

Genetische und blattmorphologische Variabilität von *Sorbus ratisbonensis*

MARTIN FALTERMEIER, NORBERT MEYER, THOMAS GREGOR,
JURAJ PAULE, MARTIN LEPŠÍ, BARBARA FUSSI, PETR
KOUTECKÝ, HANNO SCHÄFER & JÖRG EWALD*

Zusammenfassung: *Sorbus ratisbonensis* ist eine von drei endemischen Vertretern der Hybrid-Untergattung *Tormaria* (*S. aria* s. l. $\times$ *S. torminalis*) im Oberpfälzer Jura. Die drei Arten siedeln an den Talflanken der Flüsse Naab und Vils. Gegenstand dieser Untersuchung war die Überprüfung des Reproduktionsmechanismus von *S. ratisbonensis*, die Bestimmung der Elternarten sowie die Frage, inwieweit die Vorkommen Polykormone darstellen oder aus Kernwüchsen entstanden sind. Dazu wurde von allen fünf vorkommenden Taxa mittels Durchflusszytometrie der somatische Ploidiegrad der Bäume sowie der Embryonen und Endosperme der Samen von *S. ratisbonensis* überprüft. Es konnte sowohl die angenommene Ploidie der Taxa als auch die obligate Apomixis für *S. ratisbonensis* bestätigt werden. Dabei ist die Befruchtung des Endosperms durch verschiedene Pollenspenden und unterschiedliche Bildung des sekundären Embryosackkerns belegt. Mittels DNA-Sequenzierung konnte die maternale Abstammung der *S. ratisbonensis* von *S. torminalis* gezeigt werden. Die klonale Identität der Bäume am locus typicus wurde durch eine Mikrosatellitenanalyse mit acht Markern bestätigt.

Key Words: apomixis, clonal populations, hybridization, triploids

Summary: *Sorbus ratisbonensis* is one of three endemic representatives of the hybrid subgenus *Tormaria* (*S. aria* s.l. $\times$ *S. torminalis*) in the southeastern part of the Franconian Jura. All three endemics settle the slopes of the rivers Naab and Vils. Aim of this study was to evaluate the reproductive mechanism of *S. ratisbonensis*, to determine the parental taxa and decide whether tree groups are polykormons derived from root suckers or arise from seed reproduction. For this purpose, flow cytometry was used to determine the DNA-ploidy level of trees of all five taxa as well as of embryo and endosperm of seeds of *S. ratisbonensis*. The assumed ploidy level was confirmed for all the taxa, as well as the

Anschriften der Autoren: Martin Faltermeier, Kirchstr. 8, 93152 Nittendorf; Norbert Meyer, Adlerstraße 6, 90522 Oberasbach; Thomas Gregor & Juraj Paule, Senckenberg Research Institute and Natural History Museum, Department of Botany and Molecular Evolution, Senckenberganlage 25, 60325 Frankfurt; Martin Lepší, South Bohemian Museum in České Budějovice, Dukelská 1, und Department of Botany, Faculty of Science, University of South Bohemia Branišovská 31, 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 Fussli, Bayerisches Amt für forstliche Saat- und Pflanzenzucht (ASP), Forstamtsplatz 1, 83317 Teisendorf; Hanno Schäfer, Technische Universität München, Biodiversität der Pflanzen, Emil-Ramann Strasse 2, 85354 Freising; 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

obligate apomixis of *S. ratisbonensis*. The role of different pollen donors in fertilization of the endosperm and different formation of the secondary embryo sac nucleus was also confirmed. DNA sequence data showed the maternal descent of *S. ratisbonensis* from *S. torminalis*. The microsatellite analysis with eight markers confirmed the clonal identity of trees at the locus typicus.

1. Einleitung

Die Gattung *Sorbus* kommt in Bayern mit 43 Taxa vor (LIPPERT & MEIEROTT 2014) und ist aufgrund ihrer Hybridbildungen und ihrer komplexen Fortpflanzung mit Rückkreuzungen (ROBERTSON et al. 2010) taxonomisch kritisch (MEYER et al. 2005). Sie wird in fünf Untergattungen, die den 5 Hauptarten entsprechen, und fünf Zwischenarten-Gruppen unterteilt:

Tab. 1: Gliederung der Gattung *Sorbus* (MEYER et al. 2005)

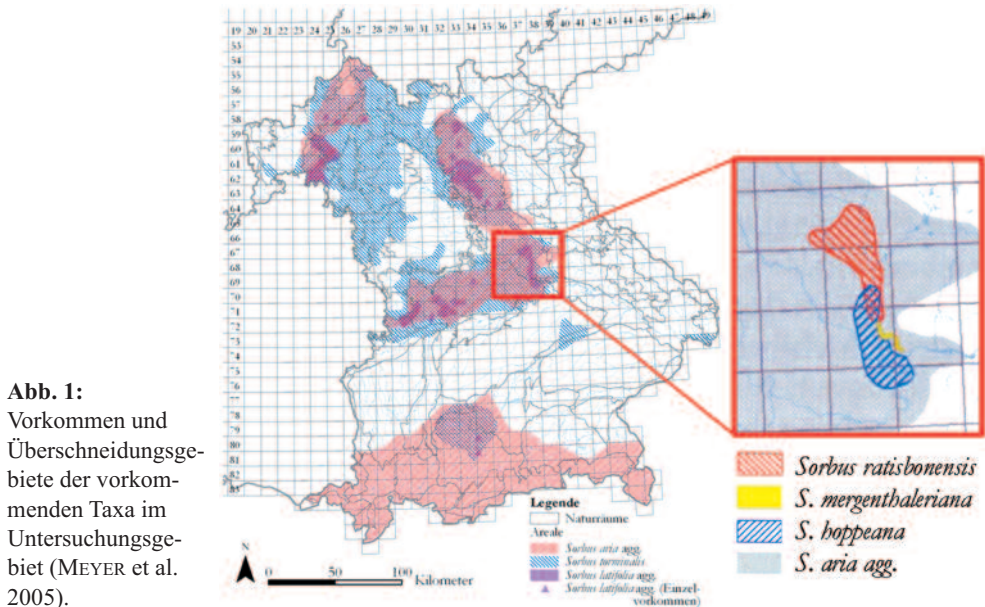
Untergattungen	Hauptarten
<i>Torminaria</i>	<i>Sorbus torminalis</i>
<i>Cormus</i>	<i>Sorbus domestica</i>
<i>Chamaemespilus</i>	<i>Sorbus chamaemespilus</i>
<i>Sorbus</i>	<i>Sorbus aucuparia</i>
<i>Aria</i>	<i>Sorbus aria</i> s. str.; <i>S. collina</i> ; <i>S. danubialis</i>
Hybridogene Untergattungen	Hybriden
<i>Chamaespilaria</i>	<i>S. aria</i> agg. × <i>S. chamaemespilus</i>
<i>Soraria</i>	<i>S. aria</i> agg. × <i>S. aucuparia</i>
<i>Chamsoraria</i>	<i>S. hybrida</i> agg. × <i>S. chamaemespilus</i>
<i>Tormaria</i>	<i>S. aria</i> agg. × <i>S. torminalis</i>
<i>Triparens</i>	<i>S. aria</i> agg. × <i>S. torminalis</i> × <i>S. aucuparia</i>

Insbesondere bei *S. aria* s. l. und deren Hybriden ist Polyploidie verbreitet (LIESEBACH 2014). Polyploidie entsteht durch Störungen der Reifeteilung mit Bildung unreduzierter Keimzellen und geht oft mit gestörter sexueller Reproduktion einher (WEILER & NOVER 2008), welche ihrerseits durch asexuelle Samenbildung umgangen werden kann. Insofern geht Polyploidie nicht selten mit apomiktischer Vermehrung einher (NOGLER 1984). Apomixis wird hier im Sinne von Agamospermie verwendet (vgl. NYGREN 1967) und kann zur genetischen Fixierung von Kleinarten (Mikrotaxa) führen. Alle Nachkommen bilden dabei einen Klon mit konstanten Merkmalen. Bisherige Untersuchungen von HAJRUDINOVIĆ et al. (2015) zeigten, dass Apomixis bei triploiden vorwiegend obligat, bei tetraploiden fakultativ sein kann. Triploide Kreuzungsprodukte sind zumeist steril, da infolge fehlender Paarungsmöglichkeit bei der Meiose für eines der drei haploiden Genome eine aneuploide Verteilung auf die Tochterzellen erfolgt (STRASBURGER et al. 2002; WEILER & NOVER 2008). Diese Ungleichverteilung der Chromosomen führt zu stark verminderter Fertilität. Dennoch ist eine sexuelle Vermehrung bei geeigneter Genkonstellation (je nach Aufteilung der haploiden Genome) grundsätzlich möglich. Außerdem sind Ausnahmen auch bei aneuploider Verteilung nachgewiesen (KELLER et al. 2015; LILJEFORS 1953). Es wurde festgestellt, dass für die Samenbildung Bestäubung

notwendig ist, also Pseudogamie vorliegt (LILJEFORS 1953; LUDWIG et al. 2013). Während tetraploide *Sorbus*-Individuen selbstkompatibel sind, wurde für Triploide nachgewiesen, dass sie selbstinkompatibel, das heißt auf Befruchtung durch Fremdpollen angewiesen sind (LUDWIG et al. 2013). Theoretisch gibt das Triploiden die grundsätzliche Fähigkeit zur Hybridisierung (LUDWIG et al. 2013). Die Entstehung triploider Taxa lässt sich im einfachsten Fall durch Bestäubung einer reduzierten haploiden Eizelle mit einer reduzierten tetraploiden oder unreduzierten diploiden Spermazelle erklären.

