

Mitt. Deutsch. Dendrol. Ges. (MDDG)	100	189–196	2015	ISBN 978-3-8001-0335-5
-------------------------------------	-----	---------	------	------------------------

Triploide Buchen (*Fagus sylvatica* L.) am Rande des Verbreitungsgebiets gefunden

HEIKE LIESEBACH und GISELA NAUJOKS

Zusammenfassung

Erstmals wurden bei der Buche (*Fagus sylvatica*) triploide Individuen ($2n = 3x$) nachgewiesen. Zwei Bäume zeigten 3 Allele bei der Genotypisierung mit nuklearen Mikrosatellitenmarkern. In Blattmaterial eines Baumes konnte mit der Methode der Flowzytometrie ein 1,5-facher DNA-Gehalt in den Zellkernen im Vergleich zu diploiden Buchen ($2n = 2x$) gemessen werden. Die beiden Bäume stammen aus Saatgut einer spanischen Provenienz und wurden in einem forstlichen Herkunftsversuch gefunden. Das Vorkommen abweichender Ploidiestufen unter extremen Umweltbedingungen, wie sie an den Rändern von Verbreitungsgebieten vorkommen können, wird diskutiert.

Summary

For the first time, triploid individuals ($2n = 3x$) were detected in beech (*Fagus sylvatica*). Genotyping with microsatellite markers revealed two trees showing 3 alleles. In leaves of one tree, flowcytometric analysis showed a 1.5-fold DNA content of the nuclei compared with diploid beech ($2n = 2x$). The two trees originate from seeds of a Spanish provenance and were discovered in a forest progeny trial. The occurrence of deviant ploidy levels in extreme environmental conditions is discussed.

Einleitung

Die Verbreitungsgebiete von Gehölzarten sind in erster Linie vom Vorhandensein der erforderlichen klimatischen Bedingungen abhängig, werden aber auch von der nacheiszeitlichen Rückwanderungsgeschichte und den Konkurrenzbedingungen beeinflusst (s. auch BROWN et al. 1996). Meist befinden sich im Zentrum der Verbreitungsgebiete mehr oder weniger optimale Umweltbedingungen für das Wachstum und die Reproduktion der jeweiligen Art, während an den Rändern des Verbreitungsgebiets ein oder mehrere Umweltfaktoren das Überleben und die Fortpflanzung immer mehr einschränken können. Innerhalb des Verbreitungsgebiets ist deshalb eine gewisse Variation anpassungsrelevanter Merkmale wie z. B. Frosthärte oder Austriebs- oder Blütezeitpunkt zu erwarten und bei Forstbäumen schon vielfach experimentell bestätigt worden.

Die Rot-Buche (*Fagus sylvatica*) als wirtschaftlich wichtigste Laubbaumart in Deutschland spielt in der forstlichen Forschung eine zentrale Rolle. Ihr großes Verbreitungsgebiet in den gemäßigten und warmgemäßigten Klimaten Europas (FELBERMEIER & MOSANDL 2010) und ihr entsprechend großes Anpassungspotential an unterschiedliche Gegebenheiten macht ihre Bedeutung auch unter den Bedingungen des Klimawandels deutlich. Die Buche, eine weit verbreitete, bestandesbildende Baumart, ist monözisch, wird windbestäubt und dabei hauptsächlich fremdbefruchtet. Zunehmend wird versucht, phänotypische, ökologische und physiologische

Merkmale wie Wachstum und Phänologie mit genetischen Parametern in Verbindung zu bringen. Wertvolle Informationen zur Anpassungsfähigkeit und zur phänotypischen Merkmalsausprägung im Verbreitungsgebiet und unter verschiedenen Umweltbedingungen können aus forstlichen Herkunftsversuchen gewonnen werden.

