

**„Grundlagen zur Analyse von Artbildungsprozessen
in der Gattung *Hordeum* L.“**

Dissertation (kumulativ)

zur Erlangung des akademischen Grades
doctor rerum naturalium (Dr. rer. nat.)

vorgelegt der

Mathematisch-Naturwissenschaftlich-Technischen Fakultät
(mathematisch-naturwissenschaftlicher Bereich)
der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg

von

Diplom-Biologin Sabine Sylva Jakob
geboren am 25.07.1970 in Dresden

Gutachter bzw. Gutachterin

1. Prof. Dr. Martin Röser
2. Prof. Dr. William Martin
3. Dr. Frank Blattner

Halle (Saale), 22.11.2005

urn:nbn:de:gbv:3-000009305

[<http://nbn-resolving.de/urn/resolver.pl?urn=nbn%3Ade%3Agbv%3A3-000009305>]

Für Irmgard, Brigitte,
Claudia & Carlotta.

**„Wer ein Problem definiert, hat es
schon halb gelöst.“**

Sir J. S. Huxley (1887-1975)

Inhaltsverzeichnis

1	Einleitung	3
1.1	Konzepte zur Artbildung und Hintergründe der Arbeit	3
1.2	Die Gattung <i>Hordeum</i> L. als Modellgruppe zur Analyse von Artbildungsprozessen	8
1.2.1	Verbreitung und Ursprung der Gattung	8
1.2.2	Biologie und Ökologie der Arten	9
1.2.3	Phylogenetische und genomische Beziehungen innerhalb der Gattung	15
1.2.4	Warum die Gattung <i>Hordeum</i> als Modellgruppe?	16
2	Ziele der vorliegenden Arbeit	19
3	Ergebnisse	21
3.1	The considerable genome size variation of <i>Hordeum</i> species (Poaceae) is linked to phylogeny, life form, ecology, and speciation rates	23
3.1.1	Abstract	23
3.1.2	Introduction	23
3.1.3	Materials and Methods	24
3.1.4	Results	27
3.1.5	Discussion	31
3.2	A genealogical approach reveals the impossibility of correct phylogenetic inference from chloroplast data in <i>Hordeum</i> (Poaceae)	36
3.2.1	Abstract	36
3.3	Phylogeography of <i>Hordeum marinum</i> (Poaceae): loss of genetic diversity and speciation in mediterranean Quaternary refugia	37
3.3.1	Abstract	37
4	Schlussfolgerung und Ausblick	38
5	Zusammenfassung	45
6	Literatur	48
7	Verzeichnisse und Erläuterungen	57
7.1	Verzeichnis der Abkürzungen und Fachtermini	57
7.2	Abbildungsverzeichnis	58
7.3	Tabellenverzeichnis	59
8	Referenzen	60
8.1	Curriculum vitae	60
8.2	Publikationsliste	61
8.2.1	Publikationen in Fachzeitschriften und Büchern	61
8.2.2	Vorträge und Poster auf nationalen und internationalen Konferenzen	61

8.3	Erklärung über den persönlichen Anteil an den Publikationen	63
8.4	Eigenständigkeitserklärung	65
8.5	Danksagung	66
8.5.1	Karten der Gerstensammler und Gersten-DNA-Spender	68
9	Anhang	70

1 Einleitung

1.1 Konzepte zur Artbildung und Hintergründe der Arbeit

In seinem Buch „The origin of species“ (1859) legte Charles Darwin dar, dass Arten keine unveränderlichen Einheiten sind, jede für sich einmalig und endgültig erschaffen. Obwohl Darwin in diesem Buch sehr viel mehr zu Änderungen innerhalb einer Art ausführt als über die Entstehung neuer Arten (Barton 2001, Coyne & Orr 2004), erkannte er, dass Arten sich nicht nur verändern, sondern sich auch aufspalten und so neue Arten entstehen können. Mit der Durchsetzung und Akzeptanz dieser Idee wurde die wissenschaftliche Untersuchung von Artbildungsprozessen möglich.

Zunächst entwickelten sich zwei recht gegensätzliche wissenschaftliche Standpunkte über den Prozess der Entstehung neuer Arten (Coyne & Orr 2004). Während ein Teil der Wissenschaftler, die so genannten Naturalisten, davon ausging, dass allein geographische Isolation die Triebfeder der Entstehung neuer Arten sein kann, glaubten die so genannten Mutationisten, dass Artbildung und Selektion entkoppelt sind und neue Arten allein durch Mutationen und nicht durch Adaption entstehen.

Dobzhansky (1937) erkannte und betonte erstmals klar die Bedeutung reproduktiver Isolationsmechanismen für die Entstehung neuer Arten. Speziation ist nicht die Besetzung neuer Nischen, sondern die Entwicklung von Eigenschaften („Isolationsbarrieren“), die den Genfluss zwischen den Arten verhindern. Mayr (1942, p. 120) formulierte, basierend auf dem Prinzip der reproduktiven Isolation, sein biologisches Artkonzept: „Species are groups of actually or potentially interbreeding natural populations, which are reproductively isolated from other such groups.“ Neben diesem biologischen Artkonzept von Mayr gibt es viele weitere Konzepte, die auf phylogenetischen (z.B. Cracraft 1989, de Queiroz & Donoghue 1988), ökologischen (van Valen 1976) oder strikten morphologischen Kriterien (z.B. von Linné 1735) beruhen. Kein Artkonzept ist universell. Sie sind meist statisch und können so dem Prozess der Speziation mit allen seinen möglichen Übergängen auf dem Weg von einer Art zur nächsten nicht voll gerecht werden. Artkonzepte sind vor sehr verschiedenen Hintergründen entwickelt worden und bedienen damit ganz verschiedene Ansprüche (Coyne & Orr 2004). So kann keines der Artkonzepte gleichzeitig sexuelle und asexuelle Taxa oder Taxa mit gemischter Reproduktion erfassen (Coyne & Orr 2004). Auch der mehr oder weniger stark ausgeprägte Genfluss zwischen zwei Taxa oder die Einordnung allopatrisch vorkommender Arten stellen ein Problem dar, an dem viele Artkonzepte scheitern.

Das biologische Artkonzept von Mayr, welches z.B. auch Probleme bei der Einordnung allopatrisch vorkommender Arten hat, ist öfter kritisiert worden. Der Genfluss zwischen den Arten wird hier strikt ausgeschlossen, womit die Behandlung von Hybriden, die besonders im Pflanzenreich vergleichsweise häufig sind, sehr schwierig ist. Mayr selbst formulierte es 1995 etwas anders und strich das Wort „potentially“, um die Einordnung allopatrischer Arten zu vereinfachen. Der Vorteil dieses biologischen Artkonzeptes aber ist, dass es das Problem der „Entstehung neuer Arten“ auf die Frage der Entstehung reproduktiver Isolationsbarrieren reduziert. Coyne & Orr (2004) führen aus, dass der derzeitige wissenschaftliche Fortschritt bei der Untersuchung der Entstehung von Arten meist auf einer angepassten Version des biologischen Artkonzeptes beruht und sich mit der Entstehung von reproduktiven Isolationsbarrieren beschäftigt.

In der vorliegenden Arbeit soll nicht Stellung bezogen werden zur großen Zahl der existierenden Artkonzepte und deren Vor- und Nachteile gegeneinander abgewogen werden (Coyne & Orr 2004 erwähnen ca. 25 verschiedene Konzepte und weisen darauf hin, dass dies wahrscheinlich noch längst nicht alle sind), denn „... it is less important to worry about species status than to recognize that the process of speciation involves acquiring reproductive barriers, and that this process yields in-

termediate stages when species status is more or less irresolvable" (Coyne & Orr 2004, p. 30). Speziation ist ein Prozess, das bedeutet, die Arten und ihr Artstatus sind veränderlich, unterliegen der Evolution und jede „Art“ ist ein zeitlich begrenzter Zustand, der irgendwann in einen anderen zeitlich begrenzten Zustand übergehen kann. Die Voraussetzung für die Erreichung dieser zeitlich begrenzten Zustände ist, wie oben ausgeführt, die Entwicklung reproduktiver Isolationsbarrieren.

Ein wichtiger Aspekt bei der Untersuchung von Speziation ist ihr biogeographischer Hintergrund oder die Frage: Erfordert Speziation die komplette geographische Isolation (Losos & Glor 2003, Coyne & Orr 2004)? Geographische Isolation allein bedeutet nicht die Entstehung reproduktiver Isolation, da Arten nach Aufhebung der geographischen Barriere durchaus noch hybridisieren können. Aber vollständige geographische Isolation unterbindet auch sofort den Genfluss zwischen den nunmehr getrennten Populationen. Auf beiden Seiten der Trennungsbarriere können unterschiedliche Selektionsfaktoren wirken und die getrennten Populationen entwickeln sich unabhängig voneinander weiter. Diese Hypothese der **allopatrischen Artbildung** durch vollständige geographische Isolation ist in sich schlüssig und setzt zunächst keine besonderen genetischen Mechanismen, ökologischen Bedingungen oder Populationsstrukturen voraus (Cockburn 1995). Auf allopatrischen Arten liegt kein Evolutionsdruck, genetisch begründete Isolationsbarrieren gegenüber ihren Schwesternarten zu entwickeln. Diese genetischen Isolationsbarrieren entwickeln sich jedoch oft sekundär bei ausreichend langer Trennungszeit infolge unterschiedlicher Selektion oder genetischer Drift. Die reproduktive Isolation entsteht bei der allopatrischen Speziation sozusagen als „Nebenprodukt“ der Evolution (z.B. Via 2001).

Die heute trotzdem oft beobachteten Hybridisierungen zwischen ursprünglich allopatrisch vorkommenden Arten, wie z.B. die Hybridisierung von Neophyten und Neozoa mit ihren in der neuen Heimat vorkommenden nahe verwandten Arten, sind meist das Resultat menschlicher Aktivitäten, wie Habitatstörungen oder Ferntransport von Arten (Starfinger et al. 1998, Kowarik 1995). Ohne den Einfluss des Menschen hätten sich diese Arten wahrscheinlich nicht getroffen, und früher oder später hätten sich die Isolationsbarrieren auch entwickelt.

Allopatrische Artbildung ist weitgehend anerkannt, und es gibt viele Belege dafür aus der Natur. Bekannte Beispiele sind die sich gleichenden Floren zwischen Nordamerika und Asien, wo viele Arten vikariant vorkommen (Blattner & Kadereit 1995, Xiang et al. 1998, Wen 1999) oder Arten aus Inselfloren und -faunen, wie z.B. die Gattung *Echium* (Böhle et al. 1996) auf den Kanarischen Inseln.

Die Vielzahl an Arten in einigen Gruppen, z.B. innerhalb der Angiospermen oder in spezialisierten parasitischen und phytophagen Insektengruppen (Cockburn 1995), lässt sich jedoch nicht alleine durch Allopatrie erklären, „... a process depending on vast time and widely empty space“ (Sauer 1990, p. 2). Angeregt durch seine Analysen in der Fruchtfliegengattung *Rhagoletis* ist Bush (1966, 1975) neben White (1978) einer der Verfechter der **sympatrischen Artbildung**. Sympatrische Artbildung bildet das Gegenteil zur allopatrischen Artbildung und postuliert Speziation unter der völligen Abwesenheit geographischer Isolation und innerhalb frei kreuzbarer Populationen. Die Einschränkung des genetischen Austausches beruht hier auf biologischen Unterschieden der Taxa und erfordert meist eine starke disruptive Selektion, z.B. auf bestimmte sexuelle Merkmale oder bei der Ressourcennutzung. Nach Coyne & Orr (2004, vgl. auch Schluter 2000) umfassen die frühesten Stadien der sympatrischen Artbildung vor allem Nischendifferenzierungen der Taxa. Die Isolationsbarrieren zwischen den Taxa beruhen daher anfänglich vor allem auf ökologischen Merkmalen, wie der Nutzung verschiedener Ressourcen oder der räumlich (z.B. verschiedene Boden- oder Vegetationsschichten) und/oder zeitlich (z.B. tag- und nachtaktive Tiere im selben Revier) getrennten Nutzung der selben Ressourcen, denen dann genetisch bedingte Isolationsbarrieren folgen müssen. Obwohl

theoretische Simulationsmodelle sympatrische Artbildung unter bestimmten Bedingungen als möglich ausweisen (Dieckmann & Doebeli 1999, Higashi et al. 1999), ist die sympatrische Entstehung von Arten anders als die allopatrische Artbildung der Gegenstand kontroverser wissenschaftlicher Debatten. Via (2001) vermerkt zwar eine zunehmende Akzeptanz des Modells der sympatrischen Artbildung während der letzten Jahrzehnte, gibt aber auch zu bedenken, dass es schwierig ist, schlüssig zu beweisen, dass zwei Arten sympatrisch entstanden sind. Während einige Autoren wie Seehausen (2004) oder Via (2001) sehr viele Beispiele aus der Natur anführen, lassen Coyne & Orr (2004) explizit nur drei Beispiele als wirklich bewiesen gelten. Eines davon sind die Cichliden-Populationen in den großen afrikanischen Kraterseen (Meyer 1993, Schliewen et al. 1994, Salzburg & Meyer 2004, Haesler & Seehausen 2005). Die Cichliden eines Kratersees sind oft monophyletisch (z.B. Meyer et al. 1990) und haben sich erst innerhalb eines Sees, also sympatrisch, aufgespalten.

Ein weiteres Beispiel der sympatrischen Artbildung ist die Bildung allopolyploider Arten bei Pflanzen, da hier die Elternarten, zumindest zeitweise, sympatrisch vorkommen müssen. In diesem Fall entstehen die reproduktiven Isolationsbarrieren meist unmittelbar infolge der Polyploidisierung.

Zwischen die beiden Extreme der allopatrischen und der sympatrischen Speziation fällt die **parapatrische Speziation**. Oft ist der Genfluss dadurch eingeschränkt, dass viele natürliche Populationen nur einen begrenzten Ausbreitungsradius haben (*stepping-stone model*) (Slatkin 1985) und an die lokalen ökologischen Bedingungen adaptiert sind. Parapatrische Speziation erfordert demnach keine undurchlässigen geographischen Barrieren, sondern zunächst nur eingeschränkten Genfluss und umweltbedingte Unterschiede zwischen den Populationen. Fisher (1930) entwickelte als erster die Theorie der parapatrischen Speziation entlang eines ökologischen Gradienten (*clinal speciation*). Dabei unterliegt die Migrationsbewegung der Selektion. So wird verhindert, dass die Individuen aus Gebieten, an die sie optimal angepasst sind, in weniger geeignete Gebiete abwandern. Die notwendige genetische Isolation kann auf verschiedenen Wegen erfolgen. So können Hybriden zwischen unterschiedlich adaptierten Individuen geringere Fitness aufweisen, weil sie an keines der beiden Elternhabitate optimal angepasst sind (Endler 1977). Doebeli & Dieckmann (2003) entwickelten ein Modell, in dem die Individuen entlang eines Umweltgradienten frequenz- und dichteabhängiger Konkurrenz unterliegen, die wiederum disruptive Selektion erzeugt und so die verschiedenen Phänotypen stärker gegeneinander abgrenzt.

Nach Coyne & Orr (2004) ist es sehr schwer, parapatrische Speziation in der Natur wirklich nachzuweisen. Das benachbarte Vorkommen zweier Schwesternarten kann das Ergebnis parapatrischer Artbildung sein, es kann aber z.B. auch auf Ausbreitung nach allopatrischer Speziation und nachfolgendem sekundären Kontakt beruhen. Als ein Beispiel für parapatrische Speziation gelten die Untersuchungen von Bradshaw & McNeilly (1981) an *Agrostis tenuis* und *Anthoxanthum odoratum* auf schwermetallbelasteten Braumböden. Die Pflanzen auf kontaminierten und nicht-kontaminierten Böden zeigten zeitlich verschobene Blühzeitpunkte. Diese temporäre Isolation in den Blühzeitpunkten ist genetisch fixiert (McNeilly & Antonovics 1968).

Neben den biogeographischen Aspekten der Artbildung und dem durch mehr oder weniger starke geographische Isolation eingeschränkten Genfluss spielt jedoch die eigentliche Entstehung reproduktiver Isolationsbarrieren zwischen den Arten die bedeutendste Rolle. Diese reproduktiven Isolationsbarrieren werden traditionell unterteilt in bereits vor der Befruchtung der Eizelle wirkende ("präzygotische") und in erst nach der Befruchtung der Eizelle wirkende ("postzygotische") Isolationsbarrieren.

Präzygotische Isolationsbarrieren verhindern den Austausch von Gameten zwischen Individuen verschiedener Arten. Dies kann auf unterschiedlichen Wegen erfolgen. Verhaltensisolation (auch

sexuelle Isolation) spielt ausschließlich bei Tieren eine Rolle und sorgt dafür, dass verschiedene Arten sich gegenseitig im Hinblick auf ihr Balz- und Kopulationsverhalten „nicht verstehen“ und somit keine Kreuzung zustande kommt. Sie entwickeln sich z.B. in Folge sexueller Selektion. Mechanische Isolation beruht auf der Inkompatibilität zwischen den reproduktiven Strukturen verschiedener Arten. Hierzu gehört z.B. der Ausschluss von Bestäuberinsekten bei Pflanzen oder die Tatsache, dass bei windbestäubten Arten die Befruchtung durch fremdartigen Pollen aufgrund der nicht zusammen passenden Narben- und Pollenstruktur verhindert wird (Linder & Midgley 1996). Ökologisch bedingte präzygotische Isolationsbarrieren entstehen direkt im Zusammenhang mit den ökologisch unterschiedlichen Ansprüchen nahe verwandter Arten. Sie umfassen unterschiedliche Habitatansprüche, die zeitliche Isolation der Arten infolge unterschiedlicher Fortpflanzungszeitpunkte sowie bei Angiospermen die unterschiedlichen Wechselbeziehungen zwischen den Blüten und ihren Bestäubern. Ökologische Aspekte der Isolation werden bei der Analyse von Artbildungsprozessen häufig vernachlässigt (Morell 1999), da es oft umfangreicher und langwieriger Feldstudien bedarf, diese aufzudecken. In Zeiten allerdings, in denen Ergebnisse schnell vorgelegt und publiziert werden müssen, sind langwierige Versuchsansätze leider nicht sehr gefragt.

Postzygotische Isolationsbarrieren umfassen die Bereiche der verminderten Hybridfitness, der Hybridsterilität und der erhöhten Hybridsterblichkeit. Hybridarten können zwar normal fortpflanzungsfähig sein, finden aber aufgrund ihrer ökologisch intermediären Stellung zwischen den Elternarten keine geeignete Nische innerhalb der Elternhabitats und sind somit unter ökologischen Aspekten weniger fit als ihre Eltern. Es handelt sich hier also um eine ökologisch bedingte postzygotische Isolationsbarriere. Wang et al. (1997) konnten in einem Transplantationsversuch für zwei hybridisierende Unterarten von *Artemisia tridentata* mit verschiedenen ökologischen Ansprüchen zeigen, dass die beiden Elternarten in ihren jeweiligen Habitats die größte Fitness aufwiesen, während die Hybriden in ihren Ansprüchen zwischen denen der Elternarten lagen.

Intermediäres Verhalten der Hybriden, z.B. in Bezug auf Paarungsverhalten oder -zeit kann dazu führen, dass Hybridarten keine Fortpflanzungspartner finden, obwohl sie physiologisch durchaus nicht steril sind. Diese Form der verhaltensinduzierten Hybridsterilität spielt besonders bei Tieren eine Rolle. Aber auch die ungünstige Platzierung des Pollens auf dem Bestäuber bei Hybriden der beiden Orchideen *Plantanthera chlorantha* und *P. bifolia* (Nilsson 1983) wird im weiteren Sinne als eine Form der verhaltensinduzierten Sterilität bei Pflanzen bewertet.

Deutlich besser untersucht als die oben angeführten, von außen auf die Fitness der Hybriden wirkenden abiotischen oder biotischen Faktoren, sind die den Hybriden z.T. inhärenten Entwicklungsstörungen. Diese sind von der Umwelt unabhängig und können letal sein oder doch zumindest verminderte Fitness oder erhöhte Hybridsterilität verursachen (Coyne & Orr 2004). Die Hybriden sind in diesem Fall nicht nur in Bezug auf die Umwelt oder das Verhalten im Vergleich zu ihren Elternarten weniger fit, sondern sie zeigen in jeder Umwelt verminderte Fitness. Die Ursachen dieser intrinsischen postzygotischen Isolationsbarrieren sind genetisch begründet. Dazu zählen u.a. die Inkompatibilität elterlicher Allele in der Hybridart, die dafür sorgen, dass die davon betroffenen Gene nicht oder nur eingeschränkt funktionieren. Vor allem aber genomische Veränderungen infolge der Artenhybridisierung, wie chromosomale Rearrangements (z.B. Chromosomenbrüche, -fusionen oder -verluste; ungleiche Verteilung von Chromosomen, Chromosomensegmenten oder Genomkomplexen auf die Gameten in der Meiose) und starke Änderungen der Genomgröße, stellen derartige Isolationsbarrieren dar.

Obwohl im Verlauf der Evolution viele Mechanismen entstanden, welche die Hybridisierung von verschiedenen Arten verhindern, und neue Arten vor allem aus der Aufspaltung bereits bestehender

Arten hervorzugehen scheinen, spielt **Hybridisierung**, die Verschmelzung zweier Arten zu einer neuen Art, dennoch eine nicht zu unterschätzende Rolle bei der Entstehung neuer Arten. Man unterscheidet zwei Hauptformen der Hybridisierung. Hybridisierung unter Bildung polyploider Arten (**Polyplloidisierung**) ist eine dieser Formen. Die andere Form ist die so genannte **rekombinante Speziation**, oder auch *homoploid hybrid speciation*, bei der die Hybriden die selbe Ploidiestufe wie ihre Elternarten besitzen. Diese Form der Hybridisierung ist bisher wenig verstanden und untersucht, da sie vergleichsweise schwer nachweisbar ist. Ein Beispiel für solch einen diploiden Hybrid ist *Helianthus anomalus* ($2n = 34$), die aus der Kreuzung der diploiden Elternarten *H. annuus* ($2n = 34$) und *H. petiolaris* ($2n = 34$) hervorging (Rieseberg 1991, Rieseberg et al. 1991, Schwarzbach & Rieseberg 2002). Polyplloidisierung dagegen ist häufig und relativ gut untersucht. Die Vervielfachung des Chromosomensatzes kann autopolyploid erfolgen, also die Folge einer Vervielfachung des arteigenen Chromosomensatzes sein, oder allopolyploid, also die nach Artenhybridisierung einsetzende Vervielfachung strukturell verschiedener Chromosomensätze darstellen.

Generell ist die Entstehung neuer Arten durch Hybridisierung sehr ungleich zwischen Tieren und Pflanzen verteilt. Bereits zu Beginn des 20. Jahrhunderts stellten Gates (1924) und Muller (1925) fest, dass Hybridisierung und die Entstehung polyploider Arten bei Tieren eine deutlich geringere Bedeutung haben als im Pflanzenreich. Innerhalb des Pflanzenreiches ist Polyplloidie sehr weit verbreitet. Grant (1981) geht davon aus, dass 95 % der Pteridophyten polyploiden Ursprungs sind, Masterson (1994) gibt an, dass ca. 70 % aller Angiospermen einem oder gar mehreren Polyplloidisierungsergebnissen unterlagen. Levy & Feldman (2002) vermuten, dass ein Großteil der höheren Pflanzen, wenn nicht sogar alle, ursprünglich Polyplloide sind, die nachfolgend eine Diploidisierung durchliefen. Lediglich bei den Gymnospermen scheint die Entstehung polyploider Arten selten zu sein (Coyne & Orr 2004).

Hybridisierung ist eine Form der sympatrischen Artbildung, da die Elternarten, zumindest zeitweise, in einem Gebiet vorkommen müssen. Um sich in der sofort einsetzenden Konkurrenz mit ihren Elternarten durchzusetzen und als eigene Arten behaupten zu können, müssen Hybride sich sehr schnell (verglichen mit allopatrisch entstandenen Arten) ökologisch und reproduktiv von ihren Elternarten abgrenzen. Polyplloidisierung führt dabei durch die verschiedenen Chromosomenzahlen zwischen Eltern und Nachkommen sofort zur Entstehung reproduktiver Isolation. Die oft sehr schnell folgenden und umfassenden genomischen Umstrukturierungen (Leitch & Bennett 1997, Soltis & Soltis 1999) vertiefen diese Barrieren. Die Rückkreuzungen der neuen polyploiden Arten mit ihren Elternarten liefern aufgrund der unterschiedlichen Ploidielevel meist sterile oder nicht überlebensfähige Nachkommen. Ein daraus resultierendes Problem liegt darin, dass einem neu entstandenen polyploiden Individuum in einer überwiegend aus seinen Elternarten gebildeten Population kaum geeignete Fortpflanzungspartner zur Verfügung stehen (*minority cytotype exclusion*, Levin 1975). Viele polyploide Arten sind daher zur Selbstbefruchtung oder vegetativen Vermehrung fähig (Stebbins 1957, Ramsey & Schemske 2002).

Die ökologische Differenzierung in Bezug auf die Elternarten kann bereits eine unmittelbare Konsequenz der Polyplloidisierung sein. Infolge des vervielfachten Chromosomensatzes und der Kombination unterschiedlicher Allele aus den verschiedenen Chromosomensätzen können sich auch sofort einige geno- und phänotypische Merkmale ändern, die zu veränderten ökologischen Ansprüchen führen. Es gibt Hinweise, dass Polyplloide veränderte Genexpressions- oder Transkriptionsmuster aufweisen (z.B. Leitch & Bennett 1997, Levy & Feldman 2002, Adams et al. 2003, Osborn et al. 2003). Phänotypisch betrachtet sind die Polyplloiden oft von größerem Wuchs oder zeigen z.B. größere Blüten als ihre Elternarten. Auch in Bezug auf ihre ökologischen Ansprüche können sich

Hybride sehr deutlich von ihren Elternarten unterscheiden und gerade durch die Kombination unterschiedlicher Genome ganz neue ökologische Nischen besiedeln.

1.2 Die Gattung *Hordeum* L. als Modellgruppe zur Analyse von Artbildungsprozessen

Hordeum L. gehört zur Tribus Triticeae der Familie Poaceae (Süßgräser). Innerhalb der Triticeae finden sich, neben der Gerste (*Hordeum vulgare*) selbst, einige der weltweit bedeutendsten Kulturpflanzen wie Weizen (*Triticum spec.*) und Roggen (*Secale cereale*). Daneben gehören wichtige Futtergrasarten aus den Gattungen *Agropyron*, *Elytrigia*, *Elymus*, *Leymus* und *Psathyrostachys* in diese Gruppe. Viele Arten und Gattungen der Triticeae stellen bedeutsame genetische Ressourcen für die Getreidezüchtung dar (*Triticum* spp., *Aegilops* spp., *Secale* spp., *Hordeum* spp., *Dasypyrum* spp.).

Eine umfassende Beschreibung und aktuelle taxonomische Bearbeitung der Gattung *Hordeum* lieferten von Bothmer et al. (1995). Diese Revision dient im Folgenden als Grundlage und wird durch weitere Studien und Daten sowie durch eigene Beobachtungen ergänzt.

1.2.1 Verbreitung und Ursprung der Gattung

Die Gattung *Hordeum* umfasst 31 Arten. Ihr Verbreitungsgebiet erstreckt sich über die temperaten Gebiete beider Hemisphären, abgesehen von Australien und Neuseeland (Fig. 1). Sie erreicht in Zentral-Südamerika tropische, in Nordamerika und Ostasien arktische Gebiete. Vertreter der Gattung finden sich sowohl in den flachen Küstenregionen als auch in bis zu 4.500 m Höhe in den Anden und im Himalaya. Diversitätszentren der Gattung sind Südwest-Asien, Zentralasien, das westliche Nordamerika, besonders aber das südliche Südamerika, wo 15 indigene *Hordeum*-Arten auftreten.

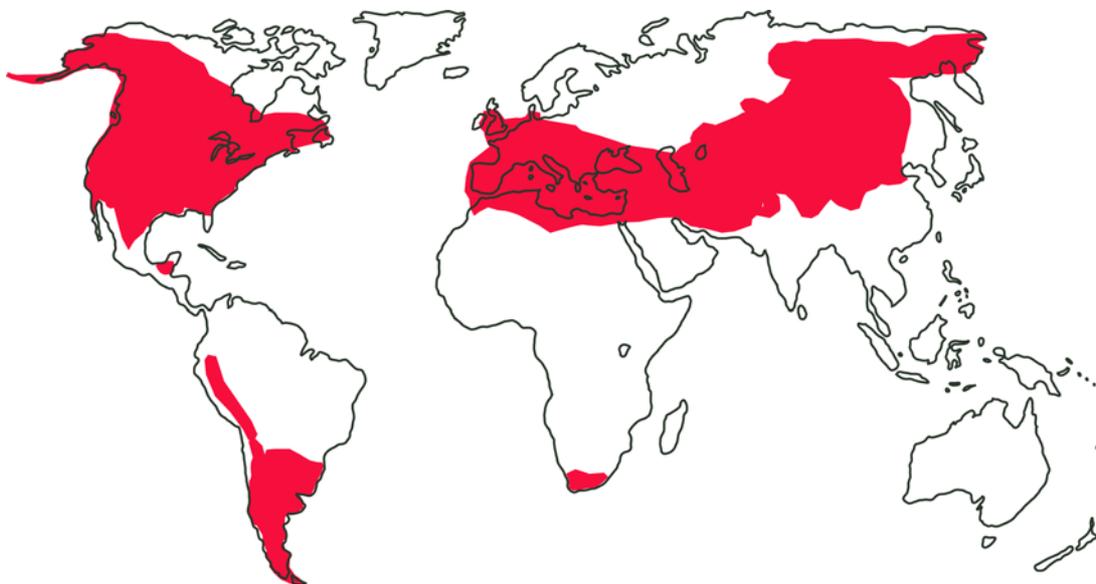


Fig. 1: Weltweite Verbreitung der Gattung *Hordeum* L.

Während die meisten Arten der Gattung vergleichsweise beschränkte Verbreitungsgebiete besitzen, z.T. nur von wenigen oder gar einer einzigen Lokalität bekannt sind (*H. erectifolium*, *H. guatemalense*, *H. arizonicum*), sind einige Arten, wie *H. brevisubulatum*, *H. brachyantherum* oder *H. bulbosum*, von Natur aus weiter verbreitet. *Hordeum murinum*, *H. marinum* und *H. jubatum* konnten ihr Verbreitungsgebiet, meist durch menschliche Aktivitäten, beträchtlich ausdehnen und finden sich

heute in vielen Regionen der Welt. In mindestens zwei Fällen hat diese Ausbreitung und die nachfolgende Hybridisierung mit den im neuen Gebiet heimischen Arten zur Entstehung neuer *Hordeum*-Arten oder Zytotypen (*H. brachyantherum* 6x, *H. lechleri*) geführt (Nishikawa et al. 2002, Blattner 2004, Kap. 3.2 Jakob & Blattner 2005).

Die nächsten Verwandten der Gattung *Hordeum* sind nach Frederiksen (1986) die annuelle monospezifische Gattung *Taeniatherum* Nevski, verbreitet in der Mittelmeerregion, und die ausdauernde südwest- und zentralasiatische Gattung *Psathyrostachys* Nevski (Baden 1991). Besonders die zuletzt genannte Gattung wurde in zahlreichen molekularen Studien (Petersen & Seberg 1997, Hsiao et al. 1995, 1999, Blattner 2004) als unmittelbare Schwesterngruppe der Gattung *Hordeum* identifiziert. Da auch die basalen *Hordeum*-Arten (*H. vulgare*, *H. bulbosum*) in Südwestasien auftreten, deutet dies auf eine Entstehung der Gattung in diesem Gebiet hin. Die Annahme wird auch durch den von Hsiao et al. (1999) postulierten Ursprung der gesamten Triticeae in Eurasien gestützt. In einer phylogenetischen Analyse datiert Blattner (2004) die Entstehungszeit der Gattung *Hordeum* auf vor etwa 12 Millionen Jahren und entwickelt, gestützt auf drei verschiedene Kernmarker (ITS, DMC1, EF-G), ein Szenario, das die heutigen weltweiten Verbreitungsmuster der Gattung erklärt (Blattner 2005). Diese Hypothese wurde durch die Resultate der Analyse der *trnL-F* Chloroplastenregion weitestgehend unterstützt (Kap. 3.2 Jakob & Blattner 2005).

In Tab. 1 ist die Verbreitung der Arten und Unterarten, ihre Chromosomenzahl, der Karyotyp, ihr Bestäubungsverhalten sowie die Lebensform kurz dargestellt. Die Fig. 2 und Fig. 3 zeigen einige *Hordeum*-Arten und typische Habitate.

1.2.2 Biologie und Ökologie der Arten

Hordeum-Arten weisen einen kompakten, horstigen Wuchs auf. Lediglich von *H. brevisubulatum* und *H. guatemalense* sind kurze Ausläufer bekannt. Die Höhe der Pflanzen ist sehr unterschiedlich. Sie reicht von wenigen Zentimetern bei einigen südamerikanischen Arten bis zu mehr als 1 m bei den zentralasiatischen Arten und bei *H. vulgare*. Morphologisch sind alle Arten der Gattung durch den Besitz eines Ährchentriplets, bestehend aus drei einblütigen Ährchen an jedem Rhachisknoten der Ähre, sehr gut charakterisiert (von Bothmer et al. 1995).

Die charakteristische Chromosomenrundzahl in *Hordeum* ist $x = 7$. Fünfzehn Arten der Gattung sind diploid ($2n = 2x = 14$), sieben tetraploid ($2n = 4x = 28$) und vier hexaploid ($2n = 6x = 42$) (Tab. 1). Fünf weitere Arten weisen mehr als eine Ploidiestufe auf (*H. brevisubulatum*, *H. bulbosum*, *H. brachyantherum*, *H. marinum*, *H. murinum*). Otto & Whitton (2000) gehen von etwa 4 % Speziationsereignissen durch Polyploidisierung aus. Diese Zahl wird in der Gattung *Hordeum* L. mit ca. 51 % polyploiden Taxa weit übertroffen und verdeutlicht, dass Polyploidisierung von großer Bedeutung bei der Entstehung von Arten innerhalb dieser Gattung gewesen ist. Die meisten polyploiden *Hordeum*-Arten sind allopolyploid. Die polyploiden Zytotypen von *H. brevisubulatum*, *H. murinum*, *H. bulbosum* sowie die tetraploide Form von *H. brachyantherum* subsp. *brachyantherum* scheinen dagegen autopolyploid zu sein (Blattner 2005).

