

# Erfassung der adaptiven genetischen Variation der Eiche im Hinblick auf den Klimawandel

Oliver Gailing School of Forest Resources and Environmental Science, Michigan Technological University (USA)\*

## Assessment of adaptive genetic variation in oaks with relation to climate change

Climate change is projected to lead to a major reorganization of our forests. For example, higher annual mean temperatures, longer growth seasons and drier summers are predicted for many parts of central and southern Europe, and in North America. In order to understand the genetic adaptation to climate change we need a better understanding of the genetic regulation of key traits involved in tolerance of water and temperature stress. Oaks (*Quercus* spp.) are excellent model species to study the adaptation of forest trees to changing environments. They show a wide geographic distribution in Europe and in North America as dominant tree species in many forests growing under a wide range of climatic and edaphic conditions.

With the availability of a growing amount of functional and expressional candidate genes we are now able to test the functional importance of genes by associating nucleotide variation in these genes with phenotypic variation in adaptive traits in segregating or natural populations. Studies trying to associate genetic variation with phenotypic variation in adaptive traits can be performed in full-sib families derived from controlled crosses (Quantitative Trait Loci [QTL] mapping) or in natural populations (association mapping). For several important adaptive traits QTL were mapped, the underlying genes have to be tested in natural populations. A future objective is to test whether genes that underlie phenotypic variation in adaptive traits are involved in local genetic adaptation and viability selection at the seedling stage, linked to reciprocal transplant experiments in order to assess the performance over climatic gradients.

**Keywords:** adaptive genetic variation, QTL mapping, association mapping, climate change, hybridization, oaks

**doi:** 10.3188/szf.2010.0216

\* 1400 Townsend Drive, Houghton 49931, USA-Michigan, E-Mail ogailing@mtu.edu

Der Klimawandel wird voraussichtlich tiefgreifende Auswirkungen auf die Waldökosysteme haben. Da Waldbäume während ihres Lebens ständig wechselnden Umweltbedingungen unterworfen sind, sind genetische Variation in anpassungsrelevanten Genen und phänotypische Plastizität entscheidend für die langfristige Anpassungsfähigkeit von Waldbaumpopulationen (Krutovsky & Neale 2005). Die meisten Waldbäume sind fremdbefruchtend, und ihre Pollen und Samen zeigen Eigenschaften, die eine wirksame Verbreitung über grössere Distanzen ermöglichen. Als Folge weisen Waldbäume an biparental vererbten Genen des Kerngenoms zumeist eine hohe genetische Variation innerhalb von Populationen, aber eine geringe Differenzierung zwischen Populationen auf (z.B. Hamrick & Godt 1996). Zudem liegen bei fremdbefruchtenden Waldbäumen viele Genorte heterozygot vor.

Die genetische Analyse adaptiver Merkmalsunterschiede ist möglich, wenn genetisch variable, d.h. an vielen Genorten heterozygote Bäume einer Art oder unterschiedlicher Arten gekreuzt und Nachkommenschaften erzeugt werden können, die sowohl an einfach untersuchbaren genetischen Markern als auch an adaptiven Merkmalen segregieren. Liegt in Vollgeschwisterfamilien nach kontrollierter Kreuzung ein variabler genetischer Marker auf dem gleichen Chromosomenabschnitt wie ein Genort, der ein wichtiges Merkmal mitbestimmt (Quantitative Trait Locus, QTL), so ist die Variation dieses Markers mehr oder weniger eng mit der Variation dieses Merkmals assoziiert (Geldermann 1975, Tanksley 1993). So kann die Lage von adaptiven und ertragsbestimmenden Genorten auf den Chromosomen und ihr jeweiliger mehr oder weniger grosser Einfluss auf komplexe Merkmale wie beispielsweise Blattaustrieb oder Trockenheitstoleranz erkannt werden. Aller-

dings sind diese Chromosomenabschnitte noch sehr gross und enthalten sehr viele Kandidatengene, die möglicherweise an der genetischen Kontrolle des Merkmals beteiligt sind.

Statt Kreuzungsnachkommenschaften können auch natürliche Populationen untersucht werden, deren Mitglieder sich in vielen quantitativen Merkmalen unterscheiden. Mit dieser als Assoziationskartierung bezeichneten Methode kann bei Waldbaumpopulationen, die sich durch hohe Rekombinationsraten auszeichnen, eine wesentlich höhere Auflösung erzielt werden als mit der QTL-Kartierung. Ziel ist es, die genetischen Mutationen (Einzelnukleotid-Polymorphismen; Single Nucleotide Polymorphism, SNP) zu identifizieren, die mit der Variation von phänotypischen Merkmalen assoziiert sind (z.B. Neale 2007).