Die Chromosomenzahl von *F. sylvatica* wurde erstmals 1929 von WETZEL mit $2n = 24$ ermittelt. Spätere Untersuchungen zeigten, dass 58 Arten der Gattungen *Quercus*, *Castanea* und *Fagus* (Fagaceae) einheitlich diese Chromosomenzahl aufweisen (ARMSTRONG & WYLIE 1965). Abweichungen davon treten gelegentlich auf und wurden bisher mehrmals für Eichen gefunden. Eine umfangreiche mikroskopische Untersuchung wurde von JOHNSON (1946) durchgeführt, der bei 729 Sämlingen der Stiel-Eiche 3 triploide Pflanzen fand, während unter 102 untersuchten Buchen-Sämlingen alle diploid waren. Eine triploide Stiel-Eiche in einem ca. 90 Jahre alten Bestand bei Eberswalde-Chorin fiel bei Isoenzymanalysen durch das Vorhandensein von 3 Allelen auf und wurde mit Chromosomenzählungen bestätigt (NAUJOKS et al. 1995). Weitere Berichte über 2 triploide Stiel-Eichen finden sich bei BUTORINA (1993), und über 5 triploide Stiel-Eichen bei LEFORT & DOUGLAS (1999), sowie über je eine Stiel- und eine Trauben-Eiche bei DZIALUK et al. (2007). Auch von anderen Baumarten wie Aspe (MÜNTZING 1936a, NILSSON-EHLE 1936), Birke (JOHNSON 1944), Esche (ARMSTRONG 1982), Pappel (BRADSHAW & STETTLER 1993), Ulme (SHERALD et al. 1994), Akazie (BLAKESLEY et al. 2002) gibt es Berichte über polyploide Individuen. Bei der Buche sind Abweichungen vom normalen Ploidiegrad bisher nicht bekannt (KREMER et al. 2007). Trotz sehr sorgfältiger Recherche, sowohl in aktueller als auch in älterer Fachliteratur, konnten keine Hinweise darauf gefunden werden. Ein erster Nachweis wird hier vorgestellt.

Material und Methoden

Pflanzenmaterial

Das Thünen-Institut für Forstgenetik hat einen internationalen Buchenherkunftsversuch initiiert, der gemeinsam mit vielen europäischen Kooperationspartnern etabliert wurde. Er umfasst insgesamt 128 Herkünfte aus dem Verbreitungsgebiet und wurde an 23 Standorten in Europa im Jahr 1995 mit zweijährigen Pflanzen angelegt (M. LIESEBACH 2012a). Mit einer Auswahl von 6 Herkünften von der Fläche Schädtkbek in Schleswig-Holstein (Abb. 1) wurden mehrere detaillierte Untersuchungen durchgeführt, unter anderem auch genetische Charakterisierungen.

Genetische Charakterisierung mit DNA-Markern

Von den bisher zur Verfügung stehenden genetischen Markern für die Buche wurden nukleare Mikrosatellitenmarker (SSRs = simple sequence repeats) verwendet, die im Vergleich zu den früher verwendeten Isoenzymmarkern wesentlich mehr variieren und mehr Information enthalten. Chloroplasten-DNA-Marker sind nach bisherigen Erkenntnissen in W-, M- und O-Europa kaum variabel (DEMASURE et al. 1996). Sogenannte adaptive Marker, die mit bestimmten phänotypischen Merkmalen assoziiert sind, befinden sich erst in der Entwicklung. Die hier verwendeten SSR-Marker werden kodominant vererbt und folgen den Mendelschen Gesetzen. Bei homozygoten Genotypen ist nur ein Allel zu beobachten, das in doppelter Dosis auftritt. Bei heterozygoten Genotypen dagegen werden zwei verschiedene Allele beobachtet. Bei triploiden Individuen können an einem Marker bis zu drei verschiedene Allele vorkommen.

Die DNA-Extraktion erfolgte mit einer Standardmethode modifiziert nach DUMOLIN et al. (1995). Insgesamt wurden 14 Mikrosatelliten-Marker verwendet, wobei die in einer ersten Untersuchung (H. LIESEBACH 2012) eingesetzten Marker mit weiteren, neu entwickelten (LEFÈVRE et al. 2012) ergänzt wurden.