Tab. 1: Verbreitung, Ploidie, Chromosomenzahl, Karyotyp und Genomkombination, Lebensform und Bestäubungstyp aller *Hordeum*-Arten, ihrer Unterarten und Zytotypen (verändert nach von Bothmer et al. 1995), p=perenn, a=anuell, s=Sommer, w=Winter, o=outbreeding, !=obligat, i=inbreeding, H=H-Genom, I=I-Genom, Xa=Xa-Genom, Xu=Xu-Genom

Art	Verbreitung	Ploidystufe	Chromosomenzahl.	Karyotyp	Lebensform	In-/outbreed.
<i>Hordeum arizonicum</i> Covas	Nordamerika	Süd-Arizona	6x	42	HHH	(a)b-p i
<i>Hordeum bogdanii</i> Wilensky	Zentral- und Ostasien	westl. Iran, Afghanistan, nördl. und westl. Pakistan, Nord-Indien, Süd-Sibirien, Mongolei, Nord-China	2x	14	H	p i(o)
<i>Hordeum brachyantherum</i> Nevski subsp. <i>brachyantherum</i>	Nordamerika	westl. Nordamerika, von der Baja California bis Alaska und Kamtschatka, in den USA westwärts bis Idaho, Utah, Wyoming und Colorado, selten in Neufundland und Kanada	4x	28	HH	p i(o)
<i>Hordeum brachyantherum</i> Nevski subsp. <i>brachyantherum</i>	Nordamerika	nur eine einzige Population bekannt	6x	42	HHXa	p i(o)
<i>Hordeum brachyantherum</i> Nevski subsp. <i>californicum</i> (Covas & Stebins) Bothmer, Jacobsen & Seberg	Nordamerika	Kalifornien	2x	14	H	p i(o)
<i>Hordeum brevisubulatum</i> subsp. <i>brevisubulatum</i> (Trin.) Link	Zentral- und Ostasien	Südost-Sibirien, Mongolei, Nord-China	2x/4x	14/28	H(H)	p ol
<i>Hordeum brevisubulatum</i> subsp. <i>iranicum</i> Bothmer	Zentral- und Ostasien	Iran	4x/6x	28/42	HH(H)	p ol
<i>Hordeum brevisubulatum</i> subsp. <i>nevskianum</i> (Bowden) Tzvelev	Zentral- und Ostasien	Nepal, Kaschmir, Pakistan, westl. China, westl. Sibirien, Nordost-Afghanistan	2x/4x	14/28	H(H)	p ol
<i>Hordeum brevisubulatum</i> subsp. <i>turkestanicum</i> (Nevski) Tzvelev	Zentral- und Ostasien	Afghanistan, Pakistan, südl. Tadschikistan, China	4x/6x	28/43	HH(H)	p ol
<i>Hordeum brevisubulatum</i> subsp. <i>violaceum</i> (Boissier & Hohenacker) Tzvelev	Zentral- und Ostasien	Zentral-Türkei, Kaukasus, Iran	2x/4x	14/28	H(H)	p ol
<i>Hordeum bulbosum</i> L.	Europa / SW Asien / Mittelerraneum	Mittelmeerregion, ostwärts bis Afghanistan und Tadschikistan	2x	14	I	p ol
<i>Hordeum bulbosum</i> L.	Europa / SW Asien / Mittelerraneum	Mittelmeerregion, ostwärts bis Afghanistan und Tadschikistan	4x	28	II	p ol
<i>Hordeum capense</i> Thunb.	Südafrika	Südafrika	4x	28	HXa	p i(o)
<i>Hordeum chilense</i> Roem. & Schult.	Chile / Südamerika	Chile, westl. Regionen der argentinischen Provinzen Rio Negro und Neuquen	2x	14	H	p o-i
<i>Hordeum comosum</i> J.Presl	südl. Südamerika	Andengebiete in Chile und Argentinien	2x	14	H	p i(o)
<i>Hordeum cordobense</i> Bothmer, Jacobsen & Nicora	nördl. Südamerika	Nord- und Zentral-Argentinien	2x	14	H	p i
<i>Hordeum depressum</i> (Scribn. & J.G.Sm.) Rydb.	Nordamerika	westl. USA	4x	28	HH	a i
<i>Hordeum erectifolium</i> Bothmer, Jacobsen & Jørgensen	nördl. Südamerika	nur eine bekannte Population in Argentinien	2x	14	H	p i
<i>Hordeum euclaston</i> Steud.	nördl. Südamerika	Zentral-Argentinien, Uruguay, südl. Brasilien	2x	14	H	a i
<i>Hordeum flexuosum</i> Nees ex Steud.	nördl. Südamerika	Provinz Buenos Aires, Argentinien	2x	14	H	p i
<i>Hordeum fuegianum</i> Bothmer, Jacobsen & Jørgensen	südl. Südamerika	Feuerland, selten in Süd-Chile	4x	28	HH	p i
<i>Hordeum guatemalense</i> Bothmer, Jacobsen & Jørgensen	Central America	in den Bergregionen von Cuchumatanes in Nord-Guatemala	4x	28	HH	p i
<i>Hordeum intercedens</i> Nevski	Nordamerika	endemisch in Südwest-Kalifornien	2x	14	H	a i

<i>Hordeum jubatum</i> L.	Ostasien / Nordamerika	heimisch von Mexiko bis zu den USA, Kanada, Alaska, Sibirien, nahezu weltweit eingeschleppt	4x	28	HH	p(b)	i
<i>Hordeum lechleri</i> (Steud.) Schenck	südl. Südamerika	beschränkt auf Chile und Argentinien, Provinz Mendoza südwärts bis Feuerland	6x	42	HHH	p	i
<i>Hordeum marinum</i> Huds. subsp. <i>gussoneanum</i> (Parl.) Thell.	Europa / SW Asien / Mittelmeerraum	östl. Mittelmeerraumregion	2x	14	Xa	a	i
<i>Hordeum marinum</i> Huds. subsp. <i>gussoneanum</i> (Parl.) Thell.	Europa / SW Asien / Mittelmeerraum	von der Türkei bis Afghanistan	4x	28	XaXa	a	i
<i>Hordeum marinum</i> Huds. subsp. <i>marinum</i>	Europa / SW Asien / Mittelmeerraum	westl. Mittelmeerraumregion	2x	14	Xa	a	i
<i>Hordeum murinum</i> L. subsp. <i>glaucum</i> (Steud.) Tzvelev	Europa / SW Asien / Mittelmeerraum	südl. Mittelmeerraumregion, östl bis Iran und Afghanistan	2x	14	Xu	a	i
<i>Hordeum murinum</i> L. subsp. <i>leporinum</i> (Link) Arcang.	Europa / SW Asien / Mittelmeerraum	Mittelmeerraumregion, östl bis Afghanistan	4x/6x	28/42	XuXu(Xu)	a	i
<i>Hordeum murinum</i> L. subsp. <i>murinum</i>	Europa / SW Asien / Mittelmeerraum	nördl. und westl. Europa, normalerweise nicht in der Mittelmeerraumregion	4x	28	XuXu	a	i
<i>Hordeum muticum</i> J.Presl	Nord- und Zentralamerika	Nordwest-Argentinien, Nordost-Chile, Bolivien, Peru, Ecuador, Kolumbien	2x	14	H	p	o-i
<i>Hordeum parodii</i> Covas	südl. Südamerika	Provinz Mendoza bis Provinz Santa Cruz in Argentinien	6x	42	HHH	p	i
<i>Hordeum patagonicum</i> (Haumann) Covas subsp. <i>magellanicum</i> (Parodi & Nicora) Bothmer, Giles & Jacobsen	südl. Südamerika	südlichstes Patagonien bis Feuerland	2x	14	H	p	i
<i>Hordeum patagonicum</i> (Haumann) Covas subsp. <i>mustersii</i> (Nicora) Bothmer, Giles & Jacobsen	südl. Südamerika	nur zwei bekannte Fundorte in der Provinz Santa Cruz, Argentinien	2x	14	H	p	i
<i>Hordeum patagonicum</i> (Haumann) Covas subsp. <i>patagonicum</i>	südl. Südamerika	südl. Teile der Provinz Chubut und entlang der Küste in der Provinz Santa Cruz, Argentinien	2x	14	H	p	i
<i>Hordeum patagonicum</i> (Haumann) Covas subsp. <i>santacruzense</i> (Parodi & Nicora) Bothmer, Giles & Jacobsen	südl. Südamerika	südl. Teile der Provinz Santa Cruz, Argentinien	2x	14	H	p	i
<i>Hordeum patagonicum</i> (Haumann) Covas subsp. <i>setifolium</i> (Parodi & Nicora) Bothmer, Giles & Jacobsen	südl. Südamerika	westl. Teile der Provinz Chubut bis in die Provinz Santa Cruz, Argentinien	2x	14	H	p	i
<i>Hordeum procerum</i> Nevski	nördl. Südamerika	Zentral-Argentinien	6x	42	HHH	p	i
<i>Hordeum pubiflorum</i> Hook.f. subsp. <i>halophilum</i> (Griseb.) Baden & Bothmer	südl. Südamerika	von Feuerland nördl. entlang beider Seiten der Anden in Chile und Argentinien	2x	14	H	p	i
<i>Hordeum pubiflorum</i> Hook.f. subsp. <i>pubiflorum</i>	südl. Südamerika	Feuerland und Provinz Magellanes in Chile	2x	14	H	p	i
<i>Hordeum pusillum</i> Nutt.	Nordamerika	weit verbreitet in den USA, fehlend in den westlichsten Provinzen	2x	14	H	a	i
<i>Hordeum roshevitzii</i> Bowden	Zentral- und Ostasien	Süd-Sibirien, Mongolei, Nord- und Zentral-China	2x	14	H	p	i
<i>Hordeum secalinum</i> Schreb.	Europa / SW Asien / Mittelmeerraum	südl. Schweden und Zentral-Dänemark entlang der Atlantikküste bis Spanien	4x	28	HXa	p	o(i)
<i>Hordeum stenostachys</i> Godr.	Nord- und Zentralamerika	Zentral- und Nord-Argentinien, Uruguay, südl. Brasilien	2x	14	H	p	i(o)
<i>Hordeum tetraploidum</i> Covas	südl. Südamerika	von der Provinz Mendoza bis zur Provinz Santa Cruz in Argentinien	4x	28	HH	p	o(i)
<i>Hordeum vulgare</i> L. subsp. <i>spontaneum</i> (K.Koch) Thell	SW Asien / Mittelmeerraum	natürliche Vorkommen wahrscheinlich von Griechenland, Ägypten und Südwest-Asien bis Iran, Afghanistan, West-Pakistan und Tadschikistan	2x	14	I	a	i
<i>Hordeum vulgare</i> L. subsp. <i>vulgare</i>	SW Asien / Mittelmeerraum		2x	14	I	a	i

Alle Arten der Gattung sind mehr oder weniger auf Offenlandhabitats wie Wiesen, Weiden, Wegränder, Ruderalstellen oder Steppen beschränkt. Sie finden sich auch entlang von Küsten, in Marschländern oder an Fluss- und Seeufern. Obwohl Einjährigkeit das ursprünglichere Merkmal innerhalb der Gattung zu sein scheint, weist die Mehrzahl der Arten der Gattung heute eine ausdauernde Lebensform auf. Vor allem in der Neuen Welt finden sich bis auf wenige Ausnahmen nur perenne Arten. Einjährigkeit ist in der Gattung *Hordeum*, wie bei vielen anderen Taxa auch, oft mit dem Auftreten in bestimmten Habitats (z.B. temporär trocken, salzig) oder unter bestimmten Klimabedingungen verbunden. So sind die meisten Arten der Mediterranregion (*H. murinum*, *H. vulgare*, *H. marinum*) annuell. Die vor allem durch die Reduktion der Sommerniederschläge ariden Bedingungen des Mittelmeeres begünstigen annuelle Pflanzen mit Anpassungsfähigkeiten an trockene Habitats (Wolf 1997). Die annualen Arten der Neuen Welt (*H. intercedens*, *H. pusillum*, *H. euclaston*) besiedeln vergleichbare Habitats, die öfter der Austrocknung unterworfen sind, und haben ihre Einjährigkeit, wahrscheinlich in Anpassung an ihren Lebensraum, sekundär wieder erlangt. Annuelle Arten der Gattung treten generell in niedrigen Höhenlagen und in nicht komplett geschlossener Vegetation auf.

Aber auch viele ausdauernde Arten sind sehr trockenheitstolerant. *Hordeum comosum*, eine südamerikanische Art, wurde auf eigenen Sammelreisen fast ausschließlich in den z.T. extrem trockenen patagonischen Steppen gefunden. Boelcke et al. (1985) bezeichnen diese Art als eine Charakterart der Klimaxsteppenvegetation (Festucetea gracillimae). Im Allgemeinen benötigen die ausdauernden Arten aber eine etwas bessere Feuchtigkeitsversorgung.

Viele *Hordeum*-Arten besitzen eine relativ hohe Salztoleranz. Selbst *H. vulgare*, obwohl weniger salztolerant als die meisten anderen *Hordeum*-Arten, erträgt deutlich höhere Bodensalzkonzentrationen als andere Getreidearten.

Die meisten Arten der Gattung sind selbstbestäubend oder haben zumindest keine klaren Selbstincompatibilitäten entwickelt. Lediglich zwei Arten, *H. bulbosum* und *H. brevisubulatum*, sind obligat fremdbestäubt (Lundqvist 1962, von Bothmer 1979).

Die homoploiden Kreuzungsbarrieren zwischen den Arten sind sehr stark, insbesondere in Form von Hybridsterilität (von Bothmer et al. 1995). Es gibt nur wenige oder keine natürlichen Hybridisierungsereignisse, auch wenn, besonders im südlichen Südamerika, oft viele Arten in enger Nachbarschaft sympatrisch wachsen.

Die Ausbreitung der Samen erfolgt epi- oder auch endozoochor. Besonders die Grannen, oft sehr lang und mit feinen Haken versehen, fördern diesen Ausbreitungsmodus. Die Arten konnten und können so auch lange Distanzen überwinden, zumal sie oft in Habitats auftreten, wie z.B. in Küstenregionen, die Kreuzungspunkte großer Vogelzuglinien sind. Die heutigen weltweiten Verbreitungsmuster (Fig. 1) sind ganz maßgeblich durch mehrere Fernausbreitungsereignisse geprägt, wie Blattner (2005, vgl. auch Kap. 3.2 Jakob & Blattner 2005) in seiner biogeographischen Studie der Gattung *Hordeum* belegt. Anemochorie spielt hingegen eine untergeordnete Rolle. Die Samen sind für effektive Windausbreitung zu schwer und zu groß, auch wenn es hier artspezifische Unterschiede gibt. Auch die oft geringe Höhe der Pflanzen und die mehr oder weniger raue Vegetationsdecke verhindern eine effektive Windausbreitung. Bei einigen Arten, wie *H. lechleri*, *H. jubatum* oder *H. comosum*, scheinen aber die hier sehr langen, feinen und weichen Grannen die Windausbreitung zumindest über kürzere Distanzen zu fördern, indem die gesamte Ähre oder auch einzelne Ährchen durch die gespreizten Grannen wie „Steppenroller“ vorwärts bewegt werden (eigene Beobachtung).



Fig. 2: von links oben nach rechts unten: *H. vulgare*, *H. lechleri*, *H. jubatum*, *H. marinum* subsp. *marinum*, *H. pubiflorum*, Massenbestand von *H. pubiflorum*.



Fig. 3: von links oben nach rechts unten: *H. brachyantherum*, *H. pubiflorum* auf extrem salzbeeinflussten Standort, *H. lechleri*, *H. comosum*, *H. pubiflorum*, *H. comosum* am Cerro Aconcagua (Argentinien), *H. jubatum*.

1.2.3 Phylogenetische und genomische Beziehungen innerhalb der Gattung

Mit Hilfe karyologischer Analysen der Chromosomen und meiotischer Chromosomenpaarungsstudien wurden vier verschiedene Genomgruppen in *Hordeum* definiert (Linde-Laursen et al. 1992, von Bothmer et al. 1995). Die Bezeichnung der Genomgruppen in *Hordeum* richtet sich nach der Beschreibung und Klassifizierung der Triticeae-Genome durch Wang et al. (1996). Die Genomgruppe H umfasst 27 Arten, überwiegend aus der Neuen Welt und Zentralasien. Die anderen drei Gruppen sind dagegen vergleichsweise klein und geographisch weitestgehend auf die mediterrane Region und Südwestasien beschränkt: Genomgruppe I mit zwei Arten, Xa mit einer Art und Xu ebenfalls mit nur einer Art. Die derzeitige infragenerische Gliederung der Gattung in Sektionen durch von Bothmer et al. (1995) sowie die Revision derselben durch Petersen & Seberg (2003) spiegeln die Verteilung der Genome innerhalb von *Hordeum* jedoch nur teilweise wider.

Phylogenetische Studien, basierend auf molekularen Daten, wurden für *Hordeum* wiederholt veröffentlicht. Vor allem frühere Studien umfassen aber oft nur wenige und z.T. recht willkürlich, in jedem Fall aber nicht repräsentativ ausgewählte Arten der Gattung und fokussieren oft stark auf *H. vulgare* (Molnar et al. 1992, Svitashv et al. 1994, Marillia & Scoles 1996, Petersen & Seberg 1997, De Bustos et al. 1998, Terzi et al. 2001, El-Rabey et al. 2002). Damit konnten die infragenerischen Verwandtschaftsbeziehungen nur unzureichend geklärt werden. Erst jüngere Veröffentlichungen umfassen eine größere Zahl an Arten oder berücksichtigen zumindest alle diploiden Arten (Doebley et al. 1992, Komatsuda et al. 1999, Nishikawa et al. 2002, Petersen & Seberg 2003). *Hordeum* ist nach den Daten von Petersen & Seberg (1997) sowie Blattner (2004) monophyletisch. Auch die auf morphologischen Daten basierende Studie von Seberg & Frederiksen (2001) bestätigte die Monophylie der Gattung. Die meisten dieser phylogenetischen Studien bestätigen die Existenz von vier großen Gruppen innerhalb der Gattung. Diese vier großen Gruppen entsprechen weitgehend den vier Genomen H, I, Xa und Xu. Die Ergebnisse der Studien sind aber oft schwer vergleichbar, was einerseits an der unterschiedlichen Taxonauswahl liegen mag, andererseits aber auch an Unstimmigkeiten in durch verschiedene Markersysteme gewonnenen Ergebnissen. So liefern Kern- und Chloroplastenmarker z.T. sehr widersprüchliche Ergebnisse. Außerdem zeigten alle bisherigen Phylogenien nur eine sehr geringe Auflösung in den nahe verwandten Arten der Neuen Welt.

Die erste Phylogenie der gesamten Gattung, basierend auf der Analyse der ITS Region, lieferte Blattner (2004, Fig. 4 auf S. 29). Hier wurden erstmals nicht nur alle diploiden, sondern auch alle polyploiden Arten erfasst.

Phylogenetisch sind die überwiegend mediterran bis südwest-asiatisch verbreiteten Arten des I- (*H. vulgare*, *H. bulbosum*) und des Xu-Genomes (*H. murinum*) enger miteinander verwandt und bilden gemeinsam die Schwesterngruppe zu den beiden restlichen Gruppen des H- und Xa-Genoms (Blattner 2004, Fig. 4 auf S. 29). Die statistische Unterstützung für die Verwandtschaft des I- und Xu-Clades ist allerdings gering. Der mediterran verbreitete Xa-Clade mit nur einer Art (*H. marinum*) stellt, statistisch gut abgesichert, die Schwesterngruppe zum großen H-Clade mit insgesamt 27 Arten aller drei Ploidiestufen dar. Innerhalb des H-Clades gibt es eine Trennung, die sehr gut die unterschiedliche geographische Verbreitung der Arten zwischen Zentralasien und der Neuen Welt widerspiegelt (Blattner 2005). Innerhalb des Neu Welt-Clades erreichte die Analyse von Blattner (2005) eine deutlich bessere Auflösung als vorangegangene Studien. Diese Gruppe ist geteilt in zwei geographisch definierte Clades, die in Zentralargentinien bis Ecuador einerseits bzw. im südlichen Argentinien, Patagonien und Feuerland andererseits auftreten.

Zwei tetraploide Arten, *H. capense* und *H. secalinum*, sind heterogenomische Hybriden und fallen somit aus einem monophyletischen Klassifizierungsschema der Genomgruppen heraus. Sie entstanden durch die Hybridisierung von Elternarten mit einem H- und einem Xa-Genom. Die Studie von Petersen & Seberg (2004) zeigte als maternalen Elter die zentralasiatische Art *H. brevisubulatum* (H-Genom) und als paternalen Elter *H. marinum* subsp. *gussoneanum* (Xa-Genom). Auch die hexaploide Form von *H. brachyantherum* ist ein heterogenomischer Hybrid. Sie ist aus der Hybridisierung der europäischen Art *H. marinum* subsp. *gussoneanum* (Xa-Genom) und der tetraploiden Form von *H. brachyantherum* (H-Genom) hervorgegangen (Nishikawa et al. 2002, Blattner 2004).

1.2.4 Warum die Gattung *Hordeum* als Modellgruppe?

Hordeum vulgare ist laut Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO, <http://www.fao.org/>) nach Weizen, Mais und Reis die wichtigste Getreideart. In den Jahren 2000 bis 2002 wurden weltweit jährlich ca. 136 Millionen Tonnen erzeugt. Vor allem in Regionen, die aufgrund des Klimas oder der Bodenverhältnisse den Anbau anderer Getreidearten nicht zulassen, spielt Kulturgerste bei der Nahrungserzeugung eine bedeutende Rolle. Da Gerste im Vergleich zu anderen Getreidearten eine hohe Salztoleranz aufweist, kann sie auch noch in Gebieten angebaut werden, in denen der Boden infolge nicht standortgemäßer Bewirtschaftung für andere Getreidearten nicht mehr geeignet ist. Neben der direkten menschlichen Nahrungserzeugung (Mehl, Graupen, Malz) spielt Gerste auch als Tierfutter eine große Rolle.

Aufgrund dieser enormen Bedeutung der Kulturgerste werden seit Jahrzehnten mit großem Aufwand sowohl die Kulturgerste selbst erforscht als auch ihre wilden Verwandten analysiert. So gelten die Wildgerstenarten als sekundärer oder tertiärer Genpool für die Kulturgerstenzüchtung.

In den letzten Jahrzehnten wurden besonders unter diesem Aspekt umfangreiche Studien zur Karyologie und Zytologie (z.B. von Bothmer et al. 1986, 1988a, 1989, Linde-Laursen et al. 1986a, b, 1989, 1990, 1992), Variation von Inhaltsstoffen (Pelger & von Bothmer 1991), taxonomischen Behandlung (z.B. von Bothmer et al. 1988b, 1989, 1993, Jacobsen & von Bothmer 1995, Blattner 2004, Petersen & Seberg 2004), zu interspezifischen Hybridisierungsexperimenten (z.B. Subrahmanyam & von Bothmer 1987, von Bothmer et al. 1987, 1988a, 1989, Knutsson & von Bothmer 1993) und zu Habitatansprüchen der verschiedenen Wildgerstenarten (Yang et al. 1987, von Bothmer 1996, Ruiz-Fernandez & Soler 1997) veröffentlicht. Obwohl dies nur eine Auswahl der zur Verfügung stehenden Literatur ist, wird deutlich, dass man sich bei der Analyse der Gattung *Hordeum* auf viele bereits vorhandene Daten stützen kann und einige Fragestellungen mehr oder weniger umfassend analysiert wurden.

Ein großer Vorteil bei der molekularen Analyse der Wildgerstenarten liegt in ihrer mehr oder weniger großen Nähe zur Kulturgerste. Für *H. vulgare* existiert bereits eine Vielzahl molekularer Informationen, wie z.B. Mikrosatelliten-, RFLP- oder AFLP-Marker (z.B. Hernandez et al. 2003, Kota et al. 2003, Turpeinen et al. 2003, Li 2004, Zhang et al. 2004), EST-Bibliotheken (Thiel et al. 2003), SNP's (z.B. Kota et al. 2001) und RAPD-Daten (z.B. Marillia & Scoles 1996, Volis et al. 2001). Ein großer Teil dieser Marker ist auch bereits kartiert. Dadurch wird der Aufwand, bestimmte Markersysteme zu entwickeln oder an das spezielle Untersuchungsobjekt anzupassen, beträchtlich reduziert.

Ein weiterer Vorteil der Gattung *Hordeum* als Modellgruppe für die Analyse von Artbildungsprozessen ist die einheitliche morphologische und taxonomische Bearbeitung der Gattung durch von Bothmer et al. (1995). Die Beschreibung der einzelnen Arten ist somit relativ einheitlich und unterschiedliche Artenzahlen in den einzelnen Gattungsgruppen sollten daher nicht auf verschiedenen taxonomischen Auffassungen beruhen. Auch wenn die vor allem morphologisch und karyologisch begründete in-

fragenerische Gliederung der Gattung durch von Bothmer et al. (1995) in vier Sektionen (Sect. *Hordeum*, Sect. *Anisolepis*, Sect. *Critesion*, Sect. *Stenostachys*) durch neuere, überwiegend molekulare Erkenntnisse nicht gestützt wird, hat sich an der Artauffassung innerhalb der Gattung wenig geändert. Petersen & Seberg (2003) lieferten auf der Basis von Chloroplasten- (*rbcL*) und Kernmarkern (DMC1) eine Revision der infragenerischen Gliederung. Diese führte aber nach Ergebnissen von Blattner (2004, 2005) auch nicht zu monophyletischen Sektionen.

Fundierte und möglichst alle Arten der Gattung umfassende Phylogenien sind eine wesentliche Voraussetzung für die Analyse von Artbildungsprozessen (Barracough & Nee 2001, Coyne & Orr 2004). Zumindest für die diploiden *Hordeum*-Arten liegen derartige neben morphologisch vor allem auch molekular begründete Phylogenien vor (z.B. Komatsuda et al. 1999, Nishikawa et al. 2002, Petersen & Seberg 2003, Blattner 2004).

Hordeum ist mit nur 31 Arten eine vergleichsweise kleine Gattung und damit relativ überschaubar. Aufgrund der vielen Studien der vergangenen Jahrzehnte sind sämtliche Vertreter der Gattung, zumindest mit jeweils einer Akzession, in Genbanken verfügbar. Besonders die Nordic Gene Bank in Alnarp, Schweden, hält eine große Sammlung von Wildgerstenakzessionen, meist mit genau bekannter geographischer Herkunft, bereit. Dieses Material wird allerdings oft schon seit mehreren Jahrzehnten *ex situ* vermehrt, was durchaus zur Veränderung bestimmter Merkmale zu führen scheint. So neigen nach eigenen Beobachtungen die Genbankakzessionen, verglichen mit dem frisch gesammelten Wildmaterial, manchmal zu einem früheren Blütenansatz im Jahr oder blühen bereits im ersten Jahr.

Eigene Sammelreisen in verschiedene Länder Europas sowie nach Nord- und Südamerika komplettierten und frischten die bisher vorhandenen Akzessionen auf, verfeinerten den geographischen Bezug der Aufsammlungen und erlauben nun auch populationsbezogene Untersuchungsansätze.

Innerhalb der Gattung *Hordeum* finden sich in verschiedenen monophyletischen Gruppen sehr unterschiedliche Artenzahlen (Blattner 2004). Die Daten von Blattner (2004, vgl. auch Kap.3.2 Jakob & Blattner 2005) zeigen deutlich einen Anstieg der Speziationsrate im neuweltlichen H-Clade, beginnend vor ca. 2,5 Millionen Jahren. Innerhalb dieses evolutionär vergleichsweise kurzen Zeitraums entstanden hier 15 diploide Arten. Diesen 15 Arten stehen in der Alten Welt aber nur vier diploide Arten (*H. vulgare*, *H. bulbosum*, *H. murinum*, *H. marinum*) gegenüber, von denen der monospezifische Xa-Clade (*H. marinum*) die unmittelbare Schwesterngruppe des H-Clades bildet (vgl. Fig. 4 auf S. 29). Auch wenn die Altersabschätzungen aufgrund fehlender Triticeae-Fossilien von Blattner (2004) vorsichtig bewertet werden, fällt der Zeitrahmen für den Beginn der Radiation der Neuweltarten mit dem Beginn der Eiszeit vor ca. zwei Millionen Jahren zusammen. Mit ihren großen klimatischen und geographischen Veränderungen gilt die Eiszeit als eines der wahrscheinlich bedeutendsten geologischen Ereignisse, die zur heutigen Verteilung der genetischen Variation und letztlich auch zur Entstehung und zum Verschwinden von Arten beigetragen haben. Bei unseren Analysen zeigte sich jedoch, dass die Auswirkungen der Eiszeit auf die Artendiversität der Gattung *Hordeum* in der Alten und Neuen Welt sehr verschieden waren.

Mit dieser asymmetrischen Verteilung der Arten innerhalb einer monophyletischen Gruppe und den im H-Clade beobachteten kurzen Astlängen erfüllt *Hordeum* zwei Voraussetzungen einer schnellen Radiation (Guyer & Slowinski 1993). Da die Beschleunigung der Artbildung in der Neuweltgruppe der Gattung in den letzten 2,5 Millionen Jahren erfolgte, ist diese Radiation ein relativ rezenter Vorgang. Die Entwicklung reproduktiver Isolationsbarrieren als Voraussetzung für die Entstehung neuer Arten ist hier vermutlich noch kein vollständig abgeschlossener Prozess. Es ist hier wahrscheinlich besser

möglich als in bereits über lange Zeiträume von einander isolierten Taxa, die Ursachen der Aufspaltung einer Art in neue Arten offenzulegen. Mit der Gattung *Hordeum* als Modellobjekt können innerhalb einer eng umrissenen phylogenetischen Gruppe Mechanismen, die zur Artbildung führen, und ihre Auswirkungen vergleichend betrachtet werden.

2 Ziele der vorliegenden Arbeit

Diese Arbeit ist eingebunden in ein umfassendes und weiterhin fortlaufendes Forschungsprojekt über Artbildungsmechanismen innerhalb der Gattung *Hordeum*. Ziel dieses Projektes ist es, Faktoren und Mechanismen aufzudecken, die den Divergenzprozess beeinflussen und so die Entstehung neuer Arten oder Taxa forcieren können. Es soll im Verlauf des Gesamtprojektes der Beitrag unterschiedlicher, zur Entstehung neuer Arten führender Prozesse (z.B. geographische Isolation, ökologische Radiation, genomische Inkompatibilität) in den verschiedenen monophyletischen Gruppen der Gattung *Hordeum* vergleichend analysiert werden. Im Vordergrund der Untersuchungen stehen besonders die Ursachen der asymmetrischen Artenverteilung im überwiegend neuweltlich verbreiteten H-Clade und im unmittelbaren Schwesternclade, dem eurasisch-mediterran verbreiteten Xa-Clade (vgl. Kap. 1.2.4 und Fig. 4 auf S. 29). Im Verlauf dieses Projektes werden zwei Arbeitshypothesen gegeneinander getestet: 1.) Erfolgte die Diversifizierung in der Gattung *Hordeum* überwiegend non-adaptiv, also infolge allopatrischer Speziation oder 2.) handelt es sich, besonders im artenreichen H-Clade, um ökologisch forcierte, also adaptive Radiation, möglicherweise als Folge der Entwicklung eines Schlüsselmerkmals (*key innovation*, Schluter 2000)? Sowohl die mediterran verbreitete Art *H. marinum* als unmittelbare Schwesternart des artenreichen H-Clades als auch die neuweltlichen Arten des H-Clades tolerieren z.T. stark salzbeeinflusste Standorte. Allerdings findet sich nur im H-Clade diese beschleunigte und erhöhte Artbildungsrate (Blattner 2004, 2005). Daher wurde als Arbeitshypothese eine veränderte Stresstoleranz, vor allem im Umgang mit Salzstress, bei den Arten des neuweltlichen H-Clade gegenüber den anderen, überwiegend altweltlich verbreiteten Arten als Schlüsselmerkmal für diese beschleunigte Speziation postuliert.

Das Ziel dieser Arbeit ist es dabei zunächst, wesentliche Grundlagen für die Untersuchung dieser Artbildungsprozesse zu liefern. Wie im Kapitel 1.1 dargestellt, beeinflussen genomische, geographische und ökologische Faktoren in unterschiedlichen Kombinationen und unterschiedlichem Ausmaß die Entstehung neuer Arten.

Obwohl im Kap. 1.1 betont wurde, dass hier nicht Stellung bezogen werden soll zur großen Zahl existierender Artkonzepte, benötigt auch diese Arbeit eine Definition der von ihr untersuchten „Arten“, um sich mit der Entstehung von Arten auseinander setzen zu können. Diese Arbeit bezieht sich daher auf die taxonomische Bearbeitung der Gattung *Hordeum* durch von Bothmer et al. (1995). Es sollen also Grundlagen für die Analyse von Artbildungsprozessen der durch von Bothmer et al. (1995) beschriebenen Arten und Taxa gelegt werden. Diese taxonomische Bearbeitung ist nicht widerspruchsfrei, z.B. in der teilweise inkonsequenten Anwendung des morphologischen Artkonzeptes, aber die Fassungen und Beschreibungen der Arten sind unter verschiedenen Gesichtspunkten (ökologisch, geographisch, morphologisch und auch phylogenetisch) nachvollziehbar und praktikabel.

Auf der Ebene des Genoms liegen für *Hordeum* bereits umfangreiche Daten vor. Die konstanten Chromosomenzahlen innerhalb der Gattung *Hordeum* von $2x = 14$, $4x = 28$ und $6x = 42$ zeigen keinen Chromosomenverlust oder ähnliche Chromosomenzahländerungen im Zug von bzw. nach Polyploidisierungsereignissen an. Umfangreiche karyologische und cytologische Arbeiten sowie Hybridisierungsexperimente der Arbeitsgruppen um von Bothmer (vgl. Kap. 1.2.4) führten zur Aufstellung der vier Grundgenome (I, Xu, Xa, H) und zeigten, dass die Chromosomenstruktur innerhalb der vier Grundgenome der Gattung *Hordeum* relativ einheitlich ist und eine hohe meiotische Bivalentenpaarung (hohe mittlere Chiasmatazahl/Zelle) in Hybriden vorliegt. Das heißt, die Chromosomen sind sich in ihrer Struktur relativ ähnlich und erkennen sich als homolog. Zwischen den vier Grundgenomen ist die meiotische Paarung der Chromosomen dagegen meist sehr gering (vgl. von Bothmer et al. 1995).

