti hegyvonulatokban elő is fordulnak ebben a szintben (10. ábra), általában az a jellemző, hogy a montán bükkös egyben fenyőelegyes is (Soó 1930).

Az Északi-Középhegység magyar részén csak a tiszafát (*Taxus baccata*) tartjuk a fenyőfélék közül őshonosnak (Vojtkó 2001). Feltételezésem szerint ezt a hiányt az okozhatta, hogy a HTM alatt az Északi-Középhegység tetőszintje már túl meleg volt, így alkalmatlanná vált e fajok számára, azok kipusztultak onnan. Paleobotanikai adatok igazolják, hogy a korai holocénben az erdőalkotó fenyőfajok a térségben még jelen voltak

(Juhász 2005). Eltűnésükhöz a HTM-ben egy minimális MATD értékre tehát szükség volt a recens állapothoz képest, melynél kisebb eltérés esetén ezek a fenyőfélék fennmaradtak volna. Mivel a Kárpátok fő vonulataitól viszonylag izolált középhegységről van szó, a holocén későbbi, hűvösebb időszakában a fenyőfajok (*Abies alba* és *Picea abies*) már nem tudtak átlépni az elválasztó völgyek-medencék barrierjein (11. ábra).



9. ábra. Béli-hegység, a várasfenesi Béla-vár hegyéről nyugatra nézve a központi vonulatok. Magasabb hegység, mint az észak-magyarországiak, de ugyanúgy el van szigetelve a szomszédos Bihar-hegység fenyőerdeitől (a Fekete-Körös kb. 20 km széles völgye által), mint a magyarországi hegységek az Északi-Kárpátoktól. Fenyő itt sem őshonos. (2002. 06. 26.)

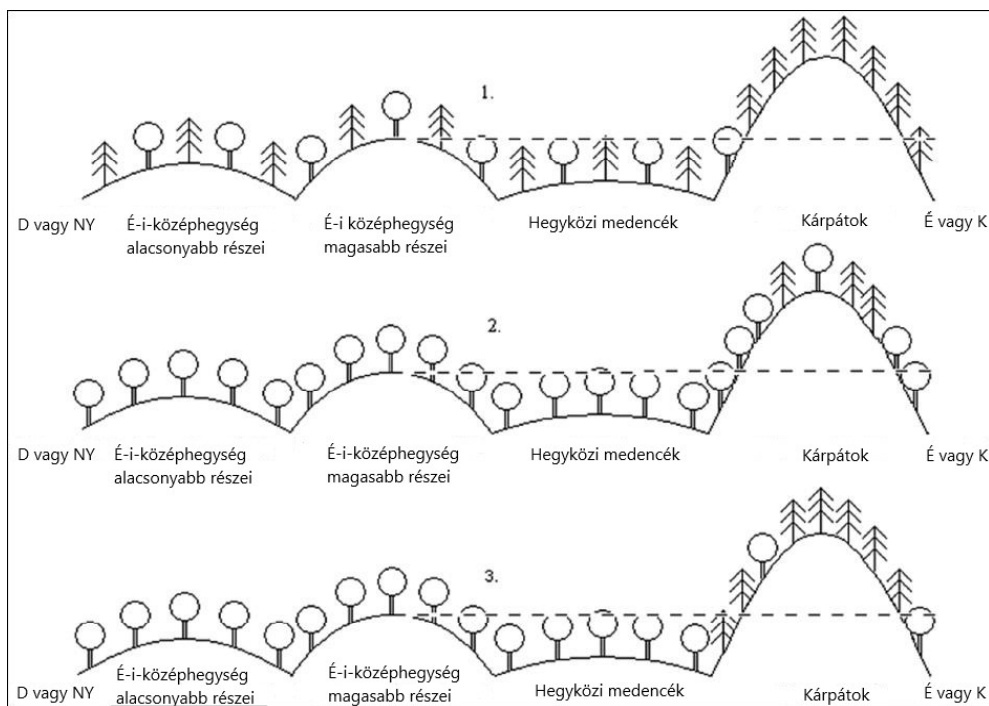
A HTM-eltérés lehetséges maximális értékének meghatározásához a következő jelenség szolgáltatja az alapot. A tágabb értelemben vett Bihar-hegység (pontatlan magyar néven Erdélyi-Szigethegység, a román Apuseni és a magyar Erdélyi-peremhegyvidék már jobb elnevezés) legmagasabb, 1.800 m körüli és azt meghaladó tetőin, csúcsain kiterjedt törpefenyvesek találhatók (Csűrös 1981), a Kárpátoktól teljesen elszigetelten. Az a feltételezésem, hogy ez a HTM időszak MATD pozitív értékének felső korlátját indikálja, amennyiben ezek az izolált *Pinus mugo* állományok – egyre feljebb szorulva ugyan – mégis túléltek a HTM-t, életképes

populációik maradtak fenn, ahonnan aztán a holocén későbbi részében már lefelé tudtak terjeszkedni (12. ábra). Ha a HTM ennél melegebb lett volna, ezek a zónák már nem tudtak volna újraalakulni a bihari „ezernyolcszázásokon”.



10. ábra. Keleti-Kárpátok, a Csomád látképe az Olt túloldaláról, a Súlyom-kőről, nyugat felől (a völgyben Tusnádfürdő). A Csomád kráterpereme 1150-1300 m magasan vezet, az Olt medre 700 m alatt fut, a lucfenyvesek kb. 750 m-ig lehúzódnak. Ez az állapot – legalábbis részben – mesterséges beavatkozás eredménye lehet, de a természetes fenyőelőfordulás alsó határa jóval mélyebben van, mint a 8. és 9. ábra középhegységeinek tetőszintje. (2005. 08. 06.)

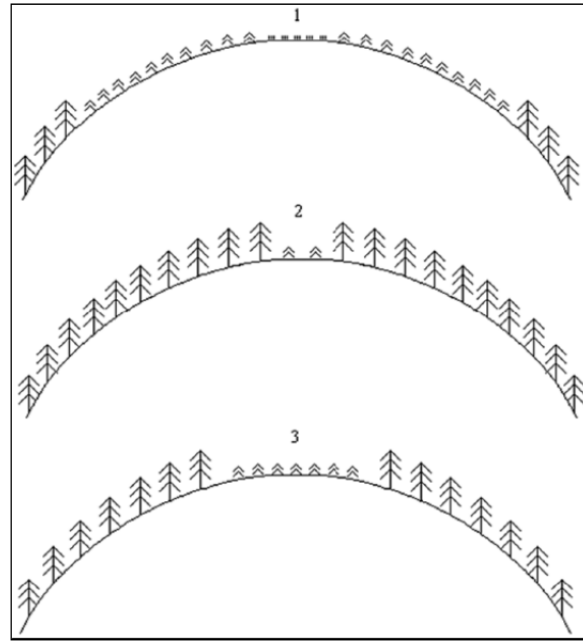
Végeredményben fajok, vegetációtípusok hőmérsékletfüggő elterjedését tekintettem (Tóth et al. 2015). Ezt a hőmérsékletfüggést nem csak a MAT-tal, hanem másféle hőmérsékleti paraméterekkel is meg lehet közelíteni, poláris irányban például előtérbe kerül a maximális (júliusi) havi középhőmérséklet (Sjögren et al. 2015), A 2.2. fejezetben már említett, a vegetációs periódusra vonatkozó 6-7 °C-os minimális átlagos talajhőmérséklet, mint a fahatár globális kritériuma (Körner & Paulsen 2004) mégis az év hosszabb időszakainak átlagos hőviszonyai fontosságát hangsúlyozza.



11. ábra. A Kárpátok és az Északi-Középhegység hipotetikus keresztmetszévénye észak-déli irányban, és a vegetáció változása az elmúlt kb. tízezer évben. 1: *Késő pleisztocén – holocén átmenet*; 2: *HTM*; 3: *Jelenleg*. Szimbólumok: = fenyőerdők; = lombhullató erdők

Domináns, vegetációt meghatározó fafajok lokális túlélésével-kihalásával számoltam, mindig olyan előfordulási helyeken, melyek a vizsgált fajok összefüggő elterjedési területétől izoláltak. A HTM alatt ezek a montán ill. szubalpin fajok visszaszorultak, csökkenésük megközelítette a legkisebb életképes populáció (továbbiakban MVP, minimum viable population) mértékét, így lokálisan kihaltak. Az MVP lehetséges értékeit sokan vizsgálták, de univerzális érték megléte kétséges (Flather et al. 2011). Traill et al. (2007) meta-analízise hajtásos növényekre 2.500-16.000 egyedre hozott eredményként, előbbi szerzők eredménye hasonló, szerintük több, mint 5.000 adult egyed a kritikus érték.

Két földrajzi háttérjelenség áll még kalkulációim háttérében. Az egyik az *adiabatikus hűlés*, a hőmérséklet csökkenése a magasság növekedésével, ami globálisan, a MAT-ra vonatkoztatva 0,65 °C/100 m körüli, bár elég jelentős mért eltérésekkel (0,4-0,98 °C/100 m), utóbbi érték a páramentes levegő adiabatikus hűlése (Stone & Carlson 1979). Az eltérés elsősorban az átlagos légnedvességtől függ, és szélső intervallumai inkább extrém nedves vagy száraz klimatikus viszonyokhoz kötődnek, nem széleskörűek. A 0,65 °C/100 m értéket a troposzférára globális jellemző értéként adják meg.



12. ábra. A tágabb értelemben vett Bihar-hegység legmagasabb csúcsainak vegetációváltozása az elmúlt kb. tízezer évben. 1: Késő pleisztocén – holocén átmenet; 2: HTM; 3: Jelenleg. Szimbólumok: = fenyőerdő; = törpefenyő (*Pinus mugo*) öv; = alhavasi gyepek

Ez alakítja a tropopauzára globálisan jellemző -56 °C -ot (Péczeley 1998), ehhez kapcsolódik a troposzféra változó vastagsága (sarkvidékeken 6-9 km, az egyenlítő körül 15-17 km) is. A másik földrajzi jelenség a *Massenerhebung-effektus*. Eszerint nagy kiterjedésű hegységekben a vegetációzónák magasabban helyezkednek el, mint ugyanott egy izolált hegyen vagy kisebb hegységben. Háttérre még nem kellően tisztázott, a főnhatás, szélfelőli felhőképződés, a kontinentalitás mezoklimatikus léptékű eltérései bizonyosan szerepet játszanak (Collinson 1988). Nem csak izolált hegyeken lép fel, hanem nagy kiterjedésű hegységek szélső sávjában is. Így például a Déli-Alpok felső fahatára 200-300 m-rel alacsonyabban van, mint a Központi-Alpokban (Collinson 1988), a délebbi elhelyezkedés, a mediterrán éghajlathoz közelség ellenére is. Újabban több biogeográfiai tanulmány is tekintettel van erre a jelenségre (Paus & Haugland 2017).

5.1. Módszertan

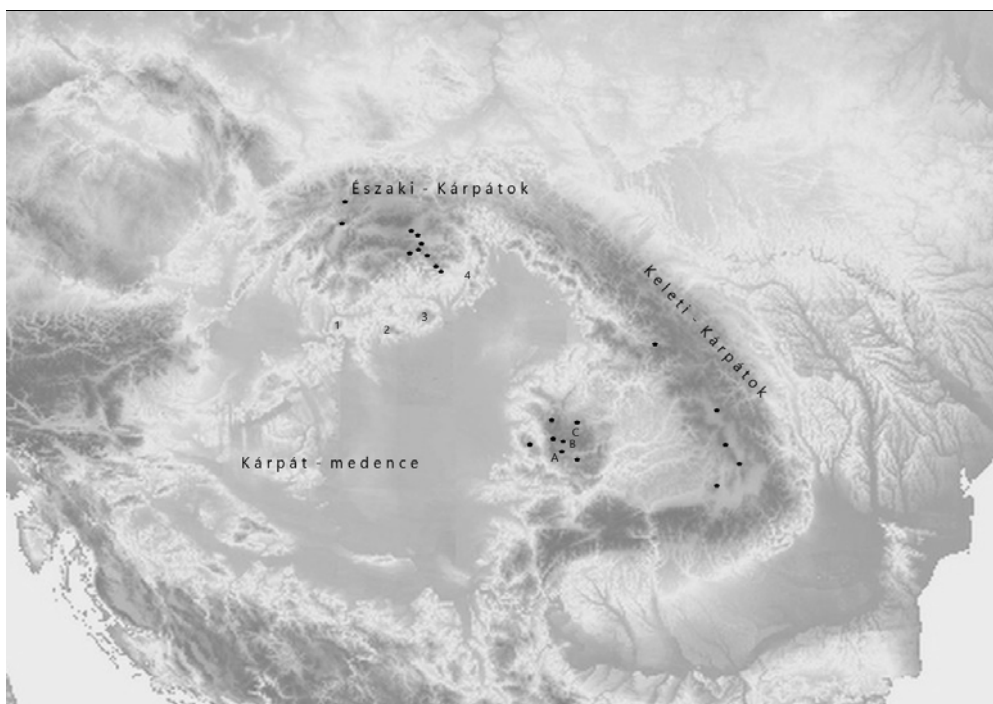
Az erdőlakó fenyőfajok elterjedési adatait a MATD lehetséges minimális értékének meghatározásához használtam. A Kárpátok erdeinek természetessége európai viszonylatban jónak mondható, pl. Románia területének mintegy 1/3-a természetes vagy természetközeli állapotú erdő

volt, legalábbis a közelmúltig (Davis et al. 1994). Ez azért fontos, mert az emberi beavatkozások adatainkat kétféleképpen is befolyásolhatják: erdőirtás miatt feljebb szorulhatnak a legalacsonyabb fenyő-előfordulások, telepítéssel pedig lejjebb. Ennek a hibának a csökkentése érdekében a mintaelemszámot növeltem. A viszonylag szegényes irodalmi adatokat az alábbiakkal egészítettem ki:

1. Internetes műholdfotókon állapítottam meg jól tanulmányozható fényképrészekben a tűlevelűek alsó előfordulásait, leolvasva a hozzájuk tartozó magassági adatokat (Google Earth, GoogleMap).
2. Közvetlen terepi megfigyeléseket végeztem (nem szisztematikusan, hanem több mint két évtized kárpátokbeli gyalogos és járműves mozgásai közepette). Nem vettem figyelembe déli-kárpátokbeli adatokat, mely vonulat az Északi-Középhegységtől messzebb, és jelentősen délebbre esik.
3. Turistatérképeket és interneten hozzáférhető egykori szovjet katonai térképeket (<http://m.loadmap.net/en>) használtam a magassági adatok egy részének a megállapításához. A térképek méretaránya 1:100.000 és 1:30.000 közé esett, a szintvonalközök 20, 50 vagy 100 m-esek voltak.

A MATD lehetséges maximális értékének meghatározásához a tágabb értelemben vett Bihar-hegység felső erdőhatárának magasságára vonatkozó adatokat gyűjtöttem azon a három kiválasztott hegyen, ahol törpefenyő él (Cucurbata Mare /Nagy-Bihar/, Vladeasa /Vigyázó vagy Kalota-havas/, Buteasa /Bocsásza/) (13. ábra). Antropogén hatásra az erdőhatár is módosulhat. A természetes-természetközeli állapotú erdőhatár jeleinek vettem az erdők folyamatos letörpülését, a havasi cserjésben szórványos, zászlós koronájú erdőlakó fenyő példányokkal a határ fölött. Maga a *Pinus mugo* a havasi legeltetés fapusztításának céltáblája, így az Alpok nagy részén hatalmas állományait felszámolták az alp-gazdálkodás érdekében (személyes megfigyelések), de a Kárpátokban sem kímélték. Ily módon a *Pinus mugo* tömeges előfordulása már önmagában is természetesség-jelző, ha nem havasi legelőkhöz, hanem fenyvesekhez csatlakozik.

A mintavételi helyek vázlatos elhelyezkedését a 13. ábra térképe mutatja. A kárpátokbeli legalacsonyabb fenyő-előfordulási adatokat a 3. táblázat tartalmazza.



13. ábra. A felhasznált adatok származási helye. A: Cucurbata Mare (Nagy-Bihar); B: Buteasa (Bocsásza); C: Vladeasa (Kalota-havas); 1: Börzsöny; 2: Mátra; 3: Bükk; 4: Zempléni-hg. (Tokaj-Eperjesi vonulat). Fekete pontok: alsó fenyő-előfordulások adatai

3. táblázat. Erdőlakó fenyőfélék legalacsonyabb előfordulási adatai a Kárpátokban. App. c. = Mutató koordináta; Google = Google Earth mérés; Lit. d. = irodalmi adat; Obs.= saját megfigyelés. Az irodalmi hivatkozások kifejtése a 4.3.1-ben.

Faj	Lokalitás	Ország	Koord. É	Koord. K	Magasság	Forrás, megjegyzések
Abies alba	Kárpátok	Szlovákia, Ukrajna, Románia	-	-	410	lit. d. (Fekete & Blattny 1913), ültetvényeket és az Alpokalja fenyveseit is beleértve
Larix decidua	Kárpátok	Szlovákia, Ukrajna, Románia	-	-	440	lit. d. (Fekete & Blattny, 1913), ültetvényeket és az Alpokalja fenyveseit is beleértve
Abies alba	Kárpátok	Szlovákia, Ukrajna, Románia	-	-	510	lit. d. (Fekete & Blattny, 1913), ültetvényeket és az Alpokalja fenyveseit is beleértve
Picea abies	Mala Fatra	Szlovákia	49° 10'	19° 00'	600-900	App. c., lit. d. (Soó, 1930)
Abies alba + Picea abies	É-Kárpátok	Szlovákia	-	-	300-500	Az alacsony előfordulások a hegyvidék északi, lengyelországi lejtőin, lit. d. (Stanová & Valachovič, 2002)
Abies alba	É-Kárpátok	Szlovákia	-	-	500	Lit. d. (Debreczy & Rác, 2000)
Abies alba + Picea abies	Román Kárpátok	Románia	-	-	800	Lit. d. (Doniță et al. 2005)
Abies alba	D-Kárpátok	Románia	-	-	800	Lit. d. (Debreczy & Rác, 2000)
Picea abies	K-Kárpátok	Románia	-	-	600	Lit. d. (Doniță et al. 2005)
Picea abies	Hargita	Románia	46° 20'	25° 40'	770	App. c., lit. d. (Soó, 1930)
Abies alba	Bihar-hg.	Románia	46° 20'	23° 00'	900	App. c., lit. d. (Csűrös, 1981)

Picea abies	Gyergyói-medence	Románia	46° 50'	25° 30'	800	Obs., app. c.
Abies alba	Kalotaszent-király	Románia	46° 48'	22° 55'	700	Lit. d. (Csűrös 1981) + Google
Abies alba	Abrudbánya	Románia	46° 18'	23° 05'	700-750	Lit. d. (Csűrös 1981) + Google
Picea abies	Ochtina (Gömör)	Szlovákia	48° 39'	20° 18'	700-750	Lit. d. (Vályi 1796) + Google
Picea abies	Ochtina (Gömör)	Szlovákia	48° 39'	20° 18'	650-700	Obs. + Google, természetes előfordulás?
Abies alba + Picea abies	Csetnek	Szlovákia	48° 39'	20° 20'	600-650	Lit. d. (A Magyar Állam összes erdősegeinek átnézeti térképe (1896) + Google
Picea abies	Klenovec, Vepor-hg.	Szlovákia	48° 50'	20° 22'	600-750	Lit. d. (A Magyar Állam összes erdősegeinek átnézeti térképe (1896) + Obs. + Google
Picea abies	Dobšiná	Szlovákia	48° 50'	20° 22'	600-750	Lit. d. (A Magyar Állam összes erdősegeinek átnézeti térképe (1896) + Obs. + Google
Picea abies	Hranovnica	Szlovákia	48° 59'	20° 18'	650-700	Obs.
Picea abies	Hanková	Szlovákia	48° 45'	20° 18'	750-800	Obs. + Google
Picea abies	Hernád-áttörés, Hrabusice	Szlovákia	48° 58'	20° 24'	550	Obs. + Google
Abies alba + Larix decidua + Picea abies	Szádelői-völgy	Szlovákia	48° 37'	20° 50'	500-600	Obs.
Picea abies	Tusnádfürdő	Románia	46° 09'	25° 52'	650	Obs.
Picea abies	Nehoiu, Bodza-völgy	Románia	45° 27'	26° 18'	700-800	Obs.
Picea abies	Brassó, Barcasági-hg.	Románia	45° 35'	25° 38'	900-950	Obs., alacsonyabb fekvésben valószínűleg kiirtották
Picea abies	Felsőbánya, Gutin-hg.	Románia	47° 40'	23° 45'	750	Obs.
Picea abies	Budureasa, Bihar-hg.	Románia	46° 41'	22° 32'	650-700	Obs.
Picea abies	Boga-katlan, Bihar-hg.	Románia	46° 35'	22° 37'	600-650	Obs.
Picea abies	Lunca Visagului, Lesi-tó, Bihar-hg.	Románia	46° 46'	22° 43'	850	Obs. + Google
Picea abies	Jádremete	Románia	46° 49'	22° 36'	800	Obs. + Google

5.2. Modellfejlesztés

Első lépésben meg kell határozni azt, hogy az Északi-Középhegység potenciális fenyő-élőhelyei mennyivel helyezkednek el magasabban a Kárpátok legalsó fenyő-előfordulásainál:

$$A_{dc0} = A_h - A_{lc} \quad (1)$$

ahol 'A' jelentése magasság (altitude), 'c' fenyő (conifer), 'l' legalacsonyabb (lowest), 'h' legmagasabb (highest). A_h jelentése: az Északi-Középhegység azon legmagasabb részének magassága, melyen egy fenyőfaj fennmaradása biztosított (mely fölötti tetőszint elegendően nagy területű MVP

fennmaradásához). A_{lc} jelentése: a legalacsonyabb kárpáti fenyő-előfordulások értéke. A_{dc} a két magasságérték közti különbség (minden magassági adat tengerszint felett, m-ben értendő) és A_{dc0} arra utal, hogy Massenerhebung-effektus szerinti korrekció itt még nem szerepel. Az Alpokban ez utóbbinak az értéke 200-300 m körül alakul (ennyivel torzítja a növényzeti öveket a várhatóhoz képest a belső részek és a peremi hegyláncok között) (Collinson 1988). A Kárpátok keskenyebb az Alpoknál és jóval alacsonyabb (az átlagos központi vonulatok 1.600-2.200 m közti magasságúak, az Alpok 2.800-3.200 m körüli értékeihez képest). Ez az effektus gyengébb voltát eredményezi, a térségben 100-200 m intervallummal számoltam, a formulákba rendre 150 m-t építék be. Mivel az Északi-Középhegység elszigetelt és peremi a Kárpátok nagy részéhez képest, mindenféleképpen számolni kell a Massenerhebung-korrekcióval:

$$A_{dc} = A_{dc0} + 150 = A_h - A_{lc} + 150 \quad (1')$$

Mivel a kárpátokbeli legalacsonyabb fenyő-előfordulások becslésének van minimuma (legalacsonyabb magasság) és maximuma (legnagyobb magasság), A_{dcmin} és A_{dcmax} értékeket állapíthatunk meg:

$$A_{dcmin} = A_h - A_{lcmax} + 150 \quad (1'')$$

$$A_{dcmax} = A_h - A_{lcmin} + 150 \quad (1''')$$

Az adiabatikus hőmérséklet-változás értékét a korábban jelzettek szerint 0,65 °C/100 m-nek vettem, feltételezve, hogy a tengerszint feletti magasság és az éves közepes hóingás közti összefüggés (Jobbágy and Jackson, 2000) hatása elhanyagolható. Az (1) és az adiabatikus hőmérséklet-változás értékeinek szorzata adja meg azt a minimális éves középhőmérsékleti különbséget (T_{dc}), ami a HTM idején fenn kellett álljon, azaz:

$$T_{dc} = \frac{A_{dc}}{100} 0,65 \text{ (}^\circ\text{C)} \quad (2)$$

és értelemszerűen

$$T_{dcmin} = \frac{A_h - A_{lcmax} + 150}{100} 0,65 \text{ (}^\circ\text{C)} \quad (2')$$

$$T_{dcmax} = \frac{A_h - A_{lcmin} + 150}{100} 0,65 \text{ (}^\circ\text{C)} \quad (2'')$$

Ezek közül az értékek közül nekünk T_{dmin} -re van szükségünk, a MATD-ra vonatkozó felső hőmérsékleti intervallum értéket a következő lépésben határozzuk meg. T_{dmin} tehát az a minimális pozitív MATD a HTM-ben a recens klímához képest, ami már elegendő lehetett ahhoz, hogy felszámolja az északi-középhegységi fenyőállományokat.