### QTL-Kartierung komplexer Merkmale bei Waldbäumen

Genorte, die wichtige quantitative Merkmale beeinflussen (QTLs), wurden bei Waldbäumen bereits für eine grosse Anzahl unterschiedlicher Merkmale charakterisiert, beispielsweise für Laubaustrieb, Holzqualität, Winterhärte und Trockenheitstoleranz (siehe Krutovsky & Neale 2005). Die Anzahl der QTL und ihre individuellen Effekte sind abhängig vom untersuchten Merkmal, von der Grösse der segregierenden Nachkommenschaft, der Art der Kreuzung (inner- oder zwischenartlich; z.B. Lexer et al 2005) und von den Umweltbedingungen, unter denen die Pflanzen wachsen (z.B. Gailing 2008). Genotypische Selektion innerhalb von Voll- und Halbgeschwisterfamilien ist möglich und sogar effizienter als phänotypische Selektion für Merkmale mit mässiger Erbllichkeit (0.2 bis 0.4), wenn einzelne QTL mehr als 5 bis 10% der additiven genetische Varianz erklären (Plomion et al 2007, Wu 2002).

### Assoziationskartierung bei Waldbäumen

Die langen Generationszeiten der meisten Waldbäume sind ein Haupthindernis, um die genetische Basis komplexer Merkmale mithilfe der QTL-Kartierung charakterisieren zu können (Brunner et al 2004, Ingvarsson 2005, Neale & Savolainen 2004). Ausserdem wird das Erkennen eines QTL durch das Ausmass der allelischen Variation der Kreuzungseltern begrenzt, d.h., der QTL wird nicht gefunden, wenn die Kreuzungseltern keine genetische Variation in dem das Merkmal kontrollierenden Gen aufweisen (z.B. Neale & Savolainen 2004).

Es wurden bisher erst wenige Assoziationskartierungen bei Waldbäumen durchgeführt. Alle

diese Untersuchungen fanden relativ schwache Assoziationen zwischen der genetischen Variation in Kandidatengenen und potenziell adaptiven oder ökonomisch wichtigen Merkmalen (z. B. Holzeigenschaften). Der Anteil der erklärten phänotypischen Variation in allen Untersuchungen (Gonzalez-Martinez et al 2007, Neale 2007, Thumma et al 2005) lag zumeist unter 5% (Gonzalez-Martinez et al 2007). Auch für andere Merkmale, die mit der Anpassung an Trockenstress in Verbindung stehen, waren die individuellen Effekte der Variation innerhalb eines Gens vergleichsweise gering (< 4%; Neale 2007). Eine schwache Assoziation wurde für das fitnessrelevante Merkmal Wassernutzungseffizienz (gemessen als Kohlenstoff-Isotop-Diskriminierung) bei *Pinus taeda* für das Dehydrin-1-Gen gefunden. Die allelische Variation in diesem Gen erklärte weniger als 1% der phänotypischen Variation (Gonzalez-Martinez et al 2008). In Zukunft sind genomweite Assoziationskartierungen oder zumindest die Untersuchungen von vielen tausend gleichmässig über das Genom verteilten Kandidatengenen notwendig.

Aufgrund der Schwierigkeit, zwischen kausalen und falsch-positiven Assoziationen zwischen SNP-Genotyp und Merkmalsausprägung zu unterscheiden, ist es notwendig, den Effekt auf das adaptive Merkmal auch in Nachkommenschaften kontrollierter Kreuzungen mithilfe der QTL-Kartierung zu überprüfen. Bei dieser zeigt nicht nur ein einzelner Marker, in der Regel ein SNP, eine Assoziation mit dem Merkmal, sondern aufgrund von genetischer Kopplung sind auch die angrenzenden Marker assoziiert. Solche Nachkommenschaften und genetische Kopplungskarten stehen allerdings nur für eine begrenzte Anzahl von Waldbaumarten zur Verfügung. Es ist demnach notwendig, neben den genomischen Ressourcen (cDNA-Banken und genomische DNA-Banken) ebenfalls Populationen für die genetische Kartierung adaptiver Merkmale zu erzeugen. Da adaptive und ertragsbestimmende Merkmale zumeist von vielen Genen kontrolliert werden und zudem einem starken Umwelteinfluss unterliegen, sollten solche Untersuchungen sowohl unter kontrollierten Bedingungen (in Klimakammern) als auch unter natürlichen Bedingungen in unterschiedlichen Umwelten durchgeführt werden.

### Eichen als Modellbaumarten

Eichen sind Modellbaumarten, die es erlauben, die genetische Anpassung von Waldbäumen an sich ändernde Umweltbedingungen zu untersuchen. So zeigen *Quercus robur* L. und *Q. petraea* (Matt.) Liebl. eine weite geografische Verbreitung als dominierende Baumarten in vielen Wäldern und wachsen unter vielfältigen klimatischen und edaphischen Bedingungen. Obwohl beide Eichenarten in gemischten



Abb 1 *Quercus-robur-subsp.-slavonica*-Bestand, der Ende des 19. Jahrhunderts im Münsterland gepflanzt wurde.

