

Hybriden zwischen Mehlbeere (*Sorbus aria*) und Elsbeere (*Sorbus torminalis*) im oberbayerischen Fünfseenland

FERDINAND KELLER, NORBERT MEYER, THOMAS GREGOR,
JURAJ PAULE, MARTIN LEPŠÍ, PETR KOUTECKÝ, BARBARA
FUSSI, CHRISTOPH HACKL & JÖRG EWALD*

Zusammenfassung: Ziel der Untersuchung war die Ermittlung, Erfassung und Vermessung von Populationen von *Sorbus* × *decipiens* (*S. aria* × *torminalis*) im Fünfseenland westlich von München und die Klärung ihres genetischen und taxonomischen Status. Alle auffindbaren Hybrid-Bäume mit Brusthöhendurchmessern > 6 cm wurden mit GPS-Koordinaten erfasst. Die Funde wurden durch Herbarmaterial belegt und mittels Ordination der blattmorphologischen Merkmale ausgewertet. Mittels Durchflusszytometrie an Blatt- und Samenproben wurden Ploidiestufen ermittelt. Die Knospen einer triploiden Population wurden an Hand von Mikrosatelliten-Markern auf Klonalität geprüft.

Im Gebiet wurden fünf Populationen mit diploiden Spontan-Hybriden und eine mit einem triploiden, mutmaßlich aus Wurzelbrut gebildeten Polykormon nachgewiesen, Letztere bildet sexuell aneuploide, weitgehend lebensunfähige Samen und wird als lokale Sorte „Inning“ der Hybride *Sorbus* × *decipiens* bezeichnet. Die hohe vegetative Vitalität der triploiden Hybriden wird als Heterosis gedeutet.

Key words: apomixis, clonal populations, cytology, heterosis, hybridization, triploids

Summary: This study surveyed populations of *Sorbus aria* × *torminalis* in the “Fünfseenland” region in southern Bavaria (Germany). All trees with diameter at breast height > 6 cm were registered with GPS coordinates. Herbarium specimens were preserved and analyzed statistically with respect to leaf morphology. Ploidy levels were measured with flow cytometry of leaf and seed samples. One triploid population was tested for clonality using microsatellite markers.

Anschriften der Autoren: Ferdinand Keller, Alpspitzstraße 7a, 86926 Greifenberg; Norbert Meyer, Adlerstraße 6, 90522 Oberasbach; Thomas Gregor & Juraj Paule, Senckenberg Research Institute and Natural History Museum, Senckenberganlage 25, 60325 Frankfurt; Martin Lepší, South Bohemian Museum in České Budějovice, Dukelská 1, CZ-37051 České Budějovice, Czech Republic; Petr Koutecký, Department of Botany, Faculty of Science, University of South Bohemia, Branišovská 31, CZ-37005 České Budějovice, Czech Republic; Barbara Fussi, Bayerisches Amt für forstliche Saat- und Pflanzenzucht (ASP), Forstamtsplatz 1, 83317 Teisendorf; Christoph Hackl, Parkstraße 5a, 85737 Ismaning; Jörg Ewald, Hochschule Weihenstephan-Triesdorf, Fakultät Wald und Forstwirtschaft, Hans-Carl-von-Carlowitz-Platz 3, 85354 Freising, E-Mail: joerg.ewald@hswt.de

* korrespondierender Autor

Five populations of diploid spontaneous hybrids and one clone of triploid trees derived from root suckers were detected. The latter produced aneuploid, largely sterile seeds and was classified as a local variety *Sorbus* × *decipiens* "Inning". The high vegetative vigour of the triploid population was interpreted as heterosis.

Einleitung

Das oberbayerische Fünfseenland um Starnberger See, Ammersee, Wörthsee, Pilsensee und Weßlinger See bildet ein weit nach Süden abgesprengtes, isoliertes Teilareal der wärmebedürftigen Elsbeere (*Sorbus torminalis*). Den Rahmen dieser Arbeit bildet das Forschungsprojekt „Sorbus 5-Seen“, eine Kooperation der Hochschule Weihenstephan-Triesdorf (HSWT) mit dem Amt für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten in Fürstenfeldbruck (AELF FF), dem Amt für Forstliche Saat- und Pflanzenzucht (ASP), den Bayerischen Staatsforsten (BaySF) und der Bayerischen Botanischen Gesellschaft (BBG). Im Rahmen des Projekts werden die Vorkommen der Elsbeere systematisch erfasst (HACKL 2014) und es wird die Erzeugung von regionalem Pflanzmaterial angestrebt.

In diesem Gebiet sind auffallend wuchskräftige Hybriden mit der regional häufigeren Mehlebeere (*Sorbus aria*) beobachtet worden, deren genetischer und taxonomischer Status ungeklärt ist. Ziel dieser Arbeit, die als Bachelorarbeit an der HSWT entstand (KELLER 2015), ist es, die Vorkommen dieser Hybriden zu erfassen und genauer zu kennzeichnen.

Ein Ziel dieser Arbeit war deshalb die Klärung des genetischen Status der Hybriden. Ob es sich um diploide **Spontan-Hybriden** oder hybridogene, apomiktisch **fixierte Kleinarten** handelt, lässt sich u. a. an der Ploidiestufe (Anzahl an Chromosomensätzen) ablesen. Bei *Sorbus* gelten diploide Pflanzen als sexuell und polyploide (tri- und tetraploide) als apomiktisch (JANKUN 1993; JANKUN & KOVANDA 1986, 1987, 1988; LILJEFORS 1953). Die Chromosomen-Grundzahl bei *Sorbus* ist $n = 17$. Diploid-sexuelle **Hauptarten** und ihre Bastarde weisen entsprechend $2n = 34$ Chromosomen pro Zelle auf. Bei der Meiose wird die Chromosomenzahl halbiert es werden haploide Pollen und Eizellen gebildet, die bei der Befruchtung durch Kernverschmelzung eine diploide Tochterpflanze (Zygote) bilden. Da die Elternarten *Sorbus torminalis* und *Sorbus aria* im Untersuchungsgebiet beide diploid sind (MEYER et al. 2005), ist zu erwarten, dass dies auch für entstehende Hybriden gilt. Solche **Spontan-Hybriden** können sich mit den Elternarten, anderen, gleich entstandenen Hybriden oder mit sich selbst sexuell fortpflanzen, verlieren dabei jedoch schrittweise ihre intermediären Merkmale, sind also nicht fixiert (MEYER et al. 2014). Dabei ist der hybridogene Charakter solcher Aufspaltungsformen oft bereits nach wenigen Generationen nicht mehr morphologisch nachweisbar.

Wenn Pollen oder Eizelle über mehr als den normalen, einfachen Chromosomensatz verfügen, sind die daraus entstehenden Samen polyploid. Ist beispielsweise der Pollen diploid und trifft auf eine haploide Eizelle, so entsteht ein triploider Samen. Bei *Sorbus* sind triploide ($3n$) oder tetraploide ($4n$), selten auch pentaploide ($5n$) Formen bekannt. Es gibt zwei Möglichkeiten, wie diploide Pollen und Eizellen entstehen können: Die erste Möglichkeit sind Zellteilungsfehler, die zu diploiden Keimzellen führen. Werden bei der mitotischen oder meiotischen Kernteilung die Chromatiden bzw. Chromosomen irregulär auf die Tochterzellen verteilt, ergibt sich eine veränderte Chromosomenzahl (Genommutation). Ist das gesamte Genom einer

Zelle von den Zellteilungsfehlern betroffen, spricht man von einer euploiden Veränderung der Chromosomenzahl, deren häufigste Form die Polyploidie ist. Man unterscheidet hierbei somatische Polyploidie und generative Polyploidie. Bei der somatischen Polyploidie findet zwar die Replikation der Chromosomen statt, die Kern- und Zellteilung bleibt aber aus und es kommt somit zur Bildung von Restitutionskernen mit verdoppelter Chromosomenzahl. Bei der generative Polyploidie fusionieren unreduzierte Keimzellen (KADEREIT 2002).