T_{dpmmax} értékét a bihari csúcsok *Pinus mugo* előfordulási adataiból származtatjuk. A törpefenyő-övre vonatkozó magassági intervallumot határoztam meg, mely az adott hegy legmagasabb tetőszint-magasságának (ahol még elegendő tér áll rendelkezésre domborzatilag a törpefenyő MVP számára) és a faj legalacsonyabb jelenlegi előfordulásának a különbségéből adódik.

$$A_{dpm} = A_{pm} - A_{lpm} \quad (3)$$

ahol 'A' továbbra is magasság, 'pm' törpefenyő (*Pinus mugo*), 'l' legalacsonyabb (lowest). A_{pm} jelentése: a bihari hegyeken legmagasabb tetőszint-magassága, ahol még elegendő felszín áll rendelkezésre domborzatilag a törpefenyő MVP számára; A_{lpm} jelentése: a bihari hegyeken legalacsonyabb törpefenyő előfordulások magassága. Ez utóbbit minimum és maximum értékkel számoljuk, így

$$A_{dpmmin} = A_{pm} - A_{lpmmax} \quad (3')$$

$$A_{dpmmax} = A_{pm} - A_{lpmmin} \quad (3'')$$

Az adiabatikus hőmérséklet-változás értékével felszorozva, itt a T_{dpmmax} értékére lesz szükségünk:

$$T_{dpmmax} = \frac{A_{pm} - A_{lpmmin}}{100} 0,65 \text{ (}^{\circ}\text{C)} \quad (4)$$

Azt állítom, hogy ha a HTM hőmérsékleti eltérése a jelenlegitől ennél nagyobb lett volna, az a törpefenyő övet a kipusztulásig szorította volna felfelé a bihari csúcsokon.

A HTM időszaki MATD érték (T_{doH}) becsült intervallumát tehát az erdei fenyőfélékre kalkulált minimális szükséges hőmérsékletkülönbség becslési intervallumának minimális értéke és a törpefenyő előfordulásokra kalkulált maximális lehetséges hőkülönbség maximális értéke közé eső intervallumként állapítjuk meg:

$$T_{doH} = [T_{dmin}, T_{dpmmax}] \quad (5)$$

5.3. Eredmények (a modell behelyettesítése)

Első lépésben határozzuk meg az A_h értékét, topográfiai térképek alapján. Ez tehát az Északi-Középhegység legmagasabb azon része magasságának becslése, melynek a területe (külön-külön előfordulásain) már elegendő lenne egy fenyőfaj MVP fennmaradásához (4. táblázat). Az MVP meghatározásához induljunk ki egy őserdő állapotú kevert erdőből (a holocén elején). Ebben km^2 -ként kb. 100-10.000 fenyő-egyed fordul elő, lombos fajokkal keveredve. Valószínűtlen, hogy egy 0,1-0,5 km^2 -nél kisebb ilyen izolált erdőfolt akár csak a legsűrűbb fenyő-előfordulás mellett is teljesíti az MVP-feltételt. Az 5. fejezet bevezetőjében hivatkozott források szerint ez valahol 5.000 egyed körül mozoghat, különös tekintettel a ritka katasztrofális események (betegségek, erdőtüzek, pusztító vihar, csuszamlás stb.) kis foltokra fokozottan végzetes hatására is (Traill et al. 2007). Látható, hogy 800 m magasság felett kiterjedt felszínek vannak mind a négy magasabb hegységben. E megfontolások alapján az Északi-Középhegység 900 m fölötti részeit tekintjük elegendő kiterjedésűnek ahhoz, hogy az *Abies alba* és a *Picea abies* MVP állományai ott tartósan fenn lennének képesek maradni (a Börzsönyben valószínűleg már elégtelenek lennének). Az 1.000 m-nél magasabb felszínek túlságosan kis kiterjedésűek. Ily módon $A_h = 900$ m.

4. táblázat. Az Északi-Középhegység tetőrégiójára vonatkozó domborzati adatok.

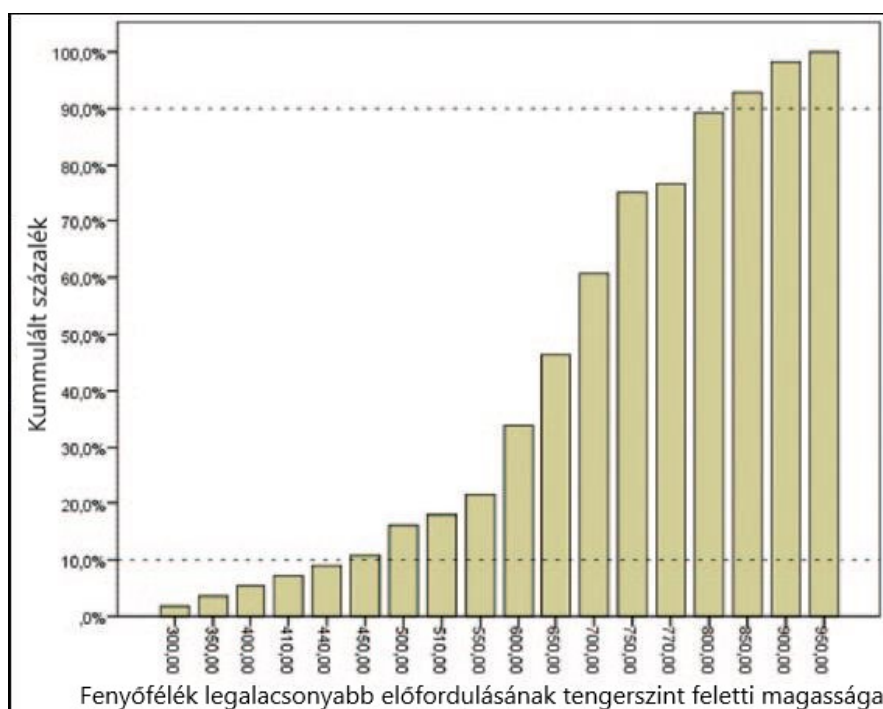
Hegység neve	Terület 800 m magasság fölött	Terület 900 m magasság fölött	Terület 1.000 m magasság fölött
Slanské vrchy (Zemplén)	ca. 30-50 km^2	ca. 15 km^2	ca. 1 km^2 (3 folton)
Bükk	ca. 35 km^2	ca. 8 km^2	-
Mátra	ca. 15 km^2	ca. 6 km^2	0.05 km^2 (1 folton)
Börzsöny	ca. 4 km^2	ca. 0.05 km^2 (2 folton)	-
Északi-Középhegység összesen	ca. 84-104 km^2	ca. 29 km^2	ca. 1 km^2 (4 folton)

A_{lmax} és A_{lmin} meghatározásához gyűjtöttem össze a lehetőségekhez képest minél több alacsony magasságban észlelt-feljegyzett fenyő-előfordulást (mind a négy szoba jöhető fenyőfajra nézve, halmozottan). Az irodalmi adatokat (Csűrös 1981, Debreczy & Rácz 2000, Doniță et al. 2005, Fekete & Blattny 1913, Majer 1968, Soó 1930, Stanová & Valachovič 2002, Vályi 1796) egészítettem ki saját megfigyelésekkel. Az összegyűjtött adatokat a 3. táblázat mutatja be, az összevont értékeket az 5. táblázat. A 14.

ábra eloszlásként (kumulált adatok) ábrázolja az eredményeket, az adatokat 50 m-es intervallumokba rendezve. A szignifikánsan normális eloszlás alapján 850 m felett 90 % a valószínűsége annak, hogy fölé becsüljük a legalsó előfordulásokat, míg 450 m alatt 90 % annak, hogy alábecsüljük.

5. táblázat. A fenyő-előfordulásokra és a domborzatra vonatkozó becslések. A további számításához használt értékek vastagon szedve.

Legalacsonyabb erdőlakó fenyő-előfordulások (Kárpátok)	Legmagasabb térszínnek magassága, ahol elegyes erdőben erdei fenyőfélék MVP-a fenn képes maradni (E-i-Középheg.)	Legalacsonyabb <i>P. mugo</i> előfordulások a két bihari csúcson	A két bihari csúcs legmagasabb régiójának magassága, ahol (mely fölött) a <i>P. mugo</i> MVP-a még fenn képes maradni
$A_{lcmax} = 850$	$A_h = 900$ m	$A_{lpmax} = 1650$	$A_{pm} = 1.800$ m
$A_{lcmin} = 450$		$A_{lpmin} = 1550$	



14. ábra. A legalacsonyabb kárpáti fenyő-előfordulások kumulált eloszlása. Az eloszlás normális ($Z = 0,879$, $p = 0,42$). A szaggatott vonalak a 10 %-os valószínűségi küszöböt jelzik: 450 m alatt és 850 m felett egyaránt a megfigyelések 10-10 %-a esik.

Az adatokból látható, hogy azok a montán bükkösök, ahol keveredve, de már nagy konstanciával találhatók meg fenyőegyedek, kivételesen 700-800 m-ig ereszkednek le az Északi- Kárpátokban. A Keleti-Kárpátokban a

zonáció 50-150 m-rel feljebb csúszik. A lucfenyő és a jegenyefenyő szálsként előfordul kb. 50-100 m-rel lentebb, mint ezek a kevert erdők. A *Picea abies* mélyebb völgyekben (hőmérsékleti inverzió) és meredek északias lejtőkön 200-300 m-rel tud a kevert erdőknél lejjebb ereszkedni. Ez a képesség az *Abies alba*-ra kevésbé jellemző. Kivételes esetben fenyőegyedek 450-600 m-ig húzódnak le, még a Kárpát-medencére néző déli lejtőkön, völgyekben (pl. Szádelői-völgy) is. Ezek az izolátumok azonban távol állnak a hosszú távú MVP fenntartási lehetőségétől, de kiadják az $A_{lmin} = 450$ m értéket. A_{lmax} megállapításához a felső 10 %-os hibahatárt tartottam elfogadhatónak, ami tulajdonképpen azt fejezi ki, hogy átlagosan meddig húzódnak le az MVP méretű fenyőállományok az Északi- és a Keleti-Kárpátokban. A további számításokhoz utóbbi paraméterre lesz csak szükség.

A *Pinus mugo* reliktum karakterét Csűrös (1981) is hangsúlyozta, az általam is vizsgált három nagyobb olyan populációt említve, ami 10 hektárnál lényegesen nagyobb területet borít (v.ö. az MVP kritériumokkal is). Közülük azonban a Buteasa-nál (Bocsásza) már közel áll az MVP-kritériumhoz az előfordulás csekélysege, ráadásul plakor helyzetben nem él, hanem a csúcs alatti kárfülke (egy kis kárgleccser vájta ki a Würm-ben) mikroklímátikus menedékében. Emiatt a továbbiakban csak a Vladeasa (Kalota-kő, 1836 m) és a Cucurbata Mare (Nagy-Bihar, 1848 m) előfordulásait vizsgáltam. Ezeken a törpefenyő akár plakor helyzetben is bőven él, a lankás lejtőkön lejut egészen 1600-1650 m-ig (Vladeasa), sőt, 1550 m-ig (Cucurbata Mare). Mindkét hegyen kb. 2-3 km² esik 1.700 m fölé, de 0,2 km² még 1.800 m fölé is. Mivel a törpefenyő sűrű, 50-100 % borítású állományokban él, még vegetatív szaporodását tekintetbe véve is jóval kisebb terület szükséges a MVP fennmaradásához, mint az erdőlakó, nagy méretű fenyőfajok esetében. Ezért azt a tetőszint-magasságot, ami még elegendő a törpefenyő MVP számára, 1.800 m-ben határoztam meg, azaz $A_{pm} = 1.800$ m.

Helyettesítsük be ezeket az adatokat:

$$T_{dmin} = \frac{900 - 850 + 150}{100} 0,65 (^{\circ}\text{C}) = 1,3 ^{\circ}\text{C}$$

$$T_{dpmmax} = \frac{1800 - 1550}{100} 0,65 (^{\circ}\text{C}) = 1,66 ^{\circ}\text{C}$$

és

$$T_{doH} = [T_{dmin}, T_{dpmmax}] = 1,3-1,66 ^{\circ}\text{C}$$

amit a továbbiakban 1,3-1,7 °C-ra kerekítve tárgyalok.

5.4. Értékelés

Eredményeim 0,4 °C-os intervallumban állapítják meg a HTM becsült MATD értékét, 1,3-1,7 °C-kal melegebb MAT-ot levezetve a mainál. A globális felmelegedés időszakát élve felmerülhet, hogy a „mai” meghatározás milyen léptékben értelmezhető? A Kis Jégkorszak a Földközi-tengert körülvevő magashegységek gleccsereinek mozgása alapján (Hughes 2014) valamikor a XIX. század közepén ért véget, a meteorológiai mérések megkezdése idején tehát már évtizedek óta tartott egy lassú felmelegedés. Magyarország meteorológiai állomásainak adatai alapján a XX. század eleje óta a MAT kb. 0,8 °C-al emelkedett országos átlagban

(http://owwww.met.hu/pages/idegenek_az_uveghazban.php?part=5ú).

Ezt úgy lehet értelmezni, hogy a HTM általam feltételezett MATD értéknek a felét napjainkra már ismételten el is értük, mintegy 120 év alatt. A Kis Jégkorszak átlagához képest még nagyobb lenne ez a különbség (Jones and Bradley 1992).

A változásokat az erdőtársulások és a fahatár mozgása kevésbé gyorsan követi. A fák növekedése évtizedeket igényel (a cserje életformájú törpefenyőé sem gyors a nagy magasságok rövid vegetációs periódusában). A vegetációövek határai sem mozognak gyorsan, így például az erdőhatár néhány évtizedes távlatban meglepően stabilan viselkedik (Butler et al. 1994). Megítélésem szerint a vegetáció recens vertikális elmozdulásai nem olyan mértékűek, melyek a számításaimat e tekintetben alapvetően megkérdőjelezhetnék. Fontos szem előtt tartani azt is, hogy a MAT recens adatok esetében is legalább 30 éves adatsoron értelmezhető csak (a meteorológia ennél rövidebb adatsorral nem jellemez klímát), így nem csak a legmelegebb (és egyben sajnos legutóbbi) 10-15 év időszakára vonatkozik.

Becslésem jó egyezést mutat a régióra vonatkozó paleontológiai vizsgálatok többségének eredményeivel. Tóth et al. (2015) a Déli-Kárpátok glaciális tavi üledékeiben előforduló fosszilis árvaszúnyog lárvá-állkapcsok (erősen kitinizáltak) adatai alapján a HTM időszakában a júliusi középhőmérsékletet 1,5-2,5 (3) °C-al melegebbre becsülték a recensnél. Magyar et al. (2012) a Retyezát korai holocén fahatár változásait vizsgálták. Pollen, fenyő-sztóma és növényi makrofosszília adatok alapján a jegenyefenyő expanziójának kezdetét 10.300-10.600 BP-re korolták, ennek maximális mértéke alapján a nyári középhőmérsékletet 2,8 °C-al kalkulálták magasabbnak a mainál. Abban az időszakban az évi közepes hőingás magasabb volt, mint jelenleg, mert ez az északi félteke júliusi perihélium időszakára esett, a Nap nyáron közelebb, télen távolabb helyezkedett el a Földtől, mint napjainkban (Wright et al, 1993). A telek ezért nem okvetlenül voltak melegebbek a recens viszonyoknál. Emiatt a fentebbi két (nagyon egybecsengő) becslésből a MATD 1,2(1,5)-2,0 °C-os pozitív értéke következtethető a mai állapotokhoz képest (mivel mindkét becslés csak a

nyári időszakra vonatkozik). Feurdean et al. (2014) romániai (Keleti-Kárpátok, Gutin) palinológiai adatok alapján a HTM MATD értékét 1,0-1,5 °C-nak kalkulálták. Saját eredményem (1,3-1,7 °C) szinte tökéletesen beleesik a fentebbi becslések átfedő tartományába (ami 1,2-1,5 °C). Marcott et al. (2013) globális analízisében $5^\circ \times 5^\circ$ területekre súlyozott átlagokkal számolva az Észak-Atlantikum régiójában a HTM óta kb. 2 °C-os hűlést indikáltak kb. 7.000 BP-től kezdődően. Ez az eredmény sem áll messze intervallumom felső határától.

Saját metodikámat a következő bizonytalanságok terhelik: (A) A Massenerhebung-effektus mértéke bizonytalan. A különböző források 150-300 m-ről számolnak be, ritkán ennél nagyobb övezeti eltolódásokról (Collinson, 1988, Grubb, 1971, Whitten et al., 1997). Saját, svájci, Középső-Alpokra vonatkozó megfigyeléseim az erdőhatár jellemzően 200-250 m-rel történő feljebb csúszására utalnak Ober-Engadin (általában Graubünden), a Bernina-hegység és a délre eső Alpi Orobie) alpi viszonylatban kontinentális jellegű vidékén. (B) Az alsó fenyő-előfordulás (A_{lmax}) értékét is bizonytalanság terheli, egy normális eloszláson megállapított érték. A Massenerhebung-hatás növelése vagy A_{lmax} értékének csökkentése a T_{dmin} növekedését eredményezi, végeredményben szűkíti T_{doH} intervallumát. Ez azonban nagyon korlátozott, értelemszerűen nem csökkenhet jobban 0,4 °C-nál (a kiszámított intervallum szélességénél), ennél az értéknél a $T_{dmin} \equiv 1,7$ °C – elég merész – kijelentést tennénk. A Massenerhebung-hatás csökkentése és A_{lmax} növelése tágítaná az intervallumot alulról. Ezt viszont erősen korlátozzák az alábbiak: (1) A Massenerhebung-effektusra az irodalmi adatokhoz képest már így is csekély értéket állítottam be. (2) A 11. ábra szerint, statisztikai megfontolásokkal annak a valószínűsége, hogy A_{lmax} értékét túlságosan alacsonyra állapítottuk volna meg, csak 10 %. (C) Az A_h -t érintő bizonytalanság az, hogy az Északi-Középhegységben értékei épp 900 m és nem 800 vagy 1.000 m körül szórnak. Az 1.000 m nyilvánvalóan túl magas (csak az egyik hegységben lehet számolni MVP fennmaradással), a 800 m túl alacsony (az MVP-k nem igényelnek több száz, több ezer ha területet). A 900 m körüli, legfeljebb ± 50 m-es intervallum tehát reálisnak tűnik. Az adiabatikus hűlés alapján ez az intervallum már legfeljebb „csak” 0,3-0,4 °C-kal módosíthatná eredményeinket. T_{dpmmax} esetén kevesebb a bizonytalanság. Egyrészt nem kell számolnunk a Massenerhebung-effektussal. Másrészt a fahatár megállapítása is pontosabb (terepen jobban megfigyelhető, és kevesebb lokalitás).

Eredményeim validitását befolyásolja még néhány további megfontolás. Az egyik kérdés az emberi tevékenység hatása a vegetációövekre, a másik a reliktuális növényfajok túlélési lehetősége mikroklimatikus refugiumokban. Az előbbi leginkább abban nyilvánulhat meg, hogy a fenyőféléket szisztematikusan kiirtották volna a montán

bükkösök többségéből, ezért magasabban jelennek meg, mint az természetesen várható. Ennek nagyon kicsi a valószínűsége, az erdészet rég fennálló piaci okokból inkább preferálja a fenyőfélék telepítését, ráadásul ez szűkíti a végleges becslési intervallumunkat, aminek a jelzett 0,4 °C a korlátja. Azt a helyzetet, hogy az A_{lmax} értékét alulbecsüljük (a valóságban magasabban levő alsó fenyő-előfordulásokkal kellett volna számolnunk), nehéz antropogén hatással magyarázni, de a 10 %-os hibahatárba esés elég jól kizárja a lehetőségét egyébként is. A vegetáció strukturális jegyeinek megfigyelésével elég biztosak lehetünk abban is, hogy a bihari „ezernyolcszázason” megállapított fahatárok természetközeli állapotban vannak (a már említett zászlós növény, intakt /nem felnyíló/ havasi cserjés és erdő érintkezése, szálankénti letörpülő fák a havasi cserjésben). Ezek a *Pinus mugo* övek továbbá nem is mikroklimatikus előfordulásúak, plakor helyzetben és különféle kitettségű lejtőkön is nőnek. A tágabb értelemben vett Bihar-hegységben nem ismeretlenek a speciális mikroklimatikus viszonyok közt fennmaradt, reliktuális *Pinus mugo* állományok. A Buteasa (1792 m) keleti lejtőjén található rövid, pleisztocén gleccser által kialakított kárfülke-gleccservölgy mikroklimatikus szerepéről esett már szó. További két előfordulás (Piatra Graitoare /1658 m/ és Bohodei /1654 m/) jóval kisebb populáció, északra és nyugatra néző sziklafalakhoz kötött, és alacsonyabb magasságban van. Egy edafikus refugium is említendő, 1300 m körüli magasságban, az Izbuc nagy dagadólápján. A két vizsgált hegy közül a Vlădeasa-n fennsík van, gleccsere nem is volt a Würm-ben. A Cucurbata Mare északkeleti gleccservölgye jóval kevésbé meredek és kifejezett, mint a Buteasa-é. Jelentősebb dagadóláp, sziklafal egyik hegyen sincs. Az említett mikroklimatikus menedékek (ahonnan újratelepedhetett ezekre a hegyekre a *Pinus mugo*) túlságosan messze esnek (a legközelebbi 5 km távolságra a Cucurbata Mare-től /a Piatra Graitoare/ és 18 km-re a Vlădeasa-tól /Bohodei/.

A mikroklima-kérdés az Északi-Középhegységben egykor előforduló erdőlakó fenyőfajok tekintetében is felmerülhet. Miért nem élték túl refugiumokban ezek a fajok a HTM időszakát, ahonnan rekolonizálhatták volna az újholocén időszakában a tetőszinteket? Tételezzünk fel 50-250 mély szurdokvölgyeket, melyek 600-900 m magasságú környezetbe vágódtak be (például a Bükk hegység északi oldalán egész sok ilyen akad). A szurdokvölgyek felső peremén általában kitett, benapozott, többé-kevésbé xerotherm élőhelyek húzódnak, nem túlságosan alkalmasak a tárgyalt fenyőfélék számára (az erdei fenyő kivétel). Ezek barrierként akadályozhatták a túlélő fenyő-állományok kijutását a környező magasabb térszínekre, az újholocén során is. A szurdokokból a propagulumok szél, víz és állatok közvetítette kijutásának esélye csekély. A víz ugyan lefelé jól szállít, a potenciális montán bükkösökhöz azonban inkább felfelé kellett volna eljutnia a propagulumoknak. A tiszafa (*Taxus baccata*) recens bükki

előfordulásai demonstrálják ezt a refugiumba rekedt státuszt. Az utolsó túlélők 500-600 m magasságban, nem is a legalkalmasabb szurdokokban találhatók (Vojtkó 2001), ha figyelembe vesszük a faj Szentgál környékén jól tanulmányozható optimális élőhelyi igényeit (Majer 1980). A jelenlegi előfordulási lokalitások ilyen értelemben sokkal inkább ökológiai csapdák, mint refugiumok. A faj nyilván jobban érezné magát a hegység szubmontán és montán bükköseiben, különösen meszes alapkőzetben, továbbá az északi, nagy magasságban eredő és mély szurdokokban, de nem tud kijutni a korábban menedékkül szolgáló szurdokvölgyekből. Egy-egy ilyen végletesen lecsökkent maradvány-állomány továbbélési lehetőségeit már számos mechanizmus veszélyezteti (génsoodródás és bottle-neck, tüzek, kőlavínok és csuszamlások, viharok, betegségek, lombos fajok kompetíciója stb.). Ezek végül is egyenként felszámolták az utolsó reliktum állományokat is. Ami kevés túlélő akad (pl. a Gömör-Tornai-karszton, a Szádelői-völgy szikláin), szemmel láthatóan éppúgy csapdában van, mint a tiszafa a Bükkben.

Összességében a lehetséges legpontosabbnak tekinthető ez a 0,4 °C intervallumú becslés. Az adiabatikus hűlés mértékével magassági méterre átváltva a tévedés 60-70 m körüli lehet. Hasonló pontosságú becslések paleontológiai vizsgálatok során speciális körülmények fellépése esetén várhatók csak, például, ha egy tőzeg-furatban olyan növényi makrofosszília kerül elő, melynek szélsőséges (peremi) előfordulása volt bioklimatikus szempontból az adott recens vagy fosszilis lápon. Csigák vagy rágcsáló emlősök maradványai alapján is tehetők elég jó becslések, de azok intervalluma sokkal szélesebb (Jakab and Magyari, 2004, Solyomos et al. 2002, Sümegi and Krolópp, 2000).

Azt feltételezzük, hogy a $T_{doH} = 1,3-1,7$ °C becslés nem csak az Északi-Középhegységre, az Északi-Kárpátokra és a tágabb értelemben vett Bihar-hegységre, hanem a Kárpát-medence és a Kárpátok egészére is vonatkoztatható, tekintettel a legtöbb globális klímamodell változásléptékeire. Érdekes megjegyezni, hogy a Kárpát-medence 200 m-nél alacsonyabb részein (azaz nagy részén) a MAT értéke jóval nagyobb mértékben változik recens viszonyok közt északról dél felé (kb. 9,0 °C és 12,0 °C között), mint a HTM becsült különbsége.

