
Traubeneiche und Stieleiche – zwei ungleiche Schwestern

Charalambos Neophytou, Barbara Fussi, Monika Konnert und Michael Luckas

Schlüsselwörter: Traubeneiche (*Quercus petraea*), Stieleiche (*Quercus robur*), Artdifferenzierung; Hybridisierung, Forstvermehrungsgutgesetz

Zusammenfassung: Die Unterscheidung zwischen Trauben- und Stieleiche erfolgte lange Zeit mittels morphologischer Merkmale. Zu den markantesten davon zählen Blattstiele und Fruchtstände, die jedoch innerhalb jeder Art so stark variieren, dass es zu Überlappungen kommt. Grund für diese Überlappungen könnten Kreuzungen zwischen den beiden Arten sein, die zur Entstehung von Zwischenformen – sogenannten Hybriden – führen. Mit der Verwendung von hochinformativen genetischen Markern können heutzutage sowohl die Arten, als auch die Hybride bestimmt werden. So kann z. B. eine gemischte Stichprobe der beiden Eichenarten (z. B. Saatgutpartie) in zwei Gruppen eingeteilt werden, die den beiden Arten entsprechen. Zusätzlich kann man individuell für jeden Baum die Zugehörigkeit zu jeder der beiden Arten berechnen. Im Forstvermehrungsgutgesetz (FoVG) wird die Saatgutgewinnung und gewerbliche Pflanzennachzucht bei unseren heimischen Eichenarten geregelt. Da die beiden Eichenarten nicht immer »artrein« vorkommen, lässt das Gesetz eine geringe Beimischung (bis 20 %) der jeweils anderen Eichenart zu, dies muss aber bestimmt und dokumentiert werden. In einem Projekt des ASP wurde ein praxistaugliches Verfahren zur Artunterscheidung von Stiel- und Traubeneichen in Saatguterntebeständen entwickelt, das kurz vorgestellt wird.

Weltweit gibt es kaum andere verwandte Eichenarten, die so intensiv genetisch erforscht wurden – wie die bei uns heimische Trauben- und Stieleiche. Unter anderem konzentrierten sich bisherige Studien auf die genetische Differenzierung zwischen den beiden Arten, basierend auf Genmarkern und deren Vergleich zur Morphologie, auf ihrer Kreuzbarkeit mit Hilfe künstlicher Bestäubung, auf historische und aktuelle Hybridisierung sowie auf ökologische, phänologische und physiologische Barrieren, die interspezifische Paarungen verhindern und somit zu ihrer

taxonomischen Integrität beitragen. Ergebnisse aus diesen Studien entfachten oft kontroverse Diskussionen über den systematisch-botanischen Status der Arten (Kleinschmit und Kleinschmit 2000).

Morphologische Differenzierung zwischen Trauben- und Stieleiche

Es gibt einige wichtige, gut bekannte morphologische Merkmale, die man empirisch zur Unterscheidung zwischen Trauben- und Stieleiche verwendet (Abbildung 1). Zu den markantesten davon zählen Blattstiele und Fruchtstände. So gilt im Allgemeinen kurzer Blattstiel und langer Fruchtstand für die Stieleiche und das umgekehrte für die Traubeneiche. Jedoch variieren diese Merkmale innerhalb jeder Art so stark, dass es zu Überlappungen kommt. Es gibt z. B. vollständig entwickelte Traubeneichenblätter, die so kurz gestielt sind wie die Blätter einer Stieleiche. Ähnlich sieht es bei allen Merkmalen aus, die zur Artkennung genutzt werden. Grund für diese Überlappungen könnte die Tatsache sein, dass die beiden Arten genetisch nicht isoliert sind. Kreuzungen zwischen einer Trauben- und einer Stieleiche führen zur Entstehung von Zwischenformen – sogenannten Hybriden. Die Kreuzbarkeit der beiden Arten ist seit langem bekannt und wurde experimentell intensiv studiert (z. B. Aas 1988).