Ein weiterer wichtiger genomischer Aspekt ist die Genomgröße und ihre Variation innerhalb der Gattung und ihrer verschiedenen Taxa. Die Genomgröße von Pflanzen wird korreliert mit zytologischen, physiologischen und ökologischen Merkmalen (für eine umfangreiche Literaturübersicht dazu vgl. Kap. 3.1). Arbeiten von Rayburn et al. (1994) über Mais zeigten, dass künstliche Selektion auf möglichst frühe Blühzeitpunkte zu einer Reduktion der Genomgröße im Zellkern führte. Kalendar et al. (2000) fanden in *H. vulgare* subsp. *spontaneum* eine Korrelation zwischen der Genomgröße und den Wuchsbedingungen der Pflanzen. Die Genomgröße hat somit unter anderem einen Einfluss auf die Entwicklungsgeschwindigkeit der Pflanze und kann so indirekt zur reproduktiven Isolation beitragen. Ein ganz direkter Einfluss ergibt sich jedoch daraus, dass Unterschiede in den Genomgrößen durch den Verlust oder Gewinn (z.B. Deletionen/Insertionen, vgl. Petrov et al. 2000, Petrov 2002) von DNA entstehen und somit genomische Unterschiede vorliegen, die der Hybridisierung zweier Arten mit Genomgrößendifferenzen entgegenwirken können (Myburg et al. 2003). Eine umfassende Untersuchung der Genomgrößen fehlt jedoch in *Hordeum* bisher. Die vorhandenen Studien betrachten entweder nur einzelne Arten (Turpeinen et al. 1999) oder eine eher zufällige Auswahl von Arten ohne die Berücksichtigung phylogenetischer Zusammenhänge oder Ploidiestufen (Kankanpää et al. 1996, Vogel et al. 1999) und lassen daher kaum aussagekräftige Schlüsse zu.

Phylogeographische Studien untersuchen die Beziehung zwischen der Phylogenie der Taxa und ihrer geographischen Verbreitung und verbinden die traditionell eher getrennten Gebiete der Populationsgenetik und der Phylogenie (Avice 2000). Sie erlauben Erkenntnisse über die Verteilung der genetischen Variation der untersuchten Organismen in Zeit und Raum und lassen Rückschlüsse auf historische Ereignisse zu, die zur Entstehung von Populationsdifferenzierungen und letztlich auch von Arten geführt haben können. Phylogeographische Analysen können dazu beitragen, die geographischen Hintergründe der Speziation zu beleuchten. Die klassischen Marker der Phylogeographie sind die überwiegend uniparental vererbten Mitochondrien- (bei Tieren und Gymnospermen) oder Chloroplastengenome (bei Angiospermen). Für die Gattung *Hordeum* liegen bereits auf Chloroplastendaten basierende Phylogenien vor (Doebley et al. 1992, Provan et al. 1999, Nishikawa et al. 2002, Petersen & Seberg 2003), wobei einige dieser Chloroplastenphylogenien zumindest alle diploiden Arten umfassen. Allerdings widersprechen die Ergebnisse dieser Chloroplastenphylogenien sich sowohl gegenseitig als auch den mit Kernmarkern erzielten Ergebnissen und zeigen generell eine nur sehr geringe Auflösung der Verwandtschaftsbäume (vgl. Kap. 1.2.3). Zudem wurde meist nur ein Individuum pro Art integriert. Um zukünftige phylogeographische Analysen innerhalb einzelner *Hordeum*-Arten oder nahe verwandter Artengruppen auf eine gut gesicherte Basis zu stellen, ist es notwendig, die Widersprüche innerhalb der Chloroplastendaten und im Vergleich mit den Kernmarkern aufzuklären. Es muss daher zunächst evaluiert werden, ob die Widersprüche nur auf der unterschiedlichen Taxonauswahl der einzelnen Studien beruhen oder ob es einen biologischen Hintergrund dafür gibt. Erst danach ist es möglich, die Ergebnisse phylogeographischer Studien in der Gattung *Hordeum* richtig zu interpretieren. Diese Arbeit liefert damit eine wesentliche Grundlage für zukünftige, weitergehende phylogeographische Analysen einzelner Arten der Gattung *Hordeum*. Nach der Aufklärung der bisher bestehenden Widersprüche in den Chloroplastendaten soll die evolutionäre Geschichte einer konkreten Art (*H. marinum*) mit phylogeographischen Methoden analysiert werden.

3 Ergebnisse

Das Ziel dieser Arbeit ist es, wesentliche Grundlagen für die Analyse von Artbildungsprozessen in der Gattung *Hordeum* zu legen. Dazu wird auf genomischer Ebene die Genomgrößenevolution analysiert. Die Chloroplastenvariabilität und -genealogie der gesamten Gattung wird mit Hilfe der *trnL-F* Sequenzen untersucht. Neben einer in interspezifischen Studien üblichen phylogenetischen Analyse, resultierend in einem dichotom verzweigten, aber wenig aufgelösten Baum, wird ein bisher meist intraspezifisch angewendeter genealogischer Ansatz gewählt. Nachdem so die Widersprüche der bisherigen Chloroplastenphylogenien und deren potentiellen Ursachen aufgeklärt wurden und ein Überblick über die Gesamtvariation der Chloroplasten sowie deren Verwandtschaft in *Hordeum* vorlag, wird an einem konkreten Beispiel (*H. marinum*) die Entstehung neuer Taxa rekonstruiert. Dazu werden neben klimatisch-ökologischen Daten ebenfalls die Erkenntnisse aus den *trnL-F* Sequenzen verwendet und in einem phylogeographischen Ansatz analysiert. Für eine räumlich und zeitlich feinere Auflösung der genetischen Variation wurden die *trnL-F* Sequenzen durch Daten von eigens entwickelten Chloroplasten-Mikrosatelliten ergänzt.

Die daraus resultierenden Ergebnisse sind in den folgenden Kapiteln zusammengefasst:

In Kapitel 3.1 (Jakob et al. 2004) wurde die Evolution der Genomgrößen in der Gattung *Hordeum* erstmals in einem phylogenetischen Rahmen analysiert. Da elf der 31 *Hordeum*-Arten polyploid sind und weitere 5 Arten mehr als eine Ploidiestufe aufweisen, sollte die Auswirkung von Hybridisierungen und Polyploidisierungen in Bezug auf die Genomgröße untersucht werden. In diesem Kapitel wird ausgeführt, wie ökologische und phylogenetische Zusammenhänge die Genomgröße beeinflussen, welchen Einfluss Lebensform (annuell/perenn) und Hybridisierungsereignisse auf die Genomgrößen der Arten haben und wie die Genomgröße sich im Zuge der Evolution in der Gattung *Hordeum* verändert hat. Die Analysen zeigen deutlich, dass intraspezifische Genomgrößenvariationen relativ kontinuierliche Werte annehmen, diskontinuierliche Änderungen der Genomgrößen aber besonders mit (Unter-) Artengrenzen assoziiert sind. Es scheint, dass deutliche Genomgrößenänderungen besonders während oder kurz nach der Artbildung auftreten können.

Die Ergebnisse des Kapitel 3.2 (Jakob & Blattner 2005) stellen die Analyse der Chloroplastenvariation in einer gesamten Gattung mit genealogischen und phylogeographischen Methoden dar. Die Anwendung intraspezifischer Methoden in einer interspezifischen Analyse zeigt auf, warum die Ergebnisse bisheriger Chloroplasten- und Kernphylogenien der Gattung *Hordeum* so widersprüchlich und kaum vergleichbar sind. Die Untersuchung gibt weiterhin einen Einblick in die Evolutionsgeschichte und die Ursachen der asymmetrischen Artenverteilung zwischen der Neuen Welt (H-Clade) und der Alten Welt (I-, Xu-, Xa-Clade). Bei den Arten der Alten Welt sorgte die weitreichende Auslöschung von Haplotypen für eine starke Einengung der Chloroplastendiversität und flache Koaleszenzen bei den verbliebenen Haplotypen. Die vergleichsweise geringe Artenzahl der Gattung in der Alten Welt wird nicht auf verminderte Speziations-, sondern erhöhte Extinktionsraten, wahrscheinlich während der Eiszeit, zurückgeführt. Die Muster der Chloroplastenvariation in der Alten Welt lassen sich mit einzelnen bis wenigen Gründerpopulationen für jede einzelne Art nach starken Isolationsereignissen begründen.

Die Chloroplastenmuster in der Neuen Welt stellen sich dagegen völlig anders dar. Blattner (2005) postulierte die Besiedlung Nordamerikas durch die Gattung *Hordeum* über die Beringstraße. Nach den vorliegenden Chloroplastendaten könnten drei unabhängige Chloroplastenlinien Nordamerika erreicht haben, was anzeigt, dass die Beringstrasse während der letzten 4 Millionen Jahre kein unüberwindliches Hindernis für *Hordeum*-Arten war. Diese drei Chloroplastenlinien konvergieren im

zentral im Netz positionierten Haplotyp 1 (Kap. 3.2). Alle Chloroplastentypen, die in Südamerika festgestellt wurden, gehen nur auf diesen einen Chloroplastentyp 1 zurück. Dies stimmt mit den Ergebnissen von Blattner (2005) überein, wonach Südamerika durch die Gattung *Hordeum* ebenfalls via Fernausbreitung von Kalifornien erreicht wurde. Die vorgefundenen Chloroplastenmuster innerhalb der Neuen Welt lassen sich nach diesen anfänglichen *bottlenecks* (Einengung der genetischen Variation) infolge der Fernausbreitungen am besten durch eine ständig zunehmende effektive Populationsgröße und die Erhaltung fast aller auftretenden Mutationen erklären.

Viele Chloroplastentypen der Neuen Welt sind nicht artspezifisch, sondern treten in bis zu sechs verschiedenen Arten auf. Einzelne Arten wiederum weisen bis zu 17 verschiedene Chloroplastentypen auf. Da keine Belege für rezente Chloroplastenaustausch zwischen den Arten gefunden wurden, ist es wahrscheinlich, dass die Chloroplastenhaplotypen älter als die Arten sind.

Im Kapitel 3.3 (Jakob et al. 2005) werden am konkreten Beispiel der mediterranen Artengruppe *H. marinum* Huds. potentielle Ursachen für die Entstehung neuer Taxa aufgedeckt. Mit Hilfe von Chloroplastendaten, ökologisch-klimatischen Daten und der heutigen Verbreitungsgebiete der beiden Unterarten *H. marinum* subsp. *marinum* und *H. marinum* subsp. *gussoneanum* wurde die Phylogeographie der Art *H. marinum* rekonstruiert. Die Daten von Blattner (2004, 2005) zeigen, dass sich die beiden Unterarten vor ca. 2 Millionen Jahren voneinander trennten. Dieser Zeitrahmen stimmt relativ gut mit dem Beginn der Eiszeit auf der nördlichen Hemisphäre überein. Die Ergebnisse der hier vorgestellten Studie machen deutlich, dass die heutigen Unterarten allopatrisch in verschiedenen Refugialräumen entstanden sind. Die durch diese Trennung entstandenen Subpopulationen und späteren Unterarten unterlagen nach dieser Trennung jedoch ganz verschiedenen historischen Prozessen.

Im Falle von *H. marinum* subsp. *marinum* konnten zwei unterschiedliche Chloroplastenlinien festgestellt werden, die das Resultat verschiedener Refugialgebiete im westlichen Mittelmeerraum sind. Eines dieser Refugialgebiete war mit Sicherheit die Iberische Halbinsel, das andere war sehr wahrscheinlich die Region zwischen Griechenland und Italien. Diese beiden Chloroplastenlinien haben in sehr unterschiedlicher Weise zur Besiedlung der europäischen Küsten durch *H. marinum* subsp. *marinum* beigetragen.

Im Falle von *H. marinum* subsp. *gussoneanum* konnte selbst durch die Verwendung von Chloroplasten-Mikrosatellitenmarkern keine Chloroplastenvariation festgestellt werden. Dies deutet einerseits auf einen starken und relativ rezente genetischen *bottleneck*, andererseits erlaubt das Ergebnis keine Rückschlüsse auf potentielle Refugialräume. Durch die Analyse der heutigen Verbreitungsgebiete und den Vergleich der ökologisch-klimatischen Differenzierung der Unterarten wurde für *H. marinum* subsp. *gussoneanum* jedoch ein weiter östlich gelegener Refugialraum im deutlich stärker kontinental geprägtem Klima postuliert. Ausgehend von dort hat diese Unterart ihr heutiges Verbreitungsgebiet sehr schnell besiedelt. Das heutige sympatrische Vorkommen beider Unterarten im Mittelmeerraum ist das Ergebnis postglazialer Wiederausbreitung und sekundären Kontakts.

Die Ergebnisse dieser drei Kapitel werden im Kap. 4 zusammenfassend diskutiert und Schlussfolgerungen für die weitergehenden Analysen von Artbildungsprozessen in der Gattung *Hordeum* gezogen.

3.1 The considerable genome size variation of *Hordeum* species (Poaceae) is linked to phylogeny, life form, ecology, and speciation rates

Jakob, S.S., Meister, A., Blattner, F.R., 2004. Mol. Biol. Evol. 21, 860-869.

3.1.1 Abstract

Genome size variation in plants is thought to be correlated with cytological, physiological, or ecological characters. However, conclusions drawn in several studies were often contradictory. To analyze nuclear genome size evolution in a phylogenetic framework, DNA contents of 134 accessions, representing all but one species of the barley genus *Hordeum* L., were measured by flow cytometry. The 2C DNA contents were in a range from 6.85 to 10.67 pg in diploids ($2n = 14$) and reached up to 29.85 pg in hexaploid species ($2n = 42$). The smallest genomes were found in taxa from the New World, which became secondarily annual, whereas the largest diploid genomes occur in Eurasian annuals. Genome sizes of polyploid taxa equaled mostly the added sizes of their proposed progenitors or were slightly (1 to 5%) smaller. The analysis of ancestral genome sizes on the base of the phylogeny of the genus revealed lineages with decreasing and with increasing genome sizes. Correlations of intra-specific genome size variation with the length of vegetation period were found in *H. marinum* populations from Western Europe but were not significant within two species from South America. On a higher taxonomical level, i.e., for species groups or the entire genus, environmental correlations were absent. This could mostly be attributed to the superimposition of life form changes and phylogenetic constraints, which conceal ecogeographical correlations.

3.1.2 Introduction

Since the 1950s large differences in the nuclear DNA content of different organisms were detected (Swift 1950, Price et al. 1981, Laurie & Bennett 1985, Ceccarelli et al. 1992, Bennett & Leitch 1995) and drew the attention of scientists to possible explanations. Because no correlation with organismal complexity could be found, these differences were described as "C value paradox" (Thomas 1971). During the following years it became clear that not gene content but the proportion of repetitive DNA primarily influences nuclear DNA content (Flavell et al. 1977, Barakat et al. 1997). Particularly retro-transposon copy numbers can vary to a large extent among genomes and contribute markedly to genome size differences found in plants (Arumuganathan & Earle 1991, Vicent et al. 1999, Kalendar et al. 2000). The specific mode of retroelement mobilization, which transpose without excision, should together with polyploidization drive increase of genome size in plants. Because no comparably efficient mechanism of genome size reduction was identified, Bennetzen and Kellogg (1997) proposed the possibility of a "one-way ticket" to "genomic obesity" in plants. The rather large genomes of several derived groups of angiosperms (e.g., Liliaceae within monocots, Triticeae within grasses, Santalales within eudicots) seemingly supported this hypothesis (Kellogg 1998, Leitch et al. 1998).

Analyses of genome size distribution in various organisms found correlations of genome sizes with cytological, physiological and ecological characters (Goin et al. 1968, Bennett 1976, 1987, Grime & Mowforth 1982, Jockusch 1997, Grime 1998, Ohri 1998, Gregory 2001, 2002, Knight & Ackerly 2002), even within single species (Price et al. 1981, Laurie & Bennett 1985, Cullis & Clearly 1986, Bennett & Leitch 1995, Nevo 2001). The conclusions drawn in these studies are often contradictory. In the light of intraspecific DNA content changes under different environmental conditions (Turpeinen et al. 1999, Kalendar et al. 2000, Nevo 2001), it seems questionable if analyses of genome size data in distantly

related taxa are meaningful for the understanding of the mechanisms influencing genome size variation (Jockusch 1997). Furthermore, some authors reported possible phylogenetic constraints of genome sizes (Cox et al. 1998, Wendel et al. 2002). An explicit phylogenetic view on grass genomes resulted in clear genome size differences among the monophyletic grass subfamilies (Kellogg 1998, Gaut 2002), though for most groups a considerable overlap of DNA contents existed. These studies analyzed however either variation on an intraspecific scale or among distantly related taxa and the samples were often far from being representative for the groups. Data on genome size changes within clearly circumscribed plant groups that could fill the gap between analyses on the population level (Turpeinen et al. 1999) and meta-analyses of entire plant families (Kellogg 1998), floras (Grime & Mowforth 1982, Knight & Ackerly 2002), life forms (Bennett & Leitch 1995), or of the plant kingdom (Bennett 1987) are scarce.

The Triticeae genus *Hordeum* L. comprises 31 species (including barley), which occur under a wide variety of climates in Eurasia and the New World (von Bothmer et al. 1995, Blattner, 2004). Genome size of several *Hordeum* species and the contributions of *BARE-1* retrotransposon activities to DNA content variation were analyzed by A. Schulman's group (Manninen & Schulman 1993, Kankanpää et al. 1996, Suoniemi et al. 1996, Vicient et al. 1999, Kalendar et al. 2000). Their interpretation of genome size data was impeded by the lack of reliable phylogenetic information on *Hordeum* and resulted in the conclusion that genome size is not correlated with phylogenetic relationships and that DNA content may change faster than speciation takes place (Kankanpää et al. 1996). Here, we report DNA content for 30 *Hordeum* species, determined by flow cytometry, and analyzed in a phylogenetic framework. We used these data to test for possible ecological and phylogenetical constraints, intra-specific genome size changes, genome size evolution through time, and to see how life form and polyploidization influenced DNA content variation in *Hordeum*.

3.1.3 Materials and Methods

Plant material

Seeds from 134 accessions of 30 *Hordeum* species (46 taxa; Tab. 2) were germinated in petri dishes and then grown in pots containing standard soil in a greenhouse. This material belongs mostly to the Barley Core Collection (BCC; Knüpffer & van Hintum 2003), a reference collection of *Hordeum* species and lineages, complemented by our own material from Patagonia and Eurasia. A table listing all 134 *Hordeum* accessions, their origins, the collection sites, climate data, and the measured genome size is shown in Tab. 4 in the appendix chapter 9.

Up to 30 mg fresh leaf tissue was used for flow cytometry analysis. At least three individuals per accession and 1 to 10 accessions per species were measured. For a more detailed analysis of intra-specific genome size variation, we analyzed ten accessions of *H. marinum* subsp. *marinum* from Western Europe, 13 accessions of *H. pubiflorum* and 33 accessions of *H. lechleri*, both from southern Argentina. In total 394 samples were measured.

Tab. 2: *Hordeum* species analyzed in this study. 2n refers to the chromosome number of the taxa, a = annual life form, b = biennial, and p = perennial, Karyotype lists the haploid genome composition, and N refers to the number of analyzed individuals from each taxon, SD means standart deviation.

Species	2n	Mean 2C DNA amount (pg)	SD	Life form	Karyo- type	N
<i>H. arizonicum</i> Covas	42	24.68	0.25	(a)b-p	HHH	6
<i>H. bogdanii</i> Wilensky	14	9.48	0.34	p	H	6
<i>H. brachyantherum</i> Nevski subsp. <i>brachyantherum</i>	28	18.57	0.48	p	HH	11
<i>H. brachyantherum</i> Nevski subsp. <i>brachyantherum</i>	42	28.90	0.14	p	HHXa	3
<i>H. brachyantherum</i> Nevski subsp. <i>californicum</i> (Covas & Stebbins) Bothmer, Jacobsen & Seberg	14	8.90	0.15	p	H	8
<i>H. brevisubulatum</i> (Trin.) Link subsp. <i>brevisubulatum</i>	28	17.81	0.07	p	HH	3
<i>H. brevisubulatum</i> (Trin.) Link subsp. <i>turkestanicum</i> (Nevski) Tzvelev	28	18.16	0.11	p	HH	3
<i>H. brevisubulatum</i> (Trin.) Link	42	26.91	0.26	p	HHH	4
<i>H. bulbosum</i> L.	14	8.88	0.09	p	I	3
<i>H. bulbosum</i> L.	28	17.30	0.41	p	II	6
<i>H. capense</i> Thunb.	28	19.74	0.26	p	HXa	3
<i>H. chilense</i> Roem. & Schult.	14	8.77	0.06	p	H	3
<i>H. comosum</i> J.Presl	14	8.97	0.05	p	H	3
<i>H. cordobense</i> Bothmer, Jacobsen & Nicora	14	9.19	0.05	p	H	6
<i>H. depressum</i> (Scribn. & J.G.Sm.) Rydb.	28	15.52	0.25	a	HH	6
<i>H. erectifolium</i> Bothmer, Jacobsen & Jørgensen	14	9.49	0.08	p	H	3
<i>H. euclaston</i> Steud.	14	6.85	0.06	a	H	9
<i>H. flexuosum</i> Nees ex Steud.	14	8.51	0.02	p	H	3
<i>H. fuegianum</i> Bothmer, Jacobsen & Jørgensen	28	17.90	0.13	p	HH	6
<i>H. intercedens</i> Nevski	14	7.01	0.13	a	H	9
<i>H. jubatum</i> L.	28	17.68	0.15	p(b)	HH	7
<i>H. lechleri</i> (Steud.) Schenck	42	26.63	0.26	p	HHH	94
<i>H. marinum</i> Huds. subsp. <i>gussoneanum</i> (Parl.) Thell.	14	10.41	0.08	a	Xa	21
<i>H. marinum</i> Huds. subsp. <i>gussoneanum</i> (Parl.) Thell.	28	19.64	0.17	a	XaXa	9
<i>H. marinum</i> Huds. subsp. <i>marinum</i>	14	9.10	0.15	a	Xa	19
<i>H. murinum</i> L. subsp. <i>glaucum</i> (Steud.) Tzvelev	14	9.11	0.17	a	Xu	6
<i>H. murinum</i> L. subsp. <i>leporinum</i> (Link) Arcang.	28	19.20	0.41	a	XuXu	6
<i>H. murinum</i> L. subsp. <i>leporinum</i> (Link) Arcang.	42	29.85	0.09	a	XuXuXu	3
<i>H. murinum</i> L. subsp. <i>murinum</i>	28	19.68	0.21	a	XuXu	3
<i>H. muticum</i> J.Presl	14	9.57	0.02	p	H	6
<i>H. parodii</i> Covas	42	26.19	0.21	p	HHH	6
<i>H. patagonicum</i> (Haumann) Covas subsp. <i>magellanicum</i> (Parodi & Nicora) Bothmer, Giles & Jacobsen	14	9.33	0.07	p	H	3
<i>H. patagonicum</i> (Haumann) Covas subsp. <i>mustersii</i> (Nicora) Bothmer, Giles & Jacobsen	14	8.77	0.15	p	H	3
<i>H. patagonicum</i> (Haumann) Covas subsp. <i>patagonicum</i>	14	9.46	0.20	p	H	6
<i>H. patagonicum</i> (Haumann) Covas subsp. <i>santacrucense</i> (Parodi & Nicora) Bothmer, Giles & Jacobsen	14	9.15	0.08	p	H	6

<i>H. patagonicum</i> (Haumann) Covas subsp. <i>setifolium</i> (Parodi & Nicora) Bothmer, Giles & Jacobsen	14	9.61	0.10	p	H	9
<i>H. procerum</i> Nevski	42	27.18	0.06	p	HHH	6
<i>H. pubiflorum</i> Hook.f. subsp. <i>halophilum</i> (Griseb.) Baden & Bothmer	14	8.70	0.10	p	H	31
<i>H. pubiflorum</i> Hook.f. subsp. <i>pubiflorum</i>	14	8.63	0.05	p	H	3
<i>H. pusillum</i> Nutt.	14	7.16	0.05	a	H	8
<i>H. roshevitzii</i> Bowden	14	9.69	0.03	p	H	5
<i>H. secalinum</i> Schreb.	28	19.98	0.24	p	HXa	3
<i>H. stenostachys</i> Godr.	14	9.38	0.07	p	H	6
<i>H. tetraploidum</i> Covas	28	17.88	0.66	p	HH	14
<i>H. vulgare</i> L. subsp. <i>spontaneum</i> (K.Koch) Thell	14	10.67	0.03	a	I	4
<i>H. vulgare</i> L. subsp. <i>vulgare</i>	14	10.59	0.02	a	I	3

Genome size estimation

The preparation of nuclear suspensions and the determination of DNA content essentially followed the protocol given by Barow & Meister (2002, 2003), using a FACStar^{Plus} flow cytometer (Becton Dickinson, San José, CA) equipped with two argon lasers INNOVA 90-5 (Coherent, Palo Alto, CA) and the analysis program CellQuest. Usually 10000 nuclei per sample were analyzed.

Nuclear DNA content was estimated as a ratio between the fluorescence of the nuclei of the samples stained with propidium iodide (excitation at 514 nm, emission at 630 nm) and internal standards. *Pisum sativum* cv. "Viktoria, Kifejtö Borsó" (IPK Genbank accession no. PIS 630) with a 2C genome size of 9.09 pg (Doležel et al. 1998) was used as the primary standard. For di- and hexaploid *Hordeum* species we included *Secale cereale* (IPK Genbank accession no. R 737) as standard. The 2C genome size of *S. cereale* was calculated as 16.8 pg with regard to *P. sativum*.

Data analyses

The average genome sizes of the *Hordeum* taxa were correlated with their phylogenetic position in the genus (Fig. 4), as derived from the analysis of the nuclear rDNA internal transcribed spacer (ITS) region (Blattner 2004). This study involved cloned ITS sequences from multiple accessions of all *Hordeum* species, analyzed with cladistic, phenetic, and model-based approaches. The results of these analyses were summarized with an Adams consensus tree approach (Swofford 1991), integrating taxa with ambiguous clade affiliation in a polytomy at the last unambiguous branching point. Up to now this is the only *Hordeum* phylogeny covering all di- and polyploid species. The measured DNA contents of polyploids were compared to the sum of the genome sizes from their proposed parental species. Ancestral genome sizes within *Hordeum* were estimated for diploid lineages with the phylogenetic generalized least squares method (PGLS) in Compare 4.4 (Martins 2003). For this calculation the polytomies in the tree had to be resolved into bifurcations by introducing minute branch lengths. This procedure results in more or less equal size estimations at this artificial branching points as along short branches nearly no size changes take place. Genome size values for the outgroups *Psathyrostachys* Nevski and *Dasyphyrum* T. Durand were converted from Caceres et al. (1998) and Vogel et al. (1999). Age estimates for the *Hordeum* clades were taken from the ITS analysis by Blattner (2004), where a penalized likelihood approach was used to calculate the ages of internal nodes in the diploids' tree under an assumption of a split between wheat and barley about 13 million years (my) ago (Gaut 2002).

For statistical analyses SPSS 10.0 was used. The entire data set did not show normal distribution, but some data subsets were normally distributed. When normal distribution and homogeneity of variance were satisfied we used the T-test or the unifactorial ANOVA Tukey-HSD test. For data lacking homogeneity of variance we used Dunnett-T3 and for data without normal distribution the non-parametric Mann-Whitney-U-test. Correlations between diploid genome sizes and environmental parameters were tested with a bivariate correlation using Pearson's product moment correlation.

For all diploid accessions, and additionally for some polyploids, average monthly temperatures and precipitation were determined using the coordinates of the collection sites together with two climate data bases (CLIMATE DATABASE Version 2.1, W. Cramer, Potsdam Institute of Climatic Impact Research (Leemans & Cramer 1991), the internet-based compilation of B. Mühr, available under <http://www.klimadiagramme.de/all.html>) and data from Walther and Lieth (1960-1967). The data were used to ascertain the respective local climate types according to Köppen (1923), which thus reflect altitudinal as well as local geographical differences.

To reveal the influence of the factors *phylogeny* (represented by the *Hordeum* karyotype groups H1, H2, I, Xa, Xu), *life form* (annuals vs. perennials), *climate*, and *ages of species* a three-way analysis of variance with covariate (ANCOVA) was applied to the data from diploid *Hordeum* species. According to Lindman (1974) this is legitimate because the F-test is robust against deviations from normal distribution. Because some of the cells in the data scheme were empty we analyzed only the main effects (no interaction effects which are especially sensitive against missing combinations) and used model type IV of sums of squares, which is suitable for this situation. As the entire data set did not show homogeneity of variance the level of significance was increased from 95% up to 99% (Bühl & Zöfel 2000). All karyotype groups used for ANCOVA were statistically supported by bootstrap values and Bayesian posterior probabilities in the phylogenetic data.

On an intraspecific scale along latitudinal transects of collection sites the respective genome sizes were analyzed in *H. marinum* subsp. *marinum*, *H. pubiflorum*, and *H. lechleri*. Here we tested genome size variation against ecogeographical components like the average growing season, summer temperature and precipitation (July and January, respectively), and geographical latitude.

3.1.4 Results

Genome size measurements with flow cytometry revealed conspicuous variation among *Hordeum* species. Replicate measurements from individual *Hordeum* species were highly repeatable with a standard deviation of up to 4% of the measured genome size (Tab. 2). Here we describe the results in the order of the phylogenetic relationships within the genus.

Genome size in extant *Hordeum* species (Fig. 4)

The I-genome clade comprises the perennial species *H. bulbosum* with its di- (2x) and tetraploid (4x) forms, the annual species *H. vulgare* subsp. *vulgare* (barley), and its wild progenitor *H. vulgare* subsp. *spontaneum*. The 2C DNA contents in this group are in a range from 8.88 pg in diploid *H. bulbosum* to 10.67 pg in *H. vulgare*. In the autotetraploid *H. bulbosum* the average 2C DNA content (17.3 pg) is slightly smaller than twice the genome size (17.76 pg) of the diploid form. However, within the two analyzed tetraploid accessions we ascertained a difference of 0.66 pg and the *H. bulbosum* accession from Greece nearly contains the expected DNA amount (17.63 pg) calculated on the base of the adjacent Italian diploid accession. The more easterly accession from Tajikistan had a notably smaller genome (16.97 pg).

The Xu-genome clade consists only of the annual *H. murinum*, divided in three subspecies with varying ploidy levels from di- to hexaploids (6x). The polyploid forms of *H. murinum* (4x subsp. *murinum* 19.68 pg and *leporinum* 19.2 pg; 6x subsp. *leporinum* 29.85 pg) are proposed to be of either auto- and/or segmental allopolyploid origin (von Bothmer et al. 1995). In all three polyploids the respective tetra- and hexaploid genome sizes are slightly larger than the corresponding multiple of the diploid subsp. *glaucum* (9.11 pg).

The Xa-genome clade is the sistergroup of the large H clade. It consists only of the annual *H. marinum*, with the subspecies *marinum* (2x) and *gussoneanum* (2x and 4x). The difference in genome size between the two diploid subspecies (9.10 vs. 10.41 pg) is highly significant. The DNA content of the tetraploid subsp. *gussoneanum* (19.64 pg) is slightly larger than the sum of the genomes of its proposed diploid progenitors (19.51 pg).

The H-genome taxon group consists of 27 di-, tetra- and hexaploid species, with annual or perennial life form (Fig. 4). 2C DNA amounts between the diploid *Hordeum* species differ by 1.42-fold, ranging from 6.85 pg in *H. euclaston* to 9.69 pg in *H. roshevitzii*. The group of tetraploid species combining two H genomes revealed genome sizes between 15.52 pg (*H. depressum*) and 18.57 pg (*H. brachyantherum* subsp. *brachyantherum*). Tetraploid *H. guatemalense*, a member of this group, was not analyzed and no data were available from the literature. The genome sizes of the putative auto-tetraploid forms of *H. brevisubulatum* were 17.81 pg (subsp. *brevisubulatum*) and 18.16 pg (subsp. *turkestanicum*). European *H. secalinum* (19.98 pg) and the South African *H. capense* (19.74 pg) are phylogenetically closely related. Both consist maternally of the large Xa-genome of diploid *H. marinum* subsp. *gussoneanum* (10.41 pg). The other parental genome stems from *H. comosum* (8.97 pg) or a close relative. Their genome sizes are therefore clearly larger than that of the other tetraploids in the clade, combining two H genomes.

The genome size values of the hexaploid species consisting of three H genomes were in a range between 24.68 pg (*H. arizonicum*) and 27.18 pg (*H. procerum*). One ancestor of all South American hexaploids is tetraploid *H. fuegianum* or *H. tetraploidum*. The second parental genomes stem from different diploid species. In the case of *H. procerum* (27.18 pg) the parental DNA amounts are perfectly additive. In *H. parodii* (26.19 pg) and *H. lechleri* (26.31 pg) the expected values were slightly larger (26.5 and 26.7 pg, respectively) than the measured ones. Californian *H. brachyantherum* subsp. *brachyantherum* revealed a conspicuously larger genome size (28.9 pg) than the other hexaploids from the H-genome clade, which is consistent with the origin of this taxon by hybridization of tetraploid subsp. *brachyantherum* with *H. marinum* subsp. *gussoneanum* (2x). The significantly smaller hexaploid genome of *H. arizonicum* resulted from the hybridization of the small genome annual *H. pusillum* with 4x *H. jubatum*.

the contrary. The annual species shows significant larger genome sizes than the perennial (10.67 pg vs. 8.88 pg, T-test $p < 0.001$). This result clearly excludes life form as a single parameter determining genome size.

Tab. 3: Three way analysis of variance with covariate (ANCOVA) for the contribution of factors 'karyotype' (represents phylogenetic affiliation), 'life form', 'climate' and 'approximate ages of species' to the measured genome size of the *Hordeum* accessions.

Tests of Between-Subjects Effects

Dependent Variable: GENOME SIZE

Source	F	Sig.
Karyotyp	39.255	.000
Life form	150.234	.000
Climate type	0.859	.527
Species' age	0.271	.603

Intraspecific genome size variation

Within species, genome size differences along a latitudinal transect was tested for *H. marinum* subsp. *marinum* in Western Europe. Ten populations of *H. marinum* subsp. *marinum* were analyzed, occurring over a geographical range of 12° latitude. Genome size data were contrasted with different eco-geographical factors like the mean July temperature and mean July precipitation. A negative correlation (Pearson = -0.862, $p = 0.001$) between the mean genome size and the mean July temperature was found (Fig. 5). A positive correlation with smaller significance value ($p = 0.027$) was also assessed with mean July precipitation. Both parameters correlate reciprocally with northern latitude and influence markedly the length of the vegetation period for this annual species.