Im unteren und mittleren Naabtal kommen mit *Sorbus ratisbonensis* N.Mey., *S. hoppeana* N.Mey. und *S. mergenthaleriana* N.Mey. drei Endemiten aus der Untergattung *Tormaria* (*S. aria* agg. × *S. torminalis*) vor (MEYER et al. 2005). Alle drei werden basierend auf morphologischer Homogenität der Populationen und ihrer bei Aussaat morphologisch homogenen Nachkommenschaft als apomiktisch (MEYER et al. 2005, MEYER 2016) angesehen. Sie werden aktuell als fixierte Kleinarten geführt (LIPPERT & MEIEROTT 2014). Der Ploidiegrad wurde in bislang nicht veröffentlichten Messungen von T. Gregor und J. Paule an je einem Exemplar von *S. ratisbonensis*, *S. hoppeana* und *S. mergenthaleriana* mit $2n = 3x = 51$ festgestellt. Desweiteren kommen im Gebiet mit *S. collina* M.Lepší, P.Lepší et N.Mey. und *S. danubialis* (Jáv.) Kárpáti zwei tetraploide (LEPŠÍ et al. 2015) Vertreter der *Sorbus-aria*-Gruppe vor. Auch für diese beiden Taxa wird Apomixis angenommen (LEPŠÍ et al. 2015). Außerdem kommt *S. torminalis* (L.) Crantz ($2n = 34$) im gesamten Gebiet vor.

Die Vorkommen von *S. ratisbonensis* befinden sich vor allem westlich des Naabunterlaufs auf Weißjura in thermophilen Wald- und Saumsituationen. Das Hauptvorkommen beim Pfarrberg (locus typicus) liegt in einem Kreis mit einem Radius von etwa 115 m (ca. 4 ha). Dort sind alle Lebensphasen (Jugendphase, Reifephase und Altersphase) vertreten. Alle weiteren Vorkommen bestehen aus einzelnen bis wenigen Individuen. Ob es sich bei dem Hauptvorkommen um Einzelindividuen oder um ein Polykormon handelt, ist nicht bekannt.



Sorbus ratisbonensis ist nach MEYER et al. (2005) ein oft mehrstämmig wachsender Baum mit etwa 8 m Höhe. Die Kurztriebblätter sind 6,5–8,5 (10) cm lang und 4,5–6,5 (8) cm breit, 9–20 mm lang gestielt mit einem Blattbasiswinkel von etwa 90°, 8 bis 9 Paar Seitennerven mit Abständen von etwa 7 mm mit geradem bis konvexem Verlauf zur Spitze bei einem Blattnervenwinkel von etwa 90°. Die Lappung wird mit geringer Tiefe von basal 12–19 mm und apikal mit 2–3 mm angegeben. Es werden Bruthöhendurchmesser (Durchmesser in 1,3 m Höhe) bis etwa 20 cm, in Einzelfällen bis knapp 30 cm, erreicht.

Da mit Ausnahme einiger orientierender zytometrischer DNA-Ploidiemessungen keine zytologischen Untersuchungen vorliegen, konnte bislang die Frage der Elternarten lediglich auf Basis von morphologischen Vergleichen beantwortet werden. Ziel dieser Arbeit war es deshalb folgende Fragen zu beantworten:

1. Wie aussagekräftig ist die Blattmorphologie bei der Erkennung von *S. ratisbonensis*?
2. Ist *S. ratisbonensis* obligat apomiktisch?
3. Wer sind die Elternarten, wer Pollen- und Eizellenspender?
4. Handelt es sich bei dem Hauptvorkommen von *S. ratisbonensis* um ein Polykormon?

2. Material und Methoden

Das Untersuchungsgebiet befindet sich in den Naturraum-Einheiten 081 „Mittlere Frankenalb“ und 082 „Südliche Frankenalb“ (MEYNEN et al. 1953) bzw. den forstlichen Teilwuchsbezirken 6.5 „Oberpfälzer Jurarand“ und 6.2 „Südliche Frankenalb und Südlicher Oberpfälzer Jura“ (WALENTOWSKI et al. 2006) im westlichen Landkreis Regensburg (Bayern, Deutschland). Die Klimatönung ist suboceanisch, die Höhenstufe submontan.

Grundlage für die Untersuchung waren Individuen, welche bereits durch Norbert Meyer (MEYER et al. 2005) und Martin Scheuerer (pers. Mitt.) erfasst wurden, sowie eigene Funde. Untersucht wurden 24 Exemplare von *S. ratisbonensis*, sowie für Vergleichszwecke elf Exemplare von *S. collina*, drei Exemplare von *S. danubialis*, vier Exemplare von *S. mergenthaleriana* und drei Exemplare von *S. hoppeana*. Alle untersuchten Individuen wurden mit GPS eingemessen und mit einer ID-Nummer versehen. Folgende Parameter wurden dabei erhoben: (1) Fertilität/Sterilität anhand vorhandener Blütenstände, (2) Geländeneigung in %, (3) Exposition in °, (4) Wuchsort (Wald, Waldrand/Hecke, Freifläche), (5) Überschirmung/Seiten- und (6) Vitalität. Überschirmung und Vitalität wurden mit einer dreistufigen Skala (stark, gering, ohne) beziehungsweise (kräftig, normal, geschwächt) eingewertet.

Für die blattmorphologischen Untersuchungen wurden Mitte Juli 2015 Herbarbelege (Methodik nach MEYER & ZEHEM 2009) von 43 Individuen gefertigt. Bei mittleren Blättern von Kurztrieben wurden folgende Merkmale erfasst: (1) Stiellänge, (2) Blattbreite, (3) Blattlänge, (4) Blattbasiswinkel, (5) Blattnervenwinkel, (6) Nervenabstand, (7) Nervenverlauf, (8) Lappentiefe, (9) basale Länge des Lappens, (10) apikale Länge des Lappens (nach MEYER et al. 2005) sowie (11) Nervenanzahl der primären Blattadern, (12) Höhe der breitesten Stelle der Blattspreite und (13) Blattspitzenwinkel, als Innenwinkel der Tangenten an der Blattspitze zu den weitest absteigenden Blatträndern (nach KELLER et al. 2015). Die gemessenen Merkmale von 36 Herbarbelegen (davon 13 mehrfach je Baum) von 23 Individuen *S. ratisbonensis*, *S. hoppeana*, *S. mergenthaleriana* und *S. danubialis* wurden mit PC-ORD Version 6 (McCUNE & MEFFORD 2011) mittels Hauptkomponentenanalyse (PCA) ordiniert (LEYER & WESCHE 2007). Für die

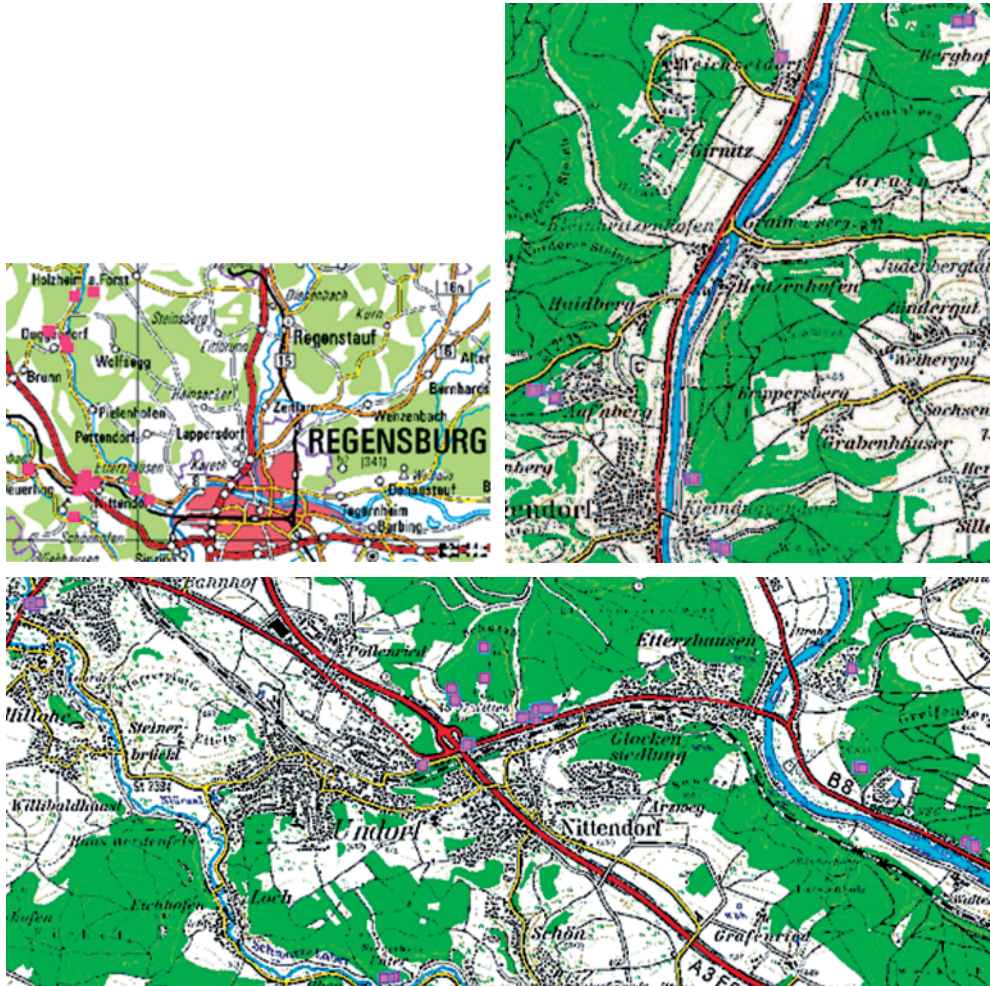


Abb. 2: links oben: Übersicht Sammelgebiet (DTK500); rechts oben: Detailkarte des nördlichen Gebietes (DTK50); unten: Detailkarte des südlichen Gebietes (DTK50); Fundpunkte jeweils lila markiert; Geobasisdaten: BAYERISCHE VERMESSUNGSVERWALTUNG

Darstellung der 2D-Ordination zur Abgrenzung der Taxa wurden sowohl Mehrfachbelege je Baum als auch Einzelbelege verwendet. Für die PCA mit Blattpaaren zum Vergleich der Unterschiede der Mehrfachbelege stand aufgrund der geringeren Anzahl an Mehrfachbelegen nur ein verringerter Datensatz zur Verfügung. Die Herbarbelege wurden der Botanischen Staatssammlung München (M) übergeben.