A MAT önmagában nem elégséges sem az átlagos hőingás, sem a hőmérsékleti szélsőségek becslésére (bár a hőingással kapcsolatban a korai holocén perihélium, és újholocén aphélium helyzet lényeges segítséget nyújt, lásd fentebb). A Kárpát-medencében az évi közepes hőingás 200 m alatt egy feltűnően szűk tartományba, 21,5-24,5 °C közé esik. Lényegesen nagyobb értékek és valószínűleg szélesebb intervallum jellemezte az óholocént.

Módszerem széles elterjedésű, az adott régióban klíma-limitált elterjedésű fajok jelenlétén-hiányán alapul, esetünkben vertikális limitáltság

áll fenn. Lehetséges azonban alkalmazni horizontális elterjedés vizsgálatok is, némi módosításokkal, melyről a 6. fejezetben esik szó.

A $T_{\text{doH}} = 1,3-1,7$ °C becslés más kutatások eredményeivel is jól egybeeső volt miatt érdemes recens klimatikus analógiákat keresni, melynek mind botanikai, mind paleoökológiai haszna lehet. Például a HTM jellemző fajlistája bővíthető olyan potenciális előfordulású ritkább fajokkal, melyek jelenléte a mindig hiányos proxyból nem, vagy csak kérdésesen következtethető ki. Az alábbi klíma-analóg helyszíneket listázhatjuk (Péczy 1986):

- Turnu Severin (Románia, MAT = 11,7 °C);
- Niš (Szerbia, MAT = 11,8 °C);
- Plovdiv (Bulgária, MAT = 12,0 °C);
- Tbilisi (Grúzia, MAT = 12,6 °C)

Érdemes ezeknek a mérőállomásoknak a környékén található zonális és extrazonális vegetációtípusokat legalább egy bizonyos mértékig közelítő analógoknak tekintetni a Kárpát-medence hasonló HTM-vegetációtípusaihoz. Az ártéri ligeterdőkben például kb. Plovdivig húzódik észak felé a *Platanus orientalis* elterjedési területe (Biserkov et al. 2015). A neolitikum idején nagy távolságba terjedő pollen-spektrum jelent meg Közép-Európa-szerte, melyet hagyományosan a földműveléssel kezdődő erdőirtások számlájára írunk. Én mégis azt a lehetőséget vetem fel, hogy a pannon régióban nagyobb mennyiségben megjelenő *Platanus orientalis*, *Celtis australis*, *Ostrya carpinifolia* nem okvetlenül távolról (a Balkánról) bejutó pollent indikál. Az erdőirtások közelebbi előfordulások felől is szabadabbá tették a pollen-beáramlást, ily módon e fajok gyakorisága akkor is megugorhatott a földművelés elterjedésével, ha a Kárpát-medencén belül éltek, amire a HTM becsült hőmérsékleti eltérése esélyt ad. A HTM utáni lehűlés kezdetét Marcott et al. (1993) 7000 BP tájára datálja ÉNy-Európában. Ennek jellemzően 1-2- ezer éves késése van a Kárpát-medencében (Karátson 1998), tehát a hazai alsó és középső neolitikum teljes időszakában tartott a HTM, vagy csak a legvégén kezdődött gyenge hűlés, így az egyre jobban felnyíló erdőkben még ott lehettek a melegkedvelő fajok, részét képezve a kárpát-medencei flórának (a *Platanus orientalis* a folyóártereken, a *Celtis australis* és az *Ostrya carpinifolia* inkább a melegkedvelő tölgyesekben, karsztbokorerdőkben élhettek). Utóbbi faj a Dráva mentén és Horvátországban máig jelen is van, vagy csak a közelmúltban pusztult ki. A *Celtis australis* az előző interglaciális matus stádiumának legfontosabb makrofosszília-szolgáltató indikátor faja volt térségünkben. Elképzelhető, hogy a holocénben már csak csekélyebb mértékben tudott elterjedni nálunk, bár Horvátország középső részén őshonos (<http://hirc.botanic.hr/fcd/>). A *Celtis* lehetséges, nem feltűnő (ismert proxy-t nem hagyó) jelenlétét követő visszaszorulása a késő interglaciális lehűlő szakaszának indikátora lehet

azonban most is (modern társadalmi tevékenység nélkül a holocén a HTM óta már túl volna a klímaoptimum időszakán, a következő glaciális periódus felé tart (Ralska-Jasiewiczowa et al. 2003).

Összegzőképpen az alábbiakat emelem ki a javasolt metodika alkalmazhatóságát illetően:

1. *Vertikális eset 1.* Egy faj (taxon, általában monofiletikus egység), esetleg jellegzetes növénytasulás a vizsgált hegységben hiányzik egy bizonyos tengerszint feletti magasságban, míg környező nagyobb kiterjedésű, magasabb hegységekben ugyanilyen magasságban előfordul.
2. *Vertikális eset 2.* Egy faj (taxon stb.), esetleg jellegzetes növénytasulás a vizsgált régió jelentős kiemelkedésén csúcsi helyzetben (és csak ott) előfordul, és ez az előfordulás izolált a környező összefüggőbb – hasonlóan magasan fekvő – előfordulásoktól.
3. *Horizontális eset.* Egy adott faj (taxon stb.) összefüggő elterjedésétől távolabb, izoláltan szigetszerű előfordulás van, attól lényegesen északabbra vagy délebbre. Az elterjedési hézag viszonylag szegény edafikus-mikroklimatikus hatásokat szolgáltató élőhelyekben, topográfiaiilag csak kevésbé tagolt.
4. Mikroklimatikus-edafikus előfordulásoktól mind a vertikális, mind a horizontális esetekben lehetőség szerint tartózkodni kell, az ide vonatkozó adatokat figyelmen kívül kell hagyni.
5. Ahol szükséges, a Massenerhebung-effektus figyelembeveendő (az 1. vertikális esetnél mindenképpen).
6. A bizonytalanságot csökkenti a szélsőséges előfordulásokra vonatkozó adatok mintaelemszámának növelése.

A metodika előnye, hogy nem függ a vizsgált geológiai korra vonatkozó proxy előfordulási intenzitásától, elméletileg akár teljesen fosszília-mentes területeken is alkalmazható. Mivel kellő átgondoltsággal (és a vertikális 1-2, és a horizontális eset lehetőség szerinti együttes alkalmazásával) jó eséllyel szűk intervallumra képes becslést adni, szűkítheti a paleontológiai módszerekkel becsült hőmérsékleti rekonstrukciók eredményeit is.

6. Klimatikus tolerancia (paleobiogeográfia 2): pannon reliktumok eredetének korolása recens horizontális elterjedésük alapján

Klimatikus reliktum fajokat (Hampe & Jump 2011) kerestem a pannon flórában, mely kérdéshez történeti biogeográfiai szemléletmóddal (Birks, 2015b, Riddle et al. 2008) közelítettem. Ennek során a reliktum státusz

megállapítása után igyekeztem a reliktum állomány eredetét korolni is, az alábbi kiindulási feltételek figyelembevételével:

1. Egy előfordulás egy többé-kevésbé összefüggő areán belül nem indikál reliktuális helyzetet.
2. Egy összefüggő area széli előfordulás indikálhat reliktuális helyzetet, de ennek az esélye nem nagy.
3. Az előzőnél nagyobb eséllyel utal reliktum állományra, ha az a nagy összefüggő areától elkülönülten, de nem nagy távolságra helyezkedik el, és erős barrier sincs az összefüggő area irányában (Birks, 2015b).
4. Egy, az összefüggő areától távoli vagy közeli, de láthatóan nehezen átjárható barrierrel elválasztott izoláció nagy valószínűséggel reliktuális helyzetre utal.

Ezzel a szemlélettel olyan melegkedvelő reliktumokat kerestem, melyek elterjedési mintázata a HTM-re, esetleg a HTM-nél régebbi meleg periódusra, azaz az előző interglaciálisra (Riss-Würm vagy Eeemi), vagy régebbire utal.

A klimatikus reliktum kifejezés használata is zavaros nemzetközi kitekintésben, különösen, ha a reliktumokat feltételezett eredetük kora szerint osztályozzuk. Minél régebbi ez a feltételezett eredet, általában annál kevésbé egyértelműek annak bizonyítékai és az osztályozás jogossága (Habel & Assmann 2009). Közép-Európában különösen problémás lehet egy ilyen besorolás, gyakran már az is, hogy egyáltalán reliktum-e az adott faj, és ha igen, preglaciális, interglaciális, glaciális vagy posztglaciális eredetű-e (Brown & Lomolino 1998, Huggett 2004, Soó 1968). A *Picea omorica* korábban már említett példája is igazolja (Járai-Komlódi 2000), hogy szerencsésen előkerült proxy híján milyen könnyen csúszkálhat ez a besorolás akár az interglaciális és a glaciális reliktum állapot közt is, holott első hallásra ez képtelenségnek tűnhet.

A fentebbi, négy pontba sorolt kritériumok fontosságát számos, reliktum állapotra tett megállapítás hibáinak elkerülése implicálja elsősorban. Így Zaharijev (2016) állítása szerint a bolgár flóra kb. 5 %-a (183 faj) terciér reliktum (azaz nem is interglaciális kori, hanem alsó-pleisztocén, vagy még régebbi eredetű). Azon túlmenően, hogy ez gyanúsán soknak tűnik, ezek közt olyan fajokat sorol fel (*Acer tataricum*, *Cypripedium calceolus*, *Fraxinus excelsior* stb.), melyek jelenlegi elterjedése a legkevésbé sem indikál reliktuális állapotot (érdemi diszjunkcióik sincsenek a kontinensen). Hasonló túlzó megállapítás a fiatalabb reliktumokra is jellemző. Kaplan (2012), Kaplan et al. (2015) a cseh flóra térképezésénél posztglaciális reliktumként kezelnek olyan fajokat, mint az *Achillea collina*, *Linum flavum*, *Viola ambigua*. E fajok pannon és csehországi elterjedése közt sincs érdemi hézag Nyugat-Szlovákiában (Futák & Bertová 1982), a pannon régióban elég elterjedtek, az *Achillea collina* ott az egyik leggyakoribb száraz gyepi

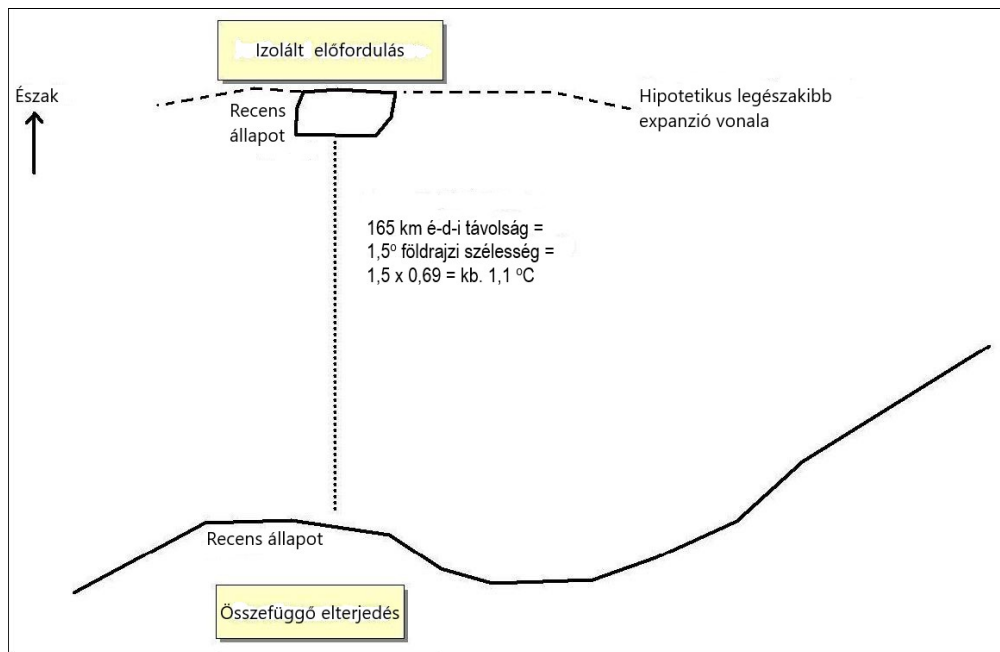
kétszikű faj (Bartha et al. 2015). Valószínűtlen, hogy Csehországban, 200-300 km távolságra ennyire más lenne e fajok múltja. Ha már a cseh példánál járunk, Hájková és kollégái egyik cikkükben (Hájková et al. 2011) több fajt említenek „ősi” reliktumként a Fehér-Kárpátokból (nem megadva, mit értenek ez alatt az ősiség alatt). Az szinte biztos, hogy az általuk vizsgált meszes talajú kaszálókon nincsenek „ősi” reliktumok. E tekintetben maga Kaplan is szigorú (inkább reális) (Kaplan 2012), amennyiben szerinte a cseh flóra reliktumai legfeljebb késő kvarter eredetűek, végeredményben az utolsó glaciális időszakából és a holocénből származnak. Hájkováék egy másik cikkükben szellemes módon használnak paleontológiai adatokat posztglaciális lápréti reliktumok eredetének korolására, amennyiben a tőzegfuratokkal korolt eredetű, különböző életkorú lápokon élő (recens) csigaegyütteseket és ritkább lápi növényfajokat, mint fajkészleteket hasonlították össze (Hájková et al. 2015), de itt már nincs szó ősi reliktumokról (a cikk szemlélete egyébként makroökológiai). A megközelítésüknek vannak korlátai (Birks 2015b), de alkalmazhatóságuknak is (meleg-száraz klímán a paleontológiai proxy szegényes, az ilyen körülmények között szóbajöhetőek közül a fitolit-elemzések módszertana még csak most van kialakulóban (Liszes-Szabó et al. 2019).

Az alapkérdés megválaszolása céljából jelentős diszjunkciókat kerestem hajtásos növényfajok elterjedésében. Ezek a hézagok nem feltétlenül meleg (vagy épp hideg) időszaki eredetre utalnak. Jó példák erre a *Gagea szowitsii*, melynek elterjedési hézaga a Tiszántúl és Dobruzsza közt légvonalban kb. 600 km, vagy a *Nepeta parviflora* 800 km diszjunkcióval rendelkező areája. Hasonló, még nagyobb kelet-nyugati diszjunkció van a Kárpát-medencében ritka *Artemisia laciniata* és *Krascheninikovia ceratoides* továbbá a Cseh-medencében és Alsó-Ausztriában élő *Helictotrichon desertorum*, és azok keleti fő elterjedése közt.

Vizsgálatomban észak-déli irányú diszjunkciókat kerestem. Széles körben elfogadott, hogy a melegkedvelő (holotermikus) európai reliktumok többsége a ma mediterrán éghajlatú területeken fennmaradt refugiumokból terjeszkedett észak felé a korai posztglaciális periódustól kezdve (Schmitt 2007, Varga 2009). Sok faj közülük azóta jelentős mértékben visszaszorult, maradványfajjá vált. A diszjunkcióval rendelkező fajok közül tehát azokat keressük, melyek ökológiája alapján nem nedvesebb vagy épp szárazabb időszak maradványfajai (mint az imént említett kontinentális sztyeppi növények), azaz élőhelyeik a jelenlegi viszonyok közt nem extrémálisak vízellátás tekintetében.

Azt feltételezem, hogy a korábbi meleg klímaperiódusok, elsősorban a HTM, bizonyos fajok elterjedésének mintázatában nyomokat hagyott a fő elterjedéstől távoli, refugiális (mikrorefugium) előfordulásokként. Ezek az egykor poláris irányba elmozduló fő area visszahúzódása utáni maradványok

(Rull 2009). A meleg periódust követő hűléssel az area az egyenlítő felé szorult vissza, kialakítva a diszjunkciót. Az ilyen izolált előfordulásoknál mértem az izolátum és a központi area proximális széle közti légvonalbeli távolságot, a jelentős távolságú diszjunkciókat a reliktuális státusz bizonyítékaiként kezelve (Kwiatkowski & Krahulec, 2016). Ennek a távolságnak az észak-déli irányú komponense (a továbbiakban N-SD, north-south distance) hőmérsékleti különbségként számítható, feltételezve, hogy az area összefüggő határa a pólusok irányába hőlimitált. Globális léptékben a középhőmérséklet hűlési tendenciája a sarkok irányába átlagosan $0,69\text{ }^{\circ}\text{C}/100\text{ km}$ (Chen et al. 2014, Jump et al. 2009), általában szélességi fokonként szokták megadni. A HTM-re vonatkozó becslések többsége $1,0\text{-}2,5\text{ }^{\circ}\text{C}$ eltérést mutat az elmúlt évtizedek középhőmérsékleteihez képest, és legvalószínűbb értéke $1,2\text{-}2,0\text{ }^{\circ}\text{C}$ közé esik (Molnár & Végvári 2016, Tóth et al. 2015). Ez a hűlés N-SD-ben kifejezve kb. 150-300 km távolságnak adódik az izolátum és az összefüggő area közt. Mindez nem jelenti azt, hogy a meleg periódus idején nem élhetett a faj jóval északabbra is, de kézzelfogható bizonyítékként az izolátumok ezt a távolságot mutatják, mely ily módon lehetséges minimális hőeltérés indikációjaként értendő (15. ábra).



15. ábra. Egy izolált, pólusok felé eső előfordulás, és az ekvatoriális irányba eső összefüggő area viszonya, N-SD = 165 km esetben (a két előfordulás közti távolság kb. $1,5^{\circ}$ szélesség), mely korábbi meleg klímaperiódust indikál.

Vizsgálati kérdéseim az alábbiak voltak:

- (1) A pannon flórából mely fajok area-diszjunkciója mutat legalább 150-300 km N-SD-t, ami a HTM-ben nagyobb area maradványára utalhat, vagy még régebbi melegperiódusára? Azt feltételezem, hogy az ilyen fajok száma alacsony.
- (2) Hogy oszlik el az N-SD értéke által indikált, a meleg periódusra vonatkozó MAT eltérés a maihoz képest? A HTM-re vonatkozó szélesebb becslés intervalluma (1-2,5 °C) szűkíthető-e?
- (3) Mutat-e valamilyen módon az N-SD korábbi interglaciálisra utaló, jelentős hőmérsékleti eltérést, azaz interglaciális reliktum helyzetet?

6.1. Metodika, adatok

A hőmérsékleti paraméterek közül a MAT meghatározó szerepét számos, SDM-eket alkalmazó cikk eredményei alátámasztják (Dobbertin et al. 2005, Rasztovcics et al. 2012, Ruiz-Labourdette 2013). Fajok sokaságának elterjedése egy-egy biomhoz (zonobiomhoz) kötődik (pl. mediterrán cserjések, lombhullató erdők stb.). Ezeket a biomokat széleskörűen elterjedt módon, klímadiagramokkal jellemezzük, melyek ugyancsak alapvetően évi átlag hőmérséklettel klasszifikálnak (Walter & Lieth 1960, Walter 2012). Ez is alátámasztja döntésemet, melyben a középhőmérsékletekre redukáltam vizsgálataimat, nem vitatva, hogy sok fajt klimatikus extremitások is limitálhatnak. Tekintetbe kell azt is venni, hogy a klimatikus extremitások ritkán függetlenek az átlagoktól. Ha ezeket egy nagyjából egyező kontinentalitási (óceánikussági) szinten vizsgáljuk, akkor az összefüggés lineárist közelít: a MAT növelésével emelkednek az extrém hideg és meleg paraméterek értékei is.

A MAT sarkok irányába történő hűlésének 0,69 °C/100 km értéke leginkább a közepes szélességekre jellemző, ahol a vizsgálataim is történtek. A továbbiakban ezt tekintem irányadónak. Ha például 500 km N-SD diszjunkciót mérünk az elterjedésben, az egy minimális $0,69 \times 5 = 3,45$ °C MATD értékre utal egy meleg klímaidőszak és a mai hőviszonyok között.

Metodikám annyiban mindenféleképpen makroökológiai szemléletű, amennyiben nem fókuszáltam túlságosan kis léptékű túlélési dinamikákra és élőhely-heterogenitásra (Brown 1995, Hampe & Jump 2011). Csak nagyléptékű (tíz és száz kilométeres léptékű) élőhely-mintázatokat vettem tekintetbe. Az alábbi kiindulási feltételeket rögzítettem:

1. Az expanzió nem gyors folyamatként zajlott le (anemochoria és zoochoria nem jön a terjedésnél számításba).
2. A diszjunkció területe alapvetően sík vagy enyhén hullámos felszínű, ahol a mikro- és mezoklimatikus hatások gyengék. Ha a vizsgált faj mikro- vagy mezoklíma által befolyásolt élőhelyekhez kötődik, akkor az ilyen élőhelyek, a hozzájuk tartozó mikro- és mezoklíma előfordulásokkal közelítőleg egyenletesen oszlanak el.

3. Kizárható az, hogy a diszjunkció antropogén hatásra jött létre. Az is kizárható, hogy a diszjunkció területére zajló recens betelepődést antropogén hatások akadályozzák alapvetően. Az irodalomban rögzített, időközben kihalt előfordulásokat viszont figyelembe vettem.

Áttekintettem a Kárpát-medence hajtásos növényfajainak listáját (kb. 2.200 természetes előfordulású faj él Magyarországon, és közel 3.000 szerte a Kárpát-medencében). Azokat a fajokat kerestem, ahol 150 km-nél nagyobb N-SD van az area diszjunkciójában (kb. $1,4^\circ$ szélesség). Ez a HTM minimális 1°C -os MATD értékét mutathatja a jelenhez képest. 350 km-nél nagyobb N-SD (kb. $3,0\text{--}3,5^\circ$ szélesség) már $2,5^\circ\text{C}$ -os MATD-t jelentene, az ennél szélesebb diszjunkciót túlságosan nagyinak, a holocénre nem megfeleltethetőnek tekintem, figyelemmel a HTM klímarekonstrukciókra (Feurdean et al. 2014, Magyari et al. 2012, Molnár & Végvári 2016, Tóth et al. 2015). Az ennél nagyobb kalkulált MATD-t (legalábbis) az előző, a holocénnél melegebb interglaciálisra (vagy még régebbire) utalónak veszem. A kiválasztás további fontos kritériuma, hogy legalább regionálisan (közép-európai kitekintésben) az izolált előfordulás poláris irányban extrém, esetünkben legészakibb legyen. Ennek oka, hogy (amint a 15. ábra vázlatán látható), az area HTM időszakai északi szegélyén, annak maradványaként fennmaradt izolátumot tételezek fel.

Az előbb említett $1,0\text{--}2,5^\circ\text{C}$ -os intervallumot két egyenlő részre osztottam, közülük a MATD-nek az $1,0\text{--}1,7^\circ\text{C}$ -os rész-intervalluma Feurdean et al. (2014) és Molnár & Végvári (2016) becsléseinek felel meg, a nagyobb eltérés rész-intervalluma ($1,8\text{--}2,0/2,5^\circ\text{C}$) inkább Magyari et al. (2012) és Tóth et al. (2015) becsléseire utal. Összehasonlítottam, hogy hány szóba jöhető faj esik az egyik és a másik rész-intervallumba. Ha nem esnek N-SD értékek a melegebb intervallumba, nem okvetlenül jelenti azt, hogy az alacsonyabb MATD becslés lehet csak helyes, mivel MATD-becslésem minimum értékek intervalluma. Ha a melegebb intervallumba csak kevés faj esik, az utalhat arra, hogy ezek interglaciális reliktumok (ezért van belőlük olyan kevés a HTM időszakai, értelemszerűen sokkal több fajhoz képest), de lehetnek a HTM időszakából valók is, ez esetben – kisebb valószínűséggel – fennmarad a lehetősége a melegebb intervallumra vonatkozó HTM MATD becslések érvényességének is. Amennyiben a melegebb rész-intervallumba a hidegebbel egyező, netalán több faj esik, azt Magyari et al. (2012) és Tóth et al. (2015) helyes és a másik két forrás (Feurdean et al. 2014, Molnár & Végvári 2016) túlságosan alacsony becslése egyértelmű bizonyítékának tekinthetjük.

Felmerül a kérdés, hogy maga a Kárpát-medence (nem a változatos módon lehatárolt pannoni biogeográfiai régió, hanem a nagyobb geológiai egység) szignifikáns kiterjedéssel bír-e észak-déli irányban a vizsgálathoz? A válasz egyértelműen igen. Teljes területe mintegy 250.000 km^2 (beleértve a

szerkezetileg egyértelműen nem a Kárpátokhoz tartozó Erdélyi-medencét is), ily módon mérete az észak-amerikai Nagy-Medencéét közelíti, a Föld legnagyobb kontinentális medencéi közé tartozik. Igaz, a kelet-nyugati kiterjedése a nagyobb (kb. 10°) és az észak-déli kisebb (kb. 4°), de ez is jelentős. A medence alapvető domborzata is síksági-dombvidéki (nagy részt 400-500 m-nél nem magasabb). Sok európai régióhoz képest ez a domborzat kevésbé is tagolt (például az egyveretűnek tartott, párhuzamos zonobiomokkal jellemzett Kelet-Európai-síkság nem kis része legalább ilyen tagoltságú mind topográfiai, mind geológiai értelemben), a mikro- és mezoklimatikus hatások tehát kevésbé markánsak.