Beständen vorkommen und untereinander hybridisieren, zeigen sie unterschiedliche ökologische Anpassungen. So bevorzugt die Stieleiche (*Quercus robur*) nährstoffreichere und feuchtere, zeitweise auch staunasse Böden, während die Traubeneiche (*Q. petraea*) auf trockeneren Böden wächst.

Immer mehr genomische Ressourcen stehen für Eichen zur Verfügung, wie sie zum Beispiel im Rahmen des europäischen Exzellenznetzwerks *Evo-tree*<sup>1</sup> entwickelt worden sind. Somit wird es möglich, natürliche Variation in Genen, die beispielsweise mit dem Laubaustrieb und der Toleranz gegenüber Trockenstress in Zusammenhang steht, und deren Assoziation mit diesen Merkmalen in natürlichen Populationen und in Kreuzungsnachkommenschaften zu überprüfen.

#### Geografischer Ursprung und Variation in anpassungsrelevanten Merkmalen

Der Laubaustrieb ist ein sehr wichtiges adaptives Merkmal bei Eichen. So sind spät austreibende Eichen weniger empfindlich gegenüber Spätfrösten,

und es wird eine geringere Anfälligkeit gegenüber Schadinsekten (z.B. *Tortrix viridiana*, *Operophtera brumata*) vermutet (Wachter 2001). Allerdings ist eine eindeutige Aussage über den selektiven Vor- oder Nachteil früh oder spät austreibender Eichen schwierig, da das Schadereignis sowohl vom Schlüpftermin der Schadinsekten als auch vom Austrieb abhängig ist. Das Austriebverhalten von slawonischen Stieleichenprovenienzen (Abbildung 1), die Ende des 19. Jahrhunderts aus dem heutigen Kroatien nach Deutschland eingeführt wurden, wurde über mehrere Jahre hinweg im Vergleich zu einheimischen Stieleichenbeständen im Münsterland (Nordrhein-Westfalen, DE) untersucht (Gailing et al 2003, Wachter 2001). Dabei zeigten die kroatischen Provenienzen (*Quercus robur subsp. slavonica*) einen bis zu 30 Tage späteren Blattaustrieb als die einheimischen Bestände. Der Zusammenhang zwischen Herkunftsgebiet und Austrieb legt nahe, dass es sich um eine Anpassung an die klimatischen Bedingungen der Ursprungsregion handelt. Die slawonischen Provenienzen können durch ihr Austriebsverhalten, eine unterschiedliche Wuchsform (Gerad- und Wipfelschäftigkeit) und anhand von Chloroplasten(cp)-DNA-Varianten (cpDNA-Haplotypen) identifiziert werden, die in den natürlichen Beständen des Münsterlandes nicht auftreten, sondern in natürlichen Beständen auf wenige Regionen im Balkanraum beschränkt sind (Gailing et al 2003, Gailing et al 2007). Die Assoziation zwischen cpDNA-Haplotyp und Austriebsverhalten gilt allerdings nicht europaweit, da viele Haplotypen sehr weit verbreitet sind und sowohl früh- als auch spätreibende Bäume solche häufigen Typen tragen können (z.B. Kremer et al 2002).

#### Zwischenartliche Differenzierung und adaptive Genmarker

Es wird angenommen, dass sympatrische Arten, zwischen denen ein beträchtliches Mass an zwischenartlichem Genfluss beobachtet wird, eine geringe genetische Differenzierung an selektionsneutralen Genorten, aber eine sehr hohe Differenzierung an Genen aufweisen, die für adaptive Artunterschiede (z.B. Trockentoleranz, Blattaustrieb) verantwortlich sind («outlier»-Genorte oder «speciation genes»; Wu & Ting 2004). Solche seltenen «outlier»-Genorte mit starker zwischenartlicher Differenzierung wurden unter AFLP (Amplified Fragment Length Polymorphism)-Markern (Coart et al 2002, Mariette et al 2002), Isoenzymen (Finkeldey 2001, Gömöry 2000, Hertel & Degen 1998) und Kernmikrosatelliten (Curtu et al 2007, Muir & Schlöterer 2005, Scotti-Saintagne et al 2004b) bei der Eiche gefunden. Diese erhöhte genetische Differen-

<sup>1</sup> Evolution of trees as drivers of terrestrial biodiversity (www.evo-tree.org; 30.3.2010)



