

Biogeographische und evolutionäre Muster der arktischen Flora

Dissertation (kumulativ)

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

vorgelegt der

Naturwissenschaftlichen Fakultät I
Biowissenschaften
der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg

von

Frau Natalia V. Tkach
geboren am 14. Juli 1981 in Murmansk (Russland)

Gutachter

1. Prof. Dr. M. Röser (Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg)
2. Prof. Dr. H.-P. Comes (Universität Salzburg, Österreich)
3. Dr. habil. P. Schönswetter (Universität Wien, Österreich)

Halle (Saale), 10.03.2009

Inhaltsverzeichnis

Zusammenfassung	3
Резюме	4
1 Einleitung	5
1.1 Arktis und ihre Bedingungen	5
1.2 Entstehung, Zusammensetzung und Evolution der arktischen Flora	5
1.3 Diversität, Arealtypen und Areale eurasisch-arktischer Arten	7
1.4 Besiedlung der Arktis durch die Gattung <i>Artemisia</i> L.	8
1.5 Zeitliche Abfolge der Besiedlung der Arktis durch <i>Artemisia</i> L.	10
2 Range size variation and diversity distribution in the vascular plant flora of the Eurasian Arctic	12
3 Parallel evolutionary patterns in multiple lineages of arctic <i>Artemisia</i> L. (Asteraceae)	13
4 Temporal pattern of evolution in the Arctic explored in <i>Artemisia</i> L. (Asteraceae) lineages of different age	14
5 Schlussfolgerung und Ausblick	15
6 Literaturverzeichnis	18
7 Referenzen	22
7.1 Publikationsliste	22
7.2 Erklärung über den persönlichen Anteil an den Publikationen	23
7.3 Eigenständigkeitserklärung	25
7.4 Lebenslauf	26

Zusammenfassung

Gegenstand der vorliegenden Dissertationsschrift bilden die Untersuchungen zur floristischen und biogeographischen Zusammensetzung der arktischen Flora Eurasiens und zur phylogenetischen Herkunft arktischer Arten am Beispiel von *Artemisia* L. (Asteraceae).

Im ersten Teil der Arbeit wurde eine umfangreiche Diversitäts- und Arealtypenanalyse der eurasisch-arktisch verbreiteten Arten höherer Pflanzen durchgeführt. Dabei konnten neue Kenntnisse über die Verteilung der arktischen Arten sowohl innerhalb als auch außerhalb der Arktis Eurasiens gewonnen werden. Cluster- und Korrelationsanalysen wurden auf der Basis einer Verbreitungsdatenmatrix von 1690 Arten durchgeführt. Die höchste Artenzahl wurde in den nicht-arktischen europäischen, südsibirischen und fernöstlichen Hochgebirgen gefunden. Zwei Diversitätszentren befinden sich in westlichen und östlichen Gebieten der eurasiatischen Arktis. Die untersuchten Arten wurden 15 Arealtypen zugeordnet. Die Arealtypenanalyse zeigte, dass sich die arktische Flora Eurasiens aus drei floristischen Hauptkomponenten zusammensetzt. Das sind endemische und subendemische Arten, die Pflanzenarten der drei o.g. Hochgebirge sowie weitverbreitete Arten. Vor allem das aktuelle Klima und die eiszeitliche Vegetationsgeschichte üben einen großen Einfluss auf die Zusammensetzung und Diversitätsverteilung der modernen arktischen Flora aus.

Die Untersuchung der biogeographischen Herkunft und der Evolutionsgeschichte arktischer Arten wurde am Beispiel der Gattung *Artemisia* L. mit Hilfe molekular-phylogenetischer Methoden durchgeführt. Es wurde eine mehrfach unabhängige Besiedlung der arktischen Gebiete durch *Artemisia* aus verschiedenen Vegetationstypen und Habitaten ausgehend von Zentralasien (Entstehungs- und rezentes Diversitätszentrum) nachgewiesen. Ein unerwartetes Ergebnis stellt das Fehlen eines signifikanten Unterschieds in den Ploidiestufen zwischen arktischen und nicht-arktischen *Artemisia*-Linien dar. Es gibt jedoch signifikante Unterschiede zwischen den arktischen Linien und ihren nicht-arktischen Schwestergruppen in der Größe der Blütenköpfchen und der Wuchshöhe der Pflanzen. Die vergrößerten Köpfchen der arktischen *Artemisia*-Linien lassen auf eine erhöhte Attraktivität für tierische Bestäuber schließen, um einen verstärkten Genaustausch zu erzielen. *Artemisia*-Arten ersetzen die in anderen Arten/Gattungen der Arktis weitverbreitete Polyploidie offenbar durch auffällige morphologische und bestäubungsbiologisch wirksame Anpassungen, die ebenfalls zu einer Erhöhung des Heterozygotiegrades beitragen.

Der Entstehungszeitraum der arktischen Linien von *Artemisia* wurde unter Verwendung unterschiedlicher Methoden des „molecular clock dating“ bestimmt. Diese zeigen allerdings teilweise ungleiche Ergebnisse. Trotzdem entspricht die Etablierungsperiode der meisten Linien einer durch Fossilien bekannten Entstehungszeit der arktischen Flora von vor ca. 5-3 Millionen Jahren. Für die älteste arktische *Artemisia*-Linie, die im Beringia-Gebiet vorkommt, wurde jedoch ein Alter von ca. 11 Millionen Jahre gefunden. Tendenziell weisen die älteren Linien geringere Pflanzengrößen als die jüngeren vor, was an einer größeren phänotypischen Plastizität der jüngeren Linien liegen könnte. Die Auswertung der ökologischen Parameter lässt vermuten, dass die frühen *Artemisia*-Besiedler der entstehenden arktischen Biome vor allem von Steppenarten und Vorfahren aus den alpinen Regionen abstammen.

Резюме

В данной диссертационной работе рассматриваются вопросы, посвященные флористическому и биогеографическому составу евразийской Арктики и филогенетическому происхождению арктических видов на примере рода *Artemisia* L. (Asteraceae).

В первой части было исследовано распространение евразийско-арктических видов высших сосудистых растений, а также типов их ареалов в евразийской Арктике и за ее пределами. Анализ данных о распространении 1690 евразийско-арктических видов проводился с помощью кластерных и корреляционных методов. Наивысшее число видов было зафиксировано в неарктических европейских, южно-сибирских и дальневосточных высокогорных системах. В пределах арктического региона Евразии выделяются два центра видового разнообразия, которые находятся в европейской Арктике и на Чукотке. Ареалы исследуемых видов были сгруппированы в 15 типов. Анализ типов ареалов показал, что арктическая флора Евразии состоит главным образом из трех флористических элементов, к которым относятся евразийско-арктические виды вышеназванных высокогорных систем, эндемичные и субэндемичные виды, а также широко распространенные виды. В настоящее время, прежде всего современные климатические условия и влияния четвертичных ледниковых периодов на растительность являются основными факторами формирования флористического состава и распространения растений в Арктике.

Изучение биогеографического происхождения и эволюционной истории арктических видов проводилось с использованием молекулярно-филогенетических методов на примере богатого арктическими видами рода *Artemisia* L. (Полынь). В результате было установлено многократное независимое друг от друга заселение арктических регионов видами полыней из разнообразных типов растительности и мест их произрастания. Первоначальная иммиграция происходила предположительно из районов Центральной Азии, которые являются также местом происхождения рода и современным центром видового разнообразия полыней. Достаточно неожиданный результат представляет собой отсутствие значимого различия между степенями полиплоидизации арктических и неарктических линий *Artemisia*. Значимые различия между арктическими и их неарктическими сестринскими линиями имеются, однако, в морфологических признаках: в размерах цветочных корзинок и высоте растений. Увеличенные цветочные корзинки арктических линий полыней позволяют сделать предположение об их повышенной привлекательности для насекомых-опылителей с целью увеличения степени ауткроссинга. В связи с этим была выдвинута гипотеза о том, что виды рода *Artemisia* замещают широко распространенную в других родах/видах полиплоидию эффективными морфологическими и опылительными биологическими приспособлениями, которые подобно полиплоидии ведут к увеличению степени гетерозиготии.

Период возникновения арктических линий рода *Artemisia* был определен с помощью различных методов „molecular clock dating“, результаты которых, однако, несколько различались. Этаблирование большинства арктических линий в арктических местообитаниях соответствует времени возникновения арктической флоры (примерно 5-3 млн. л. н.), установленному на основе ископаемых данных. Возраст самой старой арктической *Artemisia*-линии, представители которой произрастают на северо-востоке Сибири и на Аляске, составляет около 11 млн. л.. Растения полыней старых линии имеют меньшие размеры по сравнению с растениями более молодых линий, что, вероятно, зависит от большей фенотипической пластичности молодых линий. Анализ экологических параметров произрастания изучаемых видов позволил сделать предположение, что ранние заселившие возникающие арктические биомы *Artemisia*-виды происходят, скорее всего, от степных и альпийских предков.

1 Einleitung

Die arktische Flora ist erdgeschichtlich gesehen relativ jung. Ihre Entstehung beginnt vor ca. 5-3 Millionen Jahren, ausgelöst durch weltweit kälter werdendes Klima (Murray 1995; Abbott & Brochmann 2003). Aufgrund der eiszeitlich bedingten hohen Dynamik dieser Flora sind die arktischen Pflanzen eine interessante Gruppe für Evolutionsuntersuchungen. In der vorliegenden Dissertation wird die Flora der Arktis unter zwei Fragestellungen betrachtet. Areale der eurasisch-arktischen Pflanzenarten wurden ermittelt und verglichen, um allgemeine Aussagen über die floristische Verwandtschaft und damit indirekt zur Herkunft eines Teils der arktischen Flora zu gewinnen. Molekular-phylogenetische Untersuchungen widmeten sich zwei der artenreichsten Gattungen der Arktis, *Artemisia* L. (Beifuss) und *Ranunculus* L. (Hahnenfuss), um die biogeographische Herkunft und weitere evolutionäre Fragestellungen bei der Entstehung arktischer Linien direkter zu betrachten. Die Einleitung gibt im folgenden einen Überblick zu Umgrenzung und Charakteristika der Arktis, dem bisherigen Kenntnisstand über die Entstehung und Zusammensetzung der arktischen Flora. Diesem Teil folgen Überlegungen zur Diversität und Verteilung der eurasisch-arktischen Pflanzen inner- und außerhalb der Arktis. Die Abschnitte zu den biogeographischen Fragestellungen bezüglich der Besiedlung der Arktis durch *Artemisia* und deren zeitliche Abfolge schließen die Einleitung ab. Die Daten zur Gattung *Ranunculus* sind derzeit noch nicht vollständig ausgewertet, deswegen werden diese Ergebnisse hier nicht ausführlich vorgestellt.

