

Matthias Meyer

Trockenheitsreaktionen und  
holzanatomische Eigenschaften  
der Zitter-Pappel (*Populus tremula* L.)  
—  
Physiologie und QTL-Mapping

Heft **31**  
Juni 2010

Forstwissenschaftliche Beiträge Tharandt /  
Contributions to Forest Sciences

Dieser Band entspricht der gleichnamigen Dissertation des Autors.  
Tag des Rigorosums: 14.7.2009

Herausgeber: Prof. Dr. Andreas Roloff c/o Fachrichtung Forstwissenschaften, Tharandt  
Redaktion: Dr. Stephan Bonn  
Wiss. Beirat: Prof. Dr. Andreas W. Bitter  
Prof. Dr. Franz Makeschin  
Dr. Michael Vogel

Bezug über:

Institut für Dendrochronologie, Baumpflege und Gehölzmanagement Tharandt  
an der Technischen Universität Dresden  
Piener Str. 8  
01737 Tharandt  
Tel.: 035203-38 31205  
Fax: 035203-38 31218  
e-mail: dendro@forst.tu-dresden.de

und:

Verlag Eugen Ulmer  
Wollgrasweg 41  
70599 Stuttgart  
Tel.: 0711-4507-0  
Fax: 0711-4507-120  
e-mail: info@ulmer.de

Gefördert durch das Dendro-Institut Tharandt e.V. (DIT)

Manuskript-Eingang: 02.05.2010  
Manuskript-Annahme: 26.5.2010

**Bibliografische Information der Deutschen Nationalbibliothek**

Die Deutsche Nationalbibliothek verzeichnet diese Publikation in der Deutschen Nationalbibliografie; detaillierte bibliografische Daten sind im Internet über <http://dnb.d-nb.de> abrufbar.

ISBN 978-3-8001-5691-7  
ISSN 1434-8233

© 2010 Eugen Ulmer GmbH & Co., Stuttgart  
Druck: addprint AG Possendorf

## Inhaltsverzeichnis

### Abkürzungsverzeichnis

<b>1</b>	<b>Einleitung .....</b>	<b>1</b>
1.1	Biomasseproduktion in Kurzumtriebsplantagen .....	1
1.2	Problemstellung .....	2
1.3	Lösungsansätze (Stand der Wissenschaft und der Praxis) .....	5
1.3.1	Physiologische Untersuchung der Trockenheitstoleranz.....	5
1.3.1.1	Bäume im Boden-Pflanze-Atmosphäre-Kontinuum .....	5
1.3.1.2	Eigenschaften mit Bezug zur Trockenheitsreaktion.....	7
1.3.2	Die Europäische Zitter-Pappel ( <i>Populus tremula</i> L.).....	9
1.3.3	Genetische Kartierung von Quantitative Trait Loci (QTL).....	12
1.3.3.1	Quantitative Merkmale .....	12
1.3.3.2	Genetische Marker .....	12
1.3.3.3	Kartierungspopulation .....	13
1.3.3.4	Statistische Kopplungsanalyse .....	14
1.3.3.5	Markergestützte Selektion .....	16
1.4	Zielsetzung und Herangehensweise .....	17
<b>2</b>	<b>Material und Methoden .....</b>	<b>19</b>
2.1	Untersuchungspopulationen .....	19
2.1.1	Kartierungspopulation .....	19
2.1.2	Standortbedingungen für die Kartierungspopulation .....	19
2.1.3	Referenzkollektiv .....	22
2.2	Quantitative phänotypische Merkmale der Trockenheitstoleranz.....	23
2.2.1	Wuchsleistung .....	23
2.2.1.1	Radialzuwachs, Baumhöhe.....	23
2.2.1.2	Biomasseschätzung .....	24
2.2.2	Dendro-Isotopensignaturen $\delta^{13}\text{C}$ und $\delta^{18}\text{O}$ .....	25
2.2.2.1	Gewinnung von Holzproben aus Jahrringen .....	25
2.2.2.2	Zelluloseextraktion .....	25
2.2.2.3	Massenspektrometrie .....	26
2.2.3	Holzanatomie.....	27
2.2.3.1	Röntgen-Densitometrie .....	27
2.2.3.2	Faser- und Gefäßgliedlängen.....	28
2.2.3.3	Gefäßlumenquerschnittsfläche .....	29
2.2.3.4	Gefäßdichte .....	30
2.2.3.5	Potenziell Saftstrom leitender Querschnittsflächenanteil.....	30
2.2.3.6	Hydraulisch gewichteter Gefäßlumendurchmesser .....	30
2.2.4	Phänotypische Untersuchungen am Referenzkollektiv .....	31
2.2.5	Statistische Analyse phänotypischer Daten.....	31
2.2.5.1	Terminologie und Berechnung deskriptiver Maßzahlen .....	31
2.2.5.2	Datenverarbeitung .....	32
2.2.6	Ranking der Trockenheitstoleranz.....	32
2.3	DNA-Analysen .....	34
2.3.1	DNA-Extraktion .....	34
2.3.2	Fingerprints und Genotyping.....	34
2.3.2.1	Mikrosatelliten (SSR).....	34
2.3.2.2	AFLP .....	35