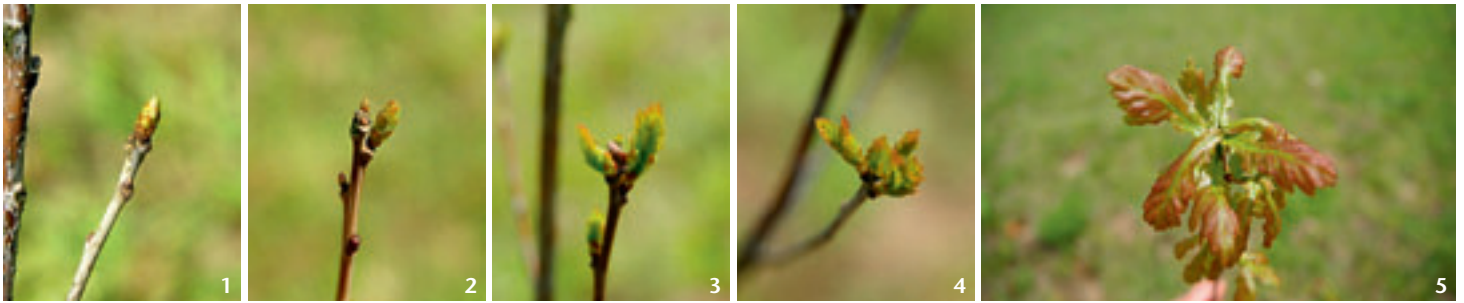


Abb 2 Variation im Austriebsstadium bei fünf Vollgeschwistern der *Quercus-robur* × *Q.-robur-subsp.-slavonica*-Nachkommenschaft.

zierung an einigen «undurchlässigen» Regionen des Genoms wird als das Resultat natürlicher Selektion gedeutet. Dagegen werden anscheinend grosse Teile des Genoms durch den zwischenartlichen Genfluss «homogenisiert» (Petit et al 2003, Scotti-Saintagne et al 2004b). Bei den «outlier»-Genorten könnte es sich also um die Gene handeln, die für adaptive zwischenartliche Unterschiede verantwortlich sind (Scotti-Saintagne et al 2004b). QTL-Marker für artunterscheidende Merkmale könnten in gemischten Eichenbeständen untersucht werden, in denen Genfluss zwischen nah verwandten Eichenarten mit unterschiedlicher ökologischer Amplitude nachgewiesen wurde (Curtu 2006). Ausserdem bieten neue Methoden der Hochdurchsatzgenomsequenzierung (z.B. Pyrosequenzierung) die Möglichkeit, eine sehr grosse Anzahl von Genen vergleichsweise kostengünstig bezüglich ihrer Differenzierung zwischen hybridisierenden Arten mit unterschiedlichen ökologischen Ansprüchen zu untersuchen. Auf diese Weise könnte allelische Variation in Genen gefunden werden, die eine Rolle bei der unterschiedlichen Anpassungsfähigkeit der Arten spielt. Die Assoziation der genetischen Variation in diesen Genen mit der Variation in adaptiven artunterscheidenden Merkmalen könnte mittels der QTL- und Assoziationskartierung überprüft werden.

### Genetische Kartierung

Genetische Karten wurden in  $F_1$ -Nachkommenschaften innerartlicher Kreuzungen von *Quercus robur* (Gailing 2008, Barrenche et al 1998, Saintagne et al 2004), unter anderem in einer Kreuzung zwischen *Q. robur* und *Q. robur subsp. slavonica* (Gailing 2008), und in zwischenartlichen *Quercus-robur* × *Q. petraea*-Nachkommenschaften erstellt (Bodenes et al, unveröffentlicht).

QTL-Kartierungen wurden für zwischen den Arten differenzierende Blattmerkmale (Gailing 2008, Saintagne et al 2004) und für potenziell adaptive Merkmale sowie Stomatadichte (Gailing et al 2008), Laubaustrieb (Gailing et al 2005, Scotti-Saintagne et al 2004a, Abbildung 2), Toleranz gegen Staunässe (Parelle et al 2007) und Wassernutzungseffizienz durchgeführt (Brendel et al 2008). Die Anzahl und die individuellen Effekte der QTL waren sehr unter-

schiedlich, abhängig von der Nachkommenschaft und dem untersuchten Merkmal (z.B. Kremer et al 2007). Für alle Merkmale zeigte sich eine polygene Vererbung. Faktoren, die sich negativ auf die Erkennung von QTL auswirken, sind zum Beispiel geringe Probenanzahlen (Beavis 1998) und eine geringe Erbllichkeit des Merkmals. Obwohl weniger als 200 Vollgeschwister für die QTL-Kartierung verwendet wurden, war die Ausprägung von QTL für den Laubaustrieb stabil in unterschiedlichen Umwelten und Nachkommenschaften (Gailing et al 2005, Scotti-Saintagne et al 2004a). Es konnten insgesamt zwölf QTL gefunden werden, von denen jeder nur einen geringen Anteil der gesamten phänotypischen Variation erklärte (Scotti-Saintagne et al 2004a). Die hohe Anzahl der QTL für dieses Merkmal deutet auf einen hohen Grad an Polymorphismus für die den Laubaustrieb kontrollierenden Gene innerhalb der Arten hin, der möglicherweise durch balancierende Selektion aufrechterhalten wird (Casasoli et al 2006, Kremer et al 2007). Ausserdem wurde eine beträchtliche innerartliche genetische Variation für blattmorphologische Merkmale (Gailing 2008, Saintagne et al 2004) und für die Stomatadichte als wichtiges adaptives Merkmal, um sich an wechselnde Konzentrationen von  $CO_2$  in der Atmosphäre und an unterschiedliche Wasserverfügbarkeit anzupassen, gefunden (Gailing et al 2008).