Eine zweite Möglichkeit ist, dass eine Elternart tetraploid ist, wodurch bei einer normalen Meiose diploider Pollen und diploide Eizellen entstehen. Im vorliegenden Fall käme als Elternart für einen triploiden Hybriden eine im Jura verbreitete Sippe der *Sorbus graeca*-Gruppe, eine tetraploide Verwandtschaftsgruppe der Untergattung *Aria*, in Frage (vgl. LIPPERT & MEIEROTT 2014). LEPŠÍ et al. (2015) ordnen die tetraploiden bayerischen *S. graeca*-Populationen der neu beschriebenen *S. collina* zu.

In beiden Fällen ist das Ergebnis eine triploide Hybride. Solchen Formen ist bei *Sorbus* nach bisherigen Erfahrungen die sexuelle Vermehrung in der Regel verwehrt (vgl. LILJEFORS 1953), da sich ein anorthoploider, dreifacher Chromosomensatz während der Meiose nicht gleichmäßig aufteilen lässt. Die so entstehenden Pollen und Eizellen hätten eine Ploidiestufe von ca. $1,5n$.

So bleibt diesen triploiden Hybriden noch die asexuelle Fortpflanzung über vegetative Vermehrung (Stecklinge, Wurzelbrut) oder asexuelle Samenbildung (Agamospermie). Letztere wird auch als Apomixis bezeichnet und tritt bei der Familie der Rosaceae, zu welcher die Gattung *Sorbus* gehört, besonders häufig auf (KADEREIT 2002, GREGOR 2013). Apomiktisch erzeugte Nachkommen sind mit ihrer Elternpflanze identisch, weshalb die intermediären Merkmale erhalten bleiben, sprich „fixiert“ werden. Erreichen fixierte Hybridpopulationen eine Größe von mindestens 15-20 voneinander unabhängigen Exemplaren, so werden sie, anders als rein vegetative Polykormone, als **fixierte Kleinart** beschrieben und mit einem wissenschaftlichen Artnamen versehen. Nach MEYER et al. (2014) sind größere triploide Populationen mit konstanten Merkmalen ein Hinweis auf das Vorliegen solcher apomiktisch fixierter Kleinarten, die in Nordbayern meist aus Kreuzungen zwischen *Sorbus torminalis* und tetraploiden Vertretern der *Sorbus graeca*-Gruppe hervorgegangen sind.

Auf Grundlage dieser Vorüberlegungen zu Fortpflanzungssystem und Genese können zur taxonomischen Stellung drei Hypothesen unterschieden werden:

Nicht-fixierte **Spontan-Hybriden** werden als *Sorbus* × *decipiens* (synonym: *Sorbus aria* s. str. × *Sorbus torminalis*) benannt (LIPPERT & MEIEROTT 2014). Solche Hybriden sind diploid und morphologisch variabel und bringen genetisch wie morphologisch heterogene, aufspaltende Nachkommenschaften hervor.

Fixierte Kleinarten erhalten nach ihrer Beschreibung einen neuen Artnamen, der Artikel 23 der Nomenklaturregeln unterliegt (MCNEILL et al. 2012). In diesem Fall wäre eine „Ammersee-Mehlbeere“ o. ä. neu zu beschreiben. Fixierte Hybriden sind nach Angaben von MEYER et al. (2014) triploid und morphologisch einheitlich und bringen durch Agamospermie morphologisch und genetisch homogene Nachkommenschaften hervor.

Ausschließlich **vegetativ vermehrte Klone** werden hingegen allenfalls als Formen oder Varietäten unterhalb der Rangstufe von Arten betrachtet. Solche Klone sind genetisch und morphologisch homogen und bilden, je nach Reichweite der Wurzeln und des Alters, geklumpfte Populationen.

Material und Methoden

Als Fünfseenland wird die Region um Starnberger See, Ammersee, Wörthsee, Pilsensee und Weßlinger See bezeichnet, die südwestlich von München im Regierungsbezirk Oberbayern liegt. Es befindet sich im durch jungpleistozäne Vergletscherung, präalpine Klimatönung und submontane bis tiefmontane Temperaturverhältnisse geprägten forstlichen Teilwuchsbezirk „Westliche kalkalpine Jungmoräne“ (14.4/1; WALENTOWSKI et al. 2013).

Ausgangspunkt für die Suche bildete die Diplomarbeit zur Elsbeere von HUBER (2008), der einige Hybrid-Bäume mit erfasst hatte. Weitere Hinweise lieferten die Herren Werner und Garnweidner, zwei ehrenamtliche Naturschützer aus der Region. Mögliche Standorte wurden nach Hybrid-Bäumen abgesucht.

An gefundenen Hybrid-Bäumen, die die Durchmesserschwelle von 6 cm übertrafen, erfasste der Erstautor folgende Daten: (1) Jedem Baum, wurde eine laufende Identifikationsnummer zugewiesen. Bei der Population „Inning“ wurden die Bäume zusätzlich mit blauer Forstfarbe an einer unauffälligen Stelle mit der jeweiligen Nummern markiert. (2) Mit einem GPS-Gerät der Marke Garmin (GPSmap 60CSx) wurde die Lage erfasst, die mit ESRI ArcGIS 10.0 graphisch dargestellt wurde. (3) Der Brusthöhendurchmesser (BHD) in Zentimetern wurde in 1,3 Meter Höhe mittels Kluppe zweimal um 90° versetzt gemessen und der Wert anschließend gemittelt. Bei mehrstämmigen Bäumen wurde jeder Stamm erfasst und der Mittelwert gebildet. Der Mindestwert für eine Messung betrug sechs Zentimeter. (4) Die Höhe wurde mit einem Vertex III (Firma Haglöf) gemessen (vgl. BOŽIĆ et al. 2005), sofern die Wuchsformen das zuließen. Bei von der Vertikalen stark abweichenden Wuchsformen der Population „Inning“ wurde auf eine Höhenmessung verzichtet. (5) Etwaige vorhandene Schäden wurden vermerkt. (6) Es wurde zwischen einem Vorkommen im Bestand und am Waldrand unterschieden. (7) Die Baumartenverteilung des umliegenden Bestandes wurde erfasst. (8) Die Hangneigung wurde mit dem Vertex III gemessen und die Exposition mit dem Kompass bestimmt. (9) Die forstlich relevanten Merkmale Vitalität, Qualität, Beschirmung, Seitendruck, Erntemöglichkeit und Verjüngung wurden in jeweils dreistufigen Skalen eingeschätzt.

Um genetische und morphologische Analysen durchzuführen, wurden verschiedene Proben der Hybrid-Bäume gesammelt und anschließend untersucht.

Von jedem erfassten Baum wurden Herbarbelege nach den Vorgaben von MEYER & ZEHRM (2009) gesammelt, gepresst und durch Einscannen digitalisiert. Die etikettierten Belege wurden der Botanischen Staatssammlung in München übergeben. 32 ausgewählte Herbarbelege (je fünf von *Sorbus aria* und *Sorbus torminalis*, 22 von *Sorbus aria* × *torminalis*) wurden morphometrisch untersucht und mit Hilfe des Programms PC-ORD Version 6 (MCCUNE & MEFFORD 2011) statistisch ausgewertet. An den Belegen wurden folgende Merkmale vermessen:

- | | |
|-------------------------------|---------------------------|
| 1. Länge des Stiels | 5. Tiefe der Lappen |
| 2. Länge der Spreite | 6. Winkel der Spitze |
| 3. Breite der Spreite | 7. Winkel der Basis |
| 4. Höhe der breitesten Stelle | 8. Anzahl an Seitennerven |

Die zentrierte und standardisierte Datenmatrix wurde mittels Hauptkomponentenanalyse (Principal Components Analysis, LEYER & WESCHE 2007) ordiniert.

Im Herbst 2014 wurden Früchte von der Population Inning am Ammersee gesammelt und in den Forstlichen Versuchsgarten Grafrath zur Aufzucht gebracht. Es wurde auf die Ernte rei-

fer Früchte, erkennbar an der orangen Farbe und weichem Fruchtfleisch, geachtet. Ein Teil dieser Samen wurde auf Ploidie getestet.

