

Biogeographie und Ökologie von *Arabidopsis thaliana*

Habilitationsschrift

zur Erlangung des akademischen Grades

Dr. rer. nat. habil.

vorgelegt der

Naturwissenschaftlichen Fakultät I – Biowissenschaften

der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg

von

Herrn Dr. rer. nat. Matthias H. Hoffmann

Geb. am 08.09.1967 in Dresden

Gutachter / in

1. Prof. Dr. Arnd G. Heyer, Stuttgart
2. Prof. Dr. Maarten Koornneef, Köln
3. Prof. Dr. Martin Röser, Halle

Halle (Saale), den 03. November 2010

Inhaltsverzeichnis

| | |
|--|-----------|
| Liste der für diese Habilitationsschrift relevanten Publikationen und eigener Anteil | 3 |
| 1. Einleitung und Organisation der Arbeit | 4 |
| 2. Die Gattung <i>Arabidopsis</i> | 6 |
| 2.1 Verwandtschaftliche Beziehungen von <i>Arabidopsis</i> in der Familie Brassicaceae | 6 |
| 2.2 Evolution der klimatischen Nische von <i>Arabidopsis</i> | 9 |
| 3. <i>Arabidopsis thaliana</i> | 12 |
| 3.1 Das Areal von <i>A. thaliana</i> und arealbegrenzende Faktoren | 14 |
| 3.2 Phylogeographie und genetische Diversität von <i>A. thaliana</i> | 17 |
| 3.3 Blütenbesucher und Häufigkeiten des Blütenbesuches | 22 |
| 3.4 Temperatureinfluss auf die Entwicklung von Akzessionen aus dem gesamten Areal | 28 |
| 3.5 Maternale Effekte bei der Samenkeimung | 52 |
| 4. Literatur | 57 |
| 5. Zusammenfassung | 65 |
| 6. Danksagung | 66 |
| 7. Anhänge | 67 |
| Anhang 1 Hoffmann, M. H. (2005): Evolution of the realized climatic niche in the genus <i>Arabidopsis</i> (Brassicaceae). <i>Evolution</i> 59(7): 1425-1436. | |
| Anhang 2 Hoffmann, M. H. (2002): Biogeography of <i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh. (Brassicaceae). <i>Journal of Biogeography</i> 29: 125-134. | |
| Anhang 3 Hoffmann, M. H., Glaß, A. S., Tomiuk, J., Schmuths, H., Fritsch, R. M., Bachmann, K. (2003): Analysis of molecular data of <i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh. (Brassicaceae) with Geographical Information Systems (GIS). <i>Molecular Ecology</i> 12: 1007-1019. | |
| Anhang 4 Schmuths, H., Hoffmann, M. H., Bachmann, K. (2004): Geographic distribution and recombination of genomic fragments on the short arm of chromosome 2 of <i>Arabidopsis thaliana</i> . <i>Plant Biology</i> 6: 128-139. | |
| Anhang 5 Schmid, K. J., Törjék, O., Meyer, R., Schmuths, H., Hoffmann, M. H., Altmann, T. (2006): Evidence for a large-scale population structure of <i>Arabidopsis thaliana</i> from genome-wide single nucleotide polymorphism markers. <i>Theoretical and Applied Genetics</i> 112: 1104-1114. | |
| Anhang 6 Hoffmann, M. H., Bremer, M., Schneider, K., Burger, F., Stolle, E., Moritz, G. (2003): Flower visitors in a natural population of <i>Arabidopsis thaliana</i> . <i>Plant Biology</i> 5: 491-494. | |
| Anhang 7 Hoffmann, M. H., Tomiuk, J., Schmuths, H., Koch, C., Bachmann, K. (2005): Phenological and morphological responses to different temperature treatments differ among a world-wide sample of accessions of <i>Arabidopsis thaliana</i> . <i>Acta Oecologica</i> 28: 181-187. | |
| Anhang 8 Schmuths, H., Bachmann, K., Weber, W. E., Horres, R., Hoffmann, M. H. (2006): Effects of preconditioning and temperature during germination of 73 natural accessions of <i>Arabidopsis thaliana</i> . <i>Ann. Bot.</i> 97: 623-634. | |

Liste der für diese Habilitationsschrift relevanten Publikationen und eigener Anteil

Kapitel 2.2 Evolution der klimatischen Nische von *Arabidopsis*

Hoffmann, M. H. (2005): Evolution of the realized climatic niche in the genus *Arabidopsis* (Brassicaceae). *Evolution* **59**(7): 1425-1436.

Kapitel 3.1 Das Areal von *A. thaliana* und arealbegrenzende Faktoren

Hoffmann, M. H. (2002) Biogeography of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. (Brassicaceae). *Journal of Biogeography* **29**: 125-134.

Kapitel 3.2 Phylogeographie und genetische Diversität von *A. thaliana*

Hoffmann, M. H., Glaß, A. S., Tomiuk, J., Schmuths, H., Fritsch, R. M., Bachmann, K. (2003): Analysis of molecular data of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. (Brassicaceae) with Geographical Information Systems (GIS). *Molecular Ecology* **12**, 1007-1019.

Eigener Anteil: Idee, Sammlung der Daten, Hauptteil der Datenanalyse, Manuskripterstellung

Schmid, K. J., Törjék, O., Meyer, R., Schmuths, H., Hoffmann, M. H., Altmann, T. (2006): Evidence for a large-scale population structure of *Arabidopsis thaliana* from genome-wide single nucleotide polymorphism markers. *Theoretical and Applied Genetics* **112**: 1104-1114.

Eigener Anteil: Sammlung von Akzessionen, geographische Datenanalyse, Editieren der Publikation

Schmuths, H., Hoffmann, M. H., Bachmann, K. (2004): Geographic distribution and recombination of genomic fragments on the short arm of chromosome 2 of *Arabidopsis thaliana*. *Plant Biology* **6**: 128-139.

Eigener Anteil: Großer Teil der Idee, Sammlung von Akzessionen, Teile der Datenanalyse, Editieren der Publikation

Kapitel 3.3 Blütenbesucher und Häufigkeiten des Blütenbesuches

Hoffmann, M. H., Bremer, M., Schneider, K., Burger, F., Stolle, E., Moritz, G. (2003):

Flower visitors in a natural population of *Arabidopsis thaliana*. *Plant Biology* **5**: 491-494.

Eigener Anteil: Idee, große Teile der Freilandarbeit, Datenanalyse, Manuskripterstellung

Kapitel 3.4 Temperatureinfluss auf die Entwicklung von Akzessionen aus dem gesamten Areal

Hoffmann, M. H., Tomiuk, J., Schmuths, H., Koch, C., Bachmann, K. (2005): Phenological and morphological responses to different temperature treatments differ among a world-wide sample of accessions of *Arabidopsis thaliana*. *Acta Oecologica* **28**: 181-187.

Eigener Anteil: Idee, Sammlung der Daten, Hauptteil der Datenanalyse, Manuskripterstellung

Kapitel 3.5 Maternale Effekte bei der Samenkeimung

Schmuths, H., Bachmann, K., Weber, W. E., Horres, R., Hoffmann, M. H. (2006): Effects of preconditioning and temperature during germination of 73 natural accessions of *Arabidopsis thaliana*. *Annals of Botany* **97**: 623-634.

Eigener Anteil: Idee, Versuchsdesign, Teile der Datenanalyse, Manuskripterstellung

1. Einleitung und Organisation der Arbeit

Als Carl von Linné 1753 im 2. Teil seiner ‚Species plantarum‘ ein kleines „in Europae septentrionalioris sabulosus“ vorkommendes Kreuzblütengewächs nach dem Thüringer Botaniker und Arzt Johannes Thal (1542-1583) benannte, ahnte er sicherlich nicht im Entferntesten, dass diese Pflanzenart einmal im Zentrum der biologischen Forschung stehen würde. Etwa im Jahr 1937 führte Laibach die Acker-Schmalwand (*Arabidopsis thaliana*) aufgrund zahlreicher Merkmale, z. B. kurzer Lebenszyklus, kleines Genom und Selbstbestäubung, in die genetische und physiologische Forschung ein (Laibach 1943). Über die unterschiedlichen Aspekte der Genetik, Physiologie und Biochemie dieser unscheinbaren und unter natürlichen Bedingungen meist kleinwüchsigen Acker-Schmalwand wurden seitdem weit mehr als 10.000 wissenschaftliche Abhandlungen verfasst (ISI Web of Knowledge, Dezember 2009). Der Kenntniszuwachs über die Ökologie und Biogeographie der Art blieb im Vergleich dazu weit zurück, erst in letzter Zeit mehrten sich wieder Untersuchungen, die beispielsweise Genwirkungen unter natürlichen Bedingungen studieren.

In dieser Habilitationsschrift werden die Arbeiten des Autors zur Biogeographie und Ökologie von *A. thaliana* zusammengefasst. Im ersten Abschnitt werden die Taxonomie der Gattung *Arabidopsis* und die Stellung von *A. thaliana* in der Gattung zusammengefasst. Anschließend wird die Verbreitung aller Arten der Gattung *Arabidopsis* im Klimaraum der Welt untersucht. In einem phylogenetischen Kontext werden Evolution und Differenzierung

der klimatischen Nische analysiert. Das Verbreitungsgebiet von *A. thaliana* wird im anschließenden Kapitel mit einem Modellierungsansatz detailliert untersucht und in Beziehung zur Lebensgeschichte der Art gestellt. Im vom Atlantik bis nach Sibirien und vom Mittelmeergebiet bis nach Nordeuropa reichenden, natürlichen Verbreitungsgebiet leben zahlreiche verschiedene Genotypen (Akzessionen), die in sehr unterschiedlichen klimatischen Bedingungen wachsen. Die lange Zeit offene und bis heute immer noch nur ungenügend beantwortete Frage ist, ob es geographische Muster in der Genetik der Akzessionen gibt und die Genotypen eine geographische Struktur besitzen, oder ob sie mehr oder weniger stochastisch verbreitet sind. Letzteres würde bedeuten, dass im Prinzip jeder Genotyp an jeder Stelle im Areal wachsen kann. Im Kapitel über die Phylogeographie von Akzessionen aus dem gesamten Areal werden drei Arbeiten zusammengefasst, welche sich mit der Suche nach geographischen Signalen in den Genomen der Akzessionen befassen. Eine Publikation und noch unveröffentlichte Analysen von Experimenten gehen der Frage nach, ob die aus den unterschiedlichen Arealteilen stammenden Akzessionen unter kontrollierten Kulturbedingungen Merkmalsunterschiede zeigen, die mit ihrer Herkunft korreliert sind. Diese Unterschiede könnten ihre Ursache in einer lokalen Anpassung an die Umweltbedingungen der Herkunftsorte haben, oder die Akzessionen haben sich während der nacheiszeitlichen Ausbreitung entlang des Klimagradients entmischt.

Arabidopsis thaliana wurde als weitgehend selbstbestäubend angesehen. Wir konnten zeigen, dass unter Freilandbedingungen die Blüten von zahlreichen Insekten besucht werden. In diesem Kapitel werden auch einige unveröffentlichte Daten über Besucherraten aus den der Publikation folgenden Jahren präsentiert. Die Kultur der Akzessionen in verschiedenen Wachstumstemperaturen ermöglichte es, der Frage nachzugehen, ob die Umweltbedingungen, denen die Mutterpflanzen ausgesetzt waren, einen nichterblichen Einfluss auf das Keimungsverhalten der Folgegeneration haben.

Die Arbeit ist als zusammenhängender Text organisiert. In den einzelnen Kapiteln wird auf die im Anhang befindlichen Originalarbeiten hingewiesen, die in ihrer originalen Seitennummerierung und Layout belassen wurden.

2. Die Gattung *Arabidopsis*

2.1 Verwandtschaftliche Beziehungen von *Arabidopsis* in der Familie Brassicaceae

Die Stellung der Gattung *Arabidopsis* innerhalb der Familie Brassicaceae (Kreuzblütengewächse) ist bislang nicht im Detail geklärt. Eine sehr umfassende molekular-phylogenetische Studie unter Nutzung von nukleären ITS- und plastidären *ndhF*-DNA-Sequenzen der Brassicaceae ergab keine eindeutigen Aussagen über die Schwestergattung(en) von *Arabidopsis* (Bailey et al. 2006). Die 12 Gattungen umfassende Tribus Camelinae sensu Al-Shehbaz et al. (2006) umfasst neben *Arabidopsis* unter anderem die Gattungen *Camelina*, *Capsella*, *Neslia*, *Turritis*, *Olimarabidopsis* und *Crucihimalaya*. Letztere beide waren früher in *Arabidopsis* eingeschlossen (Al-Shehbaz et al. 1999). Die Tribus Camelinae ist im ITS-Baum nicht monophyletisch und der Ast des Stammbaumes, in dem die Tribus steht, umfasst auch Gattungen anderer Triben. Nach diesem, an den terminalen Ästen nicht gut unterstütztem Stammbaum sind die hauptsächlich mittelasiatisch verbreitete Gattung *Olimarabidopsis* sowie Gattungen der Tribus *Physarieae* (z. B. *Paysonia*, *Physaria*, *Dimorphocarpa*) in Schwesterposition zu *Arabidopsis*. Letztere Tribus hat ihr Verbreitungszentrum in Nordamerika. Der *ndhF*-Baum, mit einer geringeren Anzahl an untersuchten Arten, unterstützt hingegen die Camelinae (Beilstein et al. 2006). Nach diesem Baum sind *Catalobus*, *Capsella* und *Camelina* Schwestergattungen zu *Arabidopsis*. *Olimarabidopsis* und *Erysimum* stehen gut unterstützt an der Basis dieser Gruppe. Eine mitochondriale Phylogenie (*nad4* intron 1) stellt *Arabidopsis* mit *Camelina* in einen gut unterstützen Clade (Franzke et al. 2009). Allerdings wurden nicht alle verwandten Gattungen untersucht. Diese molekular-phylogenetischen Studien zusammenfassend zeigt sich, dass die Schwestergattung(en) von *Arabidopsis* und somit die frühen Evolutionsschritte bei der Entstehung dieser Gattung noch nicht genau bekannt sind.

Taxonomie, Nomenklatur und intragenerische Phylogenie der Gattung *Arabidopsis*

Fruchtform, Haarmorphologie, Blattschnitt und Samenmerkmale sind wichtige Merkmale für die Taxonomie der Brassicaceae. Anhand dieser Merkmale wurden zahlreiche, nach heutiger Kenntnis jedoch nicht näher miteinander verwandte Arten unter *Arabidopsis* zusammengefasst (z. B. Schulz 1924), so dass die Gattung bis in die 1990er Jahre ein Sammelbecken zahlreicher morphologisch ± ähnlicher Arten war. Andere, nach gegenwärtiger Kenntnis zu *Arabidopsis* gehörende Arten wie *A. lyrata* oder *A. arenosa* wurden hingegen in der Gattung *Cardaminopsis* geführt. Mit dem Aufkommen der

molekularen Untersuchungsmöglichkeiten wurde schnell klar, dass die Klassifikation der Gattung *Arabidopsis* künstlich ist (Price et al. 1994). O’Kane & Al-Shehbaz (1997) transferierten die Arten der Gattung *Cardaminopsis* zu *Arabidopsis*, mit dem Hinweis, dass die meisten Arten, die *Arabidopsis* nach traditioneller Ansicht umfasste, ausgegliedert werden müssen. Dieses wurde in der Publikation von Al-Shehbaz et al. (1999) durchgeführt. Die heterogene Gattung *Arabidopsis* wurde geteilt und zahlreiche Arten in die neuen Gattungen *Crucihimalaya*, *Olimarabidopsis* und *Pseudoarabidopsis* überführt.

Arabidopsis lässt sich in der heutigen Umgrenzung von Al-Shehbaz & O’Kane (2002) folgendermaßen charakterisieren (wichtige Differenzialmerkmale unterstrichen): Einjährige, überwiegend einjährige, zweijährige oder ausdauernde Halbrosettenpflanzen, Stängelblätter mit kurzem Blattstiel und nie pfeilförmigem oder stängelumfassendem Blattgrund, mit einfachen bis wenig verzweigten Haaren, ohne Sternhaare, selten kahl, Blüten weiß bis violett, nie gelb, Schoten meist abgeflacht und kahl, Samen in einer Reihe angeordnet, Lage der Keimwurzel accumbent (zwischen den Keimblättern), selten incumbent (auf dem Rücken der Keimblätter).

Nach Al-Shehbaz & O’Kane (2002) ist die Abgrenzung dieser eng definierten Gattung *Arabidopsis* immer noch problematisch, u.a. weil zwei klare Merkmale in zwei Ausprägungen vorkommen, aber nicht miteinander korreliert auftreten: *Arabidopsis thaliana* und *A. arenicola* besitzen eine incumbente Keimwurzellage und rundliche Früchte, während die anderen Arten accumbente Keimwurzellagen und stark abgeflachten Schoten haben. Molekulare Stammbäume stellen *A. arenicola* allerdings in unmittelbare Verwandtschaft zu *A. lyrata* subsp. *lyrata* und eher entfernt zu *A. thaliana* (Warwick et al. 2006, Koch & Matschinger 2007). Lediglich die hybridogen entstandene *A. suecica* besitzt in beiden Merkmalen eine intermediäre Ausprägung (leicht abgeflachte Schoten und schief incumbente Keimwurzellage). Elternarten von *A. suecica* sind *A. thaliana* und *A. arenosa* bzw. die mit vorstehender Art eng verwandte *A. neglecta* (O’Kane et al. 1996, Beck et al. 2008).

Ein Vergleich der molekularen Phylogenien aus unterschiedlichen Genen bzw. Spacern zeigt, dass *A. thaliana* immer in statistisch gut gestützter Schwesterposition zu den anderen Arten der Gattung steht (u.a. Koch et al. 1999, 2000, 2001; O’Kane & Al-Shehbaz 2003; Hoffmann 2005: siehe Publikation 1; Bailey et al. 2006; Koch & Matschinger 2007; Beck et al. 2008). Zusätzlich hat *A. thaliana* zahlreiche einzigartige Mutationen akkumuliert, die zu einem ‚langen Ast‘ dieser Art in den molekularen Stammbäumen führen. Denkbar ist, dass die extremen chromosomalen Umstrukturierungen im Kern-Genom von *A. thaliana* und ein möglicherweise hybridogener Ursprung dieser Art (Lysak et al. 2006) zu dieser hohen Rate

autapomorpher DNA-Sequenzveränderungen beigetragen haben. Die Schwester-Position von *A. thaliana* gegenüber den anderen *Arabidopsis*-Arten lässt jedenfalls vermuten, dass sich *A. thaliana* früh vom Rest der Gattung getrennt hat. Der Zeitpunkt dieser Aufspaltung wird aufgrund molekularer Datierungen auf 3,0-5,8 Millionen Jahre beziffert (Koch et al. 2000).

Arabidopsis thaliana könnte anhand der molekularen und morphologischen Daten im Prinzip in der dann monotypischen Gattung *Arabidopsis* belassen werden und der Rest der Arten aus der Gattung abgetrennt werden. Dann wären klarere morphologische Merkmale vorhanden, die die Gattungen definieren, so die Keimwurzellage, Schotenform (mit Ausnahmen, *A. arenicola*, s.o.), Chromosomensatz, Blütengröße und Samenform. Allerdings wäre *A. suecica* dann eine Gattungshybride. An der Schwestergruppenbeziehung bzw. Verwandtschaft zwischen *A. thaliana* und den anderen, nunmehr in neue Gattungen transferierten Arten würde sich dadurch nichts ändern.

Neben *A. thaliana* finden sich die diploiden, ausdauernden und in Europa eng verbreiteten *A. cebennensis* und *A. pedemontana* in den molekularen Phylogenien in Schwesterposition zu den übrigen Arten (O’Kane & Al-Shehbaz 2003, Hoffmann 2005: siehe Publikation 1, dort auch Verbreitungskarten der Arten, Koch & Matschinger 2007). Letztere können in 3 Gruppen gegliedert werden: *A. arenosa*-, *A. lyrata*- und *A. halleri*- Gruppe (zur taxonomischen Übersicht siehe unten). Im ITS-Stammbaum erhalten dieses 3 Gruppen aber nur eine mäßig gute statistische Unterstützung (bootstrap support ca. 67% bis 98%, Hoffmann 2005, Koch & Matschinger 2007). Diese bootstrap Werte sind vermutlich dem jungen Alter der Gattung bzw. der Artengruppen geschuldet, in einigen Fällen auch einer retikulaten Evolution mit Hybridisierungen und Polyploidisierungsereignissen (Clauss & Koch 2006). Etwas unklar ist die Position von *A. croatica*, die *A. arenosa* morphologisch ähnlich ist (Al-Shehbaz & O’Kane 2002). In den molekularen Stammbäumen steht sie außerhalb der *A. arenosa*-Gruppe, statistisch nicht gut unterstützt an der Basis der *A. lyrata*-Gruppe.

Taxonomische Übersicht über die Gattung *Arabidopsis* (sensu Al-Shehbaz & O’Kane 2002):

Arabidopsis thaliana (L.) Heynh.

Arabidopsis suecica (L.) Norrlin

Arabidopsis pedemontana (Boiss.) O’Kane & Al-Shehbaz

Arabidopsis cebennensis (DC.) O’Kane & Al-Shehbaz

Arabidopsis croatica (Schott) O’Kane & Al-Shehbaz

Arabidopsis arenosa-Gruppe

Arabidopsis arenosa (L.) Lawalree

subsp. *arenosa*

subsp. *borbasii* (Zapalowicz) O’Kane & Al-Shehbaz

Arabidopsis neglecta (Schultes) O’Kane & Al-Shehbaz

Arabidopsis lyrata-Gruppe

Arabidopsis lyrata (L.) O’Kane & Al-Shehbaz

subsp. *lyrata* (inkl. bzw. sehr nah mit diesem Taxon verwandt: *A. arenicola*
(Richardson ex Hook.) Al-Shehbaz, R. Elven, D. Murray &
S. I. Warwick)

subsp. *petraea* (L.) O’Kane & Al-Shehbaz

subsp. *kamchatica* (Fischer ex DC.) O’Kane & Al-Shehbaz

Arabidopsis halleri-Gruppe

Arabidopsis halleri (L.) O’Kane & Al-Shehbaz

subsp. *halleri*

subsp. *ovirensis* (Wulfen) O’Kane & Al-Shehbaz

subsp. *gemmifera* (Matsumura) O’Kane & Al-Shehbaz

Zahlreiche weitere Varietäten und ‘Arten’ wurden innerhalb nahezu aller Taxa beschrieben. Eine Übersicht der inzwischen aus *Arabidopsis* ausgegliederten Taxa und nicht allgemein anerkannter Namen bzw. Synonyme findet sich in Al-Shehbaz & O’Kane (2002). Auch Clauss & Koch (2006) diskutieren die Systematik, besonders der *A. arenosa*-, *A. lyrata* und *A. halleri*-Gruppen.

2.2 Evolution der klimatischen Nische von *Arabidopsis*

Zugehörige Publikation (siehe Anhang 1):

Hoffmann, M. H. (2005): Evolution of the realized climatic niche in the genus *Arabidopsis* (Brassicaceae). *Evolution* **59**(7): 1425-1436.

Molekular phylogenetische Hypothesen, die nahezu alle Arten eines Verwandtschaftskreises umfassen, ermöglichen Studien zur Merkmalsevolution der Taxa. Anfänglich waren es Studien zur Evolution vor allem morphologischer oder biochemischer Merkmale. Zunehmend wird aber auch die Evolution ökologischer oder biogeographischer Merkmale in einem phylogenetischen Kontext untersucht (z. B. Hoffmann 1998, 1999, Peterson et al. 1999, Rice et al. 2003). Diese Untersuchungsrichtung ist verhältnismäßig neu,

da bisher von vielen Autoren und Referenten ökogeographische Merkmale als ungeeignet für das Studium der Evolution angesehen wurden. Diese Merkmale seien einerseits schwer zu fassen und andererseits sehr variabel und homoplastisch, waren die Hauptargumente gegen die Verwendung dieser Parameter. Dem entgegen stehen die zahlreichen paläoökologischen und paläoklimatischen Untersuchungen, die häufig implizit als Grundannahme einen Nischenkonservatismus nutzen (siehe z. B. die Übersichtswerke von Lang 1995, Mai 1995, Boulter et al. 1996, LePage & Basinger 1995). Ohne die Annahme der sich teilweise langsam veränderlichen ökologischen Valenz wären diese Untersuchungen unmöglich.

Die Annahme eines Nischenkonservatismus wird durch zahlreiche unterschiedliche Beobachtungen gestützt. Ökologische Sortierungsprozesse sind unmittelbar zu beobachten und liefern ein wichtiges Argument für die relative Konstanz der ökologischen Nische: Die Arten nischen sich entlang der ökologischen und klimatischen Gradienten ein und folgen durch Migrationen weitgehend den geeigneten Standorten bzw. Umweltbedingungen (Ackerly 2003). Durch paläobotanische Untersuchungen konnten beispielsweise die dynamischen und schnellen Wanderungsreaktionen von Baumarten auf veränderte Umweltbedingungen nachgewiesen werden (z. B. Prentice et al. 1991, Kullman 1996, Clark et al. 1998). Die Arten reagieren somit auf Veränderung der Umwelt offenbar erst einmal mit Wanderungen und nicht unmittelbar mit Evolutionsprozessen (Donoghue 2008). Dieser Prozess wird durch balancierende Selektion unterstützt (Ackerly 2003), die die Merkmalsamplitude einer Art über einen längeren Zeitraum um den Mittelwert einer gedachten Normalverteilung der Merkmalsausprägung hält. Weitere Argumente für den Nischenkonservatismus sind: langsame Evolution von Arealgrößen und Merkmalen biogeographisch lang getrennter Arten, z. B. von Arten, die in den Laubwaldgebieten Nordostamerikas und Ostasiens verbreitet sind (z. B. Ricklefs & Latham 1992, Xiang et al. 1998, Hoffmann 1999, Peterson et al. 1999).

Die ökologische Nische ist natürlich auch der Veränderung unterworfen, d.h. sie ist durch Evolution wie andere Merkmale auch verändert worden. Die genetische Grundlage für viele ökologisch relevanten Merkmale scheinen polygenen Ursprungs zu sein: QTL's (quantitative trait loci, Mitchell-Olds 1996, Holub 2001). Beispiele für eine schnelle Evolution von ökologischen bzw. Nischenmerkmalen liefern Etterson & Shaw (2001) und Rice et al. (2003).

Für die Untersuchung der Evolution der klimatischen Nische von Arten ist die realisierte klimatische Nische wichtig. Sie ist Teil der realisierten ökologischen Nische (Hutchinson 1957, Jackson & Overpeck 2000). Biogeographisch lässt sich die realisierte klimatische Nische von Arten gut fassen, indem die Arealkarten von Arten mit Klimakarten überlagert

werden und die klimatische Amplitude der Arten bestimmt wird (z. B. Jäger 1988, Hoffmann 2000, 2001). Dadurch werden auch disjunkt verbreitete Arten ökogeographisch vergleichbar.

Für *Arabidopsis* waren die Voraussetzungen für die Untersuchung der Evolution der klimatischen Nische erfüllt (Vorliegen von gut abgesicherten Phylogenien und detaillierte Arealkarten, Hoffmann 2005). Überraschend war bei der Bestimmung der realisierten klimatischen Nische, dass nahezu alle Arten einen gemeinsamen Klimaraum („core climate“) in den Temperatur/Niederschlagsdiagrammen besitzen, auch wenn sie weit disjunkte Areale besiedeln. Dieser gemeinsame Klimaraum entspricht etwa dem heutigen Klima in Zentraleuropa und im nördlichem Südeuropa.

Die Temperatur/Niederschlagsdiagramme wurden für die Kartierung der Evolution der realisierten klimatischen Nische entlang des Stammbaumes in Sektionen unterteilt, für die das Vorkommen bzw. Fehlen der Arten als 1/0 Matrix kodiert wurde. Diese Prozedur ging mit einem gewissen Verlust an Information einher, da die kontinuierlichen Merkmale der Klimawerte in dichotome Merkmale überführt wurden. Dieser Verlust wurde aber durch die einfachere Handhabung der Daten kompensiert. Einen kritischen Diskussionspunkt bringt das Parsimony-Prinzip mit, indem die für die Analyse zugrunde liegenden komplexen Merkmale unabhängig voneinander sein sollen. Diese Bedingung ist bei der Untersuchung der Evolution der klimatischen Nische, aber auch bei anderen Merkmalen, nicht unbedingt gegeben, da die Merkmale in manchen Fällen polygen bestimmt werden. Die Erweiterung der Nische, die mit der ‚Besiedlung einer neuen Grid-Zelle‘ im Temperatur/Niederschlagsdiagramm einhergeht, kann somit auf ein evolutionäres Ereignis zurückzuführen sein, aber auch auf mehrere. Es ist aber eine neue Qualität für die Ökologie der Art, die auf Evolutionsereignisse zurückzuführen ist und somit auf dem Stammbaum kartiert werden kann.