1.1 Die Arktis und ihre Bedingungen

Die Arktis ist ein großes Gebiet mit geringer Artenzahl. Traditionellerweise wird für die Pflanzen der Arktis eine niedrige Evolutionsrate wegen der harten Umweltbedingungen angenommen. Rezente Untersuchungen zeigen allerdings, dass die Arktis ein genetisch sehr diverses (McGraw 1995; Grundt et al. 2006) und hoch mobiles System darstellt (Alsos et al. 2007; Weir & Schluter 2007). Die Grenze zur Arktis (Abb. 1.1) wird durch einen bis zu 100 km breiten Streifen der Waldtundra gebildet (Elvebakk et al. 1999; Yurtsev 1994). In einigen Regionen ist die Begrenzung der Arktis unsicher (Elvebakk 2001), z.B. am Nord-Pazifik mit der sogenannten „Stlanik“-Vegetation (*Pinus pumila* Regel) oder am Nord-Atlantik mit der Zwergbaum- und Sträuchervegetation. Die 10° C Juli-Isotherme ist neben dem Vorkommen von Dauerfrost sowie der Lage hinter dem Polarkreis (Abb. 1.1) ein weiteres klassisches Kriterium für die Definition des arktischen Gebietes (Elvebakk 2001). Als natürlicher Endpunkt vieler ökogeographischer Gradienten der Erde, beispielweise der Temperatur und der Tageslänge, bildet die Arktis für viele Pflanzenarten außerdem die äußerste Grenze ihrer Verbreitungsgebiete. Es ist daher interessant, wie verschiedene Pflanzenarten die arktischen Habitate besiedelt haben könnten und wodurch sie sich von ihren nicht-arktischen Verwandtschaftsgruppen unterscheiden.

1.2 Entstehung, Zusammensetzung und Evolution der arktischen Flora

Die ersten fossilen Befunde der arktischen Florenelemente gehen auf das Ende des Pliozäns (vor ca. 5-3 Millionen Jahren) zurück (Murray 1995; Abbott & Brochmann 2003). Einige rezente Gattungen der heutigen Tundra, z.B. *Dryas* L., *Draba* L., *Saxifraga* L., sind unter den Fossilien der älteren tertiären Vegetation bereits vertreten (Murray 1995; Matthews & Ovenden 1990). Allerdings fehlen bis heute Fossilfunde, die eine genaue Datierung der Entstehungszeit der arktischen Flora erlauben würden. Auch sind sie so fragmentarisch, dass die frühe Kolonisation der Arktis durch Vertreter oder Vorläufer der heutigen arktischen Flora bislang nicht geklärt ist (Abbott & Brochmann 2003). Die rezente arktische Flora setzt sich aus verschiedenen Elementen zusammen: (1) Taxa der voreiszeitlichen Periode, d.h. Vertreter der arкто-tertiären Flora (Mai 1995), (2) prä-adaptierte Immigranten der

quartären Zeit aus den südlichen Gebieten, die die Arktis über die Bergketten Asiens und der Rocky Mountains besiedelten (Hultén 1937, 1958; Tolmachev 1960; Weber 1965; Hedberg 1992) und (3) Sippen aus den nördlichen Refugialgebieten sowie postglaziale Rückimmigranten vom südlichen Rand der Eisschicht (Murray 1995, 1997).

Die quartären Vereisungen, beginnend vor ca. 2,6 Millionen Jahren, haben auf die Flora einen starken Einfluss gehabt. Kälte (um ca. 4 K niedrigere mittlere Sommertemperatur als heute; Kutzbach et al. 1993) sowie eine viele Gebiete bedeckende Eisschicht (Abb. 1.1) führten vermutlich zum Aussterben diverser Arten. Andere begannen zu wandern, was zu den vielen Migrationen inner- und außerhalb der heutigen arktischen Region führte. Obwohl sich die Vereisung in Eurasien vor allem auf dem europäischen Teil beschränkte (Abb. 1.1), nahm die allgemeine Absenkung der Temperaturen auch in den nicht vereisten Regionen bedeutenden Einfluss auf die Florenwelt. In diesem Zusammenhang werden zwei unterschiedliche Szenarien des glazialen Überlebens der arktischen Arten im Europa diskutiert (Brochmann et al. 2003): (1) die arktischen Arten starben in den vergletscherten Gebieten aus oder wurden in südliche Refugien verdrängt, aus denen sie in der postglazialen Zeit die geeigneten arktischen Standorte wieder neu besiedelten (*tabula rasa*-Hypothese) oder (2) arktische Arten überdauerten auf eisfreien Berggipfeln (nunatak-Hypothese) und haben sich nach dem Zurücktreten der Eisschicht wieder in der Arktis verbreitet. Allerdings ist keine der beiden Hypothesen eindeutig bestätigt worden (Brochmann et al. 2003).

Der relative Artenreichtum von „Beringia“, d.h. der östlichen asiatischen und westlichen amerikanischen Arktis wird z.T. mit den Überdauerungsmöglichkeiten der Pflanzen in diesem weitgehend eisfrei gebliebenen Gebiet während der Glaziale erklärt (Hultén 1937). Jüngere phylogeographische Studien an zirkumarktischen Arten bestätigen, dass Beringia ein nördliches glaziales Refugium für z.B. *Saxifraga oppositifolia* L., *S. cernua* L. und *Vaccinium uliginosum* L. darstellte (Abbott & Brochmann 2003; Bronken et al. 2001; Alsos et al. 2005; Eidesen et al. 2007).

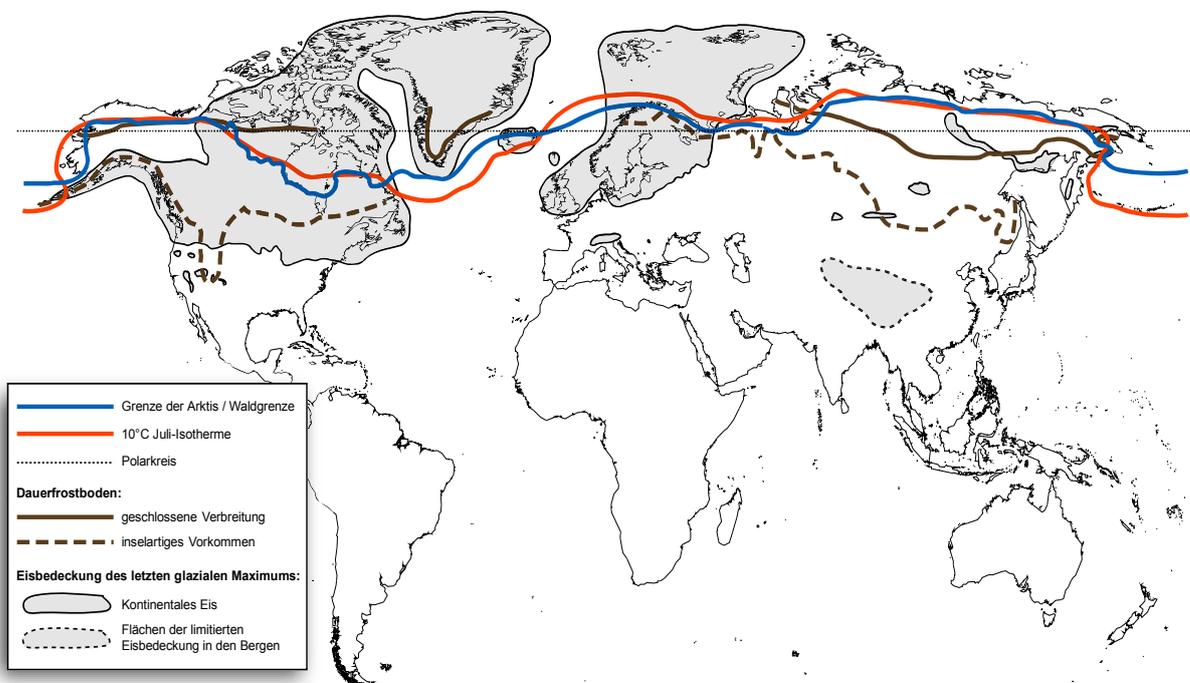


Abb. 1.1. Verwendete Kriterien zur Definition der Arktis und flächenhaft eisbedeckte Regionen des letzten glazialen Maximums (nach Frenzel et al. 1992; Stäblein 1992; Elvebakk et al. 1999; verändert).

Mögliche südliche Überdauerungsstandorte oder -gebiete sind oft durch das Vorkommen von Arten mit arktisch-alpinen Disjunktionen charakterisiert. In solchen Regionen könnten arktische und alpine Vegetationszonen während der Glaziale des Pleistozäns miteinander in Kontakt gekommen sein, was zu einem Austausch an Arten führte, die zuvor in der Arktis und den südlichen Hochgebirgen unabhängig voneinander entstanden waren (vgl. Schönswetter et al. 2003, 2006). Alternativ wird diskutiert, dass entsprechend prä-adaptierte alpine Taxa wiederholt entlang höherer Nord-Südgerichteter Bergketten in die Arktis eingewandert sein, z.B. entlang des Urals, im Fernen Osten oder in den Rocky Mountains (vgl. Hultén 1937, 1958; Yurtsev 1962; Hedberg 1992). Welches dieser Modelle bei der Herausbildung der arktischen Flora und ihr „taxon recruitment“ seit Beginn des Pleistozäns die größere Bedeutung besitzt, ist bislang nicht geklärt.

Für die jüngere Geschichte der arktischen Flora seit dem Ende der Eiszeit und während der Nacheiszeit gibt es genauere Daten, v.a. durch neuere phylogeographische Untersuchungen, in denen die genetische Diversität innerhalb und zwischen Pflanzenpopulationen ermittelt und geographisch ausgewertet wurde. Sie identifizieren Refugialgebiete der Pflanzen während des letzten glazialen Höchststandes, Wiederausbreitungswege und Zentren aktueller, junger Diversität. Meistens zeigten rezente arktisch-alpin verbreiteten Arten in den südlichen Hochgebirgen eine höhere genetische Diversität als in der Arktis. Fernausbreitungen spielten zudem eine wichtige Rolle bei der Wiederbesiedlung der von der Eisschicht befreiten arktischen Gebiete während der postglazialen Zeit (Comes & Kadereit 1998; Steen et al. 2000; Bronken et al. 2001; Abbott & Brochmann 2003; Schönswetter et al. 2003, 2006; Alsos et al. 2005, 2007; Eidesen et al. 2007). Allerdings sind Arbeiten am Beispiel höherer systematischen Kategorien (Gattungen, Familien etc.), d.h. über präquartäre Vorgänge, noch nicht vorhanden. Darauf zielten die Studien über Herkunft der arktischen Linien von *Artemisia* und *Ranunculus*.