Wegen der morphologischen Überlappung und im Hinblick auf ihre Kreuzbarkeit vermuteten manche Autoren eine weit verbreitete Hybridisierung zwischen den beiden Arten und stellten sogar die Artintegrität der Trauben- und Stieleiche in Frage (Kleinschmit und Kleinschmit 2000). Modernere, vor allem seit den 1970er Jahren verwendete statistische Ansätze (sogenannte multivariate Analysen) erlaubten eine Gesamtbetrachtung mehrerer, meist blattmorphologischer Merkmale und sprachen doch für eine gute Trennung der beiden Arten und für eine relativ geringe Überlappung (z. B. Aas 1993).



Abbildung 1: Blätter und Früchte (oben) sowie weibliche Blüten (unten) der Trauben- (links) und Stieleiche (rechts).

Fotos: ASP

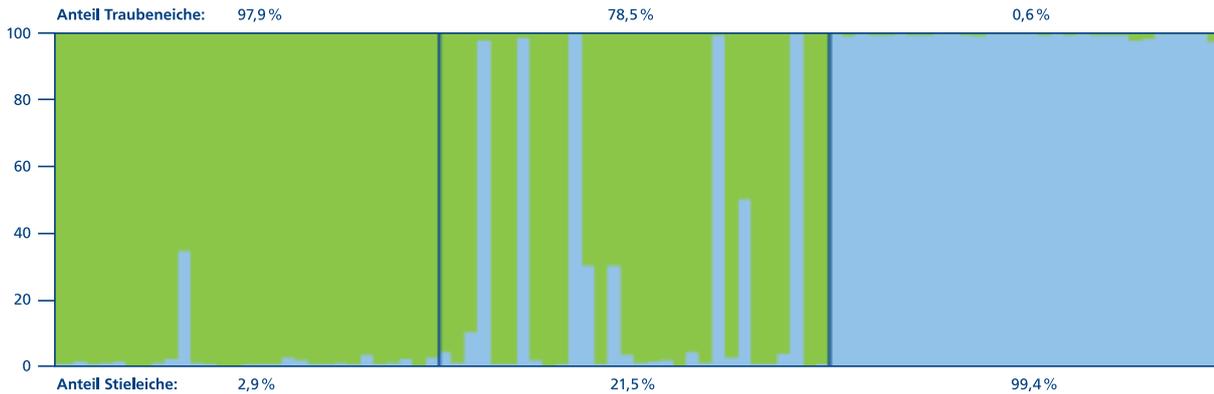


Abbildung 2: Ergebnis einer Bayes'schen Clusteranalyse (nach Pritchard et al. 2000), bei der Bäume basierend auf ihren Genotypen an mehreren Genorten der Trauben- oder der Stieleiche zugeordnet wurden. Jeweils 30 Bäume aus 3 Beständen (3 Kästen auf dem Diagramm) wurden analysiert. Jeder Baum ist durch einen Balken vertreten. Sein prozentualer Anteil der Zugehörigkeit zur vom Programm ermittelten Traubeneichengruppe wird mit grüner Farbe gekennzeichnet. Entsprechend wird die Zugehörigkeit zur Stieleichengruppe mit blauer Farbe gekennzeichnet. Genetisch »reine« Eichen zeigen hohen Anteil der Zugehörigkeit zur einen oder zur anderen Gruppe auf (meist über 90 %); potenzielle Hybride sind mittlere Anteile der Zugehörigkeit zu beiden Gruppen (Einzelfälle in der 1. und 2. Population).

Trotz alledem ist es allein von der Morphologie schwer, Aussagen über die Abgrenzung der Arten zu machen und den Umfang der Hybridisierung einzuschätzen. Zum einen kann auch die große Variabilität innerhalb jeder Art an sich für Überlappung sorgen, zum anderen kann eine Rückkreuzung eines Hybriden mit einer der Elternarten Nachkommen hervorbringen, die der Elternart sehr ähnlich sehen. Die Einführung molekularer Marker hat neue Perspektiven eröffnet, die Arten als »genetische Einheiten« zu erkennen und das Ausmaß der Hybridisierung einzuschätzen.