Apomikten sollten als Klone beim Vergleich der Herbarbelege morphologisch einheitliche Blätter aufweisen. Dies wurde anhand von 19 Herbarbelegen von *S. collina*, *S. ratisbonensis*, *S. mergenthaleriana* und *S. danubialis*, welche als Mehrfachbelege vorliegen, überprüft. Die gemessenen Merkmale wurden in der Datenmatrix so aufbereitet, dass die PCA mit Blattpaaren

durchgeführt und dargestellt werden konnte. Die Datenmatrix wurde dazu jeweils zentriert und standardisiert.

Zur Absicherung der erwarteten Ploidie der zu untersuchenden Taxa wurde die DNA-Ploidie (SUDA et al. 2006) von neun Exemplaren *S. ratisbonensis*, zwei Exemplaren *S. collina*, zwei Exemplaren *S. hoppeana*, zwei Exemplaren *S. mergenthaleriana* und zwei Exemplaren *S. danubialis* am Institut für Ökologie, Evolution und Diversität der Goethe-Universität Frankfurt am Main im Arbeitskreis von Georg Zizka durch T. Gregor und J. Paule mit einem Durchflusszytometer anhand von Gewebe der Blattstiele bestimmt (zur Methodik siehe KELLER et al. 2015).

Anhand der Samen von 15 *S. ratisbonensis* wurde die Ploidie von Embryo und Endosperm mittels Durchflusszytometrie (FCM in Tab. 2) (MATZK et al. 2000) zur Verifizierung der apomiktischen Reproduktion analysiert. Die Sammlung der Früchte erfolgte Ende September 2015. Dabei wurde darauf geachtet, eine ausreichende Anzahl an „Normalfrüchten“ und „Riesenfrüchten“ je Exemplar zu sammeln, welche über Samen verfügen sollten (MEYER & SCHUWERK 2000). Bei allen Proben wurde zusätzlich die Ploidie des vegetativen Gewebes gemessen.

Um die Eltern von *S. ratisbonensis* zu ermitteln, wurde eine DNA-Sequenzierung (SANGER et al. 1977) mit einem Umfang von 33 mit Silicagel getrockneten Blattproben am Fachgebiet Biodiversität der Pflanzen der Technischen Universität München von Hanno Schäfer durchgeführt. 21 Proben stammten von *S. ratisbonensis*, wovon acht vom *locus typicus* und weitere gleichmäßig verteilt vom weiteren Arealgebiet bis zu den Grenzvorkommen stammen. Je drei Proben stammten von *S. collina*, *S. danubialis*, *S. hoppeana* und *S. mergenthaleriana*. Die Extraktion erfolgte mit Hilfe eines kommerziellen DNA-Extraktionskits nach der CTAB-Methode (NucleoSpin Plant II von MACHEREY-NAGEL, Düren) entsprechend der Anleitung des Herstellers. Sequenziert wurden aus dem Kern-Genom die gesamte ITS-Region (ITS1-5.8S-ITS2) und vom Chloroplasten-Genom (cpDNA) die *psbA-trnH* spacer-Region. Diese wurden mittels Polymerase-Kettenreaktion (PCR) amplifiziert unter Verwendung der Polymerasen TAQ, KAPA 2G FAST und KAPA 2G ROBUST von KAPA-BIOSYSTEMS nach Herstelleranleitung. Die Aufreinigung der PCR-Produkte wurde mit einem Enzymgemisch (SAP-Exo Kit von JENA BIOSCIENCE) nach Herstellerangaben durchgeführt. Von den 43 Proben ergaben 13 keine verwertbaren PCR-Produkte, die 30 Proben ergaben jeweils 20 PCR-Produkte für *ITS* und *psbA-trnH*, womit insgesamt 40 PCR-Produkte zur Verfügung standen. Ihre Sequenzierung erfolgte durch den kommerziellen Anbieter GATC-Biotech in Konstanz. Mit dem Programm Geneious R6 von BIOMATTERS LTD (Auckland, New Zealand) wurden die von GATC-Biotech gelieferten Chromatogramme editiert, wobei insbesondere im Kern-Genom der triploiden Taxa gehäuft überlagerte Nukleotid-Signale auftraten, die mit sog. ambiguity codes bezeichnet wurden, wenn keine eindeutige Zuordnung zu einem bestimmten Nukleotid durchgeführt werden konnte. In der Datenbank GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>) verfügbare Sequenzen von *S. torminalis* (1 für *ITS*, 3 für *psbA-trnH*) und *S. aria* s. str. (je 1 für *ITS* und *psbA-trnH*) wurden hinzugefügt und alle Sequenzen anschließend in einer Sequenzmatrix aligniert. Alle Sequenzen wurden abschließend bei GenBank hinterlegt (Akzessionsnummern KX345321 bis KX345360).

Mikrosatelliten, auch SSR – Simple sequence repeats genannt, sind Marker von sich 10- bis 50-mal wiederholenden, kurzen (1–6 Basenpaare), nicht kodierenden Abschnitten im Genom. Da diese Abschnitte im Genom relativ regelmäßig am gleichen Locus vorkommen und dabei hoch polymorph sind, eignen sich Mikrosatelliten sehr gut als Marker zur Unterscheidung von

Tab. 2: Übersicht der untersuchten Exemplare mit Koordinaten (GK 12°/Streifen 4, DHDN „Potsdam“) nach Taxa (durch Textfarbe unterschieden) und durchgeführten Analysen.

Taxon	ID	X-Koordinate	Y-Koordinate	PCA	SSR	FCM Blatt	FCM Samen	Sequenzierung
<i>S. collina</i>	1	4496115	5430470	x		x		x
<i>S. collina</i>	3	4496032	5430455	x				
<i>S. collina</i>	5	4493186	5433472	x				
<i>S. ratisbonensis</i>	7	4496351	5432181	x		x	x	x
<i>S. ratisbonensis</i>	8	4496728	5432360	x		x	x	x
<i>S. ratisbonensis</i>	9	4496713	5432350	x			x	x
<i>S. ratisbonensis</i>	10	4496857	5432887	x			x	x
<i>S. ratisbonensis</i>	11	4496850	5433142			x	x	x
<i>S. ratisbonensis</i>	11B	4496831	5433171				x	
<i>S. ratisbonensis</i>	12	4496602	5432771	x				
<i>S. collina</i>	13	4496602	5432723	x		x		
<i>S. ratisbonensis</i>	14	4496610	5432709	x			x	x
<i>S. collina</i>	15	4496617	5432708	x				
<i>S. ratisbonensis</i>	16	4497263	5432626	x	x	x	x	x
<i>S. ratisbonensis</i>	17	4497262	5432617	x	x		x	x
<i>S. ratisbonensis</i>	18	4497268	5432606	x	x		x	x
<i>S. ratisbonensis</i>	19	4497308	5432632		x			x
<i>S. ratisbonensis</i>	20	4497295	5432649	x	x			x
<i>S. ratisbonensis</i>	21	4497306	5432652		x			x
<i>S. ratisbonensis</i>	22	4497269	5432575	x	x	x	x	x
<i>S. ratisbonensis</i>	23	4497397	5432636	x	x	x	x	x
<i>S. ratisbonensis</i>	27	4495477	5441612	x				x
<i>S. ratisbonensis</i>	27B	4495498	5441616					x
<i>S. ratisbonensis</i>	29	4497343	5444688			x	x	x
<i>S. ratisbonensis</i>	30	4496093	5444442			x		
<i>S. ratisbonensis</i>	32	4494425	5442206					x
<i>S. ratisbonensis</i>	32B	4494518	5442140				x	x
<i>S. ratisbonensis</i>	33	4494573	5442154	x		x	x	x
<i>S. danubialis</i>	34	4500780	5431564	x		x		x
<i>S. danubialis</i>	35	4500839	5431543	x				x
<i>S. danubialis</i>	36	4500844	5431519	x		x		x
<i>S. mergenthaleriana</i>	38	4499897	5432166	x				x
<i>S. mergenthaleriana</i>	39	4499932	5432162	x		x		x
<i>S. mergenthaleriana</i>	40	4499845	5432965	x		x		x
<i>S. hoppeana</i>	41	4495652	5441166	x		x		x
<i>S. hoppeana</i>	42	4495711	5441141	x				x
<i>S. hoppeana</i>	43	4497271	5444685	x		x		x
<i>S. ratisbonensis</i>	45	4497285	5432636		x			
<i>S. ratisbonensis</i>	46	4497351	5432642		x			

Individuen (KNIPPERS 2001). Von Barbara Fussi wurde zur Prüfung der genetischen Variabilität eine Mikrosatellitenanalyse durchgeführt. Diese soll Rückschlüsse über die Klonalität des Taxon geben, um feststellen zu können, ob es sich bei dem Vorkommen am *locus typicus* um einen Polykormon handelt. Als Material dienten acht DNA-Extraktionen von der Sequenzierung und zwei frische Knospenproben. Untersucht wurden die acht Genorte MSS1, MSS5, MSS6, MSS9, MSS13, MSS16, CH01h01 und CH02c09 der hochvariablen Kern-DNA (Mikrosatelliten) von 10 Exemplaren *S. ratisbonensis* vom *locus typicus*. Das Analyseverfahren ist bei KELLER et al. (2015) beschrieben. Die Abstände der beprobten Exemplare betragen 10m bis 50m und befinden sich in der Mitte und am östlichen Rand des Hauptvorkommens. Die Proben wurden anschließend für eventuell weitergehende Untersuchungen am ASP eingelagert.