1.3 Diversität, Arealtypen und Areale eurasisch-arktischer Arten

Die Abnahme der Biodiversität von höheren zu niederen Breitengraden ist eines der ältesten biogeographischen Muster (Gaston 2000). Die Arktis nimmt etwa 10% der Erdoberfläche ein, dennoch besitzt sie mit 0,4% der globalen Artenvielfalt (Körner 2002) verhältnismäßig wenige Arten. Die relative Armut der arktischen Flora steht u.a. in Zusammenhang mit dem erdgeschichtlich relativ geringen Alter dieses Lebensraumes. Kinetische Effekte der Temperatur sind wahrscheinlich ein weiterer Grund für die geringe Artenzahl im Norden, weil niedrige Temperaturen sowie die kurzen Vegetationsperioden in der Arktis Divergenzraten und Artbildung negativ beeinflussen können (Allen et al. 2006).

Eine ungleichmäßige Verteilung der Pflanzenarten in der Arktis wurde ebenfalls relativ früh entdeckt (Hultén 1937). Einige Gebiete, z.B. die Beringia, zeichnen sich durch eine erhöhte Artenvielfalt aus und werden als mögliche Refugialzentren der Eiszeiten diskutiert (s. oben). Andererseits können sich Areale verschiedener Pflanzenarten an einem Ort überschneiden, wodurch sich seine Artenanzahl ebenfalls erhöht (s. Kapitel 2). Viele Arten sind zirkumpolar verbreitet und dadurch an mehreren Orten der Arktis zu finden (Murray 1997).

Die Arten können eine arktische Verbreitung im engeren und weiteren Sinne aufweisen, die in der vorliegenden Dissertationsschrift durch die Sammelbegriffe „Arctic s. str.“ und „Arctic s. l.“ unterschieden werden. Die Arten aus der ersten Gruppe kommen vorzugsweise in der Arktis vor, z.B. *Draba pohlei* Tolm., *Artemisia samojedorum* Pamp., *Ranunculus chamissonis* Schltdl.. Das Areal von Arctic s. l.-Arten erstreckt sich sowohl inner- als auch außerhalb der Arktis. Zu dieser Gruppe gehören auch weitverbreitete Arten wie *Artemisia vulgaris* L. und *Ranunculus repens* L..

Die Arten der eurasischen Arktis wurden in der Arkticheskaya Flora der UdSSR (Tolmachev 1960-1987) inventarisiert und beschrieben. Dieses Werk umfasst die arktischen Gebiete der ehemaligen Sowjetunion, also die gesamte eurasische Arktis mit Ausnahme des norwegischen Teils. Eine jüngere Checkliste, die im Rahmen des „PanArcticFlora (PAF) Projekts“ (Elven et al. 2003) erstellt wurde, enthält alle Arten der Arktis. Allerdings war dieser Datensatz zu Beginn der vorliegenden Studie noch nicht vollständig erfasst, weshalb die Arkticheskaya Flora (Tolmachev 1960-1987) als Grundlage für die Untersuchung der Diversität arktischer Arten in Eurasien ausgewertet wurde. Die Verbreitung der Arten in der Arktis wurde durch die Angaben aus den Floren der anliegenden Gebiete erweitert (vgl. Kapitel 2), so dass das in dieser Studie untersuchte Gesamtgebiet das nördliche Eurasien von Europa bis zum Fernen Osten, von der Arktis bis in die Mongolei und Nordchina einschließt.

Die Vielfalt der Verbreitungsmuster der arktischen Pflanzen wird durch verschiedene Faktoren, z.B. die geographische Lage, das Klima oder durch die Folgen erdgeschichtlicher Ereignisse beeinflusst (vgl. Comes & Kadereit 1998). Viele Pflanzenarten besitzen jedoch ähnliche Areale, die oft mit ökologischen Bedingungen oder dem Vorkommen in einer Pflanzengesellschaft korrelieren. Ähnliche Verbreitungsgebiete lassen sich aus Gründen der Übersichtlichkeit zu „Arealtypen“ zusammengruppieren und miteinander vergleichen. Zum einen können die Arealtypen definiert werden, z.B. als „arktisch-alpiner“ oder „arktisch-nordeuropäischer“ Arealtyp. Einzelne Areale werden anschließend dem jeweiligen Arealtyp zugeordnet. Zum anderen werden alle Areale mit einer statistischen Methode, z.B. der quadrierten Euklidischen Distanz, in verschiedene Gruppen verteilt.

Die Verteilungsdaten von Arten der eurasisch-arktischen Flora wurden unter folgenden Aspekten und Fragestellungen analysiert: (1) Welche Arealtypen können für die eurasisch-arktischen Pflanzen identifiziert werden, wenn sich ihre Verbreitung nicht auf die Arktis beschränken? Wie korrelieren die Arealtypen mit verschiedenen Umweltgradienten? Die Ergebnisse einer Arealtypenanalyse der arktischen Arten könnten dabei helfen, den Einfluss der früheren und heutigen Umweltfaktoren auf die Bildung der heutigen Diversität der Arktis besser zu verstehen. (2) Welche Diversitätsmuster der eurasisch-arktischen Arten sind inner- und außerhalb der Arktis zu beobachten und wo liegen ihre Diversitätszentren? Wie können beobachtete Muster erklärt werden? Von einigen vorangegangenen Studien wurde bereits ein Trend der Abnahme der Pflanzenvielfalt in der Arktis von Ost nach West entsprechend der quartären Vereisungen gezeigt (Young 1971; Matveyeva 1994; Yurtsev et al. 2001, 2002; Sekretareva 2004). Weitere Tendenzen, darunter die Diversitätsabnahme der arktischen Arten von Norden nach Süden und die Abhängigkeit der Diversität von den Sommertemperaturen und Niederschlag wurden in der vorliegenden Untersuchung festgestellt.

1.4 Besiedlung der Arktis durch die Gattung *Artemisia* L.

Die Gattung *Artemisia* L. aus der Verwandtschaftsgruppe der Asteraceae-Anthemideae-Artemisiinae wurde mit Hilfe der erstellten Datenmatrix über die Verbreitung der eurasisch-arktischen Arten (Kapitel 2) ausgewählt. Mit ihren ca. 33 arktischen Arten (insgesamt ca. 450 Arten) ist sie neben *Ranunculus* L., *Poa* L., *Oxytropis* DC. und *Carex* L. eine der artenreichsten Gattungen der Arktis, die hauptsächlich in der nördlichen Hemisphäre verbreitet ist. Allgemeine Ergebnisse über die Phylogenie und Systematik der Gruppe sind bei Watson et al. (2002) und Vallès et al. (2003) zu finden.

Die in dieser Arbeit erstellte Phylogenie von 133 *Artemisia*-Arten anhand zweier Kernmarker (external und internal transcribed spacer der ribosomalen DNA) umfasst mit 33 Arten beinahe alle arktischen Vertreter dieser Gattung und bildet damit eine entscheidende Grundlage bei der Interpretation der Besiedlungsgeschichte arktischer Gebiete und der interkontinentalen Verbreitungen und Migrationen.

Die Subtribus Artemisiinae einschließlich der Gattung *Artemisia* hat ihr Diversitätszentrum in Zentralasien und ist vermutlich auch in diesem Gebiet entstanden. Aus diesem Region sind zudem die

ältesten Fossilfunde bekannt (Wang 2004). Das sekundäre Diversitätszentrum liegt in Nordamerika und ist durch die Arten der Tridentatae-Gruppe aus der Untergattung *Seriphidium* Besser ex Less. vertreten. Aufgrund der molekular-phylogenetischen Daten wurden mehrmalige Migrationen aus Asien nach Nordamerika (17-22mal) und eine nur zweimalige Ausbreitung von Nordamerika nach Asien festgestellt. Diese interkontinentale Ausbreitung erfolgte vermutlich über die Bering-Landenge. Darauf weist auch das rezente Vorkommen von vielen gemeinsamen und charakteristischen Arten auf beiden Seiten der Bering-Straße hin.

Typische Anpassungserscheinungen an die harten arktischen Umweltbedingungen wurden für die gleichwarmen Tierarten bereits im 19. Jahrhundert festgestellt (vgl. Bergmann 1847; Allen 1877). Ähnliche Regeln für höhere Pflanzen sind dagegen selten. Eine der wohl bekanntesten Erkenntnisse von Pflanzen aus kalten Regionen ist die Erhöhung ihrer Ploidierate gegenüber Pflanzen aus südlichen Gebieten (Hagerup 1932; Johnson & Packer 1965; Briggs & Walters 1997). Die arktische Flora der Inselgruppe Spitzbergen weist beispielweise bis zu 78% polyploide Taxa auf (Abb. 1.2; Brochmann et al. 2004). Die ursprüngliche arktische Flora wurde während und nach den Eiszeiten stark gemischt und umgestaltet, was auch zu Hybridisierungsprozessen führte (Brochmann et al. 2004). Vor allem bei postglazial entstandenen Arten sind Hybridisierung und Polyploidie, zum Teil polytope Artenentstehung wohl die häufigsten Artbildungsmechanismen (Abbott et al. 2000; Steen et al. 2000; Grundt et al. 2001), indem ein instabiler hybridogener Chromosomensatz durch Polyploidisierung stabilisiert wird. Vor allem die Allopolyploide, jedoch auch Autopolyploide bilden permanent heterozygote Linien (siehe Übersichtsartikel von Stebbins 1984, 1985; Ramsey & Schemske 1998, 2002; Levin 2002). Folglich führen diese Prozesse zur Erhöhung der genetischen Diversität, was für die arktischen Arten zum Überleben von bottleneck-Situationen im Pleistozän oder als grundsätzliche Anpassungsfähigkeit an die ungünstigen arktischen Bedingungen wichtig gewesen sein dürfte. Denkbar ist ebenfalls ein Zusammenhang mit den Lebensformen der Pflanzen in der Arktis, da hier krautige Ausdauernde gegenüber Einjährigen und Gehölzen bei weitem vorherrschen. Stauden weisen aber grundsätzlich sehr häufig Polyploidie auf (Stebbins 1984), so dass das Muster in Abb. 1.2 eher auf dem erhöhten Anteil dieser Lebensform in der Arktis beruht und weniger die Polyploidie als typische Anpassung an arktische Bedingungen nachweist.