Ein wichtiges Ergebnis der Kartierung ist, dass sich die sparsamste („most parsimonious“) Rekonstruktion des ursprünglichen Klimaraumes weitgehend mit dem rezenten gemeinsamen Klimaraum („core climate“) deckt. Dieses deutet auf einen deutlichen klimatischen Nischenkonservatismus bei der Evolution der Gattung. Das heißt, die ursprüngliche Nische wurde von allen Arten weitgehend beibehalten und hat sich während der Zeit in die verschiedenen Dimensionen erweitert oder bei Reversionen wieder eingeengt. Es kann vermutet werden, dass in diesem Klimaraum die Gattung *Arabidopsis* entstanden ist, bzw. der Vorfahr darin gelebt hat.

Als erste Art hat sich nach dem Stammbaum von diesem ursprünglichen Taxon offensichtlich *A. thaliana* abgespalten. Neben den zahlreichen morphologischen und karyologischen Veränderungen, die mit der Evolution dieser Art einhergingen, erweiterte sich

die realisierte klimatische Nische beträchtlich in alle Dimensionen. Die Art kann trockenere, feuchtere, wärmere und kältere Gebiete als der Vorfahr besiedeln.

Auffällig bei der Kartierung der klimatischen Nische beim größeren Rest der Gattung ist, dass die früh abgespaltenen bzw. ursprünglichen Arten (z. B. *A. pedemontana*, *A. cebennensis*, *A. croatica* und *A. neglecta*) einen kleinen Klimaraum besiedeln, der teilweise kleiner als der gemeinsame Klimaraum ist. Die später abgespaltenen Taxa der terminalen Äste besitzen dagegen einen wesentlich größeren Klimaraum, der vor allem in der *A. lyrata*-Gruppe z. B. zur Besiedlung deutlich kälterer Gebiete führte als dies *A. thaliana* möglich ist. Die Erweiterung des Klimaraumes bei den spät abgespaltenen Taxa ist aber nicht ohne Ausnahme: Die offensichtlich ziemlich spät durch Hybridisierung entstandene *A. suecica* besiedelt einen kleinen Klimaraum. Für die *A. arenosa* und *A. lyrata* Gruppe könnte vermutet werden, dass die Erweiterung der klimatischen Nische mit Polyploidisierung in diesen Gruppen einherging. Aber auch hier ist *A. suecica* wieder die Ausnahme. Schließlich besitzen auch Taxa der diploiden *A. halleri*-Gruppe große Areale.

Insgesamt ging vermutlich die Evolution der klimatischen Nische und somit der Arealgröße von einem kleinen bis mittelgroßen Klimaraum bzw. Areal im temperaten Klima aus und erweiterte sich bei den spät divergierten Taxa beträchtlich. Die älteren bzw. früh abgespaltenen Taxa besiedeln, mit Ausnahme von *A. thaliana*, meist einen kleineren Klimaraum. Möglicherweise entwickeln sich diese Arten in Richtung Aussterben.

Die Evolution der realisierten klimatischen Nische ist durch zahlreiche parallele Evolutionsschritte und Reversionen gekennzeichnet. Dieses deutet auf beträchtliches evolutionäres Potential in der Gattung bezüglich der untersuchten Merkmale. Auffällig ist, dass sich die klimatische Nische nur bei *A. thaliana* hin zu Klimaten der Winterregengebiete des Mittelmeerraumes und Mittelasiens entwickelte. Das ist insofern erstaunlich, weil in diesem Bereich zahlreiche Schwestergattungen verbreitet sind (z. B. *Olimarabidopsis*, *Crucihimalaya*, *Capsella*) und ein gewisses Potenzial der Gattung zur Evolution in diese Richtung erwartet wurde. Zur Klärung dieser Frage sind aber weitere detaillierte molekulare Untersuchungen unter Einbeziehung neuer Genomabschnitte notwendig.

3. *Arabidopsis thaliana*

Die Acker-Schmalwand (*A. thaliana*) ist mit Sicherheit die bestuntersuchte Pflanzenart der Erde. Sie wurde von Laibach (1943) in das Zentrum der pflanzen genetischen und physiologischen Forschung gerückt. Wichtige Merkmale, die die fakultative Langtagpflanze dazu machten sind z. B. die kurze Generationszeit, Selbstkompatibilität, Diploidie mit nur 10

Chromosomen im diploiden Satz, ein kleines Genom mit bekannter DNA Sequenz (The Arabidopsis Genome Initiative 2000), relativ leichte Manipulierbarkeit des Genoms mit molekularen Methoden, Verfügbarkeit von knock-out Mutanten und vieles mehr. Neben diesen zahlreichen, für eine Modellpflanze wünschenswerten Eigenschaften, besitzt die Art aber auch Merkmale, die manche Untersuchungen erschweren oder kaum möglich machen, z. B. eine unklare Populationsstruktur, erschwerte Untersuchung des Reproduktionssystems aufgrund von Selbstkompatibilität der Art, Paläopolyploidie mit anschließender Fusion von Chromosomen (Lysak et al. 2006), die sich in zahlreichen Duplikationen im Genom zeigt (The Arabidopsis Genome Initiative 2000).

Die Kenntnis der Ökologie und Biogeographie von *A. thaliana* blieb hinter dem Wissenszuwachs in den physiologischen und genetischen Bereichen zurück und erst in den letzten Jahren häuften sich wieder Untersuchungen auf diesem Gebiet. Im folgenden sollen einige Arbeiten zur Ökologie und Verbreitung, sowie Untersuchungsrichtungen der früheren *Arabidopsis*-Forschung genannt werden, sofern sie nicht einen speziellen Bezug zu einer der eigenen Arbeiten haben.

Die Verbreitung von *A. thaliana* wurde von Meusel et al. (1965) und Hultén & Fries (1986) genauer und von Ratcliffe (1965) für Eurasien grob kartiert. Rédei (1969, 1970) präsentierte Punktverbreitungskarten für das Areal. Eine aktuelle Gesamtverbreitungskarte befindet sich in Hoffmann (2002), die auch Eingang in Lehrbücher gefunden hat.

In den 1960er und 70er Jahren wurde z. B. in der Arbeitsgruppe von I. Cetl vor allem das Blühverhalten, die Vernalisationsbedürftigkeit und das Verhalten von zu unterschiedlichen Zeitpunkten gekeimten Populationen in Böhmen untersucht (z. B. Cetl et al. 1964, 1977, Efmertova & Cetl 1966).

Charakteristika der Samen, der Samenreifung und Lebensdauer der Samen wurden durch C. A. Rehwaldt untersucht (z. B. Rehwaldt 1966, Rehwaldt & Schmid 1984). Baskin & Baskin (1972) untersuchten mit ökologischen Methoden detailliert das Keimungsverhalten der Acker-Schmalwand. Diese Arbeiten wurden später durch die Gruppe von M. Koornneef fortgeführt, die die genetischen Mechanismen und Hintergründe der Samenentwicklung und Keimung analysierten (z. B. Koornneef & Karssen 1994, Alonso-Blanco et al. 1999).

Die zusammenfassende Arbeit von Alonso-Blanco & Koornneef (2000) zur natürlichen Variabilität von *A. thaliana* und deren Nutzbarkeit in der Genetik bildete die Grundlage für ein großes Interesse an der Populationsgenetik und der genetischen Variationsvielfalt der Art. Darauf aufbauend begann nach langen Jahren der Ruhe eine verstärkte Sammeltätigkeit von natürlichen Population (=Akzessionen) vor allem in den südlichen mediterranen (C. Alonso-

Blanco und Mitarbeiter) und östlichen Arealteilen (siehe Abb. 1). Diese Populationen wurden über die ‚Arabidopsis Stock Centres‘ der Forschung zugänglich gemacht.

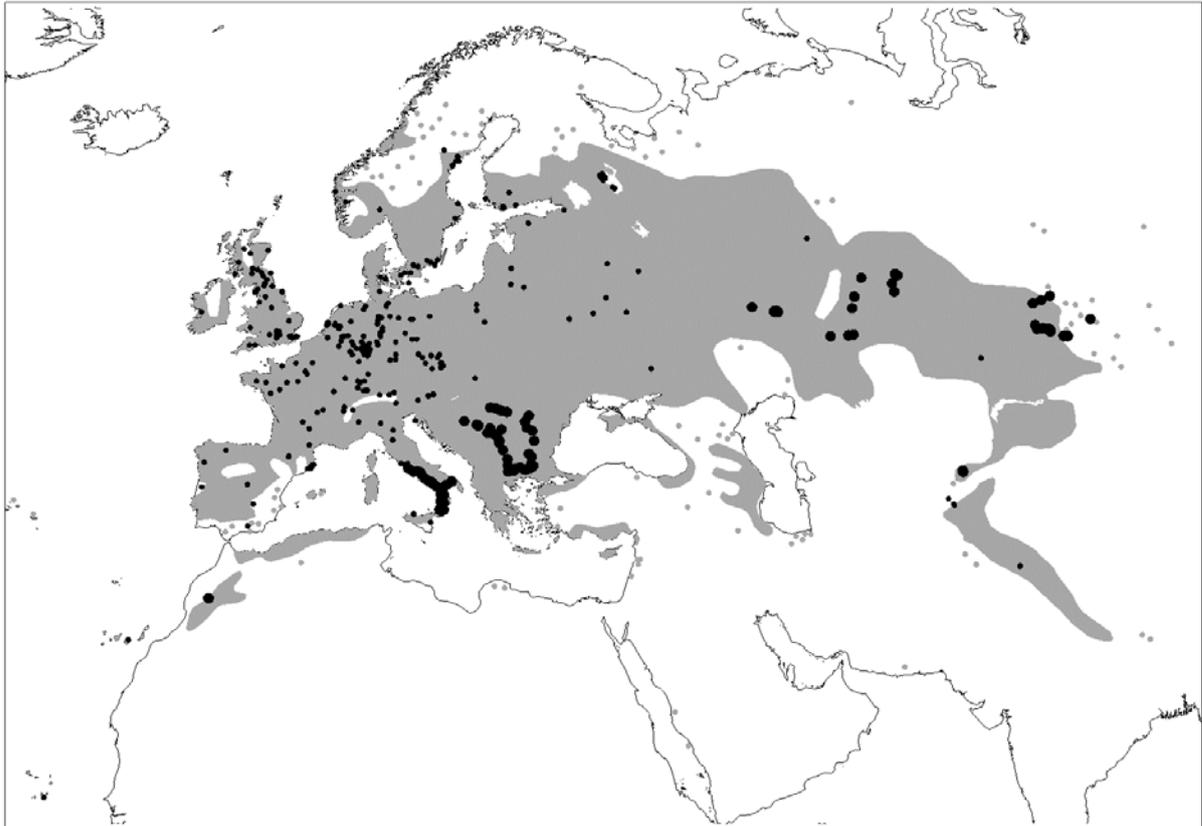


Abb. 1: Westeurasiatisches und vermutlich natürliches Verbreitungsgebiet von *A. thaliana* mit den in eigenen Arbeiten verwendeten Akzessionen aus den ‚Stock Centres‘, sowie den neuen Akzessionen, an deren Sammlung der Autor beteiligt war (größere Punkte). Für Abbildungen der Habitate siehe z. B. Mitchell-Olds & Schmitt (2006).

3.1 Das Areal von *A. thaliana* und arealbegrenzende Faktoren

Zugehörige Publikation (siehe Anhang 2):

Hoffmann, M. H. (2002): Biogeography of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. (Brassicaceae).

Journal of Biogeography **29**: 125-134.

Ausgangspunkt bzw. Grundlage dieser Arbeit war die detaillierte Kartierung des Areals der Acker-Schmalwand auf der Nordhalbkugel (siehe auch Abb. 1). Dazu wurde die vorhandene floristische Literatur mit über einhundert lokalen Angaben zur Verbreitung der Art zusammengetragen (zur Methodik siehe auch Hoffmann & Welk 1999). Gegenüber früheren

Kartierungen konnten durch die Einbeziehung der neueren floristischen Literatur die Arealgrenzen in vielen Gebieten genauer bestimmt werden. Damit wurde die Grundlage geschaffen, die Arealgrenzen von *A. thaliana* zu untersuchen.

Die Untersuchung von Arealgrenzen im globalen oder regionalem Maßstab beruht vor allem auf der Korrelation der Verbreitungsgrenzen mit Klimafaktoren. Die Anwendung dieser Methode reicht relativ weit zurück. Humboldt, Soulavie und Pallas waren mit die ersten, die Klima als arealbegrenzenden Umweltfaktoren erkannten und für die Erklärung von Verbreitungsgrenzen nutzten (siehe Jäger 1992). Trotz dieser langjährigen Kenntnis der engen Korrelation zwischen Verbreitungsgrenzen und Klima (z. B. Woodward 1987, Box 1993, Jäger 1988, 1990) dauerte es bis in die 1980er und 90er Jahre, bis durch die Nutzung leistungsfähiger Computer und digitaler Verbreitungs- und Klimakarten diese Forschungsrichtung eine Renaissance erlebte. Inzwischen findet diese Methode zahlreiche Anwendungen. Beispiele sind die Prognose von synanthropen Arealen bzw. der Abschätzung des invasiven Potenzials von Arten (z. B. Panetta & Mitchell 1991, Beerling et al. 1995, Hoffmann 2001, Welk et al. 2002, Broennimann et al. 2007) und die Modellierung der potenziellen Verbreitung von Arten (z. B. Skov 2000, Rice et al. 2003). Die freie Verfügbarkeit von Computerprogrammen zur klimatischen Arealmodellierung wird sicherlich zu einer noch breiteren Anwendung führen. So vielfältig die Algorithmen auch sind, die Grundidee ist die Korrelation der Verbreitungsgebiete mit den Klimawerten und eine anschließende Optimierung des klimatischen Arealmodells am beobachteten Areal. Wesentlich und leider häufig vernachlässigt bei der Interpretation dieser Modelle ist, dass die Modelle auf Korrelationen beruhen und nur einen Hinweis auf zugrunde liegende begrenzende Faktoren liefern. Diese Modelle liefern keine kausalen Gründe für die Arealgrenze, die nur experimentell erfasst werden können.

Für *A. thaliana* wurde die Arealmodellierung bzw. die Optimierung weitgehend manuell durchgeführt (Hoffmann 2002). Später wurde das Modell mit dem Programm GARP (Stockwell & Peters 1999) bestätigt (unveröffentlicht). Durch die Verwendung der jeweils 12 monatlichen Mittelwerte der Temperatur und des Niederschlags konnte eine Übereinstimmung zwischen westeurasiatischen natürlichem Areal und klimatischem Modell von knapp 72% (Jaccard-Index) erreicht werden. Auch die synanthropen Arealteile in Amerika und Ostasien spiegelte das Modell gut wider. Das entspricht einer hohen klimatischen Ähnlichkeit zwischen beiden Gebieten, die Unterschiede konnten weitgehend auf eine geringe Datendichte in einigen Gebieten zurückgeführt werden. Die manuelle Optimierung des klimatischen Arealmodells hatte gegenüber der Modellierung mit GARP den

Vorteil, dass die vermutlich arealbegrenzenden Klimafaktoren herausgearbeitet werden und mit den Besonderheiten des Lebenszyklus' der Pflanze erklärt werden konnten (Abb. 2). Als besonders wichtige Phasen für die Entwicklung der Pflanze im globalen Maßstab wurden vor allem die Keimung und die nachfolgende vegetative Entwicklung sowie die Überwinterung der Rosetten angenommen, die offensichtlich beide kritisch von den Temperaturen und Niederschlägen abhängen.

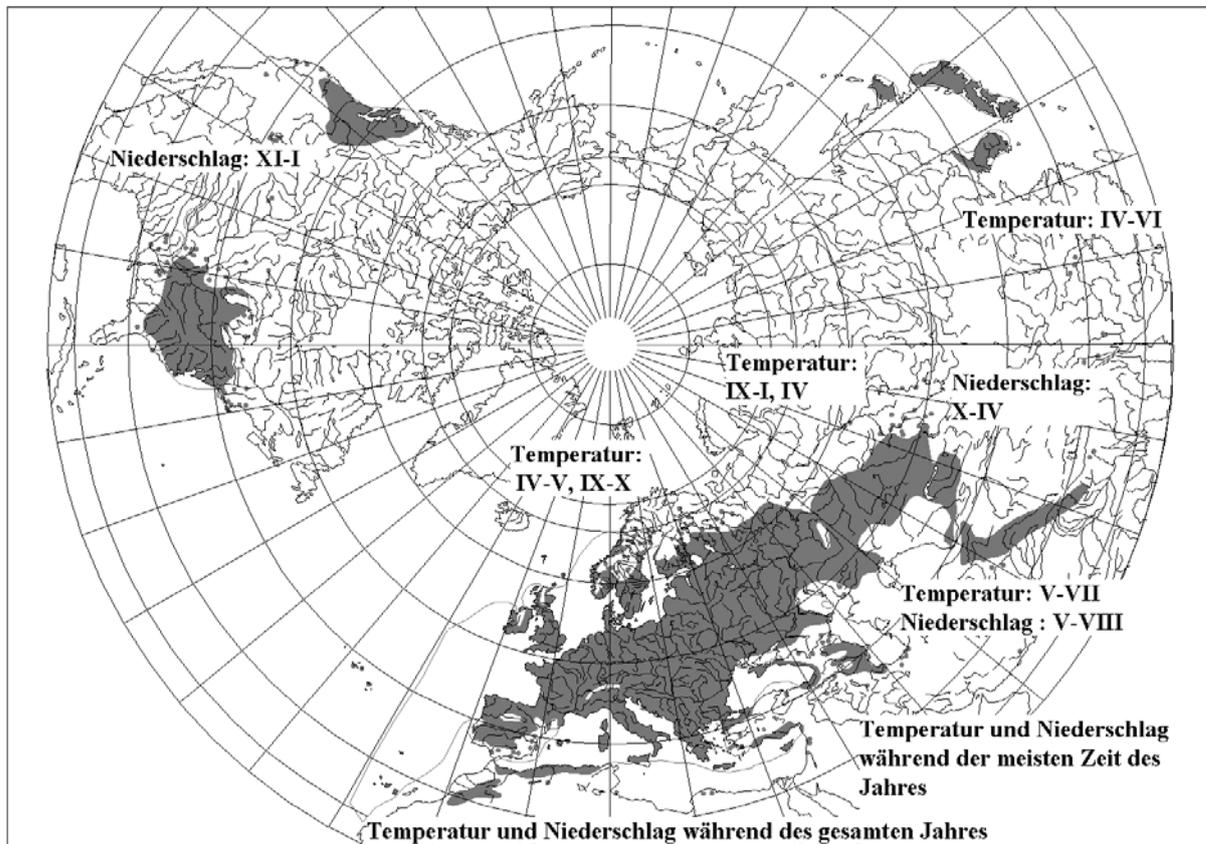


Abb. 2. Das Areal von *A. thaliana* mit den arealbegrenzenden monatlichen Klimawerten (römische Zahlen entsprechen den Monaten).

Großen Einfluss auf die Verbreitung der Acker-Schmalwand haben im Süden hohe Temperaturen und geringe Niederschläge, die eine weitere Ausbreitung der Art begrenzen. An dieser Arealgrenze ähnelt *A. thaliana* sehr stark zahlreichen anderen annuellen und auch perennen Arten [z. B. *Vulpia myuros* (L.) Gmel., *Agrostemma githago* L., *Thlaspi arvense* L., für Karten siehe Meusel et al. 1965]. Möglicherweise sind die feuchten Phasen während des Jahres für die Entwicklung der Art zu kurz oder die Temperaturen zu hoch, so dass die Pflanzen geschädigt werden (siehe Langridge & Griffing 1959 für schädigende Wirkungen hoher Temperaturen bei *A. thaliana*). Arealbegrenzend im Osten sind offenbar niedrige

Temperaturen während des Winters. Geringe Niederschläge während der kalten Periode (Kahlfröste) verhindern vermutlich ein Vorkommen von *A. thaliana* in Zentralasien. Dort könnte ein Erfrieren der Rosetten während des Winters vermutet werden. Allerdings waren die in Sibirien gefundenen Pflanzen fast ausschließlich im Herbst gekeimt und sind im Rosettenstadium durch den Winter gegangen. Da die Art dort vor allem in Kiefernwäldern und Senken in der Steppe vorkommt, bekommen möglicherweise die Rosetten durch die Schneebedeckung genügend Schutz während des Winters. Nur an großen Pfützen konnten einzelne im Frühjahr gekeimten Rosetten gefunden werden. Im Norden Europas und Westsibiriens sind augenscheinlich niedrige Temperaturen während des Herbstes (Keimung) und des Frühjahrs (Blüte und Frucht) begrenzend. Weite Teile von Mittelasien sind unbesiedelt von *A. thaliana*, weil vermutlich dort während des Frühjahrs die Temperaturen bei geringem Niederschlag zu hoch sind (niedriges Verhältnis zwischen aktueller und potenzieller Evapotranspiration). Die hohe Korrelation und die gute Modellierbarkeit des Areals von *A. thaliana* legen nahe, dass die Verbreitung der Art v.a. klimatisch kontrolliert wird

3.2 Phylogeographie und genetische Diversität von *A. thaliana*

Zugehörige Publikationen (siehe Anhang 3-5):

Hoffmann, M. H., Glaß, A. S., Tomiuk, J., Schmuths, H., Fritsch, R. M., Bachmann, K.

(2003): Analysis of molecular data of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. (Brassicaceae) with Geographical Information Systems (GIS). *Molecular Ecology* **12**, 1007-1019.

Schmid, K. J., Törjék, O., Meyer, R., Schmuths, H., Hoffmann, M. H., Altmann, T. (2006): Evidence for a large-scale population structure of *Arabidopsis thaliana* from genome-wide single nucleotide polymorphism markers. *Theoretical and Applied Genetics* **112**: 1104-1114.

Schmuths, H., Hoffmann, M. H., Bachmann, K. (2004): Geographic distribution and recombination of genomic fragments on the short arm of chromosome 2 of *Arabidopsis thaliana*. *Plant Biology* **6**: 128-139.

Großes Interesse findet die Phylogeographie und Populationsgenetik der Acker-Schmalwand, d.h. die Analyse genetischer Strukturen in der geographischen Verbreitung der Art. Neben dem reinen wissenschaftlichen Interesse an der Phylogeographie verbindet sich damit die Hoffnung, natürlich vorkommende Variabilität der Art für genetische

Untersuchungen nutzen zu können (Alonso-Blanco & Koornneef 2000, Koornneef et al. 2004).

Allgemeiner Ansatz bei diesen Untersuchungen ist, dass Akzessionen (Nachkommen von natürlichen Herkünften, früher als Ökotypen bezeichnet) aus den Samenbanken („Arabidopsis Stock Centres“), die mehr oder weniger einen großen geographischen Bereich des Areal abdecken, molekulargenetisch untersucht und verglichen werden. Die Akzessionen befinden sich teilweise seit Jahrzehnten in Kultur und werden immer wieder vermehrt. Mögliche Kritikpunkte an diesem Vorgehen sind, dass die Akzessionen durch die wiederkehrenden Vermehrungszyklen isogen werden könnten und die natürliche genetische Variabilität der Population durch genetische Drift oder unbeabsichtigte Selektion verlieren. Es werden zwar auch große Anstrengungen unternommen, die Akzessionen vor einer Fremdbestäubung zu schützen und die genetische Diversität zu erhalten, ob dieses bei den alten und häufig genutzten Akzessionen (z. B. Col, Cvi-0, Mt-0) möglich war, ist nicht sicher. Weiterhin sind Kontaminationen, Verwechslungen oder ungünstige Umbenennungen, die zu identischen Akzessionen unter anderem Namen führten, nicht auszuschließen (z.B. die wohl identischen Akzessionen C24 und Coimbra Co-1, M. Koornneef, pers. Mitteilung).

Für die phylogeographischen Studien wurden drei verschiedene Ansätze gewählt: Anonyme genetische Marker wie z. B. RFLP oder AFLP, Sequenzierungen einzelner Gene bzw. Genabschnitte und genomweite molekulare Studien, die vor allem SNPs nutzen (SNP: single nucleotide polymorphism). Mit Ausnahme der Arbeit von Sharbel et al. (2000), die auf AFLP-Daten beruht (s.u.), wurde keine geographische Struktur in der genetischen Diversität von *A. thaliana* gefunden. Die bis 2002 erschienenen 13 Arbeiten über DNA-Sequenzen sind in Hoffmann et al. (2003) zusammengefasst. Diese Untersuchungen beruhen auf einer sehr unterschiedlichen Nutzung verschiedener Akzessionen, so dass eine Analyse nur für das westliche Europa möglich war, das in allen Arbeiten mit einigen Akzessionen vertreten war. Die bis dahin hauptsächlich auf der Sequenzierung einzelner Gene beruhenden Einzelarbeiten fanden keine klaren bzw. interpretierbaren geographischen Muster. Erst die Zusammenfassung dieser Daten zeigte eine vorhandene, wenn auch schwache geographische Differenzierung im europäischen Areal der Art (Hoffmann et al. 2003, siehe Ostrowski et al. 2006 für ein ähnliches Muster). Entlang der atlantischen Küste Europas konnte über alle Gene hinweg die höchste Diversität in den DNA-Sequenzen beobachtet werden. Von dort aus nimmt die DNA-Sequenzdiversität in Richtung Zentraleuropa ab. Dieses Muster entspricht den Modellen der glazialen Refugien und der postglazialen Wiederbesiedlung Europas mit

der Erweiterung, dass das Refugium auf der Iberischen Halbinsel sich möglicherweise bis an die südatlantischen Küste Europas erstreckt.

Einen größeren geographischen Raum mit wesentlich mehr Akzessionen untersuchten Sharbel et al. (2000) mit AFLP Markern. Sie fanden eine deutliche genetische Isolation der Akzessionen mit steigender Distanz zwischen den Sammelorten (ähnliches Muster für genomweite Sequenzen: Nordborg et al. 2005, Ostrowski et al. 2006, Picó et al. 2008). Als Szenario für die nacheiszeitliche Wiederbesiedlung Europas wurde anhand dieser Daten postuliert, dass Europa aus einem westmediterranen und einem mittelasiatischen Refugium wiederbesiedelt wurde. Die Arbeit von Picó et al. (2008) über die iberischen Populationen von *A. thaliana* spiegelt eine sehr hohe genetische Diversität dieser Populationen wider und legt 2 Migrationsereignisse aus der Iberischen Halbinsel heraus nahe. Es könnte aber auch eine Linie aus dem östlichen Mittelmeergebiet die Iberische Halbinsel besiedelt haben. Ein Problem bei diesen und vorhergehenden Untersuchungen war aber, dass die Datendichte aus den östlichen und südöstlichen Arealteilen sehr gering war und die Schlussfolgerungen auf der Auswertung einer Handvoll Akzessionen beruhte.

Ab 2003 begann eine erneute Sammeltätigkeit vor allem in den asiatischen und südlichen Arealteilen (siehe Abb. 1). Ziel dieser Anstrengungen war, durch neue Akzessionen ein klareres Bild über die Phylogeographie und Genese von *A. thaliana* zu erhalten. Im folgenden sollen wesentliche Erkenntnisse über die Phylogeographie und genetische Differenzierung zusammengefasst werden.

Rekombination und Akzessionsphylogenie. Entgegen der allgemeinen Annahme, *A. thaliana* sei hauptsächlich selbstbestäubend, wurde schon relativ früh gefunden, dass *A. thaliana* hin und wieder fremdbestäubt wird (Abbott & Gomes 1989, Innan et al. 1996, Sharbel et al. 2000, Fedorenko et al. 2001, Nordborg et al. 2005, Picó et al. 2008). Später konnte das mehrfach in verschiedenen molekularen Untersuchungen nachgewiesen werden (siehe Schmuths et al. 2004 für eine Zusammenfassung der bis dahin gefunden Rekombinationsereignisse und ein Beispiel). Das bedeutet, dass es wohl keine Akzessionsphylogenie im Sinne eines phylogenetischen Stammbaumes gibt, sondern dass sich die Akzessionen in einem stammesgeschichtlichen Netz anordnen, das die Rekombinationen bzw. Konflikte im molekularen Datensatz berücksichtigt und nicht in eine baumartige Struktur zwingt.