Die DNA-Ploidie (SUDA et al. 2006) der Hybridpflanzen wurde mit Hilfe eines Flowzytometers (Partec CyFlow Space; Firma Partec, Deutschland) im Arbeitskreis Prof. Zizka am Institut für Ökologie, Evolution und Diversität der Goethe-Universität Frankfurt am Main bestimmt (T. Gregor & J. Paule). Blätter inklusive der Blattstiele wurden in verschleißbaren Plastikbeuteln gesammelt und bis zur Analyse bei 4 °C aufbewahrt. Ein Zeitraum von wenigen Tagen zwischen der Ernte der Blätter und der durchflusszytometrischen Messung machte sich nicht negativ bei der Messung bemerkbar. Die Blattstiele und ein interner Standard [*Glycine max* cv. ‚Polanka‘ (DOLEŽEL et al. 1994) oder *Lycopersicon esculentum* cv. ‚Stupické polní tyčkové rane‘ (DOLEŽEL et al. 1992)] wurden zusammen mit einer Rasierklinge in einer Plastik-Petrischale mit 1 ml eiskaltem Otto-I-Puffer [0,1 molare Zitronensäure, 0,5% Tween 20; OTTO (1990), DOLEŽEL et al. (2007)] zerkleinert. Die Suspension wurde mit Hilfe von Partec Cell-Trics® 30 µm (Firma Partec, Deutschland) filtriert um Zellreste zu entfernen. Die isolierten Zellkerne in der gefilterten Suspension wurden mit 1 ml Otto-II-Puffer (0,4 m Na₂HPO₄ × 12H₂O) gefärbt und für 10 Minuten bei Zimmertemperatur inkubiert. Als Färbemittel diente das AT-spezifische Fluorochrome 40',6-diamidino-2-phenylindole (DAPI; 4 µg ml⁻¹). Die relative Fluoreszenz wurde für 3000 Partikel bestimmt. Das Probe-Standard-Verhältnis wurde aus Fluoreszenz-Histogrammen mit Hilfe des Programmes FloMax v2.4d (Firma Partec, Deutschland) durch den Vergleich der Mittelwerte bestimmt. Nur Histogramme mit Variationskoeffizienten von weniger als 5% wurden berücksichtigt. Die Probe/Standard-Verhältnisse, basierend auf internem Standard *L. esculentum*, wurde mit denen von *G. max* durch Multiplikation der Werte mit einem Koeffizienten von 0,805 korrigiert. Dieser Koeffizient wurde von neun Wiederholungsmessungen aus den beiden Standards abgeleitet.

Gewöhnliche, geschlechtlich entstandene Samen entstehen durch doppelte Befruchtung: Der Kern der Eizelle (n) verschmilzt mit einem Pollenkern (n) zur Zygote ($2n$), und die aus der Verschmelzung von Polkernen gebildete Embryosackzelle ($2n$) mit einem weiteren Pollenkern (n) zum triploiden Endosperm ($3n$). Im Gegensatz dazu entsteht ein agamospermer Embryo ohne Befruchtung aus einer unreduzierten apomeiotischen Eizelle ($2n$), und das Endosperm ($5n$) entsteht durch die Verschmelzung zweier unreduzierter Polkerne ($2n$) mit einem Pollenkern (n). Zur Klärung des Reproduktionsmodus wurden von M. Lepší und P. Koutecký an 27 Samen die Ploidie von Embryo und Endosperm mittels Durchflusszytometrie nach MATZK et al. (2000) bestimmt.

Die Analyse von hochvariablen Sequenzen der Mikrosatelliten-DNA an Knospenmaterial von zehn triploiden Hybriden wurde von B. Fussi am Amt für Forstliche Saat- und Pflanzenzucht in Teisendorf durchgeführt. Die Extraktion der DNA erfolgte nach der ATMAP-Methode (DUMOLIN et al. 1995). Als Ausgangsmaterial für die DNA-Isolierung wurde 10 mg Blattmaterial zerkleinert und gefriergetrocknet. Der DNA-Gehalt wurde stichprobenmäßig mit einem Photometer gemessen und die DNA auf 20ng/µl verdünnt. Diese Lösung stand in weiterer Folge für die PCR-Reaktion mittels Qiagen-multiplex-Kit zur Verfügung. Die Proben sind an folgenden 8 Kern-Mikrosatelliten-Genorten untersucht worden: MSS1, MSS5, MSS6, MSS9, MSS13, MSS16 (OUDDOU-MURATORIO et al. 2001), CH01h01 (GIANFRANCESCHI et al. 1998) und CH02c09 (LIEBHARD et al. 2002).

Ergebnisse

In Abb. 1a sind die nachgewiesenen Vorkommen von *Sorbus aria* × *torminalis* und deren Elternarten *Sorbus aria* (ARBEITSGEMEINSCHAFT FLORA VON BAYERN 2014) und *Sorbus torminalis* (HACKL 2014, S. 44) auf Quadrantenniveau dargestellt. Demnach kommen die beiden Elternarten in 22 Quadranten gemeinsam vor. In sieben Quadranten wurden baumförmige Hybriden nachgewiesen. Abbildung 1b zeigt die Einzelstandorte von *Sorbus aria* × *torminalis*, unterteilt nach Ploidiestufe, integriert in die von C. Hackl nachgewiesenen Vorkommen von *Sorbus torminalis* im Fünfseenland.

Insgesamt wurden sechs räumlich voneinander getrennte Hybridpopulationen gefunden, deren Größe in Tab. 1 dargestellt ist. Ein einzelner Hybrid-Baum mit einem Brusthöhendurchmesser von < 6 cm wurde am Ammersee-Ostufer nahe Breitbrunn erfasst.

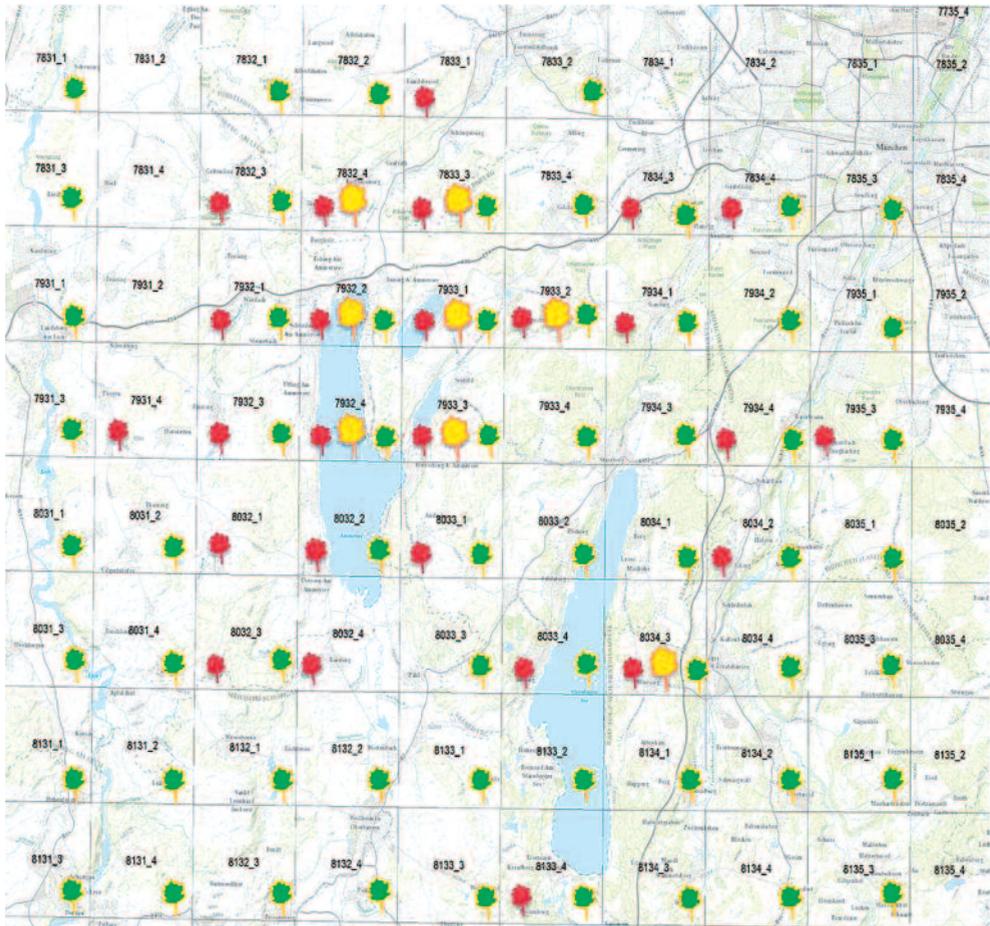


Abb. 1a: Quadranten-Karte des Fünfseenlandes; grün: *Sorbus aria*; rot: *S. torminalis*; gelb: *S. aria* × *torminalis*-Hybriden; Quellen: ARBEITSGEMEINSCHAFT FLORA VON BAYERN (2014), HACKL (2014).

