

**Entstehung und Diversifizierung
der mittel- und westeuropäischen
Salicornia-Arten**

Dissertation zur
Erlangung des Grades
„Doktor der Naturwissenschaften“

am Fachbereich Biologie
der Johannes Gutenberg-Universität
in Mainz

Patrick Klaus Teege
Geboren am 24.01.1976 in Karlsruhe

Mainz, 2009

Abbildungsverzeichnis	I
Tabellenverzeichnis	III
1 Einleitung	1
1.1 <i>Salicornia</i> L.	1
1.1.1 Phylogenie, Systematik und Verbreitung	1
1.1.2 Morphologie von <i>Salicornia</i>	3
1.1.3 Reproduktionsbiologie der mittel- und westeuropäischen <i>Salicornia</i> -Arten	8
1.2 Sympatrische Artbildung	9
1.3 Ökologische Differenzierung und Speziation	10
1.4 Parallele Evolution und Speziation	12
1.5 Zielsetzung	14
2 Material und Methoden	16
2.1 Untersuchungs- und Sammelgebiete	16
2.1.1 Deutsche Nordseeküste	16
2.1.2 Frankreich & Spanien	18
2.1.3 Großbritannien	18
2.1.4 Material für molekulargenetische Untersuchungen	20
2.1.5 Material für reproduktionsbiologische Untersuchungen	20
2.2 Molekulargenetische Methoden	21
2.2.1 DNA-Extraktion	21
2.2.2 Sequenzierung des „External Transcribed Spacers“ (ETS)	21
2.2.3 AFLP Protokoll	21
2.2.4 Datenauswertung	23
2.3 Transplantationsexperiment	26
2.4 Reproduktionsbiologische Untersuchungen	28
2.4.1 Blütenmorphologische Beobachtungen	28
2.4.2 Eintütungsexperimente und Kreuzungen	28
2.4.3 Untersuchungen zur Pollenvitalität	29
2.4.4 Untersuchungen zum Pollen/Ovule-Verhältnis	29
2.5 Morphologische Untersuchungen	30
3 Ergebnisse	32
3.1 AFLP-Analyse	32
3.1.1 Neighbor-Joining	32
3.1.2 Hauptkoordinatenanalyse (PCO)	36
3.1.3 Clusteranalyse	39
3.2 Ergebnisse des Transplantationsexperimentes	43

Tetraploide Artengruppe	45
3.2.1 <i>Salicornia procumbens</i>	45
3.2.2 <i>Salicornia stricta</i>	50
Diploide Artengruppe	56
3.2.3 <i>Salicornia europaea</i>	56
3.2.4 <i>Salicornia ramosissima</i>	60
3.3 Reproduktionsbiologische Untersuchungen	65
3.3.1 Blütenmorphologische Beobachtungen	65
3.3.2 Eintütungsexperiment	65
3.3.3 Pollenvitalität	67
3.3.4 Pollen/Ovule-Verhältnis	68
4 Diskussion	69
4.1 Genetische Differenzierung	69
4.2 Ökologische Differenzierung	74
4.3 Reproduktionsbiologische und morphologische Untersuchungen	80
4.4 Parallele Evolution	85
Literaturverzeichnis	89
Zusammenfassung	104
Danksagung	106
Anhang	107
A-1 Verwendetes Material für die AFLP-Analyse	107
A-2 AFLP-Baum aller Individuen	109
A-3 Baum der MS-Analyse aus KÖHL (2008)	110
A-4 Lebenslauf	111
A-5 Tabelle P/O Verhältnisse der untersuchten Arten	113
A-6 Datenmatrix (0/1/?) der AFLP-Analyse	114
A-7 Manuskript Kadereit et al. 2007	118

Abbildungsverzeichnis

Abb. 1.1: Verbreitung der Gattung *Salicornia*

Abb. 1.2: Teilabschnitt einer *Salicornia*-Infloreszenz (a), Detailbild einer Zyme (b)

Abb. 1.3: Schema verschiedener Artbildungswege bei parallel auftretenden Ökotypen

Abb. 2.1: Detaildarstellung des deutschen Untersuchungsgebiets Hedwigenkoog

Abb. 2.2: Querschnitt durch eine typische Salzwiese der deutschen Nordseeküste

Abb. 2.3: Herkünfte des *Salicornia*-Proben aus Deutschland

Abb. 2.4: Herkünfte der *Salicornia*-Proben aus Frankreich

Abb. 2.5: Herkünfte der *Salicornia*-Proben aus Großbritannien

Abb. 2.6: Dokumentation einer erfolgreichen PCR im Rahmen der AFLP-Analyse

Abb. 2.7: Detaildarstellung des deutschen Untersuchungsgebiets Hedwigenkoog und den verschiedenen Bereichen des Transplantationsexperimentes

Abb. 2.8: Unterschiede zwischen den fertilen Segmenten deutschen *Salicornia*-Arten

Salicornia procumbens, *S. stricta*, *S. europaea* & *S. ramosissima*

Abb. 3.1: Neighbor-Joining-Phylogramm der AFLP-Distanzdaten: Diploide Artengruppe, 54 Individuen, *S. europaea* (24), *S. ramosissima* (22), *S. pusilla* (6) & *S. patula* (1)

Abb. 3.2: Neighbor-Joining-Phylogramm der AFLP-Distanzdaten: Tetraploide Artengruppe 35 Individuen, *S. procumbens* (20), *S. stricta* (11) & *S. nitens* (4)

Abb. 3.3: Ergebnis der Hauptkomponentenanalyse (PCO) mit AFLP-Daten, alle Individuen

Abb. 3.4: PCO der AFLP-Daten der 54 diploiden Individuen, *S. europaea* (24), *S. ramosissima* (22), *S. pusilla* (6) & *S. patula* (1)

Abb. 3.5: PCO der AFLP-Daten der 35 tetraploiden Individuen *S. procumbens* (20), *S. stricta* (11) & *S. nitens* (4)

Abb. 3.6: Ergebnisse der Clusteranalyse der AFLP-Daten von 89 *Salicornia*-Individuen mit dem Programm BAPS

Abb. 3.7: Ergebnisse der Admixture-Analyse der AFLP-Daten von 89 *Salicornia*-Individuen mit dem Programm BAPS

Abb. 3.8: Ergebnisse der Clusteranalyse der AFLP-Daten von 54 diploiden Individuen *S. europaea* (24), *S. ramosissima* (22), *S. pusilla* (6) & *S. patula* (1)

Abb. 3.9: Ergebnisse der Admixture-Analyse der AFLP-Daten von 54 diploiden Individuen *S. europaea* (24), *S. ramosissima* (22), *S. pusilla* (6) & *S. patula* (1)

Abb. 3.10: Ergebnisse der Clusteranalyse der AFLP-Daten von 35 tetraploiden Individuen *S. procumbens* (20), *S. stricta* (11) & *S. nitens* (4)

Abb. 3.11: Ergebnisse der Admixture-Analyse der AFLP-Daten von 35 tetraploiden Individuen *S. procumbens* (20), *S. stricta* (11) & *S. nitens* (4)

Abb. 3.12: *S. procumbens*: Ergebnisse des Transplantationsexperimentes; Balkendiagramm der Mittelwerte der drei Fitnesswerte infertile & fertile Segmente sowie Trockengewicht

Abb. 3.13: *S. procumbens*: Ergebnisse des Transplantationsexperimentes; Box-Whisker-Plot der absoluten Samenzahlen beider Replikate

Abb. 3.14: *S. procumbens*: Ergebnisse des Transplantationsexperimentes; Diagramm der phänologischen Daten

Abb. 3.15: *S. procumbens*: Ergebnisse des Transplantationsexperimentes; Graphische Darstellung der Mortalität, Selektion und Samenzahl

Abb. 3.16: *S. stricta*: Ergebnisse des Transplantationsexperimentes; Balkendiagramm der Mittelwerte der drei Fitnesswerte infertile & fertile Segmente sowie Trockengewicht

Abb. 3.17: *S. stricta*: Ergebnisse des Transplantationsexperimentes; Box-Whisker-Plot der absoluten Samenzahlen beider Replikate

Abb. 3.18: *S. stricta*: Ergebnisse des Transplantationsexperimentes; Diagramm der phänologischen Daten

Abb. 3.19: *S. stricta*: Ergebnisse des Transplantationsexperimentes; Graphische Darstellung der Mortalität, Selektion und Samenzahl

Abb. 3.20: *S. europaea*: Ergebnisse des Transplantationsexperimentes; Balkendiagramm der Mittelwerte der drei Fitnesswerte infertile & fertile Segmente sowie Trockengewicht

Abb. 3.21: *S. europaea*: Ergebnisse des Transplantationsexperimentes; Box-Whisker-Plot der absoluten Samenzahlen beider Replikate

Abb. 3.22: *S. europaea*: Ergebnisse des Transplantationsexperimentes; Graphische Darstellung der Mortalität, Selektion und Samenzahl

Abb. 3.23: *S. ramosissima*: Ergebnisse des Transplantationsexperimentes; Balkendiagramm der Mittelwerte der drei Fitnesswerte infertile & fertile Segmente sowie Trockengewicht

Abb. 3.24: *S. ramosissima*: Ergebnisse des Transplantationsexperimentes; Box-Whisker-Plot der absoluten Samenzahlen beider Replikate

Abb. 3.25: *S. ramosissima*: Ergebnisse des Transplantationsexperimentes; Graphische Darstellung der Mortalität, Selektion und Samenzahl

Abb. 3.26: Ergebnisse der Pollenvitalitätsuntersuchungen an Luft und in Meerwasser

Tabellenverzeichnis

- Tab. 1.1:** Übersicht über die modernen floristischen Bearbeitungen aus Mittel- und Nordwesteuropa
- Tab. 2.1:** Adaptoren- und Primersequenzen der AFLP-Analyse
- Tab. 2.2:** PCR-Programm der Präselektiven Reaktion der AFLP-Analyse
- Tab. 2.3:** Schema des reziproken Transplantationsexperimentes
- Tab. 3.1:** Erweitertes Schema des reziproken Transplantationsexperimentes zusätzlich mit der Nomenklatur der beiden Replikate
- Tab. 3.2:** *S. procumbens*: Statistische Auswertung der Mittelwerte von infertilen Segmenten, der Samenzahl und der Trockenmasse
- Tab. 3.3:** *S. procumbens*: Ergebnis der morphologischen Bestimmungen von Individuen nach dem Transplantieren
- Tab. 3.4:** *S. procumbens*: Mortalitätsfaktoren und Selektionskoeffizienten in den verschiedenen Lagen nach dem Transplantieren
- Tab. 3.5:** *S. stricta*: Statistische Auswertung der Mittelwerte von infertilen Segmenten, der Samenzahl und der Trockenmasse
- Tab. 3.6:** *S. stricta*: Ergebnis der morphologischen Bestimmungen von Individuen nach dem Transplantieren
- Tab. 3.7:** *S. stricta*: Mortalitätsfaktoren und Selektionskoeffizienten in den verschiedenen Lagen nach dem Transplantieren
- Tab. 3.8:** *S. europaea*: Statistische Auswertung der Mittelwerte von infertilen Segmenten, der Samenzahl und der Trockenmasse
- Tab. 3.9:** *S. europaea*: Ergebnis der morphologischen Bestimmungen von Individuen nach dem Transplantieren
- Tab. 3.10:** *S. europaea*: Mortalitätsfaktoren und Selektionskoeffizienten in den verschiedenen Lagen nach dem Transplantieren
- Tab. 3.11:** *S. ramosissima*: Statistische Auswertung der Mittelwerte von infertilen Segmenten, der Samenzahl und der Trockenmasse
- Tab. 3.12:** *S. ramosissima*: Ergebnis der morphologischen Bestimmungen von Individuen nach dem Transplantieren
- Tab. 3.13:** *S. ramosissima*: Mortalitätsfaktoren und Selektionskoeffizienten in den verschiedenen Lagen nach dem Transplantieren
- Tab. 3.14:** Zusammenfassung und Gegenüberstellung der blütenmorphologischen Beobachtungen der vier Taxa *Salicornia procumbens*, *S. stricta*, *S. europaea* und *S. ramosissima*
- Tab. 3.15:** Ergebnisse von Zählungen & Vermessungen von Pollenkörnern der Taxa *Salicornia procumbens*, *S. stricta*, *S. europaea* und *S. ramosissima*



Unglamorous and humble weeds of marsh and swamp, of graceless aspect and monotonous color, the Salicornieae have received scant publicity in this century and are rarely granted by the modern layman the degree of attention he devotes to the swatting of a fly.

Lt. E. Yale Dawson in Desert Plant Life Volume 17 March 1945



1 Einleitung

1.1 *Salicornia* L.

1.1.1 Phylogenie, Systematik und Verbreitung

Die Gattung *Salicornia*, im deutschen auch Queller oder Glasschmalz genannt, umfasst weltweit etwa 30 annuelle Arten und hat ihr Hauptverbreitungsgebiet entlang der borealen, temperaten bis subtropischen Küsten der Nordhalbkugel sowie des südlichen Afrikas (Abb. 1.1). Sie gehört zur Unterfamilie der Salicornioideae, welche in die Familie der Chenopodiaceae eingeordnet wird. *Salicornia* ist monophyletisch und ging im mittleren Miozän vor ca. 14,2 - 9,4 Millionen Jahren aus der mehrjährigen Schwestergattung *Sarcocornia* SCOTT hervor (KADEREIT et al. 2006). Die Diversifizierung der heutigen Arten begann aber erst während des frühen Pleistozäns vor 1,8 – 1,4 Millionen Jahren. Molekulargenetische Untersuchungen deuten auf den vorderen Orient als das Ursprungsgebiet der ancestralen Linien innerhalb der Gattung *Salicornia* hin (KADEREIT et al. 2007).

Die Einjährigkeit von *Salicornia*, die die Gattung innerhalb der Salicornioideae nur mit *Microcnemum* UNG.-STERNB. und einigen Vertretern der australischen Salicornieae teilt, stellt durch den verkürzten Lebenszyklus eine Anpassung an dynamische, feuchte Lebensräume wie Küsten oder ephemere inländische salzbeeinflusste Standorte wie beispielsweise Salzseen oder Solen dar. Weiter ermöglicht die Einjährigkeit auch die Besiedlung von klimatisch ungünstigen Regionen. Dies zeigt sich besonders deutlich bei Betrachtung der nördlichsten Ausbreitung der mehrjährigen Schwestergattung *Sarcocornia*, welche nahezu das gleiche Habitat wie *Salicornia* einnimmt. Die Verbreitung von *Sarcocornia* Richtung Norden endet in Europa mit der 16 °C Juli-Isotherme (DAVY et al. 2006), weshalb *Sarcocornia* an Deutschlands Küsten nicht mehr vorkommt. *Salicornia* jedoch kommt sogar am Nordkap und in Nordsibirien bis nördlich der 12 °C Juli-Isokline vor (PIIRAINEN 2001). Beide Gattungen sind zwar nicht frostresistent, aber durch den annualen Lebenszyklus kann sich *Salicornia* weit über das Verbreitungsgebiet von *Sarcocornia* hinaus behaupten. In Bezug auf Inlandstandorte hat sich gezeigt, dass hier *Salicornia*-Arten aller Ploidiestufen auftreten können. Den Großteil der inländisch vorkommenden Vertreter der Gattung stellen jedoch diploide Arten (KÖNIG 1960, ROTHMALER 2002).

Nach der Entstehung der Gattung *Salicornia* kam es zu teils weitreichenden Verbreitungsereignissen, auf die vielerorts eine erfolgreiche Etablierung folgte (SHEPHERD & YAN 2003, KADEREIT et al. 2006, 2007). Mehrmalige unabhängige Polyploidisierungen haben zu einer weiteren Diversifizierung der Gattung geführt. So finden sich in Nordamerika, Europa und Asien voneinander unabhängig entstandene tetraploide Arten bzw.

Artengruppen (KADEREIT et al. 2007); in Russland ist sogar eine dekaploide *Salicornia* beschrieben (LOMONOSOVA 2005).

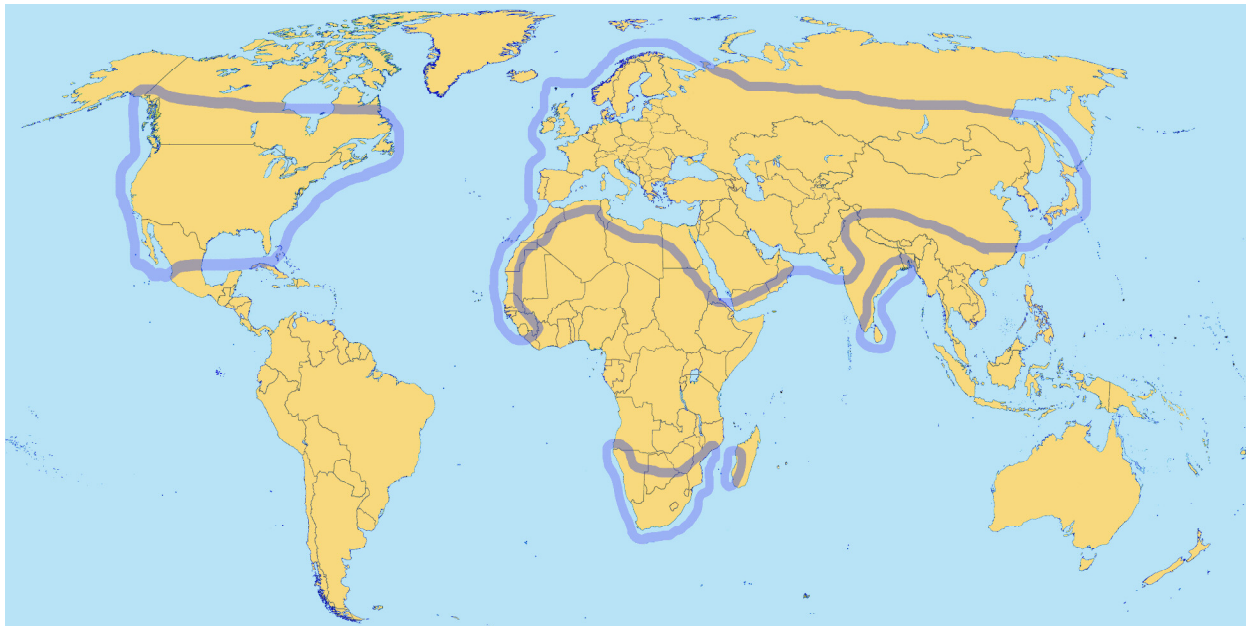


Abb. 1.1: Verbreitungsgebiet der Gattung *Salicornia*. Auffällig ist das Fehlen der Gattung in Mittel- und Südamerika sowie Australien. Aus vielen Ländern gibt es aber keine neueren Daten über Vorkommen oder Fehlen von *Salicornia*. Problematisch ist weiter die häufige Verwechslung mit der mehrjährigen Gattung *Sarcocornia*. Nach KADEREIT et al. (2007), verändert.

Salicornia entspringt der artenreichsten Linie der Salicornioideae, die sich durch gegenständige Phyllotaxis in Kombination mit einer Verwachsung der gegenständigen Blattbasen und einer nahezu vollständigen Reduktion der Blattspreiten auszeichnet (KADEREIT et al. 2006). Der Spross ist von einer grünen Kortex umgeben, in der die Photosynthese stattfindet und die an den Knoten eingeschnürt ist. Daraus entsteht die für die Gattung charakteristische Gliederung des Sprosses. Die unscheinbaren Blüten stehen in den Achseln von Brakteen, die ebenfalls verwachsen und reduziert sind.

Salicornia gilt als eine der salztolerantesten Gattungen überhaupt (AYALA et al. 1995). Den teils sehr hohen Salzkonzentrationen im Substrat begegnet *Salicornia* aber nicht wie andere Halophyten durch aktives oder passives Ausscheiden anhand von Drüsen oder Haaren, sondern durch Akkumulation von Salz in Vakuolen (KHAN et al. 1998, FLOWERS & COLMER 2008). Das Problem von Staunässe in Verbindung mit hoher Salzkonzentration im Substrat umgeht *Salicornia* durch die Regelung der Ionenkonzentrationen in den Vakuolen der Wurzelzellen sowie durch eine höhere Porosität der Wurzeln (COLMER & FLOWERS 2008). Die Ausprägung solcher besonderer morphologischer, physiologischer und reproduktionsbiologischer Merkmale zeigt ihre Anpassung an die sehr dynamischen, hygrohalophytischen Standorte.

Der Lebensraum der verschiedenen Arten oder Artengruppen und ihre typische Verteilung darin kann sich wie im Wattenmeer über einen hunderte von Metern breiten Küstenstreifen erstrecken, er kann aber auch nur auf einen schmalen Streifen von einem Meter Breite reduziert sein, so wie entlang der Kanten der unteren Salzwiesen an den Atlantikküsten Frankreichs und Großbritanniens (DAVY & SMITH 1988, eigene Beobachtung).

Von besonderer Bedeutung bei der Verbreitung der Arten ist das häufig vorkommende sympatrische oder gar syntopische Auftreten mehrerer Arten an einem Standort. Dabei kann es auf kleinstem Raum zu einer klaren Zonierung der verschiedenen Arten kommen, beispielsweise an Prielkanten im Wattenmeer oder an den Kanten der oberen Salzwiesen in Großbritannien oder Frankreich. Es kann aber auch eine Durchmischung der Artengruppen auftreten (eigene Beobachtungen, KÖNIG 1960, DAVY & SMITH 1988, DAVY et al. 2001, LAHONDERE 2004). Diese Beobachtungen werfen Fragen zur Beständigkeit der Arten sowie Artengruppen aber auch zu ihrer Entstehung und Etablierung am Standort auf.

1.1.2 Morphologie von *Salicornia*

Salicornia besticht durch ihre stark reduzierte Morphologie. Das Wurzelsystem weist nicht wie von KÖNIG (1960) beschrieben Primärwurzel und Adventivwurzeln auf, sondern es ist sehr heterogen, mit einer Aufspaltung in viele, sich schnell verjüngende Wurzeln und entspricht damit den Beschreibungen von SCOTT (1977) und TÖLKEN (1967). Feinere Wurzeln können bis zu 50 cm oder mehr in die Tiefe reichen. Oberirdisch weisen die Pflanzen eine eindeutige Hauptachse auf, welche wie die von ihr abzweigenden Seitenäste segmentiert und aus mehr oder minder fassförmigen (diploide Artengruppe) oder zylindrischen (tetraploide Artengruppe) sukkulenten Internodien aufgebaut ist. Die photosynthetisch aktive Schicht in Form eines Palisadenparenchyms befindet sich direkt unter der Epidermis, und das Mesenchym der Segmente dient als Wasserspeicher.

Die gegenständigen Blätter und Brakteen sind miteinander verwachsen, stark reduziert und die Blattspreite nur in Form eines schmalen Häutchens an der Oberkante der Segmente erkennbar (Abb. 1.2.a, unterhalb der Antheren). Je nach Art verzweigen sich die Seitenäste basal erneut an den Nodien, teilweise bis zur 4. Ordnung. Mit dem Eintritt in die generative Phase endet das Längenwachstum in Form einer Umgestaltung der terminalen Segmente und dem Beginn der Entwicklung von Blüten in diesen. Die Infloreszenz kann in Abhängigkeit von der Dichte der Individuen, der Ploidiestufe oder edaphischer Stressfaktoren, wenige (2-3) bis zahlreiche (25-30) Segmente umfassen (KÖNIG 1960, DAVY 2001, ROTHMALER 2002, eigene Beobachtungen) und entspricht einem ährenartigen, gleichmäßigen Thyrsus, der je Segment aus zwei Zyemen mit ein bis drei Blüten besteht (Abb. 1.2 a).

Die Blüten bestehen aus drei bis vier fast vollständig verwachsenen fleischigen Tepalen. Zentral bleibt eine kleine Öffnung, durch die beim Aufblühen das Stigma und die Antheren herausgestreckt werden (Abb. 1.2.b). Es gibt aber auch eine Art, *S. heterantha* BEER & DEMINA, bei welcher die Tepalen der Mittelblüte nahezu vollständig mit dem Achsengewebe verwachsen sind (BEER & DEMINA 2005). Pro Blüte gibt es ein bis zwei Stamina mit kurzem, teils stark gebogenem Filament. Der Griffel ist sehr kurz und teilt sich in drei stark papillöse Narben auf (Abb. 1.2.b). Der Fruchtknoten enthält nur eine basal inserierende Samenanlage. Die Aufblühfolge der gesamten Infloreszenz und auch der Zymen ist akropetal.

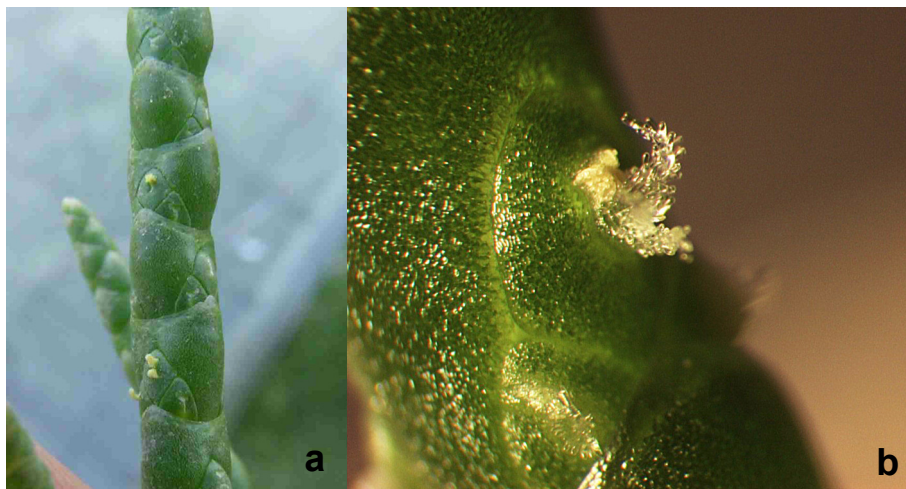


Abb. 1.2: a) Teilabschnitt einer Infloreszenz. Deutlich erkennbar die kreuzgegenständigen Zymen mit jeweils drei Blüten. Durchmesser der Segmente ca. 2,5 mm. b) Detailbild einer Zyme; die beiden geöffneten Antheren werden aus der Blütenhöhle herausgestreckt. Die Narbe ist papillös und in fast direktem Kontakt zu den Antheren. Die linke Seitenblüte steht kurz vor dem Aufblühen.

Im Herbst, gegen Ende der generativen Phase, beginnen die basalen Segmente der Pflanzen zu verholzen. Im Bereich der Infloreszenz bilden die vertrockneten Tepalen teils entweder eine Art Deckel, der kurz darauf abfällt und dabei den Samen freilässt oder sie sind so stark mit dem Samen verbunden, dass beide eine Verbreitungseinheit bilden (DALBY 1962, BERGER 1985). Im Gegensatz zu fast allen anderen Vertretern der Ordnung Caryophyllales haben die Samen von *Salicornia* und *Sarcocornia* kein Perisperm, sondern die Cotyledonen allein dienen als Speicherorgan. Die Samen haben eine sehr dünne Testa, die kaum bis stark behaart sein kann. Die Behaarung kann bei der Samenausbreitung und Etablierung am Standort eine wichtige Rolle spielen (DAVY et al. 2001, RAND 2000).

Diese reduzierte Morphologie liefert wenige diagnostische Merkmale und führt daher seit jeher zu einer Vielzahl von Problemen bei der Taxonomie dieser Gattung. So werden schon seit langem Hybriden zwischen den Arten postuliert und diese durch Individuen mit

intermediären Merkmalen begründet (TÖLKEN 1967, DALBY 1975, LAHNODERE 2004). Ein gezieltes Kreuzen von Arten konnte bislang aber nicht erfolgreich durchgeführt werden.

Dem gegenüber steht das Problem, dass die Gattung vermutlich eine hohe phänotypische Plastizität in Reaktion auf den dynamischen Standort aufweist. Viele der wenigen Merkmale, die es überhaupt gibt, können im Feld sehr variabel sein. Die Plastizität kann dabei so hoch sein, dass morphometrische Merkmale durch zu starke Überlappungen nicht einmal mehr zur Trennung der eigentlich recht gut differenzierbaren Artenkomplexe ausreichen (WOLFF & JEFFERIES 1987a+b, INGROUILLE & PEARSON 1987, INGROUILLE et al. 1990, KALIGARIC et al. 2008, SLENZKA 2008, M. PIIRAINEN persönliche Mitteilung). Mittlerweile liegen beispielsweise Beobachtungen von M. PIIRAINEN (pers. Mitteilung) vor, der am Typusstandort von *Salicornia europaea* L. neben Individuen der diploiden Art *Salicornia europaea* mit für ihre Art bzw. Artengruppe typischen kurzen Infloreszenzen auch Individuen mit sehr langen Infloreszenzen, typisch für die tetraploiden Vertreter, vorfand. In Nachzuchten aus Individuen mit kurzen Infloreszenzen von der Ostseeinsel Poel zeigten Individuen der F1-Generation ebenfalls teils kurze oder sehr lange Infloreszenzen (eigene Beobachtungen). Andererseits berichtet KÖNIG (1960) von in Gezeitenbecken aufgezogenen Nachkommen mit einer den Elternpflanzen nahezu identischer Morphologie. Auch in Mainz zeigten Nachzuchten teils einen identischen Habitus.

Ein weiteres Problem sind die vielen lokalen Bearbeitungen, ohne einen globalen oder zumindest kontinentalen Vergleich der Taxa. So beschreibt beispielsweise LAHONDÈRE (2004) für Frankreich acht Arten mit zusätzlichen Varietäten. Im Gegensatz dazu ist in China bisher nur eine Art anerkannt (Flora of China, www.efloras.org). Eine detaillierte Übersicht über die Bearbeitungen in den verschiedenen Floren und die darin aufgeführten Taxa gibt die Arbeit von KADEREIT et al. (2007: Tab. 1).

In dieser Arbeit wurden für die Bestimmung und die Terminologie hauptsächlich ROTHMALER (2002), KÖNIG (1960) und PIIRAINEN (in Flora Nordica, 2001) verwendet. Andere Publikationen, die zur Orientierung dienen, waren BALL & TUTIN (1959), DAVY et al. (2001), HAEUPNER & MUER (2000), LAHONDÈRE (2004) und TUTIN et al. (1993). Da einige der in den Bestimmungsschlüsseln oder in der Literatur verwendeten Merkmale zu variabel oder für die Aufnahme im Feld nur ungenügend genau messbar waren, wurden teils Merkmale aus den Schlüsseln verworfen und ein eigener Schlüssel entwickelt. Doch selbst mit diesem Schlüssel schwankte die Erfolgsquote der eindeutigen Zuordnung in Abhängigkeit des Standortes und des Jahres.

Generell werden in Mittel- und Westeuropa zwei Artengruppen unterschieden, der diploide Artenkomplex *Salicornia europaea* und der tetraploide Artenkomplex *Salicornia procumbens* SM (KÖNIG 1939). In der jungen, vegetativen Phase bestehen nur geringe Unterschiede im Habitus der beiden Artengruppen. Diese verstärken sich aber bis zum Erreichen der

generativen Phase deutlich. Auffälligste Merkmalsunterschiede zwischen den Artengruppen sind die Länge der Infloreszenz, die Anzahl an fertilen Segmenten der Infloreszenz und die Form der Blüten sowie der allgemeine Habitus mit Verzweigung, Segmentlänge und Segmentdicke.

Wie auch in anderen Verbreitungsgebieten können die Arten erst nach vollständigem Eintritt in die generative Phase sicher zugeordnet werden. Die Zahl der in Mittel- und Nordwesteuropa vorkommenden Arten schwankt je nach Bearbeitung. So finden sich in der Flora Nordica (PIIRAINEN 2001) vier (eine diploides Taxon und drei tetraploide Taxa) und in der Bearbeitung von LAHONDERE (2004) acht Arten und diverse Varietäten sowie ein Hybrid, *Salicornia x marshallii* DALBY aus dem einblütigen Taxon *S. pusilla* J. WOODS und anderen diploiden Arten. Für Deutschland beschreibt ROTHMALER (2002) vier Taxa. Im tetraploiden Artenkomplex werden zwei Arten unterschieden, *Salicornia procumbens* und *S. stricta* WILLD. ex. STEUD. und im diploiden Artenkomplex zwei Arten *S. europaea* und *S. ramosissima* WOODS. Wichtige Bearbeitungen des europäischen Raumes sind in Tabelle 1.1 aufgeführt. Zur Verwendung des Namens *S. procumbens* soll hier angemerkt werden, dass Pflanzen unterschiedlicher europäischer Herkunft unterschiedliche Arten zugeordnet wurden. Da im Zuge dieser Arbeit keine morphologischen und molekularen Unterschiede festgestellt wurden (KADEREIT et al. 2007), wird in dieser Arbeit im Weiteren nur der ältere Name *S. procumbens* verwendet.

Bei den Arten des diploiden Artenkomplexes ($2n = 18$) ist die Mittelblüte deutlich größer als die Seitenblüten und sie ist rundlich/ovoid. Die Brakteen verdecken deutlich den basalen Berührungspunkt der beiden Seitenblüten sowie einen großen Teil der Seitenblüten selbst. Die tetraploiden Arten ($2n = 36$) weisen eine Mittelblüte auf, welche nahezu genau so groß wie die Seitenblüten ist. Die Form der Blüten ist dreieckiger als bei den diploiden und weist am oberen Rand generell eine Spitze auf. Die Brakteen verdecken den basalen Berührungspunkt der beiden Seitenblüten kaum. Ein weiterer deutlicher Unterschied zwischen den Artengruppen ist, dass tetraploide Vertreter zwei fertile Antheren aufweisen, wogegen Diploide nahezu immer nur eine, adaxiale Anthere aufweisen. Die Lage der Individuen innerhalb einer Salzwiese, ist bei der Zuordnung nur bedingt hilfreich, da Vertreter der jeweiligen Artengruppe auch in Bereichen der anderen Gruppe auftreten können (eigene Beobachtungen). Dennoch kann die Position von Pflanzen einen Hinweis geben, denn selbst in sehr kleinräumigen Standorten von 1-2 m Breite kann die typische Zonierung der Ploidiestufen auftreten. Generell gestaltet sich die Zonierung der Salzwiese durch ihre Salinität, induziert durch die Gezeiten und Niederschläge. Die stets regelmäßig überfluteten unteren Lagen der Salzwiese sind meist genau so salzig wie das Meer. Die oberen Bereiche hingegen wechseln von hyposalinen Verhältnissen im Frühjahr (bedingt durch Niederschläge) zu hypersalinen Verhältnissen im Sommer, wenn das aufsteigende

Grundwasser evaporiert und das mitgeführte Salz an der Oberfläche verbleibt (UNGAR 1987). Weiter herrscht in den unteren Lagen stets gute Wasserverfügbarkeit, wohin gegen die oberen Lagen teils extremer temporärer Dürre ausgesetzt sind.

Tab. 1.1: Übersicht über die floristischen Bearbeitungen aus Mittel- und Nordwesteuropa und die verwendeten Namen. Einen weltweiten Überblick gibt KADEREIT et al. (2007). Ein (+) markiert die Erwähnung in der jeweiligen Arbeit. Die hellgrau unterlegten Taxa sind diploid, die dunkelgrauen tetraploid.

Artnamen & Autor	Europa BALL & AKERROYD 1993	Skandinavien PIIRAINEN 2001	Britische Inseln DAVY & al. 2001	Frankreich LAHONDERE 2004	Deutschland ROTHMALER 2002
<i>S. europaea</i> L.	+	+	+		+
<i>S. obscura</i> Ball & Tutin	+		+		
<i>S. pusilla</i> Woods	+		+	+	
<i>S. disarticulata</i> Moss				+	
<i>S. ramosissima</i> Woods	+		+	+	
<i>S. brachystachya</i> Meyer				+	+
subsp. <i>gracilis</i> Meyer					
<i>S. patula</i> Duval-Jouve				+	
<i>S. procumbens</i> SM.					+
<i>S. stricta</i> Wild. ex Steud.					+
<i>S. dolichostachya</i> Moss			+	+	
<i>S. dolichostachya</i>					
subsp. <i>dolichostachya</i> Moss	+	+			
subsp. <i>strictissima</i> (Gram)					
P.W. Ball	+	+			+
<i>S. fragilis</i> Ball & Tutin	+		+	+	
<i>S. nitens</i> Ball & Tutin	+		+		

Innerhalb der Artengruppen ist die morphologische Unterscheidung sehr schwierig bis unmöglich. Nur innerhalb des diploiden Artenkomplexes lässt sich eine Art im generativen Stadium aufgrund ihrer Einblütigkeit leicht abgrenzen, nämlich *S. pusilla*. Die Unterscheidung zwischen den anderen diploiden Arten ist sehr viel schwerer. Hier können nur wenige, teils rein qualitative Merkmale herangezogen werden. So unterscheidet sich *S. europaea* von *S. ramosissima* hauptsächlich durch einen buschigeren Habitus (weniger sekundäre Verzweigung), dickere und kürzere Infloreszenzen und eine ovale Mittelblüte gegenüber einer sehr großen, runden Mittelblüte.

Bei den tetraploiden Arten ist es sehr ähnlich. *Salicornia procumbens* zeigt einen buschigeren, unregelmäßigen Wuchs, *S. stricta* zeichnet sich durch einen pyramidalen Wuchs aus. Weiter unterscheiden sich die Länge der Infloreszenz und die Form der Mittelblüte darin, dass *S. stricta* eine verhältnismäßig größere und rhomboide Mittelblüte aufweist.

1.1.3 Reproduktionsbiologie der mittel- und westeuropäischen *Salicornia*-Arten

Salicornia-Keimlinge können sowohl an der Küste als auch im Inland erst ab Mitte April beobachtet werden. Während des Sommers wachsen sie heran und verzweigen sich stark. Ab August beginnen mit den tetraploiden Vertretern die ersten Pflanzen zu blühen und um ca. zwei Wochen versetzt folgen die diploiden Vertreter. Nach Abschluss der Fruchtreife, die sich bis zum Oktober hinziehen kann, sterben die Pflanzen ab und die Samen fallen aus den Blütenhöhlen oder verbleiben in der Mutterpflanze (KÖNIG 1960, DAVY et al. 2001, ROTHMALER 2002, eigene Beobachtungen).

Wie oben erwähnt zeichnet sich *Salicornia* durch viele morphologische Reduktionen auch im Reproduktiven Bereich aus, so dass seit langem Selbstung als der hauptsächliche Reproduktionsmodus vermutet wird. BALL & TUTIN (1959) und auch FERGUSON (1964) erwähnen, dass sich in manchen Populationen die Antheren bereits in der Blütenhülle öffnen oder teils gar nicht herausgestreckt werden. Über das genaue Ausmaß an Selbstung gibt es aber bisher nur wenige Untersuchungen. DALBY (1962) führte die ersten Experimente mit eingetüteten Infloreszenzen durch und fand dabei nur eine geringe Reduktion des Samenansatzes bei denjenigen Blüten, für die nur Cleistogamie oder Geitonogamie möglich war. Die Fertilität der Samen aus diesen Selbstungen wurde jedoch nicht getestet. Bei den Untersuchungen zur Pollenvitalität konnte DALBY (1962) einen hohen Anteil (> 90 %) vitaler Pollenkörner feststellen. Als Modus zur Pollenausbreitung postulierte er Wind, führte aber keine Experimente hierzu durch. Wie lange Pollenkörner an der Luft und gegebenenfalls im Meerwasser vital bleiben wurde ebenfalls nicht untersucht.

Auf der Basis molekularer Untersuchungen fanden NOBEL et al. (1992) mit einer RFLP-Analyse zur genetischen Variabilität von Nachkommen einen deutlichen Hinweis auf Selbstung als hauptsächlichen Reproduktionsmodus. Bezüglich eventuell stattfindender Apomixis wurden bisher keine Untersuchungen durchgeführt. Eine Bestäubung durch Tiere wurde bisher nicht beobachtet, sollte aber nicht ausgeschlossen werden, da bei der australischen *Sarcocornia quinqueflora* (UNG.-STERNB) SCOTT Pollentransfer durch Honigbienen beobachtet wurde (ADAM et al. 1987). Außerdem ist *Salicornia* für einige Insektenlarven der ausschließliche Lebensraum und eine Vielzahl von Larven wurde auf den Pflanzen beobachtet (ROSSI et al. 1995, RAND 2003).

Meist schon während der Fruchtreife beginnen die Pflanzen basal zu verholzen und spätestens Mitte November sind die meisten Pflanzen tot und vertrocknet. Die Samen entwickeln sich sehr schnell (1-2 Wochen, eigene Beobachtungen), verbleiben anschließend in der Mutterpflanze oder fallen aus dem Achsengewebe heraus und brauchen keine Stratifikation (DAVY et al. 2001, eigene Beobachtungen). Die Ausbreitung der nicht schwimmfähigen Samen erfolgt hauptsächlich durch Rollen über den Boden (DAVY et al.

2001, KOUSTAAL et al. 1987) oder durch Vögel (SUMMERS et al. 1993, ROWCLIFFE et al. 1998, FIGUEROLA et al. 2003, CHANG et al. 2005). Eine Samenbank existiert meist nur über die Wintermonate und beschränkt sich auf eine sehr dünne Schicht des Sediments von max. fünf Millimetern Dicke (SMITH 1985, DAVY & SMITH 1988).

1.2 Sympatrische Artbildung

In der Evolutionsbiologie unterscheidet man drei maßgebliche Modi der Artbildung (TURELLI et al. 2001). Als am häufigsten gilt die allopatrische Artbildung. Hierbei wird eine Ursprungspopulation durch eine „physikalische“ Verhinderung von freiem Genfluss, beispielsweise durch neu entstehende Gebirge, Gewässer oder andere Barrieren, in zwei voneinander getrennte Populationen aufgespaltet. Diese werden mit der Zeit so unterschiedlich, dass sie zu zwei getrennten Arten werden, zwischen denen es auch bei erneutem Kontakt zu keinerlei Genfluss mehr kommt.

Bei der parapatrischen Artbildung kommt es wegen der großen Größe der Population oder des Verbreitungsgebietes zu keiner freien Durchmischung der Individuen mehr. Teilpopulationen kommen real nicht mit anderen Teilpopulationen in Kontakt und Zufallspaarung und freier Genfluss werden ausgeschlossen. Mit der Zeit können sich daher Teilpopulationen so unterschiedlich entwickeln, dass sie zu eigenen Arten werden.

Der sehr schwer nachzuweisende und nach wie vor umstrittenste Modus ist die sympatrische Artbildung (MAYR 1963), bei der sich durch Selektion innerhalb einer Population neue Arten entwickeln.

Der sehr schwer nachzuweisende und nach wie vor umstrittenste Modus der Artbildung ist die sympatrische Artbildung (MAYR 1963), bei der sich trotz Genfluss innerhalb einer Population, durch Selektion neue Arten entwickeln. Selektion kann beispielsweise durch intraspezifische Konkurrenz um limitierte Ressourcen wie z.B. Nahrung, Bestäuber oder ähnliches eine Spezialisierung, sprich Aufteilung der Population induzieren. Am häufigsten ist eine unterschiedliche ökologische Differenzierung von Teilpopulationen. Eine Folge davon ist, dass sich an ihren Standort besonders angepasste Individuen durch ihren Fitnessvorteil nur mit ebenfalls unter diesen Bedingungen besonders erfolgreichen Individuen kreuzen. Damit findet keine Zufallspaarung mehr statt und der freie Genfluss innerhalb der Population nimmt ab. Irgendwann haben sich dann die an verschiedene Nischen angepassten Individuen soweit voneinander entfernt, dass sich die Teilpopulationen zu verschiedenen Arten ausdifferenziert haben. Kernpunkt der sympatrischen Artbildung ist die Ausbildung von reproduktiven Isolationsmechanismen. Besonders deutlich wird dies beispielsweise bei der Entwicklung hin zu Selbstern oder bei Polyploidisierungsereignissen.

Die größte Schwierigkeit beim Nachweis sympatrischer Artbildungsprozesse ist es, die Selektionsfaktoren herauszufiltern, die für die Einschränkung des Genflusses verantwortlich

sind oder waren. Dies kann Körpergröße wie beispielsweise bei Stichlingen (SCHLUTER & NAGEL, 1995) oder die Körperfärbung bei Buntbarschen sein (ALLENDER et al. 2003, PIEROTTI et al. 2008). Häufig sind es jedoch mehrere Faktoren, was eine statistische Untersuchung stark erschwert. Als bekannteste Beispiele für sympatrische Artbildung gelten die vielen verschiedenen Artenpaare von Cichliden in Kraterseen (DANLEY et al. 2000, BARLUENGA et al. 2006, GAVRILETS et al. 2007), die Entstehung von zwei verschiedenen Stichlingsarten in Kanada (RUNDLE et al. 2000, TAYLOR & MCPHAIL, 2000) oder der Schneckenart *Littorina saxatilis* OLIVI (JOHANNESSON et al. 1995, JOHANNESSON, 2001). Bei Pflanzen sind die Artbildung bei *Howea forsteriana* BECC. und *H. belmoreana* BECC. (SAVOLAINEN et al. 2006) ein Beispiel. Eine andere Untersuchung zeigt das direkte Zusammenspiel zwischen genetischer Diversifizierung von Blütenmerkmalen in der Gattung *Mimulus* L. und der daraus resultierenden reproduktiven Isolation zweier Arten durch verschiedene Bestäuber (WILBERT et al. 1997, BRADSHAW et al. 1998).

Betrachtet man das Vorkommen der mittel- und westeuropäischen *Salicornia* Arten, so fällt sofort ihre sympatrische oder gar syntopische Verbreitung auf. Der Bereich, in dem alle vier hier behandelten Arten vorkommen, kann mehrere hundert oder nur einen Meter breit sein (BALL 1960 & 1964). Der Kontakt, in dem Individuen verschiedener Arten stehen, kann so unmittelbar sein, dass sich Individuen berühren oder es zur Durchwachsung der Wurzelballen kommt. Trotz solch kleinräumiger Verteilung und der damit gesteigerten Möglichkeit von Hybridisierungen scheinen die Artengruppen mit ihrer typischen Morphologie stabil zu sein. Auch die Eigenschaft der verschiedenen Arten, nur in definierten Bereichen der Salzwiese vorzukommen (tetraploider Artenkomplex hauptsächlich in den unteren, diploider Artenkomplex in den oberen Bereichen der unteren Salzwiese verbreitet), haben sich während der Zeit kaum verändert (BALL 1964, DAVY et al. 2001).

Molekulare Daten deuten zwar auf Hybridisierung innerhalb der Gattung hin (MURAKEÖZY et al. 2007, KALIGARIC et al. 2008, KÖHL 2008, SLENZKA 2008), aber über die Häufigkeit und Beständigkeit von Hybriden gibt es noch keine Untersuchungen. Künstliche Hybridisierungen konnten wie bereits oben erwähnt trotz vieler Versuche bis heute nicht hergestellt werden. Auf Grund der postulierten hohen Selbstung als dominantem Reproduktionsmodus herrscht zwischen den Populationen und Arten vermutlich nur ein sehr geringer Genfluss. Damit stellen sich die Fragen, wie die verschiedenen sympatrisch vorkommenden Arten auseinander hervorgegangen sind und wie sie unter sympatrischen Bedingungen persistieren.

1.3 Ökologische Differenzierung und Speziation

Ökologische Speziation entsteht durch unterschiedliche natürliche Selektion in Teilpopulationen, unabhängig davon, ob diese allopatrisch oder sympatrisch vorkommen (SCHLUTER & NAGEL 1995, KAY & SCHEMSKE 2008). Das bedeutet, dass in Sympatrie

ein graduelles oder kontinuierliches ökologisches System mit der damit verbundenen unterschiedlichen Selektion zu diskreten Varianten führen kann (DOEBLI & DIECKMANN 2003, LEIMAR et al. 2008). Weiter können sich diese diskreten Varianten bzw. phänotypischen Cluster durch „gezielte“ Paarung („Assortative Mating“) schließlich reproduktiv isolieren und damit einen wesentlichen Anteil bei der ökologischen Artbildung ausmachen (SCHLUTER 2000 & 2001, BOUGHMAN 2001, RUNDLE & NOSIL 2005). Besonders deutlich zeigen dies Untersuchungen an Stichlingen (*Gasterosteus aculeatus* L.) oder Zahnkarpfen (*Gambusia hubbsi* BREDER). Hier zeigt sich die reproduktive Isolation zwischen Morphotypen durch unterschiedliche Paarungsbereitschaft von Weibchen („female choice“), die sich nur mit den passenden, durch unterschiedliche ökologische Anpassung entstandenen Morphotypen paaren (MCKINNON & RUNDLE 2002, MCKINNON et al. 2004, LANGERHANS et al. 2007).

Auch bei Pflanzen kann ökologische Differenzierung zu reproduktiver Isolation führen (SCHEMSKE & BRADSHAW 1999, SCHLUTER 2001, LAMONT et al. 2003, FUNK et al. 2006, LOWRY et al. 2008). Ökologische Differenzierung kann sehr schnell und auf engstem Raum stattfinden. So zeigten ANTONOVICS (2006) und ANTONOVICS & BRADSHAW (1970) bei dem Gras *Anthoxanthum odoratum* L., dass sich die Populationen am Übergang von Zink- und Bleimienenschüttungen (hohe Schwermetallbelastung) und normalem Boden innerhalb von maximal 200 Generationen stark differenziert haben. Die Distanz zwischen den verschiedenen Populationen ist mit teils nur wenigen Metern sehr gering und trotz eines nachgewiesenen Genflusses zwischen den Populationen haben sich große Unterschiede in Morphologie, Physiologie sowie u.a. Blütezeit (40% Isolationskoeffizient) ausgebildet und sind über 40 Jahren erhalten geblieben. KIANG (1982) konnte bei *A. odoratum* auch eine in weniger als 30-40 Generationen entstandene Salztoleranz an Straßen, die im Winter mit Salz gestreut wurden, beobachten. Mit der Toleranz entwickelte sich eine starke Verschiebung des Blühzeitpunkts und in Transplantationen konnte eine starke Selektion gegen die halophytischen Populationen beobachtet werden. Ein weiteres Beispiel ist *Helianthus anomalus* BLAKE, welche in wahrscheinlich weniger als 60 Generationen eine Anpassung an Sanddünen ausgebildet hat (UNGERER et al. 1998, RIESEBERG et al. 2003). Auch bei Tieren, zum Beispiel bei Hybriden der Fischgattung *Cottus* L., zeigte sich innerhalb von maximal 200 Generationen eine starke ökologische Differenzierung bezüglich des Lebensraumes und an den Kontaktzonen der Hybriden mit den Elternarten eine abrupte Selektion gegen diese (NOLTE et al. 2005, 2006).