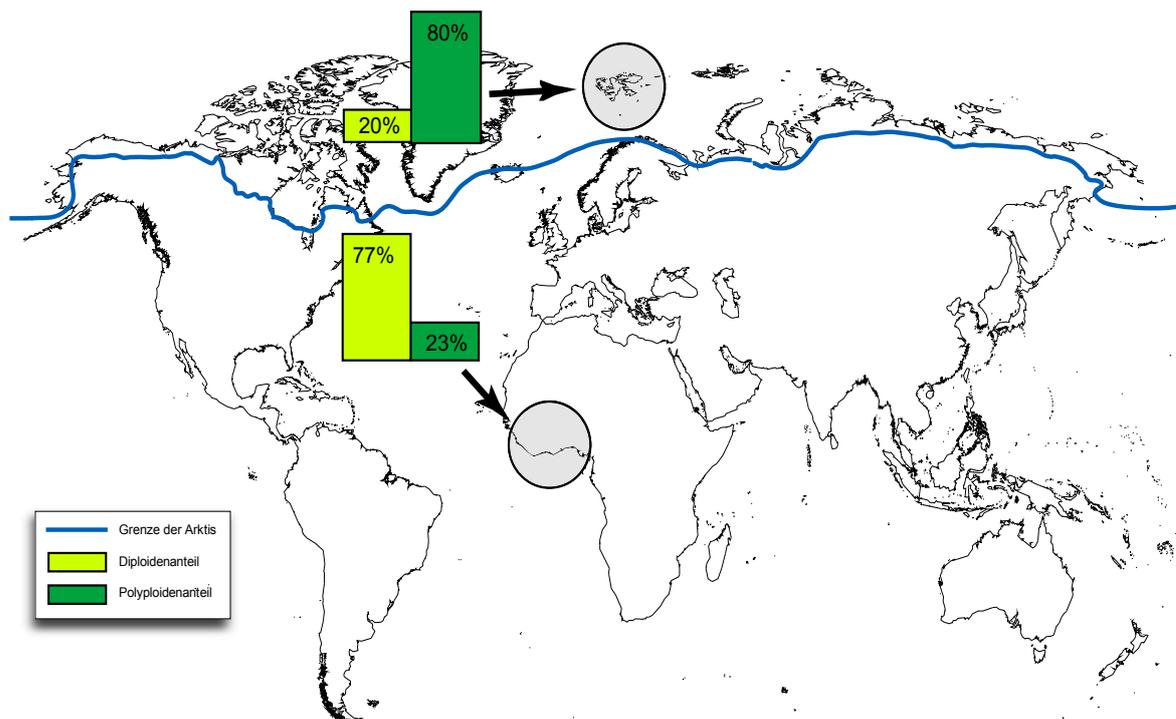


Abb. 1.2. Anteile Polyploider in arktischen und tropischen Floren am Beispiel von Spitzbergen und der Elfenbeinküste (nach Briggs & Walters 1997; verändert).

Die molekulare Phylogenie ließ Rückschlüsse auf die möglichen Anpassungen der arktischen Linien an die arktischen Bedingungen als auch auf die Besiedelung der Arktis durch *Artemisia*-Arten zu. Eine der gestellten Fragestellungen ist dem Besiedlungsprozess der Arktis durch *Artemisia*-Linien gewidmet, der zwei Szenarien folgen kann: (1) Es erfolgte eine einmalige Immigration mit darauffolgender Radiation oder (2) mehrere unabhängige, sich wiederholende Immigrationen führten zur Vielfalt der arktischen Sippen. Tatsächlich konnten mehrere (ca. 13-18) Linien in *Artemisia* nachgewiesen werden, die arktische Arten hervorbrachten. Zudem kam es zu vielen interkontinentalen Ausbreitungsereignissen zwischen Asien und Nordamerika. Die nächste Fragestellung beschäftigt sich mit der geographischen Herkunft sowie den ökologischen Merkmalen der Schwestertaxa arktischer Arten. Die untersuchten morphologischen Veränderungen zeigten Ähnlichkeiten arktischer Arten zu alpinen Pflanzen (Fabbro & Körner 2004) im Sinne eines kleineren Wuchses mit vergrößerten Blütenköpfchen. Dies könnte mit Veränderungen in der Bestäubungsbiologie zusammenhängen. Eine weitere Fragestellung dieser Studie ist der geographischen Verteilung von polyploiden Taxa in *Artemisia* und ihrer Bedeutung in einem phylogenetischen Rahmen gewidmet. Beispielsweise würde der Fall einer wiederholenden Erhöhung der Ploidierate in *Artemisia* bei jeder Besiedlung der arktischen Habitate die Regel der erhöhten Polyploidierate in den arktischen Regionen (s. oben) sehr gut stützen.

1.5 Zeitliche Abfolge der Besiedlung der Arktis durch *Artemisia* L.

Wie bereits oben erwähnt (vgl. Kapitel 1.2), wird die Entstehungszeit der arktischen Habitate auf 5-3 Millionen Jahren datiert (Murray 1995; Abbott & Brochmann 2003). Allerdings ist das Alter einzelner arktischer Sippen (z.B. Arten, Gattungen oder Familien) oder die Zeit der Kolonisation der arktischen Gebiete durch sie bisher nicht bekannt. Fossilfunde sind nur sporadisch vorhanden und oft nicht hinreichend, um eine endgültige Aussage über die Entstehungszeit und den Entstehungsort arktischer Pflanzensippen und Linien zu treffen. Da die Arktis mehreren geologischen und insbesondere klimatischen Veränderungen unterlag (v.a. die quartären Klimaschwankungen), können die Taxa derselben Pflanzengruppe in verschiedenen Gebieten der Arktis aus unterschiedlichen Zeiträumen stammen. Im dritten Abschnitt der Dissertationsschrift sollte anhand der Methoden des „molecular clock dating“ eine Zeitskala für evolutionäre Ereignisse innerhalb der Gattung *Artemisia*, sowie damit temporäre Muster in der Anpassung an arktische Habitate untersucht werden. Genetische Distanzen zwischen den jeweiligen DNA-Sequenzen werden dabei durch die Berechnung der Mutationsrate der Nukleotide bestimmt (Anzahl der Mutationen in einem bestimmten Gen pro eine Zeiteinheit). Die Astknoten werden dabei zumeist mit den Fossildaten kalibriert (vgl. u.a. Renner 2005).

Die im Kapitel 3 aufgezeichneten phylogenetischen Beziehungen der arktischen *Artemisia*-Linien bilden die Grundlage dieser Untersuchung. Die ersten zentralasiatischen Fossilbefunde für *Artemisia* aus dem Ende des Eozäns wurden mit dem Alter ca. 34 Millionen Jahren datiert (Zaklinskaja 1957). Als zweiter Kalibrierungspunkt wurden die ersten amerikanischen Fossilien mit einem Alter von vor ca. 24 Millionen Jahren ausgewählt (Graham 1996).

Von den zahlreichen Methoden zur Berechnung der molekularen Uhr ist bislang keine wissenschaftlich unumstritten (z.B. Ho et al. 2005; Renner 2005). Um die zeitliche Immigration bzw. die Entstehung arktischer *Artemisia*-Linien und damit verbundenen Anpassungen an die arktischen Habitate zu untersuchen, wurden in dieser Arbeit daher vier verschiedene Methoden getestet und miteinander verglichen: (1) simple molecular clock constraint (Swofford 2002), (2) non-parametric rate smoothing (NPRS; Sanderson 1997), (3) penalized likelihood approach (Sanderson 2002, 2006) und (4) uncorrelated lognormal clock model (Drummond et al. 2006).

Folgende Fragen wurden gestellt: (1) Welche sind die ältesten *Artemisia*-Linien? (2) Welches Gebiet in der Arktis beinhaltet die ältesten arktischen Linien und wann sind diese Linien entstanden? (3) Gibt es Korrelationen zwischen dem Alter der Taxa und der Größe ihres Areals in der Arktis? (4) Sind ökologische Präferenzen der Vorfahren arktischer Linien von *Artemisia* wichtig für die Zeit der Kolonisation? (4) Gibt es einen Zusammenhang zwischen der Entstehungszeit und der Morphologie von arktischen Linien?

Die Ergebnisse der vorliegenden Dissertationsschrift sind in folgenden drei Veröffentlichungen in internationalen Fachzeitschriften mit Gutachtersystem publiziert bzw. befinden sich bereits in Druck.

Kapitel 2 (Tkach et al., 2008c. *Organisms, Diversity and Evolution* **8**: 251-266) ist der Untersuchung der Areale und Arealtypen sowie der Diversitätsverteilung der eurasisch-arktischen Arten gewidmet, wodurch einige Aussagen über die floristische Struktur der eurasischen Arktis gewonnen werden konnten. Zwei weiteren Kapitel befassen sich mit der Herkunft der arktischen Pflanzenarten, die anhand der molekular-phylogenetischen Methoden bearbeitet wurde. Mit der Fragestellung, welche typischen evolutionären Muster, die mit der Kolonisation arktischer Habitate korrelieren, in Biogeographie, Morphologie, Karyologie oder in der ökologischen Herkunft der arktischen Linien von *Artemisia* beobachtet werden können, beschäftigt sich das **Kapitel 3** (Tkach et al., 2008a. *Evolution* **62**: 184-198). Die zeitliche Abfolge der Besiedlung arktischer Habitate durch unterschiedliche evolutionäre Linien von *Artemisia* wird im **Kapitel 4** analysiert (Tkach et al., 2008b. *Plant Ecology and Diversity* **1**:161-169).

2 Range size variation and diversity distribution in the vascular plant flora of the Eurasian Arctic

Natalia V. Tkach, Martin Röser, Matthias H. Hoffmann, 2008c. *Organisms, Diversity and Evolution* **8**: 251-266.

Institute of Biology, Department of Geobotany and Botanic Garden, Martin-Luther-University Halle-Wittenberg, Neuenwerk 21, D-06099 Halle, Germany

The distribution ranges of Eurasian arctic vascular plants are studied to identify and characterise significant range types and their distribution along longitudinal and latitudinal gradients, and to analyse the range size distribution of arctic plants. We also address the distribution of plant diversity in the Eurasian Arctic and possible environmental reasons for the patterns observed. Cluster and correlation analyses are conducted on a distribution database established for 1690 vascular plants observed in the Eurasian Arctic. The database records occurrences of the species separately for each of 184 partial areas encompassing almost the entire Holarctic. Highest species numbers of Eurasian arctic plants were observed outside the Arctic, namely in the high mountain ranges of Europe, Siberia and the Far East. Within the Eurasian Arctic, highest species numbers were observed in the European Arctic and Chukotka. The species of the entire Eurasian Arctic could be affiliated with 15 range types. These range types revealed that the Eurasian arctic flora has three major constituents: endemics and sub-endemics, species of three southern high mountain ranges, and widespread species. A principal 'source of origin' contributing to the diversity of the Eurasian arctic flora was not evident. Widespread species are more abundant in the western than in the eastern Eurasian arctic flora, where endemics and sub-endemics prevail. The current climate of the northern hemisphere, not only vegetation history, is identified as an important factor in shaping these patterns.

