

RegioDiv — Genetische Vielfalt krautiger Pflanzenarten in Deutschland und Empfehlungen für die Regiosaatgut-Praxis

Walter Durka, Stefan Michalski, Johannes Höfner
und das RegioDiv-Konsortium*

BfN-Schriften

687

2024





RegioDiv — Genetische Vielfalt krautiger Pflanzenarten in Deutschland und Empfehlungen für die Regiosaatgut-Praxis

Walter Durka, Stefan Michalski, Johannes Höfner und das RegioDiv-Konsortium*

*Alexander Harpke, Christina M. Müller, Christoph Oberprieler, Filip Kolar, Kristýna Šemberová, Jan-Hinnerk Schwarz, Annemarie Schacherer, Christiane Roscher, Holger Loritz, Michael Ristow, Ann Karen Mainz, Markus Wieden, Walter Bleeker, Andreas Zehm, René Mause, Alina Twerski, Markus Bauer, Dierk Kunzmann, Ronny Goldberg, Beate Rutkowski, Pia Eibes, Katrin Voigt, Kristine Mayer, Cora Carmesin, Stefan Brändel, Christian Dolnik, Simon Leib, Birgit Simmeth, Helene Seitz, Karin und Martin Weiß, Rico Kaufmann, Barbara Ruthsatz, Simone Schneider, Jakob Huber, Anne Straub, Birgit Beermann, Sabrina Laufenburg, Elisabeth Pleyl, Kerstin Grant, Lutz Zwiebel, Hans Pfestorf, Lara Braun, Thomas Frankenberg, Rainer Borchering, Sylvia Haider, Carmen Weicker-Zöllner, Kerstin Günther, Barbara Bouillon, Linda Vogt, Stephanie Socher, Julia Eberl, Martin Renger, Michael Ewald, Thomas Braun, Friedhelm Haun, Thomas Breunig, Sebastian Haas, Andreas Golde, Simon Reith, Leonie Schaefer, Maria Weißbecker, Cynthia Tobisch, Desiree Jakubka, Franziska Bucher, Alexander Wille, Joraine Schmoltdt, Birgit Krummhaar, Kerstin Rieche, Claudia Gruber, Robert Schönfeld, Anja Dichtl, Bernhard Hake, Monika Sommer, Anna-Maria Madaj, Daniel Lauterbach, Lotte Korell, Ariane Sambataro, Astrid Kohl, Nils Stanik, Wolfgang Schmidt, Gisela Twenhöven, Nikola Lenzewski, Christoph Rosche, Barbara Pfitzner, Elke Maier, Ann-Katrin Stockinger, Birgitta Hohnheiser, Hanna Mertens, Guido Warthemann, Klara Friederich, Michael Buß, Philipp Meinecke, Wolfgang Diewald, Anna Kohnle, Inga Willecke, Maren H. Meyer, Markus K. Zaplata, Melanie Takla, Wolfgang Petrick, Wolfram Adelman, Jessica Rossow, Jochen Späth, Stefan Kesting, Uta Kietsch, Simone Peuleke, Daniel Rutte, Sandra Skowronek, Johanna Webersberger, Ilona Leyer, Anna Bucharova, Alexander Holstein, Marco Müller, Karsten Kindermann, Friederike Schumann, Vinzenz Gilgenreiner, Laura Steiner, Laura Wollschläger, Katharina Leib, Roland Schröder, Annemarie Röske, Cora Leroy, Robert Bauer, Sabine Schlenkermann, Martin Musche, Silke Dehe, Tina Richter, Karel Kleijn, Annika Eickelmann, Werner Schubert, Gabriele Weiß, Jörg Mildenerberger, Peter Heffner, Gitte Kieke, Christian Zidorn

Impressum

Titelbild: Artenreiches Wirtschaftsgrünland (W. Durka)

Adressen der Autoren:

Dr. Walter Durka	Helmholtz Zentrum für Umweltforschung-UFZ GmbH,
Dr. Stefan G. Michalski	Theodor-Lieser-Str. 2, 06120 Halle
Johannes Höfner	E-Mail: walter.durka@ufz.de
	stefan.michalski@ufz.de
	johannes.höfner@ufz.de

Fachbetreuung im BfN:

Dr. Sandra Skowronek (2020-2022) Fachgebiet II 1.2 "Botanischer Artenschutz"
Larissa Getrost (2023)
Dr. Detlev Metzging (2020-2023)

Förderhinweis:

Gefördert durch das Bundesamt für Naturschutz (BfN) mit Mitteln des Bundesministeriums für Umwelt, Naturschutz, nukleare Sicherheit und Verbraucherschutz (BMUV) (FKZ: 3520 82 06A-AW, MODUL 2).

Diese Veröffentlichung wird aufgenommen in die Literaturdatenbank „DNL-online“ (www.dnl-online.de).
BfN-Schriften sind nicht im Buchhandel erhältlich. Eine pdf-Version dieser Ausgabe kann unter www.bfn.de/publikationen heruntergeladen werden.

Institutioneller Herausgeber: Bundesamt für Naturschutz
Konstantinstr. 110
53179 Bonn
URL: www.bfn.de

Der institutionelle Herausgeber übernimmt keine Gewähr für die Richtigkeit, die Genauigkeit und Vollständigkeit der Angaben sowie für die Beachtung privater Rechte Dritter. Die in den Beiträgen geäußerten Ansichten und Meinungen müssen nicht mit denen des institutionellen Herausgebers übereinstimmen.



Diese Schriftenreihe wird unter den Bedingungen der Creative Commons Lizenz Namensnennung – keine Bearbeitung 4.0 International (CC BY - ND 4.0) zur Verfügung gestellt (creativecommons.org/licenses).

Druck: Druckerei des Bundesministeriums für Umwelt, Naturschutz, nukleare Sicherheit und Verbraucherschutz (BMUV)

Gedruckt auf 100 % Altpapier

ISBN 978-3-89624-449-9

DOI 10.19217/skr687

Bonn 2024

Inhaltsverzeichnis

Zusammenfassung.....	8
Abstract	10
1 Einleitung	13
1.1 Grasland, Wiesen und Weiden in Mitteleuropa als anthropo- und zoogene Vegetationseinheiten.....	13
1.2 Innerartliche genetische Vielfalt.....	14
1.3 Herkunftsgebiete und seed transfer zones	17
1.4 Regiosaatgut in Deutschland	19
1.5 Ziele.....	23
2 Methodik.....	24
2.1 Projektorganisation	24
2.2 Gebietskulisse	25
2.3 Untersuchte Arten	27
2.3.1 Kriterien der Artenauswahl.....	27
2.3.2 RegioDiv Artenliste	29
2.4 Probenahme	31
2.4.1 Internet-Seite.....	31
2.4.2 Sammlerinnen und Sammler	31
2.4.3 Auswahl der Sammelorte	33
2.4.4 Probenahme im Gelände.....	34
2.4.5 Standortparameter und Umweltgradienten	34
2.4.6 Verfügbare Pflanzenproben.....	37
2.5 Molekular-genetische Analysen	42
2.5.1 Genetische Marker und pflanzliche Genome	42
2.5.2 Laborarbeiten	44
2.6 Bioinformatik — SNP-Genotypisierung	45
2.6.1 Identifikation von Chloroplasten-Markern.....	46
2.7 Ploidie-Analysen	47
2.8 Datenanalyse	47
2.8.1 Grundlagen	48
2.8.2 Bereinigen der Datensätze, Trennung von Taxa.....	50
2.8.3 Genetische Populationsstruktur	51
2.8.4 Genetische Diversität.....	58

2.9	Alternative Ursprungsgebiets-Einteilungen.....	59
2.9.1	Problemlage und Ziel	59
2.9.2	Multi-Arten-Daten: Datenbasis	61
2.9.3	Klassifikation: Clusterverfahren.....	63
2.9.4	Bewertungskriterium für Gebietseinteilungen.....	63
2.9.5	Karten-pool 1	66
2.9.6	Karten-pool 2	66
2.9.7	Beratung mit Interessengruppen.....	66
3	Aktueller Wissensstand der Arten: Taxonomie, Phylogenie, Phylogeographie, Biologie	67
3.1	<i>Achillea millefolium</i> L.....	67
3.2	<i>Agrimonia eupatoria</i> L.	68
3.3	<i>Agrostis capillaris</i> L.....	68
3.4	<i>Anthoxanthum odoratum</i> L.	69
3.5	<i>Arrhenatherum elatius</i> (L.) J. Presl & C. Presl.....	69
3.6	<i>Bistorta officinalis</i> Delarbre	70
3.7	<i>Bromus erectus</i> Huds.....	71
3.8	<i>Campanula rotundifolia</i> L. s. str.....	72
3.9	<i>Centaurea jacea</i> L. s. str.....	74
3.10	<i>Corynephorus canescens</i> (L.) P. Beauv.	75
3.11	<i>Cynosurus cristatus</i> L.	76
3.12	<i>Euphorbia cyparissias</i> L.....	76
3.13	<i>Festuca rubra</i> L.....	77
3.14	<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.	78
3.15	<i>Galium album</i> Mill.....	78
3.16	<i>Hypochaeris radicata</i> L.....	79
3.17	<i>Knautia arvensis</i> (L.) Coult. s. str.....	79
3.18	<i>Lathyrus pratensis</i> L.	81
3.19	<i>Leucanthemum vulgare</i> agg.....	81
3.19.1	<i>Leucanthemum vulgare</i> (Vaillant) Lam. s. str.....	82
3.19.2	<i>Leucanthemum ircutianum</i> Turcz. ex DC.	82
3.20	<i>Lotus corniculatus</i> L.	82
3.21	<i>Lychnis flos-cuculi</i> L.....	83
3.22	<i>Pimpinella saxifraga</i> L.	84

3.23	<i>Prunella vulgaris</i> L.....	85
3.24	<i>Ranunculus acris</i> L.....	86
3.25	<i>Salvia pratensis</i> L.....	86
3.26	<i>Silene vulgaris</i> (Moench) Garcke, s. l.	87
3.27	<i>Thymus pulegioides</i> L. s. l.	87
3.28	<i>Tragopogon pratensis</i> L. s. l.	89
4	Ergebnisse: Artenprofile der genetischen Diversität und Struktur	90
4.1	<i>Achillea millefolium</i> agg.....	90
4.2	<i>Achillea millefolium</i> L. s. str.	92
4.3	<i>Achillea pratensis</i> Saukel & R. Länger	95
4.4	<i>Agrimonia eupatoria</i> L.	98
4.5	<i>Agrostis capillaris</i> L.....	102
4.6	<i>Anthoxanthum odoratum</i> L.	105
4.7	<i>Arrhenatherum elatius</i> (L.) J. Presl & C. Presl.....	108
4.8	<i>Bistorta officinalis</i> Delarbre	111
4.9	<i>Bromus erectus</i> Huds.....	115
4.10	<i>Campanula rotundifolia</i> L.....	118
4.11	<i>Campanula rotundifolia</i> L., diploider Cytotyp ($2n = 2x = 34$).....	121
4.12	<i>Campanula rotundifolia</i> L., tetraploider Cytotyp ($2n = 4x = 68$).....	124
4.13	<i>Centaurea jacea</i> L. s. str.....	127
4.14	<i>Corynephorus canescens</i> (L.) P. Beauv.	131
4.15	<i>Cynosurus cristatus</i> L.	134
4.16	<i>Euphorbia cyparissias</i> L.....	137
4.17	<i>Festuca rubra</i> L. s. l.	140
4.18	<i>Festuca rubra</i> L. s. str.....	141
4.19	<i>Festuca nigrescens</i> Lam.	144
4.20	<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.	147
4.21	<i>Galium album</i> Mill.....	150
4.22	<i>Hypochaeris radicata</i> L.....	153
4.23	<i>Knautia arvensis</i> (L.) Coult. s. str.....	156
4.24	<i>Knautia arvensis</i> (L.) Coult, diploider Cytotyp ($2n = 2x = 20$).....	158
4.25	<i>Knautia arvensis</i> (L.) Coult. s. str., tetraploider Cytotyp ($2n = 4x = 40$).....	160
4.26	<i>Lathyrus pratensis</i> L.	163
4.27	<i>Leucanthemum vulgare</i> agg.....	166

4.28	<i>Leucanthemum vulgare</i> (Vaillant) Lam. s. str.	169
4.29	<i>Leucanthemum ircutianum</i> Turcz. ex DC.....	172
4.30	<i>Lotus corniculatus</i> L.	175
4.31	<i>Lychnis flos-cuculi</i> L.....	178
4.32	<i>Pimpinella saxifraga</i> L.	181
4.33	<i>Prunella vulgaris</i> L.	186
4.34	<i>Ranunculus acris</i> L.....	191
4.35	<i>Salvia pratensis</i> L.....	194
4.36	<i>Silene vulgaris</i> (Moench) Garcke, s. l.	197
4.37	<i>Thymus pulegioides</i> L. s. l.	200
4.38	<i>Tragopogon pratensis</i> L. s. l.	203
4.39	<i>Tragopogon orientalis</i> L.	204
4.40	<i>Tragopogon pratensis</i> L. s. str. und <i>T. minor</i>	207
5	Konsequenzen für die Regiosaatgut-Praxis	210
5.1	Kryptische Diversität, Polyploidie und Hybridisierung	212
5.1.1	Problemlage	212
5.1.2	Konsequenzen für Regiosaatgut	214
5.1.3	Artspezifische Hinweise	215
5.2	Vergleichende Analyse von Artengruppen	218
5.2.1	Konsequenzen für Regiosaatgut	220
5.3	Homogenität der Ursprungsgebiete	222
5.3.1	Konsequenzen für Regiosaatgut	223
5.3.2	Eignung angrenzender Ursprungsgebiete für Regiosaatgut.....	223
5.4	Alternative Ursprungsgebiete.....	226
5.4.1	Multi-Arten-Daten der genetischen Struktur	226
5.4.2	Erklärte genetische Varianz als Bewertungskriterium von Ursprungsgebiets-Einteilungen	229
5.4.3	Rein genetisch optimierte Ursprungsgebiets-Einteilungen.....	230
5.4.4	Beratung mit PAG und Interessenvertretern	233
5.5	Schlußfolgerungen und Perspektiven.....	240
	Danksagung	243
	Literaturverzeichnis.....	244
	Abbildungsverzeichnis.....	273
	Tabellenverzeichnis.....	278

Abkürzungsverzeichnis.....	279
A Anhang Artenliste Regiosaatgut	280
B Anhang Sammelprotokoll	287
C Anhang Alternative Ursprungsgebiets-Einteilungen	295
D Anhang Ursprungsgebiets-Einteilungen nach Expertenvorschlag.....	306

Zusammenfassung

In Deutschland ist für die Ausbringung von Pflanzen in der freien Natur nach § 40 BNatSchG gebietseigenes Saat- und Pflanzgut zu verwenden. Für die praktische Umsetzung dieser Vorgabe werden im Regiosaatgutssystem 22 Ursprungsgebiete (UG) unterschieden. Der Zuschnitt der UG beruht im Wesentlichen auf naturräumlichen Einteilungen. Dies kann kritisch betrachtet werden, da keine spezifischen, empirischen Informationen über diejenigen Pflanzenarten eingingen, für welche das System geschaffen wurde. Da die UG generell für alle Arten in gleicher Weise gelten, muss eine große Zahl an Arten untersucht werden, um die Plausibilität der UG zu prüfen. Das Projekt RegioDiv hatte das Ziel, eine breite empirische Datenbasis der genetischen Vielfaltsmuster von Wiesenpflanzen zu erarbeiten, um auf dieser Basis Empfehlungen für das Regiosaatgutssystem ableiten zu können.

Insgesamt sammelten 160 SammlerInnen an über 2.500 Grünlandflächen Pflanzenproben von 28 Arten. Wir charakterisierten den individuellen Genotyp (SNP-Marker, single nucleotide polymorphism) von ca. 12.000 Proben. Die Datenanalyse für jede Art umfasste unter anderem Hauptkomponenten- und Clusteranalysen. Außerdem analysierten wir den Zusammenhang der genetischen und der geographischen Distanz zwischen UG-Paaren, die jeweils als Populationen interpretiert wurden.

Wir unterschieden 33 verschiedene Taxa (Arten und Ploidiestufen). Bei diesen konnten zwischen zwei und acht innerartliche genetische Gruppen unterschieden werden. Die innerartlichen Gruppen bildeten in der Regel räumlich kohärente, artspezifische geographische Gebiete ab. Nur in Ausnahmefällen stimmten die Grenzen dieser Gebiete mit den jetzigen UG-Grenzen überein. Zusätzlich zu den innerartlichen Gruppen ist die genetische Diversität durch kontinuierliche Gradienten gekennzeichnet. Fast alle Arten zeigen ein Muster von Isolation-durch-Distanz (IBD), d. h. einer stetigen Vergrößerung der genetischen Distanz mit zunehmender geographischer Distanz. Unter der Annahme einer linearen Beziehung ändert sich die genetische Distanz pro 70 km um 10 % der in Deutschland vorhandenen genetischen Variation. Die Existenz der innerartlichen Gruppen und das IBD-Muster belegen, dass die Ausbreitung von Samen und Pollen räumlich begrenzt ist und daher die sich aus der Evolutions- und Besiedlungsgeschichte ergebenden Muster relativ stabil bleiben.

Einige der untersuchten Taxa sind bekanntermaßen ‚schwierige‘, morphologisch variable Gruppen, die mehrere Ploidiestufen aufweisen. Verschiedene Ploidiestufen können getrennte biologische Arten darstellen. Daher sollten sowohl in der Wildsamenerzeugung als auch in der Renaturierung gemischt-ploide Populationen vermieden werden. Aufgrund der guten Datenlage können wir für *Knautia arvensis*, *Campanula rotundifolia*, *Pimpinella saxifraga*, *Euphorbia cyparissias*, *Leucanthemum vulgare* agg. und für *Achillea millefolium* agg. und ihre jeweiligen Ploidiestufen detaillierte Empfehlungen über das nötige Management im Regiosaatgut machen. Dabei ist das Ziel, diese Arten mit teilweise kryptischer Diversität nicht per Artenfilter auszuschließen, sondern entsprechend ihrer Biologie im Regiosaatgut zu verwenden.

Wir analysierten das derzeitige Gebietssystem und Alternativen dazu auf Basis aller Arten. Grundsätzlich zeigen unsere Ergebnisse allgemeine Schwächen der derzeitigen Gebietsabgrenzung auf und könnten als Ausgangspunkt für einen veränderten Zuschnitt der Gebiete dienen. Sie zeigen auch, dass die Verwendung von Ersatzgebieten, d. h. die Verwendung von Saatgut aus Nachbarregionen, generell nicht empfohlen werden kann. Art- und UG-spezifische Empfehlungen für Ersatzgebiete sind aber möglich.

Für den Vergleich der derzeitigen und möglicher alternativer Ursprungsgebiete verwenden wir als Bewertungsparameter die mittlere, standardisierte erklärte genetische Varianz (sV_{UG}). Diese erfasst, wie gut die genetischen Muster aller betrachteten Arten durch ein Ursprungsgebietssystem repräsentiert sind. Algorithmisch erzeugte und auf rein genetischen Daten beruhende Gebietssysteme konnten bereits mit 16 UG den Referenzwert für das aktuelle System der 22 UG erreichen und übertreffen ihn zunehmend mit weiter steigender Zahl der Gebiete. Die Grenzen der alternativen UG weichen deutlich von den derzeitigen UG ab. Diese alternativen UG waren, obwohl keine geographische Information in die Analyse eingegangen war, meist räumlich kohärent und relativ kompakt. Es bildeten sich einige charakteristische Gebiete heraus, z. B. 1) die beiden Teile von UG 1 und UG 3 in Schleswig-Holstein wurden nie getrennt, sondern waren immer in derselben Gruppe; 2) eine „West-Gruppe“ wurde aus Teilen von UG 2, 7 und 9 gebildet; 3) das kleine UG 22 wurde immer zwischen UG 3 und UG 4 aufgespalten; 4) das Voralpenland (UG 16 + 17) wurde in West-Ost-Richtung aufgeteilt.

Ein grundsätzlicher Befund ist jedoch, dass keine objektive Lösung für eine optimale Zahl an UG existiert und es auch für eine bestimmte Zahl an UG nicht den einen „richtigen“ UG-Zuschnitt gibt, sondern viele unterschiedliche, aber ähnlich gute. Diese Tatsache spiegelt einerseits die Unterschiedlichkeit der Arten, kann andererseits aber als Potential bei der Entwicklung eines alternativen Gebietssystems verstanden werden. Erste Versuche in diese Richtung wurden durch die projektbegleitende Arbeitsgruppe unternommen. Eine abschließende einvernehmliche Lösung für ein neues Ursprungsgebietssystem konnte aber nicht erreicht werden.

Aus den vorgelegten Befunden zur Strukturierung der genetischen Vielfalt können Empfehlungen für die Regiosaatgut-Praxis gegeben werden:

- Für gemischt-ploide Arten empfehlen wir art- und UG-spezifisch die Verwendung der dominierenden Ploidiestufe oder, falls Verbreitungsgrenzen der Ploidiestufen durch ein UG verlaufen, die Verwendung von subregionalem Saatgut für das ploidi-spezifische Verbreitungsgebiet. Es besteht weiterer Forschungsbedarf bezüglich der Verbreitung der Ploidiestufen bei gemischt-ploiden Arten.
- Das generell vorhandene Isolation-durch-Distanz Muster (IBD) zeigt, dass UG-Grenzen im Einzelfall nicht starr zu interpretieren sind.
- Die Verwendung von Ersatzherkünften aus Nachbar-UG kann nicht generell befürwortet werden, aber artspezifische Ersatzregeln werden vorgeschlagen.

RegioDiv hat eine umfassende Datenbasis der genetischen Struktur von Wiesenpflanzen in Deutschland gelegt. Vor dem Hintergrund des immer deutlicher werdenden Klimawandels sind die vorhandenen Produktionskapazitäten für regionales Saatgut und ein funktionierendes Regelsystem die Voraussetzungen für in der Zukunft mögliche, flexible Anpassungen im Umgang mit gebietseigenem Saatgut. Konsequenzen aus den Ergebnissen von RegioDiv müssen aus der Abwägung zwischen wissenschaftlichen Befunden, den Interessen des behördlichen Naturschutzes und der angewandten Regiosaatgut-Praxis daher zeitnah diskutiert und implementiert werden.

Abstract

In Germany, the use of autochthonous seed material is required in greening and ecosystem restoration with wild species in the open landscape by §40 of the federal nature conservation act. For the practical implementation of these requirements, 22 seed zones are distinguished. The layout of the seed zones is based on ecoregions and thus largely follows abiotic factors. This can be criticized because no specific empirical information was used on those plant species for which the system was constructed. Because the seed zones apply uniformly to all species, it is important to investigate a large number of species to check the plausibility of seed zones. The RegioDiv project aims to generate a broad empirical data base of genetic variation of grassland plant species in order to deduce recommendations for the regional seed system.

In total 160 volunteer collectors collected at more than 2,500 grassland sites leaf samples of 28 plant species. We characterized appr. 12,000 samples with SNP markers (single nucleotide polymorphism). Data analysis for each species included principal component analysis (PCA) and cluster analysis. In addition we analyzed the correlation between genetic and geographic distance between pairs of seed zones, which were interpreted as populations.

We distinguished 33 plant taxa (species and ploidy levels) which showed between 2 and 8 intraspecific genetic groups. Intraspecific groups in general formed coherent species specific areas. The borders of these areas only exceptionally matched with borders of the 22 seed zones. In addition to intraspecific groups genetic variation is characterized by continuous clines. With a single exception all species followed the pattern of isolation-by-distance, i.e. a continuous increase of genetic distance with increasing geographic distance. Assuming a constant linear relationship between genetic and geographic distance, genetic distance changes per 70 km by 10 % of the total variation residing in Germany. Both, the existence of intraspecific groups and the IBD patterns indicate that seed and pollen dispersal are spatially limited and thus the patterns generated by evolution and colonization history are relatively stable.

Some of the taxa investigated are known as complex species consisting of different ploidy levels. However, different ploidy levels may represent different biological species. Thus both in seed production and restoration mixed ploidy populations should be avoided.

Using our data we can give recommendations for the management of *Knautia arvensis*, *Campanula rotundifolia*, *Pimpinella saxifraga*, *Euphorbia cyparissias*, *Leucanthemum vulgare* agg. and for *Achillea millefolium* agg. and their different ploidy levels. The aim for these species with partially cryptic diversity is not to exclude them using the species filter but to keep them in the system according to their biology.

We analyzed the current system of seed zones and alternatives based on all species. In general our results identified weaknesses of the current seed zones which can be one starting point for redesigning the system. We also show that the practice of replacement, i.e. using seed from adjacent zones, can not generally be recommended. However, species and seed zone-specific recommendations are possible. For the comparison of current and alternative seed zones we use a test parameter, the mean standardized explained genetic variance (sV_{uc}). It indicates how well the genetic patterns of all investigated species are represented in a particular seed zone system. Algorithmically optimized systems based purely on genetic data reach the benchmark value of the current 22 seed zones already with 16 zones and reach higher values with increasing numbers of zones. The borders of these alternative seed zones differ strongly from the current system.

The alternative zones were spatially coherent and compact areas although no geographic information was used. Some characteristic areas emerged, e.g. 1) the two parts of UG 1 and UG 3 in Schleswig-Holstein were never separated but always resided in the same group; 2) a group in the West was formed of parts of UG 2, 7 and 9; 3) the small UG 22 was always dissected and assigned to UG 3 and 4; 4) the alpine forelands (UG 16 + 17) were dissected in West-East direction.

Generally, however, there was no objective solution for an optimal number of seed zones and also for a particular number of zones there is no “single best” zone design, but many different but similarly good ones. This fact mirrors the variability among species but can also be understood as potential for the development of an alternative zone system. First attempts in this direction were undertaken together with the working committee. However, a conjoint agreement on a new seed zone system could not be reached.

Based on our results practical recommendations can be given:

- for mixed ploidy species we recommend the use of the dominant ploidy level in a species and seed zone specific manner, or, in the case of intra-zone distribution borders of ploidy levels, we recommend to use subregional material in the ploidy specific range.
- the general pattern of isolation-by-distance (IBD) indicates that zone borders need not to be interpreted in an overly strict way.
- the use of replacement material from neighboring zones can not generally be recommended, but species specific rules are suggested.

The RegioDiv project has produced a comprehensive database of the genetic structure of grassland plant species in Germany. Considering future climate change the available capacities for wild seed production and a working system of rules are preconditions for possible future flexible changes in the management of regional seed. Consequences arising from the results of RegioDiv need to weigh up scientific evidence, interests of nature conservation administration and of seed producers and need to be drawn and implemented in a timely manner.

1 Einleitung

Die Wiederherstellung von Ökosystemen ist eine globale Herausforderung um weitere Ökosystemzerstörung und weiteres Artensterben zu verhindern, anzuhalten und umzukehren (<https://www.decadeonrestoration.org/>). Wiesen, Weiden und andere baumfreie Offenlandhabitats gehören zur Naturlandschaft und zur Kulturlandschaft Mitteleuropas. Sie beherbergen eine außergewöhnlich große Biodiversität und sind von großer Bedeutung für eine vielseitige menschliche Nutzung. Dieses Erbe ist aber stark gefährdet. Ein Werkzeug zur Erhaltung und Wiederherstellung artenreicher Grasland-Habitattypen ist das in Deutschland etablierte Regiosaatgut-System mit dem Einsatz von gebietseigenen Herkünften. Somit hat das Regiosaatgut-Konzept die Biodiversität auf Ebene der Ökosysteme, der Arten und der innerartlichen genetischen Vielfalt im Blick. Das RegioDiv-Projekt fokussiert auf die genetische Vielfalt mit dem Ziel, das Regiosaatgut-Konzept in seiner Funktion für die Wiederherstellung von Biodiversität zu unterstützen.

1.1 Grasland, Wiesen und Weiden in Mitteleuropa als anthropo- und zoogene Vegetationseinheiten

Grasland, Wiesen, Weiden und anderes Offenland sind heute Teil der mitteleuropäischen Kulturlandschaft und unter dem Einfluss der natürlichen nacheiszeitlichen Besiedlung durch Pflanzen und Tiere und dem zunehmenden Einfluss des Menschen entstanden (Ellenberg 1986). Die glazial dominierende Tundra wurde durch Zwergstrauchheiden und offenes Grasland abgelöst, das im Holozän wiederum in Wald überging. Parallel dazu gingen die Großsäuger zurück, die aber zumindest lokal weiterhin halboffene Strukturen aufrechterhalten haben, und auch natürliche Feuer trugen zur Offenhaltung bei. Im frühen Neolithikum gab es in Mitteleuropa natürliche Steppen, alluviales und alpines Grasland (Hejcman et al. 2013). Mit dem Sesshaftwerden des Menschen und der Diversifizierung der Landnutzung nahm der Einfluss des Menschen auf die Vegetation drastisch zu (Küster 1995, Poschlod 2017) und neben Äckern sind insbesondere Wiesen und Weiden das Resultat langanhaltender und differenzierter menschlicher Nutzung. Die Entwicklung von Nutzungsgrünland begann im Neolithikum und Bronzezeit im Zuge der Besiedlung der Lößgebiete Mitteleuropas ab ca. 6000 v. Chr. (Küster 1992, Speier 1996). Die Nutztiere weideten auf Feldbrachen, vor allem aber in Wäldern, die dementsprechend aufgelichtete Hudewälder waren. Der Beginn der Weidenutzung wurde datiert für die Waldweide auf 4500 v. Chr., Triftweide ab 3200 v. Chr. und viel später erst die Standweide ab 600 v. Chr. (Pott 1988). Allerdings ist voreisenzeitlich keine Nutzung von Grasheu nachgewiesen. Einhergehend mit der Eisengewinnung und Waldrodung entstanden ab 750 v. Chr. Feuchtgrünländer und der Nachweis von Sensen belegt die Mahd und damit die Wiesennutzung. Während der Römerzeit entstand erstmals Dauergrünland mit der wirtschaftlichen Umgestaltung im römisch besetzten Teil Germaniens, wo Streuwiesen und Mähweiden genutzt wurden (Speier 1996). Im Mittelalter sind dann die meisten diagnostischen Arten der verschiedenen Wiesentypen unterschiedlicher Standorte nachweisbar, wobei grundsätzlich von extensiver Nutzung und Mähweide ausgegangen wird. Erst ab dem 18. Jh. mit der Zäunung von Vieh wurden reine Mähwiesen häufiger (Hejcman et al. 2013). Ab diesem Zeitpunkt setzte auch die Intensivierung der Bewirtschaftung z. B. durch Wiesenwässerung ein und führte zu weiterer floristischer Vielfalt.

Die Pflanzenarten der Wiesen sind fast alle Teil der Naturlandschaft und besiedeln dort etwa verschiedene lichte Waldtypen, Auwälder, Moore, Röhrichte, Großseggenrieder, Flussauen,

Wiesensteppen, Felsheiden oder Gebüsch- und Waldsäume (Ellenberg 1986, Schmidt et al. 2007). Da das glaziale und periglaziale Klima für die meisten Arten nicht geeignet war und diese in südlichere Gebiete zurückgedrängt waren, waren viele dieser Arten aus ihren Refugialgebieten eingewandert. Die gleichzeitigen Prozesse von Ausbreitung und Einwanderung der Arten und von Boden- und Habitatentwicklung ermöglichte auch in vielen Arten die Evolution neuer Formen. Hybridisierung (z. B. *Lotus corniculatus*) und Polyploidie (z. B. *Achillea millefolium* agg.) brachten nacheiszeitlich typische Wiesenpflanzen hervor. Wie Speier (1996) zeigt, waren bereits in der Jungsteinzeit (ca. 6000 v. Chr.) viele der charakteristischen Grünlandarten nachweisbar und nur ein kleiner Teil kam in der Eisen- und Römerzeit oder dem Mittelalter hinzu. Aktiven Einfluss auf die Artenzusammensetzung von Wiesen nimmt der Mensch verstärkt seit dem 18. Jh., vor allem bezüglich der Futtergräser wie *Arrhenatherum elatius* („Französisches Raygras“, „Fromental“) und *Lolium perenne* (Kauter 2002). Dabei wurde *Arrhenatherum elatius* in Südfrankreich gewonnen und in Europa verbreitet. Als Verunreinigung von Gras-Saatgut wurden wiederum aber auch weitere Arten ausgebreitet (Burchard 1900). So zeigte Hylander (1943) für Schweden, dass Gräser und Leguminosen für die Landwirtschaft zur Verfügung standen. Dieses Saatgut, das z.T. aus Wildaufsammlungen bestand, war z.T. stark verunreinigt, so dass eine Reihe weiterer Arten unbeabsichtigt ausgebracht wurden, z. B. *Sanguisorba minor*, *Bromus erectus*, *Thymus pulegioides*, *Centaurea nigra*. Er identifizierte als Herkunftsgebiete für bestimmte Artengruppen die Dauphiné (SE-Frankreich) und verschiedene Regionen in Deutschland (Pfalz, Mitteldeutschland).