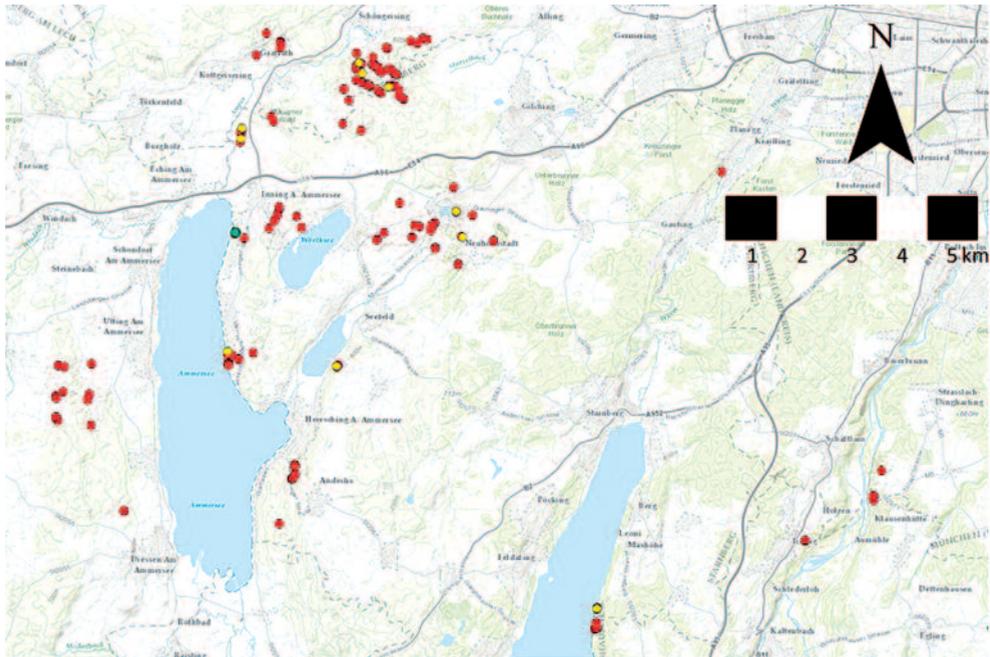


Abb. 1b: Punktkarte der baumförmigen Vorkommen von *S. torminalis* (rot), diploider *S. aria* × *torminalis* (gelb) und triploider *S. aria* × *torminalis* (grün). Kartengrundlage World Topo Map.

1. Inning am Ammersee

Die Population Inning am Ammersee ist mit 27 Individuen die größte der aufgenommenen Populationen. Diese Population befindet sich an einem bis zu 35% steilen, westexponierten Hang am Nordostufer des Ammersees zwischen den Orten Buch und Stegen (Abb. 1b, Abb. 2 links). Der umliegende Bestand ist ein Buchen-Altbestand mit Anteilen von Stiel-Eiche. Die mächtigsten Hybriden mit bis zu 67 cm BHD und 26 m Höhe stehen an der Hangoberkante, die jüngeren zahlreicher in direkter Ufernähe, wo sie sich stark zum Ufer hin neigen. Ein Baum ist bereits um 90° gekippt, aber nicht entwurzelt und entwickelt weiterhin Blüten und Früchte (Abb. 2 rechts).

2. Ampermoos

Das Landschaftsschutzgebiet Ampermoos zieht sich vom Ursprung der Amper an der Nordspitze des Ammersees in Stegen bis zur Ortschaft Grafrath. Etwa zwei Kilometer nördlich von Inning grenzt das LSG auf der östlichen Seite an einen Wald, an dessen Rand sich mehrere Exemplare von *Sorbus aria* und ein Baum von *Sorbus torminalis* befinden. In direkter Nähe konnten zwei Hybrid-Bäume nachgewiesen werden (Abb. 3 oben links).

3. Jexhof

Etwa drei Kilometer südlich der Gemeinde Schöngesing befindet sich das Bauernhofmuseum Jexhof. Es ist umgeben von einer großen, zusammenhängenden Waldfläche, welche auch das

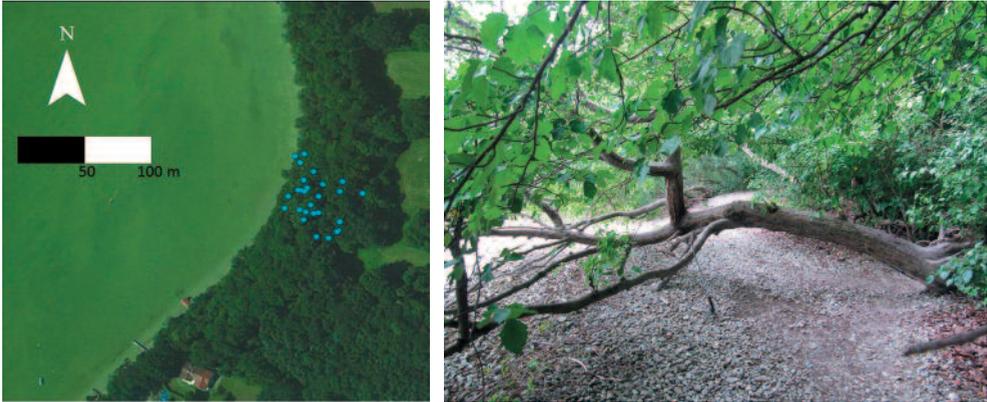


Abb. 2: Links: Punktkarte der triploiden *Sorbus aria* × *torminalis*-Hybride am Ammersee-Ufer bei Inning (Kartenhintergrund World Imagery Basemap); rechts: bizarre, waagrechte Wuchsform am Seeufer; Kartenhintergrund World Imagery Basemap.

NSG Wildmoos beinhaltet. Hier wurden vier einzeln stehende Hybrid-Bäume erfasst, zwei etwa einen Kilometer nördlich des Jexhofs (Abb. 3 oben Mitte) und zwei weitere einen Kilometer östlich.

4. Weßling (Weßlinger See)

Der Weßlinger See ist der kleinste der fünf Seen und befindet sich innerhalb der Ortschaft Weßling. Östlich des Sees befindet sich, ebenfalls innerhalb der Ortschaft, ein Buchen-Altbestand mit Fichte, der sich eine nach Süden abfallende Hangschulter hinaufzieht. An der nach Westen abfallenden Seite der Hangschulter wurden drei Hybrid-Bäume erfasst (Abb. 3 oben rechts, linke Bildhälfte). Die Bäume sind nur schwach belaubt und weisen Fäulen auf. Sie wurden durch eine erst kürzlich erfolgte Durchforstung freigestellt. Ein vierter Baum ist bereits abgestorben und abgebrochen, der Stumpf (Abb. 3 oben rechts, rechte Bildhälfte) wurde nicht erfasst. Der Population wird noch ein weiterer Hybrid-Baum zugeteilt, der sich einen Kilometer südlich, am Nordende des Ortsteils Neuhochstadt befindet und vital ist (Abb. 3 unten Mitte).

5. Widdersberg (Pilsensee)

Östlich des Pilsensees befindet sich die Gemeinde Widdersberg mit dem Widdersberger Weiher. Südlich des Weihers an einem Westhang befindet sich eine kleine Hybrid-Population von vier Bäumen. Diese befinden sich im Unterstand eines Buchen-Fichten-Bestandes und sind nur spärlich belaubt (Abb. 3 unten links).

6. Allmannshausen (Starnberger See)

Die sechste erfasste Population befindet sich am Ostufer des Starnberger Sees auf Höhe der Ortschaft Allmannshausen. Dort kommen sechs baumförmige Hybriden vor. Abb. 3 (unten rechts) zeigt links einen der dort erfassten Hybriden mit einem BHD von 55,5 cm und einer Höhe von 25 Metern.