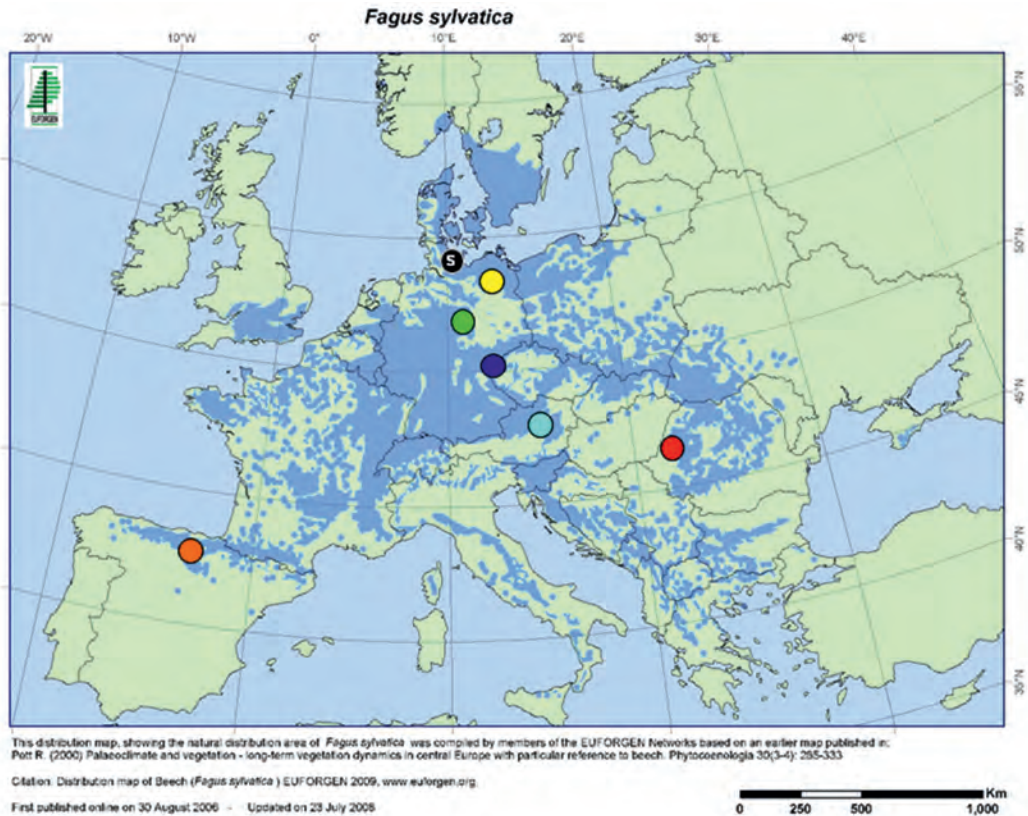


Abb. 1: Verbreitungsgebiet der Rot-Buche (*Fagus sylvatica* L.) und Herkunftsorte der genetisch untersuchten Buchen (farbige Kreise) sowie des Versuchsstandorts Schädttbek (Quelle: <http://www.euforgen.org/distribution-maps/>)

Bestimmung des Ploidiegrads durch Flowzytometrie

Zur Ergänzung der genetischen Charakterisierung mittels DNA-Markern wurde in einigen Fällen eine Untersuchung durch Flowzytometrie herangezogen. Diese Methode ermöglicht es, den DNA-Gehalt in den Zellkernen nach vorheriger Anfärbung, anschließender Anregung zur Fluoreszenz und Registrierung der Signale zu bestimmen. GALLOIS et al. (1999) verwendeten diese Methode bei Buche, um den DNA-Gehalt von 4 Varietäten zu ermitteln. Beim hier vorgestellten Buchenherkunftsversuch wurde die flowzytometrische Analyse in Anlehnung an die von EWALD et al. (2009) beschriebene Methode durchgeführt. Unter Verwendung eines modifizierten Puffers wurden die Zellkerne aus Blatt-

material von im Gewächshaus angetriebenen Zweigen isoliert und mit DAPI (4,6-Diamidino-2-phenylindol) gefärbt. Die Suspension der gefärbten Zellkerne wurde dann im CyFlow Ploidy Analyser auf ihre Fluoreszenz untersucht. Als interner Standard dienten Blätter von einem diploiden Kontrollbaum (A5-77) derselben Versuchsfläche. Durch die Herstellung von Mischproben der diploiden Kontrolle mit den Proben von unbekanntem Ploidiegrad ließ sich die Fluoreszenz der Zellkerne beider Individuen direkt vergleichen. Die Mess-Ergebnisse wurden als Histogramm dargestellt, dessen Peaks für den relativen DNA-Gehalt mit der Software des Flowzytometers analysiert wurden. Von den unterschiedlichen Peak-Positionen der Fluoreszenzsignale konnte man dann auf den Ploidiegrad des Pflanzenmaterials schließen.

Ergebnisse

Hinweis auf triploide Individuen

Unter den insgesamt 315 untersuchten Buchen von 6 Herkünften wurden 2 Individuen mit 3 Allelen an einem oder an mehreren Markern gefunden. Die Individuen mit den Bezeichnungen A5-19 und A5-90 stammen beide aus der spanischen Herkunft „Anguiano“, von der insgesamt 50 Individuen untersucht wurden.