Key words: biogeography; Eurasia; plant diversity; range types; compositions of floras; taxon recruitment.

3 Parallel evolutionary patterns in multiple lineages of arctic *Artemisia* L. (Asteraceae)

Natalia V. Tkach^{*}, Matthias H. Hoffmann^{*}, Martin Röser^{*}, Alexander A. Korobkov[#], K. Bernhard von Hagen^{*}, 2008a. *Evolution* **62**: 184-198.

^{*}*Institute of Biology, Department of Geobotany and Botanic Garden, Martin-Luther-University Halle-Wittenberg, Neuwerk 21, D-06099 Halle, Germany*

[#]*Komarov Botanic Institute, Prof. Popov Street 2, 197376 Saint-Petersburg, Russian Federation*

Early observers of plant evolution in the Arctic have noted a floristic similarity with temperate alpine regions and a predominance of high ploidy levels. The aim of our study was to survey these and other traits in multiple closely related but independently evolved lineages of *Artemisia*. Our phylogenetic study was based on 133 taxa using 3'-ETS and ITS, and on data on morphology, karyology, distribution, and ecological preferences. We compared Arctic lineages with sister groups and tested whether patterns were significantly different. We found: (1) *Artemisia* has independently adapted to Arctic habitats 13-18 times; (2) There were no ecological preferences of putative progenitors that might determine the colonization success in the Arctic, although most sister groups were centered in steppe habitats; (3) Plant height was distinctly reduced in Arctic lineages; (4) Arctic lineages contained no more polyploids than their respective sister groups or taxa from other habitats; (5) Enlarged flower heads have evolved repeatedly, probably for better pollinator attraction. This strategy could be a substitute for polyploidy, which is typical in other Arctic taxa. Stronger pollinator attraction should result in better outcrossing and higher heterozygosity in the offspring, which is among the main effects of polyploidy.

Key words: Arctic, *Artemisia*, Beringia, intercontinental dispersal, pollination, polyploidy.

4 Temporal patterns of evolution in the Arctic explored in *Artemisia* L. (Asteraceae) lineages of different age

Natalia V. Tkach, Matthias H. Hoffmann, Martin Röser, K. Bernhard von Hagen, 2008b. *Plant Ecology and Diversity* 1: 161-196.

Institute of Biology, Department of Geobotany and Botanic Garden, Martin-Luther-University Halle-Wittenberg, Neuwerk 21, D-06099 Halle, Germany

Received 30.11.2007; final version received 25.06.2008

Background: Current knowledge of early plant evolution in the geologically young Arctic biome mainly rests on rather scarce fossil data dating back to approximately 5 mya.

Aims: Our aim was to provide independent age estimates for the origin of several arctic lineages in the genus *Artemisia* and to assess from which possible source areas plants may have colonized early arctic biomes.

Methods: Age estimates were derived from a Bayesian approach with an uncorrelated lognormal clock and the penalized likelihood method imposed on molecular ETS and ITS data of 139 taxa mainly taken from a previous study. The phylogeny was calibrated with the oldest known fossil of *Artemisia* from approximately 34 mya.

Results: The different methods yielded partly dissimilar results and also correspondence to a second calibration point (first American fossil) was not very strong. Nevertheless, it could be demonstrated that several *Artemisia* lineages were part of the geologically young arctic biome from the beginning of its origin (approximately 5 mya) and at least one arctic group is even older. It was shown that the oldest lineages currently are found in Beringia. An evaluation of ecological requirements showed that the early *Artemisia* stock of the emerging arctic biome might have evolved from steppe and alpine progenitors.

Conclusions: Considerable caution is required when attempting to reconstruct the evolution of arctic *Artemisia* lineages but the results achieved mostly fit to the general fossil record and other traditional theories for the origin of arctic lineages.

Key words: molecular clock, Arctic, *Artemisia*, Tertiary, biogeography.

5 Schlussfolgerung und Ausblick

Die vorliegende Untersuchung liefert einen Überblick über die Diversität und Verteilung der eurasisch-arktischen Pflanzenarten inner- und außerhalb der arktischen Region als auch über die Faktoren, die das heutige Diversitätsmuster begründen. Basierend auf einer molekularen Phylogenie der Gattung *Artemisia* L. enthält sie Aussagen zur Herkunft arktischer Arten sowie deren evolutionäre Veränderungen bei der Kolonisation der Arktis. Viele der einleitend gestellten Fragestellungen konnten geklärt werden, teilweise ergaben sich unerwartete Ergebnisse.

Verteilungsmuster und Arealtypen der eurasisch-arktischen Arten

Besondere Aufmerksamkeit galt der Untersuchung der Diversität der eurasisch-arktischen Arten, ihren Arealtypen und der Analyse der Arealgrößenverteilung („range size distribution“). Einen bedeutenden Teil der Arbeit stellte dabei eine Datenmatrix der Verbreitung von 1690 Arten aus Literaturquellen dar. Die statistischen Auswertungen anhand der Ward-Methode, quadrierten Euklidischen Distanzen, Jaccard- und Dice-Ähnlichkeitsindices ermöglichten Aussagen zu Verwandtschaftsbeziehungen der arktischen Flora sowie zum Verteilungsmuster ihrer Arten und deren Zusammenfassung zu Arealtypen.

Das Murmansk-Gebiet im Westen und die Tschuktschenhalbinsel im Osten der eurasischen Arktis heben sich als artenreichste Gebiete in dieser Region hervor. Die große Fläche zwischen ihnen ist viel artenärmer mit Ausnahme der Flussmündungen von Yenisey und Lena. Das Flusswasser aus dem Süden führt zur Erwärmung des Mesoklimas und dadurch zur Verlängerung der Vegetationsperioden in den angrenzenden Landschaften. Ein intensiver Transport von Diasporen trägt ebenfalls zum Artenreichtum in diesen Gebieten bei.

Zwischen den Diversitätszentren im Westen und Osten bestehen deutliche floristische Unterschiede. Neben dem unstrittigen Einfluss der quartären Vereisungen auf die Zusammensetzung der arktischen Flora erweisen sich hierbei die gegenwärtigen mittleren Sommertemperaturen und die mittlere Sommerniederschlagshöhe als signifikant für die geographische Verbreitung der Arten und Diversitätsverteilung innerhalb der Arktis und inner-arktische Verteilung der Arealgrößen. Die Werte dieser klimatischen Parameter sind im Westen der eurasischen Arktis höher als im Osten und spielten vor allem im Westen offenbar eine wesentliche Rolle bei der Neu-etablierung von Arten nach dem Zurücktreten der quartären Eismassen.

Höchste Diversität der eurasisch-arktischen Arten ist außerhalb der Arktis zu beobachten. Skandinavien und Ural-Gebirge, Südsibirien und Gebirgskämme des Fernen Ostens weisen eine höhere Vielfalt der arktischen Arten als die arktischen Gebiete selbst auf. Trotzdem ist eine Tendenz der Diversitätsabnahme arktischer Arten von Norden nach Süden zu konstatieren. Die hohe Diversität arktischer Arten in Südsibirien beruht auf der Überlappung von Arealen der europäisch-sibirischen und ostasiatisch-sibirischen Arten in diesem Gebiet, was durch die Analyse der Areale und Arealtypen arktischer Arten Eurasiens gezeigt werden konnte.

Unter den 15 nach quadrierten Euklidischen Distanzen errechneten Arealtypen umfasst der Arealtyp von „Arten mit kleinen Arealen“ („Small size ranges“) die meisten der eurasisch-arktischen Arten (301 von 1690 Arten). Folgende floristische Elemente sind in der eurasischen Arktis zu unterscheiden: (1) Häufige Arten in der westeurasischen Arktis und in den Hochgebirgen Europas bilden ein europäisches Diversitätszentrum außerhalb der Arktis. (2) Ostasiatisch verbreitete arktisch-alpine Arten bilden ein Diversitätszentrum in den Sikhote-Alin-Gebirgen des Fernen Ostens. (3) Bergsysteme Südsibiriens, die reich an arktischen Arten sind, werden durch Koexistenz von Arten mit einer westlichen oder einer östlichen Verbreitung und einer geringen Überlappung ihrer Areale in der Arktis charakterisiert. (4) Gemeinsames Vorkommen der Arten mit einer amphi-beringischen oder einer

amphi-atlantischen Verbreitung erklärt die hohe Artenzahl in Alaska gegenüber Tschukotka. Die amphi-atlantischen Arten sind oft in Nordamerika bis Alaska verbreitet, fehlen jedoch auf der gegenüberliegenden Seite der Beringia. (5) Viele Arten der eurasischen Arktis sind weitverbreitet. (6) Eine große Gruppe von Arten hat ein sehr kleines Areal in der Arktis und in den benachbarten Gebieten. Arealtypen reflektieren die Veränderungen in der floristischen Komposition der eurasischen Arktis entlang eines west-östlichen Gradienten; zirkumpolare Arten haben dabei eher eine gleichmäßige Verteilung.

Die zukünftige Vervollständigung der Daten für die arktischen Arten Nordamerikas könnte die floristische Struktur der Arktis besser beleuchten und zu einer neuen Interpretation der Verbreitungsmuster arktischer Arten in Nordamerika und in den nicht-arktischen eurasischen Gebieten führen. Ebenso sollte nach den Ursachen für die Entstehung artenarmer Flächen zwischen den westlichen und östlichen arktischen Diversitätszentren gesucht werden und die an arktischen Pflanzen reichen südsibirischen Gebirgen sollten detaillierter studiert werden.

Besiedlung der Arktis durch die Gattung *Artemisia*

Viele Fragen zur Besiedlung der Arktis durch *Artemisia* L. konnten in dieser Arbeit geklärt werden. Die phylogenetischen Beziehungen ihrer arktischen Linien konnten mithilfe eines Stammbaums von 133 *Artemisia*-Arten (darunter 31 ihrer insgesamt 33 arktischen Arten) anhand zweier Kernmarker (internal und 3'-external transcribed spacer) weitgehend geklärt werden. Die Einbeziehung einer größeren Anzahl von Taxa hat die bisherigen verfügbaren phylogenetischen weitgehend bestätigt, allerdings um die vielfache Datenmenge und v.a. für die arktischen Arten erweitert. Trotz einiger Polytomien im Stammbaum konnten Schwestergruppenvergleiche von arktischen und nicht-arktischen Linien durchgeführt werden. Sie bilden die Basis der folgenden Ergebnisse:

(1) *Besiedlung der arktischen Habitats und interkontinentale Ausbreitung*

Die Besiedlung der Arktis durch *Artemisia* erfolgte durch ca. 13-18 unabhängige phylogenetische Linien. Demzufolge handelte es sich nicht um eine einmalige Immigration mit anschließender Radiation innerhalb der Arktis. Mindestens 17-22 Migrationen von Asien nach Nordamerika und zwei bis vier Rückmigrationen konnten festgestellt werden. Der Austausch erfolgte über die Bering-Landenge, während der Weg über Grönland und Island unwahrscheinlich ist.