2.4	Genomkartierung.....	36
2.4.1	Evaluation der Daten.....	37
2.4.1.1	Markerklassifikation .....	37
2.4.1.2	Heterozygotiegrade .....	38
2.4.2	Qualitätsprüfung der genotypischen Daten.....	38
2.4.2.1	Abstammungsanalyse in der Kartierungspopulation .....	39
2.4.2.2	Absicherung gegen artifizielle Segregation .....	39
2.4.2.3	Test auf Segregationsdistorsion .....	39
2.4.3	Kopplungsanalyse .....	40
2.4.4	Konstruktion und Integration der parental Genkarten.....	41
2.4.5	Quantitative genetische Analyse; QTL-Kartierung .....	42
2.4.5.1	Kruskal-Wallis-Analyse.....	42
2.4.5.2	Interval Mapping.....	43
<b>3</b>	<b>Ergebnisse .....</b>	<b>45</b>
3.1	Gegenüberstellung der Juvenilitätstrends des Referenzkollektivs und der Kartierungspopulation.....	45
3.1.1	Juvenilitätstrends der Holzdichte .....	47
3.1.2	Juvenilitätstrends der Faserlänge .....	47
3.1.3	Juvenilitätstrends der Gefäßgliedlänge .....	48
3.1.4	Juvenilitätstrends des Radialzuwachses.....	48
3.2	Phänotypische Charakterisierung der Kartierungspopulation.....	49
3.2.1	Wuchsleistung .....	49
3.2.1.1	Radialzuwachs, Mark- und Rindendicke, Baumhöhe .....	49
3.2.1.2	Biomasseleistung.....	50
3.2.2	Dendro-Isotopensignaturen .....	52
3.2.2.1	$\delta^{13}\text{C}$ .....	52
3.2.2.2	$\delta^{18}\text{O}$ .....	53
3.2.3	Holzanatomie .....	54
3.2.3.1	Holzdichte .....	54
3.2.3.2	Faserlänge .....	56
3.2.3.3	Gefäßgliedlänge .....	58
3.2.4	Hydraulische Architektur .....	59
3.2.4.1	Gefäßlumenquerschnittsfläche.....	59
3.2.4.2	Gefäßdichte .....	62
3.2.4.3	Potenziell Saftstrom leitender Querschnittsflächenanteil .....	63
3.2.4.4	Hydraulisch gewichteter Gefäßlumendurchmesser.....	64
3.3	Trockenheitstoleranzranking.....	65
3.4	Genomkartierung.....	69
3.4.1	Markerdaten (Klassifikation, Beschreibung) .....	69
3.4.1.1	SSR-Marker.....	69
3.4.1.2	AFLP-Marker .....	71
3.4.1.3	Heterozygotiegrad .....	71
3.4.2	Datenqualität .....	71
3.4.2.1	Abstammungsanalyse und Reinheit der Kartierungspopulation.....	71
3.4.2.2	Markerloci mit möglicher artifizieller Segregation.....	73
3.4.2.3	Segregationsdistorsion .....	73
3.4.3	Kopplungsanalyse .....	75
3.4.4	Konstruktion und Integration der Genkarten .....	76
3.5	Gekoppelte Marker und Quantitative Trait Loci (QTL) für Eigenschaften der Trockenheitstoleranz.....	81

<b>4</b>	<b>Diskussion.....</b>	<b>90</b>
4.1	Trockenheitsreaktion von Aspe in der Juvenilitätsphase .....	90
4.1.1	Zusammenwirken von Trockenheit am Standort und Juvenilität.....	90
4.1.2	Auswirkungen von Trockenheit im Anbausystem Kurzumtriebsplantage.....	92
4.1.3	Jahringtrends als Trockenheitstoleranzweiser.....	94
4.2	Geeignete Untersuchungsparameter für Trockenheitstoleranz .....	94
4.2.1	Wuchsleistung als Trockenheitstoleranzweiser.....	94
4.2.1.1	Biomasse .....	94
4.2.1.2	Radialzuwachs, Rinde .....	97
4.2.2	Stabile Isotope .....	98
4.2.2.1	$\delta^{13}\text{C}$ .....	98
4.2.2.2	$\delta^{18}\text{O}$ .....	101
4.2.3	Holzeigenschaften und hydraulische Architektur .....	103
4.2.3.1	Röntgendensitometrische Holzdichte.....	103
4.2.3.2	Faserlänge.....	106
4.2.3.3	Gefäßgliedlänge.....	107
4.2.3.4	Gefäßlumenquerschnittsfläche .....	108
4.2.3.5	Gefäßdichte .....	110
4.2.3.6	Potenziell Saftstrom leitender Querschnittsflächenanteil.....	111
4.2.3.7	Hydraulisch gewichteter Gefäßlumendurchmesser.....	112
4.2.4	Zusammenfassung zur Eignung physiologischer Größen .....	113
4.2.4.1	Baum 29 .....	113
4.2.4.2	Merkmalskombinationen.....	113
4.3	Bewertung des Trockenheitstoleranzrankings.....	115
4.3.1	Drought-Tolerance-Index nach FERNANDEZ (1992) .....	115
4.3.2	Versuch einer Indizierung unter Einbeziehung physiologischer Angepasstheit an Trockenheit .....	116
4.4	Genetische Kopplungsanalysen und QTL-Mapping am Genom der Aspe .....	120
4.4.1	Genomkartierung für die parentalen Aspen .....	120
4.4.1.1	Effizienz der Markeranalysen.....	120
4.4.1.2	Abstammungsanalyse .....	122
4.4.1.3	Artifizielle Segregation .....	123
4.4.1.4	Genomabdeckung .....	123
4.4.1.5	Integration .....	125
4.4.1.6	Segregationsdistorsion.....	126
4.4.2	QTL .....	128
4.4.2.1	Teststärke.....	128
4.4.2.2	Signifikanzgrenzen .....	130
4.4.2.3	Ko-Lokalisation und Pleiotropie von wachstumsbezogenen QTL.....	131
4.4.2.4	QTL-Effekt im Verlauf mehrerer Jahre.....	132
4.4.3	Zusammenfassung zur QTL-Kartierung .....	134
<b>5</b>	<b>Ausblick.....</b>	<b>135</b>
<b>6</b>	<b>Zusammenfassung .....</b>	<b>138</b>
<b>7</b>	<b>Summary .....</b>	<b>143</b>
<b>8</b>	<b>Literaturverzeichnis .....</b>	<b>148</b>