A MAT észak-déli változása Kelet-Európában egyértelmű (kelet-nyugati izotermák), az Atlanti-óceánhoz közeledve viszont ez eltűnik, a magashegységek domborzata is erősen befolyásolja, a téli középhőmérsékletek pedig az óceánnal párhuzamos, inkább észak-déli izotermák, ami befolyásolja a MAT izotermákat is. A Kárpát-medence kellően távoli ahhoz, hogy ez a lefutás nagy léptékben már alapvetően a kontinentális kelet-nyugatira módosuljon. A 6. táblázat mutatja be öt kárpát-medencei állomás MAT adatait az észak-déli változás kontinentális viselkedésének illusztrálására (Péczy 1986). A becsült MAT változás 0,76 °C/100 km körüli, ha viszont az adiabatikus hűlést is figyelembe vesszük (egységesen 100 m tengerszint feletti magasságra korrigálva a MAT értékeket), 0,57 °C/100 km körül adódik. Csak néhány állomást tekintettem ugyan, de látható, hogy a Kárpát-medencében is a közepes szélességeknek megfelelő 0,69 °C/100 km körül mozog az észak-déli MAT változás. A Kárpát-medence klímáját és geológiáját tehát alkalmasnak ítélem (kellően homogénnek és kellően kontinentálisnak) ahhoz, hogy torzító hatással ne számoljak.

6. táblázat. Néhány kárpát-medencei meteorológiai állomásai MAT értékei és egyéb adatai (Péczy 1986) alapján. MAT-B = 100 m tengerszint feletti magasságra korrigált MAT, az átlagos adiabatikus hűlési arány alapján.

Ország	Település	Szélesség (°)	Magasság (m)	MAT (°C)	MAT-B
Szlovákia	Eperjes	49,00'	270	8,3	9,4
Magyarország	Nyíregyháza	47,96'	107	9,5	9,5
Magyarország	Szombathely	47,25'	218	9,4	10,2
Magyarország	Pécs	46,25'	141	11,2	11,5
Szerbia	Belgrád	44,80'	132	11,8	12,0

Első lépésben a medence közel 40 %-át lefedő Magyarország flóráját tekintettem át. A legtöbb jelölt faj dunántúli, ily módon Észak-Horvátország

további vizsgálata kardinális, mivel e jelöltek többségének az összefüggő elterjedése illír jellegű. Észak- és Közép-Horvátország és a Dunántúl domborzata (szerencsére) sok hasonlóságot mutat (alacsony szigethegységek közti dombságok és folyókat kísérő alföldek). A horvát flórára vonatkozó források használata ezért kiemelkedő jelentőségű volt. Ahol kelet-balkáni az elterjedés, ott értelemszerűen a boszniai, szerb, bolgár és román flórára vonatkozó források váltak fontossá.

A fajok kiválasztásához alapvetően a magyarországi flóra monográfia-sorozatát használtam fel (Soó 1964-1985), kiegészítve azt Magyarország flóraatlaszával (Bartha et al. 2015). A horvát flóraadatokat a szabad hozzáférésű internetes nemzeti flóratérképről nyertem (<http://hirc.botanic.hr/fcd/>). Az Alföld keleti pereme és az Erdélyi-medence esetében a román flóra-monográfia sorozatot használtam (Savulescu 1952, 1953, 1955, 1956, 1960), ezen kívül a román flóra vörös könyvét (Dihoru & Negrean 2009). A bosnyák és szerb flóra adatokat egyedi cikkekből vettem át. Végezetül használtam az Atlas Florae Europaeae (Jalas & Suominen 1972, 1976, 1986, 1989, Kurtto et al. 2004) köteteit is. A hivatkozásokra a későbbiekben, az eredmények közlésénél kerül sor.

A rendelkezésre álló florisztikai adatok, elterjedési térképek segítségével kerestem a diszjunkciókat, melyek a legtöbb esetben legalább két ország (esetenként három vagy négy) florisztikai adatainak összevonásával rajzolódtak ki. Csak viszonylag kevés olyan faj volt, melyek esetében elégségesnek bizonyult csak a román vagy csak a magyar elterjedési térképeket-adatokat használni a diszjunkció felismeréséhez.

6.2. Eredmények

Az alábbi 15 faj felelt meg az N-SD 150-350 km kritériumnak:

1. *Aethionema saxatile* (Bartha et al. 2015, Dihoru & Negrean 2009, Savulescu 1955)
2. *Asplenium lepidum* (Bartha et al. 2015, Jalas & Suominen 1972, Savulescu 1952, <http://hirc.botanic.hr/fcd/>);
3. *Carpinus orientalis* (Bartha et al. 2015, Jalas & Suominen 1976, <http://hirc.botanic.hr/fcd/>);
4. *Cuscuta approximata* (Bartha et al. 2015, Bogosavljević et al. 2007, Marković et al. 2015);
5. *Hypericum umbellatum* (Dihoru & Negrean 2009; Petrova & Vladimirov 2010, Savulescu 1956, <http://hypericum.myspecies.info/file/1016>)
6. *Ilex aquifolium* (Jávorka 1924).
7. *Micromeria thymifolia* (Bartha et al. 2015, <http://hirc.botanic.hr/fcd/>);
8. *Onosma viridis* (Bartha et al. 2015, Savulescu, 1960);

9. *Physospermum cornubiense* (Bartha & Király 2015, Jávorka 1924, Soó, 1968, Stupar et al 2015);
10. *Potentilla pedata* (Bartha et al. 2015, Kurtto et al. 2004, Savulescu 1956);
11. *Ranunculus psilostachys* (Bartha et al. 2015, Jalas & Suominen 1989);
12. *Saponaria bellidifolia* (Dihoru & Negrean 2009, Jalas & Suominen 1986, Savulescu 1952)
13. *Silene flavescent* (Bartha et al. 2015, Jalas & Suominen 1986, Savulescu 1953);
14. *Trigonella gladiata* (Bartha et al. 2015, Prodanović et al, 2010);
15. *Vincetoxicum pannonicum* (Bartha & Király, 2015).

Raunkiaer életformájuk tekintetében közülük 9 hemikriptofiton (56, 26), 4 fásszárú (2 fanerofiton /6, 46/, 2 kamefiton /6, 9/), 1 terofiton (18, 13) és 1 geofiton (-). A zárójelben elől a Kárpát-medencén belüli arányok, azt követően a globális flórára jellemző ún. normál spektrum %-os adatai vannak feltüntetve (Hortobágyi & Simon 1981b). A kárpát-medencei flórához képest felülreprezentáltak a hemikriptofitonok, továbbá némileg a fanerofiton és kamefiton életformák. Ahogy az várható volt, az igazán hidegtűrő kriptofitonok közül nem is került a listára faj. A terofitonok és geofitonok alulreprezentáltsága (illetve hiánya) talán kissé meglepő.

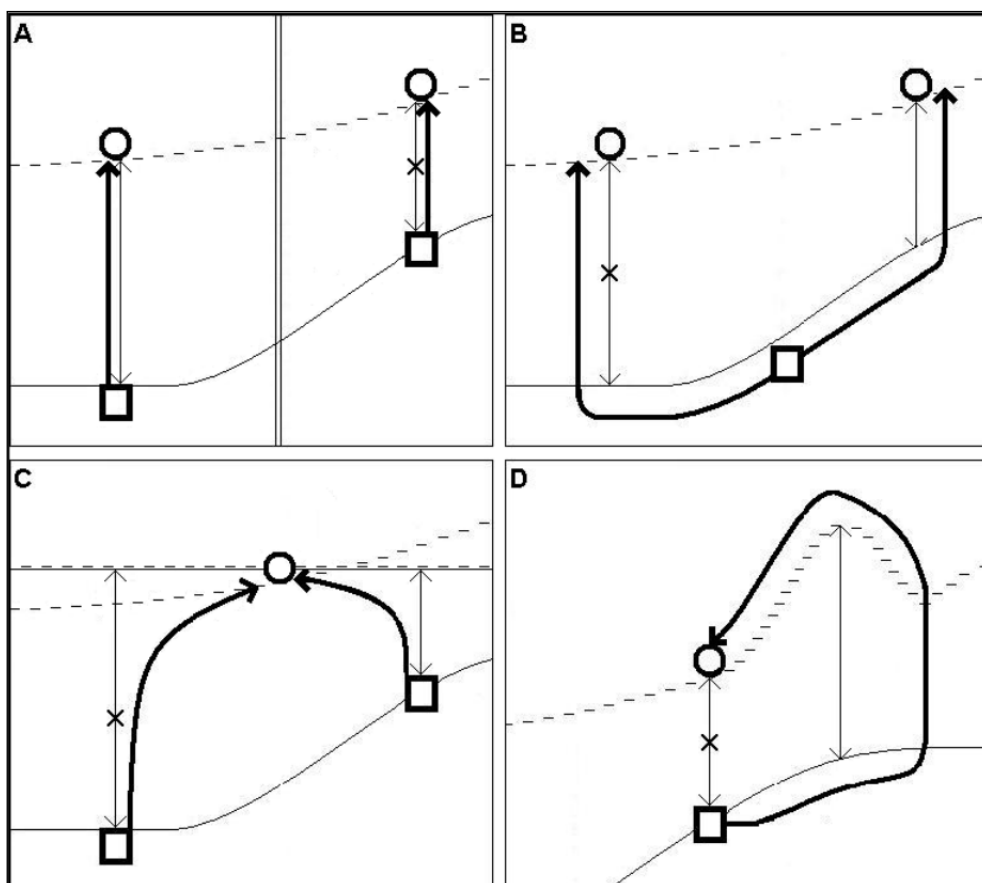
Élőhelyük szerint bazifil sziklagyepi 7 faj, árnyasabb erdőkben él a kollin-montán zónában 3, melegkedvelő tölgyes és karsztbokorerdő-lakó 2, karsztbokorerdőkben és gyepekben egyaránt él 2, száraz gyepekben és szegetáliákban 1, árnyas sziklafal-lakó 1. Ebből nyilvánvaló, hogy a Kárpát-medence alföldjein, de még az alacsony, negyedidőszaki üledékekkel fedett dombvidékeken sem jellemzőek ezek a fajok (bár szárazabb-meleg klímájú dombvidéki löszterületek déli lejtőire ez a megállapítás nem okvetlenül érvényes). Korábbi diszperziójuk során is jó eséllyel elkerülték ezeket a tájakat, különösen valószínűtlen, hogy az Alföldön képesek lettek volna légvonalban, vagy közel légvonalban átvándorolni (megint csak nem ideszámítva a déli löszlejtők tekintetében a Mezőföldet). Erre a további kiértékelések során tekintettel fogok lenni. Ami a fajok további déli elterjedését illeti, általában gyakoriak a Balkán-félszigeten, de az Adriai-tenger mediterrán éghajlatú partvidékén már hiányoznak vagy ritkák, sokkal inkább szubmediterrán, mint mediterrán jellegűek.

Jelenlegi ismereteink szerint a *Vincetoxicum pannonicum* szigorú értelemben vett pannon endemizmus, két ismert előfordulással (a Budai- és a Villányi-hegységben). Legközelebbi rokona a Balkánon szélteben elterjedt *Vincetoxicum fuscum* (annak állandósult hibridje a mediterrán *V. hirundinaria*-val /Horváth et al. 2020/). A *V. pannonicum* esetében a mért N-SD távolság nem egy izolátum és a nagy összefüggő area közti észak-déli távolságot jelöli, hanem a két ismert izolátum közti ilyen irányú távolság.

A Gömör-Tornai-karszt egykori bennszülött híressége, az *Onosma tornensis* létének taxonómiai vizsgálatokkal megalapozott cáfolata (Mártonfi et al. 2014) után ezekkel az előfordulásokkal, mint a kelet-balkáni *Onosma viridis* izolált előfordulásaival számoltam.

Nem vettem figyelembe tengerparti fajokat akkor sem, ha látványosan nagy diszjunkciót mutatnak (mint pl. a *Scoenoplectus litoralis*), bár néhány forrás potenciális HTM reliktnak tekinti azokat. A legtöbb ilyen faj intenzíven terjed zoochooriával (parti madarak, récék és egyéb vízi madarak segítségével), ami nagy ugrásokat tehet lehetővé. Ily módon ütközésbe kerül a metodikában felsorolt alapfeltételeim közül az elsővel. Ezek a tengeri fajok ugyan 200-500 km diszjunkciókat mutatnak a tengerpartok felé, de a számukra megfelelő élőhelyek nem a Balkánon, hanem az Adriai-tenger partján vannak (esetleg az Északi- vagy a Balti-tenger partján is). A köztes területeken számukra megfelelő élőhelyek nincsenek (hegyvidékeken nincsenek szikes és sós tavak, talajok Európának ezen a részén), ily módon kizárólag zoochooriával végrehajtott ugrásokkal tudtak terjedni.

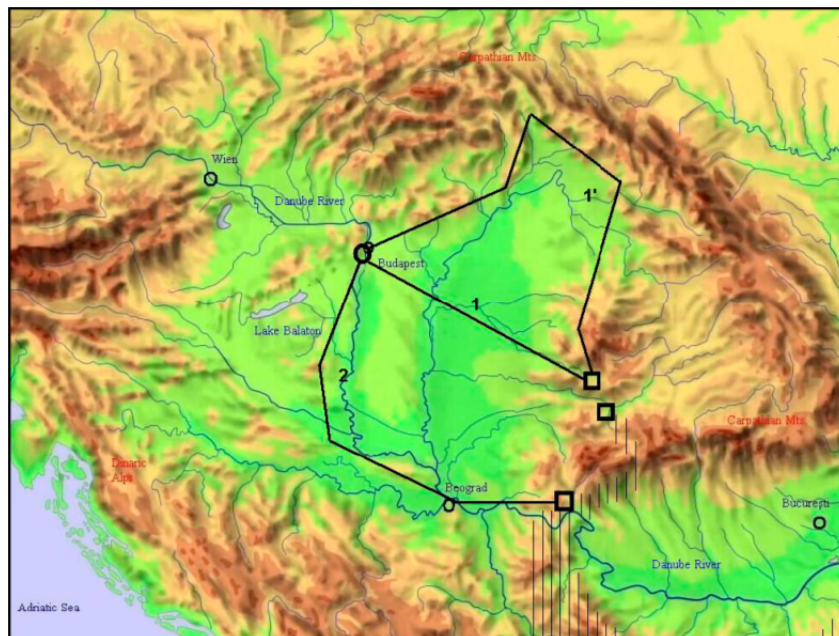
Amikor egynél több terjedési útvonal is számításba jön egy adott faj izolátuma és összefüggő elterjedése között (5 faj esetén), a klasszikus pánbiogeográfiai megközelítést (Craw et al. 1999) használtam (makroökológiai szemlélettel). A lehetséges „route”-okat a barrierék és a távolságok lehetőségeivel súlyoztam a pannon régió és a Balkán érintkező sávjában. A korábbi vándorlási útvonalak teoretikus típusait a 16. ábra mutatja be.



16. ábra. A lehetséges migrációs útvonalak négy scenáriója. Az A-D esetek részletes magyarázata a szövegben található. A szimbólumok jelentése: négyszög = legközelebbi jelenlegi déli előfordulás(ok); kör = a legészakibb izolált előfordulás; vékony vonal = a déli összefüggő elterjedés északi határvonala; szaggatott vonal = a feltételezett minimális északi előrenyomulás határa egy melegebb klímaidőszakban (ennél északabbra is terjeszkedhetett, de ennek nincs elterjedési nyoma); vékony függőleges vonalak mindkét végükön nyílheggyel = N-SD távolság a jelenlegi izolált előfordulás és a déli összefüggő előfordulás közt vagy az egykor végigjárt migrációs út megfelelő élőhelyének legészakibb pontja és a déli összefüggő előfordulás között /(D) esetén/; „X” = a kieső N-SD jelölése; vastag egyirányú nyilak = hipotetikus migrációs utak a meleg periódus idején; kettős vonal = migrációs barrier /(A) esetén/; kettős, folyamatos-szaggatott vonal = segédvonal a szélességi kör mentén a (C) esetben.

A négy lehetséges típus a következő. (A) Két lehetséges route és két izolátum van, ezeket egy hatékony, észak-déli irányú barrier választja el. Kelet-nyugati mozgás sosem fordulhatott elő sem az izolátumok közt, sem a route-ok valamely szakaszán, így módon mindkét utat végigjárták a faj populációi, mindkettőt vizsgálni kell. Azt választottam ki, amelyiknél az eljutás nagyobb N-SD távolságot hidalt át (nagyobb diszjunkciót mutat). Ide tartozik: *Asplenium lepidum*. (B) Két izolátum maradt fenn, de köztük nincs érdemi

észak-déli lefutású barrier, a múltban létezhetett route közöttük. Itt valószínűbbnek ítélem, hogy a kisebb diszjunkció mentén zajlott le a terjedés, majd kelet-nyugati irányban a két izolátum között, azaz a kisebb (legkisebb) diszjunkciót keressük. Erre az esetre nem találtam példát a fajlistában. (C) Csak egy izolátum van, de ezt többféle irányból elérhette az összefüggő állomány. Itt ugyancsak a (leg)kisebb diszjunkciót áthidaló route lehetőségét tartom legvalószínűbb verziónak, ezt választottam. Ide tartoznak: *Aethionema saxatile* és *Silene flavescons*. (D) Az adott taxonnak speciális élőhely-igényei vannak, csak ilyeneken keresztül tud terjedni. A lehetséges route ennek függvényében olyan, hogy sokkal északra is el kellett jutnia a múltban, és csak ilyen route-on keresztül juthatott el a jelenlegi izolátumhoz. Ebben az esetben a távolságot nem a jelenlegi izolátum, hanem az egykori route legészakibb pontja és az összefüggő area északi széle közt mérjük. Ide tartoznak: *Onosma viridis*, *Potentilla pedata*. Az (A) és (C) esetről keverten előfordulhat (D) is, mint pl. a *Silene flavescons* esetében, melyet térképen is szemléltetnek (17. ábra). Az 1. route a légvonalbeli összekötés, az Alföld alkalmatlan élőhelyein vezetne keresztül, kiesik. Az 1' út az egyik lehetséges route. Itt a route legészakibb pontja és a potenciális kiindulási előfordulás közti N-SD számíthat. Jelenleg ezen az útvonalon a faj már a tágabb térségben sem él. A 2. (déli útvonal) a másik lehetséges út, a Fruska Gora és a dunántúli dombságok, löszvidékek útján érhet el (előbb nyugat, majd észak felé) a Gellért-hegyet. Az 1' és 2 útvonal közül azt választottam, melynél kisebb N-SD diszjunkció áthidalása van (ez a 2).



17. ábra. A *Silene flaveszens* esetében számításba jövő egyszerűsített migrációs utak („routes”). A számok az egyes utakat jelölik. Az 1, 1' és 2 részletes magyarázatát lásd a szövegben. A fekete kör a Gellért-hegyen élő izolált populáció; fekete négyszögek jelölik a legközelebbi, legészakibb előfordulásokat; a fekete vonalak az egyszerűsített migrációs utak (pánbiogeográfiai szemlélettel, nem ragaszkodva nagy pontossággal a szigorúan valós mozgáshoz, a potenciális nagyobb alkalmas élőhely-előfordulások, valamint a kezdő- és végpontok az érdekesek). A függőlegesen vonalkázott terület a faj összefüggő areája.

Az öt ilyen, több lehetséges útvonalú faj és azok útvonal-jelöltjei az alábbiak (a jelölések: →→ = légvonalbeli kapcsolat; * = a kiválasztott verzió; † = kihalt előfordulás; + = két déli előfordulás kb. egyenértékű):

Aethionema saxatile /(C) és (D) típusok/, a lehetséges útvonalak:

- (1) = Maramureş (Máramaros) (Románia) →→ Vértess (Magyarország)
- *(1') = Maramureş (Máramaros) (Románia) → az Északi-Kárpátok legészakibb alkalmas élőhelyei (Vihorlát, Szlovákia) → Vértess (Magyarország)
- (2) = Cheile Nerei és környéke (Románia) → Vértess (Magyarország)

Asplenium lepidum /(A) és (D) típusok/, a lehetséges útvonalak:

- (1) = Vadu Crişului (Révi-szoros) (Románia) →→ Bükk (Magyarország)
- *(1') = Vadu Crişului (Révi-szoros) (Románia) → az Északi- Kárpátok legészakibb alkalmas élőhelyei (Vihorlát, Szlovákia) → Bükk (Magyarország)
- (2) = Közép-Horvátország, Bosznia → Pécs (Magyarország, †)

Onosma viridis. /(C) és (D) típusok/, a lehetséges útvonalak:

- (1) = Cheile Turzii (Tordai-hasadék) (Románia) →→ (Gömör-Tornai-karszt, Magyarország és Szlovákia)
- *(1') = Cheile Turzii (Tordai-hasadék) (Románia) → az Északi- Kárpátok legészakibb alkalmas élőhelyei (Vihorlát, Szlovákia) → (Gömör-Tornai-karszt, Magyarország és Szlovákia)
- (2) = Vaskapu (Románia, Szerbia) → Budapest térsége → (Gömör-Tornai-karszt, Magyarország és Szlovákia)

Potentilla pedata /(C) és (D) típusok/, a lehetséges útvonalak:

- (1) = Turda (Torda) (Románia) →→ Balaton-v., Tihany (Magyarország)
- (1') = Turda (Torda) (Románia) → az Északi- Kárpátok legészakibb alkalmas élőhelyei (Vihorlát, Szlovákia) → Balaton-v., Tihany (Magyarország)
- *(2) = Dél-Horvátország → Balaton-v., Tihany (Magyarország)

Silene flaveszens /(C) és (D) típusok/, a lehetséges útvonalak:

- (1) = Zam (Zám)+Deva (Déva) (Románia) →→ Budapest

(1') = Zam (Zám)+Deva (Déva) (Románia) → az Északi- Kárpátok legészakibb alkalmas élőhelyei (Vihorlát, Szlovákia) → Budapest

*(2) = Domogled + Vaskapu (Románia) → Budapest

A 7. táblázat összegzi a fentebbi verziók eredményeit:

7. táblázat. Az egynél több lehetséges útvonallal rendelkező öt faj potenciális migrációs útjainak adatai. A "déli összefüggő előfordulás" annak északi szélére, másképp a diszjunkció deli szélére vonatkozik. Az északi izolált előfordulás lehet az izolátum maga, vagy a lehetséges útvonal északi szélső pontját kijelölő lokalitás. Csillag jelöli a választott verziót

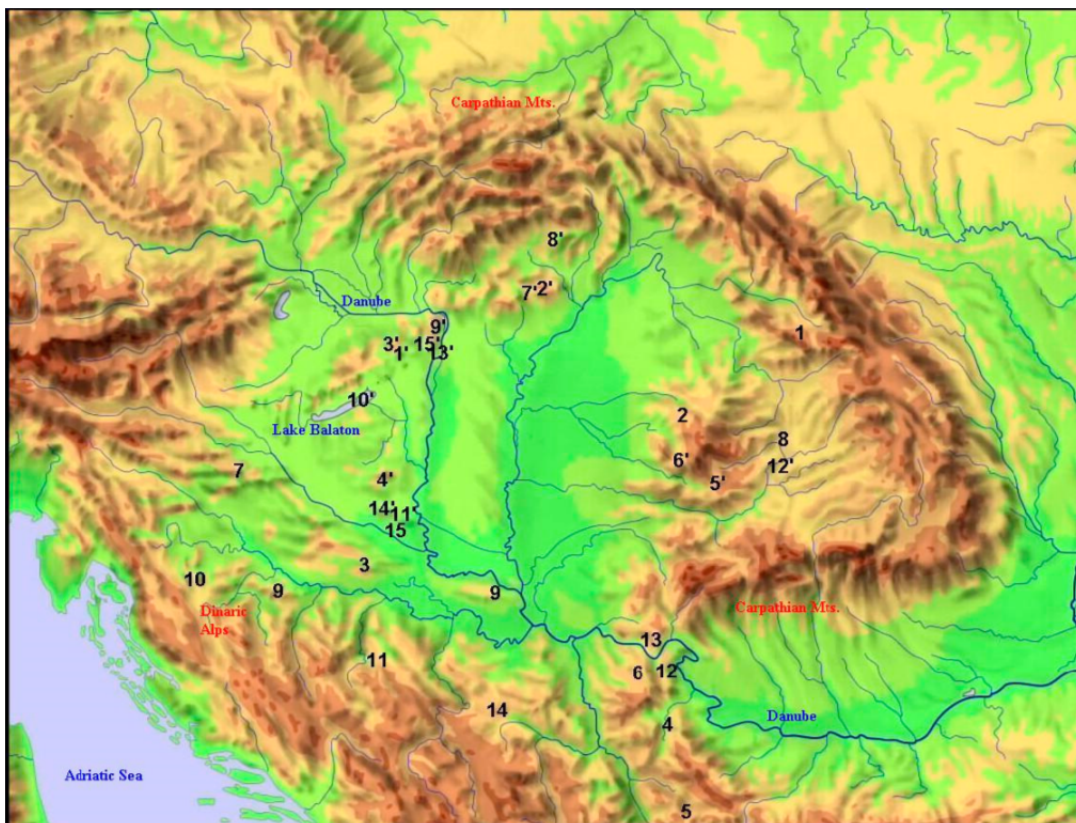
Faj	Déli összefüggő előfordulás (földrajzi szélesség)	Északi izolált előfordulás (földrajzi szélesség)	N-SD (fokban)	Az N-SD alapján számított MATD (°C)
<i>Aethionema saxatile</i> (1)	47,5	47,5	0	0
<i>Aethionema saxatile</i> (1') *	47,5	49,0	1,5	1,0
<i>Aethionema saxatile</i> (2)	45,0	47,5	2,5	1,7
<i>Asplenium lepidum</i> (1)	47,0	48,1	1,1	0,8
<i>Asplenium lepidum</i> (1') *	47,0	49,0	2,0	1,4
<i>Asplenium lepidum</i> (2)	44,5	46,0	1,5	1,1
<i>Onosma viridis</i> (1)	46,6	48,5	1,9	1,3
<i>Onosma viridis</i> (1') *	46,6	49,0	2,4	1,7
<i>Onosma viridis</i> (2)	44,8	48,5	3,7	2,6
<i>Potentilla pedata</i> (1)	46,4	46,9	0,5	0,3
<i>Potentilla pedata</i> (1')	46,4	49,0	2,6	1,8
<i>Potentilla pedata</i> (2) *	45,2	46,9	1,7	1,2
<i>Silene flaveszens</i> (1)	46,0	47,5	1,5	1,1
<i>Silene flaveszens</i> (1')	46,0	49,0	3,0	2,1
<i>Silene flaveszens</i> (2) *	44,8	47,5	2,7	1,9

A 8. táblázat a végeredményt, mind a 15 faj hasonló adatait listázza. A kerekítés (miképp az előző táblázatnál is) 0,1° szélességi kör, ami kb. 0.07 °C-nak felel meg. Ennél pontosabb adatok közlése a metodika pontossági tartományában szükségtelen.