Das Auftreten von 3 verschiedenen Allelen bei triploiden Pflanzen, deutlich erkennbar an 3 Peaks des betreffenden Markers (Abb. 2), war schon aus anderen Untersuchungen mit derselben Methode bekannt, z. B. vom Ölbaum (BESNARD & BAALI-CHEMIF 2009) oder von Pappeln (H. LIESEBACH et al. 2011, 2015, MOCK et al. 2012). Es war deshalb der Anlass gegeben, den vermuteten erhöhten Ploidiegrad, der bei dieser Baumart bisher nicht beobachtet wurde, mit der Methode der Flowzytometrie direkt zu überprüfen.

Phänotypische Beobachtungen

Insgesamt sind auf der Versuchsfläche noch 86 der ursprünglich 150 gepflanzten Bäume der spanischen Herkunft „Anguiano“ vorhanden. Sie verhält sich im durchschnittlichen Wachstum und in der Überlebensrate im Vergleich zu den 5 anderen Herkünften auf der Versuchsfläche wenig abweichend (M. LIESEBACH 2012b). Die bei-

den betreffenden Bäume A5-19 und A5-90 wurden jedoch während der Entnahme der Zweigproben in ihrem Wuchs und ihrer Vitalität auf der Versuchsfläche als deutlich unterdurchschnittlich innerhalb der spanischen Herkunft eingeschätzt. Vom Baum A5-19 konnte kein lebendes Zweigmaterial mehr gewonnen werden, da er auf der Versuchsfläche zwischenzeitlich abgestorben war.

Der Austrieb von Blättern im Gewächshaus war bei den Zweigen des Baums A5-90 spärlicher als bei den Zweigen der diploiden Vergleichsbäume. Dadurch stand wenig Blattmaterial für die flowzytometrische Untersuchung zur Verfügung. Die wenigen ausgetriebenen Blätter zeigten allerdings keine veränderte Morphologie im Vergleich zu den Blättern der Kontrollbäume. Eine Längenmessung der Stomata ergab nur geringe, nicht signifikante Unterschiede zwischen der triploiden Probe und einer diploiden Vergleichsprobe, obwohl in anderen Fällen deutlich größere Stomata bei triploiden Pflanzen beobachtet wurden (u. a. NAUJOJKS et al. 1995).

Flowzytometrie

Nach mehreren Einzelläufen von Blattproben der Bäume A5-90 und A5-77 im Flowzytometer sind auch drei Durchläufe mit Mischproben gelungen (Abb. 3). Für die diploide Vergleichsprobe A5-77 wurde eine mittlere Peakposition von $51,17 \pm 0,06$ ermittelt. Die Werte für die Probe von unbekanntem Ploidiegrad des Baums

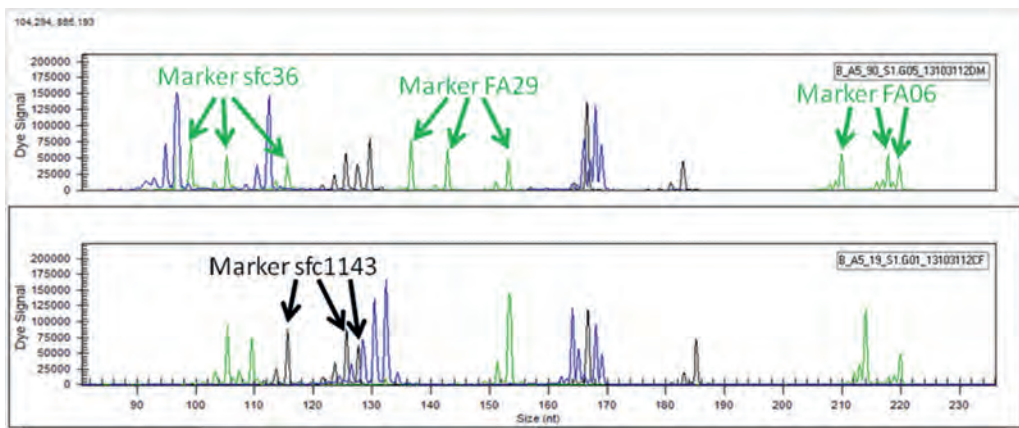


Abb. 2: Ausschnitt aus DNA-Fingerprints von 2 triploiden Buchen mit jeweils 7 Markern (beschriftet sind nur die Marker, die 3 verschiedene Allele zeigen)

A5-90 lagen im Mittel bei $74,86 \pm 0,15$. Daraus ließ sich errechnen, dass die Zellkerne aus Blättern des Baums A5-90 das 1,5-Fache an DNA im Vergleich mit dem diploiden Kontrollbaum enthielten, also triploid sein sollten.