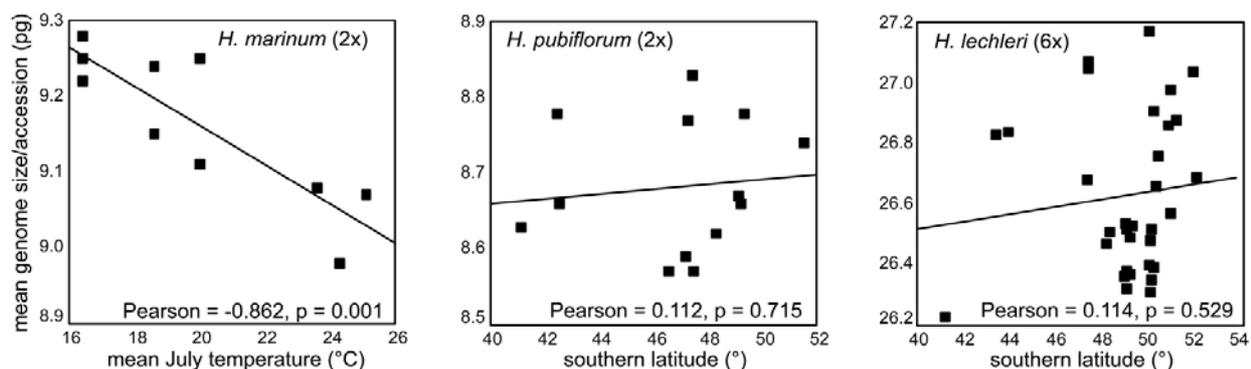


Fig. 5: Correlations of DNA content with ecogeographical parameters. DNA content vs. mean July temperature in *H. marinum* subsp. *marinum* along a transect in Western Europe, DNA content vs. latitudinal position of collection sites in *H. pubiflorum* and *H. lechleri* along a transect in southern South America.

The same approach was used for *H. pubiflorum* (31 measurements of 13 populations) and *H. lechleri* (94 measurements of 33 populations) occurring over a geographical range of 12° latitude in South America. Instead of the mean January temperatures, which were not available for all collection sites, we used the southern latitudes as a rough estimation of the duration of vegetation period. We found no significant correlation between genome size variation and latitudinal distribution of the analyzed populations (Fig. 5).

Ancestral genome size estimations

Ancestral genome sizes, calculated with PGLS on the base of diploid *Hordeum* species confirmed the observation that within *Hordeum* increasing and decreasing DNA contents existed along the lineages leading to the extant species (Fig. 6). The basal 2C genome size of the genus was calculated as 10.8 pg DNA, a value close to the 10.7 pg assumed for ancient Triticeae by Kellogg (1998). The ancient DNA values steadily decreased in *Hordeum*, and are significantly smaller in *H. bulbosum*, *H. flexuosum*, and the New World annuals than the initial *Hordeum* genome. Significant secondary genome size increase occurred in the lineage leading to *H. marinum* subsp. *gussoneanum*.

3.1.5 Discussion

Genome size analysis of 134 accessions (394 individuals) representing all but one *Hordeum* species revealed up to 1.55-fold 2C DNA amount differences, laying in a range between 6.85 and 10.67 pg in diploid species, 15.52 to 19.98 pg in tetraploids, and 24.68 to 29.85 pg in hexaploids. Our results are compatible with the results of Kankanpää et al. (1996) and generally compatible with Vogel et al. (1999), though, some systematical differences were detected. Our 2C DNA values were always 1.1 to 1.6 pg higher than these reported by Kankanpää et al. (1996) and 0.3 to 0.9 pg lower compared to Vogel et al. (1999). This clearly points to differences due to the use of different internal DNA standards and/or fluorescent dyes, i.e., DAPI vs. propidium iodide (Doležel et al. 1998, Barow & Meister 2002). However, we analyzed all accessions with the same procedure and with at least three individuals per accession and usually multiple accessions per species. Thus, we are confident that our data are internally comparable.

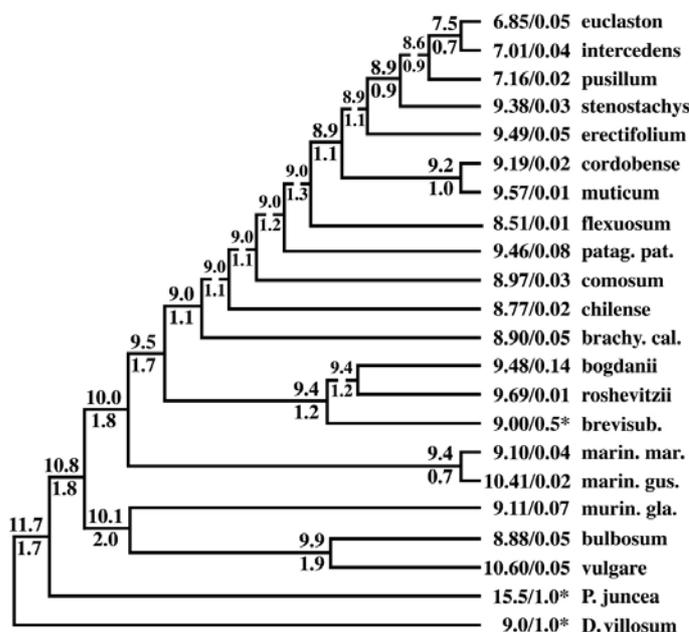


Fig. 6: Genome size evolution in diploid *Hordeum* species as inferred from extant genome size (average value/standard error) by PGLS. Ancient 2C genome size estimations (in pg) are given above the branches, the standard errors below. * indicates genome sizes taken either from the literature (outgroups) or calculated from polyploid species. In these cases the standard error values were increased to account for uncertainties in conversion of the data. Dashed lines in the tree indicate positions where the polytomies of the ITS tree were resolved in bifurcations by the introduction of short branch lengths for PGLS calculations of ancient genome sizes.

Genome size changes in relation to phylogeny

The conspicuous size differences found in *Hordeum* are not evenly distributed within the genus but are primarily related to specific phylogenetic groups (Fig. 4). While in four clades, here informally named after the genome groups (I, H1, Xa, and Xu), the diploid 2C values were in a range between (8.88) 9.10 and 10.67 pg, only within the H2 subclade genomes smaller than 8.8 pg were found. The smallest genomes in this clade are restricted to three species which became secondarily annual,

while the perennials vary between 8.51 and 9.61 pg. This correlation was also found in the polyploids, where the tetraploid annual *H. depressum* has about 2 pg less DNA than the smallest perennial taxon, and the hexaploid taxon with the smallest genome, *H. arizonicum*, is a perennial species that facultatively can also grow as a biennial or annual. As all three annual diploids are closely related and the annual polyploids include one of them as progenitor (Fig. 4), it remains unclear if a smaller genome is a prerequisite for the annual life form or if both traits (ability for shorter generation time and the smaller genome) are inherited from a common ancestor. Since nearly 30 pg DNA per nucleus is compatible with the annual life habit of hexaploid *H. murinum*, simple phylogenetic constraints are probable. If phylogenetic relationships determine the genome size, only within close monophyletic groups DNA contents should show correlations to environmental parameters.

Genome size changes in relation to environmental parameters

The narrowest monophyletic groups in our analyses were three intraspecific population samples. *Hordeum marinum* subsp. *marinum* was collected along a latitudinal transect in Western Europe, *H. pubiflorum* and *H. lechleri* over a comparable distance in Patagonia. Genome size analysis in the ten *H. marinum* subsp. *marinum* populations revealed increasing genome sizes from the south to north (Fig. 5). Northern distribution here is linked with a prolonged vegetation period for these plants. This corroborates the results of Bennett (1987), Reeves et al. (1998), and Turpeinen et al. (1999) who found positive correlations between the duration of vegetation period and genome size in plants. However, the genome sizes differ about 3.3% (0.30 pg) along our transect and thus are clearly different from the DNA values of *H. marinum* subsp. *gussoneanum*, where even in the southernmost populations the diploid genomes are more than 0.7 pg (8%) larger than in subsp. *marinum*. This indicates again that phylogenetic constraints, here depicted by taxonomic units, might be more important than ecological influences for genome sizes on a higher taxonomic level.

Within the South American species *H. pubiflorum* and *H. lechleri* we found no correlations, neither with the climate types, mean January temperatures, nor with increasing southern latitude. However, the assumption that for these species southern latitude is directly correlated with vegetation period or other gradually changing ecoclimatic parameters may not be warranted. The rough landscape of Patagonia might present more complex local influences on plant habitats than expressed by the large-scale climate parameters we have taken into account.

Although on the world scale correlations between climate zones, i.e. habitats at higher latitudes, and genome sizes of plants were found (Bennett 1976, 1987, Levin & Funderburg 1979, Grime & Mowforth 1982), we could not confirm such a correlation among all species of the genus *Hordeum*. ANCOVA found no significant influence of local climate type for the explanation of genome size variation, which can be explained by the strong influence of phylogenetic relationships, concealing environmental correlations even among closely related taxa.

The influence of life form on genome size variation in *Hordeum*

Bennett & Leitch (1995) proposed small genomes occur in annual taxa, while perennials could possess larger genomes. This correlation is well established for ephemeral species (Bennett 1972). In *Hordeum*, life form contributes significantly to the explanation of the genome sizes (Tab. 3). However, the largest (*H. vulgare*) and the smallest (*H. euclaston*) diploid genomes were found in annuals. While the annual species of the H2 clade seemingly support the conclusions of Bennett & Leitch (1995), the annuals of the Xa and Xu clade have medium sized to large genomes (9.1–10.41 pg DNA), and in the l-genome clade the relation is inversed. The perennial *H. bulbosum* has a much smaller genome

(8.88 pg) than its annual sister taxon *H. vulgare*. Thus, low DNA content is obviously no prerequisite for annuality in *Hordeum*.

Genome size differences among annuals are likewise not related to summer or winter annuality. In *H. marinum*, we found that subsp. *marinum* that partly grows as a winter annual has a significantly smaller genome than subsp. *gussoneanum*, which is exclusively summer annual. This contradicts the hypothesis of Grime & Mowforth (1982) who proposed that temporal detachment of cell proliferation and cell extension will allow larger genome sizes. Though analyses on the world scale seemingly support the fact that small genomes preferentially occur in annual species, among the evolutionary more closely linked species of *Hordeum* this ratio does not generally hold and is even inverted in the l-genome group.

Genome size evolution through time in *Hordeum*

Bennetzen & Kellogg (1997) proposed the possibility of “genomic obesity” in plants due to polyploidization and the activity of retrotransposons, which should keep increasing the genome size. Our data and data by Wendel et al. (2002) provide information that plant genomes are capable of DNA gain and loss in closely related lineages. DNA loss seems to be the predominant process in *Hordeum*. Starting with the estimated diploid DNA amount of 10.8 pg (± 1.8) for ancestral *Hordeum* taxa, all extant species now have smaller genomes (Fig. 6). Ambiguities in the phylogenetic tree are restricted to the species relationships in the H2 clade. Topological changes in this part of the tree, however, do not change the estimation of the basal genome size and thus not alter the general tendency of genome decrease in *Hordeum*. A significant secondary DNA content increase was found in *H. marinum* subsp. *gussoneanum*. Our data clearly indicate that a “one-way ticket” (Bennetzen & Kellogg 1997) for ever increasing genomes of plants does not exist. This result is not unexpected as the analysis of Leitch et al. (1998) proposed a small ancient angiosperm genome but also pointed out that several derived plant families have rather small genomes. Genomic obesity thus would either be found only in some lineages, possibly due to the loss of effective retroelement suppression, or mechanisms to jettison superfluous DNA are necessary. These mechanisms are not well understood in plants up to now. However, the biased DNA loss in *Arabidopsis* compared to tobacco during DNA double-strand break repair (Kirik et al. 2000, Orel & Puchta 2003) and unequal intrastrand recombination (Petrov 1997, 2001, Shirasu et al. 2000) indicate that possible mechanisms exist. Our analysis defines taxa, which can be used to study these molecular mechanisms of genome size variation (Bennetzen 2002, Gregory 2003), as genome size changes in *Hordeum* can be traced in a phylogenetic framework.

Constancy of genome sizes within *Hordeum* species

The measurement of genome size in diploids revealed low intraspecific genome size variation (~3%) among individuals and accessions from single species. Furthermore, the genome size of several polyploid species were nearly the added values of their progenitors. This holds particularly true for evolutionary very young taxa as, e.g., hexaploid *H. brachyantherum* that originated during the last 200 years, after *H. marinum* was introduced to California, but also in *H. arizonicum*, *H. procerum*, *H. marinum*, and the western accessions of *H. bulbosum*. Differences between the summed genome sizes of the proposed progenitors and the polyploids indicate mostly a loss of about 0.5 pg DNA. Only in the closely related species *H. secalinum* and *H. capense* (+0.5 pg) and in the putative autopolyploid *H. murinum* subsp. *murinum* (+1.5 pg) larger than additive genomes were found (Fig. 4). This could either be due to a larger genome in a parental taxon of these species or DNA proliferation occurred in these lineages. These would, however, be the only cases in *Hordeum* where genome size increases instead of decreases after a polyploidization event. Constancy of genome size was also found in

cases where we compared accessions grown for several generations *ex situ* with material collected directly from the wild. Many analyzed species were derived from germplasm collections and, thus, underwent several cycles of propagation in cultivation. Comparisons of their genome size with the values derived from wild material of the same species resulted in values which all fell in the range of the natural intraspecific variation of the respective taxa. For newly collected plant material (>50 accessions) from Patagonia we were even able to correctly predict the species affiliation of young seedlings, knowing their genome size and their geographical location. The constancy of DNA amounts in *Hordeum* species clearly contradicts the proposed fast intraspecific changes of genome size (Bennett & Bennett 1992, Kankanpää et al. 1996, Price et al. 1998) but supports the view of genome sizes being fairly stable when a narrow species concept is used (Greilhuber 1988, Ohri 1998).

As intraspecific genome size changes were usually continuous, discontinuous changes were associated with (sub)species boundaries. If pronounced genome size changes occur preferentially during or after speciation, we would expect the largest differences in clades with high species numbers. This correlation was found for all clades of diploid *Hordeum* species (Fig. 7), where particularly the H2 clade (13 diploid species) shows the largest (1.4-fold) genome size difference.

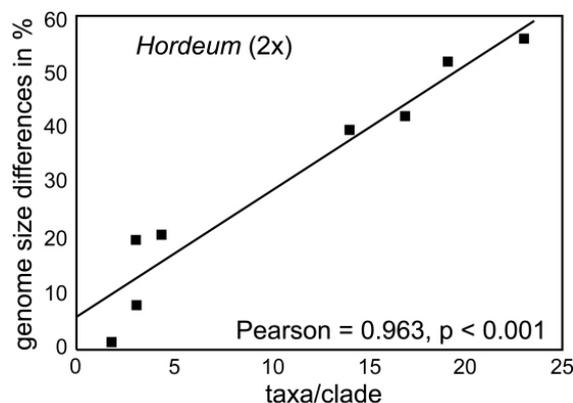


Fig. 7: Correlation of the taxon number per clade with the percentage genome size differences within these clades for all diploid *Hordeum* taxa. The clades used in this calculation (I, Xa, H1, H2, H, H+Xa, I+Xu, and I+Xu+Xa+H) were chosen to represent monophyletic units according to Fig. 4.

However, we also found clear differences in the I-genome clade where only two species differ 1.2-fold. Within the I-genome clade the oldest split between two single species in *Hordeum* occurs, representing about 7 my of independent evolution (Fig. 4). Thus, time can also play a role in shaping genome size, although in the rapidly speciating groups larger genome differences originated in shorter time (2 my in the H2 clade). ANCOVA accordingly showed that “age of species” explained few of the genome size differences (Tab. 3). The low and uneven coverage of genome size values of angiosperms (Bennett 1998) does not allow safe assertion about the relationship between taxonomically highly structured clades (i.e., comprising many species, genera, and tribes) and genome size variation. Nevertheless, in the analysis of Leitch et al. (1998), ratios higher than 50:1 between maximum and minimum DNA amounts in angiosperm families were only found in Poaceae (104:1), Fabaceae (73:1), Iridaceae (66:1), Asteraceae (62:1), and Orchidaceae (57:1), which all are relatively species-rich families. Genome size changes during or shortly after speciation events would also be consistent with an often reduced effective population size in newly arising species, promoting rapid fixation of genome size changes (Lynch & Conery 2003).

Our analysis of genome sizes in *Hordeum* species resulted in the paradoxical phenomenon that although meta-analyses of thousands of DNA values in angiosperms found correlations and trends in genome sizes with ecogeographical, physiological, and life history parameters (Bennett 1998), these relationships could not be reliably established in the analysis of this one genus. For nearly all parame-

ters proposed to influence genome sizes we found examples in *Hordeum* which support these correlations, but always with at least some exceptions. Thus, neither the knowledge of a species' life form, nor its ecogeographical distribution, nor its phylogenetic relationship allows a prediction of its genome size. Overlapping patterns of all three parameters influence the genomic composition of *Hordeum* species. However, the knowledge of these parameters allows safer *posteriori* interpretations of the observed DNA value patterns. Both earlier works reporting a certain number of genome size values for *Hordeum* species (Kankanpää et al. 1996; Vogel et al. 1999) struggled with the interpretation of the results. Kankanpää et al. (1996) found no clear environmental or evolutionary patterns influencing genome size variation in *Hordeum*. However, they did not take into account life form as a third important parameter and argued on the basis of the wrong assumption that currently accepted sections in *Hordeum* represented natural phylogenetic groups. Moreover, the only hexaploid accession in their analysis seems in the light of our data clearly to be a misidentified tetraploid *H. murinum*. Vogel et al. (1999), in an attempt to determine basic genome size values in Triticeae, included *H. bulbosum* in the H-genome taxa but excluded the respective annual species. Thus, their sample was not representative for the *Hordeum* H genomes and might also not be representative for the H genomes included in the heterogenomic Triticeae genera. As we have shown in *H. depressum* and *H. arizonicum*, the inclusion of an annual H genome in allopolyploids results in significantly smaller genome sizes compared to polyploids derived from perennial H-genome species, only. This can explain the smaller than expected 2C values of, e.g., *Elymus* L. species with StH genome combinations (Vogel et al. 1999).

To conclude, we can point out that though plant genome sizes might respond reasonably predictably to environmental parameters at the population level (Nevo 2001), with increasing taxonomic distance and on higher taxonomic levels predictability rapidly diminishes through interacting influences of phylogenetic constraints, life form changes, and possibly also the number of speciation events occurring along the specific lineages of the analyzed plants. Correlations found in meta-analyses therefore represent trends, which can not be generalized and might even be inverted when looking into specific plant groups.

Acknowledgments

We thank M. Arriaga, R. Gomez Cadret (both Museo Argentino de Ciencias Naturales, Buenos Aires), and P. Cichero (Parque Nacional Argentina, Buenos Aires) for kindly provided help in the organization of the field work in Patagonia. Thanks also to K. Bachmann, M. Barow, and M. A. Lysak for critical reading of the manuscript, M. H. Hoffmann who provided climate data, and A. Ihlow for help with the statistics. Financial support from the Deutsche Forschungsgemeinschaft within priority program SPP 1127 (to FRB) and from the Fond der Chemischen Industrie (to AM) is acknowledged.

3.2 A genealogical approach reveals the impossibility of correct phylogenetic inference from chloroplast data in *Hordeum* (Poaceae)

Jakob, S.S., Blattner, F.R., 2005. Syst. Biol. Submitted manuscript

3.2.1 Abstract

To analyze reasons for inconclusive results of earlier chloroplast phylogenies in the grass genus *Hordeum* we established a genealogy of chloroplast haplotypes by sequencing the *trnL*-F region in 801 individuals, covering all 31 species of the genus. While the outcome of phenetic and parsimony analyses of 88 haplotypes were ambiguous, the network approach showed that in *Hordeum* ancient chloroplast types co-occur with their descendants. Moreover, we found up to 17 chloroplast haplotypes within single species and up to six species sharing single haplotypes. Ancient polymorphisms together with incomplete lineage sorting occurred preferentially in the rapidly speciating New World taxa of the genus, where shared chloroplast types have persisted for at least four million years. Far reaching extinction of chloroplast lineages in Europe and the Mediterranean and their survival in Asia and North America resulted in a phylogenetic tree that pronouncedly differed from nuclear estimations of species relationships. Thus, even for the deepest splits in the genus, reaching back more than nine million years, no safe phylogenetic inference from chloroplast data is possible in *Hordeum*. The chloroplast genealogy, however, revealed intercontinental dispersals and indicated processes involved in speciation in *Hordeum*. We further conclude that the knowledge of the chloroplast relationships within the genus is indispensable to prevent misinterpretation of phylogeographic data of single *Hordeum* species.

3.3 Phylogeography of *Hordeum marinum* (Poaceae): loss of genetic diversity and speciation in mediterranean Quaternary refugia

Jakob, S.S., Ihlow, A., Blattner, F.R., 2005. Mol. Ecol. Submitted manuscript

3.3.1 Abstract

Hordeum marinum is an annual grass occurring in western Eurasia in saline meadows or marshes along the coast lines and more rarely also in inland habitats. The species consists of two subspecies that are about two million years separated from each other. Subspecies *marinum* is diploid and mainly distributed in the western Mediterranean, while subsp. *gussoneanum* consists of a di- (2x) and a tetraploid (4x) cytotype. The two cytotypes co-occur in the eastern Mediterranean with the diploid stretching from there to the west, while the tetraploid reaches eastward into Afghanistan. Both subspecies are sympatric in the central and eastern Mediterranean. Using chloroplast sequences of the *trnL-F* region, chloroplast microsatellites, eco-climatic data, and the present distribution areas we established the phylogeography of *H. marinum*. Subspecies *marinum* originated during the Quaternary in the western Mediterranean. Here we uncovered a clear subdivision between populations from the Iberian Peninsula and the remaining Mediterranean, indicating that an earlier population was fragmented. Increasing continentality of the climate excludes subsp. *marinum* in the areas to the east of the Mediterranean basin. The edge of its eastern distribution coincides with the -1°C January isotherm line. For subsp. *gussoneanum* only the combination of eco-climatic and molecular data allowed conclusions about its formation. We postulate an origin in a more easterly area with continental climate conditions. A severe population bottleneck has recently reduced chloroplast diversity in subsp. *gussoneanum*, resulting in single chloroplast haplotypes in each cytotype. The extant sympatric occurrence of both subspecies in parts of the Mediterranean region is interpreted as a result of secondary contact after Holocene range expansion.

4 Schlussfolgerung und Ausblick

Die vorliegende Arbeit liefert wesentliche Grundlagen für weitergehende Analysen von Artbildungsprozessen in der Gattung *Hordeum*. Sie ist Teil eines fortdauernden und umfassenden Forschungsprojektes, dessen Ziel es ist, Faktoren und Mechanismen aufzudecken, die den Divergenzprozess beeinflussen und so die Entstehung neuer Arten oder Taxa forcieren können. Durch die Ergebnisse dieser Arbeit wurde unter anderem deutlich, dass die zu Projektbeginn formulierten Arbeitshypothesen (vgl. Kap. 2) nicht in dieser Form aufrecht erhalten werden können. Die in den Eingangshypothesen einander gegenüber gestellte allopatrische (non-adaptive) und ökologisch forcierte (adaptive) Speziation wirken nicht im Sinne von „entweder/oder“, sondern sie ergänzen sich und sind an der Speziation innerhalb bestimmter Artengruppen der Gattung in unterschiedlichem Ausmaß beteiligt.

Im Rahmen dieser Arbeit wurde die Genomgrößenevolution der Gattung *Hordeum* untersucht (Kap. 3.1). Die Studie definiert *Hordeum*-Arten, die als Beispieltaxa für generelle, auch über *Hordeum* hinausgehende Analysen der molekularen und genomischen Mechanismen von Genomgrößenänderungen genutzt werden können, da die Änderungen des DNA-Gehaltes in der Gattung *Hordeum* in einem klaren phylogenetischen Rahmen verfolgt werden können. Solche Taxa sind z.B. die phylogenetisch nahe verwandten, in den Genomgrößen jedoch stark differierenden Arten- bzw. Unterartenpaare *H. bulbosum* vs. *H. vulgare* oder *H. marinum* subsp. *marinum* vs. *H. marinum* subsp. *gussoneanum*. Besonders interessant in diesem Zusammenhang sind aber die annualen Arten der Gattung. Während die annualen Arten der Alten Welt die größten Genome (> 10 pg, *H. vulgare*, *H. marinum* subsp. *gussoneanum*), zumindest aber mittelgroße Genome (ca. 9 pg, *H. marinum* subsp. *marinum*, *H. murinum*) aufweisen, haben die sekundär zur Einjährigkeit zurückgekehrten Arten der Neuen Welt die mit Abstand kleinsten Genome der Gattung (ca. 7 pg und weniger, *H. intercedens*, *H. pusillum*, *H. euclaston*). Annualität scheint also nicht notwendigerweise mit einem kleinen Genom verbunden zu sein, wie Bennett & Leitch (1995) postulierten. Die phylogenetischen und biogeographischen Studien von Blattner (2004, 2005) und auch die hier vorgestellte Chloroplastengenealogie der Gattung *Hordeum* (Kap. 3.2) machen eine mehrfache unabhängige Wiedererlangung der Annualität wahrscheinlich. Das heißt, auch diese deutliche Verminderung der Genomgröße könnte mehrfach unabhängig erfolgt sein. Lag dem jedes Mal derselbe Mechanismus zu Grunde oder wirken selbst innerhalb so nahe verwandter Arten verschiedene Mechanismen?

Für einige diploide Arten wie *H. vulgare*, *H. marinum* subsp. *gussoneanum*, *H. intercedens* oder *H. pusillum*, die „außergewöhnliche“, also auffallend große oder kleine Genomgrößen innerhalb der Gattung aufweisen, konnte oft auch ein mehr oder weniger starker *bottleneck* postuliert werden. So zeigte die biogeographische Analyse von Blattner (2005), dass die Vorfahren von *H. pusillum* und *H. intercedens* via Fernausbreitung von Südamerika nach Nordamerika gelangt sind. Auch die Chloroplastenanalyse zeigt die typische Einengung der genetischen Variabilität nach einer extremen Populationsverkleinerung (Kap.3.2). Ebenso konnte für *H. marinum* subsp. *gussoneanum* in der phylogeographischen Analyse der Artengruppe *H. marinum* ein extrem enger *bottleneck* nachgewiesen werden (Kap. 3.3). Die mehr oder weniger drastische Änderung der Genomgröße während oder kurz nach Speziationsereignissen stimmt mit der oft reduzierten effektiven Populationsgröße neu entstehender Arten überein, was wiederum die Fixierung neuer Merkmale fördert. Genomgrößen, in einem bekannten und gut fundierten phylogenetischen Rahmen analysiert, können einen Hinweis auf solche Populationseinengungen in der Geschichte einer Art geben.

Die Genomgrößen der polyploiden Arten entsprachen meist der Summe der Genomgrößen der Elternarten oder waren minimal kleiner. Lediglich im Falle von *H. capense* und *H. secalinum* wurden deutlich größere Genome gemessen als die Summe der Elterngenome. Allerdings wurde in Kap. 3.1

neben *H. marinum* subsp. *gussoneanum*, als Donor des Xa-Genoms *H. comosum* als Donor des H-Genomes dieser heterogenomischen Arten angenommen (Fig. 4 auf S. 29). Petersen & Seberg (2003) haben nun als Donor des H-Genomes die zentralasiatische Art *H. brevisubulatum* identifiziert. Diese Annahme wird auch durch die Ergebnisse der phylogeographischen Studie der Art *H. marinum* (Kap. 3.3) gestützt, in der ein östlich gelegenes eiszeitliches Refugium für *H. marinum* subsp. *gussoneanum* postuliert wird, wahrscheinlich in der östlichen Türkei. *Hordeum brevisubulatum* erreicht in der Türkei ihre aktuelle westliche Verbreitungsgrenze (von Bothmer et al. 1995), so dass eine Hybridisierung der beiden Arten nicht unwahrscheinlich ist. Legt man nun *H. brevisubulatum* (~ 9.00 pg) und *H. marinum* subsp. *gussoneanum* (10.41 pg) als Elternarten für *H. capense* (19.74 pg) und *H. secalinum* (19.98 pg) zu Grunde, so entspricht die Genomgröße dieser beiden Polyploiden wiederum mit nur geringen Abweichungen der Summe dieser Elternarten. Die Polyploiden in der Gattung *Hordeum* sind meist relativ junge Arten, vor allem in der Neuen Welt. Die Genomgröße scheint daher, zumindest unmittelbar nach dem Polyploidisierungsereignis, trotz der häufig beobachteten sehr schnellen und umfassenden Umstrukturierung des Genomes (Leitch & Bennett 1997, Soltis & Soltis 1999, Bennetzen 2002), zunächst unverändert zu bleiben. Offen bleibt die Frage, nach welchen Zeiträumen diese Umstrukturierungen auch die Genomgröße der Polyploiden beeinflussen und diese sich signifikant in Bezug auf die Elternarten vergrößern oder verkleinern.

Die in dieser Arbeit vorgestellte Chloroplastengenealogie der gesamten Gattung *Hordeum* (Kap. 3.2) zieht weitreichende Schlüsse für zukünftige Analysen von Speziationsereignissen in *Hordeum* nach sich. Die asymmetrische Verteilung der Arten zwischen der Alten und der Neuen Welt, speziell aber zwischen den monophyletischen H- und Xa-Clades, geht keineswegs nur auf adaptive Radiation in Folge der Entwicklung eines Schlüsselmerkmals im artenreichen H-Clade zurück. Damit ist die Möglichkeit eines Schlüsselmerkmals im H-Clade nicht endgültig widerlegt, aber dieses Merkmal allein ist nicht für die Asymmetrie der Artenverteilung verantwortlich. Einen großen Einfluss auf die Form des phylogenetischen Baumes der Gattung hatten ganz verschiedene historische Prozesse, denen die einzelnen Clades im Verlauf ihrer Evolution unterlagen. Für die *Hordeum*-Population der Alten Welt konnten tiefreichende Extinktionseignisse, sehr wahrscheinlich während der Eiszeit, verbunden mit einem Verlust an Chloroplastendiversität und sehr wahrscheinlich auch an Arten nachgewiesen werden. Die Arten der Alten Welt weisen artspezifische Chloroplastentypen auf und stellen sich, anders als in der Neuen Welt, auch in der phylogenetischen Analyse der Chloroplastendaten als mehr oder weniger klar gegeneinander abgegrenzte Gruppen dar. Die Chloroplasten innerhalb einer Art gehen auf einen Vorgänger zurück oder es wurde im Extremfall nur ein Chloroplastentyp pro Art gefunden. Sehr deutlich wird dies am Beispiel von *H. murinum* und *H. vulgare*: beide Arten sind heute, anthropogen bedingt, weltweit verbreitet, jedoch wiesen alle analysierten Individuen denselben Chloroplastenhaplotyp auf. Im Falle von *H. marinum* subsp. *gussoneanum* war es nicht einmal durch die Anwendung deutlich schneller evolvierender Chloroplasten-Mikrosatellitenmarker möglich, eine weitere Populationssubstrukturierung zu entdecken (vgl. Kap. 3.3). Die Unterart konnte die Folgen der extremen Populationseinengung bis heute nicht überwinden. Mit Hilfe der Kombination von phylogeographischen und ökologischen Daten sowie unter Einbeziehung der aktuellen Verbreitungsgebiete konnte jedoch auch im Falle der Art *H. marinum* eine plausible Hypothese für die Entstehung der heute existenten Taxa *H. marinum* subsp. *marinum* und *H. marinum* subsp. *gussoneanum* (2x und 4x) aufgestellt werden. *Hordeum marinum* subsp. *marinum* und *H. marinum* subsp. *gussoneanum* werden durch von Bothmer et al. (1989, 1995) als zwei Unterarten einer Art behandelt. Sie sind jedoch in vielen Merkmalen, vor allem morphologisch, ökologisch sowie in Bezug auf ihre phylogeographische Geschichte klarer voneinander getrennt als einige südamerikanische *Hordeum*-Arten. Kreuzungsexperimente der beiden Unterarten durch von Bothmer et al. (1989) zeigten,

dass der Samenansatz der Hybriden generell sehr gering ist, meist unter 15%. Die Hybridpflanzen, die diesen Kreuzungen entstammten, entwickelten sich in der Regel normal, allerdings war ihre Fertilität deutlich herabgesetzt.

Nach den im Kap. 3.3 vorgestellten Ergebnissen stellt sich die Frage, ob diese beiden Unterarten nicht in den Rang von Arten erhoben werden sollten, wie u.a. Covas (1949), Bowden (1962) und Humphries (1980) es bereits vorgeschlagen haben.

Eine Ausnahme von dem allgemein in der Alten Welt beobachteten Verlust an Chloroplastendiversität stellt die zentralasiatische Art *H. brevisubulatum* dar. *Hordeum brevisubulatum* besitzt als einzige Art der Alten Welt einen ähnlich hohen genetischen Diversitätsindex nach Nei (Nei 1987, Kap. 3.2) wie die meisten südamerikanischen Arten. *Hordeum brevisubulatum* ist ein Polyploidkomplex und hat ein sehr großes Verbreitungsgebiet von der westlichen Türkei bis nach China. Diese hohe Chloroplastendiversität kann ein Hinweis für eine starke Populationssubstruktur sein. Die Ursachen für die von den anderen Arten der Alten Welt so abweichende Chloroplastendiversität können im Rahmen dieser Arbeit nicht geklärt werden, da weder die Zahl der analysierten Individuen und Populationen noch deren geographische Verteilung repräsentativ ist.

Auch die Haplotypendiversität der Arten der Neuen Welt weist mehrere klare Einengungen der genetischen Variabilität auf. Während Nordamerika wahrscheinlich noch durch drei unterschiedliche Chloroplastenlinien besiedelt wurde, gehen alle Haplotypen der südamerikanischen Arten nur auf den im Chloroplastennetzwerk zentral positionierten Haplotyp 1 zurück (Kap. 3.2). Ausgehend von diesem einzigen Haplotypen setzte jedoch in der Neuen Welt eine Diversifizierung der Chloroplastenhaplotypen ein, die, unter Fixierung nahezu jeder Mutation, am besten durch eine ständig wachsende effektive Populationsgröße zu erklären ist. Nach Blattner (2005) setzte die geographische Expansion des H-Clades vor ca. 6 Millionen Jahren im Pliozän ein. Vor ca. 5 Millionen Jahren, und damit vor Beginn der pliozänen Eiszeitzyklen vor ca. 3 Millionen Jahren, trennten sich die späteren zentralasiatischen *Hordeum*-Arten von den heutigen Neuwelt-Arten. Der Vorgänger der heutigen *H. brachyantherum* erreichte Nordamerika wahrscheinlich über die Beringstraße. Die Nord-Süd-Ausrichtung des amerikanischen Kontinentes erlaubte es den Arten, anders als in Eurasien mit seinen sich in Ost-West-Richtung erstreckenden Gebirgen, während der Eiszeiten den von Norden vorstoßenden Gletschern nach Süden auszuweichen. Dieser Umstand könnte eine Erklärung liefern für das nahezu völlige Fehlen von Extinktionsereignissen in den Chloroplastenmustern der Neuen Welt.