Abb. 3: Habitusbilder von diploiden *Sorbus aria* × *torminalis*-Hybriden; oben links: Ampermoos; oben Mitte: Jexhof; oben rechts: Weßling; unten links: Widdersberg; unten Mitte: Weßling-Neuhochstadt; unten rechts: Allmannshausen.

In einem Begang von N. Meyer und Lenz Meierott wurde im Gebiet nach *Sorbus graeca* (bzw. *S. collina* im Sinne von LEPŠÍ et al. 2015) gesucht, welche als tetraploide Kleinart der Mehlsbeere als Elternteil triploider Hybriden in Betracht kommt. Ein Vorkommen von *Sorbus graeca* konnte jedoch weder im Fünfseenland noch im benachbarten Isartal bestätigt werden.

Tabelle 1 zeigt die Brusthöhendurchmesser (BHD) der einzelnen Populationen als Mittelwert und Maxima pro Population. Insgesamt reichten die BHD-Werte von 6,5 bis 67 cm. Sowohl der größte Maximalwert mit 67 cm als auch der größte Mittelwert mit 40 cm wurden in der triploiden Population Inning am Ammersee gemessen (Abb. 4).

Die Vitalität der Hybridbäume wurde zu 59% als hoch, zu 35% als mittel und zu 5% als gering angesprochen. Dagegen wiesen 68% mit Fäulen, Rindennekrosen, Gipfelbruch, Zwiesel und gedrehten oder krummen Stämmen erhebliche Qualitätsmängel auf. 48% der Bäume waren stark, 32% gering durch Nachbarn beschirmt, 81% standen unter starkem, die übrigen 19% unter schwachem Seitendruck durch Nachbarbäume.

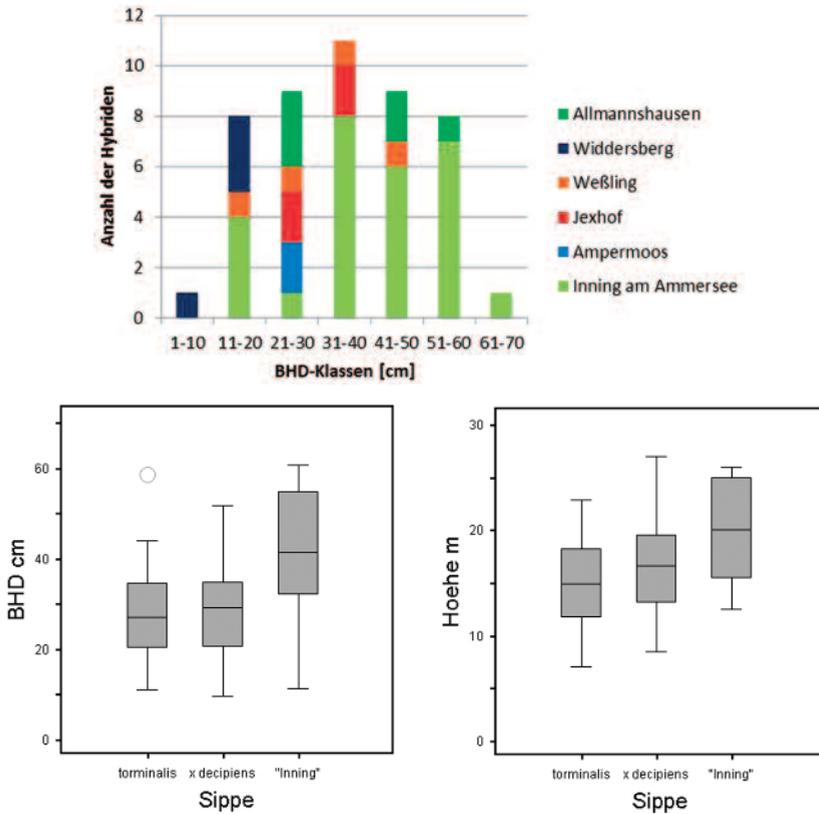


Abb. 4: Oben: Häufigkeitsverteilungen der Brusthöhendurchmesser (BHD) in den Hybridpopulationen; unten: Boxplot-Vergleich von BHD (links) und Baumhöhe (rechts) von *S. torminalis* (N=152, nach HACKL 2014), diploider *S. × decipiens* (N=17) und triploider *S. × decipiens* „Inning“ (N=6, nur aufrechte Wuchsformen); Mittellinie: Median, grauer Kasten umfasst 50% der Bäume; dünne Linien: Minimum und Maximum; Kringel: Ausreißer.

Tab. 1: Baumzahl und BHD-Werte der Hybrid-Populationen

Population	Anzahl	Mittelwert BHD [cm]	Maximal BHD [cm]	Mittelwert Höhe [m]	Maximum Höhe [m]
Inning am Ammersee	27	40,25	67,00	20,67	26,0
Allmannshausen (Starnberger See)	6	36,94	55,50	19,83	27,0
Weißling (Weißlinger See)	4	32,64	46,00	22,50	22,5
Jexhof	4	29,55	33,00	12,75	17,0
Ampermoos	2	26,23	30,00	15,40	16,6
Widdersberg (Pilsensee)	4	14,24	19,10	12,90	14,6

Bei der Hauptkomponentenanalyse der Hybriden mit Elternarten (*Sorbus*-Gesamt) stellte Achse 1 56% (Eigenwert 4,4759), Achse 2 weitere 21,6% (Eigenwert 1,726) der morphologischen Varianz dar. Im Ordinationsdiagramm (Abb. 5) bilden die Elternarten *S. aria* und *S. torminalis* die Pole, während sich die Hybriden in einem weit streuenden, zentralen Schwarm anordnen, in dem die triploiden Hybriden eine klar begrenzte Untergruppe bilden.

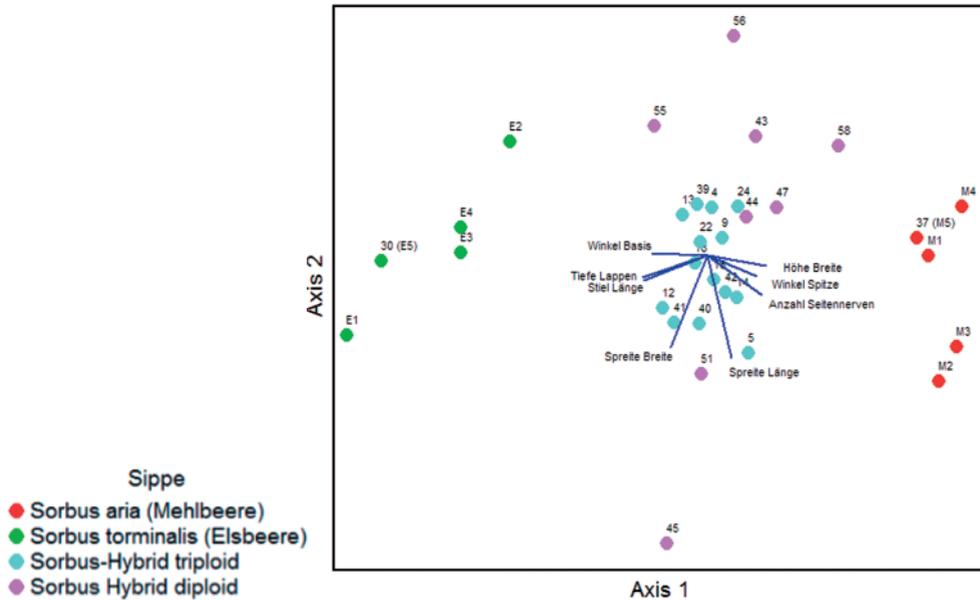


Abb. 5: Hauptkomponentenanalyse von Blattmerkmalen der beiden Elternarten und der Hybriden.

Die Früchte der Hybriden, welche von der Population Inning am Ammersee gesammelt wurden, wiesen intermediäre Merkmale auf (Abb. 6 oben). *S. torminalis* hat ovale, braune Früchte, *S. aria* runde und leuchtend rote Früchte. Die Früchte der Hybriden sind oval bis rund und weisen Farben von grün über braun bis gelb auf, sind im reifen Zustand jedoch überwiegend leuchtend orange.