(2) *Ökologische Vorbedingungen*

Die arktischen Habitats sind allmählich im späten Tertiär bei der allgemeinen Klimakühlung entstanden, als viele anderen Habitattypen in der Nordhemisphäre bereits existierten. Die meisten Schwestergruppen von arktischen *Artemisia*-Arten (s. str. und s. l.) kommen in Steppenhabitats oder in „hillsides“ vor. Allerdings zeigen die Ergebnisse von drei von der vier χ^2 -Tests, dass auch *Artemisia*-Taxa aus anderen Vegetationstypen oder Habitats (s. Kapitel 3) mit derselben Wahrscheinlichkeit die Arktis besiedeln konnten. Interessanterweise ist das relativ oft beschriebene Muster, dass viele Arten mit den arktisch-alpinen Disjunktionen einen großen Anteil an den arktischen Vertretern haben, bei *Artemisia* nicht nachgewiesen.

(3) *Das karyologische Muster arktischer Artemisia-Arten*

Im Gegensatz zu den Befunden in den anderen Pflanzengruppen enthalten die arktischen *Artemisia*-Linien nicht mehr Polyploide als ihre entsprechenden Schwestergruppen oder Taxa aus nicht-arktischen Habitats. Ob diese Gattung jedoch nur eine interessante Ausnahme darstellt oder ob das Konzept der erhöhten Ploidierate arktischer Pflanzen grundsätzlich revidiert werden muss, bedarf weiterführender Untersuchungen an anderen krautigen ausdauernden Gattungen mit arktischen Vertretern.

(4) Morphologische Veränderungen

Als morphologische Merkmale wurden Pflanzengröße und Durchmesser der Blütenköpfe ausgewählt, da nur für diese Merkmale eine hinreichend vollständige Datenmatrix erstellt werden konnte. Kleinerer Wuchs und gleichzeitig vergrößerte Köpfchen arktischer Linien von *Artemisia* im Vergleich zu ihren entsprechenden Schwestergruppen war eindeutig nachweisbar. Die vergrößerten Blütenköpfchen dieser Pflanzen führen wahrscheinlich zu einer erhöhten Attraktivität für tierische Bestäuber, was auch für Arten alpiner Vegetationszonen vermutet wird. Dies könnte ein Zeichen für den Übergang von Wind- zu Insektenbestäubung oder zu einem gemischten Bestäubungssystem sein, allerdings ist für die meisten Arten von *Artemisia* nicht bekannt, ob sie wind- oder insektenbestäubt sind. Sofern die Vergrößerung der Blütenköpfchen bei arktischen Arten von *Artemisia* im Zusammenhang mit Tierbestäubung und erhöhtem outcrossing steht, könnte es sich um eine „morphologische Strategie“ anstelle von Polyploidie handeln, die ebenfalls zur Erhöhung des Heterozygotiegrades führt.

(5) Zeitliche Abfolge der Besiedlung der arktischen Habitate durch *Artemisia*

Für die Abschätzung der zeitlichen Abfolge der Besiedlung der Arktis mit *Artemisia* wurden verschiedene Datierungsmethoden durch „molecular clock dating“ auf dem phylogenetischen Hintergrund verwendet. Der Astknoten der Gattungsabzweigung wurde mit den ältesten bekannten Fossilien von *Artemisia* (vor ca. 34. Millionen Jahren) kalibriert. Trotz einiger Unterschiede hinsichtlich der Ergebnisse zwischen den einzelnen Methoden entspricht die Etablierungszeit der meisten arktischen Linien von *Artemisia* ungefähr der Bildungszeit der arktischen Flora. Die älteste arktische Gruppe (ca. 11 Millionen Jahre) kommt in der Beringia vor. Allerdings kann sie auch jünger als ausgerechnet sein, aufgrund dessen, dass die eigentliche nicht-arktische Schwestergruppe ausgestorben oder nicht mitanalysiert wurde. Von der anderen Seite kann es ein Zeichen dafür sein, dass die arktischen Biome älter sind, als es mit den Fossilien gezeigt wurde. Innerhalb der arktischen Gruppen von *Artemisia* zeigt sich eine Tendenz zunehmender Pflanzengröße von den älteren hin zu den jüngeren Linien. Die Ursachen dafür sind derzeit noch unklar, bieten jedoch den Ansatzpunkt für weiterführende Untersuchungen, um z.B. herauszufinden, ob es durch eine höhere Zahl von populationsgenetischen „bottleneck“-Ereignissen in den älteren Linien zu einem Verlust phänotypischer Plastizität gegenüber den jüngeren gekommen sein könnte.

In biogeographischer Hinsicht bietet die vorliegende Dissertationsschrift neue Ansätze zur Untersuchung von Besiedlungen arktischer Habitate. Wie in der Einleitung angedeutet, wurde zum Vergleich mit *Artemisia* auch *Ranunculus* als weitere, in der Arktis sehr artenreich vertretene Gattung untersucht. Obwohl die Entstehung arktischer Linien von *Ranunculus* nicht Gegenstand dieser Dissertationsschrift ist, zeigen die bisherigen Auswertungen eine andere Geschichte der arktischen Linien als *Artemisia*. Es scheint bei der Besiedlung der Arktis (1) nicht zu auffälligen morphologischen Veränderungen der Pflanzen gekommen zu sein; die besiedelten Habitate in der Arktis (2) stimmen mit jenen in den außerarktischen Gebieten viel besser überein; und arktische *Ranunculus*-Taxa haben (3) dieselbe Ploidiestufe wie ihre jeweiligen nicht-arktischen Schwestergruppen, im Gegensatz zu *Artemisia*, deren arktische Linien lediglich keine verstärkte Tendenz zur Polyploidisierung gegenüber ihren jeweiligen Schwestergruppen zeigten. In der Besiedlung arktischer Habitate gibt es offenbar stark unterschiedliche zeitliche und biogeographische Muster, zu deren Verständnis phylogenetische Untersuchungen für weitere Gattungen mit arktischen Vertretern beitragen sollten.

6 Literaturverzeichnis

- Abbott, R.J., Brochmann, C., 2003: History and evolution of the arctic flora: in the footsteps of Eric Hultén. *Molec. Ecol.* **12**: 299-313.
- Abbott, R.J., Smith, L.C., Mine, R.I., Crawford, R.M.M., Wolff, K., Balfour, J., 2000: Molecular analysis of plant migration and refugia in the Arctic. *Science* **289**: 1343-1346.
- Allen, J.A., 1877: The influence of physical conditions in the genesis of species. *Radical Review* **1**: 108-140.
- Allen, A.P., Gillooly, J.F., Savage, V.M., Brown, J.H., 2006: Kinetic effects of temperature on rates of genetic divergence and speciation. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **103**: 9130-9135.
- Alsos, I.G., Engelskjøn, T., Gielly, L., Taberlet, P., Brochmann, C., 2005: Impact of ice ages on circumpolar molecular diversity: insights from an ecological key species. *Molec. Ecol.* **14**: 2739-2753.
- Alsos, I.G., Eidesen, P.B., Ehrich, D., Skrede, I., Westergaard, K., Jacobsen, G.H., Landvik, J.Y., Taberlet, P., Brochmann, C., 2007: Frequent long-distance plant colonization in the changing Arctic. *Science* **316**: 1606-1609.
- Bergmann, C., 1847: Über die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Tiere zu ihrer Größe. *Göttinger Studien* **3**: 595-708.
- Briggs, D., Walters, S.M., 1997: *Plant variation and evolution*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Brochmann, C., Brysting, A.K., Alsos, I.G., Borgen, L., Grundt, H.H., Scheen, A.-C., Elven, R., 2004: Polyploidy in arctic plants. *Biol. J. Linn. Soc.* **82**: 521-536.
- Brochmann, C., Gabrielsen, T.M., Nordal, I., Landvik, J.Y., Elven, R., 2003: Glacial survival or *tabula rasa*? The history of North Atlantic biota revisited. *Taxon* **52**: 471-450.
- Bronken, P., Taberlet, P., Gielly, L., Brochmann, C., 2001: Chloroplast and nuclear DNA variation on a circumpolar scale: migration history of the clonal *Saxifraga cernua*. *Bauhinia* **15**: 75.
- Comes, H.P., Kadereit, J.W., 1998: The effect of Quaternary climatic changes on plant distribution and evolution. *Trends Pl. Sci.* **3**: 432-438.
- Drummond, A.J., Ho, S.Y.W., Phillips, M.J., Rambaut, A., 2006: Relaxed phylogenetics and dating with confidence. *PLoS Biology* **4**: e88.
- Eidesen, B.P., Alsos, I.G., Popp, M., Sternsrud, Ø., Suda, J., Brochmann, C., 2007: Nuclear vs. plastid data: complex Pleistocene history of circumpolar key species. *Molec. Ecol.* **16**: 3902-3925.
- Elvebakk, A., Elven, R., Razzhivin, V.Yu., 1999: Delimitation, zonal and sectorial subdivision of the Arctic for the Panarctic Flora Project. *Skr. Norske Vidensk.-Akad. Oslo. I. Matemat.-Naturvid. Kl., Ny Ser.* **38**: 375-386.
- Elvebakk, A., 2001: Definition of the Arctic for the CAFF Flora Group. Pp. 17-25 *in*: Talbot, S.S., Murray, D.F. (eds.). *Proceedings of the first International Conservation of arctic flora and fauna (CAFF) Flora group workshop*.
- Elven, R., Murray, D.F., Razzhivin, V.Yu., Yurtsev, B.A. (eds.), 2003: *Checklist of the Panarctic Flora (PAF). Vascular plants. Final draft version*. University of Oslo, Oslo.
- Fabbro, T., Körner, C., 2004: Altitudinal differences in flower traits and reproductive allocation. *Flora* **199**: 70-81.