Die Rekombination und retikulate Phylogenie der Art erschwert es, ursprüngliche bzw. ältere von jüngeren Akzessionen zu unterscheiden. Beck et al. (2008) vermuten, dass *A. thaliana* im Kaukasus entstanden sein könnte, weil dort die höchste genetische Diversität

beobachtet wird. Für diese genetische Vielfalt in diesem Gebiet gibt es aber auch andere Möglichkeiten der Interpretation, wie Refugialgebiete im Kaukasus, in denen ursprüngliche Genotypen, die andernorts entstanden sind, erhalten geblieben sind (Beck et al. 2008). Es könnten sich in diesem Gebirge mit einem großen klimatischem Gradienten während der eiszeitlichen Wanderungen auch besonders viele Genotypen angehäuft haben, die dort erhalten geblieben sind. Hohe genetische Diversität in südlichen Gebirgen und verarmte Population in den nördlich davon gelegenen Gebieten wurde z. B. bei *Arabis alpina* (Ehrich et al. 2007) und *Ranunculus glacialis* (Schönswetter et al. 2003) beobachtet. Beispiele für umgekehrte Diversitätsmuster zeigen z. B. *Dryas octopetala* (Skrede et al. 2006) und *Vaccinium uliginosum* (Alsos et al. 2005). Die genetische Diversität eignet sich somit wohl nicht, um ein Entstehungszentrum zu postulieren.

Phylogeographie und Refugien von *A. thaliana*. *Arabidopsis thaliana* besitzt offensichtlich eine komplizierte Phylogeographie und Ausbreitungsgeschichte, die sich in einer wenig klaren geographische Differenzierung der Akzessionen im Areal äußert. Das bedeutet, dass viele geographischen Signale im Areal der Art immer wieder durch Ausnahmen, sprich dem Vorkommen von genetisch andersartigen Akzessionen, 'gestört' werden. Als Ursache dafür kommen mehrere Möglichkeiten in Betracht. Die Acker-Schmalwand ist häufig eine Pflanze von Ruderal- oder Segetalstandorten, die mit ihren kleinen und im feuchten Zustand klebrigen Samen über weite Strecken transportiert werden kann. Als hauptsächlicher Vektor dient sicherlich vor allem der Mensch, vermutlich spielen aber auch Tiere und Windausbreitung eine Rolle. Vor allem in größeren Zeiträumen spielen diese natürlichen Ausbreitungsvektoren eine Rolle (Simpson 1952, Nathan et al. 2002). Dieser Ferntransport spiegelt sich im Idealfall darin wider, dass Akzessionen von einem Sammelort an verschiedenen Stellen einer Clusteranalyse stehen (Schmid, Hoffmann et al., unveröffentlicht). In populationsgenetischen Untersuchungen kann sich das im Vorkommen unterschiedlicher Genotypen an einem Ort zeigen, die durch die geringen Auskreuzungsraten erhalten blieben (z. B. Le Corre 2005, Stenøien et al. 2005). In anderen Fällen finden sich in einem genetisch mehr oder weniger einheitlichem Arealteil einzelne abweichende Akzessionen, die auf Fernausbreitung hindeuten könnten (z. B. Sharbel et al. 2000, Schmuths et al. 2004, Schmid et al. 2006, Beck et al. 2008, Picó et al. 2008). Eine weitere Erklärungsmöglichkeit, die keine rezente Fernausbreitung benötigt, ist die Annahme einer komplizierten Wanderungsgeschichte während der Eiszeiten, die mit mehreren Ausbreitungswellen der Art während der Interglaziale und Arealkontraktionen während der Glaziale einher ging (Picó et al. 2008). Dadurch könnten Genotypen im Prinzip weit

verbreitet werden (Ursprung eines Genotyps in Refugialgebiet A, nachfolgende interglaziale Ausbreitung nach Norden und Rückwanderung in Refugialgebiet A und/oder B usw.). Eine weitere theoretische Möglichkeit für das Vorkommen von genetisch ähnlichen Akzessionen in entfernten Arealteilen wären parallele Mutationen und deren Fixierung (für Mutationsraten siehe z. B. Schultz et al. 1999, Le Corre 2005). Für einzelne genetische Variationen in bestimmten Genabschnitten käme diese Erklärungsmöglichkeit mit einer geringen Wahrscheinlichkeit vielleicht noch in Betracht, bei der Verwendung genomweiter Marker kann dieser Mechanismus aber weitgehend ausgeschlossen werden.

Das stärkste genetische Signal im Areal von *A. thaliana* ist eine deutliche Isolation der Akzessionen mit zunehmender geographischer Distanz. Klar tritt dieses Muster zwischen den europäischen und den asiatischen Akzessionen zu Tage (Schmuths et al. 2004, Schmid et al. 2006, Beck et al. 2008, Schmid, Hoffmann et al. unveröffentlicht). Besonders in Sibirien sind Genotypen verbreitet, die sich deutlich von den europäischen unterscheiden. Auch im südwestlichen Europa bzw. im Mediterranengebiet sind teilweise Genotypen verbreitet, die sich von den nördlichen unterscheiden (Schmid et al. 2006, Picó et al. 2008).

Eiszeitliche Refugien wurden für Mittelasien, den Kaukasus, den Balkan, die Apenninische und Iberische Halbinsel und das atlantische Europa in unterschiedlichen Kombinationen postuliert (s.o.). Beck et al. (2008) schließen in ihrer Analyse, die nur eine sehr kleine Anzahl Akzessionen aus Italien und dem Balkan, aber viele Genotypen aus dem Kaukasus umfasste, dass es in den südlichen Arealteilen separate Refugien auf der Iberischen Halbinsel, der Apenninischen Halbinsel, dem Balkan, Kaukasus und Sibirien/Mittelasien gab. Nach unserer bislang unveröffentlichten Studie (Schmid, Hoffmann et al.), die über 400 Akzessionen umfasst, zeigt sich ein nicht oder nur sehr wenig strukturiertes Refugium im Mittelmeergebiet und angrenzender Gebiete. Zwischen den mediterranen finden sich verteilt die mitteleuropäischen Akzessionen. Die sibirischen Akzessionen bilden, mit den wenigen genannten Ausnahmen, eine Gruppe, an deren Basis einige Akzessionen vom Balkan (Bulgarien und Rumänien) stehen. Andere Akzessionen vom Balkan stehen an anderer Stelle. Mitteleuropa ist dagegen von einer Vielzahl genetisch unterschiedlicher Genotypen besiedelt. In diesem Arealteil ist bisher keine Struktur erkennbar. Zusammenfassend entspricht diese Verbreitung von Genotypen der nacheiszeitlichen Wiederbesiedlungsgeschichte Europas, wie sie für viele Pflanzen- und Tierarten beobachtet wurde (Taberlet et al. 1998, Hewitt 1999, für eine Übersicht siehe Clark et al. 1998), mit dem Unterschied, dass es offensichtlich keine klaren lokalen Refugien in den eisfreien Gebieten gab. Falls es diese separaten Refugien

gegeben hätte, dann sind durch die glazialen Wanderungen oder Fernausbreitungen diese Refugien in der genetischen Struktur der Art nicht mehr erkennbar.

Ort der Entstehung von *Arabidopsis thaliana*. Wie erwähnt, vermuten Beck et al. (2008) das Entstehungszentrum der Art im Kaukasus, andere Interpretationen der Daten sind aber ebenso möglich. Die große Dynamik des Areals mit zahlreichen Migrationen und Fernausbreitungen während der letzten wenigen hunderttausend Jahren macht die Abschätzung des Entstehungsortes, eines etwa 3,0-5,8 Millionen Jahre zurückliegenden Ereignisses (Koch et al. 2000) sehr schwierig, vor allem deswegen, weil es nicht zu erwarten ist, dass von *A. thaliana* als Besiedlerin eher trockener Stellen sehr alte Fossilien gefunden werden können.

Eine theoretische Möglichkeit, das potenzielle Entstehungsgebiet der Art zu bestimmen, wäre eine Modellierung des Areals mit paläoklimatischen Rekonstruktionen anhand der heutigen realisierten klimatischen Nische (Hoffmann 2002, 2005). Dieses bringt aber wohl kaum zu lösende Probleme und Unsicherheiten mit. 1.) Die Entstehungszeit ist mit einem großen Konfidenzintervall umgeben, in dem sicherlich auch klimatische Veränderungen zu einer Arealdynamik geführt haben. 2.) Die weite klimatische Valenz von *A. thaliana* hat sich möglicherweise erst im Laufe der Evolution herausgebildet. Letzteres könnte vielleicht unter Nutzung der sparsamsten („most parsimonious“) Rekonstruktion des ursprünglichen Klimaraumes bzw. mit dem rezenten gemeinsamen Klimaraumes („core climate“) der Gattung *Arabidopsis* umgangen werden. Unter Berücksichtigung der Unsicherheiten bei Rekonstruktionen des Paläoklimas würde das Entstehungszentrum von *A. thaliana* sicherlich weite Teile Westasiens und Nordafrikas umfassen, ohne dass der genaue Ort rekonstruierbar wäre.

3.3 Blütenbesucher und Häufigkeiten des Blütenbesuches

Zugehörige Publikation (siehe Anhang 6):

Hoffmann, M. H., Bremer, M., Schneider, K., Burger, F., Stolle, E., Moritz, G. (2003):

Flower visitors in a natural population of *Arabidopsis thaliana*. *Plant Biology* **5**: 491-494.

Arabidopsis thaliana ist selbstkompatibel, und ein guter Samenansatz ist durch Selbstbestäubung gegeben. Diese Strategie, die bei vielen Pflanzenarten gestörter und ruderaler Standorte auftritt, war sicherlich auch ein Grund dafür, der die weite Verbreitung der Art ermöglichte. In der Literatur mehrten sich seit Abbott & Gomes (1989) die Hinweise, dass bei *A. thaliana* mit geringer Häufigkeit Fremdbestäubungen stattfinden. Neben der

Insektenbestäubung besteht theoretisch die Möglichkeit, dass in den teilweise dichten natürlichen Beständen der Acker-Schmalwand durch Windeinwirkung eine Fremdbestäubung über den Kontakt der Blüten stattfindet. Diese Fremdbestäubung wäre aber nur effektiv, wenn in der Population mehrere Genotypen wachsen, eine Voraussetzung, die offensichtlich an verschiedenen natürlichen Populationen gegeben ist (Le Corre 2005, Stenøien et al. 2005, Picó et al. 2008, Schmid, Hoffmann et al., unveröffentlicht). Diese Art der Fremdbestäubung besteht vielleicht an einigen Stellen, sie ist aber vermutlich nicht so effektiv wie eine Insektenbestäubung.

Angeregt durch die Beobachtung von reichlich Nektar in den Blüten der Acker-Schmalwand und dem nicht seltenen Auftreten von Thripsen in den Blüten von Gewächshauspflanzen, wurden Blütenbesucher an natürlich wachsenden Populationen der Art untersucht. Die erste untersuchte Population befand sich im „Technikbereich“ des Botanischen Gartens Halle auf einem ruderalen, trockenen und lückenhaft bewachsenen Standort ohne reichblühende Begleitvegetation. Als Blütenbesucher wurden vor allem kleine, etwa 5 bis 10 mm große Solitärbienen und zahlreiche Thripsarten beobachtet. Insgesamt wurde an diesem Standort eine Besucherrate von 0,84% der geöffneten Blüten pro Tag (9 Stunden) beobachtet (Hoffmann et al. 2003). Durch das Fangen der Insekten für die Bestimmung ist diese Rate sicherlich geringer ausgefallen, als sie in Wirklichkeit gewesen wäre (s.u.). In der Größenordnung ist die beobachtete Besucherrate allerdings mit der geschätzten Auskreuzungsrate von 0,3% (Abbott & Gomes 1989) vergleichbar. Damit wurde zum ersten Mal eine Erklärung für die Beobachtungen auf molekularer Ebene geliefert.

In den Folgejahren wurden diese Untersuchungen zu Blütenbesuchern an der gleichen Stelle, sowie an einer anderen natürlichen Populationen im Botanischen Garten Halle fortgeführt (Hoffmann et al., unveröffentlicht). Neu war vor allem das Auftreten einer kleinen Population auf einer Wiese nahe des sogenannten Neuwerkhangs, eines südexponierten, reich strukturierten und artenreichen Reviers im Botanischen Garten. In diesen Jahren wurden nur noch die größeren Insekten in der Untersuchung berücksichtigt, Thripse wurden nicht mehr untersucht. Tabelle 1 sowie Abb. 3 und 4 fassen die Ergebnisse zusammen. Im Technikbereich des Botanischen Gartens wurden über die 2 Beobachtungsjahre hinweg vergleichbare Ergebnisse erhalten. An dieser Stelle schien das Wetter keinen großen Einfluss auf die Besucherraten zu haben. Auch die deutlich längeren Beobachtungszeiträume in 2004 hatten keinen großen Einfluss auf das Ergebnis.

Tabelle 1. Hochrechnung (Mittelwert und Median) der Blütenbesucher pro 100 Blüten in den Untersuchungsjahren 2003 bis 2005. Um vergleichbare Ergebnisse zwischen den Jahren zu erhalten, wurden nur Beobachtungen, die zwischen 10 und 15 Uhr gemacht wurden, in die Berechnung einbezogen. Daraus ergibt sich ein leicht verringerter Wert im Jahr 2003 gegenüber unserer Publikation.

| Jahr | Blütenbesucherrate (Insekten pro 100 Blüten) während der Fangperiode und 10-15 Uhr (Mittelwert) | Median | Ort |
|------|---|--------|----------------|
| 2003 | 0,81 | 0,50 | Technikbereich |
| 2004 | 0,60 | 0,55 | Technikbereich |
| 2005 | 3,72 | 3,37 | Neuwerkhang |

Überraschend war die sehr hohe Blütenbesucherfrequenz 2004 auf der Wiese am Neuwerkhang (Abb. 3, 4), die auch einige anekdotische Beobachtungen ermöglichte. Es konnte immer wieder beobachtet werden, dass Solitärbienen von Blütenstand zu Blütenstand fliegen und darauf mehr oder weniger alle Blüten aufgesucht haben. Mehrfach wurden bis zu 10 aufeinanderfolgende Besuche von Blütenständen beobachtet, bis die Biene aus der Population abflog oder aus den Augen verloren wurde. Auf diesen Blütenständen führten sie ganz offensichtlich Sammeltätigkeiten aus, d.h. liefen von Blüte zu Blüte. Einzelne, für den Beobachter gut wiedererkennbare Blütenstände wurden auch mehrfach von Bienen aufgesucht. Das regelmäßige Auftreten von kleinen Solitärbienen auf den Blüten von *A. thaliana* lässt vermuten, dass die Acker-Schmalwand, aber auch das Hirtentäschel *Capsella bursa-pastoris* (Ziermann et al. 2009) und weitere frühblühende Arten der Brassicaceae, möglicherweise im Frühjahr eine wichtige Nahrungs- und Nektarquelle für diese kleinen Insekten sind. In welchem Ausmaß die beobachteten *Andrena*- und *Lasioglossum*-Arten auf die frühblühenden Brassicaceen spezialisiert sind, ist aber unklar. Larkin et al. (2008) beschreiben zahlreiche *Andrena*-Arten, die auf bestimmte Pflanzengruppen spezialisiert sind, wogegen andere ein weites Spektrum an Pflanzen besuchen. Das wiederholte und aufeinanderfolgende Anfliegen von Blütenständen könnte die niedrigeren Raten der vorangegangenen Jahre erklären, in denen die meisten Insekten für die

Bestimmung gefangen wurden. Andererseits bietet der Neuwerkhang durch seine reiche Struktur aus Steinen, Mauern, südexponierten Stellen und reicher Flora möglicherweise den Bienen bessere Lebensbedingungen, die sich in einer größeren Bienenpopulation und somit höheren Besucherraten bei *A. thaliana* widerspiegeln.

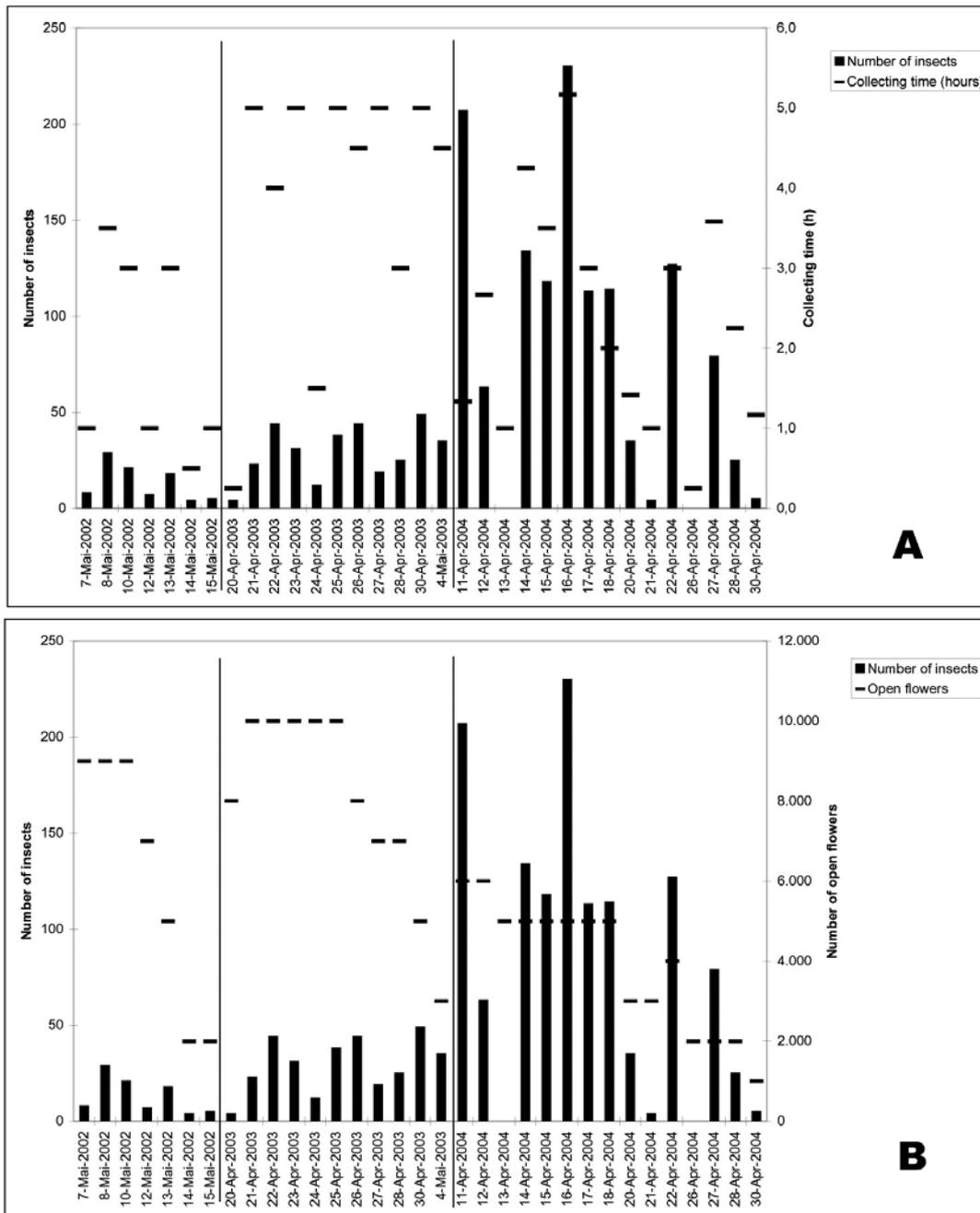


Abb. 3. Zusammenfassung der täglichen Beobachtungen von Insektenbesuchen auf den Blüten von *A. thaliana* in den Populationen. **A.** Beobachtungszeit (horizontale Striche) und Anzahl der darin beobachteten Insekten (Balken). **B.** Geschätzte Anzahl der offenen Blüten am Beobachtungstag (horizontale Striche) und Anzahl der beobachteten Insekten (Balken). Vertikale Striche trennen die Jahre. 2002 und 2003 wurde im Technikbereich beobachtet, 2004 auf dem Neuwerkhang.

Bei bedecktem Himmel war die Besucherrate auf dem Neuwerkhang deutlich geringer als bei sonnigem Wetter. Dieser Unterschied konnte im Technikbereich nicht so deutlich beobachtet werden. Dort waren die Besucherraten bei bedecktem Himmel geringer, aber klar vorhanden. Die Abhängigkeit der Aktivität der Solitärbiene von den Umweltbedingungen lässt sich aber wohl kaum experimentell analysieren (F. Burger, pers. Mitteilung). Das zeigte sich auch in leider fehlgeschlagenen Versuchen, gefangene Bienen in einem Mikrokosmosexperiment als Blütenbesucher einzusetzen (D. Tholl, M. Hoffmann). Dazu wurden verglaste Kästen (Glas an einer Seite und Deckel) verwendet, die Platz für eingetopfte *A. thaliana* Pflanzen boten. Bei sonnigem Wetter, aber auch bei leichter Abdunklung konnte keine verwertbare Aktivität der gefangenen Bienen in den Käfigen beobachtet werden. Entweder stellten sich die Bienen tot oder flogen nur gegen die obere Scheibe.

Eine Studie an *Aquilegia* zeigte, dass neben der Besuchshäufigkeit auch zahlreiche andere Faktoren, wie Pflanzendichte, Populationsdichte der Pflanzen und Insekten sowie die Größe des Schauapparates der Blüten für eine hohe effektive Auskreuzungsrate wichtig und zu berücksichtigen sind (Brunet & Sweet 2006). Die relativ hohen Besucherraten der Solitärbiene lassen vermuten, dass im Untersuchungsgebiet diese Insektengruppe Hauptbestäuber bei *A. thaliana* ist. Für einen hohen Samenansatz bei der selbstkompatiblen Acker-Schmalwand ist diese Bestäubung durch Insekten aber nicht notwendig. Kalisz & Vogler (2003) diskutieren ein Modell, in dem Selbstbestäubung unter unsicheren Besucherraten für die Pflanzen vorteilhaft sein kann. Dieses trifft vielleicht auch für die einjährige *A. thaliana* zu, die häufig an gestörten Stellen, in homogenen Pflanzenbeständen wie Getreidefeldern und anderen Gebieten vorkommt, die eine geringere Frequenz an erdbewohnenden Solitärbiene vermuten lässt. Die weitgehende Unabhängigkeit von Fremdbestäubung könnte neben anderen Faktoren den großen ökologischen Erfolg der Art im Sinne eines großen Areals und der Möglichkeit viele Standorte zu besiedeln, verantwortlich sein.

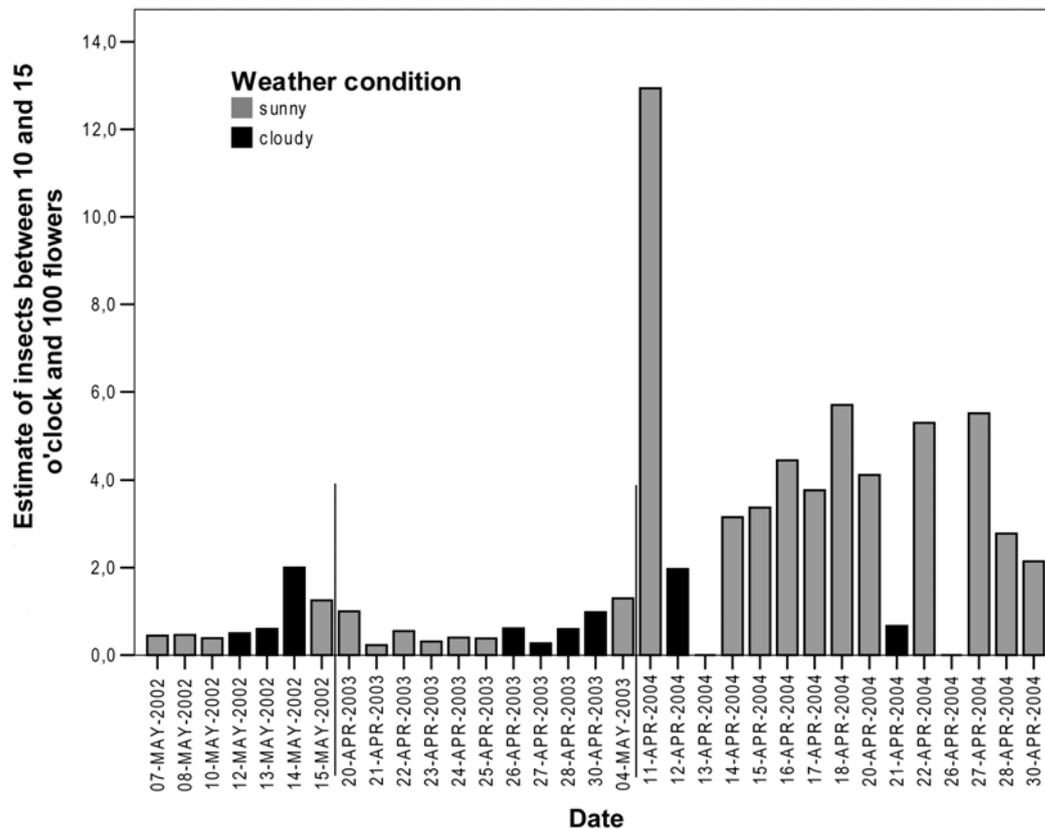


Abb. 4. Hochrechnung der Besucherraten für die 5 Mittagsstunden. Dieses entspricht den Prozent der besuchten Blüten. Die einzelnen Säulen wurden nach vorherrschendem Wetter eingefärbt: grau: sonniges Wetter, schwarz: bedeckter Himmel. Vertikale Striche trennen die Jahre. 2002 und 2003 wurde im Technikbereich beobachtet, 2004 auf dem Neuwerkhang.

Die Feldbeobachtungen zu Blütenbesuchern zeigten, dass *A. thaliana* keine ausschließlich selbstbestäubte Art ist. Die Besucherraten sind zwar niedrig, aber deutlich vorhanden. Die Effizienz von Fremdbestäubung hängt natürlich auch von der genetischen Struktur der lokalen Populationen ab, d.h. ob die Population mehr oder weniger isogen ist oder ob Population genetische Variabilität enthält.

Die Samengröße bei *A. thaliana* wird vom Imprinting bzw. der elterlich spezifischen Genexpression (PSGE – parental specific gene expression) stark beeinflusst. Jong et al. (2005) und Jong & Scott (2007) diskutieren ein Modell der Samengröße in Abhängigkeit vom elterlichen Genotyp und dem Einfluss der von uns beobachteten geringen Bestäuberraten. In diesen Modellen hat selbst die von uns beobachtete geringe Besucherfrequenz einen Effekt auf die Entwicklung der Samengröße und die Evolution dieses Merkmals. Sicherlich werden neben der Samengröße durch die Fremdbestäubung bei *A. thaliana* auch weitere Merkmale der Pflanzen beeinflusst.

Die anderen Arten der Gattung *Arabidopsis* besitzen wohl meist ein ausgeprägtes System der Selbstinkompatibilität und wurden weitgehend als fremdbestäubt angesehen (z. B. Clauss & Mitchell-Olds 2006 für *A. lyrata* subsp. *petraea*). Bei nordamerikanischen *A. lyrata* konnte aber gezeigt werden, dass es Populationen gibt, in denen Individuen die Selbstinkompatibilität verloren haben (Mable et al. 2005). Diese Populationen zeigen eine Verarmung an genetischer Diversität und einen höheren Inzuchtkoeffizienten. Das Vorkommen von solchen teilweise selbstkompatiblen Populationen ermöglicht aber einen besseren experimentellen Zugang zu diesen Nicht-Modell-Arten der Gattung (Clauss & Koch 2006). Ähnlich wie bei *A. thaliana* scheint auch bei den verwandten Arten ein differenzierter Blick auf die Ökologie der Arten unter natürlichen Bedingungen notwendig zu sein.

3.4 Temperatureinfluss auf die Entwicklung von Akzessionen aus dem gesamten Areal

Zugehörige Publikation (siehe Anhang 7):

Hoffmann, M. H., Tomiuk, J., Schmutz, H., Koch, C., Bachmann, K. (2005): Phenological and morphological responses to different temperature treatments differ among a world-wide sample of accessions of *Arabidopsis thaliana*. *Acta Oecologica* **28**: 181-187.

Natürlich vorhandene genetische Variabilität von *A. thaliana* kann eine Grundlage für genetische Untersuchungen bilden (Alonso-Blanco & Koornneef 2000). Implizit vieler Studien ist die Annahme, dass die lokal wachsenden Genotypen die an die örtlichen Bedingungen am besten angepasst sind und während der postglazialen Ausbreitung entsprechend den Umweltbedingungen sortiert wurden. Die Temperatur ist nach den Arealanalysen ein sehr wichtiger Faktor, der die Verbreitung der Art beeinflusst (Hoffmann 2002). Dieser Annahme folgend wurden Experimente zum Temperatureinfluss auf die Pflanzenentwicklung mit 74 Akzessionen aus dem Gesamtareal der Art konzipiert. Erste veröffentlichte Ergebnisse liegen für die Klimakammerversuche vor, bei denen die Pflanzen im Langtag bei 14 und 22 °C kultiviert wurden (Hoffmann et al. 2005). Feuchtigkeit war in den Untersuchungen kein Faktor und stand immer ausreichend zur Verfügung. Im Experiment wurden 16 morphologische und 5 phänologische Merkmale erfasst, die mit den Klimadaten der Akzessionsherkünfte für die Auswertung zur Verfügung standen.