Abbildung 6 unten zeigt Samen der Elternarten und einer triploiden Hybride aus Inning am Ammersee. Die intermediäre Größe und Form der wenigen normal ausgebildeten Hybrid-Samen ist ebenso zu erkennen wie die Variabilität und die Deformation vieler Samen. Oft enthielten die Früchte der Hybriden auch nur einen oder gar keinen Samen.

Die Variationskoeffizienten der G_0/G_1 Histogramme von den 29 untersuchten Blattproben reichten von 1,43 bis 3,00 (Mittelwert = 1,97). Die Untersuchungen ergaben zwei Proben/Standard-Fluoreszenz-Verhältnisse mit den Mittelwerten 0,54 ($\pm 0,023$) und 0,83 ($\pm 0,002$). Nach PELLICER et al. (2012) sind die Genomgrößen innerhalb der Gattung *Sorbus* relativ konstant und auch innerhalb verschiedener Sippen konserviert. Weiterhin wurde bereits das Proben/Standard-Fluoreszenz-Verhältnis von 0,52 mit einer diploiden Chromosomenzahl korreliert (MEYER et al. 2014). Deswegen entsprechen die hier gemessenen DNA-Ploidiestufen (SUDA et al. 2006) dem diploiden ($2x$) und dem triploiden ($3x$) Chromosomensatz. Alle an Hand von Blattproben ana-

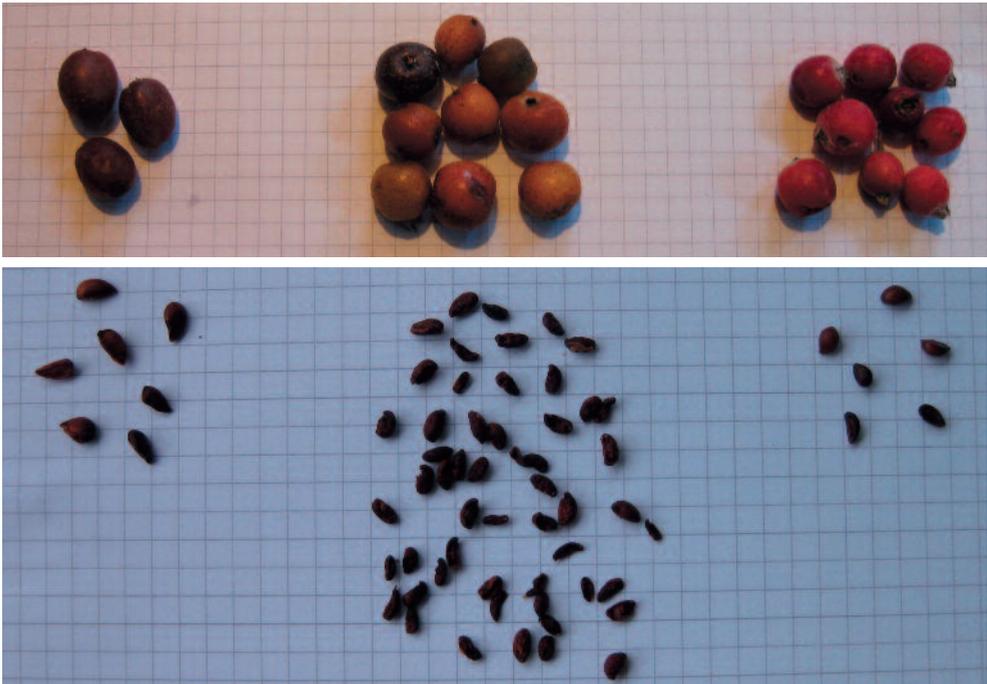


Abb. 6: Früchte (oben) und Samen (unten) von *Sorbus torminalis* (links), *S. aria* × *torminalis* und *S. aria* (rechts) aus der Population Inning am Ammersee im Vergleich.

lysierten Hybriden außer denen der Population Inning erwiesen sich als diploid. Alle 11 beprobten Bäume der Population Inning erwiesen sich als triploid.

Die mit Durchflusszytometrie analysierten 30 Samen der Population Inning ergaben für den Embryo in fast allen Fällen eine Ploidiestufe von $2,5x$. In je einem Fall wurde eine Ploidie des Embryos von $> 3,5n$ und $> 4,5n$ gemessen. Bei apomiktischer Fortpflanzung wäre ein Wert von $3n$ zu erwarten gewesen. Das Endosperm von 23 analysierten Samen stellte sich als tetraploid heraus, entstand also vermutlich aus der Verschmelzung einer triploiden Zentralzelle (ca $1,5x + ca 1,5x$) und einem zweiten haploiden Pollen von *S. aria* oder *S. torminalis* ($1x$). Ein Samen hatte einen Embryo von ca. $4,5x$ und ein Endosperm von ca. $7,5x$. Daneben wurden in Samen mit $2,5x$ -Embryonen vereinzelt Endosperm-Ploidien von $4,5x$, $5,5x$ und $7,5x$ festgestellt.

Die Analyse von hochvariablen DNA-Fragmenten (sog. Mikrosatelliten-DNA) an zehn der triploiden Hybriden ergab, dass es sich um genetisch identische Individuen eines Klon handelt (Tab. 2). Die elfte Probe (Els FK 65) stammt von dem Hybrid-Baum nahe Breitbrunn, der nachweislich nicht zum selben Klon gehört.

Diskussion

Beim überwiegenden Teil der beobachteten Hybridpopulationen des Fünfseenlandes handelt es sich um diploide Spontanhybriden zwischen *Sorbus aria* und *torminalis*. Diese treten unabhängig voneinander in weiten Teilen des Überlappungsbereichs zwischen den Arealen der

Tabelle 2: Ergebnis der Klonalitätsanalyse an zehn Knospenproben; alle Individuen der Population „Inning“ gehören zum selben Klon, die als „Els FK 65“ codierte, bei Breitbrunn gesammelte Hybride jedoch nicht.

Probennummern	Mikrosatelliten-Genorte								
	CH02c09	MSS5			MSS6	MSS1	MSS9	MSS16	MSS13
Els FK 03	236 250 255	124 128 138	245 274	164 172	237 243	149 173 187	226 250 256	102 104 122	
Els FK 04	236 250 255	124 128 138	245 274	164 172	237 243	149 173 187	226 250 256	102 104 122	
Els FK 07	236 250 255	124 128 138	245 274	164 172	237 243	149 173 187	226 250 256	102 104 122	
Els FK 08	236 250 255	124 128 138	245 274	164 172	237 243	149 173 187	226 250 256	102 104 122	
Els FK 16	236 250 255	124 128 138	245 274	164 172	237 243	149 173 187	226 250 256	102 104 122	
Els FK 23	236 250 255	124 128 138	245 274	164 172	237 243	149 173 187	226 250 256	102 104 122	
Els FK 24	236 250 255	124 128 138	245 274	164 172	237 243	149 173 187	226 250 256	102 104 122	
Els FK 25	236 250 255	124 128 138	245 274	164 172	237 243	149 173 187	226 250 256	102 104 122	
Els FK 39	236 250 255	124 128 138	245 274	164 172	237 243	149 173 187	226 250 256	102 104 122	
Els FK 40	236 250 255	124 128 138	245 274	164 172	237 243	149 173 187	226 250 256	102 104 122	
Els FK 65	234 243 -	114 138 -	247 247	164 164	243 243	149 185 -	226 238 254	102 106 -	

Elternarten auf. Bemerkenswert erscheint die hohe Wuchskraft dieser Hybriden (Heterosis), die sich im regelmäßigen Auftreten von Hybridbäumen und in die regionstypische Wachstumsleistung der Elternarten deutlich übertreffenden Baumindividuen zeigt. Ihre zwischen den Eltern stehenden Blattmerkmale sind sehr variabel. Bei einer sexuellen Weitervermehrung bzw. Rückkreuzung dieser Hybriden ist mit einem Verlust der Merkmalskombinationen zu rechnen, weswegen sie allenfalls über Wurzelbrut oder Stecklinge vermehrt werden können. Kleine Gruppen von eng benachbarten Hybridbäumen könnten aus Wurzelbrut hervorgegangen sein.