Während für die meisten Merkmale (z.B. Laubaustrieb, Blattmorphologie, Stomatadichte) eine polygene Vererbung, d.h. viele QTL mit individuell geringem Effekt auf den Phänotyp, nachgewiesen wurde (z.B. Gailing 2008, Saintagne et al 2004, Scotti-Saintagne et al 2004a), wurde ein Haupt-QTL für das Merkmal Wassernutzungseffizienz auf Kopplungsgruppe 11 in einer *Quercus robur* × *Q. robur*-Nachkommenschaft (Barrenche et al 1998, Saintagne et al 2004) in drei aufeinanderfolgenden Jahren kartiert, der jeweils mehr als 20% der phänotypischen Variation erklärte (Brendel et al 2008). Das Merkmal Wassernutzungseffizienz wird im Wesentlichen durch die Stomatadichte und durch die Lichtsensitivität der Stomata bestimmt und ist ein wichtiger adaptiver Artunterschied zwischen den Arten *Quercus robur* («geringe» Wassernutzungseffizienz) und *Q. petraea* («hohe» Wassernutzungseffizienz).



**Abb 3** *Quercus-robur* × *Q.-robur-subsp.-slavonica*-Vollgeschwisterfamilie (ca. 350  $F_1$ -Nachkommen) nahe der Abteilung für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung der Universität Göttingen. Die kontrollierten Kreuzungen wurden im Frühjahr 2003 durchgeführt (Gailing 2008).

### Nukleotiddiversität in Eichenpopulationen

Um Mutationen mit adaptiver Bedeutung in Kandidatengenomen zu identifizieren, wurde die Nukleotiddiversität in fünf natürlichen Eichenpopulationen entlang eines Höhengradienten in den französischen Pyrenäen untersucht (Vornam et al 2007). Der Grossteil der genetischen Variation wurde innerhalb der Populationen entlang des Höhengradienten gefunden, während die mittlere Differenzierung zwischen den Populationen sehr gering war. Jedoch war die Differenzierung für einige Kandidatengene und SNPs grösser als für selektionsneutrale Kernmikrosatelliten (Vornam et al, eingereicht). Diese Genorte könnten daher für die unterschiedliche Anpassung der Eichenpopulationen eine Rolle spielen. In den meisten der 20 untersuchten Genfragmente wurde ausreichend genetische Variation gefunden, um eine Assoziationskartierung durchführen zu können. Zugleich sollen die polymorphen Marker in einer *Q.-robur* × *Q.-robur-subsp.-slavonica*-Nachkommenschaft kartiert (Gailing et al 2008, Abbildung 3) werden, um eine Assoziation mit potenziell adaptiven Merkmalen wie dem Laubaustrieb oder mit der Wassernutzungseffizienz zu überprüfen.

### Ausblick

Immer mehr genomische Ressourcen stehen für Eichen zur Verfügung. So werden umfangreiche Sequenzierungen von Genen durchgeführt, die zu einem bestimmten Zeitpunkt, aus einem spezifischen Gewebe oder nach Umweltstress exprimiert

wurden. Solche EST (Expressed Sequence Tag)-Datenbanken wurden bei europäischen und nordamerikanischen Eichenarten und bei verwandten Gattungen der Fagaceen (*Castanea* und *Fagus*) erstellt und sequenziert.<sup>2</sup> Die vergleichende genetische Kartierung bei unterschiedlichen Arten erlaubt die Identifizierung stabiler genomischer Regionen (QTL), die in unterschiedlichen Umwelten und genetischen Hintergründen mit dem adaptiven Merkmal assoziiert sind. Durch die Verfügbarkeit entsprechender genetischer Marker ist sogar die vergleichende Kartierung zwischen entfernt verwandten Arten wie zwischen der vollständig sequenzierten Pappelart *Populus trichocarpa* und der Eiche möglich. Gene, die eine wichtige Rolle bei der lokalen genetischen Anpassung spielen, können auch bei sympatrisch vorkommenden und untereinander hybridisierenden Eichenarten identifiziert werden. Solche Genorte zeigen eine wesentlich höhere Differenzierung zwischen den Arten als selektionsneutrale DNA-Marker und könnten mit adaptiven Artunterschieden assoziiert sein, da diese Arten in demselben Bestand, aber auf unterschiedlichen Kleinstandorten wachsen (Curtu 2006). Tatsächlich scheint Selektion eine wichtige Rolle bei der Erhaltung der Artidentität in einem Bestand mit vier sympatrisch vorkommenden Eichenarten der Untergattung *Lepidobalanus* zu spielen, da die Anzahl von intermediären Typen (introgressive Hybriden) in der Generation der Altbäume wesentlich geringer ist als bei den Nachkommen (Curtu 2006). Feldversuche in kontrastierenden Umwelten könnten helfen, die genetische Kontrolle von wichtigen adaptiven Merkmalen und deren Rolle bei der Entwicklungs- respektive Überlebensfähigkeit im Sämlingsstadium zu untersuchen. ■