- Frenzel, B., Pécsi, M., Velichko, A.A., 1992: Atlas of paleoclimates and paleoenvironments of the northern hemisphere. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- Gaston, K.J., 2000: Global patterns in biodiversity. *Nature* **405**: 220-227.
- Graham, A., 1996: A contribution to the geological history of the Compositae. Pp. 123-140 *in*: Hind, D.J.N., Beentje, H. (eds.). Proceedings of the Kew International Compositae Conference 1994. Royal Botanic Gardens, Kew, London.
- Grundt, H.H., Borgen, L. Elven, R., Brochmann, C., 2001: Quaternary history of the circumpolar *Draba lactea* complex. *Bauhinia* **15**: 79.
- Grundt, H.H., Kjølner, S., Borgen, L., Riesenberg, L.H., Brochmann, C., 2006: High biological species in the arctic flora. *PNAS* **103**: 972-975.
- Hagerup, O., 1932: Über Polyploidie in Beziehung zu Klima, Ökologie und Phylogenie. *Hereditas* (Lund) **16**: 19-40.
- Hedberg, O., 1992: Taxonomic differentiation in *Saxifraga hirculus* L. (Saxifragaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* **109**: 377-393.
- Ho, S.Y.W., Phillips, M.J., Drummond, A.J., Cooper, A., 2005: Accuracy of rate estimation using relaxed-clock models with a critical focus on the early metazoan radiation. *Molec. Biol. Evol.* **22**: 1355-1363.
- Hultén, E., 1937: Outline of the history of Arctic and boreal biota during the Quaternary period. Bokförlags Aktiebolaget Thule, Stockholm.
- Hultén, E., 1958: The amphi-Atlantic plants and their phytogeographical connections. *Kungl. Svenska Vetenskapsakad. Handlingar, Fjärde Ser.* **7**: 1-340.
- Johnson, A.W., Packer, J.G., 1965: Polyploidy and environment in arctic Alaska. *Science* **148**: 237-239.
- Körner, C., 2002: Die Vegetation der Erde. Pp. 1003-1043 *in*: Sitte, P., Weiler, E.W., Kadereit, J.W., Bresinski, A., Körner, C. *Lehrbuch der Botanik für Hochschulen*. Spektrum Akademischer Verlag GmbH, Heidelberg, Berlin.
- Kutzbach, J.E., Guetter, P.J., Behling, P.J., Selin, R., 1993: Simulated climate changes: Results of the COHMAP climate-model experiment. Pp. 24-93 *in*: Wright, H.E. Jr., Kutzbach, J.E., Webb, T. III, Ruddiman, W.F., Street-Perrott, F.A., Bartlein, P.J. (eds.). *Global climates since the Last Glacial Maximum*. University of Minnesota Press, Minneapolis, London.
- Levin, D.A., 2002: *The role of chromosomal change in plant evolution*. Oxford University Press, New York.
- Mai, D.H., 1995: *Tertiäre Vegetationsgeschichte Europas*. Gustav Fischer-Verlag, Jena.
- Matthews, J.V., Ovenden, L.E., 1990: Late Tertiary plant macrofossils from localities in arctic/subarctic North America: a review of the data. *Arctic* **43**: 364-392.
- Matveyeva, N.V., 1994: Floristic classification and ecology of tundra vegetation of the Taymyr Peninsula, northern Siberia. *J. Veg. Sci.* **5**: 813-828.
- McGraw, J.B., 1995: Patterns and causes of genetic diversity in arctic plants. Pp. 33-43 *in*: Chapin, S.S., Körner, C. (eds.). *Arctic and alpine biodiversity: Patterns, causes, and ecosystem consequences*. Ecological Studies. Vol. 113. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.

- Murray, D.F., 1995: Causes of arctic plant diversity: origin and evolution. Pp. 21-32 *in*: Chapin, S.S., Körner, C. (eds.). Arctic and alpine biodiversity: Patterns, causes, and ecosystem consequences. Ecological Studies. Vol. 113. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- Murray, D.F., 1997: Regional and local vascular plant diversity in the Arctic. *Opera Bot.* **132**: 9-18.
- Ramsey, J., Schemske, D.W., 1998: Pathways, mechanisms, and rates of polyploid formations in flowering plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **29**: 467-501.
- Ramsey, J., Schemske, D.W., 2002: Neopolyploidy in flowering plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **33**: 598-639.
- Renner, S.S., 2005: Relaxed molecular clocks for dating historical plant dispersal events. *Trends Pl. Sci.* **10**: 550-558.
- Sanderson, M.J., 1997: A nonparametric approach to estimating divergence times in the absence of rate constancy. *Molec. Biol. Evol.* **14**: 1218-1231.
- Sanderson, M.J., 2002: Estimating absolute rates of molecular evolution and divergence times: a penalized likelihood approach. *Molec. Biol. Evol.* **19**: 101-109.
- Sanderson, M.J., 2006: r8s version 1.71 - analysis of rates of evolution. Computer program and manual. MacOS X executable distributed by the author.
- Schönswetter, P., Paun, O., Tribsch, A., Nikfeld, H., 2003: Out of the Alps: colonization of the Arctic by East Alpine populations of *Ranunculus glacialis* (Ranunculaceae). *Molec. Ecol.* **12**: 3371-3381.
- Schönswetter, P., Popp, M., Brochmann, C., 2006: Rare arctic-alpine plants of the European Alps have different immigration histories: the snow bed species *Minuartia biflora* and *Ranunculus pygmaeus*. *Molec. Ecol.* **15**: 709-720.
- Sekretareva, N.A., 2004: Sosudistye rasteniya rossiyskoy Arktiki i sopredelennykh territoriy. (Vascular plants of Russian Arctic and adjacent territories). Tovarischestvo nauchnykh izdaniy KMK, Moscow.
- Stäblein, G., 1992: Polargebiete. P. 214 *in*: Dierke Weltatlas. Westermann Schulbuchverlag GmbH, Braunschweig.
- Stebbins, G.L., 1984: Polyploidy and the distribution of the arctic-alpine flora - new evidence and a new approach. *Bot. Helv.* **94**: 1-13.
- Stebbins, G.L., 1985: Polyploidy, hybridization, and the invasion of new habitats. *Ann. Missouri Bot. Gard.* **72**: 824-832.
- Steen, S.W., Gielly, L., Taberlet, P., Brochmann, C., 2000: Same parental species, but different taxa: molecular evidence for hybrid origins of the rare *Saxifraga opdalensis* and *S. svalbardensis* (Saxifragaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* **132**: 153-164.
- Swofford, D.L., 2002: PAUP*. Phylogenetic analysis using parsimony (*and other methods). Version 4. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Tkach, N.V., Hoffmann, M.H., Röser, M., Korobkov, A.A., Hagen, K.B. von, 2008a: Parallel evolutionary patterns in multiple lineages of arctic *Artemisia* L. (Asteraceae). *Evolution* **62**: 184-198.
- Tkach, N.V., Hoffmann, M.H., Röser, M., Hagen, K.B. von, 2008b: Temporal patterns of evolution in the Arctic explored in *Artemisia* L. (Asteraceae) lineages of different age. *Plant Ecol. Divers.* **1**: 161-169.

- Tkach, N.V., Röser, M., Hoffmann, M.H., 2008c: Range size variation and diversity distribution in the vascular plant flora of the Eurasian Arctic. *Org. Divers. Evol.* **8**:251-266.
- Tolmachev, A.I., 1960: Der autochthone Grundstock der arktischen Flora und ihre Beziehungen zu den Hochgebirgsflora Nord- und Zentralasiens. *Bot. Tidsskr.* **55**: 269-276.
- Tolmachev, A.I. (ed.), 1960-1987: *Arkticheskaya Flora SSSR*, vols. 1 (1960), 4 (1964), Izdatelstvo Akademii Nauk, Moscow, Leningrad; vols. 2 (1964), 3 (1966), 5 (1966), Nauka, Moscow, Leningrad; vols. 6 (1971), 7 (1975), 8-1 (1980), 8-2 (1983), 9-1 (1984), 9-2 (1986), 10 (1987), Nauka, Leningrad.
- Vallès, J., Torrell, M., Garnatje, T., Garcia-Jacas, N., Vilatersana, R., Susanna, A., 2003: The genus *Artemisia* and its allies: Phylogeny of the subtribe Artemisiinae (Asteraceae, Anthemideae) based on nucleotide sequences of nuclear ribosomal DNA internal transcribed spacers (ITS). *Pl. Biol.* **5**: 274-284.
- Wang, W.-M., 2004: On the origin and development of *Artemisia* (Asteraceae) in the geological past. *Bot. J. Linn. Soc.* **145**: 331-336.
- Watson, L.E., Bates, P.L., Evans, T.M., Unwin, M.M., Estes, J.R., 2002: Molecular phylogeny of subtribe Artemisiinae (Asteraceae), including *Artemisia* and its allied and segregate genera. *B. M. C. Evol. Biol.* **2**: 17.
- Weber, W.A., 1965: Plant geography in the southern Rocky Mountains. Pp. 453-468 *in*: Wright, H.E., Frey, D.G. (eds.). *The Quaternary of the United States*. Princeton University Press, Princeton.
- Weir, J.T., Schluter, D., 2007: The latitudinal gradient in recent speciation and extinction rates of birds and mammals. *Science* **315**: 1574-1576.
- Young, S.B., 1971: The vascular flora of Saint Lawrence Island, with special reference to floristic zonation in the arctic regions. *Contr. Gray Herb.* **201**: 11-115.
- Yurtsev, B.A., 1962: On the floristic relations between the steppes of Siberia and the prairies of North America. *Bot. Zhurn.* **47**: 319-336.
- Yurtsev, B.A., 1994: Floristic division of the Arctic. *J. Veg. Sci.* **5**: 765-776.
- Yurtsev, B.A., Katenin, A.E., Koroleva, T.M., Kucherov, I.B., Petrovsky, I.B., Rebristaya, O.V., Sekretareva, N.A., Khitun, O.V., Khodachek, E.A., 2001: An attempt of a biodiversity monitoring network creation in the Asian Arctic at the level of local flora: zonal trends. *Bot. Zhurn.* **86**: 1-27.
- Yurtsev, B.A., Zverev, A.A., Katenin, A.E., Koroleva, T.M., Kucherov, I.B., Petrovsky, I.B., Rebristaya, O.V., Sekretareva, N.A., Khitun, O.V., Khodachek, E.A., 2002: Gradients in taxonomical parameters of local and regional floras in the Asian Arctic (related to biodiversity monitoring site networks). *Bot. Zhurn.* **87**: 1-28.
- Zaklinskaja, E.D., 1957: Stratigraphical significance of gymnosperm pollen in Pavloda Preertahar and northern Prearalea in Cenozoic sediments. *Trudy Inst. Geol. Nauk Akad. Nauk S.S.S.R.* **6**: 1-220.

7 Referenzen

7.1 Publikationsliste

Publikationen in Fachzeitschriften

Tkach, N.V., Menshakova, M.Yu., 2007: Adventivnyj komponent vo flore Pervomajnskogo okruga goroda Murmanska. Pp.149-152 *in*: Vdovin, Yu.I. (Ed.) Goroda Rossii: Problemy stroitelstva, inzhenernogo obespechenia, blagoustrojstva i ekologii. Conference Proceeding. RIO PGSHA, Pensa.