Neben dem aktiven Samentransport durch den Menschen werden Samen auch durch Weidetiere, zum Beispiel im Fell, zwischen Populationen transportiert (Fischer et al. 1996). Der dadurch bewerkstelligte Genfluss führt zu erhöhter genetischer Ähnlichkeit von durch Triftwege verbundenen Populationen, wie Rico et al. (2014) an *Dianthus carthusianorum* auf der Fränkischen Alb zeigten. Bei der früher weit verbreiteten Wanderschäferie und Transhumanz, die auch in Deutschland weit entfernte Regionen verband (Hornberger 1959), kann ein Einfluss auf die genetische Struktur von Pflanzen auf Landschaftsebene daher nicht ausgeschlossen werden. Andererseits konnten keine Effekte von Wanderschäferie auf die genetische Struktur von vernetzten *Bromus erectus* Populationen (Willerding und Poschlod 2002) oder von historischer Landschaftskonnektivität auf *Anthyllis vulneraria* nachgewiesen werden (Honnay et al. 2006). Daher ist kein starker überregionaler Einfluss der Wanderschäferie auf die genetische Struktur von Wiesenpflanzen zu erwarten.

Spätestens mit der in den 1950er Jahren einsetzenden starken Intensivierung auch der Grünlandwirtschaft, z. B. durch Düngung, Sortenwahl und Drainage, nahm die Vielfalt der Wiesenbestände ab. Die einst artenreichen Wiesen wurden weithin ersetzt durch artenarme Ansaaten von leistungsstarken Zuchtsorten. Für Niedersachsen quantifizieren z. B. Leuschner et al. (2013) den Verlust an Grünland auf 50 % und den von feuchtem und mesophilem Grünland auf fast 90 % der ursprünglichen Fläche. Damit einher geht ein drastischer Rückgang der Artenvielfalt auf verbliebenen Wiesen in Deutschland (Oppermann et al. 2009, Leuschner et al. 2013). Diese wenigen Zahlen belegen die Dringlichkeit des Schutzes von verbliebenem artenreichem Grünland und die Wichtigkeit der Renaturierung bzw. Rekultivierung von artenreichem Grünland. Hier kann Regiosaatgut einen Beitrag leisten.

1.2 Innerartliche genetische Vielfalt

Genetische Vielfalt ist eine basale Eigenschaft des Lebens. Sie ist das Material, mit dem die Evolution arbeitet, und somit die Grundlage für die Entstehung von Artenvielfalt und damit

letztlich der Ökosystemvielfalt. Die genetische Vielfalt ist eines der zentralen Schutzgüter in der Konvention über die biologische Vielfalt (UN 1992) mit ehrgeizigen und spezifischen Erhaltungszielen für die Zeit nach 2020 (Hoban et al. 2023). Die sichtbare Vielfalt des Lebens ist festgelegt und kodiert in der DNA und den Genomen aller Organismen. Mutation, Rekombination, Selektion, Genfluss und genetische Drift sind die Grundprozesse der Evolution. Durch Mutation entstehen neue Basenkombinationen und allelische Varianten in der DNA, durch Rekombination werden sie bei der sexuellen Vermehrung neu sortiert und an die Nachkommen weitergegeben, durch Selektion werden an die jeweilige Umwelt angepasste Formen vorrangig erhalten, durch Genfluss werden Genotypen im Raum ausgebreitet und durch genetische Drift erfolgen zufällige Veränderungen in der Häufigkeit der genetischen Varianten. Als Folge dieser gleichzeitig ablaufenden Prozesse und der langen Evolutionsgeschichte sind Arten genetisch divers und die innerartliche genetische Vielfalt geographisch gegliedert, oft räumlich hierarchisch. Genetische Anpassungen an lokale Umweltbedingungen ist die Regel (Leimu und Fischer 2008).

Die Verteilung der genetischen Vielfalt innerhalb des Areal einer Art wird im Wesentlichen von der gleichzeitig erfolgenden innerartlichen Diversifizierung und der Besiedlungs- und Ausbreitungsgeschichte bestimmt, die die Phylogeographie beschreibt (Hewitt 2000). Mitteleuropa war während des Pleistozäns teilweise vereist und zu großen Teilen von Tundravegetation bedeckt, bot aber an Sonderstandorten auch wärmeliebenderen Arten Überlebenschancen. Der größte Teil der mitteleuropäischen Flora wurde während des Pleistozäns von dort verdrängt und überdauerte die Eiszeiten in südlichen Refugien. Durch die komplexe Geographie Südeuropas konnte es dadurch zu getrennten Populationen derselben Art auf einer oder mehreren der Iberischen, Apennin- und Balkan-Halbinsel kommen, die sich genetisch voneinander differenzieren konnten. Diese phylogeographischen Gruppen wanderten dann unabhängig voneinander erst nacheiszeitlich aus südlichen oder östlichen glazialen Refugien (wieder) nach Mittel- und Nordeuropa (z. B. Fjellheim et al. 2006). Beim Zusammentreffen verschiedener phylogeographischer Gruppen und Einwanderungswege können dann charakteristische Nahtzonen beobachtet werden, wo genetisch differenzierte Gruppen an relativ scharf gezeichneten Grenzen getrennt sind (Taberlet et al. 1998). Durch die zentrale Lage in Europa ist in Deutschland damit zu rechnen, dass hier verschiedene Einwanderungsrouten aufeinanderstoßen. Die Verbreitung von phylogeographischen Gruppen kann eine erste Ebene sein, um Herkunftsregionen abzugrenzen (Bucci et al. 2007, Tomita et al. 2017).

In der Evolution von Pflanzenarten spielt Polyploidie, also die Verdoppelung des Chromosomensatzes, eine sehr große Rolle. Alle heute lebenden Angiospermen haben mehrere Zyklen von Polyploidie durchlaufen (Wendel 2015). In vielen Familien ist Polyploidisierung ein wichtiger Prozess der Artbildung und Anpassung, da eine Verdoppelung des Genoms auch die Zellgröße und die Physiologie verändert. Polyploidisierung führt häufig zu starker reproduktiver Isolation der Ploidiestufen. Diese verringert den Genfluss und ermöglicht die Artbildung, entweder durch präzygotische Schranken wie morphologische oder geographische Differenzierung (Kolář et al. 2017, Castro et al. 2020) oder durch postzygotische Schranken, die auch als „triploid block“ bekannt sind (Köhler et al. 2010, Hülber et al. 2015). Andererseits variiert die Stärke der reproduktiven Isolation zwischen den Ploidiestufen (Sutherland und Galloway 2017) und die „triploid bridge“ ist ein effektiver Mechanismus der Bildung von Polyploiden (Ramsey und Schemske 1998). Allerdings führt Polyploidisierung nicht automatisch zu einem neuen Phänotyp, so dass der Anteil der taxonomisch definierten Pflanzenarten, die mehrere Cytotypen umfassen, global bei 16 % (Rice et al. 2015) und in Deutschland bei 18 % liegt (Durka

2002). Das Vorkommen mehrerer Cytotypen wird als intraspezifische Ploidievariation bezeichnet, die Arten als gemischt-ploid (Kolář et al. 2017). Gemischt-ploide Arten umfassen also mehrere mehr oder weniger stark reproduktiv isolierte Linien – bis hin zu getrennten Arten nach dem biologischen Artkonzept – und sind damit genetisch hoch divers. Hier ist die hohe genetische Diversität allerdings für das Management eine Herausforderung, da sowohl für die Rekultivierungs-Praxis als auch die Wildsamenerzeugung die Mischung von Cytotypen schädlich und daher deren Trennung geboten ist (Gibson et al. 2017, Kramer et al. 2018). In gemischten Populationen kommt es zwangsläufig zur Hybridisierung zwischen Ploidiestufen mit in der Regel sterilen Nachkommen, so dass bei der Produktion und im Rekultivierungsfall mit geringer Samenproduktion zu rechnen ist. In der Natur ist das gemeinsame Vorkommen verschiedener Cytotypen selten, da Interploidie-Nachkommen meist steril sind und der seltenere Cytotyp unter Inzuchtdepression leidet (minority cytotype exclusion, Levin 1975, Castro et al. 2012) und generell weniger Nachkommen produziert (Lewis 1967, van Dijk und Bakx-Schotman 1997). Über die räumliche Verbreitung unterschiedlicher Cytotypen ist aber trotz entsprechender internationaler (Rice et al. 2015) und nationaler Datenbanken (Paule et al. 2017) in vielen Arten wenig bekannt. Gemischt-ploide Arten stellen somit eine Herausforderung für die Regiosaatzgut-Praxis dar, da sie gleichzeitig einen signifikanten Anteil der Arten darstellen. Praktisches Beispiel ist die Beobachtung, dass rekultivierte Populationen von *Knautia arvensis* eine andere Ploidie aufwiesen als benachbarte natürliche Populationen (Kaulfuß und Reisch 2019). Die Befassung mit gemischt-ploiden Arten ist somit dringend nötig.

Die genetische Struktur einer Art, d. h. die Verteilung der genetischen Variation innerhalb und zwischen Individuen und Populationen und in der Landschaft, wird im Wesentlichen bestimmt von den gegenläufigen Prozessen Genfluss und genetischer Drift. Genfluss wird durch Samen- und Pollenausbreitung vermittelt und führt zur Homogenisierung der genetischen Vielfalt von Populationen. Unterschiedliche Ausbreitungsmechanismen bedingen unterschiedlich weiten Transport. Für die Pollenausbreitung ist insbesondere das Bestäubungssystem und die Pollenvektoren relevant, mit zunehmender Pollenausbreitung von Selbstbestäubern zu insektenbestäubten Auskreuzern und windbestäubten Auskreuzern. Grundsätzlich sind aber alle Ausbreitungsmechanismen entfernungsabhängig, d. h. die Ausbreitungswahrscheinlichkeit sinkt mit der Entfernung. Somit können sich räumliche genetische Autokorrelationsmuster entwickeln. Genetische Drift, die zufällige Veränderung von Allelfrequenzen, die letztlich zum Verlust von Allelen führt, spielt vor allem in kleinen Populationen eine Rolle, so dass bei seltenen Arten in kleinen Populationen die genetische Vielfalt messbar zurückgeht. Die gegenläufigen Prozesse von Genfluss und genetischer Drift führen dann bei einem Gleichgewicht zu einem Muster von Isolation-durch-Distanz (IBD, d. h. der Zunahme von genetischer Differenzierung mit geographischer Distanz), bei überwiegendem Genfluss (z. B. bei sehr abundanten Windbestäubern) zur Homogenisierung von Populationen und bei überwiegender Drift (z. B. bei Selbstbestäubern) zu entfernungsunabhängigen stochastischen Veränderungen (Hutchison und Templeton 1999). Aber auch ohne ein aktuelles Genfluss-Drift-Gleichgewicht kann ein IBD-Muster beobachtet werden, z. B. als Folge phylogeographischer Prozesse (Michalski et al. 2010). Für mehrjährige auskreuzende Arten, die den größten Anteil der Arten in Wiesen und Weiden stellen, erwarten wir demnach grundsätzlich ein IBD-Muster (z. B. Michalski und Durka 2012, Harter et al. 2015).

Selektion und als Folge die Anpassung an am Wuchsort herrschende Umweltbedingungen – d. h. eine höhere Fitness unter den angestammten Bedingungen als unter veränderten Bedingungen – kann auf lokaler bis globaler Skala beobachtet werden (Linhart und Grant 1996)

und ist bei Pflanzen in der Regel nachweisbar (Leimu und Fischer 2008). In diesem Zusammenhang ist wichtig zu erwähnen, dass auch phänotypische Plastizität, also die Fähigkeit eines bestimmten Genotyps je nach Umwelt unterschiedlich zu reagieren, in der Regel adaptiv ist (Palacio-López et al. 2015) und eine genetische Grundlage hat (Scheiner 1993). Die Relevanz von lokaler Anpassung für die Renaturierung und Rekultivierung wurde früh erkannt (Knapp und Rice 1994, 1996, 1998, Knapp et al. 2001, Rice und Knapp 2008), da der Rekultivierungserfolg von lokal oder regional angepasstem Material erhöht ist. Auch für einige europäische Graslandarten zeigten vergleichende Anbauversuche (Bischoff et al. 2006a, 2006b, 2010, Macel et al. 2007, Weissshuhn et al. 2012) artspezifische Effekte von lokaler Anpassung an Klima und Boden, aber auch den gegenteiligen Effekt, dass eine Herkunft überall das stärkste Wachstum hat.

Sowohl die Anpassung an Umweltbedingungen als auch die Ausbildung neutraler genetischer Veränderungen kann schnell, d. h. in wenigen Generationen erfolgen („rapid evolution“, z. B. Rauschkolb et al. 2022a, 2022b, 2023). Auch der erst spät zu großer Abundanz gekommene *Arrhenatherum elatius* zeigt heute in Mitteleuropa Muster von Isolation-durch-Distanz, Isolation-durch-Umwelt und Anpassung (Michalski et al. 2010, Durka et al. 2017, Michalski et al. 2017). Drastische Umweltveränderungen stellen starke Selektionsfaktoren dar. Insofern überrascht es nicht, dass während der Produktion von Regiosaatgut unter landwirtschaftlichen Bedingungen innerhalb weniger Generationen sowohl leichte Veränderungen der genetischen Vielfalt als auch Domestikationseffekte im Vergleich zu den Wildherkünften nachweisbar sind (Nagel et al. 2019, Conrady et al. 2022, Conrady et al. 2023).

Neben der genetischen Unterschiedlichkeit von Herkünften aufgrund von Anpassung und neutraler Prozesse spielt die genetische Vielfalt innerhalb einer Saatgutcharge eine große Rolle für den Rekultivierungserfolg. Bischoff und Müller-Schärer (2010) zeigten, dass der Erfolg einer Ansaat mit der genetischen Vielfalt der Samen zunimmt, hier die Zahl der Mutterpflanzen, von denen die Samen gesammelt wurden. Für die Praxis monierten daher Vander Mijnsbrugge et al. (2010) fehlende Herkunftsgebiete und beleuchteten Kriterien zum Sammeln von Saatgut mit dem Ziel, eine hohe genetische Vielfalt zu sichern. Als Konsequenz von gleichzeitig großräumiger Differenzierung und kleinräumiger Umweltvariation und daraus erwachsener großskaliger und kleinräumiger Anpassung wird daher im deutschen Regiosaatgutsystem das Mischen mehrerer lokaler Herkünfte innerhalb von Herkunftsregionen favorisiert: „Mix and match“, „Vielfältig und passgenau“ (Bucharova et al. 2019). Diese Strategie kann als praktischer Kompromiss in der schon lange geführten Debatte um „local vs. broad provenancing“ angesehen werden (Lesica und Allendorf 1999, McKay et al. 2005).

Grundsätzlich bildet die intraspezifische genetische Vielfalt in ihrer historisch gewachsenen und durch die Bestäubungs- und Ausbreitungsbiologie der Arten bedingten Struktur und in ihrer durch Selektion durch die jeweiligen Umweltbedingungen geprägten Anpassung die zentrale Begründung für den Schutz innerartlicher Diversität und den Einsatz von herkunftsgebundenem Saatgut bei Renaturierungen.

1.3 Herkunftsgebiete oder „seed transfer zones“

Herkunftsgebiete oder „seed transfer zones“ sind Gebiete, innerhalb derer der Transfer von Saatgut für Rekultivierungszwecke erlaubt, darüber hinaus aber untersagt ist. Das Ziel ist die Verwendung angepassten Saatgutes und die Vermeidung negativer Effekte (McKay et al. 2005). Es gibt zwei grundsätzlich verschiedene Herangehensweisen:

- **artspezifische Herkunftsgebiete.** Für Waldbäume ist es in Deutschland und international üblich, artspezifische Herkunftsgebiete festzulegen. Auch für krautige Pflanzen sind z. B. aus den USA und Australien aus einer Natur- und Artenschutz-Perspektive und bezogen auf einzelne, besonders wichtige und bestimmte Vegetationstypen prägende Arten, artspezifische „seed transfer zones“ erarbeitet worden. Die Basis für artspezifische Herkunftsgebiete können Standortvergleichs-Experimente sein (z. B. USA: Johnson et al. 2022). Andererseits können molekulare Methoden genutzt werden um auf Basis genetischer Marker innerartliche Gruppen und deren Areale zu definieren, z. B. „genetically informed seed transfer zones“ (Massatti 2019, 2020, Massatti und Winkler 2022). Da gängige genetische Marker aber meist neutral sind, d. h. keinen Anpassungswert aufweisen, kann für die Gebietsabgrenzung aber auch nur eine Auswahl von potentiell adaptiven Markern verwendet werden, für deren Identifikation wiederum Umweltdaten genutzt werden (De Kort et al. 2014, Shryock et al. 2017, Shryock et al. 2018, Shryock et al. 2021). Um die Gebietsabgrenzung zu vereinfachen, wurden auch phänologische Felddaten und genetische Daten mit Ökozonen kombiniert (Hamann et al. 2011).
- **generalisierte, für viele Arten in gleicher Weise gültige Herkunftsgebiete.** Hierbei werden üblicherweise Naturräume als Herkunftsgebiete verwendet, in Deutschland die hierarchische naturräumliche Gliederung nach Meynen und Schmithüsen (1953-1962). Vergleichbare, wenn auch auf unterschiedlicher Datenbasis erzeugte Systeme bilden z. B. das vierstufige System der „ecoregions“ in den USA (Omernik und Griffith 2014), oder das zwei-stufige System biogeographischer Regionen der Schweiz (BAFU 2022).

In Europa wurden so für eine Reihe von Ländern generalisierte, alle Arten betreffende Herkunftsgebiete definiert (Abb. 1): Frankreich unterscheidet 11 Ursprungsregionen, die aus 28 naturräumlichen Einheiten aggregiert wurden (Fédération des Conservatoires Botaniques Nationaux 2014). In der Schweiz verwendet die für Regiosaatzgut zuständige Kommission (SKEW 2009) die auf floristischer Basis beruhende Einteilung der Schweiz in biogeographischen Regionen (BAFU 2022), wobei 6 bzw. 12 Regionen unterschieden werden. In Österreich werden im „Gumpensteiner Herkunftszertifikat“ 9 naturräumliche Großeinheiten unterschieden (Krautzer et al. 2016). Für Belgien werden insgesamt 7 (10) an Naturräumen orientierte Gebiete unterschieden (Vander Mijnsbrugge et al. 2004). In Großbritannien werden 4 „Regions of provenance“ und 24 „native seed zones“ unterschieden (Forestry Commission 2016). Für Tschechien unterscheiden Ševčíková et al. (2014) 5 naturräumlich orientierte Regionen. Für Ungarn wurden, orientiert an der Zahl der Verwaltungseinheiten, 7 Saatguttransfergebiete auf Basis der potentiell natürlichen Vegetation entwickelt (Cavallos et al. 2020). Die einzige Gliederung, die auf der Basis von populationsgenetischen Daten mehrerer Pflanzenarten erfolgte, liegt für Norwegen vor, wo 4 nur ungefähr abgegrenzte und von S nach N gestaffelte Gebiete unterschieden werden (Jørgensen et al. 2016).

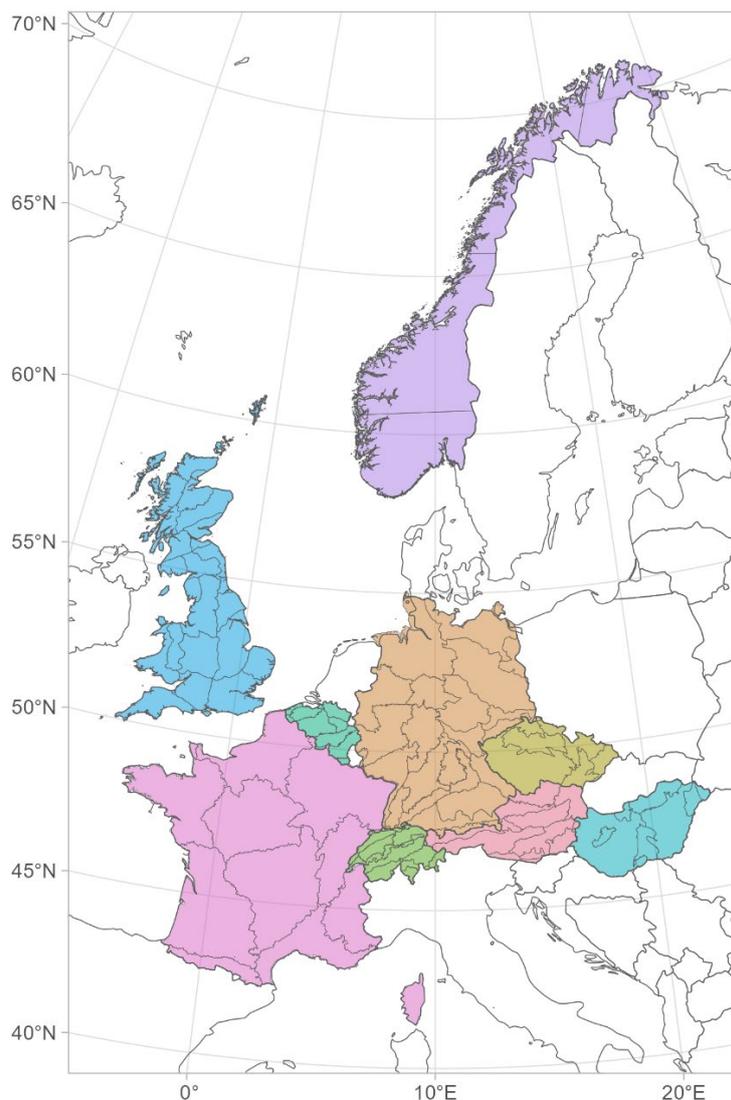


Abb. 1 Herkunftsgebiete verschiedener Länder in Europa.

1.4 Regiosaatgut in Deutschland

Regiosaatgut bezeichnet das Samenmaterial von heimischen Gräsern und Kräutern aus regionaler Herkunft und wird für die Anlage oder Verbesserung verschiedener Grünlandtypen verwendet. Obwohl sehr ähnliche Ziele verfolgt werden, ist der Umgang mit den genetischen Ressourcen von Baumarten einerseits und Strauch- und krautigen Arten andererseits und insbesondere die Art und Weise der Erzeugung und Verwendung von Saat- oder Pflanzgut in Deutschland sehr unterschiedlich geregelt. Mit dem Forstvermehrungsgutgesetz (FoVG 2002) und der Verordnung über die forstlichen Herkunftsgebiete (FoVHgV 2003) und den entsprechenden Institutionen ist das Ziel und die Methode der Erhaltung von multifunktionaler nachhaltiger Wald-Bewirtschaftung auf Basis von biologischer und genetischer Vielfalt unter Verwendung von genetisch angepasstem Vermehrungsgut lokaler Herkunft gesetzlich definiert. Für forstwirtschaftlich relevante Baumarten sind in Zahl und Zuschnitt artspezifische Herkunftsgebiete festgelegt (<https://fgrdeu.genres.de/nationales-inventar/herkunftsgebiete>, Gauer und Aldinger 2005, Gauer und Kroiher 2012), z. B. 26 Gebiete für die Buche (*Fagus sylvatica*) und 13 Gebiete für die Traubeneiche (*Quercus petraea*).

Außerhalb des Forstes ist, was die gesetzliche Regelung anbetrifft, für den Schutz und die Erhaltung der biologischen Vielfalt einschließlich der innerartlichen genetischen Vielfalt das Naturschutzgesetz maßgebend (BNatschG 2009). Hier verbietet § 40 Abs. 1 Satz 4 „Das Ausbringen von Gehölzen und Saatgut außerhalb ihrer Vorkommensgebiete“. § 40 BNatschG bezieht sich auf „Einheimische, gebietsfremde und invasive Arten“, wobei es beim Begriff „Vorkommensgebiete“ unklar bleibt, ob er sich auf die Verbreitungsgrenzen von Arten oder von innerartlichen Gruppen bezieht. Wie Ortner (2005) darlegt, kann die Forderung nach der Verwendung autochthonen Saatgutes bei Begrünungsmaßnahmen mit dem Ziel des Schutzes der genetischen Vielfalt aus §40 Abs. 1 abgeleitet werden. Hier wird mit Bezug zur CBD (UN 1992) auch das Vorsorgeprinzip angewandt, das bei unvollständiger Wissensgrundlage Regelungen erlaubt, sofern eine erhebliche Verringerung der biologischen Vielfalt oder ein erheblicher Verlust an biologischer Vielfalt droht (Ortner 2005). Seither bildet §40 die Begründung für die grundsätzliche Verwendung von herkunftsgesichertem Saatgut und für die Festlegung von innerartlichen Herkunftsgebieten für einheimische Strauch-, Kraut- und Grasarten: „Künstlich vermehrte Pflanzen sind nicht gebietsfremd, wenn sie ihren genetischen Ursprung in dem betreffenden Gebiet haben“. Über den Zuschnitt von innerartlichen Herkunftsgebieten in Deutschland schweigt das BNatschG.

Die heute gültigen Regeln entwickelten sich aus Erkenntnissen der Wissenschaft, des Naturschutzes und der Rekultivierungspraxis. Für Gehölze, insbesondere für Hecken, zeigten z. B. Reif und Richert (1995), wie bei Heckenpflanzungen das Kriterium der Naturnähe erst ab 1960 an Bedeutung gewann. Sie empfehlen dann – zeitlich vor entsprechenden gesetzlichen Regelungen auf der Basis der historischen Evidenz und beim Fehlen kommerzieller Anbieter – projektspezifisch Pflanzgut zu erzeugen, aus „autochthonem im Gebiet gesammelten Samenmaterial“ hoher genetischer Vielfalt. Weitere Arbeiten untermauerten und formalisierten für Gehölze das Konzept von Naturnähe, Autochthonie und genetischer Vielfalt (Schmidt und Krause 1997, Seitz et al. 2005, Jürgens et al. 2007, Seitz et al. 2007, Frenz et al. 2009). Eine bundeseinheitliche Regelung mit Bezug zu § 40 BNatschG legte schließlich für Gehölze sechs Gebiete („Vorkommensgebiete“) fest (Schmidt und Krause 1997, Frenz et al. 2009, BMU 2012). Diese sechs Vorkommensgebiete sind nicht artspezifisch, sondern artübergreifend und gelten in gleicher Weise für alle 55 genannten Baum- und Straucharten, soweit sie außerhalb der Forstwirtschaft in der freien Natur gepflanzt werden sollen.

Viele Gräser, Kräuter und krautige Leguminosen sind Bestandteile von Wirtschaftsgrünland. Dafür gibt es ein großes Angebot an Pflanzensorten, vor allem Gräser und Leguminosen, die aus einheimischen Wildformen gezüchtet worden sind. Die Verwendung dieser Sorten in der Landwirtschaft ist durch das Saatgutverkehrsgesetz geregelt (SaatG 2004–2016). Für die Rekultivierung von Offenland war die Verwendung gezüchteter, sortenreiner Gräser und von vermehrten Kräutern unbekannter Herkunft lange Zeit die Regel. Die Bedeutung von autochthonem Saatgut für die Anlage von naturnahem Extensivgrünland und ingenieurbologisch anspruchsvollen Begrünungsmaßnahmen wurde z. B. von Molder (1990) gezeigt, der beim Vergleich von Wildformen mit Handelssaatgut feststellte, dass für die Anlage von Magerwiesen die Wildformen besser geeignet sind. Daher schlug er vor, als Basissaatgut für die Vermehrung Wildformen mit naturräumlichem Bezug zu verwenden. Die naturräumliche Gliederung berücksichtigt in erster Linie geomorphologische, geologische, hydrologische, biogeographische und bodenkundliche Kriterien, um die Landschaft in größere einheitliche Gebiete aufzuteilen (Abb. 2A, Meynen und Schmithüsen 1953-1962, Ssymank et al. 1998).

Einen ersten Vorschlag für Herkunftsgebiete krautiger Pflanzen machte Hiller (2001), wobei 13 Gebiete unterschieden wurden (Abb. 2A). In der Folge wurde der Arbeitskreis Regiosaatgut etabliert, der das **Regiosaatgut-Konzept** weiterentwickelte (Hiller et al. 2004, Riedl 2013) mit einem Vorschlag von 16 bzw. 18 Herkunftsregionen. Schließlich wurden von 2008 bis 2010 in einem DBU-Projekt aufbauend auf den Vorarbeiten verschiedene Komponenten des Regiosaatgut- und Regiopflanzgut-Konzeptes definiert und implementiert. Deren wichtigste Komponenten sind eine Karte von 22 Herkunftsregionen (Abb. 2B, <https://geodienste.bfn.de/gebieteigenessaatgut>) und der sogenannte „Artenfilter“ (<https://www.regionalisierte-pflanzenproduktion.de/>) als Werkzeug zur Erzeugung von Listen von Arten, die in der jeweiligen Herkunftsregion genehmigungsfrei ausgebracht werden können (Prasse et al. 2010). Die 22 Herkunftsregionen wurden definiert auf der räumlichen Bezugsbasis der 89 naturräumlichen Obereinheiten (Meynen und Schmithüsen 1953-1962, Ssymank et al. 1998), und klimatisch-standörtlichen Kriterien (0°-Isotherme im Januar, Mitteltemperatur Juli, Mittlerer Jahresniederschlag, bodenbildende Gesteine, Bodentyp, Ozeanität). Ein weiterer Schritt war das aus der genetischen „Isolation-by-distance“ abgeleitete Kriterium „geographisch-genetische Differenzierung“, demzufolge langgestreckte Gebiete mit einer Längenausdehnung über 300 km geteilt wurden und das auf Mittelgebirgszüge angewandt wurde (Prasse et al. 2010: 13).

Die Herkunftsregionen aus Prasse et al. (2010) wurden unverändert, aber unter der Bezeichnung „Ursprungsgebiet“, in die Erhaltungsmischungsverordnung übernommen (ErMiV 2011), die das Inverkehrbringen von sog. Erhaltungsmischungen regelt. Dies sind Saatgutmischungen, die „Saatgut von Wildformen von Arten, die in Nummer 1.2 der Anlage zur Verordnung über das Artenverzeichnis zum Saatgutverkehrsgesetz aufgeführt sind“ enthalten (also im Wesentlichen zugelassene Sorten von Gräsern und Leguminosen) und die auch andere, d. h. nicht züchterisch veränderte, Wildarten enthalten können. Mit der ErMiV haben die 22 Ursprungsgebiete eine rechtliche Verbindlichkeit erhalten. Nach Ablauf einer Übergangsregelung ist seit dem 2.3.2020 mit § 40 BNatSchG die Verwendung gebietseigener Herkünfte bei der Ausbringung von Pflanzenmaterial in der freien Natur verpflichtend (Thews und Werk 2014). Um die praktische Umsetzung von § 40 BNatSchG zu erleichtern, wurden konkrete Handlungsempfehlungen vom Bundesamt für Naturschutz im „Leitfaden zur Verwendung von gebietseigenem Saat- und Pflanzgut krautiger Arten in der freien Natur Deutschlands“ veröffentlicht (Skowronek et al. 2023). Als eine Neuerung wird darin das sogenannte „subregionale einsetzbare Saatgut“ definiert, das dann zum Einsatz kommen kann, wenn Arten nur Teilbereiche eines UG besiedeln, und bisher durch den Artenfilter ausgeschlossen sind. Für subregionales Saatgut gilt weiterhin der Genehmigungsvorbehalt.