8. táblázat. A 15 kiválasztott faj végleges listája, adataikkal. A 7. táblázatban is feltüntetett, kiválasztott verzió sorszáma a fajnév után zárójelbe téve.

Faj	Déli összefüggő előfordulás (földrajzi szélesség)	Északi izolált előfordulás (földrajzi szélesség)	N-SD (fokban)	Az N-SD alapján számított MATD (°C)
1. <i>Aethionema saxatile</i> (1')	47,5	49,0	1,5	1,0
2. <i>Asplenium lepidum</i> (1')	47,0	49,0	2,0	1,4
3. <i>Carpinus orientalis</i>	45,6	47,4	1,8	1,2
4. <i>Cuscuta approximate</i>	44,1	46,1	2,0	1,4
5. <i>Hypericum umbellatum</i>	43,1	46,3	3,2	2,2
6. <i>Ilex aquifolium</i>	44,5	46,3	1,8	1,3
7. <i>Micromeria thymifolia</i>	46,1	48,1	2,0	1,4
8. <i>Onosma viridis</i> (1')	46,6	49,0	2,4	1,7
9. <i>Physospermum cornubiense</i>	45,2	47,8	2,6	1,8
10. <i>Potentilla pedata</i> (2)	45,2	46,9	1,7	1,2
11. <i>Ranunculus psilostachys</i>	44,1	45,8	1,7	1,2
12. <i>Saponaria bellidifolia</i>	44,5	46,5	2,0	1,4
13. <i>Silene flavescent</i> (2)	44,8	47,5	2,7	1,9
14. <i>Trigonella gladiata</i>	44,1	45,8	1,7	1,2
15. <i>Vincetoxicum pannonicum</i>	45,8	47,5	1,7	1,2

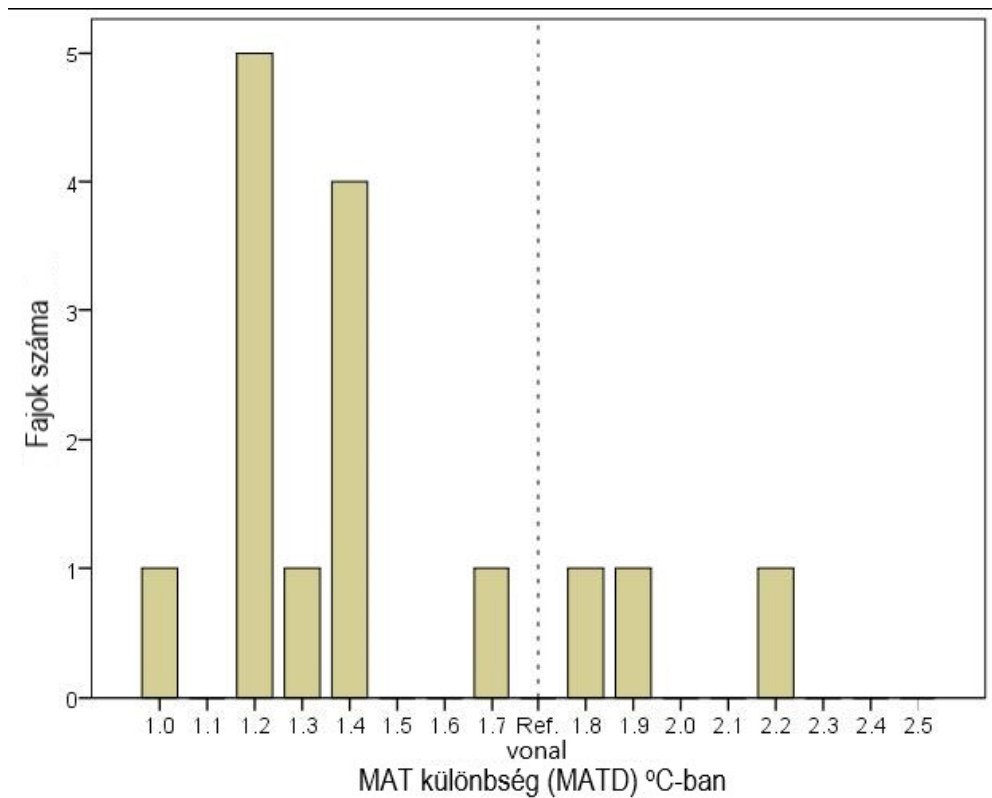
Végezetül, a 18. ábra térképe tünteti fel a táblázatban szereplő izolátumok és „forrás” állományok elhelyezkedését a 15 fajra és a kiválasztott verziókra. A fajok sorszámai és a lokalitások egyeznek a 8. táblázatával.



18. ábra. A kiválasztott 15 reliktum faj figyelembe vett előfordulásainak elhelyezkedése. (') jelöli az északi izolátumokat. A sorszámok megfeleltetése az egyes fajokkal a főszövegben és a 8. táblázatban található.

6.3. Értékelés

A kárpát-medencei HTM-korú reliktumok kiválasztására elég szigorú kritériumokat állapítottam meg. Ennek megfelelően a valóságban az általam szelektált 15-nél lényegesen több reliktuális elterjedésű faj származhat ebből az időszakból. A fajlistáról 12 faj MATD értéke esik 1,0-1,7 °C és három fajé (*Hypericum umbellatum*, *Physospermum cornubiense*, *Silene flaveszens*) esik az 1,8-2,5 °C intervallumba. Bár kevés a faj, binomiális teszttel vizsgáltam az MATD érték eloszlását (egy faj = 1 mintavételi elem), melyet a 19. ábra mutat be.



19. ábra. A 15 faj által indikált MATD értékek eloszlása 0,1 °C-os intervallumokba osztva. A szaggatott, függőleges vonal a vizsgált MATD-intervallum felezője.

A binomiális teszt szerint szignifikánsan több faj esett az alsó intervallumba (1,0-1,7 °C), mint a felsőbe (1,8-2,5 °C), $p = 0,04$ hibahatáron (az alacsony elemszám ellenére is). Amint látható, nem is volt olyan faj, melynél a MATD > 2,2 °C. A magasabb intervallum-félbe eső fajok alacsony száma azt sugallja, hogy ezek nem is HTM reliktumok, hanem az előző interglaciálisból valók. Ez az alacsony elemszám csökkentheti azoknak a paleontológiai klímarekonstrukcióknak az elfogadhatóságát (legalábbis a becsléseik felső tartományát), melyek a felső intervallum-félbe esnek (Magyari et al. 2012), Tóth et al. 2015). Amint korábban említettem, megcáfolni nem képes őket, mivel a becslés minimum-becslés. Ha viszont Feurdean et al. (2014) és Molnár & Végvári (2016) MATD-rekonstrukciói a helyesek, akkor a *Hypericum umbellatum*, *Physospermum cornubiense* és a *Silene flavesceus* valóban interglaciális-reliktumok (legalább az előző, az Eemi /Riss-Würm/ interglaciálisból, de elméletileg akár azt megelőzők is számításba jöhetnek).

A kérdés végleges eldöntéséhez molekuláris genetikai vizsgálatok lennének alkalmasak. Joggal feltételezhető, hogy ha egy reliktum populáció interglaciális eredetű, genetikailag nagyobb mértékben elkülönült az összefüggő areán vett mintáktól, mint egy, csak a HTM óta elkülönült

populáció. Sajnos, a kiértékelést ez esetben is nehezíti az alacsony elemszám (azaz $n=3$ a nagyobb diszjunkciót mutató fajok esetében). Ha a kellő diszjunkciót mutató fajok száma magasabb lenne, nem csak a filogenetikai kiértékelés eredménye válna megbízhatóbbá. Olyan statisztikai elemzések lehetősége is megnyílna, melyek a szegényesnek mondható binomiális tesztnél megbízhatóbb módon tükröznék a felső hőmérsékleti intervallum-félbe eső fajok csoportjának különállóságát vagy e különállás hiányát már a diszjunkció távolsági adatain kalkulálva is. Más, „szerencsésebb” flórák tanulmányozása esetén erre nyílhat is lehetőség, ha azokban az interglaciális (esetleg preglaciális) reliktumok aránya nagyobb a Kárpát-medencére jellemzőnél (és ez esetben a HTM reliktumok aránya is valószínűleg sokkal nagyobb). Ilyen elemzéseket az észak-déli migrációkat akadályozó hegyláncokat nélkülöző területeken (elsősorban az Egyesült Államok délkeleti részén és Kelet-Kínában, de a szubtrópusi biomoknál északabbra) lehetne leginkább végezni. Európában (pontosabban annak már Ázsiára eső peremén) a Kaukázus déli oldalán húzódó alacsonyabb fekvésű, dél felé viszont többé-kevésbé nyitott régiók (nyugatra a Kolhisz, keletre a Lenkoran-Hirkánia) jöhetnének leginkább számításba ilyen elemzésekhez (magas az inter- és preglaciális reliktumok aránya mindkét régió flórájában). Esetleg a Balkán és a nyugatabbi mediterrán félszigetek is ide sorolhatók (mindhárom félsziget nyitott a déli vége irányába bizonyos értelemben, legalábbis a tengerparti, alacsonyabb fekvésű területsávokban). Ami miatt Kolhisz és Lenkoran (továbbá Kelet-Kína és Észak-Amerika keleti része) mégis jobb, az ezeknek a területeknek a kevésbé tagolt topográfiája (lásd a 2. kiindulási feltételezést) a mediterrán félszigetekhez képest.

A magyarországi flórából néhány faj nagy eséllyel jelölhető arra, hogy (legalább) Eemi-időszaki reliktum legyen (Soó 1968, Tatár 1938). Többségük dunántúli elterjedésű nem csak Magyarországon, hanem az egész Kárpát-medencére nézve is, többnyire a Villányi-hegységben, illetve a sok más biogeográfiai csemegét is rejtegető Bakonyban élnek, ezek a *Colchicum hungaricum*, *Medicago orbicularis*, *Orobanche nana*, *Stipa bromoides*. Közös jellemzője elterjedésüknek, hogy legközelebb vagy az Adriai-tenger partjának valódi mediterrán éghajlatú sávjában fordulnak elő (nem maritim növényzetben), vagy a Balkán-félsziget belsejében, de az általam kiválasztott 15 fajnál jóval délebbre, sokkal nagyobb area-diszjunkcióval. Ezeknek a fajoknak egyszer már át kellett kelniük a Dinári-hegységen, hogy elérjék a Kárpát-medencét. A hegység jellemzően bővelkedik ugyan xeromontán mészkő sziklagyepekben, de a szubmediterrán klímahatások 400-600 m fölött eltűnedeznek, az ennél magasabban fekvő sziklás élőhelyek egyre inkább montán karakterűek. Rajtuk jelenleg valószínűtlen, hogy egy valódi mediterrán, esetleg egy dél-balkáni faj átjutna. A legalacsonyabb hágók átlagos recens magassága 1.000-1.200 m, a montán bükkösök, jegenyefenyő-

elegyes bükkösök és a feketefenyvesek zónája ez, részben földrajzi elhelyezkedés, részben kitettség szerint (saját megfigyelések), ahol már mikroklimatikusan is nagyon limitált a xerotherm fajok túlélése. Bizonyos, hogy a korábbi interglaciális(ok) klímacsúcsain két lehetőséggel is számolhatunk, ami könnyítette ezt az átjutást. (1) A klímacsúcsok melegebbek voltak a HTM-nél. (2) Maga a Dinári-hegység, bár bonyolult, helyenként mozaikos a tektonikai emelkedés mintázata, ma sokhelyütt jóval magasabb, mint akár az Eemi időszakban. Erről (és az emelkedés változatos sebességéről) tanúskodnak az igen mély (és jórészt fiatalon kimélyült) szurdokvölgyek, kanyonok is (Lepirica 2016). Akár mindkét ok együttesen is felléphetett, melynek eredményeképpen a Dinári-hegység – legalábbis időszakosan – nem működött teljes körű barrierként e fajok számára. Részletes geológiai tanulmányok az utóbbi néhány tízezer évre általában 4 mm/év körülire teszik a Dinári-hegység északi részére jellemző horizontális mozgásokat (Moulin et al. 2016), a vertikálisak is maximum 4 mm/év körüliek (Joó et al. 1981). 2-4 mm/év konstans emelkedéssel számolva, 80.000 éve egy adott, ma 1.000-1.200 m magasan fekvő hágó kb. 150-300 m-rel lehetett alacsonyabban a mainál, azaz 700-1.050 m magasan (ha az erózió nem dolgozott túlságosan a tektonikai hatások ellenében). Az alacsonyabb magassági értékkel már a HTM MATD-vel egyező érték is elegendő lehetett a mediterrán és déli szubmediterrán fajok átjutásához. A hágók szintjében már a termofil vegetáció uralkodhatott, és a megfelelő kitettségű mészkősziklás élőhelyek – stepping stone-ként – alkalmasak lehettek akár mediterrán fajok számára is.

Az általam kiválasztott fajokból az a három, mely 1,8-2,2 °C MATD-t indikál, a (*Hypericum umbellatum*, *Physospermum cornubiense* és a *Silene flavescent*), melyek Eemi-korú reliktumok lehetnek, kényelmesen átkelhettek a Balkánon az Eemi TM alatt. A diszjunkciójukból kalkulált MATD megengedi az Eemi klímaoptimumának lényegesen melegebb lehetőségét is, hisz becsléseim minimum-becslések, a Kárpát-medencébe történő betelepülésük időszakában ennél nagyobb MATD lehetséges volt. Elméletileg ez természetesen igaz a másik 13 fajra is, de az általuk indikált MATD megengedi a HTM hőmérsékletét annak hűvösebb becslésére is (Feurdean et al. 2014, Molnár & Végvári 2016) is), így bejutásuk fiatalabb időszaka kellően alátámasztott.

Megközelítésmódom segíthet filogenetikai vizsgálatok potenciális alanyainak kiválasztásában egy sor kérdés megválaszolásához. Az egyik leginkább kínálkozó felvetés az, hogy vajon milyen driver-ek okozhatják interglaciális reliktumok alfajjá vagy fajjá alakulását izolációjuk során, vagy ha ez nem történik meg, akkor miért nem. Ha ezt a felvetést hajtásos növények esetén részletesebben fejtjük ki, nyilvánvaló, hogy a négy valószínűleg Eemi-eredetű faj (*Colchicum hungaricum*, *Medicago*

orbicularis, *Orobanche nana*, *Stipa bromoides*) összefüggő és izolált populációinak genetikai távolságát kell alapvetően vizsgálni, és ehhez a vizsgálathoz hozzáadni a három általam kalkulált potenciális Eemi-jelöltet. A további skálázáshoz alkalmas a maradék 12 faj bármelyike (nyilván lehetőleg minél több). A skála másik végén izolációból kialakult fajt is érdemes bevonni (pl. *Linum dolomiticum*). Ha a genetikai távolságok optimálisan viselkednek, megmutathatják, hogy a kérdéses három faj inkább a többi 12-höz, vagy a pannon biogeográfiai régió leginkább melegkedvelő négy reliktum fajához tartozik (vagy közelít). A diszjunkció távolságának analízise megfordítva, időzítési referenciát adhat, ha a molekuláris genetikai korolás nem ad egyértelmű eredményt. Különösen várható ez az eset lassan evolválódó fajoknál, melyeknél a glaciálisok tízezer éves nagyságrendű ciklusai esetleg túlságosan rövid időszakok a megfelelő indikációhoz. Ilyen kísérletre már volt is példa. Oeyen et al. (2014) tesztelték a speciációs távolság filogeográfiai hipotézisét mind térben, mind időben, az öves szkolopendra (*Scolopendra cingulata*) esetén. Izolátumként a nemrégiben újra felfedezett osztrák állomány mellett magyar és román mintákat vetettek össze az összefüggő, Mediterráneumból származó mintákkal. Nem sikerült igazolniuk pozitív korrelációt a geográfiai és a genetikai távolságok között. Megítélésem szerint ott hibáztak, hogy a földrajzi távolságok az egyes izolált lokalitások közti, valamint az izolátumok és a mediterrán fő előfordulás közti légvonalbeli mérések voltak. Ezzel szemben én nem csak egyszerűen az észak-déli távolság komponens szerepét vettem figyelembe (és a kelet-nyugati komponens a mérések során – mint nem relevánsat – figyelmen kívül hagytam), hanem az izolátumig eljutás különböző lehetséges szcenárióit is tekintettem. Mindezt Oeyen és munkatársai elmulasztották. Érdemes lenne eredményeiket e szemlélettel újraértelmezni (pl. a dunántúli és osztrák izolátumok valószínűleg közös, illír úton jutottak el jelenlegi lokalitásaikra, a romániaiak viszont bizonyosan kelet-balkáni route-on, és a feltételezett útvonalakra szerkesztető is egy N-SD kalkuláció).

Ha a *Hypericum umbellatum*, *Physospermum cornubiense* és a *Silene flavesceus* valóban interglaciális-reliktumok, akkor ezek azok az idősebb kárpát-medencei reliktum fajok, melyek összefüggő elterjedési területe nem a Mediterráneumba esik, hanem szubmediterrán területekre. E tekintetben a négy valószínűbb interglaciális reliktum közül csak a *Stipa bromoides* esetében áll az, hogy szubmediterrán vidékek xerotherm élőhelyein is előfordul (bár elsősorban mediterrán faj ez is). A másik három (*Colchicum hungaricum*, *Medicago orbicularis*, *Orobanche nana*) kétségtelenül valódi mediterrán faj.

A globális felmelegedés miatt a melegkedvelő fajok közül sok északra terjeszkedik. Azt jósolom, hogy – globális kitekintésben – a HTM reliktumok ezt a terjeszkedést hamarabb kezdik, és gyorsabban is haladnak észak felé,

mint az interglaciálisoknak a HTM MATD-nál melegebb klímaoptimumából visszamaradt reliktumok, utóbbiak vélhetően magasabb hőmérsékleti igényei miatt. Közép-Európára és Magyarországra szűkítve ez a folyamat zavart szenved az antropogén hatásoktól. Az olyan fajok, melyek kevésbé zavarástűrők, általában olyan élőhelyeket preferálnak, melyeket az antropogén hatások különösen nagymértékben visszaszorítottak, ennek a felmelegedésnek jóval kevésbé lesznek haszonélvezői, mint azok, melyek az emberi hatásokat jobban tolerálják. Az is lehetséges, hogy a degradációs folyamatok felülírják a felmelegedés közvetlen hatásait, és a melegkedvelő fajok egyáltalán nem tudnak ebből majd profitálni, az ő lehetőségeiket is gyomok, invázorok és más hasonló fajok fogják kihasználni. Az általam vizsgált fajok többsége (a listázott 15 és a 4 valódi mediterrán melegkedvelő) esetén sem várható expanzió. Jó részük, elsősorban a 2.3 fejezetben taglalt okok miatt, areaperemi előfordulás révén (lásd ACH), beszűkült realizált niche-t foglal el (mikroklimatikusan speciális körülményeket nyújtó refugiális élőhelyek, ritka növénytársulások fajkoalíciói). Ezt még tovább is szűkíthetik az egyre újabb és újabb, gyakorivá vagy tömegessé váló invázorok. Egyetlen faj, a *Medicago orbicularis* preferál bolygatott élőhelyeket is a Kárpát-medencén belül. Ily módon esetében elképzelhető, hogy a felmelegedés haszonélvezőjévé váljon, annak ellenére, hogy szinte bizonyosan interglaciális korú reliktum faj. Az általam kiválasztott 15 faj listáról az *Asplenium lepidum* képes mesterséges szubsztrátokon (elsősorban építmények falai) is megtelepedni, ily módon az ő terjeszkedése is könnyebben végbemehet.

7. Kitekintés

A bemutatott vizsgálatok és azok következtetései alapvetően távol állnak a gyakorlati tudományok közvetlen hasznát hajtó eredményeitől (bár a fehér fagyöngy areájának változása (vagy annak hiánya) hordozhat gyakorlati következményeket). Ha azonban jobban belegondolunk a logikájukba, a metodikák és a figyelembe vett jelenségek nagyon is gyakorlatiasak lehetnek. Így nem véletlen, hogy az egyes fajok area-széli limitáltságának vizsgálata és figyelembevétele a gyakorlatban korán honosodott (hogy csak a már említett Moesz-vonal és a szőlőtermesztés kapcsolatára utaljunk). Az egyik szakterület az epidemiológia, amely különösen sok hasznos információt szerezhet biogeográfiai-ökológiai vizsgálódásokkal (még akkor is, ha manapság a sokat és gyorsan utazó emberiség járvány-közvetítő hatásának soha nem látott mértékét hangsúlyozzuk elsősorban). Így például jó lenne tudni, hogy az Afrikában endemikus folyóvízi vakság kórokozója (*Onchocerca volvulus*) – noha a Száhel folyóinak nagy részén elterjedt – miért hiányzik az areától északra olyan zónákban, ahol az éghajlat az areán

belülénél nem feltétlenül szárazabb (pl. a Belső-Niger-deltában és a Csád-tó-medencében). Miért hiányzik az areától nyugatra is, az elterjedési terület nagy részére jellemző csapadékellátottságú (sokszor csapadékosabb) Bissau-Guneából és a Gambia folyóból (Haggett, 2006)? Még sokkal égetőbb kérdés (Magyarországon) a dél felől terjeszkedő, veszélyes betegségek vektorai (elsősorban az *Aedes albopictus* szúnyog) areaperemi limitáltságának tisztázása (bár az Ökológiai Kutatóintézet által gyűjtött adatok („Szúnyog projekt”) azt sugallják, hogy a rovar-vektor tekintetében – sajnos – klimatikus limitáció a Kárpát-medencétől északra várható majd.