Genetische Differenzierung zwischen Trauben- und Stieleiche

Die ersten Untersuchungen der genetischen Variabilität bei Trauben- und Stieleiche wurden in den frühen 1990er Jahren mit Hilfe von Isoenzymen durchgeführt. Isoenzyme sind verschiedene Formen eines Enzyms, die die gleiche biochemische Reaktion in einem Organismus katalysieren. Da ihr Vererbungsmuster bekannt ist, erlaubt ihre Untersuchung direkte Aussagen über die populationsgenetische Variation. Trotz dieser günstigen Eigenschaften konnten Isoenzyme nur in begrenztem Ausmaß als Werkzeug

zur Artunterscheidung und Studie der Hybridisierung verwendet werden. Ähnlich wie bei morphologischen Merkmalen fehlen bei Isoenzymen diagnostische Varianten, die ausschließlich in der einen oder in der anderen Art vorkommen. Zwischen den beiden Arten unterscheiden sich lediglich die Häufigkeiten der verschiedenen Formen eines Isoenzym in der Population (Zanetto et al. 1994). Diese Häufigkeitsunterschiede sind meistens sogar gering, was die Zuordnung eines Individuums zu der einen oder der anderen Art erschwert. Darüber hinaus ist die Anzahl der Genorte, die solche Isoenzyme kodieren und sich so analysieren lassen, relativ klein.

Weitere biotechnologische Entwicklungen machten in den späten 1990ern eine direkte DNA-Analyse so kostengünstig, dass sie auch in der Forstgenetik zunehmend Anwendung fand. Um die inter- und intraspezifische genetische Variation zu erforschen, zielt man dabei auf eindeutig identifizierbare Abschnitte der DNA, die sogenannten Genmarker. Im Gegensatz zu den Isoenzymen gibt es eine viel größere Anzahl an Genorten, die auf diese Art und Weise analysiert werden können. Darüber hinaus kann ihre Variabilität im Vergleich zu den Isoenzymen deutlich höher sein. Das ist der Fall bei Mikrosatellitenmarkern, die heutzutage üblicherweise und routinemäßig bei der Analyse der genetischen Differenzierung zwischen Trauben- und Stieleiche benutzt werden. Solche Marker sind zwar nicht diagnostisch im engeren Sinne, das heißt, dass es im Allgemeinen wie auch bei den Isoenzymen keine Variante an irgendeinem dieser Genorte gibt, die einzig und allein in einer der beiden Eichenarten vorkommt. Es gibt jedoch hochinformative Genorte, bei denen die Häufigkeit einer gewissen Variante – eines Allels – in der einen Art sehr hoch und in der anderen Art sehr niedrig ist (Curtu et al. 2007; Neophytou 2014).

Wie bei der morphologischen Analyse, so ist es auch bei Genmarkern aussagekräftiger, eine höhere Anzahl Genorte insgesamt zu betrachten. Zu diesem Zweck wurden insbesondere kurz nach der Jahrtausendwende rechenintensive statistische Methoden entwickelt, die aktuell bei der Artkennung angewendet werden (z. B. Pritchard et al. 2000). Erstens kann man mit Hilfe dieser sogenannten Bayes'schen Methoden die genetische Struktur ermitteln bzw. mehrere Individuen in genetisch homogene Gruppen teilen. Im Fall der Trauben- und Stieleiche reichen einige hochinformativ Mikrosatellitengenorte aus, um eine gemischte Stichprobe der beiden Eichenarten in zwei Gruppen zu teilen, die den beiden Arten entsprechen. Zweitens kann man individuell für jeden Baum die Zugehörigkeit zu jeder dieser ermittelten Gruppen berechnen (Abbildung 2). So kann beispielsweise ein Individuum anteilig zu 95 % der »Traubeneichengruppe« und zu 5 % der »Stieleichengruppe« zugeordnet werden. In diesem Fall handelt es sich höchstwahrscheinlich um eine Traubeneiche. Liegen diese Werte bei jeweils circa 50 %, dann wäre dies ein Indiz, dass ein Baum hybriden Ursprungs sein könnte.

Je mehr und vor allem je informativer die verwendeten Genmarker sind, desto zuverlässiger ist die Artkennung mittels solcher Analysen. Allerdings wird die Zuordnung zunehmend schwieriger, wenn Hybride identifiziert werden sollen. Schon bei Hybriden erster Generation (aus Paarung zwischen Trauben- und Stieleiche) wird eine erhöhte Anzahl Genorte benötigt, damit die Zuordnung aussagekräftig ist. Die Methode stößt an ihre Grenzen, wenn es darum geht, zwischen »reinen« Eichen und Individuen aus Rückkreuzungen zwischen Hybriden und einer Elternart zu unterscheiden (Neophytou 2014). Aus rein statistischen Gründen kann ein rückgekreuztes Individuum dieselben Allele an den analysierten Genorten besitzen, wie eine »reine« Eiche. Und es gibt gute Gründe anzunehmen, dass in Naturpopulationen auch in späteren Generationen solche Rückkreuzungen stattfinden.