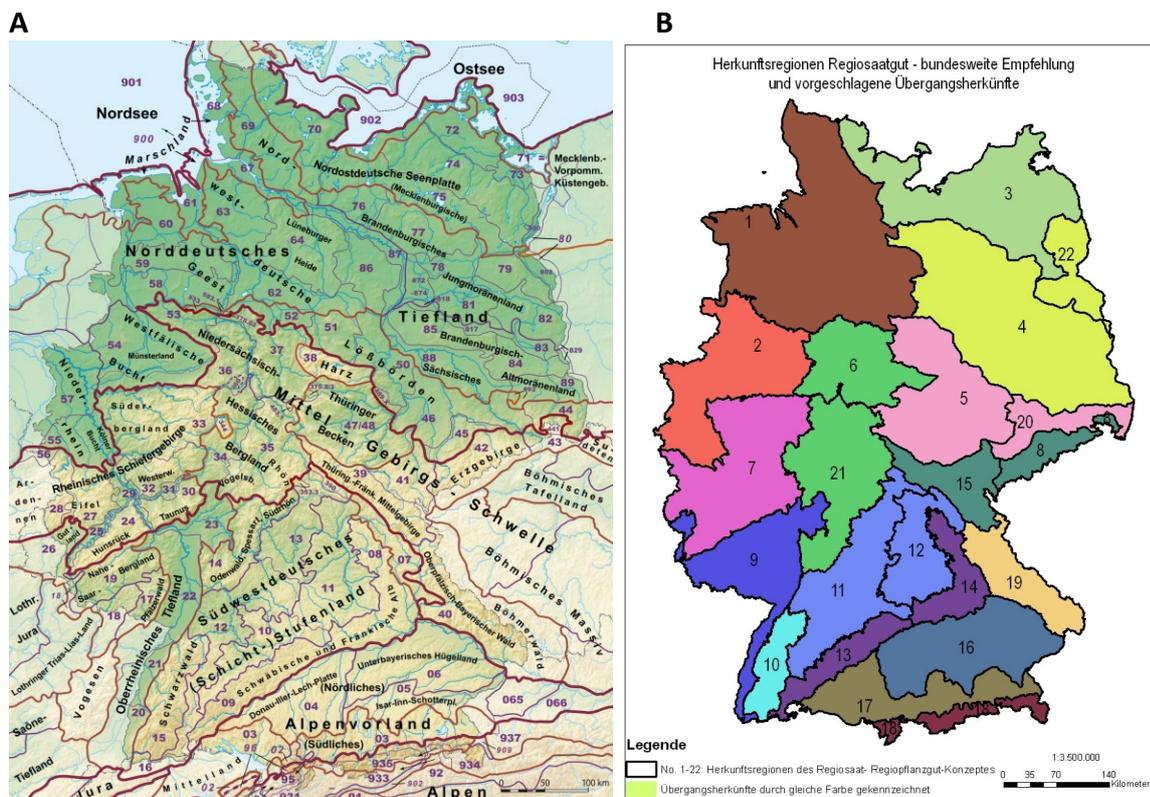


Abb. 2 **A** Naturräumliche Großregionen 1., 2. und 3. Ordnung (Meynen und Schmithüsen 1953-1962, aus: <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=17092780>). **B** Ursprungsgebiete (Herkunftsregionen) von Regiosaatgut in Deutschland aus Prasse et al. (2010). Gleichfarbige UG kennzeichnen die Variante mit 16 Gebieten.

Somit wird der Regiosaatgutmarkt grundsätzlich einerseits von den sich aus Prasse et al. (2010), ErMiV (2011) und dem Leitfaden (Skowronek et al. 2023) ergebenden Vorgaben, z. B. den 22 UG und dem Artenfilter, geregelt. Andererseits haben die Produzenten von autochthonem Wildsaatgut in Deutschland mehrere Zertifikate entwickelt, die die jeweiligen Produktionsprozesse nachvollziehbar machen: „VWW-Regiosaaten®“ und „RegioZert®“. In diesen Zertifikaten ist z. B. dargelegt, wie das Ursprungssaatgut in den Spenderflächen gewonnen wird, z. B. aus wie vielen Populationen welcher Populationsgröße und von wie vielen Mutterpflanzen Samen gesammelt werden. Richtwerte hierfür sind wiederum in Prasse et al. (2010) angegeben.

Was die populationsgenetische Analyse von Grünlandarten in Deutschland im Zusammenhang mit der Problematik der Herkunftsregionen angeht, gibt es eine Reihe von wissenschaftlichen Untersuchungen über einzelne Arten oder Teilgebiete Deutschlands. Diese belegen grundsätzlich, dass regionale Anpassung die Regel ist, dass es artspezifisch unterschiedliche und unterschiedlich starke genetische Differenzierungsmuster gibt, dass häufig Isolation-durch-Distanz gilt, und dass die Verbreitungsgebiete von innerartlichen Gruppen einzelner Arten nicht den 22 Ursprungsgebieten entsprechen (Jürgens et al. 2007, Seitz et al. 2007, Bylebyl et al. 2008, Reisch und Poschlod 2011, Michalski und Durka 2012, Durka und Michalski 2013, Michalski und Durka 2015, Reiker et al. 2015, Bucharova et al. 2016a, b, 2017a, b, 2019, Listl 2016, Meindl et al. 2016, , Durka et al. 2017, 2019, 2020, Leipold et al. 2017, Listl et al. 2017, 2018, Tausch et al. 2017, Kaulfuß und Reisch 2019, Nagel et al. 2019, Gemeinholzer et al. 2020, Pagel

et al. 2020, Reisch und Rosbakh 2020). Für zerstreut vorkommende Arten mit Verbreitungslücken in Deutschland ist offensichtlich, dass große geographische Lücken im Areal mit genetischer Differenzierung einhergehen (Harter et al. 2015, Duwe et al. 2017, 2018, Ismail et al. 2018).

Alle diese Studien sind aber weder einzeln noch in ihrer Summe geeignet, ein umfassendes Bild über die genetische Struktur von Wiesenpflanzen in Deutschland zeichnen, aus dem verallgemeinerbare oder für eine größere Zahl von Pflanzenarten repräsentative und ganz Deutschland umfassende Aussagen über innerartliche Vielfaltsmuster abgeleitet werden können, die eine Veränderung der UG-Grenzen rechtfertigen könnte. Da das Regiosaatgutssystem ein generelles, alle Arten umfassendes System ist, sind Studien, die nur eine Art betreffen, prinzipiell ungeeignet, dieses Viel-Artensystem zu bewerten. Was bisher fehlte, war eine deutschlandweite und viele Arten in gleicher Weise betreffende Analyse der genetischen Vielfalt. Um diese Forschungslücke zu schließen, förderte das BfN das FuE-Vorhaben RegioDiv in den Jahren 2020-2023.

1.5 Ziele

RegioDiv verfolgte zwei übergeordnete Ziele:

- Datenerhebung der genetischen Vielfalt und genetischen Differenzierungsmuster an mindestens 25 repräsentativen Arten (d. h. Gräser, Kräuter, Leguminosen) aus der Liste der als Regiosaatgut vermarkteten Arten. Dazu war es erforderlich, Blattmaterial in allen 22 Ursprungsgebieten in je mindestens 3 Populationen der ausgewählten Arten zu sammeln. Anschließend erfolgte die Analyse der populationsgenetischen Struktur der Arten auf Basis von Genom-repräsentativen SNP-Markern (single nucleotide polymorphism).
- Ableitung praxisrelevanter Empfehlungen bezüglich der Erfüllung der gesetzlichen Vorgaben im § 40 BNatSchG zu gebietseigenem Saatgut auf Basis der empirischen Daten der genetischen Struktur aller untersuchten Arten.

2 Methodik

2.1 Projektorganisation

Das RegioDiv-Projekt wurde verantwortlich geleitet von Dr. Walter Durka und Dr. Stefan Michalski, Helmholtz-Zentrum für Umweltforschung-UFZ. Projektmitarbeiter war Johannes Höfner. Es wurde eine projektbegleitende Arbeitsgruppe (PAG) eingerichtet, die eine beratende und unterstützende Funktion hat. Die PAG-Mitglieder (Tab. 1) haben entweder einen wissenschaftlichen Hintergrund, sind Produzenten von Regiosaatgut oder sind mit Regiosaatgut aus der Perspektive des Bundes oder der Länder befasst. Es wurden drei PAG-Sitzungen zu Beginn, nach der Vorlage des Zwischen- und vor der Abgabe des Abschlussberichtes durchgeführt.

Tab. 1 Mitglieder der projektbegleitenden Arbeitsgruppe (PAG) von RegioDiv.

Name	Organisation	Bereich	Rolle
Dr. Walter Bleeker, Dr. Dierk Kunzmann	Fa. Saaten Zeller	Praxis	PAG
Dr. Ann Kareen Mainz, Dr. Beate Stump	VWW, Verband deutscher Wildsamens- und Wildpflanzenproduzenten e.V.	Praxis	PAG
Prof. Dr. Christoph Reisch	Univ. Regensburg	Wissenschaft Popu- lationsgenetik	PAG
Dr. Reinhold Schaal	UM Baden-Württemberg, Referat 72 Arten- und Habitatschutz	Land	PAG
Dr. Rudolf Specht	BMUV, Artenschutz, N I 5/N I 6	Bund	PAG
Prof. Dr. Sabine Tischew, Prof. Dr. Anita Kirmer	Hochschule Bernburg	Wissenschaft Re- kultivierung	PAG
Dr. Walter Durka	Helmholtz-Zentrum für Umweltfor- schung-UFZ	Wissenschaft	Projektleitung
Dr. Stefan G. Michalski	Helmholtz-Zentrum für Umweltfor- schung-UFZ	Wissenschaft	Projektleitung
Prof. Dr. Anna Buch- arova	Universität Marburg	Wissenschaft Popu- lationsbiologie	PAG
Dr. Sandra Skowronek*	Bundesamt für Naturschutz, BfN, Bonn	Bund	Auftraggeber
Dr. Detlev Metzging	Bundesamt für Naturschutz, BfN, Bonn	Bund	Auftraggeber
Larissa Getrost §	Bundesamt für Naturschutz, BfN, Bonn	Bund	Auftraggeber

* 2020-2022, § 2023

In der 1. PAG-Sitzung und sich daran anschließenden Arbeitsschritten wurden das Projekt vorgestellt und offene Fragen geklärt. Insbesondere waren das die Auswahl der zu untersuchenden Pflanzenarten, Details der Gebietskulisse (Zuschnitte der Teilgebiete) und die Strategie der Probensammlung. Die Details dieser Abstimmungen werden hier nicht im Detail wiedergegeben, sondern in ihrem Ergebnis im Folgenden dargestellt.

In der 2. PAG-Sitzung wurde der Zwischenbericht vorgestellt und diskutiert, der Teilergebnisse von ca. 15 Arten und der wesentlichen Auswertungsmethoden enthielt.

In der 3. PAG-Sitzung, die mehrere Termine umfasste, wurden alternative Zuschnitte von Ursprungsgebieten diskutiert inklusive Expertenvorschlägen aus der PAG.

Die Umsetzung der Projektidee (Abb. 3) erforderte die Festlegung einer Gebietskulisse und deren praktische Verfügbarkeit im Web-GIS, die Festlegung auf eine Artenliste, und eines Probenahme-Planes mit Zahl der Sammelorte und Proben pro Art und Sammelort, die Organisation der Probensammlung inkl. Rekrutierung von SammlerInnen und Proben-Logistik und die SNP-Genotypisierung eines großen Teils der Proben.

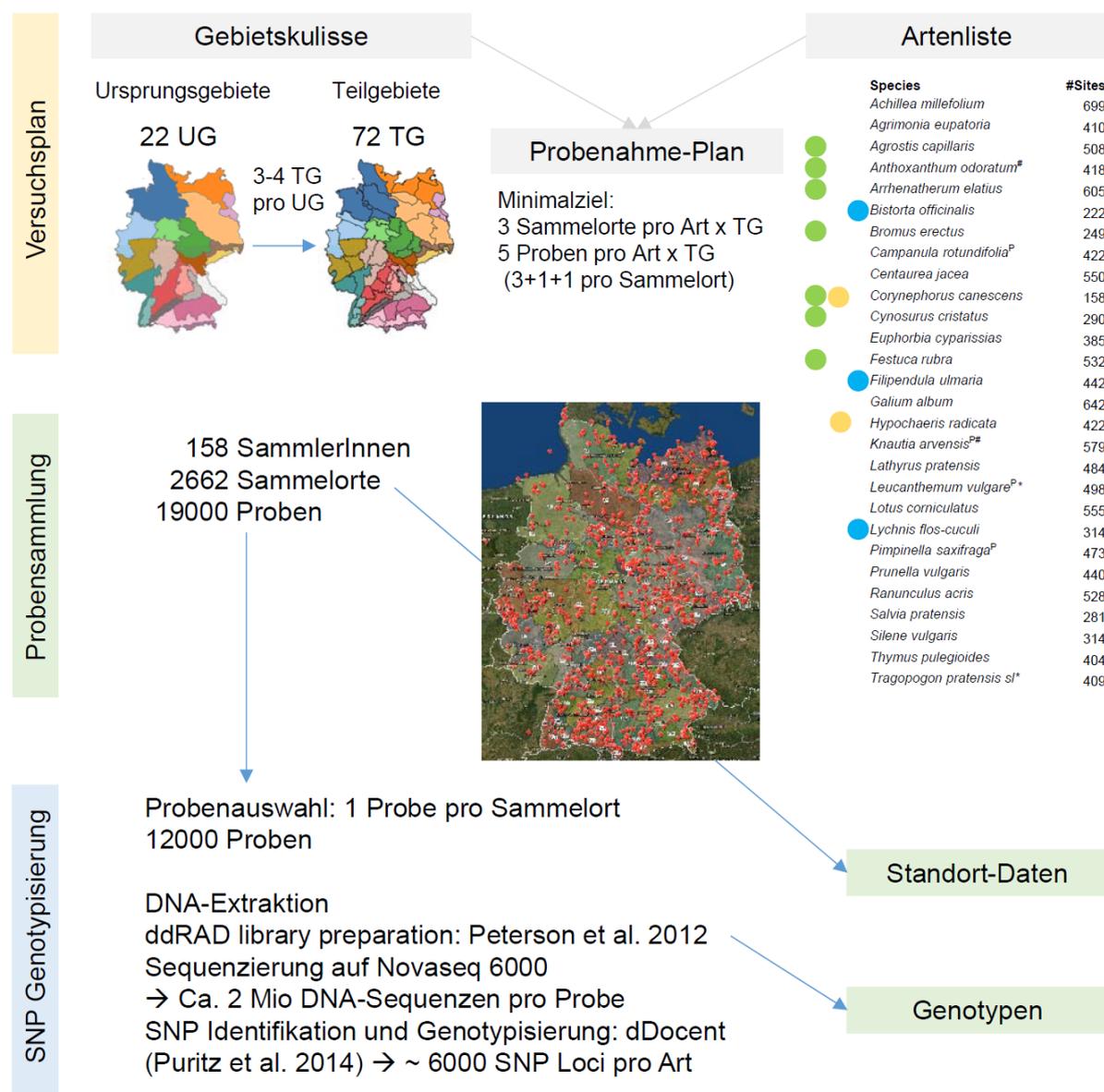


Abb. 3 Übersicht über die Methoden zur Versuchsplanung, Probenahme und SNP-Genotypisierung.

2.2 Gebietskulisse

Die Untersuchung bezieht sich grundsätzlich auf das Gebiet der Bundesrepublik Deutschland. Grundlage der Untersuchung ist die Einteilung Deutschlands in 22 Gebiete nach Prasse et al.

(2010) (Abb. 4), die als „Herkunftsregionen“ (Prasse et al. 2010) oder „Ursprungsgebiete“ (ErMiV 2011) bezeichnet werden. Die Einteilung der Ursprungsgebiete basierte, was die Flächenabgrenzung betraf, grundsätzlich auf den Naturräumlichen Obereinheiten (n = 85), die wiederum auf den Naturräumlichen Haupteinheiten nach Meynen & Schmithüsen (1953-1962, Ssymank 1994; n = 502) beruhen. Die jeweils hierarchisch höhere Ebene wurde durch Aggregation ähnlicher Gebiete erzeugt. Die Karte der 22 UG ist verfügbar unter <https://geodienste.bfn.de/gebietseigenessaatgut?lang=de>.

Das Ziel der Probenahme in RegioDiv war, dass 1. alle 22 Ursprungsgebiete (UG) repräsentiert sind; 2. jedes Ursprungsgebiet mit mehreren (mindestens 3) Probepunkten je gesammelter Art repräsentiert ist; 3. die Probepunkte möglichst gleichmäßig im Ursprungsgebiet verteilt sind. Um dieses Ziel zu erreichen, wurden alle UG in je 3-4 Teilgebiete (TG) so aufgeteilt, dass insgesamt 72 Teilgebiete entstanden (Abb. 4). In einer ersten Version war in UG 2 ein weiteres TG unterschieden worden, das aber letztlich aber dem jetzigen TG 2a zugeordnet wurde. Die Aufteilung der Ursprungsgebiete in Teilgebiete erfolgte in der Regel durch Aggregation mehrerer Naturräumlicher Obereinheiten oder Haupteinheiten nach standörtlicher und klimatischer Ähnlichkeit, bei kleineren UG sind die Teilgebiete mit einzelnen Obereinheiten identisch, in einem Fall (Schwarzwald, UG 10) wurde eine Obereinheit in drei Teile geteilt.

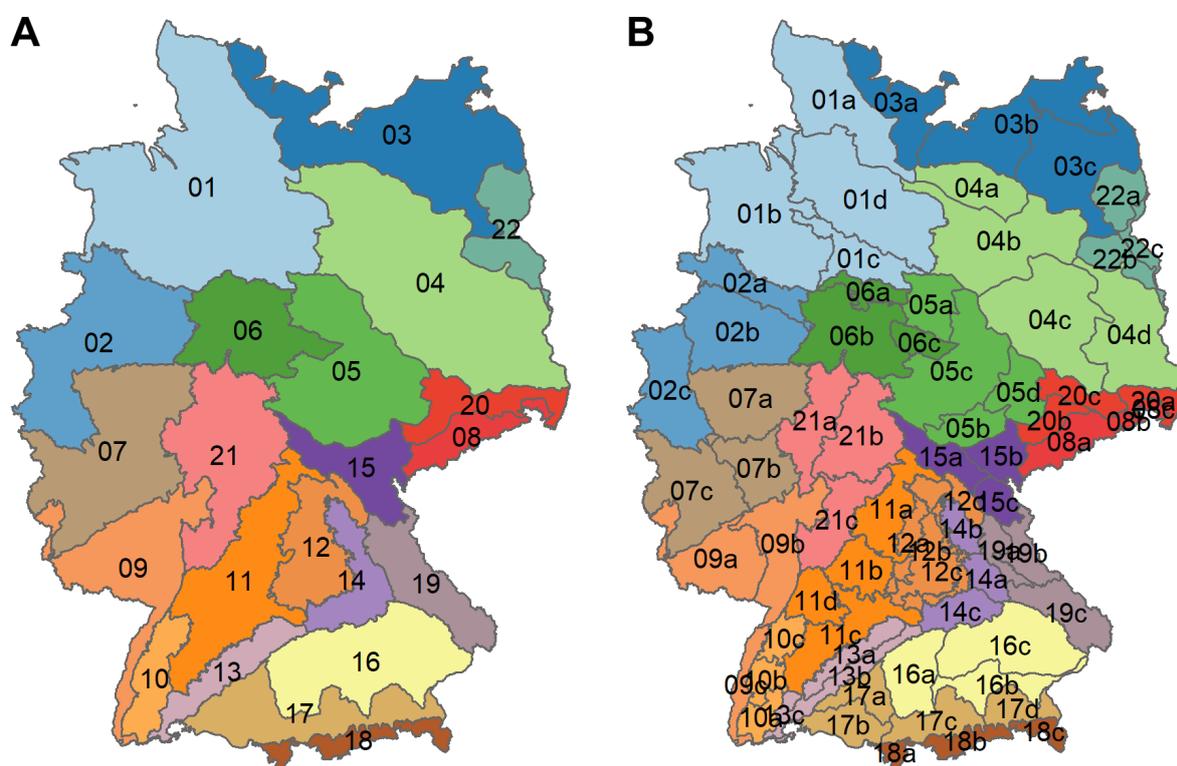


Abb. 4 Karte der 22 Ursprungsgebiete (Prasse et al. 2010) und der in RegioDiv verwendeten Teilgebiete (je 3-4 TG pro UG).

Tab. 2 Bezeichnungen der Ursprungsgebiete und Zuordnung zu Produktionsräumen (nach Prasse et al. 2010).

Ursprungsgebiete		Produktionsräume	
Nr.	Bezeichnung	Nr.	Bezeichnung
1	Nordwestdeutsches Tiefland	1	Nordwestdeutsches Tiefland
2	Westdeutsches Tiefland mit Unterem Weserbergland		
3	Nordostdeutsches Tiefland	2	Nordostdeutsches Tiefland
4	Ostdeutsches Tiefland		
22	Uckermark mit Odertal		
5	Mitteldeutsches Tief- und Hügelland	3	Mitteldeutsches Flach- und Hügelland
20	Sächsisches Löß- und Hügelland		
6	Oberes Weser- und Leinebergland mit Harz	4	Westdeutsches Berg- und Hügelland
7	Rheinisches Bergland		
21	Hessisches Bergland		
8	Erz- und Elbsandsteingebirge	5	Südost- und ostdeutsches Bergland
15	Thüringer Wald, Fichtelgebirge und Vogtland		
19	Bayerischer und Oberpfälzer Wald		
9	Ober rheingraben mit Saarpfälzer Bergland	6	Südwestdeutsches Berg- und Hügelland mit Ober rheingraben
10	Schwarzwald		
11	Südwestdeutsches Bergland	7	Süddeutsches Berg- und Hügelland
12	Fränkisches Hügelland		
13	Schwäbische Alb		
14	Fränkische Alb		
16	Unterbayerische Hügel- und Plattenregion	8	Alpen und Alpenvorland
17	Südliches Alpenvorland		
18	Nördliche Kalkalpen		

2.3 Untersuchte Arten

2.3.1 Kriterien der Artenauswahl

Da es unmöglich war, alle Pflanzenarten zu untersuchen, oder auch nur alle, die derzeit als Regiosaatgut vermarktet werden, musste eine Auswahl getroffen werden. Unter den gegebenen zeitlichen und budgetären Rahmenbedingungen wurde eine Auswahl von mindestens 25 Arten angestrebt. Die Auswahl wurde, sowohl bezogen auf die Kriterien, wie auch was die

konkrete Artenliste betrifft, intensiv mit der PAG abgestimmt und gemeinsam beschlossen. Die Auswahl sollte repräsentativ erfolgen, bezogen auf die Gesamtzahl der als Regiosaatgut vermarkteten Arten. Dazu wurden aus den Katalogen des Jahres 2020 der Firmen Rieger-Hofmann und Zeller alle angebotenen Saatgutmischungen zusammengestellt (Fa. Rieger-Hofmann: 56 Regio-Mischungen der Typen Blumenwiese, Böschung, Feucht, Frisch/Fettwiese, Mager/Sandrasen, Schmetterlingssaum, Ufer; Fa. Zeller: 64 Regio-Mischungen der Typen Böschung, Feldraine und Säume, Fettwiese, Feuchtwiese, Grundmischung, Magerrasen basisch, Magerrasen sauer, Ufermischung). Insgesamt waren in dieser Liste der vermarkteten Arten 204 Arten vertreten (Tab. Anhang A1).

Als Auswahlkriterien wurden folgende Artmerkmale zusammengestellt: Die Häufigkeit in Deutschland wurde aus Metzger et al. (2018) übernommen, wobei die Häufigkeitsklassen selten (s, n = 3), mäßig häufig (mh, n = 26), häufig (h, n = 94) oder sehr häufig (sh, n = 81) vertreten waren. Die Verwendung der Arten in den Regiosaatgut-Mischungstypen „Basis“, „nur Feucht“ und „nur Mager“ ergab sich aus den Firmenkatalogen. Zeigerwerte für Feuchte und Nährstoffgehalt wurden aus Ellenberg (1992) und Frank & Klotz (1990) übernommen. Der Status (Indigen, Archäophyt, Neophyt) wurde aus Bioflora (Klotz et al. 2002), der Saat-G-Status dem Artenverzeichnis zum Saatgutverkehrsgesetz (2004–2016) entnommen.

Tab. 3 Kriterien der Artenauswahl und Häufigkeit der Merkmalszustände in als Regiosaatgut vermarkteten Arten („Alle Arten“, vgl. Tab. A1), in einer theoretischen Verteilung bei 25 Arten, den Ziel-Werten (25 Arten) und der tatsächlich erreichten Verteilung bei der letztlich getroffenen Auswahl von 28 Arten (Tab. 4).

Kriterium	Alle Arten (204 Arten)	Theor. Verteilung (25 Arten)	Ziel (25 Arten)	Auswahl (28 Taxa)
Gräser/Kräuter	42/162	5/20	5-7/20-18	7/19
Häufigkeit mh+h/sh	121/80	15/10	10-15/15-10	11/17
Mischungstypen Basis/nur Feucht/nur Mager	87/50/27	11/6/3	Min 2 x F, 2 x M	24/2/2
Zeigerwerte (F > 6)/(N < 5)	47/90	6/11	Min 2/2	3/15
Status (Archäophyt/Indigen)	21/182		Kein Ausschluss	0/28
Saat-G-Gräser	19 von 42		Kein Ausschluss	3 von 7
Saat-G-Kräuter	5 von 162		Kein Ausschluss	1 von 19
Schon untersuchte Arten (Durka et al. 2017)	8			7

Als Kriterien für die Auswahl galt (Tab. 3), dass

- Gräser und Kräuter im dem Verhältnis vertreten sein sollten, das sie im gesamten vermarkteten Regiosaatgut aufweisen;
- Nicht nur die sehr häufigen Arten (sh), sondern auch die weniger häufigen Arten (mh, h) vertreten sein sollten;

- Nicht nur Arten der Basis-Mischungen, sondern auch Arten, die ausschließlich in Mischungen für feuchte bzw. für magere Standorte enthalten sind, vertreten sein sollten, d. h. Arten mit Ellenberg-F-Werten > 6 , bzw. N-Wert < 5 ;
- Archäophyten sollten nicht generell ausgeschlossen werden;
- Arten, die dem Saatgutverkehrsgesetz unterliegen (Saat-G-Gräser; Saat-G-Kräuter), sollten nicht generell ausgeschlossen werden;
- Arten, für die schon Vorinformation aus früheren Untersuchungen vorlagen (Durka et al. 2017) sollten nicht automatisch aufgenommen werden.

Aufgrund dieser Kriterien wurden zunächst Ziele definiert und anschließend Vorschlagslisten der Projektmitarbeiter und aus der PAG gesammelt, diskutiert und einvernehmlich beschlossen, wobei schließlich 28 Taxa ausgewählt wurden (Tab. 4).

2.3.2 RegioDiv-Artenliste

Die 28 ausgewählten Taxa (Tab. 4) umfassen 7 Gräser und 19 Kräuter, 11 mäßig häufige bzw. häufige und 17 sehr häufige Arten, 24 Arten der Regiosaatgut-Basismischungen und je 2 Arten, die ausschließlich in „Feucht-“, bzw. in „Mager“-Mischungen verwendet werden.

Zwei der untersuchten Taxa umfassen mehrere anerkannte Arten: *Leucanthemum vulgare* agg. umfasst *L. vulgare* s. str. (diploid) und *L. ircutianum* (tetraploid). *Tragopogon pratensis* s. l. umfasst *T. orientalis*, *T. minor* und *T. pratensis* s. str. Bei *Festuca rubra* stellten sich viele Proben als *F. nigrescens* heraus, so dass diese Art ebenfalls untersucht wurde. Mehrere Taxa umfassen verschiedene Cytotypen, d. h. Ploidiestufen: *Campanula rotundifolia*, *Euphorbia cyparissias*, *Festuca rubra* (allerdings ist es hier unklar, ob sich die bekannten und z. T. sehr alten Ploidie-Daten auf *F. rubra* s. str. beziehen), *Knautia arvensis* und *Pimpinella saxifraga*. Zwar existiert eine Datenbank der Chromosomenzahlen (Paule et al. 2017), aber die Häufigkeit und Verbreitung der Cytotypen in Deutschland war vor dieser Studie weitestgehend unbekannt. Zu den Ploidieanalysen bei Arten mit unterschiedlichen Chromosomenzahlen siehe Kapitel 2.6.

Alle ausgewählten Arten sind indigen und für viele kann aus archäologischen Funden ein mitteleuropäisches Vorkommen bereits in der Jungsteinzeit gezeigt werden (*Leucanthemum vulgare*, *Prunella vulgaris*, *Achillea millefolium*, *Ranunculus acris*, *Knautia arvensis*, *Filipendula ulmaria*, *Lychnis flos-cuculi*, *Anthoxanthum odoratum*), für andere erst in der Bronzezeit (*Centaurea jacea*, *Cynosurus cristatus*, *Galium mollugo*), in der Römerzeit (*Bromus erectus*, *Hypochoeris radicata*) oder erst im Mittelalter (*Arrhenatherum elatius*, *Agrimonia eupatoria*, *Silene vulgaris*) (Speier 1996, Kauter 2002, Hejzman et al. 2013).

Tab. 4 Liste der in RegioDiv untersuchten Pflanzenarten bzw. Artengruppen mit Angabe der taxonomischen Referenz-Nummer „NAME_ID“ aus Buttler (2018) und der in Deutschland vorkommenden Chromosomenzahlen.

VOLLNAME	NAME_ID	Chromosomenzahl
<i>Achillea millefolium</i> L.	31	2n = 6x = 54
<i>Achillea pratensis</i> Saukel & Länger	26686	2n = 4x = 36
<i>Agrimonia eupatoria</i> L.	99	2n = 4x = 28
<i>Agrostis capillaris</i> L.	20178	2n = 4x = 28
<i>Anthoxanthum odoratum</i> L. s. str.	465	2n = 4x = 20
<i>Arrhenatherum elatius</i> (L.) J. Presl & C. Presl	587	2n = 4x = 28
<i>Bistorta officinalis</i> Delarbre	27744	2n = 4x = (44,46)48
<i>Bromus erectus</i> Huds.	891	2n = 8x = 56
<i>Campanula rotundifolia</i> L. s. str.	1072	2n = 2x 4x 6x = 34 68 (102)
<i>Centaurea jacea</i> L. s. str.	15137	2n = 4x = 44
<i>Corynephorus canescens</i> (L.) P. Beauv.	1679	2n = 2x = 14
<i>Cynosurus cristatus</i> L.	1806	2n = 2x = 14
<i>Euphorbia cyparissias</i> L.	2255	2n = 2x 4x = 20 40
<i>Festuca rubra</i> L.	2421	2n = 6x 8x = 42 56 (?)
<i>Festuca nigrescens</i> Lam.	2420	2n = 6x = 42
<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.	2458	2n = 2x = 14
<i>Galium album</i> Mill.	2549	2n = 4x = 44
<i>Hypochaeris radicata</i> L.	3046	2n = 2x = 8
<i>Knautia arvensis</i> (L.) Coult. s. str.	3188	2n = 2x 4x = 20 40
<i>Lathyrus pratensis</i> L.	3313	2n = 2x = 14
<i>Leucanthemum vulgare</i> agg.	3381	2n = 2x 4x = 18 36
<i>Leucanthemum ircutianum</i> Turcz. ex DC.	3384	2n = 4x = 36
<i>Leucanthemum vulgare</i> (Vaillant) Lam. s. str.	3387	2n = 2x = 18
<i>Lotus corniculatus</i> L.	3508	2n = 4x = 24
<i>Lychnis flos-cuculi</i> L.	3552	2n = 2x = 24
<i>Pimpinella saxifraga</i> L.	4282	2n = 2x 4x = 18,20 40
<i>Prunella vulgaris</i> L.	4581	2n = 2x = 28
<i>Ranunculus acris</i> L.	4690	2n = 2x = 14
<i>Salvia pratensis</i> L.	5220	2n = 2x = 18
<i>Silene vulgaris</i> (Moench) Garcke s. l.	5629	2n = 2x = 24
<i>Thymus pulegioides</i> L. s. l.	5965	2n = 4x = 28
<i>Tragopogon pratensis</i> L. s. l.	7141	2n = 2x = 12
<i>Tragopogon minor</i> Mill.	5999	2n = 2x = 12
<i>Tragopogon orientalis</i> L.	6000	2n = 2x = 12
<i>Tragopogon pratensis</i> L. s. str.	6001	2n = 2x = 12

2.4 Probenahme

Mit dem Ziel, in 72 Teilgebieten über ganz Deutschland in möglichst natürlichen, naturnahen und/oder unter Schutz stehenden Gebieten 28 Pflanzenarten zu beproben, war es unmöglich, eine solche Sammlung durch das Projektteam zentral durchzuführen. Dies wäre vor allem wegen fehlender Ortskenntnis sehr ineffizient gewesen. Die Probenahme wurde daher maßgeblich von freiwillig Helfenden in den Teilgebieten durchgeführt. Die Suche nach Freiwilligen erfolgte über Bekanntmachung des Projektes in verschiedenen E-Mail-Verteilern durch das Projektteam und die PAG, mit der Aufforderung an Interessierte mit dem RegioDiv-Team Kontakt aufzunehmen.

Das weitere Vorgehen war, in Kürze: Den SammlerInnen, die sich für ein oder mehrere Teilgebiete zuständig erklärten, wurde ein Protokoll an die Hand gegeben, das die generelle Sammelstrategie, die Auswahl der Probeflächen und die Probenahme beschrieb (siehe Anhang B). Außerdem bekamen die Sammler Material für die Sammlung, d. h. Papiertütchen, Silicagel, Dokumentationsformulare und frankierte Rückumschläge. Alle SammlerInnen hatten Zugang zu einer webbasierten Karte, auf der die Sammelorte flächengenau eingegeben und die jeweils gesammelten Arten dokumentiert werden konnten.

2.4.1 Internetseite

Das wesentliche Werkzeug des Projektes während der Phase der Probensammlung, um Informationen über das Projekt zur Verfügung zu stellen, war die RegioDiv Internetseite (<https://www.ufz.de/regiodiv>), die am 11.5.2020 eingerichtet wurde und bisher mehr als 20.000 Zugriffe hatte. Sie enthielt eine kurze Einführung in die Projektidee und Ziele, vor allem aber eine Einladung an Interessierte zur Mitarbeit, d. h. zum Sammeln von Blattproben und die in diesem Zuge nötigen weiteren Informationen. Dies waren: das Sammelprotokoll, die Artenliste, eine webbasierte Karte zum Eintragen der Sammelorte (<https://www.ufz.de/regiodiv/Karte>) und eine Tabelle der Teilgebiete der dort schon aktiven SammlerInnen und der Beprobungslücken.