Der Lebensraum Salzwiese stellt ein ideales Habitat zur Untersuchung von ökologischer Differenzierung und Speziation dar. Durch den Höhengradienten und die mit diesem verbundene Überflutungsdauer entsteht ein sehr variabler Lebensraum mit einer Vielzahl an kleinräumigen Nischen, die zum Teil auch in direktem Kontakt stehen können, der aber auch

einer durch die Gezeiten beeinflussten strengen Kontinuität unterliegt (ADAM 2002). Durch die Einjährigkeit und das Fehlen einer Samenbank (DAVY & SMITH 1988, JENSEN & JEFFERIES 1984) besiedeln die verschiedenen *Salicornia*-Arten jedes Jahr die verschiedenen Habitate aufs Neue und werden mit den unterschiedlichsten Selektionsfaktoren konfrontiert.

DALBY (1955), KÖNIG (1960), DAVY (2001) und M. PIIRAINEN (pers. Mitteilung) bestätigen für *Salicornia* eine hohe phänotypische Plastizität durch den Einfluss ökologischer Faktoren wie Boden, Nährstoffversorgung und Dichte. Diese Plastizität kann also als eine Art ökologische Differenzierung aufgefasst werden. Wie stark die genetische Basis dieser Differenzierung ist, kann in Transplantationsexperimenten untersucht werden. NOBEL et al. (1992) und DAVY & SMITH (1988) führten solche bereits mit Taxa des *Salicornia europaea* Aggregates aus und fanden Hinweise auf eine teils genetisch fixierte, ökologische Differenzierung.

Ein anderer wichtiger Aspekt bei ökologischer Speziation ist die Entstehung von reproduktiven Isolationsmechanismen (FUNK et al. 2006). Die bedeutenden Isolationsmechanismen bei *Salicornia* sind Polyploidisierung und vermutlich Selbstung. Polyploidisierung, im Falle von *Salicornia* wahrscheinlich Allopolyploidisierung (MURAKEÖZY et al. 2007), führt zu schlagartiger reproduktiver Isolation. Scheinbar ist dies aber in *Salicornia* ein eher seltenes Ereignis, wenn man die Entstehung tetraploider bzw. polyploider Linien in der gesamten Gattung betrachtet (KADEREIT et al. 2007). Der andere, möglicherweise wichtigere Mechanismus für reproduktive Isolation bei *Salicornia* könnte Selbstung sein. Eine wichtige Frage ist damit, wie häufig Fremdbestäubungsereignisse bei den unterschiedlichen Arten stattfinden und ob möglicherweise Selbstbefruchtung den entscheidenden reproduktiven Isolationsmechanismus darstellt.

1.4 Parallele Evolution und Speziation

Parallele Evolution bzw. Speziation ist definiert als die wiederholte, unabhängig voneinander parallel entstandene, reproduktive Isolation zwischen Teilpopulationen / Ökotypen unter der Einwirkung identischer Mechanismen und in verschiedenen Regionen (SCHLUTER & NAGEL 1995). In dem Fall, dass die entsprechenden Regionen nicht durch physikalische Barrieren getrennt sind, gilt allopatrische Artbildung als sehr unwahrscheinliche Erklärung für Szenarien, in denen identische Ökotypen in verschiedenen Regionen entstanden sind (JOHANNESSON 2001). Ein anderer, weitestgehend akzeptierter Mechanismus der parallelen sympatrischen Artbildung ist Polyploidisierung (RAMSEY & SCHMESKE 1998, ADAMS & WENDEL 2005, MALLETT et al. 2007). Dieser tritt bei Pflanzen häufiger auf als bei Tieren, kann aber auch bei ihnen zur mehrfachen parallelen Entstehung von Arten führen (PTACEK et al. 1994, MABLE 2004). Unterschiedliche Selektion, die aus der heterogenen

Verteilung von Ressourcen aber auch intraspezifischer Konkurrenz bestehen kann, führt zur Ausbildung unterschiedlich erfolgreicher Phänotypen. In dem Falle, dass die verschiedenen Phänotypen „Assortative Mating“ unterliegen, steht einer nichtallopatrischen Artbildung selbst unter Genfluss nichts entgegen (SMITH 1966, JOHANNSSON 2001). Ein typisches Beispiel für parallele Artbildung in Sympatrie zeigen die Arbeiten von TAYLOR et al. (1996) und RUNDLE et al. (2000).

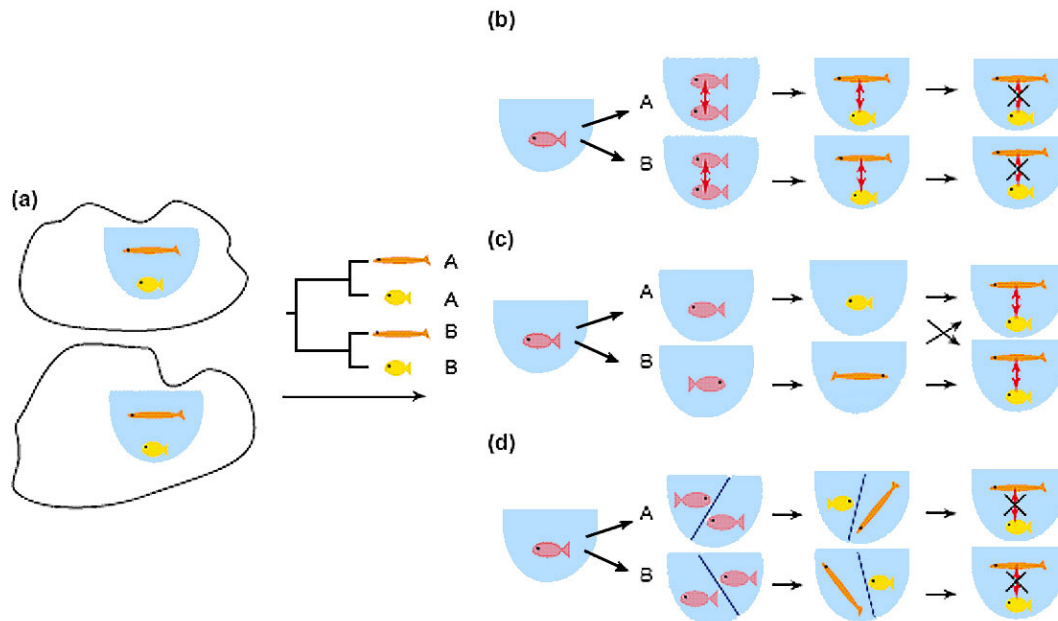


Abb.1.3: Schema verschiedener Artbildungswege bei parallel auftretenden Ökotypen.

Ausgangspunkt sind beispielhaft heute zwei geographisch getrennte Seen, in denen jeweils zwei Populationen mit unterschiedlicher Ökologie leben (a) und die jeweils ein Monophylum bilden. Die beste Erklärung hierfür ist, dass die beiden Seen zu Beginn von derselben Art besiedelt wurden und sich mit der Zeit die gleichen ökologisch differenzierten Formen bzw. Ökotypen ausgebildet haben und sich reproduktiv isoliert haben (b). Findet man in einem Lebensraum jeweils zwei unterschiedliche Populationen die *noch nicht* reproduktiv voneinander isoliert sind (c), so bleibt neben paralleler Speziation auch allopatrische Artbildung mit späterer Überlappung bzw. Introgression der Lebensräume als Erklärung. Bei allopatrischer Differenzierung (d) nimmt man an, dass Genfluss durch Barrieren verhindert wurde. Für die Erklärung von paralleler Speziation ist dieses Konzept aber nicht überzeugend, da es stochastisch sehr unwahrscheinlich ist, dass sich parallel voneinander mehrmals dieselben Gefüge aus Morpho- bzw. Ökotypen entwickeln. Nach JOHANNESON (2001), verändert.

In beiden Arbeiten geht es um Fischarten, die sich parallel und unter gleichen Selektionsfaktoren in zwei ökologisch stark unterschiedliche Arten entwickelt haben. Die jeweils in einem Habitat sympatrisch vorkommenden Arten sind genetisch zwar distinkt voneinander, aber beim Vergleich mehrerer Habitate bilden die sympatrischen Morpho- bzw. Ökotypen jedes Habitates ein Monophylum. Abbildung 1.3 fasst die grundlegenden Mechanismen nochmals zusammen.

Ein weiteres sehr prominentes Beispiel, bei dem die Artbildung als noch nicht abgeschlossen gilt, ist die Meeresschnecke *Littorina saxatilis* (JOHANNESON et al. 1993). In Galizien findet man zwei sehr unterschiedliche Morphe, einen sehr großen gebänderten Typ, der in der oberen Gezeitenzone vorkommt und einen kleineren Morph ohne Bänderung, der im unteren Litoral vorkommt. In einer sehr schmalen Berührungszone von ca. einem Meter findet man zwar Hybriden der beiden Morphen sowie Rückkreuzungen, aber generell kann eine starke Selektion in der Form von „Assortative Mating“ gegen diese intermediären Individuen beobachtet werden (ROLÁN-ALVAREZ et al. 1999). Interessanterweise findet man jedoch auf einem, für diese recht ortstreuen Tiere, großen geographischem Maßstab keine Gruppierung der Ökotypen. Vielmehr findet man, dass beide Ökotypen jeweils kleinräumig betrachtet ein Monophylum bilden.

Ähnlich wie *Littorina* kommt auch *Salicornia* in einem durch Gezeiten maßgeblich beeinflussten Habitat vor. Jedes Jahr findet man die gleichen Arten/Morphotypen in denselben Habitaten wie im Vorjahr. So findet man Vertreter des tetraploiden Artenkomplexes in der unteren Salzwiese und die Diploiden in den oberen Bereichen. Innerhalb der Artenkomplexe findet eine weitere Auftrennung in bestimmte Bereiche der Salzwiese statt. Bezüglich eventueller Hybriden gibt es zwar einige Spekulationen (DAVY et al. 2001, LAHNODERE 2004), molekular eindeutige Belege fehlen aber bisher. Genfluss ist wahrscheinlich durch das hohe Maß an postulierter Inzucht sehr gering. Um eine eventuell vorliegende parallele Evolution von sympatrisch vorkommenden Arten bei *Salicornia* zu untersuchen, sollen molekulare und ökologische Methoden verwendet werden.

1.5 Zielsetzung

Die hygrohalophytische Gattung *Salicornia* ist in Mittel- und Westeuropa durch mehrere, nah miteinander verwandte sympatrisch verbreitete Arten vertreten. Die vier zurzeit anerkannten Arten sind die beiden tetraploiden Arten *S. procumbens* und *S. stricta* sowie die diploiden Arten *S. europaea* und *S. ramosissima*. Die vier Taxa lassen sich zwar morphologisch nur schwer voneinander unterscheiden, die morphologische Variation ist aber wiederum doch so hoch, dass mehrere distinkte Morphotypen unterschieden werden können. Bezüglich ihrer Verteilung im hochdynamischen Lebensraum Salzwiese findet man die vier Arten/Morphotypen in überlappenden Bereichen des Habitats. Durch das relativ vorhersagbare Auftreten der Arten/Morphotypen entlang eines ökologischen Gradienten innerhalb ihres Lebensraumes, scheinen sie ökologisch differenziert zu sein. Aufgrund des sympatrischen Vorkommens der scheinbar ökologisch und morphologisch differenzierten Morphotypen stellt sich die Frage durch welche Prozesse diese entstanden sein könnten (genetische und ökologische Differenzierung) aber auch welche Prozesse die dauerhafte Koexistenz der Arten (reproduktive Isolationsmechanismen) aufrechterhalten.

Bisher basierten die meisten Untersuchungen über die Verwandtschaftsverhältnisse auf rein morphologischen Merkmalen. Diese konnten zwar stets die beiden Artengruppen entsprechend ihrer Ploidiestufen trennen, innerhalb der Ploidiestufe jedoch ist eine Zuordnung nach wie vor sehr schwierig. Um die phylogenetischen Zusammenhänge zwischen und innerhalb der Artengruppen zu untersuchen, wurde eine AFLP-Fragmentanalyse verwendet. Sie sollte zeigen, ob die vorkommenden Arten jeweils monophyletisch sind oder ob der jeweilige Morphotyp mehrfach parallel entstanden ist.

Das Auftreten der Morphotypen in der Salzwiese ist relativ vorhersagbar. Damit scheinen die Morphotypen in irgendeiner Form ökologisch differenziert zu sein. Um die vermutete ökologische Differenzierung und die phänotypische Reaktionsbreite zu untersuchen, wurde ein reziprokes Transplantationsexperiment durchgeführt.

Aufgrund der Beobachtungen, dass die nah verwandten Morphotypen häufig in Sympatrie bzw. in einem sehr offenen Lebensraum vorkommen, stellt sich die Frage welche Mechanismen existieren, um die reproduktive Isolation und damit dauerhafte Koexistenz der verschiedenen Morphotypen aufrecht zu erhalten. Hierzu sollte anhand von Experimenten die Reproduktionsbiologie der Arten untersucht werden.

2 Material und Methoden

2.1 Untersuchungs- und Sammelgebiete

2.1.1 Deutsche Nordseeküste

Das Hauptuntersuchungsgebiet dieser Arbeit liegt an der deutschen Nordseeküste und befindet sich seewärts des Landesschutzdeiches, ca. 800m Luftlinie entfernt von der Siedlung Hirtenstall. Hirtenstall gehört zum Ort Hedwigenkoog (Kreis Büsum) in Schleswig-Holstein. Der Deich und sein Fuß bilden einen ca. 100 m breiten Streifen (türkiser Streifen, Abb. 2.1) der ins Vorland übergeht. Am Ende des Deichfußes beginnt der Nationalpark Schleswig-Holsteinisches Wattenmeer. Der Deichfuß und die sich daran anschließenden, teils naturbelassenen Salzwiesen sind meist durch Zäune voneinander getrennt, um Beweidung der Salzwiesen durch Schafe zu verhindern. Die Koordinaten des Untersuchungsgebietes sind 54:11:32N (54.19157) Grad nördlicher Länge und 8:48:50E (8.81787) Grad östlicher Breite.

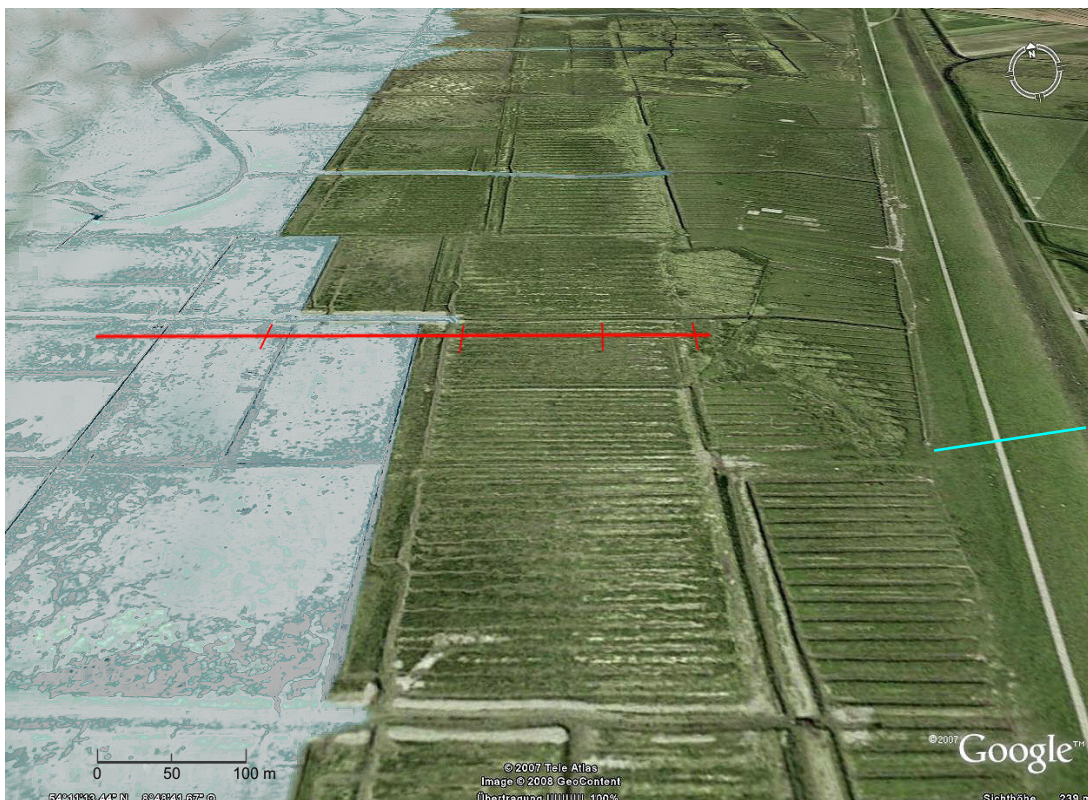


Abb. 2.1: Untersuchungsgebiet Hedwigenkoog/Hirtenstall. Die rote Linie markiert die Lage eines Transekts. Entlang des Transekts wurden 27 Untersuchungsflächen eingerichtet (nicht eingezeichnet). Die kurzen vertikalen roten Linien markieren die Stellen, an denen Transplantationen durchgeführt wurden. Türkise Linie Deich + Deichfuß. (Google Earth, verändert: <http://earth.google.de>).

Im Folgenden soll ein grober Überblick über die Zusammensetzung der Salzwiesenvegetation und den maßgeblichen Charakterarten gegeben werden. Vom Meer kommend treten die ersten *Salicornia*-Arten frühestens 70-100 cm unterhalb der Mittleren Tidenhochwasser-Linie (MThw-Linie) auf. In dieser Zone dominiert *S. procumbens* (Abb. 2.2: 1). Im Untersuchungsgebiet treten zuerst vereinzelt solitär stehende Individuen auf, die aber bald dichtere, monotypische Bestände bilden. Weiter landeinwärts bzw. mit steigendem Niveau treten dann mehr oder minder gehäuft Bestände von *S. stricta* auf (Abb. 2.2; 2).

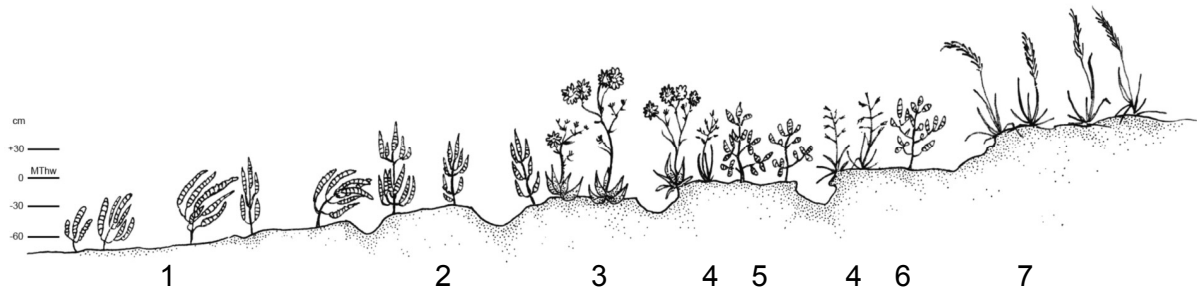


Abb. 2.2: Querschnitt durch eine Salzwiese. Ab ~70 cm bis ~40 cm unterhalb der MThw-Linie findet man *S. procumbens* (1), darauf folgend bis ~10 cm unterhalb *S. stricta* (2). Ab ca. 20 cm unterhalb der MThw-Linie beginnt der Rasen aus *Puccinellia maritima* (4) und losen Gruppen aus *S. europaea* (5). Um ~20 cm oberhalb der MThw-Linie endet mit *S. ramosissima* (6) die untere Salzwiese. Sonstiges: Puccinellietum mit *Aster tripolium* (3), Obere Salzwiese dominiert von *Festuca rubra* (7). Nach KÖHL (2008), verändert.

Deutlich höher als *S. stricta*, ab ca. 30 cm unterhalb der MThw-Linie treten die ersten diploiden Queller auf. Kurz unterhalb bis etwas über die MThw-Linie reichend löst das Puccinellietum maritimae mit *Puccinellia maritima* PARL. als Charakterart die Quellergesellschaften ab (POTT 1995). Hier treten zwar vereinzelt auch noch beide tetraploiden Taxa auf, aber überall wo *Puccinellia* einen dichteren Rasen bildet können diese nicht mehr konkurrieren. Falls sie dennoch auftreten zeigen sie meist ein stark reduziertes Wachstum. In dieser Zone werden *S. europaea* (Abb. 2.2: 5) und *S. ramosissima* (Abb. 2.2: 6) dominant. Ab ca. 30 cm über der MThw-Linie beginnt die obere Rotschwengel-Salzwiese (POTT 1995), die von *Festuca rubra* L. (Abb. 2.2: 7) dominiert wird und in der *S. ramosissima* nur noch vereinzelt auf offenen Stellen auftritt.

Neben dem oben im Detail beschriebenen Standort Hedwigenkoog, von welchem ein Großteil der Proben für die molekulargenetischen Analysen stammt (Proben C3, C4, C5, C6, C7, C8, C9, C10, E10, E11, E12, F1, F2, F3, F4, F5, G8, G9, G10, G11, G12, H1, H2, H, H4, H5, H8; Details siehe Anhang A-1 im sowie Abb. 2.1) wurden auch Proben von anderen Standorten der Nordseeküste Schleswig-Holsteins, der Ostseeinsel Poel sowie einigen

Binnenstandorten nahe Hannover für die Analysen verwendet. Abbildung 2.3 zeigt die geographische Herkunft der deutschen Proben.

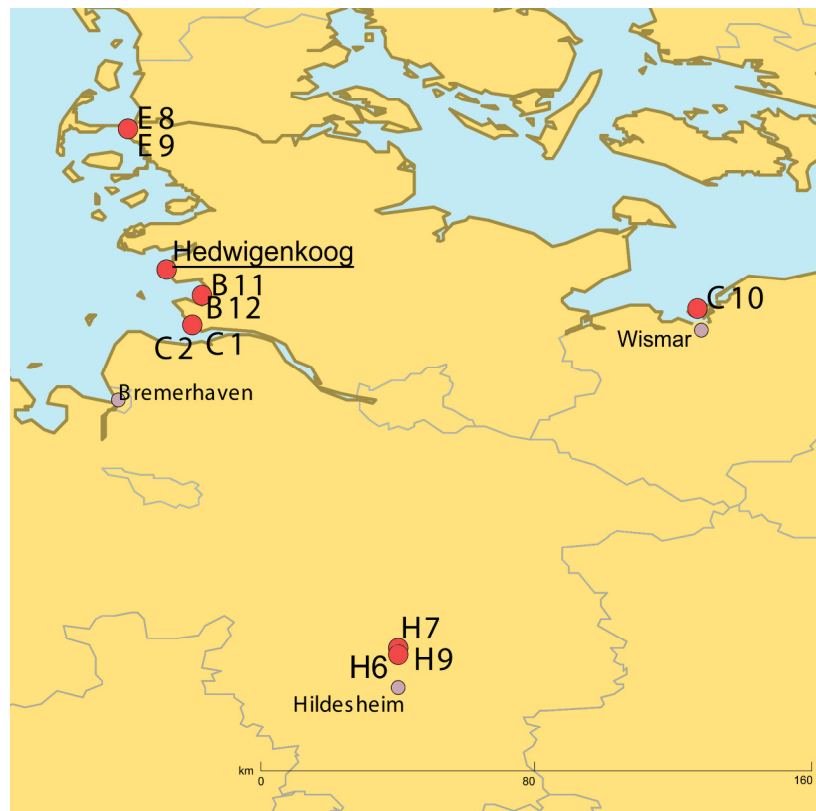


Abb. 2.3: Herkünfte des aus Deutschland stammenden Materials. Sammelpunkte rot, Städtenamen violett. Ein Großteil der deutschen Proben stammt aus einem 300 m langen Transekt (siehe Abb. 2.1) bei Hedwigenkoog. Online Map Creation; verändert: <http://www.aquarius.geomar.de>).

2.1.2 Frankreich & Spanien

Abbildung 2.4 zeigt die Sammelorte der aus Frankreich stammenden Individuen. Ein Individuum aus Spanien (Punta Entinas, Andalusien) wurde in die Analysen mit einbezogen. Ziel bei der Besammlung war es, sowohl die Atlantikküste als auch den Ärmelkanal ausreichend zu repräsentieren. Die genauen Informationen zu den einzelnen Individuen sind in Anhang A-1 aufgeführt.

2.1.3 Großbritannien

Die Sammelorte der aus Großbritannien stammenden Individuen sind in Abbildung 2.5 dargestellt. Bei der Beprobung wurde der Schwerpunkt auf die britische Nordseeküste und den Ärmelkanal gelegt. Die genauen Informationen zu den einzelnen Individuen sind in Anhang A-1 aufgeführt.

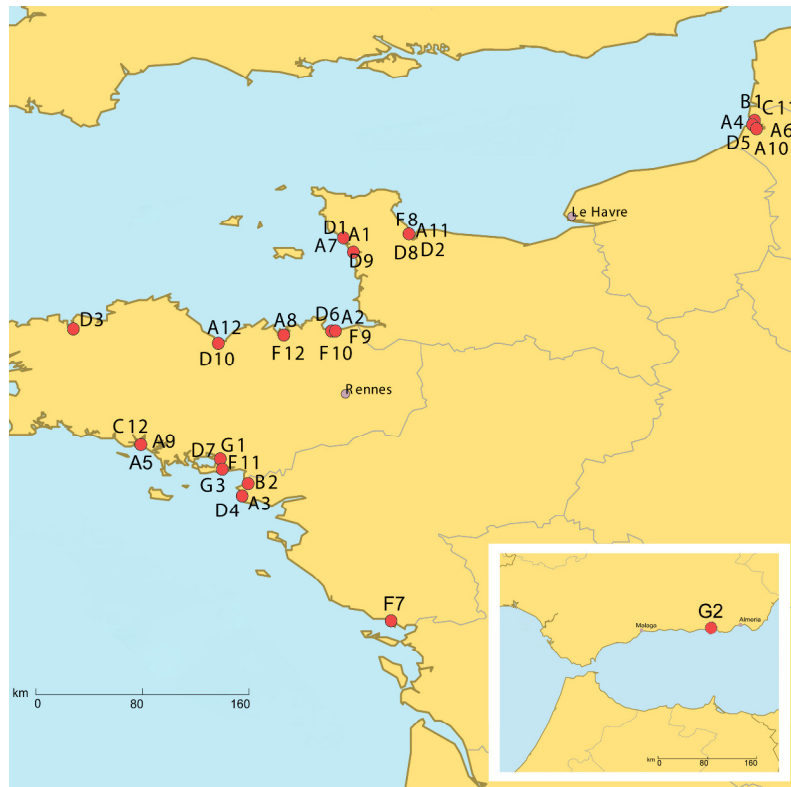


Abb. 2.4: Herkünfte der *Salicornia*-Proben aus Frankreich und Spanien. Sammelpunkte sind rot, Städte violett markiert. Die Karte unten rechts zeigt die Lokalität der spanischen *S. patula* Probe. (Online Map Creation, verändert: <http://www.aquarius.geomar.de>).



Abb. 2.5: Herkünfte der Proben aus Großbritannien. Sammelpunkte sind rot, Städte violett markiert (Online Map Creation; verändert: <http://www.aquarius.geomar.de>).

2.1.4 Material für molekulargenetische Untersuchungen

Das Material für die molekulargenetischen Untersuchungen stammte von der deutschen Nordseeküste und deutschen Binnenstandorten, der französischen Atlantikküste, der mittleren wie südlichen Küste Großbritanniens und der spanischen Mittelmeerküste. Eine detaillierte Aufstellung über die verwendeten Individuen zeigt Anhang A-1. Am jeweiligen Standort wurden von jedem dort bestimmbar Taxon ein bis zwei Individuen gesammelt. Für die Bestimmung wurden KÖNIG (1960), DAVY et al. (2001), ROTHMALER (2002) sowie LAHONDÈRE (2004) herangezogen.

Die im Feld mit Wurzelballen entnommenen Pflanzen wurden im Botanischen Garten der Universität Mainz wieder in Töpfen ausgepflanzt und bis zum Absterben bzw. der Samenreife im Freiland oder im Gewächshaus unter Verwendung von 3%igem Salzwasser und Grünpflanzdünger (Flora-Plus Rewe GmbH) im Wasser stehend in Pflanzenwannen kultiviert. Durch diese Handhabung konnte von allen Pflanzen Frischmaterial abgenommen und auch Samenmaterial gewonnen werden. Das Frischmaterial wurde bei -20 °C eingelagert. Nach dem Absterben wurden die Pflanzen aus den Töpfen entfernt, unter Erhalt ihrer dreidimensionalen Struktur in Plastikbeutel gesteckt und ungepresst in großen Kartons herbarisiert.

2.1.5 Material für reproduktionsbiologische Untersuchungen

Das für die reproduktionsbiologischen Untersuchungen verwendete Material stammte hauptsächlich direkt aus Hedwigenkoog und Umgebung. In Hedwigenkoog selbst diente ein Transekt zur kontrollierten Beobachtung derselben Individuen über die gesamte Saison 2004 hinweg (Abb. 2.1). Der Transekt war 340 m lang und bestand aus 27 Untersuchungsflächen mit jeweils 0,25 m². Der Transekt begann in der untersten Zone der Salzwiese und deckte alle verschiedenen *Salicornia*-Habitate ab. Die untersten 22 Flächen waren jeweils 10 m, die letzten fünf jeweils 20 m auseinander. Im Jahr 2004 wurden die Flächen sechsmal im Abstand von 30 Tagen untersucht. Damit konnten identische Pflanzen über eine ganze Vegetationsperiode hinweg am Standort beobachtet werden. Dies erlaubt Rückschlüsse auf die Plastizität innerhalb eines Individuums, umliegender naher Verwandter sowie der gesamten Population. Für genauere Beobachtungen der Blütenmorphologie und -biologie sowie zur Manipulation der Blüten selbst wurde zu Beginn der Saison eine Vielzahl an Pflanzen entlang des Transekt entnommen und im Botanischen Garten in Mainz vereinzelt weiter kultiviert. Damit konnten Wildpflanzen unter identischen Bedingungen über die ganze generative Phase hin beobachtet, manipuliert und mit den Ergebnissen aus dem Freiland verglichen werden. Bei den durchgeführten Sammelreisen wurden, falls sich Individuen noch im generativen Stadium befanden, ebenfalls Beobachtungen durchgeführt.

2.2 Molekulargenetische Methoden

Für die Bearbeitung der Phylogenien wurde der in KADEREIT et al. (2006) bestehende Datensatz durch ETS-Sequenzen (External Transcribed Spacer) weiterer Proben vergrößert. Als hochauflösende Fingerprint-Methode wurde „Amplified Fragment Length Polymorphism“ (AFLP) verwendet.

2.2.1 DNA-Extraktion

Für sämtliche Analysen wurde gefrorenes Frisch- oder Trockenmaterial verwendet. Das Pflanzenmaterial wurde unter Zusatz von flüssigem Stickstoff in einem Mörser mechanisch pulverisiert oder nach Abkühlung auf -80 °C mit einer Kugel-Schwingmühle (Retsch GmbH, Deutschland) zerkleinert. Das pulverisierte Material wurde sofort in den Lysepuffer des DNeasy Plant Mini Kit™ (Qiagen GmbH, Deutschland) überführt und unter Zugabe von $4\ \mu\text{l}$ der beigelegten RNase mindestens eine Stunde bei 65 °C inkubiert. Alle weiteren Schritte erfolgten nach den Vorgaben des vom Hersteller Qiagen beigefügten Protokolls. Davon abweichend erfolgte die Eluierung durch 2-minütige Inkubation der Membran mit $35\ \mu\text{l}$ Eluationspuffer und anschließender Zentrifugation von einer Minute bei 8000 g . Anschließend wurde dieser Schritt einmal wiederholt. Eine Kontrolle der Qualität und Menge der extrahierten DNA erfolgte anhand von Gelelektrophoresen auf $0,8\%$ igen Agarosegelen unter der Verwendung von $5\ \mu\text{l}$ der eluierten DNA sowie $3\ \mu\text{l}$ Loadingpuffer.

2.2.2 Sequenzierung des „External Transcribed Spacers“ (ETS)

Sowohl die Primersequenzen als auch das PCR-Programm für die Gewinnung der ETS-Sequenzen sind in KADEREIT et al. (2007) aufgeführt.

2.2.3 AFLP Protokoll

Die Durchführung der AFLP-Methode erfolgte in Anlehnung an VOS et al. (1995) und KROPF et al. (2002). Genomische DNA wurde mit den Restriktionsenzymen *EcoR1* und *Mse1* verdaut und gleichzeitig mit den AFLP-Adaptoren *EcoR1* und *Mse1* ligiert. Ein Ansatz mit $10\ \mu\text{l}$ Volumen bestand aus $5\ \mu\text{l}$ genomische DNA ($\Sigma=100\text{ ng}$), $1,2\ \mu\text{l}$ 10X T4 DNA Ligasepuffer (Genecraft GmbH, Deutschland), $0,12\ \mu\text{l}$ bovines Serum-Albumin ($100\ \mu\text{g/ml}$), $1,2\ \mu\text{l}$ $0,5\text{M}$ NaCl, $2,5\ \text{pmol}$ *EcoR1*-Adaptor, $25\ \text{pmol}$ *Mse1*-Adaptor (Metabion International AG, Deutschland, Sequenzen siehe Tab. 2.2.1), $2\ \text{U}$ *EcoR1* (NEB GmbH, Deutschland), $1\ \text{U}$ *Mse1* (NEB GmbH, Deutschland), $1\ \text{U}$ (Weißmann-Units) T4 DNA-Ligase (Genecraft GmbH, Deutschland) und DEPC- H_2O (Carl Roth GmbH, Deutschland). Die Restriktion/Ligationsreaktion (RLRM) erfolgte über 15 Stunden bei 23 °C in einem Thermo-Cycler (PTC-100, MJ Research Inc., USA).

Tab. 2.1: Sequenzen der Adaptoren und Primer für die Ligation, die präselektive und selektive PCR. Die Primer der PCRs stammten alle von Metabion International AG (Deutschland) und wurden in HPLC Qualität verwendet.

	Bezeichnung	Sequenz
Mse1 Adapter	Mse1- (Madap-)	5'-GAC GAT GAG TCC TGA G-3'
	Mse1+ (Madap+)	5'-TAC TCA GGA CTC AT-3'
EcoR1 Adapter	Eco1- (Eadap-)	5'-CTC GTA GAC TGC GTA CC-3'
	Eco1+ (Eadap+)	5'-AAT TGG TAC GCA GTC-3'
Primer Präselektive	EcoR1+1 (E01)	5'-GAC TGC GTA CCA ATT CA-3'
	Mse1+1 (M02)	5'-GAT GAG TCC TGA GTA AC-3'
Primer Selektive	EcoR1+2 (E39)	5'-Fam TM -GAC TGC GTA CCA ATT CAG A-3'
	EcoR1+2 (E45)	5'-Hex TM -GAC TGC GTA CCA ATT CAT G
	Mse1+2 (M54)	5'-GAT GAG TCC TGA GTA ACC T-3'
	Mse1+2 (M61)	5'-GAT GAG TCC TGA GTA ACT G-3'

Für die präselektive PCR wurden 5 µl des zuvor auf 2,5 ng/µl verdünnten RLRM-Produktes eingesetzt. Als Primer wurden EcoR1+1 (E01) und Mse1+1 (M02) verwendet (siehe Tab. 2.1). Pro 25 µl Ansatz wurden weiter 2,7 µl PCR-Puffer, 1,3 µl 50mM MgCl₂, 0,4 µl 20mM dNTPs (Peqlab TM, Deutschland), 0,28 µl Primer E01 (50 ng/µl), 0,28 µl Primer M02 (50 ng/µl) und 0,5 U Taq-Polymerase (NEB GmbH, Deutschland) eingesetzt (Restvolumen: DEPC-H₂O). Das PCR-Programm für die präselektive Reaktion ist in Tabelle 2.2 abgebildet. Die Produkte der PCR wurden auf 0,8%-igen Agarosegelen (5 µl Produkt + 3 µl Loading-Puffer) und mit einer DNA-Leiter überprüft. Bei einem dünnen Schmier zwischen 50 und 700 bp wurde die Reaktion als erfolgreich eingestuft. Bei keinem oder sehr starkem Schmier, vor allem über 700 bp reichend, wurde die präselektive PCR wiederholt.

Tab. 2.2: Präselektives PCR-Programm der AFLP-Analyse

	Temperatur	Zeit	Wiederholungen
Initial	72 °C	2 min	30 Mal
Denaturierung	94 °C	20 sec	
Annealing	56 °C	30 sec	
Elongation	72 °C	3 min	
Termination	72 °C	10 min	
Final	4 °C	∞	

Für die selektive PCR wurden 5 µl (1,1 ng DNA) des 1:9 verdünnten Produktes der präselektiven PCR eingesetzt. Als Primer wurden zwei Kombinationen von EcoR1+2 und Mse1+2 Primern verwendet (EcoR1-Primer E39 mit M61; EcoR1-Primer E45 mit M45). Weiter wurden 1,6 µl PCR-Puffer, 0,8 µl 50mM MgCl₂, 0,3 µl 20mM dNTPs und 0,25 U Taq-Polymerase eingesetzt. An markierten Primern (E-Primer) wurden je 0,2 µl (50 ng/µl) und an M-Primern je 0,28 µl (50 ng/µl) verwendet. Das Reaktionsgemisch wurde mit Wasser (DEPC-H₂O) auf 15 µl aufgefüllt.

Das Programm der selektiven Touch-Down PCR bestand aus initialen zehn Minuten bei 95 °C, gefolgt von 13 Zyklen von jeweils 30 Sekunden bei 94 °C und absteigenden Annealing-Temperaturen von 65-64-64-63-62-62-61-60-59-58-58-57-56 °C von je einer Minute Dauer. Die Elongation dauerte stets zwei Minuten bei 72 °C. Nach den 13 Touch-Down-Zyklen folgten weitere 23 Zyklen mit 56 °C Annealingtemperatur. Abschließend wurden die Proben für zehn Minuten bei 72 °C inkubiert.

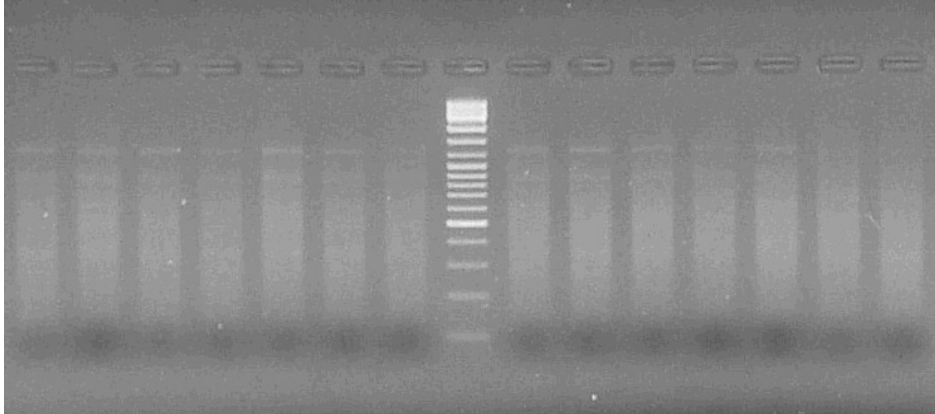


Abb. 2.6: Beispielhafte Darstellung einer als erfolgreich eingestuft präselektiven/selektiven PCR. Deutlich zu erkennen der Schmier zwischen 100 und 800 bp. DNA-Längestandard in 100 bp Schritten von 100-1200 bp.

Die Produkte der selektiven PCR wurden auf 0,8%-igen Agarosegelen (5 µl Produkt + 3 µl Loading-Puffer) und mit einer DNA-Längenstandard überprüft. Bei einem dünnen Schmier zwischen 100 und 800 bp und sich leicht andeutenden Banden wurde die Reaktion als erfolgreich eingestuft (Abb. 2.6). War nur ein sehr starker Schmier oder kein Schmier vorhanden wurde die selektive PCR wiederholt.

Anschließend wurden von jeder Probe jeweils 6 µl des Produktes der PCR mit den Primern E45-M45 und 4 µl Produkt der PCR mit E39-M61 PCR in 6 µl DEPC-Wasser vereinigt. Das Gemisch wurde durch mit Sephadex G-50 (GE Healthcare Europe GmbH, Deutschland) gefüllte Filtrationsplatten (Millipore Corporation, Billerica, USA) nach dem Protokoll der Firma GE Healthcare Europe GmbH aufgereinigt. Die Proben wurden bei der Firma GENterprise GmbH (Mainz, Deutschland) auf einem ABI 3730 Kapillarsequenzierer aufgetrennt. Die Chromatogramme der Auftrennung wurden in Form von *.fsa-Dokumenten zur weiteren Verarbeitung übermittelt.

2.2.4 Datenauswertung

Die Sequenzierung der ETS-Fragmente erfolgte durch die Firma GENterprise GmbH (Mainz, Deutschland). Die Sequenzen wurden mit dem Program Sequencher (Gene Codes Corporation, Ann Arbor, MI, USA) editiert und aligniert. Alle weiteren Details zur Auswertung sind in KADERET et al. (2007) aufgeführt.

Die Auswertung der Chromatogramme der AFLP-Analyse erfolgte mit dem Programm GeneMarker® der Firma SoftGenetics (SoftGenetics, LLC. PA, USA). Es wurden Fragmente im Bereich von 70 bis 520 Basenpaaren ausgewertet und manuell eine Datenmatrix der Allele erstellt (0/1-Matrix). Unklare Allele wurden mit einem Fragezeichen gekennzeichnet.

Die Neighbor-Joining (NJ) und Maximum Parsimony (MP) Analysen erfolgte mit dem Programm PAUP* 4.0b10 (SWOFFORD, 2002) für Microsoft Windows™. Zur Überprüfung des phylogenetischen Informationsgehaltes der Datenmatrix wurde die g_1 -Statistik (tree-length distribution skewness test) nach HILLIS & HUELSENBECK (1992) mit einer Million zufälligen Bäumen durchgeführt.

Als Distanzmaß für die NJ-Analyse wurde NEI & LI (1979) gewählt. Es wurden Rechnungen mit dem gesamten Datensatz oder in Abhängigkeit der morphologischen Einordnung nur mit diploiden oder tetraploiden Individuen durchgeführt. Bei den beiden letzteren Rechnungen wurde ein diploides Individuum (*S. ramosissima*) aus Giesen (Chen-833) als Außengruppe verwendet. Grund dafür war, dass diese Probe aus dem Inland stammt und identisch zu den anderen inländischen Individuen der ETS-Phylogenie ist (Chen 955, Jerx1, Arte3). Sie gruppiert damit mit der nächst verwandten *Salicornia*-Gruppe (*Salicornia europaea* group – diploid II) aus KADEREIT et al. (2007) und weist mindestens drei Merkmalsunterschiede zu anderen Vertretern der diploiden Artengruppe aus Hedwigenkoog und anderen Standorten auf. Die Stellung der tetraploiden Taxa ist mit ETS-Daten sehr gut gestützt und es wurde aus Gründen der Vergleichbarkeit dieselbe Probe (Chen 833) als Außengruppe verwendet.

Eine weitere Möglichkeit, die Konsistenz der AFLP-Daten zu untersuchen besteht darin, diese mit einer aufgezwungenen Topologie zu verrechnen und die resultierenden Baumängen mit denen einer normalen MP-Analyse zu vergleichen. Hierzu wurde in PAUP* für jede Artengruppe eine MP-Analyse durchgeführt. Die Einstellungen hierfür waren die Standardeinstellungen für „Parsimony“: minimale Bäume wurden beibehalten, als Addition wurde „step wise addition, swap on all“ gewählt, an Sequenzreplikaten wurde „addition sequence replicates = 100“ eingestellt, als „branch swapping“ wurde TBR verwendet. Sonstige Standardeinstellungen wurden nicht verändert.

Für die erzwungenen Topologien wurde zunächst die Datenmatrix in PAUP* geladen und anschließend der PAUP*-Befehl 'Constraints' verwendet. Dieser ermöglichte die Bildung von erzwungenen, selbst gewählten, monophyletischen Gruppen. Anschließend folgte eine MP-Analyse mit den oben aufgeführten Einstellungen, in der zusätzlich der Befehl ,constraint' verwendet wurde. Dieser ermöglichte eine neue Option in PAUP*, nämlich die Erzwingung von Topologien („Enforce topologies“). Nachdem beide MP-Analysen durchgeführt worden waren, konnten die Summen der Merkmalsveränderungen miteinander verglichen werden.

Mit dem Programm PAST (HAMMER et al. 2001) erfolgte sowohl eine Hauptkoordinatenanalyse (PCO) als auch eine NJ-Analyse mit verschiedenen

Distanzmaßen. Es wurden sowohl Rechnungen mit dem gesamten AFLP-Datensatz als auch mit Datensätzen der diploiden und tetraploiden Artengruppe allein durchgeführt.

Eine Cluster- oder Strukturanalyse erfolgte mit dem Programm BAPS 4.14 (Bayesian Analysis of Population Structure; CORANDER et al. 2003, 2006; CORANDER & MARTTINEN, 2006). Es wurde der gesamte AFLP-Datensatz (beide Artengruppen) verwendet. Basierend auf den Ergebnissen dieser Clusteranalyse wurde eine Admixture-Analyse durchgeführt. Anschließend wurden die Datensätze nach Artengruppen getrennt und eine erneute Cluster- und Admixture-Analyse durchgeführt.

2.3 Transplantationsexperiment

Zur Untersuchung der ökologischen Differenzierung sowie phänotypischen Plastizität der vier Morphotypen wurde 2005 bei Hedwigenkoog ein reziprokes Transplantationsexperiment durchgeführt (Abb. 2.7). Hierzu wurden vier Zonen ausgewählt, die im Vorjahr die höchste Abundanz jeweils eines Morphotypen aufwiesen. Diese vier Zonen befinden sich auf verschiedenen Niveaus in der Salzwiese (A = tiefstes bis D = höchstes Niveau in Relation zur MThw-Linie). Im Kern dieser „Verbreitungszonen“ der jeweiligen Morphotypen wurden die Transplantationen durchgeführt.

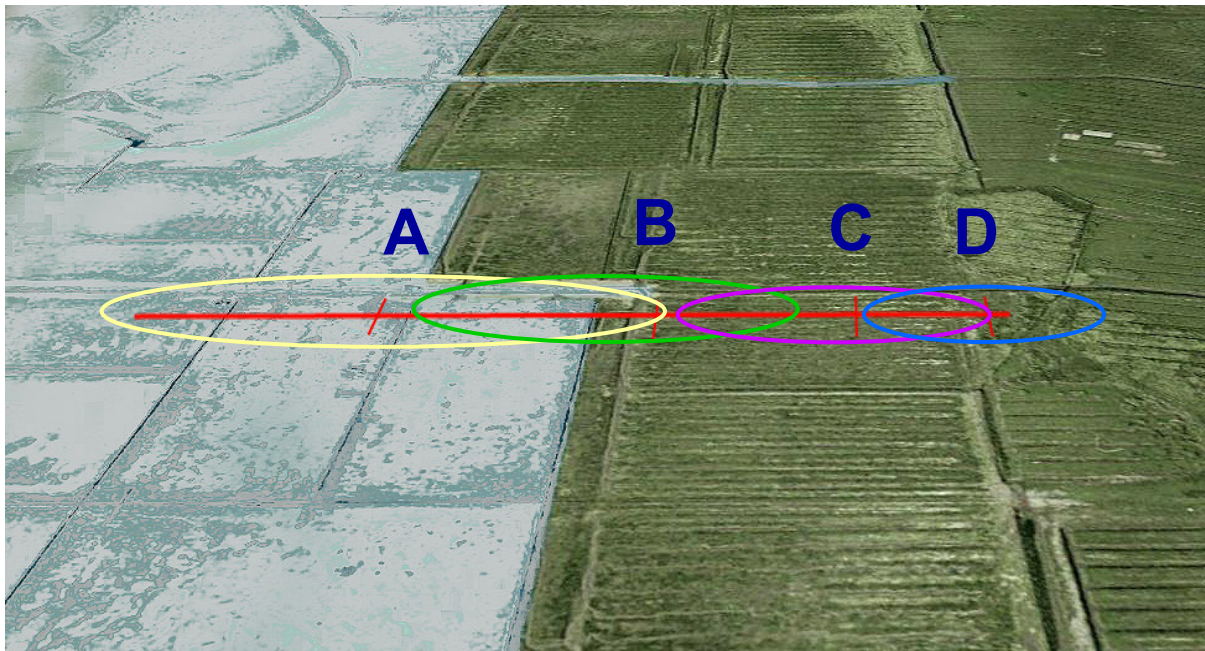


Abb. 2.7: Untersuchungsgebiet Hedwigenkoog/Hirtenstall. Die rote horizontale Linie markiert die Lage eines Transekts. Die kurzen vertikalen roten Linien markieren die Stellen, an denen transplantiert wurden. Mit gelb eingezeichnet ist beispielhaft die Verbreitung von *S. procumbens* (A), grün = *S. stricta* (B), violett = *S. europaea* (C), blau *S. ramosissima* (D). Nach Google-Earth, verändert.

In allen Zonen außer Zone A wurden am 6. Juni 2005 ganze „Erd-Platten“ von bis zu 150 cm² Fläche und 5-10 cm Dicke mit einem Spaten abgehoben und versetzt. Aus Zone A mussten aufgrund sehr geringer Abundanzen (ca. 10 Pflanzen pro m²) einzelne Individuen gesammelt und verpflanzt werden um auf eine Dichte von mindestens 50 Individuen pro Untersuchungsplot zu kommen. Die Untersuchungsplots hatten eine Fläche von 50 x 50 cm. Alle Individuen wurden als Keimlinge verpflanzt. Damit war eine Zuordnung zu einem Taxon a priori unmöglich und die Einordnung in eine der Artengruppe sehr schwierig. Die eigentliche Bestimmung der verpflanzten Individuen konnte erst mit dem Einsetzen des Blühens erfolgen.

Das Schema der reziproken Transplantationen ist in Tabelle 2.3 dargestellt. Es wurden zwischen 50 und 200 Individuen verpflanzt. Die Summe und Dichte der verpflanzten Individuen pro Quadrat war teils sehr unterschiedlich und meist höher als in der umliegenden Population aber dennoch repräsentativ für das Areal, aus dem sie stammten. Es mussten erhöhte Dichten verwendet werden, da eine statistische Auswertung der Ergebnisse sonst nicht möglich gewesen wäre. Um einen Effekt des Transplantierens selbst ausschließen zu können, wurde in derselben Zone ebenfalls transplantiert (in Tab. 2.3 fett markiert). Ob das Transplantieren selbst einen Effekt produziert (Vergleich am Heimstandort versetzte Individuen gegen unberührte) wurde in diesem Experiment nicht untersucht, da Referenzmessungen zu nichttransplantierten Individuen aus der Ursprungszone wegen zu variabler Abundanzen nicht möglich waren. Aus statistischen Gründen wurde zeitgleich ein unabhängiges Replikat durchgeführt.