In der Summe der untersuchten Akzessionen von *Arabidopsis thaliana* reagierte die Art in allen Merkmalen auf den Temperaturunterschied von 8 K. Bei 14°C waren alle phänologischen Phasen deutlich verzögert. Die meisten meristischen Merkmale (Anzahl

Rosetten- und Stängelblätter, Anzahl Seitentriebe) waren bei 14 °C in größerer Anzahl vorhanden als bei 22°C. Die Haaranzahl auf den Blättern war bei niedrigeren Temperaturen geringer, auch waren weniger Samenanlagen pro Frucht bei kühleren Wachstumsbedingungen steril. Quantitative Merkmale wie Blattlängen und damit der Rosettendurchmesser und Fruchtlängen waren bei 14 °C größer als bei 22 °C. Lediglich die Kelchblattlänge war bei 14 °C kürzer als bei 22 °C. Einzelne Akzessionen wichen dagegen in einzelnen Merkmalen von diesem generellen Muster ab, hatten in wenigen Fällen gegenläufige Merkmalsausprägungen oder unterschieden sich in den Merkmalen nicht signifikant zwischen den Behandlungen.

Die Merkmale und die plastischen Antworten der Akzessionen auf die Wachstumstemperatur (Plastizität = Merkmalsausprägung bei 22 °C – Merkmalsausprägung bei 14 °C) wurden mit den jahreszeitlichen Mitteltemperaturen der Herkunftsorte korreliert. Von den morphologischen Merkmalen korrelierte nur die Plastizität der Rosetten- und Stängelblattlänge negativ mit den Januartemperaturen. Die Blattlängen der Akzessionen aus winterkalten Gebieten war bei höheren Wachstumsbedingungen kürzer als bei niedrigeren. Die Akzessionen aus kälteren Gebieten entwickeln sich bei höheren Temperaturen schneller als Pflanzen aus wärmeren Gebieten. Dieses Ergebnis gibt einen kleinen Hinweis auf nacheiszeitliche Selektion während der Arealexpansion. Die heute in kälteren Gebieten vorkommenden Pflanzen können vielleicht die kurze warme Periode effizienter für ihre Entwicklung nutzen als Pflanzen, die aus wärmeren Gebieten stammen.

Folgend der Hypothese, dass sich die Genotypen entsprechend ihrer ökologischen Optima im Laufe der postglazialen Migrationen entlang der klimatischen Gradienten eingemischt haben, wurden die Klimakammerversuche nach den Versuchen bei 14 und 22 °C um weitere Wachstumstemperaturen erweitert, so dass Ergebnisse von 5 Versuchen vorliegen: 10, 14, 18, 22 und 26 °C (Hoffmann, Koch, Schmuths, Horres et al. unveröffentlicht). Im Folgenden sollen einige vorläufige Ergebnisse dieser Untersuchungen dargestellt werden. Auffälligstes, aber nach den Versuchen bei 14 und 22 °C ein nicht unerwartetes Ergebnis war, dass die plastischen Antworten der Akzessionen auf die Wachstumstemperaturen nicht linear und schon gar nicht gleichgerichtet waren. Beispielsweise sollen die Ergebnisse anhand von 9 ausgewählten Akzessionen graphisch dargestellt und präsentiert werden. Statistisch wurden die Ergebnisse mit folgender Methode untersucht: univariate multifaktorielle Varianzanalyse (ANOVA, general linear model) mit *post hoc* Scheffé Tests, um homogene Gruppen an Akzessionen zu finden. Faktoren sind die Genotypen (Akkzessionen), die 5 Wachstumstemperaturen, geographische Koordinaten und Klimawerte vom Ursprungsort der

Akzessionen. Als Signifikanzniveau der Anova wurde wegen teilweise auftretender Varianzhomogenität $p = 0,01$ angenommen (Levene's Test auf Varianzhomogenität). Um den Einfluss der Herkunft auf das Wachstumsverhalten in kontrollierten Bedingungen zu untersuchen, wurden in der ANOVA anstelle der Genotypen die Klimawerte und geographischen Koordinaten vom Ursprungsort als fixierte Faktoren genutzt. Alle Berechnungen wurden mit dem Programm SPSS 13 (2004) durchgeführt.

Alle berechneten ANOVAs sind signifikant, d.h. es gibt zwischen den Akzessionen signifikante Unterschiede in Phänologie und Morphologie (weiter unten detaillierter ausgeführt für 2 Merkmale: Anzahl der Tage bis zur Blüte und Anzahl der Rosettenblätter). Scheffé-Tests ergaben immer überlappende homogene Gruppen. Das bedeutet, dass es keine gestuften Unterschiede zwischen den Genotypen gibt, sondern eine kontinuierliche Variabilität. Scheinbar extreme Unterschiede zwischen einzelnen Akzessionen, wie sie sich aus den Abbildungen des Verhaltens der 9 Akzessionen vermuten lassen und durch Berechnungen von ANOVAs über nur diese Akzessionen hinweg bestätigen lassen, sind über den gesamten Datensatz durch Übergänge bzw. intermediäre Akzessionen miteinander verbunden.

Phänologie. Höhere Temperaturen gehen gewöhnlich mit einer Beschleunigung der Entwicklung einher. Von den untersuchten phänologischen Phasen wird am wenigsten die Keimung von höheren Temperaturen beschleunigt. Am Beispiel der Akzession Col-0 (in Abbildungen auch als Col bezeichnet) zeigt sich ein von 10 °C hin zu 26 °C Wachstumstemperatur zunehmend früherer Eintritt in die nächste phänologische Phase (Abb. 5).

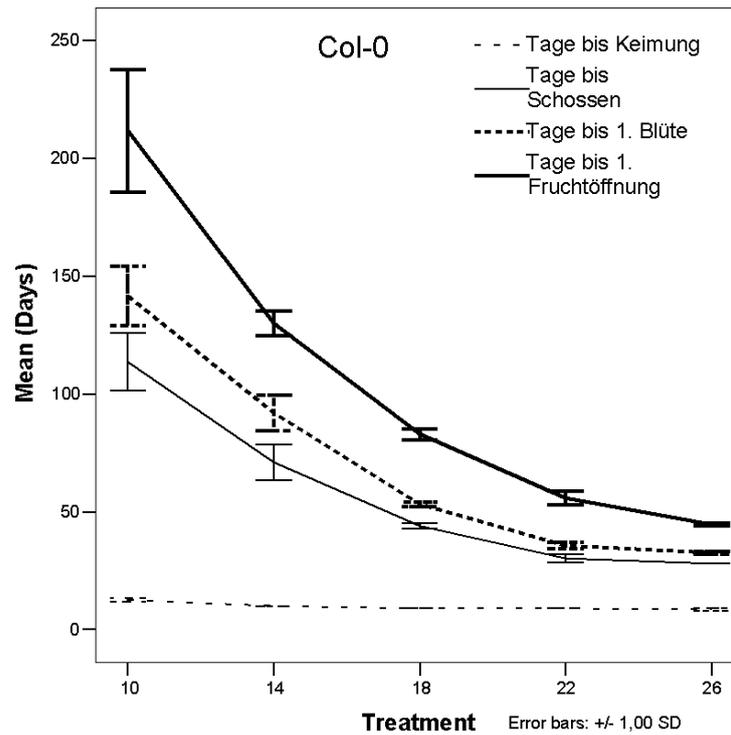


Abb. 5. Einfluss der Wachstumstemperaturen auf die Phänologie der Akzession Col-0. Bei höheren Temperaturen entwickelt sich die Pflanze schneller und die individuelle Streuung in der Phänologie ist geringer. Auf der Abszisse sind die Wachstumstemperaturen in °C aufgetragen.

Der zeitliche Unterschied der Keimung bei 10 und 26 °C beträgt häufig nur 2-4 Tage, kann aber bei einzelnen Akzessionen bis zu 10 Tagen umfassen (Abb. 6). In vielen Fällen keimen die ausgelegten Samen am gleichen Tag. Vermutlich war aber das Beobachtungsintervall von einem Tag für die Aufnahme der Tage bis zur Keimung zu groß.

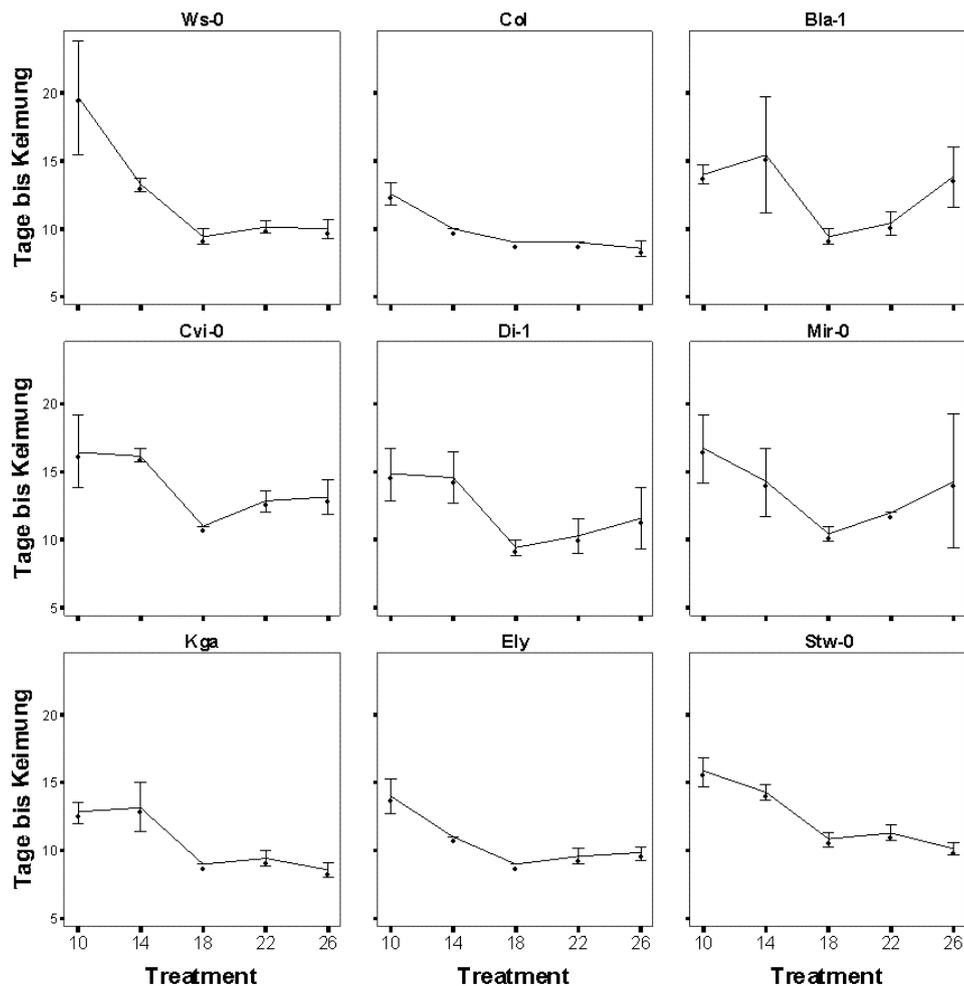


Abb. 6. Anzahl der Tage bis zur Keimung bei 9 ausgewählten Akzessionen (Mittelwert und Standardabweichung). Beispielsweise keimen Col (Polen) und Stw-0 (Russland) mit steigenden Temperaturen schneller als andere Akzessionen: Cvi-0 (Kapverdische Inseln), Mir-0 (Triest, Italien), Bla-1 (Blanes Gerona, Spanien). Abszisse: die 5 Wachstumstemperaturen.

Die späteren phänologischen Phasen zeigen eine deutlichere Reaktion auf die Wachstumstemperaturen (Abb. 7). Das könnte zwei Ursachen haben. Möglicherweise sind die molekularen und physiologischen Prozesse bis zum Austreten der Keimblätter aus der Testa wenig komplex, dass sie nicht sehr stark von der Umwelttemperatur beeinflusst werden. Molekulare Arbeiten zeigen allerdings, dass die Keimung ein recht komplexer Prozess ist (z. B. Clerkx et al. 2004, Finkelstein et al. 2008), so dass diese Erklärungsmöglichkeit wenig wahrscheinlich ist. Eine einfachere und auf weniger Annahmen beruhende Erklärung ist, dass sich die durch die unterschiedlichen Temperaturen beobachteten geringen zeitlichen Unterschiede bei der Keimung in den späteren Phasen stärker aufspalten (siehe auch Abb. 5).

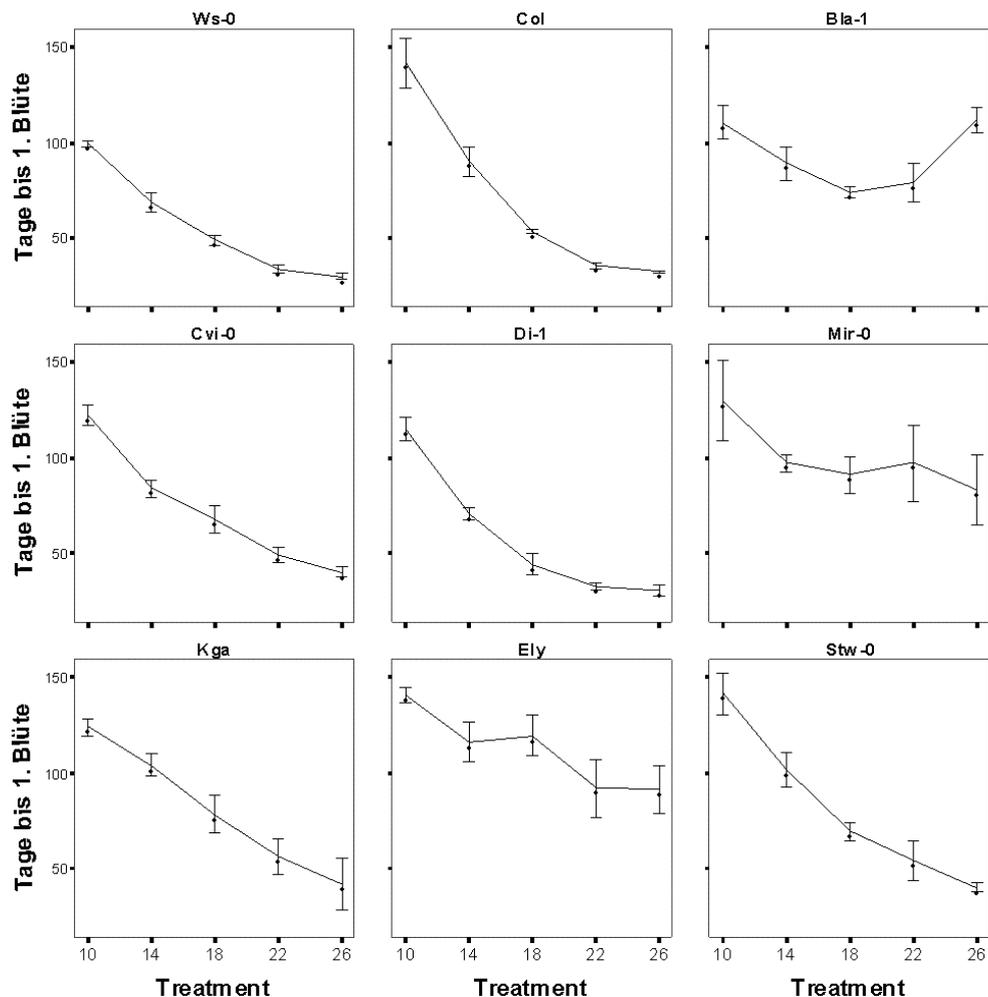


Abb. 7. Anzahl der Tage bis zur Öffnung der ersten Blüte bei 9 ausgewählten Akzessionen (Mittelwert und Standardabweichung). Höhere Temperaturen (Abszisse) bewirken eine Beschleunigung der Entwicklung. Die Akzession Bla-1 (Blanes Gerona, Spanien) zeigt bei höheren Temperaturen Entwicklungsstörungen und stirbt während der Blütezeit bei 26 °C ab. Im 22 °C-Versuch reiften noch einige Früchte.

Der Scheffé-Test für alle Akzessionen ergab 20 überlappende homogene Gruppen. Folgende Gruppenzugehörigkeiten ergaben sich: Ws-0: Gruppe 1-3, Di-1: 1-6, Col und Cvi-0: 1-11, Kga: 1-14, Stw-0: 2-14, Bla-1: 4-16, Mir-0: 7-19, Ely: 13-19.

Die Abbildungen 8 und 9 fassen die Ergebnisse der ANOVA bzw. der *post hoc* Scheffé-Tests für die Anzahl der Tage bis zur Öffnung der ersten Blüte zusammen. Die anderen untersuchten phänologischen Phasen wiederholen das hier beobachtete Muster. Zwischen einzelnen Akzessionen gibt es signifikante Unterschiede im Verhalten unter 5 kontrollierten Bedingungen. Über die Vielzahl der Akzessionen hinweg gibt es aber nur graduelle Unterschiede zwischen den Akzessionen.

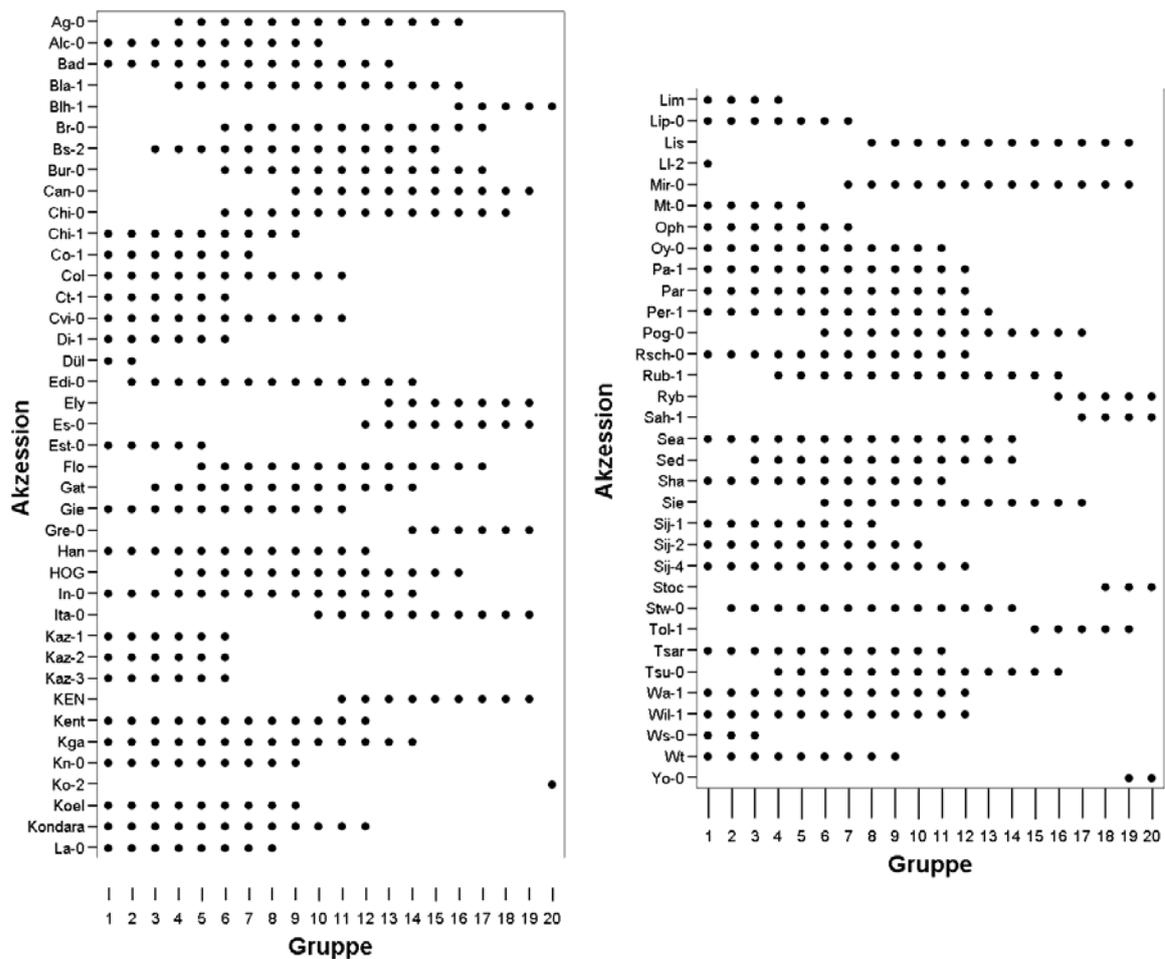


Abb. 8. Tage bis zur Öffnung der ersten Blüte. Homogene Gruppen nach dem Scheffé-Test. Klar zu sehen sind die genotypischen Unterschiede zwischen einzelnen Akzessionen, insgesamt zeigt sich aber eine kontinuierliche Variabilität innerhalb der Art.

Gäbe es eine klimatische Selektion im Areal der Art, dann müssten sich die homogenen Gruppen entlang des Klimagradients ausrichten. Um dieses zu untersuchen, wurden anstelle der Genotypen die Temperaturen vom Ursprungsort der Akzession als Faktor in der ANOVA genutzt (Abb. 9). Ein klares Muster ist nicht erkennbar, offenbar spielt die Temperatur als Selektionsfaktor, zumindest bei den untersuchten Merkmalen, keine Rolle bei der nacheiszeitlichen Ausbreitung der Art.

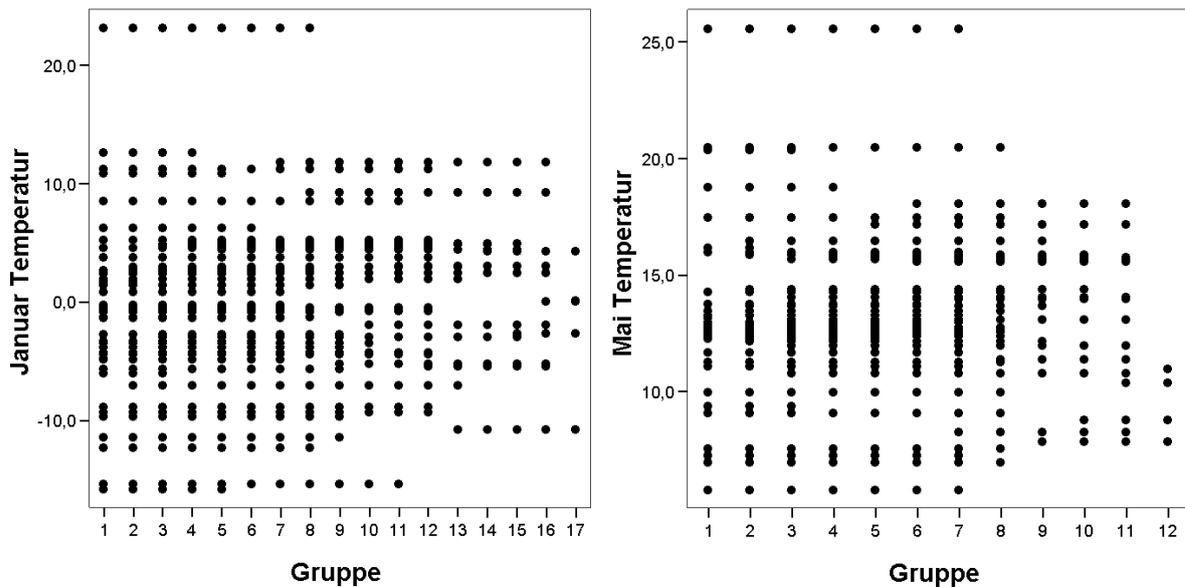


Abb. 9. Tage bis zur Öffnung der ersten Blüte. Homogene Gruppen nach dem Scheffé Test vs. Akzessionen als Temperaturen des Ursprungsortes. Beispielsweise gehört die Akzession Cvi-0 (Januartemperatur auf den Kapverdischen Inseln 23 °C) zu den Gruppen 1 bis 8. Die kasachischen Akzessionen (Januartemperatur -16 °C) gehören zu den Gruppen 1-11.

Einige Akzessionen zeigen bei den höheren Wachstumsbedingungen deutliche Schädigungen bzw. Beeinträchtigungen, die die Pflanzen teilweise nicht zur Fruchtreife gelangen. Erstaunlicherweise sterben die aus dem Mittelmeergebiet stammenden Akzessionen Bla-1, Ita-0, Sah-1, Tol-1 bei 26 °C vor der Fruchtreife ab. Erwartet wurde, dass bei den im allgemeinen dort herrschenden höheren Temperaturen die mediterranen Genotypen bei hohen Temperaturen besser wachsen sollten. Die ebenfalls aus dem Mittelmeerraum stammenden Akzessionen Co-1, Mir-0, Mt-0 zeigen keine Schädigung bei höheren Wachstumstemperaturen. Ll-2, eine aus dem Nordosten Spaniens stammende Akzession, wächst dagegen nur bei den höheren Temperaturen. Aus den anderen Arealteilen stammende Akzessionen hatten nicht diese Entwicklungsstörungen, sie zeigten weitgehend das bei Col-0 beschriebene Verhalten, in dem sich die Pflanzen bei höheren Temperaturen schneller entwickeln.

Morphologie. Im Gegensatz zu den phänologischen Merkmalen spiegeln die untersuchten morphologischen Merkmale einen nicht so gleichgerichteten Effekt der Temperatur auf die Pflanzen wider. Bei Col-0 nimmt mit steigender Temperatur die Entwicklungsgeschwindigkeit zu, die Anzahl der Rosettenblätter nimmt aber stetig ab (Abb. 7, 10). Ähnlich verhalten sich beispielsweise Di-1 und Wa-1. Eine stetige Zunahme der Rosettenblattanzahl mit steigender Temperatur wurde bei Bla-1 (NO-Spanien) beobachtet. Die Mehrzahl der Akzessionen besitzen eine eingipflige Kurve, d.h. bei den niedrigen und

hohen Temperaturen werden weniger Rosettenblätter gebildet als bei mittleren Wachstumstemperaturen (Abb. 10). Beispiele dafür sind Mir-0, Kga und Ely. Einige Genotypen zeigen in diesem Merkmal dagegen fast keine Reaktion auf die Temperaturen (Cvi-0, Co-1). Abbildung 11 spiegelt wider, dass es keinen geographischen Effekt auf diese Merkmalsausprägungen gibt.

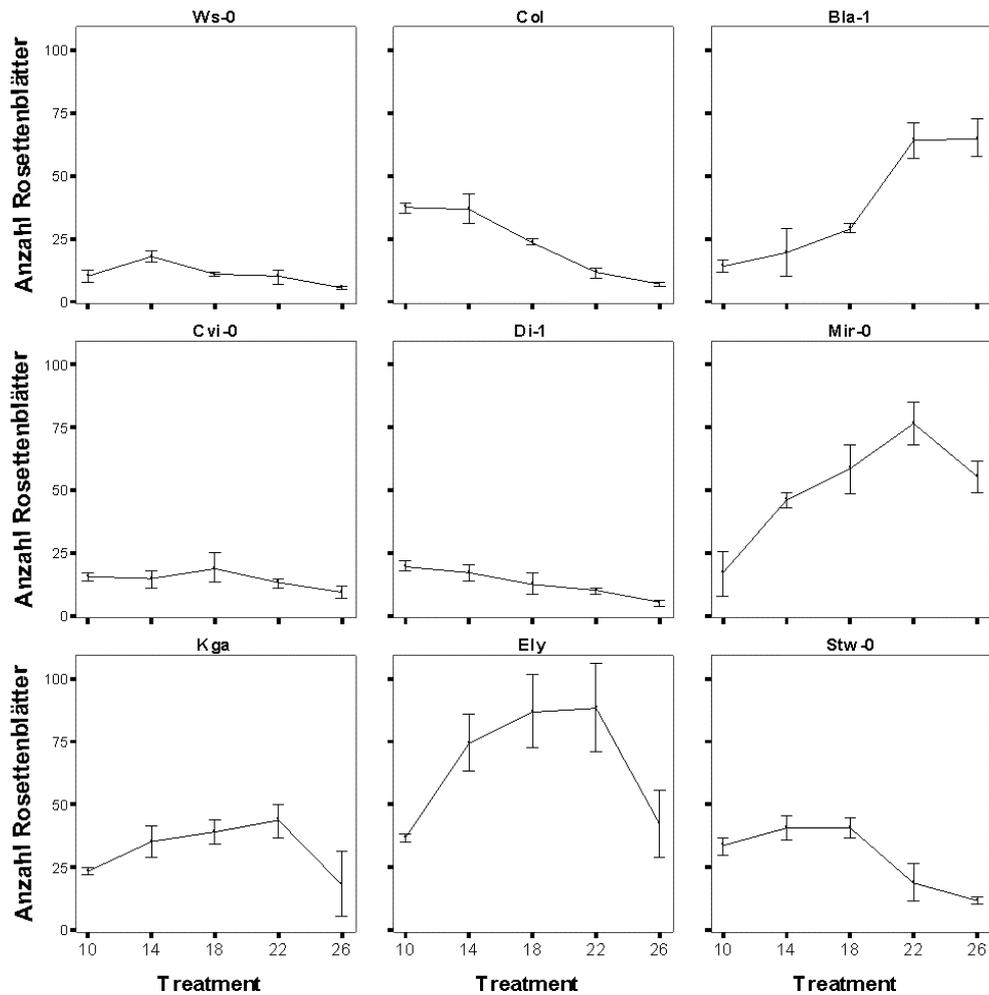


Abb. 10. Anzahl der Rosettenblätter zum Zeitpunkt des Schossens bei 9 Akzessionen (Mittelwert und Standardabweichung). Im Gegensatz zu den phänologischen Merkmalen sind die Reaktionen auf unterschiedliche Temperaturen (Abszisse) kaum noch gleichgerichtet.