3. Ergebnisse

Die Vermessung der blattmorphologischen Parameter von *S. ratisbonensis* ergab folgende Mittelwerte (Nervenverlauf nicht aufgeführt, überwiegend konvex):

Tab. 3: Mittelwerte (Mitte) und Standardabweichung (unten) der Blattparameter von 23 Herbarbelegen von *Sorbus ratisbonensis*.

Stiellänge in mm	Blattbreite in cm	Blattlänge in cm	Blattbasiswinkel in °	Blattnervenwinkel in °	Nervenabstand in mm	Lappentiefe in mm	Basale Lappentiefe in mm	Apikale Lappentiefe in mm	Anzahl Nervenpaare	Höhe breiteste Stelle in cm	Blattspitzenwinkel in °
20,7	7,0	9,4	97,1	80,3	8,5	5,2	19,9	4,2	9,1	5,1	122,2
0,38	0,63	0,71	8,99	6,04	0,09	0,09	0,35	0,09	0,46	0,71	8,83

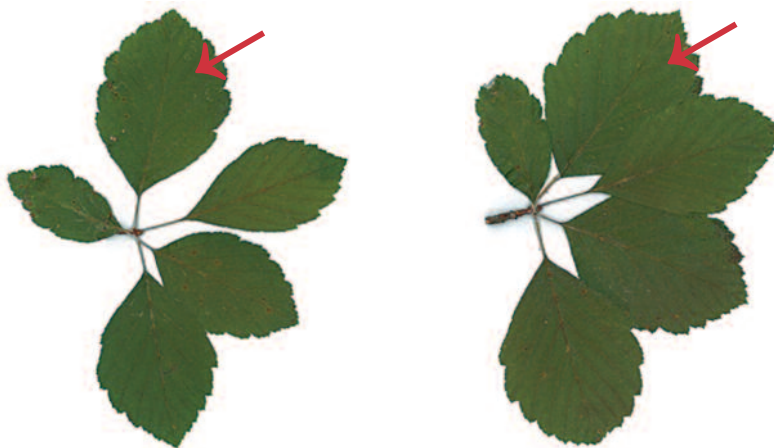


Abb. 3: Herbarbelege von Baum 9 von *S. ratisbonensis* zum Vergleich der Blattpaare; vermessene Blätter mit Pfeil gekennzeichnet.

Unsere Werte stimmen weitgehend mit den von MEYER et al. (2005) ermittelten Werten überein. Aus dem 2D-Ordinationsdiagramm der Hauptkomponentenanalyse mit *S. danubialis*, *S. mergenthaleriana*, *S. hoppeana* und *S. ratisbonensis* lässt sich erkennen, dass bei Darstellung der Achse 1/Achse 2 (Abb. 4) nur *S. mergenthaleriana* klar von den anderen Taxa abgegrenzt werden kann. Bei Achse 1/Achse 3 (Abb. 5) lässt sich *S. danubialis* von den jeweils anderen Taxa abgrenzen. *Sorbus hoppeana* ist nicht abgrenzbar zu *S. ratisbonensis*. Der p-Wert liegt bei allen drei Achsen bei 0,001, d. h. die Eigenwerte liegen eindeutig über denen der mit permutierten Daten erzielten. (Tab. 4). Die ersten drei Achsen repräsentieren dabei 65% der Varianz und bis zur 3. Achse liegen die Eigenwerte über den „broken-stick“-Eigenwerten. Das bedeutet, dass die beobachteten Eigenwerte größer als die Erwartungswerte bei Zufallszahlen sind, und damit interpretierbare Strukturen enthalten.

An Hand der Boxplots sind folgende Abgrenzungen möglich: *S. danubialis* mit dem größten Blattbasiswinkel (Abb. 6), *S. mergenthaleriana* mit größter Lappentiefe und apikaler Lappentiefe, geringster Spitzenwinkel, (Abb. 7), *S. hoppeana* längster Stiel. (Abb. 8). Im Gegensatz zum 2D-Ordinationsdiagramm ist hier eine eindeutige Abgrenzung von *S. hoppeana* möglich. Für *S. ratisbonensis* ist kein eindeutiges Merkmal zur Unterscheidung zu den anderen Taxa vorhanden. Bei Einbeziehung von *S. collina* in die PCA setzt sich diese mit allen Merkmalen deutlich von den anderen untersuchten Taxa ab.

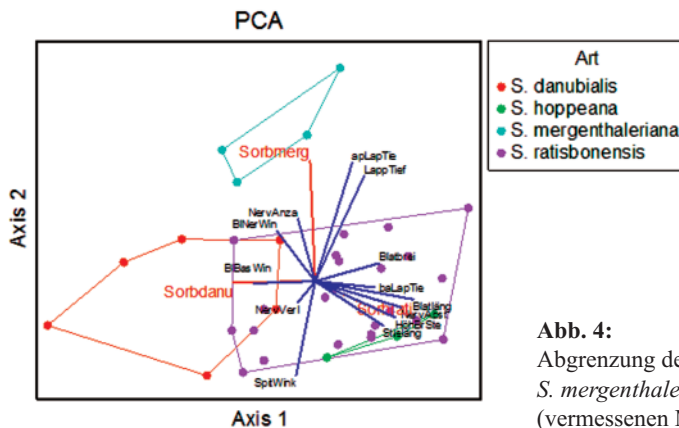


Abb. 4:
Abgrenzung der einzelnen Taxa, insbesondere *S. mergenthaleriana*, und die 13 Variablen (vermessenen Merkmale) als Vektoren (blau).

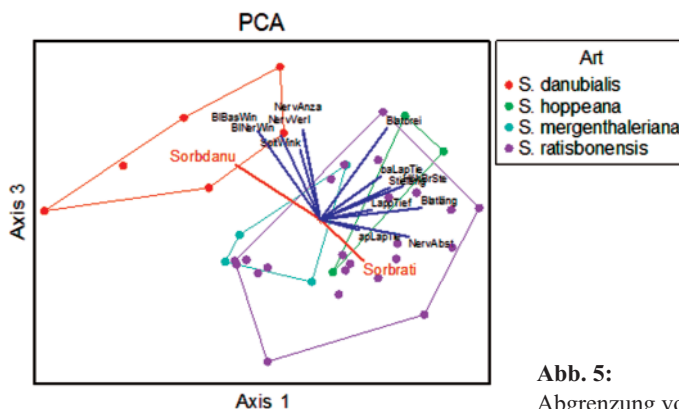


Abb. 5:
Abgrenzung von *S. danubialis*.

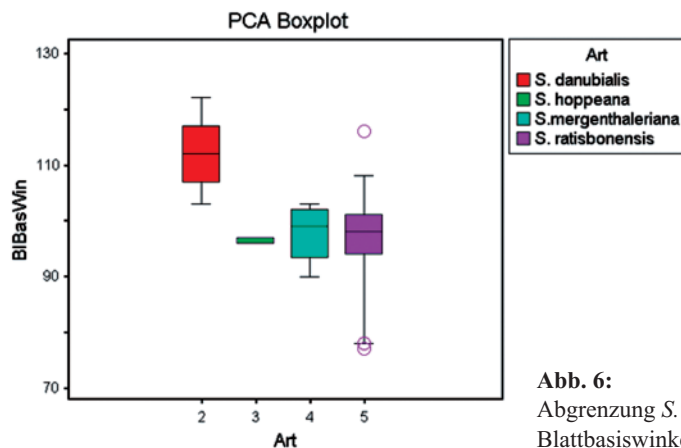


Abb. 6:

Abgrenzung *S. danubialis* in Boxplot anhand Blattbasiswinkel (in °).

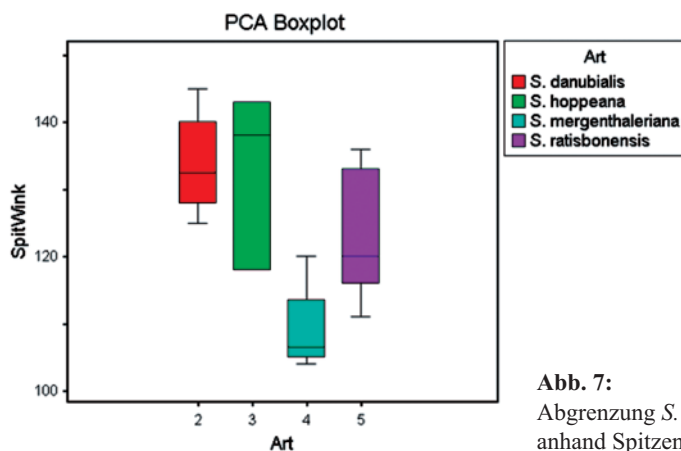


Abb. 7:

Abgrenzung *S. mergenthaleriana* in Boxplot anhand Spitzenwinkel (in °).