Az 5. és 6. fejezetben arra mutattam be példákat, hogy izolált előfordulások földrajzi paraméterei éppúgy megőrzendő proxy-t jelenthetnek a paleontológia számára, mint például a lápokban rejlő palinológiai adatok, makrofossziliák vagy – mondjuk – házas amőba-fossziliák (Davis & Wilkinson 2004). Mindezek – sajnos – a meg nem őrzött lápokkal együtt pusztulnak el (lecsapolás, tőzgebányászat, tőzegtüzek stb.). Amint az 5. fejezetben bemutattam, proxyt jelenthetnek az erdészeti beavatkozásokkal, mértéktelen havasi pásztorkodással még össze nem zavart, természetes vertikális orobiom-zónahatárok (Walter 2012), melyek megőrzésének a fontosságát tovább emeli ez a tudományos érték még akkor is, ha az adott hegység nem kiemelkedő jelentőségű, például bennszülött fajokban. Hogy egy példát említsek e tekintetben, az a Magas-Tátra. Mind lengyel, mind szlovák oldalán fél évszázadnál jóval régebbi, nagyon hatékony természetvédelmi korlátozások vonatkoznak mindkét említett, az európai magashegységek nagy részét szelvében érintő degradációs hatásra (gazdasági célú erdészeti tevékenység erős korlátozása-tiltása, havasi legeltetés tiltása, téli sportközpontok fejlesztésének korlátozása-tiltása). Ezért, hiába nem mérhető fajgazdagsága például a Balkán magashegységeihez, az Alpok nagy részéhez, hiába (volt) sok, különösen a déli oldalán a mesterséges telepítésű lucfenyves, a mély völgyek zonalitása, a cirbolyafenyvesek, törpefenyvesek, havasi gyepek mintázata annyira regenerálódott, ami sok többletinformációt hordozhat a valós elhelyezkedési viszonyokról sok agyonlegeltetett, turisztikailag (síközpontok) túlhasznált európai – sőt, ázsiai és észak-amerikai – magashegységhez képest!

Hasonló a helyzet horizontálisan izolált reliktum állományok esetében is (6. fejezet). A természetvédelmi kezelés a védelmi prioritások meghatározásánál és az esélyek latolgatásánál használja a dolgozatban már említett ACH megközelítést. Közismert kudarcok támasztják alá a peremi, méginkább az izolált peremi populációk „eleve életképtelenségét”. Az egyik legismertebb példa a nagy tűzlepke (*Lycaena dispar*) angliai esete (Duffey 1977). A nagy energiabefektetéssel végrehajtott fajmentési, majd visszatelepítési kísérletek kudarccal végződtek (Pullin et al. 1998). Az areaperemi, kisebb állományok megőrzésére vonatkozó döntéseket még

tovább árnyalja annak a lehetősége, hogy itt, a szűkebb realizált niche miatt eleve jóval költségesebb lehet egy védelmi projekt megvalósítási, és (a mindig legkritikusabb) fenntartási szakasza. Az 5. és 6. fejezetben bemutatott példáim azonban azt támasztják alá, hogy proxy-információhordozó (ehhez hozzátevé a filogenetikai adatszolgáltatásukat is) szerepük miatt az izolált előfordulások megőrzésére mégis érdemes lehet extra energiákat költeni.

8. Új tudományos eredmények összefoglalása

A Ph.D. dolgozat három fő részből áll, mindegyik biogeográfiai vizsgálatok eredményeit mutatja be. Közös bennük, hogy klimatikus faktorok és néhány hajtásos növényfaj elterjedési viszonyai közti kapcsolattal foglalkoznak. Mindezek eredményei az utóbbi években kerültek publikálásra (Molnár & Végvári 2016, Molnár & Végvári 2017, Molnár et al. 2017).

1. A klimatikus tolerancia ökológiai és biogeográfiai aspektusa: egyszerűsített, „manuális” SDM, a fehér fagyöngy elterjedésének klimatikus limitáltsága a Kárpát-medencében

A fehér fagyöngy (*Viscum album*) elterjedését limitáló klimatikus tényezőket vizsgáltam az area déli peremén, a Kárpát-medencében (Molnár & Végvári 2016), azon belül Magyarországon. Itt a fehér fagyöngy areahatára feltűnően egybeesik az erdősztyepp-klíma határával. Irodalmi adatokat gyűjtöttem a faj lokális elterjedéséről (Baltazár et al. 2017, Bartha & Mátyás 1995, Bartha et al. 2015, Boros 1926, Kovács & Molnár 1981, Nagy 2007, Roth 1926, Soó 1937a, Soó 1937b, Soó 1938, Szujkó-Lacza & Kovács 1993, Tuba et al. 2008, Tubeuf 1923, Varga 2013, Varga et al. 2014, Vojtkó 2001), melyeket kiegészítettem saját megfigyeléseimmel annak érdekében, hogy ezt a határvonalat pontosítsam. 7 klimatikus változó predikciós erejét vizsgáltam, kiválasztásukhoz igénybe vettem a vonatkozó szakirodalmat (Glatzel & Geils 2009, Iversen 1944, Jeffree & Jeffree 1996, Kahle-Zuber 2008, Mellado & Zamora 2014, Schultze et al. 2019a, Skre 1979, Woodward 1988). Feltételeztem jelentős szerepüket az area limitálásában, melyet diszkriminancia analízissel vizsgáltam (fagyöngyös és fagyöngytelen területek elkülönülése). A hét paraméterből a júliusi ariditás bizonyult a legerősebb predikciós erejű paraméternek, ezt követte a júliusi középhőmérséklet és a vegetációs periódus hőösszege. A *Viscum album* areáján belül a választott ariditási index értéke nagyobb (kevésbé arid), a hőmérsékleti paraméterek szignifikánsan hűvösebb értékeket mutatnak. Nem igazolódott a klimatikus extremitások (átlagos évi várható legalacsonyabb és legmagasabb hőmérséklet) meghatározó szerepe, noha a szakirodalom évelő fajoknál általában fontosnak ítéli őket (Woodward 1988). Az országos meteorológiai állomások hálózatának 1901-1950-es adatain (Kakas 1967), valamint a 0,25°-os grid-méretű E-OBS adatbázis 1950-2010 közti adatain (<http://www.ecad.eu>) alapuló számítások hasonló módon csoportosították az adatok lokalitásait (lásd a 7. ábra dobozdiagramján a 28 meteorológiai állomás és a 28 E-OBS grid adatain alapuló eredmények közlését). Ezt a hasonlóságot a két időintervallum meghatározó klímaparamétereinek hasonló

limitáló hatásaként értelmezhetjük. Ez az állandóság eredményezhette azt, hogy a *V. album* areája nem változott alapvetően az elmúlt 50 év során. Háttérben az ariditási érték fontossága állhat, pontosabban az, hogy az areaperemen a nyári havi átlaghőmérsékletek növekedése mellett a havi átlagcsapadék-mennyiségek is növekedtek bizonyos mértékig, amit alátámasztanak az Országos Meteorológiai Szolgálat honlapján közzétett adatok (https://www.met.hu/eghajlat/magyarorszag_eghajlata/eghajlati_visszatekinto/elmult_evek_idojarasa/).

A faj areájának déli peremén, Magyarországon az időjárási limitáló tényezők nem az északi areaperemen kimutatott hatások (Briggs 2011, Dobbertin et al. 2005, Iversen 1944, Jeffree & Jeffree 1996, Kahle-Zuber 2008, Skre 1979, Waldén 1961, Walther et al. 2005, Zuber 2004) tükörképei: nem csak hőmérsékleti limitáció lép fel, de a vízhiány is szignifikáns, sőt, a Kárpát-medencére jellemző zárt erdő – erdősztyepp klímahatár és az areahatár egybeesésénél épp az ariditás tűnik a legerősebb hatótényezőnek. A különböző adatsorokon (meteorológiai állomások, E-OBS gridek, 1901-1950 vs. 1950-2010) végzett számításoknál minden esetben a júliusra számolt ariditás bírt a legerősebb predikciós erővel, ezt követte a júliusi középhőmérséklet és a vegetációs periódus hőösszege (utóbbi két paraméter szignifikanciája az északi areaperem eredményei alapján várható volt).

Mivel a *Viscum album* areaperemi szerkezete inkább *limes divergens*, mint *limes convergens* jellegű, megvizsgáltam az areaperemtől távolabb eső (10-30 km-nél messzebbi) néhány lokális előfordulás (pl. Kecskemét) hatását, az ilyenek figyelembevételével és anélkül. A diszkriminancia analízis eredményei nem mutattak érdemi különbséget a két esetben. A gondolatmenetet és az eljárást javaslom honosítani diffúz areaperemek vizsgálatakor.

Eredményeim ellenőrzésében eltértem az SDM-ek többségétől (Czúcz et al. 2013, Rasztovcics et al. 2012, Ruiz-Labourdette 2013). Osztályozásom hatékonyságát olyan extrém körülmények között vizsgáltam, amikor az areán belülség és kívülség az egymáshoz lehető legközelebb eső mintavételi helyekkel valósul meg. Az E-OBS gridekből azok adatait alkalmaztam az ellenőrzéshez, melyek egymáshoz legközelebb vannak az area két oldalán oly módon, hogy a gridek nem metszhették az area előre megrajzolt szegélyvonalát. Ily módon átlagos távolságuk 0.25° lett. Összesen 53 gridet választottam ki ennek a kritériumnak megfelelően. Az eredmények most is megerősítették a klasszifikáció helyességét és a választott paraméterek predikciós erejét. Az SDM-vizsgálatok általában nem ilyen módon ellenőriznek, hanem a megszerkesztett area két oldalán lehetőleg legtávolabb eső mintákat vetnek össze, vagy nincsenek tekintettel a kétoldali minták elhelyezésére. Eljárásom jóval szigorúbb megerősítésként értékelhető, ezért javaslom alkalmazását az SDM-felhasználásokban.

2. A klimatikus tolerancia paleobiogeográfiai aspektusa vertikális esetben: a holocén klímaoptimum átlaghőmérsékletének becslése a Kárpátok és a Kárpát-medence fenyőféléinek recens vertikális elterjedése alapján

A paleoklíma rekonstrukciója a paleoökológia egyik fő vizsgálati területe (Birks 2015a, Huntley & Prentice 1993, Jackson & Overpeck 2000, MacDonald et al. 2000, Marcott et al. 2013, Ralska-Jasiewiczowa et al. 2003, Seppä et al. 2015, Wick & Tinner 1997). Makroökológiai szemléletű megközelítéssel igyekeztem megbecsülni a Kárpát-medence MATD (mean annual temperature difference) értékét az óholocén hőmérsékleti optimum (HTM, Holocene Thermal Maximum) időszakára vonatkoztatva. A vizsgálat azon alapult elsősorban, hogy az Északi-Középhegységből a tiszafát kivéve (Vojtkó 2001) hiányoznak az erdőlakó tűlevelűek, elsősorban a jegenyefenyő (*Abies alba*) és a lucfenyő (*Picea abies*), noha e hegyvidék tetőszintjével hasonló magasságban a környező Kárpátokban elterjedt fajok (Soó 1930). Azt feltételeztem, hogy a HTM meleg időszaka során a növényzeti övezetesség felfelé tolódott, kipusztítva ezzel az Északi-Középhegységből a korábban ott őshonos fenyőféléket, még 800-1.100 m tengerszint feletti magasságból is (mely magasságban a Kárpátokban manapság gyakoriak). Ez a MATD minimális értékét határozza meg: ennél hűvösebb HTM esetén a fenyőfélék nem pusztultak volna ki. Másfelől, a tágabb értelemben vett Bihar-hegység (Erdélyi-szigethegység) legmagasabb csúcsain izolált, de elég kiterjedt törpefenyő (*Pinus mugo*) előfordulások (1550-1848 m magasság között) (Csűrös 1981) arra utalnak, hogy a MATD nem haladott meg egy bizonyos értéket. Ennél melegebb HTM esetén a törpefenyő kipusztult volna ezekről a hegycsúcsokról. Mindkét esetben nagyfokú izoláltság akadályozza a rövid távú visszatelepedést.

Modellem az alábbi lépéseken alapul. Első lépésben – egyszerű topográfiai megfontolással – kalkuláltam azt a legnagyobb magasságot az Északi Középhegységben, mely még elegendő területű lenne minimális életképes fenyőpopuláció fennmaradásához (A_h), továbbá irodalmi adatokból és saját megfigyelésekből a szignifikáns mennyiségű fenyőelőfordulások alsó határát az É- és K-Kárpátokban (A_{lc}). Magasságkülönbséget számoltam, az előbbiből kivonva utóbbit: ($A_{dc} = A_h - A_{lc}$). Hasonlóképp becsültem a bihari hegycsúcsokon azt a magasságot, mely még életképes törpefenyő állomány hosszú távú fenntartására képes lehetett a HTM során (A_{pm}), és a törpefenyő legalacsonyabb recens előfordulását a csúcsok alatt (A_{lpm}). Itt is magasságkülönbséget számoltam a két értékből: ($A_{dpm} = A_{pm} - A_{lpm}$). Ezeket a méterben kifejezett különbségeket felszoroztam az adiabatikus hűlés globális átlagértékével (0.65 °C/100 m) (Stone & Carlson 1979), melyek a MATD becslésének minimum (T_{dc}) és maximum (T_{dpm}) értékeit adják:

$$T_{dc} = \frac{A_h - A_{lc} + 150}{100} 0,65 \text{ (}^\circ\text{C)}$$

és

$$T_{dpm} = \frac{A_{pm} - A_{lpm}}{100} 0,65 \text{ (}^\circ\text{C)}$$

ahol a „+150” korrekció az ún. Massenerhebung-effektus becsült hatása (az izolált kiemelkedések klímamódosító hatása a nagyobb és összefüggő hegységekhez képest) (Collinson 1988).

A becslés intervalluma a MATD minimális és maximális értéke között 0,4°C-ra adódott, behelyettesítve a formulákba az összegyűjtött adatokat. Számításaim szerint a HTM 1,3-1,7 °C-kal volt melegebb átlaghőmérsékletű a recens állapotnál. Ezt a becslésemet összehasonlítottam a régióra vonatkozó irodalmi adatokkal, és többségükkel jó egyezést tapasztaltam (Feurdean et al. 2014, Tóth et al. 2015), bár egy részük eredményei némileg magasabb MATD-re (kb. 2.0-2.5 °C) konvertálhatók (Magyari et al. 2012).

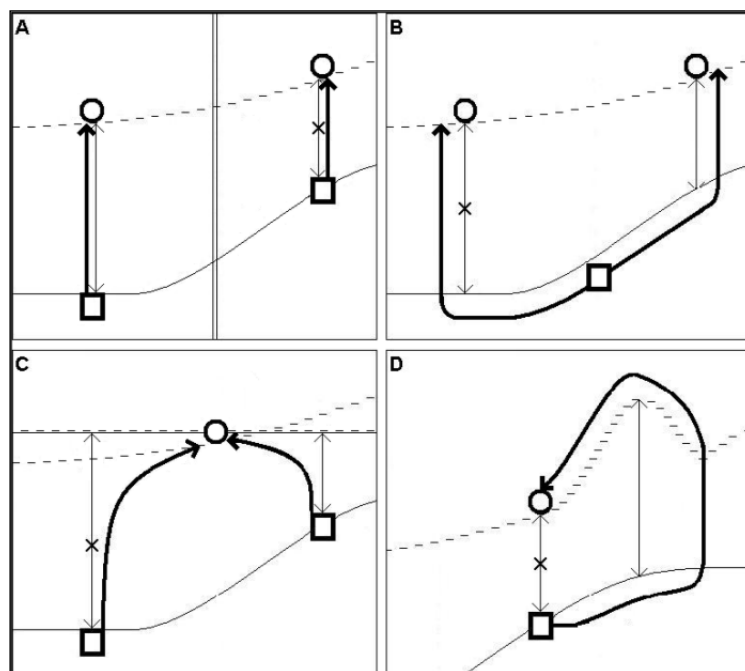
Módszerem újdonsága a Massenerhebung-effektus figyelembevétele, ami jelenleg még ritkaságszámba megy, de terjed (Paus & Haugland 2017). Módszerem használható vertikális esetben (a bemutatotthoz hasonló logikával, környező, összefüggő előfordulásoktól izolált vegációzóna vagy ahhoz kötődő elterjedésű faj vizsgálatával), de horizontális esetben is, ha egy klíma-limitált elterjedésű faj összefüggő areájától poláris vagy ekvatoriális irányban jelentősebb távolságban izolált előfordulás van. Ez utóbbi eset részletesebb kifejtésére a következő fejezetben kerül sor.

3. A klimatikus tolerancia paleobiogeográfiai aspektusa horizontális esetben: pannon reliktumok eredetének korolása recens horizontális elterjedésük alapján

A klimatikus reliktum fajok beazonosítása általában nem egyszerű feladat (Brown & Lomolino 1998, Habel & Assmann 2009, Huggett 2004, Járai-Komlódi 2000, Kaplan 2012, Kaplan et al. 2015, Soó 1968, Zahariev 2016). Ugyanakkor ezek a fajok többnyire fokozottan veszélyeztetettek a globális felmelegedés és az antropogén élőhely-degradáció káros hatásaitól, ami ökológiai, biogeográfiai vizsgálatuk fontosságát alátámasztja. Ennek során elsődleges a felismerésük, korrekt beazonosításuk. Egy új megközelítést mutatok be a beazonosítás megkönnyítésére. A Kárpát-medence reliktum jellegű termofil hajtásos növényfajaira fókuszálok, melyek a HTM időszakából maradhattak fenn. Azt feltételezem, hogy a HTM MATD viszonyai között recens areájuknál jóval északabbra tolódott akkoriban fő elterjedésük, majd a későbbi lehűléssel kezdődő area-zsugorodás során

reliktum állományok maradtak fenn az összefüggő elterjedéstől nézve poláris irányban. A potenciális reliktum fajok kijelölése után mértem azoknál az összefüggő elterjedés és az izolált előfordulás közti észak-déli távolság mértékét. A poláris irányban globálisan jelentkező hűlési tendencia számszerűsíthető, ez a közepes szélességeken $0.69\text{ }^{\circ}\text{C}/100\text{ km}$ középhőmérséklet-csökkenésnek felel meg (Chen et al. 2014, Jump et al. 2009). Megszorozva ezzel az értékkel a mért észak-déli távolságadatokat, MATD-becslést végezhetünk, feltételezve, hogy az izolált előfordulással egyező szélességig legalább elért a HTM alatt a vizsgált faj összefüggő elterjedési területe.

Mivel a HTM alatti migrációs útvonalak távolról sem észak-déliek (nem is okvetlenül légvonalbeliek), többszörös lehetséges útvonalak forgatókönyveivel is számoltam bizonyos fajok esetében az alábbi módon:



A lehetséges migrációs útvonalak négy scenáriója. Az A-D esetek részletes magyarázata a szövegben található. A szimbólumok jelentése: négyszög = legközelebbi jelenlegi déli előfordulás(ok); kör = a legészakibb izolált előfordulás; vékony vonal = a sporadikus (izolált) északi előfordulások határvonala és a déli összefüggő elterjedés határvonala; szaggatott vonal = a feltételezett minimális északi előrenyomulás határa egy melegebb klímaidőszakban (ennél északabbra is terjeszkedhetett, de ennek nincs elterjedési nyoma); vékony függőleges vonalak mindkét végükön nyílhegygel = N-SD távolság a jelenlegi izolált előfordulás és a déli összefüggő előfordulás közt vagy az egykor végigjárt migrációs út megfelelő élőhelyének legészakibb pontja és a déli összefüggő előfordulás között /(D) esetén/; X = a kieső N-SD jelölése; vastag egyirányú nyilak = hipotetikus migrációs utak a meleg periódus idején; kettős vonal = migrációs barrier /(A) esetén/; kettős, folyamatos-szaggatott vonal = segédvonal a szélességi kör mentén a (C) esetben.

A MATD leggyakoribb szakirodalmi becsléseire tekintettel (1,0-2,5 °C), olyan fajokat kerestem, melyeknél az elterjedési diszjunkció észak-déli hézaga 150-350 km. 15 fajt találtam a Kárpát-medence kb. 3.000 fajos flójárából, ami megfelelt ennek. Közülük 5 faj esetében feltételezek többféle migrációs útvonalat. Az ábra szerinti megfontolásokkal (és az ott alkalmazott betűjelölésekkel mutatva a legvalószínűbb útvonal-szenáriójukat) ezek az alábbiak: *Asplenium lepidum* (A), *Aethionema saxatile* és *Silene flavescent* (C), *Onosma viridis* és *Potentilla pedata* (D). A további 10 faj: *Carpinus orientalis*, *Cuscuta approximata*, *Hypericum umbellatum*, *Ilex aquifolium*, *Micromeria thymifolia*, *Physospermum cornubiense*, *Ranunculus psilostachys*, *Saponaria bellidifolia*, *Trigonella gladiata*, *Vincetoxicum pannonicum*.

A 15 fajból 12 esetében a diszjunkció 1,0–1,7 °C MATD értéket indikál és három fajé 1,8–2,5 °C-ot (ez a két fele az alapfeltételként bevezetett 1,0-2,5 °C intervallumnak). Binomiális teszttel igazoltam, hogy még ilyen alacsony elemszámmal is szignifikánsan több faj esik a hűvösebb fél-intervallumba, mint a melegebbe. Ez utóbbi három faj (*Hypericum umbellatum*, *Physospermum cornubiense*, *Silene flavescent*), vagy legalábbis közülük egy-kettő esetében lehetséges, hogy előző interglaciális melegidőszakból származnak, erre utalhat a melegebbik fél-intervallum feltűnően alacsony fajszáma.

A négy, a kárpát-medencei botanikai szakirodalomban jól ismert idősebb termofil reliktum faj (*Colchicum hungaricum*, *Medicago orbicularis*, *Orobanche nana*, *Stipa bromoides*) észak-déli diszjunkciója általában jóval nagyobb, mint 150-350 km, ez is alátámasztja, hogy legalábbis a holocénnél melegebb csúcshőmérsékletekkel rekonstruált Eemi (Riss-Würm) interglaciális, vagy annál még régebbi időszakból származnak.

9. Summary

The Ph.D. thesis has three main parts. All of them are results of biogeographic investigation. Common feature of them is that I tried to find connection between climatic factors and distribution of some selected vascular plant species. All parts have been published as articles in the last years (Molnár & Végvári 2016, Molnár & Végvári 2017, Molnár et al. 2017) and they are as follows:

1. Ecological and biogeographic aspects of climatic tolerance: simplified SDM, bioclimatic constraints of European mistletoe (Viscum album) at its southern distribution limit, at different temporal scales, Pannonian Basin, Hungary

I investigated climatic factors limiting a significant section of the southern boundary of the distribution (the Pannonian region) of the European mistletoe (*Viscum album*) (Molnár & Végvári 2016). My study area was located in Hungary, within the Pannonian Basin biogeographical region in Central Europe, where forest and forest-steppe climates meet. I collected data from literature on the local distribution of *V. album* L. subsp. *album* (Wiesb.) Vollm. (Baltazár et al. 2017, Bartha & Mátyás 1995, Bartha et al. 2015, Boros 1926, Kovács & Molnár 1981, Nagy 2007, Roth 1926, Soó 1937a, Soó 1937b, Soó 1938, Szujkó-Lacza & Kovács 1993, Tuba et al. 2008, Tubeuf 1923, Varga 2013, Varga et al. 2014, Vojtkó 2001), complemented by my own observations, in order to identify the (southern) boundary of the local range. I investigated the importance of climatic predictors (seven selected parameters were taken into account based on literature /Glatzel & Geils 2009, Iversen 1944, Jeffree & Jeffree 1996, Kahle-Zuber 2008, Mellado & Zamora 2014, Schultze et al. 2019a, Skre 1979, Woodward 1988/) in identifying the range, using discriminant analysis. July aridity was the best predictor of the limit of the occurrence of the study species, followed by mean July temperature and the sum of air temperature during the growing season. I could not confirm the role of climatic extremities which was expected as literature emphasizes the importance of these types of parameters in the case of perennial species (Woodward 1988). Results based on data from meteorological stations for 1901–1950 (Kakas 1967) and on data from E-OBS grids (grid size: 0,25°) (<http://www.ecad.eu>) for 1950–2010 showed similar bioclimatic preferences of *Viscum album* and also showed similar discriminant score (see figure 6., cases of 28 stations vs. 28 E-OBS grids). This result can be interpreted as similar limitation in the compared periods. This permanency resulted that the distribution of *V. album* has not changed

remarkably over the last 50 yrs in the study area, probably because of the simultaneous rise in temperature and precipitation, resulting in a stable climatic water balance (aridity). This is supported by the data of the Hungarian Meteorological Service (https://www.met.hu/eghajlat/magyarorszag_eghajlata/eghajlati_visszatekinto/elmult_evek_idojarasa/).

On the southern limit of the distribution of *Viscum album*, in Hungary, limiting factors are not simply the mirrors of the results of the well investigated northern area-edge (Briggs 2011, Dobbertin et al. 2005, Iversen 1944, Jeffree & Jeffree 1996, Kahle-Zuber 2008, Skre 1979, Waldén 1961, Walther et al. 2005, Zuber 2004): not only heat limitation that is present, but also the negative effect of water deficit. Furthermore, in the Pannonian Basin, where forest and forest-steppe climates meet, aridity proved to be a dominant factor in the distribution of the species. The structure matrixes revealed always that the three variables exhibited significant predictive power in the classification. Where *Viscum album* occurs, there is always a greater July aridity value, cooler July and lower sum of air temperature during the growing season. The last two predictors were expected from the former results originated on the northern limit of the species.