Nachweis von Hybridisierung mittels molekulargenetischer Marker

Die Möglichkeiten der bisher erwähnten populationsgenetischen Analysen bei der Studie der Hybridisierung in der Natur sind begrenzt. Man kann zwar aufgrund eines intermediären Genotyps vermuten, dass es sich um einen Hybriden handelt, aber man hat noch lange keinen festen Beweis, dass dieses Individuum tatsächlich durch eine Kreuzung zwischen Trauben- und Stieleiche entstanden ist. Um Hybridisierungsereignisse nachzuweisen, kann man – wie beim Menschen – einen Vaterschaftstest bzw. einen Elternschaftstest durchführen. Wie bei allen diploiden Organismen, besteht das Genom der Eichen aus zwei Chromosomensätzen – einen, der von der Mutter und einen, der vom Vater vererbt wurde. Entsprechend gibt es an jedem Genort ein mütterliches und ein väterliches Allel. Beim Embryo einer Eichel von einem gewissen Baum ist der mütterliche Beitrag schon bekannt. Daher kann man aus einer Gruppe von umliegenden Bäumen prüfen, ob ein Baum den »passenden« väterlichen Beitrag durch seinen Pollen geleistet haben kann. Möglich ist aber auch, gleichzeitig nach beiden Elternteilen eines Sämlings in einem Bestand zu suchen. In der Regel reichen fünf bis acht hochinformativ Mikrosatellitenmarker, um statistisch signifikante Ergebnisse bei solchen Analysen zu bekommen (Streiff et al. 1999; Gerber et al. 2014).

Solche Vaterschafts- und Elternschaftstests liefern wichtige Erkenntnisse über die Häufigkeit und die Richtung der Hybridisierung in der Natur. In einer vor kurzem erschienenen europaweiten Studie konnte man z. B. zeigen, dass die Traubeneiche bei interspezifischen Kreuzungen sowohl die Stieleiche bestäubt als auch umgekehrt von dieser bestäubt wird und Hybriden aus Kreuzungen in beide Richtungen in der Naturverjüngung vertreten sind (Gerber et al. 2014). Dies widerspricht der bisherigen Ansicht, dass die Traubeneiche fast ausschließlich als Vateranteil bei interspezifischen Paarungen fungiert. Des Weiteren wissen wir von solchen Analysen, dass intermediäre Bäume – potenzielle Hybride – von beiden Arten bestäubt werden können (Streiff et al. 1999) und es dadurch zu Rückkreuzungen kommt.

Durch solche Rückkreuzungen können Nachkommen von Hybriden innerhalb von wenigen Generationen erneut die Identität der einen oder der anderen Art erlangen. Den Beweis über diesen Prozess der introgressiven Hybridisierung liefert eine andere Quelle der Erbinformation – die Chloroplasten-DNA. Im Gegensatz zur Kern-DNA vererbt sich das Erbgut der Chloroplasten im Fall der Eiche direkt von der Mutter und bleibt unverändert über sehr viele Generationen. Bestäubt eine Traubeneiche eine Stieleiche mit Chloroplastenvariante A, dann entsteht ein Hybrid mit derselben Chloroplastenvariante. Wird dieser Hybrid und seine Nachkommen über wenige Generationen ausschließlich von Traubeneichen bestäubt, dann sehen die Nachkommen wie Traubeneiche aus. Die Chloroplastenvariante A bleibt aber weiterhin erhalten! Man hat festgestellt, dass die beiden Arten in einem Bestand (das heißt auf lokaler Ebene) dieselben Chloroplasten-Typen aufweisen können. Dies wird als Hinweis gedeutet, dass solche Hybridisierungsvorgänge über viele Generationen stattgefunden haben (»historische Hybridisierung«) (Petit et al. 2002).