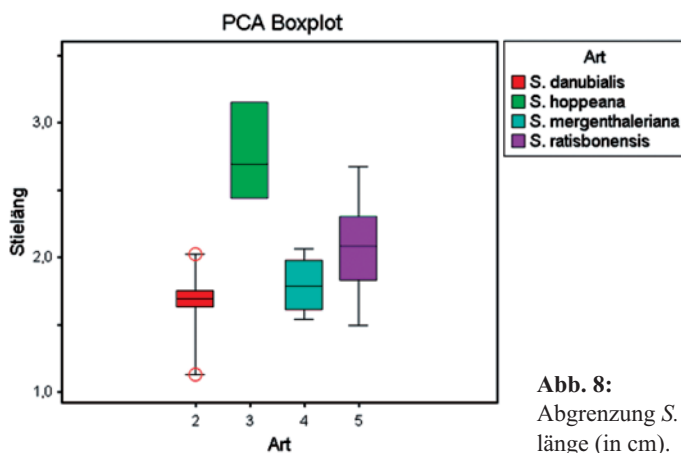


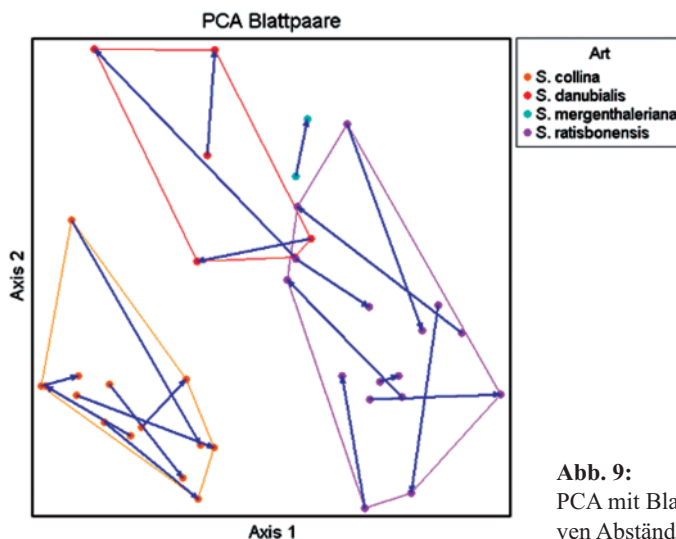
Abb. 8:

Abgrenzung *S. hoppeana* anhand Blattstiellänge (in cm).

Tab. 4: Eigenwerte und Varianzen 2D-Ordinationsdiagramm und Boxplots.

AXIS	Eigenvalue	% of Variance	Cum.% of Variance	Broken-stick Eigenvalue	p-value
1	4.238	32.597	32.597	3.180	0.001000
2	2.359	18.145	50.742	2.180	0.001000
3	1.965	15,113	65.855	1.680	0.001000

Die durchgeführte PCA der Blattpaare zeigt, wie stark sich die einzelnen Blätter vom gleichen Exemplar unterscheiden. Die Cluster der Taxa sind nur bei Achse 1/Achse 2 klar getrennt. Auch *S. collina* überlagert sich bei anderen Achskonstellationen mit den anderen Taxa.

**Abb. 9:** PCA mit Blattpaaren, Darstellung der relativen Abstände der Blattpaare zueinander.**Tab. 5:** Eigenwerte und Varianzen PCA mit Blattpaaren.

AXIS	Eigenvalue	% of Variance	Cum.% of Variance	Broken-stick Eigenvalue	p-value
1	5.628	40.199	40.199	3.252	0.001000
2	2.929	20.920	61.119	2.252	0.001000
3	1.886	13,468	74.588	1.752	0.008000

Die DNA-Ploidieanalyse (siehe Tab. 2) ergab für die Proben von *S. collina* und *S. danubialis* einen tetraploiden ($4x$), für die Proben von *S. hoppeana*, *S. mergenthaleriana* und acht *S. ratisbonensis* einen triploiden ($3x$) Chromosomensatz. Ein als *S. ratisbonensis* erfasstes Exemplar (Nr. 30; Weichseldorf) erwies sich als diploid ($2x$).

Bei der Durchflusszytometrie der Samen standen lediglich Samen von zwei Exemplaren (ID-Nr. 32B ein Samen und ID-Nr. 33 23 Samen) zur Untersuchung zur Verfügung. Die Ploidie der Embryos war bei allen 24 untersuchten Samen dreifach ($3x$). Beim Endosperm wur-

den folgende Ploidiestufen ermittelt: drei Samen mit 8x (12,5%), 17 Samen mit 10x (71%), drei Samen mit 12x (12,5%) sowie ein Same mit 13x (4%). Das vegetative Gewebe aller 15 beprobten Exemplare war triploid (3x).

Durch die Sequenzierung konnten im Kern-Genom (*ITS*-Region) drei Typen voneinander getrennt werden: (1) *S.-aria*-Typ, (2) *S.-danubialis*-Typ, (3) *S.-torminalis*-Typ. Alle weiteren sind Hybriden des *S.-aria*- Typs und *S.-torminalis*-Typs, interessanterweise einschließlich der tetraploiden *S. collina*. Auffällig ist die Häufung von Ambiguitäten bei den drei triploiden Taxa, unter anderem hervorgerufen durch ein zusätzliches Basenpaar bei *S. torminalis* (Abb. 10). Dadurch liegen bei den triploiden Taxa zwei verschiedene Nucleotide der jeweiligen Elternarten vor, die keine genaue Zuordnung zulassen. Auffällig ist die Sequenz eines Exemplares von *S. ratisbonensis*, welche sowohl zu *S. danubialis* als auch zu *S. collina* an mehreren Abschnitten eine größere Übereinstimmung hat, als zu den anderen *S. ratisbonensis* (Abb. 11).

Bei der cpDNA (maternale Vererbung) konnten für die *psbA-trnH* Region die 4 Haplogruppen (1) *S. aria*, (2) *S. danubialis*, (3) *S. collina* und (4) *S. torminalis*/*S. hoppeana*/*S. mergenthaleriana*/*S. ratisbonensis* nachgewiesen werden.

Die acht untersuchten Genorte der hochvariablen DNA (Mikrosatelliten) sind in allen Bereichen identisch und die untersuchten Bäume bilden somit einen Klon.

Tab. 6: Ergebnisse der Mikrosatellitenanalyse

Nr.	MSS1		MSS5		MSS6		CH02c09		MSS9		MSS13		MSS16		CH01 h01	
16	154	154	128	136/140	246	246	236/240	250	245	245	226/250	252/254	149	155/157	102	128
17	154	154	128	136/140	246	246	236/240	250	245	245	226/250	252/254	149	155/157	102	128
18	154	154	128	136/140	246	246	236/240	250	245	245	226/250	252/254	149	155/157	102	128
19	154	154	128	136/140	246	246	236/240	250	245	245	226/250	252/254	149	155/157	102	128
20	154	154	128	136/140	246	246	236/240	250	245	245	226/250	252/254	149	155/157	102	128
21	154	154	128	136/140	246	246	236/240	250	245	245	226/250	252/254	149	155/157	102	128
22	154	154	128	136/140	246	246	236/240	250	245	245	226/250	252/254	149	155/157	102	128
23	154	154	128	136/140	246	246	236/240	250	245	245	226/250	252/254	149	155/157	102	128
45	154	154	128	136/140	246	246	236/240	250	245	245	226/250	252/254	149	155/157	102	128
46	154	154	128	136/140	246	246	236/240	250	245	245	226/250	252/254	149	155/157	102	128

36. S. BIA
37. S. BIA
38. S. BIA
39. S. BIA
40. S. BIA
41. S. BIA
42. S. BIA
43. S. BIA
44. S. BIA
45. S. BIA
46. S. BIA
47. S. BIA
48. S. BIA
49. S. BIA
50. S. BIA
51. S. BIA
52. S. BIA
53. S. BIA
54. S. BIA
55. S. BIA
56. S. BIA
57. S. BIA
58. S. BIA
59. S. BIA
60. S. BIA
61. S. BIA
62. S. BIA
63. S. BIA
64. S. BIA
65. S. BIA
66. S. BIA
67. S. BIA
68. S. BIA
69. S. BIA
70. S. BIA
71. S. BIA
72. S. BIA
73. S. BIA
74. S. BIA
75. S. BIA
76. S. BIA
77. S. BIA
78. S. BIA
79. S. BIA
80. S. BIA
81. S. BIA
82. S. BIA
83. S. BIA
84. S. BIA
85. S. BIA
86. S. BIA
87. S. BIA
88. S. BIA
89. S. BIA
90. S. BIA
91. S. BIA
92. S. BIA
93. S. BIA
94. S. BIA
95. S. BIA
96. S. BIA
97. S. BIA
98. S. BIA
99. S. BIA
100. S. BIA

Abb. 10: Auszug aus ITS Alignments mit rot abgegrenzten Typen. Gut zu erkennen die Verschiebung bei *S. terminalis* und der daraus folgenden Ambiguitäts Codes bei der „Hybrid-Gruppe“