Eingereicht: 20. November 2009, akzeptiert (mit Review): 13. April 2010

### Dank

Die Untersuchungen wurden durch das EU-Exzellenznetzwerk «Evoltree» (Vertrag Nr. 016322), das Bundesministerium für Bildung und Forschung (GABI-DIGENFOR; BMBF 0313156) und den DAAD unterstützt.

<sup>2</sup> www.evoltree.org, www.fagaceae.org (30.3.2010)

### Literatur

- BARRENCHÉ T ET AL (1998)** A genetic linkage map of *Quercus robur* L. (pedunculate oak) based on RAPD, SCAR, microsatellite, minisatellite, isozyme and 5S rDNA markers. *Theor Appl Genet* 97: 1090–1103.
- BEAVIS WD (1998)** QTL analysis: power, precision, and accuracy, in: Paterson AH, editors. *Molecular dissection of complex traits*. Boca Raton: CRC press. pp. 145–162.

- BRENDEL O ET AL (2008)** Quantitative trait loci controlling water use efficiency and related traits in *Quercus robur* L. *Tree Genet Genomes* 4: 263–278.
- BRUNNER AM, BUSOV VB, STRAUSS SH (2004)** Poplar genome sequence: functional genomics in an ecologically dominant plant species. *Trends Plant Sci* 9: 49–56.
- CASASOLI M ET AL (2006)** Comparison of quantitative trait loci for adaptive traits between oak and chestnut based on an expressed sequence tag consensus map. *Genetics* 172: 533–546.
- COART E ET AL (2002)** AFLP markers demonstrate local genetic differentiation between two indigenous oak species *Quercus robur* L. and *Quercus petraea* (Matt.) Liebl in Flemish populations. *Theor Appl Genet* 105: 431–439.
- CURTU AL (2006)** Patterns of genetic variation and hybridization in a mixed oak (*Quercus* spp.) forest. Göttingen: Cuvillier. 159 p.
- CURTU AL, GAILING O, LEINEMANN L, FINKELDEY R (2007)** Genetic variation and differentiation within a natural community of five oak species (*Quercus* spp.). *Plant Biol* 9: 116–126.
- FINKELDEY R (2001)** Genetic variation of oaks (*Quercus* spp.) in Switzerland. 1. Allelic diversity and differentiation at isozyme gene loci. *For Genet* 8: 185–195.
- GAILING O (2008)** QTL analysis of leaf morphological characters in a *Quercus robur* full-sib family (*Q. robur* x *Q. robur* subsp. *slavonica*). *Plant Biol* 10: 624–634.
- GAILING O ET AL (2005)** Results on quantitative trait loci for flushing date in oaks can be transferred to different segregating progenies. *Plant Biol* 7: 516–525.
- GAILING O, LANGENFELD-HEYSER R, POLLE A, FINKELDEY R (2008)** QTL loci affecting stomatal density and growth in a *Quercus robur* progeny: implications for the adaptation to changing environments. *Glob Chang Biol* 14: 1934–1946.
- GAILING O ET AL (2003)** Charakterisierung verschiedener Ursprungsgebiete der Späteiche (*Quercus robur* L.) mit Hilfe von DNS-Markern aus dem Chloroplastengenom. *Allg Forst- Jagdztg* 174: 227–231.
- GAILING O ET AL (2007)** Characterization of different provenances of Slavonian pedunculate oaks (*Quercus robur* L.) in Münsterland (Germany) with chloroplast DNA markers: PCR-RFLPs and chloroplast microsatellites. *Allg Forst- Jagdztg* 178: 85–90.
- GELDERMANN H (1975)** Investigations on inheritance of quantitative characters in animals by gene markers I. *Methods. Theor Appl Genet* 46: 319–330.
- GÖMÖRY D (2000)** A gene encoding for a non-specific NAD-dependent dehydrogenase shows a strong differentiation between *Quercus robur* and *Quercus petraea*. *For Genet* 7: 167–170.
- GONZALEZ-MARTINEZ SC ET AL (2007)** Association genetics in *Pinus taeda* L. I. Wood property traits. *Genetics* 175: 399–409.
- GONZALEZ-MARTINEZ SC ET AL (2008)** Association genetics in *Pinus taeda* L. II. Carbon isotope discrimination. *Heredity* 101: 19–26.
- HAMRICK JL, GODT MJW (1996)** Effects of life-history traits on genetic diversity in plant species. *Phil Trans Royal Soc London B* 351: 1291–1298.