Tab. 2.3: Schema des reziproken Transplantationsexperimentes. Die Lage der Zonen kann Abbildung 2.2.6 entnommen werden. Die Spalte „dominanter Morphotyp“ bezieht sich auf die Beobachtungen des Vorjahres. Die jeweiligen Referenztransplantationen sind fett markiert.

dominanter Morphotyp	Ursprung	versetzt nach			
		→ Plot			
<i>S. procumbens</i>	A	A	B	C	D
<i>S. stricta</i>	B	A	B	C	D
<i>S. europaea</i>	C	A	B	C	D
<i>S. ramosissima</i>	D	A	B	C	D

Zu Beginn des Transplantationsexperimentes Anfang Juni 2005 wurde die Anzahl der Individuen je Plot aufgenommen. Bei jeder Kontrolle des Experimentes (ca. alle 20-30 Tage) wurden die Gesamtzahl der Individuen sowie die Anzahl von blühenden und fruchtenden Individuen festgehalten.

Im Oktober 2005 wurde das Experiment abgebrochen und alle Pflanzen aus den Plots entnommen und eingetütet. In Mainz wurden anschließend je Plot die 20 schwersten, getrockneten Pflanzen (oberirdischer Teil ab Cotyledonen gewogen) ausgewählt und an diesen folgende Parameter aufgenommen: Segmente der Hauptachse, fertile Segmente der terminalen Infloreszenz, Anzahl der vegetativen und fertilen Segmente der Seitenästepaare erster Ordnung an den ersten vier Nodi, Segmente der Seitenäste zweiter Ordnung, fertile Segmente des gesamten Seitenastes. Aus der Gesamtzahl an fertilen Segmenten wurde die absolute Zahl an Samen berechnet. Da neben den Fragestellungen zur ökologischen Differenzierung auch die Stabilität der Morphotypen in den verschiedenen Nischen untersucht werden sollte, wurden alle Individuen aller Plots nach dem nun folgenden Schlüssel (Abschnitt 2.4) bestimmt. Die statistische Auswertung des Experimentes erfolgte mit dem Programm SPSS for Windows (Vers. 15.0.1, SPSS Inc, II, USA).

2.4 Reproduktionsbiologische Untersuchungen

So fern es möglich war, wurden für die morphologischen Beobachtungen bei verschiedenen Individuen immer Segmente gleicher Position untersucht. Dabei wurde sich an den in INGROUILLE & PEARSON (1987), INGROUILLE et al. (1990), DAVY et al. (2001) und KALIGARIC et al. (2008) als auch den in dieser Arbeit (Abschnitt Morphologische Untersuchungen) aufgeführten Merkmalen orientiert. Es wurde genau darauf geachtet, stets Blüten ähnlichen Alters miteinander zu vergleichen. Hierzu wurden falls möglich immer gegenüberliegende Blüten der gleichen Position zusammen betrachtet (jeweils zwei Mittelblüten oder Seitenblüten).

Durch das Halten von Wildpflanzen im Botanischen Garten der Universität Mainz war es möglich, einzelne Individuen über den gesamten generativen Zeitraum hin zu untersuchen. Hierdurch konnten Beobachtungen gemacht werden, die in dieser Form im Feld nicht durchführbar sind.

2.4.1 Blütenmorphologische Beobachtungen

Es wurden detaillierte Beobachtungen zur Morphologie der Staubblätter, des Fruchtknotens und der Lage des Embryos durchgeführt. Während des Aufblühens wurde die Mechanik des Herausstreckens der Anthere sowie Mechanik, Form und Vitalität des Stigmas untersucht. Reife Antheren und Pollenkörner wurden auf ihre Schwimmfähigkeit und das Verhalten bei aufsteigendem Wasser hin untersucht. Im Feld erfolgten die Beobachtungen mit einer Handlupe mit bis 15-facher Vergrößerung. In Mainz konnte zusätzlich ein Binokular mit 40-facher Vergrößerung verwendet werden.

2.4.2 Eintütungsexperimente und Kreuzungen

Hierbei wird durch ein „Eintüten“ der Blüten bzw. Infloreszenzen Fremdbestäubung unterbunden. Eine Differenzierung zwischen Cleistogamie und Geitonogamie ist dabei jedoch nicht möglich. Für diese Experimente wurden im Botanischen Garten Mainz weiter kultivierte Wildpflanzen aus Hedwigenkoog verwendet. An diesen wurden Infloreszenzen mit vielen Blüten ausgewählt und diese vor dem Aufblühen vollständig eingetütet. Als Tütenmaterial diente Linsenpapier (Schleicher & Schuell BioScience GmbH, Germany). Weiter wurde versucht, die Blütenöffnung einzelner Blüten mit Klebstoff (Tipp-Ex oder normaler Haushaltskleber) zu verschließen worauf die einzelnen Blüten aber mit Absterben reagierten. Nach Abschluss der Samenreife wurden die Infloreszenzen vom Linsenpapier befreit und der Samenansatz ausgezählt.

Um abzuschätzen, ob Hybridisierung in *Salicornia* eine Rolle spielt wurde versucht, definierte künstliche Hybriden herzustellen. Dabei wurden Elternpflanzen unter einem Binokular mit Hilfe von Pinzetten die Antheren noch vor ihrer Reife entfernt. Nach dem anschließenden Herausstrecken der Narben, wurden Pollenkörner von Pflanzen anderer Taxa appliziert.

2.4.3 Untersuchungen zur Pollenvitalität

Um die Pollenvitalität zu untersuchen wurden möglichst Antheren im selben Entwicklungsstadium verwendet. Deshalb wurden stets Antheren von gegenüberliegenden Blüten auf die beiden Behandlungen aufgeteilt. Die Antheren wurden ungeöffnet mit Pinzetten aus der Blütenhöhle herauspräpariert und in einen Tropfen mit 3 % Meerwasser oder direkt auf einen Objektträger gelegt und geöffnet. Die Zeitfenster die untersucht wurden waren 1h, 3h, 5h, 7h, 24h. Pro Zeitfenster und Behandlung wurden vier Antheren verwendet. Nach der Behandlung erfolgte die Vitalfärbung der Pollenkörner mit einer 5 % Glucose-Lösung, in der 1% MTT gelöst wurde (nach RODRIGUEZ & DAFNI 2000). Dazu wurde entweder mit einem Filterpapier das Meerwasser entfernt und gegen die Färbelösung ausgetauscht oder die trockenen Pollenkörner mit einem Tropfen befeuchtet und zwei Minuten inkubiert und unter einem Leitz Mikroskop ausgewertet. Vitale Pollenkörner färbten sich dunkel violett und wurden mit 1 codiert. Bloss rosa Pollenkörner wurden mit 0 codiert und ungefärbte bis gelbe Pollenkörner als tot eingestuft (-1).

Als Positivkontrolle wurden direkt entnommene Antheren gefärbt. Hierbei waren über 95 % der Pollenkörner vital. Als Negativkontrolle wurden Antheren dreimal hintereinander mit 70 %igem Ethanol behandelt und abgeflammt. Hierbei blieben alle Pollenkörner durchsichtig bis hellgelb. Zusätzlich wurden Pollenkörner von *Chenopodium album* denselben Behandlungen unterzogen.

2.4.4 Untersuchungen zum Pollen/Ovule-Verhältnis

Für die Bestimmung von P/O-Werten wurden nur Antheren aus Mittelblüten des mittleren Bereiches der Infloreszenz verwendet. Antheren wurden in einem Tropfen Wasser geöffnet und mit Pinzetten vollständig entleert. Meist wurden alle Pollenkörner einer Anthere direkt unter dem Mikroskop gezählt. In den anderen Fällen wurden ein definierter Bereich gezählt und die restlichen Bereiche dann abgeschätzt. Die Vermessung erfolgte mit einem Objektträger der Firma Leitz mit integrierter Messskala. Es wurden auch Antheren der Pollenvitalitätsexperimente verwendet.

2.5 Morphologische Untersuchungen

Bezüglich der Bestimmung ist bei den mitteleuropäischen *Salicornia*-Arten nur die Art *S. pusilla* mit ihren zwei Blüten pro Segment schnell und sicher anzusprechen. Prinzipiell ist für die Arten an der deutschen Nordseeküste mit leichten Veränderungen der Schlüssel von ROTHMALER (2002) sowie die Arbeit von KÖNIG (1960) am besten geeignet. In Abbildung 2.8 sind für die Bestimmung relevante Teile der Infloreszenzen dargestellt. Der folgende Bestimmungsschlüssel ist das Ergebnis eigener Beobachtungen sowie der oben als auch in Tabelle 1.1 zitierter Literatur.

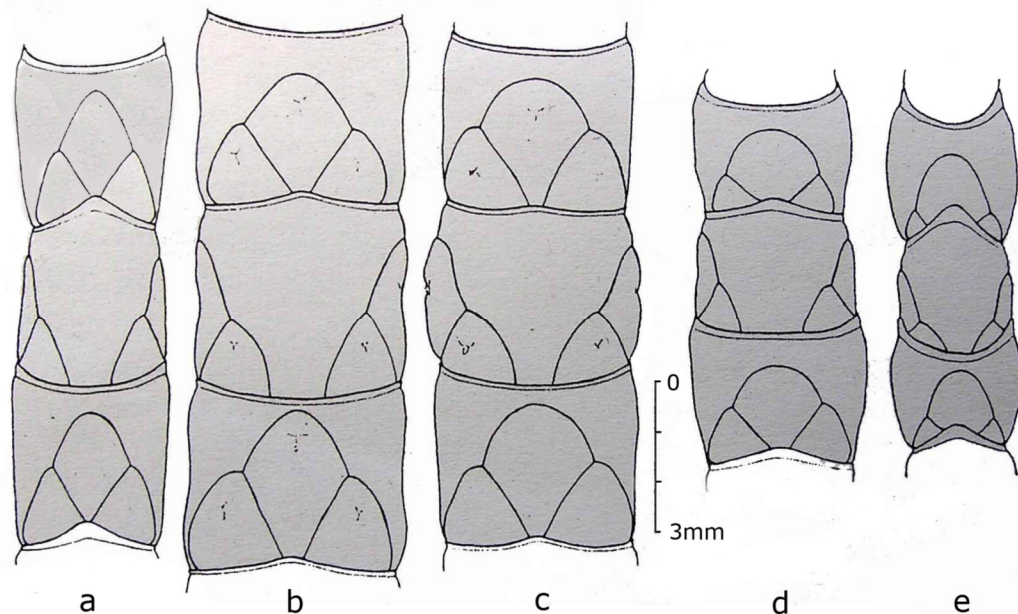


Abb. 2.8: Fertile Segmente mit voll entwickelten Blüten (ohne Narbe und Antheren); Skizze nach KÖNIG (1960), Nomenklatur in Klammern aus KÖNIG 1960: a= *S. stricta* (*stricta typica*), b= *S. procumbens* (*stricta* ssp. *procumbens*), c= *S. procumbens* (*stricta* ssp. *nidiformis* SM), d= *S. ramosissima* (*brachystachya typica*), e= *S. europaea* (*brachystachya* ssp. *gracilis* MEYER)

Schlüssel für die Bestimmung von mitteleuropäischen *Salicornia*-Arten:

HA: Hauptachse, SA: Seitenäste, MB: Mittelblüte, SB: Seitenblüten, (T)INFL: (terminale) Infloreszenz, MThwL: mittlere Tidenhochwasserlinie

1. Anzahl der Blüten pro Segment 2 (muss durch Abspreizen der Brakteen kontrolliert werden), Pflanzen meist aufrecht, sehr buschig, 5-25 cm hoch, die INFL sehr kompakt mit wenigen, stark sukkulenten Segmenten, INFL oder Seitenäste sehr leicht abbrechend, MB fast kreisrund

***S. pusilla* WOODS**

- 1.* Anzahl der Blüten pro Segment > 2 < 6; vermuteter Hybrid aus *S. pusilla* und *S. ramosissima* ohne molekularen Beweis → ***Salicornia X marshallii* DALBY**

- 1.** Anzahl der Blüten pro Segment = 6 → 2

2. Länge der TINFL kleiner 4 (-5) cm, < 7 (-10) fertile Segmente, fert. Seg. konvex und ± sukkulent, Verhältnis der SB zur $\frac{1}{2}$ MB ≤ 1 , basale MB der term. INFL rundlich, sichtbarer Teil der MB nicht rhomboid, Winkel zwischen den SB stumpf ($\geq 70^\circ$, siehe Abb. 2.8 d-e), MB die SB basal nicht trennend, Winkel zwischen den oberen SA und der HA 45° - 90° und in sich ± gerade, meist nur adaxiale Anthere vorhanden, Antheren < 0,6 mm lang, meist bereits in Blütenhöhle geöffnet, Standort in der Salzwiese: ab 10 cm unterhalb MThwL aufwärts → 3

3. Länge der TINFL bis 5 (-6) cm, fert. Seg. länger als breit & leicht konvex, Verhältnis der SB zur $\frac{1}{2}$ MB deutlich < 1, MB der TINFL meist ovoid (Abb. 1e), locker verzweigt, SA \leq Länge der HA, besonders terminale SA nur basal verzweigt, SA basal wenig oder nicht gebogen

***europaea* L.**

3.* Länge TINFL bis 3 (-4) cm, fert. Seg. breiter als lang, deutlich konvex & tonnenförmig, Verhältnis der SB zur $\frac{1}{2}$ MB ≤ 1 , MB der TINFL meist kreisrund (Abb.1d), dichte buschige Verzweigung, SA ± Länge der HA, SA Verzweigung sehr stark

***ramosissima* WOODS**

2.* Länge der TINFL größer (5-) 6 cm, mehr als (7-) 10 fertile Segmente, fert. Seg. ± zylindrisch, Verhältnis der SB zur $\frac{1}{2}$ MB ≥ 1 , basale MB der TINFL immer dreieckig, sichtbarer Teil der MB rhomboid oder deltoid, Winkel zwischen den SB spitz (< 70° , siehe Abb. 2.8 a-c), MB die SB vollständig trennend, Winkel zwischen den oberen SA und der HA $\leq 45^\circ$, meist ad- und abaxiale Anthere vorhanden & ausgestreckt, Antheren meist > 0,5 mm, Öffnung während des Ausstreckens oder nach Ausstreckung, Standort in der Salzwiese: unterhalb der MThwL bis ins Litoral → 4

4. Länge der TINFL zwischen 5-8 (-10) cm, Seg. eher zylindrisch, Winkel zwischen SA und HA $\leq 45^\circ$, MB spitz und wirkt \geq SB, sichtbarer Teil der MB rhomboid, Zymen ± gleichschenkliges Dreieck bildend (siehe Abb. 2.8 a), HA und SA aufrecht und parallel nach oben gerichtet, stufiger pyramidaler Aufbau (basale SA deutlich kürzer als Gesamtlänge)

***S. stricta* DUMORT**

4.* TINFL länger als 8 cm, Seg. ± quadratisch, Winkel meist größer $\geq 45^\circ$, MB und SB ± gleich groß, sichtbarer Teil der MB deltoid, Zymen ± gleichseitiges Dreieck bildend (siehe Abb. 2.8 b), HA und SA niederliegend oder schräg aufsteigend, HA und SA auf gleicher Höhe endend (fastigiat), SA meist aufwärts gebogen, Verzweigung wirkt „ungeordnet“ (HA häufig verdreht),

***S. procumbens* SM.**

3 Ergebnisse

3.1 AFLP-Analyse

Die Untersuchung der Datenmatrix auf ihr phylogenetisches Signal mit dem „tree-length distribution skewness test“ mit dem Programm PAUP* ergab für den gesamten Datensatz einen g_1 -Wert von -0.17 ($P < 0,01$). Das Signifikanzniveau von $P=0,01$ für mehr als 25 Individuen und ca. 250 Merkmale liegt nach HILLIS & HUELSENBECK (1992) bei einem g_1 -Wert kleiner -0,10. Für den Datensatz der diploiden Individuen ergab sich ein g_1 -Wert von -0.32 ($P < 0,01$) und für den Datensatz der tetraploiden Individuen ein g_1 -Wert von -0.314 ($P < 0,01$). Damit weisen alle Datensätze mit einer sehr hohen Wahrscheinlichkeit ein phylogenetisches Signal auf. Bei der Berechnung der g_1 -Werte wurden die Daten als Distanzdaten behandelt.

Eine weitere Untersuchung zum Informationsgehalt der Datenmatrix der diploiden und tetraploiden Taxa erfolgte anhand von erzwungenen Topologien. Der kürzeste MP-Baum der diploiden Taxa hatte eine Länge von 680 Schritten. Mit einer erzwungenen, taxonomischen Topologie wies der kürzeste Baum eine Länge von 800 Schritten auf. Mit geographischer Ordnung der Individuen ergab sich eine Baumlänge von 736 Schritten.

Bei den tetraploiden Individuen wies der kürzeste MP-Baum 561 Schritte auf. Mit erzwungener taxonomischer Ordnung war er 89 Schritte länger und mit vorgegebener geographischer Topologie wies er 619 Schritte auf.

Auch mit dem Programm MacClade 4.0 (MADDISON & MADDISON, 2000) wurden anhand der „normalen“ MP-Bäume aus PAUP* Bäume mit erzwungener Topologie erstellt und deren Baumängen mit den Ursprungsbäumen verglichen. Wie bei der Analyse mit PAUP* waren alle erzwungenen Topologien länger.

3.1.1 Neighbor-Joining

In die Analyse mit dem Programm PAUP* wurden 89 Individuen eingeschlossen. Dabei stammte ein Individuum aus Spanien, 35 Proben aus Frankreich, 22 aus Großbritannien und 31 aus Deutschland. Zum diploiden Artenkomplex gehören 53, zum tetraploiden Artenkomplex 35 Individuen (siehe auch Anhang A-1). Insgesamt wurden 242 Merkmale untersucht. Von diesen 242 Merkmalen waren 22 eindeutig polymorph (ohne unklare Merkmale, mit unklaren Merkmalen 30). Es gab ein bzw. zwei monomorphe Merkmale (Merkmal in 88 Individuen vorhanden, in einem nicht bzw. unklar, Matrix siehe Anhang A-6). Anhand der Merkmalsmatrix wurde ein Neighbor-Joining (NJ) Baum mit allen Individuen berechnet (siehe Anhang A-2). Dieser trennt zwar klar die diploide und die tetraploide Artengruppe auf, aber innerhalb der Artengruppen ist weder ein taxonomisches noch ein geographisches Muster erkennbar. Aus diesem Grunde wurde der Datensatz geteilt und die diploiden und tetraploiden Vertreter wurden getrennt voneinander analysiert. In der NJ-

Analyse der diploiden Artengruppe ist kein geographisches oder taxonomisches Signal vorhanden (Abb.3.1). In der NJ-Analyse der tetraploiden Artengruppe ist ebenfalls kein taxonomisches Signal erkennbar. Aus Deutschland stammendes Material zeigt jedoch den leichten Trend einer geographischen Gruppierung (Abb. 3.2).

Generell zeigen die Analysen klar, dass die Morphotypen oder Arten keine evolutionären Einheiten darstellen, sondern vielfach entstanden sind. So gruppieren in keinem Fall alle Individuen eines Morphotypen zusammen. Besonders deutlich wird dies bei dem sehr gut abgegrenzten Morphotypen *S. pusilla*, welcher pro Zyme jeweils nur eine Blüte aufweist. Dieses Merkmal ist genetisch stabil, die F1-Nachkommen sind uniform einblütig. Sowohl die Proben aus Frankreich als auch aus Großbritannien bilden keine eigenen Cluster.

Weiter ist erkennbar, dass die Individuen nicht nach ihrer geographischen Herkunft gruppieren. Besonders deutlich zeigt sich dies bei den vielen Individuen, die aus einer Population stammen. Zwar gibt es bei den Individuen des tetraploiden Artenkomplexes eine leichte Tendenz der geographischen Gruppierung, aber bei den Individuen der diploiden Artengruppe verteilen sich selbst Individuen aus einem Transekt von 300 m heterogen in der Phylogenie.

Die NJ-Analysen mit dem Programm PAST (Neighbor Joining Clustering (SAITOU & NEI, 1987)) lieferten unter Verwendung des vollständigen Datensatzes sowie bei der Trennung in diploide und tetraploide Artengruppe mit verschiedenen Distanzmaßen (Euklidische Distanzen und Jaccard-Distanzen) sehr ähnliche Ergebnisse wie mit dem Programm PAUP*. Auch hier war kein geographisches oder taxonomisches Signal erkennbar.

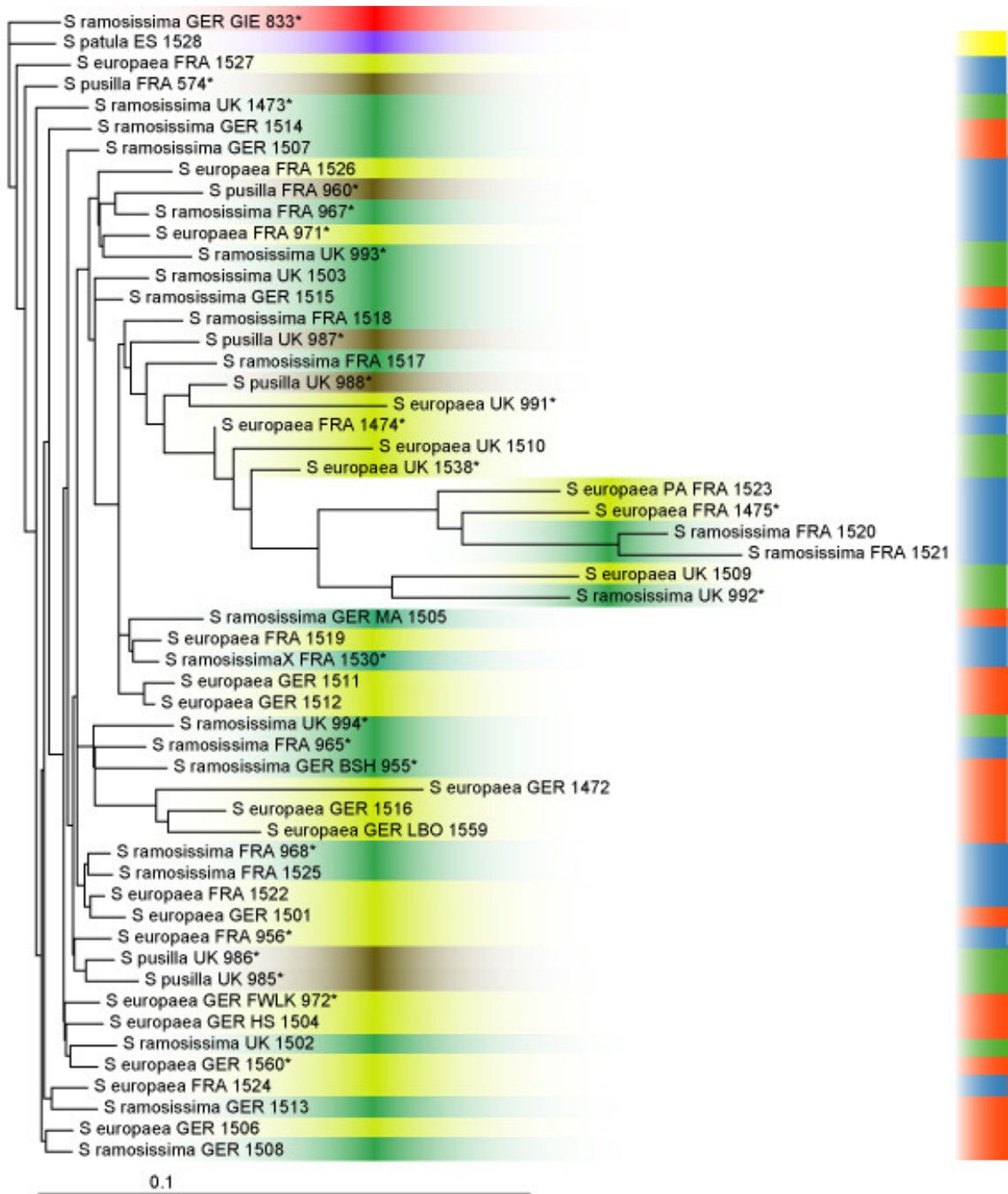


Abb. 3.1: Neighbor-Joining-Phylogramm aus AFLP-Distanzdaten. Diploide Artengruppe, 53 Individuen. Distanzmaß Nei-Li, Maßstab 0,1 Unterschiede. Außengruppe Chen 833 (rot markiert). Die verschiedenen Arten sind farblich markiert (zentrale Balken): grün=*S. ramosissima*, gelb=*S. europaea*, braun=*S. pusilla*, violett=*S. patula*. Auf der rechten Seite ist die Herkunft der Proben farblich codiert (gelb=Spanien, orange=Deutschland, blau=Frankreich, grün=Großbritannien). Mit einem Stern * markierte Proben wurden in die ETS-Sequenzanalyse eingeschlossen und gruppieren dort innerhalb der diploiden Artengruppe. Genaue Standorte der Proben siehe Anhang A1.

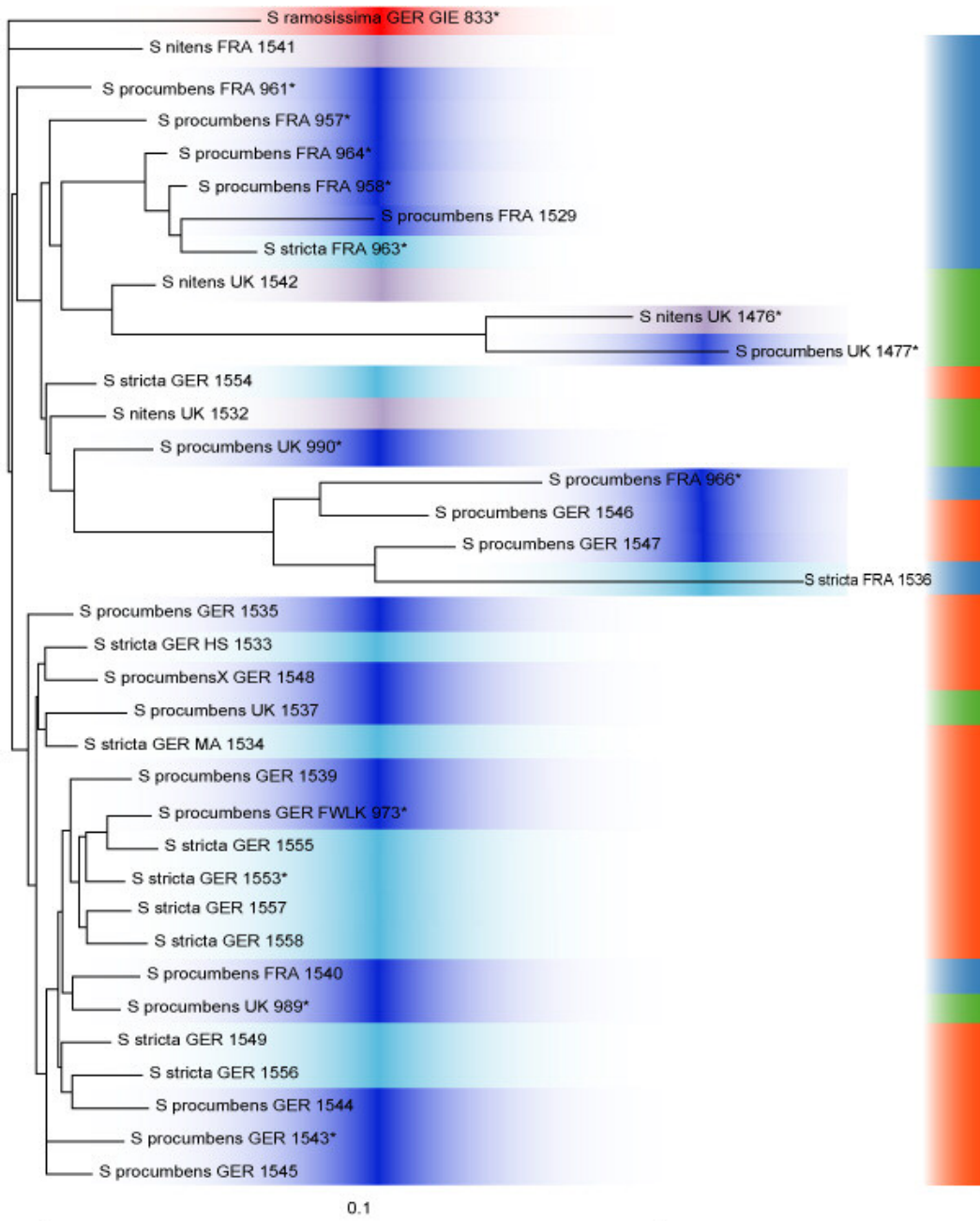


Abb. 3.2: Neighbor-Joining-Phylogramm aus AFLP-Distanzdaten. Tetraploide Artengruppe, 35 Individuen. Distanzmaß Nei-Li, Maßstab 0,1 Unterschiede, Außengruppe Chen 833 (rot markiert). Die verschiedenen Arten sind farblich markiert (zentrale Balken): dunkelblau=*S. procumbens*, hellblau=*S. stricta*, grau=*S. nitens*. Die Herkunft der Proben ist auf der rechten Seite in Form von Farben codiert (orange=Deutschland, blau=Frankreich, grün=Großbritannien). Mit einem Stern * markierte Proben wurden in die ETS-Sequenzanalyse eingeschlossen und gruppieren dort innerhalb der diploiden Artengruppe. Genaue Standorte der Proben siehe Anhang A-1.

3.1.2 Hauptkoordinatenanalyse (PCO)

Als Distanzmaß für die PCO wurden euklidische Distanzen verwendet. Die Verwendung von Raup-Crick-Indizes, bei welchen unklare Merkmalen „?“ ausgeschlossen werden (RAUP & CRICK 1979), als auch von Jaccard-Ähnlichkeit, die zwar für dominante Marker optimiert ist (RIESEBERG 1996), lieferten vergleichbare Ergebnisse wie die euklidischen Distanzen. Um Scheinkorrelationen zu minimieren wurde der Transformationsexponent auf „4“ gesetzt (PODANI & MIKLOS 2002). In Abbildung 3.3 ist das Streudiagramm des gesamten Datensatzes dargestellt. Man erkennt eine klare Aufspaltung der Individuen in Abhängigkeit ihrer Ploidiestufe (Blau=4n=36, Grün=2n=18). Koordinate 1 erklärt 24 %, Koordinate 2 erklärt 18,42 %.

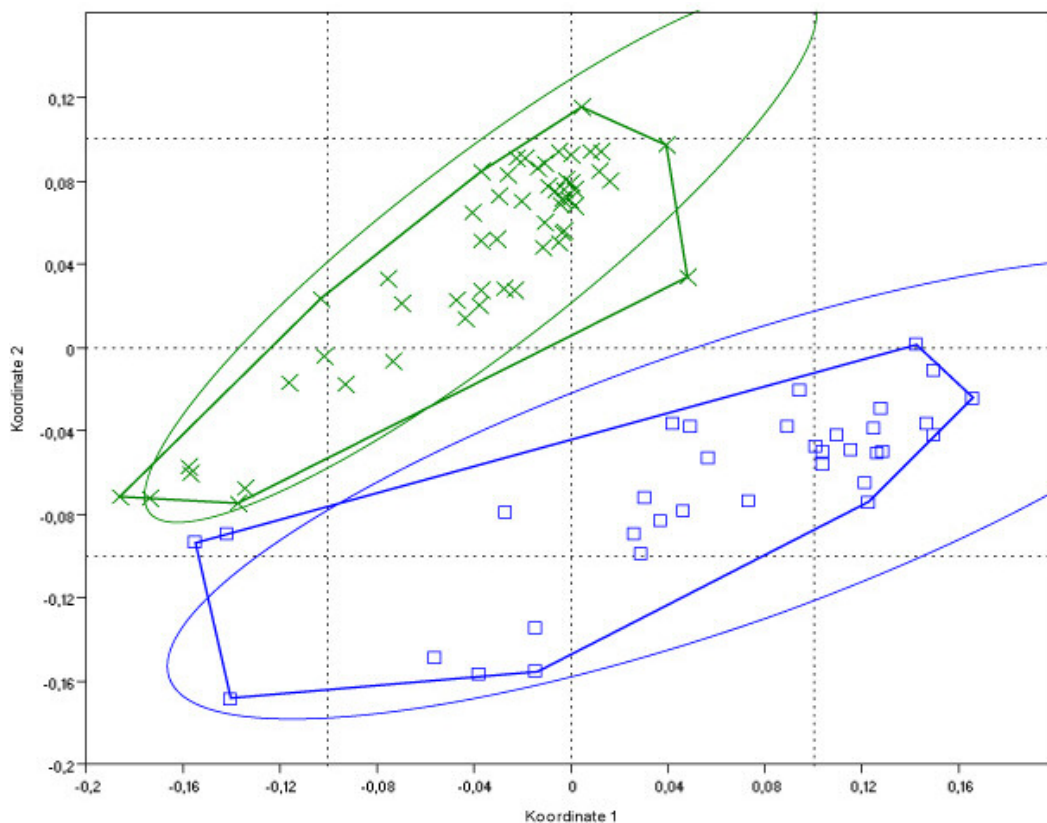


Abb. 3.3: Ergebnis der PCO mit AFLP-Daten, 89 Individuen, Euklidische Distanzen, Exponent=4; blau=tetraploide Individuen (35), grün=diploide Individuen (54), Vielecke: Konvexe Hülle, Ellipse 95 % Konfidenzintervall. Die zwei tetraploiden Individuen außerhalb der Konfidenz sind 1477 und 1476. Die beiden diploiden Individuen außerhalb der Konfidenz sind rechts 960 und links 1521.

Für die beiden Artengruppen wurden auch getrennte PCOs durchgeführt. Wie bei den Ergebnissen der NJ-Analyse ist hier weder innerhalb der diploiden (Abb. 3.4) noch der tetraploiden (Abb. 3.5) Individuen ein taxonomisches oder geographisches (nicht dargestellt) Muster zu erkennen.

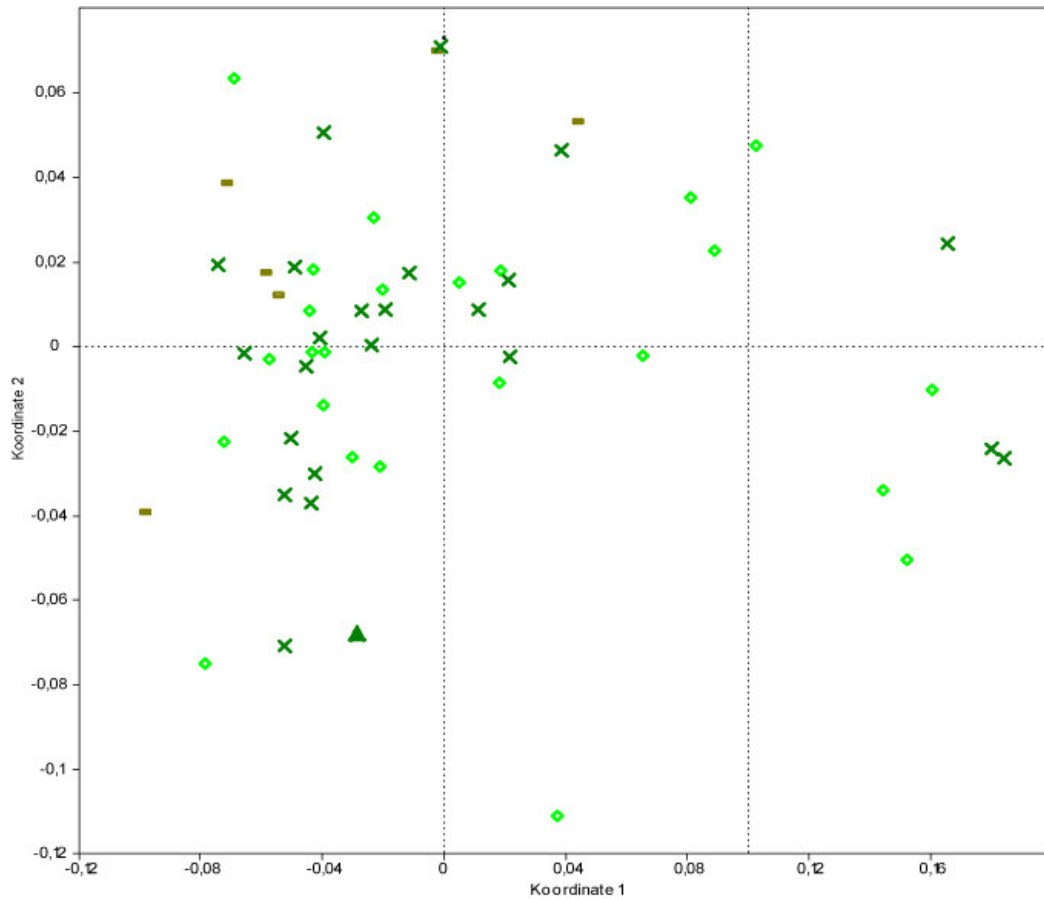


Abb. 3.4: PCO der AFLP-Daten, 54 diploide Individuen. Euklidische Distanzen, Exponent=4. Koordinate 1 erklärt 34,63 % und Koordinate 2 erklärt 8,82 %. X=S. ramosissima, □=S. pusilla, ◇=S. europaea, ▲=S. patula

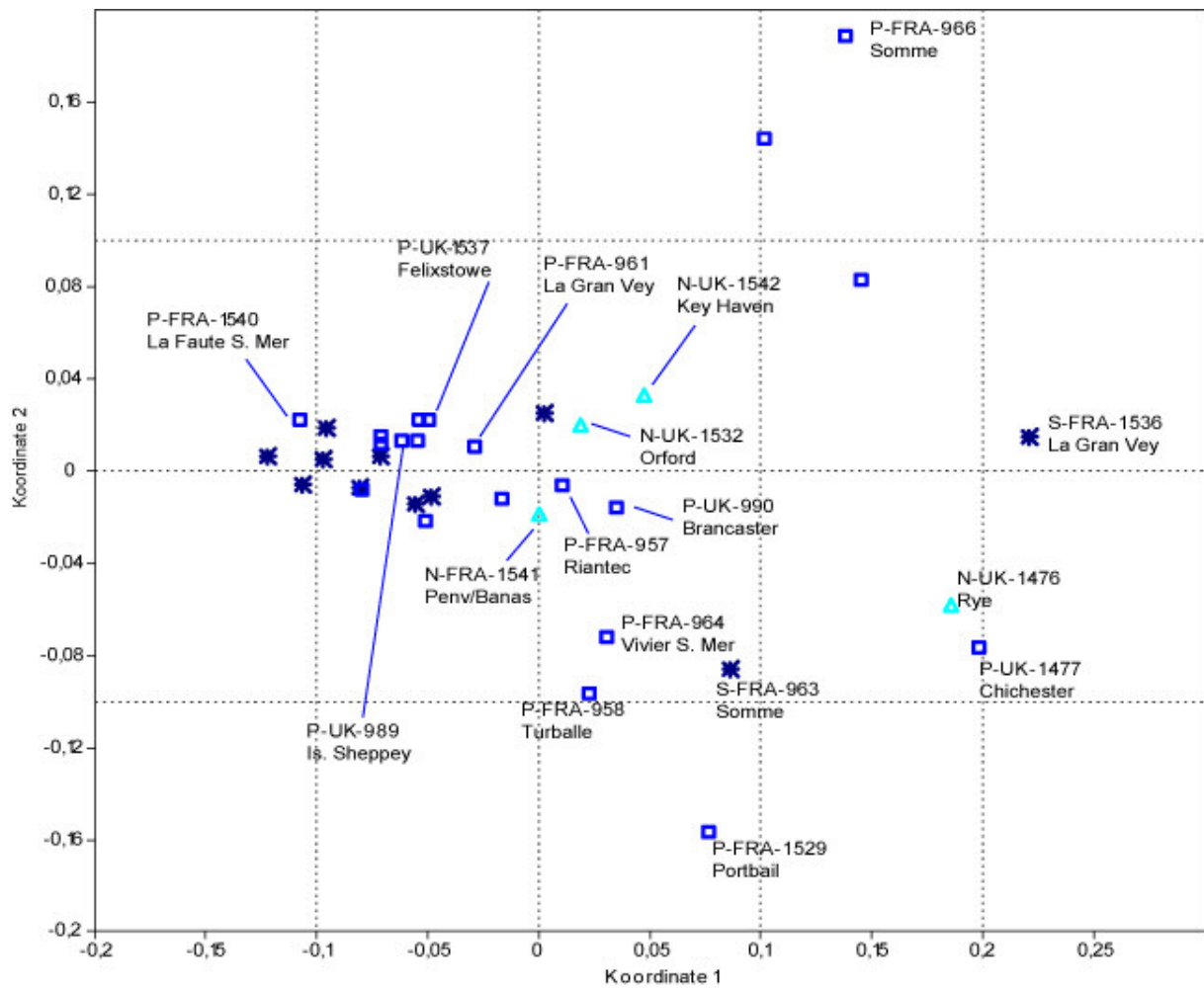


Abb. 3.5: PCO der AFLP-Daten, 35 tetraploide Individuen. Euklidische Distanzen, Exponent=4, Koordinate 1 erklärt 37,31 % und Koordinate 2 erklärt 15,77 %. *=*S. stricta*, □=*S. procumbens*, ▲=*S. nitens*. Alle Individuen ohne geographische Details stammen aus Hedwigenkoog oder umliegenden Lokalitäten.

3.1.3 Clusteranalyse

Die Clusteranalyse von 89 Individuen aus 38 Populationen (siehe Anhang A-1) lieferte als bestes Ergebnis eine Partitionierung in vier Cluster (Wahrscheinlichkeit $p=0,9992$ Abb. 3.6). Die Cluster sind farbcodiert. Bei drei Clustern betrug die Wahrscheinlichkeit 0,0008 und für fünf Cluster 0,0000. Die Cluster setzten sich folgendermaßen zusammen:

Cluster 1: [26]-1546-P [27]-1547-P [34]-1472-E [76]-966-P

Cluster 2: [39]-1509-E [40]-1477-P [43]-992-R [44(2→3)]-991-E [45(2→3)]-1538-E [48]-1523-N [56]-1521-R [61]-1475-E [62]-1510-E [64]-1520-R [74]-1476-N [80]-1536-S

Cluster 3 (diploid): [2]-1504-E [3]-1505-R [5]-972-E [10]-1506-E [11]-1560-E [12]-1507-R [13]-1508-R [17]-1511-E [18]-1512-E [19]-1513-R [20]-1514-R [21]-1515-R [24]-1501-E [32]-1516-E [33]-1473-R [35]-833-R [36]-955-R [37]-1559-E [41(3→2)]-988-U [42]-994-R [47]-987-U [49]-574-U [50]-993-R [52]-985-U [53]-1530-R [57(3→4)]-960-U [58]-971-E [60]-965-R [65]-1524-R [67]-1525-R [68]-1527-E [70]-1518-R [73]-967-R [77]-1522-E [78]-956-E [79]-968-R [82]-1502-R [83]-1503-R [84(3→2)]-1517-R [85]-1526-E [86]-986-U [87]-1519-E [88(3→2)]-1474-E [89]-1528-A

Cluster 4 (tetraploid): [1]-1533-S [4]-1534-S [6]-973-P [7]-1535-P [8]-1553-S [9]-1554-S [14]-1539-P [15]-1555-S [16]-1556-S [22]-1543-P [23]-1544-P [25]-1545-P [28]-1548-PX [29]-1557-S [30]-1558-S [31]-1549-S [38]-990-P [46]-1537-P [51]-989-P [54]-1540-P [55]-958-P [59]-964-P [63]-1542-N [66]-1532-N [69(4→3)]-1541-N [71(4→3)]-957-P [72(4→2)]-1529-P [75(4→2)]-963-S [81]-961-P

Eckige Klammern entsprechen der Nummerierung in den Abbildungen 3.6 und 3.7. **Fett** markierte Individuen weisen eine statistisch signifikante Wahrscheinlichkeit ($p<0,05$) für Admixture auf, in runden Klammern ist der dazugehörige Cluster aufgeführt. Weitere Abkürzungen sind: E = *S. europaea*, P = *S. procumbens*, S = *S. stricta*, U = *S. pusilla*, A = *S. patula*, R = *S. ramosissima*, N = *S. nitens*

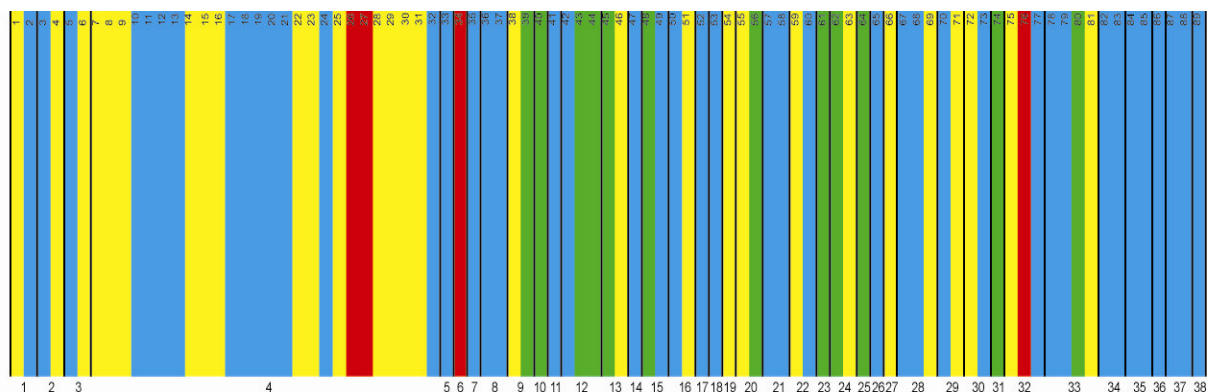


Abb. 3.6: Clusteranalyse der AFLP-Daten mit dem Programm BAPS. Die Gliederung in vier Cluster hat die höchste Wahrscheinlichkeit ($p=0,9992$). Cluster1=rot, Cluster 2=grün, Cluster 3=blau, Cluster 4=gelb. Die Zahlenreihe unter den Balken entspricht der jeweiligen Population aus Anhang A-1, die obere Zahlenreihe den oben aufgeführten Individuen.

Um zu untersuchen, in welchem Ausmaß Genfluss stattfindet, wurde eine Admixture-Analyse, basierend auf den Ergebnissen der Clusteranalyse, durchgeführt. Als minimale Populationsgröße wurde „1“ gewählt, es wurden 100 Iterationen, 200 Referenzindividuen je Population und 50 Iterationen für die Referenzpopulationen verwendet. In Abbildung 3.1.7 ist das Ergebnis dieser Analyse dargestellt. Signifikante Hinweise auf Genfluss konnten bei Individuum 41 (3→2), 44 (2→3), 45 (2→3), 57 (3→4), 69 (4→3), 71 (4→3), 72 (4→2), 75 (4→2), 84 (3→2), 88 (3→2) gefunden werden (in den Clustern weiter oben bereits **fett** markiert).

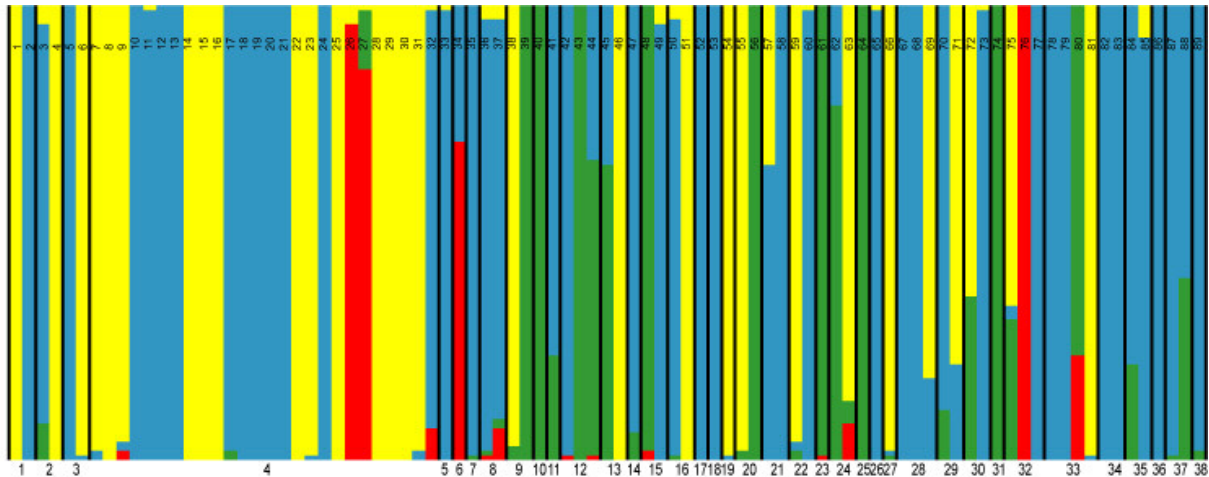


Abb. 3.7: Admixture-Analyse der AFLP-Daten mit dem Programm BAPS, basierend auf der Clusteranalyse. Die Gliederung in vier Cluster hat die höchste Wahrscheinlichkeit ($p=0,9992$). Cluster 1=rot, Cluster 2=grün, Cluster 3= blau, Cluster 4=gelb. Die Zahlenreihe unter den Balken entspricht der jeweiligen Population aus Anhang A-1, die obere Zahlenreihe den oben aufgeführten Individuen.

Die Ergebnisse der Clusteranalyse zeigen keinerlei geographisches Muster. Cluster 3 beinhaltet diploide Individuen, Cluster 4 tetraploide Individuen, eine weitere taxonomische Untergliederung besteht aber nicht. In Cluster 1 befinden sich Individuen die relativ viele unklare Fragmente aufwiesen (drei aus Deutschland, eine aus Frankreich). In Cluster 2 befinden sich diploide und tetraploide Individuen gemischt, aber darin sind keine Proben aus Deutschland vorhanden.

Die Individuen, die bei der Admixture-Analyse Signifikanzen, also Inkongruenzen aufweisen, zeigen kein Muster. Es handelt sich hierbei ausschließlich um Herkünfte aus Großbritannien und Frankreich, in denen beide Ploidiestufen und fünf verschiedene Morphotypen vorhanden sind.