2.4.2 Sammlerinnen und Sammler

Insgesamt waren an der Probenahme 163 Personen aktiv beteiligt (insgesamt hatten sich 178 Personen interessiert gezeigt und Material zur Verfügung gestellt bekommen). Alle SammlerInnen arbeiteten ehrenamtlich für das Projekt. Die meisten hatten eine berufliche Verbindung zu Naturschutz und verteilten sich auf die Bereiche behördlicher Naturschutz (n = 46, inkl. Landschaftspflege- und Landschaftserhaltungsverbände (n = 16)), frei-/beruflicher Naturschutz (n = 31), Wissenschaft/Studium (n = 40), Wildsaatgut-Produzenten (n = 16), nicht-behördlicher Naturschutz (n = 15) und Privatpersonen (n = 15). Von den 163 SammlerInnen waren 32 nur in 2020 aktiv, 73 in 2020 und 2021, 50 nur in 2021 und einzelne nur in 2022 und 2023.

Zu Beginn der Sammelphase waren pro Teilgebiet nur einzelne oder wenige SammlerInnen aktiv, in der Hoffnung von Projektseite aus, dass die Populationen gleichmäßig über das jeweilige TG verteilt liegen würden. Da sich aber bald herausstellte, dass die meisten Sammelorte innerhalb eines TG häufig sehr geklumpt gewählt wurden und auch der Sammelerfolg zwischen den SammlerInnen sehr unterschiedlich war, gingen wir dazu über, für jedes TG mehrere Sammler zuzulassen bzw. zu gewinnen, so dass die Probenpunkte gleichmäßiger über die TG verteilt wurden. Dies führte zwangsläufig auch zu mehr als 3 Populationen und mehr als 5 Individuen pro TG.

Der Beitrag jeder einzelnen SammlerIn war wertvoll und alle trugen zum insgesamt sehr guten Erfolg der Sammlung bei. Ohne ihre freiwillige, unentgeltliche und sachkundige Mitarbeit wäre dieses Projekt unmöglich gewesen. Einige SammlerInnen oder Teams waren besonders aktiv. Daher werden die SammlerInnen nach der Anzahl der gesammelten Proben genannt: Jan-Hinnerk Schwarz u. Malin Klumpp (943 Proben in 11 UG), Annemarie Schacherer (874/6), Christiane Roscher (536/5), Holger Loritz (505/6), Michael Ristow (404/5), Markus Wieden† u. Ann Kareen Mainz (398/6), Walter Bleeker (392/10), Andreas Zehm (391/4), René Mause (306/3), Evelin Willner (295), Markus Bauer u. Alina Twerski (293/3), Dierk Kunzmann (281/6), Ronny Goldberg (272/3), Beate Rutkowski (261/2), Pia Eibes (255/2), Katrin Voigt (248/3), Kristine Mayer (243/2), Cora Carmesin u. Stefan Brändel (235/3), Christian Dolnik (232/2), Simon Leib u. Martina Döppert-Ricker u. Lisa Wagner (231/4), Helene Seitz u. Birgit Simmeth (230/2), Karin und Martin Weiß (217/2), Rico Kaufmann (210/2), Simone Schneider u. Barbara Ruthsatz (191/2), Jakob Huber (183/1), Anne Straub (180/4), Birgit Beermann (173/3), Sabrina Laufenburg (168/1), Elisabeth Pleyl (160/2), Kerstin Grant (160/2), Lutz Zwiebel (159/2), Hans Pfestorf (156/2), Lara Braun (155/1), Thomas Frankenberg (149/1), Rainer Borcharding (148/2), Sylvia Haider (146/1), Carmen Weicker-Zöller (145/3), Kerstin Günther (138/1), Barbara Bouillon (134/4), Linda Vogt u. Kristel Kerler (133/1), Stephanie Socher (131/3), Julia Eberl u. Martin Renger (129/2), Michael Ewald (129/1), Thomas Braun (126/3), Andreas Seemann (124/3), Friedhelm Haun (124/1), Thomas Breunig (122/2), Lisa Siebenaler (115/0), Martina Gorny u. Walter Hollering† (115/1), Sebastian Haas (115/2), Andreas Golde (113/1), Thomas Blachnik (113/2), Simon Reith (112/3), Martin Kreisel (111/1), Leonie Schaefer (108/2), Maria Weißbecker (107/1), Cynthia Tobisch (105/2), Franziska Bucher u. Desiree Jakubka (101/1), Alexander Wille u. Joraine Schmoltdt (100/1), Kerstin Rieche, Birgit Krummhaar u. Team (98/1), Claudia Gruber (97/2), Robert Schönfeld (97/1), Anja Dichtl (96/2), Nicole Winkler (95/1), Bernhard Hake (93/2), Frank Richter (91/2), Luina Kroppe (88/2), Monika Sommer (87/1), Anna-Maria Madaj u. Lotte Korell (85/1), Daniel Lauterbach (85/2), Ann-Kareen Mainz (82/1), Ariane Sambataro (81/2), Astrid Kohl (81/1), Nils Stanik (81/1), Wolfgang Schmidt (81/1), Eckhard Willing (80/1), Gisela Twenhöven (80/1), Nikola Lenzewski (80/1), Christoph Rosche (79/1), Daniela Pezzetta (79/1), Peter Meese (79/1), Mohammad Jawarneh (78/7), Adriana Schwarz (76/1), Barbara Pfitzner u. Elke Maier (76/1), Birgitta Hohnheiser u. Ann-Katrin Stockinger (75/2), Anja Dichtl u. Simon Reith (74/2), Hanna Mertens (73/3), Guido Warthemann (72/1), Klara Friederich u. Michael Buß (72/1), Philipp Meinecke (70/1), Annette Hübner (69/2), Wolfgang Diewald (68/1), Anna Kohnle u. Thomas Deinhard (66/2), Inga Willecke (66/1), Markus K. Zaplata, Maren H. Meyer, Melanie Takla u. Wolfgang Petrick (66/1), Wolfram Adelman u. Natalie Crispi (66/1), Jessica Rossow u. Jochen Späth (65/1), Stefan Kesting (65/2), Uta Kietsch (65/1), Ann-Katrin Frisch (63/1), Simone Peuleke (63/1), Sandra Skowronek u. Daniel Rutte (62/1), Johanna Webersberger (59/2), Felix Schramm (56/1), Ilona Leyer (55/2), Anna Bucharova (52/1), Alexander Holstein u. E. Boehler (51/1), Marco Müller (51/1), Juliane Saar (50/1), Karsten Kindermann (50/3), Katharina Mayer (49/2), Wolfgang Riether u. Ilona Grimm (49/1), Friederike Schumann (46/1), Vinzenz Gilgenreiner (46/1), Filip Kolar (43), Laura Wollschläger u. Laura Steiner (38/2), Katharina Leib (37/2), Roland Schröder (35/1), Annemarie Röske (32/1), Cora Leroy (32/1), Robert Bauer (32/1), Sabine Schlenkermann (29/2), Martin Musche (28/2), Rita Rott u. Inge Steidl (28/1), Silke Dehe (28/1), Tina Richter (25/1), Christian Pardey u. Jan-Hinnerk Schwarz (23/1), Helene Seitz u. Karel Kleijn (23/1), Karel Kleijn (23/1), Annika Eickelmann u. Werner Schubert (18/1), Gabriele Weiß (15/1), Kristýna Šemberová (15), Jörg Mildemberger (14/1), Isabel Kaske (12/1), Philipp Glaab (12/1), David Braner (11/1), Peter Heffner (10/1), Matthias Haase u. Irene Hoppe (8/1), Gitte Kieke (7/1), Christian Zidorn (6/1). Für diese

Auflistung wurden diejenigen Sammler, die sowohl im Team als auch selbstständig unterwegs waren, mit ihrem Team betrachtet. Teilgebiete wurden nur gezählt, wenn mindestens 5 Proben gesammelt worden waren.

2.4.3 Auswahl der Sammelorte

Die SammlerInnen waren jeweils für eines (oder mehrere) der Teilgebiete zuständig. Die Auswahl der Flächen erfolgte selbstständig und in Verantwortung durch die Sammler nach Vorgaben im Sammelprotokoll: **Sammelorte** müssen als naturbelassen betrachtet werden, um möglicherweise anthropogen verursachte genetische Verfälschungen durch nicht heimisches Saatgut oder Zuchtsorten zu vermeiden. Daher waren bevorzugt **Naturschutzgebiete, Flächennaturdenkmale (FND) und natürliche bzw. naturnahe Wiesen/Weiden/Brachen, Streuobstwiesen und Säume** auszuwählen. Für die Sammlung in Naturschutzgebieten, Biosphärenreservaten und Nationalparks wurden durch das RegioDiv-Team in 94 Fällen Betretungs- und Sammelgenehmigungen beantragt. Darüber hinaus sollten Sammelorte, wenn möglich, zentral im Teilgebiet liegen und 2-5 km Abstand von der jeweiligen Teilgebietsgrenze und 5 km von der jeweiligen Ursprungsgebietsgrenze liegen. Diese Regel konnte allerdings nicht immer eingehalten werden.

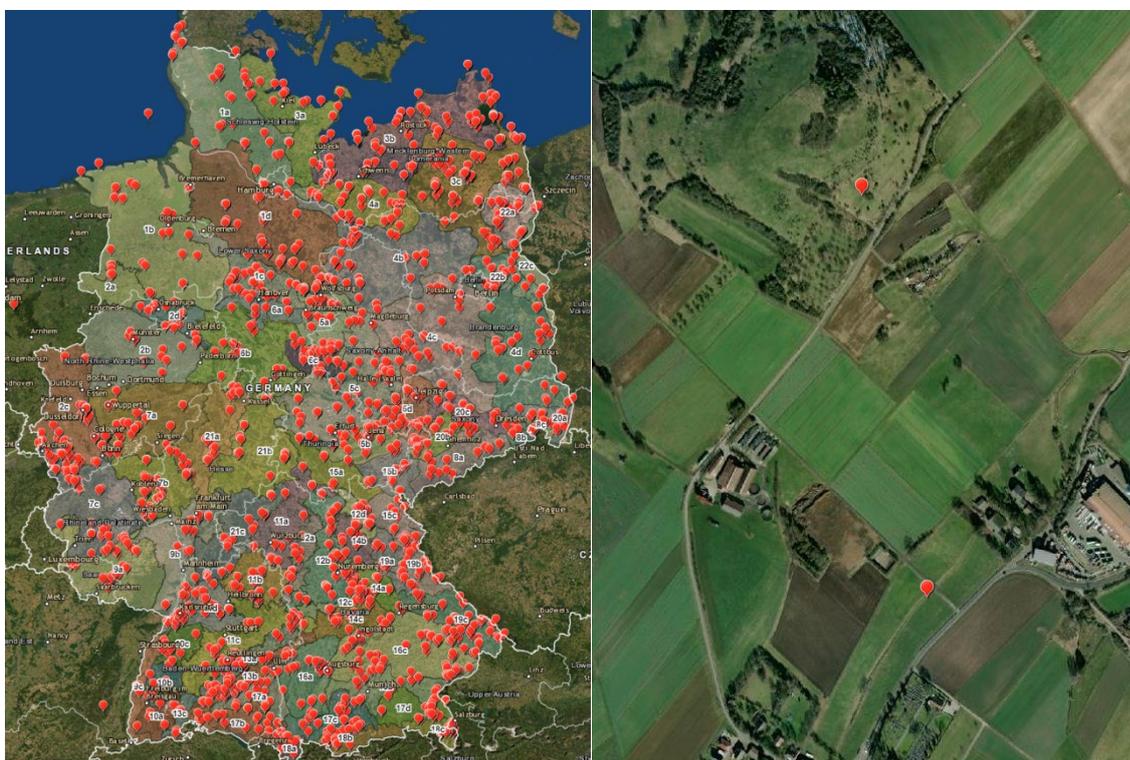


Abb. 5 **Links.** Lage der Sammelorte in Deutschland auf der RegioDiv-WebGIS-Karte. **Rechts.** Beispielhafte, typische Lage der Probenahmestellen in naturnahen extensiv genutzten Weiden oder Wiesen (Markierung oben), oder in Randstrukturen (Grabenrand) in intensiver genutzten Flächen (Markierung unten).

Eine ausführliche Darstellung der Kriterien für die Auswahl geeigneter Sammelorte für Regio-saatgut aus Prasse et al. (2010, Kap. 3.5/3.6) war im Sammelprotokoll abgebildet (siehe Anhang B) und sollte für die Identifikation von Sammelorten in RegioDiv angewandt werden.

Das Standardprotokoll sah vor, dass jede Art pro Teilgebiet an 3 Sammelorten beprobt werden

soll. Da nur ein Teil der Arten vergesellschaftet vorkommen, führt dies zwangsläufig zu vielen Sammelorten. Ein reduziertes Sammelprotokoll mit nur 1 Sammelort pro Art wurde vor allem 2021 angewandt, wenn klar war, dass eine Sammlung auf kleine Teilregionen beschränkt sein würde, z. B. auch in Randbereichen der TG.

Insgesamt liegen nun Proben von 2.706 Orten in Deutschland vor (Abb. 5), pro UG zwischen 45 (UG 15) und 283 (UG 3), Median 102, pro Teilgebiet zwischen 6 (TG 10a) und 151 (TG 3b), Median 31. Allerdings ist die Zahl der Sammelorte pro TG nur eingeschränkt vergleichbar, da, abgesehen von der unterschiedlichen Größe der Gebiete, die SammlerInnen selbstständig entschieden, auf wie viele Sammelorte sie die vorgesehene Zahl der Proben verteilten, wie kleinräumig die Sammelorte differenziert wurden und ob auch an mehr als 3 Orten pro Art gesammelt wurde.

2.4.4 Probenahme im Gelände

Das Standardprotokoll sah vor, dass jede Art pro Teilgebiet an 3 Sammelorten beprobt werden soll, wobei an einem der Orte 3 Proben und den beiden anderen nur 1 Probe zu nehmen ist. In 2021 wurden die SammlerInnen vermehrt dazu aufgefordert, nur noch 1 Individuum pro Sammelort zu beproben.

Das Standardprotokoll sah auch vor, von jeder zu beprobenden Pflanze grüne, gesunde Blätter zu entnehmen und in eine eigene, voretikettierte Papiertüte zu stecken. Um eine ausreichende Blattmasse zu erhalten, sollte die Zahl der zu sammelnden Blätter nach der Blattgröße zu variieren: Bei großen Blättern (z. B. *Knautia*, *Salvia*) genügt ein Blatt, bei kleineren Blättern 2-3 Blätter (*Achillea*, *Centaurea*, *Arrhenatherum*), bei kleinen, schmalen Blättern bis 10 Blätter (Gräser, *Galium*), ganze Zweige (z. B. *Euphorbia cyparissias*), oder komplette kleine Pflanzen.

Bei Unsicherheiten in der Art-Ansprache (z. B. bei *Festuca rubra*, *Centaurea jacea* s. l., *Thymus pulegioides*), sollten die Proben dennoch gesammelt werden. Gleichzeitig wurden floristisch versierte SammlerInnen gebeten, Referenzproben nah verwandter Arten zu sammeln.

Die Pflanzenprobe wurden anschließend getrocknet, wobei verschiedene Methoden vorgeschlagen wurden, z. B. an der Luft, im Trockenschrank bei 50 °C, auf Silicagel oder im warmen Auto, mit der generellen Maßgabe, dass die Trocknung bei Temperaturen unter 60 °C und ohne direkte Sonneneinstrahlung stattfinden sollte.

Neben der Sammlung der Pflanzen wurde von den SammlerInnen pro Sammelort eine Liste weiterer charakteristischer Pflanzenarten erstellt. Außerdem wurden die Habitateigenschaften des Sammelorts in Bezug auf Bodenfeuchte und Bodentrockenheit durch Ankreuzen auf einer Skala eingeschätzt.

2.4.5 Standortparameter und Umweltgradienten

Standortparameter der Sammelorte wurden auf zwei Skalen erhoben. Einerseits wurden mittels der Geokoordinaten die regionalen Klimadaten (<https://www.worldclim.org>, ~4,5 km Auflösung) und Bodendaten (<https://www.isric.org>, 250 m Auflösung) aus globalen Datenbanken ermittelt. Die Klima- und Bodendaten umfassen 19 bzw. 12 verschiedene Parameter (Tab. 5). Um diese für Vergleiche mit den genetischen Mustern handhabbar zu machen, wurde eine Hauptkomponentenanalyse durchgeführt und deren erste drei Hauptkomponenten extrahiert (Abb. 6). Beim Klima repräsentiert die erste Hauptkomponente PC1 (44 %) den Niederschlag und die Temperatur, PC2 (26 %) die Temperatur- und Niederschlags-Saisonalität und damit die Kontinentalität, PC3 die täglichen Schwankungsbreiten. Daher bezeichnen wir die drei

Hauptkomponenten des Klimas als TNS (Temperatur u. Niederschlag), KON (Kontinentalität) und Tagesgang. Beim Boden repräsentiert PC1 die Bodendichte, PC2 die Bodenart (Sand-, Schluff-, Tongehalt) und PC3 Nährstoffgehalt, Kationenaustauschkapazität und pH-Wert. Die drei Hauptkomponenten des Bodens bezeichnen wir daher als Bodendichte, SLT (Sand-Lehm-Ton) und NpH (Stickstoff u. pH).

Tab. 5 Klimavariablen (Bioclim) und Bodenvariablen (Soilgrid) und die daraus abgeleiteten Hauptkomponenten (PC1–PC3) mit ihren Ladungen durch die Variablen. Die Klimakomponenten repräsentieren Temperatur u. Niederschlag, Kontinentalität und Tagesschwankungen, die Boden-Komponenten repräsentieren Bodendichte, Sand/Ton-Anteil, und Nährstoffverfügbarkeit.

BioClim Variable		PC1	PC2	PC3
BIO1	Jahresmitteltemperatur	-0,268	0,088	0,283
BIO2	Mittlere tägliche Temperaturspanne	0,040	-0,292	0,408
BIO3	Isothermalität (BIO2/BIO7)	0,072	-0,064	0,469
BIO4	Temperatursaisonalität	-0,037	-0,403	0,026
BIO5	Max Temperatur des wärmsten Monats	-0,233	-0,158	0,363
BIO6	Min Temperatur des kältesten Monats	-0,223	0,307	0,117
BIO7	Jährliche Temperaturspanne (BIO5-BIO6)	-0,007	-0,405	0,213
BIO8	Mittlere Temperatur des nassesten Quartals	-0,170	-0,280	-0,033
BIO9	Mittlere Temperatur des trockensten Quartals	-0,002	0,325	0,198
BIO10	Mittlere Temperatur des wärmsten Quartals	-0,270	-0,085	0,284
BIO11	Mittlere Temperatur des kältestens Quartals	-0,209	0,270	0,216
BIO12	Jahresniederschlag	0,328	0,042	0,130
BIO13	Niederschlag des nassesten Monats	0,321	-0,075	0,056
BIO14	Niederschlag des trockensten Monats	0,307	0,102	0,197
BIO15	Niederschlagssaisonalität	0,029	-0,314	-0,206
BIO16	Niederschlag des nassesten Quartals	0,319	-0,068	0,058
BIO17	Niederschlag des trockensten Quartals	0,306	0,126	0,193
BIO18	Niederschlag des wärmsten Quartals	0,298	-0,141	0,043
BIO19	Niederschlag des kältesten Quartals	0,283	0,192	0,177
Erklärte Varianz		0,441	0,255	0,157

Soilgrid Variable		PC1	PC2	PC3
bdod	Bodendichte	-0,338	0,270	0,270
cec	Kationenaustauschkapazität	0,206	-0,223	0,552
cfvo	Anteil Fragmente > 2mm	0,363	0,183	-0,031
clay	Ton-Anteil	0,314	0,361	0,110
nitrogen	N Gesamtstickstoff	0,043	-0,282	0,636
ocd	Organische Kohlenstoffdichte	0,414	-0,083	-0,056
phh2o	pH	-0,173	0,337	0,443
sand	Sand-Anteil	-0,310	-0,408	-0,059
silt	Schluff-Anteil	0,288	0,407	0,029
soc	Organischer Bodenkohlenstoff	0,282	-0,382	-0,024
ocs	Kohlenstoffvorrat (0–30cm)	0,389	-0,190	0,018
Erklärte Varianz		0,412	0,289	0,112

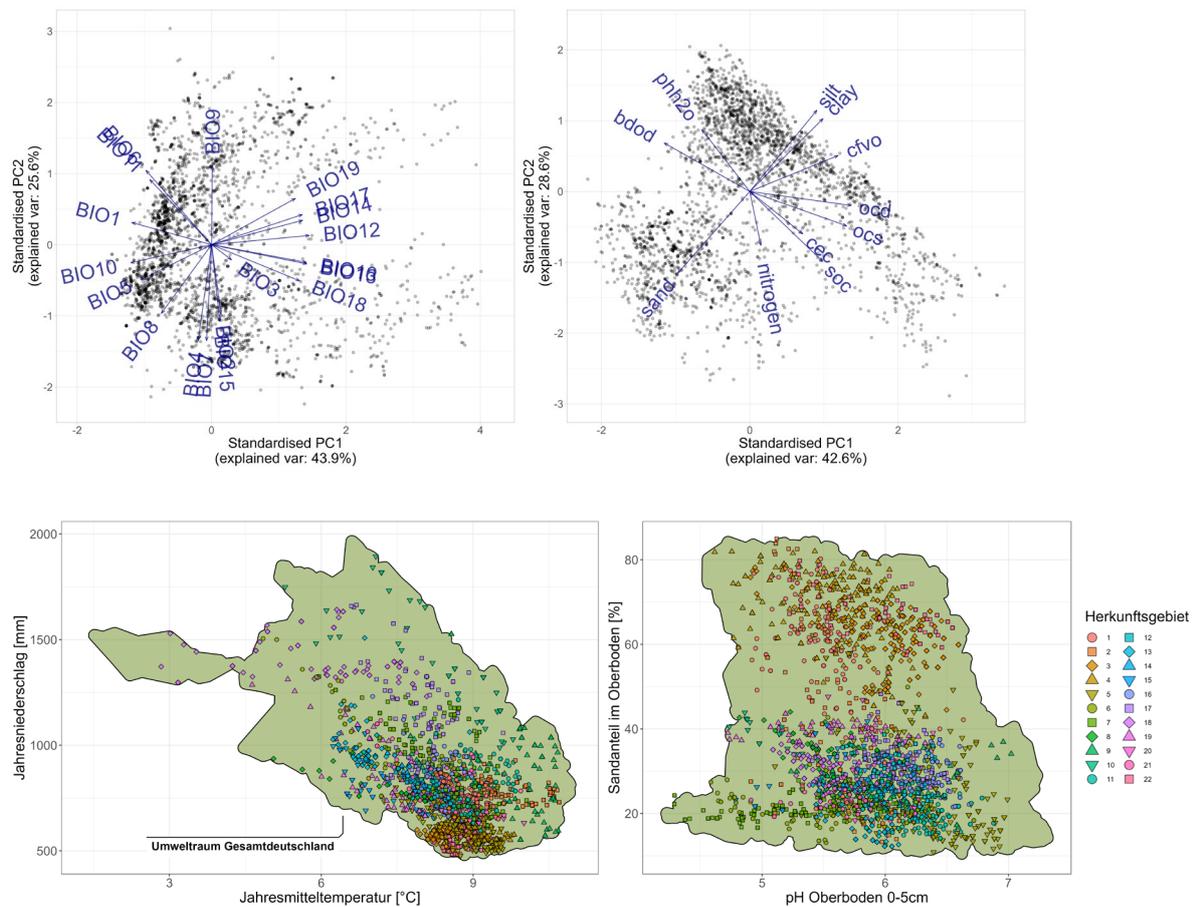


Abb. 6 **Links** Jahresniederschlag und Jahresmitteltemperatur an den Sammelorten und **Rechts** pH-Wert und Sandanteil im Oberboden **Oben** an den Sammelorten und **Unten** gesamter Umweltraum im Bundesgebiet.

Beim Vergleich der gesamten in Deutschland realisierten klimatische Verhältnisse mit den erfassten Sammelorten (Abb. 6) zeigt sich, dass durch die Probeflächen fast der gesamte mögliche Klimaraum abgedeckt wird, mit Ausnahme der sehr kühlen (Alpen), der sehr feuchten (Schwarzwald), der kühl-feuchten (Bayerischer Wald, Erzgebirge) und nur geringer Abdeckung der am stärksten trocken-warmen (Rheintal) Bereiche. Auch beim Vergleich des durch die Boden-pH-Werte und den Sandanteil definierten Umweltraumes mit den realisierten Werten wird klar, dass die Probenahmestellen fast den gesamten Umweltraum abdecken (Abb. 6). Lediglich im Bereich der Extremwerte von pH und Sandanteil sind nur wenige Punkte vertreten, etwa extrem saure organische Böden.

Andererseits wurden die **lokalen Standortbedingungen** in Bezug auf z. B. Bodenfeuchte und Nährstoffverfügbarkeit ermittelt. Die SammlerInnen waren angehalten, für jeden Sammelort eine Liste von ca. 10 charakteristischen Pflanzenarten aufzunehmen, außerdem sind die gesammelten Arten bekannt. Mit diesen Artenlisten konnten durchschnittliche Ellenberg-Zeigerwerte für den lokalen Sammelort ermittelt werden. Alternativ konnten die Sammler die Standortbedingungen auf einer Skala markieren. Die Variation der lokalen Standortbedingungen wurden dann durch die zwei ersten Hauptkomponenten zusammengefasst (Abb. 7).

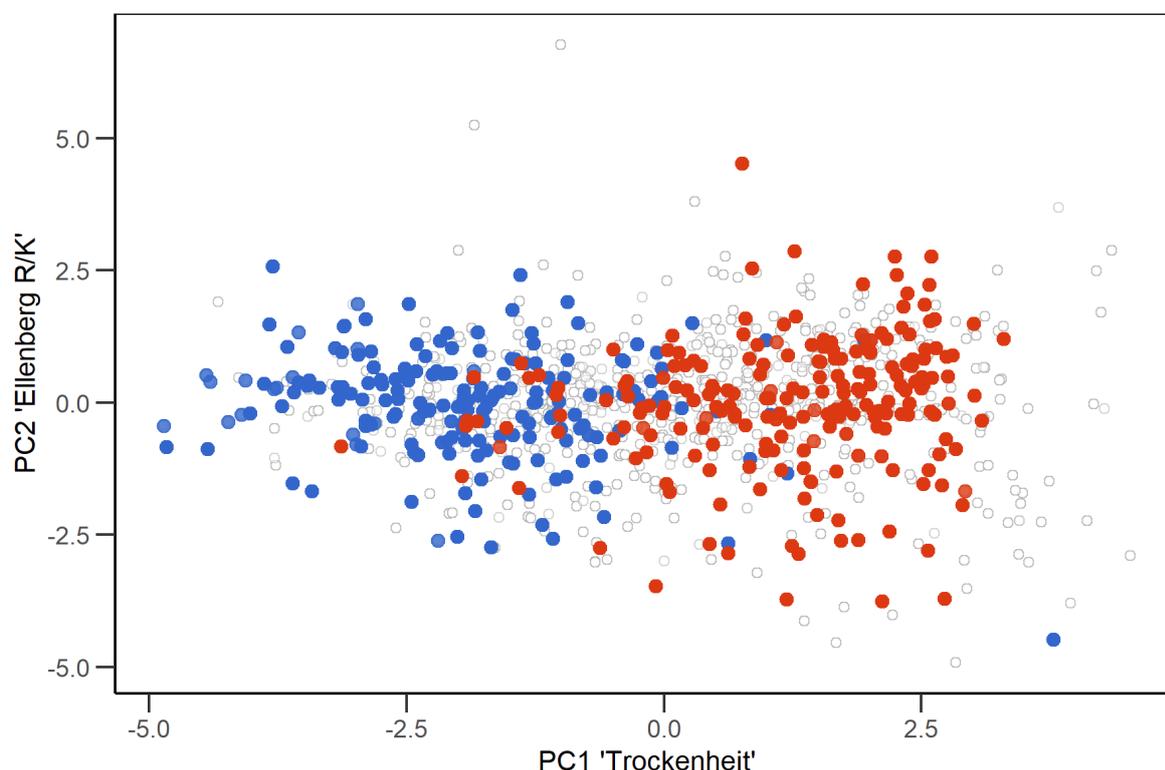


Abb. 7 Standorte für *Filipendula ulmaria* (blau) und *Thymus pulegioides* (rot) im durch alle Standorte abgebildeten lokalen Umweltraum (weiß). Die erste Hauptkomponente repräsentiert dabei vornehmlich 'Bodentrockenheit' und die Feuchtezahl nach Ellenberg. Die zweite Hauptkomponente korreliert stark mit der Kontinentalitäts- und Reaktionszahl nach Ellenberg.

2.4.6 Verfügbare Pflanzenproben

Die **Gesamtzahl der verfügbaren Proben** beträgt ca. 19.000. Die Proben wurden ungefähr je zur Hälfte in 2020 und 2021, einige wenige in 2022 und 2023 gewonnen. Neben Proben der 28 Zielarten wurden zusätzlich auch Proben von nah verwandten oder leicht verwechselbaren Arten gesammelt, die als **Referenzproben** dienen. Für die Arbeit mit *Festuca rubra* wurde

Samenmaterial der relevanten Taxa von der Genbank des IPK Gatersleben (Dr. Evelyn Willner) zur Verfügung gestellt, das angezogen und beprobt wurde. Eingeschlossen ist auch schon vorhandenes Probenmaterial aus anderen Projekten des Projektteams (*Knautia arvensis*, *Lotus corniculatus*, *Tragopogon pratensis*, *Corynephorus canescens*, *Pimpinella saxifraga*) und, insbesondere bei den Arten mit mehreren Ploidiestufen wurden auch Referenzproben aus dem In- und Ausland (*Knautia*, *Campanula*, *Pimpinella*), von anderen Wissenschaftlern zur Verfügung gestellt.

Die Gesamtzahl der aus Deutschland stammenden Proben beträgt je nach Art zwischen 313 (*Corynephorus canescens*) und 1.066 (*Knautia arvensis*) (Mittelwert 677). Pro UG liegen, summiert über alle Arten, zwischen 427 (UG 8) und 1531 (UG 5) (Mittelwert 861) (Tab. 6, Abb. 8, Abb. 9).

Die nun vorliegende Probenzahl von 18.943 übersteigt die ursprünglich geplante Zahl (Planung: 28 Arten x 72 Teilgebiete x 5 Proben = 10.080, wegen Verbreitungslücken wären maximal 7.000 Proben zu erwarten gewesen) und konnte im Rahmen des Projektes nicht vollständig analysiert werden. Daher verfolgten wir die **Analysestrategie**, pro Sammelort nur 1 Probe zu untersuchen (In TG/UG mit < 5 Sammelorten wurden dennoch 5 Proben angestrebt). Allerdings sollten exemplarisch bei 3 Arten weiterhin 3 Proben pro Sammelort untersucht werden: das Gras *Anthoxanthum odoratum* und die Kräuter *Knautia arvensis* und *Leucanthemum vulgare* s. l. Diese Strategie ermöglicht einerseits, den Informationsgewinn von 3 vs. 1 Probe zu quantifizieren. Außerdem untersuchten wir mit *Knautia arvensis* und *Leucanthemum vulgare* s. l. Sippen mit mehreren Ploidiestufen, für die interessant ist, ob mehrere Ploidiestufen an einem Standort vorkommen. Somit ergibt sich die **Gesamtzahl geplanter Analysen** von 13.763, pro Art zwischen 226 (*Corynephorus canescens*) und 1.041 (*Knautia arvensis*) (Mittelwert 492), pro Ursprungsgebiet zwischen 331 (UG 20) und 1.228 (UG 5) (Mittelwert 662, Tab. 7). Falls die Zahl der beprobten Sammelorte pro Art und TG unter 3 lag, wurden von einzelnen Sammelorten mehr als eine Probe untersucht. In den Karten der Beprobungsdichte für jede Art ist neben der Lage der Sammelorte die Zahl der Populationen pro TG, die der Zahl der geplanten Analysen entspricht, als Hintergrundfarbe dargestellt (Abb. 8, Abb. 9).

Tab. 6 Anzahl der verfügbaren Proben pro Art und Ursprungsgebiet.