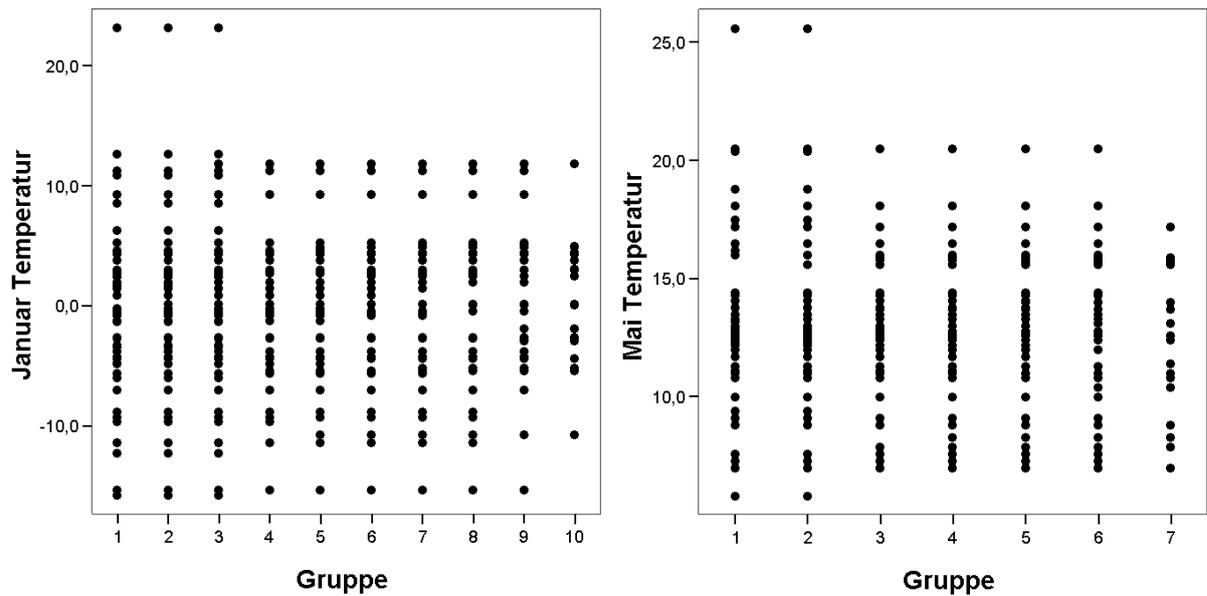


Abb. 11. Anzahl der Rosettenblätter. Homogene Gruppen nach dem Scheffé Test vs. Akzessionen als Temperaturen des Ursprungsortes. Die Gruppen sind nicht klimatisch strukturiert.

Auf die Anzahl der gebildeten Seitentriebe aus den Stängel- und Rosettenblattachseln wirken die Temperaturen nur in geringem Umfang. Bei den meisten untersuchten Akzessionen bleibt die Anzahl der Seitentriebe aus den Rosettenblättern weitgehend gleich. Die Seitentriebe am Stängel zeigen dagegen, ähnlich wie die Anzahl der Rosettenblätter, eine leicht erhöhte Anzahl bei mittleren Wachstumstemperaturen.

Hoch positiv miteinander korreliert sind Kelch- und Kronblattlängen, Merkmale, die für die Blütengröße stehen. Allgemeiner Trend bei der Blütengröße ist, dass die Blüten mit zunehmender Temperatur kleiner werden (Abb. 12, z. B. Co-1, Mir-0, Ws-0). Größer werdende Blüten bei höheren Temperaturen wurden nicht beobachtet. Einzelne Genotypen reagieren in diesem Merkmal kaum auf die Temperatur und besitzen annähernd gleich große Blüten in allen Experimenten (z.B. Ag-0, Kga).

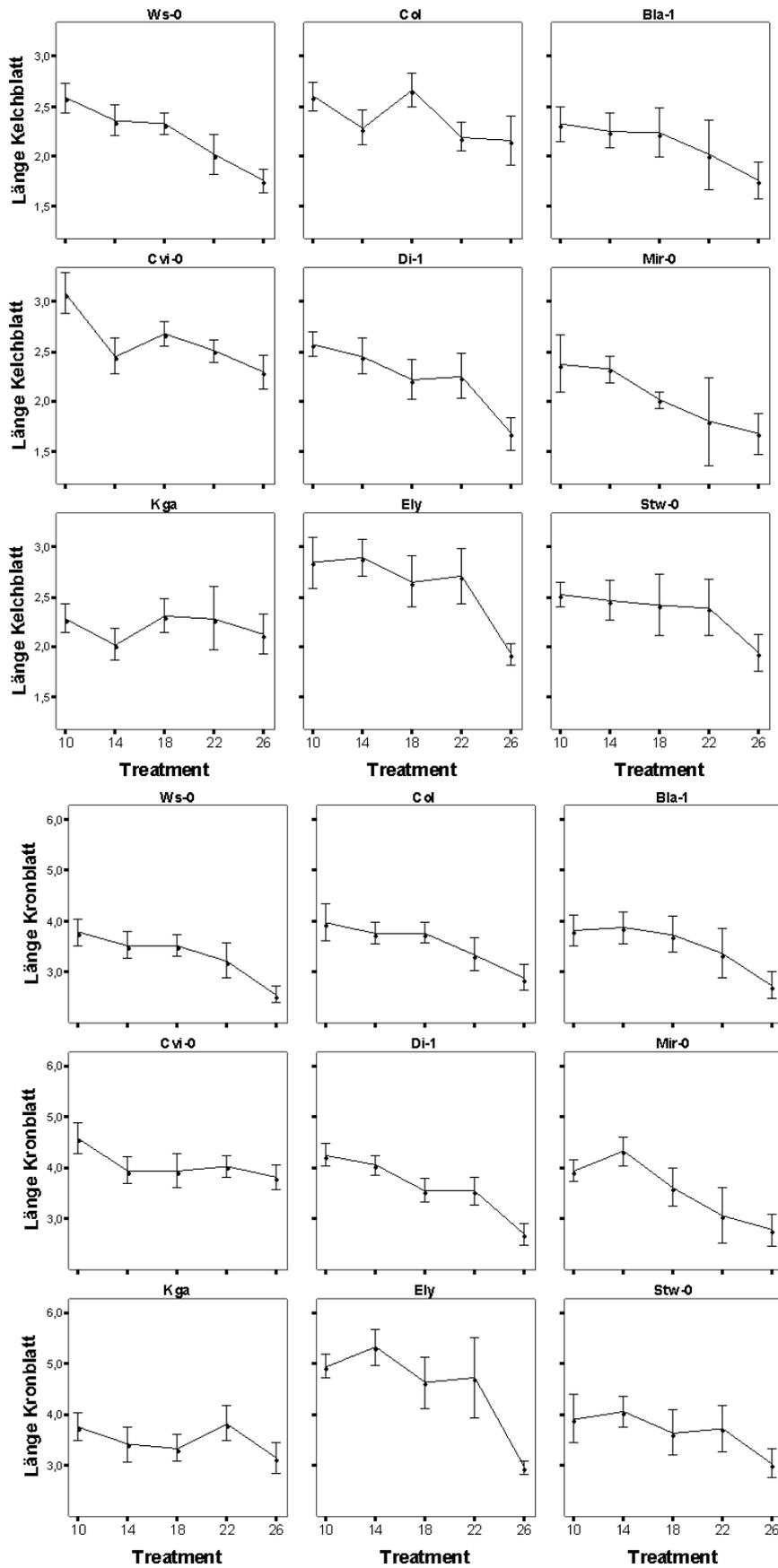


Abb. 12. Kelch- und Kronblattlängen der 9 Akzessionen (Mittelwert und Standardabweichung). Beide Merkmale sind miteinander korreliert. An jeder Pflanze wurden die ersten 7 Blüten an der Pflanze vermessen.

Die Fruchtlänge nimmt bei den meisten Akzessionen mit steigender Temperatur ab (Abb. 13). Nur bei wenigen Genotypen bleibt dieses Merkmal annähernd gleich (Kaz-1, Kga, Oph). Im untersuchten Temperaturbereich gibt es bei den Akzessionen auch einen leicht unterschiedlichen reproduktiven Erfolg. Höhere oder niedrigere Temperaturen wirken sich auf den Fortpflanzungserfolg über die Anzahl der gebildeten Samen pro Frucht aus. Bei vielen Akzessionen werden bei höheren Temperaturen weniger reife Samen gebildet (Abb. 14). Das resultiert vor allem bei höheren Wachstumsbedingungen aus der dort kürzeren Frucht. Die Anzahl nicht entwickelter bzw. steriler Samenanlagen nimmt bei einigen Akzessionen bei höheren Temperaturen zu. Dieses lässt sich auch durch das Verhältnis der Anzahl steriler/reifer Samen zeigen (die Berechnung des umgekehrten Verhältnisses ist aufgrund des häufigen Fehlens steriler Samenanlagen nicht möglich). Ist dieses Verhältnis 0, dann haben sich alle Samenanlagen zu reifen Samen entwickelt, bei einem höheren Wert finden sich unentwickelte Samenanlagen in der Frucht. Entwicklungsstörungen durch höhere Temperaturen, die sich in einer erhöhten Sterilität der Samen äußert, konnte unter anderen bei den Akzessionen Sij, Sha, Kondara (beide aus Mittelasien), Wa-1 (tetraploid, Polen) und Ag-0, Bur-0, Yo-0 (Europa, USA) beobachtet werden. Die ebenfalls tetraploide Akzession Stoc zeigt als einzige Akzession eine geringere Sterilität bei höheren Temperaturen. Das heißt, bei 14 °C entwickeln sich die Samen von Stoc schlechter als bei 22 °C. Allerdings zeigt diese Akzession bei 26 °C deutliche Entwicklungsstörungen und stirbt vor der Fruchtreife ab.

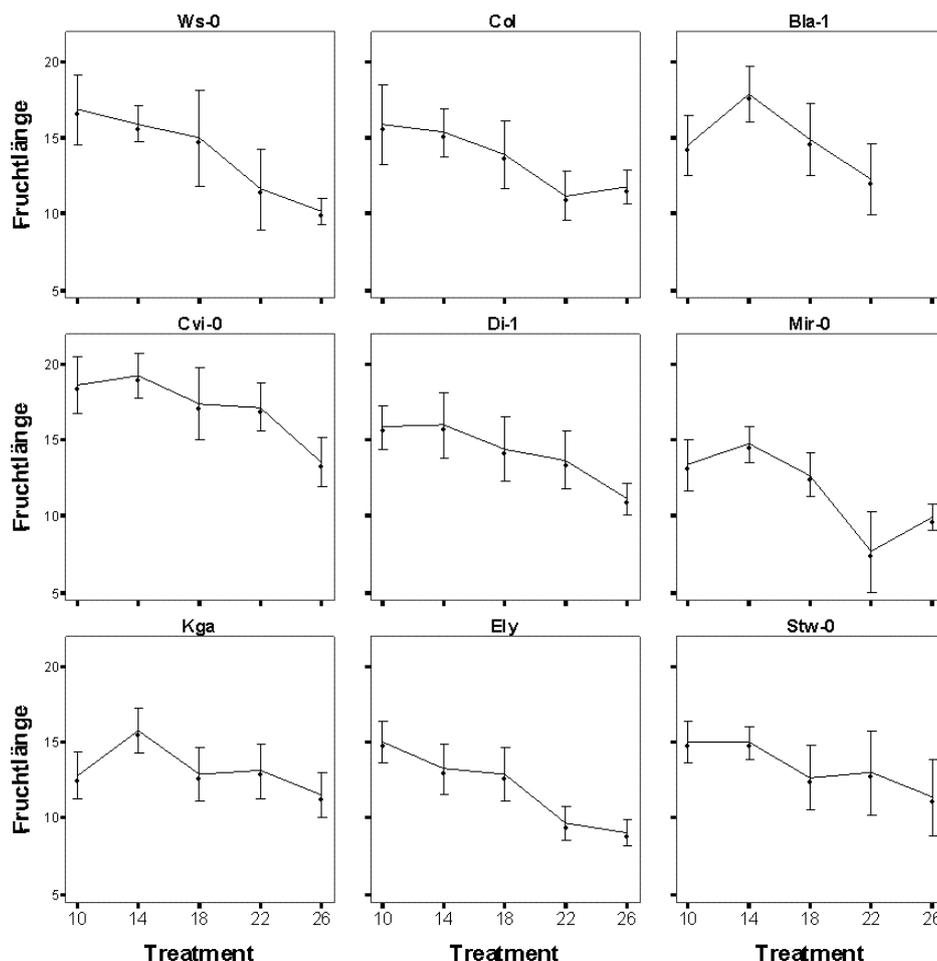


Abb. 13. Länge der Schoten bei 9 Akzessionen bei 5 verschiedenen Wachstumstemperaturen (Mittelwert und Standardabweichung). Die Akzession Bla-1 aus Nordostspanien erreicht bei 26 °C nicht die Frucht reife und stirbt während der Blütezeit ab. An jeder Pflanze wurden die unteren 7 Früchte vermessen.

In den vorangegangenen Absätzen wurde die Entwicklung der Akzessionen bei 5 verschiedenen Temperaturen beschrieben. Betrachtet man die Herkunft der Akzessionen, so zeigt sich, dass das geographische Signal offensichtlich noch geringer ist als in den vorausgehenden Untersuchungen. Beispielsweise reagieren die aus dem Mittelmeergebiet stammenden Akzessionen sehr unterschiedlich auf die Wachstumstemperatur. Obwohl die Daten bezüglich des Klimas des Sammelortes der Akzessionen noch nicht endgültig statistisch ausgewertet wurden, lässt sich schon ziemlich sicher sagen, dass in unserer Auswahl von Akzessionen das Klima am Sammelort nicht oder nur schwach mit der Entwicklung der Pflanzen unter den Experimentalbedingungen korreliert. Das bedeutet, dass die Genotypen nicht streng lokal eingepasst bzw. adaptiert sind, sondern in größeren klimatischen Räumen leben können. Das unklare geographische Muster deutet darauf hin,

dass die Genotypen während der postglazialen Ausbreitung möglicherweise weitgehend zufällig verteilt wurden und sich nicht entlang der klimatischen Gradienten sortiert haben.

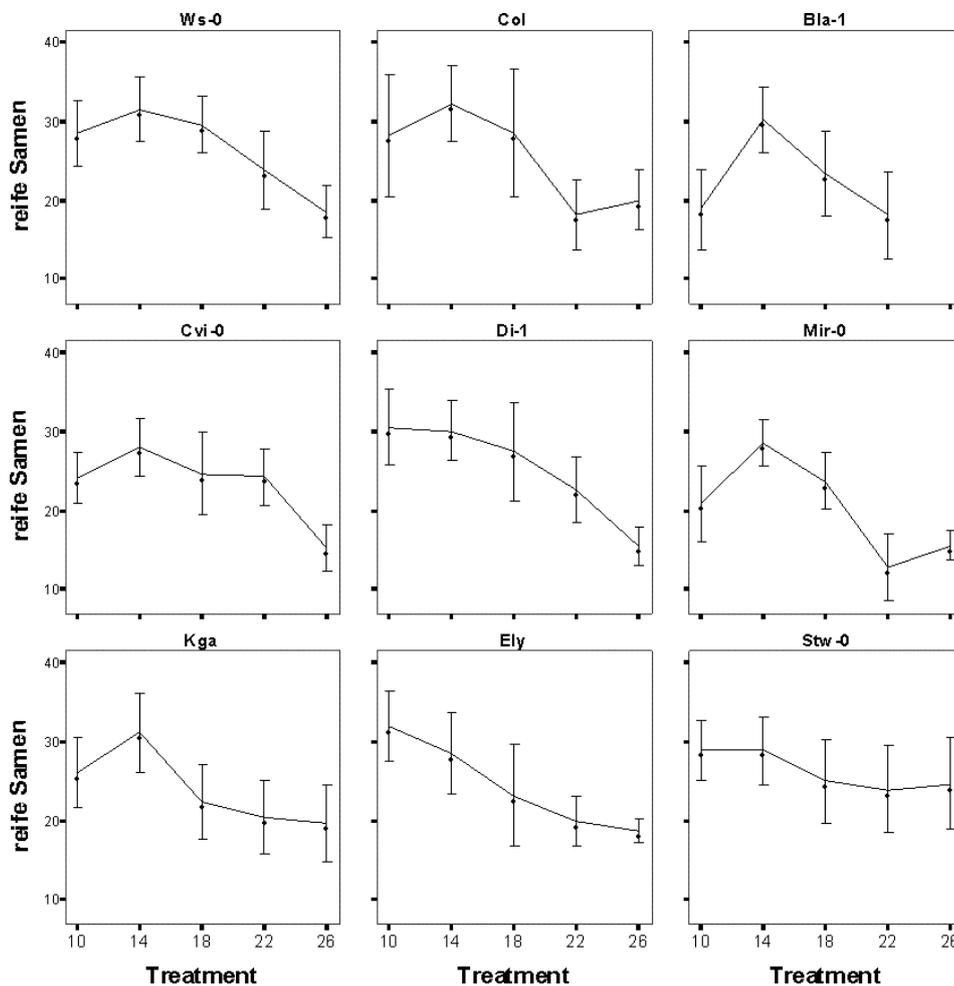


Abb. 14. Anzahl reifer Samen in den Schoten bei 9 Akzessionen bei 5 verschiedenen Wachstumstemperaturen (Mittelwert und Standardabweichung). Die Akzession Bla-1 aus Nordostspanien erreicht bei 26 °C nicht die Fruchtreife und stirbt während der Blütezeit ab. An jeder Pflanze wurden die Samen der 7 unteren Früchte gezählt.

In unseren Klimakammerversuchen wurde das Wachstum der Pflanzen in einem weiten Spektrum von Bedingungen untersucht, die aber vermutlich nicht in dem Bereich liegen, der die Pflanze zwingt, ihr Entwicklungsprogramm durch den Eintritt in dormante Phasen oder ähnliches zu ändern. Solche Phasen wären beispielsweise die herbstliche Akklimatisierung und anschließende Überwinterung. Ein häufig bei Pflanzen areallimitierender Umweltfaktor ist vermutlich die Frosttoleranz. Der Einfluss von Temperaturen unter 0°C auf Akzessionen von *A. thaliana* wurde von Hannah et al. (2006) und Zhen & Ungerer (2008) untersucht. Die Bedingungen in den Experimenten simulieren Kahlfröstdingungen ohne Schneebedeckung, die Pflanzen wurden im nicht akklimatisiertem bzw. akklimatisierten Zustand verschiedenen

Frosttemperaturen ausgesetzt. Es wurde eine signifikante genetische Variabilität der Frosttoleranz und eine signifikante Korrelation des Breitengrades und der mittleren Januar- und Julitemperatur mit der Frosttoleranz der Akzessionen im akklimatisierten und nicht akklimatisierten Zustand gefunden. Akklimatisation ist somit auch bei *A. thaliana* entscheidend für das Überleben bei Temperaturen unter 0 °C, wobei einige nicht akklimatisierte Pflanzen auch noch bei -8 °C überlebt haben. Im akklimatisierten Zustand überlebten einige wenige Pflanzen Temperaturen bis -12 °C. Dieses sind aber bei weitem noch nicht die vermutlich arealbegrenzenden Temperaturen im Osten und Norden des Areals. Dort wachsen die Pflanzen bei mittleren Januartemperaturen von ca. -20 °C (Hoffmann 2002). Die Minimumtemperaturen liegen noch deutlicher unter diesem Wert. Allerdings könnten die Pflanzen u.U. durch Schneebedeckung vor diesen sehr niedrigen Temperaturen geschützt sein (natürliche Vorkommen in lichten Wäldern, kleinen Senken in der Steppe, Hoffmann et al., pers. Beobachtungen). Möglicherweise besitzen die Akzessionen aus Sibirien und Mittelasien eine noch größere Frosttoleranz.

Die Kälteakklimatisation von *A. thaliana* geht mit genetisch bedingten physiologischen Veränderungen einher. In Microarray-Studien wurden zwischen 2.300 und 3.400 Gene beobachtet, die in ihrer Expression während der Akklimatisierung verändert werden (Hannah et al. 2005). Diese Expressionsveränderung ist zeitlich gestaffelt zwischen sofort reagierenden Genen und solchen, die erst spät in der Akklimatisierungsphase exprimiert werden. Wichtig für eine erfolgreiche Kälteakklimatisation scheinen die Veränderungen in der Transkription (individuelles Ein- und Ausschalten der Transkription einzelner Gene) zu sein, weil zwischen den unterschiedlich frosttoleranten Genotypen signifikante Unterschiede in der Genexpression gefunden wurden (Hannah et al. 2006). Die Stoffwechselprodukte unterliegen während der Kälteakklimatisation ebenfalls einer starken Veränderung, der Grad der Akklimatisierungskapazität der untersuchten Akzessionen ist nicht einfach mit Zusammensetzung der Metaboliten korreliert (Hannah et al. 2006)

Diese Ergebnisse der Frosttoleranz widersprechen nicht unseren Untersuchungen zum Wachstum der Pflanzen bei verschiedenen Temperaturen und der geringen Korrelation der Herkunft mit dem Verhalten. Vielleicht sind wirklich die Frosttoleranz der entscheidende Faktor für die Selektion während der postglazialen Ausbreitung und nicht die nachgeschalteten Prozesse des Wachstums und der Reproduktion.

Hohe Wachstumstemperaturen wirken sich ebenfalls negativ auf den reproduktiven Erfolg der Pflanzen aus. Lethal für *A. thaliana* scheinen Temperaturen von über 40 °C bei einer Expositionsdauer von 24 h zu sein (Warner & Erwin 2005), aber auch Temperaturen deutlich

über 30 °C führen zu einem verstärkten Abort der Blütenknospen. Unter natürlichen Bedingungen herrschen am Boden bei voller Sonneneinstrahlung sicherlich Temperaturen über 40 °C, die aber nicht so lange andauern wie im Experiment von Warner & Erwin (2005). Trotzdem zeigt dieser Versuch, dass auch hohe Temperaturen begrenzend auf die Art wirken. In diesem Merkmal gibt es einen signifikanten genetischen Einfluss, der aber offensichtlich in dem Set aus 13 Akzessionen nicht geographisch korreliert ist.

Freilandversuche. Die Versuche unter kontrollierten Bedingungen geben wichtige Einblicke in die Entwicklung von *Arabidopsis thaliana* und zeigen Umweltbedingungen, die limitierend auf die Verbreitung der Art und der Genotypen wirken könnten. Letztlich sind die Ergebnisse dieser Versuche aber nur Annäherungen an die unter natürlichen Bedingungen wirkenden Faktoren. Dort herrschen in den seltensten Fällen gleichmäßige Temperaturen, ständig ausreichende Wassermengen, gleichmäßige Adaptationsmöglichkeiten an extreme Bedingungen und optimale Bedingungen für Keimung und Etablierung. Feldversuche mit Akzessionen von *A. thaliana* werden erst seit kurzer Zeit durchgeführt (z. B. Stinchcombe et al. 2004, Donohue et al. 2005; Rutter & Fenster 2007, Montesinos et al. 2009, Wilczek et al. 2009). Ein Hauptproblem bei diesen Versuchen scheint die Etablierung der Art unter natürlichen Bedingungen zu sein. *Arabidopsis thaliana* lässt sich im Feld nicht so einfach wie im Gewächshaus kultivieren und die kleinen Samen erschweren ebenfalls die Arbeit unter Feldbedingungen. Offensichtlich alle Versuche, die bisher durchgeführt wurden, nutzten Pflanzen, die im Gewächshaus vorkultiviert wurden und als junge Pflanzen ins Freiland transplantiert wurden. Bezüglich der zu ziehenden Schlüsse aus den Experimenten birgt das die Gefahr, dass die wichtigen Prozesse der Keimung und Etablierung, mit ihren genotypischen Unterschieden nivelliert werden und die Aussagen etwas an ihrer Allgemeingültigkeit verlieren.

Wir waren an der Untersuchung der Entwicklung von Genotypen von *A. thaliana* unter nahezu vollständig natürlichen Bedingungen in gegensätzlichen Klimaten interessiert. Ziel war es, 301 Akzessionen von der Keimung bis zur Fruchtreife unter natürlichen Bedingungen zu beobachten. Dafür wurde ein Parallelversuch in der kasachischen Agrarsteppe bei Shortandy (Akmolinsk-Gebiet) am Rande des natürlichen Verbreitungsgebietes der Art und in Halle auf dem „Kühn-Feld“, dem Versuchsfeld der landwirtschaftlichen Fakultät der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg konzipiert und durchgeführt (N. Terletskaia, K. Schmid, M. H. Hoffmann). Im ersten Jahr (2006) wurden Samen mit Zelleim auf Zellulosestücken aufgeklebt und anschließend im Feld ausgebracht. Zelleim wurde verwendet, weil er keine

chemischen Zusätze enthält, wasserlöslich ist, eine kurze Trockenzeit besitzt und so vermutlich keine Induktion der Keimung beim Aufkleben bewirkt. Diese Technik war prinzipiell geeignet, die Samen von *A. thaliana* kontrolliert im Feld auszusäen, war aber sehr zeitaufwändig und konnte nur 2006 in Kasachstan mit zahlreichen Hilfskräften durchgeführt werden. Im Parallelversuch 2006 in Halle und auch im zweiten Jahr (2007) in Kasachstan und Halle wurde das Protokoll geändert und die Samen mit Zelleim auf Schnüre geklebt, die anschließend im Feld in vorbereitete Rinnen ausgelegt wurden. Anschließend wurden die Schnüre leicht mit Sand bedeckt, um den Bodenkontakt herzustellen.

Auf dem kasachischen Versuchsfeld war es während der 2 Versuchsjahre nicht möglich, Pflanzen unter natürlichen Bedingungen zu ziehen. In den nahe gelegenen Bergen von Borovoje beobachteten wir dagegen im Spätsommer einzelne blühende Pflanzen von *A. thaliana* an gestörten Stellen entlang von Wegen in lichten Kiefernwäldern (*Pinus sylvestris*) auf Sand. Auch eine regelmäßige zusätzliche Bewässerung eines Teiles des Versuches beginnend nach der Aussaat induzierte keine Keimung. Dieses legt den Schluss nahe, dass trotz unmittelbarer Nähe zur Arealgrenze der Art, unter den in der Agrarsteppe herrschenden klimatischen Bedingungen, kein Wachstum von *A. thaliana* mehr möglich ist. Da zusätzliche Bewässerung keine Keimung stimulierte bzw., falls Jungpflanzen übersehen wurden, die Bedingungen für eine Etablierung nicht günstig waren, ist es wahrscheinlich, dass die hohen Temperaturen im Spätsommer und der jahreszeitlich steile Temperaturgang ein Wachstum der Art verhindern und somit arealbegrenzend wirken. Der steile Temperaturgang zeichnet sich dadurch aus, dass im Herbst die Temperaturen innerhalb einer sehr kurzen Periode sehr stark zurückgehen und häufig Frost auftritt. Dadurch wird vermutlich auch das geringe, aber wichtige Wachstum während des Herbstes wie es in Europa beobachtet werden kann, unterbunden, das möglicherweise für eine Etablierung wichtig ist. In den Kiefernwäldern von Borovoje, wo *A. thaliana* angetroffen wurde, ist es durch die Bäume vielleicht etwas schattiger und kühler, so dass die Pflanzen früher keimen und sich vor Einbruch der Frostperiode etablieren könnten. Eine weitere Erklärungsmöglichkeit wäre, dass die Pflanzen durch die Schneebedeckung in den Kiefernwäldern den kalten Winter überleben, was in der Steppe kaum gegeben ist. Dort wird der Schnee durch den Wind schnell abgetragen und der Boden liegt offen. Falls das Vorkommen der Pflanzen in Borovoje auf einen gestörten und besonders feuchten Sonderstandort zurückzuführen ist und die Keimung normalerweise erst im Frühjahr erfolgt, könnte wiederum ein durch die Bäume weniger steiler Temperaturgang und somit länger verfügbare Feuchtigkeit für das lokale Vorkommen der Art verantwortlich sein.