**Danksagung**

**Anhang**

## 6 Zusammenfassung

Holz aus Kurzumtriebsplantagen (KUP) mit Pappeln (*Populus* spp.) kann eine bedeutende Rolle im Mix der Bioenergieressourcen in Deutschland spielen. Wegen des geringen Energieinput- zu -output-Verhältnisses bietet die KUP-Bewirtschaftung im Vergleich zu agrarischen Landnutzungsformen mit einjährigen Kulturen bessere Chancen für eine nachhaltige, ökologisch sinnvolle Produktion von Biomasse. Das Erreichen wirtschaftlich zufriedenstellender Ergebnisse mit KUP ist jedoch auf den meisten potenziellen Anbauflächen durch hohe Ansprüche an die Wasserversorgung erschwert. Hohe Produktivitätsraten der Pappeln sind an einen hohen Wasserverbrauch gebunden. Darüber hinaus führen viele Trockenheitsanpassungen zu deutlichen Ertragsrückgängen. Mit kombinierten physiologischen und genetischen Untersuchungen an einer F1-Vollgeschwister-Kartierungspopulation der Europäischen Zitter-Pappel (Aspe, *Populus tremula* L.) wurden mögliche Wege zu einer züchterischen Verbesserung der Trockenheitstoleranz von Pappeln für den KUP-Anbau erörtert. Neben wuchsleistungsbezogenen Größen (Biomassegesamtleistung (BM), Biomassezuwachs ( $i_{BM}$ ), Radialzuwachs ( $i_r$ ), Baumhöhe (h)) wurden physiologisch-holzanatomische Eigenschaften untersucht, die retrospektiv anhand der Jahrringe messbar sind und zur nicht direkt messbaren Eigenschaft der Trockenheitstoleranz in einer Beziehung stehen. Diese waren die Kohlenstoff- und Sauerstoffisotopensignatur ( $\delta^{13}C$ ,  $\delta^{18}O$ ), die Faser- und Gefäßgliedlänge (FL, GL), die Gefäßlumenquerschnittsfläche ( $A_G$ ), die Gefäßdichte (GD), der potenziell Saftstrom leitende Querschnittsflächenanteil (LQ), der hydraulisch gewichtete Gefäßlumendurchmesser ( $D_h$ ) und die röntgendensitometrische Holzdichte (RD). Die Untersuchungen wurden an den erstangelegten sechs Jahrringen (1998-2003) durchgeführt.

Regionaltypische Juvenilitätstrends von RD, FL, GL und  $i_r$  wurden anhand eines zweiten, für das östliche Deutschland repräsentativen Aspen-Kollektivs von Bäumen aus natürlicher Sukzession ermittelt (Referenzkollektiv). Diese Bäume sind hauptsächlich als Wurzelsprosse mit Subventionierung durch den Mutterorganismus entstanden. Im Vergleich zu den regionaltypischen Trends zeigte die F1-Kartierungspopulation eine starke Abweichung in den ersten drei Jahrringen, bedingt durch Trockenheitsanpassungen nach dem Verpflanzen. Dazu führte sehr wahrscheinlich die zunächst bevorzugte Entwicklung eines standortangepassten Wurzelsystems. Danach blieben die Juvenilitätstrends der FL und GL sowie des  $i_r$  dauerhaft unter dem regionaltypischen Niveau. Folgende Schlüsse wurden aus diesen Ergebnissen gezogen:

Die Effekte der Juvenilität und der Trockenheit überlagern sich beim Anbau von Aspen in

KUP. Es wird ersichtlich, dass die ersten Jahre nach dem Verpflanzen und während der Wurzelentwicklung eine kritische Phase für den KUP-Anbau der Aspen darstellen.

Eine strengere Trockenheitstoleranzauslese in der Baumschule kann ein zusätzliches Mittel sein, um hohen Ausfällen beim Anbau auf Flächen mit defizitärer Wasserversorgung zuvorzukommen.

Die Verläufe der Juvenilitätstrends der physiologisch-holzanatomischen Eigenschaften von Populationen bzw. Genotypen enthalten Informationen über deren Trockenheitstoleranzunterschiede.

In den Trendverläufen der Kartierungspopulationen heben sich die Trockenvegetationsperioden 2000 und 2003 ab. Letztere war neben einer extremen Sommerdürre von einer ungewöhnlich guten Grundwasserversorgung infolge des Jahrhunderthochwassers von 2002 geprägt, so dass sich nur eine starke Saugspannung durch das extrem negative Wasserpotenzial der Atmosphäre aufbaute, ohne dass gleichzeitig auch ein extrem negatives Bodenwasserpotenzial vorherrschte. Das Jahr 2000, ebenfalls ein Trockenjahr, war das durchschnittlich wärmste der Wuchsjahre. Der Jahresniederschlag war vergleichsweise gering. Es herrschte keine so außergewöhnlich gute Grundwasserversorgung wie im Jahr 2003. Alle untersuchten phänotypischen Eigenschaften der F1-Kartierungspopulation zeigten im Jahr 2000 eine starke trockenstressbedingte Abweichung von den Juvenilitätstrends. Der  $i_r$  und die GL erreichten ihren niedrigsten Jahrringwert. Dagegen wichen im Jahr 2003 nur GL und RD nachweisbar von ihren Juvenilitätstrends ab. Die GL sank leicht und die RD nahm zu. Die höhere RD verbesserte den Schutz vor Embolien. Für  $\delta^{13}\text{C}$  und  $\delta^{18}\text{O}$  war gegenüber 2002 ein signifikanter Abfall bzw. ein leichter, jedoch signifikanter Anstieg zu erkennen. Der gesunkene  $\delta^{13}\text{C}$ -Wert repräsentiert eine abnehmende Wassernutzungseffizienz der Kartierungspopulation. Die Sauerstoffisotopensignatur  $\delta^{18}\text{O}$  zeigt durch ihre Zunahme eine Steigerung der Transpiration an.

Die übrigen Größen (FL,  $A_G$ , LQ,  $D_h$ ) folgten ihren Juvenilitätstrends und stiegen an. Die GD der F1-Kartierungspopulation nahm eine Sonderrolle ein. Es war kein klarer Juvenilitätstrend zu erkennen und die GD nahm in beiden Trockenjahren leicht ab. Dies widersprach Beobachtungen aus der Literatur über einen GD-Anstieg bei geringerer Wasserverfügbarkeit. Aus diesem Grund konnte die Trockenheitsreaktion der jungen Bäume nicht anhand der GD erklärt werden.