Diskussion

Zu den normalerweise diploiden Baumarten mit einzelnen triploiden Individuen kann die Buche als ein weiteres Beispiel hinzugefügt werden. Die Existenz einer triploiden Buche (A5-90) der spanischen Herkunft „Anguiano“ auf der Versuchsfläche Schädtkbek wurde mit der Methode der Flowzytometrie nachgewiesen. Es ist deshalb anzunehmen, dass auch die zweite inzwischen abgestorbene Buche (A5-19), die das typische Genotypenmuster eines triploiden Individuums aufwies, mit hoher Wahrscheinlichkeit triploid war.

Triploide oder tetraploide Individuen einer sonst diploiden Art können phänotypische Abweichungen in zwei Richtungen zeigen. Einerseits werden größere und dickere Blätter (JOHNSON 1945, LU et al. 2014) und gesteigertes Wachstum beobachtet (z. B. NILSSON-EHLE 1936), was sie u. a. für die Züchtung interessant macht (YANG et al. 2006, ULRICH & EWALD 2014). Auch höhere Resistenzen wurden beobachtet, wie eine von SHERALD et al. (1994) zufällig gefundene triploide Ulme zeigte. Sie wurde als resistent gegenüber dem Erreger des Ulmensterbens eingestuft.

Andererseits kommen auch verlangsames Wachstum und keine oder sehr erschwerte sexuelle Reproduktion vor (Beispiele von krautigen Pflanzen s. MÜNTZING 1936b). Bei den beiden hier beschriebenen triploiden Buchen war ebenfalls eine geringere Vitalität im Vergleich zu Bäumen derselben Herkunft zu beobachten.

Die triploide Eiche von Chorin (NAUJOKS et al. 1995) zeigte einen deutlich reduzierten Reproduktionserfolg. Obwohl sie von ihrem Wachstum her mit den anderen Eichen des Bestands vergleichbar war, waren die Nachkommen aus den in mehreren Jahren gewonnenen Samen nur über einen begrenzten Zeitraum lebensfähig. Die wenigen gebildeten, aber voll entwickelten Samen keimten zu rund 50 %. Die meisten Jungpflanzen zeigten eine abnorme Spross- und Blattmorphologie und konnten in der Erdkultur nicht länger als 10 Jahre am Leben erhalten werden (NAUJOKS unveröff.). Die Sämlinge der oben

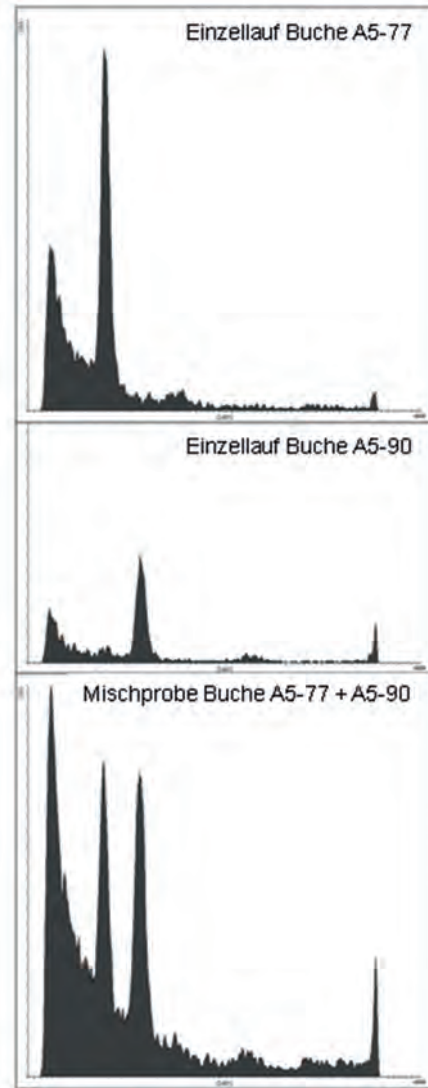


Abb. 3: Häufigkeitsverteilung des relativen DNA-Gehalts der diploiden Buche A5-77 und der triploiden Buche A5-90, jeweils einzeln und in einer Mischprobe im CyFlow Ploidy Analyser untersucht.

beschriebenen triploiden Ulme zeigten eine große Variation des Höhenwachstums sowie der Blattform und -größe und hatten nur geringe Vitalität.