Die diploide nordamerikanische *H. brachyantherum* subsp. *californicum* ist heute endemisch in SW-Kalifornien (von Bothmer et al. 1995), was als Ergebnis einer Gebietskontraktion während der Eiszeit gedeutet werden kann. Kalifornien und die Sierra Nevada gelten als bedeutende Eiszeitrefugien in Nordamerika (Brunsfeld et al. 2001, Janzen et al. 2002). Da *H. brachyantherum* ein wichtiges Bindeglied zu den südamerikanischen *Hordeum*-Arten darstellt und die Besiedlung des südamerikanischen Kontinentes nach Blattner (2005) ihren Ausgang in Kalifornien genommen haben könnte, sollten zukünftige phylogeographische Analysen die Populationsstruktur und die genetische Diversität dieser Art klären. Der zentrale Haplotyp 1, der neben der nordamerikanischen Art *H. depressum* bislang lediglich in den südamerikanischen Arten *H. muticum* und *H. procerum* gefunden wurde, wurde bisher nicht in den analysierten Individuen von *H. brachyantherum* festgestellt. Allerdings ist die diploide Unterart *H. brachyantherum* subsp. *californicum* in den bisherigen Aufsammlungen sehr stark unterrepräsentiert. Ob die diploide Form auch eine ähnlich starke genetische Einschränkung wie die eurasischen Arten aufweist, ob Kalifornien wirklich ein Refugialgebiet war und ob die tetraploide Unterart *H. brachyantherum* subsp. *brachyantherum* hier entstanden ist und sich aus diesem potentiellen Refugialraum bis Alaska und Neufundland ausgebreitet hat, können erst diese zukünftigen Analysen

sicher erweisen. Bisherige Ergebnisse zeigen, dass ohne eine umfassende Phylogeographie dieser basalen Neuweltart zumindest die initiale Geschichte der Gattung *Hordeum* in der Neuen Welt nicht ganz zweifelsfrei zu rekonstruieren ist.

Ein wichtiger Mechanismus für die Entstehung neuer Arten in der Neuen Welt war die allopatrische Speziation infolge wiederholter interkontinentaler Fernausbreitungsereignisse. Blattner (2005) postulierte die Besiedlung des südamerikanischen Kontinentes durch Fernausbreitung, wahrscheinlich von Kalifornien nach Chile. Beide Gebiete weisen klimatische Gemeinsamkeiten auf und es gibt viele Beispiele für disjunkt zwischen Kalifornien und Chile verbreitete Taxa (z.B. Raven 1963, van Heusden & Bachmann 1992, Medail & Quezel 1997, Morrell et al., 2000). Als basale südamerikanische Art postuliert Blattner (2005) *H. chilense* bzw. deren Vorgänger. Diese durch die Kerndaten belegte nord-südamerikanische Verbindung konnte in den Chloroplastendaten der Gattung *Hordeum* nicht eindeutig nachgewiesen werden. *Hordeum chilense* besitzt Haplotypen (Kap. 3.2), die sich nicht unmittelbar an den zentralen Haplotyp 1 anschließen. Eine Erklärung dafür könnte die noch ausstehende phylogeographische Analyse von *H. brachyantherum* liefern. Zum anderen steht aber die festgestellte genetische Diversität von *H. chilense* in einem sehr starken Gegensatz zur Chloroplastendiversität der meisten anderen südamerikanischen Arten. Obwohl eine für das Verbreitungsgebiet der Art geographisch repräsentative Probenauswahl analysiert wurde, konnten nur zwei Chloroplastenhaplotypen (HT47, HT53) entdeckt werden. *Hordeum chilense* tritt heute in Chile und den westlichsten Regionen der argentinischen Provinzen Rio Negro und Neuquen auf. Anders als das östliche Vorland der Anden auf argentinischer Seite, wo zwischen der Küstenlinie und dem Gebirge auch große Teile eisfrei blieben, war die chilenische Seite der Anden während der Eiszeiten bis zur Küste nahezu vollständig vergletschert (Fig. 8) (Auer 1956, Denton & Hughes 1981). Diese heute beobachtete geringe Chloroplastenvariation in *H. chilense* geht daher wohl nicht auf den ursprünglichen *bottleneck* nach der Fernausbreitung zurück, sondern auf eine spätere drastische Populationschumpfung, wahrscheinlich während der Eiszeit. Diese sekundär stark eingeschränkte Chloroplastendiversität in *H. chilense* verdeckt heute möglicherweise ihre Bedeutung als Verbindungsglied zwischen Nord- und Südamerika. Diese Schlussfolgerung muss jedoch in späteren Analysen überprüft werden. Dass die Populationsgeschichte von *H. chilense* im Vergleich zu den diploiden argentinischen Arten auf der Ostseite der Anden anders verlaufen ist, beweisen die Chloroplastenmuster dieser Arten. Ihre Chloroplastenmuster spiegeln klar wider, dass nach dem Gründereffekt infolge der Fernausbreitung aus Nordamerika die Populationsgröße stetig gewachsen sein muss und dabei nahezu jede neue Mutation fixiert wurde. Diese große Chloroplastenvariation ist nur noch auf der Ostseite der Anden erhalten, wo sich die heutigen argentinischen Arten entwickelten.

Zwei weitere unabhängige Fernausbreitungsereignisse innerhalb der Neuen Welt, die zur Entstehung von zwei neuen diploiden Arten geführt haben, fanden in umgekehrter Richtung von Süd- nach Nordamerika statt. Die beiden sekundär annuell gewordenen nordamerikanischen Arten *H. pusillum* und *H. intercedens* besitzen zwei unterschiedliche südamerikanische Haplotypen. Ein drittes Fernausbreitungsereignis, welches erst durch die Analyse der Chloroplastenhaplotypen nachgewiesen werden konnte, ist die Ankunft von *H. jubatum* in Südamerika und ihre Hybridisierung mit einer in Südamerika heimischen diploiden Art. Aus dieser Kreuzung entstand die hexaploide *H. lechleri*.

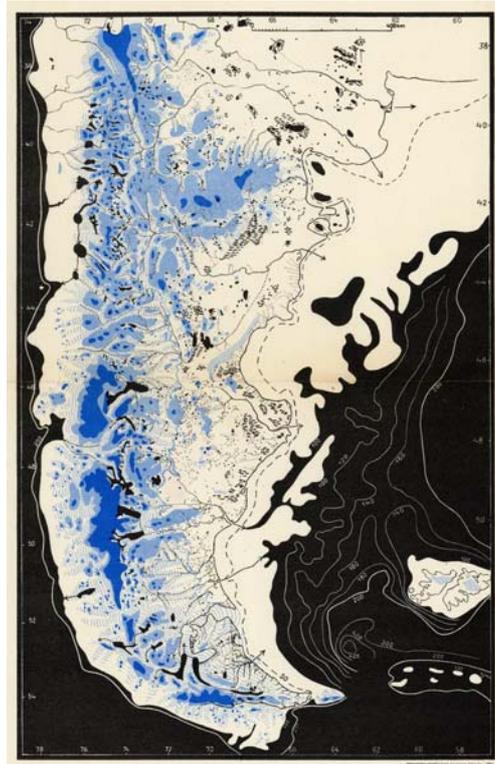


Fig. 8: Eisbedeckte Regionen während der jüngeren Vereisungsphasen in Patagonien (aus Auer 1956)

Beginnend mit Haplotyp 46 (Kap. 3.2) wurde die Südspitze Südamerikas östlich der Anden durch Vertreter der Gattung *Hordeum* von Nordargentinien bis Feuerland besiedelt. Im Chloroplastennetzwerk konnte eine deutliche Trennung zwischen den ausschließlich zentralargentinisch verbreiteten diploiden Arten *H. stenostachys*, *H. erectifolium* und *H. cordobense* einerseits und den überwiegend patagonisch bzw. direkt entlang der Anden auch bis Zentralargentinien verbreiteten diploiden Arten *H. comosum*, *H. pubiflorum* und *H. patagonicum* andererseits festgestellt werden. Dieses Ergebnis wird als Folge der Spaltung einer ehemals großen und zusammenhängenden Population interpretiert. Nach den Analysen von Blattner (2005) sind die zentralargentinischen und patagonischen Arten jeweils monophyletisch und trennten sich vor knapp 2 Millionen Jahren. Die Ursachen dieser Trennung sind unklar. Die zentral- und die südargentinischen Arten sind ökologisch-klimatisch klar separiert. Das patagonische Klima im Regenschatten der Anden ist gekennzeichnet durch einen permanenten rauen Wind. Es ist deutlich kühler und trockener als das Klima in Zentralargentinien. Die Klimagrenze zwischen Patagonien und Zentralargentinien verläuft etwa parallel des südlichen 40. Breitengrades, entlang der Küste noch etwas weiter südlich. Parallel zu dieser Klimagrenze verläuft eine Gebirgsregion in Ost-West-Richtung (Meseta de Somuncura), die nach Auer (1956) zumindest während der jüngsten Vereisungsphase stark vergletschert war (Fig. 8). Ob die Teilung der ehemals zusammenhängenden Population wirklich mit dieser geographischen Barriere in Verbindung zu bringen ist oder ob die verschiedenen Teilpopulationen bereits vorher begannen, sich an unterschiedliche Umweltbedingungen anzupassen, könnten weitere Analysen unter Einbeziehung paläoklimatischer und geologischer Daten zeigen.

Für die drei diploiden, nach Kerndaten eng verwandten patagonischen Arten *H. comosum*, *H. pubiflorum* und *H. patagonicum* konnten mit Hilfe der Chloroplasthaplotypenanalyse keine Hinweise auf Fragmentationsereignisse offengelegt werden, die eine mögliche allopatrische Entstehung der Arten anzeigen würden. Diese drei Arten besitzen viele gemeinsame Haplotypen (Kap. 3.2). Nur die äußer-

sten, und damit jüngsten Chloroplastenhaplotypen im Netzwerk scheinen (bisher) spezifisch für eine der drei Arten zu sein. Ein interessantes Detail im Haplotypennetzwerk, das zukünftig noch eingehender analysiert werden muss, könnte vielleicht doch Aufschluss über die Entstehungsgeschichte der drei Arten geben. Nach der Analyse von ca. 80 Individuen pro Art (bisher unveröffentlichte Daten) zeigte sich, dass alle drei Arten Haplotypen aus der ältesten südamerikanischen Haplotypenlinie (HT 46 bis HT 67, Kap. 3.2) besitzen, und zwar wiederum mit vielen Überschneidungen. Diese Chloroplastenlinie ist geographisch sehr weit verbreitet und reicht von 32° bis ca. 52° südlicher Breite. Alle Haplotypen mit Nummern größer/gleich 68 sind durch den gemeinsamen Besitz einer 3-bp-Insertion („ACC“) gekennzeichnet. Sie treten erst ab etwa 44° südlicher Breite auf und reichen bis Feuerland. Diese südliche Chloroplastenlinie tritt bei den diploiden Arten nur noch in *H. pubiflorum* und *H. patagonicum* auf. *Hordeum comosum* besitzt keine Haplotypen mit dieser ACC-Insertion. Dies deutet darauf hin, dass sich *H. comosum* bereits vom Vorgänger der beiden anderen Arten trennte, bevor diese ACC-Mutation entstand. *Hordeum patagonicum* und *H. pubiflorum* scheinen dagegen erst entstanden zu sein, als diese Insertion bereits existierte (bisher unveröffentlichte Daten).

Diese drei diploiden Arten zeigen sehr verschiedene ökologische Ansprüche und werden z.B. unterschiedlichen Pflanzengesellschaften zugerechnet. *Hordeum comosum* gilt laut Boelcke et al. (1985) als Charakterart der Klimaxsteppen. Diese Art ist sehr trocken tolerant und scheint nach eigenen Beobachtungen salzbeeinflusste Standorte zu meiden, was auch durch die Artbeschreibung von von Bothmer et al. (1995) bestätigt wird. *Hordeum pubiflorum* ist die namensgebende Art dichter Rasengesellschaften auf nährstoffreicheren, feuchteren und bindigeren Böden. Diese Standorte sind oft längere Zeit feucht bis wasserüberstaut. *Hordeum patagonicum* dagegen gilt als kennzeichnende Art von temporären Pfützen und flachen Gewässern, z.B. infolge von Schmelzwasser. Die Vegetation ist hier sehr lückig, was das Auftreten dieser kleinwüchsigen Art erlaubt. Die beiden letztgenannten Arten tolerieren z.T. sehr hohe Salzkonzentrationen im Boden (vgl. Fig. 3 auf S. 14). Im Falle dieser drei nahe verwandten Arten kann die Anpassung an unterschiedliche ökologische Nischen die treibende Kraft der Speziation gewesen sein. Nach den Chloroplastendaten ist es möglich, dass hier sympatrische Artbildung vorliegt. Weiterführende Analysen müssen sich verstärkt mit der Ökologie dieser Arten, ganz besonders mit ihren Reaktionen auf Salz- und Trockenstress, beschäftigen. Vielleicht spielt die postulierte „key innovation“, das heißt der veränderte Umgang mit Salz- und Trockenstress, bei der Entstehung dieser drei eng verwandten Arten (Blattner 2004) eine Rolle.

Der Besitz eines Schlüsselmerkmals in Form veränderter Anpassung an Salz- und/oder Trockenstress scheint für die Radiation des gesamten neuweltlichen H-Clades nicht ursächlich gewesen zu sein, auch wenn es, wie am Beispiel der drei diploiden patagonischen Arten dargestellt, für einzelne Artengruppen innerhalb der Neuen Welt nicht ausgeschlossen werden kann. Die asymmetrische Artenverteilung zwischen der Alten und der Neuen Welt, speziell zwischen den monophyletischen H- und Xa-Clade, ist vordergründig das Ergebnis ganz unterschiedlicher Extinktionsraten innerhalb der *Hordeum*-Populationen. Die Populationen der Alten Welt unterlagen während der Eiszeit tiefreichenden Extinktionen, was sich heute in der verminderten Chloroplastendiversität widerspiegelt. In der Neuen Welt konnten dagegen, abgesehen von *H. chilense* und vielleicht der diploiden *H. brachyantherum* subsp. *californicum*, kaum Extinktionsereignisse in den Chloroplastenmustern festgestellt werden. Ob die Auswirkungen dieser verminderten Extinktion auf die Artenzahl der Neuen Welt noch zusätzlich durch eine tatsächlich beschleunigte Speziation, möglicherweise als Folge einer bisher noch nicht entdeckten key innovation, verstärkt wurden, ist anhand der vorliegenden Daten nicht zu entscheiden. Weitergehende Analysen sollten sich für die Beantwortung dieser Frage besonders mit dem Vergleich der ökologischen Ansprüche der zentral- und der südargentinischen Arten auseinand-

ersetzen. Neben einer möglichen ökologischen Differenzierung als weiteren Speziationsfaktor spielte vor allem auch Polyploidisierung als Speziationsmechanismus eine bedeutende Rolle in der Neuen Welt.

Die Ergebnisse der Chloroplastengenealogie der gesamten Gattung lassen die Frage aufkommen, ob artbezogene phylogeographische Analysen in *Hordeum* überhaupt uneingeschränkt möglich sind. Im Falle der artspezifischen Chloroplastenhaplotypen bei den Arten der Alten Welt ist dies sicher der Fall. Auch für die nordamerikanische Art *H. brachyantherum* sind sinnvolle und eindeutig interpretierbare Ergebnisse zu erwarten, sofern man dabei die heterogenomische hexaploide Form mit ihrem von *H. marinum* subsp. *gussoneanum* übernommenen Haplotyp ausklammert. Ganz anders sieht es dagegen bei den meisten südamerikanischen Arten aus. Hier teilen sich bis zu vier verschiedene diploide Arten einen einzigen Haplotyp. Da in unseren Analysen keine Belege für rezenten Chloroplastenaustausch zwischen diploiden Arten gefunden wurden, sind die Haplotypen sehr wahrscheinlich deutlich älter als die Arten und diese Durchmischung der Haplotypen das Ergebnis eines *incomplete lineage sorting process*, das heißt des Überdauerns alter Polymorphismen über Speziationsereignisse hinaus. Diese zwischen verschiedenen Arten geteilten Chloroplasten können geographische Muster reflektieren, die älter sind als die untersuchten Arten.

Besonders im Falle der drei diploiden patagonischen Arten *H. pubiflorum*, *H. comosum* und *H. patagonicum* würden artbezogene phylogeographische Analysen - ohne die Kenntnis der Haplotypendiversität und ihrer geographischen Verteilung in den jeweils anderen Arten - zu einer Invertierung der Zeitachse und zu falschen Schlussfolgerungen über die beobachteten geographischen Muster führen. Durch die Analyse der Chloroplastentypen in der gesamten Gattung (Kap. 3.2) wurde die Richtung der Zeitachse in der Neuen Welt offensichtlich: Der zentrale Haplotyp 1 ist der älteste, da er unmittelbar an die Chloroplastenlinien der Alten Welt anschließt (Kap. 3.2). Haplotyp 46 ist der älteste Haplotyp innerhalb der drei diploiden patagonischen Arten, es folgt, davon abgeleitet und zeitlich später, Haplotyp 68. Hier tritt erstmals die bereits erwähnte ACC-Insertion auf, die geographisch auf Südpatagonien beschränkt ist. Würde man nur die Art *H. pubiflorum* oder *H. patagonicum* betrachten, so würden jeweils weit über 70% der analysierten Individuen Haplotypen mit dieser ACC-Mutation aufweisen (bisher unveröffentlichte Daten). Haplotyp 68 selbst wäre mit jeweils ca. 40% der häufigste Haplotyp innerhalb dieser beiden Arten und würde im entstehenden Chloroplastennetzwerk eine zentrale Position einnehmen. Der ältere Haplotyp 46 wäre in einer abgeleiteten Position und vergleichsweise selten im Genpool der jeweils untersuchten Art. Eine Grundannahme der Koaleszenztheorie besagt, dass ältere Haplotypen in der Population vorherrschen und viele Nachfolger haben (Crandall & Templeton 1993, Posada & Crandall 2001). Bei einer artbezogenen phylogeographischen Analyse von *H. patagonicum* oder *H. pubiflorum* würde diese Grundannahme nun auf den eigentlich jüngeren Haplotyp 68 zutreffen. Die Richtung der Zeitachse des Netzwerkes würde also genau entgegengesetzt interpretiert werden. Daraus würde geschlossen werden, dass die Besiedlung von Patagonien durch die diploiden Gersten nicht von Nord nach Süd, sondern umgekehrt von Süd nach Nord erfolgt wäre. Die ACC-Insertion wäre kein abgeleitetes, sondern ein ursprüngliches Merkmal. Das heißt, ohne die Ergebnisse der hier vorliegenden Chloroplastengenealogie der gesamten Gattung würden einige phylogeographische Ergebnisse eindeutig falsch interpretiert werden.

Die Resultate dieser Studie weisen darauf hin, dass es bei phylogeographischen Analysen unter Umständen nicht ausreicht, nur die jeweils interessierenden Arten zu betrachten. Ganz besonders bei Arten junger und schnell radiierender Artengruppen sollten zumindest die nächstverwandten Taxa mit in die Untersuchung einbezogen werden.

5 Zusammenfassung

Diese Arbeit ist eingebunden in ein umfassendes und weiterhin fortlaufendes Projekt über Artbildungsmechanismen innerhalb der Gattung *Hordeum*, dessen Ziel es ist, Faktoren und Mechanismen aufzudecken, die den Divergenzprozess beeinflussen und so die Entstehung neuer Arten oder Taxa forcieren können.

Die vorliegende Arbeit lieferte wichtige Erkenntnisse für diese weitergehenden Analysen der Speziation und ihnen zu Grunde liegenden Mechanismen. Es wurden Fragen zur Evolution der Genomgröße und der Einfluss ökologischer und phylogenetischer Zusammenhänge auf die Veränderung der Genomgröße dargelegt. Weiterhin wurde die Chloroplastenvariabilität und -genealogie der gesamten Gattung *Hordeum* analysiert und die Ursachen der beobachteten Chloroplastenmuster, auch in Bezug auf Speziationereignisse, diskutiert. An einem konkreten Artbeispiel (*H. marinum*) wurden mit Hilfe phylogeographischer Methoden und der Analyse ökologisch-klimatischer Daten die Ursachen für die Auftrennung einer Art in zwei neue, eigenständige Taxa dargestellt.

Die Arbeit versucht damit einen Beitrag zur Klärung offener Fragen der Evolutionsbiologie und zur Entstehung der organismischen Vielfalt zu leisten.

- Die Gattung *Hordeum* ist mit nur 31 Arten eine vergleichsweise überschaubare Gattung. Aufgrund der großen ökonomischen Bedeutung von Kulturgerste liegen nicht nur für Kulturgerste selbst, sondern auch für die Wildarten umfangreiche taxonomische, zytologische, karyologische, morphologische, ökologische, phylogenetische und molekulare Daten vor. Die Studien von Blattner (2004, 2005) zeigten in den einzelnen monophyletischen Linien der Gattung sehr unterschiedliche Speziationsraten (vgl. auch 3.2 Jakob & Blattner 2005) und belegten besonders für die Arten der Neuen Welt eine beschleunigte Artbildung, die vor ca. 2,5 Millionen Jahren einsetzte und zu 16 heute existierenden diploiden Arten führte. Die Gattung *Hordeum* ist damit ein Beispiel für eine schnelle und vor allem relativ rezente Radiation. Es ist hier vermutlich, besser als in bereits über lange Zeiträume voneinander isolierten Taxa, möglich, die Ursachen der Aufspaltung einer Art in neue Arten offen zu legen. *Hordeum* stellt somit eine ideale Modellgruppe dar, um innerhalb einer eng umrissenen phylogenetischen Gruppe Mechanismen, die zur Artbildung führen, aufzudecken und ihre Auswirkungen in verschiedenen monophyletischen Linien der Gattung vergleichend zu betrachten.
- Die Analyse der Genomgrößen mittels Durchflusszytometrie (Kap. 3.1) zeigte nur geringe intraspezifische Schwankungen des DNA-Gehaltes (~ 3 %). Diskontinuierliche Genomgrößenänderungen waren dagegen mit (Unter-) Artgrenzen assoziiert. Die Entstehung neuer Arten ist oft mit einer reduzierten effektiven Populationsgröße verbunden, was die Fixierung neuer Genomgrößen erleichtert.
- Bennetzen & Kellogg (1997) formulierten die provokante These des „... one-way ticket to genomic obesity“. Unsere Ergebnisse zeigen aber, dass innerhalb nahe verwandter Linien sowohl DNA-Gewinn als auch -Verlust auftreten kann. In *Hordeum* überwiegt die Abnahme der Genomgröße im Verlauf der Evolution, nur für *H. marinum* subsp. *gussoneanum* konnte eine signifikante Zunahme der Genomgröße festgestellt werden.
- Trotz vieler anders lautender Studien (Literaturübersicht dazu vgl. Kap. 3.1) belegen die Ergebnisse der Genomgrößenanalyse in *Hordeum*, dass weder die Kenntnis der Lebensform (annuell/bienn/perenn) einer Art, ihrer ökologischen Ansprüche, ihrer geographischen Verbreitung

noch ihrer phylogenetischen Beziehungen *a priori* eine Vorhersage ihrer Genomgröße erlauben. Einander überlagernde Muster aller dieser Parameter beeinflussen die Genomgröße in der Gattung *Hordeum*. Erst die gesamtheitliche Betrachtung der oben genannten Parameter erlaubt eine zuverlässige *posteriori* Interpretation der vorgefundenen Genomgrößen.

- Für weitergehende, auf Chloroplastendaten beruhenden phylogeographische Analysen einzelner *Hordeum*-Arten war es erforderlich, die Widersprüche in den bisher vorliegenden Chloroplastenphylogenien zu klären. Diese Phylogenien zeigen meist nur eine geringe Auflösung und widersprechen sich sowohl gegenseitig als auch den durch Kerndaten gewonnenen Ergebnissen. Ein in dieser Arbeit angewendeter und auf den Sequenzen der *trnL-F* Region basierender genealogischer Netzwerkansatz, in den 801 Individuen aller 31 *Hordeum*-Arten einbezogen wurden, legt die Ursachen dieser Widersprüche offen (Kap. 3.2).
- Das Chloroplastennetzwerk der gesamten Gattung *Hordeum* zeigt eine klare geographische Struktur: eine große Chloroplastenlinie umfasst alle Arten der Neuen Welt, eine andere die der Alten Welt. Diese beiden großen Chloroplastenlinien laufen in einem einzigen zentralen Haplotyp zusammen. Sie unterlagen jedoch sehr verschiedenen historischen Prozessen. *Incomplete lineage sorting* in der Neuen Welt, tiefreichende Auslöschung von Chloroplastenlinien in der Alten Welt, wahrscheinlich während der Eiszeit, und das Überleben sehr alter eurasischer Chloroplastenlinien in nur einzelnen Regionen des heutigen Verbreitungsgebietes der Gattung beeinflussen die Ergebnisse phylogenetischer Analysen in der Gattung *Hordeum* und erklären die Widersprüche zwischen den Kern- und Chloroplastenphylogenien. Das Chloroplastennetzwerk erlaubt außerdem Schlussfolgerungen über Prozesse, die in Artbildungsvorgänge in der Gattung *Hordeum* involviert sind.
- Eine Ursache für die geringe Auflösung der phylogenetischen Bäume ist die gleichzeitige Existenz von Vorgänger- und Nachfolgerhaplotypen und vielfach multifurkaten Verzweigungen. Etwa ein Drittel der gefundenen Haplotypen nehmen im Netzwerk innere Positionen ein, meist mit deutlich mehr als nur einem Nachfolger. Baumbasierte Methoden können diese multifurkaten Vorgänger-Nachfolger-Verzweigungen nur unzulänglich in Form sehr kurzer Astlängen darstellen („*zero-length branches*“). Außerdem ist die Sequenzdiversität innerhalb der Neuweltarten nur gering. Dies beeinflusst ebenfalls das Ergebnis traditioneller phylogenetischer Methoden. Netzwerkbasierende Analysen erlauben hier eine bessere Interpretation der Daten.
- Die Ergebnisse der Chloroplastengenealogie verdeutlichen, dass die Kenntnis der Chloroplastenvariabilität und -verteilung innerhalb der gesamten Gattung notwendig ist, um Fehlinterpretationen der phylogeographischen Daten einzelner Arten zu vermeiden.
- Am Beispiel der mediterran verbreiteten Art *H. marinum* Huds. werden potentielle Ursachen für die Entstehung neuer Taxa analysiert (Kap. 3.3). Die Art enthält zwei morphologisch klar unterscheidbare Unterarten: *H. marinum* subsp. *marinum* und *H. marinum* subsp. *gussoneanum*. Nach den Ergebnissen einer kombinierten Analyse von Chloroplastendaten (*trnL-F* Sequenzen und Mikrosatelliten-Fragmentlängen), ökologisch-klimatischer Angaben und der Einbeziehung der heutigen Verbreitungsgebiete entstanden beide Arten allopatrisch in unterschiedlichen Eiszeitrefugien. Die Chloroplastenvariabilität weist dabei auf sehr unterschiedliche Populationsgeschichten in Form verschieden starker *bottlenecks* und variabler Wiederausbreitungsgeschwindigkeiten für beide Unterarten hin. Die heutige parapatrische Verbreitung beider Unterarten, mit einer geographischen und klimatisch-ökologischen Überlagerung im östlichen Mittel-

meergebiet wird als sekundärer Kontakt infolge der nacheiszeitlichen Wiederausbreitung gedeutet.

6 Literatur

- Abbott, R.J., Comes, H.P., 2004. Evolution in the Arctic: a phylogeographic analysis of the circumarctic plant, *Saxifraga oppositifolia* (Purple saxifrage). *New Phytol.* 161, 211-224.
- Adams, K.L., Cronn, R., Percifield, R., Wendel, J.F., 2003. Genes duplicated by polyploidy show unequal contributions to the transcriptome and organ-specific reciprocal silencing. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 100, 4649-4654.
- Albach, D.C., Martinez-Ortega, M.M., Chase, M.W., 2004. *Veronica*: parallel morphological evolution and phylogeography in the Mediterranean. *Plant Syst. Evol.* 246, 177-194.
- Arumuganathan, K., Earle, E.D., 1991. Nuclear DNA content of some important plant species. *Plant Mol. Biol. Rep.* 9, 208-218.
- Auer, V., 1956. *The Pleistocene of Fuego-Patagonia, part I: the ice and interglacial ages*. *Ann. Acad. Sci. Fenn. A.* 45.
- Avise, J.C., 2000. *Phylogeography: The history and formation of species*. Harvard University Press, Cambridge.
- Avise, J.C., Arnold, J., Ball, R.M., 1987. Intraspecific phylogeography: The mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18, 489-522.
- Baden, C., 1991. A revision of the genus *Psathyrostachys* (Poaceae). *Nord. J. Bot.* 11, 3-26.
- Baldwin, B.G., Sanderson, M.J., 1998. Age and rate diversification of the Hawaiian silversword alliance (Compositae). *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 95, 9402-9406.
- Barakat, A., Carels, N., Bernardi, G., 1997. The distribution of genes in the genomes of Gramineae. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 94, 6857-6861.
- Barow, M., Meister, A., 2002. Lack of correlation between AT frequency and genome size in higher plants and the effect of nonrandomness of base sequences on dye binding. *Cytometry* 47, 1-7.
- Barow, M., Meister, A., 2003. Endopolyploidy in seed plants is differently correlated to systematics, organ, life strategy and genome size. *Plant Cell Environ.* 26, 571-584.
- Barracough, T.G., Nee, S., 2001. Phylogenetics and speciation. *Trends Ecol. Evol.* 16, 391-399.
- Barton, N.H., 2001. Speciation. *Trends Ecol. Evol.* 16, 325.
- Baum, B.R., Bailey, L.G., 1991. Relationships among native and introduced North American species of *Hordeum*, based on chloroplast DNA restriction site variation. *Can. J. Bot.* 69, 2421-2426.
- Bennett, M.D., Leitch, I. J., 1995. Nuclear DNA amounts in angiosperms. *Annals Bot.* 76, 113-176.
- Bennett, M.D., 1972. Nuclear DNA content and minimum generation time in herbaceous plants. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 181, 109-135.
- Bennett, M.D., 1976. DNA amount, latitude, and crop plant distribution. *Environ. Exp. Bot.* 16, 93-108.
- Bennett, M.D., 1987. Variation in genomic form in plants and its ecological implications. *New Phytol.* 106, 177-200.
- Bennett, M.D., 1998a. DNA amounts in two samples of angiosperm weeds. *Annals Bot.* 82, Suppl. A, 121-134.
- Bennett, M.D., 1998b. Plant genome values: how much do we know? *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 95, 2011-2016.
- Bennett, S.T., Bennett, M.D., 1992. Variation in nuclear DNA amount between wild and cultivated populations of *Milium effusum* (2n = 28). *Genome* 35, 1050-1053.
- Bennetzen, J.L., 2002. Mechanisms and rates of genome expansion and contraction in flowering plants. *Genetica* 115, 29-36.
- Bennetzen, J.L., Kellogg, E.A., 1997. Do plants have a one-way ticket to genomic obesity? *Plant Cell* 9, 1509-1514.
- Blattner, F.R., 2004. Phylogenetic analysis of *Hordeum* (Poaceae) as inferred by nuclear rDNA ITS sequences. *Mol. Phylogenet. Evol.* 33, 289-299.
- Blattner, F.R., 2005. Multiple intercontinental dispersals shaped the distribution area of *Hordeum* (Poaceae). *New Phytol.* In press.
- Blattner, F.R., Kadereit, J.W., 1995. Three intercontinental disjunctions in Papaveraceae subfamily Chelidoniaceae: evidence from chloroplast DNA. *Plant Syst. Evol. Suppl.* 9, 147-157.
- Blondel, J., Catzeflis, F., Perret, P. Molecular phylogeny and the historical biogeography of the warblers of the genus *Sylvia* (Aves). *J. Evol. Biol.* 9, 871-891.
- Boelcke, O., Moore, D.M., Roig, F.A. (eds), 1985. *Transecta Botanica de la Patagonia Austral*. Buenos Aires.
- Böhle, U.R., Hilger, H.H., Martin, W.F., 1996. Island colonization and evolution of the insular woody habit in *Echium* L. (Boraginaceae). *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 93, 11740-11745.
- Bowden, W.M., 1962. Cytotaxonomy of the native *Hordeum*, *Eremopyrum*, *Secale*, *Sitanion*, and *Triticum* in Canada. *Can. J. Bot.* 40, 1675-1711.
- Bradshaw, A.D., McNeilly, T., 1981. *Evolution and pollution*. Edward Arnold, London.