As the area edge of *Viscum album* is more *limes divergens* than *limes convergens*, I tested the impact of in- or exclusion of the isolated occurrences far (10-30 kms) from the continuous area on our model with repeating the discriminant analysis in both cases (inclusion and exclusion of these data). The results indicated irrelevance of these occurrences. I propose to employ this approach in similar cases of *limes divergens* species or habitat types distribution.

Unlike most of the presented species distribution model (SDM) investigations (Czúcz et al. 2013, Rasztovics et al. 2012, Ruiz-Labourdette 2013), I tested the efficiency of my classification under extreme condition where in the two groups (in- and outside of the area), 53 E-OBS grids were selected on both sides of the boundary of the distribution as close to each other as possible, on average at a distance of 0.25° (but the grids were all outside of the delineated area-edge itself). In this way I could confirm the validity of the classification. Most of SDMs favour usually comparison of data as far as possible from each other (in- and outside of the predicted area) or the selection of the data has not any special condition. My approach results in much stronger confirmation of the validity of the applied model than the far-distance samples can do that's why I propose to use it.

2. Paleobiogeographic aspect of climatic tolerance in vertical case: reconstruction of early Holocene Thermal Maximum temperatures using

present vertical distribution of conifers in the Pannonian region and the Carpathians (SE Central Europe)

Palaeoclimatic reconstruction is one of the main subjects of palaeoecology, studying fossil palaeoenvironmental patterns (Birks 2015a, Huntley & Prentice 1993, Jackson & Overpeck 2000, MacDonald et al. 2000, Marcott et al. 2013, Ralska-Jasiewiczowa et al. 2003, Seppä et al. 2015, Wick & Tinner 1997). I provided a macroecological approach to reconstruct the difference (MATD, mean annual temperature difference) between the mean annual present temperature of the Pannonian region and the early Holocene Thermal Maximum (HTM, warmest period of the Holocene), based on the absence of forest-dwelling conifers in the North Hungarian Mountains (Vojtkó 2001) and their presence in the surrounding Carpathians on the same altitude (Soó 1930). I suppose that the HTM was enough warm to drive conifers to extinction from the highest elevations between 800 and 1100 m a.s.l. in the relatively isolated N-Hungarian Mts. (on which altitude they are recently widespread in the inner Carpathians). I suppose that this absence indicates the possible minimum value of the interval of the MATD. Conversely, HTM still allowed the survival of residual dwarf pine (*Pinus mugo*) stands on the isolated peaks of the West Transylvanian Mountains between 1550 and 1848 m a.s.l. (Csűrös 1981) indicating the possible maximum value of the interval of the MATD which allowed this survival. In both cases, the relatively strong isolation rules out the possibility of any later recolonisation processes.

My model is based on the following calculations. The difference between the highest altitude of the North Hungarian Mts. providing substantial area size for viable conifer populations over longer time periods (A_h) and the lowest conifer occurrences (A_{lc}) in the N- and E-Carpathians can be calculated in metres ($A_{dc} = A_h - A_{lc}$). The same calculation is derived from the difference between the highest altitude providing enough space for *P. mugo* to survive during the HTM beneath peaks of the W. Transylvanian Mts. (A_{pm}) and the lowest present occurrence (A_{lpm}) of *P. mugo* around these peaks ($A_{dpm} = A_{pm} - A_{lpm}$). I multiplied these calculated differences (in *m*) by the global value of adiabatic cooling (0.65 °C/100 m) (Stone & Carlson 1979) providing the minimum (T_{dc}) and maximum (T_{dp}) estimated values of the MATD:

$$T_{dc} = \frac{A_h - A_{lc} + 150}{100} 0,65 \text{ (°C)}$$

and

$$T_{dpm} = \frac{A_{pm} - A_{lpm}}{100} 0,65 \text{ (°C)}$$

where “+150” is correction with the calculated impact of the so called Massenerhebung-effect (climate-corrective effect of isolated elevations compared to the main ranges of mountains as a correction factor in my formulas) (Collinson 1988).

The range between the estimated minimum and estimated maximum provides a reasonable estimation for the interval of the MATD of the HTM from the present time with an interval of 0.4 °C, relying on these considerations. I calculated the temperature of the HTM to be 1.3–1.7 °C warmer than the present temperature (MATD). I compared this result to studies published in different palaeoecological articles dealing with palaeoclimate and the majority of other results correspond to our findings (Feurdean et al. 2014, Tóth et al. 2015) but a significant proportion of them calculate higher MATD (ca. 2.0-2.5 °C) (Magyari et al. (2012).

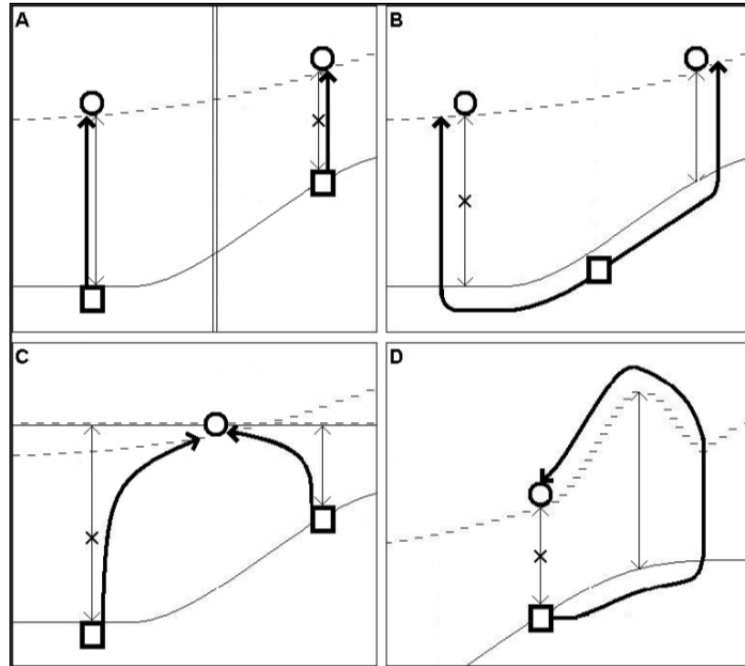
A novelty of my approach is that I took into account the so called Massenerhebung-effect which is still rarity but increasing number of botanical articles started to deal with it (Paus & Haugland 2017). My presented method can be used in a general sense, if conditions meet the requirements of our approach. It can be applied in vertical cases in (more or less isolated) mountains (even in dry regions where fossilification is difficult hence classic proxy is poor) and in horizontal cases on distributions of climate sensitive species having isolated occurrences far from their extensive, continuous area. This last implication is discussed in the next part.

3. Paleobiogeographic aspect of climatic tolerance in horizontal case: identification of floral relicts of the Pannonian region based on recent spatial distance of their isolation

The identification of climatic relicts is rather difficult (Brown & Lomolino 1998, Habel & Assmann 2009, Huggett 2004, Járαι-Komlódi 2000, Kaplan 2012, Kaplan et al. 2015, Soó 1968, Zahariev 2016). These species are threatened owing to current climatic trends and general anthropogenic degradation of their habitats underlying the importance of carrying out ecological and biogeographic investigations, first of all a correct delineation of them. I introduce a novel approach to improve the identification of climatic relicts. I am focusing on thermophilic relict plants of the Pannonian biogeographic region (in a wider sense, as Pannonian Basin) from the Holocene Thermal Maximum (HTM). I argue that a minimal mean annual temperature difference (MATD) of the HTM compared to the recent climate allowed a continuous northward expansion for the taxa investigated. Later cooling resulted isolated of these poleward expansions. I measured latitudinal distances between the recent northernmost occurrences of relicts and those of

the main distribution found further south (N-SD, north-south distance), when identifying relict species and dating their origins. Based on a poleward latitudinal cooling trend at global scales (in the literature at middle latitudes it is described at a value of 0.69 °C/100 km as MAT-change) (Chen et al. 2014, Jump et al. 2009), the measured N-S disjunction can be multiplied by this cooling rate providing a MAT-difference. Thus, a latitudinally directed distance can be translated into temperature, based on the poleward cooling trend.

Because the HTM (or earlier) migration roots were not always simple and first of all not straight as birds fly, I introduced multiple root scenarios of the supposed movement of certain species as follows:



Symbols: square = closest recent southern occurrence to the recent isolation; circle = recent northernmost, isolated occurrence; solid line = northern edge of suitable habitats consisting of sporadic or continuous recent occurrences; broken line = hypothetical, supposed minimum of the northernmost expansion of the taxa during the HTM period (this could expand further north but without remnant occurrences poleward this cannot be judged); thin arrows with arrowheads on both ends = (N-SD), distance between the recent isolated and continuous occurrences, or distance between the continuous occurrences and the northernmost part of the suitable habitat-belt (**D**); thick, simple arrows = hypothetical roots of the taxa during the HTM period; double solid lines = barrier of migration (**A**); double solid-broken line = added line (**C**); “**X**” = rejected version.

Regarding most frequent paleontological estimates for MATD (1.0–2.5 °C), I only consider species with a distribution which has a 150–350 km North-South gap. 15 species were found from the total vascular flora of the Pannonian Basin (ca. 3,000 species). Species with multiple root-possibilities

(5 species) were as follows, (letter in brackets refers to the letter on the figure, possible root-structure): *Asplenium lepidum* (A), *Aethionema saxatile* and *Silene flavesces* (C), *Onosma viridis* and *Potentilla pedata* (D). The other 10 species are: *Carpinus orientalis*, *Cuscuta approximata*, *Hypericum umbellatum*, *Ilex aquifolium*, *Micromeria thymifolia*, *Physospermum cornubiense*, *Ranunculus psilostachys*, *Saponaria bellidifolia*, *Trigonella gladiata*, *Vincetoxicum pannonicum*.

Of the 15 selected species, 12 were recorded with values of 1.0–1.7 °C MATD, and three with values of 1.8–2.5 °C (the two halves of the investigated MATD interval). Binomial test indicates significantly larger number of species falling into the “cooler half” which have surely HTM-origin while at least some of the other three species are presumably interglacial in origin (*Hypericum umbellatum*, *Physospermum cornubiense* and *Silene flavesces*), that is why the number of the species in this half of the MATD-interval is small.

The four well known relict species in the Pannonian region (Soó 1968, Tatár 1938), not selected for this investigation (*Colchicum hungaricum*, *Medicago orbicularis*, *Orobanche nana*, *Stipa bromoides*), have much greater N-SD value than the selected 150-350 km interval hence they are presumably earlier relicts than HTM (Eemian or even older).

Köszönetnyilvánítás

Őszinte köszönetemet fejezem ki témavezetőmnek, Prof. Dr. Tóthmérész Béla tanszékvezető egyetemi tanárnak, aki az első lépésektől biztatott, és lehetővé tette doktori munkám elkészítését a Debreceni Egyetem Természettudományi Karának Ökológiai tanszékén.

Köszönöm másik tévezetőmnek, Dr. Végvári Zsolt c. egyetemi tanárnak a sokoldalú segítségét is.

Külön megköszönöm feleségem, Molnárné Kovács Judit, és általában a családom sokoldalú támogatását.

Köszönet illeti Mizser Szabolcsot és Papp Dalmát a dolgozat készítése során nyújtott segítségükért.

Irodalomjegyzék

- Ackerly DD. Community assembly, niche conservatism, and adaptive evolution in changing environments. *International Journal of Plant Sciences*, 2003 (164): 165-184.
- Aukema JE & Martínez del Río C (). Where does a fruit-eating bird deposit mistletoe seeds? Seed deposition patterns and an experiment. *Ecology* 2002 (83): 3489–3496.
- BACC Author Team. *Assessment of Climate Change for the Baltic Sea Basin* (Regional climate studies). Springer, Berlin, 2008: 39–40.
- Bagnouls F & Gaussen H. Les climats biologiques et leur classification. *Ann. Géogr.* 1957, 66: 193–220.
- Baltazár T, Varga I & Pejchal M. A fehér fagyöngy (*Viscum album* L.) által fertőzött gazdafák vizuális értékelésének lehetőségei. *Erdészettudományi Közlemények*, 2017, 7(1): 43-58.
- Bartha D, Király G, Schmidt D, Tiborecz V, Barina Z, Csiky J, ... & Vojtkó A. *Distribution atlas of vascular plants of Hungary*. Nyugat-magyarországi Egyetem Kiadó, Sopron 2015.
- Bartha D & Mátyás Cs. *Erdei fa- és cserjefajok előfordulása Magyarországon*. Hillebrand, Sopron, 1995.
- Bede-Fazekas Á. Methods of modeling the future shift of the so called Moesz-line. *Applied Ecology and Environmental Research*, 2012, 10(2): 141-156.
- Bede-Fazekas Á. & Somodi I. The way bioclimatic variables are calculated has impact on potential distribution models. *Methods in Ecology and Evolution*, 2020.
- Birks HH. South to north: Contrasting late-glacial and early-Holocene climate changes and vegetation responses between south and north Norway. *The Holocene*, 2015 (a), 25(1): 37–52.
- Birks HJB. Some reflections on the refugium concept and its terminology in historical biogeography, contemporary ecology and global-change biology. *Biodiversity*, 2015 (b), 16: 196–212
- Biserkov V, Fikova R, Dobrev D et al. *Digital Edition of Red Data Book of Republic of Bulgaria, Vol. 3: Natural Habitats*. Sofia: BAS & MOEW. 2015.
- Bogosavljević S, Zlatković B, & Randelović V. Flora klisure Svrliškog Timoka Stefan Bogosavljević. In *Proceedings of the 9th Symposium on Flora of Southeastern Serbia and Neighbouring Regions, Niš, Serbia*, 2007: 41–54.

- Booth RK, Jackson ST & Gray CE. Paleoecology and high-resolution paleohydrology of a kettle peatland in upper Michigan. *Quaternary Research*, 2004, 61(1): 1-13.
- Borhidi A. *Magyarország növénytársulásai*. Akadémiai Kiadó, Budapest, 2003: 414-415.
- Boros Á. Kiegészítő adatok a fehér fagyöngy hazai elterjedéséhez. (Additional distribution of European mistletoe in Hungary.) *Erdészeti Kutatások*, 1926, 29: 64–66.
- Briggs J. Mistletoe (*Viscum album*): A brief review of its local status with recent observations on its insects associations and conservation problems. *Proc. Cotteswold Natur Fld Club*, 2011, 45: 181-193.
- Brown JH & Maurer BA. Macroecology: the division of food and space among species on continents. *Science (Washington)*, 1989, 243(4895): 1145-1150.
- Brown JH. *Macroecology*. University of Chicago Press, 1995: 2-7
- Brown JH & Lomolino MV. *Biogeography*. Cambridge University Press: Sunderland, MA, USA, 1998: 300.
- Butler DR, Malanson GP & Cairns DM. Stability of alpine treeline in Glacier National Park. *Montana, USA. Phytocoenologia*, 1994, 22(4): 485-500.
- Chen J, Wan S, Henebry G, Qi J, Gutman G, Sun G & Kappas M (Eds.). *Dryland East Asia: Land Dynamics Amid Social and Climate Change*. Walter de Gruyter: Berlin, Germany, 2014: 251.
- Collinson PE. *Introduction to World Vegetation*. London: Unwin Hyman. 1988: 117-119.
- Craw RC, Grehan JR & Heads MJ. *Panbiogeography: Tracking the History of Life*; Oxford University Press: Oxford, UK, 1999: 4–6.
- Crawford RM (-a). *Plants at the margin: ecological limits and climate change*. Cambridge University Press, 2008: 5.
- Crawford RM (-b). *Plants at the margin: ecological limits and climate change*. Cambridge University Press, 2008: 18-19
- Csűrös I.. *A Nyugati-szigethegység élővilágáról*. Bukarest: Tudományos és Enciklopédiai Könyvkiadó, 1981: 74-96.
- Czucz B, Gálhidy L & Mátyás C. A bükk és a kocsánytalan tölgy elterjedésének szárazsági határa. *Erdészettudományi Közlemények*, 2013, 3(1): 39-53.
- Daneck H, Fér T & Marhold K. Glacial survival in northern refugia? Phylogeography of the temperate shrub *Rosa pendulina* L.(Rosaceae): AFLP vs. chloroplast DNA variation. *Biological Journal of the Linnean Society*, 2016, 119(3): 704-718.

- Davis AJ, Jenkinson LS, Lawton JH, Shorrocks B & Wood S. Making mistakes when predicting shifts in species range in response to global warming. *Nature*, 1998, 391:783–786.
- Davis SD, Heywood VH & Hasmilton AC (eds). *Centres of Plant Diversity: A Guide and Strategy for Their Conservation, Vol. 1 – Europe, Africa, South West Asia and the Middle East*. Cambridge: IUCN Publication Unit, 40, 1994: 40.
- Davis SR & Wilkinson DM. The conservation management value of testate amoebae as ‘restoration’ indicators: speculations based on two damaged raised mires in northwest England. *The Holocene*, 14(1), 2004: 135-143.
- Debreczy Z & Rácz I. *Fenyők a föld körül*. Budapest: Dendrológiai Alapítvány, 2000.
- Deevey ES. Biogeography of the Pleistocene Part I: Europe and North America. *Geological Society of America Bulletin*, 1949, 60(9): 1315-1416
- Dihoru G & Negran G. *Cartea Rosie a Plantelor Vasculare din România (Red Book of Vascular Plants of Romania)*, Editura Academiei, Bucharesti, Romania, 2009: 526–527.
- Dixon AL, Herlihy CR & Busch JW. Demographic and population-genetic tests provide mixed support for the abundant centre hypothesis in the endemic plant *Leavenworthia stylosa*. *Molecular ecology*, 2013, 22(7): 1777-1791.
- Dobbertin M, Hilker N, Rebetez M, Zimmermann NE, Wohlgemuth T & Rigling A. The upward shift in altitude of pine mistletoe (*Viscum album* ssp. *austriacum*) in Switzerland - the result of climate warming? *International Journal of Biometeorology*, 2005, 50(1): 40-47.
- Doniță N, Popescu A, Paucă-Comănescu M, Mihăilescu S & Biriș IA. *Habitatele din România*. Ed. Tehnică Silvică. 2005.
- Duffey E. The re-establishment of the large copper butterfly *Lycaena dispar batava* obth. on Woodwalton Fen National Nature Reserve, Cambridgeshire, England, 1969–73. *Biological Conservation*, 1977, 12(2): 143-158.
- Fábián SÁ, Kovács J & Varga G. Újabb szempontok hazánk periglaciális klímájához. *Földrajzi Értesítő*, 2000, 49: 189-204.
- Falcon-Lang HJ. Global climate analysis of growth rings in woods, and its implications for deep-time paleoclimate studies. *Paleobiology*, 2005, 31(3): 434–444.
- Farber O & Kadmon R. Assessment of alternative approaches for bioclimatic modeling with special emphasis on the Mahalanobis distance. *Ecological modelling*, 2003, 160(1-2), 115-130.

- Farjon A & Filer D. *An Atlas of the World's Conifers: An Analysis of Their Distribution, Biogeography, Diversity and Conservation Status*. Brill Publishers, Leiden, 2013.
- Fekete L & Blattny T. Az erdészeti jelentőségű fák és cserjék elterjedése a magyar állam területén. *Erdészeti Lapok*, 1913, 52, 701–720.
- Feurdean A, Perşoiu A, Tanţău I et al. Climate variability and associated vegetation response throughout Central and Eastern Europe (CEE) between 60 and 8 ka. *Quaternary Science Reviews*, 2014, 106: 206–224.
- Flather CH, Hayward GD, Beissinger SR et al. Minimum viable populations: Is there a ‘magic number’ for conservation practitioners? *Trends in Ecology & Evolution*, 2011, 26(6): 307–316.
- Futák J & Bertová L. *Flóra Slovenska III*; VEDA, Vydavateľstvo Slovenskej Akadémie Vied: Bratislava, Slovakia, 1982: 1-519.
- Gaston KJ. *The structure and dynamics of geographic ranges*. Oxford University Press on Demand. 2003: 17-19.
- Gaston K & Blackburn T. *Pattern and process in macroecology*. John Wiley & Sons, 2008: 26-28
- Glatzel G & Geils BW. Mistletoe ecophysiology: host–parasite interactions. *Botany*, 2008, 87(1): 10–15.
- Glenn-Lewin DC, Peet RK & Veblen TT (). *Plant succession: theory and prediction* (Vol. 11). Springer Science & Business Media, 1992: 28-29
- Grissino-Mayer HD. A 2129-year reconstruction of precipitation for northwestern New Mexico, USA. *Tree rings, environment, and humanity*, 1996: 191-204.
- Grubb PJ. Interpretation of the ‘Massenerhebung’ effect on tropical mountains. *Nature*, 1971, 229: 44–46.
- Guisan A & Thuiller W. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology letters*, 2005, 8(9): 993-1009.
- Guisan A & Zimmermann NE. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological modelling*, 2000, 135(2-3), 147-186.
- Habel JC & Assmann T (Eds.). *Relict Species: Phylogeography and Conservation Biology*. Springer Science & Business Media, New York, NY, USA, 2009: 324.
- Haggett, P. *Geográfia/Globális szintézis*. Typotex Kft., Budapest, 2006: 632,
- Hampe A & Jump AS. Climate relicts: past, present, future. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2011, 42: 313-333.
- Hao T, Elith J, Lahoz-Monfort JJ & Guillerá-Arroita G. Testing whether ensemble modelling is advantageous for maximising predictive performance of species distribution models. *Ecography*, 2020 (in press)

- Haylock MR, Hofstra N, Klein Tank AMG, Klok EJ, Jones PD & New M. A European daily high-resolution gridded data set of surface temperature and precipitation for 1950–2006. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 2008, 113(D20).
- Hájková P, Roleček, J, Hájek M, Horsák M, Fajmon K, Polák M & Jamrichová E. Prehistoric origin of the extremely species-rich semi-dry grasslands in the Bílé Karpaty Mts (Czech Republic and Slovakia). *Preslia*, 2011, 83: 185–204.
- Hájková P, Horsák M, Hájek M, Jankovská V, Jamrichová E & Moutelíková J. Using multi-proxy palaeoecology to test a relict status of refugial populations of calcareous-fen species in the Western Carpathians. *Holocene*, 2015, 25: 702–715.
- Hengeveld R & Haeck J. The distribution of abundance. I. Measurements. *Journal of Biogeography*, 1982: 303–316.
- Hocker HW. Certain aspects of climate as related to the distribution of loblolly pine. *Ecology*, 1956, 37(4): 824–834.
- Hortobágyi T & Simon T (szerk.) (-a). *Növényföldrajz, társulástan és ökológia*. – Tankönyvkiadó, Budapest, 1981: 315.
- Hortobágyi T & Simon T (szerk.) (-b). *Növényföldrajz, társulástan és ökológia*. – Tankönyvkiadó, Budapest, 1981: 378.
- Horváth O, Laczkó L, Lisztes-Szabó Z, Molnár A, Popiela A & Sramkó, G. The Phylogenetic Position of *Vincetoxicum pannonicum* (Borhidi) Holub Supports the Species' Allopolyploid Hybrid Origin. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, 2020, 89(3).
- Huggett RJ. *Fundamentals of Biogeography*, 2nd ed., Routledge: Abingdon-on-Thames, UK, 2004: 62–63.
- Hughes PD. Little Ice Age glaciers in the Mediterranean mountains. *Méditerranée. Revue géographique des pays méditerranéens/Journal of Mediterranean geography*, 2014, 122: 63–79.
- Huntley B & Prentice IC. Holocene vegetation and climates of Europe. In: Wright HE, Kutzbach JE, Webb T and et al. (eds) *Global Climates since the Last Glacial Maximum*. University of Minnesota Press, Minneapolis, 1993: 136–168.
- Hutchinson GE. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? *The American Naturalist*, 1959, 93(870): 145–159.
- Iversen J. *Viscum, Hedera and Ilex as climate indicators: A contribution to the study of the post-glacial temperature climate*. *Geologiska Föreningen i Stockholm Förhandlingar*, 1944, 66(3): 463–483.
- Jackson ST. Out of the garden and into the cooler? A Quaternary perspective on deep-time paleoecology. *Evolution of phanerozoic terrestrial ecosystems. Paleontological Society Papers*, 2000, 6: 287–308.