Früher wurden individuelle Abweichungen vom arttypischen Ploidiegrad meist zufällig entdeckt. Erst durch die Einführung von effizienten Methoden wie der Flowzytometrie ist die auf-

wändige Chromosomenzählung am Mikroskop zur Ermittlung des Ploidiegrads von Pflanzen nicht mehr notwendig. Im Zuge der Entwicklung von Methoden der Genotypisierung mit hochvariablen Markern (Mikrosatelliten anstatt Isoenzyme) und der technischen Bewältigung großer Probenzahlen stehen weitere Möglichkeiten zur Verfügung.

Einige mehr oder weniger systematische Untersuchungen der Variation des Ploidiegrads innerhalb einer Baumart liegen inzwischen vor.

Über ein sehr interessantes Beispiel bei der Amerikanischen Zitter-Pappel (*Populus tremuloides*) berichten MOCK et al. (2012). Im Rahmen verschiedener Projekte wurden insgesamt mehr als 1500 Bäume aus 42 Populationen im Verbreitungsgebiet beprobt, die teils mit Mikrosatellitenmarkern, teils mit Flowzytometrie oder auch mit beiden Methoden untersucht wurden. Dabei wurden höhere Anteile triploider Pflanzen (lokal bis zu 69 %) vor allem in den südlichen und sehr trockenen Gebieten der dort nur sehr zerstreut vorkommenden Art gefunden. In diesen Regionen überwiegt vegetative Ausbreitung über Wurzelbrut, während Sämlinge sich nur schwer etablieren können.

In unserer Untersuchung von 315 Buchen aus 6 Populationen wurden 2 triploide unter 50 getesteten Individuen einer Population am Rand des Verbreitungsgebiets gefunden.

BESNARD & BAALI-CHERIF (2009) fanden beim Ölbaum (*Olea europaea*) 3 triploide unter 106 untersuchten Bäumen ebenfalls unter Extrembedingungen am Rand des Areals.

Die besondere Rolle von Polyploiden bei der Bildung neuer genetischer Varianten zur Erhöhung des Anpassungspotentials an besonders harte Umweltbedingungen, wie sie an den Rändern von Verbreitungsgebieten vorkommen können, wird seit fast 100 Jahren immer wieder diskutiert (MADLUNG 2013). Dabei werden solche phänotypischen Unterschiede von polyploiden Individuen im Vergleich zu den diploiden Mitgliedern der Populationen betrachtet, die ein besseres Überleben fördern, z. B. Unterschiede auf Stoffwechselebene.

Mehrere Möglichkeiten zur Bildung von polyploiden Pflanzen existieren: Die Bildung diploider Gameten kann spontan geschehen, wird aber auch durch extreme Temperaturen oder Temperatursprünge, wie sie eher am Rand von Arealen vorkommen, induziert. Sowohl Wärme-

(z. B. ULRICH & EWALD 2014) als auch Kältebehandlungen (z. B. DE STORME et al. 2012) werden deshalb zu Züchtungszwecken gezielt eingesetzt. Bei erfolgreicher Befruchtung nach der Kreuzung mit normalen haploiden Gameten entstehen triploide Individuen. Diese sind zwar weitgehend steril, könnten aber in Ausnahmefällen unreduzierte triploide Gameten bilden, die wiederum befruchtungsfähig sein können. Eine Verdopplung des Chromosomensatzes nach der Befruchtung führt zu tetraploiden Individuen. Insbesondere Hybriden können dadurch eine reguläre Meiose erreichen und an der sexuellen Reproduktion teilnehmen.

Auch wenn polyploide Individuen bei diploiden Arten in der sexuellen Reproduktion stark eingeschränkt sind, können – in evolutionären Zeiträumen betrachtet – durch sprunghafte Entwicklungen und folgende reproduktive Isolation auch Artbildungen ermöglicht werden.

Beispiele für unterschiedliche Ploidiestufen von europäischen Baumarten innerhalb derselben Gattung sind bekannt bei Birke (*Betula pendula* 2x, *B. pubescens* 4x), Ahorn (*Acer platanoides* 2x, *A. pseudoplatanus* 4x) und Linde (*Tilia cordata* und *T. platyphyllos* 2x, *T. dasystyla* 4x). Bei der Gattung *Fagus* wie auch in allen bisher untersuchten Gattungen und Arten der Fagaceae sind keine Arten mit abweichender Ploidiestufe gefunden worden (GOLDBLATT & JOHNSON 2010).