Trauben- und Stieleiche im Forstvermehrungsgutgesetz

Die beiden heimischen Baumarten Trauben- und Stieleiche haben einen hohen Stellenwert für die Ökologie unserer Wälder und eine große Bedeutung in der Forstwirtschaft. Sie unterliegen deshalb den Bestimmungen des Forstvermehrungsgutgesetzes (FoVG) und werden als eigenständige Baumarten getrennt behandelt. Mit klaren Vorschriften wird im FoVG – einem echten »Verbraucherschutzgesetz« – die Erzeugung, das Inverkehrbringen und die Ein- und Ausfuhr von forstlichem Vermehrungsgut geregelt. Dabei stehen Qualität und Identität im Mittelpunkt.

So dürfen Eicheln, die für die gewerbliche Pflanzenzucht vorgesehen sind, nur aus amtlich zugelassenen Erntebeständen gewonnen werden. Bei diesen wird genau überprüft, ob sie die Vielzahl an gesetzlich festgelegten Mindestkriterien erfüllen. Ein Eichenbestand muss beispielsweise eine Eichenanteilsfläche von über einem halben Hektar bei der Stiel- und einem Hektar bei der Traubeneiche vorweisen. Bei beiden Arten beträgt das Mindestalter 70 Jahre. Hinsichtlich der Qualitätsmerkmale wird bei der Zulassung besonders auf Geradschaftigkeit, geringe Neigung zur Ausbildung von Wasserreisern und möglichst geringe Anteile zweiseliger und drehwüchsiger Exemplare geachtet.

Traubeneiche und Stieleiche stellen einerseits unterschiedliche Ansprüche an ihren Lebensraum, sind aber andererseits eng verwandte Arten derselben Gattung. In der Natur treten sie zwar häufig artrein auf, kommen aber auch gerne in Gruppen- und Einzelmischung vor. Zudem ist eine Bastardierung möglich. Die Stieleiche bevorzugt die wasser- und nährstoffreicheren Standorte und verträgt sogar leichte Stau-nässe (Auwälder), wie sie häufig im Süden Bayerns anzutreffen sind. Die Traubeneiche hingegen besiedelt mehr die trockeneren und nährstoffärmeren Lagen (z. B. Spessart). In Naturräumen mit kleinräumigem Wechsel dieser Standortfaktoren stocken naturgemäß Stieleichen neben Traubeneichen (z. B. Fränkische Platte).

Diesem Umstand trägt das FoVG Rechnung. Ökologisch und qualitativ hochwertige Eichenbestände in oben genannter Mischung sollen von der Nutzung als Erntebestände nicht gänzlich ausgeschlossen werden. Für bestimmte Standorte kann sogar gerade diese Mischung von Vorteil sein.

Bei der amtlichen Zulassung ist deshalb eine geringe Beimischung der jeweils anderen Eichenart erlaubt. Der Anteil, der 20 % nicht überschreiten darf, muss aber bestimmt und dokumentiert werden. Wird eine Samenernte durchgeführt, wird für die Qualitätssicherung grundsätzlich eine Artreinheit von 99 % im Saatgut gefordert. Für die zwei heimischen Eichenarten gibt es auch hier eine Sonderregelung. Die Beimischung der anderen Art, die nach allgemein anerkannten Verfahren erhoben wird, ist bis zu 49 % erlaubt. Diese Zahl ist auf den Begleitdokumenten des Vermehrungsgutes anzugeben. Damit wird sichergestellt, dass der Käufer des Saatgutes über diese – für die Verwendung bedeutende – Tatsache informiert ist.

Vorschlag zur Schnellbestimmung der Artanteile im Bestand in der Praxis

Das Amt für forstliche Saat- und Pflanzenzucht (ASP) hat kürzlich ein Verfahren zur Artunterscheidung von Stiel- und Traubeneichen in Saatguterntebeständen entwickelt. Besonderes Augenmerk wurde auf die Artansprache im Gelände gelegt, um den Kontrollbeamten eine möglichst rasche Beurteilung eines Bestandes im Rahmen des Zulassungs- bzw. Revisionsverfahrens zu ermöglichen.