33. S. danubialis_34D4
34. S. danubialis_36D4
35. S. collina_25C4
36. S. collina_26C4
37. S. terminalis
38. S. terminalis
39. S. terminalis
40. S. terminalis
41. S. terminalis
42. S. terminalis
43. S. terminalis
44. S. terminalis
45. S. terminalis
46. S. terminalis
47. S. terminalis
48. S. terminalis
49. S. terminalis
50. S. terminalis
51. S. terminalis
52. S. terminalis
53. S. terminalis
54. S. terminalis
55. S. terminalis
56. S. terminalis
57. S. terminalis
58. S. terminalis
59. S. terminalis
60. S. terminalis
61. S. terminalis
62. S. terminalis
63. S. terminalis
64. S. terminalis
65. S. terminalis
66. S. terminalis
67. S. terminalis
68. S. terminalis
69. S. terminalis
70. S. terminalis
71. S. terminalis
72. S. terminalis
73. S. terminalis
74. S. terminalis
75. S. terminalis
76. S. terminalis
77. S. terminalis
78. S. terminalis
79. S. terminalis
80. S. terminalis
81. S. terminalis
82. S. terminalis
83. S. terminalis
84. S. terminalis
85. S. terminalis
86. S. terminalis
87. S. terminalis
88. S. terminalis
89. S. terminalis
90. S. terminalis
91. S. terminalis
92. S. terminalis
93. S. terminalis
94. S. terminalis
95. S. terminalis
96. S. terminalis
97. S. terminalis
98. S. terminalis
99. S. terminalis
100. S. terminalis

Abb. 11: Auszug aus psbA-trnH Alignments mit rot abgegrenzten Typen.

4. Diskussion

Der bei der Untersuchung der Ploidie somatischer Zellen festgestellte Ploidiegrad bestätigt die bisherigen Untersuchungsergebnisse der jeweiligen Taxa auf größerer Datenbasis. Lediglich ein Exemplar, welches früher als *S. ratisbonensis* erfasst worden war, war entgegen der bisherigen Auffassung nicht triploid sondern diploid. Aufgrund der Größe und des Kronenansatzes war es bei dieser auch mit einer Teleskopschere nicht möglich einen Standardbeleg (besonnter Kurztrieb) zu sammeln. Somit lagen für einen Herbarvergleich lediglich Schattenblätter für Vergleiche zur Verfügung. Demnach scheint es sich um *S. aria* s. str. (MEYER et al. 2005) zu handeln, während die frühere Bestimmung als *S. ratisbonensis* falsch zu sein scheint. Das nächste Vorkommen von *S. aria* s. str. befindet sich bei Eichstätt und damit etwa 60 km entfernt. Der Wuchs-ort des untersuchten Exemplars liegt in einer Hecke entlang eines landwirtschaftlichen Betriebes und eines Feldes. Zur Zeit der Erstellung des Urkatasters scheint im Uraufnahmeblatt die Hecke nicht bestanden zu haben, da sich diese Stelle damals mittig eines größeren Feldes befand (LANDESAMT FÜR DIGITALISIERUNG, BREITBAND UND VERMESSUNG 2016). Der zugehörig anliegende Hof hat sich seitdem auf eine Teilfläche dieses Feldes erweitert, womit es wahrscheinlich ist, dass die Hecke im Rahmen der Flurbereinigung angelegt worden ist. Dafür spricht auch, dass die Hecke als eigenes Flurstück eingetragen ist. Somit dürfte es sich um eine Ansalbung im Rahmen der Heckenpflanzung handeln. In der Vergangenheit spielte die Verwendung von autochthonem Pflanzgut bei der Flurbereinigung kaum eine Rolle (ZÄHLHEIMER 2015). Abweichende Ploidiestufen, wie sie PELLICER et al. (2012) bei untersuchten Taxa gemessen hat, konnten ansonsten nicht nachgewiesen werden.

Für *S. ratisbonensis* kann der Zusammenhang von Triploidie und Agamospermie aufgrund der durchwegs triploiden Embryos bestätigt werden. Ein Anteil sexueller Reproduktion konnte nicht nachgewiesen werden; bei dieser hätten wie bei KELLER et al. (2015) aneuploide Ploidiestufen gemessen werden müssen. Theoretisch könnte auch ein tetraploider Embryo durch Befruchtung einer triploiden Eizelle mit einem reduzierten haploiden *S. torminalis*-Pollen entstehen. Dadurch würde eine neue tetraploide Art entstehen. Jedoch ist der Anteil untersuchter Samen zu gering, um abschließend eine Aussage treffen zu können, ob auf diese Weise eine fakultative sexuelle Samenbildung stattfindet. Diese Möglichkeit ist neben einigen Beobachtungen bei *Sorbus* (LILJEFORS 1953) auch bei apomiktischen *Potentilla* beobachtet worden und wird abhängig von der Art der befruchteten (reduzierten oder unreduzierten) Eizelle als Apomeiosegrad (Prozentanteil unreduzierter Eizellen von allen befruchteten Eizellen) bezeichnet (RUTISHAUSER 1969, Dobes et al. 2013). Hier sollte die Datenlage mit einer weiteren Samenanalyse verbessert werden.

Die für die Samenbildung notwendige Befruchtung des Endosperms scheint in mehreren Varianten vorzukommen. Als potentieller diploider Pollenspender kommt *S. torminalis*, als tetraploide Pollenspender kommen *S. collina* und *S. danubialis* in Frage. Letztere kommt allerdings nur zerstreut vor (MEYER et al. 2005), und im direkten Umfeld der besammelten Samenbäume konnten keine Exemplare gefunden werden. Dagegen sind *S. collina* und *S. torminalis* überall mit *S. ratisbonensis* vergesellschaftet. Somit kann *S. danubialis* weitgehend als Pollenspender ausgeschlossen werden.

In folgender Übersicht (Tab. 7-9) sind die gemessenen Ploidiestufen der Endosperme mit den möglichen Befruchtungsvarianten dargestellt:

Tab. 7: Übersicht der Beteiligung diploider Pollenspender an der Befruchtung des weiblichen Gametophyten

1. Diploide Pollenspender (<i>S. torminalis</i>):				
Spermazellen		Embryosackkern		Endospermplodie
$2 * 1x$	+	$2 * 3x$	=	$8x$

Tab. 8: Übersicht der Beteiligung tetraploider Pollenspender an der Befruchtung des weiblichen Gametophyten

2. Tetraploide Pollenspender (<i>S. collina</i>, <i>S. danubialis</i>):				
Spermazellen		Embryosackkern		Endospermplodie
$1 * 2x$	+	$2 * 3x$	=	$8x$
$2 * 2x$	+	$2 * 3x$	=	$10x$
$2 * 2x$	+	$3 * 3x$	=	$13x$

Tab. 9: Übersicht der Beteiligung triploider Pollenspender an der Befruchtung des weiblichen Gametophyten

3. Triploide Pollenspender (<i>S. ratisbonensis</i>, <i>S. mergenthaleriana</i>, <i>S. hoppeana</i>?)				
Spermazellen		Embryosackkern		Endospermplodie
$2 * 3x$	+	$2 * 3x$	=	$12x$
$2 * 1,5x$	+	$3 * 3x$	=	$12x$

Mit 71% ist $10x$ die häufigste ermittelte Ploidiestufe, wofür der Beitrag von zwei reduzierten Spermazellen eines tetraploiden Elters zur Befruchtung der zwei triploiden Polkerne wahrscheinlich ist. Dabei nimmt eine der Synergiden die zwei Spermazellen auf, wodurch sie zerstört wird. Die Spermazellen wandern weiter in den Embryosack und würden bei regulärer Reifeteilung durch doppelte Befruchtung mit der Eizelle die Zygote, und durch Befruchtung des sekundären Embryosackkerns den Endospermkern bilden (STRASBURGER et al. 2002). Im hier vorliegenden Fall findet keine Befruchtung der Eizelle statt, womit die zweite Spermazelle fakultativ zur doppelten Befruchtung des Polkerns in der Lage ist (RUTISHAUSER 1967). Wer Pollenspender für die Endospermplodie von $8x$ ist, lässt sich hier nicht feststellen. Von TALENT & DICKINSON (2007) wurde bei *Crataegus* festgestellt, dass sowohl die Befruchtung der Zentralzelle mit einer di-haploiden Spermazelle oder zwei reduzierten Spermazellen möglich ist, ohne entscheidende Präferenzen zu einer Befruchtungsart zu finden. Die gemessene $13x$ -Ploidie lässt sich erklären durch den seltenen Fall der doppelten Befruchtung einer Zentralzelle mit drei Polkernen (HAJRUDINOVIĆ et al. 2015). Dieser dritte Polkern stammt möglicherweise von einem der Antipoden oder ist eine der zwei Synergiden. Interessant ist auch die Ploidie von $12x$. Eine Erklärung wäre die Beteiligung von triploidem Pollen, möglicherweise

aus Selbstbestäubung, da triploide *Sorbus* in der Regel keine unreduzierten Pollen produzieren (LEPŠÍ 2016). Dafür wäre ebenfalls die Befruchtung einer dreipolkernigen Zentralzelle notwendig. Dagegen spricht, dass die „triploiden Apomikten hybrider Herkunft vollständig pollensteril zu sein“ (RUTISHAUSER 1967) scheinen. Bei fehlender Keimfähigkeit der Pollen müsste *S. ratisbonensis* auf Pollen einer anderen Art angewiesen sein (RUTISHAUSER 1967; LUDWIG et al. 2013). Eine Befruchtung durch ein anderes Exemplar von *S. ratisbonensis* dürfte ebenfalls ausscheiden, da es sich dabei voraussichtlich um einen Klon handeln dürfte und die Selbstinkompatibilität (LUDWIG et al. 2013) ebenfalls greift. Bei Polyploidien sollte diese Selbstkompatibilität jedoch geringer sein (MABLE 2004). So wird von LUDWIG et al. (2013) auch von erfolgreicher Selbstbefruchtung bei triploiden berichtet. Damit kann für *S. ratisbonensis* gelegentliche Selbstbefruchtung angenommen werden.