Literatur

- ARMSTRONG, J. (1982): Polyploidy and wood anatomy of mature White Ash, *Fraxinus americana*. Wood and Fiber Science 14: 331–339.
- ARMSTRONG, J.M.; WYLIE, A.P. (1965): A New Basic Chromosome Number in the Family Fagaceae. Nature 205: 1340–1341.
- BESNARD, G.; BAALI-CHERIF, D. (2009): Coexistence of diploids and triploids in a Saharan relict olive: Evidence from nuclear microsatellite and flow cytometry analyses. Comptes Rendus Biologies 332: 1115–1120.
- BLAKESLEY, D.; ALLEN, A.; PELLNY, T.K.; ROBERTS, A.V. (2002): Natural and Induced Polyploidy in *Acacia dealbata* Link and *Acacia mangium* Willd. Ann. Botany 90: 391–398.
- BRADSHAW, H.D.; STETTLER, R.F. (1993): Molecular genetics of growth and development in *Populus*. I. Triploidy in hybrid poplars. Theor. Appl. Genet. 86: 301–307.

- BROWN, J.H.; STEVENS, G.C.; KAUFMAN, D.M. (1996): The geographic range: Size, Shape, Boundaries, and Internal Structure. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 597–623.
- BUTORINA, A. (1993): Cytogenetic study of diploid and spontaneous triploid oaks, *Quercus robur* L. *Ann. For. Sci.* 50: 144s–150s.
- DE STORME, N.; COPENHAVER, G.P.; GEELLEN, D. (2012): Production of Diploid Male Gametes in *Ara-bidopsis* by Cold-Induced Destabilization of Post-meiotic Radial Microtubule Arrays. *Plant Physiol.* 160: 1808–1826.
- DEMASURE, B.; COMPS, B.; PETIT, R.J. (1996): Chloroplast DNA Phylogeography of the Common Beech (*Fagus sylvatica* L.) in Europe. *Evolution* 50: 2515–2520.
- DUMOLIN, S.; DEMASURE, B.; PETIT, R.J. (1995): Inheritance of chloroplast and mitochondrial genomes in pedunculate oak investigated with an efficient PCR method. *Theor. Appl. Genet.* 91: 1253–1256.
- DZIALUK, A.; CHYBICKI, I.J.; WELC, M.; SLIWINSKA, E.; BURCZYK, J. (2007): Presence of Triploids among Oak Species. *Ann. Botany* 99: 959–964.
- EWALD, D.; ULRICH, K.; NAUJOKS, G.; SCHRÖDER, M.B. (2009): Induction of tetraploid poplar and black locust plants using colchicine: chloroplast number as an early marker for selecting polyploids in vitro. *Plant Cell Tiss. Organ Cult.* 99: 353–357.
- FELBERMEIER, B.; MOSANDL, R. (2010): *Fagus sylvatica*. In: ROLOFF, A.; WEISGERBER, H., LANG, U. M.; STIMM, B. (Hrsg.): *Bäume Mitteleuropas*. Wiley-VCH Verlag GmbH Co. KGaA, S. 79–98
- GALLOIS, A.; BURRUS, M.; BROWN, S. (1999): Evaluation of the nuclear DNA content and GC percent in four varieties of *Fagus sylvatica* L. *Ann. Sci. Forest.* 56: 615–618.
- GOLDBLATT, P.; JOHNSON, D.E. (2010) Index to plant chromosome numbers. Missouri Botanical Garden, St. Louis. <http://www.tropicos.org/Project/IPCN>. Accessed 24.09.2014
- JOHNSON, H. (1944): Triploidy in *Betula alba* L. *Botaniska Notiser*: 85–96.
- JOHNSON, H. (1945): The triploid progeny of the cross diploid × tetraploid *Populus tremula*. *Hereditas* 31: 411–440.
- JOHNSON, H. (1946): Chromosome numbers of twin plants of *Quercus robur* and *Fagus silvatica*. *Hereditas* 32: 469–472.
- KREMER, A.; CASASOLI, M.; BARRENECHE, T.; BODÉNÈS, C.; SISCO, P.; KUBISIAK, T.; SCALFI, M.; LEONARDI, S.; BAKKER, E.; BUITEVELD, J.; ROMERO-SEVERSON, J.; ARUMUGANATHAN, K.; DERORY, J.; SCOTTI-SAINTAGNE, C.; ROUSSEL, G.; BERTOCCHI, M.; LEXER, C.; PORTH, I.; HEBARD, F.; CLARK, C.; CARLSON, J.; PLOMION, C.; KOELEWIJN, H.-P.; VILLANI, F. (2007): *Fagaceae Trees*. In: KOLE, C. (Hrsg.), *Forest Trees*. Springer, Berlin Heidelberg, S. 161–187.
- LEFÈVRE, S.; WAGNER, S.; PETIT, R.J.; DE LAFONTAINE, G. (2012): Multiplexed microsatellite markers for genetic studies of beech. *Molecular Ecology Resources* 12: 484–491.
- LEFORT, F.; DOUGLAS, G.C. (1999): Occurrence and detection of triploids by microsatellite analysis, Dublin, Ireland. (Proceedings of the Teagasc/TDC Symposium on Forest Genetics, COFORD).
- LIESEBACH, H. (2012): Genotypisierung mit nuklearen Mikrosatellitenmarkern - Möglichkeiten der Datenauswertung am Beispiel von Buchenpopulationen (*Fagus sylvatica* L.) aus einem Herkunftsversuch. *Landbauforschung - Applied Agricultural and Forestry Research* 62: 221–235.
- LIESEBACH, H.; NAUJOKS, G.; EWALD, D. (2011): Successful hybridisation of normally incompatible hybrid aspen (*Populus tremula* × *P. tremuloides*) and eastern cottonwood (*P. deltoides*). *Sex. Plant Reprod.* 24: 189–198.
- LIESEBACH, H.; ULRICH, K.; EWALD, D. (2015): FDR and SDR processes in meiosis and diploid gamete formation in poplars (*Populus* L.) detected by centromere-associated microsatellite markers. *Tree Genet. Genomes* 11: 801.
- LIESEBACH, M. (2012a): Der Internationale Herkunftsversuch mit Rot-Buche von 1993/95 - Beschreibung der ausgewählten sechs Herkünfte und zwei Versuchsflächen. *Landbauforschung - Applied Agricultural and Forestry Research* 62: 159–168.
- LIESEBACH, M. (2012b): Wachstum und phänotypische Variation von sechs Herkünften der Rot-Buche (*Fagus sylvatica* L.) an einem Standort in Schleswig-Holstein. *Landbauforschung - Applied Agricultural and Forestry Research* 62: 179–192.
- LU, M.; ZHANG, P.; WANG, J.; KANG, X.; WU, J.; WANG, X.; CHEN, Y. (2014): Induction of tetraploidy using high temperature exposure during the first zygote division in *Populus adenopoda* Maxim. *Plant Growth Regul* 72: 279–287.
- MADLUNG, A. (2013): Polyploidy and its effect on evolutionary success: old questions revisited with new tools. *Heredity* 110: 99–104.
- MOCK, K.E.; CALLAHAN, C.M.; ISLAM-FARIDI, M.N.; SHAW, J.D.; RAI, H.S.; SANDERSON, S.C.; ROWE, C.A.; RYEL, R.J.; MADRITCH, M.D.; GARDNER, R.S.; WOLF, P.G. (2012): Widespread Triploidy in Western North American Aspen (*Populus tremuloides*). *PLoS ONE* 7: e48406.
- MÜNTZING, A. (1936a): The chromosomes of a giant *Populus tremula*. *Hereditas* 21: 383–393.
- MÜNTZING, A. (1936b): The Evolutionary Significance of Autopolyploidy. *Hereditas* 21: 363–378.
- NAUJOKS, G.; HERTEL, H.; EWALD, D. (1995): Characterization and propagation of an adult triploid pedunculate oak (*Quercus robur* L.). *Silv. Genet.* 44: 282–286.