Um die Verhältnisse innerhalb der Ploidiestufe zu untersuchen, wurde der Datensatz aufgeteilt und die beiden Artengruppen getrennt voneinander analysiert. Es wurde eine Cluster- sowie Admixture-Analyse durchgeführt. In Abbildung 3.8 sind die Ergebnisse der diploiden Clusteranalyse und in Abbildung 3.9 die darauf aufbauenden Ergebnisse der Admixture-Analyse dargestellt. Bei den diploiden Individuen stellen zwei Cluster die beste

Lösung dar. Eine taxonomische oder geographische Ordnung der Cluster ist nicht vorhanden.

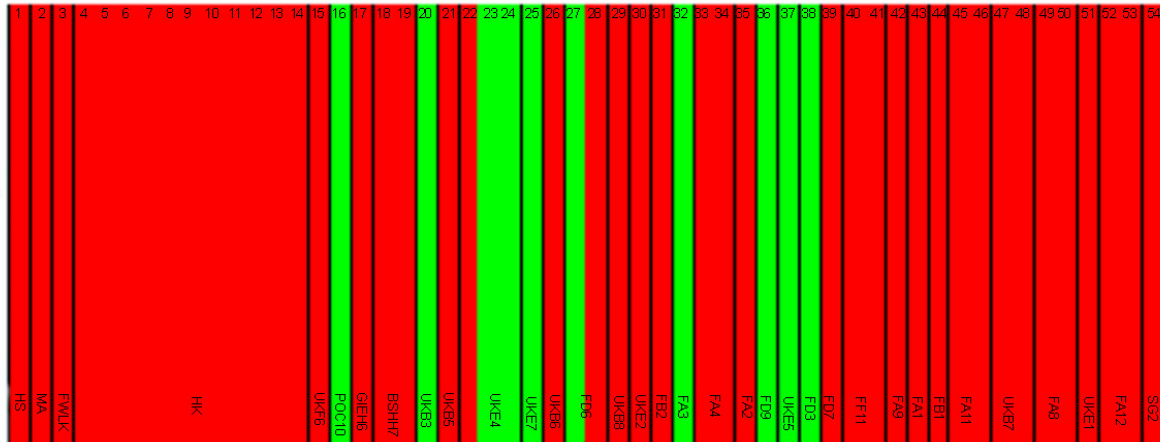


Abb. 3.8: Ergebnisse der Clusteranalyse mit 54 diploiden Individuen. Die beste Lösung beschreibt 2 Cluster (Wahrscheinlichkeit $p=1$). Cluster 1 besteht aus 44 Individuen, Cluster 2 aus 10 Individuen.

Die Cluster setzen sich folgendermaßen zusammen, fettgedruckte Individuen zeigen Admixture, in diesem Fall mit dem jeweils anderen Cluster:

Cluster 1*: [1]-1504 [2]-**1505** [3]-972 [4]-1506 [5]-1560 [6]-1507 [7]-1508 [8]-1511 [9]-1512 [10]-1513 [11]-1514 [12]-1515 [13]-1501 [14]-1516 [15]-1473 [17]-833 [18]-955 [19]-**1559** [21]-**988** [22]-994 [26]-**987** [28]-574 [29]-993 [30]-985 [31]-1530 [33]-960 [34]-971 [35]-965 [39]-1524 [40]-1525 [41]-1527 [42]-**1518** [43]-967 [44]-1522 [45]-956 [46]-968 [47]-1502 [48]-1503 [49]-**1517** [50]-1526 [51]-986 [52]-1519 [53]-**1474** [54]-1528

Cluster 2: [16]-**1472**. [20]-1509 [23]-992 [24]-**991** [25]-**1538** [27]-1523 [32]-1521 [36]-1475 [37]-1510 [38]-1520.

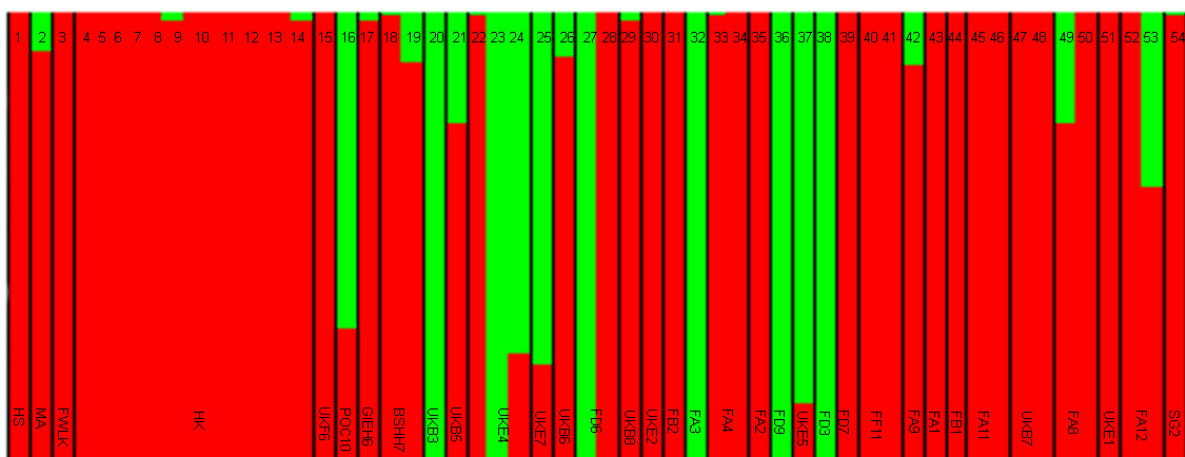


Abb. 3.9: Ergebnisse der Admixture-Analyse von 54 diploiden Individuen. Die Cluster setzen sich wie in Abb. 3.1.8 dargestellt zusammen. Die Individuen **2=1505**, **16=1472**, **19=1559**, **21=988**, **24=991**, **25=1538**, **26=987**, **42=1518**, **49=1517**, **53=1474** zeigen signifikantes Admixture.

Die Admixture-Analyse zeigte für die in Abbildung 3.9 fett markierten Individuen Signifikanzen.

Die Ergebnisse der tetraploiden Clusteranalyse sind in Abbildung 3.10, die der entsprechenden Admixture-Analyse in Abbildung 3.11 dargestellt. Die Analyse der tetraploiden Artengruppe ergab als beste Lösung drei Cluster (Wahrscheinlichkeit $p=0,67$). Es zeigt sich keine taxonomische oder geographische Ordnung. Die fett markierten Nummern zeigen signifikantes Admixture, in runden Klammern ist der dazugehörige Cluster aufgeführt.

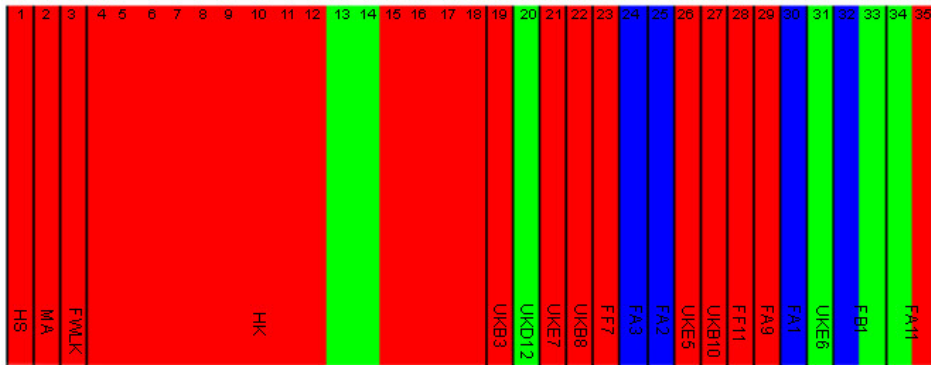


Abb. 3.10: Ergebnisse der Clusteranalyse mit 35 tetraploiden Individuen.

Die beste Lösung beschreibt 3 Cluster ($p=0,67$). Cluster 1 in dieser Analyse setzt sich hauptsächlich aus deutschen Herkünften zusammen, Cluster 2 zeigt keine Struktur. Cluster 3 setzt sich aus französischen Herkünften zusammen.

***Cluster 1*:** [1]-1533 [2]-1534 [3]-973 [4]-1535 [5]-1553 [6]-1554 [7]-1539 [8]-1555 [9]-1556 [10]-1543 [11]-1544 [12]-1545 [15]-1548 [16]-1557 [17]-1558 [18]-1549 **[19(1→3)]-990** [21]-1537 [22]-989 [23]-1540 **[26(1→2)]-1542** [27]-1532 **[28(1→3)]-1541** [29]-957 [35]-961

***Cluster 2*:** [13]-1546 [14]-1547 [20]-1477 [31]-1476 [33]-966 [34]-1536

***Cluster 3*:** [24]-958 [25]-964 [30]-1529 [32]-963

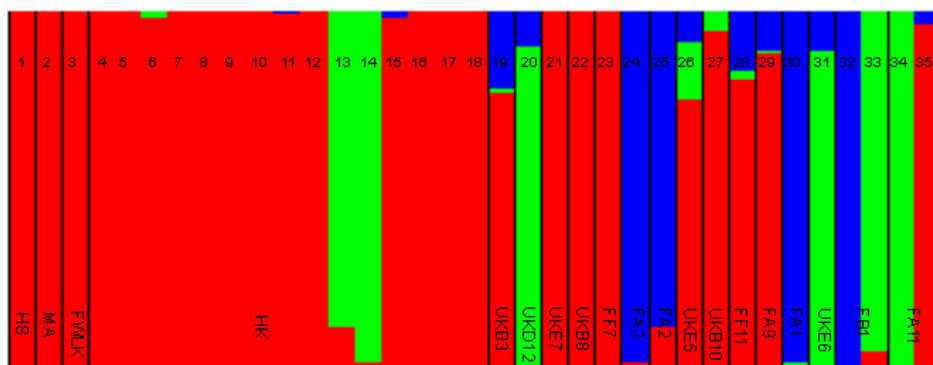


Abb. 3.11: Ergebnisse der Admixture-Analyse von 35 tetraploiden Individuen. Die Individuen 19=990, 26=1542, 28=1541 weisen signifikantes Admixture auf.

Selbst ein „Spatial Clustering“ unter Einbeziehung der Koordinaten der Individuen lieferte in beiden Artengruppen kein eindeutiges Ergebnis.

3.2 Ergebnisse des Transplantationsexperimentes

Die Gesamtdauer des Transplantationsexperimentes betrug 160 Tage. In dieser Zeit wurde sechs Mal nach dem Transplantieren (nach 30, 65, 80, 108, 129, 160 Tagen) die Individuenzahl je Plot und die Phänologie (blühend, fruchtend, Samenreife) aufgenommen. Anschließend wurden die Pflanzen abgeerntet, weitere Auswertung erfolgte in Mainz. Aus der Anzahl der Individuen aus einem Plot wurde der Mortalitätsfaktor

$$Mortalität = 1 - \frac{\text{Individuen Ende Experiment}}{\text{Individuen Beginn Experiment}}$$

berechnet. Aus der Gesamtsumme der fertilen Segmente (fert. Seg.) der 20 schwersten Pflanzen wurde durch Multiplikation mit dem Faktor Sechs (entsprechend 6 Blüten pro Zyme) die absolute Samenzahl je Pflanze berechnet. Anschließend wurde mit den Samenzahlen (der 20 gewogenen Individuen) der Selektionskoeffizient nach folgender Formel (DAVY & SMITH 1988) bestimmt:

$$Selektionskoeffizient = 1 - \frac{\text{Samenanzahl einer Population}}{\text{Samenanzahl erfolgreichster Population}}$$

Neben der absoluten Samenzahl wurde auch die Summe der infertilen Segmente (infert. Seg.) und die Trockenmasse der jeweils kompletten Pflanze als Kriterien für Fitness festgelegt und untersucht. Da für das Experiment Keimlinge verwendet wurden und diese nicht bestimmbar sind, wurden die 20 schwersten Individuen auf ihre Morphologie hin untersucht, und unklare oder nicht der Ursprungszone entsprechende Morphotypen wurden ausgeschlossen. Weitere Probleme neben der Unbestimmbarkeit der verpflanzten Pflanzen traten dadurch auf, dass bei der Bestimmung der Abundanzen neu keimende Individuen aufgrund ihres schnellen Wachstums nicht von bereits vorhandenen Individuen unterschieden werden konnten. Dies muss bei der Interpretation der Mortalitätsrate berücksichtigt werden. Um die Plastizität der verschiedenen Morphotypen zu untersuchen, wurden alle transplantierten Individuen anhand der Schlüsselmerkmale in Abschnitt 2.4 bestimmt. Es wurden die prozentualen Anteile an Pflanzen berechnet, die die gleiche Morphologie wie am Heimstandort aufwiesen, nicht bestimmbar oder dem anderen Taxon der Artengruppe zuzuordnen waren.

Es wurde ein Replikat durchgeführt. Zum besseren Verständnis der Ergebnisse werden hier noch einmal das Schema der Transplantationen sowie die Nummerierung der Replikate dargestellt (Tab. 3.1).

Tab. 3.1. Schema des reziproken Transplantationsexperimentes. Die Lage der Zonen kann Abbildung 2.7 entnommen werden. Die Spalte „dominanter Morphotyp“ bezieht sich auf die Beobachtungen aus dem Vorjahr. Die jeweiligen Referenztransplantationen sind **fett** markiert. Transplantationen sind folgendermaßen codiert: Ursprung bzw. Taxon → Buchstabe, Replikate → I und II, Lage nach der Transplantation → Ziffer 0 (ganz unten), 1 (unten), 2 (oben), 3 (ganz oben)

dominanter Morphotyp	versetzt nach				
	Ursprung	→ Schema der Transplantationen / Plots			
		Lagen			
		0 (ganz unten)	1 (unten)	2 (oben)	3 (ganz oben)
<i>S. procumbens</i> aus Lage A bzw. 0	A Repl-I	→ A I 0	→ A I 1	→ A I 2	→ A I 3
	A Repl-II	→ A II 0	→ A II 1	→ A II 2	→ A II 3
<i>S. stricta</i>	B Repl-I	→ B I 0	→ B I 1	→ B I 2	→ B I 3
	B Repl-II	→ B II 0	→ B II 1	→ B II 2	→ B II 3
<i>S. europaea</i>	C Repl-I	→ C I 0	→ C I 1	→ C I 2	→ C I 3
	C Repl-II	→ C II 0	→ C II 1	→ C II 2	→ C II 3
<i>S. ramosissima</i>	D Repl-I	→ D I 0	→ D I 1	→ D I 2	→ D I 3
	D Repl-II	→ D II 0	→ D II 1	→ D II 2	→ D II 3

Das Grundexperiment (Replik-I) hat die Bezeichnungen I 0-01-02-03 und Replik-II die Abfolge 10-11-12-13. Die statistische Auswertung erfolgte mit dem Programm SPSS 15.0.1 (SPSS Inc, USA). Bei der statistischen Auswertung wurden die Daten durch Histogramme auf ihre Verteilung hin untersucht.

Mit allen Treatment-Paaren wurde ein nichtparametrischer paarweiser Mann-Whitney-U-Test (MW) und eine einfaktoriellen Analyse der Varianz (ANOVA) mit anschließenden Post-Hoc-Tests (Tukey höchste Bewertung, gefolgt von LSD und bei Varianzungleichheit zusätzlich Tamhane und Dunnett-T3) durchgeführt.

Tetraploide Artengruppe

3.2.1 *Salicornia procumbens*

In Abbildung 3.12 ist ein Balkendiagramm mit den Mittelwerten der drei untersuchten Fitness-Parameter, Anzahl der fertilen Segmente, Anzahl der infertilen Segmente und Trockenmasse abgebildet. Die Replikate sind nebeneinander gestellt. Bei den ausgewerteten drei Parametern kann man eine deutliche Abnahme in Relation zur Lage in der Salzwiese (Lage; 0 ganz unten, 3 ganz oben) erkennen. Als Maß für die Wahrscheinlichkeit der Mittelwerte ist das Konfidenzintervall (95 %) angegeben. Die Werte der Trockenmasse wurden wegen der Übersichtlichkeit mit dem Faktor 50 multipliziert.

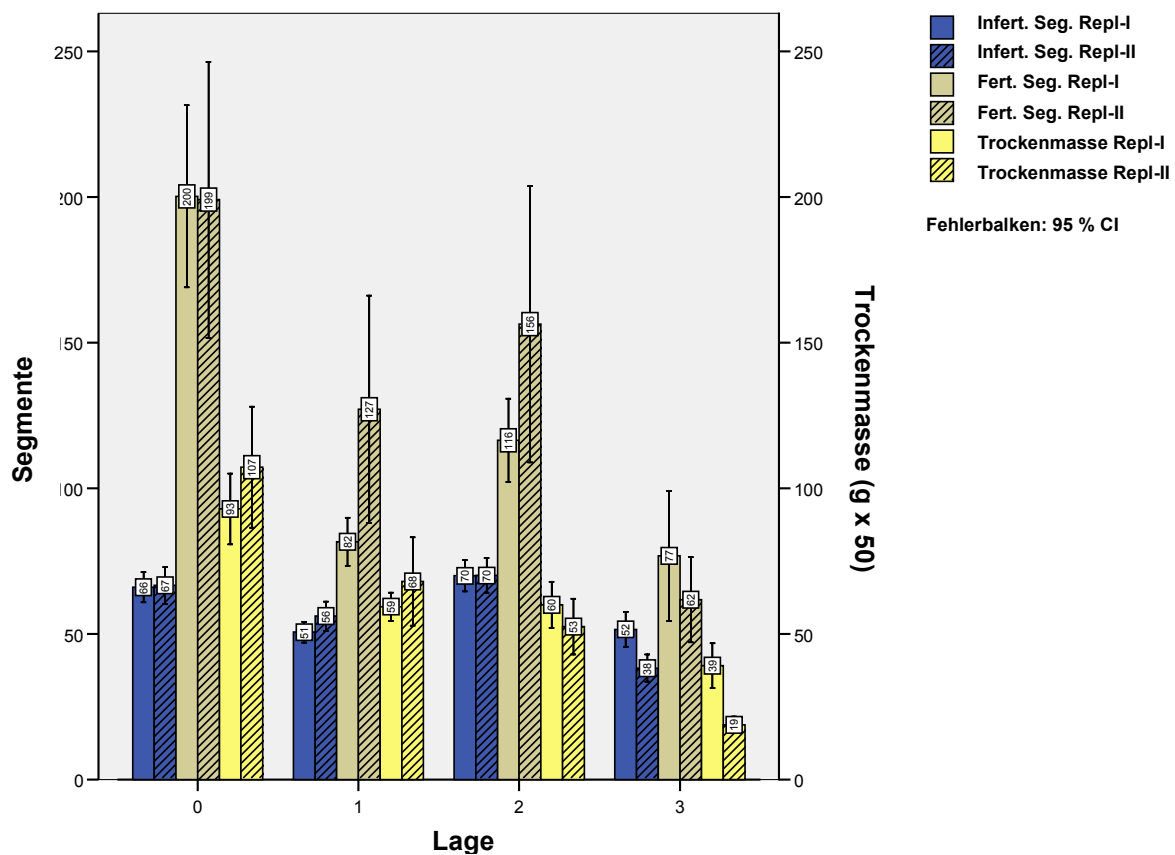


Abb. 3.12: Balkendiagramm mit Mittelwerten der drei Fitnesswerte: infertile Segmente (Infert.Seg=blau), fertile Segmente (Fert.Seg=kaki), Trockenmasse (gelb) von *S. procumbens*. Replikate nebeneinander (Repl-I nicht gestrichelt, Repl-II gestrichelt), linke Ordinate Segmentzahl, rechte Ordinate Trockenmasse in Gramm x50, Abszisse: verschiedene Lagen in der Salzwiese (0=Heimstandort). Fehlerbalken entspricht 95 % Konfidenzintervall. Zahlen in den Kästen Mittelwerte.

Da die absolute Samenzahl als wichtigstes Fitnessmerkmal eingestuft wird, ist in Abbildung 3.13 gesondert ein Box-Plot mit den verschiedenen Samenzahlen nach Bereinigung auf Taxonomie in Abhängigkeit der Lage in der Salzwiese dargestellt. Es zeigt sich ein statistisch

signifikanter Rückgang der Samenzahl, je höher die Individuen in der Salzwiese verpflanzt werden (siehe Abb. 3.12 & Tab. 3.13).

Dasselbe zeigt sich auch bei der Trockenmasse und den infertilen Segmenten. In Lage 2 sind die Werte zwar bei den infertilen Segmenten und der Samenzahl höher als in Lage 1, aber ein Trend zur Reduktion der Fitnessparameter mit höherer Lage in der Salzwiesen ist eindeutig erkennbar (siehe auch Abb. 3.15, Regressionsgerade Samen). Die Vergleichbarkeit der Replikate I und II ist, bis auf folgende Paare, signifikant gegeben: Trockenmasse Lage 0 und Lage 3 (AI 0-AII 0; AI 3-II 3), Samenzahl Lage 1 (AI 1-AII 1) und infertile Segmente Lage 3 (AI 3-AII 3). Nicht vergleichbare Replikate in Tabelle 3.2 sind mit einem Stern* gekennzeichnet.

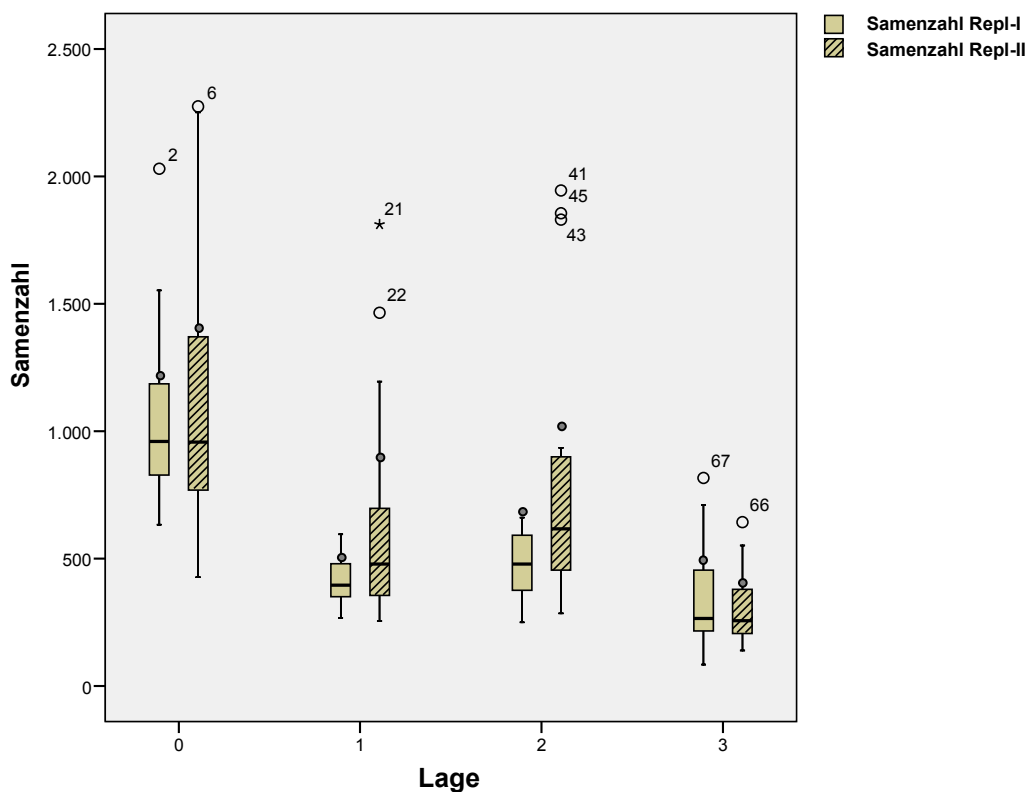


Abb. 3.13: Box-Whisker-Plot der absoluten Samenzahlen beider Replikate (Repl-I+Repl-II) für *S. procumbens* nach Korrektur auf Taxonomie. Ordinate: Samenzahl, Abszisse: Lage in der Salzwiese. Die Boxen bestehen aus einem Balken (Median) mit 25 % der Daten (Quartile) über und 25 % unter diesem. Die 95 % Konfidenzintervalle haben eine ähnliche Spanne wie die Boxen selbst (nicht dargestellt). Die Linien an den Boxen sind jeweils die letzten 25 % der Daten. Daten mit Punkten sind den 1,5-fachen, Sterne *den 3-fachen Interquartilabstand entfernt. Graue Kreise= Mittelwert.

Des Weiteren sind in Tabelle 3.2 die Ergebnisse einer einfaktoriellen ANOVA sowie des nichtparametrischen Mann-Whitney-U-Tests (MW, paarweiser Vergleich bei nichtparametrischen Daten) dargestellt. Bezüglich der Qualität der Tests kann generell gesagt werden, dass die ANOVA mehr statistische Aussagekraft als der nichtparametrische MW-Test hat. Bei der Auswertung zeigt sich, dass teilweise nur ein Replikat der Paare

Signifikanzen aufweist, das andere aber nicht. Von 36 Vergleichen sind bei 19 alle Tests signifikant, bei sechs nur einige Tests, bei drei Vergleichen ist nur der nichtparametrische Test signifikant und bei acht Vergleichen zeigt sich keinerlei signifikanter Unterschied.

Tab. 3.2: Mittelwerte der infertilen Segmente, Samenzahl und Trockenmasse von *S. procumbens* (Wert in Klammern= Anzahl Individuen; Stern * =Replikate signifikant verschieden, somit nicht vergleichbar) von *S. procumbens* über beide Replikate sowie **paarweiser Vergleich von Lagen gegeneinander** (beide Replikate dargestellt) sowie, falls vorhanden deren Signifikanzen ($p < 0,05$). In Klammern sind die signifikanten Ergebnisse der Post-Hoc-Tests der einfaktoriellen ANOVA (T=Tukey, L=LSD; bei Varianzungleichheit Ta=Tamhane-T2, DT3=Dunnett-T3) sowie des nichtparametrischen, paarweisen M-W-U-Tests (MW) dargestellt. Leere Kästen=keine Signifikanz, zusammengefasste Zellen=beide Replikate mit identischen Ergebnissen. Abgesetzter Teil paarweiser Vergleich der Lagen gegeneinander.

		Infertile Segmente		Samen		Trockenmasse	
A→A		65 (30)		1299 (30)		2,059* (30)	
A→B		54 (30)		687* (30)		1,316 (30)	
A→C		69 (27)		870 (27)		1,16 (27)	
A→D		42* (24)		455 (24)		0,452* (24)	
		Repl-I	Repl-II	Repl-I	Repl-II	Repl-I	Repl-II
Paarweiser Vergleich der Lagen	A→B			A→B	A→B	A→B	A→B
		(T/L/Ta/DT3/MW)		(T/L/Ta/DT3/MW)	(L/MW)	(T/L/Ta/DT3/MW)	(T/L/MW)
				A→C		A→C	
				(T/L/Ta/DT3/MW)		(T/L/Ta/DT3/MW)	
	A→D	A→D	A→D		A→D	A→D	
	(T/L/Ta/DT3/MW)	(T/L/Ta/DT3/MW)	(T/L/Ta/DT3/MW)		(T/L/Ta/DT3/MW)	(T/L/Ta/DT3/MW)	
	B↔C	B↔C	B↔C	B↔C			
	(T/L/Ta/DT3/MW)	(L/Ta/MW)	(MW)	(Ta/DT3)			
		B↔D		B↔D	B↔D		
	(T/L/Ta/DT3/MW)		(MW)	(L/Ta/DT3/MW)			
	C↔D	C↔D	C↔D	C↔D			
	(T/L/Ta/DT3/MW)	(MW)	(T/L/Ta/MW)	(T/L/Ta/DT3/MW)			

Bezüglich der Phänologie zeigt sich, dass je höher Individuen des Morphotypen *S. procumbens* in der Salzwiese verpflanzt werden, diese umso früher mit der generativen Lebensphase (Abb. 3.14) abschließen. Ungefähr 75 Tage (Mitte August) nach der Transplantation blühten unabhängig von ihrer Lage 50 % aller Pflanzen. Bis zu diesem Zeitpunkt war die Phänologie in allen Plots relativ uniform (Abb. 3.14, linker Pfeil). Nach ca. 90 Tagen befanden sich zwar alle Pflanzen in der generativen Phase (Abb. 3.14, rechter Pfeil), doch während in den Lagen 0 und 1 zu diesem Zeitpunkt alle Pflanzen blühten, hatte ein Drittel der Individuen in Lage 3 bereits die Samenreife abgeschlossen (Abb. 3.14 Schnittpunkt des rechten Pfeils mit den Kurven). Betrachtet man die verschiedenen Lagen bezüglich des Erreichens von 70 % Samenreife, so werden die Zeitunterschiede noch deutlicher (Abb. 3.14, Schnittpunkte der 70 %-Linie mit den Kurven der verschiedenen Lagen

und Vergleich der entsprechenden Zeitpunkte). Legt man Regressionsgeraden durch die Messpunkte in Abbildung 3.14, zeigt sich beim Vergleich der Steigungen ebenfalls die beschleunigte Phänologie der Pflanzen in der oberen Salzwiese, d. h. die Samenreife wird mit höherer Lage in der Salzwiese schneller erreicht.

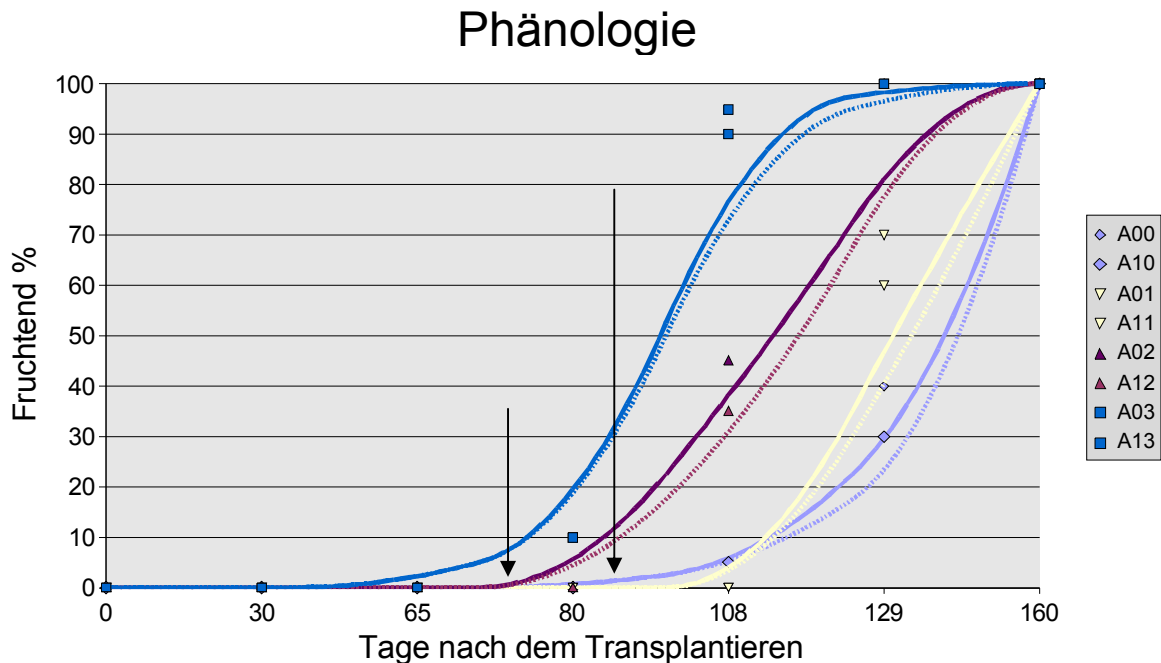


Abb. 3.14: Diagramm der phänologischen Daten von *S. procumbens*. Ordinate entspricht dem Prozentsatz an fruchtenden Pflanzen. Abszisse ist die Zeit nach dem Transplantieren in Tagen. Die Kurven entsprechen B-Splinen (polynomische Regressionen) der phänologischen Daten. Die verschiedenen Lagen sind farbcodiert, Replikate haben gleiche Farbe, Replikat-II punktiert. Der linke Pfeil markiert den Zeitpunkt, an dem 50 % aller Pflanzen blühen, der rechte Pfeil denjenigen an dem 100 % der Pflanzen blühten.

Da das Experiment nach 129 Tagen Anfang Oktober 2005 beendet wurde und die Pflanzen am Heimstandort in der unteren Salzwiese ihre generative Phase noch nicht abgeschlossen hatten, sind die Kurven von A00/10 und A01/11 im Diagramm viel steiler, als sie es wahrscheinlich ohne Abbruch des Experimentes gewesen wären. Grund für diese Annahme ist, dass für den Zeitpunkt von 160 Tagen keine realen Werte mehr vorlagen, sondern dass alle Plots auf 100 % fruchtend interpoliert wurden (A00/10 nach 129 Tagen ~40 %, A01/11 ~70 %). Da *Salicornia* annuell ist, endet mit Erreichen der Samenreife die Lebensphase der Pflanzen.

Die Ergebnisse der Untersuchung zur morphologischen Stabilität sind in Tabelle 3.3 dargestellt. Bei der Bestimmung zeigt sich, dass ein relativ hoher Prozentsatz der Pflanzen unabhängig von der Lage in der Salzwiese dem Morphotypen *S. procumbens* entspricht. (zwischen 67-75 %, n ≥ 76 Pflanzen).

Tab. 3.3: Ergebnisse der morphologischen Bestimmungen von *S. procumbens*. Es wurden alle Individuen aus allen Plots und Replikaten bestimmt, Darstellung beide Replikate gruppiert, Anteil der bestimmten Individuen in Prozent. Stichprobenumfang in Klammern.

Verpflanzt nach	Zuordnung in %		
	<i>S. procumbens</i>	<i>S. stricta</i>	unklar
A→A (103)	75 (77)	12,5 (13)	12,5 (13)
A→B (127)	75 (95)	15 (19)	10 (13)
A→C (112)	67,5 (76)	25 (28)	7,5 (8)
A→D (138)	67,5 (93)	20 (28)	12,5 (17)

Die restlichen Pflanzen zeigen die Morphologie von *S. stricta* (zwischen 12-25 %, n ≥ 13 Pflanzen) oder lassen sich keinem der beiden Morphotypen zuordnen (7-13 %, n ≥ 8 Pflanzen).

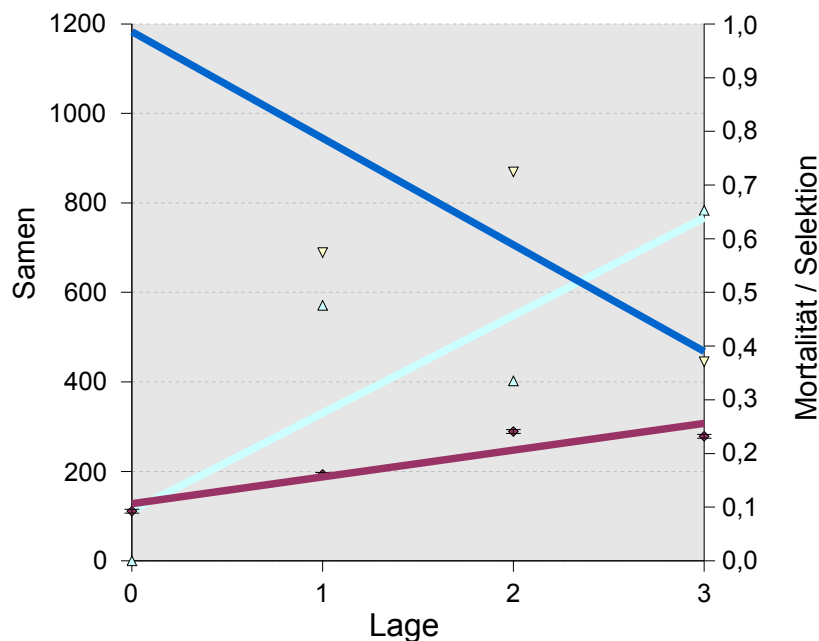


Abb. 3.15: Darstellung der berechneten Mortalität (violett), Selektion (türkis) und der Samenzahl von *S. procumbens* (blau) in Abhängigkeit zur Lage in der Salzwiese. Abszisse: Lage, Ordinate: Samen, Mortalität und Selektion. Aufgetragen sind Regressionsgeraden (Samenzahl $r^2=0,72$, Mortalität $r^2=0,86$, Selektion $r^2=0,72$)

Um die auf die Pflanzen in den verschiedenen Plots wirkende Selektion zu vergleichen sind in Tabelle 3.4 die verschiedenen Selektionskoeffizienten und Mortalitätsfaktoren sowie die sich daraus ergebenden Werte der Samenzahl für *S. procumbens* dargestellt. Weiter sind die Zusammenhänge auch graphisch dargestellt (Abb.3.15). Es zeigt sich deutlich, dass mit steigender Lage in der Salzwiese die Mortalität und der Selektionsdruck höher werden (Tab. 3.4).

Tab. 3.4: Mortalitätsfaktoren und Selektionskoeffizienten von *S. procumbens*. Die Berechnung von Mortalitätsfaktor und Selektionskoeffizient ist Kap. 3.2 dargestellt.

Lage	Mort Repl-I	Mort Repl-II	Ø aus I+II	Samen Repl-I	Samen Repl-II	Samen Ø I+II	Sel + Mort-I	Sel + Mort-II	Ø aus I+II
A	0,135	0,050	0,092	1211	1387	1299	0,20	0	0,10
B	0,050	0,158	0,161	514	864	689,2	0,671	0,451	0,56
C	0,158	0,164	0,241	713	1027	869,95	0,62	0,35	0,48
D	0,164	0,315	0,232	499	393	445,65	0,72	0,76	0,74

3.2.2 *Salicornia stricta*

In Abbildung 3.16 ist ein Balkendiagramm mit den Mittelwerten der drei untersuchten Fitness-Parameter abgebildet. Die Replikate sind nebeneinander gestellt. Bei den Parametern „infertile Segmente“ und „Trockenmasse“ kann man keine Variabilität in Abhängigkeit der Lage erkennen. Bei den fertilen Segmenten zeigt sich in allen anderen Lagen als der Heimatlage (Lage 1) eine Erhöhung der Werte. Als Maß für die Wahrscheinlichkeit der Mittelwerte ist das Konfidenzintervall (95 %) angegeben. Die Werte der Trockenmasse wurden wegen der Übersichtlichkeit mit dem Faktor 50 multipliziert.

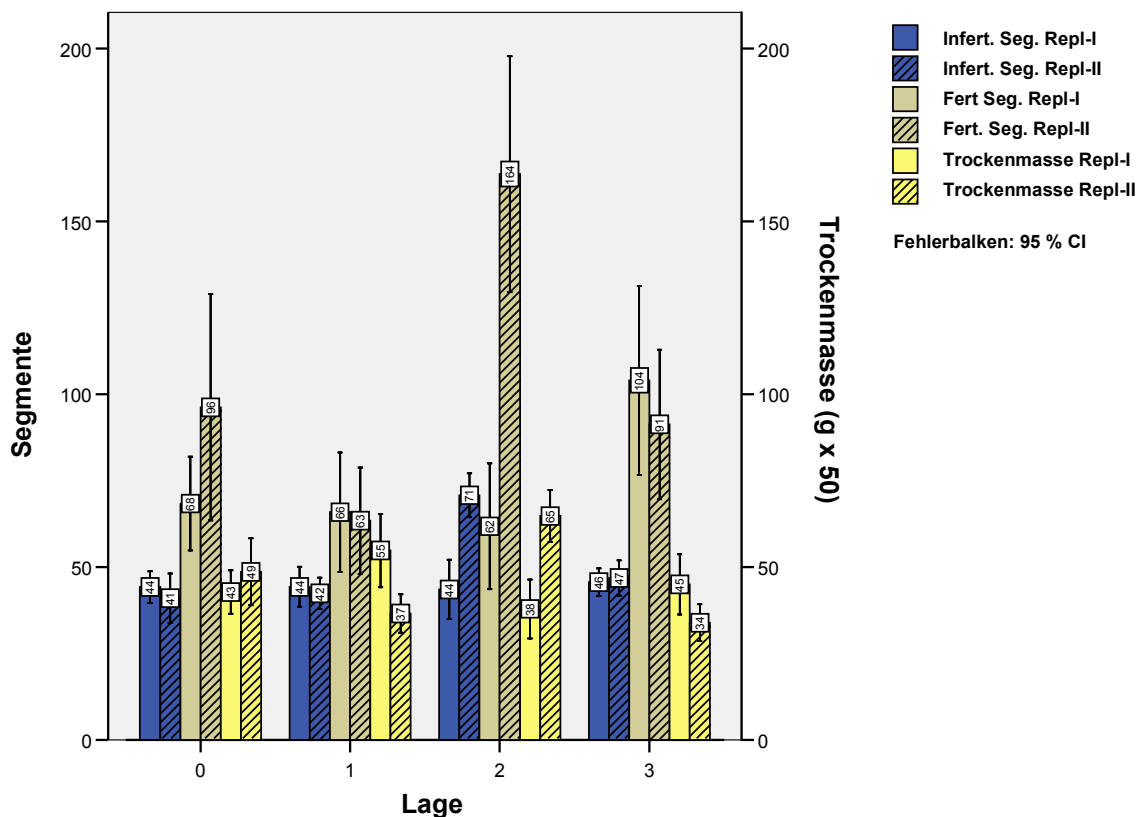


Abb. 3.16 Balkendiagramm mit Mittelwerten der drei Fitnesswerte: infertile Segmente (InFert=blau), fertile Segmente (FertSeg=kaki), Trockenmasse (gelb) von *S. stricta*. Replikate nebeneinander (Repl I gestrichelt), linke Ordinate Segmentzahl, rechte Ordinate Trockenmasse in Gramm x50, Abszisse: Lage in der Salzwiese (1=Heimstandort). Fehlerbalken entspricht 95 % Konfidenzintervall. Zahlen in den Kästen Mittelwerte.

In Abbildung 3.17 ist der Box-Plot mit den verschiedenen Samenzahlen nach Bereinigung auf Taxonomie in Abhängigkeit der Lage in der Salzwiese dargestellt. Wie man deutlich erkennt, ist die Samenzahl bei Verwendung von Mittelwerten in Relation zur Heimlage in allen anderen Lagen höher (vor allem in Lage 3 bei beiden Replikaten). Dieses Ergebnis ist aber nur in Lage 2 (Repl-I) und in Lage 3 (Repl-I) signifikant.

Auffällig ist, dass sich die Werte der Replikate in Lage 2 so stark (signifikant) unterscheiden, aber die Replikate dieses Treatments nicht vergleichbar sind. Die Vergleichbarkeit der Replikate I und II ist, bis auf folgende Paare signifikant gegeben: in Lage 1 nur Trockenmasse (BI 1-BII 1) und in Lage 2 Trockenmasse, Samenzahl und infertile Segmente (BI 2-BII 2). Nicht vergleichbare Replikate in Tabelle 3.5 sind mit einem Stern * gekennzeichnet.

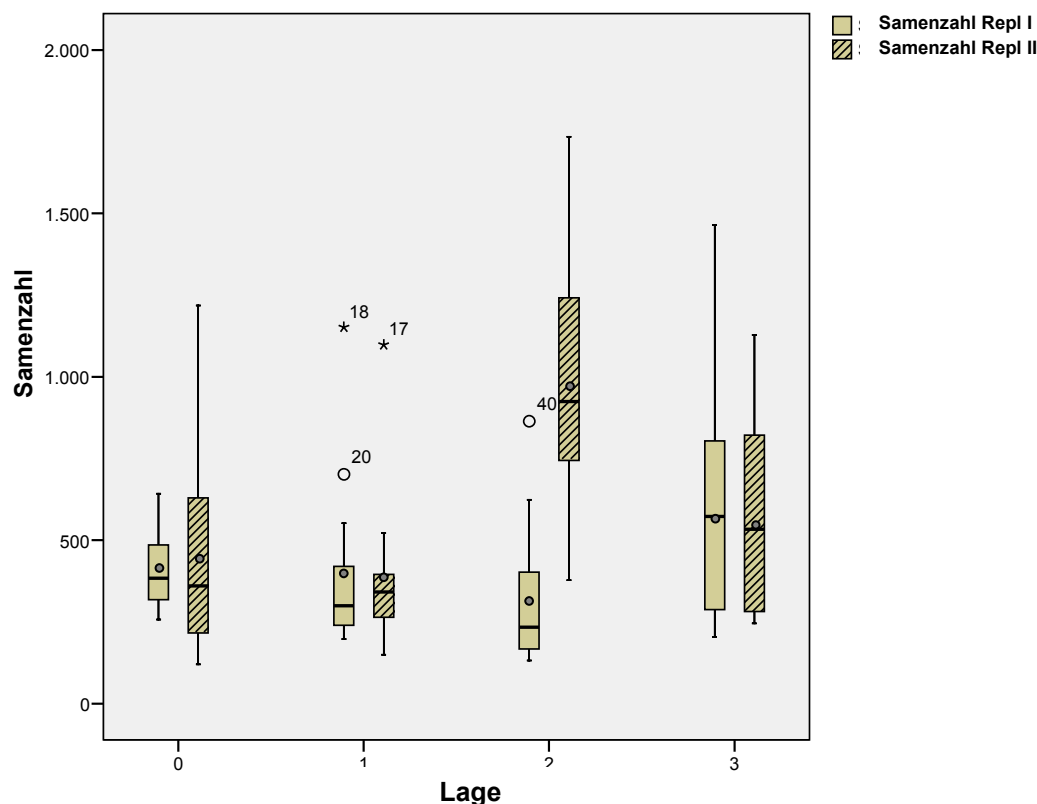


Abb. 3.17: Box-Whisker-Plot der absoluten Samenzahlen beider Replikate (Repl-I+Repl-II) für *S. stricta* & nach Korrektur auf Taxonomie. Ordinate: Samenzahl, Abszisse: Lage in der Salzwiese. Die Boxen bestehen aus einem Balken (Median) mit 25 % der Daten (Quartile) über und 25 % unter diesem. Die 95 % Konfidenzintervalle haben eine ähnliche Spanne wie die Boxen selbst (nicht dargestellt). Die Linien an den Boxen sind jeweils die letzten 25 % der Daten. Daten mit Punkten sind zusätzlich den 1,5-fachen, Sterne den 3-fachen Interquartilabstand entfernt. Graue Kreise entsprechen dem Mittelwert.

Bezüglich der infertilen Segmente gibt es in Replikat I eine signifikante Steigerung von Lage 1 zu 2, ansonsten sind die Unterschiede nicht signifikant. Das Trockengewicht wird in Lage 0 signifikant weniger (beide Replikate) aber in Lage 2 signifikant höher (beide Replikate).

Ergebnisse Transplantationsexperiment

In Tabelle 3.5 sind die Ergebnisse einer einfaktoriellen ANOVA sowie des nichtparametrischen Mann-Whitney-U-Tests (MW, paarweiser Vergleich bei nichtparametrischen Daten) dargestellt. Wie bei *S. procumbens* zeigt sich hier, dass teilweise ein Replikat Signifikanzen aufweist, das andere aber nicht. Von 36 Vergleichen sind bei neun alle Tests signifikant, bei sechs Vergleichen sind nur wenige Tests signifikant und bei 20 Vergleichen zeigt sich kein signifikanter Unterschied.

Tab. 3.5: Mittelwerte der infertilen Segmente, Samenzahl und Trockenmasse von *S. stricta* (Wert in Klammern= Anzahl der Individuen; Stern * =Replikate signifikant verschieden: also nicht vergleichbar) über beide Replikate sowie **paarweiser Vergleich von Lagen gegeneinander** (beide Replikate dargestellt) sowie, falls vorhanden deren Signifikanzen ($p < 0,05$). In Klammern sind die signifikanten Ergebnisse der Post-Hoc-Tests der einfaktoriellen ANOVA (T=Tukey, L=LSD; bei Varianzungleichheit Ta=Tamhane-T2, DT3=Dunnett-T3) sowie des nichtparametrischen, paarweisen M-W-U-Tests (MW) dargestellt. Leere Kästen=keine Signifikanz, zusammengefasste Zellen=beide Replikate mit identischen Ergebnissen. Abgesetzter Teil paarweiser Vergleich unterschiedlicher Lagen in der Salzwiese.

		Infertile Seg.		Samen		Trockenmasse	
B→A		40 (30)		427 (30)		0,879 (30)	
B→B		43 (34)		380 (34)		0,915* (34)	
B→C		56* (35)		637* (35)		1,023* (35)	
B→D		46 (20)		589 (20)		0,684 (20)	
		Repl I	Repl II	Repl I	Repl II	Repl I	Repl II
Paarweiser Vergleich der Lagen						B→A (L/MW)	
			B→C (T/L/Ta/DT3/MW)		B→C (T/L/Ta/DT3/MW)	B→C (T/L/MW)	B→C (T/L/Ta/DT3/MW)
				B→D (T/L/MW)			
				A↔D (T/L)			A↔D (T/L/MW)
			A↔C (T/L/Ta/DT3/MW)		A↔C (T/L/Ta/DT3/MW)		A↔C (T/L/Ta/DT3/MW)
			C↔D (T/L/Ta/DT3/MW)	C↔D (T/L/MW)	C↔D (T/L/Ta/DT3/MW)		C↔D (T/L/Ta/DT3/MW)

Bezüglich der Phänologie zeigt sich bei *S. stricta* eine Abhängigkeit zur generellen Lage in der Salzwiese. Im unteren Teil der unteren Salzwiese hat *S. stricta* keine veränderte Phänologie. In den oberen Teilen der unteren Salzwiese ist wie bei *S. procumbens* die Phänologie beschleunigt (Abb. 3.18).

Ungefähr 72 Tage (Mitte August) nach der Transplantation blühten unabhängig von ihrer Lage 50 % aller Pflanzen. Bis zu diesem Zeitpunkt war die Phänologie in allen Plots relativ uniform (Abb. 3.18, linker Pfeil). Nach ca. 100 Tagen befanden sich zwar alle Pflanzen in der generativen Phase (Abb. 3.2.3, rechter Pfeil), doch während in den Lagen 0 und 1 nun alle

Pflanzen blühten, hatte in Lage 3 (Lage 2 etwas undeutlicher) bereits ein Drittel die Samenreife abgeschlossen (Abb. 3.18 Schnittpunkt des rechten Pfeils mit den Kurven). Betrachtet man die verschiedenen Lagen im Hinblick auf das Erreichen von 70 % Samenreife, so zeigt sich eine Gruppierung von Lage 0 und 1 sowie Lage 2 und 3. Der Zeitunterschied ist hier sehr deutlich (Abb. 3.18; Schnittpunkte der 70 %-Linie mit den Kurven der verschiedenen Lagen und Vergleich der entsprechenden Zeitpunkte). Legt man Regressionsgeraden durch die Messpunkte in Abbildung 3.18 (nicht dargestellt) und vergleicht die Steigungen, so zeigt sich eine beschleunigte Phänologie, je höher die Pflanzen in der Salzwiese stehen. Auffällig ist jedoch, dass in Lage 0 die Pflanzen langsamer fruchten und mehr Samen produzieren als am Heimstandort.