Die Ergebnisse der Mikrosatellitenanalyse der 10 untersuchten Exemplare von *S. ratisbonensis* des Hauptvorkommens und der Ploidie der Embryos ($n = 3x$) zeigen, dass es sich bei den untersuchten Exemplaren um einen Klon handelt. Die Eigenschaft zur vegetativen Vermehrung ist wegen der Beteiligung von *S. torminalis* als einer der Elternarten, der eine höhere Tendenz zur Wurzelbrut zugeschrieben wird als den Arten der *Aria*-Gruppe (LIESEBACH 2014), naheliegend. Gleichwohl sind auch die Arten der *Aria*-Gruppe zur Bildung von Wurzelbrut in der Lage (MEYER & SCHUWERK 2000). Aufgrund der Verteilungsstruktur der Art mit Einzel- bis Kleinvorkommen und der Häufung am locus typicus kann man darauf schließen, dass es sich dabei jeweils im Wesentlichen um ein Polykormon handelt, entstanden am jetzigen Hauptvorkommen mit anschließender zoochorer Verbreitung durch apogame Samenbildung und teilweiser Bildung neuer Polykormone. Auch die Untersuchungen von LEIPOLD (2016) im Rahmen des Projekts „Genbank Bayern Arche“ (BAYERISCHES LANDESAMT FÜR UMWELT) ergaben einen Anteil lebensfähigen Saatgutes von 14%, während 13% leer, 34% tot waren und 28% Insektenbefall (Rest 11% unbekannt) hatten (LEIPOLD 2016). Dabei wurden verkümmerte und somit offensichtlich nicht lebensfähige Samen bereits vor der Röntgenuntersuchung aussortiert, was den tatsächlichen Prozentsatz lebensfähiger Samen nochmals reduziert. Dies wird auch gestützt durch den in dieser Untersuchung geringen Samenertrag von nur 24 Samen bei zwei Exemplaren.

Die Untersuchung der Chloroplasten-DNA zeigt, dass *S. ratisbonensis* und *S. torminalis* dem gleichen Haplotypen zuzuordnen sind. Da das Plastom in der Regel vom mütterlichen Elternanteil vererbt wird, stammt somit *S. ratisbonensis* in maternaler Linie von *S. torminalis* ab. Damit ist für *S. ratisbonensis* bestätigt, was CHESTER et al. (2007: 300) für die *S. latifolia*-Gruppe in Großbritannien beobachtet hat. Ursächlich dafür könnte nach NELSON-JONES et al. (2002: 962) die unterschiedliche Fähigkeit der Taxa zur Bildung diploider Pollen sein. Dies spricht insbesondere für die Abstammung von einer tetraploiden *S. aria* s. l. Jedoch kann der Beitrag eines nichtreduzierten diploiden Pollens von *S. aria* s. str. (vgl. KELLER et al. 2015) nicht ganz ausgeschlossen werden, da grundsätzlich die Möglichkeit der zeitweisen Anwesenheit von *S. aria* s. str. im Zuge der nacheiszeitlichen Wiederbewaldung besteht. Die paternale Abstammung lässt sich anhand der vorliegenden ITS-Daten nicht ableiten, da die untersuchten Bereiche nicht aussagekräftig genug sind. Die Hypothese des paternalen Elter *S. collina* kann somit nicht verworfen werden. Für *S. danubialis* als Pollenspender spricht ihre blattmorphologische Ähnlichkeit zu *S. ratisbonensis*, während *S. collina* eine deutlich andere Blattmorphologie hat, was insbeson-

dere durch die rundlich-eiförmige Form und das Fehlen jeglicher Lappung deutlich wird. Die im Kerngenom von *S. collina* vorhandenen Anteile von *S. aria* und *S. torminalis* lassen den Rückschluß zu, dass bei *S. collina* Einkreuzungen von *S. torminalis* stattgefunden haben. Dies würde bedeuten, dass *S. collina* aus einem unreduzierten triploiden und einem reduziertem diploiden Gameten entstanden ist. Die bei einem Exemplar von *S. ratisbonensis* vorhandene größere genetische Nähe zu *S. collina* und *S. danubialis* als zu anderen *S. ratisbonensis* kann durch Rückkreuzung mit den beiden genannten erklärt werden. Dafür wäre der Weg über eine tetraploide Zwischenstufe notwendig oder eine Entstehung aus sexueller Reproduktion und Bestäubung mit *S. collina*/*S. danubialis*.

Die ausgeprägte blattmorphologische Überschneidung der drei untersuchten triploiden Taxa *S. ratisbonensis*, *S. hoppeana* und *S. mergenthaleriana* lässt den Schluss zu, dass alle drei die gleiche Genese haben. Dies bedarf noch einer genetischen Überprüfung. Trotz der Klonalität von *S. ratisbonensis*, welche morphologisch einheitliche Blattschnitte zur Folge haben sollte, sind die Unterschiede bei den beprobten Blattpaaren so ausgeprägt, dass es zu Merkmalsüberschneidungen mit anderen Taxa kommt. Dadurch ist allein mit den verwendeten Merkmalen keine sichere Unterscheidung der Taxa möglich. Die bei MEYER et al. (2005) genannten weiteren Merkmale zur Unterscheidung von ähnlichen Taxa, wie Größe der Scheinfrüchte und Art der Herbstfärbung, sind in der Praxis zumeist nur im direkten Vergleich möglich oder jahreszeitabhängig wegen des Fehlens bzw. der Unreife der Früchte nicht möglich. Auch die dort beschriebene Ähnlichkeit von *S. ratisbonensis* mit *S. collina* konnte durch die PCA nicht bestätigt werden.

5. Naturschutz

Sorbus ratisbonensis ist in der Roten Liste Bayern als gefährdet eingestuft (SCHEUERER & AHLMER 2003). So wird sie bei WOSCHÉE (2009) mit dringendem Handlungsbedarf zur Art-erhaltung aufgeführt und wird im Artenhilfsprogramm für endemische und stark bedrohte Pflanzenarten der Regierung der Oberpfalz berücksichtigt. Die Fundorte der im Rahmen der Aufnahmen aufgefundenen Exemplare befanden sich in Waldrandsituationen und auf Halbtrockenrasen unterschiedlicher Sukzessionsstadien bis in geschlossene Wälder. Dabei handelt es sich vorwiegend um Standorte von Carici-Fageten, teilweise als Ersatzvorkommen von Hordelymo-Fageten sowie Cytiso nigricantis-Quercetum roboris und Kiefernertaufforstungen (WALENTOWSKI et al. 2006). Eine Vielzahl der aufgefundenen Exemplare weist eine geringe Vitalität aufgrund starken Seitendrucks und Übershirmung durch konkurrenzstärkere Laubbölzer auf. In Waldrandsituationen konnte eine Gefährdung durch Rückschnitt im Zuge der Beseitigung von Überhang angrenzend an landwirtschaftliche Flächen und flurwegbegleitend zur Schaffung des Lichtraumprofils beobachtet werden. Trotz guten Stockaus-schlagvermögens ist aufgrund der geringen Konkurrenzkraft ein Absterben zu beobachten, da die umgebenden Gehölze schnellwüchsiger sind und infolge dessen *S. ratisbonensis* ausdunkeln. So konnten an vielen Stellen abgestorbene Exemplare aufgefunden werden. In Wald-flächen ist insbesondere durch Kronenschluß überschirmender Buchen eine Schwächung zu beobachten. Die meisten aufgefundenen *S. ratisbonensis* in Waldsäumen oder Waldflächen sind entsprechend stark pflgebedürftig. Notwendig ist hier vor allem die Entnahme überschirmender Buchen. Übershirmung durch Kiefern und Eichen stellte eine geringere Beein-

trächtigung dar. In Gesprächen mit ansässigen Waldbesitzern wurde festgestellt, dass *S. ratisbonensis* nicht bekannt ist oder als minderwertige Baumart angesehen und als Brennholz entnommen wird. Der bei Hybriden häufig auftretende Fall der Heterosis (STRASBURGER et al. 2002) fehlt bei *S. ratisbonensis*. Diese scheint häufiger bei diploiden Elternarten aufzutreten (KELLER et al. 2015). Auch bei gemessenen Bruthöhendurchmessern bis knapp 30 cm ist eine holztechnische Verwendung als Nischenprodukt bereits möglich. Ein Ansatz einer fördernden Waldpflege könnte ein versuchsweiser forstlicher Anbau von *S. ratisbonensis* sein. Bei wirtschaftlichem Erfolg kann dies als Argument für Waldbesitzer zur Förderung von *S. ratisbonensis* dienen. Anderweitig ist zukünftig mit Verlust von Wuchsorten zu rechnen, da aufgrund der geringen Samenfertilität eine Neubesiedlung selten möglich sein wird.

6. Danksagung

Dank gilt Martin Scheuerer für Anregungen und das Beisteuern zusätzlicher Informationen.