Ein anderer in Betracht zu ziehender Faktor, der für das Ausfallen der Art auf dem Versuchsfeld verantwortlich sein könnte, sind die lokalen Bodenverhältnisse in der Steppe (Kastanosem). Dieser Faktor ist aber allein wenig wahrscheinlich für den Ausfall der Art in diesem Bereich, da *A. thaliana* in den verschiedensten Böden wachsen kann. Die Böden in Shortandy sind weder kalkreich noch salzig, die an anderen Stellen das Wachstum von *A. thaliana* hemmen könnten.

Im Gegensatz zu dem Ausbleiben der Keimung in Kasachstan konnten in Halle Pflanzen ausgehend von Samen unter Freilandbedingungen gezogen werden. Im ersten Jahr des Experiments (ab Herbst 2006) konnten durch die in diesem Jahr geringen Herbstniederschläge nur wenige Individuen gezogen werden, die nicht für eine statistische Auswertung ausreichten. Im zweiten Jahr (Aussaats Herbst 2007, Blüte und Frucht Frühjahr 2008) waren dann offensichtlich die Bedingungen im Herbst optimal, so dass wir viele Pflanzen in teilweise bis zu 10 Wiederholungen erhielten. Im Folgenden sollen die Ergebnisse kurz zusammengefasst werden.

Ein interessantes Ergebnis des Freilandversuches war, dass von allen untersuchten Akzessionen wenigstens einzelne Individuen keimten und überlebten. Die Herkunft und Anzahl der Akzessionen, die die Fruchtreife in Halle erreichten sind in Abb. 15 dargestellt. Die Verteilung der Akzessionen spiegelt kein klares geographisches Muster wider. Offensichtlich können unter den Umweltbedingungen mitten im Areal der Pflanze, wie sie am Standort Halle vorherrschen, alle untersuchten Akzessionen wachsen und sich fortpflanzen. Das bedeutet, dass unter diesen für die Pflanzen wahrscheinlich nicht ausgesprochen stressvollen Bedingungen, wie sie vermutlich am Arealrand herrschen, keine tiefgreifende Selektion zu beobachten ist. Dieses Verhalten erklärt auch das gemeinsame Vorkommen von genetisch sehr verschiedenen Pflanzen an einem Fundort, wie wir es an verschiedenen Stellen vom Balkan beobachtet haben (siehe oben) bzw. die zahlreichen genetisch verschiedenen Genotypen, die in Zentraleuropa gemeinsam wachsen.

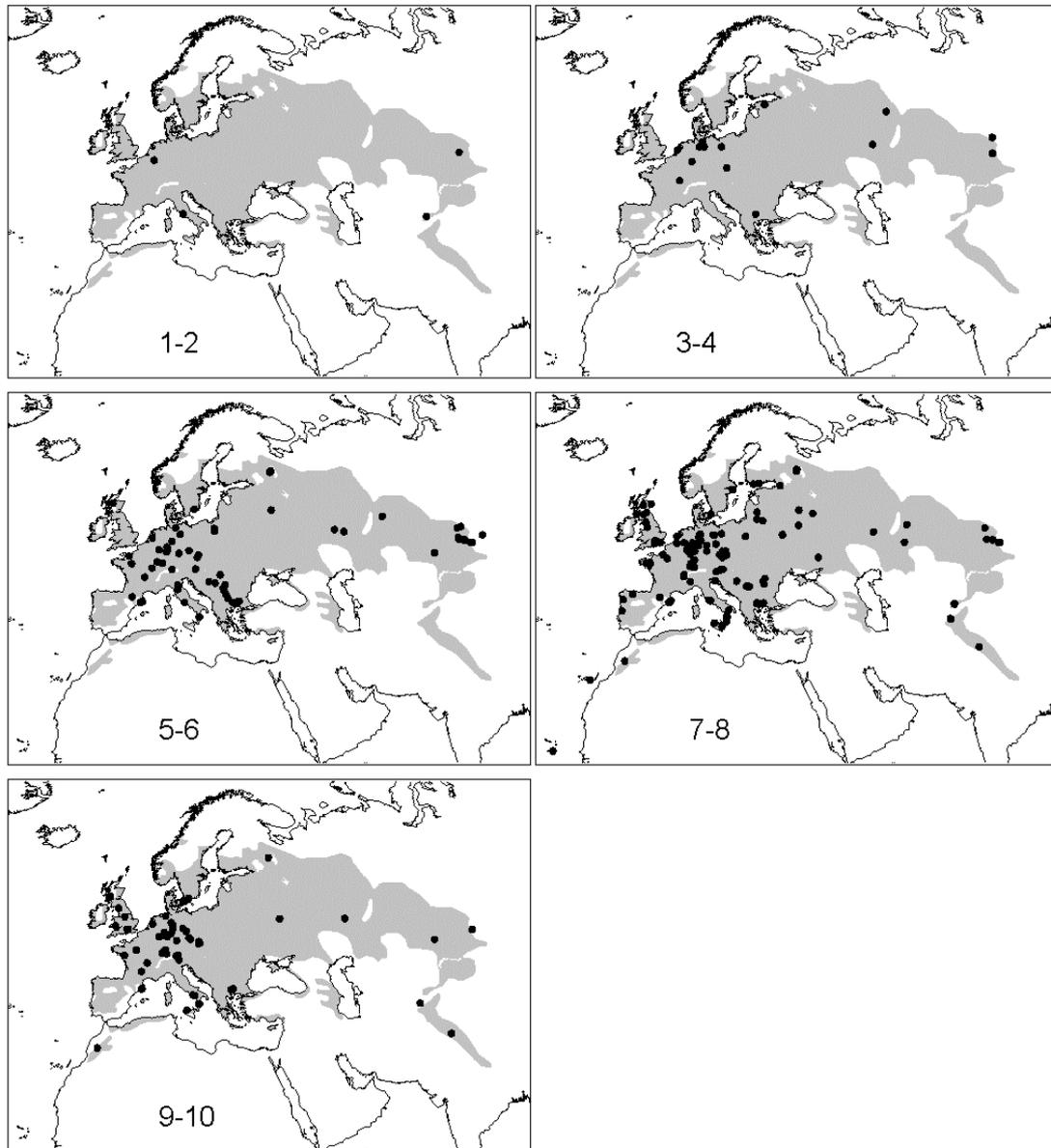


Abb. 15. Herkunft und Anzahl der Individuen je Akzession, die die Frucht reife im Freilandexperiment von Halle erreichten (insgesamt wurden 301 Akzessionen ausgesät). Die Abbildung oben links (1-2) zeigt die westeurasiatischen Akzessionen, von denen nur 1 oder 2 Individuen die Frucht reife erreicht haben. Die Zahlen in den anderen Abbildungen bedeuten ebenfalls die Anzahl überlebender Pflanzen.

Im Feld beobachteten wir eine signifikante positive Korrelation zwischen dem Rosettendurchmesser der Akzessionen und der Pflanzenhöhe zum Ende des individuellen Lebens der Pflanze (für Einzelpflanzen: $n = 1595$, Pearson's Korrelationskoeffizient = 0,572, $P \ll 0,001$, Abb. 16; für die Akzessionsmittelwerte: $n = 301$, Pearson's Korrelationskoeffizient = 0,417, $P \ll 0,001$). Individuen mit größeren Rosetten brachten größere Pflanzen hervor. Letzteres ist wiederum mit dem reproduktiven Erfolg, d.h. der

Anzahl Früchte und Samen je Pflanze verbunden. Diese Beobachtungen im Feld entsprechen Beobachtungen, die vielfach bei Gewächshauspflanzen gemacht wurden (z. B. Li et al. 1998, Pigliucci et al. 1999, Pigliucci & Hayden 2001).

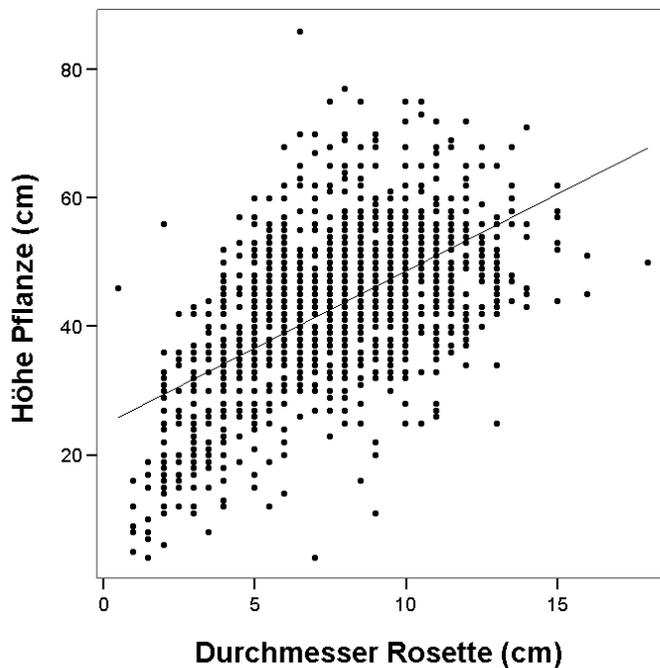


Abb. 16 Rosettendurchmesser und Pflanzenhöhe bei den 2007-2008 gewachsenen Pflanzen in Halle (n = 1595). Die Linie ist die hoch signifikante Regressionsgerade.

Die im Feld erhobenen Merkmale Rosettendurchmesser, Pflanzenhöhe, sowie die Anzahl der die Fruchtreife erreichender Individuen wurden mit den mittleren Monatswerten der Temperatur und des Niederschlags vom Herkunftsort der Akzessionen korreliert (Tab. 2). Obwohl es auch nach sequentieller Bonferroni-Korrektur zahlreiche signifikante Korrelationen gibt, sind die Koeffizienten kleiner als 0,25 und spiegeln somit eine nur geringe Korrelation wider.

Der Rosettendurchmesser ist positiv mit den Wintertemperaturen und Sommerniederschlägen korreliert (Abb. 17). Das heißt, Akzessionen aus winterkalten Gebieten im Norden und Osten des Areals sowie aus den sommertrockenen Arealteilen bildeten unter den Bedingungen in Halle kleinere Rosetten als die Pflanzen, die aus anderen Arealteilen stammen. Dieses Muster v.a. des Temperaturtrends wird durch die negative Korrelation des Rosettendurchmessers mit dem Längengrad der Herkunft bestätigt, in dem Pflanzen aus dem Osten kleinere Rosetten bilden (Abb. 17). Die negative Korrelation des Merkmals mit den Juli- und Augusttemperaturen (Tab. 2) unterstützt die Interpretation der

Korrelation zwischen Niederschlägen und Größe der Rosette. Aus den warmen bis heißen Arealteilen im Süden stammende Akzessionen bildeten in Halle kleinere Rosetten aus.

Tabelle 2. Korrelationen der erhobenen morphologischen Merkmale mit den mittleren Temperaturen und Niederschlägen am Herkunftsort der Akzessionen. Für Rosettendurchmesser und Pflanzenhöhe wurden Pearson's Korrelationskoeffizienten berechnet, für die Zahl der überlebenden Pflanzen Spearman's Rangkorrelationskoeffizienten. Fett gedruckte Korrelationskoeffizienten sind signifikant nach spaltenweiser sequentieller Bonferroni-Korrektur.

| | | | Rosettendurchmesser (cm) | Pflanzenhöhe (cm) | Anzahl überlebende Pflanzen |
|--------------|-----------|------------------------|-----------------------------|----------------------|-----------------------------------|
| | | N (Anzahl Akzessionen) | 301 | 301 | 301 |
| Niederschlag | Januar | Korrelation | 0,0986 | -0,1118 | 0,1928 |
| | | Sig.(2-tailed) | 0,0876 | 0,0526 | 0,0008 |
| | Februar | Korrelation | 0,1025 | -0,1150 | 0,1931 |
| | | Sig.(2-tailed) | 0,0759 | 0,0463 | 0,0008 |
| | März | Korrelation | 0,0629 | -0,0879 | 0,1606 |
| | | Sig.(2-tailed) | 0,2765 | 0,1281 | 0,0052 |
| | April | Korrelation | 0,1653 | -0,0115 | 0,1852 |
| | | Sig.(2-tailed) | 0,0040 | 0,8423 | 0,0012 |
| | Mai | Korrelation | 0,1865 | 0,0344 | 0,1280 |
| | | Sig.(2-tailed) | 0,0012 | 0,5525 | 0,0264 |
| | Juni | Korrelation | 0,2383 | 0,0830 | 0,1101 |
| | | Sig.(2-tailed) | 0,0000 | 0,1511 | 0,0564 |
| | Juli | Korrelation | 0,2455 | 0,0766 | 0,1270 |
| | | Sig.(2-tailed) | 0,0000 | 0,1849 | 0,0275 |
| | August | Korrelation | 0,2508 | -0,0041 | 0,1680 |
| | | Sig.(2-tailed) | 0,0000 | 0,9434 | 0,0035 |
| | September | Korrelation | 0,1679 | -0,0522 | 0,1882 |
| | | Sig.(2-tailed) | 0,0035 | 0,3672 | 0,0010 |
| | Oktober | Korrelation | 0,0652 | -0,0468 | 0,1458 |
| | | Sig.(2-tailed) | 0,2596 | 0,4185 | 0,0113 |
| | November | Korrelation | 0,0451 | -0,0639 | 0,1224 |
| | | Sig.(2-tailed) | 0,4361 | 0,2693 | 0,0338 |
| | Dezember | Korrelation | 0,0402 | -0,0912 | 0,1282 |
| | | Sig.(2-tailed) | 0,4874 | 0,1144 | 0,0262 |
| Temperatur | Januar | Korrelation | 0,2070 | -0,1709 | 0,2147 |
| | | Sig.(2-tailed) | 0,0003 | 0,0029 | 0,0002 |
| | Februar | Korrelation | 0,2038 | -0,1699 | 0,2046 |
| | | Sig.(2-tailed) | 0,0004 | 0,0031 | 0,0004 |
| | März | Korrelation | 0,1923 | -0,1677 | 0,1957 |
| | | Sig.(2-tailed) | 0,0008 | 0,0035 | 0,0006 |
| | April | Korrelation | 0,0747 | -0,1677 | 0,1666 |
| | | Sig.(2-tailed) | 0,1964 | 0,0035 | 0,0037 |
| | Mai | Korrelation | -0,0982 | -0,1121 | 0,0156 |
| | | Sig.(2-tailed) | 0,0889 | 0,0521 | 0,7877 |
| | Juni | Korrelation | -0,2008 | -0,0928 | -0,1023 |
| | | Sig.(2-tailed) | 0,0005 | 0,1081 | 0,0765 |
| | Juli | Korrelation | -0,2213 | -0,0964 | -0,1052 |
| | | Sig.(2-tailed) | 0,0001 | 0,0952 | 0,0685 |
| | August | Korrelation | -0,1446 | -0,1100 | -0,0378 |
| | | Sig.(2-tailed) | 0,0120 | 0,0566 | 0,5139 |
| | September | Korrelation | -0,0350 | -0,1528 | 0,1486 |

| | | | | | |
|-------------|----------|----------------|----------------|---------|----------------|
| | | Sig.(2-tailed) | 0,5455 | 0,0079 | 0,0098 |
| | Oktober | Korrelation | 0,0631 | -0,1737 | 0,1728 |
| | | Sig.(2-tailed) | 0,2749 | 0,0025 | 0,0026 |
| | November | Korrelation | 0,1593 | -0,1725 | 0,1796 |
| | | Sig.(2-tailed) | 0,0056 | 0,0027 | 0,0018 |
| | Dezember | Korrelation | 0,1991 | -0,1668 | 0,1936 |
| | | Sig.(2-tailed) | 0,0005 | 0,0037 | 0,0007 |
| Längengrad | | Korrelation | -0,2889 | 0,1291 | -0,2715 |
| | | Sig.(2-tailed) | 0,0000 | 0,0251 | 0,0000 |
| Breitengrad | | Korrelation | 0,0626 | 0,1431 | -0,0862 |
| | | Sig.(2-tailed) | 0,2789 | 0,0130 | 0,1358 |
| Höhe | | Korrelation | 0,0304 | -0,0085 | 0,0943 |
| | | Sig.(2-tailed) | 0,5999 | 0,8828 | 0,1027 |

Die Pflanzhöhe zeigt eine schwache negative Korrelation mit den Wintertemperaturen, die nach sequentieller Bonferroni-Korrektur allerdings nicht mehr signifikant sind. Pflanzen aus den winterkalten Gebieten wurden unter den Bedingungen in Halle nicht signifikant größer als die Akzessionen, die aus winterwärmeren Gebieten stammten. Diese Korrelation widerspricht der gefundenen signifikanten positiven Korrelation zwischen Rosettendurchmesser und Pflanzhöhe und der Korrelation zwischen Durchmesser der Rosetten und Klima. Erwartet wurde eine geringere Pflanzhöhe bei Akzessionen aus winterkalten Gebieten. Gründe für diesen Widerspruch könnten in der generell geringen Korrelation der Merkmale mit dem Klima liegen. Auch das zahlenmäßige Überwiegen von Akzessionen aus ‚mittleren‘ klimatischen Bereichen des Areals im Experiment könnte eine Ursache für diese Widersprüche sein. Die verhältnismäßig geringe Anzahl von Akzessionen aus dem Mittelmeergebiet und dem Osten und Norden des Areals (siehe Abb. 15) spricht dafür, dass bei einem Einschluss von mehr Akzessionen aus diesen unterrepräsentierten Arealteilen die bisher signifikanten Korrelationen aufheben könnten. Die große Streuung der östlichen Akzessionen im Diagramm der Korrelation des Rosettendurchmessers mit dem Längengrad (Abb. 17) und die fehlende signifikante Korrelation mit dem Breitengrad unterstützt diese Vermutung.

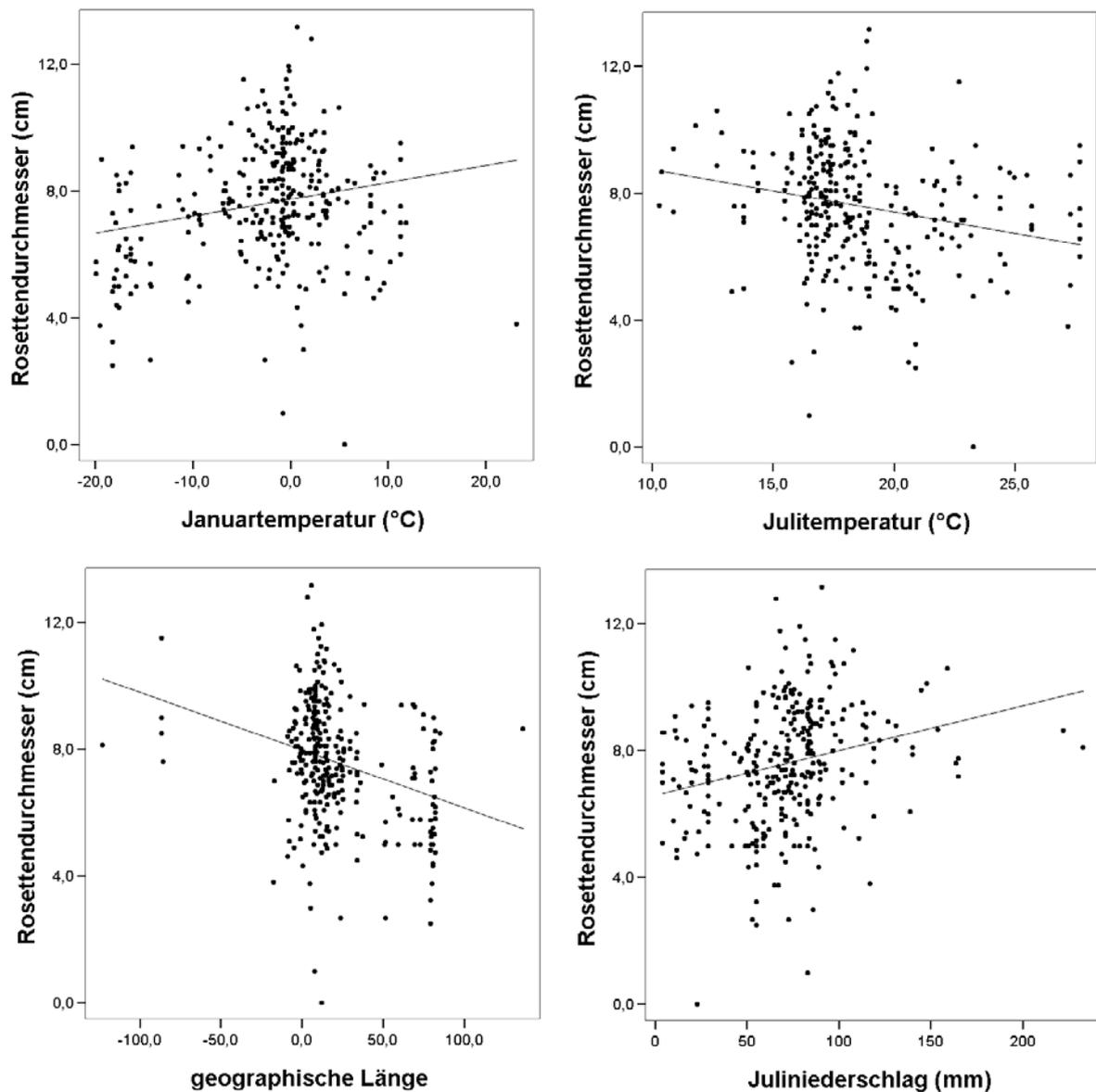


Abb. 17. Streudiagramme des Rosettendurchmessers (Mittelwert der Akzessionen) mit Klimafaktoren bzw. geographischen Längengrad vom Ursprungsort der Akzessionen. Die Faktoren sind gering, aber signifikant miteinander korreliert. Die Linie in den Diagrammen ist jeweils die lineare Regressionsgerade.

Eine Hauptkomponentenanalyse (PCA) mit Varimax-Rotation, berechnet mit SPSS 13 (2004) bestätigt dieses. Pflanzenhöhe ist mit Rosettendurchmesser korreliert und besitzen eine hohe Faktorenladung auf Hauptkomponente 3. Die Klimawerte bzw. geographischen Koordinaten laden auf die Hauptkomponenten 1 und 2 (Tabelle 3 und 4).

Tabelle 3. Erklärte Gesamtvarianz und Komponentenmatrix der Hauptkomponentenanalyse (PCA).

| Komponente | Anfängliche Eigenwerte | | | Rotierte Summe der quadrierten Ladungen | | |
|------------|------------------------|---------------|--------------|---|---------------|--------------|
| | Gesamt | % der Varianz | Kumulierte % | Gesamt | % der Varianz | Kumulierte % |
| 1 | 2,490 | 31,124 | 31,124 | 2,303 | 28,790 | 28,790 |
| 2 | 2,034 | 25,428 | 56,553 | 2,044 | 25,547 | 54,338 |
| 3 | 1,244 | 15,551 | 72,104 | 1,421 | 17,766 | 72,104 |
| 4 | 0,686 | 8,569 | 80,673 | | | |
| 5 | 0,577 | 7,213 | 87,886 | | | |
| 6 | 0,450 | 5,622 | 93,508 | | | |
| 7 | 0,334 | 4,177 | 97,685 | | | |
| 8 | 0,185 | 2,315 | 100,000 | | | |

Tabelle 4. Komponentenmatrix der Hauptkomponentenanalyse (PCA). Rotationsmethode Varimax. Fett gedruckt sind die hohen Faktorenladungen. Eine geringe Korrelation zwischen den morphologischen Merkmalen und dem Klima zeigt sich in der geringen Ladung der morphologischen Merkmale auf Komponente 1.

| | Komponente | | |
|--------------------------|---------------|---------------|--------------|
| | 1 | 2 | 3 |
| Pflanzenhöhe (cm) | -0,245 | 0,018 | 0,859 |
| Rosettendurchmesser (cm) | 0,304 | 0,196 | 0,804 |
| E (Längengrad) | -0,864 | -0,042 | -0,085 |
| N (Breitengrad) | -0,327 | 0,735 | 0,036 |
| Januarniederschlag (mm) | 0,728 | 0,075 | -0,093 |
| Januartemperatur (°C) | 0,866 | -0,334 | 0,048 |
| Juliniederschlag (mm) | 0,136 | 0,769 | 0,115 |
| Julitemperatur (°C) | -0,004 | -0,869 | -0,071 |

Zusammenfassend zeigt das Freilandexperiment, dass es eine schwache Korrelation der Verbreitung der Genotypen mit den Umweltbedingungen gibt. Im Zentrum des Areal ist es offensichtlich allen oder den meisten Genotypen möglich, unter natürlichen Bedingungen zu keimen und sich fortzupflanzen. Ob dieses auch an den Arealrändern so ist, konnte durch das kollektive Ausfallen der Art auf dem Versuchsfeld in Kasachstan leider nicht untersucht werden. Da alle untersuchten Akzessionen unter den Bedingungen des Arealzentrums wachsen können, bedeutet dies, dass die Genotypen in einem weiten Spektrum von verschiedenen Umweltbedingungen leben können. Wären sie streng in die lokalen Umweltbedingungen eingepasst, sollten z. B. die Akzessionen aus dem Osten Probleme beim Wachstum in Halle haben. Dieses Phänomen wurde nicht beobachtet. Der Umkehrschluss, dass alle Akzessionen überall auch an den Arealrändern wachsen könnten, ist nicht möglich. Die Genotypen an den Arealgrenzen könnten spezielle Anpassungen bzw. Mechanismen besitzen, die ein Überleben dort möglich machen, beim Wachstum im Arealzentrum aber

keine Bedeutung und Belastung für die Pflanzen darstellen. Die große Streubreite und die verhältnismäßig geringen Korrelationen genetischer Unterschiede mit der Geographie deuten aber darauf hin, dass viele Akzessionen von *A. thaliana* vermutlich Generalisten sind, die nahezu überall im Rahmen der ökologischen Amplitude der Art wachsen können. Das bedeutet aber auch, dass die Wanderungen während der Glaziale und Interglaziale zu einer mehr oder weniger zufälligen Verteilung der Genotypen geführt hat, wie es in den phylogeographischen Studien beobachtet wurde.

3.5 Maternale Effekte bei der Samenkeimung

Zugehörige Publikation (siehe Anhang 8):

Schmuths, H., Bachmann, K., Weber, W. E., Horres, R., Hoffmann, M. H. (2006): Effects of preconditioning and temperature during germination of 73 natural accessions of *Arabidopsis thaliana*. *Annals of Botany* **97**: 623-634.

Wie viele andere Einjährige oder Kurzlebige benötigt *A. thaliana* eine feine Regulation der Samenkeimung, um klimatisch günstige Phasen des Jahres nutzen zu können. Ein falscher Zeitpunkt für die Keimung kann fatale Folgen für das Überleben der Pflanze bzw. Population haben, obwohl sicherlich ein singulärer Misserfolg im Wachstum durch die Samenbank der Art aufgefangen wird und nicht zu einem lokalen Erlöschen der Art führt. Es scheint aber Ausnahmen von dieser exakten zeitlichen Einpassung der Keimung in den Klimarhythmus des Jahres zu geben. Im Freiland wurde beobachtet, dass auch während der eigentlich ungünstigen Jahreszeiten, d.h. im Hochsommer und Winter, einzelne junge und neu gekeimte Pflanzen von *A. thaliana* angetroffen werden (siehe auch Montesinos et al. 2009 für spanische Populationen). Diese sind meist nur wenige Zentimeter hoch und besitzen, wenn sie blühen, nur eine bis wenige Blüten. Diese Pflanzen könnten zu einem anderen Genotyp gehören als der am Ort wachsende und vorherrschende. Möglicherweise sind es auch Samen, die aufgrund der Variabilität in der Population zu einem anderen Zeitpunkt als die Masse der Samen keimt und so gewissermaßen die Population auf veränderte Umweltbedingungen reagieren lässt. Bedingt werden kann das durch genetische Variationen oder auch durch epigenetische Modifikationen. Die Samen könnten von der Mutterpflanze in Abhängigkeit der Umweltbedingungen während der Reifung beeinflusst worden sein und sich dadurch in ihrem Keimungsverhalten etwas von der Masse der Population unterscheiden.