UG	ACH.MIL	AGR.CAP	AGR.EUP	ANT.ODO	ARR.ELA	BIS.OFF	BRO.ERE	CAM.ROT	CEN.JAC	COR.CAN	CYN.CRI	EUP.CYP	FES.RUB	FIL.UJM	GAL.ALB	HYP.RAD	KNA.ARV	LAT.PRA	LEU.AGG	LOT.COR	LYC.FLO	PIM.SAX	PRU.VUL	RAN.ACR	SAL.PRA	SIL.VUL	THY.PUL	TRA.AGG	Summe
1	64	56	24	77	45	22		35	24	54	21	6	68	40	48	68	39	37	32	50	41	33	41	62		9	32	21	1049
2	36	21	20	23	40	4	17	16	28	22	15	14	30	22	37	30	48	21	24	30	14	23	16	37	13	11	20	21	653
3	58	58	54	73	51	19	6	55	50	40	38	17	64	41	58	53	81	43	69	51	28	47	43	45	15	30	47	53	1287
4	72	58	32	57	60	7	6	34	35	64	9	38	40	41	65	63	52	42	35	24	42	31	23	45	15	21	17	39	1067
5	115	47	89	30	72	14	54	32	81	21	17	81	45	47	89	32	112	48	52	65	31	58	43	51	64	51	43	47	1531
6	61	32	39	19	50	20	21	33	43	5	24	21	32	32	47	17	30	39	39	40	18	29	33	29	13	27	27	32	852
7	72	58	22	52	57	35	22	48	62		42	22	56	42	60	54	70	43	65	60	36	50	42	64	11	15	30	35	1225
8	22	20	1	16	20	17	1	16	17		18	1	20	20	17	19	20	20	19	19	15	22	18	19	5	14	18	13	427
9	50	35	34	29	39	9	26	31	49	22	25	37	29	27	48	39	58	39	42	45	19	30	33	38	29	22	22	36	942
10	32	30	13	26	27	19	10	27	37		15	18	28	21	25	20	26	21	30	30	18	31	22	26	5	11	26	11	605
11	59	20	47	31	46	12	48	26	59		21	46	26	39	56	9	74	39	43	57	26	25	35	43	51	27	32	38	1035
12	35	37	32	27	31	15	24	25	36	42	32	36	31	29	36	29	36	31	37	30	34	21	27	31	29	21	34	26	854
13	33	15	31	23	29	20	31	27	29		28	28	27	21	31	10	65	26	30	32	10	27	31	30	31	29	33	32	759
14	37	15	31	16	34	12	30	26	35		10	32	26	24	34	12	36	29	32	27	19	22	24	33	33	24	32	34	719
15	26	20	6	28	22	22	13	26	18		18	15	29	23	26	22	37	22	27	22	16	27	23	28	5	14	19	21	575
16	46	34	47	36	44	22	32	41	46	12	30	44	31	46	47	26	57	45	36	42	28	38	46	41	44	42	38	30	1071
17	55	41	32	47	42	38	36	35	51		39	42	39	53	62	37	58	58	52	53	43	44	51	52	36	35	40	36	1207
18	36	23	8	23	12	19	11	39	39		25	16	13	23	36	11	17	24	39	50	22	20	48	34	7	27	32	19	673
19	37	36	22	24	34	21	15	34	35	9	23	35	22	34	38	32	41	32	36	36	14	38	32	34	5	27	34	15	795
20	37	29	11	14	32	10	3	17	21	6	10	6	15	21	33	20	18	22	20	19	12	13	11	20	4	13	12	12	461
21	30	25	23	15	25	18	15	23	31	3	21	13	29	22	29	19	43	25	22	25	14	36	32	25	15	14	22	18	632
22	27	13	25	22	23	7	11	9	17	13	9	14	22	16	25	17	48	17	21	18	15	26	20	18	20	14	21	16	524
Summ	1040	723	643	708	835	382	432	655	843	313	490	582	722	684	947	639	1066	723	802	825	515	691	694	805	450	498	631	605	18943

Tab. 7 Anzahl der je Art und Ursprungsgebiet geplanten Analysen. Hinzu kommen weitere Proben außerhalb Deutschlands.

UG	ACH.MIL	AGR.CAP	AGR.EUP	ANT.ODO	ARR.ELA	BIS.OFF	BRO.ERE	CAM.ROT	CEN.JAC	COR.CAN	CYN.CRI	EUP.CYP	FES.RUB	FIL.UJM	GAL.ALB	HYP.RAD	KNA.ARV	LAT.PRA	LEU.AGG	LOT.COR	LYC.FLO	PIM.SAX	PRU.VUL	RAN.ACR	SAL.PRA	SIL.VUL	THY.PUL	TRA.AGG	Summe
1	50	45	15	77	33	10		22	18	37	13	5	53	28	37	50	36	28	24	34	41	25	26	48		7	23	17	802
2	30	17	16	23	29	4	16	14	23	18	9	10	21	16	28	22	43	16	21	23	14	21	11	24	10	9	15	19	522
3	40	41	36	72	38	15	4	35	34	28	29	13	44	31	42	39	80	28	37	35	27	33	29	33	12	19	35	40	949
4	49	43	18	57	40	6	3	18	21	44	5	27	28	25	44	41	52	25	24	15	41	26	13	28	10	11	15	28	757
5	102	36	66	30	60	12	36	25	59	15	11	64	37	33	73	23	106	35	45	52	31	48	33	39	47	38	32	40	1228
6	38	18	19	19	31	13	11	18	26	3	14	14	22	16	29	11	30	21	33	25	18	18	21	17	7	14	16	24	546
7	55	44	15	52	46	25	16	37	45		28	17	44	30	46	39	67	33	57	48	36	39	31	44	10	13	23	28	968
8	15	14	1	16	16	12	1	13	13		11	1	14	14	13	17	19	14	19	15	15	18	13	15	5	11	12	10	337
9	37	26	23	29	30	7	20	19	35	16	19	25	22	21	37	29	58	29	38	32	19	21	21	29	20	14	15	28	719
10	18	14	10	25	15	12	6	16	21		9	11	16	13	16	16	26	12	24	16	18	17	12	15	4	9	13	7	391
11	40	15	33	30	32	6	31	17	38		14	30	19	23	38	8	69	23	43	37	26	19	19	31	31	16	17	27	732
12	23	19	18	27	21	10	14	14	24	33	17	21	20	17	23	20	36	19	32	20	34	13	17	19	15	12	19	19	576
13	20	10	19	23	21	12	20	16	20		17	21	16	13	22	9	65	17	27	22	10	15	18	18	19	19	22	22	533
14	22	10	19	16	22	8	16	14	20		5	22	19	13	22	10	36	18	21	17	19	13	13	20	19	13	18	23	468
15	16	11	4	27	14	11	7	14	11		8	10	16	12	16	14	37	14	18	12	15	14	11	15	3	9	12	12	363
16	36	24	34	36	32	16	24	29	35	8	21	32	24	34	35	22	57	33	28	32	28	29	33	30	32	30	28	25	827
17	33	26	18	47	29	22	22	22	32		27	28	26	34	40	26	57	36	41	31	43	29	31	36	20	21	27	23	827
18	22	14	5	23	9	12	10	26	25		14	12	7	13	24	10	17	15	30	30	22	14	30	24	6	16	23	11	464
19	23	23	12	24	21	15	8	22	23	7	13	21	15	21	22	22	41	23	36	20	14	24	21	22	4	17	22	10	546
20	25	20	8	14	22	6	3	12	15	6	6	6	7	12	23	14	18	11	18	13	10	11	10	14	2	9	8	8	331
21	19	16	15	14	16	13	11	14	20	1	14	9	18	15	23	16	43	18	20	20	14	28	23	18	10	11	15	16	470
22	16	10	17	22	16	5	6	9	15	10	7	9	15	11	20	13	48	11	17	16	15	20	11	11	14	12	18	13	407
Sumr	729	496	421	703	593	252	285	426	573	226	311	408	503	445	673	471	1041	479	653	565	510	495	447	550	300	330	428	450	13763

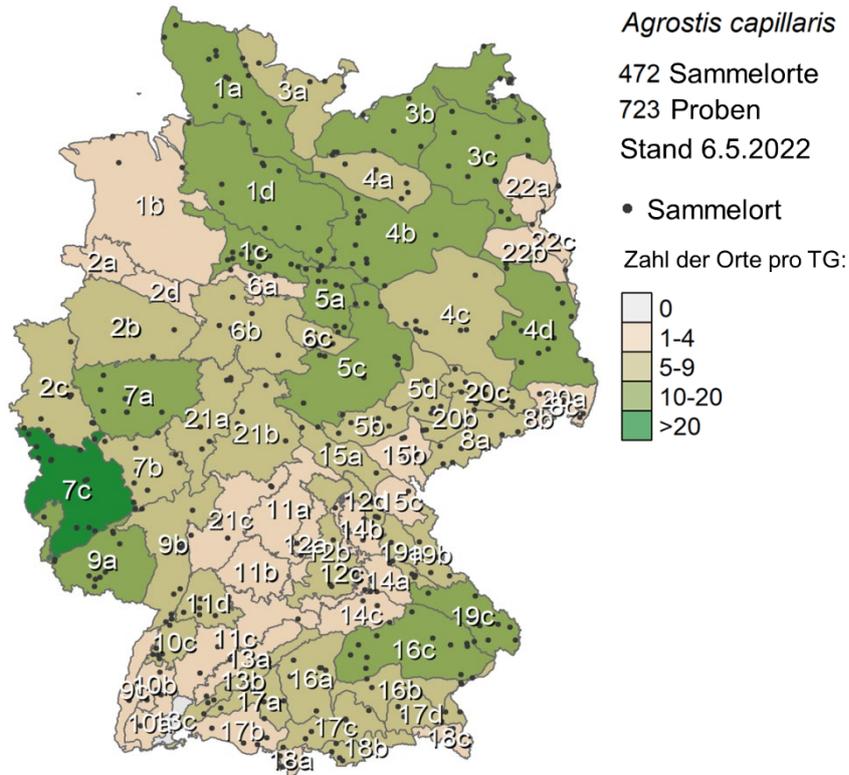


Abb. 8 Probensammlung am Beispiel von *Agrostis capillaris*. Lage der Sammelorte, farblich hinterlegt die Beprobungsdichte pro Teilgebiet, in der Legende die Gesamtzahl der Sammelorte und Proben. Für andere Arten siehe folgende Abbildung.

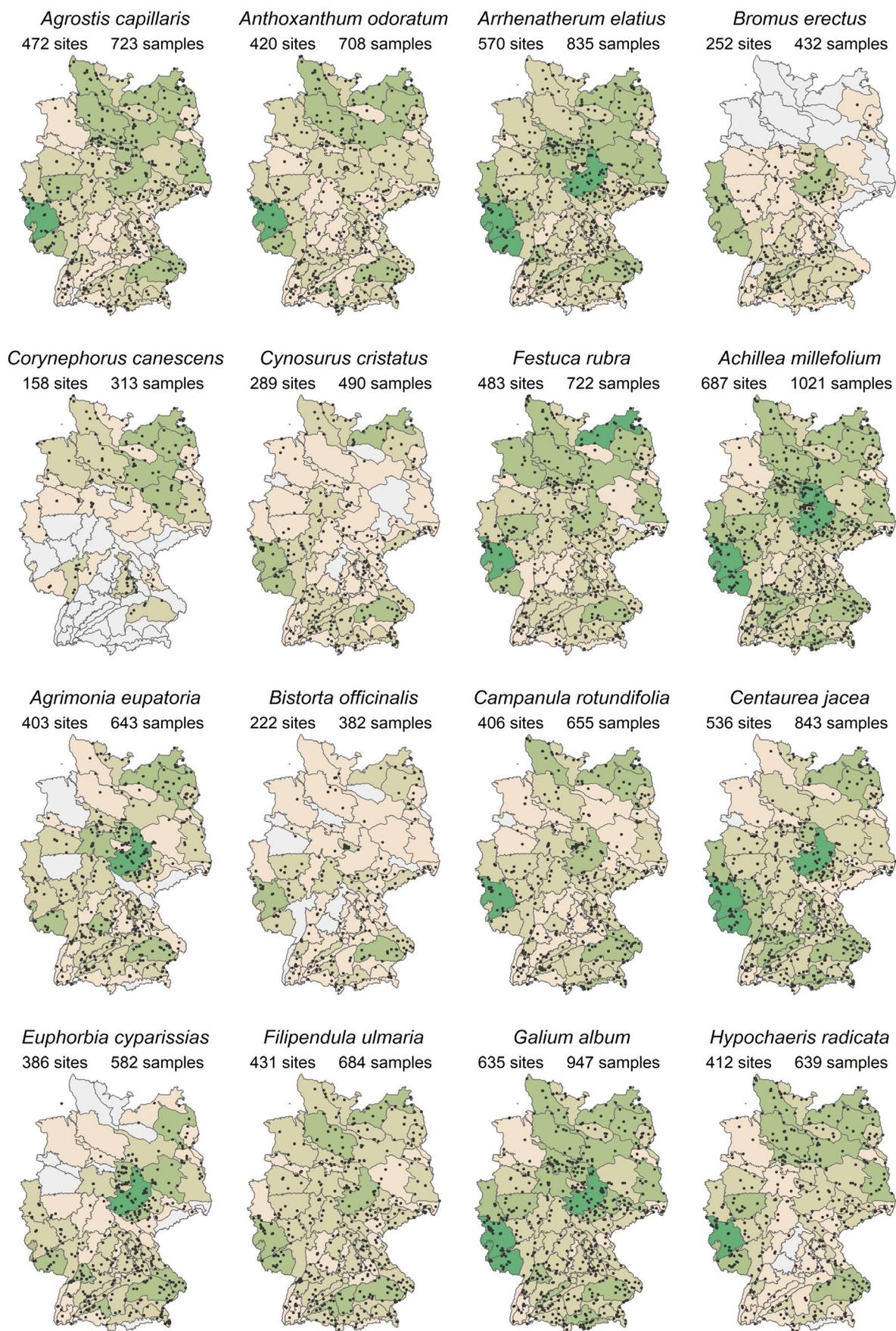


Abb. 9 Sammelorte und Beprobungsdichte. Teilgebietsnummern und Legende siehe Abb. 8.

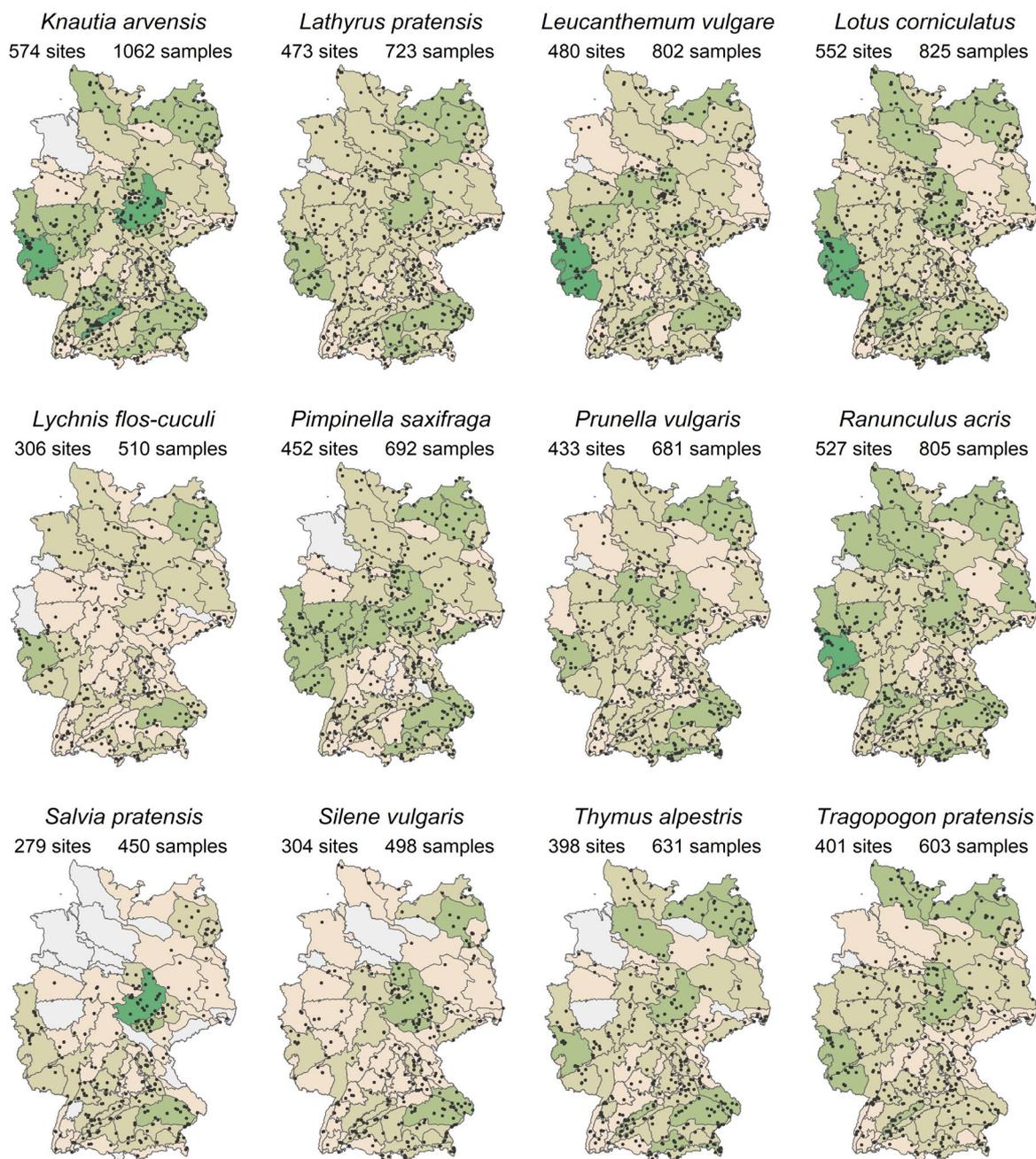


Abb. 9 Fortsetzung.

2.5 Molekular-genetische Analysen

2.5.1 Genetische Marker und pflanzliche Genome

Als genetisches Marker-System verwendeten wir *single nucleotide polymorphism* (SNP, Einzelnukleotid-Polymorphismen)-Marker. SNPs sind einzelne variable Nukleotide der DNA, d. h. an einer bestimmten Position im Genom (genetischer Locus) kann entweder ein bestimmtes Nukleotid (z. B. T) oder ein anderes (z. B. G) vorkommen (Abb. 10). In unserem Fall wurden nur biallelische Marker verwendet, d. h. es waren jeweils genau 2 Allele je Locus vorhanden. SNPs sind der am häufigsten im Genom vorkommende Typ von genetischen Varianten.

Zur Identifizierung der SNPs und gleichzeitig zur Genotypisierung wurde das ddRADseq-Verfahren angewandt (double digest restriction-site associated DNA sequencing, Peterson et al.

2012). Dabei wird nicht die gesamte DNA sequenziert, sondern nur ein kleiner Teil des Genoms, der durch Restriktion mit Restriktionsenzymen und Abtrennung von DNA-Fragmenten bestimmter Fragmentlängen gewonnen wird. Im Ergebnis gewinnt man typischerweise tausende bis zehntausende genetische SNP-Marker mit kodominanten Genotypen und nur geringen Anteilen fehlender Daten. Obwohl im Vergleich mit anderen Markertypen wie Mikrosatelliten, AFLP oder RAPD bei der ddRAD-Analyse tausende genetische Marker untersucht werden, stellen diese immer noch nur einen sehr kleinen Teil des gesamten Genoms und der insgesamt vorhandenen genetischen Variation dar.

Ind 1	..CGTAATGCC C GTACTGAT..
	..CGTAATGCC G GTACTGAT..
Ind 2	..CGTAATGCC C GTACTGAT..
	..CGTAATGCC C GTACTGAT..
Ind 3	..CGTAATGCC G GTACTGAT..
	..CGTAATGCC G GTACTGAT..

Abb. 10 Schematische Darstellung der Genotypen von drei Individuen an einem SNP-Lokus (single nucleotide polymorphism = Einzelnukleotid-Polymorphismus) mit den Allelen „C“ und „G“ und dem heterozygoten Genotyp „CG“ (Individuum 1) und den beiden homozygoten Genotypen „CC“ und „GG“.

Das pflanzliche Genom besteht aus mehreren Genomen: dem nukleären Genom im Zellkern (nDNA), dem Chloroplasten-Genom (cpDNA) und dem Mitochondrien-Genom (mtDNA). Die Größe dieser Genome unterscheidet sich stark. Das Kerngenom umfasst bei den hier untersuchten Arten zwischen 672 und 18671 Mbp (2C) (*Filipendula ulmaria* und *Leucanthemum ircutianum*, Smarda et al. 2019). Das Mitogenom umfasst bei Pflanzen zwischen 200 und 2000 kbp (Morley & Nielsen 2017) und das auch als Plastom bezeichnete Chloroplasten-Genom hat eine sehr konstante Größe von ca. 150 kbp (Rivas et al. 2002). Obwohl das Kerngenom also ein vieltausendfaches der anderen Genome umfasst, existieren in einer Blattzelle mehrere Hundert Chloroplasten und Hunderte bis Tausende an Mitochondrien, so dass die gesamte nicht-nukleäre DNA dennoch einen nennenswerten Umfang erreicht. Kern- und Plastiden-Genom werden gleichermaßen vom ddRAD-Verfahren erfasst, so dass jeweils gewisse Anteile der gewonnenen SNP-Marker aus den Chloroplasten und aus den Mitochondrien stammen.

Dies ist deswegen bedeutsam, da diese Genome unterschiedlich vererbt werden: Das Kerngenom wird biparental vererbt, wird also sowohl über Pollen als auch über die Eizelle — und damit die Samen — ausgebreitet. Außerdem rekombiniert das Kerngenom, d. h. die mütterlichen und väterlichen Gene verteilen sich über die Chromosomen hinweg. Das Plastom dagegen ist haploid und wird bei den Angiospermen in aller Regel ausschließlich über die Eizelle und damit die Samen weitergegeben. Das Mitogenom ist ebenfalls haploid und wird ausschließlich über die Pollen weitergegeben. Plastom und Mitogenom rekombinieren nicht, werden also, abgesehen von Mutationen, unverändert von Generation zu Generation weitergegeben. Da Pollen und Samen mit unterschiedlichen Mechanismen ausgebreitet werden, kann es innerhalb einer Art zu unterschiedlichen räumlichen genetischen Mustern der Genome kommen, insbesondere von Kerngenom und Chloroplasten-Genom.

2.5.2 Laborarbeiten

Aus den getrockneten Blattproben wurde mittels Extraktionskits (DNA 96 plant kit, Qiagen, peqGOLD Plant DNA Mini Kit, DNeasy plant mini kit) DNA gewonnen und mit einem Qubit-Gerät quantifiziert. Zur SNP-Genotypisierung verwendeten wir das ddRAD-Verfahren nach Peterson et al. (2012). Dabei wurde für jedes Individuum 100 ng (200 ng) genomischer DNA mit zwei Restriktionsenzymen (EcoRI, MspI) verdaut. An die entstehenden offenen Enden werden Adaptoren angefügt, wobei der EcoRI-spezifische Adaptor einen von 96 verschiedenen, 7 bp langen Barcode enthält. Nach dem Poolen von 96 Proben mit individuellen Barcodes wird die Fraktion der 350-450 bp langen Fragmente durch präparative Gelelektrophorese selektiert (Pippin-prep) und mittels PCR vervielfältigt, wobei die PCR-Primer der MspI-Seite eine von 12 verschiedenen, 5 bp lange Index-Sequenz enthalten und beide PCR-Primer Sequenzen enthalten, die die spätere Bindung an Illumina-Sequenziergeräten erlauben. Die so erzeugten Libraries von 12 Indices wurden nach Aufreinigung und Quantifizierung mittels Bioanalyzer äquimolar gemischt. Durch die Verwendung von 96 Barcodes und 12 Indices können maximal 1152 Proben gemeinsam sequenziert werden.

Wir sequenzierten im Normalfall je 1152 Proben auf je einer S4-lane eines Illumina Novaseq 6000 (PE150) bei externen Anbietern mit einem Datenvolumen von ca. 2500 Mio. Sequenzen, was ca. 2 Mio. Sequenzen pro Individuum entspricht. Wenn man die letztlich erzielte Zahl von SNP-Markern (Tab. 8), die artspezifische Genomgröße und eine durchschnittliche Länge der sequenzierten DNA-Fragmente von 400 bp zu Grunde legt, so beträgt der Anteil des sequenzierten Genoms zwischen 0,01 % (*Lathyrus pratensis*) und 0,74 % (*Filipendula ulmaria*) (Mittelwert 0,18), also ca. 2 Promill.

Insgesamt wurde für 14496 Proben die ddRAD library Preparation und die Sequenzierung durchgeführt. Von diesen wurden von 12389 Proben eine ausreichende Zahl an DNA-Sequenzen gewonnen, um eine erfolgreiche SNP-Genotypisierung durchführen zu können. Von diesen wurden 11762 Proben in die finalen Datensätze aufgenommen (Tab. 8), nachdem Referenzproben, Proben von außerhalb Deutschlands und falsche Taxa abgetrennt worden waren. Die Zahl der aus Deutschland stammenden Proben in den finalen Datensätzen lag zwischen 89 (*Tragopogon orientalis*) und 891 (*Knautia arvensis*), im Mittel bei 339.

Tab. 8 Untersuchte Taxa, Artensets (Min, Max), Gesamtzahl Proben in den finalen Datensätzen (N), Anzahl SNP-Marker (N.SNPs), Anzahl Chloroplasten-SNP-Marker (N.cpSNPs) und Prozentsatz fehlender Daten (%NA) in den finalen Datensätzen.

Art/Taxon	Min	Max	N	N.SNPs	N.cpSNPs	%NA
<i>Achillea millefolium</i> agg.		*	639	5813	69	19.5
<i>Achillea millefolium</i>	*	*	378	5047	60	19.8
<i>Achillea pratensis</i>	*	*	173	4409	57	21.6
<i>Agrimonia eupatoria</i>	*	*	355	3067	57	9.9
<i>Agrostis capillaris</i>	*	*	368	11341	60	15.2
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	*	*	598	9392	133	18.5
<i>Arrhenatherum elatius</i>	*	*	517	10318	56	15
<i>Bistorta officinalis</i>	*	*	222	8122	61	10.1

Art/Taxon	Min	Max	N	N.SNPs	N.cpSNPs	%NA
<i>Bromus erectus</i>	*	*	224	10319	69	13.2
<i>Campanula rotundifolia</i>		*	348	4482	117	16.3
<i>Campanula rotundifolia</i> 2x	*	*	153	3713	78	18.1
<i>Campanula rotundifolia</i> 4x	*	*	195	4261	102	14.8
<i>Centaurea jacea</i>	*	*	522	10139	220	11.4
<i>Corynephorus canescens</i>	*	*	188	9018	61	11.9
<i>Cynosurus cristatus</i>	*	*	270	6984	49	15.5
<i>Euphorbia cyparissias</i>	*	*	389	6974	177	13.5
<i>Festuca rubra</i>			332	7194	64	18.6
<i>Festuca nigrescens</i>	*	*	155	5697	48	19.1
<i>Festuca rubra</i> s. str.	*	*	156	5572	53	16.5
<i>Filipendula ulmaria</i>	*	*	431	5646	116	11.4
<i>Galium album</i>	*	*	538	9403	70	15
<i>Hypochaeris radicata</i>	*	*	345	3286	98	17.9
<i>Knautia arvensis</i>			961	6397	113	12.9
<i>Knautia arvensis</i> 2x (<i>K. pannonica</i>)			56	2510	53	25.5
<i>Knautia arvensis</i> 4x	*	*	891	6103	109	11.8
<i>Lathyrus pratensis</i>	*	*	428	1465	19	20.7
<i>Leucanthemum vulgare</i> agg.		*	507	3451	81	18.8
<i>Leucanthemum ircutianum</i> (4x)	*	*	394	3352	79	18.4
<i>Leucanthemum vulgare</i> (2x)	*	*	113	2410	56	20.1
<i>Lotus corniculatus</i>	*	*	477	3669	54	15.3
<i>Lychnis flos-cuculi</i>	*	*	454	2457	27	19.8
<i>Pimpinella saxifraga</i>	*	*	347	3106	108	16.5
<i>Prunella vulgaris</i>	*	*	295	3517	62	16.9

2.6 Bioinformatik — SNP-Genotypisierung

Aus den Sequenzdaten wurden individuell für jede Art mittels bioinformatischer Analysen sowohl die SNP-Marker identifiziert als auch die Individuen genotypisiert. Wir verwendeten zu diesem Zweck eine Programm-Pipeline, die für die Analyse von ddRAD-Sequenzen geeignet ist, ohne dass das Genom der Arten bekannt sein muss: dDocent (Puritz et al. 2014), das mit der Funktion `process_radtags` auf die pipeline Stacks zurückgreift (Catchen et al. 2011, Rochette & Catchen 2017). In der Pipeline werden Parameter verwendet, die die Auswahl der zu

berücksichtigenden Sequenzen betreffen. Die optimalen Parameter wurden über Testläufe eines weiten Spektrums der Parameterwerte ermittelt, wie von O'Leary et al. (2018) vorgeschlagen. Die bioinformatischen Analysen erfolgten auf dem Linux-basierten HPC-Rechencluster EVE des Helmholtz-Zentrums für Umweltforschung-UFZ.

Alle Arten wurden diploid genotypisiert, unabhängig von ihrer realen Ploidiestufe. Dies kann bei den polyploiden Arten zu von den realen Verhältnissen leicht abweichenden Allelfrequenzen führen. Wir halten den dadurch verursachten Fehler aber für vertretbar angesichts der dann vorhandenen Vergleichbarkeit der Ergebnisse zwischen den Ploidiestufen und Arten und der für diploide Datensätze vorhandenen analytischen Möglichkeiten.

An die SNP-Detektion und Genotypisierung schlossen sich mehrere Filterschritte an, mit dem Ziel, diejenigen biallelischen SNP-Marker auszuwählen, die in möglichst vielen Individuen genotypisiert wurden, keine fixierte Heterozygotie oder andere Artefakte darstellen, Allelfrequenzen > 5 % aufwiesen, wie z. B. von O'Leary et al. (2018) vorgeschlagen.

Im Ergebnis wurde so für jede Art eine Datei im vcf-Format erzeugt, die für jedes Individuum die diploiden Genotypen der selektierten SNP-Marker enthielt. Die Zahl der SNP-Marker ist artspezifisch und liegt zwischen 1465 (*Lathyrus pratensis*) und 11341 (*Agrostis capillaris*) (Mittelwert 5521, vgl. Tab. 8).

Da sich die genetischen Arbeiten über mehrere Jahre erstreckten und die Proben einer Art nicht alle zum selben Zeitpunkt bearbeitet werden konnten, sondern auf mehrere ddRAD-libraries á 96 Proben aufgeteilt und in unterschiedlichen Sequenzierläufen sequenziert wurden, waren systematische Platten- und Sequenzier-Chargen-Effekte nicht auszuschließen, die sich auf die genetischen Daten auswirkten. Daher wurde für jede Art überprüft, ob es systematische Chargen-Effekte gab. Falls ja wurde eine sogenannte outlier-locus-Analyse mit dem package OUTFLANK durchgeführt, die SNP-Loci identifizierte, die besonders stark zu Chargen-Effekten beitrugen, falls solche vorhanden waren. Diese Loci wurden dann aus dem Datensatz entfernt.

2.6.1 Identifikation von Chloroplasten-Markern

Wir identifizierten SNP-Loci, die aus dem Chloroplasten-Genom stammten. Dazu wurden für die Sequenzen der SNP-Loci (Datei reference.fasta der dDocent pipeline) erstens eine Datenbankrecherche durchgeführt gegen die nt-Datenbank von GenBank, die die öffentlich verfügbaren DNA-Sequenzen umfasst. Von den vom Programm blastn (-db nt \ -task megablast \ -evalue 1.0e-6) gefundenen Treffern wurden diejenigen als Chloroplasten-Marker gewertet, die in der Beschreibung des Locus (*sal titles*) entweder "chloroplast" oder "plastid" enthielten. Zweitens wurde für Arten mit komplett bekannter Plastom-Sequenz eine zweite BLAST-Suche mit einem Schwellenwert evalue 0,001 durchgeführt. Drittens wurde eine Suche in der NCBI RefSeq Datenbank aller Plastidengenome durchgeführt (2023-08-23) mit dem Programm Kraken2 (Wood et al. 2019). Alle SNPs, die in einem dieser drei Ansätze gefunden wurden, galten als Chloroplasten-Marker. Die Zahl der so identifizierten cpDNA-SNPs lag bei den hier untersuchten Arten zwischen 19 und 278 (Mittelwert 91), der Anteil der cpDNA-SNPs an der Gesamtzahl der SNPs betrug zwischen 0,5 % und 5,5 % (Mittelwert 1,8 %, Tab. 8).

In die genetischen Datenanalysen gingen in der Regel alle SNP-Loci ein, ohne Unterscheidung zwischen nDNA und cpDNA. Ausschließlich die cpDNA-SNPs wurden aber für eine spezifische PCA-Analyse des Chloroplastengenoms eingesetzt.