7. Literatur

- BAYERISCHES LANDESAMT FÜR UMWELT: Genbank Bayern Arche. Genbank für Wildpflanzensaatgut. Unter Mitarbeit von Martin Leipold und Simone Tausch. Online verfügbar unter <http://www.genbank-bayern-arche.de/presentation.php?taxref=26244>, zuletzt geprüft am 19.04.2016.
- CHESTER, M., COWAN, R. S., FAY, M. F. & RICH, T. C. G. 2007: Parentage of endemic *Sorbus* L. (Rosaceae) species in the British Isles: evidence from plastid DNA. – *Botanical Journal of the Linnean Society* **154**: 291-304.
- DOBEŠ, C., LÜCKL, A., HÜLBER, K. & PAULE, J. 2013: Prospects and limits of the flow cytometric seed screen – insights from *Potentilla sensu lato* (Potentilleae, Rosaceae). – *New Phytologist* **198**: 605-616.
- HAJRUDINOVIĆ, A., SILJAK-YAKOVLEV, S., BROWN, S. C., PUSTAHIIJA, F., BOURGE, M., BALLIAN, D. & BOGUNIC, F. 2015: When sexual meets apomict. Genome size, ploidy level and reproductive mode variation of *Sorbus aria* s.l. and *S. austriaca* (Rosaceae) in Bosnia and Herzegovina. – *Annals of Botany* **116**: 301-312.
- KELLER, F., MEYER, N., GREGOR, T., PAULE, J., LEPSÍ, M., KOUTECKÝ, P., FUSSI, B., HACKL, C. & EWALD, J. 2015: Hybriden zwischen Mehlbeere (*Sorbus aria*) und Elsbeere (*Sorbus torminalis*) im oberbayerischen Fünfseenland. – *Berichte der Bayerischen Botanischen Gesellschaft* **85**: 19-34.
- KNIPPER, R. 2001: *Molekulare Genetik*. 8., neubearb. Aufl. Thieme, Stuttgart.
- LANDESAMT FÜR DIGITALISIERUNG, BREITBAND UND VERMESSUNG 2016: BayernAtlas. Uraufnahme 1808 bis 1864. Online verfügbar unter http://geoportal.bayern.de/bayernatlas/?x=k8EmSQp51UDZ-BLNOTdE6vUZS1hGfj*NrkxQbxWPiVbpeQyYt5qHWVVFm0ah4GRi6jFG28fppFFNOZobqLdaU8FHIDg4m5CtCyUPcJmoo706dY-08vFMVA&X=5444424.00&Y=4496133.00&zoom=13&lang=de&topic=ba&bgLayer=historisch&catalogNodes=122, zuletzt aktualisiert am 11.03.2016, zuletzt geprüft am 20.04.2016.
- LEPSÍ, M., LEPSÍ, P., 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, K. 2007: *Multivariate Statistik in der Ökologie. Eine Einführung. Korrigierter Nachdruck*. Springer, Berlin.
- LIESEBACH, H. 2014: Sexuelle und asexuelle Fortpflanzungsformen in der Gattung *Sorbus* L. (Rosaceae) – ein Review unter besonderer Berücksichtigung der Apomixis. – *Mitteilungen der Deutschen Dendrologischen Gesellschaft* **99**: 55-66.
- LILJEFORS, A. 1953: Studies on propagation, embryology, and pollination in *Sorbus*. – *Acta Horti Bergiani* **16**: 277-329.

- LIPPERT, W. & MEIEROTT, L. 2014: Kommentierte Artenliste der Farn- und Blütenpflanzen Bayerns. – Bayerische Botanische Gesellschaft, München.
- LUDWIG, S., ROBERTSON, A., RICH, T. C. G., DJORDJEVIC, M., CEROVIC, R., HOUSTON, L., HARRIS, S. & HISCOCK, S. 2013: Breeding systems, hybridization and continuing evolution in Avon Gorge *Sorbus*. – *Annals of Botany* **111**: 563–575.
- MABLE, B. K. 2004: Polyploidy and self-compatibility. Is there an association? – *New Phytologist* **162**: 803–811.
- MATZK, F., MEISTER, A. & SCHUBERT, I. 2000: An efficient screen for reproductive pathways using mature seeds of monocots and dicots. – *The Plant Journal* **21**: 97–108.
- MCCUNE, B. & MEFFORD, M. J. 2011: PC-ORD Multivariate Analysis of Ecological Data. Version 6. – MjM Software, Gleneden Beach.
- MEYER, N. 2011: *Sorbus*-Vielfalt in Bayern. Beiträge zur Elsbeere. – *LWF Wissen* **67**: 40–46.
- MEYER, N., MEIEROTT, L., SCHUWERK, H. & ANGERER, O. 2005: Beiträge zur Gattung *Sorbus* in Bayern. – Bayerische Botanische Gesellschaft, München.
- MEYER, N. & SCHUWERK, H. 2000: Ergänzende Beobachtungen zu Vorkommen und Verbreitung der Gattung *Sorbus* in Bayern. – *Berichte der Bayerischen Botanischen Gesellschaft* **69/70**: 151–175.
- MEYER, N. & ZEHEM, A. 2009: Anleitung zum Sammeln von Herbarbelegen der Gattung *Sorbus* (Mehlbeeren). – Bayerisches Landesamt für Umwelt, Augsburg.
- MEYNEN, E., SCHMITHÜSEN, J. & FEHN, H. (Hrsg.) 1953: Handbuch der naturräumlichen Gliederung Deutschlands. – Bundesanst. für Landeskunde und Raumforschung, Bad Godesberg.
- NELSON-JONES, E., BRIGGS, D. & SMITH, A. 2002: The origin of intermediate species of the genus *Sorbus*. – *Theoretical and Applied Genetics* **105**: 953–963.
- NOGLER, G. A. 1984: Gametophytic Apomixis. – In: Brij Mohan Johri (Hrsg.): *Embryology of angiosperms*, S. 457–518. Springer, Berlin.
- NYGREN, A. 1967: Apomixis in the angiosperms. – In L. BAUER et al. (Hrsg.): *Sexualität Fortpflanzung Generationswechsel / Sexuality Reproduction Alternation of Generations*, S. 551–596. *Handbuch der Pflanzenphysiologie / Encyclopedia of Plant Physiology* **18**, Springer, Berlin.
- 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.
- ROBERTSON, A., RICH, T. C. G., ALLEN, A. M., HOUSTON, L., ROBERTS, C., BRIDLE, J. R., HARRIS, S. A. & HISCOCK, S. J. 2010: Hybridization and polyploidy as drivers of continuing evolution and speciation in *Sorbus*. – *Molecular Ecology* **19**: 1675–1690.
- RUTISHAUSER, A. 1967: Fortpflanzungsmodus und Meiose Apomiktischer Blütenpflanzen. – Springer, Wien.
- RUTISHAUSER, A. 1969: Embryologie und Fortpflanzungsbiologie der Angiospermen. – Springer, Wien.
- SANGER, F., NICKLEN, S. & COULSON, A. R. 1977: DNA sequencing with chain-terminating inhibitors. – *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **74**: 5463–5467.
- SCHUEERER, M. & AHLMER, W. 2003: Rote Liste gefährdeter Gefäßpflanzen Bayerns mit regionalisierter Florenliste. Bearbeitungsstand 2002. – *Schriftenreihe Bayerisches Landesamt für Umweltschutz* **165**, Augsburg.
- STRASBURGER, E., SITTE, P., WEILER, E., BRESINSKY, A., KADEREIT, J. & KÖRNER, C. 2002: *Lehrbuch der Botanik für Hochschulen*. 35. Aufl. – Spektrum Akad. Verlag, Heidelberg.
- SUDA, J., KRAHULCOVÁ, A., TRÁVNÍČEK, P. & KRAHULEC, F. 2006: Ploidy Level versus DNA Ploidy Level. An Appeal for Consistent Terminology. *Taxon* **55**: 447.
- TALENT, N. & DICKINSON, T. A. 2007: The potential for ploidy level increases and decreases in Crataegus (Rosaceae, Spiraeoideae, tribe Pyreae). – *Canadian Journal of Botany* **85**: 570–584.
- WALENTOWSKI, H., EWALD, J., FISCHER, A., KÖLLING, C. & TÜRK, W. 2006: *Handbuch der natürlichen Waldgesellschaften Bayerns*. 2. Aufl. – Geobotanica, Freising.
- WEILER, E. W. & NOVER, L. 2008: *Allgemeine und molekulare Botanik*. 1. Aufl. – Thieme, Stuttgart.

- WOSCHÉE, R. 2009: Prioritätenliste für den botanischen Artenschutz in Bayern. – Unveröffentlichter Bericht im Auftrag des Bayerischen Landesamtes für Umwelt. Augsburg.
- ZAHLHEIMER, W. A. (2015): Statusangaben für floristische Kartierungen in Bayern und ihre Beeinflussung durch „den Naturschutz“. – *Hoppea, Denkschriften der Regensburgischen Botanischen Gesellschaft* **76**: 49-99.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Bayerischen Botanischen Gesellschaft zur Erforschung der Flora](#)

Jahr/Year: 2016

Band/Volume: [86](#)

Autor(en)/Author(s): Faltermeier M., Meyer Norbert, Gregor Thomas, Paule J., Lepsi Martin, Fussi Barbara, Koutecky Petr, Schäfer H., Ewald Jörg

Artikel/Article: [Genetische und blattmorphologische Variabilität von Sorbus ratisbonensis 37-56](#)