- NILSSON-EHLE, H. (1936): Über eine in der Natur gefundene Gigasform von *Populus tremula*. *Hereditas* 21: 379–382.
- SHERALD, J.L.; SANTAMOUR JR, F.S.; HAJELA, R.K.; HAJELA, N.; STICKLEN, M.B. (1994): A Dutch elm disease resistant triploid elm. *Can. J. Forest Res.* 24: 647–653.
- ULRICH, K.; EWALD, D. (2014): Breeding triploid aspen and poplar clones for biomass production. *Silv. Genet.* 63: 47–58.
- WETZEL, G. (1929): Chromosomenstudien bei den Fagales. *Bot. Archiv.* 25: 258–284.
- YANG, S.; LU, L.; NI, Y. (2006): Cloned poplar as a new fibre resource for the Chinese pulp and paper industry. *Pulp & Paper Canada* 107: 34–37.

Autoren:

Dr. HEIKE LIESEBACH
Thünen-Institut für Forstgenetik
Sieker Landstraße 2
22927 Großhansdorf
E-Mail: heike.liesebach@ti.bund.de

GISELA NAUJOKS
Thünen-Institut für Forstgenetik
Eberswalder Chaussee 3A
15377 Waldsiedersdorf
E-Mail: gisela.naujoks@ti.bund.de