Merkmal	Stieleiche	Traubeneiche
Krone	unregelmäßig, locker	regelmäßiger, mehr geschlossen
Stamm	sich früher in starke Äste auflösend	Stamm gerade, fast bis zum Wipfel aushaltend (wipfelschäftig)
Rinde	gröber, dickborkiger	feiner
Blattansatz (an Ästen)	Blätter gebüschtelt	Blätter gleichmäßiger am Ast verteilt
Blattsymmetrie	in der Regel ungleichhälftig	in der Regel gleichhälftig
Interkalarnerven	zahlreich	selten
Stiellänge (Blatt)	2 – 12 mm	8 – 32 mm
Öhrung	in der Regel deutlich geöhrt	in der Regel nicht geöhrt
Blattbehaarung	selten Behaarung	stets auf der Blattunterseite behaart
Fruchtstiel	langer Stiel	kaum gestielt, traubig angeordnet
Eicheln	in der Regel dunkel längsgestreift, walzenförmig	in der Regel keine Streifen, rundlich

Tabelle 1: Morphologische Merkmale zur Unterscheidung von Stiel- und Traubeneiche in der Praxis

Bei einem ersten Begang wird anhand der Bestimmungsmerkmale aus Tabelle 1 geprüft, ob ein Verdacht der Beimischung vorliegt.

Zusätzlich wird auch das Gelände näher betrachtet, da die Traubeneiche eher an Bestandesrändern, in Verebnungslagen, entlang von Bächen und Rinnsalen und in Gräben vorkommt, während die Stieleiche eher auf Kuppen, bei Wechsel des Bodensubstrates (Zeigerpflanzen) und in dichteren Bestandesteilen wächst.

Dieser erste Begang sollte, je nach Bestandesgröße, maximal 30 Minuten dauern. Anhand der bis dahin gewonnenen Ergebnisse und mit Hilfe des folgenden Bewertungsschemas sollte man sich zu einer Festlegung des weiteren Vorgehens entscheiden.

1 % Beimischung:

einmaliger (bei großen Beständen einige wenige) Fund(e) der anderen Art

5 % Beimischung:

Einige wenige Funde der anderen Art. Konzentrieren sich diese Funde auf einen bestimmten Bestandesteil und ist dieser sinnvoll abgrenzbar (z. B. Bestandesrand), sollte dieser von der Zulassung ausgeschlossen werden.

10 – 30 % Beimischung:

Sollte der ersten Einschätzung nach der Anteil über 10 %, aber unter 30 % liegen, ist erfahrungsgemäß eine Schätzung der Artanteile mit enormen Unsicherheiten behaftet. In diesem Fall muss die Bestimmung des Artanteils mittels einer eingehenden Untersuchung erfolgen.

Über 30 % Beimischung:

Wenn der Artanteil deutlich über 30 % liegt, ist keine eingehende Untersuchung der Artanteile mehr notwendig und die Zulassung des Erntebestandes muss widerrufen werden. Wenn sich die Beimischung auf einzelne Bestandesteile konzentriert (z. B. Abteilungen), können diese von der Zulassung ausgeschlossen werden.

Für die eingehende Untersuchung (Beimischung der anderen Eichenart 10 bis 30 %) sollten 5 – 10 % des Gesamtbestandes hinsichtlich der Stiellänge (die sich als sicherstes Merkmal zur Artunterscheidung erwiesen hat) begutachtet werden. Dafür wird der Bestand möglichst gleichmäßig über die gesamte Fläche begangen und die Stiellänge mit Hilfe eines Spektivs an zufällig ausgewählten Bäumen angesprochen (Stieleiche < 10 mm; Traubeneiche > 10 mm). Die Bestimmung der Artanteile mit Hilfe der Bodenblätter hat sich als sehr unsicher erwiesen. Durch Führen einer Strichliste kann der Artanteil nach Abschluss des Begangs berechnet werden. Bei großen Unsicherheiten kann der Artanteil durch eine genetische Untersuchung zusätzlich bestimmt werden.