Eine deutliche Linkssteilheit der Größen BM und  $i_{BM}$  war zu verzeichnen. Das bedeutet, dass nur wenige der untersuchten Bäume sehr wüchsig waren und so das Ziel der Trockenheitstoleranz im engeren Sinne erfüllten. Mit einer BM von 3,7 kg (mittels Biomassefunktion geschätzt) war der Baum 29 der trockenheitstoleranteste Genotyp. Er verband

seinen im Vergleich zur übrigen Kartierungspopulation hohen Ertrag (flächenbezogen ungefähr  $5,9 \text{ t atro} / (\text{ha} \cdot \text{a})$ ) mit einer sehr hohen Wassernutzungseffizienz, was durch sowohl im Jahrring 2002 als auch 2003 höher liegende  $\delta^{13}\text{C}$ -Werte erkennbar wurde. Außerdem vermochte er aufgrund einer hohen  $A_G$  den Saftstrom effizient zu leiten, wobei die RD etwa dem populationsspezifischen Mittel entsprach. Somit zeigte dieser Baum ein gut ausgewogenes Verhältnis zwischen Effizienz und Sicherheit der Saftstromleitung. Darüber hinaus hatte er in allen Jahren einen hohen LQ.

Korrelationsuntersuchungen für die Beziehungen zwischen den Jahrringdatensätzen von physiologisch-holzanatomischen Größen 2000 bzw. 2003 (Trockenjahre) und der BM ergaben geringe bis mittlere positive Korrelationen ( $0,277 < r_s < 0,563$ ) für  $A_G / \text{BM}$  und  $D_h / \text{BM}$ . Für die FL, die GL und den LQ ergaben sich nur für die Jahrringdatensätze 2003 mittlere positive Korrelationen mit der BM. Die Jahrringdatensätze 2002 und 2003 der  $\delta^{13}\text{C}$ -Werte korrelierten schwach positiv mit der BM. Die RD der Jahrringe 2000 und 2003 zeigte dagegen keine signifikante Korrelation mit der BM.

Folgende Schlüsse wurden aus den Ergebnissen zur Physiologie gezogen:

Die untersuchten physiologisch-holzanatomischen Größen reagierten im Jahr 2003 unterschiedlich sensibel auf das extrem negative atmosphärische Wasserpotenzial, bei guter Wasserverfügbarkeit im Boden. RD und GL waren dem Wasserpotenzial der Luft gegenüber sensibler als andere untersuchte Größen.

Trockenheitstolerante Aspen zeichnen sich durch eine weit überdurchschnittliche BM bzw. durch entsprechende Radialzuwächse in Verbindung mit einer überdurchschnittlichen Wassernutzungseffizienz (angezeigt durch hohe  $\delta^{13}\text{C}$ -Werte) aus. Daneben bietet ihr Xylem die Möglichkeit zur effizienten Saftstromleitung (angezeigt durch eine große  $A_G$ ) bei gleichzeitig höchstmöglichem Schutz vor Embolien durch eine zumindest in der Höhe des Populationsmittels liegende RD.

Ein höherer  $\delta^{13}\text{C}$ -Wert bzw. eine damit verbundene höhere Wassernutzungseffizienz ist nicht zwangsläufig mit einem geringeren Ertrag verbunden. Vielmehr gibt es Genotypen, die eine hohe Wassernutzungseffizienz mit einer hohen BM verbinden und deshalb langfristig auf trockeneren Standorten mehr Biomasse produzieren können. Deshalb ist  $\delta^{13}\text{C}$  ein guter Weiser zur Unterscheidung der Trockenheitstoleranz von Aspen.

Außer der BM unter trockenen Bedingungen kann keine der untersuchten Eigenschaften als alleiniger Trockenheitstoleranzweiser empfohlen werden. Zu einer Trockenheitstoleranzbewertung sollten Merkmalspaare verwendet werden, von denen eines positiv mit dem Ertrag korreliert ist und das andere eine Trockenheitsanpassung verkörpert. Dadurch



werden immer sowohl das primäre Zuchtziel eines höchstmöglichen Ertrages als auch eine bessere Trockenheitsangepasstheit berücksichtigt.

Zu einem Ranking der Trockenheitstoleranz in den Jahren 2000 und 2003 wurde der Drought Tolerance Index (DTI, FERNANDEZ 1992) herangezogen. Dieser Index ist auf die Bewertung einjähriger Kulturpflanzen ausgerichtet. Dabei wird der Ertrag unter Trockenheit im Vergleich zum potenziellen Ertrag der Kultur bei optimaler Wasserversorgung evaluiert. Für die vorgelegte Arbeit wurde der DTI für eine Bewertung der Radialzuwächse in Trockenjahren im Vergleich zu den korrespondierenden, den Juvenilitätstrends nach zu erwartenden Radialzuwächsen in den Trockenjahren angepasst. Der Baum 29 wurde sowohl 2000 als auch 2003 als der trockenheitstoleranteste Genotyp eingestuft. Weil in den DTI nur ertragsbezogene Größen, jedoch keine physiologischen Größen einfließen konnten und die für die DTI-Indizierung benötigten potenziellen Ertragswerte ohne Trockenheits Einfluss nur auf Schätzungen beruhten, wurde ein Versuch zu einer weiteren Indizierung unternommen. Dabei wurden die beiden Merkmalspaare  $BM / \delta^{13}C$  und  $A_G / RD$  einbezogen und zu einem Indexwert verknüpft. Dieser Index wurde Trockenheitstoleranzindex (TTI) genannt. Auch anhand des TTI wurde der Baum 29 als trockenheitstolerantester Genotyp eingestuft. Die nachfolgenden Bäume gehörten auch im DTI-Ranking zu den besser bewerteten Genotypen. Jedoch kam es demgegenüber im TTI-Ranking zu Umordnungen. Jene Bäume, die nur einen gering überdurchschnittlichen Ertrag zeigten, jedoch eine überdurchschnittliche RD und einen weit überdurchschnittlichen  $\delta^{13}C$ -Wert aufwiesen, erhielten einen besseren TTI-Rang als bei der DTI-Bewertung. Die Ergebnisse zeigten, dass mit beiden Indizierungen ein Ranking der Genotypen nach ihrer Trockenheitstoleranz möglich war. Dabei wurden in beiden Fällen tendenziell jene Bäume besser platziert, die einen hohen Zuwachs aufwiesen. Die Rankings tragen einen vorläufigen Charakter. Sie wurden versuchsweise in nur einer Population genutzt und bedürfen weiterer Validierung in anderen Versuchspopulationen.