Phänologie

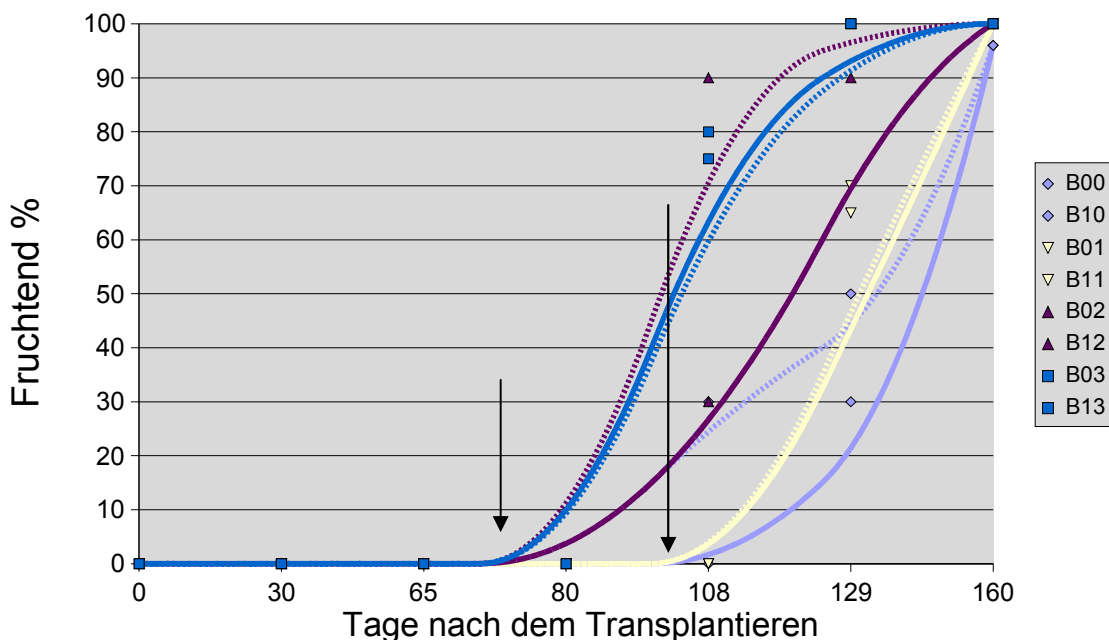


Abb. 3.18: Diagramm der phänologischen Daten von *S. stricta*. Ordinate entspricht dem Prozentsatz an fruchtenden Pflanzen. Abszisse ist die Zeit nach dem Transplantieren in Tagen. Die Kurven entsprechen B-Splines (polynomische Regressionen) der phänologischen Daten. Die verschiedenen Lagen sind farbcodiert, Replikate in gleicher Farbe, Replikat 1 punktiert. Der linke Pfeil markiert den Zeitpunkt, an dem 50 % aller Pflanzen blühten, der rechte Pfeil denjenigen, an dem 100 % der Pflanzen blühten.

Da das Experiment nach 129 Tagen Anfang Oktober 2005 beendet wurde, sind die Kurven von B00/10 und B01/11 im Diagramm wahrscheinlich steiler, als sie es real eigentlich wären (Erklärung siehe *S. procumbens*). Grund für diese Annahme ist, dass für den Zeitpunkt von 160 Tagen keine realen Werte mehr vorlagen, sondern alle Plots auf 100 % fruchtend interpoliert wurden (B00/10 nach 129 Tagen ~50 %, B01/11 ~70 %). Da *Salicornia* annuell ist, endet mit Erreichen der Samenreife die Lebensphase der Pflanzen.

Die Ergebnisse der Untersuchung zur morphologischen Stabilität sind in Tabelle 3.6 dargestellt. Bei der Bestimmung zeigt sich, dass ein relativ hoher Prozentsatz der Pflanzen in den unteren Lagen (0 bis 2) in der Salzwiese dem Morphotypen *S. stricta* entspricht (zwischen 75-87,5 % $n \geq 85$ Pflanzen). Die restlichen Pflanzen zeigen die Morphologie von *S. procumbens* (zwischen 7,5-32,5 %, $n \geq 15$ Pflanzen) oder lassen sich keinem der beiden Morphotypen zuordnen (5-17,5 %, $n \geq 10$ Pflanzen). Auffällig ist, dass in Lage 3 die Morphologie nicht mehr so stark erhalten bleibt.

Tab. 3.6: Ergebnisse der morphologischen Bestimmungen von *S. stricta*. Es wurden alle Individuen aller Plots und Replikate bestimmt, Darstellung beider Replikate gruppiert, Anteil der bestimmten Individuen in Prozent. Stichprobenumfang in Klammern.

Verpflanzt nach	Zuordnung in %		
	<i>S. stricta</i>	<i>S. procumbens</i>	unklar
B→A (281)	85 (239)	10 (28)	5 (14)
B→B (274)	75 (206)	12 (33)	12,5 (34)
B→C (199)	87,5 (174)	7,5 (15)	5 (10)
B→D (170)	50 (85)	32,5 (55)	17,5 (30)

Um die auf die verschiedenen Plots wirkende Selektion zu vergleichen, sind in Tabelle 3.7 die verschiedenen Selektionskoeffizienten und Mortalitätsfaktoren sowie die sich daraus

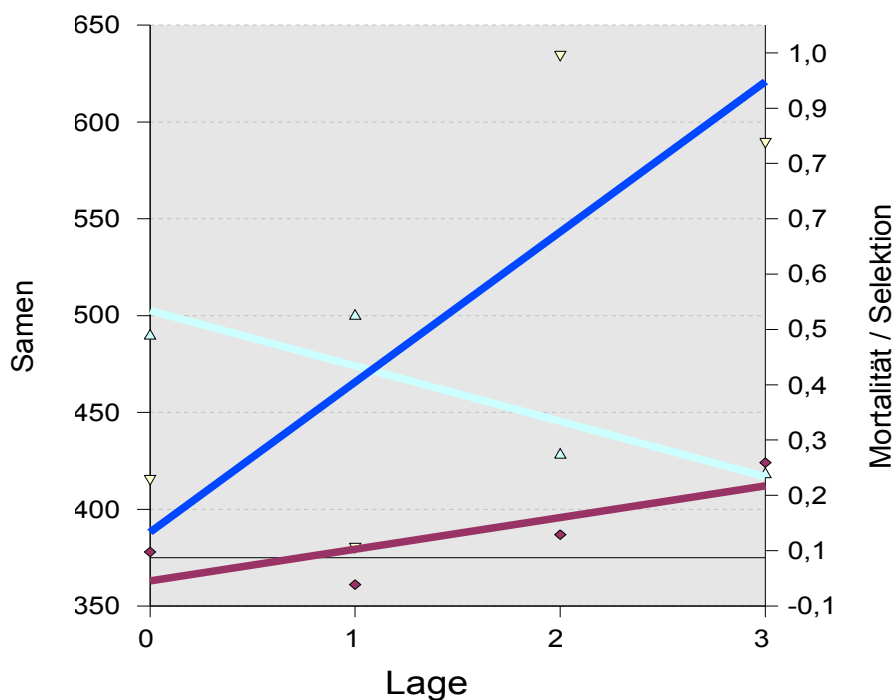


Abb. 3.19: Darstellung der berechneten Mortalität (violett), Selektion (türkis) und der Samenzahl (blau) von *S. stricta* in Abhängigkeit zur Lage in der Salzwiese. Abszisse: Lage, Ordinate: Samen, Mortalität und Selektion. Aufgetragen sind Regressionsgeraden (Samenzahl $r^2=0,92$, Mortalität $r^2=0,75$, Selektion $r^2=0,89$)

ergebenden Werte der Samenzahl für *S. stricta* dargestellt. Weiter sind die Zusammenhänge auch graphisch dargestellt (Abb.3.19). Es zeigt sich, dass die Mortalität in der untersten Lage am geringsten und in der obersten Lage am höchsten ist. Der negative Wert der Mortalität am Heimstandort resultiert daraus, dass hierbei die Zahl an Pflanzen in einem Plot teils gleich blieb, in anderen durch neu gekeimte Individuen aber zunahm. Die Selektion ist in der untersten und höchsten Lage am stärksten, wobei sich die Replikate doch stark voneinander unterscheiden. Vor allem in Lage 2 divergieren sie zu genau entgegengesetzten Aussagen.

Tab. 3.7: Mortalitätsfaktoren und Selektionskoeffizienten für *S. stricta* in den verschiedenen Lagen. Die Berechnung von Mortalitätsfaktor und Selektionskoeffizient ist in Kap. 3.2 dargestellt.

Lage	Mort. Repl-I	Mort. Repl-II	Ø aus I+II	Samen Repl-I	Samen Repl-II	Ø aus I+II	Sel + Mort-I	Sel + Mort-II	Ø aus I+II
A	0,055	0,040	0,048	386	443	414,5	0,66	0,60	0,63
B	-0,031	0,009	-0,011	390	370	380	0,62	0,34	0,48
C	0,3	-0,143	0,079	328	939	633,5	0,78	0	0,39
D	0,259	0,159	0,209	598	580	589	0,58	0,54	0,56

Bezüglich der Morphologie kann für die beiden Vertreter der tetraploiden Artengruppe abschließend folgendes zusammengefasst werden: die Morphologie bleibt zum überwiegenden Teil erhalten, obwohl bei transplantierten Pflanzen eine reduzierte Verzweigung und kürzere Infloreszenzen aufweisen. D. h. sie zeigen durchaus modifikatorische Plastizität in anderen Lagen der Salzwiese; die Hauptunterscheidungsmerkmale ändern sich aber in beiden Morphotypen proportional und bleiben dadurch qualitativ erhalten.

Diploide Artengruppe

3.2.3 *Salicornia europaea*

In Abbildung 3.20 ist ein Balkendiagramm mit den Mittelwerten der drei untersuchten Fitness-Parameter von *S. europaea* abgebildet. Die Replikate sind nebeneinander gestellt. Als Maß für die Wahrscheinlichkeit der Mittelwerte ist das Konfidenzintervall (95 %) angegeben. Die Werte der Trockenmasse wurden wegen der Übersichtlichkeit mit dem Faktor 50 multipliziert.

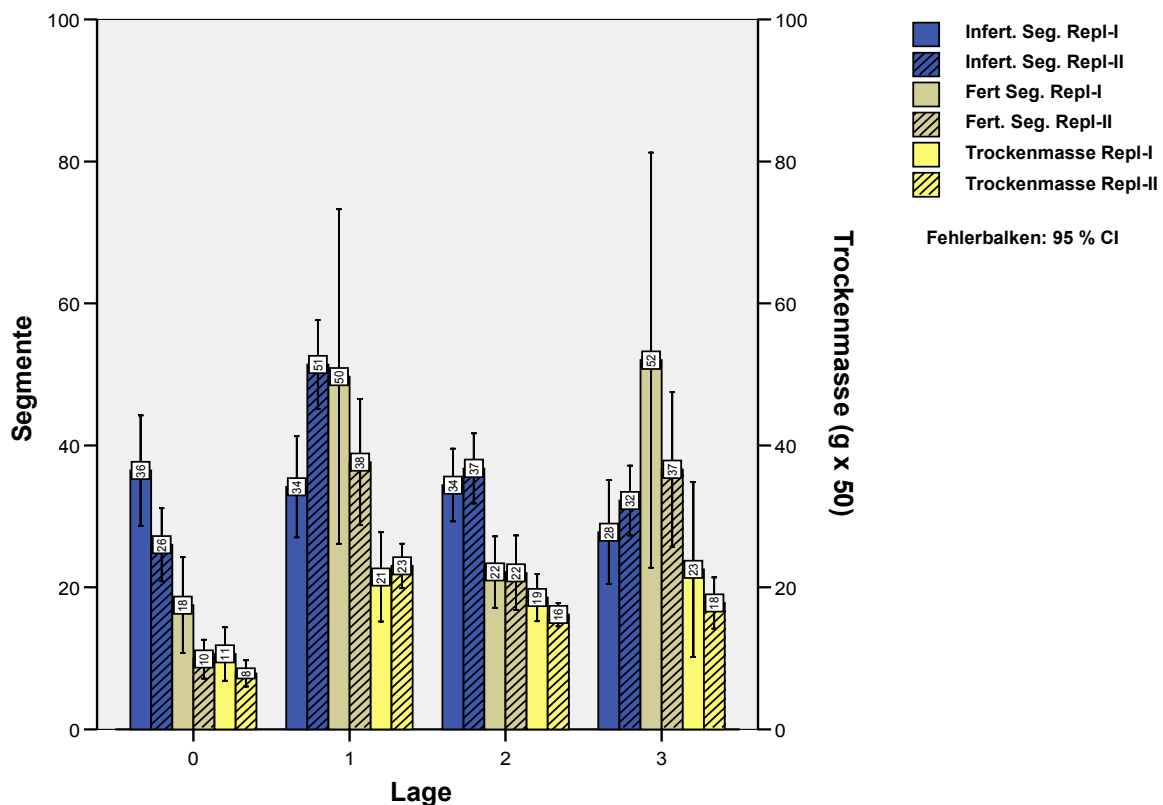


Abb. 3.20 Balkendiagramm mit Mittelwerten der drei Fitnesswerte: infertile Segmente (InFert=blau), fertile Segmente (FertSeg=kaki), Trockenmasse (gelb) von *S. europaea*. Replikate nebeneinander (Repl I gestrichelt), linke Ordinate Segmentzahl, rechte Ordinate Trockenmasse in Gramm x50, Abszisse: Lage in der Salzwiese (2=Heimstandort). Fehlerbalken entspricht 95 % Konfidenzintervall. Zahlen in den Kästen Mittelwerte.

Bei den Parametern „fertile Segmente“ und „Trockenmasse“ zeigt sich, sowohl in der Lage oberhalb als auch unterhalb des Heimatstandortes eine Zunahme der Segmentzahl bzw. des Gewichts. In Lage 0 ist bei beiden eine Abnahme zu beobachten. Bei den infertilen Segmenten zeigt sich in Lage 1 eine Steigerung. In Lage 0 gleichen die Werte denen in Lage 2, und in Lage 3 sind sie geringer (siehe auch Tab. 3.8).

Da die absolute Samenzahl als wichtigstes Fitnessmerkmal eingestuft wird, ist in Abbildung 3.21 gesondert ein Box-Plot mit den verschiedenen Samenzahlen nach Bereinigung auf

Taxonomie in Abhängigkeit der Lage in der Salzwiese dargestellt. Es zeigt sich ein signifikanter Rückgang von Lage 2 nach 0 und ein signifikanter Zuwachs von Lage 2 nach Lage 1 und 3 (siehe Abb. 3.21 & Tab. 3.8).

Beim Test der Replikate gegeneinander sind, bis auf Replikate I 1 und II 1 bei den Werten der infertilen Segmente, alle Paare vergleichbar (nicht vergleichbares Paar in Tab. 3.8 mit Stern * markiert). Bezüglich der Trockenmasse zeigt sich ein ähnliches Bild. In Lage 0 nimmt das Gewicht signifikant ab, in den Lagen 1 und 3 nimmt es dagegen zu (von Lage 2 nach 1 signifikant).

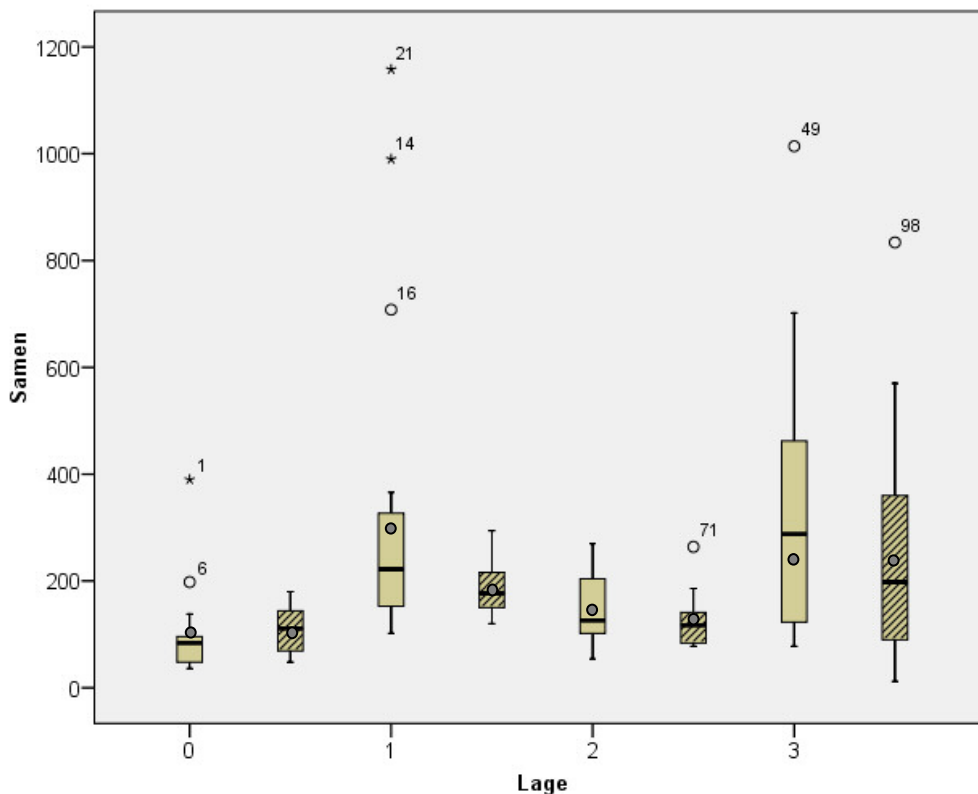


Abb. 3.21: Box-Whisker-Plot der absoluten Samenzahlen beider Replikate von *S. europaea* nach Korrektur auf Taxonomie (Repl-I ohne, Repl-II gemustert). Ordinate: Samenzahl, Abszisse: Lage in der Salzwiese. Die Boxen bestehen aus einem Balken (Median) mit 25 % der Daten (Quartile) über und 25 % unter diesem. Die 95 % Konfidenzintervalle haben eine ähnliche Spanne wie die Boxen selbst (nicht dargestellt). Die Linien an den Boxen sind jeweils die letzten 25 % der Daten. Daten mit Punkten sind zusätzlich den 1,5-fachen, Sterne den 3-fachen Interquartilabstand entfernt. Graue Kreise entsprechen dem Mittelwert.

Bei den infertilen Segmenten ist wie bei den anderen Werten eine signifikante Zunahme von Lage 2 nach Lage 1, aber eine signifikante Abnahme nach Lage 3 zu beobachten.

Die Qualität der Daten zeigt das folgende Bild: von 36 Vergleichen zeigen 16 keine Signifikanzen, sieben Vergleiche sind in allen Tests signifikant und bei zweien nur der MW und bei vier nur der L-Test. Problematisch bei der Statistik ist sicherlich der teils sehr geringe Stichprobenumfang.

Tab. 3.8: Mittelwert von infertilen, fertilen Segmenten und Trockenmasse von *S. europaea* sowie paarweiser Vergleich zwischen Treatments (beide Replikate dargestellt) von *S. europaea* die Signifikanzen ($p < 0,05$) aufweisen. In Klammern sind die Ergebnisse der Post-Hoc-Tests bei signifikantem Ergebnis der ANOVA (T=Tukey, L=LSD; bei Varianzungleichheit Ta=Tamhane-T2, DT3=Dunnett-T3) sowie des nichtparametrischen paarweisen M-W-U-Tests (MW) dargestellt. Abgesetzter Teil paarweiser Vergleich unterschiedlicher Lagen in der Salzwiese.

		Infertile Seg.		Samen		Trockenmasse	
C→A		35 (21)		107 (21)		0,212 (21)	
C→B		43* (23)		269 (23)		0,436 (23)	
C→C		39 (26)		138 (26)		0,342 (26)	
C→D		33 (41)		300 (41)		0,492 (41)	
		Repl I	Repl II	Repl I	Repl II	Repl I	Repl II
Paarweiser Vergleich der Lagen				C→A (MW)		C→A (MW)	C→A (T/L/Ta/DT3/MW)
		C→B (L)		C→B (L/MW)			C→B (L/MW)
		C→D (T/L/Ta/DT3/MW)		C→D (L)			
		A↔B (T/L/Ta/DT3/MW)		A↔B (T/L/MW)	A↔B (L/DT3/MW)	A↔B (L/Ta/DT3/MW)	A↔B (T/L/Ta/DT3/MW)
				A↔D (T/L/MW)	A↔D (L)	A↔D (T/L)	A↔D (T/L/MW)
		B↔D (T/L/Ta/DT3/MW)			B↔D (L)		

Bezüglich der Phänologie fangen ca. 45 Tagen (Ende Juli) nach dem Transplantieren, alle Individuen an zu blühen. Der weitere Blühverlauf gleicht sich bei allen Individuen aller Lagen und nach 129 Tagen haben alle Pflanzen die Blüte abgeschlossen. Über das Fruchten kann keine Aussage getroffen werden, denn wann bei den diploiden Vertretern die Samenreife erreicht ist, kann eindeutig nur durch eine destruktive Analyse der

Tab. 3.9: Ergebnisse der morphologischen Bestimmungen von *S. europaea*. Es wurden alle Individuen aller Plots und Replikate bestimmt, Darstellung beider Replikate gruppiert, Anteil der bestimmten Individuen in Prozent, Stichprobenumfang in Klammern.

Verpflanzt nach	Zuordnung in %		
	<i>S. europaea</i>	<i>S. ramosissima</i>	unklar
C→A (296)	47,5 (141)	10 (30)	42,5 (125)
C→B (162)	29,4 (48)	1 (16)	70,5 (96)
C→C (250)	25 (63)	12 (30)	62,5 (156)
C→D (104)	3,8 (4)	36,6 (38)	59,4 (62)

Blüten geprüft werden, worauf jedoch verzichtet wurde. Die Ergebnisse der Untersuchungen zur morphologischen Stabilität sind in Tabelle 3.9 dargestellt. Wie man deutlich erkennt ist eine Zuordnung kaum möglich.

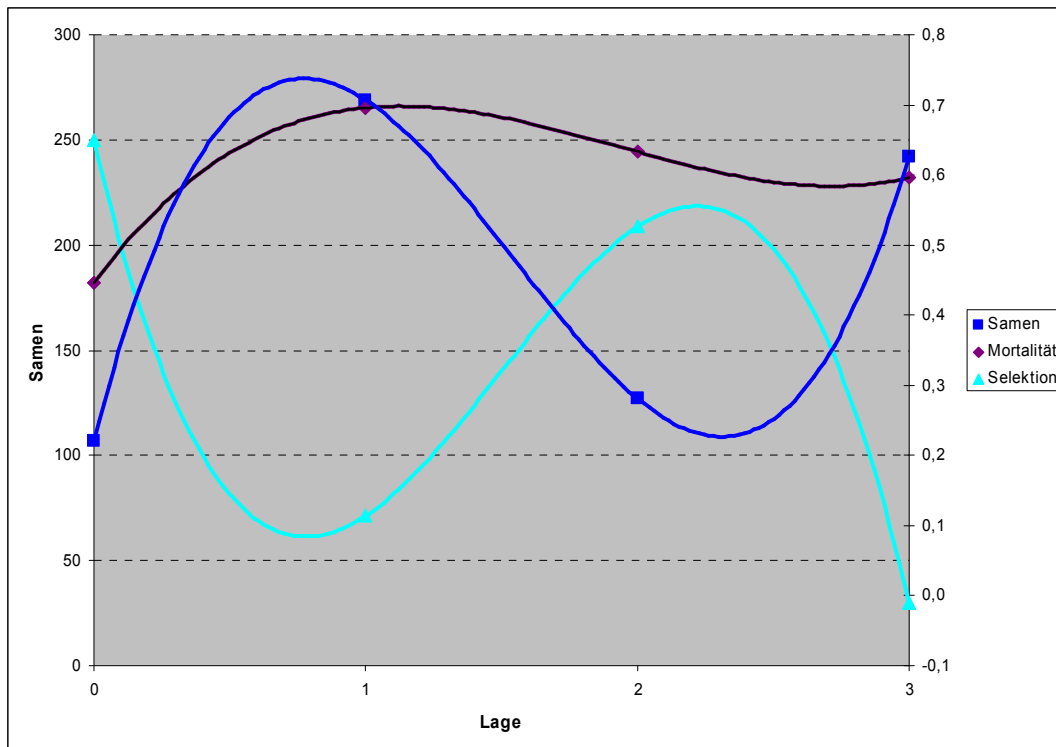


Abb. 3.22: Darstellung der berechneten Mortalität (violett), Selektion (türkis) und der Samenzahl (blau) von *S. europaea* in Abhängigkeit der Lage in der Salzwiese. Abszisse: Lage, Ordinate: Samen, Mortalität und Selektion. Aufgetragen sind polynomische Näherungen 3. Ordnung (Samenzahl $r^2=1$, Mortalität $r^2=1$, Selektion $r^2=1$).

Generell kann aus eigenen vorangegangenen Beobachtungen angenommen werden, dass in jedem Plot ungefähr der gleiche Prozentsatz an „Fremdividuen“ vorhanden ist. Nach dem Transplantieren zeigt sich, dass die Häufigkeiten der Morphotypen stark schwanken.

Tab. 3.10: Mortalitätsfaktoren und Selektionskoeffizienten für *S. europaea* in den verschiedenen Lagen. Die Berechnung von Mortalitätsfaktor und Selektionskoeffizient ist in Kap. 3.2 dargestellt.

Lage	Mort. Repl-I	Mort. Repl-II	Ø aus I+II	Samen Repl-I	Samen Repl-II	Ø aus I+II	Sel + Mort-I	Sel + Mort-II	Ø aus I+II
A	0,451	0,44	0,446	105	109	107	0,66	0,639	0,65
B	0,937	0,454	0,696	351	187	269	0,869	0,398	0,634
C	0,6	0,667	0,633	149	127	139	0,649	0,75	0,67
D	0,892	0,3	0,596	358	193	300	0,772	0	0,386

Um die auf die Pflanzen in den verschiedenen Plots wirkende Selektion zu vergleichen sind in Tabelle 3.10 die verschiedenen Selektionskoeffizienten und Mortalitätsfaktoren sowie die sich daraus ergebenden Werte der Samenzahl für *S. europaea* tabellarisch und in Abbildung 3.22 graphisch dargestellt. Die Betrachtung der Samenzahl (Abb.3.22) zeigt für Lage 1 und 3 die höchsten Zahlen. Bei der Mortalität zeigt sich derselbe Trend, aber nicht ganz so deutlich. Die Selektion zeigt dabei das gleiche Bild, aber invers. Sie ist am Heimstandort (Lage 2) und der untersten Lage am höchsten.

3.2.4 *Salicornia ramosissima*

In Abbildung 3.23 ist ein Balkendiagramm mit den Mittelwerten der drei untersuchten Fitness-Parameter von *S. ramosissima* abgebildet. Die Replikate sind nebeneinander gestellt. Als Maß für die Wahrscheinlichkeit der Mittelwerte ist das Konfidenzintervall (95 %) angegeben. Die Werte der Trockenmasse wurden wegen der Übersichtlichkeit mit 50 multipliziert.

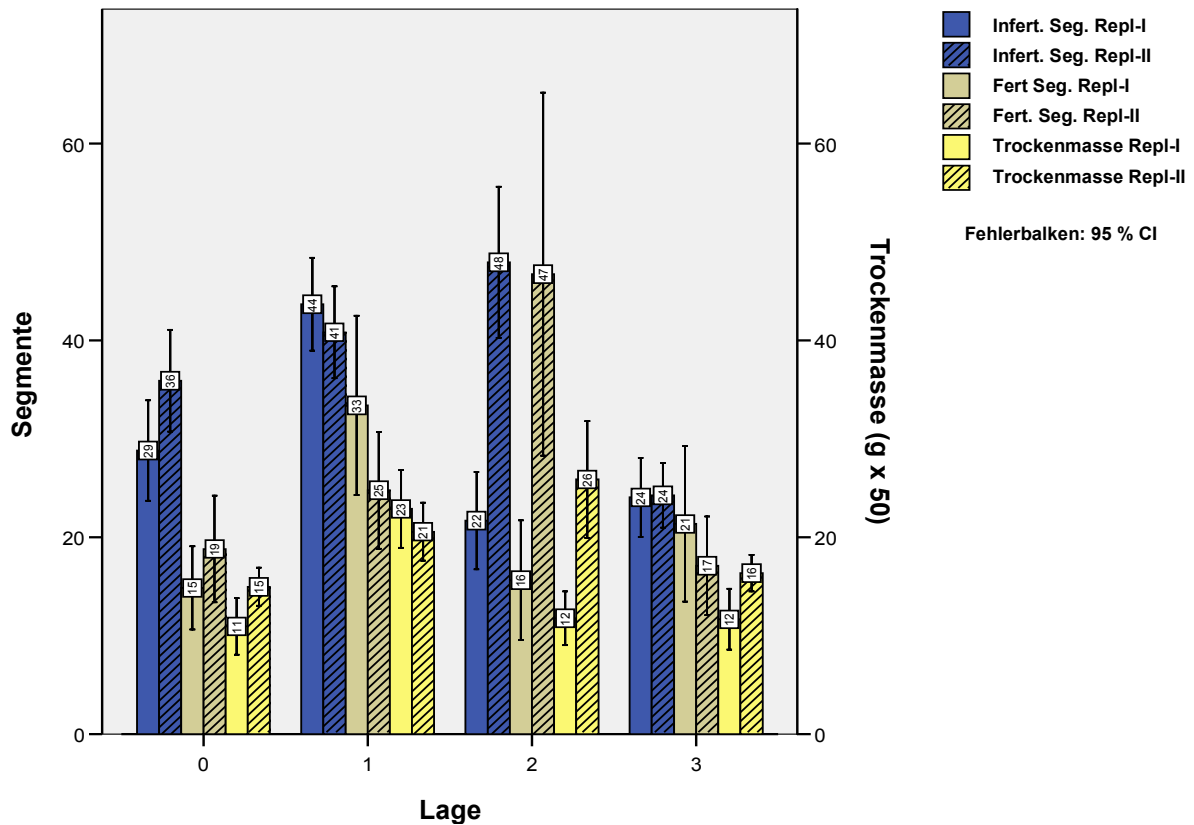


Abb. 3.23 Balkendiagramm mit Mittelwerten der drei Fitnesswerte: infertile Segmente (InFert=blau), fertile Segmente (FertSeg=kaki), Trockenmasse (gelb) von *S. ramosissima*. Replikate nebeneinander (Repl I gestrichelt), linke Ordinate Segmentzahl, rechte Ordinate Trockenmasse in Gramm x50, Abszisse: Lage in der Salzwiese (3=Heimstandort). Fehlerbalken entspricht 95 % Konfidenzintervall. Zahlen in den Kästen Mittelwerte.

In Abbildung 3.24 ist gesondert ein Box-Plot mit den verschiedenen Samenzahlen nach Bereinigung auf Taxonomie in Abhängigkeit der Lage in der Salzwiese dargestellt. Die Datenlage ist hier nicht eindeutig. Der Wechsel von Lage 3 in Lage 2 führt in den beiden Replikaten, die nicht vergleichbar sind, zu entgegengesetzten Ergebnissen (siehe Abb. 3.24 & Tab. 3.2.10). Wenn man den Mittelwert aller Individuen (also ohne taxonomische Bereinigung) bildet, zeigt sich dasselbe Bild zwischen den beiden Replikaten.

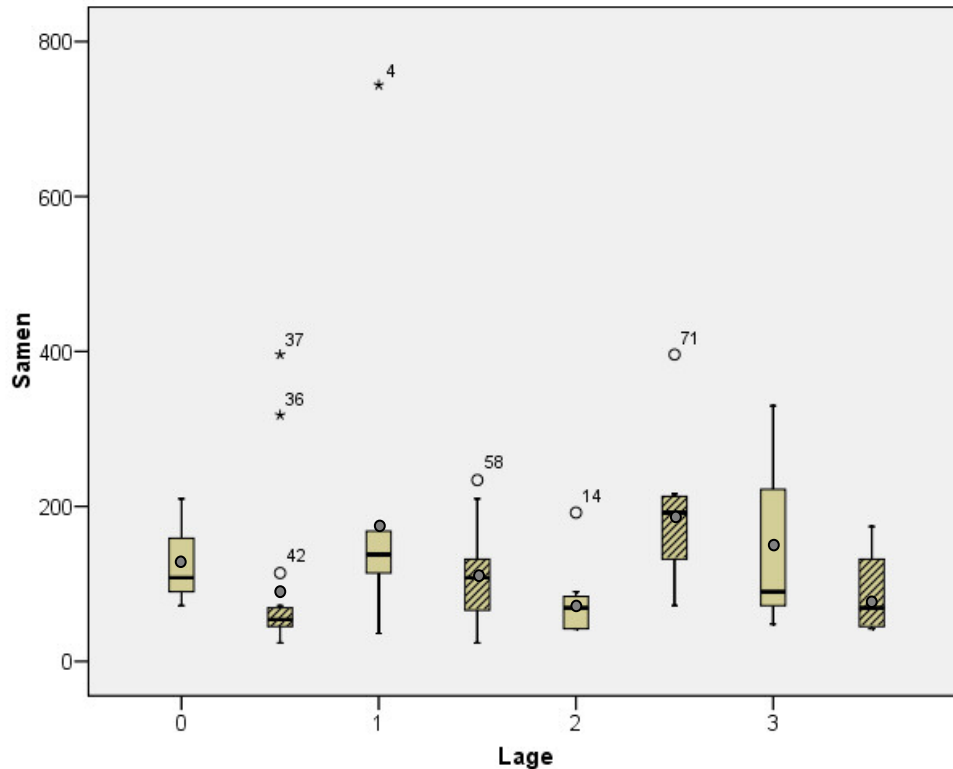


Abb. 3.24: Box-Whisker-Plot der absoluten Samenzahlen beider Replikate für *S. ramosissima* nach Korrektur auf Taxonomie (Repl-I ohne, Repl-II gemustert). Ordinate: Samenzahl, Abszisse: Lage in der Salzwiese. Die Boxen bestehen aus einem Balken (Median) mit 25 % der Daten (Quartile) über und 25 % unter diesem. Die 95 % Konfidenzintervalle haben, bis auf Repl-I 0+II 0 und Repl-I 1+II 1, eine ähnliche Spanne wie die Boxen selbst (nicht dargestellt). Die Linien an den Boxen sind jeweils die letzten 25 % der Daten. Daten mit Punkten sind den 1,5-fachen, Sterne * den 3-fachen Interquartilabstand entfernt. Graue Kreise entsprechen dem Mittelwert.

Eindeutig sind die Ergebnisse nur bei den infertilen Segmenten. Hier zeigt sich in beiden Replikaten eine Steigerung der Anzahl mit tieferer Lage in der Salzwiese. Beim Test der Replikate gegeneinander sind, bis auf Replikat I 1 und II 1 bei den Werten der Trockenmasse und die Replikate I 2 und II 2 bei allen drei Parametern die Replikate vergleichbar (nicht vergleichbares Paar in Tab. 3.11 mit Stern * markiert)

Über die Qualität der Daten lässt sich folgendes sagen: von 36 Vergleichen zeigen 22 keine Signifikanzen, zwei Vergleiche sind in allen Tests signifikant und bei sieben nur der MW und bei vier nur der L-Test. Problematisch bei der Statistik ist sicherlich der teils sehr geringe Stichprobenumfang.

Bezüglich der Phänologie zeigt sich ca. 45 Tage nach dem Transplantieren (Ende Juli), dass unabhängig von der Lage alle Individuen zu blühen beginnen. Der weitere Blühverlauf gleicht sich bei allen Individuen aller Lagen und nach 129 Tagen zum Ende des Experimentes haben alle Pflanzen die Blüte abgeschlossen. Bezüglich des Fruchtens kann

auch hier keine Aussage getroffen werden, denn wann bei den diploiden Vertretern die Samenreife erreicht ist kann eindeutig nur durch eine destruktive Analyse der Blüten geprüft werden. Auf diese Vorgehensweise wurde jedoch wegen der weiteren Auswertungen verzichtet.

Tab. 3.11: Mittelwert von infertilen, fertilen Segmenten und Trockenmasse von *S. ramosissima* sowie paarweiser Vergleich zwischen Treatments (beide Replikate dargestellt) von *S. ramosissima*, die Signifikanzen ($p < 0,05$) aufweisen. In Klammern sind die Ergebnisse der Post-Hoc-Tests bei signifikantem Ergebnis der ANOVA (T=Tukey, L=LSD; bei Varianzungleichheit Ta=Tamhane-T2, DT3=Dunnnett-T3) sowie des nichtparametrischen paarweisen M-W-U-Tests (MW) dargestellt. Abgesetzter Teil= Unterschiede zwischen Lagen

		Infertile Seg.		Samen		Trockenmasse	
D→A		33 (18)		113 (18)		0,372 (18)	
D→B		41 (32)		149 (32)		0,445* (32)	
D→C		32* (17)		134* (17)		0,334* (17)	
D→D		25 (13)		119 (13)		0,357 (13)	
		Repl I	Repl II	Repl I	Repl II	Repl I	Repl II
Paarweiser Vergleich der Lagen							
		D→B (T/L/Ta/DT3/MW)					
			D→C (L/MW)	D→C (L)		D→C (MW)	D→C (MW)
					A↔B (MW)		
		A↔C (MW)	A↔C (MW)		A↔C (T/MW)		
		B↔C (T/L/Ta/DT3/MW)		B↔C (MW)	B↔C (T)	B↔C (T/L/MW)	B↔C (MW)

Die Ergebnisse der Untersuchungen zur morphologischen Stabilität sind in Tabelle 3.12 dargestellt.

Tab. 3.12: Ergebnisse der morphologischen Bestimmungen von *S. ramosissima*. Es wurden alle Individuen aller Plots und Replikate bestimmt (Darstellung beider Replikate gruppiert. Stichprobenumfang in Klammern; Stern = Replikate dieser Lage nicht vergleichbar).

Verpflanzt Nach	Zuordnung in %		
	<i>S. ramosissima</i>	<i>S. europaea</i>	unklar
D→A (80)	12,5 (10)	57,5 (46)	30 (24)
D→B (100)	36 (36)	59 (59)	5 (5)
D→C (39)	21,6 (8)	45 (18)	33,3 (13)
D→D (60)	26,6 (16)	51,6 (31)	21,6 (13)

Wie man erkennt ist eine Bestimmung kaum möglich. Generell kann aus eigenen vorangegangenen Beobachtungen angenommen werden, dass in jedem Plot ungefähr der gleiche Prozentsatz an „Fremdindividuen“ vorhanden ist. Nach dem Transplantieren schwanken die Verhältnisse der Morphotypen teils stark.

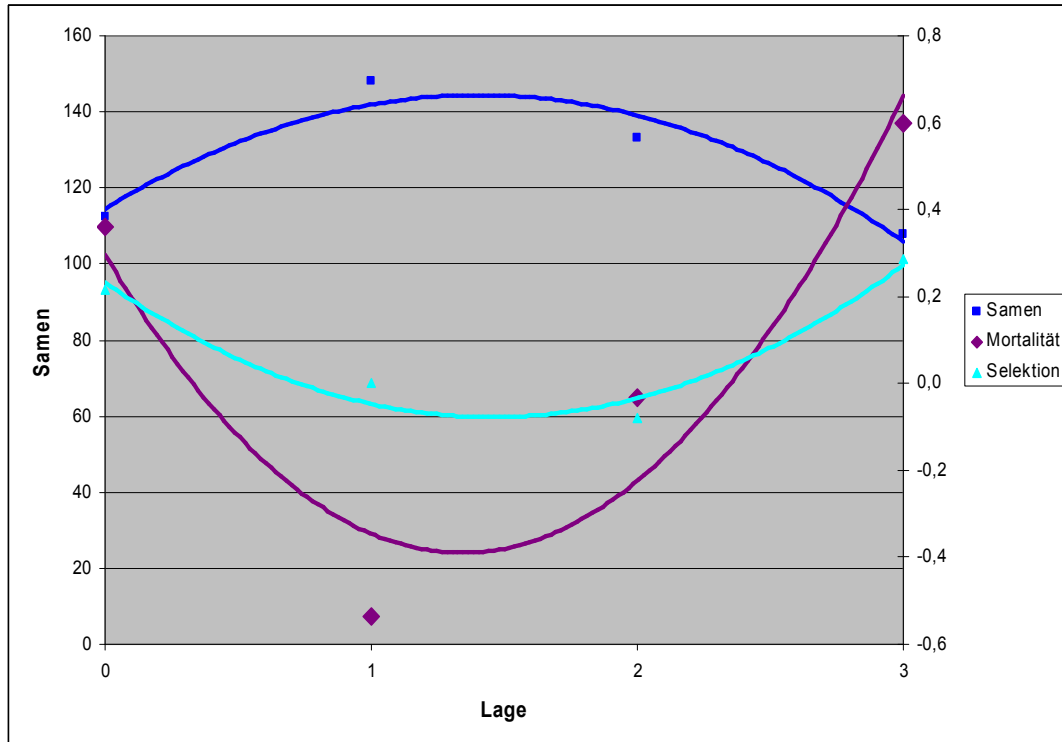


Abb. 3.25: Darstellung der berechneten Mortalität (violett), Selektion (türkis) und der Samenzahl (blau) von *S. ramosissima* in Abhängigkeit der Lage in der Salzwiese. Abszisse: Lage, Ordinate: Samen, Mortalität und Selektion. Aufgetragen sind polynomische Näherungen 2. Ordnung (Samenzahl $r^2=0,92$, Mortalität $r^2=0,89$, Selektion $r^2=0,95$)

Um die auf die Pflanzen in den verschiedenen Plots wirkende Selektion zu vergleichen sind in Tabelle 3.13 die verschiedenen Selektionskoeffizienten und Mortalitätsfaktoren sowie die sich daraus ergebenden Werte der Samenzahl für *S. ramosissima* dargestellt. Weiter sind die Zusammenhänge auch graphisch dargestellt (Abb.3.25).

Tab. 3.13: Mortalitätsfaktoren und Selektionskoeffizienten für *S. ramosissima* in den verschiedenen Lagen. Die Berechnung von Mortalitätsfaktor und Selektionskoeffizient ist in Kap. 3.2 dargestellt.

Lage	Mort. Repl-I	Mort. Repl-II	Ø aus I+II	Samen Repl-I	Samen Repl-II	Ø aus I+II	Sel + Mort-I	Sel + Mort-II	Ø aus I+II
A	0,600	0,118	0,359	130	95	112,5	0,894	0,829	0,861
B	-1,617	0,543	-0,537	187	109	148	0	0,899	0,45
C	-0,067	0,000	-0,033	75	192	133,5	0,837	0,608	0,722
D	0,432	0,627	0,597	148	69	108,5	0,87	0,948	0,908

Die Betrachtung der Samenzahl (Abb.3.25) zeigt für Lage 0 und 3 die niedrigsten Werte und ein Optimum zwischen Lage 1 und 2. Dies deckt sich sowohl mit der beobachteten Mortalität als auch der Selektion. Hier zeigen sich auch die höchsten Werte in den Lagen 0 und 3.

Bezüglich der Morphologie kann für die beiden Vertreter der diploiden Artengruppe abschließend folgendes zusammengefasst werden: die Morphologie bleibt in keinsten Weise erhalten. In gewisserweise reagieren die Pflanzen zwar plastisch, d.h., sie zeigen durchaus modifikatorische Plastizität in anderen Lagen der Salzwiese. Die Zuordnung ist bereits am Heimatstandort nicht im nötigen Umfang möglich und diese Verhältnisse ändern sich auch nach dem Transplantieren nicht.

3.3 Reproduktionsbiologische Untersuchungen

3.3.1 Blütenmorphologische Beobachtungen

Die Ergebnisse der blütenmorphologischen Beobachtungen wurden in tabellarischer Form aufgearbeitet (Tab. 3.14). Eingeflossen sind die Ergebnisse der Untersuchungen zur Morphologie und Funktion der Staubblätter, des Fruchtknotens und der Lage des Embryos. Weiter werden die Ergebnisse der Beobachtungen zur Phänologie sowie zur Schwimmfähigkeit von reifen Antheren und Pollenkörner aufgeführt.

3.3.2 Eintütungsexperiment

Anhand der Präparation von Samen aus den abgebundenen Infloreszenzen konnte der Prozentsatz an Samenansatz berechnet werden. Bei den tetraploiden Arten zeigte sich bei beiden Arten im Mittel mit ca. 85% ein etwas geringerer Samenansatz als bei den diploiden Vertretern mit über 90% Samenansatz. Je Taxon wurden dabei mind. 250 eingetütete Blüten von jeweils mind. vier verschiedenen Individuen ausgezählt.

Leider zeigte von den zehn durchgeführten Kreuzungen keine ein Ergebnis in Form von Samenansatz. In allen Fällen begannen die Blüten bereits nach wenigen Tagen abzusterben. Wahrscheinlich führte die mechanische Manipulation zum Absterben der Blüten.

Tab. 3.14: Zusammenfassung der blütenmorphologischen Beobachtungen

	Diploide Arten		Tetraploide Arten	
	<i>S. europaea</i>	<i>S. ramosissima</i>	<i>S. procumbens</i>	<i>S. stricta</i>
Brakteen	können bei gestauchten Segmenten (besonders endständige) die Blütenöffnung verdecken & dadurch ein Herausstrecken der Antheren verhindern		Blütenöffnung fast nie bedeckend (selten bei Seitenblüten endständiger Segmente)	
Tepalen	ledrig, fest, besonders im trockenen Zustand zäh & kräftig		fleischiger, weicher, im trockenen Zustand relativ dünn	
Filament	sehr häufig U-förmig gebogen, dadurch Anthere auf Narbe gerichtet und Erschweren des Verlassens der Blütenhöhle		gerade oder nur selten leicht gebogen, Antheren parallel zur Narbe, keine Behinderung der Antheren beim Verlassen der Blütenhöhle	
Anthere(n)	nur eine, adaxiale Anthere, diese mit 2 Theken, verlässt die Blütenhöhle häufig nicht; Öffnung in der Blütenhöhle, dabei direktes Einstäuben der Narbe mit eigenem Pollen, Schwimmfähigkeit der Antheren sehr gut		adaxiale Anthere verlässt Blütenhöhle vor der abaxialen, Antheren mit 2 Theken, öffnen sich häufig wenn sie durch die Blütenöffnung gedrückt werden oder Öffnung nach wenigen Minuten an der Luft, dabei Einstäuben der blüteneigenen Narbe (siehe Abb. 1.2 b); Schwimmfähigkeit der Antheren sehr gut	
Antherenanzahl	→ 1 Anthere (Zählung von 220 Blüten von 6 Individuen)	→ 1 Anthere (Zählung von 350 Blüten von 8 Individuen)	→ 2 Antheren (Zählung von 200 Blüten von 6 Individuen)	→ 2 Antheren (Zählung von 200 Blüten von 6 Individuen)
Pollenkörner	Pollenkörner psilat, periporat und keinem Anulus um die Poren; tendenziell keine Schwimmfähigkeit; Haftung an Arbeitsgerät (Pinzetten, Objektträger etc.) als auch Aneinander sehr gut; Windverbreitung unklar, Pollenmaße und Anzahl an Pollen je Anthere siehe Tabelle 3.15			
Anthere(n) und Narbe	persistieren im Feld nicht länger als 24h, bei allen Pflanzen die im Gezeitenbereich stehen eher 12h, da an den Infloreszenzen aufsteigendes Wasser stark an Antheren zieht und diese abreißen kann			
Griffel und Narbe	Griffel kurz, Narbe dreilappig & stark papillös (Abb. 1.2 b), persistieren teils mehrere Tage, Rezeptivität jedoch auf unter 24h geschätzt			
Fruchtknoten	enthält einen hufeisenförmigen Embryo, der von einer dünnen Testa mit unterschiedlich starker Behaarung umgeben ist			
Phänologie	ca. 2 Wochen nach den tetraploiden Arten, selten protogyn, Blühdauer bis zu 7 Wochen		Anfang 4-5 Monate nach Keimung, Blüten schwach protogyn, Blühdauer bis zu 8 Wochen	

3.3.3 Pollenvitalität

Als Ergebnis der Untersuchungen zur Vitalität von *Salicornia*-Pollen zeichnet sich trotz der geringen Stichprobengröße ein klares Bild ab. Pollen bleibt im Salzwasser wesentlich länger lebensfähig als an der Luft (Abb. 3.26, obere vier Linien).