- Brunsfeld, S.J., Sullivan, J., Soltis, D.E., Soltis, P.S., 2001. Comparative phylogeography of northwestern North America: a synthesis. In: Silvertown, J., Antonovics, J. (eds.). *Integrating Ecology and Evolution in a spatial context*. Blackwell Science, Oxford, 319-339.
- Bühl, A., Zöfel, P., 2000. *Einführung in die moderne Datenanalyse unter Windows*. Addison-Wesley, Munich.
- Bush, G.L., 1966. Taxonomy, cytology and evolution of the genus *Rhagoletis* in North America. *Bull. Harvard Mus. Comp. Zool.* 134, 431-562.
- Bush, G.L., 1975. Modes of animal speciation. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 6, 339-364.
- Caceres, M.E., De Pace, C., Scarascia Mugnozza, G.T., Kotsonis, P., Ceccarelli, M., Cionini, P.G., 1998. Genome size variations within *Dasypyrum villosum*: correlations with chromosomal traits, environmental factors and plant phenotypic characteristics and behaviour in reproduction. *Theor. Appl. Genet.* 96, 559-567.
- Ceccarelli, M., Falistocco, E., Cionini, P.G., 1992. Variation of genome size and organization within hexaploid *Festuca arundinacea*. *Theor. Appl. Genet.* 83, 273-278.
- Clement, M., Posada, D., Crandall, K.A., 2000. TCS: a computer program to estimate gene genealogies. *Mol. Ecol.* 9, 1657-1660.
- Cockburn, A., 1995. *Evolutionsökologie*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, Jena, New York.
- Coleman, M., Liston, A., Kadereit, J.W., Abbott, R.J., 2003. Repeat intercontinental dispersal and Pleistocene speciation in disjunct Mediterranean and desert *Senecio* (Asteraceae). *Am. J. Bot.* 90, 1446-1454.
- Comes, H.P., 2004. The Mediterranean region – a hotspot for plant biogeographic research. *New Phytol.* 164, 11-14.
- Comes, H.P., Abbott, R.J., 2001. Molecular phylogeography, reticulation, and lineage sorting in Mediterranean *Senecio* sect. *Senecio* (Asteraceae). *Evolution* 55, 1943-1962.
- Comes, H.P., Kadereit, J.W., 1998. The effect of Quaternary climatic changes on plant distribution and evolution. *Trends Plant Sci.* 3, 432-438.
- Covas, G., 1949. Taxonomic observations on the North American species of *Hordeum*. *Madrono* 10, 1-21.
- Cox, A.V., Abdelnour, G.J., Bennett, M.D., Leitch, I. J., 1998. Genome size and karyotype evolution in the slipper orchids (Cypripedioideae: Orchidaceae). *Amer. J. Bot.* 85, 681-687.
- Coyne, J.A., Orr, H.A., 2004. *Speciation*. Sinauer Associates, Sunderland.
- Cracraft, J., 1989. Speciation and its ontology: the empirical consequences of alternative species concepts for understanding patterns and processes of differentiation. In: Otte, D., Endler, J.A. (eds). *Speciation and its consequences*. Sinauer Associates, Sunderland, 28-59.
- Crandall, K.A., Templeton, A.R., 1993. Empirical tests of some predictions from coalescent theory with applications to intraspecific phylogeny reconstruction. *Genetics* 134, 959-969.
- Cullis, C.A., Cleary, W., 1986. Rapidly varying DNA sequences in flax. *Can. J. Genet. Cytol.* 28, 252-259.
- Darwin, C., 1859. *The origin of species by means of natural selection or the preservation of favored races in the struggle for life*. J. Murray, London.
- De Bustos, A., Casanova, C., Soler, C., Jouve, N., 1998. RAPD variation in wild populations of four species of the genus *Hordeum* (Poaceae). *Theor. Appl. Genet.* 96, 101-111.
- de Queiroz, K., Donoghue, M.J., 1988. Phylogenetic systematics and the species problem. *Cladistics* 4, 317-338.
- Demesure, B., Comps, B., Petit, R.J., 1996. Chloroplast DNA phylogeography of the common beech (*Fagus sylvatica* L.) in Europe. *Evolution* 50, 2515-2520.
- Denton, G.H., Hughes, T.J. (eds.), 1981. *The Last Great Ice Sheets*. J. Wiley & Sons, New York, Chichester, Brisbane, Toronto.
- Dieckmann, U., Doebeli, M., 1999. On the origin of species by sympatric speciation. *Nature* 400, 354-357.
- Dobzhansky, T., 1937. *Genetics and the origin of species*. Columbia University Press, New York.
- Doebeli, M., Dieckmann, U., 2003. Speciation along environmental gradients. *Nature* 421, 259-264.
- Doebley, J., von Bothmer, R., Larson, S., 1992. Chloroplast DNA variation and the phylogeny of *Hordeum* (Poaceae). *Am. J. Bot.* 79, 576-584.
- Doležel, J., Greilhuber, J., Lucretti, S., Meister, A., Lysak, M.A., Nardi, L., Obermayer, R., 1998. Plant genome size estimation by flow cytometry: inter-laboratory comparison. *Annals Bot.* 82, Suppl. A, 17-26.
- Dumolin-Lapegue, S., Demesure, B., Fineschi, S., LeCorre, V., Petit, R.J., 1997. Phylogeographic structure of white oaks throughout the European continent. *Genetics* 146, 1475-1487.
- El-Rabey, H.A., Badr, A., Schäfer-Pregl, R., Martin, W., Salamini, F., 2002. Speciation and species separation in *Hordeum* L. (Poaceae) resolved by discontinuous molecular markers. *Plant Biol.* 4, 567-575.
- Endler, J.A., 1977. *Geographic variation, speciation, and clines*. Princeton University Press, Princeton.
- Fisher, R.A., 1930. *The genetical theory of natural selection*. Clarendon Press, Oxford.
- Flavell, R.B., Rimpau, J., Smith, D.B., 1977. Repeated sequence DNA relationships in four cereal genomes. *Chromosoma* 63, 205-222.
- Frederiksen, S., 1986. Revision of *Taeniatherum* (Poaceae). *Nord. J. Bot.* 6, 389-397.

- Gates, R.R., 1924. Polyploidy. *Brit. J. Exp. Biol.* 1, 153-182.
- Gaut, B.S., 2002. Evolutionary dynamics of grass genomes. *New Phytol.* 154, 15-28.
- Goin, O.B., Goin, C.J., Bachmann, K., 1968. DNA and amphibian life history. *Copeia* 3, 532-540.
- Grant, V., 1981. *Plant speciation*. Columbia University Press, New York.
- Gregory, R.T., 2001. Genome size and developmental complexity. *Genetica* 115, 131-146.
- Gregory, R.T., 2002. A bird's-eye view of the C-value enigma: genome size, cell size, and metabolic rate in the class Aves. *Evolution* 56, 121-130.
- Gregory, R.T., 2003. Is small indel bias a determinant of genome size? *Trends Genet.* 19, 485-488.
- Greilhuber, J. 1988. Critical reassessment of DNA content variation in plants. In: Brandham, P.E. (ed.). *Kew Chromosome Conference III*. HMSO, London, 39-40.
- Grime, J.P., 1998. Plant classification for ecological purposes: is there a role for genome size? *Annals Bot.* 82, Suppl. A, 117-120.
- Grime, J.P., Mowforth, M.A., 1982. Variation in genome size: an ecological interpretation. *Nature* 299, 151-153.
- Guyer, C., Slowinski, J.H., 1993. Adaptive radiation and the topology of large phylogenies. *Evolution* 47, 253-263.
- Haesler, M.P., Seehausen, O., 2005. Inheritance of female mating preference in a sympatric sibling species pair of Lake Victoria cichlids: implications for speciation. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 272, 237-245.
- Hennig, W., 1950. *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*. Deut. Zentralverlag, Berlin.
- Hernandez, P., Dorado, G., Ramirez, M.C., Laurie, D.A., Snape, J.W., Martin, A., 2003. Development of cost-effective *Hordeum chilense* DNA markers: molecular aids for marker-assisted cereal breeding. *Hereditas* 138, 54-58.
- Hewitt, G.M., 1996. Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biol. J. Lin. Soc.* 58, 247-276.
- Hewitt, G.M., 1999. Post-glacial re-colonization of European biota. *Biol. J. Lin. Soc.* 68, 87-112.
- Hey, J., 1992. Using phylogenetic trees to study speciation and extinction. *Evolution* 46, 627-640.
- Higashi, M., Takimoto, G., Yamamura, N., 1999. Sympatric speciation by sexual selection. *Nature* 402, 523-526.
- Hiratsuka, J., Shimada, H., Whittier, R., Ishibashi, T., Sakamoto, M., Mori, M., Kondo, C., Honji, Y., Sun, C.R., Meng, B.Y., Li, Y.Q., Kanno, A., Nishizawa, Y., Hirai, A., Shinozaki, K., Sugiura, M., 1989. The complete sequence of the rice (*Oryza sativa*) chloroplast genome: intermolecular recombination between distinct tRNA genes accounts for a major plastid DNA inversion during the evolution of cereals. *Mol. Gen. Genet.* 217, 185-194.
- Hsiao, C., Chatterton, N.J., Asay, K.H., Jensen, K.B., 1995. Molecular phylogeny of the Pooideae (Poaceae) based on nuclear rDNA (ITS) sequences. *Theor. Appl. Genet.* 90, 389-398.
- Hsiao, C., Jacobs, S.W.L., Chatterton, N.J., Asay, K.H., 1999. A molecular phylogeny of the grass family (Poaceae) based on the sequences of nuclear ribosomal DNA (ITS). *Austr. Syst. Bot.* 11, 667-688.
- Hudson, R.R., 1990. Gene genealogies and the coalescent process. *Oxford Surv. Evol. Biol.* 7, 1-41.
- Humphries, C.J., 1980. *Hordeum* L. In: Tutin, T.G. et al. (eds.) *Flora Europaea* Bn.5. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Jaaska, V., 1994. Isoenzyme evidence on the systematics of *Hordeum* section *Marina* (Poaceae). *Plant Syst. Evol.* 191, 213-226.
- Jaaska, V., Jaaska, V., 1986. Isoenzyme variation in the barley genus *Hordeum* L. 1. alcohol-dehydrogenase and superoxide-dismutase. *Biochem. Physiol. Pflanz.* 181, 301-320.
- Jacobsen, N., von Bothmer, R., 1995. Taxonomy in the *Hordeum murinum* complex (Poaceae). *Nord. J. Bot.* 15, 449-458.
- Janzen, F.J., Krenz, J.G., Haselkorn, T.S., Brodie, E.D. jr., Brodie, E.D., 2002. Molecular phylogeography of common garter snakes (*Thamnophis sirtalis*) in western North America: implications for regional historical forces. *Mol. Ecol.* 11, 1739-1751.
- Jockusch, E.L., 1997. An evolutionary correlate of genome size change in plethodontid salamanders. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 264, 597-604.
- Jørgensen, R.B., 1986. Relationships in the barley genus (*Hordeum*): an electrophoretic examination of proteins. *Hereditas* 104, 273-291.
- Kalendar, R., Tanskanen, J., Immonen, S., Nevo, E., Schulman, A.H., 2000. Genome evolution of wild barley (*Hordeum spontaneum*) by *BARE-1* retrotransposon dynamics in response to sharp microclimatic divergence. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 97, 6603-6607.
- Kankanpää, J., Mannonen, L., Schulman, A.H., 1996. The genome sizes of *Hordeum* species show considerable variation. *Genome* 39, 730-735.
- Kellogg, E.A., 1998. Relationships of cereals crops and other grasses. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 95, 2005-2010.

- King, R.A., Ferris, C., 1998. Chloroplast DNA phylogeography of *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. *Mol. Ecol.* 7, 1151-1161.
- Kirik, A., Salomon, S., Puchta, H., 2000. Species-specific double-strand break repair and genome evolution in plants. *EMBO J.* 19, 5562-5566.
- Knight, C.A., Ackerly, D.D., 2002. Variation in nuclear DNA content across environmental gradients: a quantile regression analysis. *Ecol. Lett.* 5, 66-76.
- Knüpfper, H., van Hintum, T., 2003. Summarised diversity—the Barley Core Collection. In: von Bothmer, R., van Hintum, T., Knüpfper, H., Sato, K. (eds.). *Diversity in Barley (Hordeum vulgare)*. Elsevier, Amsterdam, 259-267.
- Knutsson, T., von Bothmer, R., 1993. Interspecific hybridization with *H. depressum* (Poaceae). *Nord. J. Bot.* 13, 389-394.
- Komatsuda, T., Salomon, B., Bryngelsson, T., von Bothmer, R., 2001. Phylogenetic analysis of *Hordeum marinum* Huds. based on nucleotide sequences linked to the *vrs1* locus. *Plant Syst. Evol.* 227, 137-144.
- Komatsuda, T., Tanno, K., Salomon, B., Bryngelsson, T., von Bothmer, R., 1999. Phylogeny in the genus *Hordeum* based on nucleotide sequences closely linked to the *vrs1* locus (row number of spikelets). *Genome* 42, 973-981.
- Konnert, M., Bergmann, F., 1995. The geographical distribution of genetic variation of silver fir (*Abies alba*, Pinaceae) in relation to its migration route. *Plant Syst. Evol.* 196, 19-30.
- Köppen, W., 1923. *Die Klimate der Erde: Grundriß der Klimakunde*. de Gruyter, Berlin.
- Kota, R., Rudd, S., Facius, A., Kolesov, G., Thiel, T., Zhang, H., Stein, N., Mayer, K., Graner, A., 2003. Sniping polymorphisms from large EST collections in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Mol. Genetics Genomics* 270, 24-33.
- Kota, R., Varshney, R.K., Thiel, T., Dehmer, K.J., Graner, A., 2001. Generation and comparison of EST-derived SSRs and SNPs in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Hereditas* 135, 145-151.
- Kowarik, I., 1995. On the role of alien species in urban flora and vegetation. In: Pysek, P., Prach, K., Rejmánek, M., Wade, P.M. (eds.). *Plant invasions – general aspects and special problems*. SPB Publishing, Amsterdam, 85-103.
- Laurie, D.A., Bennett, M.D., 1985. Nuclear DNA content in the genera *Zea* and *Sorghum*. Intergeneric, interspecific and intraspecific variation. *Heredity* 55, 307-313.
- Leemans, R., Cramer, W.P., 1991. The IIASA database for mean monthly values of temperature, precipitation and cloudiness of a global terrestrial grid. IIASA, Laxenburg, Austria, RR 91, 61 pp.
- Leitch, I.J., Bennett, D.B., 1997. Polyploidy in angiosperms. *Trends Plant Sci.* 2, 470-476.
- Leitch, I.J., Chase, M.W., Bennett, M.D., 1998. Phylogenetic analysis of DNA C-values provides evidence for a small ancestral genome size in flowering plants. *Annals Bot.* 82, Suppl. A, 85-94.
- Levin, D.A., 1975. Minority cytotype exclusion in local plant populations. *Taxon* 24, 35-43.
- Levin, D.A., Funderburg, S.W., 1979. Genome size in angiosperms: temperate versus tropical species. *Amer. Nat.* 114, 784-795.
- Levy, A.A., Feldman, M., 2002. The impact of polyploidy on grass genome evolution. *Plant Physiol.* 130, 1587-1593.
- Li, J., 2004. Mapping of new microsatellite markers and molecular identification of quantitative trait loci (QTL) for agronomically important traits in barley. Diss. Univ. Halle.
- Liepelt, S., Bialozyt, R., Ziegenhagen, B., 2002. Wind-dispersed pollen mediates postglacial gene flow among refugia. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 99, 14590-14594.
- Linde-Laursen, I., von Bothmer, R., Jacobsen, N., 1986a. Giemsa C-banded karyotypes of *Hordeum* taxa from North America. *Can. J. Genet. Cytol.* 28, 42-62.
- Linde-Laursen, I., von Bothmer, R., Jacobsen, N., 1986b. Giemsa C-banded karyotypes of *Hordeum secalinum*, *H. capense* and their interspecific hybrids with *H. vulgare*. *Hereditas* 105, 179-185.
- Linde-Laursen, I., von Bothmer, R., Jacobsen, N., 1989. Giemsa C-banded karyotypes of South American *Hordeum* (Poaceae). I 14 diploid taxa. *Hereditas* 110, 289-305.
- Linde-Laursen, I., von Bothmer, R., Jacobsen, N., 1990. Giemsa C-banded karyotypes of South and Central American *Hordeum* (Poaceae). II Hexaploid species. *Hereditas* 112, 93-107.
- Linde-Laursen, I., von Bothmer, R., Jacobsen, N., 1992. Relationships in the genus *Hordeum*: Giemsa C-banded karyotypes. *Hereditas* 116, 111-116.
- Linder, C.R., Rieseberg, L.H., 2004. Reconstructing patterns of reticulate evolution in plants. *Am. J. Bot.* 91, 1700-1708.
- Linder, H.P., Midgley, J., 1996. Anemophilous plants select pollen from their own species. *Oecologia* 108, 85-87.
- Lindman, H.R., 1974. *Analysis of variance in complex experimental designs*. Freeman, San Francisco.
- Losos, J.B., Glor, E., 2003. Phylogenetic comparative methods and the geography of speciation. *Trends Ecol. Evol.* 18, 220-227.

- Lundquist, A., 1962. Self-incompatibility in diploid *Hordeum bulbosum* L. *Hereditas* 48, 138-152.
- Lynch, M., Conery, J.S., 2003. The origins of genome complexity. *Science* 302, 1401-1404.
- Maddison, W.P., 1997. Gene trees in species trees. *Syst. Biol.* 46, 523-536.
- Maier, R.M., Neckermann, K., Igloi G.L., Kossel H., 1995. Complete sequence of the maize chloroplast genome: gene content, hotspots of divergence and fine tuning of genetic information by transcript editing. *J. Mol. Biol.* 251, 614-628.
- Manninen, I., Schulman, A.H., 1993. *BARE-1*, a *copia*-like retroelement in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Plant Mol. Biol.* 22, 829-846.
- Mansion, G., Struwe, L., 2004. Generic delimitation and phylogenetic relationships within the subtribe Chironiinae (Chironieae: Gentianaceae), with special reference to *Centaureium*: evidence from nrDNA and cpDNA sequences. *Mol. Phylogenet. Evol.* 32, 951-977.
- Mantel, N., 1967. The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Res.*, 27, 209-220.
- Marillia, E.F., Scoles, G.J., 1996. The use of RAPD markers in *Hordeum* phylogeny. *Genome* 39, 646-654.
- Martinez-Ortega, M.M., Delgado, L., Albach, D.C., Elena-Rossello, J.A., Rico, E., 2004. Species boundaries and phylogeographic patterns in cryptic taxa inferred from AFLP markers: *Veronica* subgen. *Pentasepala* (Scrophulariaceae) in the Western Mediterranean. *Syst. Bot.* 29, 965-986.
- Martins, E.P., 2003. COMPARE, version 4.4. Computer programs for the statistical analysis of comparative data. Distributed by the author at <http://compare.bio.indiana.edu/>. Indiana University, Bloomington, USA.
- Mason-Gamer, R.J., Holsinger, K.E., Jansen, R.K., 1995. Chloroplast DNA haplotype variation within and among populations of *Coreopsis grandiflora* (Asteraceae). *Mol. Biol. Evol.* 12, 371-381.
- Masterson, J., 1994. Stomatal size in fossil plants: evidence for polyploidy in majority of angiosperms. *Science* 264, 421-423.
- Mayr, E., 1942. *Systematics and the origin of species*. Columbia University Press, New York, USA.
- Mayr, E., 1995. Species, classification, and evolution. In : Arai, R., Kato, M., Doi, Y. (eds.). *Biodiversity and Evolution*. National Sciences Museum Foundation, Tokyo, Japan, 3-12.
- McCune, B., Mefford, M.J., 1999. PC-ORD. Multivariate analysis of ecological data, Version 4. MjM Software Design, Gleneden Beach, OR, USA.
- McNeilly, T., Antonovics, J., 1968. Evolution in closely adjacent plant populations. IV. Barriers to gene flow. *Heredity* 23, 205-218.
- Medail, F., Quezel, P., 1997. Hot-spots analysis for conservation of plant biodiversity in the Mediterranean basin. *Ann. Mis. Bot. Gard.* 84, 112-127.
- Meyer, A., 1993. Phylogenetic relationships and evolutionary processes in East-African cichlid fishes. *Trends Ecol. Evol.* 8, 279-284.
- Meyer, A., Kocher, D.T., Basasibwaki, P., Wilson, A.C., 1990. Monophyletic origin of lake Victoria cichlid fishes suggested by mitochondrial DNA-sequences. *Nature* 347, 550-553.
- Molnar, S.J., Wheatcroft, R., Fedak, G., 1992. RFLP analysis of *Hordeum* species relationships. *Hereditas* 116, 87-91.
- Morell, V., 1999. Ecology returns to speciation studies. *Science* 248, 2106-2108.
- Morrell, P.L., Porter, J.M., Friar, E.A., 2000. Intercontinental dispersal: the origin of the widespread South American plant species *Gilia laciniata* (Polemoniaceae) from a rare California and Oregon coastal endemic. *Plant Syst. Evol.* 224, 13-32.
- Muller, H.J., 1925. Why polyploidy is rarer in animals than in plants. *Am. Nat.* 59, 346-353.
- Myburg, A.A., Griffin, A.R., Sederoff, R.R., Whetten, R.W., 2003. Comparative genetic linkage maps of *Eucalyptus grandis*, *Eucalyptus globulus* and their F-1 hybrid based on a double pseudo-backcross mapping approach. *Theor. Appl. Genet.* 107, 1028-1042.
- Nei, M., 1987. *Molecular Evolutionary Genetics*. Columbia University Press, New York, USA.
- Nevo, E., 2001. Evolution of genome-phenome diversity under environmental stress. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 99, 6233-6240.
- Nielsson, L.A., 1983. Processes of isolation and introgressive interplay between *Plantanthera bifolia* (L.) Rich and *P. chlorantha* (Custer) Reichb. (Orchidaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 87, 325-350.
- Nishikawa, T., Salomon, B., Komatsuda, T., von Bothmer, R., Kasowaki, K., 2002. Molecular phylogeny of the genus *Hordeum* using three chloroplast DNA sequences. *Genome* 45, 1157-1166.
- Ogihara, Y., Isono, K., Kojima, T., Endo, A., Hanaoka, M., Shiina, T., Terachi, T., Utsugi, S., Murata, M., Mori, N., Takumi, S., Ikeo, K., Gojobori, T., Murai, R., Murai, K., Matsuoka, Y., Ohnishi, Y., Tajiri, H., Tsunewaki, K., 2002. Structural features of a wheat plastome as revealed by complete sequencing of chloroplast DNA. *Mol. Genet. Genom.* 266, 740-746.
- Ohri, D., 1998. Genome size variation and plant systematics. *Annals Bot.* 82, Suppl. A, 75-83.

- Orel, N., Puchta, H., 2003. Differences in the processing of DNA ends in *Arabidopsis thaliana* and tobacco: possible implications for genome evolution. *Plant Mol. Biol.* 51, 523-531.
- Osborn, T.C., Pires, J.C., Birchler, J.A., Auger, D.L., Chen, Z.J., Lee, H.S., Comai, L., Madlung, A., Doerge, R.W., Colot, V., Martienssen, R.A., 2003. Understanding mechanisms of novel gene expression in polyploids. *Trends Genet.* 19, 141-147.
- Otto, S.P., Whitton, J., 2000. Polyploid incidence and evolution. *Ann. Rev. Genetics* 34, 401-437.
- Pelger, S., von Bothmer, R., 1991. Hordein variation in the genus *Hordeum* as recognized by monoclonal antibodies. *Genome* 35, 200-207.
- Petersen, G., Seberg, O., 1997. Phylogenetic analysis of the Triticeae (Poaceae) based on *rpoA* sequence data. *Mol. Phylogenet. Evol.* 7, 217-230.
- Petersen, G., Seberg, O., 1998a. Phylogeny and genomes in the genus *Hordeum*. In: Jaradat, A.A. (eds.). *Triticeae III*. Enfield, Sciences Publisher, 109-118.
- Petersen, G., Seberg, O., 1998b. Molecular studies on the phylogeny of the genus barley (*Hordeum*, Poaceae). In: Karp, A., Isaac, P.G., Ingram, D.S. (eds.). *Molecular Tools for screening biodiversity. Plants and animals*. London, Chapman and Hall, 437-440.
- Petersen, G., Seberg, O., 2003. Phylogenetic analysis of diploid species of *Hordeum* (Poaceae) and a revised classification of the genus. *Syst. Bot.* 28, 293-306.
- Petersen, G., Seberg, O., 2004. On the origin of the tetraploid species *Hordeum capense* and *H. secalinum* (Poaceae). *Syst. Bot.* 29, 862-873.
- Petit, R.J., Aguinalde, I., de Beaulieu, J.L., Bittkau, C., Brewer, S., Cheddadi, R., Ennos, R., Fineschi, S., Grivet, D., Lascoux, M., Mohanty, A., Müller-Stark, G., Demesure-Musch, B., Palme, A., Martin, J.P., Rendell, S., Vendramin, G.G., 2003. Glacial refugia: Hotspots but not melting pots of genetic diversity. *Sciences* 300, 1563-1565.
- Petit, R.J., Kremer, A., Wagner, D.B., 1993. Geographic structure of chloroplast DNA polymorphisms in European oaks. *Theor. Appl. Genet.* 87, 122-128.
- Petrov, D.A., 1997. Slow but steady: reduction of genome size through biased mutation. *Plant Cell* 10, 1900-1901.
- Petrov, D.A., 2001. Evolution of genome size: new approaches to an old problem. *Trends Genet.* 17, 23-28.
- Petrov, D.A., 2002. DNA loss and evolution of genome size in *Drosophila*. *Genetica* 115, 81-91.
- Petrov, D.A., Sangster, T.A., Johnston, J.S., Hartl, D.L., Shaw, K.L., 2000. Evidence for DNA loss as a determinant of genome size. *Sciences* 287, 1060-1062.
- Pons, O., Petit, R. J., 1996. Measuring and testing genetic differentiation with ordered versus unordered alleles. *Genetics* 144, 1237-1245.
- Posada, D., Crandall, K.A., 1998. MODELTEST: testing the model of DNA substitution. *Bioinformatics* 14, 817-818.
- Posada, D., Crandall, K.A., 2001. Intraspecific gene genealogies: trees grafting into networks. *Trends Ecol. Evol.* 16, 37-45.
- Posada, D., Crandall, K.A., Templeton, A.R., 2000. GeoDis: a program for the cladistic nested analysis of the geographical distribution of genetic haplotypes. *Mol. Ecol.* 9, 487-488.
- Price, H.J., Chambers, K.L., Bachmann, K., 1981. Genome size variation in diploid *Microseris bigelovii* (Asteraceae). *Bot. Gaz.* 142, 156-159.
- Price, H.J., Morgan, P.W., Johnston, J.S., 1998. Environmentally correlated variation in 2C nuclear DNA content measurements in *Helianthus annuus* L. *Annals Bot.* 82, Suppl. A, 95-98.
- Provan, J., Russell, J.R., Booth, A., Powell, W., 1999. Polymorphic chloroplast simple sequence repeat primers for systematic and population studies in the genus *Hordeum*. *Mol. Ecol.* 8, 505-511.
- Ramsey, J., Schemske, D.W., 2002. Neopolyploidy in flowering plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 33, 589-639.
- Raven, P.H., 1963. Amphitropical relationships in the floras of North and South America. *Quart. Rev. Biol.* 38, 151-177.
- Rayburn, A.L., Dudley, J.W., Biradar, D.P., 1994. Selection for early flowering results in simultaneous selection for reduced DNA contents in maize. *Plant Breed.* 112, 318-322.
- Reeves, G., Francis, D., Davies, M.S., Rogers, H.J., Hodgkinson, T.R., 1998. Genome size is negatively correlated with altitude in natural populations of *Dactylis polygama*. *Annals Bot.* 82, Suppl. A, 99-105.
- Rieseberg, L.H., 1991. Homoploid reticulate evolution in *Helianthus* (Asteraceae): evidence from ribosomal genes. *Am. J. Bot.* 78, 1218-1237.
- Rieseberg, L.H., Liston, A., Arias, D.M., 1991. Phylogenetic and systematic inference from chloroplast DNA and isoenzyme variation in *Helianthus* sect. *Helianthus* (Asteraceae). *Syst. Bot.* 16, 50-76.
- Rieseberg, L.H., Soltis, D.E., 1991. Phylogenetic consequences of cytoplasmic gene flow in plants. *Evol. Trends Plants* 5, 65-83.
- Rieseberg, L.H., Whitton, J., Linder, C.R., 1996. Molecular marker incongruence in plant hybrid zones and phylogenetic trees. *Acta Bot. Neerl.* 45, 243-262.

- Ruiz-Fernandez, J., Soler, C., 1997. Distribution and habitat of Spanish populations of the subtribe Hordeineae; Improved views following germplasm collecting activities. *Genet. Resour. Crop Evol.* 44, 33-41.
- Salomon, B., von Bothmer, R., 1998. The ancestry of *Hordeum depressum* (Poaceae, Triticeae). *Nordic J. Bot.* 18, 257-265.
- Salzburger, W., Meyer, A., 2004. The species flocks of East African cichlid fishes: recent advances in molecular phylogenetics and population genetics. *Naturwissenschaften* 91, 277-290.
- Sanderson, M.J., 2002. Estimating absolute rates of molecular evolution and divergence times: a penalized likelihood approach. *Mol. Biol. Evol.* 19, 101-109.
- Sauer, J.D., 1990. Allopatric speciation: deduced but not detected. *J. Biogeogr.* 17, 1-5.
- Schliwen, U.K., Tautz, D., Pääbo, S., 1994. Sympatric speciation suggested by monophyly of crater lake cichlids. *Nature* 368, 629-632.
- Schluter, D., 2000. *The ecology of adaptive radiation*. Oxford University Press.
- Schneider, S., Roessli, D., Excoffier, L., 2000. Arlequin: A software for population genetic data. Genetics and Biometry Laboratory, University of Geneva, Switzerland.
- Schooler, A.B., 1960. Wild barley hybrids. II. *Hordeum marinum* x *H. compressum*. *J. Hered.* 51, 243-246.
- Schubert, R., Wagner, G., 1991. Botanisches Wörterbuch. 10. Aufl. Eugen Ulmer Verlag, Stuttgart.
- Schulze, E.D., Beck, E., Müller-Hohenstein, K., 2002. *Pflanzenökologie*. Spektrum Verlag, Heidelberg, Berlin.
- Schwarzbach, A.E., Rieseberg, L. H., 2002. Likely multiple origin of diploid hybrid sunflower species. *Mol. Ecol.* 11, 1703-1715.
- Seberg, O., Frederiksen, S., 2001. A phylogenetic analysis of the monogenomic Triticeae (Poaceae) based on morphology. *Bot. J. Linn. Soc.* 136, 75-97.
- Seehausen, O., 2004. Hybridization and adaptive radiation. *Trends Evol. Ecol.* 19, 198-207.
- Shirasu, K., Schulman, A.H., Lahaye, T., Schulze-Lefert, P., 2000. A contiguous 66-kb barley DNA sequence provides evidence for reversible genome expansion. *Genome Res.* 10, 908-915.
- Slatkin, M., 1985. Gene flow in natural populations. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 16, 393-430.
- Soltis, D.E., Soltis, P.S., 1999. Polyploidy: recurrent formation and genome evolution. *Trends Ecol. Evol.* 14, 348-352.
- Starfinger, U., Edwards, K., Kowarik, I., Williamson, M. (eds.), 1998. *Plant invasions. Ecology and human response*. Backhuys, Leiden.
- Stebbins, G.L., 1957. Self-fertilization and population variability in higher plants. *Am. Nat.* 91, 337-354.
- Stehlik, I., 2003. Resistance or emigration? Response of alpine plants to the ice ages. *Taxon* 52, 499-510.
- Stehlik, I., Schneller, J.J., Bachmann, K., 2001. Resistance or emigration: response of the high-alpine plant *Eritrichium nanum* (L.) Gaudin to the ice age within the Central Alps. *Mol. Ecol.* 10, 357-370.
- Subrahmanyam, N.C., von Bothmer, R., 1987. Interspecific hybridization with *Hordeum bulbosum* and development of hybrids and haploids. *Hereditas* 106, 119-127.
- Suoniemi, A., Ananthawat-Jónsson, K., Arna, T., Schulman, A.H., 1996. Retrotransposon *BARE-1* is a major, dispersed component of the barley (*Hordeum vulgare* L.) genome. *Plant Mol. Biol.* 30, 1321-1329.
- Svitashev, S., Bryngelsson, T., Vershini, A., Pedersen, C., Säll, T., von Bothmer, R., 1994. Phylogenetic analysis of the genus *Hordeum* using repetitive DNA sequences. *Theor. Appl. Genet.* 89, 801-810.
- Swift, H., 1950. The constancy of deoxyribose nucleic acid in plant nuclei. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 36, 643-654.
- Swofford, D.L., 1991. When are phylogenetic estimates from molecular and morphological data incongruent? In: Miyamoto, M.M., Cracraft, J. (eds.) *Phylogenetic Analysis of DNA Sequences*. Oxford Univ. Press, New York, 295-333.
- Swofford, D.L., 2002. PAUP*. Phylogenetic analysis using parsimony (*and other methods), version 4. Sinauer Associates, Sunderland.
- Swofford, D.L., Olsen, G.J., Waddell, P.J., Hillis, D.M., 1996. Phylogenetic inference. In: Hillis, D.M., Moritz, C., Mable, B.K. (eds.) *Molecular systematics*. Sinauer Associates, Sunderland, 407-514.
- Templeton, A.R., 1998. Nested clade analyses of phylogeographic data: testing hypotheses about gene flow and population history. *Mol. Ecol.* 7, 381-397.
- Templeton, A.R., 2004. Statistical phylogeography: methods of evaluating and minimizing inference errors. *Mol. Ecol.* 13, 789-809.
- Templeton, A.R., Boerwinkle, E., Sing C.F., 1987. A cladistic analysis of phenotypic associations with haplotypes inferred from restriction endonuclease mapping. I. Basic theory and an analysis of alcohol dehydrogenase activity in *Drosophila*. *Genetics* 117, 343-351.
- Templeton, A.R., Crandall, K.A., Sing, C.F., 1992. A cladistic analysis of phenetic association with haplotypes inferred from restriction endonuclease mapping and DNA sequence data. III. Cladogram estimation. *Genetics* 132, 619-633.