Als Grundlage für das QTL-Mapping wurden der Pseudo-Testcross-Mapping-Strategie (GRATTAPAGLIA & SEDEROFF 1994) folgend, genetische Kopplungskarten für die Genome beider Elternbäume der F1-Kartierungspopulation konstruiert. Ein LOD von 4,0 wurde als Schwellenwert für Kopplung angewandt. Dabei wurden nach Ausschluss von Individuen mit einer nachweislich anderen Abstammung als vom Pollenelter nur 74 Individuen der Kartierungspopulation verwendet. In keiner der Kartierungen wird eine Kopplungsgruppenzahl von 19 erreicht, die der Anzahl des haploiden Chromosomensatzes von Pappeln entspricht. Die maternale Karte (*P. tremula*, „Schandau 4“) enthielt 30 Kopplungsgruppen und acht Doublets. Insgesamt waren auf diesen Gruppen 157 Marker

(144 AFLP, 13 SSR) platziert. Die paternale Karte (*P. tremula*, „Lichtenhain 1“) setzte sich aus 21 Kopplungsgruppen und 14 Doublets zusammen, die gemeinsam 148 Marker (132 AFLP, 16 SSR) beherbergten. Die maternalen Kopplungsgruppen deckten 1.369 cM ab, die Doublets zusätzlich 176 cM. Die paternale Karte überspannte eine Länge von 1.079 cM (Doublets 225 cM). Jeweils ein Viertel der polymorphen Marker des maternalen und des paternalen Datensatzes blieb unkartiert. Die hohen Zahlen an Kopplungsgruppen, Doublets und unkartierten Markern zeigten eine geringe Genomabdeckung an. Eine Consensus-Kartierung erbrachte keine Verbesserung der Genomabdeckung, da die Integration der maternalen und paternalen Kopplungsgruppen durch das Vorhandensein nur weniger Ankermarker erschwert war.

Die parentalen Karten wurden zum QTL-Mapping für die untersuchten physiologisch-holzanatomischen Eigenschaften herangezogen, welche die Trockenheitstoleranz beschreiben.

Es wurden sowohl Einzelmarker-Analysen mit der Kruskal-Wallis-Teststatistik als auch das Interval Mapping angewandt. Bedingt durch die geringe Genomabdeckung der parentalen Genkarten und eine vergleichsweise geringe Individuenzahl war die statistische Teststärke des hier durchgeführten QTL-Mappings begrenzt. So konnten maximal zwei Bereiche mit QTL-Effekten für ein phänotypisches Jahrringmerkmal kartiert werden. Durch Pleiotropie von QTL, d. h. durch gleichzeitige Effekte eines QTL auf mehrere phänotypische Eigenschaften, reduzierte sich die Zahl der detektierten QTL-Bereiche.

Ein QTL-Bereich wurde auf der Kopplungsgruppe 1 der maternalen Karte detektiert. Er ist dem Chromosom I des Pappelgenoms zuzuordnen und hatte einen pleiotropen Effekt auf wachstumsbezogene QTL. Die LOD-Signifikanz der Effekte dieses QTL auf den Radialzuwachs entwickelte sich mit dem Alter der Bäume steigend. Daraus konnte gefolgert werden, dass die Effekte dieses QTL auf den Radialzuwachs in den verschiedenen Jahren der Juvenilitätsphase unterschiedlich stark ausgeprägt waren.

Eines der 29 QTL, die auf der paternalen Karte detektiert worden sind, überschritt die genomweit gültige LOD-Signifikanzgrenze von 3,0. Alle übrigen QTL-Bereiche wurden bei einer kopplungsgruppenweit gültigen Signifikanzschwelle von 2,0 detektiert. Auf der maternalen Karte waren es zwölf von 52 QTL, die den LOD-Wert von 3,0 überschritten.

Insgesamt können die Ergebnisse des QTL-Mappings nur als vorläufig betrachtet werden. Eine Verifizierung der Ergebnisse bedarf einer besseren Genomabdeckung der genetischen Kopplungskarten sowie einer besseren Kartenabsättigung mit Markern. Dabei sind bevorzugt SSR-Marker zu wählen, da diese besser für vergleichende Studien sowohl zwischen den Elterngenomen als auch mit anderen Pappelarten als Ankermarker fungieren können.

## 7 Summary

Wood from short rotation coppices (SRC) or plantations with poplars (*Populus* spp.) is able to make significant contributions to the mix of bio-energy sources in Germany. Due to a very low energy-input to energy-output ratio, SRC management provides a better opportunity for a sustainable and ecologically expedient production of biomass, as compared with other agrarian land use systems utilising annual crops. However, economically satisfying yield is impeded on most potential acreage by high water demand. High productivity of poplars depends on high water consumption. Furthermore, many drought adaptations result in a considerable decrease in yield. On the basis of combined genetic and physiological investigations of an F1 full-sib trembling aspen mapping family (European aspen, *Populus tremula* L.), possible strategies for improving the drought tolerance of poplars for SRC-cropping were discussed. Beyond growth related traits (total biomass yield (BM), biomass increment ( $i_{BM}$ ), radial increment ( $i_r$ ), tree height (h)), physio-anatomical wood traits were investigated, which are retrospectively measurable within the tree-ring archive, and which are related to the non-measurable trait of drought tolerance. These traits were the carbon and oxygen isotope signatures ( $\delta^{13}C$ ,  $\delta^{18}O$ ), the fibre and vessel element length (FL, GL), the vessel lumen cross-sectional area ( $A_G$ ), the vessel density (GD), the potentially conductive cross-sectional area (LQ), the hydraulically weighted vessel lumen diameter ( $D_h$ ) and the wood density (RD, determined X-ray densitometrically). The investigations were carried out on the first six annual tree-rings (1998-2003).

Regionally representative juvenile trends of RD, FL, GL and  $i_r$  were determined using a second collective of aspens consisting of trees from areas with natural succession in the eastern part of Germany (reference collective). These trees predominantly arose from root sprouts, which were subsidized by the organism of origin. Compared with the regionally representative trends, the F1 mapping population showed a strong deviation within the first three annual tree-rings due to post-planting water deficit adaptations. Most probably the privileged development of a site-adapted root system was the reason for that. After that period, the juvenile trends of FL and GL as well as  $i_r$  permanently remained on a level beyond the regionally representative level. The following conclusions were drawn with respect to these results:

In SRC the effects of juvenility and water deficits interfere with each other in aspen.