Von besonderem Interesse ist der bei Inning am Ammersee wachsende triploide Klon von immerhin 27 bekannten Bäumen mit BHD > 6 cm, der eine Fläche von ca. 50 × 50 m besiedelt. Hinsichtlich Baumdimensionen und phänotypischer Anpassungsfähigkeit erscheint die Heterosis in dieser Population besonders ausgeprägt. Für das Vorliegen einer apomiktischen Kleinart sprechen neben der Ploidiestufe die Größe der Population, die hochgradig korrelierten Blattmerkmale und die Zugehörigkeit zum selben Klon. Andererseits konnte trotz Nachsuche in der weiteren Umgebung kein Vorkommen von *Sorbus graeca* als potentielles tetraploides Elternteil, das nach MEYER et al. (2014) als essentiell für die Bildung von polyploiden, apomiktisch fixierten Taxa von *Sorbus* subg. *Tormaria* gilt, gefunden werden. Klarheit über den Status der Population brachten erst die Ploidieuntersuchungen an Samen, die darauf hindeuten, dass der Klon nicht in der Lage ist apomiktisch Samen zu erzeugen. Vielmehr scheinen diese triploiden Individuen durch Meiose Eizellen zu bilden, die durch Befruchtung aneuploide Samen mit geringer Lebensfähigkeit hervorbringen.

Polyploidie ist in der Gattung *Sorbus* hauptsächlich mit apomiktischer Fortpflanzung verbunden. Dies ist aber bei der triploiden Hybride von Inning nicht der Fall. Nach den vorliegenden zytometrischen Befunden erscheinen diese Bäume als vorwiegend sexuell. Sie bilden offenbar aneuploide Embryonen (2.5x) durch Verschmelzung von reduzierten, meiotischen Eizellen (1.5x) mit haploidem Pollen (1x), der wahrscheinlich von diploiden *S. aria* oder *S. torminalis* stammt. Das Endosperm dieser Samen wurde als tetraploid (4x) bestimmt, was als Ergebnis der Verschmelzung triploider Zentralzellen (je 1,5x) und des zweiten, von *S. aria* oder *S. torminalis* gelieferten Pollenkerns gedeutet wurde. Solche aneuploiden Endosperme können als seltene Irregularitäten bei der Bildung des Embryosacks oder der Befruchtung in-

terpretiert werden und sollten an Hand einer größeren Probenmenge genauer untersucht werden. Daneben wurden wenige Samen mit $2.5x$ -ploiden Embryonen und den Ploidien $5x$, $5.5x$ und $7.5x$ des Endosperms gefunden. Noch ungewöhnlicher ist die an einer Samenprobe festgestellte Aneuploidie mit $4.5x$ beim Embryo und $7.5x$ beim Endosperm. Diese Ergebnisse lassen vermuten, dass der Embryo aus der Verschmelzung eines unreduzierten $3x$ Embryosacks mit einem Pollen von $1.5x$, und das Endosperm aus der Verschmelzung einer hexaploiden Zentralzelle mit einem zweiten $1.5x$ -Pollen entstanden ist. Dieser Einzelfall könnte darauf hinweisen, dass die Hybride möglicherweise ebenfalls in der Lage ist apomiktische Samen zu produzieren.

Diese Hybrid-Population stellt damit eine Besonderheit unter den bisher untersuchten Taxa von *Sorbus* dar. M. Lepší hat 50 Taxa inklusive individueller Hybriden analysiert und dabei keine Spezies mit dieser Fortpflanzungsweise gefunden. Auch aus der zytologischen Inventur der britischen *Sorbus*-Taxa sind keine vergleichbaren Befunde bekannt (PELLICER et al. 2012). Obligatorische Apomixis ist die häufigste Situation bei polyploiden *Sorbus*. Dann gibt es einige Sippen, welche dominante Apomixis mit gelegentlicher sexueller Reproduktion zeigen. Taxa mit einem Gleichgewicht aus Apomixis und sexueller Reproduktion sind sehr selten, und der hier vorliegende Fall mit obligatorischer sexueller Reproduktion ist bisher bei polyploiden *Sorbus* in Mitteleuropa nicht gefunden worden. Lediglich LILLEFORS (1953, S. 281) berichtet von dem vergleichbaren Fall einer triploiden Hybride zwischen *S. aucuparia* und *S. hybrida* aus Munkö bei Stockholm (Schweden), an deren Nachkommenschaft er geringe Keimfähigkeit, kleine Wurzeln, morphologische Aufspaltung und Aneuploidie (36, 37 und 44 Chromosomen) feststellte.

Neben der triploiden Population „Inning“ wurden mehrere diploide Hybrid-Polykormone gefunden. Das Vorkommen vitaler, teilweise individuenreicher Hybrid-Polykormone ist auch aus Thüringen bekannt (MEYER et al. 2014), wo diese lange als fixierte Hybridarten fehlgedeutet wurden. Auch in Thüringen kommen diese in einem Bereich ohne tetraploide *Sorbus*-Arten vor.

Schlussfolgerungen für Forstwirtschaft und Naturschutz

Vor dem Hintergrund des Klimawandels erhalten Schutz und Wiedereinbringung seltener, wärmeliebender Baumarten wie der Elsbeere neue Aktualität (KÖLLING 2007; REHM 2015). Allerdings sollte hierbei möglichst Vermehrungsgut von heimischen Populationen verwendet werden. Die Gewinnung und Vermehrung solchen Saatguts ist ein wesentliches Ziel des Projektes im Fünfseenland. Die gründliche Kartierung der Vorkommen stellt hierbei eine wesentliche Grundlage dar (HUBER 2008; HACKL 2014). Auf dieser Grundlage können Aufmerksamkeit und Wertschätzung der Waldbesitzer für die Baumarten geweckt werden. Die Vitalität der vorhandenen Bäume soll dann durch gezielte Durchforstung (Entnahme von Konkurrenten) gesteigert werden, wodurch sich mittelfristig stärkere Fruktifikation, vermehrte Naturverjüngung und ein verbessertes Angebot an erntefähigen Bäumen ergibt.

Der Vergleich der Baumdimensionen unterstreicht den ausgeprägten Heterosis-Effekt (vgl. KADEREIT 2002, S. 561) bei den triploiden Bäumen (Abb. 4 unten). Letztere übertreffen die Elsbeeren im Fünfseenland im Mittel um >10 cm an Dicke und um ca. 5 m an Höhe. Die Dimensionen der Spontanhybriden liegen dagegen deutlich näher an denen der Elsbeere. Die

lokale Hybrid-Sorte „Inning“ könnte deshalb sogar für die Erzeugung wuchskräftigen Pflanzguts aus einem Mutterklon für Gartenbau und Forstwirtschaft interessant sein.

In der Natur führt das Zusammenspiel von Hybridisierung, Polyploidisierung und Apomixis zur Ausbildung einer bemerkenswerten Formenvielfalt, aus der sich langfristig neue Sippen entwickeln können. Der Schutz der Elternpopulationen und ihrer Habitate in Gebieten wie dem Fünfseenland sichert somit das Potenzial der heimischen Arten sich an Umweltveränderungen anzupassen (KAHLERT et al. 2011) und stellt eine besondere Form des „Prozessschutzes“ dar.

Evolutionsmechanismen wie sie in bayerischen Populationen der Gattung *Sorbus* ablaufen, sind von hohem Interesse für die moderne Pflanzenzüchtung. Triploide Hybridbäume der Gattung *Populus* spielen eine wichtige Rolle bei der Züchtung von Hochleistungssorten für Kurzumtriebsplantagen (ULRICH et al. 2014). Auch sind moderne Züchter sehr an der Entdeckung von Genen interessiert, die Apomixis hervorrufen (RICHARDS 2003). In diesem Sinne stellen die *Sorbus*-Populationen Bayerns nicht zuletzt ein unschätzbares Reservoir für die Evolutionsforschung und künftige Ökosystemleistungen (COSTANZA et al. 1997) dar.

Schließlich zeigt das Projekt, wie angewandte forstliche Forschung, systematische Botanik und Genetik bei der Klärung von Naturphänomenen fruchtbar zusammenwirken können.