- Templeton, A.R., Routmann, E., Phillips, C.A., 1995. Separating population structure from population history: a cladistic analysis of the geographical distribution of mitochondrial DNA haplotypes in the tiger salamander, *Ambystoma tigrum*. *Genetics* 140, 767-782.
- Templeton, A.R., Sing, C.F., 1993. A cladistic analysis of phenetic association with haplotypes inferred from restriction endonuclease mapping. IV. Nested analysis with cladogram uncertainty and recombination. *Genetics* 134, 659-669.
- ter Braak, C.J.F., Šmilauer, P., 1998. CANOCO Reference Manual and User's Guide to Canoco for Windows: Software for Canonical Community Ordination (version 4). Microcomputer Power, Ithaca, USA.
- Terzi, V., Pecchioni, N., Kucera, L., Stanca, A.A., 2001. Phyletic relationships within the genus *Hordeum* using PCR-based markers. *Genet. Resour. Crop Evol.* 48, 447-458.
- Thiel, T., Michalek, W., Varshney, R.K., Graner, A., 2003. Exploiting EST databases for the development and characterization of gene-derived SSR-markers in barley (*Hordeum vulgare* L.) *Theor. Appl. Genet.* 106, 411-422.
- Thomas, C.A., 1971. The genetic organizations of chromosomes. *Annu. Rev. Genet.* 5, 237-256.
- Tribsch, A., Schönswetter, P., 2003. Patterns of endemism and comparative phylogeography confirm palaeoenvironmental evidence for Pleistocene refugia in the Eastern Alps. *Taxon* 52, 477-497.
- Turpeinen, T., Kulmala, J., Nevo, E., 1999. Genome size variation in *Hordeum spontaneum* populations. *Genome* 42, 1094-1099.
- Turpeinen, T., Vanhala, T., Nevo, E., Nissila, E., 2003. AFLP genetic polymorphism in wild barley (*Hordeum spontaneum*) populations in Israel. *Theor. Appl. Genet.* 106, 1333-1339.
- van Heusden, A.W., Bachmann, K., 1992. Genetic differentiation of *Microseris pygmaea* (Asteraceae, Lactuceae) studied with DNA amplification from arbitrary primers (RAPDs). *Acta Bot. Neerl.* 41, 385-395.
- van Valen, L., 1976. Ecological species, multispecies and oaks. *Taxon* 25, 233-239.
- Veith, M., Schmidler, J.F., Kosuch, J., Baran, I., Seitz, A., 2003. Palaeoclimatic changes explain Anatolian mountain frog evolution: a test for alternating vicariance and dispersal events. *Mol. Ecol.* 12, 185-199.
- Via, S., 2001. Sympatric speciation in animals: the ugly duckling grows up. *Trends Ecol. Evol.* 16, 381-390.
- Vicient, C., Suoniemi, M.A., Ananthawat-Jonsson, K., Tanskanen, J., Beharav, A., Nevo, E., Schulman, A.H., 1999. Retrotransposon *BARE-1* and its role in genome evolution in the genus *Hordeum*. *Plant Cell* 11, 1769-1784.
- Vogel, K.P., Arumuganathan, K., Jensen, K.B., 1999. Nuclear DNA content of perennial grasses of the Triticeae. *Crop Sci.* 39, 661-667.
- Volis, S., Yakubov, B., Shulgina, I., Ward, D., Zur, V., Mendlinger, S., 2001. Tests for adaptive RAPD variation in population genetic structure of wild barley, *Hordeum spontaneum* Koch. *Biol. J. Linnean Soc.* 74, 289-303.
- von Bothmer, R., 1979. Revision of the Asiatic taxa of *Hordeum* sect. *Stenostachys*. *Bot. Tidsskr.* 74, 117-147.
- von Bothmer, R., 1996. Distribution and habitat preferences in the genus *Hordeum* in Iran und Turkey. *Ann. Naturhist. Mus. Wien* 98 B Supl., 107-116.
- von Bothmer, R., Flink, J., Jacobsen, N., Jørgensen, R.B., 1989. Variation and differentiation in *Hordeum marinum* (Poaceae). *Nord. J. Bot.* 9, 1-10.
- von Bothmer, R., Flink, J., Landström, T., 1986. Meiosis in *Hordeum* interspecific hybrids. I. Diploid combinations. *Can. J. Genet. Cytol.* 28, 525-535.
- von Bothmer, R., Flink, J., Landström, T., 1987. Meiosis in *Hordeum* interspecific hybrids. II. Triploid combinations. *Evol. Trends Plants* 1, 41-50.
- von Bothmer, R., Flink, J., Landström, T., 1988a. Meiosis in *Hordeum* interspecific hybrids. IV. Tetraploid (4x x 4x) hybrids. *Genome* 30, 479-485.
- von Bothmer, R., Flink, J., Landström, T., 1989. Meiosis in *Hordeum* interspecific hybrids. VI. Hexaploid hybrids. *Evol. Trends Plants* 3, 53-58.
- von Bothmer, R., Giles, B.E., Jacobsen, N., 1988b. Taxonomy and variation in the *Hordeum patagonicum* group (Poaceae). *Bot. Jahrb. Syst.* 109, 373-384.
- von Bothmer, R., Jacobsen, N., Baden, C., Jørgensen, R.B., Linde-Laursen, I., 1995. *An Ecogeographical Study of the Genus Hordeum*. 2nd ed. IPGRI Rome.
- von Bothmer, R., Jacobsen, N., Seberg, O., 1993. Variation and taxonomy in *Hordeum depressum* and in the *H. brachyantherum* complex (Poaceae). *Nord. J. Bot.* 13, 3-17.
- von Linné, C., 1735. *Systema naturae, sive regna tria naturae, systematice proposita per classes, ordines, genera et species*. 1st ed., Leiden.
- Walter, H., Lieth, H., 1960-1967. *Klimadiagramm-Weltatlas*. Fischer-Verlag, Jena.
- Wang, H., McArthur, E.D., Sanderson, S.C., Graham, J.H., Freeman, D.C., 1997. Narrow hybrid zone between two subspecies of big sagebrush (*Artemisia tridentata*, Asteraceae). IV. Reciprocal transplant experiments. *Evolution* 51, 95-102.

- Wang, R.R.C., von Bothmer, R., Dvorak, J., Fedak, G. Linde-Laursen, I., Muratmatsu, M., 1996. Genome symbols in the Triticeae. In: Wang, J.J.C., Jensen, K.B., Jaussi, C. (eds.). *Proceedings of the 2nd International Triticeae Symposium*. Utah State University, Logan, 29-34.
- Wen, J., 1999. Origin and evolution of the eastern Asian and eastern North American disjunct distributions of flowering plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 30, 421-455.
- Wendel, J.F., Cronn, R.C., Johnston, J.S., Price, H.J., 2002. Feast and famine in plant genomes. *Genetica* 115, 37-47.
- Wendel, J.F., Doyle, J.J., 1999. Phylogenetic incongruence: window into genome history and molecular evolution. In: Soltis, D.E., Soltis, P.S., Doyle, J.J. (eds.). *Molecular Systematics of Plants II: DNA Sequencing*. Kluwer, Dordrecht, 265-296.
- White, M.J.D., 1978. *Modes of speciation*. W.H. Freeman and Company, San Francisco.
- Willis, K.J., Bennett, K.D., Walker, D. (eds.), 2004. *The evolutionary legacy of the ice ages*. Philos. Trans. R. Soc. Lond. B 359.
- Wolf, J.A., 1997. Relations of environmental change to angiosperm evolution during the late Cretaceous and Tertiary. In: Iwatsuki, K., Raven, P.H. (eds.). *Evolution and diversification of land plants*. Springer, Tokyo, Berlin, Heidelberg, New York, 269-290.
- Xiang, Q.D., Soltis, D.E., Soltis, P.S., 1998. The eastern Asian and eastern and western American floristic disjunction: congruent phylogenetic patterns in seven diverse genera. *Mol. Phylogenet. Evol.* 10, 178-190.
- Yang, J.L., Yen, C., Lu, B., von Bothmer, R., 1987. The genus *Hordeum* (Gramineae) in China. Variation and distribution. *Willdenowia* 16, 479-490.
- Zhang, H.N., Sreenivasulu, N., Weschke, W., Stein, N., Rudd, S., Radchuk, V., Potokina, E., Scholz, U., Schweizer, P., Zierold, U., Langridge, P., Varshney, R.K., Wobus, U., Graner, A., 2004. Large-scale analysis of the barley transcriptome based on expressed sequence tags. *Plant J.* 40, 276-290.
- Zhang, L.B., Comes, H.P., Kadereit, J.W., 2001. Phylogeny and Quaternary history of the European montane/alpine endemic *Soldanella* (Primulaceae) based on ITS and AFLP variation. *Am. J. Bot.* 88, 2331-2345.
- Zhang, L.B., Comes, H.P., Kadereit, J.W., 2004. The temporal course of Quaternary diversification in the European high mountain endemic *Primula* sect. *Auricula* (Primulaceae). *Int. J. Plant Sci.* 165, 191-207.

Internetseiten

<http://compare.bio.indiana.edu/>
<http://darwin.uvigo.es/software/geodis.html>
<http://darwin.uvigo.es/software/tcs.html>
<http://lgb.unige.ch/arlequin/>
<http://www.aquarius.geomar.de/>
<http://www.fallingrain.com/world/>
<http://www.fao.org/>
<http://www.geology.enr.state.nc.us/gis/latlon.html>
<http://www.klimadiagramme.de/all.html>
<http://www.koordinaten.de/online/formel.shtml>
<http://www.pierroton.inra.fr/genetics/labo/software>
<http://www.pik-potsdam.de/~cramer/climate.html>

7 Verzeichnisse und Erläuterungen

7.1 Verzeichnis der Abkürzungen und Fachtermini

adaptive Radiation	die Aufspaltung einer Art innerhalb einer relativ kurzen Zeitspanne in mehrere Arten, die jeweils an verschiedene ökologische Nischen angepasst sind
AFLP	amplified fragment length polymorphism
allopatriische Artbildung	Entstehung neuer Taxa infolge vollständiger geographischer Isolation und damit komplett unterbundenen Genflusses
bottleneck	„Flaschenhals“, die mehr oder weniger starke Einengung der genetischen Variabilität einer Population/Art, z.B. infolge von Fernausbreitung, (Landschafts-)Fragmentation, Populationsdezipierung
bp	base pair, Basenpaare
Clade	monophyletische Linie innerhalb eines phylogenetischen Baumes
DNA	deoxyribonucleic acid; Desoxyribonukleinsäure
EST	expressed sequence tags
Genomgröße	in dieser Arbeit: der gesamte DNA-Gehalt einer diploiden Zelle, auch als 2C-Wert bezeichnet
Hybridisierung	Kreuzung unterschiedlicher Elternarten
incomplete lineage sorting	das Überdauern alter Polymorphismen über Speziationereignisse hinaus
Indel	Insertion/Deletion
ITS	internal transcribed spacer der rDNA-Cluster
min	Minute
MY	million years, Millionen Jahre
NJ	neighbor-joining analysis
parapatrische Artbildung	Artbildung bei nicht komplett unterbundenem Genfluss zwischen benachbarten Populationen; „clinal model“: die Populationen separieren sich entlang eines Umweltgradienten, jede Population ist dabei angepasst an ihre lokalen Umweltbedingungen; „stepping stone model“: die Populationen sind voneinander isoliert, da jede Population nur einen begrenzten Ausbreitungsradius hat und damit der Genfluss reduziert wird
PCA / PC	principal component analysis / principal component, Hauptkomponentenanalyse / Hauptkomponente
PCR	polymerase chain reaction; Polymerasekettenreaktion
pg	Pikogramm
Polyploidisierung	Vervielfachung des Chromosomensatzes
postzygotische Isolationsbarriere	Isolationsbarrieren, die erst nach der Befruchtung der Eizelle wirken; hierher gehören z.B. verminderte Hybridfitness oder erhöhte Hybridmortalität

präzygotische Isolationsbarriere	wirken bereits vor der Befruchtung der Eizelle, verhindern die Befruchtung, z.B. aufgrund zeitlicher und/oder räumlicher Isolation, Verhaltensinkompatibilität
RFLP	random amplified fragment length polymorphism
sec	Sekunde
Singleton	einmalig im Datensatz vorkommender Haplotyp
SNP	single nucleotide polymorphism
sympatrische Artbildung	Entstehung neuer Arten unter der kompletten Abwesenheit geographischer Isolation und innerhalb frei kreuzbarer Populationen; Genfluss zwischen sympatrischen Arten wird eingeschränkt durch biologische Unterschiede und erfordert meist starke disruptive Selektion

7.2 Abbildungsverzeichnis

Fig. 1: Weltweite Verbreitung der Gattung <i>Hordeum</i> L.	8
Fig. 2: von links oben nach rechts unten: <i>H. vulgare</i> , <i>H. lechleri</i> , <i>H. jubatum</i> , <i>H. marinum</i> subsp. <i>marinum</i> , <i>H. pubiflorum</i> , Massenbestand von <i>H. pubiflorum</i> .	13
Fig. 3: von links oben nach rechts unten: <i>H. brachyantherum</i> , <i>H. pubiflorum</i> auf extrem salzbeeinflussten Standort, <i>H. lechleri</i> , <i>H. comosum</i> , <i>H. pubiflorum</i> , <i>H. comosum</i> am Cerro Aconcagua (Argentinien), <i>H. jubatum</i> .	14
Fig. 4: Scheme of the nuclear rDNA internal transcribed spacer phylogeny of <i>Hordeum</i> (Blattner 2004) with average 2C genome size (in pg) of the species plotted to the right or below the taxon names. Diploid taxa were drawn directly to the branches of the tree, tetra- and hexaploids are mapped to the right. Lines connect the taxon names with their respective parental species. Dots refer to annual life form of the respective species. Numbers along the branches depict posterior probabilities of the clades calculated by Bayesian inference, bold numbers to the right give rough age estimations of the branching points. H, I, Xa, and Xu refer to genome composition of <i>Hordeum</i> species, for the H clade divided in the Asian (H1) and New World (H2) subgroups. The dashed line points to the second progenitor of <i>H. depressum</i> , possibly <i>H. brachyantherum</i> subsp. <i>californicum</i> (Salomon & von Bothmer 1998), which was not found in the ITS analysis. * indicates the DNA value of diploid <i>H. brevisubulatum</i> that was not measured but calculated from the polyploid accessions of this species. For <i>H. guatemalense</i> no genome size value could be obtained.	29
Fig. 5: Correlations of DNA content with ecogeographical parameters. DNA content vs. mean July temperature in <i>H. marinum</i> subsp. <i>marinum</i> along a transect in Western Europe, DNA content vs. latitudinal position of collection sites in <i>H. pubiflorum</i> and <i>H. lechleri</i> along a transect in southern South America.	30
Fig. 6: Genome size evolution in diploid <i>Hordeum</i> species as inferred from extant genome size (average value/standard error) by PGLS. Ancient 2C genome size estimations (in pg) are given above the branches, the standard errors below. * indicates genome sizes taken either from the literature (outgroups) or calculated from polyploid species. In these cases the standard error values were increased to account for uncertainties in conversion of the data. Dashed lines in the tree indicate positions where the polytomies of the ITS tree were resolved in bifurcations by the introduction of short branch lengths for PGLS calculations of ancient genome sizes.	31
Fig. 7: Correlation of the taxon number per clade with the percentage genome size differences within these clades for all diploid <i>Hordeum</i> taxa. The clades used in this calculation (I, Xa, H1, H2, H, H+Xa, I+Xu, and I+Xu+Xa+H) were chosen to represent monophyletic units according to Fig. 4.	34
Fig. 8: Eisbedeckte Regionen während der jüngeren Vereisungsphasen in Patagonien (aus Auer 1956)	42

Fig. 9: Südamerika: vielen Dank an Christiane Ritz und Pilar Hernandez.	68
Fig. 10: Südwest- und Mittelasien, Sibirien: vielen Dank an Karsten Wesche, Reinhard Fritsch, Hakan Özkan, Jörg Ochsman, Takao Komatsuda, F. Elren und Heidi Solstadt.	69
Fig. 11: Europa: vielen Dank an Una Rauchhaus, Annett Baasch, Takao Komatsuda, Christian Zidorn, Renate Spitaler, G. de Belair, Matthias Kropf, N. Yaverowski, D. Paron, Gudrun Kadereit und Frank Blattner.	69

7.3 Tabellenverzeichnis

Tab. 1: Verbreitung, Ploidie, Chromosomenzahl, Karyotyp und Genomkombination, Lebensform und Bestäubungstyp aller Hordeum-Arten, ihrer Unterarten und Zytotypen (verändert nach von Bothmer et al. 1995), p=perenn, a=anuell, s=Sommer, w=Winter, o=outbreeding, !=obligat, i=inbreeding, H=H-Genom, I=I-Genom, Xa=Xa-Genom, Xu=Xu-Genom	10
Tab. 2: Hordeum species analyzed in this study. 2n refers to the chromosome number of the taxa, a = annual life form, b = biennial, and p = perennial, Karyotype lists the haploid genome composition, and N refers to the number of analyzed individuals from each taxon, SD means standart deviation.	25
Tab. 3: Three way analysis of variance with covariate (ANCOVA) for the contribution of factors 'karyotype' (represents phylogenetic affiliation), 'life form', 'climate' and 'approximate ages of species' to the measured genome size of the Hordeum accessions.	30
Tab. 4: Akzessionsnummern, Ploidielevel, DNA-Gehalt, Herkunft und Klimadaten der in Kap. 3.1 analysierten Hordeum-Individuen. Negative Längen- und Breitengrade zeigen westliche bzw. südliche Verbreitung an	70

8 Referenzen

8.1 Curriculum vitae

Name: Jakob
Vorname: Sabine Sylva
geboren am: 25.07.1970 in Dresden

Ausbildung

07/1977 – 08/1987 Polytechnische Oberschule, Halle/Saale
09/1987 – 08/1989 Institut zur Vorbereitung auf das Auslandsstudium ABF, Halle/Saale
09/1989 – 05/1990 Studium der Biologie an der Karlsuniversität Prag, abgebrochen wegen der politischen Veränderungen in Deutschland
09/1990 – 08/1991 Neubeginn Studium der Biologie an der Humboldt-Universität Berlin
09/1991 – 05/1996 Fortsetzung Studium der Biologie an der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg, Abschluss Diplom-Biologe, Diplomarbeit zum Thema „Struktur und Dynamik der Sandtrockenrasen im ehemaligen Braunkohlentagebau „Goitsche“ (bei Delitzsch)“; Abschlussnote 1,0
02/1994 - 04/1994 ökologisches Praktikum im Ruaha-Nationalpark in Tansania zum Thema „Einfluss von Großherbivoren, speziell *Loxodonta africana*, auf die Entwicklung von Gehölzbeständen“, finanziell unterstützt durch den DAAD
07/1995 - 09/1995 molekularbiologisches Praktikum an der Universität Zürich zum Thema „Analyse der genetische Diversität in *Phragmites australis* - Polykormonen“, Arbeitsgruppe Prof. Dr. Bernhard Schmid
1992 – 1996 studentische Hilfskraft am Institut für Geobotanik der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg
04/1996 – 12/1998 wissenschaftliche Mitarbeiterin im Landschaftsplanungsbüro OEKO-KART GmbH, Halle/Saale
01/1999 – 06/2002 wissenschaftliche Mitarbeiterin in Lehre und Forschung an der Hochschule Anhalt (FH), Fachbereich Landwirtschaft-Ökotrophologie-Landespflege, Bernburg
seit 07/2002 wissenschaftliche Mitarbeiterin und Promotionskandidatin am Institut für Pflanzengenetik und Kulturpflanzenforschung (IPK), Bereich Taxonomie, Gatersleben

Titel der Dissertation: „Grundlagen zur Analyse von Artbildungsprozessen in der Gattung *Hordeum* L.“

8.2 Publikationsliste

8.2.1 Publikationen in Fachzeitschriften und Büchern

- Jakob, S.S.**, Tischew, S., Mahn, E.G., 1996. Zur Rolle von *Calamagrostis epigejos* (L.) Roth in den Sandtrockenrasen des Braunkohlentagebaus Goitsche (bei Delitzsch). Verh. Ges. Ökol. 26, 797-805.
- Heyde, K., **Jakob, S.S.**, Köck, U.V., Ölerich, H.-M., 1998. Biotoptypen der Braunkohlen-Bergbaufolgelandschaft Mitteldeutschlands. Forschungsverbund Braunkohlentagebaulandschaft Mitteldeutschland. Eigenverlag LMBV Bitterfeld, 149 pp.
- Jakob, S.S.**, Köck, U.V., 1999. Flora und Vegetation der Bergbaufolgelandschaft. Naturschutz im Land Sachsen-Anhalt 36, 17-22.
- Heyde, K., **Jakob, S.S.**, Köck, U.V., Reuter, M., 1999. Die Biotoptypen der Bergbaufolgelandschaft. Naturschutz im Land Sachsen-Anhalt 36, 41-48.
- Fromm, A., **Jakob, S.S.**, Tischew, S., 2002. Sandtrockenrasen in der Bergbaufolgelandschaft – syntaxonomische und experimentelle Ansätze. Naturschutz und Landschaftsplanung 2/3, 45-51.
- Jakob, S.S.**, Kirmer, A., Tischew, S., 2003. Sind Standortfaktoren ein Filter für die Biodiversität? – Eine Studie am Beispiel der Bergbaufolgelandschaft. Nova Acta Leopoldina N.F. 87 (328), 351-359.
- Baasch, A., **Jakob, S.S.**, Tischew, S., 2004. Naturschutzfachlich problematische Arten: Möglichkeiten und Grenzen des Managements am Beispiel des Land-Reitgrases. In: Tischew, S. (ed.) Renaturierung nach dem Braunkohlentagebau. Teubner, Stuttgart Leipzig Wiesbaden, 123-130.
- Jakob, S.S.**, Meister, A., Blattner, F.R., 2004. The considerable genome size variation of *Hordeum* species (Poaceae) is linked to phylogeny, life form, ecology, and speciation rates. Mol. Biol. Evol. 21, 860-869.
- Jakob, S.S.**, Blattner, F.R., 2005. A chloroplast genealogy reveals the impossibility to obtain correct phylogenetic inference from chloroplast data in *Hordeum* (Poaceae). subm. manuscript Syst. Biol.
- Jakob, S.S.**, Ihlow, A., Blattner, F.R., 2005. Phylogeography of *Hordeum marinum* (Poaceae): Loss of Genetic Diversity and Speciation in Mediterranean Quaternary Refugia. subm. manuscript Mol. Ecol.

8.2.2 Vorträge und Poster auf nationalen und internationalen Konferenzen

Vorträge

- Jakob, S.S.**, Kirmer, A., Tischew, S., 2000. Entwicklungsmöglichkeiten von Bergbaufolgelandschaften in Sachsen-Anhalt. Jahrestagung Gesellschaft für Ökologie. Kiel, Germany.
- Jakob, S.S.**, Tischew, S., 2001. Spatial and temporal prognoses of development in selected lignite mining areas in Germany. International conference of restoration and recultivation ecology. Teplice, Czech Republic.
- Tischew, S., **Jakob, S.S.**, Kirmer, A., 2001. Einfluß des Artenpools der Umgebung und der Ausbreitungseigenschaften von Samenpflanzen auf die Biodiversität von Tagebaufolgelandschaften. Jahrestagung Gesellschaft für Ökologie. Basel, Switzerland.
- Jakob, S.S.**, Birger, J., 2002. Analyse von Vegetationseinheiten und -strukturen der Bergbaufolgelandschaft Mitteldeutschlands. Statusseminar BMBF. Bernburg, Germany.

- Jakob, S.S.**, Tischew, S., 2002. Biodiversity in lignite mining areas - time & space development of disturbed ecosystems. III European Conference on Restoration Ecology. Budapest, Hungary.
- Jakob, S.S.**, Blattner, F.R., 2002. Speciation mechanisms in South American *Hordeum* species. DFG Seminar. Bad Honnef, Germany.
- Blattner, F.R., **Jakob, S.S.**, 2003. Mechanisms of speciation and phylogeographic analysis of the South American *Hordeum* species. DFG Seminar. Wernigerode, Germany.
- Blattner, F.R., **Jakob, S.S.**, 2004. Rapid radiation and ecological differentiation in *Hordeum*. Jahrestagung Deutsche Botanische Gesellschaft. Braunschweig, Germany.
- Blattner, F.R., **Jakob, S.S.**, Meister, A., 2004. Genome size evolution in *Hordeum* L. (Poaceae) analyzed in a phylogenetic context. Annual Meeting of the American Botanical Society. Salt Lake City, USA.
- Jakob, S.S.**, Blattner, F.R., 2004. Chloroplast haplotype analysis and biogeography of *Hordeum* (Poaceae). Annual Meeting of the American Botanical Society. Salt Lake City, USA.
- Jakob, S.S.**, Blattner, F., 2004. Speciation mechanisms underlying a rapid radiation in South American species of *Hordeum* (Poaceae). DFG Seminar. Bad Honnef, Germany.
- Jakob, S.S.**, Blattner, F.R., 2005. Phylogeographic analysis of the Mediterranean *Hordeum marinum* Huds. species group (Poaceae). V. International Triticeae Symposium. Prague, Czech Republic.
- Blattner, F.R., **Jakob, S.S.**, 2005. A chloroplast genealogy reveals reasons for the far reaching inconsistencies in chloroplast phylogenies of *Hordeum*. Evolution Conference of the Society for the Study of Evolution, the Society of Systematic Biologists and the American Society of Naturalists. Fairbanks, USA.
- Blattner, F.R., **Jakob, S.S.**, 2005. The interrelation of biogeography and ecology. XVII. International Botanical Congress. Wien, Austria.

Poster

- Jakob, S.S.**, Tischew, S., Altan, T., 2001: Populationsbiologische Untersuchungen an *Pinus halepensis* an der türkischen Mittelmeerküste. Jahrestagung Gesellschaft für Ökologie. Basel, Switzerland.
- Jakob, S.S.**, Kirmer, A., Tischew, S., 2002. Sind Standortfaktoren ein Filter für die Biodiversität? – Eine Studie am Beispiel der Bergbaufolgelandschaft. Tagung der deutschen Akademie der Naturforscher Leopoldina. Bremen, Germany.
- Jakob, S.S.**, Meister, A., Blattner, F.R., 2003. Genome size evolution in *Hordeum* – linked to phylogeny or ecology? 16. Internat. Symposium „Biodiversität und Evolutionsbiologie“ und 17. Senckenberg-Konferenz. Frankfurt/Main, Germany.
- Jakob, S.S.**, Blattner F.R., 2005. Chloroplast data in phylogenetic analysis of young species groups: does it work? XVII. International Botanical Congress. Wien, Austria.

8.3 Erklärung über den persönlichen Anteil an den Publikationen

Aufgrund der Co-Autorenschaft bei den Publikationen ist im Folgenden mein Eigenanteil an den Arbeiten aufgelistet.

Kap. 3.1: Jakob, S.S., Meister, A., Blattner, F.R., 2004. The considerable genome size variation of *Hordeum* species (Poaceae) is linked to phylogeny, life form, ecology, and speciation rates. Mol. Biol. Evol. 21, 860-869.

Datenerfassung:

- **eigener Anteil der Autorin:** Recherchieren nach geeignetem Pflanzenmaterial in Genbanken, Anzucht der Pflanzen, Präparation der Proben für Genomgrößenmessung, Recherche der Klimadaten, (Nach-)Bestimmung der Gerstenarten
- Sammeln des Pflanzenmaterials in Argentinien und Europa gemeinsam mit F.R. Blattner
- Messung der Genomgrößen am FacStar^{Plus} gemeinsam mit A. Meister

Datenauswertung:

- **eigener Anteil der Autorin:** statistische Auswertung, Korrelationsanalysen, ANCOVA, Analyse der Klimadaten, Errechnen der Klimatypen nach Köppen, Interpretation der Daten
- Rekonstruktion der Genomgrößenevolution durch F.R. Blattner

Schriftliche Umsetzung:

- **eigener Anteil:** Schreiben des Manuskriptes in deutsch und englisch
- endgültige englische Ausführung mit Unterstützung und Korrekturen durch F.R. Blattner

Kap. 3.2: Jakob, S.S., Blattner, F.R., 2005. A genealogical approach reveals the impossibility of correct phylogenetic inference from chloroplast data in *Hordeum* (Poaceae). Subm. manuscript Syst. Biol.

Datenerfassung:

- **eigener Anteil der Autorin:** Recherchieren nach geeignetem Material in Genbanken, Anzucht des Materials im Gewächshaus, (Nach-)Bestimmung der Gerstenarten, Extraktion der DNA, Anpassen des PCR-Protokolls für die eigens entwickelten Primer, Aufreinigen der PCR-Produkte, Sequenzierung, Editieren und Alignieren von 1602 Sequenzen, Recherche der Fundortkoordinaten bei Genbankmaterial
- Sammeln des Materials in Süd- und Nordamerika sowie Europa auf gemeinsamen Sammelreisen mit F.R. Blattner, Screening der Chloroplastengenome von Mais, Weizen und Reis nach für die Untersuchung geeigneten Sequenzregionen sowie Entwicklung der Primer dafür gemeinsam mit F.R. Blattner

Datenauswertung:

- **eigener Anteil der Autorin:** Konstruktion des Chloroplastengenealogie und des *neighbour-joining* Baumes, phylogeographische Analyse, berechnen von Nei's *gene diversity*, Interpretation der Daten
- Analyse der Speziationsraten durch F.R. Blattner

Schriftliche Umsetzung:

- **eigener Anteil der Autorin:** englischer Entwurf des Manuskriptes
- Korrekturen des Manuskriptes und endgültige englische Version durch F.R. Blattner

Kap. 3.3: Jakob, S.S., Ihlow, A., Blattner, F.R., 2005. Phylogeography of *Hordeum marinum* (Poaceae): loss of genetic diversity and speciation in mediterranean Quaternary refugia. Subm. manuscript Mol. Ecol.

Datenerfassung:

- **eigener Anteil der Autorin:** Recherchieren nach geeignetem Material in Genbanken, Anzucht des Materials im Gewächshaus, Bestimmung der Arten, Extraktion der DNA, Anpassen des PCR-Protokolls, Aufreinigen der PCR-Produkte, Sequenzierung, Editieren und Alignieren von 302 Sequenzen, Testen der 20 entwickelten Chloroplasten-Mikrosatelliten (cp-SSR)-Primer in mehr als 500 *Hordeum*-Individuen, Anpassen des PCR-Protokolls für ausgewählte 6 cp-SSR Primer, Analyse der Chloroplastenmikrosatellitenfragmente, Recherche der Fundortkoordinaten bei Genbankmaterial, Recherche der Klimadaten
- Sammeln des Materials in Europa gemeinsam mit F.R. Blattner, Screening der Chloroplastengenome von Mais, Weizen und Reis nach geeigneten Mikrosatellitenregionen und Entwicklung von insgesamt 20 cp-SSR-Primern mit Unterstützung durch F.R. Blattner

Datenauswertung:

- **eigener Anteil der Autorin:** Konstruktion des Chloroplastennetzwerkes, phylogeographische Analyse, Analyse der Klimadaten zur Rekonstruktion der ökologischen Nischen der Arten, Interpretation der phylogeographischen und klimatischen Daten
- bilineare Interpolation der Klimadaten auf die konkreten Fundpunkt der Akzessionen und Einpassen der -1°C Januar-Isotherme in die geographische Karte mit Hilfe von A. Ihlow

Schriftliche Umsetzung:

- **eigener Anteil der Autorin:** vollständiges englisches Manuskript

8.4 Eigenständigkeitserklärung

Hiermit erkläre ich, dass diese Arbeit bisher weder der Mathematisch-Naturwissenschaftlich-Technischen Fakultät der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg noch einer anderen wissenschaftlichen Einrichtung zum Zweck der Promotion vorgelegt wurde.

Ich erkläre, dass ich mich bisher noch nie um den Doktorgrad beworben habe.

Ferner erkläre ich, dass ich die vorliegende Arbeit selbständig und ohne fremde Hilfe verfasst sowie keine anderen als die angegebenen Quellen und Hilfsmittel benutzt und diese auch als solche kenntlich gemacht habe.

Halle/Saale, den

Sabine Jakob

8.5 Danksagung

Mein herzlicher Dank gilt:

- Dr. Frank Blattner für die Anregung zu dieser Arbeit, die Einführung in das Forschungsgebiet, die wissenschaftliche Betreuung, für sehr engagierte Diskussionen, stetes Interesse und die hilfsbereite Unterstützung.
- Herrn Dr. A. Meister für die Durchführung der Genomgrößenmessungen und sehr engagierten Diskussionen über Möglichkeiten und Grenzen statistischer Methoden.
- Alexander Ihlow für die fachübergreifenden Diskussionen auf dem Gebiet der „Biologie-Informatik“ ;-), die Unterstützung bei der Interpolation der Klimadaten in Kap. 3.3, computertechnische Hilfestellungen und eine statistisch gut abgesicherte Freundschaft.
- Petra Oswald und Birgit Wohlbier, die mich im Labor exzellent unterstützt haben.
- Ina Faustmann und Christina Koch, die bei Gewächshaus-, Feld- und Klimaschrankexperimenten mitgeholfen haben.
- Prof. Dr. Sabine Tischew für viele begeisterte und begeisternde Diskussionen, für die Gelegenheit „lehren“ zu lernen, für das Interesse, das sie meiner Tätigkeit und meinen Ergebnissen stets entgegen brachte, auch als diese Tätigkeiten die Tagebaufolgelandschaft verlassen haben und für ihr Vertrauen in meine Fähigkeiten. Sie hat mit ihrem großen Engagement, ihrem Enthusiasmus und ihrem Optimismus mich und meinen bisherigen Werdegang entscheidend geprägt.
- Prof. Dr. Konrad Bachmann und Dr. Astrid Grüttner für wertvolle Hinweise und Diskussionen, die zum Gelingen dieser Arbeit beigetragen haben.
- meinen Kollegen Maja Gurushidze, Enoch Achigan Dako, Thekla Pleines, Annett Weidner und der AG Mustererkennung für die freundschaftliche und kreative Arbeitsatmosphäre während der gemeinsamen Zeit am IPK und die vielen, auch nicht fachlichen Diskussionen und Gespräche.
- Herrn Marlow und den Gärtnerinnen und Gärtnern des IPK für die Pflege von (nach einander) mehr als 1000 Gerstenpflanzen im Gewächshaus und im Freiland. Sie haben oft das Unmögliche möglich gemacht.
- Mirta Arriaga und Roberto Gomez Cadret, Museo Argentino de Ciencias Naturales, Buenos Aires, für die Unterstützung bei den Sammelreisen in Argentinien.
- Christiane Ritz, Pilar Hernandez, Karsten Wesche, Reinhard Fritsch, Hakan Özkan, Jörg Ochsman, Takao Komatsuda, F. Elren, Heidi Solstadt, Una Rauchhaus, Annett Baasch, Christian Zidorn, Renate Spitaler, Matthias Kropf, G. de Belair, N. Yaverowski, D. Paron, Gudrun Kadereit, die mir Gerstenpflanzen und Gersten-DNA aus der ganzen Welt zur Verfügung stellten (Fig. 9, Fig. 10, Fig. 11) und so meine Arbeit erleichterten und die Ergebnisse entscheidend beeinflussten.
- der Nordic Genebank in Alnarp/Schweden und der Genbank des IPK für die Bereitstellung von Wildgerstensamen.
- dem IPK für exzellente Arbeitsbedingungen und die Unterstützung bei dieser Arbeit.
- der Deutschen Forschungsgemeinschaft (DFG) für die Finanzierung dieser Arbeit im Rahmen des Forschungsschwerpunktes "Radiationen- Genese Biologischer Diversität" (SPP 1127).

- Una Rauchhaus, Martin & Sabine Straßburg, Kerstin & Ubbo Mammen, Annett Baasch, Kathrin Köckeritz, Jens-Peter Thorenz, Kathrin Seiffert, Conny Brüß und Mareike Konrad für ihre Freundschaft.
- Frau A. Ihlow für ihre Hilfe bei den Tücken der Alten und Neuen Rechtschreibung.
- ganz besonders meiner Familie für all die Unterstützung und Hilfe.