2.7 Ploidie-Analysen

Mehrere der untersuchten Taxa treten in Deutschland in mehreren Ploidiestufen (Cytotypen) auf (Tab. 4). Das *Leucanthemum vulgare*-Aggregat umfasst die beiden auf Artebene unterschiedenen *L. vulgare* s. str. (diploid, 2x) und *L. ircutianum* (tetraploid, 4x). In anderen Arten kommen mehrere Cytotypen ohne taxonomischen Rang oder im Rang einer Unterart vor: *Campanula rotundifolia* (2x, 4x), *Knautia arvensis* (2x: *K. arvensis* subsp. *pannonica*, 4x: *K. arvensis* s. str.), *Pimpinella saxifraga* (2x, 4x), *Euphorbia cyparissias* und *Festuca rubra* (4x, 6x, aber unklar ob es sich bei 6x wirklich um *F. rubra* s. str. handelt). Bei anderen Arten können nah verwandte Taxa Ploidie-Unterschiede aufweisen, z. B. im *Achillea millefolium* agg.: *Achillea pratensis* (4x), *A. millefolium* s. str. (6x) und *A. pannonica* (8x) oder bei *Galium album* (4x) und *Galium mollugo* s. str. (2x).

Arten, die mehrere Cytotypen aufweisen, werden als „gemischt-ploid“ bezeichnet („mixed-ploidy species“, Kolar et al. 2017). Für diese gemischt-ploiden Arten ist es zunächst unklar, ob eine gemeinsame Auswertung biologisch sinnvoll ist oder ob getrennte Auswertungen der Cytotypen durchgeführt werden müssen. Im Kern geht es dabei darum, ob die Cytotypen genetisch stark differenzierte biologische Einheiten sind, also verschiedene Arten nach dem biologischen Artkonzept. Solange keine starke genetische Differenzierung zwischen verschiedenen Cytotypen vorliegt, besteht keine Notwendigkeit, diese getrennt voneinander zu betrachten. Dies kann bei Autopolyploiden möglich sein.

Für einige der gemischt-ploiden Taxa wurden durch Kooperationspartner, die mit den entsprechenden Arten Erfahrung hatten, Analysen des DNA-Gehaltes mittels Durchflusszytometrie (Dolezel & Bartos 2005) durchgeführt, mit denen auf die Ploidie geschlossen werden kann: Kristýna Šemberová (Czech Academy of Sciences): *Campanula rotundifolia* agg.; Filip Kolář (Univ. Prag): *Knautia arvensis* und *Achillea millefolium* agg.; Christoph Oberprieler (Univ. Regensburg): *Leucanthemum vulgare* agg.; und Christina M. Müller (Univ. Giessen): *Pimpinella saxifraga*.

2.8 Datenanalyse

Wenn nicht anders angegeben wurde die Datenanalyse in R durchgeführt (R Core Team 2018). Die in den so erzeugten Grafiken und Tabellen wird statt des Dezimalkommata der **Dezimalpunkt** verwendet. Die wichtigsten Methoden und die Abfolge der Datenanalyse sind in Abb. 11. schematisch dargestellt.

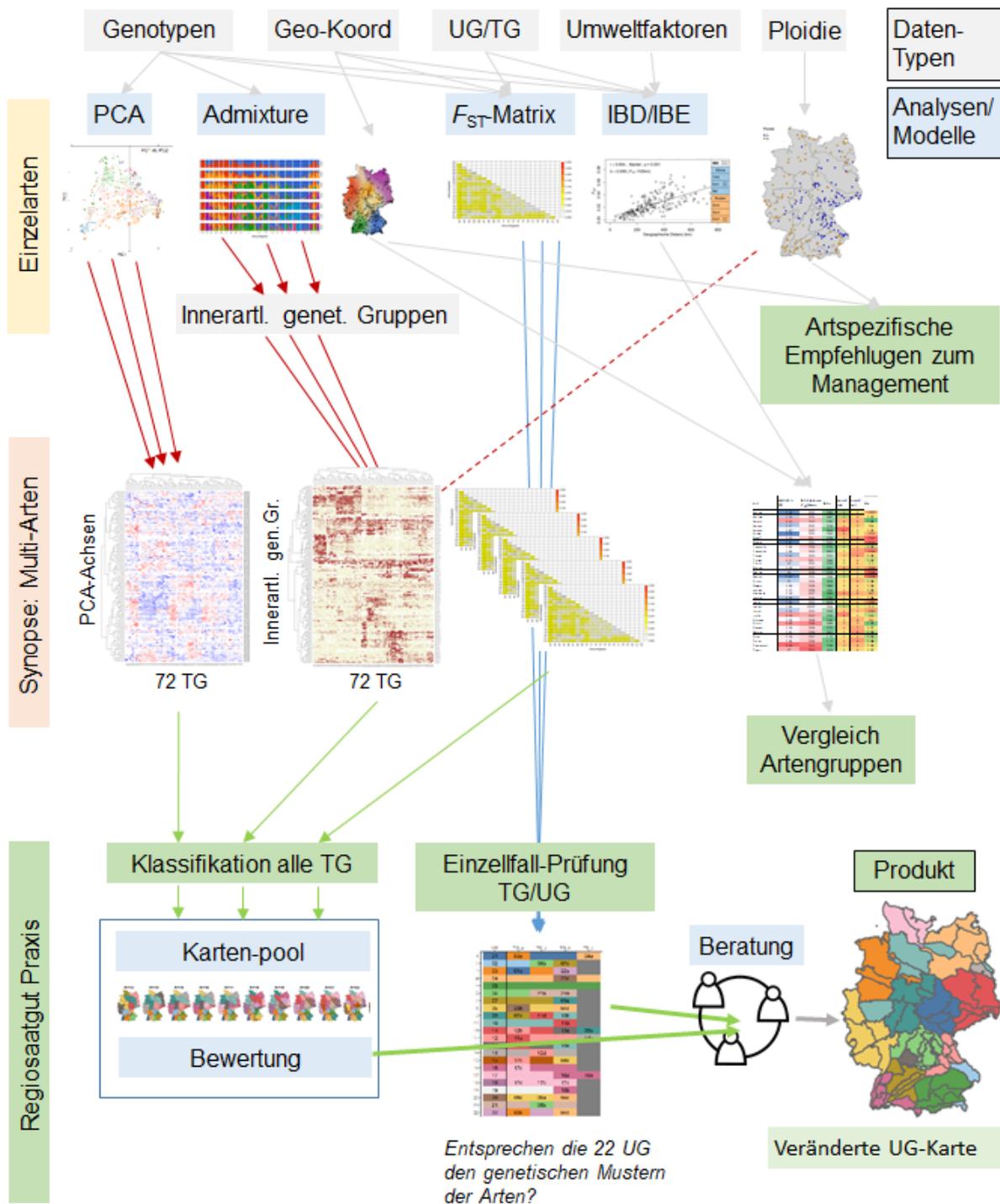


Abb. 11 Übersicht über die wichtigsten populations-genomischen und statistischen Analysen. Siehe Abb. 23 zu Details der Analysen alternativer Ursprungsgebiete.

2.8.1 Grundlagen

Vor der Darstellung der eigentlichen populationsgenetischen Methoden stellen wir hier in aller Kürze zwei grundlegende im weiteren Verlauf häufig angewandte statistische Methoden vor, mit denen die multivariaten Datensätze — mehrere 1.000 SNP-Genotypen von je mehreren 100 Pflanzenindividuen — dargestellt (**Hauptkomponentenanalyse, PCA**) und klassifiziert (**k-Means-Cluster-Analyse**) werden können.

2.8.1.1 Hauptkomponentenanalyse, PCA

Eine Hauptkomponentenanalyse (principle component analysis, PCA) ist ein objektives Verfahren, das die vorherrschenden Muster eines multivariaten Datensatzes — viele Individuen und viele SNP-Marker — grafisch darstellen kann. Die PCA repräsentiert die Variation, die in einem Datensatz enthalten ist, auf Hauptkomponenten (Abb. 12). In unserem Fall stellen die ersten Hauptkomponenten die genetischen Hauptgruppen bzw. genetischen Gradienten dar. Jede Beobachtung (Pflanzenindividuum) ist durch Werte auf den Hauptkomponenten charakterisiert. Eine zweidimensionale Darstellung zeigt die genetischen Ähnlichkeiten der untersuchten Pflanzen. Die PCA kann maximal $N-1$ Hauptkomponenten extrahieren (N = Zahl der untersuchten Individuen), wobei die Komponenten einen absteigenden Anteil der Varianz erklären. Für die genetische Struktur sind häufig schon die Achsen 1-3 hinreichend.

In die PCA gehen ausschließlich die SNP-Genotypen ein. Jedoch kann die Zugehörigkeit der Individuen zu bestimmten Arten/Regionen/Gruppen auf die sich ergebenden Punkte projiziert werden und erlaubt so eine Interpretation. Dabei werden die Gruppen sowohl farblich gekennzeichnet, mit einer Spinne verbunden und im jeweiligen Zentrum benannt. In dieser Darstellung erhalten die Ursprungsgebiete (UG) immer dieselbe Farbe.

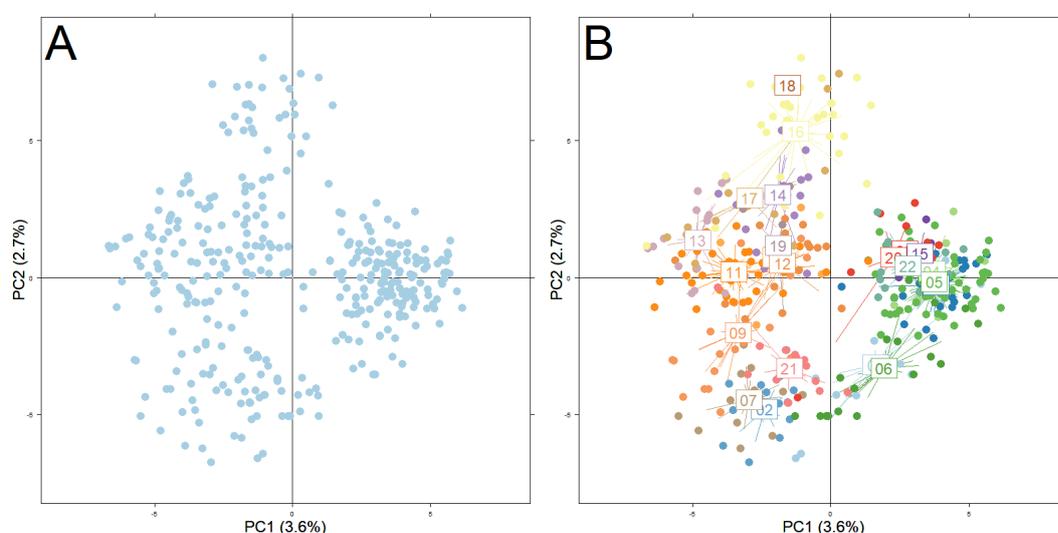


Abb. 12 Hauptkomponenten-Analyse für 355 Individuen von *Agrimonia eupatoria* basierend auf den SNP-Genotypen (10.924 SNPs). **A** Unkommentierte Darstellung der Individuen für PC1 und PC2. **B** Punkte eingefärbt nach Ursprungsgebiet.

2.8.1.2 k-Means-Cluster-Analyse (Clusterzentrenanalyse)

Die k-Means-Clusteranalyse ist ein nicht-hierarisches Klassifikationsverfahren für multivariate Datensätze, die unter Vorgabe einer Zahl an Clustern (k) die individuellen Objekte (hier Pflanzenindividuen) in einer iterativen Prozedur so auf die k Cluster verteilt, dass die Variabilität innerhalb der Cluster minimiert wird und die Variabilität zwischen den Clustern maximiert wird. Das Verfahren ist anfällig für das Problem der lokalen Minima, was wiederholte Analysen empfehlenswert macht. Die k-Means-Analyse benötigt vollständige Datensätze, d. h. sie kann nicht mit fehlenden Datenpunkten umgehen. Die k-Means-Analyse zeigt nicht an, ob die Klassifikation mit einem bestimmten k sinnvoll ist. Es gibt aber Algorithmen, die iterativ nach der optimalen Anzahl von Clustern suchen. Für jedes k wird dann ein statistisches Gütemaß für das Modell errechnet (z. B. AIC, BIC), anhand dessen das optimale k gewählt werden kann.

(Abb. 13). Das optimale k ist z. B. dann erreicht, wenn das Gütekriterium ein Minimum erreicht und für größere k wieder ansteigt (Ellbogen-Methode).

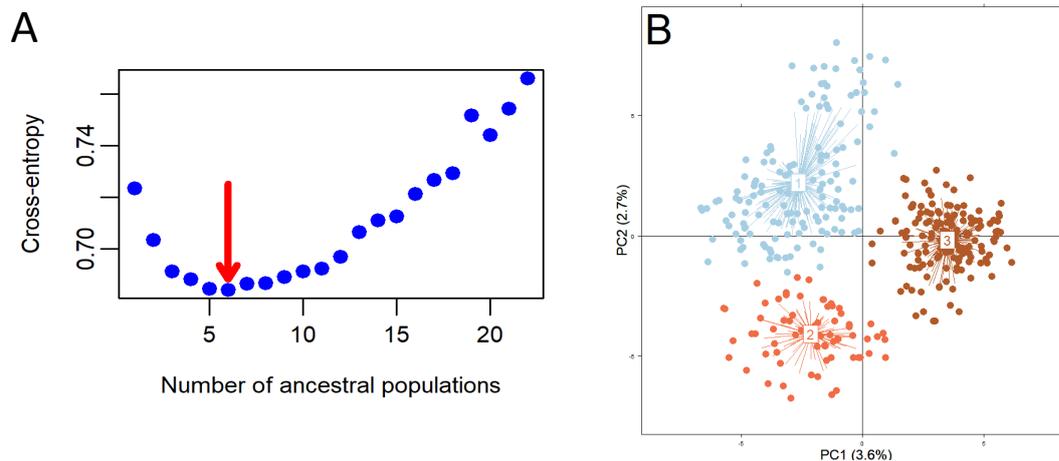


Abb. 13 k-Means-Clusteranalyse des *Agrimonia eupatoria* SNP-Datensatzes nach Reduktion auf PCA-Achsen. **A** Kreuz-Entropie als Funktion von k (1-20) als Hilfsmittel zur Identifikation eines optimalen k . **B** Klassifikation der Individuen durch k-means-Algorithmus für $k = 3$. Vgl. Abb. 12.

2.8.2 Bereinigung der Datensätze und Trennung von Taxa

In einem ersten Schritt wurden für jede Art im Datensatz befindliche falsche Arten entfernt. Diese konnten entweder durch Referenzproben identifiziert werden oder waren als einzelne „Ausreißer“ in der PCA-Grafik erkennbar.

In Abb. 14 sind die Schritte für *Campanula rotundifolia* dargestellt (Teildatensatz 2021): Eine k-Means-Cluster-Analyse identifiziert 3 Cluster. Durch Anfärbung nach Ursprungsgebiet stellt sich k-Means-Cluster 2 als rein alpine Sippe heraus, so dass auf *C. scheuchzeri* geschlossen werden kann. Anfärbung nach Ploidie (Daten von Kristýna Šemberová, Czech Academy of Sciences) zeigen die Trennung von di- und tetraploiden Pflanzen, in den k-Means-Clustern 3 und 1. Nach Abtrennung von *C. scheuchzeri* bleibt die Differenzierung der Ploidiestufen bestehen. Eine gemeinsame Auswertung ist zwar möglich, wäre aber von der großen genetischen Distanz zwischen den Cytotypen dominiert und daher nicht aussagekräftig für die genetischen Differenzierungsmuster innerhalb der Cytotypen. Daher wurden zwei separate Datensätze erzeugt: für diploide und tetraploide *Campanula rotundifolia*.

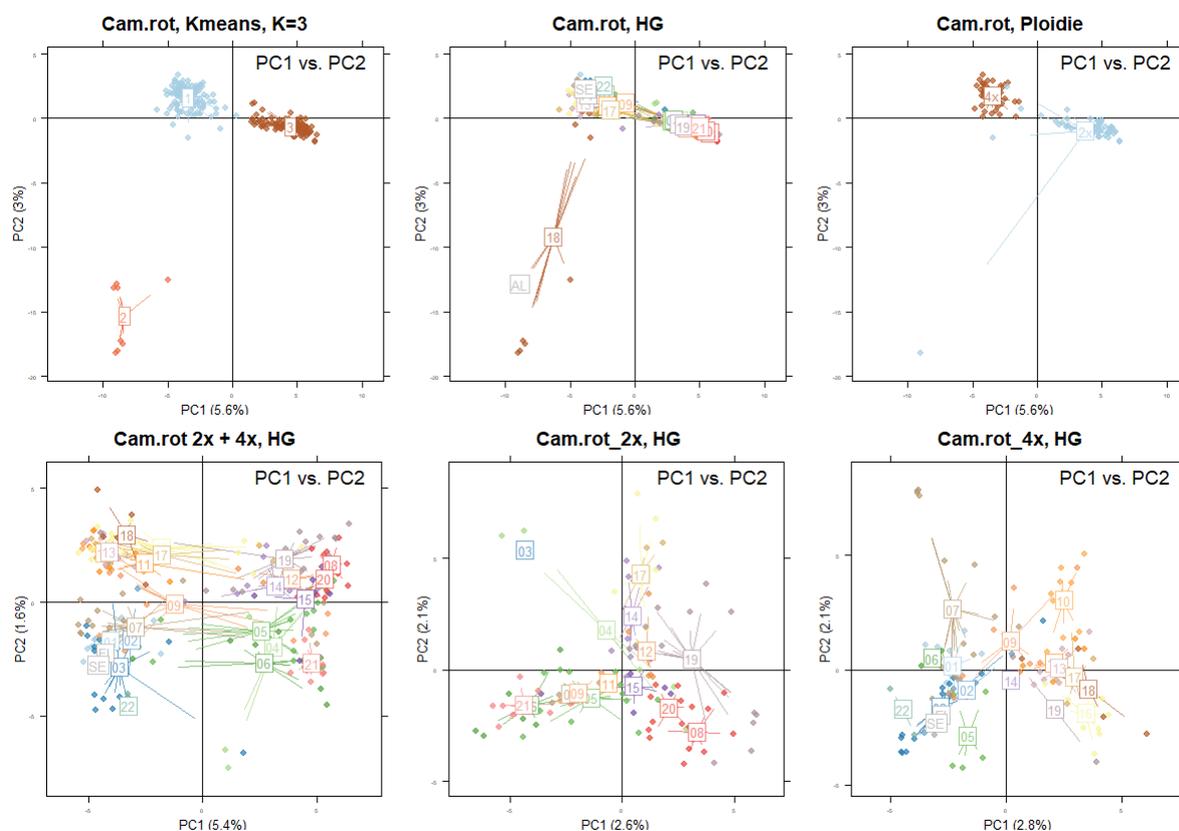


Abb. 14 PCA-Grafiken verschiedener Stufen der initialen Bearbeitung eines Datensatzes am Beispiel von *Campanula rotundifolia*. **OL** Eine k-Means-Cluster-Analyse identifiziert 3 Gruppen. **OM** Anfärbung nach Ursprungsgebiet. **OR** Anfärbung nach Ploidie (Daten von K. Semberova). **UL** Nach Abtrennung von *C. scheuchzeri*. **UM** Diploide *Campanula rotundifolia*. **UR** Tetraploide *Campanula rotundifolia*.

2.8.3 Genetische Populationsstruktur

Die gesamte genetische Vielfalt oder genetische Diversität ist die Existenz verschiedener Allele genetischer Loci und deren Verteilung auf Individuen und auf hierarchisch gegliederte Populationen. Es wird daher unterschieden zwischen der genetischen Diversität innerhalb von Individuen bzw. innerhalb von Populationen (siehe nächstes Kapitel) und der genetischen Differenzierung zwischen Populationen. Die genetische Unterschiedlichkeit oder Differenzierung von Populationen wird als genetische Populationsstruktur bezeichnet.

2.8.3.1 Admixture-Analyse (Schätzung relativer Genpool-Anteile)

Die Populationsstruktur wurde mittels einer "Admixture"-Analyse geschätzt und bewertet (Alexander et al. 2009). Diese Analyse folgt der Annahme, dass es differenzierte, evolutionär entstandene Genpools ('ancestral populations') gibt und jedes rezente Individuum Anteile dieser Genpools besitzt. Das Verfahren ist Modell-basiert, d. h. es werden Individuen durch Vereinigung von Gameten modelliert unter biologisch relevanten Bedingungen (Hardy-Weinberg-Gleichgewicht, linkage equilibrium) und mit durch Allelfrequenzen definierten Genpools. Diese Genpools können als evolutionäre Ursprungspopulationen verstanden werden. Um Missverständnisse mit dem für Regiosaatgut relevanten Begriff „Ursprungsgebiet“ zu vermeiden, verwenden wir hier allerdings den Begriff Ursprungspopulation NICHT im Sinne der Admixture-Analyse und bezeichnen die von Admixture identifizierte Einheiten als Genpool.

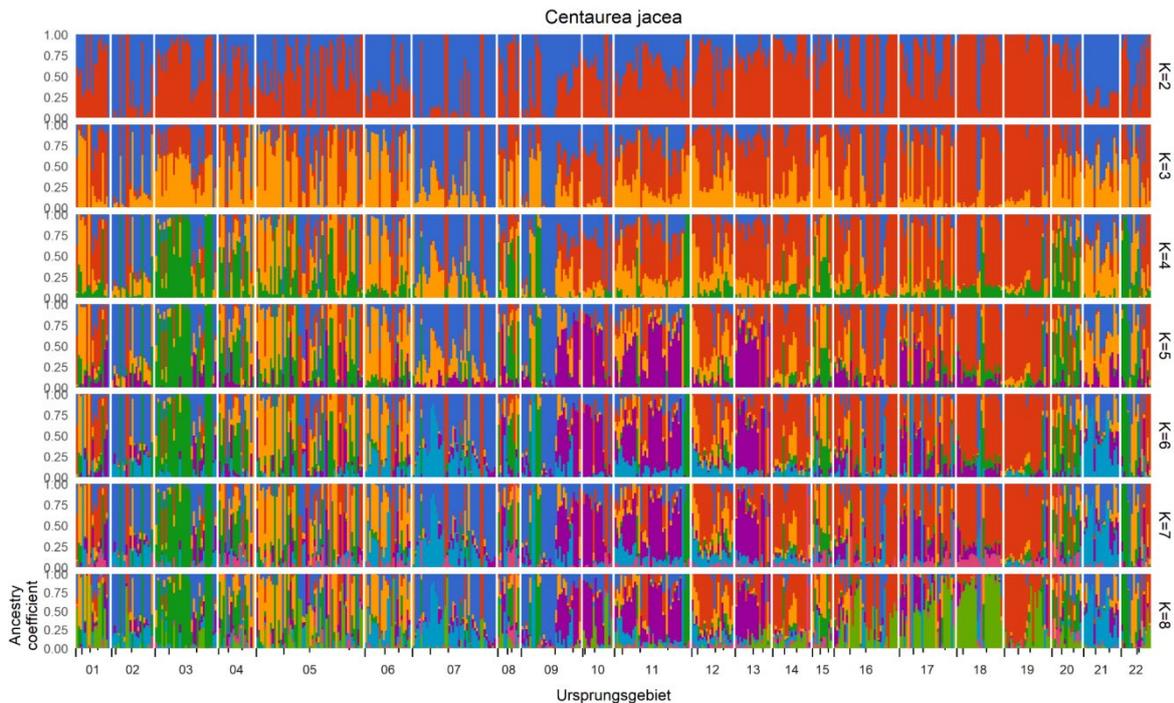


Abb. 15 Balkendiagramm der Abstammungskoeffizienten für $k = 2$ bis $k = 8$ Genpools von 522 *Centaurea jacea*-Individuen als Ergebnis einer Admixture-Analyse. Jedes Individuum ist durch einen schmalen Balken repräsentiert, der die relativen Anteile der verschiedenen Genpools ("Ancestry coefficient") farblich repräsentiert. Individuen sind zu UG gruppiert. Innerhalb der UG sind die Individuen nach den Teilgebieten a, b, c, d (TG) sortiert. Die TG sind durch kleine Achsenticks gekennzeichnet.

In der Admixture-Analyse werden, ohne Berücksichtigung der räumlichen Struktur, d. h. ausschließlich auf Basis der SNP-Daten, für jedes Individuum die relativen Genpool-Anteile (Abstammungskoeffizienten, 'ancestry coefficients') für eine angenommene Anzahl (k) von Genpools (ancestral populations) geschätzt (in Abbildungen verwenden wir synonym auch K). Für jedes k kann dann jedes Individuum durch ein schmales Balkendiagramm dargestellt werden, wobei die Herkunftsanteile der k Genpools farblich abgesetzt werden. Die Individuen sind nach Ursprungsgebiet gruppiert (Abb. 15).

Das Ergebnis für jedes k ist in sich korrekt, allerdings ist nicht jedes k unter statistischen Gesichtspunkten sparsam und unter biologischen Gesichtspunkten plausibel. Basierend auf einem Entropie-Kriterium wird daher der Fit des statistischen Modells zu den beobachteten Daten bewertet (Abb. 16). Das Entropie-Kriterium ("cross entropy") kann dann helfen (Ellenbogen-Methode), die Anzahl der ancestralen Populationen zu wählen, welche die genotypischen Daten am besten beschreibt. Unabhängig vom statistischen Sparsamkeitskriterium kann aber auch ein höheres oder niedrigeres k als biologisch plausibel angesehen werden. Dies ist genau dann der Fall, wenn viele Individuen einen hohen Anteil eines bestimmten Genpools aufweisen und eine räumliche Population bilden. Daher wurde für jede Art eine biologisch plausible Anzahl von k Genpools nach Interpretation der Balkendiagramme festgelegt. Im Falle von *Centaurea jacea* war das K mit der geringsten Kreuz-Entropie $k = 5$, allerdings ergaben sich bis $k = 8$ Gruppen von räumlich kohärenten Individuen (Abb. 15), die als biologische Populationen angesehen werden können.

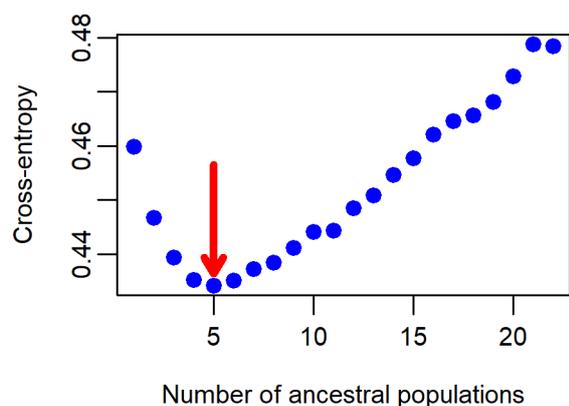


Abb. 16 Analyse der Kreuz-Entropie für Admixture-Analysen mit $k = 1-22$ Genpools von *Centaurea jacea* (Abb. 15). Die Kreuz-Entropie erreicht den niedrigsten Wert bei $k = 5$, das als statistisch beste Lösung anzusehen ist, jedoch nicht zwangsläufig die biologisch relevanteste Lösung darstellt.

Die Admixture-Analyse wurde mit dem Programm ADMIXTURE gerechnet (Alexander et al. 2009). ADMIXTURE liefert ähnliche Ergebnisse wie klassische Admixture-Analysen von STRUCTURE (Pritchard et al. 2000), kann aber große genomische Datensätze effizienter bearbeiten. Ähnliche Ergebnisse werden z. B. durch eine "Nonnegative Matrix Factorization"-Analyse im R-package LEA erzielt (Frichot & Francois 2015).

Für eine Kartendarstellung wurden die Abstammungskoeffizienten aller Individuen für ein bestimmtes k durch Kriging auf das Gesamtgebiet Deutschlands räumlich interpoliert (Abb. 17). Eventuelle tatsächliche Verbreitungslücken einer Art in Deutschland werden in der Darstellung nicht berücksichtigt.

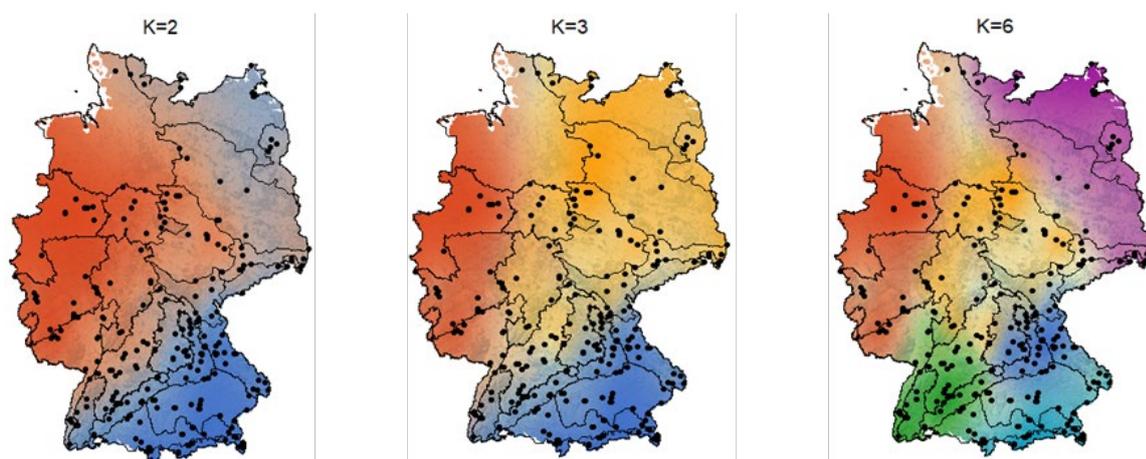


Abb. 17 Kartendarstellung der Admixture-Analyse von *Centaurea jacea* für $k = 2, 3, 6$ (vgl. Abb. 15) mittels räumlicher Interpolation der individuellen Admixture-Koeffizienten.

2.8.3.2 Genetische Differenzierung

Unterscheiden sich Populationen in Bezug auf ihre genetische Vielfalt, in der Regel bezieht sich das auf die Allelfrequenzen genetischer Loci, spricht man von genetischer Differenzierung. Ein basaler Parameter zur Beschreibung der genetischen Struktur ist der F_{ST} -Wert, der die genetische Differenzierung von Populationen quantifiziert. Er ist definiert als die relative Abwei-

chung der Gendiversität der Subpopulationen (H_S) von der Gendiversität der Gesamt-population (H_T): $F_{ST} = (H_T - H_S) / H_T$ (Wright 1949). Der Wert liegt zwischen 0 (komplette Identität der Allelfrequenzen aller Populationen) und 1 (komplette Unterschiedlichkeit aller Allele zwischen allen Populationen). Der paarweise F_{ST} -Wert kann als genetische Distanz zwischen jeweils zwei Populationen betrachtet werden.

Die tatsächlich erreichten F_{ST} -Werte sind stark vom untersuchten genetischen Markertyp abhängig. Für die hier verwendeten SNP-Marker muss generell mit niedrigeren Werten als mit AFLP-Markern gewonnenen gerechnet werden. Die F_{ST} -Werte wurden mit dem R-package StamPP (Pembleton et al. 2013) ermittelt, das die Berechnung nach Weir & Cockerham (1984) durchführt. Die Berechnung von F_{ST} -Werten setzt voraus, dass „Populationen“ definiert sind. In unserem Fall wurden Ursprungsgebiete (UG) oder Teilgebiete (TG) als Populationen verwendet. Paarweise F_{ST} -Werte wurden nur berechnet, wenn in den verglichenen Populationen jeweils Daten von mindestens 3 Proben vorlagen, um Extremwerte zu vermeiden. Der F_{ST} -Wert kann paarweise für zwei Populationen berechnet werden, aber auch über viele Populationen, und beschreibt dann die mittlere relative Unterschiedlichkeit der Gendiversitäten aller Populationen. Abb. 18 zeigt die Matrix der paarweisen F_{ST} -Werte zwischen Ursprungsgebieten für *Centaurea jacea*.