Keywords: *Quercus petraea*, *Quercus robur*, species differentiation, hybridization, Law on Forest Reproductive Material

Summary: The differentiation between sessile and pedunculate oak has been performed since long time by means of morphological traits. Petioles and fruit stands are among the most prominent of them. However, such traits vary so widely, that overlaps between species can occur. A reason for this overlap could be interspecific crosses, leading to the emergence of intermediate forms, so-called hybrids. Nowadays, with the use of highly informative genetic markers, the two species and their hybrids can be determined. For instance, a mixed sample of two oak species (e.g. a seed lot) can be partitioned into two groups, which correspond to the two species. In addition, the membership proportion of each tree to each one of the two species can be individually calculated. According to the German Forest Reproductive Material Act (Forstvermehrungsgesetz, FoVG), seed production and commercial plant breeding with these two native oak species is regulated. Since the two oak species do not always occur in the pure stands, the law allows a limited degree of admixture (up to 20%) of the other species. Hence, this must be determined and documented. In a project of the ASP, a practical method for species differentiation between sessile and pedunculate oak in seed stands was developed, which is briefly presented here.

Eiche und Epheu

*Das Epheu dankt der Eiche nicht,
Daß sie es lasset ranken,
Und nimmer auch die Eiche spricht,
Dem Rankenden zu danken.
Sie lassens beide still geschehn,
Sie dienen eins dem andern:
Und ihre Lust an ihnen sehn
All' die vorüberwandern.*

Adolf Schults

Literatur

Aas, G. (1988): Untersuchungen zur Trennung und Kreuzbarkeit von Stiel- und Traubeneiche (*Quercus robur* L. und *Q. petraea* (Matt.) Liebl.). Inaugural-Dissertation zur Erlangung der Doktorwürde der Forstwissenschaftlichen Fakultät der Ludwig-Maximilians-Universität, München

Aas, G. (1993): Taxonomical impact of morphological variation in *Quercus robur* and *Q. petraea*: a contribution to the hybrid controversy. *Annales des Sciences Forestières* 50 (Suppl. 1): S. 107s–113s

Curtu, A.L.; Gailing, O.; Leinemann, L.; Finkeldey, R. (2007): Genetic variation and differentiation within a natural community of five oak species (*Quercus* spp.). *Plant Biology* (9): S. 116–126

Gerber, S.; Chadœuf, J.; Gugerli, F.; Lascoux, M.; Buiteveld, J.; Cottrell, J.; Dounavi, A.; Fineschi, S.; Forrest, L.; Fogelqvist, J.; Goicoechea, P.G.; Jensen, J.S.; Salvini, D.; Vendramin, G.G.; Kremer, A. (2014): High rates of gene flow by pollen and seed in oak populations across Europe. *PLoS one* 9.1: e85130

Kleinschmit, J.; Kleinschmit, J.G.R. (2000): *Quercus robur* – *Quercus petraea*: a critical review of the species concept. *Glasnik za Šumske Pokuse* (37): S. 441–452

Neophytou, C. (2014): Bayesian clustering analyses for genetic assignment and study of hybridization in oaks: effects of asymmetric phylogenies and asymmetric sampling schemes. *Tree Genetics and Genomes* (10): S. 273–285

Petit, R.J.; Csai, U.M.; Bordács, S.; Burg, K.; Coart, E.; Cottrell, J.; van Dam, B.; Deans, J.D.; Dumolin-Lapègue, S.; Fineschi, S.; Finkeldey, R.; Gillies, A.; Glaz, I.; Goicoechea, P.G.; Jensen, J.S.; König, A.O.; Lowe, A.J.; Madsen, S.F.; Mátyás, G.; Munro, R.C.; Olalde, M.; Pemonge, M-H.; Popescu, F.; Slade, D.; Tabbener, H.; Turchini, D.; de Vries, S.G.M.; Ziegenhagen, B.; Kremer, A. (2002): Chloroplast DNA variation in European white oaks: Phylogeography and patterns of diversity based on data from over 2600 populations. *Forest Ecology and Management* (156): S. 5–26

Pritchard, J.K.; Stephens, M.; Donnelly, P. (2000): Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* (155): S. 945–959

Streiff, R.; Ducousso, A.; Lexer, C.; Steinkellner, H.; Gloessl, J.; Kremer, A. (1999): Pollen dispersal inferred from paternity analysis in a mixed oak stand of *Quercus robur* L. and *Q. petraea* (Matt.) Liebl. *Molecular Ecology* (8): S. 831–841

Zanetto, A.; Roussel, G.; Kremer, A. (1994): Geographic variation of inter-specific differentiation between *Quercus robur* L. and *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. *Forest Genetics* (1): S. 111–123