- Jackson ST & Overpeck JT. Responses of plant populations and communities to environmental changes of the late Quaternary. *Paleobiology*, 2000, 26(sp4): 194-220.
- Jakab G & Magyari E. A new paleobotanical method for the description of Late Quaternary organic sediments (Mire-development pathways and paleoclimatic records from S Hungary). *Acta Geologica Hungarica*, 2004, 47(4): 1–37.
- Jalas J & Suominen J. (Eds.). *Atlas Florae Europaeae*. 1. Pteridophyta; Committee for Mapping the Flora of Europe and Societas Biologica Fennica Vanamo: Helsinki, Finland, 1972: 79.
- Jalas J & Suominen J. (Eds.). *Atlas Florae Europaeae*. 3. Salicaceae to Balanophoraceae; Committee for Mapping the Flora of Europe and Societas Biologica Fennica Vanamo: Helsinki, Finland, 1976: 63
- Jalas J & Suominen J. (Eds.). *Atlas Florae Europaeae*. 7. Caryophyllaceae (Silenioideae); Committee for Mapping the Flora of Europe and Societas Biologica Fennica Vanamo: Helsinki, Finland, 1986: 65.
- Jalas J & Suominen J. (Eds.). *Atlas Florae Europaeae*. 8. Nymphaeaceae to Ranunculaceae; Committee for Mapping the Flora of Europe and Societas Biologica Fennica Vanamo: Helsinki, Finland, 1989: 135–136, 148.
- Járai-Komlódi M. A Kárpát-medence növényzetének kialakulása. *Tilia*, 2000, 9: 5-59.
- Jávorka S. *Magyar Flóra (Flora Hungarica)*. Magyar Nemzeti Múzeum Növénytára, Budapest, 1924: 691, 769.
- Jeffree CE & Jeffree EP. Redistribution of the potential geographical ranges of mistletoe and Colorado beetle in Europe in response to the temperature component of climate change. *Functional Ecology*, 1996: 562-577.
- Jennings S & Blanchard JL. Fish abundance with no fishing: predictions based on macroecological theory. *Journal of Animal Ecology*, 2004, 73(4): 632-642.
- Jobbágy GE & Jackson BR. Global controls of forest line elevation in the northern and southern hemispheres. *Global Ecology and Biogeography* 2000, 9: 253–268.
- Jones PD & Bradley RS. *Climatic variations over the last 500 years*. In: Climate Since A.D.1500, Jones & Bradley eds, Routledge, London, 1992: 649-665.
- Joó I, Csati E, Jovanović P, Popescu M, Somov VI, Thurm H, ... & Wyrzykowski T. Recent vertical crustal movements of the Carpatho-Balkan region. *Tectonophysics*, 1981, 71(1-4): 41-52.

- Juhász I. An overview of the palaeobotanical data from Kelemér-Kis-Mohos-tó. *Varia Archaeologica Hungarica*, 2005, 19 (Environmental Archaeology in North-Eastern Hungary): 47–54.
- Jump A, Mátyás C & Penuelas J. The paradox of altitude for latitude comparisons in species range retractions. *Trends in Ecology and Evolution*, 2009, 24(12): 694–700.
- Kahle-Zuber D. *Biology and evolution of the European mistletoe (Viscum album)*. Doctoral dissertation, ETH Zurich, 2008.
- Kakas J (ed.). *Magyarország éghajlati atlasza II. kötet. Adattár*. Akadémiai Kiadó, Budapest, 1967.
- Kaplan Z. Flora and phytogeography of the Czech Republic. Dedicated to the centenary of the Czech Botanical Society (1912–2012). *Preslia*, 2012, 84: 505–573.
- Kaplan Z, Danihelka J, Štěpánková J, Bureš P, Zázvorka J, Hroudová Z, Ducháček M, Grulich V, Řepka R, Dančáket, M et al. (). Distributions of vascular plants in the Czech Republic. Part 1. *Preslia*, 2015, 87: 417–500.
- Karátson, D. (Ed.). *Pannon enciklopédia: Magyarország földje kitekintéssel a Kárpát-medencére*. Kertek 2000, 1998.
- Kordos L. Climatostratigraphy of Upper Pleistocene Vertebrates and the conditions of loess formation in Hungary. *Geo-Journal*, 1987, 15(2): 163–166.
- Kovács A & Molnár Z. *Békés megye magasabbrendű növényeinek* In: Réthy Zs (ed) *Környezet- és természetvédelmi évkönyv 4. (Annual of environmental and nature protection 4.)*. Békés megyei Tanács Településfejlesztési és Környezetvédelmi Bizottsága, Békéscsaba, 1981.
- Körner C & Paulsen J. A world-wide study of high altitude treeline temperatures. *Journal of biogeography*, 2004, 31(5): 713–732.
- Kunstler G, Guyennon A, Ratcliffe S, Rüger N, Ruiz-Benito P, Childs DZ ... & Zavala MA. Tree demographic performance of European tree species at their hot and cold edges. *bioRxiv*, 2019: 801084.
- Kurtto A, Lampinen R & Junikka L. *Atlas Florae Europaeae*. 13. Rosaceae (Spiraea to Fragaria, Excl. Rubus); Cambridge United Kingdom: Helsinki, Finland, 2004: 219.
- Kwiatkowski P, Krahulec F. Disjunct distribution patterns in vascular flora of the Sudetes. *Annales Botanici Fennici* 2016, 53: 91–102.
- Lanner RM, Van Devender TR & Richardson DM (). The recent history of pinyon pines in the American Southwest. *Ecology and biogeography of Pinus*, 1998: 171–180.

- Lepirica A. Basic morphological and morphostructural characteristics of the Rakitnica canyon (Dinaric Karst, Bosnia and Herzegovina). *Acta carsologica*, 2016, 34(2): 449-458.
- Lisztes-Szabó, Z, Braun M, Csík A & Pető Á. Phytoliths of six woody species important in the Carpathians: characteristic phytoliths in Norway spruce needles. *Vegetation History and Archaeobotany*, 2019, 28(6): 649-662.
- Lomolino MV & Heaney LRL (eds.). *Frontiers of biogeography: new directions in the geography of nature*. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland, Massachusetts, 2004: 52-62
- MacDonald G, Velichko AA, Kremenetski CV et al. Holocene treeline history and climate change across Northern Eurasia. *Quaternary Research* 2000, 53(3): 302–311.
- Magyari EK, Jakab G, Bálint M et al. Rapid vegetation response to Lateglacial and early Holocene climatic fluctuation in the South Carpathian Mountains (Romania). *Quaternary Science Reviews*, 2012, 35: 116–130.
- Majer A. *Magyarország erdőtársulásai*. Akadémiai Kiadó, Budapest, 1968: 315-330.
- Majer, A. *A Bakony tiszafása*. Akadémiai Kiadó, Budapest, 1980.
- Marcott SA, Shakun JD, Clark PU et al. A reconstruction of regional and global temperature for the past 11,300 years. *Science*, 2013, 339: 1198–2001.
- Marković SM, Stankov JV & Mitić V. Study of oak forests and scrubs of hornbeam vegetation, metals content of Teucrium chamaedrys and soils the first year after wildfire on Vidlic Mountain. *Safety Engineering*, 2015, 5: 61–68.
- Maurer BA. *Geographical population analysis: tools for the analysis of biodiversity*. John Wiley & Sons, 2009: 27-31.
- Maurer BA. *Untangling Ecological Complexity*. University of Chicago Press, Chicago, 1999.
- Mártonfi P, Kolarcik V & Somlyay L. Lectotypification of *Onosma viridis* and synonymization of *O. tornensis* with *O. viridis* (Boraginaceae). *Annales Botanici Fennici*, 2014, 51: 201–206.
- Mellado A & Zamora R. Spatial heterogeneity of a parasitic plant drives the seed-dispersal pattern of a zoochorous plant community in a generalist dispersal system. *Functional Ecology* 2016, 30: 459–467.
- Moesz G. Adatok Bars vármegye flórájához. *Botanikai Közlemények* 1911, 10(5-6): 171-185.
- Mokwa K. Wintering range of the Blackcap (*Sylvia atricapilla*) in Europe- stabilized or changing? *Ring*, 2009, 31(2), 45-58.

- Moles AT, Perkins SE, Laffan SW, Flores-Moreno H, Awasthy M, Tindall ML, ... & Anand M. Which is a better predictor of plant traits: temperature or precipitation? *Journal of Vegetation Science*, 2014, 25(5): 1167-1180.
- Molnár A, Végvári Z. Reconstruction of early Holocene Thermal Maximum temperatures using present vertical distribution of conifers in the Pannonian region (SE Central Europe). *Holocene* 2016, 27: 236–245.
- Molnár A, Végvári Z. Bioclimatic constraints of European mistletoe *Viscum album* at its southern distribution limit at past and present temporal scales, Pannonian Basin, Hungary. *Climate Research* 2017, 71: 237–248.
- Molnár A, Végvári Z & Tóthmérész B. Identification of floral relicts based on spatial distance of isolation. *Forests*, 2017, 8(11): 459.
- Moulin A, Benedetti L, Rizza M, Jamšek Rupnik P, Gosar A, Bourles D, ... & Ritz JF. The Dinaric fault system: Large-scale structure, rates of slip, and Plio-Pleistocene evolution of the transpressive northeastern boundary of the Adria microplate. *Tectonics*, 2016, 35(10): 2258-2292.
- Nagy J. *A Börzsöny hegység edényes flórája (Vascular flora of the Börzsöny Mountains)*. Rosalia. A Duna-Ipoly Nemzeti Park Igazgatóság tanulmánykötetei 2, 2007.
- Nagy JA. A klímaváltozás várható regionális hatása az Európában vadon élő emlősök élőhelyére RCM szimulációk felhasználásával. *Doktori értekezés*. ELTE TTK Környezettudományi Doktori Iskola, Budapest, 2015: 25-26
- Oeyen JP, Funke S, Böhme W & Wesener T. The evolutionary history of the rediscovered Austrian population of the giant centipede *Scolopendra cingulata* Latreille 1829 (Chilopoda, Scolopendromorpha). *PLoS ONE*, 2014, 9: e108650.
- Paus A & Haugland V. Early-to mid-Holocene forest-line and climate dynamics in southern Scandes mountains inferred from contrasting megafossil and pollen data. *The Holocene*, 2017, 27(3): 361-383.
- Petrova A & Vladimirov V. Balkan endemics in the Bulgarian flora. *Phytologia Balcanica*, 2010, 16(2): 293–311.
- Pécze Gy. *A Föld éghajlata*. Tankönyvkiadó, Budapest, 1986.
- Pécze Gy. *Éghajlattan*. 3. kiad. Tankönyvkiadó, Budapest, 1998: 15.
- Podani J. Bevezetés a többváltozós biológiai adatfeltárás rejtelseibe. *Scientia Kiadó, Budapest*, 1997: 228-229.
- Prodanović D, Krivošej Z, Lazarević P, Amidžić L. Contribution to the knowledge of serpentine flora in Kosovo's part of the Ibar river valley. *Botanica Serbica*, 2010, 34(2): 81–86.

- Pullin AS, Bálint Z, Balleto E, Buszko J, Coutsis JG, Goffart P, ... & Van der Made JG. The status, ecology and conservation of *Lycaena dispar* (Lycaenidae: Lycaenini) in Europe. *Nota lepidopterologica*, 1998, 21(2): 94-100.
- Ralska-Jasiewiczowa M, Nalepka D & Goslar T. Some problems of forest transformation at the transition to the oligocratic/*Homo sapiens* phase of the Holocene interglacial in northern lowlands of central Europe. *Vegetation History and Archaeobotany* 2003, 12: 233–247.
- Randall MG. The dynamics of an insect population throughout its altitudinal distribution: *Coleophora alticolella* (Lepidoptera) in northern England. *The Journal of Animal Ecology*, 1982: 993-1016.
- Randin CF, Pellissier L, Guisan A & Nakhutsrishvili G. A Comparison of Climatic Niches of the Same Alpine Plant Species in the Central Caucasus and the Alps. In: *Plant Diversity in the Central Great Caucasus: A Quantitative Assessment*. 2017: 133-144). Springer, Cham.
- Riddle BR, Dawson MN, Hadly EA, Hafner DJ, Hickerson MJ, Mantooth SJ & Yoder AD. The role of molecular genetics in sculpting the future of integrative biogeography. *Progress in Physical Geography*, 2008, 32: 173–202.
- Rist L, Uma Shaanker R & Ghazoul J. The spatial distribution of mistletoe in a southern Indian tropical forest at multiple scales. *Biotropica*, 2011, 43: 50–57.
- Roth Gy. A fehér fagyöngy (*Viscum album* L.) elterjedése hazánkban. *Erdészeti Kutatások*, 1926, 29: 44–63.
- Ruiz-Labourdette D, Schmitz MF, Pineda FD. Changes in tree species composition in Mediterranean mountains under climate change: Indicators for conservation planning. *Ecological Indicators*, 2013, 24: 310–323.
- Rull V. *Microrefugia*. J. *Journal of Biogeography*, 2009, 36(3): 481–484.
- Savulescu T (Ed.). *Flora Republicae Popularis Romanicae*. (Flora of Romania) Vol. I. Editio Academiae Rei Publicae Socialisticae Romania, Bucharest, Romania, 1952: 155.
- Savulescu T (Ed.). *Flora Republicae Popularis Romanicae*. (Flora of Romania) Vol. II. Editio Academiae Rei Publicae Socialisticae Romania, Bucharest, Romania, 1953: 136.
- Savulescu T (Ed.). *Flora Republicae Popularis Romanicae*. (Flora of Romania) Vol. III. Editio Academiae Rei Publicae Socialisticae Romania, Bucharest, Romania, 1955: 404-405.
- Savulescu T (Ed.). *Flora Republicae Popularis Romanicae*. (Flora of Romania) Vol. IV. Editio Academiae Rei Publicae Socialisticae Romania, Bucharest, Romania, 1956: 41, 622.

- Savulescu T (Ed.). *Flora Republicae Popularis Romanicae*. (Flora of Romania) Vol. VII. Editio Academiae Rei Publicae Socialisticae Romania, Bucharest, Romania, 1960: 225-226.
- Savić I & Soldatović B. *Karyotype evolution and taxonomy of the genus Nannospalax Palmer, 1903, Mammalia, in Europe*. Serbian Academy of Sciences and Arts, Department of Natural and Mathematical Sciences, 1984.
- Schmitt, T. Molecular biogeography of Europe: Pleistocene cycles and postglacial trends. *Frontiers in zoology*, 2007, 4(1): 11.
- Schultze ED, Beck E, Buchmann N, Clemens S, Müller-Hohenstein K & Scherer-Lorenzen M (-a). *Plant ecology*. Springer, 2019: 122-131
- Schultze ED, Beck E, Buchmann N, Clemens S, Müller-Hohenstein K & Scherer-Lorenzen M (-b). *Plant ecology*. Springer, 2019: 92-9.
- Schweitzer F, Fábián Sz, Varga G, Sipos Gy & Kovács IP. A periglaciális talajfagy-jelenségek kutatása Pécsi Márton nyomán. *Földrajzi Közlemények*, 2015. 139. 3: 157–171.
- Seppä H, Miller PA, Bjune AE et al. Trees tracking a warmer climate: The Holocene range shift of hazel (*Corylus avellana*) in northern Europe. *The Holocene* 2015, 25(1): 53–63.
- Sjögren P, Karlsen SR & Jensen C (2015). The use of quantitative models to assess long-term climate–vegetation dynamics – A case study from the northern Scandinavian Mountains. *The Holocene* 25(7), 1124–1133.
- Skre O. The regional distribution of vascular plants in Scandinavia with requirements for high summer temperatures. *Norwegian Journal of Botany* 1979, 26: 295–318.
- Soó R. Összehasonlító erdei vegetációtanumányok az Alpokban, a Kárpátokban és a Magyar Középhegységben – *Erdészeti Kisérletek* XXXII. évf., 1930, 3-4: 439-475.
- Soó R (-a). A Mátrahegység és környékének flórája (*Flora ergionis montium Mátra*) – Magyar Flóraművek I. (*Florae Regionum Hungariae Criticae I.*). Editio Instituti Botanici Universitatis Debreceniensis, Debrecen, 1937.
- Soó R (-b). A Nyírség erdői és erdőtípusai (Forests and forest types in Nyírség). *Erdészeti Kisérletek*, 1937, 39: 337–380.
- Soó R. A Tiszántúl flórája (*Flora planitiei Hungariae Transtibiscensis*) – Magyar Flóraművek II. (*Florae Regionum Hungariae Criticae II.*). Editio Instituti Botanici Universitatis Debreceniensis, Debrecen, 1938.
- Soó R. The history of the vegetation of Hungary. *Collect. Bot.*, 1968, 7: 1109–1120.

- Soó R. (1964-1985). A magyar flóra és vegetáció rendszertani-növényföldrajzi kézikönyve I-V., VII. – Akadémiai Kiadó, Budapest.
- Soó R. *A magyar flóra és vegetáció rendszertani-növényföldrajzi kézikönyve* VI. – Akadémiai Kiadó, Budapest, 1980: 443
- Sólymos P, Sümegi P & Domokos T. A héj morfo-hőmérő módszer és alkalmazása a paleoökológiában [The shell morpho-thermometer method and its uses in palaeoecology]. *Földtani Közlöny*, 2002, 132: 257–263.
- Spear RW, Davis MB & Shane LC. Late Quaternary History of Lowland Mid-Elevation Vegetation in the White Mountains of New Hampshire. *Ecological Monographs*, 1994, 64(1): 85-109.
- Stanová V & Valachovič M. *Katalóg biotopov Slovenska*. Bratislava: DAPHNE – Inštitút aplikovanej ekológie, 2002.
- Stone PH & Carlson JH. Atmospheric lapse rate regimes and their parameterization. *Journal of the Atmospheric Sciences*, 1979, 36: 415–423.
- Stupar V, Milanović D, Brujić J Čarni A. Formalized classification and nomenclatural revision of thermophilous deciduous forests (*Quercetalia pubescentis*) of Bosnia and Herzegovina. *Tuexenia*, 2015, 35: 85–130.
- Sümegi P & Krolopp E. Quaternary-Malacological analyses for modelling of the upper Weischelian palaeoenvironmental changes in the Carpathian Basin. *Geolines*, 2000, 11: 139–141.
- Sümegi P & Sándor G. *The Geohistory of Bátorliget Marshland*. Archaeolingua, Budapest, 2004: 349–352.
- Szujkó-Lacza J & Kováts D. *The flora of the Kiskunság National Park in the Danube-Tisza mid-region of Hungary. Volume 1: The flowering plants*. Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest. 1993.
- Tátár M. *A Pannoniai Flóra Endemikus Fajai*. Bölcsészdoktori Értekezés. Debreceni Református Kollégium Tanárképző Intézetének kiadása, Debrecen. 1938
- Tóth M, Magyari E, Buczkó K et al. Chironomid-inferred Holocene temperature changes in the South Carpathians (Romania). *The Holocene*, 2015, 25(4): 569–582.
- Traill LW, Bradshaw CJA & Brook BW. Minimum viable population size: A meta-analysis of 30 years of published estimates. *Biological Conservation*, 2007, 139: 159–166.
- Tuba Z, Szirmai O, Nagy J, Czóbel S, Cserhalmi D & Gál B. *The vascular flora list of the Hungarian Bodroghöz and its characteristic*. In: Tuba, Z. (ed.): *Bodroghöz*, pp. 477–522. Lorántffy Zsuzsanna Szellemében Természet- és Társadalomtudományi Alapítvány, Gödöllő, 2008.

- Tubeuf K, Neckel G & Marzell H. *Monographie der mistel*. R. Oldenbourg, München. 1923.
- Varga I. The distribution of European Mistletoe (*Viscum album*) in Hungary and investigation of the biological control potential of one pathogen, *Phaeobotryosphaeria visci*. Ph.D. thesis, University of Pannonia Georgikon Faculty, Keszthely, 2013.
- Varga I, Poczai P, Tiborcz V, Aranyi NR, Baltazár T, Bartha D, ... & Hyvönen J. Changes in the distribution of European mistletoe (*Viscum album*) in Hungary during the last hundred years. *Folia Geobotanica*, 2014, 49(4): 559-577.
- Varga Z. Extra-Mediterranean Refugia, Post-Glacial Vegetation History and Area Dynamics in Eastern Central Europe. In *Relict Species: Phylogeography and Conservation Biology*, 57-87. Springer Science & Business Media, New York, 2009.
- Varga Z (-a). *Biogeográfia: Az élet földrajza*. Pars Könyvek, 2019: 138-147
- Varga Z (-b). *Biogeográfia: Az élet földrajza*. Pars Könyvek, 2019: 459-462
- Vályi A. *Magyar Országának leírása, I–III*. Buda: Univ. Ny, 1796.
- Vitousek PM, D'antonio CM, Loope LL, Rejmanek M & Westbrooks R. Introduced species: a significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology*, 1997: 1-16.
- Vojtkó A (ed) (2001). *A Bükk hegység növényvilága 1. A Bükk hegység flórája. (Vegetation of Bükk hills 1. Flora of Bükk hills)* Sorbus, Eger.
- Walther GR, Berger S & Sykes MT (2005). An ecological 'footprint' of climate change. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272(1571), 1427-1432.
- Walter H, Lieth H. *Klimadiagramm-weltatlas*. Gustav Fisher Verlag, Vienna, 1960.
- Walter H. *Vegetation of the earth and ecological systems of the geobiosphere*. Springer Science & Business Media, 2012.
- Whitten T, Damanik SJ, Anwar J et al. *The Ecology of Sumatra*. Singapore: Periplus Editions Limited, 1997: 277-279.
- Wick L & Tinner W. Vegetation changes and timberline fluctuations in the central alps as indicators of Holocene climatic oscillations. *Arctic and Alpine Research*, 1997, 29(4): 455–458.
- Williams BK. Some observations of the use of discriminant analysis in ecology. *Ecology*, 1983, 64: 1283–1291.
- Williams JW & Jackson ST. Novel climates, no-analog communities, and ecological surprises . *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2007, 5: 475 – 482.
- Woodward FI. Temperature and the distribution of plant species. *Symposia of the Society for Experimental Biology*, 1988, 42: 59–75.

- Woodward FI. Temperature and the distribution of plant species. In *Symposia of the Society for Experimental Biology*, 1988, Vol. 42: 59-75).
- Wright HE, Kutzbach JE, Webb T, Ruddiman WF, Street-Perrott EA & Bartlein PJ. (eds.). *Global climates since the last glacial maximum*. Univ. of Minnesota Press, 1993: 150-162, 449-450.
- Zachwatowicz M, Petrovic K & Sudnik-Wójcikowska B. The occurrence of European mistletoe under the conditions of high human impact in the central part of Warsaw, Poland. *Problemy Ekologii Krajobrazu*, 2008: 22.
- Zahariev D. Biodiversity of Relict Vascular Plants in Bulgaria. *International Journal of Research Studies in Biosciences*, 2016, 4: 38–51.
- Zuber D. Biological flora of central Europe: *Viscum album* L. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 2004, 199(3): 181-203.

Tudományos közlemények jegyzéke

Idegen nyelvű tudományos közlemények külföldi folyóiratokban:

- Molnár, A., & Végvári, Z.** (2017). Reconstruction of early Holocene Thermal Maximum temperatures using present vertical distribution of conifers in the Pannon region (SE Central Europe). *The Holocene*, 27(2), 236-245. IF: 2,14; Q1
- Molnár, A., & Végvári, Z.** (2017). Bioclimatic constraints of European mistletoe *Viscum album* at its southern distribution limit at past and present temporal scales, Pannonian Basin, Hungary. *Climate Research*, 71(3), 237-248. IF: 2,50; Q1
- Molnár, A., Végvári, Z., & Tóthmérész, B.** (2017). Identification of floral relicts based on spatial distance of isolation. *Forests*, 8(11), 459 (1-13). IF: 1,96; Q1

Az értekezés témakörében készült poszter előadások:

- Molnár A.** (2017). Signs of Holocene Thermal Maximum in horizontal and vertical distribution patterns of vascular plant species in the Carpathians and the Pannon region. *Biogeography of the Carpathians (Ecological and evolutionary facets of biodiversity, The Second Interdisciplinary Symposium)*, Cluj-Napoca, 2017.
- Molnár A. & Végvári Zs.** (2016). Korai holocén hőmaximum mértékének becslése fenyőfélék recens vertikális elterjedése alapján. (Reconstruction of early Holocene Thermal Maximum using recent vertical distribution of conifer species). *XI. Aktuális flóra- és vegetációkutatás a Kárpát-medencében nemzetközi konferencia Budapest*, 2016. február 12-14

Egyéb tudományos közlemények:

Idegen nyelvű tudományos közlemények külföldi folyóiratokban:

Molnár, V. A., Löki, V., Máté, A., **Molnár, A.**, Takács, A., Nagy, T., ... & Tökölyi, J. (2017). The occurrence of *Spiraea crenata* and other rare steppe plants in Pannonian graveyards. *Biologia*, 72(5), 500-509. IF: 0,696

Nagy, J., **Molnár, A.**, Cserhalmi, D., Szerdahelyi, T., & Szirmai, O. (2007). The aims and results of the nature-protection management on the north-east Hungarian mires. *Cereal Research Communications*, 35(2): 813-816. IF: 1,07; Q3

Könyvfejezet külföldi kiadású kötetben, angol nyelven:

Sümegei P., Szilágyi G., Gulyás S., Jakab G., **Molnár A.** (2013). The Late Quaternary Paleoecology and Environmental History of the Hortobágy, an unique Mosaic Alkaline Steppe from the Heart of the Carpathian Basin, Central Europe. In: Prieto M B M, Diaz TB (szerk.): *Steppe Ecosystems Biological Diversity, Management and Restoration*. 347 p. New York: Nova Science Publishers, 2013. pp. 165-194.