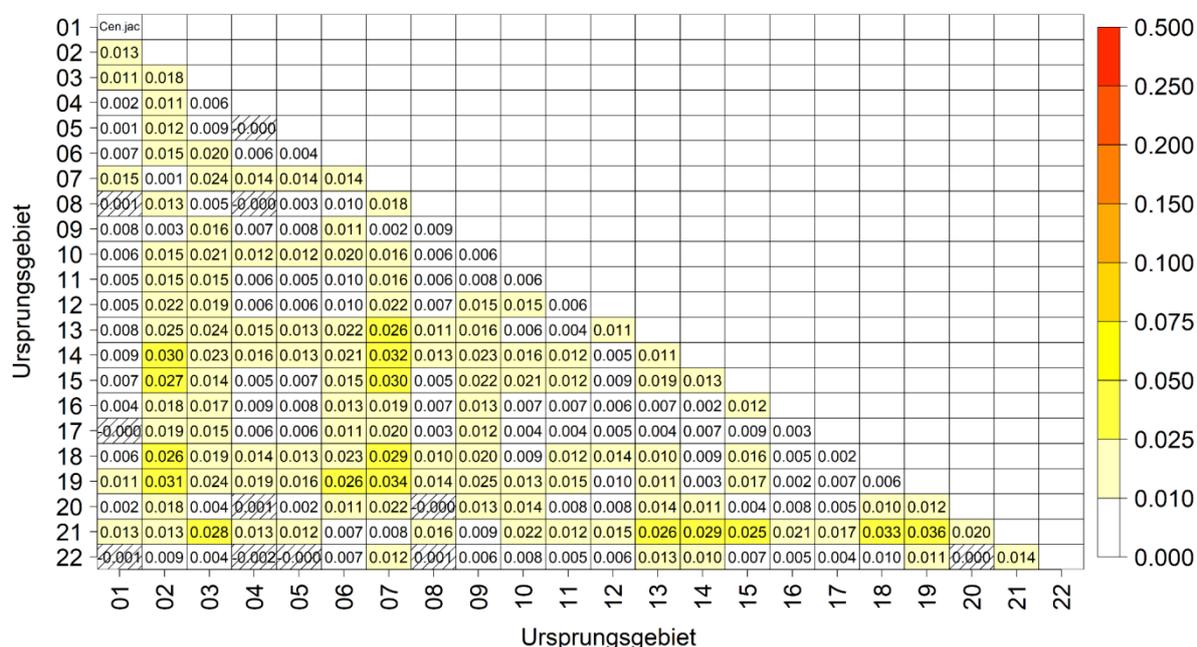


Abb. 18 Matrix der paarweisen F_{ST} -Werte zwischen Ursprungsgebieten für *Centaurea jacea*. Ursprungsgebiete wurden nur berücksichtigt, wenn mindestens 3 Individuen vorhanden waren. Nicht signifikante F_{ST} -Werte sind schraffiert.

2.8.3.3 Analyse der molekularen Variation — AMOVA

Die Analyse der molekularen Variation (AMOVA) quantifiziert den Anteil der genetischen Variation zwischen vordefinierten hierarchischen Einheiten (Individuum, Population, Populationsgruppe, z. B. Ursprungsgebiet). Sie liefert somit einen Summenparameter der genetischen Differenzierung, direkt vergleichbar mit dem F_{ST} -Wert. In unserem Fall wurden die Ursprungsgebiete und Teilgebiete als hierarchische Einheiten verwendet, so dass eine einstufige Analyse einen $\Phi_{UG-total}$ -Wert liefert, der die mittlere Differenzierung aller UG relativ zur Grundgesamtheit beschreibt und in einer zweistufigen Analyse zwei Werte, den $\Phi_{UG-total}$ -Wert und den Φ_{TG} -

F_{ST} -Wert, wobei letzterer die mittlere Differenzierung zwischen TG innerhalb von UG quantifiziert. Die AMOVA-Analyse quantifiziert so auch den prozentualen Anteil der genetischen Variation, der durch die unterschiedlichen hierarchischen Ebenen erklärt wird. TG und UG wurden nur dann berücksichtigt, wenn sie mindestens 3 Individuen umfassten. Die Analyse wurde mit dem R-package poppr (Kamvar et al. 2015) durchgeführt.

2.8.3.4 Isolation durch Distanz (Isolation-by-distance, IBD) und Isolation durch Umwelt (isolation-by-environment, IBE)

Die genetische Struktur räumlich gegliederter Populationen von Organismen kann mit dem Modell von Isolation-by-distance (IBD, Wright 1943) beschrieben werden. Das Modell sagt unter dem Einfluss von Genfluss (Samen- und Pollenaustausch) und genetischer Drift einen positiven Zusammenhang zwischen Populationsdifferenzierung (F_{ST}) und geographischer Entfernung voraus. Verfeinerungen des Modells lieferten z. B. Rousset (1997: logarithmische Entfernung) und Hutchison & Templeton (1999: Streuung). Die IBD-Beziehung wurde getestet mit einer Korrelation zwischen paarweisen F_{ST} -Werten und geographischer Distanz und einem Mantel-Test. Wir quantifizierten die IBD-Beziehung durch die Steigung der Kurve und berechneten die Änderung des F_{ST} -Wertes pro 100 km (Abb. 19). Dieser Wert ist einerseits anschaulich und kann andererseits direkt zwischen den Arten verglichen werden.

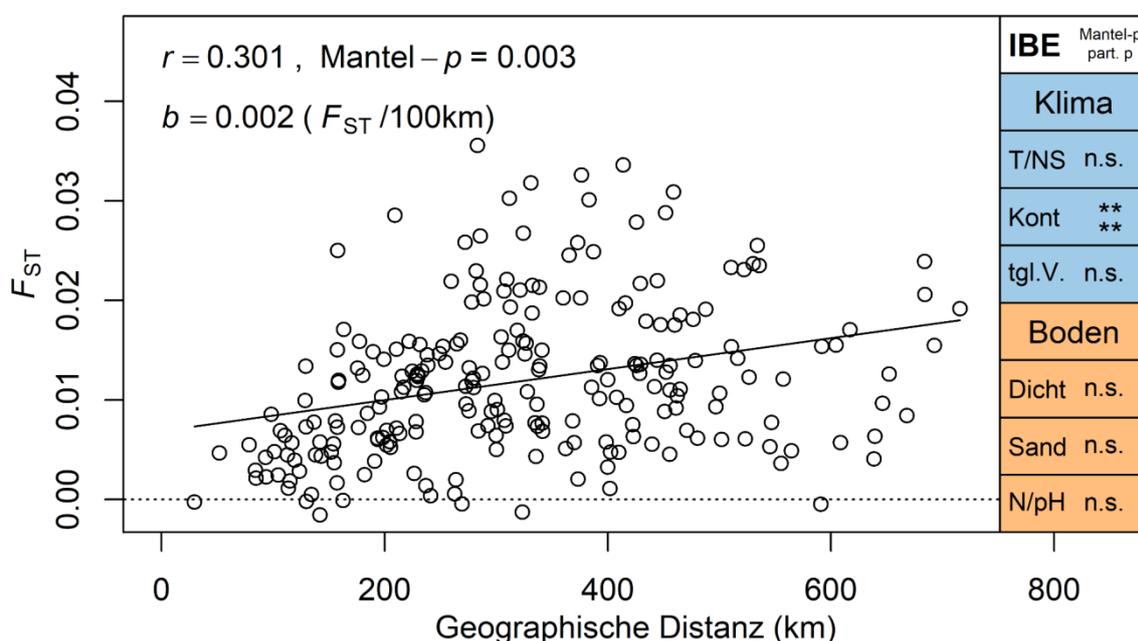


Abb. 19 Abhängigkeit der paarweisen genetischen Differenzierung (F_{ST}) zwischen Ursprungsgebieten von der geographischen Distanz (isolation-by-distance, IBD) am Beispiel von *Centaurea jacea*. Jeder Punkt stellt den Vergleich zweier Ursprungsgebiete dar. Zusätzlich ist angegeben der Korrelationskoeffizient r und die Irrtumswahrscheinlichkeit p für einen signifikanten Zusammenhang nach Mantel-Test. Darunter ist die Steigung in F_{ST} pro 100 km angegeben. Am rechten Rand der Grafik ist die Signifikanz der Beziehung zwischen F_{ST} -Wert und Umwelt-Distanzen angegeben (isolation-by-environment, IBE). Es wurden drei Klima- und drei Boden-Variablen untersucht (vgl. Tab. 5): Temperatur u. Niederschlag, Kontinentalität, tägliche Schwankungen und Bodendichte, Sandanteil und pH/Nährstoffgehalt. Für jede Variable ist oben der p -Wert der Korrelation mit dem F_{ST} -Wert angegeben und unten der p -Wert einer partiellen Korrelation, die auf die geographische Distanz korrigiert. $.$ $< 0,1$ (marginal signifikant), $*$ $< 0,05$ (signifikant), $**$ $< 0,01$ (sehr signifikant), $***$ $< 0,001$ (hoch signifikant).

Isolation durch Umwelt (isolation-by-environment, IBE) liegt vor, wenn die genetische Differenzierung von Populationen mit der Unterschiedlichkeit der Umweltbedingungen korreliert, unabhängig von der geographischen Distanz (Wang & Bradburd 2014). Das IBE-Muster kann z. B. entstehen durch Anpassung an unterschiedliche Standortbedingungen, die mit einer Verschiebung des Blühzeitpunktes, und damit zur reproduktiven Isolation beitragen, oder mit verändertem Ausbreitungsvermögen einhergehen. Wichtige Prozesse, die zu IBE führen können, sind Selektion gegen Immigranten, sexuelle Selektion gegen Immigranten, reduzierte Fitness von Hybriden und veränderter Samen- und Pollentransport. Da sich die Umweltfaktoren häufig mit zunehmender geographischer Distanz verändern, ist die Unterscheidung von IBD und IBE schwierig, wenn geographische und Umweltdistanz kovariieren.

Um den Einfluss von Klima- und Boden-Unterschieden auf die genetische Differenzierung zu testen, korrelieren wir die Umweltdistanzen mit dem F_{ST} -Wert und testen mit einem Mantel-Test. Dann führen wir einen partiellen Mantel-Test durch, der zunächst auf den Einfluss von geographischer Distanz korrigiert und die partielle Korrelation von Klima bzw. Boden testet (Abb. 19). Umweltfaktoren sind wiederum untereinander korreliert und nicht unabhängig von der geographischen Entfernung. Um die jeweils eigenständigen, d. h. statistisch unabhängigen, Anteile von geographischer Distanz, Klima-Distanz und Boden-Distanz auf die genetische Differenzierung zu ermitteln, wurde eine Redundanzanalyse durchgeführt.

2.8.3.5 Räumliche genetische Autokorrelation

In der Literatur wurde vorgeschlagen, die Größe der genetischen Nachbarschaft bei der Definition von genetischen Schutzzonen zu verwenden (Diniz-Filho & Telles 2002): *“In fact all samples situated at a geographic distance lower than the intercept [of spatial correlograms], ... could be considered a single genetic unit for conservation or management”*. Daher haben wir auch die räumliche genetische Autokorrelation analysiert. Ähnlich zu klassischen IBD-Mustern auf Populationsebene kann die räumlich-genetische Struktur auf Individuenebene durch die Beziehung zwischen der paarweisen genetischen Ähnlichkeit und räumlicher Distanz zwischen den Individuen dargestellt werden (Abb. 20, räumliche genetische Autokorrelation, spatial genetic structure, SGS). Als Maß der genetischen Ähnlichkeit können verschiedene Parameter verwendet werden, z. B. Morans I, oder Verwandtschaftskoeffizienten (hier ‘coancestry coefficients’ sensu Weir & Gaudet 2017; wir verwenden hier den „beta“-Koeffizienten). Diese Verwandtschaftskoeffizienten sind keine absoluten Werte, sondern sind für den jeweiligen Datensatz auf den Mittelwert 0 skaliert. Der Wert 0 zeigt somit den durchschnittlichen Verwandtschaftsgrad aller untersuchten Individuen an. Liegt eine genetische IBD-Struktur vor, so ist der Verwandtschaftsgrad bei kleinen geographischen Distanzen erhöht, nimmt mit der geographischen Entfernung ab und erreicht oder unterschreitet den Nullpunkt. Dieser Schnittpunkt kann als Radius der genetischen Nachbarschaft oder einfach „genetische Nachbarschaft“ betrachtet werden: bis zu dieser Entfernung sind Individuen überdurchschnittlich eng miteinander verwandt. Wir haben die genetische Nachbarschaft als x-Achsenabschnitt einer Regression zwischen den individuellen Verwandtschaftskoeffizienten und logarithmierten paarweisen Distanzen ermittelt (roter Punkt in Abb. 20). Im konkreten Fall am Beispiel von *Ranunculus acris* und 150 aus ganz Deutschland stammenden Proben beträgt dieser Wert 262 km, so dass, verallgemeinert für ganz Deutschland, für jeden Punkt bis zu einer Entfernung von 262 km relativ ähnliche Individuen anzutreffen sind.

Allerdings ist die so ermittelte genetische Nachbarschaft kein absolutes Maß, sondern ist abhängig vom Beprobungsschema. Dass der Wert stark von der Beschaffenheit des Datensatzes abhängt, zeigt die Analyse von *Ranunculus acris*, bei dem die genetische Nachbarschaft

262 km beträgt, wenn ganz Deutschland betrachtet wird, aber nur 131 km, wenn nur SO-Deutschland betrachtet wird (Abb. 20).

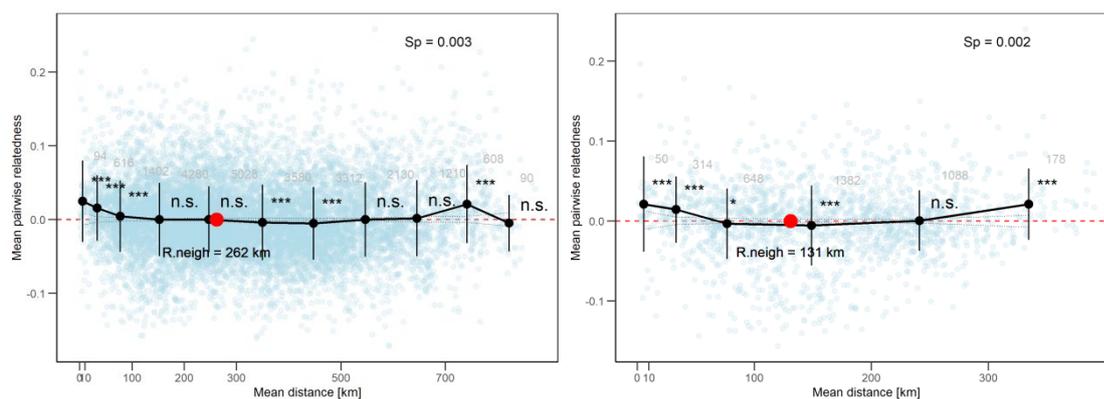


Abb. 20 Räumliche genetische Autokorrelation von *Ranunculus acris*. Aufgetragen sind hier die **individuellen** paarweisen Verwandtschaftskoeffizienten (beta-Koeffizient) gegen die paarweisen geographischen Distanzen. Die schwarzen Punkte sind Mittelwerte (+SD) in vordefinierten Entfernungsklassen mit deren Signifikanz. Der rote Punkt markiert den Schnittpunkt mit der Null-Linie einer Regression mit der logarithmierten Distanz = Radius der genetischen Nachbarschaft (Reichweite der räumlichen Autokorrelation, "x-intercept"). **Links** Analyse basierend auf 150 Proben aus ganz Deutschland, **Rechts** Analyse basierend auf 61 Proben aus SO-Deutschland (UG 12, 14-19).

Untersucht man den Zusammenhang zwischen der genetischen Nachbarschaft und der Größe des untersuchten Gebietes systematisch durch zufällige Ziehung unterschiedlich großer kohärenter Teilareale aus Deutschland, so zeigt sich, dass die genetische Nachbarschaft bei jeder Art stark variieren kann und fast ausschließlich von der Größe des untersuchten Areal abhängt (Abb. 21): 98 % der Varianz der genetischen Nachbarschaft wird ausschließlich durch die Größe des beprobten Areal bestimmt. Die genetische Nachbarschaft beträgt gemittelt über alle Arten 79,2 % des mittleren geographischen Abstandes zwischen den untersuchten Proben.

Daraus muss gefolgert werden, dass die aus den räumlichen Autokorrelations-Mustern als x-Achsenabschnitt ermittelten genetischen Nachbarschaften nicht geeignet sind, die Größe von genetischen Einheiten oder Schutzzonen zu ermitteln. Wir verzichten daher auf eine entsprechende Analyse.

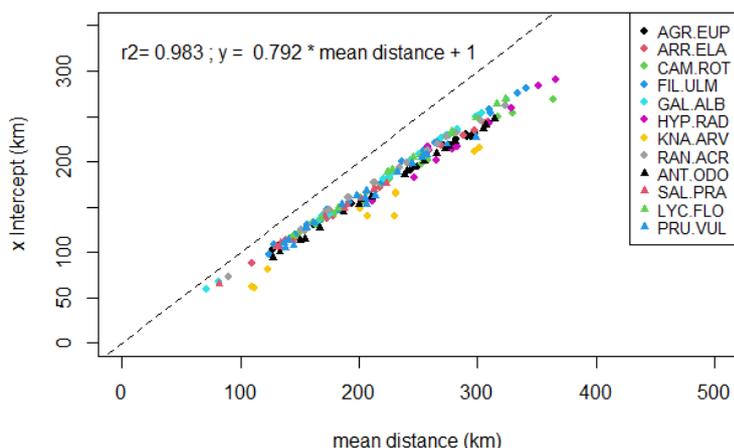


Abb. 21 Radius der genetischen Nachbarschaft (“x-intercept”) als Funktion der mittleren geographischen Distanz der untersuchten Individuen. Bei jeder Art wurden unterschiedlich große Teildatensätze benachbarter Pflanzen zufällig gezogen und die genetische Nachbarschaft aus der räumlichen genetischen Autokorrelation ermittelt (siehe Abb. 20). Für alle Arten gilt, dass die so ermittelte genetische Nachbarschaft sehr stark variieren kann und fast ausschließlich von der Größe des untersuchten Areals abhängt.

2.8.4 Genetische Diversität

Da klassische populationsbasierte Deskriptoren für genetische Diversität (z. B. erwartete Heterozygotie) aufgrund des Beprobungsdesigns (oft nur ein Individuum pro Standort/Population) für die erhobenen Daten wenig aussagekräftig sind, wählen wir hier einen individuenbasierten Ansatz. Wir berechnen als **individuelle genetische Diversität** eine standardisierte Multilokus-Heterozygotie (**sMLH**) per Individuum, definiert als die Anzahl der heterozygoten Loci geteilt durch die Summe der durchschnittlichen Heterozygotie in der Gesamtpopulation, über das Subset an erfolgreich genotypisierten Loci im jeweiligen Individuum. Individuen mit einem $sMLH > 1$ sind daher mehr heterozygot, als der Schnitt über den Gesamtdatensatz. Dieser Wert korreliert in hohem Maße mit der eher gebräuchlichen beobachteten Heterozygotie (H_o), ermöglicht aber den Vergleich zwischen Individuen, die einen gewissen Anteil fehlender Information aufweisen, wie es für die hier erhobenen SNP-Datensätze typisch ist.

Für jede Art versuchen wir den relativen Einfluss der Standortfaktoren geogr. Länge und Breite sowie von jeweils drei Klima- und Bodenvariablen (vgl. Tab. 5) auf die individuelle sMLH durch lineare gemischte Modelle zu erklären. Um mögliche nicht-lineare Beziehungen zu erfassen, wurden zudem alle quadratischen Terme als Erklärvariablen hinzugefügt. Da teilweise für mehrere Individuen eines Sammelortes Daten vorhanden sind, wurde der Sammelort als ‚random effect‘ hinzugefügt, um Pseudoreplikation zu vermeiden. Die relative Bedeutung der oben genannten möglichen Einflussgrößen wurde basierend auf einem Multimodell-Ansatz ermittelt, implementiert in ‚MuMIn‘ für R. Die relative Bedeutung jeder Einflussgröße wurde dabei quantifiziert als die Summe aller Akaike-Gewichte über alle Modelle. Dabei wurden nur Modelle mit maximal drei Einflussgrößen einbezogen.

Variation in der individuellen genetischen Diversität (sMLH) innerhalb eines Taxons kann auch durch Ploidieunterschiede entstehen. Polyploide Individuen weisen erwartungsgemäß bei gleicher Allelelfrequenz eine im Vergleich zu diploiden Individuen höhere Heterozygotie auf. Werden polyploide Daten nun diploid genotypisiert, führt dies zwar einerseits zu einer Unterschätzung der wahren Heterozygotie, andererseits, durch die im Genotypisierungsalgorithmus enthaltene notwendige Unschärfe, zu immer noch höherer mittleren Heterozygotie als im

Vergleich zu diploiden Daten. Diese Unterschiede können bei entsprechender Häufigkeitsverteilung der Cytotypen (Abb. 22 A) im Häufigkeitsdiagramm der sMLH-Werte deutlich werden. Diese relativen Unterschiede sollten zwischen höheren Ploidiestufen (z. B. 4x vs. 6x) geringer ausfallen als zwischen diploiden und polyploiden Individuen (Abb. 22 B). Somit sind bimodale Verteilungen die sMLH-Werte (Abb. 22 A) auch ein Indiz für Ploidievariation.

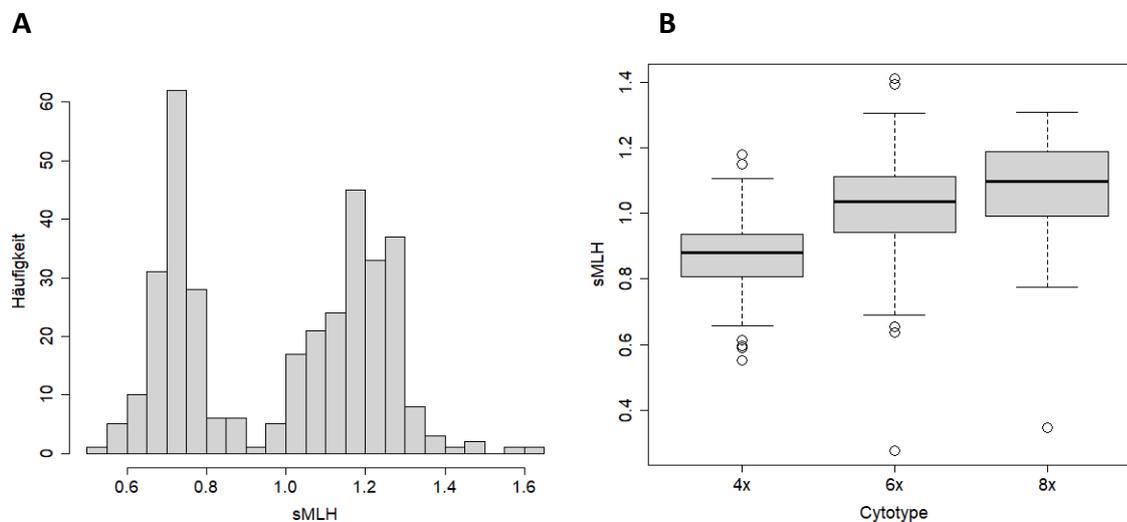


Abb. 22 **A** Zweigipflige Verteilung der individuellen genetischen Diversitätswerte für *Campanula rotundifolia*. Diploide und tetraploide Individuen unterscheiden sich deutlich in ihren sMLH-Werten. **B** Unterschiede in sMHL-Werten in Bezug zum Cytotyp bei *Achillea millefolium agg.* Cytotyp-Gruppen basieren auf genetischen Gruppen und entsprechenden Referenzproben.

2.9 Alternative Ursprungsgebietseinteilungen

2.9.1 Problemlage und Ziel

Das geltende Regiosaatgut-System ist ein generalisiertes, für alle Pflanzenarten gültiges System von 22 Ursprungsregionen (Prasse et al. 2010). Es geht implizit davon aus, dass verschiedene Arten in ähnlicher Weise an ihre Umwelt angepasst sind, d. h. räumlich genetisch strukturiert sind. Alternative Ursprungsregionen auf Basis von genetisch-geographischen Mustern müssen daher ebenfalls aus einer Synthese der artspezifischen Muster erzeugt werden, die über die Arten hinweg ähnliche Strukturen identifizieren. Es gibt kein etabliertes Verfahren für eine solche Aufgabe.

Das Ziel ist es, auf Basis der genetischen Daten aller Arten mit Hilfe objektiver Algorithmen alternative Ursprungsgebietssysteme (UG-Karten) zu erzeugen, die die genetische Vielfalt mindestens so gut oder besser repräsentieren als die gegenwärtige Einteilung.

Einige der wesentlichen zu lösenden Probleme dabei waren: die Erzeugung eines multi-Arten Datensatzes, die Wahl der einzubeziehenden Arten, die „Fehlende-Daten-Problematik“ auf der Ebene der Genotypen (ca. 10 % fehlende Genotypen im ddRAD-Verfahren) und auf der Ebene der Artverbreitung (nicht alle Arten kommen in allen UG vor), die unterschiedlich starke Struktur zwischen den Arten und deren Gewichtung, die insgesamt eher graduelle Differenzierung der Datensätze (keine stark getrennten genetischen Cluster, sondern fließende Übergänge), die Wahl des Klassifikationsverfahrens, die Unfähigkeit von Klassifikationsverfahren, eine „wahre“ Lösung zu identifizieren, die Entwicklung eines Bewertungskriteriums für be-

stimmte Klassifikationslösungen, d. h. für eine bestimmte UG-Karte und schließlich die Notwendigkeit, der naturwissenschaftlichen Herangehensweise eine Diskussion mit Praktikern und Interessenvertretern anzuschließen. Abb. 23 zeigt unsere Herangehensweise.

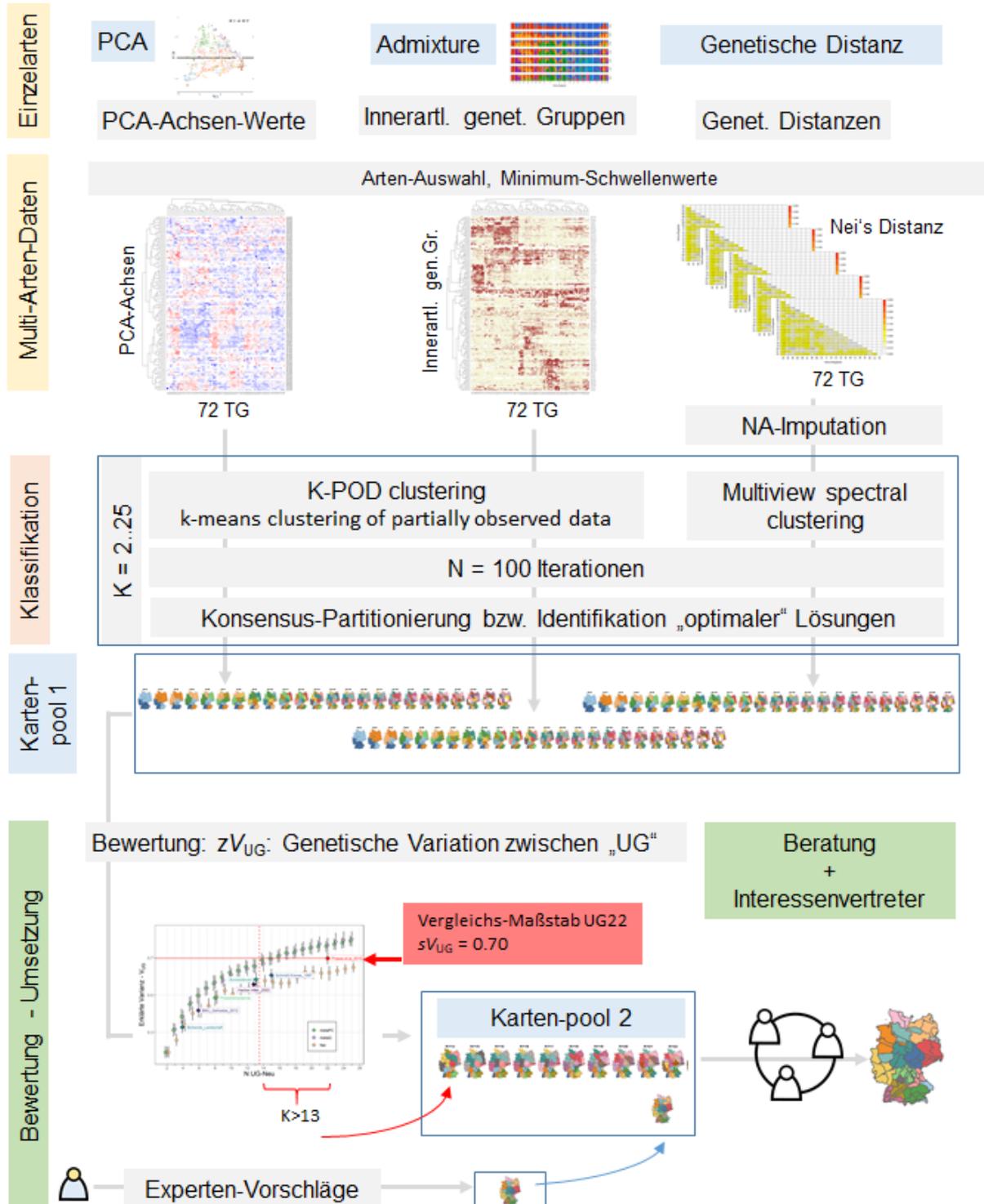


Abb. 23 Methodenüberblick zur Erzeugung alternativer Ursprungsgebietseinteilungen.

2.9.2 Multi-Arten-Daten: Datenbasis

2.9.2.1 Teilgebiete (TG) als kleinste räumliche Einheit

Um die Aufgabe handhabbar zu machen, wurden die Teilgebiete (TG) als kleinste räumliche Einheit betrachtet. Sie haben ihre Berechtigung einerseits als Teile der UG und sind wiederum aus Naturräumen aufgebaut, also naturräumlich in sich relativ homogen und untereinander relativ verschieden. Veränderungen am Zuschnitt der TG sind prinzipiell möglich, würden aber eine komplette Überarbeitung des Datensatzes (Kapitel 5) nach sich ziehen. Die Bildung alternativer UG-Systeme erfolgt also durch Aggregation von TG.

2.9.2.2 Genetische Daten: PCA, Admixture-Q, Nei's Distanz

Die genetischen Daten sind zunächst individuelle Genotypen von artspezifischen SNP-Loci in artspezifischer Zahl. Diese müssen nun auf TG-Ebene über viele Pflanzenindividuen hinweg aggregiert werden. Diese Aggregationen (Individuum \rightarrow TG, artspezifische SNP-Loci \rightarrow Art-unabhängige genetische Einheit) ist nicht trivial und kann auf verschiedene Weise erfolgen. Wir verfolgen drei parallele Wege: 1. PCA-Achsenwerte („metaPCA“), 2. Q-Matrix der Admixture-Cluster („metaQ“), 3. Nei's genetische Distanzen. Von diesen drei Datentypen ist PCA die objektivste, da keine weiteren Annahmen eingingen; die Q-Matrix beruht auf der Admixture-Klassifikation nach der mehr oder weniger subjektiven Wahl eines $K_{opt.}$; im Datensatz der Nei's genetischen Distanzen wurden Datenlücken durch Imputation geschlossen.

metaPCA: PCA-Achsenwerte: Für jede Art wurden die ersten vier PCA-Achsen verwendet und es wurde für jedes TG der Mittelwert der PCA-Achsenwerte aus allen Individuen des TG gebildet (Abb. 24). TG, die nicht die Mindestanzahl von 3 Individuen enthielten, wurden nicht in die Datenmatrix aufgenommen (und haben damit später für die jeweilige Art fehlende Daten). Die artspezifischen Datenmatrizen von 72 TG x 4 PCA-Achsen wurden über die Arten zu einer gemeinsamen Tabelle von 72 TG x 132 (Artenset Min) PCA-Achsen zusammengefügt. Innerhalb der Arten wurden die Achsenwerte mit den jeweiligen Eigenwerten gewichtet und so skaliert, dass alle Arten gleich gewichtet wurden.

metaQ, Admixture Q-matrix (Abb. 25): Das Resultat der Admixture-Analyse ist die sog. „Q-Matrix“, die für jedes Individuum und die unterschiedenen Genpools oder innerartliche genetische Gruppen beim optimalen k den jeweiligen Abstammungskoeffizienten angibt (Abb. 15). Diese Q-Matrix wurde auf TG-Ebene über die Individuen gemittelt. Jede Art geht somit mit so vielen Variablen k in die Analyse ein, wie Genpools unterschieden werden. Insgesamt kam so eine Matrix von 72 TG x 158 innerartlichen Gruppen zustande. TG wurden nur dann für die Analyse verwendet, wenn mindestens 3 Individuen vorhanden waren. In dieser TG-Q-Matrix wurden Werte von $< 0,03$ auf 0 gesetzt, um das Signal-Rausch-Verhältnis zu erhöhen. Auch diese Matrix hat fehlende Daten für Art x TG-Kombinationen, in denen Arten nicht vorkommen oder nicht ausreichend untersucht wurden.

Nei's genetische Distanzen: Für jede Art wurde für alle paarweisen TG-Vergleiche eine Distanzmatrix (Nei's genetische Distanz) aufgespannt. Da nicht alle Arten in allen TG vorkommen, gibt es für die artspezifische Distanzmatrix der Größe 72 x 72 oftmals fehlende Daten. Das für diese Datenstruktur genutzte Clusterverfahren benötigt allerdings vollständige Daten. Daher wurden die fehlenden Matrixeinträge durch ein multivariates Verfahren imputiert. Grundlage dafür sind artspezifische Bayesische Lineare Regressionsmodelle, wobei die Daten der Art durch diejenigen Daten anderer Arten modelliert werden, die mit der in Frage stehenden Art korrelieren (min. Pearson $r > 0.3$).