Die Klimakammerversuche bei konstanten Temperaturen (14 und 22°C) ermöglichten, den Temperatureinfluss während der Samenreifung auf das Keimungsverhalten der nächsten

Generation zu untersuchen. Samen aus diesen Experimenten wurden nach Stratifikation (7 Tage bei 4 °C) bei konstanten 10, 18 und 28 °C und Langtagbedingungen im Keimschrank zur Keimung gebracht. Die Tage bis zum Eintritt in zwei phänologische Phasen wurden täglich beobachtet: Austritt der Radikula aus dem Samen (Keimung) und Grünfärbung der Kotyledonen (Etablierung). Für die Datenauswertung nutzten wir den Timson-Index (siehe zugehörige Publikation, Schmuths et al. 2006), der die tägliche prozentuale Keimung der Samen summiert und dadurch sowohl Keimungsgeschwindigkeit als auch Keimungsrate widerspiegelt. Am 38sten Tag nach der Aussaat wurden das Experiment abgebrochen und die absoluten Zahlen (Anzahl der gekeimten Samen und Etablierung) beziehen sich auf diesen Zeitpunkt.

Die Samen aus den verschiedenen Wachstumstemperaturen der Mutterpflanzen unterschieden sich deutlich im Keimungsverhalten (Abb. 1 in der Publikation). Die aus dem 14 °C-Experiment stammenden Samen streuten in der Keimungsrate wesentlich mehr als die Samen, die aus dem 22 °C-Versuch stammten. Bei den aus dem 14 °C-Versuch erhaltenen Samen gab es bei allen 3 Keimungstemperaturen Akzessionen, die vollständig oder in sehr hoher Rate keimten, während von verhältnismäßig vielen Akzessionen nur wenige Samen (<50%) zur Keimung kamen. Mit höheren Keimungstemperaturen nahm die Keimungsrate über alle Akzessionen hinweg zu. Mit einer Ausnahme (Bur-0) keimten die aus dem 22 °C-Experiment stammenden Samen zu über 50% in allen Keimungstemperaturen.

Um das Keimungsverhalten zwischen den Akzessionen vergleichbar zu machen, wurde für jede Keimungstemperatur der Quotient aus den Timson-Indizes gebildet (Timson-Index 14 °C/ Timson-Index 22 °C-Wachstumstemperatur der Mutterpflanze). Ist der Quotient gleich 1, unterscheiden sich die aus den 2 mütterlichen Wachstumsbedingungen stammenden Samen nicht in ihrem Keimungsverhalten. Ein Quotient über 1 bedeutet, dass die Samen aus dem 14 °C- besser als die aus dem 22 °C-Experiment keimen, ein Index von kleiner 1 das Umgekehrte. Die Quotienten der Timson-Indizes wurden für die 3 Keimungstemperaturen aufgetragen und ausgewertet (Abb. 2 in der zugehörigen Publikation).

In fast allen Akzessionen ist der Quotient der Timson-Indizes kleiner 1. Das bedeutet, dass die aus dem 14 °C-Experiment stammenden Samen langsamer und/oder weniger keimten. Alle denkbaren Varianten der Reaktion auf die Temperaturen waren verwirklicht (Abb. 2 in der Publikation). Zahlreiche Akzessionen zeigen keine signifikanten Unterschiede im Keimungsverhalten bei den 3 Temperaturen, d.h. sowohl die mütterlichen Wachstumstemperaturen als auch die Keimungstemperaturen wirkten nicht auf die Keimungsgeschwindigkeit und -rate. Darunter befinden sich z. B. die Akzession Col, aber

auch zahlreiche weitere Akzessionen aus dem gesamten Areal der Art. Die restlichen Akzessionen unterscheiden sich signifikant in wenigstens 2 der 3 Keimungstemperaturen. 13 Akzessionen hatten einen mehr oder weniger linearen positiven Anstieg der Kurve. Das bedeutet, dass die Samen aus dem 14 °C-Experiment mit steigenden Temperaturen besser keimten. Drei Genotypen zeigten eine gegenläufige Reaktion auf die Experimentalbedingungen. 13 Akzessionen hatten einen konkaven und 11 einen konvexen Verlauf der Kurve. Das bedeutet, dass bei der mittleren Keimungstemperatur (18 °C) die Samen aus dem 14 °C-Experiment weniger und/oder langsamer bzw. mehr und/oder schneller keimten.

Das Keimungsverhalten wurde mit den geographischen Koordinaten der Akzessionsherkünfte und den entsprechenden mittleren Temperaturen und Niederschlägen dieses Ortes korreliert. Für Teilergebnisse konnten signifikante Korrelationen gefunden werden. Meistens war der Effekt aber nur signifikant bei den beiden niedrigeren Keimungstemperaturen, vor allem bei 10°C, während er bei 28 °C nicht sichtbar war. Die Keimungsrate der Samen aus dem 14 °C-Experiment war negativ mit dem Längengrad korreliert, d.h. die östlichen Akzessionen keimten unter den Experimentalbedingungen schlechter. Das Keimungsverhalten der Samen aus dem 14 °C-Experiment war ebenfalls positiv mit den Frühjahrs- bis Herbsttemperaturen bzw. mit den Niederschlägen von Herbst bis zum Frühjahr korreliert. Die Akzessionen aus wärmeren und feuchteren Gebieten während dieser Jahreszeiten keimten bei niedrigen Temperaturen besser als jene, die aus kühleren und trockneren Gebieten stammten.

Positive Korrelationen des Keimungsverhalten der Samen aus dem 22 °C-Experiment bei 10 °C Keimungstemperatur wurde mit den Frühjahrs- bis Herbsttemperaturen bzw. mit den Niederschlägen von Herbst bis zum Frühjahr gefunden. Bei diesen Samen waren aber im Gegensatz zu den Samen aus dem 14°C-Experiment schon die Korrelation bei 18 °C Keimungstemperatur nicht mehr signifikant.

Die schwachen Korrelationen zeigen einmal mehr, dass die Herkunft der Akzessionen offenbar nur einen geringen, aber nachweisbaren Einfluss auf das Verhalten der Genotypen besitzt. Die deutlich unterschiedlichen Keimungsraten deuten weiterhin auf einen maternalen Effekt bei der Samenkeimung, d.h. dass die Bedingungen unter denen die Mutterpflanzen gewachsen und die Samen gereift sind, großen Einfluss auf das Keimungsverhalten in der nächsten Generation haben.

Das Keimungsverhalten der nächsten Generation könnte auch durch morphologische Effekte moduliert werden. Der Ort der Samenreifung in der Architektur der Pflanze, d.h. die

Position der Früchte im terminalen oder basalen Bereich der Pflanze hat Einfluss auf die Keimungsraten und das Samengewicht (Espadaler & Gomez 2001 für *Euphorbia characias*, Boyd et al. 2007 für *A. thaliana*). In den untersuchten Akzessionen wurde von Boyd et al. (2007) ebenfalls eine Korrelation der geographischen Herkunft der Akzessionen mit den Keimungstemperaturen gefunden, die aber bei der höheren Keimungstemperatur geringer (Längengrad) bzw. nicht mehr signifikant waren (Breitengrad).

Zu den vermutlich nicht vererbaren Einflüssen auf das Keimungsverhalten kommen vererbare Faktoren hinzu. Zum einen ist das die Dormanz bzw. Nachreifung, die bei den Akzessionen sehr unterschiedlich stark ausgeprägt sein kann (Alonso-Blanco et al. 2003, Montesinos et al. 2009). Einige Akzessionen, z.B. Ler besitzen keine Dormanz, während andere wie die von den Kapverdischen Inseln stammende Akzession Cvi-0 eine deutliche und genetisch vererbare Keimungsruhe besitzt (4 QTLs, Alonso-Blanco et al. 2003). Diese Keimungsruhe kann durch Stratifikation verkürzt werden, wobei die einzelnen Akzessionen unterschiedlich stark auf die Stratifikation reagieren. Kreuzungen zwischen Genotypen können auch Filialgenerationen hervorbringen, die eine stärkere Dormanz besitzen als die Parentalgeneration (Donohue et al. 2005 b). Dormanz ist sicherlich auch mit der Dauer der Lebensfähigkeit der Samen verbunden, die bei *A. thaliana* vermutlich nicht sehr lang ist (Koornneef & Karssen 1994, Clerkx et al. 2004). In der Aufrechterhaltung der Lebensfähigkeit sind einige Gene beteiligt, die beispielsweise eng mit der Ausbildung der Testa verbunden sind (Clerkx et al. 2004). Defekte in der Ausbildung der Samenschale gehen wohl mit einer reduzierten Lebensfähigkeit der Samen einher.

Ein weiterer Umweltfaktor, der meist einen großen Einfluss auf die Mutterpflanzen und die Keimung in der nächsten Generation hat, ist die Photoperiode, unter denen die Pflanzen zu Blüte und Fruchtreife gelangen (Munir et al. 2001, Donohue et al. 2005a). Die Photoperiode hat ebenfalls einen signifikanten Einfluss auf die Reaktion der Samen auf die Stratifikation. Samen von RILs (RIL - recombinant inbred lines) aus Kurztagsbedingungen keimten nach Stratifizierung besonders stark, während die Keimung ohne Stratifikation deutlich reduziert war (Munir et al. 2001). Es zeigte sich weiterhin, dass Phytochrome, in Abhängigkeit von den Umweltbedingungen während der Samenreifung, einen Einfluss auf die Keimung haben (Donohue et al. 2008). Die Photoperiode während der Samenreifung auf der Mutterpflanze hat aber geringeren Einfluss auf das Dormanz- und Keimungsverhalten der Samen als die Temperatur, die während dieser phänologischen Phase herrschte. Die Phytochrome tragen individuell unterschiedlich zur Aufrechterhaltung der Dormanz und zur Keimung bei. Dieser

unterschiedliche Einfluss ist von der Temperatur während der Reifung abhängig (Donohue et al. 2008).

Als Medium der Weitergabe der nicht-erblichen Information elterlicher Wachstumsbedingungen wird beispielsweise der Stickstoffgehalt der Samen diskutiert, der in Samen, die aus höheren Wachstumsbedingungen stammen, erhöht ist (Blödner et al. 2007, bei Akzession Col-0). Die parenterale Wachstumstemperatur spiegelt sich auch im Fettsäuremuster der Samen wider. Samen aus höheren elterlichen Wachstumstemperaturen keimten und wuchsen in den Experimenten von Blödner et al. (2007) ebenfalls schneller als die aus kühleren Bedingungen. Allerdings erholten sich Pflanzen, die aus kühleren elterlichen Bedingungen stammten, schneller von Kältestress während des Wachstums.

Eine weitere Möglichkeit der dominanten epigenetischen Weitergabe von Informationen über Stresszustände (UV-Licht, simulierter Bakterienbefall) von einer Generation auf die nächste besteht durch somatische homologe Rekombination (Molinier et al. 2006) oder andere epigenetische Prozesse (Grant-Downton & Dickinson 2005). Die Induktion hält über mehrere Generationen an, auch wenn die Pflanzen nicht unter diesen Stressbedingungen wachsen. Ob dieser Mechanismus auch während der verhältnismäßig milden Stressbedingungen in unseren Experimenten wirkte, ist unklar. Temperatur wird aber auch von Grant-Downton & Dickinson (2005) als Regulator des epigenetischen Systems diskutiert. Es liegen zur Zeit offensichtlich keine Untersuchungen darüber vor, ob die beschriebenen maternalen Effekte während der Samenreifung über mehr als eine Generation weitergegeben werden.

Mütterlicher Einfluss, Induktion, Erhaltung und Brechung der Dormanz, Photoperiode und Umweltbedingungen sind Faktoren, die das Keimungsverhalten von *A. thaliana* modulieren (Donohue 2005). Neben den modulierenden Umwelteinflüssen arbeitet das molekulare Netzwerk aus hormonalen Reaktionen und positiven wie negativen Proteinregulatoren mit Rückkopplungsmechanismen auch leicht heterogen, so dass auch auf dieser Ebene Variabilität in der Samenkeimung erreicht wird (Finkelstein et al. 2008). Durch die Kombination ist eine sehr große Vielfalt gegeben, die es der Art ermöglicht, unter den verschiedensten Umweltbedingungen erfolgreich zu keimen. Diese Diversität könnte vielleicht auch ein Grund dafür sein, dass es während der nacheiszeitlichen Ausbreitung kaum eine Sortierung der Genotypen gab.

4. Literatur

- Abbott, R. J., Gomes, M. F. (1989): Population genetic structure and outcrossing rate of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. *Heredity* **62**: 411-418.
- Ackerly, D. D. (2003): Community assembly, niche conservatism, and adaptive evolution in changing environments. *Int. J. Plant Sci.* **164**: S165-S184.
- Alonso-Blanco, C., Bentsink, L., Hanhart, C. J., Blankestijn-de Vries, H., Koornneef, M. (2003): Analysis of natural allelic variation at seed dormancy loci of *Arabidopsis thaliana*. *Genetics* **164**: 711-729.
- Alonso-Blanco, C., Blankestijn-de Vries, H., Hanhart, C. J., Koornneef, M. (1999): Natural allelic variation at seed size loci in relation to other life history traits of *Arabidopsis thaliana*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **96**: 4710-4717.
- Alonso-Blanco, C., Koornneef, M. (2000): Naturally occurring variation in *Arabidopsis*: an underexploited resource for plant genetics. *Trends Pl. Sci.* **5**: 22-29.
- Al-Shehbaz, I. A., Beilstein, M. A., Kellogg, E. A. (2006): Systematics and phylogeny of the Brassicaceae (Cruciferae): an overview. *Pl. Syst. Evol.* **259**: 89-120.
- Al-Shehbaz, I. A., O'Kane, S. L. (2002): Taxonomy and phylogeny of *Arabidopsis* (Brassicaceae). In: Somerville, C. R., Meyerowitz, E. M.(eds), *The Arabidopsis Book*. American Society of Plant Biologists, Rockville, MD, doi: 10.1199/tab.0001, <http://www.aspb.org/publications/arabidopsis/>: 1-22.
- Al-Shehbaz, I. A., O'Kane, S. L., Price, R. A. (1999): Generic placement of species excluded from *Arabidopsis* (Brassicaceae). *Novon* **9**: 296-307.
- 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. *Mol. Ecol.* **14**: 2739-2753.
- Bailey, C. D., Koch, M. A., Mayer, M., Mummenhoff, K., O'Kane, S. L., Warwick, S. I., Windham, M. D., Al-Shehbaz, I. A. (2006): Toward a global phylogeny of the Brassicaceae. *Mol. Biol. Evol.* **23**: 2142-2160.
- Baskin, J. M., Baskin, C. C. (1972): Ecological life cycle and physiological ecology of seed germination of *Arabidopsis thaliana*. *Can. J. Bot.* **50**: 353-360.
- Beck, J. B., Al-Shehbaz, I. A., O'Kane, S. L., Schaal, B. (2007): Further insights into the phylogeny of *Arabidopsis* (Brassicaceae) from nuclear *Atmyb2* flanking sequence. *Mol. Phylogen. Evol.* **42**: 122-130.
- Beck, J. B., Schmuths, H., Schaal, B. A. (2008): Native range genetic variation in *Arabidopsis thaliana* is strongly geographically structured and reflects Pleistocene glacial dynamics. *Mol. Ecol.* **17**: 902-915.
- Beerling, D. J., Huntley, B., Bailey, J. P. (1995): Climate and the distribution of *Fallopia japonica*: use of an introduced species to test the predictive capacity of response surfaces. *J. Veg. Sci.* **6**: 269-282.

- Beilstein, M. A., Al-Shehbaz, I. A., Kellogg, E. A. (2006): Brassicaceae phylogeny and trichome evolution. *Am. J. Bot.* **93**: 607-619.
- Blödner, C., Goebel, C., Feussner, I., Gatz, C., Polle, A. (2007): Warm and cold parental reproductive environments affect seed properties, fitness, and cold responsiveness in *Arabidopsis thaliana* progenies. *Plant, Cell and Environment* **30**: 165-175.
- Boulter, M. C., Benfield, J. N., Fisher, H. C., Gee, D. A., Lhotak, M. (1996): The evolution and global migration of the Aceraceae. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* **351**: 589-603.
- Box, E. O., Crumpacker, D. W., Hardin, E. D. (1993): A climatic model for location of plant species in Florida, U.S.A. *J. Biogeogr.* **20**: 629-644.
- Boyd, E. W., Dorn, L. A., Weinig, C., Schmitt, J. (2007): Maternal effects and germination timing mediate the expression of winter and spring annual life histories in *Arabidopsis thaliana*. *Int. J. Plant Sci.* **168**: 205-214.
- Broennimann, O., Treier, U. A., Müller-Schärer, H., Thuiller, W., Peterson, A. T., Guisan, A. (2007): Evidence of climatic niche shift during biological invasion. *Ecol. Letters* **10**: 701-709.
- Brunet, J., Sweet, H. R. (2006): Impact of insect pollinator group and floral display size on outcrossing rate. *Evolution* **60**: 234-246.
- Cetl, I. (1977): Temporal and local changes in the developmental characteristics of natural populations of *Arabidopsis thaliana*. *Arabidopsis Information Service* **14**: 1-3.
- Cetl, I., Dobrovolna, J., Effmertova, E. (1964): Distribution of spring and winter types in the local populations of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. from various localities in Western Moravia. *Arabidopsis Information Service* **1**: 3.
- Clark, J. S., Fastie, C., Hurtt, G., Jackson, S. T., Johnson, C., King, G. A., Lewis, M., Lynch, J., Pacala, S., Prentice, C., Schupp, E. W., Webb III, T., Wyckoff, P. (1998): Reid's paradox of rapid plant migration. *Bioscience* **48**: 13-24.
- Clauss, M. J., Koch, M. A. (2006): Poorly known relatives of *Arabidopsis thaliana*. *Trends Pl. Sci.* **11**: 449-459.
- Clerkx, E. J. M., Blankestijn-De Vries, H., Ruys, G. J., Groot, S. P. C., Koornneef, M. (2004): Genetic differences in seed longevity of various *Arabidopsis* mutants. *Physiologie Plantarum* **121**: 448-461.
- Donoghue, M. J. (2008): A phylogenetic perspective on the distribution of plant diversity. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **105**: 11549-11555.
- Donohue, K. (2005): Seeds and seasons: interpreting germination timing in the field. *Seed Science Research* **15**: 175-187.
- Donohue, K., Dorn, L., Griffith, C., Kim, E., Aquilera, A., Polisetty, C. R., Schmitt, J. (2005 a): Environmental and genetic influences of the germination of *Arabidopsis thaliana* in the field. *Evolution* **59**: 740-757.
- Donohue, K., Dorn, L., Griffith, C., Kim, E., Aquilera, A., Polisetty, C. R., Schmitt, J. (2005 b): The evolutionary ecology of seed germination of *Arabidopsis thaliana*: variable natural selection on germination timing. *Evolution* **59**: 758-770.

- Donohue, K., Heschel, M. S., Butler, C. M., Barua, D., Sharrock, R. A., Whitelam, G. C., Chiang, G. C. K. (2008): Diversification of phytochrome contributions to germination as a function of seed-maturation environment. *New Phytol.* **177**: 367-379.
- Ehrich, D., Gaudeul, M., Assefa, A., Koch, M. A., Mummenhoff, K., Nemomissa, S., IntraBioDiv Consortium, Brochmann, C. (2007): Genetic consequences of Pleistocene range shifts: contrast between the Arctic, the Alps and the East African mountains. *Mol. Ecol.* **16**:3902–3925.
- Effmertova, E., Cetl, I. (1966): The vernalization requirement of "winter-annual" populations from Western Moravia. *Arabidopsis Information Service* **3**: 10.
- Espadaler, X., Gomez, C. (2001): Female performance in *Euphorbia characias*: effect of flower position on seed quantity and quality. *Seed Sci. Res.* **11**: 163-172.
- Etterson, J. R., Shaw, R. G. (2001): Constraint to adaptative evolution in response to global warming. *Science* **294**: 151-154.
- Fedorenko, O. M., Savushkin, A. I., Olimpienko, G. S. (2001): Genetic diversity in natural populations of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. from Karelia. *Russian J. Genetics* **37**: 162-167.
- Finkelstein, R., Reeves, W., Ariizumi, T., Steber, C. (2008): Molecular aspects of seed dormancy. *Ann. Rev. Plant Biol.* **59**: 387-415.
- Franzke, A., German, D., Al-Shehbaz, I. A., Mummenhoff, K. (2009): *Arabidopsis* family ties: molecular phylogeny and age estimates in Brassicaceae. *Taxon* **58**: 1-13.
- Grant-Downton, R. T., Dickinson, H. G. (2005): Epigenetics and its implications for plant biology. 1. The epigenetic network in plants. *Ann. Bot.* **96**: 1143-1164.
- Hannah, M. A., Heyer, A. G., Hinch, D. K. (2005): A global survey of gene regulation during cold acclimation in *Arabidopsis thaliana*. *PLoS Genetics* **1**: e26.
- Hannah, M. A., Wiese, D., Freund, S., Fiehn, O., Heyer, A. G., Hinch, D. K. (2006): Natural genetic variation of freezing tolerance in *Arabidopsis*. *Plant Physiol.* **142**: 98-112.
- Hewitt, G. M. (1999): Post-glacial re-colonization of European biota. *Biol. J. Linnean Society* **68**: 87-112.
- Hoffmann, M. H. (1998): Ecogeographical differentiation patterns in *Adonis* sect. *Consiligo* (Ranunculaceae). *Pl. Syst. Evol.* **211**: 43-56.
- Hoffmann, M. H. (1999): The phylogeny of *Actaea* (Ranunculaceae): a biogeographical approach. *Pl. Syst. Evol.* **216**: 251-263.
- Hoffmann, M. H. (2000): Biogeography and climatic differentiation of two annual species of *Teesdalia* R. Br. (Brassicaceae). *J. Biogeogr.* **27**: 989-999.
- Hoffmann, M. H. (2001): The distribution of *Senecio vulgaris*: capacity of climatic range models for predicting adventitious ranges. *Flora* **196**: 395-403.
- Hoffmann, M. H. (2005): Evolution of the realized climatic niche in the genus *Arabidopsis* (Brassicaceae). *Evolution* **59**: 1425-1436.
- Hoffmann, M. H., Bremer, M., Schneider, K., Burger, F., Stolle, E., Moritz, G. (2003): Flower visitors in a natural population of *Arabidopsis thaliana*. *Plant Biol.* **5**: 491-494.

- Hoffmann, M. H., Tomiuk, J., Schmuths, H., Koch, C., Bachmann, K (2005): Phenological and morphological responses to different temperature treatments differ among a world-wide sample of accessions of *Arabidopsis thaliana*. *Acta Oecologica* **28**: 181-187.
- Hoffmann, M. H., Welk, E. (1999): A method for the estimation of the global population sizes of plant species - the Area-abundance-index. *Global Ecol. Biogeogr.* **8**: 39-46.
- Holub, E. B. (2001): The arms race in ancient history in *Arabidopsis*, the wildflower. *Nature Rev. Genetics* **2**: 516-527.
- Hultén, E., Fries, M. (1986): Atlas of North European vascular plants north of the tropic of cancer Vol. 1-3.. Koeltz: Königstein
- Hutchinson, G. E. (1957): Population studies-Animal ecology and demography - concluding remarks. *Cold spring Harbour Symposia in quantitative biology* **22**: 425-427.
- The Arabidopsis Genome Initiative (2000): Analysis of the genome sequence of the flowering plant *Arabidopsis thaliana*. *Nature* **408**: 796-815.
- Innan, H., Tajima, F., Terauchi, R., Miyashita, N. T. (1996): Intragenic recombination in the *Adh* locus of the wild plant *Arabidopsis thaliana*. *Genetics* **143**: 1761-1770.
- Jackson, S. T., Overpeck, J. T. (2000): Responses of plant populations and communities to environmental changes in the late Quaternary. *Paleobiology* **26**: 194-220.
- Jäger, E. J. (1988): Möglichkeiten der Prognose synanthroper Pflanzenverbreitungen. *Flora* **180**: 103-131.
- Jäger, E. J. (1990): Pflanzenareale als Leistungsgrenzen. *Biol. Rdsch.* **28**: 295-306.
- Jäger, E. J. (1992): Kausale Phytochorologie und Arealodynamik Math.-Nat. Fak.: Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg: Habil.-Arbeit
- Jong, T. J. DE, Dijk, H. VAN, Klinkhamer, P. G. L. (2005): Hamilton's rule, imprinting and parent-offspring conflict over seed mass in partially selfing plants. *J. Evol. Biol.* **18**: 676-682.
- Jong, T. J. DE, Scott, R. J. (2007): Parental conflict does not necessarily lead to the evolution of imprinting. *Trends in Plant Science* **12**: 439-443.
- Kalisz, S., Vogler, D. W. (2003): Benefits of autonomous selfing under unpredictable pollinator environments. *Evolution* **84**: 2928-2942.
- Koch, M. A., Haubold, B., Mitchell-Olds, T. (2000): Comparative evolutionary analysis of Chalcone Synthase and Alcohol Dehydrogenase loci in *Arabidopsis*, *Arabis*, and related genera (Brassicaceae). *Mol. Biol. Evol.* **17**: 1483-1498.
- Koch, M. A., Matschinger, M. (2007): Evolution and genetic differentiation among relatives of *Arabidopsis thaliana*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **104**: 6272-6277.
- Koch, M., Bishop, J., Mitchell-Olds, T. (1999): Molecular systematics and evolution of *Arabidopsis* and *Arabis*. *Plant. Biol.* **1**: 529-537.
- Koch, M., Haubold, B., Mitchell-Olds, T. (2001): Molecular systematics of the Brassicaceae: evidence from coding plastidic matK and nuclear Chs sequences. *Am. J. Bot.* **88**: 534-544.