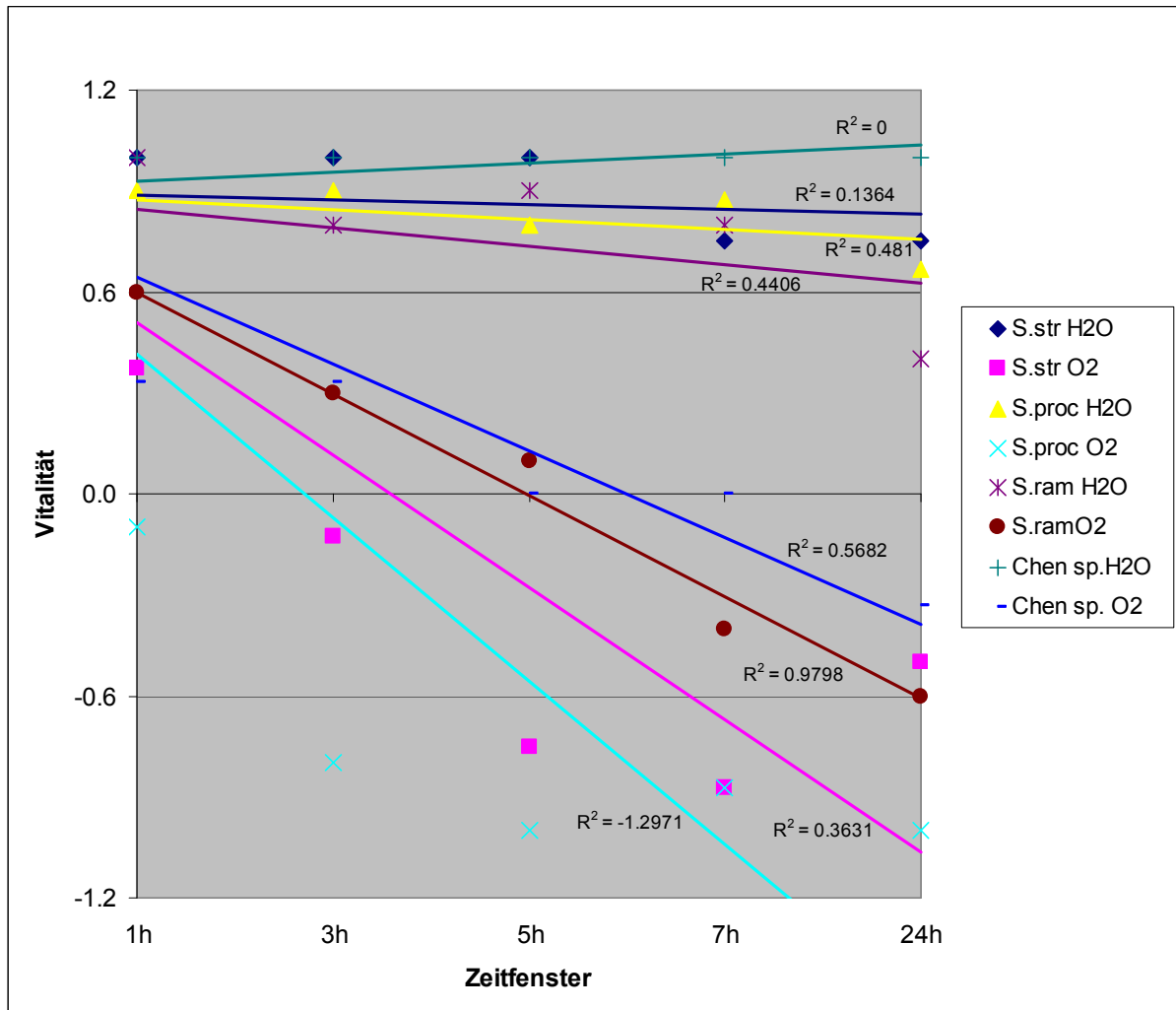


Abb. 3.26: Ergebnisse der Untersuchungen zur Pollenvitalität. Es wurde frisch extrahierter Pollen reifer Antheren verwendet. Auf der X-Achse sind die verschiedenen Zeiten, die die Pollen im jeweiligen Medium verbrachten, aufgetragen. Besonders hervorzuheben ist der Zeitsprung zwischen 7h und 24h. Die Y-Achse zeigt die durchschnittliche Vitalität über alle Pollen einer Anthere gemittelt (subjektiv), 95 % Pollen lebend = 1, 50 % lebend = 0, 0 % lebend = -1. Zum Zeitpunkt 0h Pollenvitalität. Neben den Geraden ist das Bestimmtheitsmaß dargestellt. S. str. = *S. stricta*, S. proc. = *S. procumbens*, S. ram. = *S. ramosissima*, Chen. Sp. = *Chenopodium album*, H₂O = Meerwasser, O₂ = Luft

Dies gilt überraschenderweise auch für die in hohem Masse windbestäubte Vergleichsart *Chenopodium album*. Nach ca. vier Stunden an der Luft ist die Hälfte der Pollenkörner nicht mehr vital. Besonders erwähnt werden soll der Zeitsprung zwischen dem vorletzten und

letzten Messpunkt (7h und 24h) der sehr viel größer ist als die Zeitspannen davor. Bei der Kalkulation ohne den letzten Messpunkt werden die unteren vier Geraden deutlich steiler, d.h. der Effekt ist noch stärker als mit dem letzten Zeitfenster. Zum Zeitpunkt 0h zeigte sich, dass nicht alle Pollenkörner einer Anthere vital sind. Da keine Werte zwischen 0h und einer Stunde aufgenommen wurden, wurde festgelegt, dass alle Geraden zum Zeitpunkt Null einen Vitalitätswert von 0,95 haben. Dies führte bei *Chenopodium album* in Wasser zu einer Steigung größer Null, da bei allen Zeitpunkten nach Beginn der Messungen eine Vitalität von 100% (=1) festgestellt wurde.

3.3.4 Pollen/Ovule-Verhältnis

Pollenwerte wurden durch das Zählen aller Pollenkörner einer Anthere oder durch Abschätzen gewonnen. Da bei *Salicornia* jede Blüte nur eine Samenanlage hat, entspricht bei den diploiden Taxa die Pollenzahl direkt dem P/O-Wert. Bei den tetraploiden Taxa mit ihren zwei Antheren ergibt sich der Wert aus der Verdopplung der Pollenzahl einer Anthere. In Tabelle 3.15 sind sowohl die Ergebnisse der Zählungen als auch der Vermessung von Pollen dargestellt. Eine ausführliche Tabelle aller Zählungen ist im Anhang A-5 aufgeführt.

Tab. 3.15: Ergebnisse der Zählungen und Vermessungen von Pollenkörnern der vier deutschen Taxa. Es wurden verschiedene Anzahlen an Pflanzen je Taxon untersucht. Die Messungen der Pollenkorndurchmesser beruhen auf Messungen bei nur einem Individuum (*S. procumbens* zwei Individuen.). Deutlich zu erkennen ist die hohe Variationsbreite, besonders bei *S. stricta*.

Ploidie	Individuen	Pollenkörner je Anthere ± Standardabweichung (n = Antheren)	Durchmesser (n = Pollen)
<i>S. procumbens</i>			
4n	7	604 ± 184,18 (n = 20)	29,0-32,3 µm (n= 30)
<i>S. stricta</i>			
4n	5	719 ± 28,28 (n = 17)	25,8-32,3µm (n=20)
<i>S. europaea</i>			
2n	2	252 ± 45,7 (n = 4)	~25,2 µm (n= 10)
<i>S. ramosissima</i>			
2n	7	228 ± 46,62 (n = 30)	~25,8-27,4 µm (n= 20)

4 Diskussion

4.1 Genetische Differenzierung

Die AFLP-Analyse von 89 *Salicornia*-Proben aus verschiedenen Regionen Mittel- und Westeuropas (Abb. 2.3-2.5) zeigt eine Trennung der diploiden und tetraploiden Artengruppen (Anhang A-2). Die diploide Artengruppe enthält die Taxa *S. europaea*, *S. ramosissima*, *S. pusilla* und *S. patula*, die tetraploide Artengruppe *S. stricta*, *S. procumbens* und *S. nitens*. Diese Zweiteilung nach Ploidiestufen bestätigt die bisherigen, auf Sequenzdaten aus dem Kern- und Plastidengenom beruhenden, molekularen Analysen (SMITH 1985, PAPINI et al. 2004, KADEREIT et al. 2006 + 2007, MURAKEÖZY et al. 2005 + 2007, KALIGARIC et al. 2008), die sowohl für den gesamten eurasiatischen Raum als auch für Nordamerika eine strikte Trennung der Ploidiestufen aufzeigen (KADEREIT et al. 2007). Dass dieses phylogenetische Signal auch in der vorliegenden AFLP-Analyse gefunden wurde, ist ein Beleg dafür, dass der Datensatz Signal enthält. Der Nachweis von nicht-zufälligem Signal innerhalb der AFLP-Daten ist wichtig und wird in den folgenden Absätzen genauer betrachtet werden.

Bei gemeinsamer (Anhang A-2) sowie getrennter (Abb. 3.1 = diploide und Abb. 3.2 = tetraploide Artengruppe) Analyse der AFLP-Daten gruppieren weder in der diploiden noch in der tetraploiden Artengruppe die Herkünfte einer Art zusammen. Zwingt man den durch Maximum Parsimony ermittelten Bäumen die „taxonomisch korrekte“ Topologie auf, bei der alle Arten monophyletisch sind, wird der ursprünglich 561 Schritte lange Baum der tetraploiden Artengruppe um 89 Schritte länger. Bei der diploiden Artengruppe verlängert sich der Baum von 680 auf 800 Schritte. Diese Ergebnisse lassen darauf schließen, dass die in die Analyse eingeschlossenen Taxa polyphyletisch sind. Auch in den auf Sequenzdaten beruhenden Phylogenien (KADEREIT et al. 2006 + 2007, MURAKEÖZY et al. 2005 + 2007, KALIGARIC et al. 2008) sind die Arten nicht monophyletisch. Zumindest für die tetraploide Artengruppe ist dieses Ergebnis überraschend, denn *S. stricta* und *S. procumbens* lassen sich in den meisten Fällen morphologisch gut unterscheiden und sowohl im Feld wie auch als Herbarmaterial relativ gut ansprechen (Unterscheidungsmerkmale siehe Kapitel 2.5). Innerhalb der diploiden Artengruppe ist die Bestimmung von *S. europaea* und *S. ramosissima* schwieriger, weil morphologische Merkmale häufig nicht eindeutig sind (siehe Kapitel 2.5). Die ebenfalls in die diploide Artengruppe gehörende *S. pusilla* lässt sich hingegen aufgrund ihrer einblütigen Zymen morphologisch problemlos ansprechen. An Nachzuchten von *S. pusilla* im Gewächshaus zeigte sich, dass die Einblütigkeit ein beständiges und daher vermutlich genetisch fixiertes Merkmal darstellt (eigene Beobachtungen). Dennoch ist auch diese morphologisch eindeutige Art weder in den auf Sequenzdaten basierenden Analysen (MURAKEÖZY et al. 2007), noch in den

Fragmentanalysen monophyletisch (Abb. 3.1). Damit liegt nahe, dass das Merkmal der einblütigen Zymen mehrfach parallel entstanden sein muss. Eine analoge Situation wurde für die in Südafrika beheimatete, ebenfalls einblütige Art *Salicornia uniflora* TOELKEN gefunden. Nach der molekularen Analyse von SLENZKA (2008) ist *S. uniflora* ebenfalls polyphyletisch. Da das Merkmal Einblütigkeit auch dort genetisch fixiert ist, handelt es sich vermutlich generell nicht um Standortsmodifikationen, sondern eher um eine häufiger auftretende Mutation, die mangels Genfluss (siehe Kap. 4.3,) erhalten bleibt.

Nachdem kein taxonomisches Signal innerhalb der beiden Artenkomplexe gefunden wurde, lag die Vermutung nahe, dass die Herkünfte nach ihrer geographischen Lage gruppieren würden. In der diploiden Artengruppe (Abb. 3.1) war dies nicht der Fall, und in der tetraploiden Artengruppe konnte nur ein leichter Trend zur geographischen Gliederung beobachtet werden (Abb. 3.2). Obwohl es innerhalb der tetraploiden Artengruppe einen großen Ast mit fast ausschließlich norddeutschen Akzessionen gibt, bilden Individuen einer Population, die entlang des Transekts in Hedwigenkoog gesammelt wurden (Kapitel 2.1.1), eine Polyphylye (Abb. 3.2). Selbiges findet man für die diploide Artengruppe, wo sich Individuen aus dem Transekt über den ganzen Baum verteilen (siehe Farbkodierung rechts in Abb.3.1 und 3.2). Am deutlichsten wird das fehlende (phylo)geographische Signal bei Individuen aus dem Inland, da diese trotz ihrer fast identischen Herkunft (Abb. 2.3) nicht zusammen gruppieren (Abb. 3.1, Individuen 833, 955, 1559).

Bei einer aufgezwungenen geographischen Topologie, in der die Herkünfte einer der drei Großregionen Deutschland, Frankreich oder Großbritannien zugeordnet wurden, zeigten sich signifikant längere Bäume. So führte eine erzwungene geographische Ordnung innerhalb der tetraploiden Artengruppe zu einem MP-Baum mit 619 statt vorher 561 Schritten und bei der diploiden Artengruppe zu einem MP-Baum mit 736 statt vormals 680 Schritten.

Um diese unerwarteten Ergebnisse abzusichern, musste überprüft werden, ob der AFLP-Datensatz überhaupt Signal beinhaltet. Zwei indirekte Nachweise hierzu wurden bereits erwähnt, nämlich die Kongruenz der auf AFLP-Daten und Sequenzdaten basierenden Phylogenien bezogen auf die Trennung der Ploidiestufen, sowie die signifikant längeren Bäume bei erzwungenen taxonomischen bzw. geographischen Topologien. Ein direkter Test zur Überprüfung des AFLP-Datensatzes auf Signal erfolgte anhand des g1-Tests („tree-length distribution skewness test“) nach HILLIS & HUELSENBECK (1992). Dieser Test liefert ein Konfidenzmass, das Aufschluss gibt, in wie weit die Datenmatrix irgendeine Art von Signal beinhaltet oder ob die Matrix genauso durch reinen Zufall hätte entstehen können. Für die im Rahmen dieser Arbeit erhobenen AFLP-Daten zeigt der Test eindeutig, dass die Datenmatrix kein Zufallsprodukt darstellt, sondern ein hochsignifikantes phylogenetisches Signal beinhaltet. Diese Ergebnisse stehen in einem gewissen Widerspruch zu der Arbeit von MURAKEÖZY et al. (2007), in welcher mit dem ITS-Datensatz ein geographisches

Signal in Form verschiedener geographischer Clades gefunden wurde. Auch in vorläufigen Ergebnissen von TEEGE & KADEREIT (2005) wurde zunächst ein geographisches Signal gefunden, welches sich aber nach der Erweiterung des Datensatzes auflöste. Der Grund für diese zunächst gefundene geographische Strukturierung lag in diesen Fällen wahrscheinlich an der geringen Anzahl an Herkünften. Kleine Datensätze können Korrelationen oder Signale beinhalten, welche bei der Vergrößerung des Datensatzes verschwinden (LINDENFORS & TULLBERG 2006, STACE 2005). Sehr deutlich zeigt sich der Effekt der Größe eines Datensatzes in der Arbeit von KADEREIT et al. (2007), in welcher gegenüber lokalen Analysen (PAPINI et al. 2004, MURAKEÖZY et al. 2005 + 2007, KALIGARIC et al. 2008) ein sehr großer geographischer Bereich abgedeckt wurde. Durch das Auftreten weitverbreiteter Inzuchtlinien in *Salicornia* (KADEREIT et al. 2007), können lokale Analysen sehr leicht irreführende Gruppierungen aufweisen und damit zu Fehlinterpretationen führen. Ein der AFLP-Analyse ähnliches taxonomisches und geographisches Signal zeigte eine Mikrosatelliten-Analyse, in welcher dieselben Individuen wie in der AFLP-Analyse sowie zusätzliche Individuen aus Hedwigenkoog und anderen Standorten der deutschen Nordseeküste verwendet wurden (KÖHL 2008, siehe Anhang A-3). Auch hier war zwar eine klare Trennung der diploiden und tetraploiden Artengruppe vorhanden, aber innerhalb der Artengruppen wurde weder ein phylogenetisches noch ein geographisches Signal gefunden. Die Ergebnisse der Mikrosatelliten-Untersuchung müssen jedoch mit einer gewissen Vorsicht behandelt werden, da der g1-Test aufgrund der wenigen Allele und geringen Variation gerade kein signifikantes Signal mehr lieferte.

Zusammenfassend zeigen die hochauflösenden NJ-Bäume der AFLP-Analyse die gleichen Muster, wie sie auch mit Sequenzdaten gefunden wurden (PAPINI et al. 2004, KADEREIT et al. 2006 + 2007, MURAKEÖZY et al. 2005 + 2007, KALIGARIC et al. 2008, SLENZKA 2008, KÖHL 2008, SLENZKA et al. 2009): i) an einem Standort können verschiedene Morphotypen mit dem gleichen Genotypen vorkommen, ii) an einem Standort kann ein gleicher Morphotyp verschiedene Genotypen haben und iii) sehr ähnliche Genotypen mit der gleichen Morphologie können an geographisch sehr weit voneinander getrennten Standorten vorkommen, d.h. bestimmte Genotypen haben eine sehr weite Verbreitung. Anhand einiger Beispiele soll dieser Sachverhalt näher betrachtet werden.

i) An einem Standort können verschiedene Morphotypen mit dem gleichen Genotypen vorkommen. Im NJ-Baum der tetraploiden Artengruppe (Abb. 3.2) sind beispielsweise die Individuen 973 (*S. procumbens*) und 1555 (*S. stricta*) genetisch nahezu identisch, weisen aber eine unterschiedliche Morphologie auf. Dies Ergebnis wird durch die PCO-Analyse und die Clusteranalyse unterstützt. In der PCO liegen die beiden Proben sehr eng beieinander in einer Punktwolke (Abb. 3.4). In der Clusteranalyse liegen sie stets im

selben Cluster, unabhängig davon, ob Individuen beider Ploidiestufen (Cluster 4 in Abb. 3.6) oder die Ploidiestufen getrennt voneinander analysiert wurden (Cluster 1 in Abb. 3.10).

Innerhalb der diploiden Artengruppe gleichen sich 960 (*S. pusilla*) und 967 (*S. ramosissima*) genetisch sehr, *S. pusilla* grenzt sich aber morphologisch durch seine einblütigen Zymen deutlich ab. Die PCO-Analyse und die Clusteranalyse unterstützen diese Ergebnisse. Unabhängig davon, ob alle oder nur die diploiden Individuen untersucht wurden, änderte sich nichts daran, dass beide Individuen stets nah beieinander lagen (Cluster 3 Abb.3.6 und Cluster 1 in Abb. 3.8). Auch in der ETS-Phylogenie aus KADEREIT et al. (2007) zeigen diese beiden Individuen eine identische ETS-Sequenz und fallen in denselben Clade.

ii) Gleiche Morphotypen an einem Standort können verschiedene Genotypen aufweisen. Betrachtet man die Verteilung eines klar definierten Morphotypen in der NJ-Analyse, so wird sofort deutlich, wie viele verschiedene Genotypen es gibt (Abb. 3.1 und Abb. 3.2). Hervor zu heben ist, dass sich die Akzessionen aus einer sehr kleinen Population, nämlich einem 300 Meter langen Transekt bei Hedwigenkoog, und insbesondere Individuen aus der diploiden Artengruppe (Abb. 3.1), sehr stark über den Baum verteilen. In einer Mikrosatelliten-Analyse zeigte sich dasselbe Bild (KÖHL 2008, Anhang A-3). Ein ähnliches Beispiel, *S. perennans* WILLD. ist in KADEREIT et al. (2007: Abb. 4B) aufgezeigt. Drei nah beieinander liegende Aufsammlungen dieser Art vom Aralsee weisen jeweils einen eigenen ETS-Genotyp auf und zeigen damit, dass der Standort zwar vom gleichen Morphotypen besiedelt wird, dessen Ursprung aber polyphyletisch ist.

iii) Sehr ähnliche Genotypen mit der gleichen Morphologie können an geographisch sehr weit voneinander getrennten Standorten vorkommen. Das Beispiel der drei diploiden Individuen 994, 965, 955 aus dem NJ-Baum der AFLP-Analyse zeigt dieses Muster (Abb. 3.1). Individuum 955 stammt aus dem deutschen Inland und gruppiert mit 965 aus Frankreich und 994 aus Großbritannien. Alle drei haben die Morphologie von *S. ramosissima* und weisen einen sehr ähnlichen Genotypen auf, stammen aber von verschiedenen Lokalitäten. Besonders hervorzuheben ist die Probe 955, die von einem Inlandsstandort stammt, so dass für sie sicherlich eine sehr niedrige Ausbreitungswahrscheinlichkeit bzw. geringer Genfluss angenommen werden kann. Nimmt man zusätzlich ein hohes Maß an Selbstung an, so würde man bei dieser isolierten Lage eine viel stärkere genetische Differenzierung erwarten.

Eine Mikrosatellitenanalyse mit in Südafrika vorkommenden *Salicornia*-Arten lieferte ebenfalls keine taxonomische Auflösung (SLENZKA 2008). So konnten in dieser Arbeit zwar die beiden Artengruppen *S. meyeriana* MOSS und *S. pachystachya* J.M. BLACK getrennt werden, aber innerhalb der Aggregate fehlte ein klares taxonomisches Signal. So bildete nicht einmal das an der Ostküste vorkommende Taxon *S. uniflora*, welches wie oben erwähnt vergleichbar mit der europäischen *S. pusilla* nur einblütige Zymen besitzt, innerhalb

des *S. meyeriana*-Aggregates ein Monophylum. Geographisch zeigte sich dagegen eine klare Struktur mit zwei verschiedenen Gruppen, nämlich *S. meyeriana* und *S. pachystachya*. Die Einbeziehung eines weiteren Markers, in diesem Fall ETS, unterstützt dieses geographische Muster weiter (SLENZKA et al. 2009).

Mögliche Ursachen für diese geographische Differenzierung liegen wahrscheinlich im Alter der Linien und in der Geschichte des Lebensraumes. So weisen die in Südafrika vorkommenden monophyletischen Linien ein junges Alter auf, und es werden zwei Besiedlungen der Südküste Afrikas vor ungefähr einer Million Jahren angenommen (KADEREIT et al. 2006 + 2007). Bezüglich des Lebensraumes war das südliche Afrika im Quartär nicht solch drastischen klimatisch bedingten Fluktuationen ausgesetzt wie Europa (GOLDBLATT & MANNING 2002, LINDER 2003). Dadurch hatten die Taxa wahrscheinlich die Möglichkeit, sich relativ ungestört entlang der Küsten auszubreiten und sich zu etablieren. Die eiszeitlich bedingten Meeresschwankungen des Quartärs führten zwar auch hier zu Verschiebungen der Küstenlinien, drastische Ausbreitungsbarrieren wie beispielsweise Vergletscherungen traten im südlichen Afrika allerdings nicht auf (GOLDBLATT & MANNING 2002, LINDER 2003). Die *S. meyeriana*-Linie, welche sich über die ganze südafrikanische Küste verbreitet hat, scheint bei ihrer Ausbreitung und genetische Differenzierung erfolgreicher gewesen zu sein als die *S. pachystachya*-Linie. Letztere konnte sich zwar ökologisch deutlich differenzieren, ihr Vorkommen beschränkt sich aber größtenteils auf Flussmündungen, die nur im von Sommerregen beeinflussten Osten liegen (SLENZKA 2008, SLENZKA et al. 2009). Vertreter des *S. meyeriana*-Aggregates dagegen kommen in den verschiedensten Küstentypen aber auch in Inlandsstandorten wie ephemere Salzpflanzen und Alluvien vor (SLENZKA et al. 2009).

Im Gegensatz zur Geographie des südlichen Afrikas wurden die Arten in Europa und Nordamerika wahrscheinlich bei jeder Eiszeit entlang der Küsten nach Süden verdrängt und mussten in den Warmzeiten die nördlichen Küsten aufs Neue besiedeln (KADEREIT et al. 2005). Man kann sicherlich davon ausgehen, dass in den Eiszeiten Populationen reduziert oder sogar ausgelöscht wurden. Damit verbunden ist, dass jede Eiszeit zu einer starken Verminderung der genetischen Diversität geführt hat. Diese geringere genetische Diversität spiegelt sich in den molekularen Untersuchungen wider (KADEREIT et al. 2006 + 2007, MURAKEÖZY et al. 2005 + 2007).

Interessant ist die Frage, was während des Quartärs mit den Populationen aus dem Mittelmeerraum passierte. Hier waren klimatische Oszillationen nicht so drastisch und daher wäre eine stärkere genetische Differenzierung möglich gewesen (KADEREIT et al. 2005). Tatsächlich findet man im östlichen Teil des Mittelmeeres besonders innerhalb der diploiden Taxa eine größere Zahl an differenzierten Linien. Diese resultieren vermutlich zum einen aus der längeren Zeitspanne und zum anderen aus dem hohen Ausbreitungspotential der

Gattung. Weiteres Material, besonders aus bisher schlecht oder gar nicht repräsentierten Regionen wie beispielsweise Nordafrika, dem Roten Meer, Ost- und Westafrika und der Golfregion würden das Verständnis der Evolution von *Salicornia* im Mittelmeergebiet sicher verbessern.

Salicornia weist ein hohes Ausbreitungspotential auf. Eine detaillierte Beschreibung der verschiedenen Belege hierfür ist in KADEREIT et al. (2007) auf Seite 1162 zu finden (siehe Anhang A-7). Die Samen schwimmen zwar nicht, haben aber durch ihre Haare die Möglichkeit sich am Substrat und der Auflage, vor allem Fadenalgen, zu verankern. Gleichzeitig unterstützen die Algenmatten die Keimlinge bei der Etablierung, da die Bodenbewegung reduziert wird (DALBY 1963). Andererseits können die Samen durch Vögel oder andere Tiere verbreitet werden (siehe Abschnitt 1.1.3). Keimlinge und Infloreszenzen weisen eine sehr gute Schwimmfähigkeit auf und können monatelang treiben und sich nach dem Auftreffen auf passendes Substrat etablieren (DALBY 1963, eigene Beobachtungen).

4.2 Ökologische Differenzierung

Wie oben beschrieben, konnte für die mittel- und westeuropäischen Arten innerhalb der tetraploiden und innerhalb der diploiden Artengruppe anhand der molekularen Methoden keine Korrelation zwischen Genotypen und Morphotypen hergestellt werden (TEEGER & KADEREIT 2005, KÖHL 2008, TEEGER et al. 2009). Eine plastische Reaktion von Individuen auf ihre Umwelt kann, muss aber nicht mit genetischer Differenzierung einhergehen (LINHART & GRANT 1996, PRICE et al. 2003). Treten beide zusammen auf, kann die Plastizität eine verstärkende Wirkung auf die genetische Differenzierung haben (MCKINNON et al. 2004, RUNDEL & NOSIL 2005). Um zu testen, in wie weit die verschiedenen *Salicornia*-Arten ökologisch voneinander differenziert sind, wurde ein reziprokes Transplantationsexperiment durchgeführt. Transplantationsexperimente greifen auf die Annahme zurück, dass Individuen an ihrem nativen Standort eine höhere Fitness aufweisen als an fremden Standorten (DAVY & SMITH 1988, SCHLUTER 2000; GEBER & GRIFFEN 2003). Durch das Verpflanzen von Referenzen am nativen Standort kann der Effekt des Transplantierens selbst untersucht werden. Alternativ kann man ausschließlich transplantierte Pflanzen betrachten um damit eventuelle Effekte durch die Behandlung aus der Auswertung ausschließen oder, bei der ausschließlichen Betrachtung von transplantierten Pflanzen, ausgeschlossen werden. Weiter bietet diese Form von Experiment die Möglichkeit, die phänotypische Plastizität bzw. Reaktionsbreite auf eine veränderte Umwelt zu untersuchen.

Die Ergebnisse des Transplantationsexperimentes zeigen nur für das in den untersten Bereichen der Salzwiese vorkommende tetraploide Taxon *S. procumbens* (Abb. 2.2) eine deutlich reduzierte, durch die absolute Samenzahl definierte Fitness (siehe Abb. 3.13 & Tab.

3.2). Es zeigt sich beim Transplantieren in alle höheren Lagen der Salzwiese (Lage 1, 2 und 3) eine Reduktion der Fitness um bis zu 65 %. Auch die Mortalität erhöht sich in den höheren Lagen und die Pflanzen werden kleiner als am Heimstandort (siehe Reduktion Infertile Segmentzahl und Trockengewicht, Tab. 3.2). Der Beginn der Anthese ist zwar in allen Lagen nahezu uniform, aber die Geschwindigkeit ist in der höchsten, extremsten Lage am schnellsten (Steigung der Kurven in Abb. 3.14). In den oberen Lagen erfahren die Pflanzen scheinbar deutlich mehr Stress, was sich durch reduzierte Fitness (Werte Samenzahl Abb. 3.15), reduziertes Wachstum (Werte Infertile Segmente Tab. 3.2) und eine Beschleunigung der Phänologie zeigt (Abb. 3.14). Welcher Natur diese Stressfaktoren dies sind, ist schwierig abzuschätzen und wurde in dieser Arbeit nicht genauer untersucht.

Es wäre möglich, dass bei *S. procumbens* und *S. stricta* zu den ohnehin schon vorhandenen biotische Faktoren in den oberen Lagen weitere hinzugekommen sind. Andererseits handelt es sich um einen sehr offenen Lebensraum, in dem sich beispielsweise Pathogene oder Fraßfeinde relativ problemlos verbreiten oder persistieren können und eine Zunahme dieser Einflüsse in den höheren Lagen schwierig abzuschätzen ist. Wahrscheinlicher dagegen ist, dass es veränderte abiotische Stressfaktoren sind, die sich bemerkbar machen. Als dominantester Faktor in den höheren Lagen gilt dabei wohl die Überflutungsdauer, da sie direkt das Wasserpotential, die Durchlüftung sowie den Eintrag von Nährstoffen, um nur einige Beispiele zu nennen, verändert. Andererseits beeinflusst sie natürlich auch wieder die biotischen Faktoren, da viele dieser Faktoren direkt oder indirekt von den abiotischen bestimmt werden. Um diese Zusammenhänge genauer zu untersuchen, müsste man Transplantationen sowie vergleichende Kulturexperimente in definierbare Versuchsflächen wie beispielsweise Gezeitenbecken, durchführen. Zusammenfassen lässt sich jedoch, dass vor allem *S. procumbens*, aber auch andere Polyploide stets auf die unteren, feuchteren Bereiche der Salzwiesen spezialisiert sind. Bisher sind zumindest kaum polyploide Taxa von Binnenstandorten, welche von Natur aus häufiger unter Dürre leiden, bekannt.

Salicornia stricta, die in der Salzwiese höher als *Salicornia procumbens* vorkommt (Abb. 2.2), zeigt bezüglich der Fitness zum Teil ein anderes Ergebnis. Wie bei *S. procumbens* ist bei *S. stricta* zwar auch die Mortalität in den anderen Lagen höher als am Heimatstandort und auch die Phänologie ist deutlich beschleunigt (Abb. 3.15, Abb. 3.18 & 3.19), statt jedoch in den höheren Lagen (2 und 3) eine Reduktion der Fitness zu zeigen, kann bei den transplantierten Individuen vor allem im Lebensraum der diploiden Taxa eine Erhöhung der Fitness beobachtet werden (Steigerung um ca. 38%, Tab. 3.5). Auch der Effekt einer Reduktion der Gesamtgröße durch Reduktion der infertilen Segmente fällt viel weniger stark aus als bei *S. procumbens* (Tab. 3.5). Bezüglich der Verpflanzung in die Zone von *S. procumbens* zeigen sich keine Unterschiede zum Heimatstandort. Eine mögliche Erklärung für diese Ergebnisse könnte sein, dass für *S. stricta* in den höheren Lagen bestimmte

Stressfaktoren, denen sie an ihrem Heimatstandort ausgesetzt ist, wegfallen und sich dadurch der Samenansatz erhöht, andere Stressfaktoren aber hinzukommen, die wiederum die Phänologie beschleunigen. Beschleunigend auf die Phänologie wirkt sehr wahrscheinlich das veränderte Wasserpotential, da die Pflanzen dieses Taxons, aber auch von *S. procumbens* in den höheren, nur selten überfluteten Lagen, durchaus Anzeichen von Trockenstress zeigten. Eine Erklärung für die Erhöhung des Samenansatzes kann vielleicht durch eine reduzierte intraspezifische Konkurrenz gegeben werden. Da die Mortalität in den oberen Lagen höher ist, kommen weniger Individuen zur Fruchtreife, diese setzen allerdings mehr Samen an. Aufgrund des Fehlens von etablierten *S. stricta*-Individuen in den untersten genau so wie den obersten Bereichen der Salzwiese, muss die Ursache hierfür irgendwo zwischen der Samenreife und der Etablierung von Keimlingen liegen. Grund für diese Annahme ist, dass sich die Taxa bezüglich ihrer Reproduktion in vielen Dingen ähneln. So findet man kaum Unterschiede beim Zeitpunkt der Samenreife und Stratifikation, die Ausbreitungsmodi und Wahrscheinlichkeiten sind sehr ähnlich und die Samen zeigen kaum morphologische Unterschiede. Dennoch treten die Taxa jeden Frühling aufs Neue in ihren spezifischen Lagen auf und haben sich bis zum Sommerbeginn etabliert. Als wahrscheinlichste Erklärung wird deshalb die Nichtetablierung im Keimlingsstadium angenommen (DAVY et al. 2001, TEEGE & KADEREIT 2005, KADEREIT et al. 2007, DAVY und PIIRAINEN persönliche Mitteilung).

Morphologisch reagieren beide Morphotypen auf die Transplantationen nur in der Form einer reduzierten Größe (hauptsächlich *S. procumbens*) aber nicht mit Veränderungen der qualitativen Unterscheidungsmerkmale, wie sie in Abschnitt 2.4 dargestellt sind. So zeigten bei den tetraploiden Taxa im Mittel ca. 70 % der verpflanzten Individuen den typischen Habitus wie am Heimstandort (Tab. 3.3 und 3.6). Die restlichen Pflanzen zeigten die Morphologie des jeweils anderen Taxons oder eine intermediäre Morphologie. Hierbei ist noch einmal hervorzuheben, dass nicht mit definierten Nachkommen gearbeitet wurde, sondern eine zufällige Auswahl an unbestimmbaren Keimlingen verwendet wurde. Das bedeutet, dass in dem Teil der morphologisch abweichenden Pflanzen eben auch eine unbekannte Anzahl an „Fremden“ steckt. Ungeachtet davon bestätigt die hohe Zahl an morphologisch eindeutigen Individuen die hohe Konsistenz der Morphologie bei den tetraploiden Taxa bzw. kann als Beleg dafür gelten, dass beim Transplantieren hauptsächlich das „heimische“ Taxon verpflanzte wurde.

Die Verhältnisse bei den diploiden Taxa gestalten sich völlig anders. *Salicornia europaea*, die in den Bereichen zwischen *S. stricta* und *S. ramosissima* vorkommt (Abb. 2.2), zeigt bezüglich der Fitness kein klares Ergebnis. So zeigt das Taxon in den Lagen geringfügig tiefer und höher als der Heimatstandort eine starke Erhöhung der Fitness (Tab 3.8). Im Bereich von *S. procumbens* nimmt die Fitness dagegen ab. Ähnliches zeigt sich auch in der

Form von geringerem Gewicht der Individuen in der niedrigsten Lage. Eine Erklärung hierfür zu finden ist schwierig, im Besonderen, wenn man die Untersuchungen zur Stabilität der Morphologie sowie generell die geringen Stichprobengrößen betrachtet. Ein Großteil der Pflanzen konnte keinem Taxon zugeordnet werden, und am Heimatstandort zeigten nur 25 % der Pflanzen die Morphologie von *S. europaea*, der Rest die von *S. ramosissima*, oder eine eindeutige Zuordnung war nicht möglich (Tab. 3.9).

Bei *S. ramosissima* zeigt sich ein heterogenes Bild. Bezüglich der Fitness zeigt das Taxon in den Bereichen von *S. europaea* und *S. stricta* hohe Werte, in der Heimatlage und in der *S. procumbens* jedoch eine niedrigere Fitness (Tab. 3.11). Die infertilen Segmente nehmen im mittleren Bereich der Salzwiese deutlich zu (Lagen 1 & 2). Es zeigt sich, dass die Pflanzen in diesen Lagen sowohl mehr in das vegetative als auch generative Wachstum investieren. Die mittleren Lagen scheinen für *S. ramosissima* also am geeignetsten zu sein. Morphologisch zeigen sich die gleichen Ergebnisse wie bei *S. europaea*. Nur ein Bruchteil der Pflanzen entspricht der erwarteten Morphologie (Tab. 3.12). Bezüglich der Phänologie zeigte sich ebenfalls kein Unterschied zwischen den Taxa, beide hatten die Fruchtreife zum gleichen Zeitpunkt, unabhängig von der Lage, in die sie verpflanzt worden waren, abgeschlossen.

Zusammenfassend zeigen die Ergebnisse für die tetraploiden Taxa deutlich, dass diese eine starke genetische Basis für die wenigen charakteristischen Merkmale aufzuweisen scheinen. Selbst unter ungünstigen Verhältnissen bleiben bei diesen die morphologischen Merkmale erhalten. Bezüglich der diploiden Taxa sind die Ergebnisse dieser Arbeit nicht eindeutig, obgleich in anderen Arbeiten nach dem Transplantieren trotz deutlicher physiologischer Unterschiede, Schlüsselmerkmale der beiden diploiden Taxa *Salicornia europaea* und *S. ramosissima* erhalten blieben (JEFFERIES et al. 1981, SMITH 1985, DAVY & SMITH 1988). Auch die Teileergebnisse eines vergleichenden Kulturexperiments von KÖHL (2008) weisen auf eine starke genetische Basis von Merkmalen hin. So zeigten *Salicornia*-Pflanzen, die ohne Salz kultiviert (Mangelkulturen) wurden zwar deutlichen Kümmerwuchs, ein Großteil der bestimmungsrelevanten Merkmale blieb aber erhalten (KÖHL 2008). Das wichtigste Ergebnis jedoch ist, das eindeutig gezeigt werden konnte, dass *S. procumbens* eine starke und *S. stricta* eine schwache ökologische Differenzierung aufweisen. Zieht man zusätzlich die Ergebnisse der molekularen Analysen mit ihrem fehlenden taxonomischen und geographischen Signal hinzu, so folgt, dass *S. procumbens* und *S. stricta* am besten als „Turessonsche Ökotypen“ (TURESSON 1922) angesprochen werden müssen, die vielerorts wiederholt aus ihrer Nische hervorgegangen sind oder noch hervorgehen.

Die Ergebnisse der diploiden Taxa liefern ein anderes Bild. Wie das Transplantationsexperiment zeigt, sind die diploiden Taxa nicht ökologisch differenziert, da in diesem Fall zumindest eine taxonomische Zuordnung möglich sein sollte. Dies ist nicht der Fall. Weiter müsste sich ein klares Bild bezüglich der Fitness zeigen. Da aber sowohl die

Ergebnisse für *S. europaea* als auch für *S. ramosissima* diesbezüglich sehr undifferenziert sind, kann nicht ausgemacht werden, ob eines der Taxa an eine bestimmte Lage besser angepasst ist als an eine andere. Selbst wenn man die beiden Taxa als nur ein Taxon betrachtet sind kaum Effekte im Sinne einer Fitnessreduktion in tieferen Lagen zu erkennen. Aus diesen Gründen ist für die diploiden Taxa die Bezeichnung Ökotypen nicht angebracht. Viel mehr müssen diese Ergebnisse als Beleg für eine starke phänotypische Plastizität dienen. Zieht man noch das Fehlen ihrer genetischen Differenzierung hinzu, kann der Artstatus der beiden Diploiden nicht aufrechterhalten werden. Aus diesen und den in KADEREIT et al. (2007) aufgeführten Gründen wäre eine Revision der Gattung notwendig.

An der deutschen Nordseeküste findet man für *Salicornia* folgendes Gesamtszenario: Die Besiedlung erfolgte durch zwei unabhängig voneinander eingewanderte Linien (KADEREIT et al. 2007: Abb. 4C). Eine Linie ist tetraploid und hat seine nächsten Verwandten in Südwestasien und Zentralasien. Die diploiden Linie ist ein Teil des gut gestützten monophyletischen *Salicornia ramosissima* Clades der aus der geographisch sehr heterogenen *S. europaea* Gruppe hervorgeht (KADEREIT et al. 2007: Abb. 4C). Innerhalb der beiden Linien zeigen sich in den bisher sequenzierten Markern keine weitere genetischen Differenzierungen, ökologisch jedoch haben sich in der tetraploiden Linie zwei Ökotypen differenziert, *S. procumbens* und *S. stricta*. In der diploiden Linie konnte in dieser Arbeit keine ökologische Differenzierung gefunden werden, obgleich die Arbeiten von JEFFERIES et al. (1981) und DAVY & SMITH (1988) wie oben erwähnt zeigten, dass transplantierte Individuen ihre Form beibehielten bzw. zugeordnet werden konnten. Weiter konnten diese Arbeiten eine ökologische Differenzierung unabhängig vom Lebensraum bestätigen, besonders in der Form eine Wachstumsverzögerung von *S. ramosissima* nach der Keimung bis kurz vor dem Einsetzen der generativen Phase (JEFFERIES et al. 1981, DAVY & SMITH 1988).

NOBEL et al. (1992) fanden in einer RFLP-Analyse Hinweise auf eine genetische Differenzierung diploider und tetraploider Taxa. Diploide Individuen der höchsten Bereiche der Salzwiese (*S. pusilla*) zeigten dabei alle eine kürzere, die tetraploiden Taxa des tiefsten Bereiches der Salzwiese (*S. procumbens*) eine längere Bande auf. Zwischen diesen Bereichen fanden die Autoren aber nur eine schwache Korrelation zwischen Taxon und Lage innerhalb der Salzwiese. Dies spräche zwar für eine schwache genetische Differenzierung von *S. ramosissima* und *S. europaea*, da es sich aber nur um ein einziges Merkmal handelt, wäre es für eine Absicherung der Ergebnisse wichtig, weitere molekulare Hinweise zu finden. Weitere molekulare Hinweise für eine ökologische Differenzierung innerhalb der diploiden Taxa liefert die Arbeit von JEFFERIES & GOTTLIEB (1982). Sie fanden in einer Isozymanalyse eine Differenzierung zwischen den beiden diploiden Taxa *S. europaea* und *S. ramosissima*. Beide Taxa unterschieden sich in 6 von 30 untersuchten Enzym-Loci eindeutig.

Ihre „Microspecies“ sind damit genetisch differenziert. Die Differenzierung ist aber nicht nur auf genetische Unterschiede beschränkt. Vielmehr untermauern die Autoren ihre molekularen Ergebnisse mit den Beobachtungen, dass beide Morphotypen jeweils auf einen Bereich der Salzwiese spezialisiert und dort auch am häufigsten zu finden sind, so dass es sich bei *S. ramosissima* und *S. europaea* sehr wohl um ökologisch differenzierte Taxa/Ökotypen handeln kann, auch wenn die Ergebnisse dieser Arbeit dies nicht nahelegen. Im Gegensatz zur Verwendung von definierten Nachkommen in Form von Samen oder Nachzuchten wie bei DAVY & SMITH (1988), wurden in dieser Arbeit ganze Schollen oder zumindest Keimlinge mitsamt ihrem Wurzelballen verpflanzt. Vorallem in den oberen Lagen wurden die Individuen mitsamt dem sie umgebenden *Puccinellia*-Rasen transplantiert. Dies ist sicherlich einer der größten Kritikpunkte des Experimentes und hätte durch das Transplantieren von „bereinigten“, also bis auf *Salicornia*-Pflanzen gejätete Schollen umgangen werden können.

Durch diese mitverpflanzte Vegetation konnten eventuelle auch biotische Faktoren vom Heimstandort in den Fremdlagen auf die Pflanzen wirken. Dies könnte das eigentliche Signal des Experimentes völlig überzeichnet oder die neuen etwaigen Selektionsfaktoren kompensiert haben. Hinweise dafür könnte das Fehlen einer deutlichen Verschlechterung der Fitness sein. Weiter könnte man annehmen, dass für etablierte Pflanzen die abiotischen Faktoren nicht der eigentliche Grund zu sein scheinen, weshalb die Vertreter der diploiden Artengruppen nur in den oberen Bereichen der Salzwiese anzutreffen sind. Im Feld konnten durchaus auch einige diploide Individuen in den untersten Bereichen der Salzwiese beobachtet werden, ohne dass diese Anzeichen von Stress zeigten. Aber die Tatsache, dass es nur vereinzelte Individuen sind, wirft Fragen auf. Möglicherweise ist das Hauptproblem der diploiden Vertreter, sich als junge Keimlinge in den untersten Lagen des Watts zu etablieren. Die Untersuchungen von ADAM (1990) und A.DAVY (persönliche Mitteilung) sowie eigene Keimungsversuchen bestätigen dies indirekt beim Vergleich des Wurzelwachstums von *S. procumbens* gegenüber dem von *S. europaea*. Die Tetraploiden weisen eine schnellere Keimgeschwindigkeit und ein kräftigeres Wurzelwachstum auf (ADAM 1990, BALL & BROWN 1970), was für eine Etablierung in den sehr dynamischen unteren Bereichen sicherlich von Vorteil ist. Es ist durchaus bekannt, dass Polyploide im Gegensatz zu Diploiden häufig ein schnelleres Wachstum aufweisen (ADAM 1990).

Für die tetraploiden Pflanzen könnte die geringere Verfügbarkeit von Bodenwasser in den oberen Lagen der Salzwiese ein starker Selektionsdruck sein. Sowohl im Kulturexperiment als auch bei Feldbeobachtungen zeigte die Gattung sehr empfindliche Reaktionen auf trockenes Substrat, wobei hier die unterschiedlichen Ploidiestufen Unterschiede aufweisen (RIEHL & UNGAR 1982, PUJOL et al. 2000, eigene Beobachtungen). Tetraploide Vertreter reagierten sehr schnell auf Wassermangel, so dass diese im Bezug auf Salzkonzentration

und Wasserpotential das eher stabilere Habitat bevorzugen. Die Vertreter der diploiden Artengruppen dagegen sind häufig auch an extremen, trockenen Standorten mit stark schwankenden, häufig hypersalinen Verhältnissen anzutreffen (JEFFERIES et al. 1979, RIEHL & UNGAR 1982).

An der Nordseeküste stellt in den oberen Teilen der unteren Salzwiese die Konkurrenz zu *Puccinellia maritima* einen der bedeutendsten Selektionsfaktoren dar. Für Individuen die sich in diesem Habitat etablieren wollen, ist daher ein ausgeprägtes Wurzelsystem und schnelles Wachstum von großer Bedeutung. Einen Hinweis liefern DAVY & SMITH (1985), die für die diploiden Taxa ein erst spät nach dem Keimen einsetzendes sichtbar stärkeres vegetatives Wachstum beschreiben. Es könnte also durchaus sein, dass die Diploiden primär ein ausgeprägtes Wurzelsystem entwickeln um der Konkurrenz von *Puccinellia maritima* entgegen zu wirken, bevor sie anschließend in die Hauptwachstumsphase übergehen. Allerdings könnte dies auch von Nachteil sein, da sie so in direkte Lichtkonkurrenz fallen könnten. Individuen, die in den oberen Lagen wachsen, zeigen aber meist keine Merkmale von Lichtknappheit, sondern eher von Nährstoffmangel.

Bezüglich des schnellen juvenilen Wachstums wären in diesem Bereich zwar die Tetraploiden klar im Vorteil, scheinen aber später auf andere reglementierende Faktoren zu stoßen, da sie in diesem Bereich der Salzwiese nie zu finden sind.

4.3 Reproduktionsbiologische und morphologische Untersuchungen

Salicornia zeichnet sich durch eine starke Variabilität bzw. phänotypische Plastizität aus. Deshalb kann hier nicht genügend betont werden, wie wichtig die Arbeit mit Frischmaterial war und ist. Die Tatsache, dass viele der Merkmale bei der Herbarisierung verschwinden und Herbarmaterial deshalb nur sehr begrenzt verwendbar ist, erklären die Schwierigkeiten bei der morphologischen Arbeit, vor allem wenn man versucht, älteres Material bei der Begutachtung mit einzubeziehen. Dies bestätigen eigene Beobachtungen sowie eine Großzahl an Bearbeitungen (DAVY et al. 2001, KADEREIT et al. 2007, KALIGARIC et al. 2008, SLENZKA 2008, M.PIIRAINEN persönliche Mitteilung). Um zumindest die dreidimensionale Struktur zu erhalten, wurden die Belege für diese Arbeit deshalb stehend in Polyethylen-Beuteln herbarisiert. Ein Nachteil dieser Technik ist, dass die Pflanzen hierfür lebend gesammelt werden und bis zur Fruchtreife bzw. dem Absterben kultiviert werden müssen. Neben der Wuchsform, die bei diesem Verfahren erhalten bleibt, wurde beobachtet, dass sich die Infloreszenzen teils weniger zusammenziehen als bei der Herbarisierung durch Pressen. Damit bleibt ein besserer Gesamteindruck erhalten. Material kann zwar auch in Alkohol oder Glycerin gelagert werden, die spätere Bearbeitung muss dann aber im Alkohol erfolgen, da das Material sonst sehr schnell austrocknet und sich zusammenzieht.

Bezüglich der morphologischen Unterschiede ergaben sich durch die molekularen Daten wesentliche neue Erkenntnisse. Die beiden Ploidiestufen lassen sich morphologisch gut unterscheiden und sind genetisch klar differenziert. Dies spiegelt sich auch in der Morphologie wider und so kann der Habitus, die Infloreszenzlänge, die Zahl an fertilen Segmenten sowie der Winkel zwischen den Blüten und deren Form und Größe als verlässliches Merkmal zur Trennung genutzt werden. Auch die Anzahl an fertilen Antheren konnte als sehr verlässliches Merkmal bestätigt werden. Als ungeeignet zur Trennung der Ploidiestufen haben sich die Maße von Antheren und Pollen sowie der Winkel zwischen Sprossen und die Maße von Segmenten herausgestellt. Die Hauptmerkmalsunterschiede zwischen den Ploidiestufen reflektieren in gewisser Weise die Anpassung an die verschiedenen Nischen innerhalb der Salzwiese. So produzieren beispielsweise die größeren Infloreszenzen mit mehr Segmenten bei den tetraploiden Vertretern mehr Samen pro Individuum als bei den Diploiden. Dies ist ein Vorteil, da durch die stärkere Wasserbewegung in den unteren Lagen auch der Abtrag von Samen höher ist. Mit mehr Samen steigt auch die Wahrscheinlichkeit, dass an der Stelle der Elternpflanze auch im nächsten Jahr wieder Nachkommen auftreten können. Ein anderes Beispiel wäre die ausladendere Verzweigung der diploiden Vertreter, die dadurch der Lichtkonkurrenz von *Puccinellia maritima* besser begegnen könnten.

Die beiden tetraploiden Arten sind zwar nicht genetisch aber ökologisch differenziert und stellen damit Ökotypen dar. Morphologisch gibt es nur wenige Merkmale die eine Zuordnung innerhalb der Artengruppe möglich machen. So sind die Hauptunterschiede ein eher pyramidalen Habitus bei *Salicornia stricta* gegenüber einem fastigiaten Wuchs bei *S. procumbens*, kürzere gegenüber längeren Infloreszenzen und weniger gegenüber mehr Segmenten. Weitere Unterschiede wie sie in Abschnitt 2.5 aufgeführt werden sind teilweise sehr variabel und sollten nur in ihrer Gesamtheit genutzt werden. Die morphologischen Ähnlichkeiten zwischen den Ökotypen scheinen sich aufgrund paralleler morphologischer Evolution in Anpassung an den Standort entwickelt zu haben. So kommen beide Taxa in der unteren Salzwiese vor, die sich deutlich von den oberen Bereichen unterscheidet. Die wenigen morphologischen Unterschiede zwischen den beiden Ökotypen resultieren wahrscheinlich aus den spezifischen Unterschieden der Nischen. So ist es in den unteren Lagen der Salzwiese wahrscheinlich von Vorteil, wenn der Habitus wie bei *S. procumbens* eher liegend ist, da die Pflanzen damit dem auf- und absteigenden Wasser am wenigsten Widerstand entgegen setzen. Der pyramidale, aufrechte Wuchs hingegen bietet in den etwas höheren Lagen vielleicht dadurch einen Vorteil, dass die Individuen auf Grund ihrer Höhe und der ausgeprägten Hauptachse nicht mehr so einfach umgeworfen bzw. mit Algen überfrachtet werden. Zumindest scheint der aufrechte Wuchs mit geringerer

Wasserbewegung korreliert zu sein, da die tetraploiden Arten im Mittelmeerraum alle einen aufrechten Habitus ausweisen.