It appears that the first years after planting in the field and during the time of root development are a critical period for SRC-cultivation of aspen.

A more stringent selection for a better water deficit tolerance in the tree nursery can be an additional measure to reduce losses of SCR crops on acreage with water deficits / unfavourable water conditions.

The shape of the juvenile trends of physio-anatomical wood traits of populations (or genotypes) provides information about its water deficit tolerance.

The dry vegetation periods of 2000 and 2003 stand out in the shape of the trends of the mapping population. The latter period was characterised by an extreme summer drought in combination with an uncommonly good ground water supply following the big river Elbe flood of 2002. These conditions brought about strong negative water tension resulting from the extremely negative water potential of the atmosphere but no extremely negative soil-water potentials. The year 2000, also a dry year, showed the highest mean temperature of all investigated growth years. Its annual precipitation was comparatively low. No such uncommonly good ground water supply was evident as compared to the year of 2003. Resulting from drought stress, all investigated phenotypical traits of the F1 mapping population showed a pronounced deviation from the juvenile trends. The  $i_r$  and the GL attained its lowest mean annual values. Conversely, in 2003 only GL and RD showed detectable deviations from their juvenile trends. The GL slightly decreased and the RD increased. The higher RD resulted in increased protection against air embolism. For  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{18}\text{O}$  a significant decrease and, respectively, a slight but significant increase were evident as compared with 2002. The lower  $\delta^{13}\text{C}$  value indicated a decreasing efficiency in water use by the mapping population. The increased oxygen isotope signature  $\delta^{18}\text{O}$  indicates an increase in transpiration.

The other traits (FL,  $A_G$ , LQ,  $D_h$ ) followed its juvenile trends and increased. The GD of the F1 mapping population played a special part. No clear juvenile trend was evident and the GD decreased slightly in both drought years. This is inconsistent with results from literature that report an increase in GD under lower water availability. For this reason, the drought reaction of the young trees could not be explained with the help of GD.

A strongly right-skewed distribution of the traits BM and  $i_{\text{BM}}$  was detectable. This means that only a small proportion of the investigated trees were highly yielding and thereby met the goal of water deficit tolerance in the narrow sense. Tree no. 29 was the most drought tolerant genotype with a BM of 3.7 kg (estimated using a biomass function). In comparison to the remainder of the mapping population, the tree combined its high yield (calculated per area at approximately 5.9 t oven-dry / [ha\*y]) with very high water-use efficiency; this was shown by higher  $\delta^{13}\text{C}$  values in its tree-rings of 2002 as well those of 2003. Furthermore, based on a high  $A_G$ , it was able to transport the xylem sap very efficiently; parallel to

this the RD was near the population mean. Therefore, this tree showed a well balanced relationship between efficiency and safety in xylem sap conduction. Moreover, this tree had a high LQ in all investigated years.

Investigation of the correlation between the annual tree-ring data-sets of physio-anatomical wood traits of 2000 or 2003 (dry years) and BM resulted in weak or medium positive correlations ( $0,277 < r_s < 0,563$ ) for  $A_G / BM$  and  $D_h / BM$ . Concerning the FL, the GL and the LQ, only for the data-sets of 2003 were medium positive correlations with BM evident. The annual tree-ring data-sets of 2002 and 2003 for  $\delta^{13}C$  were weakly positive correlated with BM. In contrast to this the RD of the annual tree-rings of 2000 and 2003 showed no significant correlation with the BM.

The following conclusions were drawn with respect to the results of the physiological investigations:

In 2003 the investigated physio-anatomical wood traits showed a different sensitivity in their reaction to the extremely negative atmospheric water potential that was combined with good water availability in the soil. The RD and the GL were more sensitive to the atmospheric water potential than other investigated traits.

Water-deficit tolerant aspen stand out due to a BM far above average, or due to an above average radial increment, in combination with an above average water-use efficiency (as indicated by high  $\delta^{13}C$  values). Moreover, its xylem provides the opportunity for efficient sap conduction (indicated by a large  $A_G$ ) in combination with the highest possible protection against embolisms as indicated by a wood density that is at least at the level of the population mean value of RD.

A higher  $\delta^{13}C$  value, that is a higher water-use efficiency, does not necessarily result in higher yield. Rather, there are a few genotypes that combine high water-use efficiency with high BM and, hence, they are more productive on dryer sites in the long term. Therefore  $\delta^{13}C$  is a good proxy for the determination of drought tolerance of aspen trees.

Aside from BM under dry conditions, no other traits that were investigated can be recommended as a stand-alone proxy for water deficit tolerance. For a water deficit tolerance evaluation, pairs of traits should be used, of which one trait is positively correlated with yield and the other represents a water deficit adaptation. Both the primary breeding goal of the highest possible yield as well as a better water deficit tolerance will always be considered in this context.

The Drought Tolerance Index (DTI, FERNANDEZ 1992) was used as a ranking system for water deficit tolerance. This index is focused on the appraisal of annual crops. It is based on evaluation of the crop-yield under drought in comparison to the potential for yield under

optimum water supply conditions. For the present work, the DTI was adjusted for assessment of observed radial increment values in a drought year in comparison to its corresponding potential radial increments that were derived from the tree-specific juvenile trends. Tree 29 was ranked as the most water-deficit-tolerant genotype in 2000 as well as in 2003. The author attempted to develop another index, since the DTI involves only yield related traits and the yield potential values required for DTI indexing could only be estimated, not measured. The two pairs of traits  $BM / \delta^{13}C$  and  $A_G / RD$  were used and combined in an index value. This index was named Trockenheitstoleranzindex (TTI, German for 'drought tolerance index'). Also using the TTI, the tree 29 was ranked as the most drought tolerant. The genotypes in the subsequent ranks also ranked better using the DTI. However, the order of the genotypes was somewhat altered using the TTI. Those trees that indicated a yield slightly above the average and exhibited an above-average RD in combination with a well-above-average  $\delta^{13}C$  value, received a better ranking with the TTI than with the DTI. These results demonstrated that a genotype ranking according to the water deficit tolerance was possible with both indices. In both cases, the higher yielding trees tended to rank better. The rankings have tentative character. They were used in only one population and need further proof in other trial populations.