8.5.1 Karten der Gerstensammler und Gersten-DNA-Spender

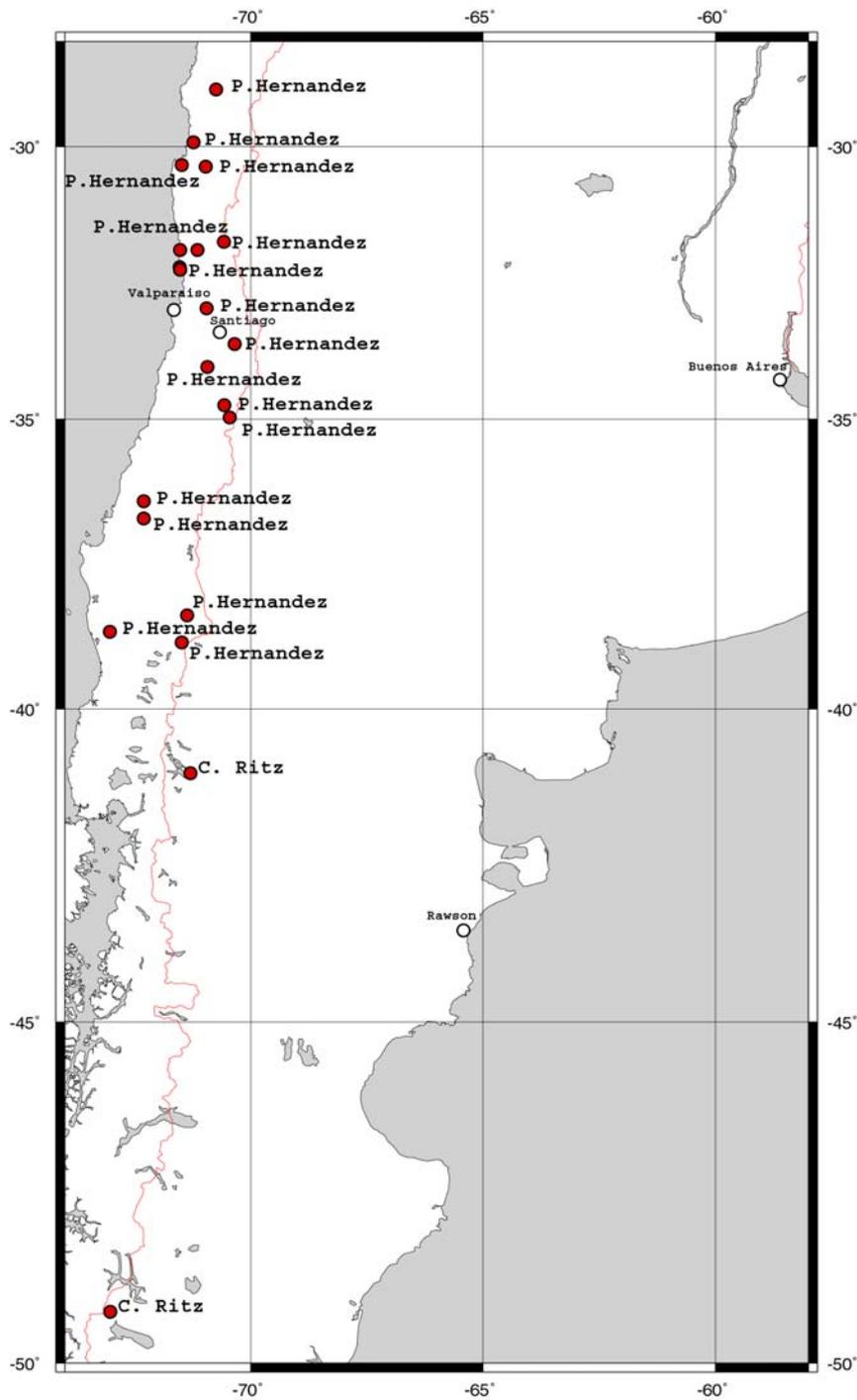


Fig. 9: Südamerika: vielen Dank an Christiane Ritz und Pilar Hernandez.

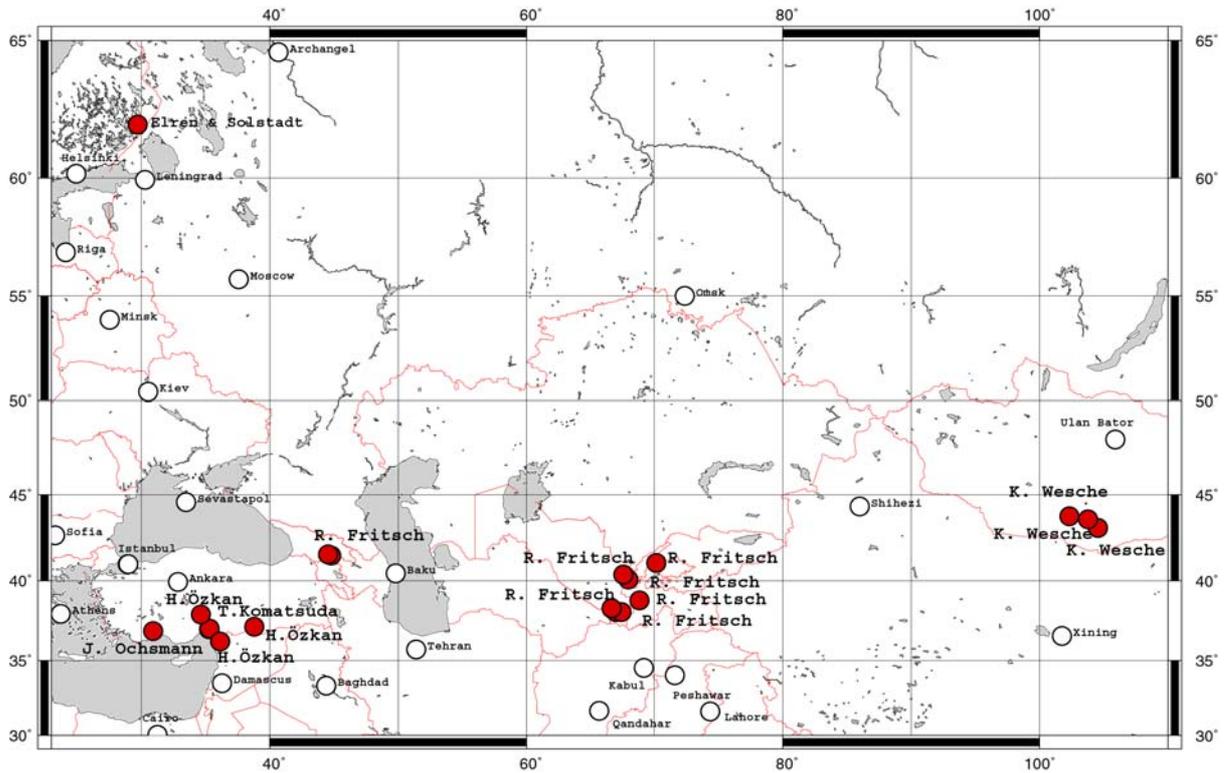


Fig. 10: Südwest- und Mittelasien, Sibirien: vielen Dank an Karsten Wesche, Reinhard Fritsch, Hakan Özkan, Jörg Ochsmann, Takao Komatsuda, F. Elren und Heidi Solstadt.

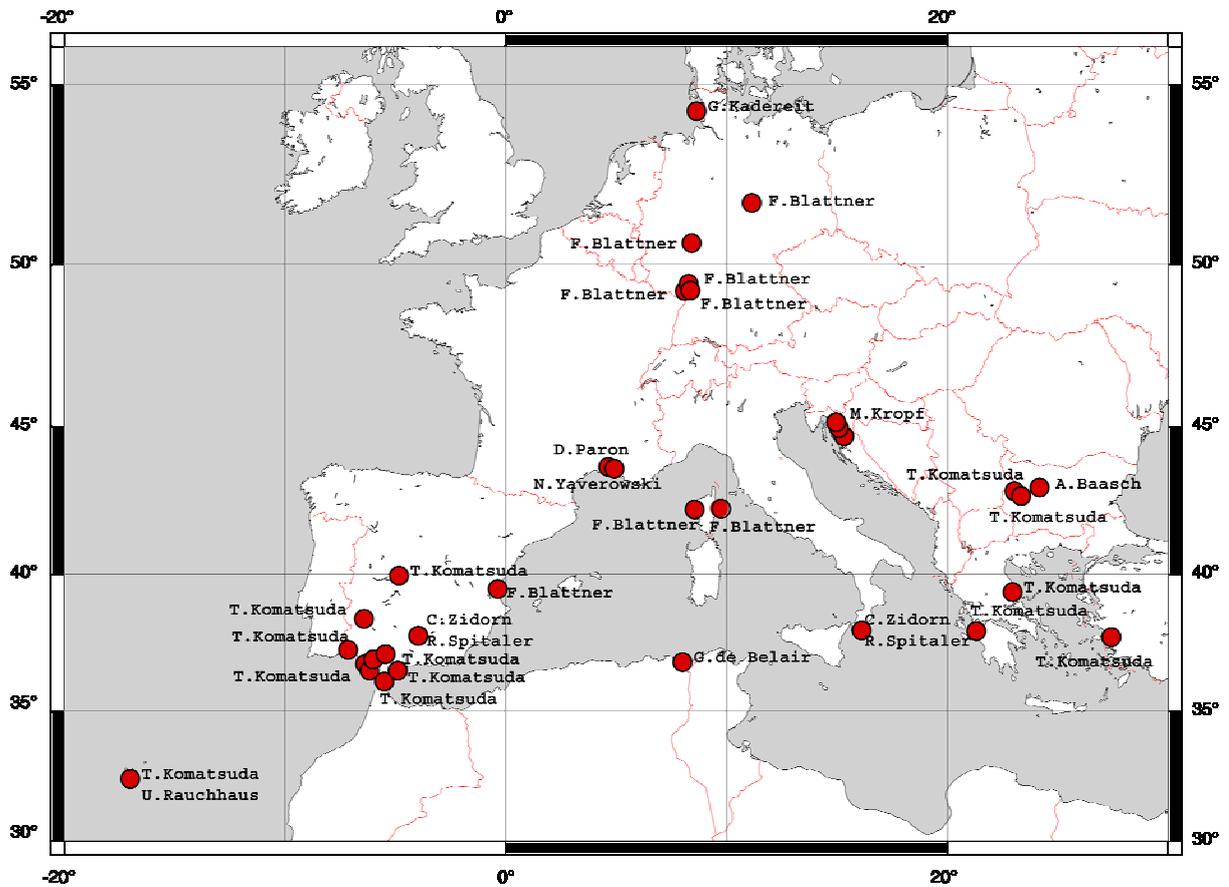


Fig. 11: Europa: vielen Dank an Una Rauchhaus, Annett Baasch, Takao Komatsuda, Christian Zidorn, Renate Spitaler, G. de Belair, Matthias Kropf, N. Yaverowski, D. Paron, Gudrun Kadereit und Frank Blattner.

9 Anhang

Tab. 4: Akzessionsnummern, Ploidielevel, DNA-Gehalt, Herkunft und Klimadaten der in Kap. 3.1 analysierten *Hordeum*-Individuen. Negative Längen- und Breitengrade zeigen westliche bzw. südliche Verbreitung an

Species	Strain or accession number	2n	mean genome size	standart deviation	Latitude	Longitude	climate classification after W. Köppen	Collection site	Collector	JAN Precip.	FEB Precip.	MAR Precip.	APR Precip.	MAY Precip.	JUN Precip.	JUL Precip.	AUG Precip.	SEP Precip.	OCT Precip.	NOV Precip.	DEC Precip.	JAN Temp.	FEB Temp.	MAR Temp.	APR Temp.	MAY Temp.	JUN Temp.	JUL Temp.	AUG Temp.	SEP Temp.	OCT Temp.	NOV Temp.	DEC Temp.
<i>Hordeum arizonicum</i> Covas	BCC 2060 H3253	42	24.59	0.26	32.4	-111.8		USA	B. Baum & G. Bailey, no 2021, no CHC3427, 2.6.1985	19	17	14	7	2	0	26	32	14	10	9	19	10	12	15	20	24	29	32	30	28	22	15	12
<i>Hordeum arizonicum</i> Covas	BCC 2054 H2313	42	24.83	0.14	33.3	-112.0		USA	R. von Bothmer & N. Jacobsen, no 2313, 10.8.1982	18	18	15	9	4	0	19	26	12	9	10	18	8	10	13	18	22	27	30	29	26	20	13	9
<i>Hordeum bogdanii</i> Wilensky	BCC 2070 H7804	14	9.14	0.03	39.5	76.0	Dwk	China	C. Baden & B. Salomon, 4.9.1987	6	4	8	6	11	8	10	7	5	1	3	3	-9	-5	5	13	16	22	24	23	18	10	2	-8
<i>Hordeum bogdanii</i> Wilensky	BCC 2063 H4014	14	9.82	0.05	35.9	74.3	Dsk	Pakistan	R. von Bothmer, no B 4014, 3.9.1983	26	28	44	44	48	6	0	0	0	9	14	17	-15	-12	-7	0	5	10	13	12	8	2	-5	-12
<i>Hordeum brachyantherum</i> Nevski subsp. <i>brachyantherum</i>	BCC 2056 H2360	28	18.32	0.30	51.2	-56.0		Canada	R. von Bothmer & N. Jacobsen, no 2360, 21.8.1982	113	108	116	97	80	82	73	96	90	105	109	113	-7	-7	-4	1	7	12	16	16	11	6	1	-4
<i>Hordeum brachyantherum</i> Nevski subsp. <i>brachyantherum</i>	BCC 2050 H2138	28	18.30	0.00	61.1	-149.5		USA	B. Lange 13.8.1980	24	22	21	10	30	48	62	74	71	51	28	24	-16	-13	-9	-2	5	9	11	10	5	-2	-10	-15
<i>Hordeum brachyantherum</i> Nevski subsp. <i>brachyantherum</i>	BCC 2045 H1958	28	19.27	0.08	37.5	-122.3		USA	R. von Bothmer, G. Bailey & N. Jacobsen, no 4058, 21.6.1980	103	88	74	38	16	3	0	0	4	23	52	102	10	11	12	13	14	16	16	16	17	16	13	10
<i>Hordeum brachyantherum</i> Nevski subsp. <i>brachyantherum</i>	BCC 2046 H2001	42	28.90	0.14	35.2	-120.4		USA	R. von Bothmer, G. Bailey & N. Jacobsen, no 4101, 25.6.1980	69	68	57	32	10	0	0	0	0	8	29	68	9	10	11	13	15	17	20	19	18	16	12	9
<i>Hordeum brachyantherum</i> Nevski subsp. <i>californicum</i> (Covas & Stebbins) Bothmer, Jacobsen & Seberg	BCC 2058 H2428	14	8.95	0.16	36.4	-121.6	Csb	USA	R. von Bothmer, no H 2428, 14.7.1990	83	75	63	34	13	0	0	0	0	14	38	80	8	10	11	13	15	17	18	18	18	15	12	9
<i>Hordeum brachyantherum</i> Nevski subsp. <i>californicum</i> (Covas & Stebbins) Bothmer, Jacobsen & Seberg	BCC 2057 H2401	14	8.81	0.07	33.1	-117.3	Csb	USA	R. von Bothmer, no. H 2401, 9.7.1990	103	106	103	86	27	7	6	9	29	81	97	103	3	5	7	9	13	17	19	17	14	10	6	4

<i>Hordeum brevisubulatum</i> (Trin.) Link	BCC 2016 H10210	42	26.91	0.26	39.0	68.4		Tadzhikistan	B. Salomon & B.R. Lu, no H 10210, 29.8.1991	43	67	99	108	80	41	17	11	6	22	52	50	-9	-8	-5	1	5	9	13	12	8	2	-3	-7
<i>Hordeum brevisubulatum</i> subsp. <i>brevisubulatum</i> (Trin.) Link	GRA 894	28	17.81	0.07				Russia																									
<i>Hordeum brevisubulatum</i> subsp. <i>turkestanicum</i> (Nevski) Tzvelev	GRA 2230	28	18.16	0.11				Russia	Expedition Central Asia 1988																								
<i>Hordeum bulbosum</i> L.	GRA 970 H577	28	17.63	0.33				Greece	SWEBOTHM (R. von Bothmer, Svalöv)																								
<i>Hordeum bulbosum</i> L.	BCC 2061 H3878	14	8.88	0.09	38.0	14.0	Csa	Italy	R. von Bothmer, 23.9.1994	89	66	66	38	30	17	5	10	37	73	91	102	7	7	9	13	17	22	25	24	21	17	12	8
<i>Hordeum bulbosum</i> L.	BCC 2018 H10298	28	16.97	0.04	39.0	68.4		Tadzhikistan	B. Salomon & B.R. Lu, no H 10298, 10.09.1991	43	67	99	108	80	41	17	11	6	22	52	50	-9	-8	-5	1	5	9	13	12	8	2	-3	-7
<i>Hordeum capense</i> Thunb.	BCC 2062 H3923	28	19.74	0.26	-34.1	19.6		Rep. of South Africa	M. Ørgaard, 22.10.1994	27	27	32	51	85	105	99	105	67	52	41	25	20	20	19	16	13	11	10	11	12	15	17	19
<i>Hordeum chilense</i> Roem. & Schult.	GRA 1000	14	8.77	0.06				unknown, probably Chile	Schrader																								
<i>Hordeum comosum</i> J. Presl	GRA 973 H1373	14	8.97	0.05	-53.3	-68.5	Cfc	Chile	SWEBOTHM (R. von Bothmer, Svalöv)	37	33	43	35	34	27	27	26	26	25	29	35	10	10	9	6	4	2	2	2	4	6	8	10
<i>Hordeum cordobense</i> Bothmer, Jacobsen & Nicora	BCC 2039 H1702	14	9.22	0.03	-31.0	-64.1	Cwa	Argentina	R. von Bothmer, no 3602, 9.2.1979	128	120	113	45	21	9	15	12	38	67	105	158	24	22	20	17	14	11	10	12	15	18	21	23
<i>Hordeum cordobense</i> Bothmer, Jacobsen & Nicora	BCC 2067 H6429	14	9.16	0.04	-32.9	-68.8	BWa	Argentina	O. Seberg, A.M. Molina & R. Neumann, no 3859, 27.2.1989	30	24	22	10	18	17	9	13	13	25	20	24	23	22	19	15	10	7	7	9	13	16	19	22
<i>Hordeum depressum</i> (Scribn. & J. G. Sm.) Rydb.	BCC 2047 H2006	28	15.58	0.35	35.4	-119.2		USA	R. von Bothmer, G. Bailey & N. Jacobsen, no 4106, 25.6.1980	53	55	45	27	9	0	0	0	0	0	19	49	6	8	11	13	17	20	23	22	20	15	10	7
<i>Hordeum depressum</i> (Scribn. & J. G. Sm.) Rydb.	BCC 2052 H2306	28	15.46	0.01	36.0	-120.1		USA	R. von Bothmer & N. Jacobsen, no 2306, 4.8.1982	65	63	53	29	8	1	0	0	3	11	28	61	9	11	13	16	19	22	26	25	23	18	13	10
<i>Hordeum erectifolium</i> Bothmer, Jacobsen & Jørgensen	BCC 2026 H1150	14	9.49	0.08	-38.2	-63.3	Cfa	Argentina	N. Jacobsen, no 3050, 27.12.1978	53	59	79	48	37	29	25	17	39	67	57	61	23	21	19	14	10	7	7	8	11	14	18	21
<i>Hordeum euclaston</i> Steud.	BCC 2022 H1115	14	6.91	0.03	-37.7	-59.8	Cfb	Argentina	N. Jacobsen, no 3015, 24.12.1978	67	74	110	63	65	46	50	35	53	66	80	75	21	20	18	13	10	7	7	8	10	13	16	19
<i>Hordeum euclaston</i> Steud.	BCC 2029 H1263	14	6.83	0.05	-47.0	-67.3	BSc	Argentina	N. Jacobsen, no 3163, 8.1.1979	13	5	11	9	21	12	17	12	9	4	7	10	16	16	14	11	8	5	5	6	8	11	13	15
<i>Hordeum flexuosum</i> Nees ex Steud.	BCC 2023 H1133	14	8.51	0.02	-38.7	-62.3	Cfa	Argentina	N. Jacobsen, no 3033, 26.12.1978	49	57	77	48	35	27	25	20	39	61	54	57	23	21	19	14	10	7	7	8	11	14	18	21

Grundlagen zur Analyse von Artbildungsprozessen in der Gattung *Hordeum* L.

<i>Hordeum fuegianum</i> Bothmer, Jacobsen & Jørgensen	BCC 2035 H1422	28	17.79	0.10	-54.3	-66.7		Argentina	N. Jacobsen, no 3322, 21.1.1979	45	41	50	39	39	30	31	32	32	29	35	41	9	9	7	5	3	1	1	1	3	5	6	8
<i>Hordeum fuegianum</i> Bothmer, Jacobsen & Jørgensen	BCC 2034 H1371	28	18.00	0.02	-53.3	-68.5		Chile	N. Jacobsen, no 3271, 16.1.1979	37	33	43	35	34	27	27	26	26	25	29	35	10	10	9	6	4	2	2	2	4	6	8	10
<i>Hordeum intercedens</i> Nevski	BCC 2059 H3252	14	6.87	0.11	31.8	-116.6	BWb	Mexico	B. Baum & G. Bailey, no CHC3417, 31.5.1985	34	35	28	20	11	0	0	0	0	0	10	32	8	9	10	11	13	14	16	17	16	14	11	9
<i>Hordeum intercedens</i> Nevski	BCC 2044 H1940	14	7.08	0.05	33.5	-117.1	BWb	USA	G. Bailey & N. Jacobsen, no 4040, 18.6.1980	40	44	35	23	10	0	0	0	0	0	13	38	6	8	9	11	13	15	18	18	17	14	10	8
<i>Hordeum jubatum</i> L.	GRA 980 H252	28	17.74	0.03				Estonia	SWEBOTHM (R. von Bothmer, Svalöv)																								
<i>Hordeum jubatum</i> L.	BCC 2048 H2018	28	17.53	0.06	19.3	-99.0		Mexico	R. von Bothmer, G. Bailey & N. Jacobsen, no 4118, 3.7.1980	5	2	8	23	66	124	133	133	107	45	16	5	11	12	14	15	16	15	14	14	14	13	12	11
<i>Hordeum jubatum</i> L.	BCC 2055 H2324	28	17.94		37.4	-109.3		USA	R. von Bothmer & N. Jacobsen, no 2324, 13.8.1982	13	15	21	27	27	15	25	30	20	21	14	13	-3	0	5	10	15	20	24	23	19	12	3	-2
<i>Hordeum lechleri</i> (Steud.) Schenck	JB 009	42	26.83	0.03	-43.5	-70.6		Argentina	S. Jakob, F. Blattner, 02/02																								
<i>Hordeum lechleri</i> (Steud.) Schenck	JB 011	42	26.84	0.07	-44.0	-70.5		Argentina	S. Jakob, F. Blattner, 02/02	28	22	32	33	63	62	62	53	28	25	24	27	13	13	10	7	3	0	0	2	4	7	10	12
<i>Hordeum lechleri</i> (Steud.) Schenck	JB 055	42	26.32	0.16	-49.2	-67.5		Argentina	S. Jakob, F. Blattner, 02/02	19	9	13	9	22	15	14	13	9	4	11	16	14	14	12	8	4	1	2	4	6	9	11	11
<i>Hordeum lechleri</i> (Steud.) Schenck	JB 056	42	26.36	0.10	-49.1	-67.4		Argentina	S. Jakob, F. Blattner, 02/02	19	9	13	9	22	15	14	13	9	4	11	16	14	14	12	8	4	1	2	4	6	9	11	11
<i>Hordeum lechleri</i> (Steud.) Schenck	BCC 2027 H1185	42	26.23	0.05	-41.2	-71.3		Argentina	N. Jacobsen, no 3085, 4.1.1979	35	27	41	66	160	141	160	130	69	40	37	39	12	12	10	7	4	2	1	1	3	6	9	11
<i>Hordeum lechleri</i> (Steud.) Schenck	JB 018	42	27.07	0.09	-47.5	-72.1		Argentina	S. Jakob, F. Blattner, 02/02	13	5	11	9	21	12	17	12	9	4	7	10	16	16	14	11	8	5	5	6	8	11	13	15
<i>Hordeum lechleri</i> (Steud.) Schenck	JB 019B	42	27.05	0.19	-47.5	-72.0		Argentina	S. Jakob, F. Blattner, 02/02	13	5	11	9	21	12	17	12	9	4	7	10	16	16	14	11	8	5	5	6	8	11	13	15
<i>Hordeum lechleri</i> (Steud.) Schenck	JB 023	42	26.68	0.09	-47.5	-72.1		Argentina	S. Jakob, F. Blattner, 02/02	13	5	11	9	21	12	17	12	9	4	7	10	16	16	14	11	8	5	5	6	8	11	13	15
<i>Hordeum lechleri</i> (Steud.) Schenck	JB 025	42	26.47	0.06	-48.3	-70.3		Argentina	S. Jakob, F. Blattner, 02/02																								
<i>Hordeum lechleri</i> (Steud.) Schenck	JB 027	42	26.51	0.08	-48.5	-70.3		Argentina	S. Jakob, F. Blattner, 02/02																								
<i>Hordeum lechleri</i> (Steud.) Schenck	JB 029A	42	26.54	0.35	-49.1	-71.2		Argentina	S. Jakob, F. Blattner, 02/02	19	9	13	9	22	15	14	13	9	4	11	16	14	14	12	8	4	1	2	4	6	9	11	11

<i>Hordeum marinum</i> Huds. subsp. <i>marinum</i>	BCC 2006 H0546	14	8.98	0.11	39.9	-4.0	Csa	Spain	N. Jacobsen, 19.5.1977	29	31	35	34	29	14	3	11	31	37	34	27	6	8	10	13	17	21	24	20	16	11	7	5
<i>Hordeum marinum</i> Huds. subsp. <i>marinum</i>	GRA963 H0523	14	9.07	0.12	36.8	-6.5	Csa	Spain	R. von Bothmer, 22.8.1977	101	78	53	54	38	19	2	5	20	61	109	106	11	12	14	15	18	22	25	26	24	19	14	11
<i>Hordeum murinum</i> L. subsp. <i>glaucum</i> (Steud.) Tzvelev	BCC 2017 H10260	14	9.14	0.06	39.2	68.3	Dsk	Tadzhikistan	B. Salomon & B.R. Lu, no H 10260, 03.09.1991	43	67	99	108	80	41	17	11	6	22	52	50	-9	-8	-5	1	5	9	13	12	8	2	-3	-7
<i>Hordeum murinum</i> L. subsp. <i>glaucum</i> (Steud.) Tzvelev	BCC 2002 H0219	14	9.09	0.23				Tunisia	H. Scholtz, no 851, 18.4.1968																								
<i>Hordeum murinum</i> L. subsp. <i>leporinum</i> (Link) Arcang.	BCC 2008 H0591	28	18.86	0.30	38.9	22.3		Greece	N. Jacobsen, 3.6.1977	70	73	72	40	44	32	21	16	37	71	55	90	6	7	10	14	20	24	26	26	21	16	12	8
<i>Hordeum murinum</i> L. subsp. <i>leporinum</i> (Link) Arcang.	BCC 2007 H0561	28	19.54	0.13	37.3	-7.2		Spain	N. Jacobsen, 26.5.1977	49	43	61	44	42	28	11	16	35	51	53	50	8	10	12	14	17	21	25	24	22	17	12	9
<i>Hordeum murinum</i> L. subsp. <i>leporinum</i> (Link) Arcang.	BCC 2010 H0812	42	29.85	0.09	37.7	37.4		Turkey	R. von Bothmer, no 77BS150, 14.9.1977	91	82	75	54	36	10	1	0	3	30	55	90	0	1	6	11	17	22	26	25	21	14	8	3
<i>Hordeum murinum</i> L. subsp. <i>murinum</i>	BCC 2009 H0721	28	19.68	0.21	55.3	10.5		Denmark	I. Linde-Laursen, 1977	46	38	33	38	42	46	65	74	56	58	47	47	0	0	2	6	11	15	16	17	14	9	6	3
<i>Hordeum muticum</i> J. Presl	BCC 2042 H1784	14	9.57	0.00	-26.6	-65.9	BWb	Argentina	R. von Bothmer, no 3683, 3.3.1979	109	85	61	18	7	1	2	2	4	19	36	71	20	19	18	14	11	8	8	10	13	16	18	20
<i>Hordeum muticum</i> J. Presl	BCC 2014 H0958	14	9.58	0.03	-17.8	-67.5	BWb	Bolivia	L. van Soest, 20.3.1980	79	69	43	12	3	1	2	9	17	12	19	54	13	13	12	11	8	5	5	7	10	12	13	13
<i>Hordeum parodii</i> Covas	BCC 2025 H1146	42	26.04	0.15	-38.2	-63.3		Argentina	N. Jacobsen, no 3046, 27.12.1978	53	59	79	48	37	29	25	17	39	67	57	61	23	21	19	14	10	7	7	8	11	14	18	21
<i>Hordeum parodii</i> Covas	BCC 2066 H6328	42	26.35	0.14	-39.9	-71.1		Argentina	O. Seberg, no 2360, 1.3.1987	28	23	39	60	152	141	152	123	69	40	39	33	15	14	12	8	5	3	2	3	5	8	11	14
<i>Hordeum patagonicum</i> (Haumann) Covas subsp. <i>magellanicum</i> (Parodi & Nicora) Bothmer, Giles & Jacobsen	BCC 2065 H6209	14	9.33	0.07	-51.6	-69.2	BSc	Argentina	O. Seberg, no 2249, 11.2.1987	30	17	14	16	16	12	17	12	8	11	19	24	13	12	10	7	4	1	1	3	5	8	10	12
<i>Hordeum patagonicum</i> (Haumann) Covas subsp. <i>mustersii</i> (Nicora) Bothmer, Giles & Jacobsen	BCC 2033 H1358	14	8.77	0.15	-51.6	-69.2	BSc	Argentina	N. Jacobsen, no 3258, 15.1.1979	30	17	14	16	16	12	17	12	8	11	19	24	13	12	10	7	4	1	1	3	5	8	10	12
<i>Hordeum patagonicum</i> (Haumann) Covas subsp. <i>patagonicum</i>	BCC 2064 H6051	14	9.51	0.27	-49.3	-67.7	BSc	Argentina	O. Seberg & S. Diemar, 28.1.1986	19	9	13	9	22	15	14	13	9	4	11	16	14	14	12	8	4	1	2	4	6	9	11	11
<i>Hordeum patagonicum</i> (Haumann) Covas subsp. <i>patagonicum</i>	BCC 2031 H1319	14	9.42	0.05	-50.3	-72.3	Cfc	Argentina	N. Jacobsen, no 3219, 14.1.1979	34	33	35	41	40	30	30	30	23	23	21	22	11	10	9	6	2	1	1	2	4	7	9	11

Grundlagen zur Analyse von Artbildungsprozessen in der Gattung *Hordeum* L.

<i>Hordeum patagonicum</i> (Haumann) Covas subsp. <i>santacrucense</i> (Parodi & Nicora) Bothmer, Giles & Jacobsen	JB 052B	14	9.15	0.04	-50.4	-69.2	BSc	Argentina	S. Jakob, F. Blattner, 24.02.02	23	14	15	14	19	14	15	12	9	7	15	18	14	13	11	8	4	2	2	3	6	9	11	13	
<i>Hordeum patagonicum</i> (Haumann) Covas subsp. <i>santacrucense</i> (Parodi & Nicora) Bothmer, Giles & Jacobsen	JB 048B	14	9.16	0.10	-52.1	-69.0	BSc	Argentina	S. Jakob, F. Blattner, 23.02.02	30	19	19	20	20	15	18	15	11	13	21	26	12	11	10	7	4	2	2	2	4	7	9	11	
<i>Hordeum patagonicum</i> (Haumann) Covas subsp. <i>setifolium</i> (Parodi & Nicora) Bothmer, Giles & Jacobsen	BCC 2038 H1575	14	9.62	0.10				Argentina	B. Baum, no 3475, 16.2.1979																									
<i>Hordeum patagonicum</i> (Haumann) Covas subsp. <i>setifolium</i> (Parodi & Nicora) Bothmer, Giles & Jacobsen	BCC 2032 H1357	14	9.51	0.03	-51.6	-69.2	BSc	Argentina	N. Jacobsen, no 3257, 15.1.1979	30	17	14	16	16	12	17	12	8	11	19	24	13	12	10	7	4	1	1	3	5	8	10	12	
<i>Hordeum patagonicum</i> (Haumann) Covas subsp. <i>setifolium</i> (Parodi & Nicora) Bothmer, Giles & Jacobsen	GRA 991 H1260	14	9.70	0.03	-46.6	-70.9	BSc	Argentina	SWEBOTHM (R. von Bothmer, Svalöv)	13	8	13	26	30	22	26	20	16	12	10	12	13	13	11	8	4	2	1	3	5	8	11	12	
<i>Hordeum procerum</i> Nevski	BCC 2024 H1136	42	27.17	0.05	-38.7	-62.3		Argentina	N. Jacobsen, no 3036, 26.12.1978	49	57	77	48	35	27	25	20	39	61	54	57	23	21	19	14	10	7	7	8	11	14	18	21	
<i>Hordeum procerum</i> Nevski	BCC 2040 H1781	42	27.19	0.07	-30.2	-68.7		Argentina	R. von Bothmer, no 3680, 1.3.1979	28	26	17	2	3	1	3	2	4	9	14	14	24	23	20	15	12	8	9	10	13	17	21	23	
<i>Hordeum pubiflorum</i>	JB 003	14	8.66	0.17	-42.5	-71.2		Argentina	S. Jakob, F. Blattner, 02/02																									
<i>Hordeum pubiflorum</i>	JB 006	14	8.78	0.01	-42.4	-71.4		Argentina	S. Jakob, F. Blattner, 02/02																									
<i>Hordeum pubiflorum</i>	JB 059	14	8.77	0.04	-47.3	-67.2	BSc	Argentina	S. Jakob, F. Blattner, 02/02	13	5	11	9	21	12	17	12	9	4	7	10	16	16	14	11	8	5	5	6	8	11	13	15	
<i>Hordeum pubiflorum</i>	JB 015	14	8.57	0.06	-46.5	-70.4	BSc	Argentina	S. Jakob, F. Blattner, 02/02	13	8	13	26	30	22	26	20	16	12	10	12	13	13	11	8	4	2	1	3	5	8	11	12	
<i>Hordeum pubiflorum</i>	JB 017B	14	8.59	0.11	-47.2	-70.6	BSc	Argentina	S. Jakob, F. Blattner, 02/02	13	5	11	9	21	12	17	12	9	4	7	10	16	16	14	11	8	5	5	6	8	11	13	15	
<i>Hordeum pubiflorum</i>	JB 020	14	8.57	0.02	-47.5	-72.1	BSc	Argentina	S. Jakob, F. Blattner, 02/02	13	5	11	9	21	12	17	12	9	4	7	10	16	16	14	11	8	5	5	6	8	11	13	15	
<i>Hordeum pubiflorum</i>	JB 021	14	8.83	0.18	-47.4	-72.1	BSc	Argentina	S. Jakob, F. Blattner, 02/02	13	5	11	9	21	12	17	12	9	4	7	10	16	16	14	11	8	5	5	6	8	11	13	15	
<i>Hordeum pubiflorum</i>	JB 025-03	14	8.62		-48.3	-70.3		Argentina	S. Jakob, F. Blattner, 02/02																									
<i>Hordeum pubiflorum</i>	JB 029A-02	14	8.67	0.04	-49.1	-71.2	BSc	Argentina	S. Jakob, F. Blattner, 02/02	19	9	13	9	22	15	14	13	9	4	11	16	14	14	12	8	4	1	2	4	6	9	11	11	
<i>Hordeum pubiflorum</i>	JB 031	14	8.78	0.02	-49.3	-72.2		Argentina	S. Jakob, F. Blattner,																									