Bezüglich der beiden diploiden Morphotypen handelt es sich nicht um verschiedene Arten, sondern nur um eine polymorphe Linie mit einer weiten Verbreitung entlang der Nordsee und des Atlantiks. Damit werden alle ehemaligen Unterscheidungsmerkmale hinfällig. Sehr wahrscheinlich handelt es sich bei den verschiedenen diploiden Morphotypen um Standortmodifikationen. Ein Experiment, das diese Frage nach phänotypischer Plastizität aufklären könnte, wäre ein vergleichendes Kulturexperiment mit möglichst vielen Morphotypen aus verschiedenen geographischen Regionen. Dies wurde im Rahmen dieser Arbeit auch mehrere Male versucht, konnte aber nie erfolgreich und statistisch auswertbar etabliert werden.

Die Suche nach weiteren, neuen Merkmalen für die Unterscheidung der vier Morphotypen brachte keine Ergebnisse. Vielmehr war das Gegenteil der Fall, denn einige Merkmale mussten als ungeeignet eingestuft werden. Ungeeignete Merkmale waren zum Beispiel die Antherenlänge, der Pollendurchmesser oder der Verzweigungswinkel. Häufig waren die Variationen innerhalb einer Pflanze so groß, dass in einem Individuum verschiedene Schlüsselmerkmale überlappen. So zeigten sich bei der Antherenlänge innerhalb einer Blüte (abaxiale und adaxiale Anthere), innerhalb einer Zyme (Mittelblüte gegenüber Seitenblüte) und auch innerhalb einer Infloreszenz (basale Blüten gegenüber terminalen Blüten) erhebliche Unterschiede und damit stark überlappende Messbereiche. In neueren Floren (ROTHMALER 2002, PIIRAINEN 2001) und Bearbeitungen (DAVY et al. 2001, LAHONDERE 2004) wird die Antherenlänge aber immer noch als wichtiges Unterscheidungsmerkmal genannt. Andere Merkmale können aufgrund der kleinen Dimensionen nur mit technischem Aufwand aufgenommen werden und eignen sich deshalb auch nur bedingt. Es kann hier nur angeraten werden, für das Ansprechen bzw. das Ausschlüsseln einen ganzen Merkmalskomplex zu verwenden. Diese Ansicht spiegelt sich in den vielen Arbeiten wider die versucht haben, die Taxonomie mit Morphometrie zu bearbeiten, bisher aber wenig erfolgreich waren (INGROUILLE & PEARSON 1987, INGROUILLE et al. 1990, PIIRAINEN pers. Mitteilung).

Die von DAVY et al. (2001 Part VIII-A) zusammengestellte Übersicht über die Blütenbiologie ist sehr umfangreich, konnte aber in der vorliegenden Arbeit durch einige wichtige Beobachtungen ergänzt werden. So wird bei DAVY et al. (2001) die Rolle von Cleistogamie bzw. Selbstung unterschätzt. Um dies genauer zu untersuchen, wurden Blüten präpariert und die Morphologie der Blütenorgane untersucht. So konnte bei den diploiden Vertretern erstmals ein gebogenes Filament beobachtet werden. Cleistogamie wird somit zusätzlich gefördert, da sich die Anthere nicht nur innerhalb der Blütenhöhle öffnet sondern durch das gebogene Filament zusätzlich direkt auf die Narbe gedrückt wird. Eine ontogenetische

Untersuchung könnte klären, ob die Krümmung des Filaments allein aus dem Widerstand der fleischig-faserigen Tepalen resultiert oder ob die Filamente gekrümmt angelegt werden. Letzteres könnte durch ontogenetische Untersuchungen geklärt werden.

Sowohl durch die an Pollenkörnern gemachten Beobachtungen im Feld als auch durch die Ergebnisse der Vitalitätsmessungen, muss die von DALBY (1962) aufgestellte Hypothese, dass *Salicornia*-Pollen auch durch die Luft transportiert wird, neu überdacht werden. Zunächst fiel bei der Präparation auf, dass die Pollen stark an Pinzetten und auch aneinander haften bleiben, was eine Aufwirbelung durch Luft fraglich macht. Bedeutender jedoch ist das Ergebnis, dass Pollen an der Luft eine reduzierte Lebensfähigkeit gegenüber der Lagerung in Meerwasser aufzeigt. Bei einer Anpassung an Windbestäubung wäre eine höhere Lebenserwartung an der Luft zu erwarten (FRANCHI et al. 1996, PACINI et al. 1997). Da zumindest die tetraploiden Taxa täglich überflutet werden, wäre auch Hydrophilie, die Bestäubung unter Wasser denkbar. Hierzu sind aber bisher keine Experimente durchgeführt worden und es fehlen die typischen morphologischen Merkmale dieses Bestäubungstyps wie beispielsweise verbreiterte Narben oder meist länglicher bis schlauchförmiger Pollen (ACKERMAN 2000).

Weiter fehlen Werte zur Rezeptivität der Narbe. Es wurde zwar versucht als Positivkontrolle der Pollenfertilität ein Pollenschlauchwachstum zu induzieren, dies gelang aber nicht. Ebenfalls keine Ergebnisse lieferten Untersuchungen, bei denen Pollenkörner auf Narben aufgebracht wurden. Allerdings wurden aufgrund des großen technischen Aufwands nur wenige Stichproben untersucht.

Als Reproduktionsmechanismus bei *Salicornia* ist auch Apomixis vorstellbar. Es gibt zwar bisher keine Untersuchungen innerhalb der Salicornioideae hierzu, aber die Gattungen *Beta* L. und *Atriplex* L. innerhalb der Chenopodiaceae sind schon lange für ihr hohes Maß an Apomixis bekannt (JASSEM 1976, NOBS 1981). Vermutlich wird generell Apomixis bei Angiospermen unterschätzt (HÖRANDL et al. 2007). In der Familie der Rosaceae gibt es beispielsweise bei den Gattungen *Rubus* L. oder *Sorbus* L. eine sehr deutliche Korrelation zwischen einer komplexen Taxonomie und dem Auftreten von Apomixis (BRIGGS & WALTERS 1984, S.136).

Die Zählungen von Pollenkörnern je Anthere und Fruchtknoten lieferten P/O-Werte, die für eine Beurteilung des Bestäubungssyndroms genutzt werden können. So gelten geringe P/O-Raten als ein Zeichen für Autogamie bzw. fakultative Autogamie (CRUDEN 1977, CRUDEN & LYON 1989). Das die P/O-Werte der diploiden Taxa gegenüber den tetraploiden Taxa nur ein Viertel betragen, bestärken alle bisherigen Beobachtungen über das hohe Maß an Selbstung bei diesen. So zeigten CRUDEN & LYON (1989), dass der Grad an Selbstung umgekehrt proportional zur Menge an Pollen pro Samenanlage ist. Für die diploiden Taxa

mit ihren niedrigen Werten von maximal 300 konnte damit ein weiterer Hinweis für Selbstung als dominanter Modus gefunden werden.

Für die tetraploiden Taxa kann zumindest ein hohes Maß an Selbstung angenommen werden. Durch das Vorhandensein von zwei Antheren verdoppeln sich zwar die P/O-Werte auf ca. 1200-1800, liegen damit aber immer noch in einem Bereich, in dem Selbstbestäubung erwartet werden kann. Dass die Wahrscheinlichkeit von Selbstbestäubung bei relativ spät blühenden Pflanzen auch mit einer steigenden Pollenzahlen einhergehen kann, konnten DAMGAARD & LOESCHKE (1994) zeigen.

Eine molekulare Bestätigung für die oben aufgeführten Argumente liefert eine Nachkommenschaftsanalyse von KÖHL (2008). Er fand in einer Analyse mit 5 Mikrosatelliten-Loci und 18 Allelen, dass sich die 120 Nachkommen von sechs diploiden Elternpflanzen (zwei *S. ramosissima*, vier *S. europaea*, je Elter 20 Nachkommen) in keinem Fall von ihren Eltern unterschieden. Bei den sechs tetraploiden Individuen (zwei *S. stricta*, vier *S. procumbens*, je Elter 20 Nachkommen) fand er nur bei fünf Prozent der 120 Nachkommen ein eindeutiges Abweichen zu den Elternpflanzen. Auch NOBEL et al. (1992) fanden bei einer RFLP-Analyse in über 2000 Nachkommen von 32 Eltern keinerlei Unterschiede zwischen diesen.

Selbstung stellt bei Pionierpflanzen einen deutlichen Vorteil dar, denn der Reproduktionserfolg ist ohne fremdes Einwirken gesichert. Weiter ist Selbstung bei Einjährigen häufiger als bei Mehrjährigen (AARSSSEN 2000). Das *Salicornia* zur Selbstung fähig ist, zeigte erstmals DALBY (1962) anhand von Eintütungsexperimenten. In dieser Arbeit wurden ebenfalls Eintütungsexperimente durchgeführt und lieferten für beide Ploidiestufen hohe Werte an Samenansatz von über 80 % bei den tetraploiden und von über 90 % bei den diploiden Taxa (Abschnitt 3.3.2).

Selbstung wird gerne als ein Rückschritt angesehen, da hierbei die Homozygotie ansteigt, genetische Variabilität verloren geht und die Gefahr des Aussterbens durch mangelhafte Anpassung ansteigt. Dem gegenüber steht aber eine Vielzahl an Vorteilen. In ANTONOVIC (1968) ist eine überzeugende Übersicht über die Vorteile von Selbstung aufgeführt:

- 1) Absicherung der Befruchtung bei unklaren Verhältnissen (RICK 1950; STEBBINS 1957; LLOYD 1965).
- 2) Etablierung nach Fernausbreitungsereignissen. Keine Bestäuber oder Artgenossen nötig (BAKER 1955; STEBBINS 1957; BANNISTER 1965).
- 3) Das Auftreten von Rezessiven. Der Anteil an homozygot rezessiven Individuen kann steigen, falls diese einen Vorteil haben.
- 4) Uniformität der Kolonisierer.
- 5) Kein Genfluss, der eventuell etablierte Genotypen auslöscht (BAKER, 1959).

Für *Salicornia* bringt Selbstung viele Vorteile, besonders im Hinblick auf ihre besondere Rolle als Pionier in der Salzwiese oder ihre Sonderstellung an anderen, extremen Standorten. Lebensräume die beispielsweise regelmäßig überflutet werden oder deren Substrat wie bei

Salzseen oder Alluvien kaum andere Vegetation zulässt, sind auf Grund der dürftigen Vegetation nicht besonders beliebt bei Bestäubern. Deshalb ist eine gesicherte Befruchtung auch ohne andere Individuen oder Bestäuber von großem Vorteil. Falls die Pflanzen nach einer Fernausbreitung bis zur Fruchtreife überleben, können sie sich durch Selbstung viel einfacher etablieren als beispielsweise selbstinkompatible Pflanzen. Durch Inzucht steigt zwar der Anteil an Homozygoten, sowohl mit dominanten als auch mit rezessiven Allelen. Wenn man ein vorteilhaftes Merkmal homozygot dominant ist, steigert dies die Wahrscheinlichkeit mehr Nachkommen zu produzieren. Ebenso können rezessive Anlagen von Vorteil sein, diese kommen aber nur zur Wirkung, wenn sie homozygot vorliegen. Schafft es ein Genotyp sich zu etablieren, kann er seine Häufigkeit aufgrund von uniformen Nachkommen steigern. Zusätzlich verhindert ein verringerter Genfluss die „Verwässerung“ von Genotypen.

4.4 Parallele Evolution

Parallele Evolution bzw. Speziation ist definiert als die wiederholte, unabhängig voneinander parallel entstandene, reproduktive Isolation zwischen Teilpopulationen/Ökotypen, unter der Einwirkung identischer Mechanismen und in verschiedenen Regionen (SCHLUTER & NAGEL 1995). Die Analyse der AFLP-Daten in dieser Arbeit sowie die Ergebnisse weiterer Arbeiten (TEEGER & KADEREIT 2005, KADEREIT et al. 2007, KÖHL 2008) zeigen, dass die sympatrisch vorkommenden Arten *S. procumbens*, *S. stricta*, *S. europaea* und *S. ramosissima* keine evolutionären Einheiten im Sinne von Arten darstellen und dass *Salicornia procumbens* und *S. stricta* durch wiederholte parallele Evolution entstanden sind.

Die zwei wichtigsten Belege für wiederholte paralleler Evolution sind, wenn einerseits gezeigt werden kann, dass die genetische Ähnlichkeit zwischen sympatrischen oder benachbarten Populationen verschiedener Taxa oder Ökotypen höher ist als die zwischen allopatrischen Populationen desselben Taxons oder Ökotyps (SCHLUTER & NAGEL 1995). Andererseits muss der Fall ausgeschlossen werden können, dass Taxa oder Ökotypen nur einmal entstanden sind und sich anschließend durch Fernausbreitung verteilt und durch Genfluss mit den lokalen Taxa oder Ökotypen vermischt haben (COYNE & ORR 2004).

Wie durch das Transplantationsexperiment gezeigt werden konnte, sind die beiden an der deutschen Nordseeküste vorkommenden tetraploiden Taxa *S. procumbens* und *S. stricta* vermutlich zwei gut definierte Ökotypen (siehe Abschnitt 4.2). Bezüglich ihrer Verwandtschaft zeigen die molekularen Daten, dass die beiden Ökotypen polyphyletisch sind, d.h. die Ökotypen aus der gleichen Population oder kleinräumigen geographischen Region verteilen sich auf ganz verschiedene genetische Cluster (siehe Abbildung 3.2). Die Konsequenz der gefundenen Polyphyly ist, dass die beiden Taxa *S. procumbens* und *S. stricta* wiederholt unabhängig parallel entstanden sein müssen (JOHANNESSON 2001, FUNK & OMLAND

2003, TEEGE et al. 2009) und damit „Turessonsche Ökotypen“ (TURESSON 1922) darstellen.

Neben dem oben aufgeführten phylogeographischen Nachweis von paralleler Evolution muss zusätzlich ausgeschlossen werden, dass wie im Falle von *S. procumbens* und *S. stricta* die beiden Ökotypen nur einmal entstanden sind, sich anschließend ausgebreitet haben und sich durch Genfluss mit Populationen anderer Taxa oder Ökotypen vermischt haben.

Ein Beleg gegen die einmalige Entstehung der beiden Taxa und ihrer anschließenden Ausbreitung geben die genetischen Arbeiten, da keine genetischen Cluster aus sympatrischen oder lokal verbreiteten Individuen desselben Ökotyps gefunden wurden (TEEGE & KADEREIT 2005, KADEREIT et al. 2007, KÖHL 2008). *Salicornia* zeichnet sich durch ein hohes Ausbreitungspotential aus, wie beispielsweise in DAVY et al. (2001) ausführlich dargelegt wird. Auch die molekulare Analyse in KADEREIT et al. (2007) zeigten, dass Individuen mit identischen ETS-Sequenzen geographisch sehr weit verteilt sind. Ein Beispiel für eine fehlende geographische Verteilung genetischer Cluster bei hohem Ausbreitungspotential zeigt die Art *Calystegia soldanella* (L.) CHOISY. Durch lange Samenruhe und klonales Wachstum konnte sie sich sehr schnell und erfolgreich entlang der Küsten verbreiten. So konnte bei dieser Art keinerlei geographisches Muster gefunden werden (ARAFEH & KADEREIT 2006).

Die vielfach entstandenen Öko- bzw. Morphotypen bei *Salicornia* persistieren durch die Ausbildung von reproduktiven Isolationsmechanismen (KADEREIT et al. 2007, TEEGE et al. 2009). Bei *Salicornia* können diese Polyploidisierung und Selbstung sein. Polyploidisierungen sind bei *Salicornia* bisher nur wenige aufgetreten (KADEREIT et al. 2007). Es könnte zwar sein, dass die tatsächliche Zahl an Polyploidisierungen in der Vergangenheit höher war, die dabei entstandenen Formen aber nicht gut angepasst waren und ausgestorben sind. Durch die Ergebnisse dieser Arbeit sowie KADEREIT et al. (2007), KÖHL (2008) MURAKEÖZY et al. (2007) und KALIGARIC et al. (2008) kann aber mit Sicherheit ausgeschlossen werden, dass lokale polyploide Sippen häufig entstehen, sondern dass es sich bei der Entstehung von polyploiden Sippen um Ausnahmeereignisse handelt.

Das Ausmaß an Selbstung in *Salicornia* ist sehr hoch und wurde bereits in Abschnitt 4.3 detailliert beschrieben. Die verschiedenen Öko- und Morphotypen scheinen durch fortgesetzte Inzucht zu persistieren und damit vollständig reproduktiv isoliert zu sein (KÖHL 2008). Für die diploiden Taxa konnte dies durch eine Nachkommenschaftsanalyse mit Mikrosatelliten überzeugend belegt werden (KÖHL 2008). Innerhalb des tetraploiden Artenkomplexes zeigten einige molekulare Untersuchungen jedoch einen geringen Genfluss zwischen Morphotypen (KÖHL 2008) und sogar zwischen den Ploidiestufen (MURAKEÖZY et al. 2007, KALIGARIC et al. 2008). Die Folge könnte eine Durchmischung von Genotypen

sein. Die Aufrechterhaltung von sympatrisch auftretenden Arten ist aber auch im Falle geringen Genflusses möglich (SMITH 1966, JOHANNSSON 2001). Der Genfluss darf dabei aber nicht so stark sein, dass er die reproduktiven Isolationsmechanismen zwischen den differenzierten Teilpopulationen auslöscht. Genfluss zwischen den verschiedenen Öko- oder Morphotypen kann zwar sicherlich neue Genotypen hervorbringen, doch ob sich diese gegenüber den etablierten Genotypen behaupten können, zeigt sich nur auf lange Sicht in Form ihrer besonderen Anpassung an den Standort.

Als eine mögliche Ursache für wiederholte parallele Evolution kann natürliche Selektion als Erklärung dienen. Die Tatsache, dass bei *Salicornia* die gleichen Morphotypen in den verschiedensten geographischen Region stets auch in den gleichen oder zumindest vergleichbaren Zonen vorkommen (DAVY et al. 2001, eigene Beobachtungen) zeigt, dass in diesen Habitaten vergleichbare Selektionsfaktoren herrschen und damit die Bildung von vergleichbaren Morphotypen möglich ist (JOHANNESON 2001, ANTONOVICS 2006). Die Ursache von unterschiedlich erfolgreichen Morphotypen ist in den meisten Fällen die Selektion entlang eines heterogenen Gradienten. Die zwei Ökotypen *S. procumbens* und *S. stricta* kommen dagegen in einem Habitat mit einem nahezu kontinuierlichen Gradienten vor. Die Kosequenz eines solchen Gradientens ist aber eher die Ausbildung von Ökoklinien anstatt von Ökotypen (SASAKI & ELLNER 1995). Für den Fall, dass die Ökotypen bei *Salicornia* tatsächlich aus einem kontinuierlichen Gradienten hervorgegangen sind, wäre dies ein seltener Fall, der zwar postuliert und theoretisch modelliert wurde, bisher aber selten an realen Systemen gezeigt werden konnte (DOEBELI & DIECKMANN 2003, LEIMAR et al. 2008).

Eine Interpretation der Ergebnisse bezüglich paralleler Artbildung ist bei den diploiden Taxa *S. europaea* und *S. ramosissima* nicht möglich. Das Transplantationsexperiment konnte für sie keine ökologische Differenzierung zeigen, so dass es sich bei den beiden Taxa nicht um Ökotypen handelt. Da in den genetischen Analysen bei ihnen ein taxonomisches und geographisches Signal fehlte (Abbildung 3.1), müssen sie als eine Linie mit mehreren Morphotypen angesehen werden. Die verschiedenen Morphotypen treten aber ähnlich wie *S. procumbens* und *S. stricta* in verschiedenen geographischen Regionen in ähnlichen Habitaten auf und weisen auch eine vergleichbare Morphologie auf. Dies kann als Ausdruck einer relativ fixierten standortbedingten Modifikationsbreite der diploiden Taxa angesehen werden. Die Tatsache, dass auch hier Individuen eines Taxons identische ETS-Sequenzen aufweisen aber geographisch weit verbreitet sind, unterstützt die Beobachtungen und Ergebnisse über das hohe Ausbreitungspotential von *Salicornia* (KADEREIT et al. 2007). Die Reproduktionsbiologie von *S. europaea* und *S. ramosissima* zeigt hochgradige Selbstung und unterstützt damit die Ergebnisse von *S. procumbens* und *S. stricta* bezüglich des kaum vorhandenen intra- bzw. interspezifischen Genflusses bei *Salicornia*.



Literaturverzeichnis

Aarssen, L.W., 2000. Why are most selfers annuals? A new hypothesis for the fitness benefit of selfing. OIKOS 89: 606-612

Ackerman, J.D., 2000. Abiotic pollen and pollination: ecological, functional and evolutionary perspectives. PLANT SYSTEMATICS AND EVOLUTION 222: 167-185

Adam, P., 1990. Saltmarsh ecology. Cambridge University Press, Cambridge, U.K.

Adam, P., 2002. Saltmarshes in a time of change. ENVIRONMENTAL CONSERVATION 29: 39-61

Adam, P.A., Fisher, A.J. & Anderson, J.M.E., 1987. Pollen collection by honey bees from *Sarcocornia quinqueflora*. WETLANDS 7: 25-28

Adams, K.L. & Wendel, J.F., 2005. Polyploidy and genome evolution in plants. CURRENT OPINION IN PLANT BIOLOGY 8: 135-141

Allender, C.J., Seehausen, O., Knight, M.E., Turner, G.F. & Maclean, N., 2003. Divergent selection during speciation of Lake Malawi cichlid fishes inferred from parallel radiations in nuptial coloration. PROCEEDINGS OF THE NATIONAL ACADEMY OF SCIENCES OF THE UNITED STATES OF AMERICA 100: 14074-14079

Antonovics, J., 1968. Evolution in closely adjacent plant populations. V. Evolution of selffertility. HEREDITY 23: 219-238.

Antonovics, J., 2006. Evolution in closely adjacent plant populations X: long-term persistence of prereproductive isolation at a mine boundary. HEREDITY 97: 33-37

Antonovics J. & Bradshaw, A.D., 1970. Evolution in closely adjacent plant populations. VIII. Clinal patterns at a mine boundary. HEREDITY 25: 349-362

Arafeh, R., and J. W. Kadereit. 2006. Long-distance seed dispersal, clone longevity and lack of phylogeographical structure in the European distributional range of the coastal *Calystegia soldanella* (L.) R. Br. (Convolvulaceae). JOURNAL OF BIOGEOGRAPHY 33: 1461-1469

Ayala, F., O'Leary, J.W. & Schumaker, K.S., 1995. Increased vacuolar and plasma membrane H⁺-ATPase activities in *Salicornia bigelovii* Torr in response to NaCl. JOURNAL OF EXPERIMENTAL BOTANY 47: 25-32

Baker, H.G. 1955. Self-compatibility and establishment after long-distance dispersal. EVOLUTION 9: 347-348

Baker, H.G., 1959. Reproductive methods as factors in speciation in flowering plants. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology 24: 177-191

Ball, P.W., 1960. The experimental taxonomy of *Salicornia*. Ph.D. thesis, University of Leicester, Leicester

Ball, P.W., 1964. A taxonomic review of *Salicornia* in Europe. FEDDES REPERTORIUM 69: 1-8

Ball, P.W. & Akeroyd, J.R., 1993. *Salicornia* L.. pp. 121–123 in: Tutin, T.G., Burgess, N.A., Chater, A.O., Edmondson, J.R., Heywood, V.H., Moore, D.M., Valentine, D.H., Walters, S.M. & Webb, D.A. (eds.), FLORA EUROPAEA, ed. 2, vol. 1. Cambridge Univ. Press, Cambridge

Ball, P.W. & Brown, K.G., 1970. A biosystematic and ecological study of *Salicornia* in the Dee estuary. WATSONIA 8: 27-40

Ball, P.W. & Tutin, T.G., 1959. Notes on annual species of *Salicornia* in Britain. WATSONIA 4: 193-205

Bannister, M.H., 1965. Variation in the breeding system of *Pinus radiata*. pp. 353-374 in: Baker, H.G. & Stebbins, G.L. (eds.), The Genetics of Colonising Species. Academic Press

Barluenga, M., Stolting, K.N., Salzburger, W., Muschick, M. & Meyer, A., 2006. Sympatric speciation in Nicaraguan crater lake cichlid fish. NATURE 439: 79-723

Beer, S.S. & Demina, O.N., 2005. A new species of *Salicornia* (Chenopodiaceae) from European Russia. WILLDENOWIA 35: 253-257

Berger, A., 1985. Seed dimorphism and germination behaviour in *Salicornia patula*. VEGETATIO 61: 137-143

- Boughman, J.W., 2001. Divergent sexual selection enhances reproductive isolation in sticklebacks. *NATURE* 411: 944-948
- Bradshaw, H.D., Otto, K.G., Frewen, B.E., McKay, J.K. & Schemske, D.W., 1998. Quantitative trait loci affecting differences in floral morphology between two species of monkeyflower (*Mimulus*). *GENETICS* 149: 367-382
- Briggs, D. & Walters, S.M., 1984. Plant variation and evolution. Cambridge University Press, Cambridge
- Chang, E.R., Zozaya, E.L., Kuijper, D.P.J. & Bakker, J.P., 2005. Seed dispersal by small herbivores and tidal water: are they important filters in the assembly of salt-marsh communities? *FUNCTIONAL ECOLOGY* 19: 665-673
- Colmer, T.D. & Flowers, T.J., 2008. Flooding tolerance in halophytes. *NEW PHYTOLOGIST* 179: 964-974
- Corander, J. & Marttinen, P., 2006. Bayesian identification of admixture events using multi-locus molecular markers. *MOLECULAR ECOLOGY* 15: 2833-2843
- Corander, J., Marttinen, P. & Mäntyniemi, S., 2006. Bayesian identification of stock mixtures from molecular marker data. *FISHERY BULLETIN* 104: 550-558
- Corander, J., Waldmann, P. & Sillanpää, M.J., 2003. Bayesian analysis of genetic differentiation between populations. *GENETICS* 163: 367-374
- Coyne, J.A., & Orr, H.A., 2004. Speciation. Sunderland, MA, USA, Sinauer Associates
- Cruden, R.W., 1977. Pollen-Ovule Ratios: A conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *EVOLUTION* 31: 32-46
- Cruden, R.W. & Lyon, D.L., 1989. Facultative xenogamy: Examination of a mixed mating system. pp. 171-207 in: Bock, J.H. & Linhart, Y.B. (eds). *The Evolutionary Ecology of Plants*. Westview Press, Boulder
- Dalby, D.H., 1955. Some variation in *Salicornia* and its significance. pp. 133-134 in: *Species Studies in the British Flora* (ed. Lousley, J.E.), BSBI, Buncle, Arbroath, UK

Dalby, D.H., 1962. Chromosome number, morphology and breeding behaviour in the British Salicorniae. WATSONIA 5: 150-162

Dalby, D.H., 1963. Seed dispersal in *Salicornia pusilla*. NATURE 199: 197-198

Dalby, D.H., 1975. 160. *Salicornia* L.. pp. 186–188 in: Stace, C.A. (ed.), Hybridization and the Flora of the British Isles. Academic Press, London

Damgaard, C. & Loeschcke, V., 1994. Genotypic variation for reproductive characters, and the influence of pollen-ovule ratio on selfing rate in rape seed (*Brassica napus*). JOURNAL OF EVOLUTIONARY BIOLOGY 7: 599-607

Danley, P.D., Markert, J.A, Arnegard, M.E. & Kocher T.D., 2000. Divergence with gene flow in the rock-dwelling cichlids of Lake Malawi. EVOLUTION 54: 1725-1737

Davy, A.J., Bishop, G.F. & Costa, C.S.B., 2001. *Salicornia* L. (*Salicornia pusilla* J. Woods, *S. ramosissima* J. Woods, *S. europaea* L., *S. obscura* P.W. Ball & Tutin, *S. nitens* P.W. Ball & Tutin, *S. fragilis* P.W. Ball & Tutin and *S. dolichostachya* Moss). JOURNAL OF ECOLOGY 89: 681-707

Davy, A.J., Bishop, G.F. Mossman, H., Redono-Gomez, S., Castillo, J.M., Castellanos, E.M., Luque, T., & Figueroa, M.E., 2006. Biological flora of the British Isles: *Sarcocornia perennis* (Miller) A.J. Scott. JOURNAL OF ECOLOGY 94: 1035-1048

Davy, A.J. & Smith, H., 1985. Population differentiation in the life-history characteristics of salt marsh annuals. VEGETATIO 61: 117-125

Davy, A.J. & Smith, H., 1988. Life-history variation and environment. pp. 1–22 in: Davy, A.J., Hutchings, M.J. & Watkinson, A.R. (eds.), PLANT POPULATION ECOLOGY. Blackwell, Oxford

Doebeli, M. & Dieckmann, U., 2003. Speciation along environmental gradients. NATURE 421: 259-264

Ferguson, I.K., 1964. Notes on the stigma morphology and flowering behaviour in British Salicorniae. WATSONIA 6: 25-27

Figuerola, J., Green, A.J. & Santamaria, L., 2003. Passive internal transport of aquatic organisms by waterfowl in Doñana, south-west Spain. *GLOBAL ECOLOGICAL BIOGEOGRAPHY* 12: 427-436

Flowers, T.J. & Colmer, T.D., 2008. Salinity tolerance in halophytes. *NEW PHYTOLOGIST* 179: 945-963

Franchi, G.G., Bellani, L., Nepi, M. & Pacini, E., 1996. Types of carbohydrate reserves in pollen: localization, systematic distribution and ecophysiological significance. *FLORA* 191: 1-17

Funk, D.J., & Omland, K.E., 2003. Species-level paraphyly and polyphyly: Frequency, causes, and consequences, with insights from animal mitochondrial DNA. *ANNUAL REVIEW IN ECOLOGY AND SYSTEMATICS* 34:397-423

Funk, D.J., Nosil, P. & Etges, W.J., 2006. Ecological divergence exhibits consistently positive associations with reproductive isolation across disparate taxa. *PROCEEDINGS OF THE NATIONAL ACADEMY OF SCIENCES* 103: 3209-3213

Gavrilets, S., Vose, A., Barluenga, M., Salzburger, W. & Meyer, A. 2007. Case studies and mathematical models of ecological speciation. 1. Cichlids in a crater lake. *MOLECULAR ECOLOGY* 16: 2893-2909

Geber, M.A. & Griffen, L.R., 2003. Inheritance and Natural Selection on Functional Traits. *INTERNATIONAL JOURNAL OF PLANT SCIENCE* 164: 21-42

Goldblatt, P. & Manning, J.C., 2002. Plant diversity of the Cape region of southern Africa. *ANNALS OF THE MISSOURI BOTANICAL GARDEN* 89: 281-302

Haeupler, H. & Muer T. (eds). 2007. Bildatlas der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands: Alle 4200 Pflanzen in Text und Bild. Ulmer, Stuttgart

Hammer, Ø., Harper, D.A.T. & Ryan, P.D., 2001. Past: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *PALAEONTOLOGIA ELECTRONICA*, vol. 4, issue 1, art. 4: 9pp.

Hillis, D.M. & Huelsenbeck, J.P., 1992. Signal, noise, and reliability in molecular phylogenetic analyses. JOURNAL OF HEREDITY 83: 189-195

Hörandl, E., Grossniklaus, U., Van Dijk, P. & Sharbel, T., 2007. Apomixis: Evolution, Mechanisms and Perspectives. Gantner, Ruggell, Regnum Veg. 147

Ingrouille, M.J. & Pearson, J., 1987. The pattern of morphological variation in the *Salicornia europaea* L. aggregate (Chenopodiaceae). WATSONIA 16: 269-281

Ingrouille, M.J., Pearson, J. & Havill, D.C., 1990. The pattern of morphological variation in the *Salicornia dolichostachya* Moss group from different sites in southern England. ACTA BOTANICA NEERLANDICA 39: 263-273

Jassem, B., 1976: Embryology and genetics of apomixis in the section *Corollinae* of the genus *Beta*. ACTA BIOLOGICA CRACOVICH 19: 149-172

Jefferies, R.L. & Gottlieb, L.D., 1982. Genetic differentiation of the microspecies *Salicornia europaea* L. (sensu strictu) and *S. ramosissima* J. WOODS. NEW PHYTOLOGIST 92: 123-129

Jefferies R.L., Davy A.J., Rudmik T., 1979. The growth strategies of coastal halophytes. pp 243-268 in: Jefferies R.L., Davy A.J. (eds) Ecological Processes in Coastal Environments. Blackwell Scientific Publications, Oxford,

Jefferies, R.L., Davy, A.J. & Rudmik, T., 1981. Population biology of the salt marsh annual *Salicornia europaea* agg. JOURNAL OF ECOLOGY 69: 17-31

Jensen, A. & Jefferies, R.L., 1984. Fecundity and mortality in populations of *Salicornia europaea* agg. at Skallingen, Denmark. Holarctic Ecology 7: 399-412

Johannesson, K., 2001 Parallel speciation: a key to sympatric divergence. TRENDS IN ECOLOGY & EVOLUTION 16: 148-153

Johannesson, K., Johannesson, B. & Rolan-Alvarez, E., 1993. Morphological differentiation and genetic cohesiveness over a microenvironmental gradient in the marine snail *Littorina saxatilis*. EVOLUTION 47: 1770-1787

- Johannesson, K., Rolan-Alvarez, E. & Ekendahl, A., 1995. Incipient reproductive isolation between two sympatric morphs of the intertidal snail *Littorina saxatilis*. *EVOLUTION* 49: 1180-1190
- Kadereit, G., Ball, P., Beer, S., Mucina, L., Sokoloff, D., Teege, P., Yaprak, A.E. & Freitag, H., 2007. A taxonomic nightmare comes true: phylogeny and biogeography of glassworts (*Salicornia* L., Chenopodiaceae). *TAXON* 56: 1143-1170
- Kadereit, G., Mucina, L. & Freitag, H., 2006. Phylogeny of Salicornioideae (Chenopodiaceae): diversification, biogeography, and evolutionary trends in leaf and flower morphology. *TAXON* 55: 617-642
- Kadereit, J.W., Arafah, R., Somogyi, G. & Westberg, E., 2005. Terrestrial growth and marine dispersal? Comparative phylogeography of five coastal plant species at a European scale. *TAXON* 54: 861-876
- Kaligaric, M., Bohanec, B., Simonovik, B. & Sajna, N., 2008. Genetic and morphologic variability of annual glassworts (*Salicornia* L.) from the Gulf of Trieste (Northern Adriatic). *AQUATIC BOTANY* 89: 275-282
- Kay, K.M., & Schemske, D.W., 2008. Natural selection reinforces speciation in a radiation of neotropical rain forest plants. *EVOLUTION* 62: 2628-2642
- Khan M.A., Ungar I.A., Showalter A.M. & Dewald H.D., 1998. NaCl-induced accumulation of glycinebetaine in four subtropical halophytes from Pakistan. *PHYSIOLOGIA PLANTARUM* 102: 487-492
- Kiang, Y.T., 1982. Local differentiation of *Anthoxanthum odoratum* L populations on roadsides. *AMERICAN MIDLAND NATURALIST* 107: 340-350
- Köhl, A., 2008. Morphologische und molekulare Differenzierung von vier an der deutschen Nordseeküste sympatrisch vorkommenden *Salicornia*-Arten: Ergebnisse eines vergleichenden Kulturexperimentes und Mikrosatellitenanalyse. Diplomarbeit Institut für Spezielle Botanik, Johannes Gutenberg-Universität Mainz
- König, D., 1939. Die Chromosomenverhältnisse der deutschen Salicornien. *PLANTA* 29: 361-375

König, D., 1960. Beiträge zur Kenntnis der deutschen Salicornien. MITTEILUNGEN DER FLORISTISCH-SOZIOLOGISCHEN ARBEITSGEMEINSCHAFT 8: 5-58

Koutstaal, B.P., Markusse, M.M. & de Munck, W., 1987. Aspects of seed dispersal by tidal movements. pp. 226–233 in: Vegetation Between Land and Sea (eds. Huiskes, A.H.L, Blom, C.W.P.M. & Rozema, J.),. Dr W. Junk, Dordrecht, the Netherlands

Kropf, M., Kadereit, J.W. & Comes, H.P., 2002. Late Quaternary distributional stasis in the submediterranean mountain plant *Anthyllis montana* L. (Fabaceae) inferred from ITS sequences and amplified fragment length polymorphism markers. MOLECULAR ECOLOGY 11: 447-463

Lahondère, C., 2004. Les salicornes s.l. (*Salicornia* L., *Sarcocornia* A.J. Scott et *Arthrocnemum* Moq.) sur les côtes françaises. BULLETIN SOCIETE BOTANIQUE CENTRE-QUEST, Numero Spécial 24: 1-122

Lamont, B.B., He, T., Enright, N.J., Krauss, S.L. & Miller, B.P., 2003. Anthropogenic disturbance promotes hybridization between *Banksia* species by altering their biology. JOURNAL OF EVOLUTIONARY BIOLOGY 16: 551-557

Langerhans, R.B., Gifford, M.E. & Joseph, E.O., 2007. Ecological speciation in *Gambusia* fishes. EVOLUTION 61: 2056-2074

Leimar, O., Doebeli, M. & Dieckmann, U., 2008. Evolution of phenotypic clusters through competition and local adaptation along an environmental gradient. EVOLUTION 62: 807-822

Lindenfors, P. & Tullberg, B.S., 2006. Lowering sample size in comparative analyses can indicate a correlation where there is none: example from Rensch's rule in primates. JOURNAL OF EVOLUTIONARY BIOLOGY 19: 1346-1351

Linder, H.P., 2003. The radiation of the Cape flora, southern Africa. BIOLOGICAL REVIEWS 78: 597-638

Linhart, Y.B & Grant, M.C., 1996. Evolutionary significance of local genetic differentiation in plants. ANNUAL REVISION IN ECOLOGY AND SYSTEMATICS 27:237-77

- Lloyd, D.G., 1965. Evolution of self-compatibility and racial differentiation in *Leavenworthia* (Cruciferae). Contributions of the Gray Herbarium of Harvard University 195: 1-134
- Lomonosova, M.N., 2005. Novye vidy semeistva Chenopodiaceae New taxa of the family Chenopodiaceae. BOTANIKA ZHURN. 90: 1248-1252
- Lowry, D.B., Rockwood, R.C. & Willis, J.H., 2008. Ecological reproductive isolation of coast and inland races of *Mimulus guttatus*. EVOLUTION 62: 2196-2214
- Mable, B.K., 2004. Why polyploidy is rarer in animals than in plants': myths and mechanisms. BIOLOGICAL JOURNAL OF THE LINNEAN SOCIETY 82: 453-466
- Maddison, D.R. & Maddison, W.P., 2000. Macclade 4. Analysis of Phylogeny and Character Evolution. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland, MA.
- Mallet, J., Beltran, M., Neukirchen, W. & Linares, M., 2007. Natural hybridization in heliconiine butterflies: the species boundary as a continuum. EVOLUTIONARY BIOLOGY 7: Article 28
- Mayr, E., 1963. Animal Species and Evolution. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, U.K.
- McKinnon, J.S., & Rundle, H.D., 2002. Speciation in nature: the threespine stickleback model systems. TRENDS IN ECOLOGY AND EVOLUTION 17: 480-488
- McKinnon, J.S., Mori, S., Blackman, B.K., David, L., Kingsley, D.M., Jamieson, L., Chou, J. & Schluter, D., 2004. Evidence for ecology's role in speciation. NATURE 429: 294-298
- Murakeözy, E.P., Aïnouche, A., Meudec, A., Deslandes, E. & Poupart, N., 2007. Phylogenetic relationships and genetic diversity of the Salicornieae (Chenopodiaceae) native to the Atlantic coasts of France. PLANT SYSTEMATICS AND EVOLUTION 264: 217-237
- Nei, M. & Li, W.H., 1979. Mathematical-model for studying genetic-variation in terms of restriction endonucleases. PROCEEDINGS OF THE NATIONAL ACADEMY OF SCIENCES OF THE UNITED STATES OF AMERICA 76: 5269-5273

Noble, S.M., Davy, A.J. & Oliver, R.M., 1992. Ribosomal DNA variation and population differentiation in *Salicornia* L. NEW PHYTOLOGIST 122: 553–565

Nobs, M.A., 1981. Evidence for apomixis in *Atriplex* (Chenopodiaceae). CARNEGIE INSTITUTION OF WASHINGTON 81: 92

Nolte, A.W., Freyhof, J. & Tautz, D., 2006. When invaders meet locally adapted types: rapid moulding of hybrid zones between sculpins (*Cottus*, Pisces) in the Rhine system. MOLECULAR ECOLOGY 15: 1983-1993

Nolte, A.W., Freyhof, J., Stemshorn, K.C. & Tautz, D., 2005. An invasive lineage of sculpins, *Cottus* sp (Pisces, Teleostei) in the Rhine with new habitat adaptations has originated from hybridization between old phylogeographic groups. PROCEEDINGS OF THE ROYAL SOCIETY B-BIOLOGICAL SCIENCES 272: 2379-2387

Online Map Creation; <http://www.planiglobe.com>; Copyright by: kk+w - digitale kartografie GmbH Lornsenstraße 41 D 24105 Kiel, Germany

Pacini, E., Franchi, G.G., Lisci, M. & Nepi, M., 1997. Pollen viability related to type of pollination in six angiosperm species. ANNALS OF BOTANY 80: 83-87

Papini, A., Tripanera, G.B., Maggini, F., Filigheddu, R. & Biondi, E., 2004. New insights in *Salicornia* L. and allied genera (Chenopodiaceae) inferred from nrDNA sequence data. PLANT BIOSYSTEMS 138: 215-223

Pierotti, M.E.R., Knight, M.E., Immler, S., Barson, N.J., Turner, G.F. & Seehausen, O., 2008. Individual variation in male mating preferences for female coloration in a polymorphic cichlid fish. BEHAVIORAL ECOLOGY 19: 483-488

Piirainen, M., 2001. *Salicornia* L.. pp. 50–54 in: Jonsell, B. & Karlsson, T. (eds.), FLORA NORDICA, vol. 2. The Bergius Foundation / Royal Swedish Academy of Sciences, Stockholm. Royal Swedish Academy of Sciences, Stockholm

Podani, J. & Miklos, I., 2002. Resemblance coefficients and the horseshoe effect in principal coordinates analysis. ECOLOGY 83: 3331-3343

Pott, R., 1995. Die Pflanzengesellschaften Deutschlands. Eugen-Ulmer KG, Stuttgart

- Price, T.D., Qvarnstrom, A. & Irwin, D.E., 2003. The role of phenotypic plasticity in driving genetic evolution. PROCEEDINGS OF THE ROYAL SOCIETY OF LONDON 270: 1433-1440
- Ptacek, M.B., Gerhardt, H.C. & Sage, R.D., 1994. Speciation by polyploidy in treefrogs- multiple origins of the tetraploid *Hyla versicolor*. EVOLUTION 48: 898-90
- Pujol, J.A., Calvo, J.F. & Ramirez-Diva, L., 2000. Recovery of Germination from Different Osmotic Conditions by Four Halophytes from Southeastern Spain. ANNALS OF BOTANY 85: 279-286
- Ramsey, J. & Schemske, D.W., 1998. Pathways, mechanisms, and rates of polyploid formation in flowering plants. ANNUAL REVIEW OF ECOLOGY AND SYSTEMATICS 29: 467-501
- Rand, T.A., 2000. Seed dispersal, habitat suitability and the distribution of halophytes across a salt marsh tidal gradient. JOURNAL OF ECOLOGY 88: 608-621
- Rand, T.A., 2003. Herbivore-Mediated apparent competition between two salt marsh forbs. ECOLOGY 84: 1517-1526
- Raup, D. & Crick, R.E., 1979. Measurement of faunal similarity in paleontology. JOURNAL OF PALEONTOLOGY 53:1213-1227
- Rick, C. M. 1950. Pollination relations of *Lycopersicon esculentum* in native and foreign regions. EVOLUTION 1: 110-122
- Riehl, T.E. & Ungar, I.A., 1982. Growth and ion accumulation in *Salicornia europaea* under saline conditions. OECOLOGIA 54: 193-199
- Rieseberg, L.H., 1996. Homology among RAPD fragments in interspecific comparisons. MOLECULAR ECOLOGY 5: 99-105
- Rieseberg, L.H., Raymond, O., Rosenthal, D.M., Lai, Z., Livingstone, K., Nakazato, T., Durphy, J.L., Schwarzbach, A.E., Donovan, L.A. & Lexer, C., 2003. Major ecological transitions in wild sunflowers facilitated by hybridization. SCIENCE 301: 1211-1216

Rodriguez-Riano, T. & Dafni, A., 2000. A new procedure to assess pollen viability. *SEXUAL PLANT REPRODUCTION* 12: 241-244

Rothmaler, W., 2002. Chenopodiaceae. pp. 220–221 in: Jäger, E.J. & Werner, K. (eds.), *EXKURSIONSFLORE VON DEUTSCHLAND*, vol. 4, Gefäßpflanzen: Kritischer Band, ed. 9. Spektrum, Heidelberg & Berlin

Rolan-Alvarez, E., Erlandsson, J., Johannesson, K. & Cruz, R., 1999. Mechanisms of incomplete prezygotic reproductive isolation in an intertidal snail: testing behavioural models in wild populations. *JOURNAL OF EVOLUTIONARY BIOLOGY* 12: 879-890

Rossi, A.M., Brodbeck, B.V. & Strong, D.R., 1995. Response of xylem-feeding leafhopper to host plant species and plant quality. *JOURNAL OF CHEMICAL ECOLOGY* 22: 653-671

Rowcliffe, J.M., Watkinson, A.R. & Sutherland, W.J., 1998. Aggregative responses of brent geese on salt marsh and their impact on community dynamics. *OECOLOGIA* 114: 417-426

Rundle, H.D., Nagel, L., Boughman, J.W. & Schluter, D., 2000. Natural selection and parallel speciation in sympatric sticklebacks. *SCIENCE* 287: 306-308

Rundle, H.D., Nosil, P., 2005. Ecological speciation. *ECOLOGY LETTERS* 8: 336-352

Saitou, N. & Nei, M., 1987. On the maximum-likelihood method for molecular phylogeny. *JAPANESE JOURNAL OF GENETICS* 62: 547-548

Sasaki, A., & Ellner, S., 1995. The evolutionarily stable phenotype distribution in a random environment. *EVOLUTION* 40:337-350

Savolainen, V., Anstett, M.-C., Lexer, C., Hutton, I., Clarkson, J.J., Norup, M.V., Powell, M.P., Springate, D., Salamin, N. & Baker, W.J., 2006. Sympatric speciation in palms on an oceanic island. *NATURE* 441: 210-214

Schemske, D.W. & Bradshaw, H.D. Jr., 1999. Pollinator preference and the evolution of floral traits in monkeyflowers (*Mimulus*). *PROCEEDINGS OF THE NATIONAL ACADEMY OF SCIENCES* 96:11910-11915

Schluter, D., 2000. *The Ecology of Adaptive Radiation*. Oxford University Press

Schluter, D., 2001. Ecology and the origin of species. *TRENDS IN ECOLOGY AND EVOLUTION* 16: 372-380

Schluter, D. & Nagel, L.M., 1995. Parallel speciation by natural selection. *AMERICAN NATURALIST* 146: 292-301

Scott, A.J., 1977. Reinstatement and revision of Salicorniaceae. J. Agardh. *BOTANICAL JOURNAL OF THE LINNEAN SOCIETY* 75: 357-374

Shepherd, K.A. & Yan, G., 2003. Chromosome number and size variations in the Australian Salicornioideae (Chenopodiaceae)-evidence of polyploidisation. *AUSTRALIAN JOURNAL OF BOTANY* 51: 1-12

Slenzka, A., 2008. Biogeographie, Systematik und Ökologie südafrikanischer *Salicornia*-Arten (Chenopodiaceae). Diplomarbeit am Fachbereich Biologie, Institut für Spezielle Botanik, Johannes Gutenberg-Universität Mainz.