As a basis for the QTL-mapping approach, genetic linkage maps were constructed for genomes of both parents of the F1 mapping population following the Pseudo-Testcross-Mapping-Strategy (GRATTAPAGLIA & SEDEROFF 1994). An LOD threshold of 4.0 was chosen to declare genetic linkage. After the exclusion of individuals with demonstrably differentiated parentage, only 74 individuals from the mapping population were retained. No map construction resulted in a number of linkage groups of 19, which corresponds to the haploid chromosome number of the genus *Populus*. The maternal map (*P. tremula*, „Schandau 4“) harboured 30 linkage groups and eight doublets. A total of 157 markers (144 AFLP, 13 SSR) was placed in linkage groups. The paternal map (*P. tremula*, „Lichtenhain 1“) consisted of 21 linkage groups and 14 doublets, which altogether harboured 148 markers (132 AFLP, 16 SSR). The maternal linkage groups covered 1,369 cM and the doublets an additional 176 cM. The paternal map spanned 1,079 cM (Doublets 225 cM). In each case, one-fourth of the polymorphic markers of the maternal and the paternal data-sets was not mapped. The high number of linkage groups, doublets and unmapped markers indicated low genome coverage of the maps. A consensus map did not result in better map coverage, because the integration of the maternal with the paternal linkage groups was impeded by a low number of anchor markers available. The parental maps

---

were used for the mapping of QTL for physio-anatomical wood traits which reflect the water deficit tolerance.

Single marker analyses with the Kruskal-Wallis statistic as well as Interval Mapping were applied. The statistic power of the QTL mapping presented here remained limited due to the relatively low genome coverage of the parental linkage maps and the relatively low number of individuals. Hence, a maximum of two intervals having QTL effects on a phenotypical annual tree-ring trait were mapped. Due to pleiotropic effects of QTLs (parallel effects of a QTL on several phenotypical traits), the final number of detected QTL intervals had to be reduced.

One QTL-interval was mapped on linkage group 1 of the maternal map. It refers to the chromosome 1 of the *Populus* genome and had a pleiotropic effect on growth related traits. The LOD-significance of the effects of this QTL on the radial increment increased with the age of the trees. It can be concluded that in different years the effects of the QTL on the radial increment differed in their intensity.

One of the 29 QTL that were detected on the paternal map exceeded the genome-wide LOD significance threshold of 3.0. All other QTL intervals were detected at a linkage-group-specific LOD threshold of 2.0. Twelve of 52 QTL on the maternal map exceeded the LOD threshold of 3.0. The results of the QTL mapping approach revealed preliminary results. A verification of these results requires a better map saturation with markers. Preferentially, SSR markers should be used since they are better suited as anchor markers for both comparative genome studies between the parental genomes as well as between different poplar species.

Forstwissenschaftliche Beiträge Tharandt /  
Contributions to Forest Sciences

- |           |   |                   |
|-----------|---|-------------------|
| <b>1</b>  | (1997) A. Roloff/ K. Klugmann<br>Ursachen und Dynamik von Eichen-Zweigabsprüngen<br>97 S.   | 5,00 €            |
| <b>2</b>  | (1998) D. Krabel<br>Mikroanalytische Untersuchungen zur Physiologie des Baumkambiums<br>von <i>Thuja occidentalis</i> L. und <i>Fagus sylvatica</i> L.<br>96 S.                             | 5,00 €            |
| <b>3</b>  | (1998) S. Bonn<br>Dendroökologische Untersuchung der Konkurrenzdynamik in<br>Buchen/Eichen-Mischbeständen und zu erwartende Modifikationen<br>durch Klimaänderungen<br>226 S.               | 12,50 €           |
| <b>4</b>  | (1998) W. Nebe/ A. Roloff/ M. Vogel (Hrsg.)<br>Untersuchung von Waldökosystemen im Erzgebirge als Grundlage<br>für einen ökologisch begründeten Waldumbau<br>255 S.                         | 15,00 €           |
| <b>5</b>  | (1999) R. Kießner<br>Ein auf Strahlungsmessungen basierendes Verfahren zur Bestimmung<br>des Blattflächenindex und zur Charakterisierung der Überschirmung<br>in Fichtenbeständen<br>192 S. | 11,40 €           |
| <b>6</b>  | (1999) D. Bartelt<br>Oberirdische Phyto- und Nährelementmassen auf meliorierten,<br>immissionsbelasteten Standorten des Erzgebirges<br>178 S.   | 11,40 €           |
| <b>7</b>  | (1999) A. Bolte<br>Abschätzung von Trockensubstanz-, Kohlenstoff und Nährelement-<br>vorräten der Waldbodenflora – Verfahren, Anwendung und Schätztafeln<br>285 S.                          | <i>vergriffen</i> |
| <b>8</b>  | (1999) E. D. Mungatana<br>The Welfare Economics of Protected Areas: The Case of<br>Kakamega Forest National Reserve, Kenya<br>265 S.  | 16,40 €           |
| <b>9</b>  | (2000) G. Mackenthun<br>Die Gattung <i>Ulmus</i> in Sachsen<br>294 S.   | 16,40 €           |
| <b>10</b> | (2000) H. Wolf/ J. Albrecht (eds.)<br>The Procurement of Forestry Seeds in Tropical and Subtropical<br>Countries – the Example Kenya –<br>233 S.  | 13,90 €           |
| <b>11</b> | (2001) U. Neumann<br>Zusammenhang von Witterungsgeschehen und Zuwachsverläufen in   |                   |