Tkach, N.V., Hoffmann, M.H., Röser, M., Korobkov, A.A., Hagen, K.B. von, 2008a: Parallel evolutionary patterns in multiple lineages of arctic *Artemisia* L. (Asteraceae). *Evolution* **62**: 184-198.

Tkach, N.V., Hoffmann, M.H., Röser, M., Hagen, K.B. von, 2008b: Temporal patterns of evolution in the Arctic explored in *Artemisia* L. (Asteraceae) lineages of different age. *Plant Ecol. Divers.* **1**: 161-169.

Tkach, N.V., Röser, M., Hoffmann, M.H., 2008c: Range size variation and diversity distribution in the vascular plant flora of the Eurasian Arctic. *Org. Divers. Evol.* **8**:251-266.

Vorträge auf nationalen und internationalen Tagungen:

Tkach, N.V., Röser, M., Hoffmann, M.H., Hagen, K.B. von, 2006: Phylogenetic and biogeographic research in the genus *Artemisia* L.; The 5. international Conference „The problems of botany in South Siberia and Mongolia“. 21.-23. November 2006, Barnaul, Russland.

Tkach, N.V., Röser, M., Hoffmann, M.H., Hagen, K.B. von, 2007: Plant evolution in the Arctic: Hypotheses testing in multiple lineages of *Artemisia* L.; 9. Jahrestagung der Gesellschaft für Biologische Systematik. 20.-23. Februar 2007, Wien, Österreich.

Tkach, N.V., Hoffmann, M.H., Röser, M., Hagen, K.B. von, 2007: Tracing the origins and evolution of the arctic flora: multiple lineages of *Artemisia* L. (Asteraceae); Botanikertagung der Deutschen botanischen Gesellschaft. 03.-07. September 2007, Hamburg, Deutschland.

Hagen, K.B. von, Tkach, N.V., Hoffmann M.H., Röser, M., Korobkov, A.A., 2007: Parallel evolutionary patterns in multiple lineages of arctic *Artemisia* L. (Asteraceae); Botanical Society of Scotland Symposium: History, Evolution and Future of Arctic and Alpine Flora. 25.-27. Juni 2007, St. Andrews, Scotland, Great Britain.

Poster auf nationalen und internationalen Tagungen:

Tkach, N.V., Röser, M., Hagen, K.B. von, Hoffmann, M.H., 2006: Tracing the origins of arctic *Artemisia* L.; Systematics and Evolution of the Compositae: TICA Symposium. 03.-10. Juli 2006, Barcelona, Spain.

Tkach, N.V., Röser, M., Hagen, K.B. von, Hoffmann, M.H., 2006: Tracing the origins of arctic *Artemisia* L.; Botanical Society of America - Botany 2006. 28. Juli - 2. August 2006, California State University, Chico, USA.

Tkach, N.V., Röser, M., Hagen, K.B. von, Hoffmann M.H., 2006: Tracing the origins of arctic *Artemisia* L.; The 17th International Symposium on Biodiversity and Evolutionary Biology of the German Botanical Society. 24.-28. September 2006, Bonn, Deutschland.

Tkach, N.V., Hörandl, E., Hoffmann, M.H., Röser, M., Hagen, K.B. von, 2008: Principles of plant evolution in the Arctic: A comparison of *Artemisia* L. and *Ranunculus* L.; Systematics 2008. 07.-11. April 2008, Göttingen, Deutschland.

7.2 Erklärung über den persönlichen Anteil an den Publikationen

Weil es hier um eine kumulative Dissertationsschrift handelt, ist im Folgenden mein Eigenanteil an den Einzelpublikationen aufgelistet:

Kapitel 2. Tkach, N.V., Röser, M., Hoffmann, M.H., 2008c: Range size variation and diversity distribution in the vascular plant flora of the Eurasian Arctic. *Org. Divers. Evol.* **8**:251-266.

Datenerfassung:

- **Eigener Anteil:** Erstellen der Matrix an Verbreitungsdaten für 1690 arktische Arten in 184 Gebieten der Holarktis; Auswertung der Literaturangaben aus den Florenwerken, Datenbankrecherche
- GIS-basierte Erfassung der Klimadaten gemeinsam mit M.H. Hoffmann

Datenauswertung:

- **Eigener Anteil:** Erstellen der Diversitätskarten, Arealtypen-Analyse, Interpretation der Daten
- Statistische Auswertungen und Korrelationsanalysen mit Unterstützung durch M.H. Hoffmann

Schriftliche Umsetzung:

- **Eigener Anteil:** Schreiben des Manuskripts in deutscher Sprache, Anfertigung der Abbildungen
- Endgültige englische Ausführung in Zusammenarbeit mit M.H. Hoffmann, Korrekturen durch M. Röser

Kapitel 3. Tkach, N.V., Hoffmann, M.H., Röser, M., Korobkov, A.A., Hagen, K.B von, 2008a: Parallel evolutionary patterns in multiple lineages of arctic *Artemisia* L. (Asteraceae). *Evolution* **62**: 184-198.

Datenerfassung:

- **Eigener Anteil:** Nach Testen vieler gängiger und bekannter plastidärer und nukleärer Marker Durchführung aller molekularen Laborarbeiten für 133 Taxa anhand von zwei Kern-DNA Abschnitten (DNA-Extraktion, Primer-Entwicklung, Anpassen der PCR-Protokolle, DNA-Sequenzierung, Alignierung, phylogenetische Auswertung), Forschungsaufenthalt in St.-Petersburg zur Bestimmung unklarer Arten (A.A. Korobkov), Erfassung von Verbreitung, morphologischen, karyologischen und standörtlichen Daten für alle untersuchten Taxa
- Primer-design und Hilfe beim Beheben der Sequenzierungsprobleme durch K.B. von Hagen

Datenauswertung:

- **Eigener Anteil:** Phylogenetische Sequenz-Auswertungen anhand unterschiedlicher Methoden, u.a. „maximum parsimony“ und Bayesische Statistik, Vergleich zwischen Sequenzierungsergebnissen und nicht-molekularen Daten, Interpretation der Daten
- Durchführung der Korrelationsanalyse zusammen mit M.H. Hoffmann, Schwestergruppenvergleiche zusammen mit K.B. von Hagen

Schriftliche Umsetzung:

- **Eigener Anteil:** Englischer Entwurf des Manuskripts, Anfertigung der Abbildungen
- Korrekturen des Manuskripts durch die Co-Autoren

Kapitel 4. Tkach, N.V., Hoffmann, M.H., Röser, M., Hagen, K.B. von, 2008b: Temporal patterns of evolution in the Arctic explored in *Artemisia* L. (Asteraceae) lineages of different age. *Plant Ecol. Divers.* **1**: 161-169.

Datenerfassung:

- **Eigener Anteil:** Recherche zu Fossildaten über *Artemisia* + Verwandte und Auswertung ihrer relevanten Merkmale, Erfassung weiterer morphologischer und ultrastruktureller Daten und Verbreitungsangaben

Datenauswertung:

- **Eigener Anteil:** Konstruktion der Stammbäume mit verschiedenen Methoden der „molekularen Uhr“, Testen unterschiedlicher Kalibrierungsmöglichkeiten, Durchführung von Schwestergruppenvergleichen, Interpretation der Ergebnisse
- Unterstützung in der Daten-Auswertung mithilfe des Programms r8s (Sanderson 2002, 2006) durch K.B. von Hagen, bei der Regressionsanalyse durch M.H. Hoffmann

Schriftliche Umsetzung:

- **Eigener Anteil:** Vollständiges englisches Manuskript
- Korrekturen durch die Co-Autoren

Status der Co-Autoren:

Prof. Dr. Martin Röser	Institut für Biologie, Geobotanik und Botanischer Garten, Martin-Luter-Universität Halle-Wittenberg
Dr. K. Bernhard von Hagen	Institut für Biologie, Geobotanik und Botanischer Garten, Martin-Luter-Universität Halle-Wittenberg
Dr. Matthias H. Hoffmann	Kustos der Botanischen Gartens, Institut für Biologie, Geobotanik und Botanischer Garten, Martin-Luter-Universität Halle-Wittenberg
Dr. Alexander A. Korobkov	Komarov Botanisches Institut, Prof. Popov Street 2, 197376 Sankt-Petersburg, Russland

7.3 Eigenständigkeitserklärung

Hiermit erkläre ich, dass diese Arbeit bisher weder der Naturwissenschaftlichen Fakultät I 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.

Ich erkläre, dass ich meine Arbeit selbständig und ohne fremde Hilfe verfasst, andere als die von mir angegebenen Quellen und Hilfsmittel nicht benutzt und die den benutzten Werken wörtlich oder inhaltlich entnommenen Stellen als solche kenntlich gemacht habe.

Halle (Saale),

Natalia Tkach

7.4 Lebenslauf

Name: Tkach, Natalia Valerjevna

Ткач Наталья Валерьевна

Geburtsdatum: 14.07.1981, Murmansk (Russland)

Staatsangehörigkeit: Russland

Schulbildung:

ab 1988 Allgemeinbildende Schule № 39, Murmansk (Russland)

ab 1994 Polytechnisches Lyzeum, Murmansk (Russland)

1996 Realschulabschluss mit Note 1,5 (Аттестат о среднем образовании, средний балл 4,5)

1998 Hochschulreife entspricht dem Abitur mit Note 1,2 (Аттестат о (среднем) полном общем образовании, средний балл 4,8)

Hochschulbildung:

1998-2003 Lehramtstudium Deutsch als Fremdsprache, Biologie (Hauptfächer) und Geographie (Nebenfach) an Gymnasien
Staatliche pädagogische Universität Murmansk (Russland)

06.2003 Abschluss als Diplom-Lehrer für Deutsch als Fremdsprache, für Biologie und Geographie mit Note 1,0
Thema der Diplomarbeit im HF Biologie: „Flora der Gefäßpflanzen des Pervomayskiy Bezirks der Stadt Murmansk“

08.2001 Stipendium des Deutschen Akademischen Austauschdienst (DAAD).
Fachsprachkurs Deutsch „Technik und Naturwissenschaften“ in Lutherstadt Wittenberg, Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg

08.-09.2004 Sprachkurs in Deutsch-Institut Berlin (did) mit anschließendem TestDaF.
(Das Testergebnis mit der Niveaustufe 5 in allen vier Teilprüfungen entspricht dem „Deutschen Sprachdiplom Stufe II der Kultusministerkonferenz“.)

seit 10.2004 Wissenschaftliche Mitarbeiterin und Promotionskandidatin an der MLU Halle-Wittenberg, Institut für Biologie, Geobotanik und Botanischer Garten
Förderung durch ein Promotionsstipendium des DAAD

Titel der Dissertation: „Biogeographische und evolutionäre Muster der arktischen Flora“