Literatur

- ARBEITSGEMEINSCHAFT FLORA VON BAYERN 2014: Botanischer Informationsknoten Bayern. www.bayern-flora.de [zuletzt abgerufen am 30.11.2014].
- BOŽIĆ, M., ČAVLOVIĆ, J., LUKIĆ, N., TESLAK, K. & KOS, D. 2005: Efficiency of ultrasonic Vertex III hypsometer compared to the most commonly used hypsometers in Croatian forestry. – *Croatian Journal of Forest Engineering* **26(2)**: 91-99.
- COSTANZA, R., D'ARGE, R., DE GROOT, R.; FARBER, S.; GRASSO, M., HANNON, B. et al. 1997: The value of the world's ecosystem services and natural capital. – *Nature* **387**: 253-260.
- DOLEŽEL, J., SGORBATI, S. & LUCRETTI, S. 1992: Comparison of three DNA fluorochromes for flow cytometric estimation of nuclear DNA content in plants. – *Physiologia Plantarum* **85**: 625-631.
- DOLEŽEL, J., DOLEŽELOVÁ, M. & NOVÁK, F.J. 1994: Flow cytometric estimation of nuclear DNA amount in diploid bananas (*Musa acuminata* and *M. balbisiana*). – *Biologia Plantarum* **36**: 351-357.
- DOLEŽEL, J., GREILHUBER, J. & SUDA, J. 2007: Estimation of nuclear DNA content in plants using flow cytometry. – *Nature Protocols* **2**: 2233-2244.
- DUMOLIN, S., DEMESURE, B. & PETIT, R.J. 1995: Inheritance of chloroplast and mitochondrial genomes in pedunculate oak investigated with an efficient PCR method. – *Theoretical and Applied Genetics* **91**: 1253-1256.
- GIANFRANCESCO, L., SEGLIAS, N., TARCHINI, R., KOMJANC, M. & GESSLER, C. 1998: Simple sequence repeats for the genetic analysis of apple. – *Theoretical and Applied Genetics* **96**: 1069-1076.
- GREGOR, T. 2013: Apomixis in the vegetation of Central Europe. *Tuexenia* **33**: 233-257.
- HACKL, C. 2014: Die Elsbeere (*Sorbus torminalis* (L.) Crantz) im Fünfseenland. – Bachelorarbeit, Hochschule Weihenstephan-Triesdorf, Fakultät Wald und Forstwirtschaft, Freising.
- HUBER, M. 2008: Die Elsbeere im Fünfseenland - Ökologie, Verbreitung und Dimension. – Diplomarbeit, Fachhochschule Weihenstephan Fakultät Wald und Forstwirtschaft, Freising.
- JANKUN, A. 1993: Znaczenie apomiksiki w ewolucji rodzaju *Sorbus* (Rosaceae). – *Fragmenta Floristica et Geobotanica* **38**: 627-686.
- JANKUN, A. & KOVANDA, M. 1986: Apomixis and origin of *Sorbus sudetica*. (Embryological studies in *Sorbus* 1). – *Preslia* **58**: 7-19.
- JANKUN, A. & KOVANDA, M. 1987: Apomixis and origin of *Sorbus bohemica*. (Embryological studies in *Sorbus* 2). – *Preslia* **59**: 97-116.

- JANKUN, A. & KOVANDA, M. 1988: Apomixis and origin of *Sorbus eximia*. (Embryological studies in *Sorbus* 3). – *Preslia* **60**: 193-213.
- KAHLERT, K., ARENHÖVEL, W., LEINEMANN, L. & HOSIUS, B. 2011: Die Gattung *Sorbus* in Thüringen. – *LWF Wissen* **67**: 47-52.
- KADEREIT, J.W. 2002: Evolution und Systematik. – In: Lehrbuch der Botanik für Hochschulen. Spektrum, Berlin.
- KELLER, F. 2015: Hybriden zwischen Mehlbeere und Elsbeere im Fünfseenland. – Bachelorarbeit Hochschule Weihenstephan-Triesdorf, Freising.
- KÖLLING, C. 2007: Klimahüllen für 27 Waldbaumarten. – *AFZ-Der Wald* **23/2007**.
- LEPŠÍ M., LEPŠÍ, P., PETR KOUTECKÝ, P., BÍLÁ, J. & VÍT, P. 2015: Taxonomic revision of *Sorbus* subgenus *Aria* occurring in the Czech Republic. – *Preslia* **87**: 109-162.
- LEYER, I. & WESCHE, C. 2007: Multivariate Statistik in der Ökologie. – Springer, Berlin & Heidelberg.
- LIEBHARD, R., GIANFRANCESCO, L., KOLLER, B., RYDER, C. D., TARCHINI, R., VAN DE WEG, E. et al. 2002: Development and characterisation of 140 new microsatellites in apple (*Malus domestica* Borkh.). – *Molecular Breeding* **10**: 217-241.
- LIPPERT, W. & MEIEROTT, L. 2014: Kommentierte Artenliste der Farn- und Blütenpflanzen Bayerns. – München: Selbstverlag der Bayerischen Botanischen Gesellschaft.
- LILJEFORS, A. 1953: Studies on propagation, embryology, and pollination in *Sorbus*. – *Acta Horti Bergiani* **16**: 277-329.
- MATZK, F., MEISTER, A. & SCHUBERT, I. 2000: An efficient screen for reproductive pathways using mature seeds of monocots and dicots. – *Plant Journal* **21**: 97-108.
- MCCUNE, B. & MEFFORD, M. J. 2011: PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data. Version 6.0 MjM Software, Gleneden Beach, Oregon, U.S.A.
- MCCNEILL, J. et al. 2012: International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Melbourne Code) (= *Regnum Vegetabile*. Band 154). – Ruggell: A.R.G. Gantner.
- MEYER, N., GREGOR, T., MEIEROTT, L. & PAULE, J. 2014: Diploidy suggests hybrid origin and sexuality in *Sorbus* subgen. *Tormaria* from Thuringia, Central Germany. – *Plant Systematics and Evolution* **300**: 2169-2175.
- MEYER, N., MEIEROTT, L., SCHUWERK, H. & ANGERER, O. 2005. Beiträge zur Gattung *Sorbus* in Bayern. – Berichte der Bayerischen Botanischen Gesellschaft Sonderband, Selbstverlag der Gesellschaft, München.
- MEYER, N. & ZEHM, A. 2009: Anleitung zum Sammeln von Herbarbelegen der Gattung *Sorbus* (Mehlbeeren). – Augsburg: Bayerisches Landesamt für Umwelt.
- OTTO, F. 1990: DAPI staining of fixed cells for high-resolution flow cytometry of nuclear DNA. – *Methods in Cell Biology* **33**: 105-110.
- OUDDOU-MURATORIO, S., ALIGON, C., DECROOQ, C., PLOMION, S., LAMANT, T. & MUSH-DEMASURE, B. 2001: Microsatellite primers for *Sorbus torminalis* and related species. – *Molecular Ecology Notes* **1**: 297-299.
- PELLICER, J., CLERMONT, S., HOUSTON, L., RICH, T.C.G., & FAY, M.F. 2012: Cytotype diversity in the *Sorbus complex* (Rosaceae) in Britain: sorting out the puzzle. – *Annals of Botany* **110**: 1185-1193.
- REHM, F. 2015: Bayern unterstützt Waldbesitzer bei Erhalt und Schaffung natürlicher Lebensräume im Wald. – *LWF aktuell* **106/2015**: 14-16.
- RICHARDS, A. J. 2003: Apomixis in flowering plants: an overview. – *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences* **358**: 1085-1093.
- SUDA, J., KRAHULCOVÁ, A., TRÁVNÍČEK, P. & KRAHULEC, F. 2006: Ploidy level versus DNA ploidy level: an appeal for consistent terminology. – *Taxon* **55**: 447-450.
- ULRICH, K., LIESEBACH, H. & EWALD, D. 2014: Erzeugung, Nutzung und genetische Charakterisierung polyploider Pappeln. – In: M. LIESEBACH (Hrsg.): *FastWOOD II. Züchtung schnellwachsender Baumarten für die Produktion nachwachsender Rohstoffe im Kurzumtrieb; Erkenntnisse aus 6 Jahren FastWOOD*. Johann Heinrich von Thünen-Inst (Thünen-Report, 26): 98-110, Braunschweig.
- WALENTOWSKI, H., EWALD, J., FISCHER, A., KÖLLING, C. & TÜRK, W. 2013: Handbuch der natürlichen Waldgesellschaften Bayerns. – Geobotanica, Freising.