- HERTEL H, DEGEN B (1998)** Stieleiche von Traubeneiche mit Hilfe von Isoenzymanalysen sicher unterscheiden. *Allg Forstztg* 53: 246–247.
- INGVARSSON PK (2005)** Nucleotide polymorphism and linkage disequilibrium within and among natural populations of European Aspen (*Populus tremula* L., Salicaceae). *Genetics* 169: 945–953.
- KREMER A ET AL (2007)** Fagaceae Trees. In: Kole C, editor. Genome mapping and molecular breeding in plants. Forest trees. Berlin: Springer. pp. 161–187.
- KREMER A ET AL (2002)** Is there a correlation between chloroplastic and nuclear divergence, or what are the roles of history and selection on genetic diversity in European oaks? *For Ecol Manage* 156: 75–87.
- KRUTOVSKY KV, NEALE DB (2005)** Forest genomics and new molecular genetic approaches to measuring and conserving adaptive genetic diversity in forest trees. In: Geburek T, Turok J, editors. Conservation and management of forest genetic resources in Europe. Zvolen: Arbora. pp. 369–390.
- LEXER C ET AL (2005)** Genetics of species differences in the wild annual sunflowers, *Helianthus annuus* and *H. petiolaris*. *Genetics* 169: 2225–2239.
- MARIETTE S ET AL (2002)** Comparison of levels of genetic diversity detected with AFLP and microsatellite markers within and among mixed *Q. petraea* (Matt.) Liebl. and *Q. robur* L. stands. *Silvae Genet* 51: 72–79.
- MUIR G, SCHLÖTTERER C (2005)** Evidence for shared ancestral polymorphism rather than recurrent gene flow at microsatellite loci differentiating two hybridising oaks (*Quercus* spp.). *Mol Ecol* 14: 549–561.
- NEALE DB (2007)** Genomics to tree breeding and forest health. *Curr Opin Genet Dev* 17: 539–544.
- NEALE DB, SAVOLAINEN O (2004)** Association genetics of complex traits in conifers. *Trends Plant Sci* 9: 325–330.
- PARELLE J ET AL (2007)** Quantitative trait loci of tolerance to waterlogging in a European oak (*Quercus robur* L.): physiological relevance and temporal effect patterns. *Plant Cell Environ* 30: 422–434.
- PETIT RJ ET AL (2003)** Hybridization as a mechanism of invasion in oaks. *New Phytol* 161: 151–164.
- PLOMION C ET AL (2007)** Pines. In: Kole C, editor. Genome mapping and molecular breeding in plants. Forest Trees. Berlin: Springer. pp. 29–92.
- SAINTAGNE C ET AL (2004)** Distribution of genomic regions differentiating oak species assessed by QTL detection. *Heredity* 92: 20–30.
- SCOTTI-SAINTAGNE C ET AL (2004A)** Detection of quantitative trait loci controlling bud burst and height growth in *Quercus robur* L. *Theor Appl Genet* 109: 1648–1659.
- SCOTTI-SAINTAGNE C ET AL (2004B)** Genome scanning of interspecific differentiation between two closely related oak species (*Quercus robur* L. and *Q. petraea* (Matt.) Liebl.). *Genetics* 168: 1615–1626.
- TANKSLEY SD (1993)** Mapping polygenes. *Annu Rev Genet* 27: 205–233.
- THUMMA BR, NOLAN MR, EVANS R, MORAN GF (2005)** Polymorphisms in cinnamoyl CoA reductase (CCR) are associated with variation in microfibril angle in *Eucalyptus* spp. *Genetics* 171: 1257–1265.
- VORNAM B ET AL (2007)** Naturally occurring nucleotide diversity in candidate genes for forest tree adaptation: magnitude, distribution and association with quantitative trait variation. In: Gabi managing office. The German plant genome research program. Progress report 2004–2007. pp. 116–120. [www.gabi.de/client/media/3/gabi\\_progrep\\_ii\\_web.pdf](http://www.gabi.de/client/media/3/gabi_progrep_ii_web.pdf) (2.4.2010).



WACHTER H (2001) Untersuchungen zum Eichensterben in Nordrhein-Westfalen, Teil II (1951–2000). Arnsberg: Landesforstverwaltung Nordrhein-Westfalen, Schriftenreihe 13. 112 p.

WU CI, TING CT (2004) Genes and speciation. *Nat Rev Genet* 5: 114–122.