Slenzka, A., Kadereit, G. & Mucina, L., 2009. Diversifikation of *Salicornia* (Salicornioideae, Chenopodiaceae) in South Africa. (in Vorbereitung)

Smith, M.H., 1985. Life-histories of annual plants in a heterogeneous salt marsh environment. PhD Thesis, Universität East Anglia, Norwich, Großbritannien

Smith, M.J., 1966. Sympatric speciation. *AMERICAN NATURALIST* 100: 637-650

Stace, C.A., 2005. Plant taxonomy and biosystematics - does DNA provide all the answers? *TAXON* 54: 999-1007

Stebbins, G.L., 1957. Self-fertilisation and population variability in the higher plants. *AMERICAN NATURALIST* 91: 337-354

Summers, R.W., Stansfield, J., Perry, S., Atkins, C. & Bishop, J., 1993. Utilization, diet and diet selection by Brent geese, *Branta bernicla bernicla*, on salt marshes in Norfolk. *JOURNAL OF ZOOLOGY* 231: 249-273

Swofford, D.L. 2002. *PAUP**. *Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods)*, vers. 4. Sinauer Associates, Sunderland

Taylor, E.B. Foote; C.J., Wood, C.C., 1996. Molecular genetic evidence for parallel life-history evolution within a pacific salmon (Sockeye salmon and kokanee, *Oncorhynchus nerka*). EVOLUTION 50: 401-416

Taylor, E.B., & McPhail, J.D. 2000. Historical contingency and ecological determinism interact to prime speciation in sticklebacks, *Gasterosteus*. PROCEEDINGS OF THE ROYAL SOCIETY OF LONDON SERIES B-BIOLOGICAL SCIENCES 267: 2375-2384

Teege, P. & Kadereit, G., 2005. Reproductive isolation between sympatric species of the Northern European *Salicornia* (Chenopodiaceae) species complex. p. 405 in: Proceedings XVII International Botanical Congress, Vienna, Austria

Teege, P., Kadereit, J.W., Köhl, A. & Kadereit, G., 2009. Parallel origin and wide dispersal of Northwest European *Salicornia* species. (in Vorbereitung)

Tölken, H.R., 1967. The species of *Arthrocnemum* and *Salicornia* (Chenopodiaceae) in southern Africa. BOTHALIA 9: 255-307

Turelli, M., Barton, N.H. & Coyne, J.A., 2001. Theory and speciation. TRENDS IN ECOLOGY AND EVOLUTION 16: 330-343

Turesson, G., 1922. The genotypical response of the plant species to the habitat. HEREDITAS 3:211-350

Tutin, T.G., Burgess, N.A., Chater, A.O., Edmondson, J.R., Heywood, V.H., Moore, D.M. & Valentine, D.H. (eds.). 1993. FLORA EUROPAEA, ed. 2, vol. 1. Cambridge Univ. Press, Cambridge

Ungar, I.A., 1987. Halophyte seed germination. BOTANICAL REVIEW 44: 233-264

Ungerer, M.C., Baird, S.J.E., Pan, J. & Rieseberg, L.H., 1998. Rapid hybrid speciation in wild sunflowers. PROCEEDINGS OF THE NATIONAL ACADEMY OF SCIENCES 95: 11757-11762

Vos, P., Hogers, R., Bleeker, M., Reijans, M., van de Lee, T., Homes, M., Frijters, A., Pot, J., Peleman, J., Kuiper, M. & Zabeau, M., 1995. AFLP: a new technique for DNA fingerprinting. NUCLEIC ACIDS RESEARCH 23: 4407-4414

Wilbert, S.M., Schemske, D.W. & Bradshaw, H.D., 1997. Floral anthocyanins from two monkeyflower species with different pollinators. *BIOCHEMICAL SYSTEMATICS AND ECOLOGY* 25: 437-443

Wolff, S.L. & Jefferies, R.L., 1987a. Morphological and isozyme variation in *Salicornia europaea* (s.l.) (Chenopodiaceae) in northeastern North America. *CANADIAN JOURNAL OF BOTANY* 65: 1410-1419

Wolff, S.L. & Jefferies, R.L., 1987b. Taxonomic status of diploid *Salicornia europaea* (s.l.) (Chenopodiaceae) in northeastern North America. *CANADIAN JOURNAL OF BOTANY* 65: 1420-1426

Zusammenfassung

Hintergrund

Die hygrophalophytische Gattung *Salicornia* ist in Mittel- und Westeuropa durch vier nah verwandte, sympatrisch vorkommende Arten vertreten. Es handelt sich um die zwei tetraploiden Arten *S. procumbens* und *S. stricta* und die diploiden Arten *S. europaea* und *S. ramosissima*. Morphologisch lassen sich die Arten zwar nur schwer voneinander unterscheiden, die morphologische Variation ist aber wiederum so hoch, dass mehrere distinkte Arten/Morphotypen unterschieden werden können. Bezüglich ihrer Verteilung im hochdynamischen Lebensraum Salzwiese findet man die verschiedenen Arten/Morphotypen in überlappenden Bereichen des Habitats. Ihr relativ vorhersagbares Auftreten entlang eines ökologischen Gradienten innerhalb ihres Lebensraumes scheint jedoch für eine ökologische Differenzierung der verschiedenen Arten/Morphotypen zu sprechen. Aufgrund des sympatrischen Vorkommens der scheinbar ökologisch und morphologisch differenzierten Morphotypen stellt sich die Frage, durch welche Prozesse diese entstanden sein könnten (genetische und ökologische Differenzierung) aber auch welche Prozesse die dauerhafte Koexistenz der Arten (reproduktive Isolationsmechanismen) aufrechterhalten.

Zielsetzung

Ziel dieser Arbeit war es, die Entstehung und Diversifizierung der mittel- und westeuropäischen *Salicornia*-Arten anhand von molekulargenetischen, ökologischen und reproduktionsbiologischen Methoden zu untersuchen.

Methoden

Anhand einer AFLP-Fragmentanalyse mit 89 Herkünften aus Großbritannien, Frankreich und Deutschland wurden molekulare Phylogenien erstellt sowie eine Hauptkomponenten- und Clusteranalyse durchgeführt.

Um die ökologische Differenzierung und phänotypische Plastizität der vier Arten/Morphotypen zu untersuchen wurde ein reziprokes Transplantationsexperiment durchgeführt.

Um die reproduktiven Isolationsmechanismen der Arten/Morphotypen zu untersuchen, wurden verschiedene Beobachtungen und Experimente durchgeführt.

Ergebnisse

Die molekularen Analysen konnten zwar die beiden Artengruppen (Ploidiestufen) trennen, lieferten aber innerhalb dieser weder ein taxonomisches noch ein geographisches Signal. Akzessionen mit identischer Morphologie aus der gleichen Population verteilten sich in den Analysen in verschiedene genetische Cluster. Identische Morphotypen aus verschiedenen geographischen Regionen gruppieren teilweise zusammen.

Das Transplantationsexperiment zeigte für die beiden tetraploiden Arten *S. procumbens* und *S. stricta* eine deutliche ökologische Differenzierung, bei *S. procumbens* in Form von verminderter Fitness und einer beschleunigten Phänologie, bei *S. stricta* nur in Form einer veränderten Phänologie. Bezüglich der Plastizität zeigten beide tetraploiden Arten eine konstante Morphologie. Die beiden diploiden Taxa *S. europaea* und *S. ramosissima* zeigten weder eine klare ökologische Differenzierung noch eine konstante Morphologie.

Bezüglich der Reproduktionsbiologie konnte bestätigt werden, dass Selbstung bei allen Taxa der hauptsächliche Reproduktionsmodus ist. Bei den tetraploiden Taxa zeigte sich zwar ein geringes Maß an Fremdbefruchtung, bei den diploiden Taxa führen dagegen morphologische Besonderheiten zu hochgradiger Selbstung.

Résumé

Die in Mittel- und Westeuropa vorkommenden *Salicornia*-Arten stellen keine evolutionären Einheiten dar. Die beiden tetraploiden Taxa sollten auf Grund ihrer parallelen Entstehung und ökologischen Differenzierung als Ökotypen angesprochen werden. Beide Ökotypen weisen ein hohes Ausbreitungspotential aus und persistieren als Inzuchtlinien mit geringem Anteil an Fremdbestäubung.

Die diploiden Taxa sind weder ökologisch differenziert noch morphologisch stabil und sollten deshalb als nur ein morphologisch sehr variables, aus zahlreichen weitverbreiteten Inzuchtlinien bestehendes Taxon angesehen werden.

Danksagung

Anhang

A-1 Verwendetes Material für die AFLP-Analyse

Chen-Nummer siehe Kadereit et al. (2007), Pop= Population, Abb= Taxonkürzel, Int= interne Nummerierung, Col= Sammler (PT= P. Teege, KAD= G. Kadereit, BIT= C. Bittkau, UVM= Uhink&Mehring)

Chen	GE	Art	POP	ABB	Int	Staat	Land/Region	Ort	Gebiet	Col	Interne #		Latitude	Longitude
574	S.	<i>pusilla</i>	15	PU	F9	F	Ille-et-Vilaine	Hirel	bei Friedhof	PT	04-F0064		-1,8009	48,6049
833	S.	<i>ramosissima</i>	7	RA	H6	GER	Nieders	Hildesheim	Giesen	PT	Gie-1		8,81586	54,1885
955	S.	<i>ramosissima</i>	8	RA	H7	GER	Nieders	Ilten	BergmanSegenHugo Ind1	PT	BSH-1	ETS 2n	9,9530	52,3467
956	S.	<i>europaea</i>	33	EU	A11	F	Manche	St. Marie-Du-Mont	La Gran Vey	PT	04-F0063	ETS 2n	-1,1792	49,3648
957	S.	<i>procumbens</i>	29	PRO	C12	F	Morbihan	Port Louis-Riantec	Riantec Hallig	PT	04-F0050	ETS 4n	-3,3114	47,7059
958	S.	<i>procumbens</i>	20	PRO	A3	F	Loire-Atlantique	La Turballe	Pen-Bron	PT	04-F0046	ETS 4n	-2,5041	47,3095
960	S.	<i>pusilla</i>	21	PU	A4	F	Somme	Le Crotoy/La Maye	La Maye/Vogels.gebiet	PT	04-F0039		1,5942	50,2503
961	S.	<i>procumbens</i>	33	PRO	F8	F	Manche	St. Marie-Du-Mont	La Gran Vey	PT	04-F0059	ETS 4n	-1,1792	49,3648
963	S.	<i>stricta</i>	32	STR	B1	F	Somme	St. Valerie S. Somme	Le Hourdel, Leuchtturm	PT	04-F0100	ETS 4n	1,5643	50,2143
964	S.	<i>procumbens</i>	22	PRO	A2	F	Ille-et-Vilaine	Le Vivier Sur Mer	östl. des Hafens	PT	04-F0048-2	ETS 4n	-1,7653	48,6031
965	S.	<i>ramosissima</i>	22	RA	F10	F	Ille-et-Vilaine	Le Vivier Sur Mer	östl. des Hafens	PT	04-F0048-1	ETS 2n	-1,7653	48,6031
966	S.	<i>procumbens</i>	32	PRO	C11	F	Somme	St. Valerie S. Somme	Le Hourdel, Leuchtturm	PT	04-F0098	ETS 4n	1,5643	50,2143
967	S.	<i>ramosissima</i>	30	RA	A7	F	Manche	Portbail	Parkpl. nach N-Ortsschld.	PT	04-F0084	ETS 2n	-1,7037	49,3320
968	S.	<i>ramosissima</i>	33	RA	D2	F	Manche	St. Marie-Du-Mont	La Gran Vey	PT	04-F0061	ETS 2n	-1,1792	49,3648
971	S.	<i>europaea</i>	21	EU	A10	F	Somme	Le Crotoy/La Maye	La Maye/Vogels.gebiet	PT	04-F0036	ETS 2n	1,5942	50,2503
972	S.	<i>europaea</i>	3	EU	E8	GER	Schleswig	Klanxbüll	F-Wilh.L-KoogLeeM 4	PT	FWLK-4	ETS 2n	8,6151	54,8717
973	S.	<i>procumbens</i>	3	PRO	E9	GER	Schleswig	Klanxbüll	F-Wilh.L-KoogLeeM 3.3	PT	FWLK-3	ETS 4n	8,6151	54,8717
985	S.	<i>pusilla</i>	17	PU	E2	UK	Kent	Is of Sheppey	Leysdown o. S./ Shell Ness	PT	04-GB0046		0,94379	51,37423
986	S.	<i>pusilla</i>	36	PU	E1	UK	Suffolk Coastal	Walberswick	Delta Dunwich River	PT	04-GB0010		1,67547	52,31452
987	S.	<i>pusilla</i>	14	PU	B6	UK	Hampshire	Hayling Island	Northney Road	PT	04-GB0007		-0,97148	50,83276
988	S.	<i>pusilla</i>	11	PU	B5	UK	North Norfolk	Cley next the Sea	Harbour	PT	04-GB0006		1,04508	52,95366
989	S.	<i>procumbens</i>	16	PRO	G4	UK	Kent	Is of Sheppey	Kingsferry Bri.	PT	04-GB0034	ETS 4n	0,75775	51,39003
990	S.	<i>procumbens</i>	9	PRO	B3	UK	Kings Lynn & W. Norfolk	Brancaster Staithe	Marina	PT	04-GB0016	ETS 4n	0,67524	52,96889
991	S.	<i>europ</i>	12	EU	G6	UK	East Sussex	East of Seaford	Exceat Bri./Chuckmere River	PT	04-GB0061	ETS 2n	0,14823	50,77206
992	S.	<i>ramosissima</i>	12	RA	G5	UK	East Sussex	East of Seaford	Exceat Bri./Chuckmere River	PT	04-GB0058	ETS 2n	0,14823	50,77206
993	S.	<i>ramosissima</i>	16	RA	B8	UK	Kent	Is of Sheppey	Kingsferry Bri.	PT	04-GB0040	ETS 2n	0,75775	51,39003
994	S.	<i>ramosissima</i>	12	RA	E4	UK	East Sussex	East of Seaford	Exceat Bri./Chuckmere River	PT	04-GB0060	ETS 2n	0,14823	50,77206
1472	S.	<i>europaea</i>	6	EU	C10	GER	MecklenburgVP	Insel Poel	Poel-2n??	KAD	Poel-1		11,43074	53,9945
1473	S.	<i>ramosissima</i>	5	RA	F6	UK	Scotland	River Loosiemouth		BIT	Bit-1	ETS 2n	-2,55067	55,9979
1474	S.	<i>europaea</i>	37	EU	D10	F	Côtes d'Armor	Yffiniac/Boutdeville	Marktpl Boutdeville	PT	04-F0073	ETS 2n	-2,6977	48,5043
1475	S.	<i>europaea</i>	23	EU	D9	F	Manche	Lessay	La Gaverie	PT	04-F0090	ETS 2n	-1,6260	49,2265
1476	S.	<i>nitens</i>	31	NIT	E6	UK	East Sussex	Rye Harbour	Rye Harbour Parking	PT	04-GB0054	ETS 4n	0,76766	50,93735
1477	S.	<i>procumbens</i>	10	PRO	D12	UK	West Sussex	Chichester	Birdham-Chichester	PT	04-GB0042	ETS 4n	-0,8276	50,8042
1501	S.	<i>europaea</i>	4	EU	G10	GER	Schleswig	HK	HK 101 ISO-P/O	PT	HK-101		8,8159	54,1885
1502	S.	<i>ramosissima</i>	34	RA	B7	UK	Suffolk Coastal	Stratton Hall	Western of Marina	PT	04-GB0003		1,26788	52,0034
1503	S.	<i>ramosissima</i>	34	RA	B9	UK	Suffolk Coastal	Stratton Hall	Western of Marina	PT	04-GB0005		1,26788	52,0034
1504	S.	<i>europaea</i>	1	EU	B12	GER	Schleswig	Eipersbüttel	Helmssand-2n	PT	HS-1		8,9796	54,0691
1505	S.	<i>ramosissima</i>	2	RA	C1	GER	Schleswig	Marne	Kaiser-Wilh.Koog-4n	PT	KS2		8,9340	53,9184
1506	S.	<i>europaea</i>	4	EU	C6	GER	Schleswig	HK	Plot 19-11	PT	19-11		8,8159	54,1885
1507	S.	<i>ramosissima</i>	4	RA	C8	GER	Schleswig	HK	ISO Ram	PT	Iso-Ram-V1		8,8159	54,1885
1508	S.	<i>ramosissima</i>	4	RA	C9	GER	Schleswig	HK	Plot A-01	PT	A01		8,8159	54,1885
1509	S.	<i>europaea</i>	9	EU	E3	UK	Kings Lynn & W. Norfolk	Brancaster Staithe	Marina	PT	04-GB0018		0,67524	52,96889

1510	S.	<i>europaea</i>	24	EU	E5	UK	New Forest	Milford On Sea	Key Haven Marshes	PT	04-GB0071			-1,56453	50,72213
1511	S.	<i>europaea</i>	4	EU	F1	GER	Schleswig	HK	Plot A-19	PT	A19			8,8159	54,1885
1512	S.	<i>europaea</i>	4	EU	F2	GER	Schleswig	HK	Plot 24-07	PT	24-07			8,8159	54,1885
1513	S.	<i>ramosissima</i>	4	RA	F3	GER	Schleswig	HK	Plot A-09	PT	A09			8,8159	54,1885
1514	S.	<i>ramosissima</i>	4	RA	F4	GER	Schleswig	HK	Plot 24-18	PT	24-18			8,8159	54,1885
1515	S.	<i>ramosissima</i>	4	RA	F5	GER	Schleswig	HK	Plot 26-04	PT	26-04			8,8159	54,1885
1516	S.	<i>europaea</i>	4	EU	H8	GER	Schleswig	HK	HK 100	PT	HK-100			8,8159	54,1885
1517	S.	<i>ramosissima</i>	35	RA	A8	F	Côtes d'Armor	Trégon	Beaussais	PT	04-F0088			-2,1791	48,5762
1518	S.	<i>ramosissima</i>	29	RA	A9	F	Morbihan	Port Louis-Riantec	Riantec Hallig	PT	04-F0053-2			-3,3114	47,7059
1519	S.	<i>europaea</i>	37	EU	A12	F	Côtes d'Armor	Yffiniac/Boutdeville	Marktpl Boutdeville	PT	04-F0074			-2,6977	48,5043
1520	S.	<i>ramosissima</i>	25	RA	D3	F	Finistère	Morlaix	opp Junct. D73-D771	PT	04-F0077			-3,8578	48,6094
1521	S.	<i>ramosissima</i>	20	RA	D4	F	Loire-Atlantique	La Turballe	Pen-Bron	PT	04-F0045			-2,5041	47,3095
1522	S.	<i>europaea</i>	32	EU	D5	F	Somme	St. Valerie S. Somme	Cap Hornu	PT	04-F0106			1,6106	50,1900
1523	S.	<i>europaea</i>	15	EU	D6	F	Ille-et-Vilaine	Hirel	bei Friedhof	PT	04-F0065			-1,8009	48,6049
1524	S.	<i>europaea</i>	26	EU	D7	F	Morbihan	Noyal	direkt an D785	PT	04-F0027			-2,6843	47,5955
1525	S.	<i>ramosissima</i>	28	RA	F11	F	Morbihan	Penvins/Banastère	westl. Brücke über Inlet	PT	04-F0043			-2,6644	47,5205
1526	S.	<i>europaea</i>	35	EU	F12	F	Côtes d'Armor	Trégon	Beaussais	PT	04-F0087			-2,1791	48,5762
1527	S.	<i>europaea</i>	28	EU	G1	F	Morbihan	Penvins/Banastère	westl. Brücke über Inlet	PT	04-F0041			-2,6644	47,5205
1528	S.	<i>patula</i>	38	PAT	G2	E	Spain	Playa Etinas		UVM	HK99			-1,3159	46,3322
1529	S.	<i>procumbens</i>	30	PRO	A1	F	Manche	Portbail	Parkpl. nach N-Ortsschld.	PT	04-F0082			-1,7037	49,3320
1530	S.	<i>procumbens / ramosissima</i>	18	RA	B2	F	Loire-Atlantique	Kercabellec	D352 R.d.I. Bôle d. Merquel	PT	04-F0034		ETS 2n	-2,4647	47,4115
1532	S.	<i>nitens</i>	27	NIT	B10	UK	Suffolk Coastal	Orford	SW of Marina	PT	04-GB0023			1,54019	52,08934
1533	S.	<i>stricta</i>	1	STR	B11	GER	Schleswig	Elpersbüttel	Helmsand-4n	PT	HS2			8,9796	54,0691
1534	S.	<i>stricta</i>	2	STR	C2	GER	Schleswig	Marne	Kaiser-Wilh.Koog-2n	PT	KS3			8,9340	53,9184
1535	S.	<i>procumbens</i>	4	PRO	C3	GER	Schleswig	HK	Plot 1-01	PT	01-01			8,8159	54,1885
1536	S.	<i>stricta</i>	33	STR	D8	F	Manche	St. Marie-Du-Mont	La Gran Vey	PT	04-F0060		MS 4n	-1,1792	49,3648
1537	S.	<i>procumbens</i>	13	PRO	D11	UK	Suffolk Coastal	Felixstowe	River Deben Ferry	PT	04-GB0027			1,38638	51,99044
1538	S.	<i>procumbens / europaea</i>	13	EU	E7	UK	Suffolk Coastal	Felixstowe	River Deben Ferry	PT	04-GB0030		ETS 2n	1,3864	51,9904
1539	S.	<i>procumbens</i>	4	PRO	E10	GER	Schleswig	HK	Plot 8-02	PT	08-02			8,8159	54,1885
1540	S.	<i>procumbens</i>	19	PRO	F7	F	Vendée	La Faute Sur Mer	Marina	PT	04-F0078			-1,3159	46,3322
1541	S.	<i>nitens</i>	28	NIT	G3	F	Morbihan	Penvins/Banastère	westl. Brücke über Inlet	PT	04-F0040			-2,6644	47,5205
1542	S.	<i>nitens</i>	24	NIT	G7	UK	New Forest	Milford On Sea	Key Haven Marshes	PT	04-GB0073-1			-1,56453	50,72213
1543	S.	<i>procumbens</i>	4	PRO	G8	GER	Schleswig	HK	Plot 19-01	PT	19-01		ETS 4n	8,8159	54,1885
1544	S.	<i>procumbens</i>	4	PRO	G9	GER	Schleswig	HK	Plot 21-02	PT	21-02			8,8159	54,1885
1545	S.	<i>procumbens</i>	4	PRO	G11	GER	Schleswig	HK	G-Priel-Bruchkante HK 1.1	PT	HK-1			8,8159	54,1885
1546	S.	<i>procumbens</i>	4	PRO	G12	GER	Schleswig	HK	Plot 1-18	PT	01-18			8,8159	54,1885
1547	S.	<i>procumbens</i>	4	PRO	H1	GER	Schleswig	HK	HK 104	PT	HK 104			8,8159	54,1885
1548	S.	<i>procumbens / Intermed</i>	4	PRO	H2	GER	Schleswig	HK	Plot 13-13	PT	13-13			8,8159	54,1885
1549	S.	<i>stricta</i>	4	STR	H5	GER	Schleswig	HK	Plot 26-19	PT	26-19			8,8159	54,1885
1553	S.	<i>stricta</i>	4	STR	C4	GER	Schleswig	HK	Plot 13-02	PT	13-02		ETS 4n	8,8159	54,1885
1554	S.	<i>stricta</i>	4	STR	C5	GER	Schleswig	HK	Plot 19-15	PT	19-15			8,8159	54,1885
1555	S.	<i>stricta</i>	4	STR	E11	GER	Schleswig	HK	ISO-Strict	PT	ISO-Str			8,8159	54,1885
1556	S.	<i>stricta</i>	4	STR	E12	GER	Schleswig	HK	HK 102	PT	HK102			8,8159	54,1885
1557	S.	<i>stricta</i>	4	STR	H3	GER	Schleswig	HK	Plot 24-06	PT	24-06			8,8159	54,1885
1558	S.	<i>stricta</i>	4	STR	H4	GER	Schleswig	HK	HK 103	PT	HK103			8,8159	54,1885
1559	S.	<i>europaea</i>	8	EU	H9	GER	NordrheinW	Lehrte	LehrteBO-II	PT				9,9489	52,3124
1560	S.	<i>europaea</i>	4	EU	C7	GER	Schleswig	HK	Plot A-20	PT			ETS 2n	8,8159	54,1885

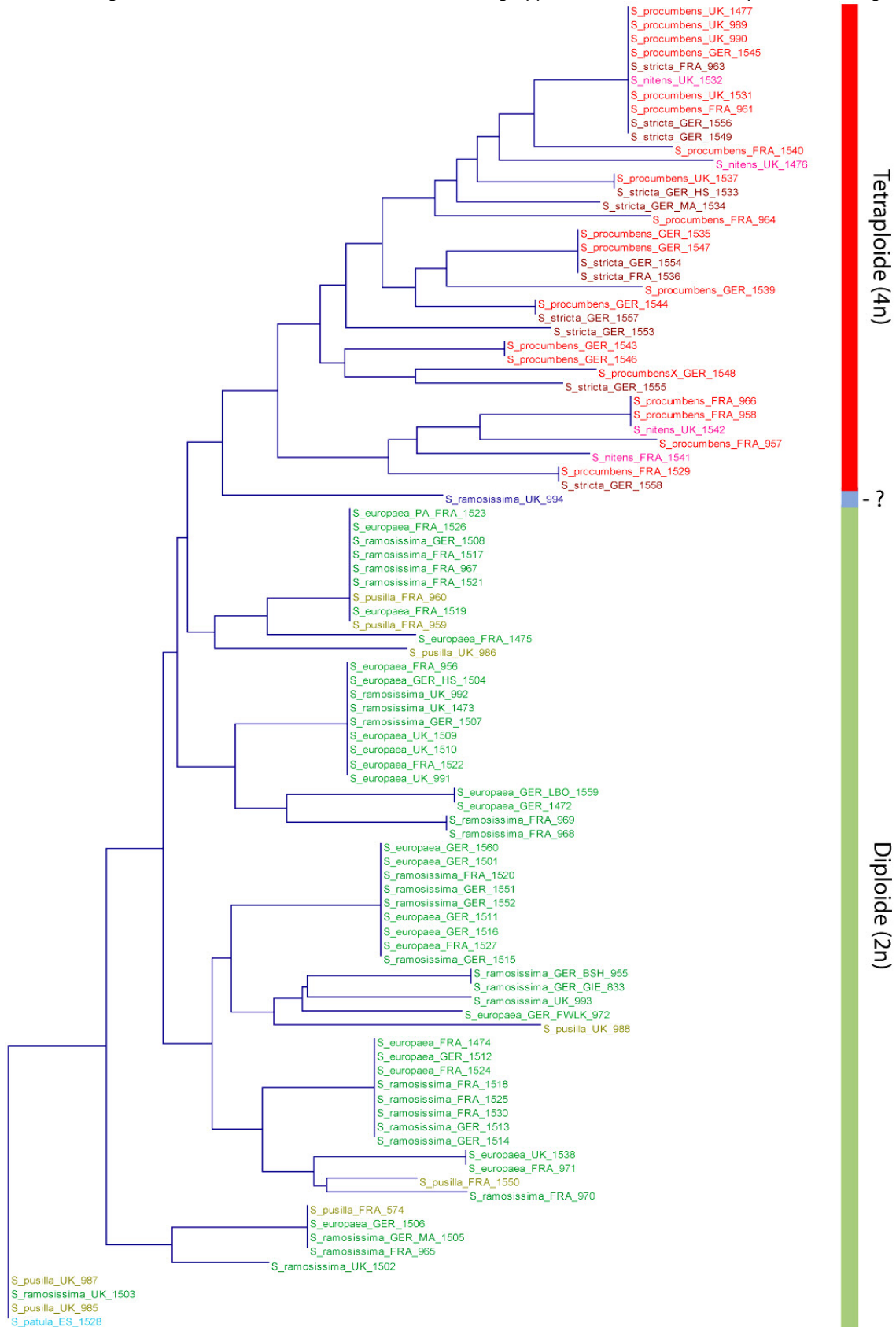
A-2 AFLP-Baum aller Individuen

NJ-Baum mit dem Program Paup* berechnet: 89 Taxa; 54 diploide Proben (*S. europaea* (24), *S. ramosissima* (22), *S. pusilla* (6) & *S. patula* (1)) als paraphyletische/monophyletische Aussengruppe in Respekt zu 35 tetraploiden (*S. procumbens* (20), *S. stricta* (11) & *S. nitens* (4): grau unterlegt) Proben als Innengruppe. Distanzmass Nei-Li, Break Ties Random Seed.



A-3 Baum der MS-Analyse aus KÖHL (2008)

NJ-Baum der Verwandtschaftsanalyse. 95 Herkünfte, 35 Populationen (GER (7), FRA(13), UK (14), ESP (1)) von sieben Arten, 18 Merkmale, die auf die 5 Mikrosatellitenloci verteilt sind. Außengruppe *S. patula* aus Spanien (Chen-Nummer 1528). Arten die zur diploiden Artengruppe gehören sind grün, zur tetraploiden Artengruppe gehörende sind rot dargestellt. Das Individuum mit der Chen-Nummer 994 ist blau gekennzeichnet und zusätzlich mit einem Fragezeichen markiert. 26 Individuen beider Artengruppen stammen aus der Population Hedwigskoog



A-4 Lebenslauf

A-5 Tabelle P/O Verhältnisse der untersuchten Arten

Ploidie	Anzahl Individuen	Pollen pro Anthere ± Standardabweichung (n= Antheren)	Polendurchmesser (n= Pollen)
<i>S. ramosissima</i>			
2n	4	196 ± 19,38 (n=13)	
	1	227 ± 29,91 (n=9)	~25,8-27,4µm (n=20)
	1	289 ± 55,05 (n=5)	
	1	265 ± 40,93 (n=3)	
Summe aus 7 Individuen und 30 Antheren: 228 ± 46,62			
<i>S. europaea</i>			
2n	1	180	
	1	270 ± 36,05 (n=3)	~25,2µm (n=10)
Summe aus 2 Individuen und 4 Antheren: 252 ± 45,73			
<i>S. procumbens</i>			
4n	1	>900 (n=2)	
	1	>400 (n=1)	
	1	>450 - >700 (n=4)	~32,3µm (n=10)
	1	350 - >500 (n=7)	29,0-31,0µm (n=20)
	3	678 (n=6)	
Summe aus 4 Individuen und 20 Antheren: 604 ± 184,18			
<i>S. stricta</i>			
4n	3 (PF1+2+4)	721,25 ± 70,88(n=13)	
	1 (19-08)	600-800 (n=2)	25,8-32,3µm (n=20)
	1 (19-19)	> 600 (n=2)	
Summe aus 5 Individuen und 17 Antheren: 719 ± 28,28			

A-6 Datenmatrix (0/1/?) der AFLP-Analyse

Gesamte 0/1/? Matrix der beiden verwendeten Primerpaarkombinationen. 89 Akzessionen, 242 Fragmente, interne Nummerierung siehe A-1

```
11111111???1101111010001000101000101?1100010011?11100?0000100000000000101001?100100000010?  
000000001000001011010100011100000000000011000111?0000010000000000000101?000000001010000000  
00000000000000000001110000011010111100001000000000000000000010A1 P_F_A1          1111111111?0?1  
111111110010001010101001111001101011101100000100?00?0110010111100100000011?0000100010000  
01010000110011100000?00000110111111000?00000000?000010110100000000100100000000?000000000  
0000011110000?101011?1000010000000000?0000000010A2 P_F_A2          111111111?0?111111?10001000  
101000100111100110101111011000001100000?001001011110010000001?10000?0100000001010000110011  
100000000001110011111000?000000001000010111100?0000010010000000?1000000000000111100000  
1101011110100?000000000?0000000010A3 P_F_A3          1111111111011111111110011001011010111110  
1010101111?110000011100001101?01111010110000001110000100010000011100001100111000010000001?  
11111110000100000000101000010?0000000?0110?10100001000000000010?11010000001010101100000  
?00?00000010000000011A4 PU_F_A4          1111111111111101111011010010101010101111?1010101111011?  
000011100001?01?0?1?100001000000111000010001000001010100110011100001000000011111100000100  
000000100100011010000000001100100000?10000000000001101000000100010000010010000000001100  
0000000A7 R_F_A7          11111111?110111101110101001010100111101010101110110000011?0000100  
?00001110001000000?11000010001000001010000010011100000000000011111000000001000000000001  
1?000000000000100001010001001000000000?1000000010001000000000000000000000000?000001A8  
E_R_F_A8          111111111?0?11110111?01010010111010011111010101110?10000001100001001000101  
10001000010?01000000001000001010000100110000000000000011111000000000000100100011100000  
00000000000100100100000000000000110000000000010?000000?0000000010000000001A9 R_F_A9  
111111111111?1111011100101001010101011111010101011?1011000001110001100100?1110000100  
00?01110000100010000010100000100111010000001000001111100000?00000001?0100011010000000000  
101101000001000000000?0?110?000000100010000000010000100000000000001A10 E_2a_F_A10  
11111111110111110110110100101?101011110111010111100100100111000?1101?01111000010?  
0000111000000001?00001010000010011000001000000000011110000010000000100000011010000000001  
000010000010000000000110100000000001000000010000000000000000001A11 E_F_A11          111111  
111110?1111111?000100101010100111101010111001000001100000111000010010000110000010?000011100000  
00010000010100000100110000000000000011111000001000?00001000000110?000000000000000000001  
000000000?0011010000000001000000000000000000000000001A12 E_F_A12          1?1111111?101  
1111111000100010100010011110?1101011110010000011000000001000?111100?0000001010000000010000  
0101100011001110000000000?1011111100000000000100000001?0000000010010000100001000000000  
000001100000001101011110000000000000000000000000001B1 S__F_B1          111111111101111101110000100  
101110101111011110010000?110000100100?111100010000001110000?0001000001010000010011  
00000100000000001111000001000000001000000110?000000000000000000000000000000110100000  
00000100000100000000000000000000001B2 S_N_F_B2          1?111111111?111111?111110001010001  
0011110011011?11101110000011000?100100???1100100000?1110011111?1000010100001?00111000000  
000000000?111110000?000000?000010111?00000000000000000000000000000100011?000000001010  
110000?00000000001000000000?B3 P_UK_B3          11111111111?111101?110001001010?0101?11101010101  
1110010001011?0?0?101001?110000101000010101001000100000101?000010011000000000000000011100  
?00010001000000000100?000000000000010000000?00000000?101000000000100000?000000000000  
00000000000000B5 PU_UK_B5          1?11111111101111?11110100101101001110101011101010101110010  
00?00111101100100?111000010000101010111000100000101000001001100000000000000011110?000?00  
01000010001001101000000100001011010?0011000000000000110?00000000010000000?00?000001000  
0000001B6 PU_UK_B6          1111111111011111011100101001010101111101010101?1100110000111  
00001?01?011110000100000011100000000100000101000001001110101100000000011111000001000100001  
00100011000000000000100110000000100000000010011010000000100100000010010000000010000000001  
B7 E_R_UK_B7          111111111111111?111?0001001010101011111?1010101?11011100000111100110  
1001111000010000101110000?00011000010100011010100010000100111?000000000000100?0000?01  
101000000000010000000000100000000?001101000000100010000000000000000010000000?1B8 R_UK_B8  
1?111111111?111101111000100101010100111111010101?110010000001100001001000111  
000010000101110000100010000010100000100110000000001001011110000010000100110100011010000  
0000000100001000001000000000000110?000000010010000000010000000010000000001B9 E_N_UK_B9  
11111111110?1111111101110001010?01001111011101111101100000011000010110000011110100  
00001111100001000001?10100001100110000000000010001111100000?000000100?010110100000000000  
000000000000000000001100000000010000100000100100000?0000000001B10 N_UK_B10          1111111  
111110111111111?0110000101010100111011011110110010011100001001?010001110001000100?1100000  
00110000010100101?00110000010000001000?11111000001000000100101011110000000000100?1010001?0  
00000001000001111000000?100?100001100100000?0000000001B11 P_S_HS_B11          111111111?1011  
11101111?1010010101010011110101010?111001000?011110001?011011?1000010000001110000100010000  
01?1000001001100000100001000011111000001000000001001000110110000000000110010100000100000100  
000001101000000010010?000100100000100010000000001B12 E_R_HS_B12          1111111111011110111  
0010100101010011110101010111100100000011000010010001110000100000011100000000100000101100
```

00100111000000000000?10?1110000010000000100000011?000000000100?00?0?0000?000000000000011
0?00000011001?0100000000000000000000000010**C1 R_MA_C1** 111111111101111111101?10001010101
0?1111011101111110110010001100001001101?1111001000000111000010001000010100?100011000000
00000100001111100000100000100?01011010100100000100000100010000000000100000111000?00000010
1100001100100000010000000000**C2 P_S_MA_C2** 1111111111?1111111110??100010101010011110
1110111111011000000110000100110101111011000000111100000010001010100??1100110000000010010
00111111000100000000100101011010?0000000011000010000000000001000001111000000000100100001
10010000001000?00000**C3 P_HK_C3** 111111111101111111110?1010010100010111110?1101111110111
00000110?00110110111111011000000?111000000010000010100111000110000000000001000111111000100
00000010000101101?100000??1000000001?00000000100000110100100?10?0?10000110010000001010
000000**C4 S_HK_C4** 1?1111111100111111101110001010101001110111011010110101101011?0000011
00001101000?1111011000?0011110?00?0?1000001010000110011000000000001000111111000000000001
000010?1010000000000000101000?1000000000000011??00000001000010000?100110000010000?0001
C5 S_HK_C5 111111111101?111011100?001010100010111101010101111001000000110000100
1101111100010000001110000000010000?1?10000010011000000000?00000111110000010000000010010001
1010000001000101010100000?00000000000011010000000?0010000010010000000001000000000**C6 E_HK_C6**
11111111110111110111001010010101010111?1010101?1100100000011?00110110110111
100010000001110000?000100000101000001001100000?0000000?01111100000100000000100101011010000
000000110110000000?000000000000011010000000100100000100100010000010000000000**C7 E_HK_C7**
1111111111011111011100101001010101011111?1010111100100?00111000010011011111000100
00001110?00100011000010100000100110000010000000011111000001000000001001000111100000010000
10000100000100000000000001101000000010010000?001?000000001000000000**C8 R_HK_C8** 111111
11111011111011100?001010100010111110101010111100100000?1100001001101111?000100000011100000
0010000010100000100110000010000000001111100?0010000000100100011010000000001?00100100011
0000100000000?110100000001001000000001?001000001000000000**C9 R_HK_C9** ?1111110101000
100011100101000001101001111?10000000?10?0000001010000110100011111000000000100000100000000
0011000000001110000000?100011000000001000000000100110001000000000000010010100001100000000
000001100000000010010000000010001001001000000000**C10 E_C10** ?0000001011001001011111000
0001?00001101010000000?00100000000011100100100010111000000000010010?100000000001?0000?00011
0000000000001011111100000000000100110001000000000000000100000000000000000000100001100000000
00?10001100000100100000110000000000? **C11 P_F_C11** 1?111111?1?1111111111111?10001010101
00?111101110101111110001011?00001011?0001011?00010?000??000001010000000101000001100110000?00
100001000111111100?00000000?001000?1010000000000010010100001000000001000001101000000011000
110000100000000001000000000? **C12 P_F_C12** 11111111110111110111011010010101010111110
101010111100100000111001010010011?10000100000011100001000100000101000001001100000?00001000
0011110?0001000100001?01000110100000000000?001010000010000000000001101000000011010?000000
?0000000001000000000**D2 R_F_D2** 10001110?00??11?01?1000010010?000100?101010101000010010
000001000
000
0000000**D3 R_F_D3** 1000111?001?1111011?0000100100000101?10??1000?0000000?0000001000000000
000
000
000**D4 R_F_D4**
1111111111?11111011111?010010101010111111101010111100100000111001?1?01001111
?10010000001110000000010000010100000100110000010000000000111100000100000000100100011010000
0000000100101000001000000000000110100000001001000000010000001001000000000**D5 E_F_D5**
111111000010011?11?000010010?001100?1?1?10?0100?1100000000?00000000?00001011000?00
0000?0?00000000000001010000?0011000000000000000000011000000000000000000000000000000000000000
000**D6 E_PA_F_D6** 111111
11111111111011100?001010110010?111111010101111001000?01110?1011011011111000100000011100000
000100000101000?0100110000010000000110111110000100000000101100011010000000001100101000001
000000000000011010000000100100100?0011000000001000000000**D7 E_F_D7** 1?10110001100?0?11?1
0001000?00000100?1?00?000?0000100000000000000000?00
0000011000000000000000?11110001
0000000000100001000000000000000000000000**D8 S_F_D8** 101111111101?100?1?100001001010001
10?1?1?100010000100000000?000000001000000000?000000?0?000000000000?0100000000110000000
000000000010100
000000000000000000000000000000**D9 N_S_F_D9** 111111111?0111111?11100001001010?010111?1?
101010111100?000000110000?001000000000010000001110000?000100000101000001001100000000000000
0001100000010000000000000001?000?10?0000000001?00000000
00000000000000000000? **D10 S_S_F_D10** 111111111111111111111110001010100111011011?
11101110?00011100110010011?11100100000?110000100?1100011010011100011000000010000100001111
1000001000100101110110100000000000000000?100000000000000011110000000101011000011001100
0001000000000**D11 P_UK_D11** 1??111111?00101111?010010001010?01000?101001010111?0110
010001?1000000001001000100
000
0000000**D12 P_UK_D12** 111111111?1111111?1111?101001010101011111?1010101111001000?0111
000111?1101111000100001011100000000100010100000100110000010000000000001110000010000000001
0010001101000000000011000010000010000000001001101000000100100000100100000100100000000001
E1 PU_UK_E1 1111111101?1111111111?10100101010100111111010101111001001?0?111010100

Anhang

1?01111000010000001110000?0001000001010000010011000001000000000011110000010000010010010001
1010001000000100000110000100000000101001101000000100100001100100001000010000000001E2
PU_UK_E2 1??1110101110101101?10101000101000101?1??0101010?10001000000100000000000011
100000000000000000000000000101000001000000000000000000000000011000000000000000
000010000000000000100000000000000000000000000000101000000000000001000000000E3E_UK_E3
1111111111111111101111101001010101011111?101010111100100001110011110100?1110000100
00001?100011000100000101000101001100100000010000?1111100010100000000100010011?100000001??0
0000110000000000000000000110?0000000100100001000010100000010010100001E4E_UK_E4 1??111
111111?111101111000?101010101001110001010101?0110000001??101100?00001100000000100?0000?1
00?000100101000101001100100000001000110000000000000000000000?000000000000001001000001
0100000000001?100000000000010100000000000000000100000000?E5E_UK_E5 1??111111001
01101?00001000101000100?1?10001010101?001000000100??00000000000001000000000000000000?
?1000?001001100000000000000101?00010
00000000000001000000?000000000000000?0010000000E6N_UK_E6 1??111111100111101110100100
101010100111101010101011001000000?1?1000001000011???0?00000?11000110000100001010000010011
110000000000001011?000110000000
00000100000000000000101000000000E7N_UK_E7 11111111111111011101101001001010101011111
10101011110010001011100001101?011?10000100000011101001?001000001010000010011000001000000
0111110000010001000010010001101000000000?1001000000010000000000011010001000??010000000
100010000010000000001E8E_FWLK_E8 1111111?1?10101?11111000011010100010?1111011?011?
11011000010?1?0101011101?0111011000000?11000000001100011010010100011000001000000100011111
10001000000001001010110111000000010001000001000000001000001111000?000010001100001?001000
00010000000001E9P_FWLK_E9 11111111101111111100110001010001011110111011?1110110
010?11101101?11?011?1110110000101110000010010000101?011100011000000000001000?11111000100
00000010001101101110000000?0000110001000000000100000111000?0000001011000010001000000?000
0000001E10P_HK_E10 11111111?10101111110?001001??00010?1111011?011?11101100?01??1
000010111011?1110110001001110000000100001101001110011100000?000001000111111000001000001
000000110111000001001000000001000000001000001110100100001000010000100000001000000001
E11S_ISO_HK_E11 111111111011111110111000010101010?11110111011?111111001011111000100
1101101110010000001110000001000011010100?11100110001001000001000111111001100000000100?0101
101110000000010001010001000000001000011110101000010000100001100100000010000000001E12
S_HK_E12 11111111?10111110111000010010101010111?1?1010101111001000?00110010?001001001
00001000000111000000001000001010000010011000000000000000011000000100000000100000011010000
000000000010100000000000000000011010000000000110000000000000000010000000001F1E_HK_F1
111111111101111101111000100101010111110101010111100100000011001010010011010000100
000011100000000100001101000001001100000000000000111100000100000000100?000110100000000000
00000100000000000000000001101000000000100000000?00000000010000000001F2E_HK_F2 111111
111110111110111000001010110010011110101011111001000101100101?0110111?000100000011100000
0001000001010000010011000001000000011111000010000?000010010001101?000000001?0100100000?
0000000000010011010000000100100000000100010000010000000001F3R_HK_F3 11111111111111
111?11111?0010101?00101111101010101111001000?0111001011010111110001000000111010000001?000
0101000??1001100000100011000011111?00001000000001001000110100000000000011010000010000000
1000011010000000100100000000100010000010000000001F4R_HK_F4 1111111111011111010111010100
101010100111101010101111001000100110001000100111110001000000111000010001000001010000010011
000000000000001111?000010000000010010001101000000000000100100000100000000000110100000
00100100000000?0000000001000000001F5R_HK_F5 11111111?111?1110111001001001000111000011000000
1?101011110010000100110010001?0111110011000000?1?1000000110000110100000110110000010000000
0111110000010000000010010001101?000000000100010000000100000000000011010000000100100000100
000000000010000000001F6UK_Bit_F6 111111111101?1111111001010010100010011110111010101
1110110000??11101011011011111011000000?110?0010100000?01010011100011000000000011100111111
100?1000000001001010110111000100011010100000010000000010000011110011000?1000?1000011001000
000100000000001F7P_F_F7 1111111111?1111111101010001010?01001110111011?1110110000?11
101010010011111100100000?110000100011000010110011100110100000110001011111000?0000000001
0010001101000000000000100000010000000?0000011?1000000110001100011?0010000000000000001
F8P_F_F8 11111111110111111110010010101000101111111101011110100010111011011011011011111
10001000000111000000001000001?1000?01?011000001000?000011111?000?1?0000000100100011011000
000000110010100001100000000000011010000000100100100100100001000010000000001F9PU_F_F9
11111111111111111111111010010101010011111111010111100100010111001011011011110100100
000011100001000100000101000001001100000100100000111111?0001110010000100100001010000000000
100011010000100000000000101000000010010000000100000000010000000001F10R_F_F10 1111111
1111101111101110100100101010111110101010111100100000110001001?011110000100000011100000
0001000001010000010011000001000000000111100000100000??01101000110100000000000?0000000001
000000000000001101010000010010000000100000000010000000001F11R_F_F11 11111111111111
11101111110100101?101011111010101011110011000011101001011?0?1?1000110000101110?00100010000
0101000001001100101100001000011111110001000??000100100011010000000000?0000100000100001000
0010011010000001100100000000100101000011000000001F12E_F_F12 11111111?1011111?1110010010
10100010111111?1010111101?000?01110010110110111110001000000111000000010000011100000?011
000001000010000100000000010000000011010001101100000100011101010000010000000001?110100000
00100100000100100000000010000000001G1PA_F_G1 111111110101?11101111010010101000101111111


```

1?101011110010000?11000010011011000000100000011100000001?10001?1000101001100000100000000
0100000000100000000100100011011000000001000100000?000000000001101000000010110000000
1000000001000000001G2 E_R_F_G2          1111111110011101?10000001?000100111100110101
111001000000111000101110?111100010?0000?110000001000001010100111100?1000000000?0?11111111
1?001000000011001000?10?000000000011000000100?01000000?0000011000000000010?01100001?001000
10010000000001G3 P_N_F_G3          1?11111111011?11111100110001?0000100111101110111110110
0100?11100110?1101111110110000001110000101100000010100?1110011000000?000101000111111000100
010000100?01011010?00000001?000000000?10000000010000011100000000100011000110010001001000
0000001G4 P_UK_G4          1?11111111001?11010010001001?001010011110??01010111?0010000001?
10000000000?00000000000?000100?000000000100000010000000000000000000000000000000000000000
000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000
G5 R_UK_G5          ?1??11?1?11?111111001?11000?011?01011110?0101?1?1100100?00111110101?
?0011111000110??0???10001100000000010100000100110000000011000000000000000?01000000001001
00?000010100000000010?0000000000000000?10?000000000100000000000000000000001000000G6 E_UK_G6
1?11111111001?1111??110100010?010100111100?101?1?110110001001110001011000111
11011000010?1?0101100000000010100001100110000000000001010??11110000000?0001000010011?0000
000000000000001000000000000001100000000?1000110000010010000010010000001000000001G7 N_UK_G7
11111111110111111111010010010?0000101111011101111101100110010001110101001001111111100
00001111000001000000010100?1110011000000000001000?11111100100001001000000110100000000000
00000000011000000000000001111000000110001100001100100000110000000001G8 P_HK_G8          111111
111110111111111111100010101010011110111011?111011001001111?10100110111111011000000111?0000
00010001010100111?0001100000?01001000011111110000010000001000010110100000000100001101000100
00000001000011110100000011000?100001?001000000?0000001001G9 P_HK_G9          1111111111111
1110111?1001001010101001111?10101011110010000011100111001001111000010000001110000100010000
?101000001001100010?000000000011111000010000000010010001111000000000101001010000010000000
0000?1101000000100100000?00100001000010000000001G10 E_HK_G10          1111111111101111111
11?100010101010011110111011?1110110010?11100001001?01?111101100000011100001010000000101001
11?0011000000000000101011111100100000000100101001010?000010000000101000100000000000000011
110000000?10001100001100100000010000000001G11 P_HK_G11          000000010100010?11110011000
00001???011?1010?000000101000100?010010101100010111010000000010?000000000000000100011?0011
00000000000100001111100000000010?000000010000000000000000000010?0000000000000000011000000
000100001000001001000000?0000000001G12 P_S_HK_G12          ?11?110?01000?0?11?1111000?0?0011
0011?10?0?100011001000?0000100101011000100?000000000010000110000000000100001?00110000000
00000?01000111100000000000?0000?0010000000000100000000000000000000000000000001100000000001000
0100000?00?00000000000000000H1 P_HK_H1          1111111111011111111001100010100010011110111011?
11101100?0?01100101001101101110010000001110000001000000010100101000110000?0000100100001111
1000001000000100000011010?00000000?000?010000000000000100000?1?1000?000010000100001?00?000
000000000000?H2 P_HK_H2          111111111101?11111101001001010001001111011101111011110110110
01?11?1001010011011?11101100010011100000010000001010011100111000000000000100011111?10100
00?00100?0101101?1000010001010000000110000000100000111000100000010110000110010000001000
0000001H3 S_HK_H3          111111111101111111010010010100010011110111011?111011001??111
01101001101111110?1000100111000010001?00101010011100111001000100001000111111?000010000001
0010101101110000000010000110?0110010000000000011110001000?1000?110001100100?00010000000001
H4 S_HK_H4          111111111101?1111111001110010101010011110111011111011000011?1?010100
1101111110?10001001110000001000000010100111000110000010000000001111100010000010010010101
101110000000011001010001?000000001000001111000000110001000011001000000001H5 S_HK_H5
111111111101?111011100100101010001011111110101011110?1000??1110011100110111?0
000?10000000110000000010000010110000100110000010000000001000010000100000000100110011010000
000000?0011100001100000000000101101000000100100000100100?00000010000000001H6 E_D_H6
11111111?1111111?1111110100101010101111110101011110110011011100101?01101100??00100
0000011000000001000001?100000100110001010001000001001010000100000000100100011010000000000?
100001000011000000000001011010000000100100000001100000000010000000001H7 E_BSH_H7          111111
1111111?111?111010010??01?11100111111011101?1?1001000011?110111101000101001010000000111000001
010?0000?01110?00?001100000000100001111110000?00010000100100??101000000010001001110000001
00010000000001100000000010010000000010000000001H8 E_HK_H8          111111111111?
111?111011010?01011101111111011111?1?1001000011?10101100100?1000010100000011100001010?0000
??1100?10?001100001000100000000000000?00000000100110111010000000100010010100000100000000
0000111000000000100100000000100000000010000010001H9 E_LBO_H9

```

A-7 Manuskript Kadereit et al. 2007

A taxonomic nightmare comes true: phylogeny and biogeography of glassworts (*Salicornia* L., Chenopodiaceae).

Gudrun Kadereit, Peter Ball, Svetlana Beer, Ladislav Mucina, Dmitry Sokoloff, Patrick Teege, Ahmet E. Yaprak & Helmut Freitag