	Fichtenbeständen des Osterzgebirges 193 S.	11,40 €
<b>12</b> (2001)	H. Lemme Populationsdynamik der Frostspanner <i>Operophtera fagata</i> (SCH.) und <i>Operophtera brumata</i> (LINNÉ) während einer Retrogradation in Ebereschen-Bestockungen des Erzgebirges 238 S.	13,90 €
<b>13</b> (2001)	T. Schreiter Auswirkungen von Landnutzungssystemen auf die Zusammensetzung von Coleopterenzönosen (Insecta – Coleoptera) 186 S.	11,40 €
<b>14</b> (2001)	H. Weiß Informationsverwaltung in Botanischen Gärten am Beispiel des Forstbotanischen Gartens in Tharandt 194 S. + CD-ROM	11,40 €
<b>15</b> (2001)	G. Slotosch Waldschulen. Beitrag zum Bewerten und Verstehen waldbezogener Bildungsprozesse 394 S. + 65 S. Anhangsband	27,40 €
<b>16</b> (2002)	J. Schumacher Untersuchungen über den Gesundheitszustand der Schwarz-Erle ( <i>Alnus glutinosa</i> [L.] GAERTN.) im Nationalpark Vorpommersche Boddenlandschaft – Erhebung und Ursachenanalyse biotischer Schadfaktoren 183 S.	11,40 €
<b>17</b> (2002)	A. Roloff / S. Bonn (Hrsg.) Ergebnisse ökologischer Forschung zur nachhaltigen Bewirtschaftung von Auenwäldern an der Mittleren Elbe 227 S.	13,90 €
<b>18</b> (2004)	K. H. Müller Lückendynamik in Fichtenreinbeständen des Erzgebirges – Bestandesreaktion, Ressourcenverfügbarkeit und Empfehlungen zum Waldumbau 230 S.	13,90 €
<b>19</b> (2004)	J. Schröder Zur Modellierung von Wachstum und Konkurrenz in Kiefern/Buchen-Waldumbaubeständen Nordwestsachsens 271 S.	16,40 €
<b>20</b> (2004)	C. Fürst / A. W. Bitter / D.-R. Eisenhauer / F. Makeschin / H. Röhle / A. Roloff / S. Wagner (eds.) Sustainable Methods and Ecological Processes of a Conversion of Pure Norway Spruce and Scots Pine Stands into Ecologically Adapted Mixed Stands 244 S.	13,90 €

- 21** (2004) H.-P. Reike  
 Untersuchungen zum Raum-Zeit-Muster epigäischer Carabidae  
 an der Wald-Offenland-Grenze  
 373 S. 21,40 €
- 22** (2005) W. Nebe, K.-H. Feger (Hrsg.)  
 Atmosphärische Deposition, ökosystemare Stoffbilanzen und  
 Ernährung der Fichte bei differenzierter Immissionsbelastung  
 129 S. 8,90 €
- 23** (2005) M. Rothe  
 Reaktionen des Wasserhaushaltes der Fichte (*Picea abies* [L.] KARST.)  
 auf extremen Trockenstress  
 175 S. 11,40 €
- 24** (2005) A. Muchin  
 Analytische Untersuchungen zum Einfluss des Standorts auf das  
 Wachstum von Stiel- und Traubeneiche im nordostdeutschen Tiefland  
 264 S. 16,40 €
- 25** (2005) U. Pietzarka  
 Zur ökologischen Strategie der Eibe (*Taxus baccata* L.) –  
 Wachstums- und Verjüngungsdynamik  
 195 S. 11,40 €
- 26** (2006) C. Heidecke  
 Optimierung der Stammapplikation systemischer Pflanzenschutzmittel  
 auf der Grundlage baumbiologischer und holzanatomischer Aspekte  
 143 S. 11,40 €
- 27** (2006) D. Ißleib  
 Genetische Strukturen in Buchen-Altbeständen und Naturverjüngung  
 (*Fagus sylvatica* L.) des Mittleren Erzgebirges  
 140 S. 11,40 €
- 28** (2006) C. Fürst, V. Janecek, C. Lorz, F. Makeschin, V. Podrazky, H. Vacik (eds.)  
 Future-oriented concepts, tools and methods for forest management  
 and forest research crossing European borders  
 250 S. 16,40 €
- 29** (2007) M. Denner  
 Auswirkungen des ökologischen Waldumbaus in der Dübener Heide  
 und im Erzgebirge auf die Bodenvegetation  
 402 S. + CD-ROM 26,40 €
- 30** (2009) F. Hornschuch  
 Ausbreitungsstrategien der Feinwurzelsysteme von Wald-Kiefer  
 (*Pinus sylvestris* L.) und Rot-Buche (*Fagus sylvatica* L.) in Rein- und  
 Umbauständen  
 340 S. 21,40 €

**31** (2010) M. Meyer  
Trockenheitsreaktionen und holzanatomische Eigenschaften der Zitter-Pappel  
(*Populus tremula* L.) – Physiologie und QTL-Mapping  
174 S. + 16 S. Anhang 13,90 €

**Beihefte** (ohne Begutachtungsverfahren, teilweise mit finanzieller Förderung gedruckt)

– nur über Dendro-Institut Tharandt e.V. zu beziehen; [www.dendro-institut.de](http://www.dendro-institut.de) –

- 1** (2000) S. Wagner (Hrsg.)  
Perspektiven in der Waldbau Wissenschaft  
186 S. *vergriffen*
- 2** (2002) E. Schuster (2. erweiterte Auflage)  
Chronik der Tharandter forstlichen Lehr- und Forschungsstätte 1811-2000  
284 S. 10,00 €
- 3** (2002) S. Rajanov  
Geschichte der Tharandter Immissionsforschung 1850 - 2002  
172 S. *vergriffen*
- 4** (2003) H. Landmesser (Hrsg.)  
Chemie und Forstwirtschaft – Gegensatz oder Symbiose  
142 S. 8,00 €
- 5** (2004) S. Kätzel, H. Landmesser, S. Löffler, O. Wienhaus (Hrsg.)  
Einsatz von Biomarkern für das forstliche Monitoring  
176 S. 9,00 €
- 6** (2007) A. Roloff, D. Thiel, H. Weiß (Hrsg.)  
Urbane Gehölzverwendung im Klimawandel und aktuelle Fragen  
der Baumpflege  
132 S. *vergriffen*
- 7** (2008) A. Roloff, D. Thiel, H. Weiß (Hrsg.)  
Aktuelle Fragen der Baumpflege und Stadtböden als Substrat  
für ein Baumleben  
162 S. 12,00 €
- 8** (2009) A. Roloff, D. Thiel, H. Weiß (Hrsg.)  
Konzepte und Gestaltung mit Stadtbäumen und aktuelle Fragen  
der Baumpflege  
132 S. 12,00 €
- 9** (2010) A. Roloff, D. Thiel, H. Weiß (Hrsg.)  
Aktuelle Fragen der Baumpflege und Bedeutung, Schutz und  
Risiken von Stadtbäumen  
151 S. 12,00 €