- Koornneef, M., Alonso-Blanco, C., Vreugdenhil, D. (2004): Naturally occurring genetic variation in *Arabidopsis thaliana*. *Annu. Rev. Plant Biol.* **55**: 141-172.
- Koornneef, M., Karssen, C. M. (1994): Seed dormancy and germination. In: Meyerowitz, E. M., Somerville, C. R. (eds.) *Arabidopsis*. Pp. 313-334. Cold Spring Harbour Laboratory Press.
- Kullman, L. (1996): Recent cooling and recession of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) in the forest-alpine tundra ecotone of the Swedish Scandes. *J. Biogeogr.* **23**: 843-854.
- Laibach, F. (1943): *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. als Objekt für genetische und entwicklungsphysiologische Untersuchungen. *Bot. Archiv* **44**: 439-455.
- Lang, G. (1994): Quartäre Vegetationsgeschichte Europas. Stuttgart: Jena
- Langridge, J., Griffing, B. (1959): A study of high temperature lesions in *Arabidopsis thaliana*. *Austr. J. Biol. Sci.* **12**: 117-135.
- Larkin, L. L., Neff, J. L., Simpson, B. B. (2008): The evolution of a pollen diet: Host choice and diet breadth of *Andrena* bees (Hymenoptera: Andrenidae). *Apidology* **39**: 133-145.
- Le Corre, V. (2005): Variation at two flowering time genes within and among populations of *Arabidopsis thaliana*: comparison with markers and traits. *Mol. Ecol.* **14**: 4181-4192.
- LePage, B., Basinger, J. F. (1995): Evolutionary history of the genus *Pseudolarix* Gordon (Pinaceae). *Int. J. Plant Sci.* **156**: 910-950.
- Li, B., Suzuki, J.-I., Hara, T. (1998): Latitudinal variation in plant size and relative growth rate in *Arabidopsis thaliana*. *Oekologia* **115**: 293-301.
- Lysak, M. A., Berr, A., Pecinka, A., Schmidt, R., McBreen, K., Schubert, I. (2006): Mechanisms of chromosome number reduction in *Arabidopsis thaliana* and related Brassicaceae species. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **103**: 5224-5229.
- Mable, B. K., Robertson, A. V., Dart, S., Di Bernardo, C., Witham, L. (2005): Breakdown of self-incompatibility in the perennial *Arabidopsis lyrata* (Brassicaceae) and its genetic consequences. *Evolution* **59**: 1437-1448.
- Mai, D. H. (1995): Tertiäre Vegetationsgeschichte Europas Jena: Fischer
- Meusel, H., Jäger, E., Weinert, E. (1965): Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora Vol. 1. Jena
- Mitchell-Olds, T. (1996): Genetic constraints on life-history evolution: Quantitative-trait loci influencing growth and flowering in *Arabidopsis thaliana*. *Evolution* **50**: 140-145.
- Mitchell-Olds, T., Schmitt, J. (2006): Genetic mechanisms and evolutionary significance of natural variation in *Arabidopsis*. *Nature* **441**: 947-952.
- Molinier, J., Ries, G., Zipfel, C., Hohn, B. (2006): Transgeneration memory of stress in plants. *Nature* **442**: 1046-1049.
- Montesinos, A., Tonsor, S. J., Alonso-Blanco, C., Picó, F. X. (2009): Demographic and genetic patterns of variation among populations of *Arabidopsis thaliana* from contrasting native environments. *PLoS ONE* **4**(9), e7213.
doi:10.1371/journal.pone.0007213

- Munir, J., Dorn, L. A., Donohue, K., Schmitt, J. (2001): The effect of maternal photoperiod on seasonal dormancy in *Arabidopsis thaliana* (Brassicaceae). *Am. J. Bot.* **88**: 1240-1249.
- Nathan, R., Katul, G. G., Horn, H. S., Thomas, S. M., Oren, R., Avissar, R., Pacala, S. W., Levin, S. A. (2002): Mechanisms of long-distance dispersal of seeds by wind. *Nature* **418**: 409-413.
- Nordborg, M., Hu, T. T., Ishino, Y., Jhaveri, J., Toomajian, C., Zheng, Z., Bakker, E., Calabrese, P., Gladstone, J., Goyal, R., Jakobsson, M., Kim, S., Morozov, Y., Padhukasahasram, B., Plagnol, V., Rosenberg, N. A., Shah, C., Wall, J. D., Wang, J., Zhao, K., Kalbfleisch, T., Schulz, V., Kreitman, M., Bergelson, J. (2005): The pattern of polymorphism in *Arabidopsis thaliana*. *PLoS Biol.* **3**: e196.
- O'Kane Jr., S. L., Al-Shehbaz, I. A. (1997): A synopsis of *Arabidopsis* (Brassicaceae). *Novon* **7**: 323-327.
- O'Kane, S. L., Al-Shehbaz, I. A. (2003): Phylogenetic position and generic limits of *Arabidopsis* (Brassicaceae) based on sequences of nuclear ribosomal DNA. *Ann. Miss. Bot. Gard.* **90**: 603-612.
- O'Kane, S. L., Schaal, B., Al-Shehbaz, I. A. (1996): The origins of *Arabidopsis suecica* (Brassicaceae) as indicated by nuclear rDNA sequences. *Syst. Bot.* **21**: 359-366.
- Ostrowski, M.-F., David, J., Santoni, S., McKhann, H., Reboud, X., Le Corre, V., Camillieri, C., Brunel, D., Bouchez, D., Faure, B., Bataillon, T. (2006): Evidence for a large-scale population structure among accessions of *Arabidopsis thaliana*: possible causes and consequences for the distribution of linkage disequilibrium. *Mol. Ecol.* **15**: 1507-1517.
- Panetta, F. D., Mitchell, N. D. (1991): Homoclimate analysis and the prediction of weediness. *Weed Research* **31**: 273-284.
- Peterson, A. T., Soberón, J., Sánchez-Cordero, V. (1999): Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science* **285**: 1265-1267.
- Picó, F. X., Méndez-Vigo, B., Martínez-Zapater, J. M., Alonso-Blanco, C. (2008): Natural genetic variation of *Arabidopsis thaliana* is geographically structured in the Iberian Peninsula. *Genetics* **180**: 1009-1021.
- Pigliucci, M., Cammell, K., Schmitt, J. (1999): Evolution of phenotypic plasticity - a comparative approach in the phylogenetic neighbourhood of *Arabidopsis thaliana*. *J. Evol. Biol.* **12**: 779-791.
- Pigliucci, M., Hayden, K. (2001): Phenotypic plasticity is the major determinant of changes in phenotypic integration in *Arabidopsis*. *New Phytologist* **152**: 419-430.
- Prentice, I. C., Bartlein, P. J., Webb III, T. (1991): Vegetation and climate change in eastern North America since the last glacial maximum. *Ecology* **72**: 2038-2056.
- Price, R. A., Palmer, J. D., Al-Shehbaz, I. A. (1994): Systematic relationships of *Arabidopsis*: a molecular and morphological perspective. In: Meyerowitz, E. M., Somerville, C. R. (eds.): *Arabidopsis*.: 7-19.

- Ratcliffe, D. (1965): The geographical and ecological distribution of *Arabidopsis* and comments on physiological variation. *Arabidopsis Information Service (Suppl.)* **1**: 37-42.
- Rédei, G. P. (1969): *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. A review of the genetics and biology. *Bibliographia Genetica* **21**: 1-151.
- Rédei, G. P. (1970): *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. in the western hemisphere. *Arabidopsis Information Service* **7**: 3-4.
- Rehwaldt, C. A. (1966): After-ripening in *Arabidopsis thaliana*. *Arabidopsis Information Service* **3**: 3-4.
- Rehwaldt, C. A., Schmid, J. A. (1984): Germination of seeds of *Arabidopsis thaliana* following 20 years of storage. *Arabidopsis Information Service* **21**: 77-79.
- Rice, N. H., Martinez-Meyer, E., Peterson, A. T. (2003): Ecological niche differentiation in the *Aphelocoma* jays: a phylogenetic perspective. *Biol. J. Linn. Soc.* **80**: 369-383.
- Ricklefs, R. E., Latham, R. E. (1992): Intercontinental correlation of geographical ranges suggests stasis in ecological traits of relict genera of temperate perennial herbs. *Am. Naturalist* **139**: 1305-1321.
- Rutter, M. T., Fenster, C. B. (2007): Testing for adaptation to climate in *Arabidopsis thaliana*: A calibrated common garden approach. *Ann. Bot.* **99**: 529-536.
- Schmid, K. J., Törjék, O., Meyer, R., Schmuths, H., Hoffmann, M. H., Altmann, T. (2006): Evidence for a large-scale population structure of *Arabidopsis thaliana* from genome-wide SNP markers. *Theor. Appl. Genet.* **112**: 1104-1114.
- Schmuths, H., Hoffmann, M. H., Bachmann, K. (2004): Geographic distribution and recombination of genomic fragments on the short arm of chromosome 2 of *Arabidopsis thaliana*. *Plant Biol.* **6**: 128-139.
- Schönswetter, P., Paun, O., Tribsch, A., Niklfeld, H. (2003): Out of the Alps: colonisation of the Arctic by East Alpine populations of *Ranunculus glacialis* (Ranunculaceae). *Mol. Ecol.* **12**:3371–3381.
- Schultz, S. T., Lynch, M., Willis, J. H. (1999): Spontaneous deleterious mutation in *Arabidopsis thaliana*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **96**: 11393-11398.
- Schulz, O. E. (1924): Cruciferae-Sisymbrieae. In: Engler, A. *Das Pflanzenreich. Regni vegetabilis conspectus*. Vol. IV.105. Leipzig: Wilhelm Engelmann
- Sharbel, T. F., Haubold, B., Mitchell-Olds, T. (2000): Genetic isolation by distance in *Arabidopsis thaliana*: biogeography and postglacial colonization of Europe. *Mol. Ecol.* **9**: 2109-2118.
- Simpson, G. G. (1952): Probabilities of dispersal in geological times. All-or-none versus degrees of probability. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* **99**: 163-176.
- Skrede, I., Eidesen, P. B., Piñeiro Portela, R., Brochmann, C. (2006): Refugia, differentiation and postglacial migration in arctic-alpine Eurasia, exemplified by the mountain avens (*Dryas octopetala* L.). *Mol. Ecol.* **15**:1827–1840.
- SPSS 13.0 for Windows (2004). SPSS Inc.

- Stenøien, H. K., Fenster, C. B., Tonteri, A., Savolainen, O. (2005): Genetic variability in natural populations of *Arabidopsis thaliana* in northern Europe. *Mol. Ecol.* **14**: 137-148.
- Stinchcombe, J. R., Weinig, C., Ungerer, M. C., Olsen, K. M., Mays, C., Halldorsdottir, S. S., Purugganan, M. D., Schmitt, J. (2004): A latitudinal cline in flowering time in *Arabidopsis thaliana* modulated by the flowering time gene FRIGIDA. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **101**: 4712-4717.
- Stockwell, D. B., Peters, D. (1999): The GARP modelling system: problems and solutions to automated spatial prediction. *Int. J. Geogr. Inform. Syst.* **13**: 143-158.
- Taberlet, P., Fumagalli, L., Wust-Saucy, A.-G., Cosson, J.-F. (1998): Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Mol. Ecol.* **7**: 453-464.
- Warner, R. M., Erwin, J. E. (2005): Naturally occurring variation in high temperature induced floral bud abortion across *Arabidopsis thaliana* accessions. *Plant Cell Environm.* **28**: 1255-1266.
- Warwick, S. I., Al-Shehbaz, I. A., Sauder, C. A. (2006): Phylogenetic position of *Arabis arenicola* and generic limits of *Aphragmus* and *Eutrema* (Brassicaceae) based on sequences of nuclear ribosomal DNA. *Can. J. Bot.* **84**: 269-281.
- Welk, E., Schubert, K., Hoffmann, M. H. (2002): Present and potential distribution of invasive garlic mustard (*Alliaria petiolata*) in North America. *Diversity and Distributions* **8**: 219-233.
- Wilczek, A. M., Roe, J. L., Knapp, M. C., Cooper, M. D., Lopez-Gallego, C., Martin, L. J., Muir, C. D., Sim, S., Walker, A., Anderson, J., Egan, J. F., Moyers, B. T., Petipas, R., Giakountis, A., Charbit, E., Coupland, G., Welch, S. M., Schmitt, J. (2009): Effects of genetic perturbation on seasonal life history plasticity. *Science* **323**: 930-934.
- Woodward, F. I. (1987): *Climate and plant distribution* Univ. Press: Cambridge
- Xiang, Q. Y., Soltis, D. E., Soltis, P. S. (1998): The Eastern Asian and Eastern and Western North American Floristic disjunction: congruent phylogenetic patterns in seven diverse genera. *Mol Phylog Evol* **10**:178-190.
- Zhen, Y., Ungerer, M. C. (2008): Clinal variation in freezing tolerance among natural accessions of *Arabidopsis thaliana*. *New Phytol.* **177**: 419-427.
- Ziermann, J., Ritz, M., Hameister, S., Abel, C., Hoffmann, M. H., Neuffer, B., Theißen, G. (2009): Floral visitors and reproductive traits of *Stamenoid petals*, a natural occurring floral homeotic variant of *Capsella bursa-pastoris* (Brassicaceae). *Planta* **230**: 1239-1249.

5. Zusammenfassung

Die Modellpflanze *Arabidopsis thaliana* (Acker-Schmalwand) befindet sich im Zentrum genetischer und physiologischer Untersuchungen. Der Kenntniszuwachs zur Ökologie und Biogeographie der Art blieb im Vergleich dazu weit zurück. Diese Schrift fasst eine Reihe von Arbeiten zur Ökologie und Biogeographie der Gattung *Arabidopsis* (Brassicaceae) und besonders der Art *A. thaliana* zusammen. In biogeographischen Arbeiten wurden einerseits die Areale der Arten von *Arabidopsis* in einem phylogenetischen Kontext untersucht. Der rezente gemeinsame Klimaraum, den die Arten besiedeln, deckt sich mit der rekonstruierten ancestralen klimatischen Nische. Einzelne Arten zeigen einen Nischenkonservatismus, in anderen Arten erweiterte sich die ökologische Valenz beträchtlich, was zu einer Besiedlung großer nordhemisphärischer Areale führte. *Arabidopsis thaliana* repräsentiert eine phylogenetisch früh vom Rest dieser Gattung abgespaltene, daher „alte“ Art und besiedelt ein sehr großes natürliches westeurasiatisches Areal, mit zahlreichen synanthropen Vorkommen in Amerika, Ostasien aber auch in klimatisch günstigen Gebieten auf der Südhalbkugel. Mit Mittelwerten der Temperatur und des Niederschlages konnten das Areal der Art modelliert und vermutlich arealbegrenzende klimatische Faktoren herausgearbeitet werden.

Phylogeographische Arbeiten lieferten einen Hinweis auf schwache, aber vorhandene genetische Struktur innerhalb des Areals von *A. thaliana*. Die in den Analysen befindlichen Akzessionen zeigen eine Isolation mit steigender Distanz. Glaziale Refugien befanden sich im Mittelmeergebiet und der südlicheren Atlantikküste Europas, wobei es im Mittelmeergebiet wohl nur wenig deutlich getrennte Refugien gab. Durch vermutlich nacheiszeitliche Vermischung der Populationen in Mitteleuropa finden wir dort eine sehr hohe genetische Diversität. Dagegen scheinen die aus den östlichen Arealteilen stammenden Populationen weitgehend einheitlich zu sein.

In Experimenten wurden einzelne biogeographisch und ökologisch relevante Fragestellungen aufgegriffen. Es konnte gezeigt werden, dass *A. thaliana* keine ausschließlich selbstbestäubte Art ist, sondern die Blüten regelmäßig von Solitärbiene und Thripsen besucht werden. Dadurch kann eine genetische Durchmischung der Akzessionen stattfinden. In einem geographischen weit gestreutem Set verschiedener Akzessionen zeigte sich unter kontrollierten Wachstumsbedingungen eine signifikante aber schwache Korrelation der morphologischen und phänologischen Merkmale mit den klimatischen Faktoren am Herkunftsort. Eine ebenfalls schwache Korrelation von morphologischen Merkmalen mit den

Bedingungen am Herkunftsort konnte beim Wachstum der Akzessionen unter Freilandbedingungen beobachtet werden. Insgesamt zeigte sich aber, dass die Akzessionen bzw. Genotypen sehr plastisch auf veränderte Umweltbedingungen reagieren können und demzufolge auch in einem weiten klimatischen Bereich wachsen können. Dieses erklärt vielleicht auch die geringe genetische Struktur der Art in ihrem Areal.

Ein weiteres Experiment untersuchte den maternalen Effekt der Wachstumstemperaturen auf die Keimung der Samen in der nächsten Generation. Hier wurden ebenfalls Unterschiede in der Reaktionsnorm bei den Akzessionen in Abhängigkeit von den Keimungstemperaturen gefunden. In den Reaktionen der Akzessionen auf die Experimentalbedingungen wurde eine Korrelation mit der Herkunft der Akzessionen gefunden. Allerdings ist diese von der Keimungstemperatur abhängig und bei hohen Temperaturen nicht mehr nachweisbar.

6. Danksagung

Diese Arbeit wäre schwerlich möglich gewesen ohne die Unterstützung zahlreicher Personen und Institutionen. Besonders bedanken möchte ich mich bei:

- Konrad Bachmann, Reinhard Fritsch, Christina Koch, Heike Schmuhs, Ralf Horres, Armin Meister, Frank Blattner (Leibniz Institut für Pflanzengenetik und Kulturpflanzenforschung Gatersleben)
- Karl Schmid (Jena, Stuttgart)
- Gulja und Furkat Khasanov (Tashkent, Usbekistan)
- Anne Glaß, Jürgen Tomiuk (Tübingen)
- Pepa Stanimirova (Sofia, Bulgarien)
- Ivo Tosevski (Belgrad, Serbien)
- Nikolai Ermakov, Vassiliy Koval (Novosibirsk, Russland)
- Nina Terletsckaja (Almaty, Kasachstan)
- Dorothea Tholl (Jena, Blacksburg, USA)
- Johanna Schmitt (Providence, USA)
- Martin Röser, Isabell Hensen, Helge Bruelheide, Birgit Dräger, Natalia Tkach, den Mitarbeiterinnen und Mitarbeitern des Botanischen Gartens (Halle)
- Deutsche Forschungsgemeinschaft, Volkswagenstiftung
- meiner Familie

7. Anhänge

Anhang 1

Hoffmann, M. H. (2005): Evolution of the realized climatic niche in the genus *Arabidopsis* (Brassicaceae). *Evolution* **59**(7): 1425-1436.

Abstract

The evolution of the realized climatic niche in the genus *Arabidopsis* was studied using an almost complete phylogenetic tree based on DNA sequences of the ribosomal internal transcribed spacers. The realized climatic niche (climate space) was determined by the intersections of the distribution ranges of the taxa with climate data and is presented in temperature/precipitation diagrams. A positive correlation exists between the climate spaces of the taxa and their range sizes. The diagrams revealed a core climate; that is, a climate space in which all taxa co-exist. This core climate is almost identical to the most parsimonious reconstruction of the genus' ancestral climate space and may be considered an ancestral state of these characters. Mapping the evolutionary changes occurring in the realized climatic space on the phylogenetic tree from the core climate proved to be the most parsimonious procedure. The character complex is homoplastic; that is, many parallel evolutionary events have occurred in the subclades. With the exception of *A. thaliana*, which is sister to the other species of the genus and occupies a very large climate space, the late-diverged taxa of the other subclades experienced great evolutionary changes whereas the realized climate space of the taxa that diverged earlier resembles the core climate. The latter also show some parallel contractions in the climate space. It is hypothesized that the diversification of *Arabidopsis* may have started from small to midsized ranges in a temperate climate.

Anhang 2

Hoffmann, M. H. (2002): Biogeography of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. (Brassicaceae). *Journal of Biogeography* **29**: 125-134.

Abstract

Aim. The biogeography of the genetic model plant, *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh., is studied using a climatic model of its distribution range. The climatic tolerance or amplitude of *A. thaliana*, as can be inferred from the general distribution range of the species, is compared with results of experimental studies addressing the species' responses to environmental stress. This is used for corroboration of the model and to reveal particular climatic conditions, whose influences on the plant species are not sufficiently known. Furthermore, this investigation shows climatic range boundaries and, thus, limits for exploiting natural variability of this species for plant physiological studies, plant genetics, and genetic engineering of crop plants. The growth conditions of *A. thaliana* in the greenhouse are compared with the climatic conditions of its natural range.

Location. *Arabidopsis thaliana* is native to Western Eurasia. Its natural and synanthropic northern hemispheric range is considered in the model.

Methods. Frequency distributions of the species' occurrence along climatic gradients are calculated and used recurrently for modelling the range. The frequency diagrams, maps of the distribution of suitable monthly climatic conditions, and the climatic range model are used for the assessment of range limiting climatic factors. The greenhouse conditions are simulated using mean monthly temperatures above 22 °C. Water resources cannot be easily assessed because abundant supplies of water in the greenhouse can hardly be translated into terms of monthly precipitation.

Results. The frequency diagrams show the climatic amplitude of the species in natural conditions. The archeophytic western Eurasian range is well represented in the climatic

model. Differences between model and range are to be found in America where, apparently, different climatic conditions are to be found compared with Eurasia. The major range limiting climatic conditions extracted from the model and the experimental data, obtained from the literature are congruent. However, at high precipitation no range limiting conditions could be observed. Laboratory conditions (rather high temperatures and ever sufficient moisture) have been shown to be highly artificial, and were only found in the species' synanthropic North American range.

Main conclusions. The study of the climatic amplitude of *A. thaliana* revealed the potentials and limits of this species as a model plant for studying ecological and ecophysiological traits. Congruencies between model and experimental data may allow us to draw conclusions from the general distribution range of species as to their ecogeographical amplitude.

Anhang 3

Hoffmann, M. H., Glaß, A. S., Tomiuk, J., Schmutz, H., Fritsch, R. M., Bachmann, K. (2003): Analysis of molecular data of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. (Brassicaceae) with Geographical Information Systems (GIS). *Molecular Ecology* **12**: 1007-1019.

Abstract

A Geographical Information System (GIS) is used to analyse allelic information of 13 sequenced loci of natural populations of *Arabidopsis thaliana* and to identify geographical structures. GIS provides tools for visualization and analysis of geographical population structures using molecular data. The geographical distribution of the number of variable positions in the alignments, the distribution of recombinant sequence blocks, and the distribution of a newly defined measure, the differentiation index, are studied. The differentiation index is introduced to measure the sequence divergence among individual plants sampled from various geographical localities. The numbers of variable positions and the differentiation index are also used for a metadata analysis covering about 26 kb of the genome. This analysis reveals, for the first time, differences in DNA sequence structures of geographically different populations of *A. thaliana*. The broadly defined west Mediterranean region consists of accessions with the highest numbers of polymorphic positions followed by the west European region. The GIS technology Kriging is used to define *Arabidopsis* specific diversity zones in Europe. The highest genetic variability is observed along the Atlantic coast from the western Iberian Peninsula to southern Great Britain, while lowest variability is found in central Europe.

Anhang 4

Schmutz, H., Hoffmann, M. H., Bachmann, K. (2004): Geographic distribution and recombination of genomic fragments on the short arm of chromosome 2 of *Arabidopsis thaliana*. *Plant Biology* **6**: 128-139.

Abstract

Range expansion from Pleistocene refugia and anthropogenic influences contribute to the present distribution pattern of *Arabidopsis thaliana*. We scored a genome-wide set of CAPSs and found two markers with an east-west geographic distribution across the Eurasian range of the species. Regions around the two SNPs were sequenced in 98 accessions, including newly collected plants from Middle Asia and Western Siberia. These regions correspond to a gene (~1500 bp) and a non-coding region (~500 bp) 300 kbp apart on chromosome 2. Nucleotide diversities, p , of the two sequenced fragments were 0.0032 and 0.0130. The haplotypes of both sequences belonged to one of two groups: a rather uniform "Asian" and a more variable "European" haplotype group, on the basis of non-disjunct clusters of SNPs. Recombination between "Asian" and "European" haplotypes occurs where they meet. Especially in the

“European” haplotype, many rare SNP variants representing independent mutations are scattered among the shared haplotype-specific SNPs. This agrees with previous suggestions of two large haplotype groups in *A. thaliana* and the post-glacial colonization of central Europe from the east and the west. A clear correlation between climatic factors and the haplotype distribution may reflect the dispersal history rather than local climate adaptation. The pattern of SNP variation within the contiguous sequences explains why only a minority of SNPs selected across the genome show evidence of this geographic pattern.

Anhang 5

Schmid, K. J., Törjék, O., Meyer, R., Schmutz, H., Hoffmann, M. H., Altmann, T. (2006): Evidence for a large-scale population structure of *Arabidopsis thaliana* from genome-wide single nucleotide polymorphism markers. *Theoretical and Applied Genetics* **112**: 1104-1114.

Abstract

Population-based methods for the genetic mapping of adaptive traits and the analysis of natural selection require that the population structure and demographic history of a species are taken into account. We characterized geographic patterns of genetic variation in the model plant *Arabidopsis thaliana* by genotyping 115 genome-wide single nucleotide polymorphism (SNP) markers in 351 accessions from the whole species range using a matrix-assisted laser desorption/ionization time-of-flight assay, and by sequencing of nine unlinked short genomic regions in a subset of 64 accessions. The observed frequency distribution of SNPs is not consistent with a constant-size neutral model of sequence polymorphism due to an excess of rare polymorphisms. There is evidence for a significant population structure as indicated by differences in genetic diversity between geographic regions. Accessions from Central Asia have a low level of polymorphism and an increased level of genome-wide linkage disequilibrium (LD) relative to accessions from the Iberian Peninsula and Central Europe. Cluster analysis with the structure program grouped Eurasian accessions into K=6 clusters. Accessions from the Iberian Peninsula and from Central Asia constitute distinct populations, whereas Central and Eastern European accessions represent admixed populations in which genomes were reshuffled by historical recombination events. These patterns likely result from a rapid postglacial recolonization of Eurasia from glacial refugial populations. Our analyses suggest that mapping populations for association or LD mapping should be chosen from regional rather than a species-wide sample or identified genetically as sets of individuals with similar average genetic distances.

Anhang 6

Hoffmann, M. H., Bremer, M., Schneider, K., Burger, F., Stolle, E., Moritz, G. (2003): Flower visitors in a natural population of *Arabidopsis thaliana*. *Plant Biology* **5**: 491-494.

Abstract

Arabidopsis thaliana is commonly regarded as a self-pollinated plant species. One of the many surprises in population genetic studies of the species was the observation of distinct traces of recombination in the DNA sequences that may be the result of rare outcrossing events. We studied flower visitors in a natural population of the species. Solitary bees, diptera and thrips are among the most frequently observed insects among the surprising diversity of insects visiting flowers of *A. thaliana*. Assuming that every visit equals an outcrossing event, the outcrossing rate was estimated to be 0.84 %. This value falls between estimations of outcrossing rates from molecular data and those of artificial systems. Despite the rather low rate of flower visitation, *A. thaliana* can no longer be regarded as a completely self-pollinated plant species in the wild. This observation may explain recombination events observed in

molecular analyses. Possible pollen transfer between populations due to the mobility of the observed insects should be considered in population genetic analyses.

Anhang 7

Hoffmann, M. H., Tomiuk, J., Schmutz, H., Koch, C., Bachmann, K. (2005): Phenological and morphological responses to different temperature treatments differ among a world-wide sample of accessions of *Arabidopsis thaliana*. *Acta Oecologica* **28**: 181-187.

Abstract

A world-wide sample of 74 accessions of *Arabidopsis thaliana* was grown at two temperatures (14 and 22 °C). The main question raised in this study is whether the climate at the places of origin of the accessions correlates with their performances under experimental conditions. Sixteen morphological and five phenological characters were scored. The phenological responses to the temperatures correlate significantly with temperature data from the sites of origin of the accessions (monthly mean temperature of January, April and October). Accessions from cold areas develop faster in the warmer treatment. Accessions from warm areas are less retarded in their development in colder conditions. The results suggest that the observed patterns may have developed through climatic selection during the postglacial range expansion of *Arabidopsis*.

Anhang 8

Schmutz, H., Bachmann, K., Weber, W. E., Horres, R., Hoffmann, M. H. (2006): Effects of preconditioning and temperature during germination of 73 natural accessions of *Arabidopsis thaliana*. *Ann. Bot.* **97**: 623-634.

Abstract

Background and Aims. Germination and establishment of seeds are complex traits affected by a wide range of internal and external influences. The effects of parental temperature preconditioning and temperature during germination on germination and establishment of *Arabidopsis thaliana* were examined.

Methods. Seeds from parental plants grown at 14 and at 22 °C were screened for germination (protrusion of radicle) and establishment (greening of cotyledons) at three different temperatures (10, 18 and 26 °C). Seventy-three accessions from across the entire distribution range of *A. thaliana* were included.

Key Results. Multifactorial analyses of variances revealed significant differences in the effects of genotypes, preconditioning, temperature treatment, and their interactions on duration of germination and establishment. Reaction norms showed an enormous range of plasticity among the preconditioning and different germination temperatures. Correlations of percentage total germination and establishment after 38 d with the geographical origin of accessions were only significant for 14 °C preconditioning but not for 22 °C preconditioning. Correlations with temperature and precipitation on the origin of the accessions were mainly found at the lower germination temperatures (10 and 18 °C) and were absent at higher germination temperatures (26 °C).

Conclusions. Overall, the data show huge variation of germination and establishment among natural accessions of *A. thaliana* and might serve as a valuable source for further germination and plasticity studies.

Curriculum vitae

Dr. rer. nat. Matthias H. Hoffmann, geb. 8.9.1967 in Dresden,
deutscher Staatsbürger, ledig, 1 Kind

| | | |
|----------------------|-----------|--|
| Schulbildung | 1974-1984 | Polytechnische Oberschule in Dresden |
| | 1984-1985 | Abendschule in Dresden; Abitur in Biologie |
| | 1986-1988 | Abendschule in Dresden; Abitur |
| Berufsausbildung | 1984-1987 | Lehre als Werkzeugmacher |
| | 1987-1989 | Tätigkeit in Gärtnerei Heinrich, Dresden |
| Studium | 1989-1991 | Pädagogische Hochschule Erfurt/Mühlhausen; Fachrichtung Lehramt Biologie und Chemie |
| | 1991-1995 | Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg; Fachrichtung Biologie, Diplomarbeit am Institut für Geobotanik und Botanischer Garten, Thema: "Die in Zentraleuropa verwilderten nordamerikanischen Asten"; Stipendium der Studienstiftung des deutschen Volkes; |
| | 1999 | Dissertation zum Thema "Geographische Musterbildungen bei Sippendifferenzierungen" am Institut für Geobotanik und Botanischer Garten, Martin-Luther-Universität Halle- Wittenberg (Betreuer: Prof. Dr. E. J. Jäger) |
| Berufliche Tätigkeit | 1995-1997 | Projektmitarbeiter am Institut für Geobotanik und Botanischer Garten, Martin-Luther-Universität Halle- Wittenberg; |
| | 1997-2000 | Wissenschaftlicher Mitarbeiter am Institut für Geobotanik und Botanischer Garten, Martin-Luther-Universität Halle- Wittenberg; |
| | 2001-2002 | Wissenschaftlicher Mitarbeiter am Institut für Pflanzen-genetik und Kulturpflanzenforschung Gatersleben |
| | Seit 2002 | Kustos am Botanischen Garten der Martin-Luther- Universität Halle-Wittenberg |

Halle (Saale), 04. Januar 2010

Erklärung zur vorgelegten schriftlichen Leistung

Hiermit erkläre ich an Eides statt, dass ich die vorliegende Habilitationsschrift selbständig und ohne fremde Hilfe verfasst, andere als die angegebenen Quellen und Hilfsmittel nicht benutzt und die den benutzten Werken wörtlich oder inhaltlich entnommenen Stellen als solche kenntlich gemacht habe.

Unterschrift

(Matthias H. Hoffmann)