WU HX (2002) Study of early selection in tree breeding. 4. Efficiency of marker-aided early selection (MAES). *Silvae Genet* 51: 261–269.

## Erfassung der adaptiven genetischen Variation der Eiche im Hinblick auf den Klimawandel

Der vorhergesagte Klimawandel wird voraussichtlich erheblichen Einfluss auf unsere Wälder haben. Zum Beispiel werden höhere Jahresdurchschnittstemperaturen und längere Trockenphasen für unsere Breiten vorausgesagt. Um besser zu verstehen, wie sich Waldbäume an den Klimawandel anpassen, brauchen wir ein besseres Verständnis der genetischen Regulation der Schlüsselmerkmale, die mit der Toleranz gegenüber Trockenstress und erhöhten Temperaturen verknüpft sind.

Eichen (*Quercus* spp.) sind vorherrschend in vielen Waldökosystemen in Europa und in Nordamerika und zeigen eine breite ökologische Amplitude in klimatischer und edaphischer Hinsicht. Sie sind daher Modellbaumarten, an denen sich diese genetischen Prozesse der Anpassung von Waldbäumen an sich ändernde Umweltbedingungen untersuchen lassen. Da immer mehr genomische Ressourcen für die Eiche zur Verfügung stehen (z.B. cDNA-Bibliotheken, genetische Karten, genomische Bibliotheken), können potenzielle Gene für anpassungsrelevante Merkmale identifiziert und die funktionale Bedeutung von Mutationen in diesen Genen charakterisiert werden. Grundlage dieser Untersuchungen ist die Assoziierung genetischer Variation in Kandidatengen mit der Variation adaptiver Merkmale wie zum Beispiel phänologischer Merkmale oder Toleranz gegenüber Trockenstress. Solche Studien können in Vollgeschwisterfamilien nach kontrollierter Kreuzung als «Quantitative Trait Locus» (QTL)-Kartierung oder in natürlichen Populationen als Assoziationskartierung durchgeführt werden. Mithilfe der QTL-Kartierung wurde bereits eine Reihe von genomischen Regionen für wichtige adaptive Merkmale charakterisiert. Die Assoziationen mit diesen Merkmalen müssen allerdings noch in natürlichen Populationen überprüft werden. Zukünftige Untersuchungen werden zeigen, welche Rolle die genetische Variation in diesen Genen für die Anpassung von Waldbäumen an sich ändernde Umweltbedingungen spielt. Mit Feldversuchen könnte insbesondere untersucht werden, ob unterschiedliche Allele dieser Gene mit der Entwicklungs- respektive Überlebensfähigkeit im Keimlingsstadium und mit anderen fitnessrelevanten Merkmalen assoziiert sind.

## Description de la variation génétique adaptative du chêne en considération du changement climatique

Les changements climatiques annoncés auront selon toutes prévisions une influence considérable sur nos forêts. En effet, des températures annuelles moyennes plus élevées et des périodes de sécheresse plus étendues sont annoncées pour nos latitudes. Afin de mieux appréhender comment les arbres forestiers s'adaptent aux changements climatiques, nous devons mieux comprendre la régulation génétique des caractéristiques liées à la tolérance à la sécheresse et aux températures plus élevées.

Les chênes (*Quercus* spp.) sont prédominants dans nombre d'écosystèmes forestiers européens et nord-américains. Ils révèlent une large amplitude écologique au niveau climatique et édaphique. Pour ces raisons, ils constituent une essence modèle pour examiner les processus d'adaptation génétique des essences aux changements de leur environnement. Etant donné que de plus en plus de ressources génomiques concernant les chênes sont à disposition (par exemple: collections d'ADN complémentaire, cartes génétiques, collections génomiques), les gènes influençant potentiellement les caractéristiques d'adaptation peuvent être identifiés, et la signification fonctionnelle des mutations de ces gènes peut être décrite. L'association de la variation génétique dans les gènes présents avec la variation adaptative de certaines caractéristiques telles que les propriétés phénologiques ou la résistance à la sécheresse en forme la base. Ces études peuvent être conduites sous forme de cartographie QTL (Quantitative Trait Locus) dans des familles issues de croisements contrôlés ou de cartographie des associations dans des populations naturelles. Une série de régions génomiques pour d'importantes caractéristiques adaptatives ont déjà été identifiées à l'aide de cartes QTL. Les associations avec ces caractéristiques doivent toutefois encore être vérifiées dans des populations naturelles. Des recherches à venir devront démontrer le rôle de la variation génétique de ces gènes dans l'adaptation des essences forestières aux changements de leur environnement. Des essais dans des pépinières pourraient notamment établir si différents allèles de ces gènes sont associés, au stade de la plantule, à la capacité de développement ou de survie, ou à d'autres caractéristiques recherchées.