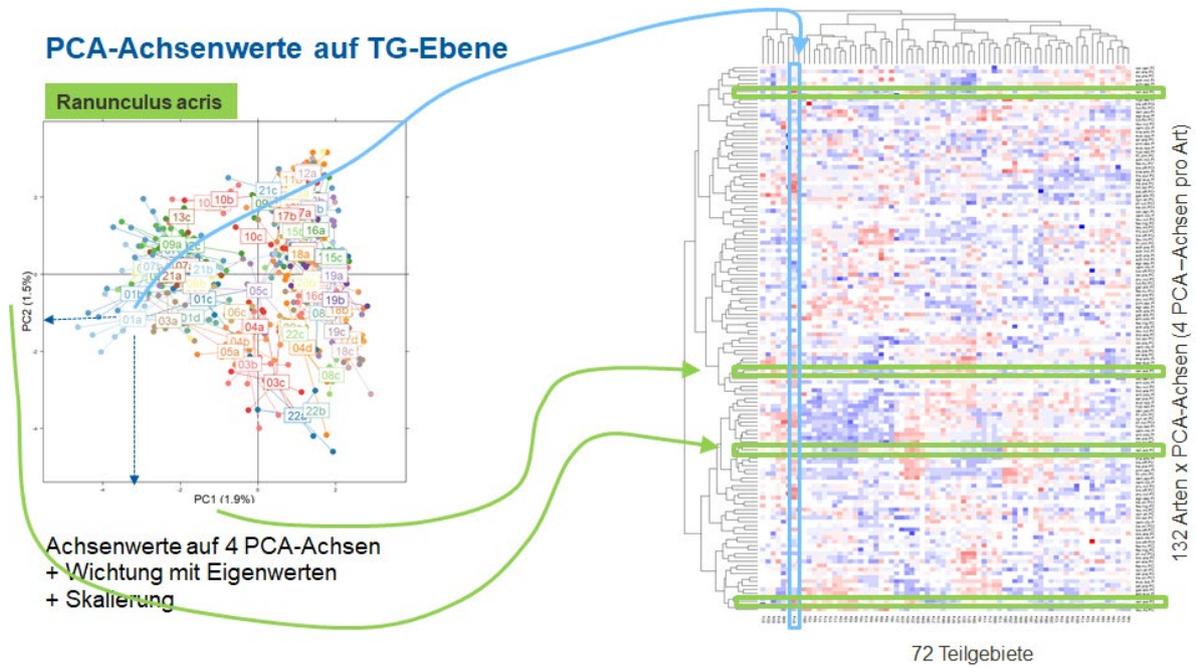


Abb. 24 Schematische Darstellung der Erzeugung der metaPCA-Datenmatrix aus den Mittelwerten der PCA-Achsenwerte aller TG.

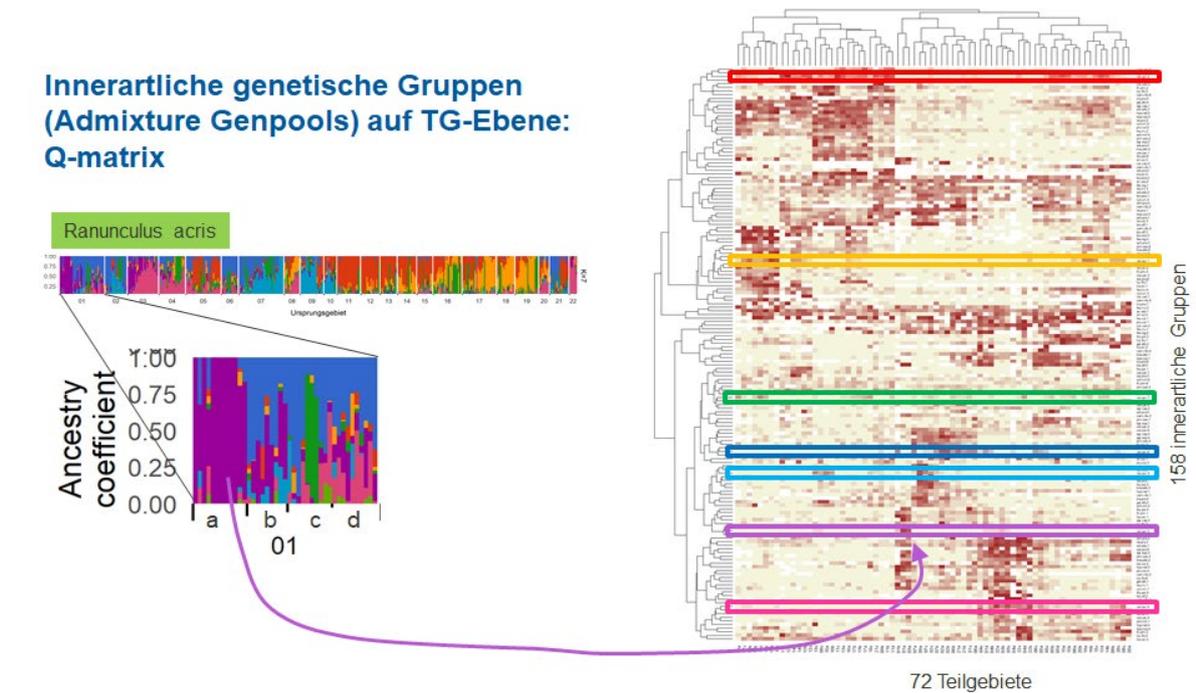


Abb. 25 Schematische Darstellung der Erzeugung der metaQ-Datenmatrix aus den Mittelwerten der Abstammungskoeffizienten aller TG.

2.9.2.3 Berücksichtigte Arten

Die gerade genannten Daten- bzw. Distanz-Matrizen wurden für zwei verschiedene Arten Sets definiert (Tab. 8): **Artenset Min**: 33 Taxa (Aggregate nicht berücksichtigt, 2 Ploidiestufen bei *Campanula rotundifolia*); **Artenset Max**: 36 Taxa, wie in **Min** und zusätzlich die Aggregat-Ebe-

nen ($K = 2$) bei *Achillea millefolium* agg. (*A. millefolium* vs. *A. pratensis*), *Campanula rotundifolia* (2x vs. 4x) und *Leucanthemum vulgare* agg. (*L. vulgare* vs. *L. ircutianum*). Das Artenset Max ist das umfassendere, das auch die taxonomische und kryptische Diversität abbildet, die wegen schwieriger Artenansprache in der Praxis zu Verwechslungen führen kann, bzw. unberücksichtigt bleibt.

Somit liegen insgesamt sechs Datensätze vor: PCA, Q-Matrix, Neis-Distanz, jeweils für Artenset Min und Artenset Max, die die genetische Struktur aller Arten in allen TG beschreiben. Von diesen ist die Kombination Artenset Max und PCA die umfassendere mit der objektivsten Datenrepräsentation.

2.9.3 Klassifikation: Clusterverfahren

Da die Datensätze aus PCA und Q-Matrix fehlende Daten aufwiesen, wurde für diese beiden Datensätze ein k-Means Verfahren angewandt, das fehlende Daten toleriert: *kpod*, *k-means clustering of partially observed data*. Der aus vielen Distanz-Matrizen bestehende Datensatz der genetischen Distanzen wurde mittels *multiview spectral clustering* klassifiziert (R-package *multiview*). Für jeden der sechs Datensätze wurden für alle Werte von $k = 2-25$ jeweils 100 Klassifikationslösungen errechnet. Aus diesen wurde für jedes k einerseits mittels Konsensus-Partitionierung (R-package *FreeSort*) und basierend auf dem Rand-Index (der die Ähnlichkeit von Partitionierungen beschreibt) eine **Konsenslösung** identifiziert. Die Konsenslösung ist dabei der beste Kompromiss aller betrachteten Möglichkeiten, und ist meist mit keiner der 100 Einzellösungen identisch, sondern ein echter Kompromiss. Andererseits haben wir unter den 100 Einzellösungen die **optimale Lösung** identifiziert, die entweder den größten Varianzanteil zwischen den UG, oder die geringste Nei's Distanz aufwies (siehe unten: Bewertungskriterien).

2.9.4 Bewertungskriterium für Gebietseinteilungen

Mögliche neue Zuschnitte von Ursprungsgebieten müssen bewertet werden, um alternative Klassifikationslösungen vergleichen zu können. Insbesondere aber musste eine Möglichkeit geschaffen werden, die Qualität des aktuell geltenden Zuschnittes der Ursprungsgebiete (UG22) zu quantifizieren und so einen direkten Vergleich mit alternativen Vorschlägen zu erlauben.

2.9.4.1 Bewertungskriterium genetische Varianz zwischen UG

Die populationsgenetische Struktur, d. h. die Stärke der genetischen Differenzierung mehrerer Subpopulationen, wird für eine einzelne Art z. B. durch den globalen F_{ST} -Wert quantifiziert oder durch den Anteil der genetischen Varianz, den diese Populationsstruktur erklärt. Mit der AMOVA quantifizieren wir die genetische Struktur jeder Art in einer einzigen Maßzahl, wobei die Individuen in die 22 UG gruppiert waren. Entspricht aber die wahre genetische Struktur nicht den geographischen Grenzen der 22 UG, so ist der durch die AMOVA berechnete Wert kleiner als möglich. Je besser die Übereinstimmung zwischen der wirklichen genetischen Struktur und der Populationszuordnung ist, desto höher ist der Varianzanteil zwischen den Gruppen. Gleichzeitig sinkt damit der Varianzanteil innerhalb der Gruppen.

Wir benutzen daher V_{UG} , den durch die Gruppierung der TG in UG erklärten Anteil der genetischen Varianz als Bewertungsgröße. Dieser wird zunächst für jede Art berechnet.

In Abb. 26 ist für alle Arten der Anteil der durch die Gruppierung in alternative UG erklärten Varianz dargestellt. Es wurden zwischen 2 und 25 UG durch ein bestimmtes Clusterverfahren

erzeugt. Dunkelblau ist der Anteil der **Varianz zwischen den UG**. Dieser steigt mit der Zahl der angenommenen UG: Grundsätzlich gilt, dass mit einer größeren Zahl an Gruppen (UG) die vorhandene genetische Variation besser dargestellt werden kann. Die hellblauen Punkte zeigen den Anteil der **Varianz zwischen TG innerhalb der UG**; dieser sinkt mit steigender Zahl der UG: Die UG werden in sich homogener.

In unserer Analyse wurden die Varianzanteile aus Zeit-Effizienzgründen nicht mit einer AMOVA, sondern mit einer RDA geschätzt auf Basis der PCA-Achsenwerte aller PCA-Achsen mit Eigenwerten > 1.

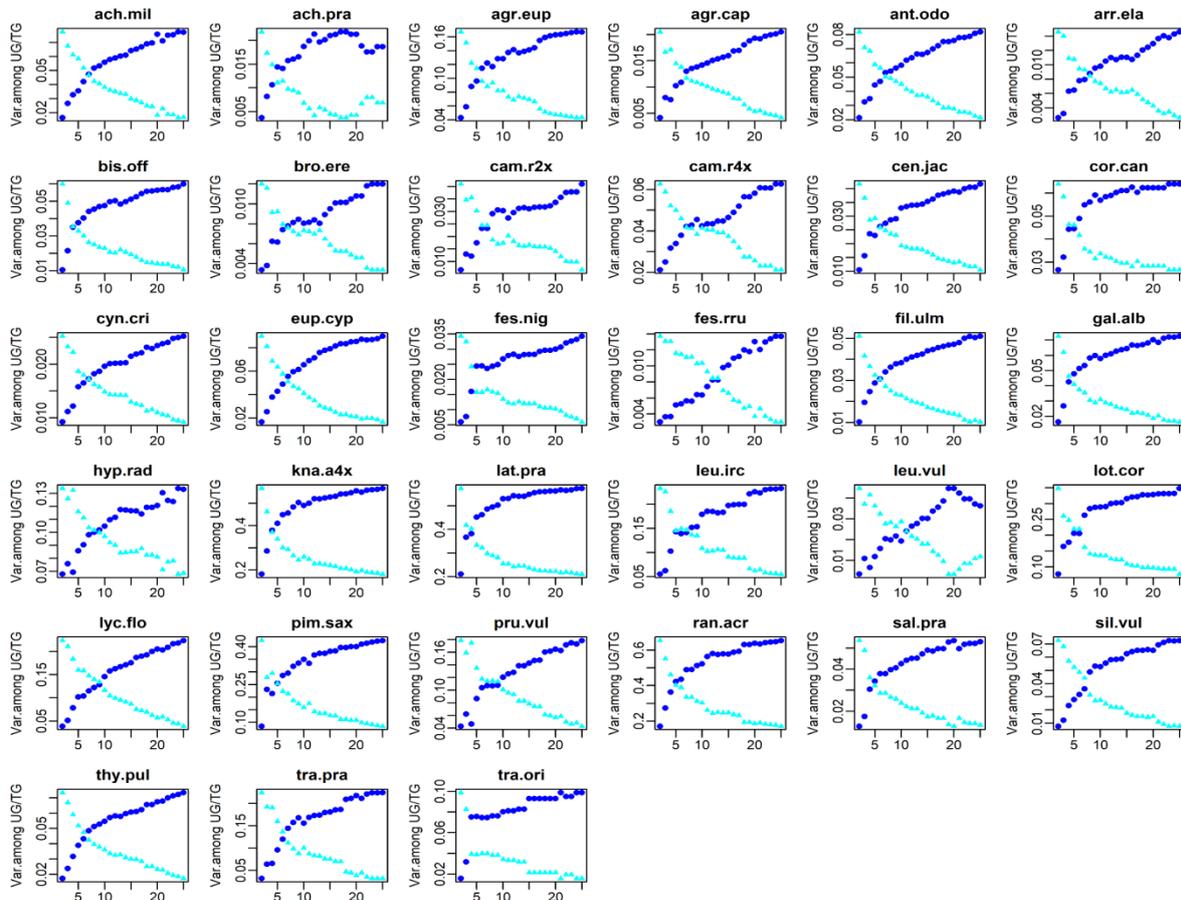


Abb. 26 V_{UG} , der Anteil der durch die UG erklärten Varianz (dunkelblau) und Anteil der erklärten Varianz zwischen den TG innerhalb der UG (hellblau) für algorithmisch erzeugte UG mit $K = 2-25$ UG für 33 Arten des Artenset Min.

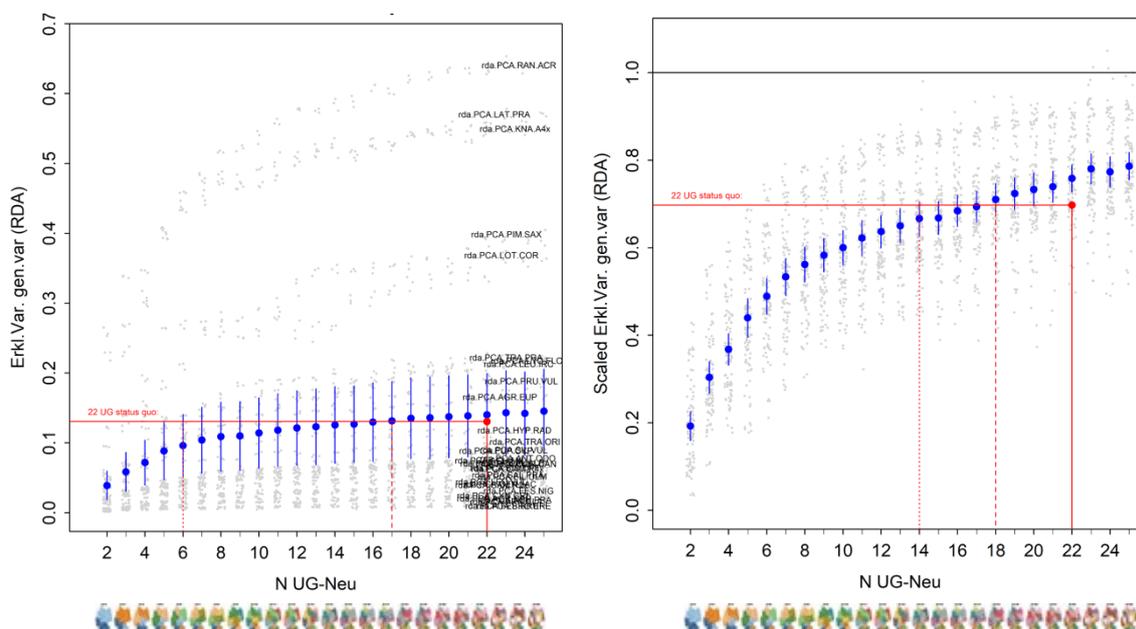


Abb. 27 V_{UG} , der Anteil der durch die UG-Gruppierung erklärten Varianz für algorithmisch erzeugte UG für $K = 2-25$ (Datenbasis PCA, kpod-Clusterung). In **Blau** die Mittelwerte über die Arten (s. Abb. 26) mit 95 % Konfidenzintervall; in **grau** die Werte der Einzelarten (3 Iterationen mit je 90 % der Individuen). In **Rot** der Wert des *Status quo*, d. h. für die Gliederung in die aktuell gültigen 22 UG. Die gestrichelte rote Linie zeigt das kleinste K , das eine größere erklärte Varianz hat als der *Status quo*; in gepunktete rote Linie zeigt das kleinste K , dessen Konfidenzintervall den Wert des *Status quo* nicht mehr schneidet, also nicht signifikant kleiner ist als der *Status quo*. **Links** Absolute V_{UG} -Werte. **Rechts** Skalierte V_{UG} -Werte, so dass jede Art Werte zwischen 0 und 1 annimmt.

2.9.4.2 Zusammenfassende Bewertung aller Arten

Für eine bestimmte UG-Einteilung ergibt sich für jede Pflanzenart der absolute Wert der erklärten Varianz V_{UG} . Dieser Wert ist niedrig bei wenig differenzierten Arten (z. B. Gräser) und hoch bei stark differenzierten Arten (z. B. *Ranunculus acris*) (Abb. 27 A). Eine zusammenfassende Bewertung aller Arten kann über den Mittelwert erfolgen. Wegen des artspezifisch unterschiedlichen Niveaus der Werte ist ein einfacher Mittelwert aber stark von der Verteilung der Werte abhängig und es resultieren sehr große Vertrauensintervalle. Eine Skalierung auf einen für jede Art gleichen Maximalwert ist nötig, um alle Arten gleich zu gewichten. Daher haben wir den absoluten Wert von V_{UG} für jede Art auf den Wert skaliert, der bei $K = 72$ erreicht wird, wenn jedes TG als eigenständiges UG betrachtet wird: $sV_{UG} = V_{UGx}/V_{UG72}$. Der Wertebereich von sV_{UG} , **der skalierten erklärten Varianz der genetischen Variation**, liegt zwischen 0 und 1 (Abb. 27B). Neben dem arithmetischen Mittel wurde das 95 %-Konfidenzintervall durch bootstrapping über die Arten berechnet.

2.9.4.3 Status quo der UG22 als Vergleichsmaßstab

Für den Vergleich zwischen verschiedenen Klassifikationen und mit dem *Status quo* UG22 ist ein Referenzwert oder Vergleichsmaßstab („benchmark“) nötig. Da aktuell 22UG unterschieden werden, soll sV_{UG22} , der mit dieser Einteilung erreichte Wert von sV_{UG} als Vergleichsmaßstab für die Bewertung alternativer UG-Zuschnitte gelten, mit $sV_{UG22} = 0,70$ (CI 0,665-0,731). Diese Bewertung war fast identisch zwischen den beiden Artensets (Artenset Min: $sV_{UG22} = 0,697$; Artenset Max: $sV_{UG22} = 0,696$). In Abb. 27 ist dieser Wert als roter Punkt und

Linie eingezeichnet und erlaubt es, andere UG-Einteilungen vergleichend zu bewerten. Alternative UG-Zuschnitte sollten mindestens diesen Wert erreichen.

2.9.5 Kartenpool 1

Das Resultat der verschiedenen Klassifikationsverfahren ist für jedes K eine große Zahl konkreter Einzellösungen. Diese bilden den Kartenpool und sind prinzipiell die Diskussionsgrundlage für alternative Ursprungsgebietssysteme. Auf Grund der großen Zahl identifizierter Lösungen berücksichtigen wir pro K und Datengrundlage (PCA, Q-Matrix, Nei's Distanz) und verwendetes Artenset nur die **Konsenslösung** und die **optimale Lösung**, so dass für jedes k 12 Karten beibehalten werden.

2.9.6 Kartenpool 2

Nach der Bewertung durch sV_{UG} und dem Vergleich mit dem Bewertungsmaßstab UG22 ergibt sich ein reduzierter Kartenpool 2, der folgenden Bedingungen genügt: 1) Die Karten sind jeweils das Ergebnis eines objektiven Klassifikationsverfahrens auf Basis der genetischen Daten; 2) sie sind gleichrangig oder besser als der UG22-*Status quo* in Bezug auf das Bewertungskriterium sV_{UG} .

2.9.7 Beratung mit Interessengruppen

Die Vorschläge im Kartenpool 2 bilden die Basis für die Optimierung unter praktischen Gesichtspunkten. Im Rahmen der PAG, d. h. mit InteressenvertreterInnen der Samenproduzenten, der Bundesländer und des Bundes und mit wissenschaftlichen Fachkollegen werden diese Optionen diskutiert, inklusive der Zahl und des Zuschnittes der UG. Neue Vorschläge und veränderte Zuschnitte können jeweils mittels sV_{UG} bewertet und verglichen werden.

3 Aktueller Wissensstand der Arten: Taxonomie, Phylogenie, Phylogeographie, Biologie

In diesem Kapitel wird der aktuelle Wissensstand zur Taxonomie, Phylogenie, Verbreitung und innerartlichen genetischen Struktur den untersuchten Arten in aller Kürze zusammengefasst.

3.1 *Achillea millefolium* L.

Achillea millefolium L. (Schafgarbe, Asteraceae) ist Teil der Sammelart *Achillea millefolium* agg., die in Deutschland neben *A. millefolium* L. (mit den Unterarten *A. millefolium* subsp. *millefolium*, (Gewöhnliche Schafgarbe) und *A. millefolium* subsp. *sudetica* (Opiz) Oborny (Sudeten-Schafgarbe)) außerdem die Arten *Achillea collina* (Becker ex Wirtg.) Heimerl (Hügel-Schafgarbe), *Achillea pannonica* Scheele (Ungarische Schafgarbe), *Achillea pratensis* Saukel & R. Länger (Dichtrasige Wiesen-Schafgarbe), *Achillea roseoalba* Ehrend. (Blassrote Wiesenschafgarbe) und *Achillea setacea* Waldst. & Kit. (Feinblättrige Wiesenschafgarbe) umfasst.

Die Phylogenie der Gattung und von *Achillea millefolium* agg. wurde von Friedrich Ehrendorfer eingehend untersucht (Ehrendorfer 1963, Ehrendorfer & Guo 2006, Danihelka et al. 2006, Guo et al. 2004, 2005, 2008, 2012). Von dem nordhemisphärisch verbreiteten Polyploidkomplex kommen in Deutschland zwei diploide Arten vor ($2n = 2x = 18$): *A. roseoalba* und *A. setacea*. Durch Polyploidisierung und Hybridisierung entstanden unter anderem die tetraploiden ($2n = 4x = 36$) Arten *Achillea pratensis* (aus *A. roseoalba*) und *A. collina* (aus *A. asplenifolia* und *A. setacea*), die hexaploide ($2n = 6x = 54$) *A. millefolium* s. str. (aus *A. submillefolium* und *A. asiatica*) – allerdings sind auch einzelne octoploide *A. millefolium* dokumentiert – und die octoploide ($2n = 8x = 72$) *A. pannonica*. Die polyploiden Taxa können miteinander hybridisieren und mit Vorläuferarten rückkreuzen, was zu ihrer jeweiligen großen Variabilität beiträgt. Für *Achillea* ist nachgewiesen, dass Polyploidisierung einen Fitness-Vorteil mit sich bringt und so die Ausbreitung in zuvor nicht besetzte Habitate erleichtert (Ramsey, 2011).

Das natürliche Areal (m/mo-b c1-8 EUR-SIB, Müller et al. 2021) von *A. millefolium* s. str. umfasst die komplette eurasische Nordhemisphäre. Für Deutschland ist davon auszugehen, dass *A. millefolium* s. str. flächendeckend verbreitet ist; allerdings zeigt die Verbreitungskarte in Floraweb (<https://www.floraweb.de>) angebliche Verbreitungslücken in bestimmten Bundesländern, die am ehesten durch bundeslandspezifische taxonomische Behandlung der Taxa und unzureichende Standardisierung zu erklären sind. Wir verwenden stattdessen die Karte der Sammelart. Die zwei Unterarten von *A. millefolium* sind vikariierend verbreitet: *A. m.* subsp. *millefolium* ist die weit verbreitete Sippe des Flach- bis Hügellandes, temperat bis boreal, ruderal und in Deutschland wohl flächendeckend verbreitet und wird in der unteren alpinen Zone von *A.* subsp. *sudetica* abgelöst, die in Deutschland im Erzgebirge, Thüringer- und Bayerischem Wald sowie den Alpen nachgewiesen ist. Die Verbreitung der von *A. millefolium* s. str. nur schwer unterscheidbaren *A. pratensis* (Frank 2011, Saukel & Länger 1992) ist nur unzureichend bekannt.

Die vergleichenden Anbauversuche von Warwick & Briggs (1979) belegten eine starke phänotypische und genetische Differenzierung von *A. millefolium* zwischen- und lokale Anpassung an Landnutzungsformen (Rasen, Weide, Wiese, Brache) bei gleichzeitig hoher Variation innerhalb und zwischen den Populationen. Ebenfalls eine große phänotypische morphologische Variabilität innerhalb von Populationen und eine genetische Differenzierung zwischen verschiedenen Alpentälern und zwischen verschiedenen Höhenlagen innerhalb eines Tales wurde

nachgewiesen für Blütezeit, verschiedene morphologische Parameter und Reproduktion (Pecetti et al. 2014).

A. millefolium ist auskreuzend, selbstinkompatibel (sporophytische SI) und wird durch eine Vielzahl verschiedener Insekten bestäubt, vor allem aber durch Dipteren (Muscidae, Syrphidae). Die Art verfügt über keine spezielle Methode der Samenausbreitung; die kleinen Samen werden durch Wind, aber auch endo- und epizoochor ausgebreitet.

3.2 *Agrimonia eupatoria* L.

Agrimonia (Rosaceae, Sanguisorbeae, Agrimoniinae) ist eine nordhemisphärisch verbreitete Gattung mit nur 19 Arten, in deren Evolution Polyploidie eine große Rolle spielt. Diploide Vorläuferarten sind ausgestorben (Chung 2008). *Agrimonia eupatoria* (Gemeiner Odermennig) ist tetraploid ($2n = 4x = 28$), im Gegensatz zum in Deutschland nur zerstreut vorkommenden *A. procera* (Großer Odermennig, $2n = 8x = 56$). Zwischen beiden Arten kann es zur Hybridisierung kommen, wobei die Nachkommen steril sind (Skalicky 1962). Zur Gattung *Agrimonia* ist im Übrigen auch *Aremonia agrimonioides* ($2n = 6x = 32$) zu zählen, vgl. Chung (2008).

Das natürliche Areal von *A. eupatoria* (m/mo-temp c1-6 EUR-(WAS)) erstreckt sich, abgesehen von Nordskandinavien, über ganz Europa. In Deutschland ist die Art im Flach- und Hügelland weit verbreitet, aber im Nordwesten, Schwarzwald, Erzgebirge, Thüringer Wald bis Bayerischen Wald und in den Alpen selten (UG 1, 8, 10, 15 18, 19).

Die Art besitzt Pollenblumen, die von Schwebfliegen, Bienen und Hummeln besucht werden. Die mit Haken besetzten Früchte werden epizoochor verbreitet. Die Art wurde als Zeigerpflanze für historisch altes Grasland identifiziert (Karlik und Poschlod 2019) und ist damit ausbreitungslimitiert. Allerdings erfolgt die Besiedlung benachbarter Flächen effizient und ohne Verlust genetischer Vielfalt (Iberl et al. 2022).

3.3 *Agrostis capillaris* L.

Taxonomie: *Agrostis capillaris* L. (syn. *Agrostis tenuis* Sibth.), Rotes Straußgras, Poaceae.

Phylogenie: In der artenreichen Gattung *Agrostis* sind Polyploidisierung und Hybridisierung an der Artbildung beteiligt. Aus der diploiden *A. canina* ($2n = 2x = 14$, Genom A_1A_1) entstand durch Autopolyploidie *Agrostis vinealis* ($2n = 4x = 28$, Genom $A_1A_1A_1A_1$). Die tetraploide *A. capillaris* ($2n = 4x = 28$, $A_1A_1A_2A_2$) entstand durch Allopolyploidisierung aus *A. canina* und einer zweiten, noch unbekanntem Vorläuferart. Ähnlich bei *A. stolonifera* ($2n = 4x = 28$, $A_2A_2A_3A_3$) die mit *A. capillaris* das Subgenom A_2A_2 teilt. Die hexaploide *A. gigantea* ($2n = 6x = 42$, $A_1A_1A_2A_2A_3A_3$) hat jeweils zwei Subgenome mit diesen gemein (Jones 1956 a, b, c, Amundsen & Warnke 2012, Rotter et al. 2010).

Phylogeographische oder populationsgenetische Analysen von *A. capillaris* fehlen. Genetische Analysen an einer weltweiten Sammlung von Akzessionen zeigen eine große genetische Vielfalt und keine offensichtliche Gruppierung der Akzessionen nach geographischer Herkunft (Zhao et al. 2006).

Das natürliche Areal von *A. capillaris* (sm/mo-b c1-6 EUR-WAS) erstreckt sich vom submediterranen bis borealen Europa und bis nach Westasien. Die Art ist in Deutschland gemein und erreicht in den meisten UG eine Rasterfrequenz $> 90\%$.

3.4 *Anthoxanthum odoratum* L.

Taxonomisch ist *A. odoratum* L. s. str. (Gemeines Ruchgras, Poaceae) Teil der Sammelart *Anthoxanthum odoratum* agg., zu der in Deutschland außerdem noch *Anthoxanthum nipponicum* Honda (syn. *Anthoxanthum alpinum* Á. Löve ex Á. Löve & D. Löve, Alpen-Ruchgras) gehört. *A. odoratum* ist tetraploid ($2n = 4x = 20$), während *A. nipponicum* meist diploid ist ($2n = 2x = 10$). Allerdings berichten Chumová et al. (2015) auch von tetraploiden *A. nipponicum* in der Schweiz und Frankreich.

Phylogenie: Die Entstehungsgeschichte des tetraploiden *A. odoratum* ist komplex und nicht endgültig geklärt. Unumstritten scheint, dass *A. odoratum* mehrfach unabhängig voneinander im späten Pleistozän entstand, einerseits auf der Iberischen Halbinsel aus den Vorläuferarten *A. aristatum* und *A. ovatum* ("Mediterranean clade") und andererseits in Mitteleuropa unter Beteiligung von *A. nipponicum* („*A. alpinum* clade“, Chumova et al. 2021, Pimentel et al. 2013). Allerdings ist nicht endgültig geklärt, welche diploiden Vorläuferarten involviert waren. Die mitteleuropäische Linie könnte durch Autopolyploidie aus dem diploiden *A. nipponicum* entstanden sein (Pimentel et al. 2007, Pimentel et al. 2013, Pimentel & Sahuquillo 2007). Allerdings favorisieren jüngere Arbeiten eine Allopolyploidisierung aus *A. nipponicum* und einem taxonomisch noch nicht klar beschriebenen mediterranen Vorläufer (Chumová et al. 2015, 2017, 2021). Die Verbreitung der beiden Linien in Deutschland ist unbekannt.

Das natürliche Areal von *A. odoratum* (m/mo-b c1-6 EUR-(WAS)) erstreckt sich über ganz Europa bis Westasien. In Deutschland ist die Art fast flächendeckend verbreitet und gemein, abgesehen vom Mitteldeutschen Trockengebiet, dort zerstreut.

A. odoratum ist windbestäubt, auskreuzend und verfügt über ein gametophytisches Selbstinkompatibilitätssystem.

Lokale Anpassung: *A. odoratum* ist ein klassisches Beispiel von lokaler Anpassung und damit einhergehender Entwicklung von reproduktiver Isolation und wurde so als Modell von sympatrischer Artbildung verstanden: An einer Zink-Mine entwickelte sich Schwermetall-Toleranz zusammen mit der Verschiebung des Blühzeitpunktes, was zur reproduktiven Isolation benachbarter Populationen führte und zur stabilen genetischen Differenzierung bei gleichzeitigem Genfluss (Antonovics 2006). Ähnliches wurde im Park-Grass-Experiment beobachtet. In den dort seit 150 Jahren aufrecht erhaltenen unterschiedlichen Nutzungsvarianten wurde nachgewiesen, dass es bei *A. odoratum* zu signifikanter genetischer Differenzierung kommt, die einerseits durch eine Verschiebung des Blühzeitpunktes im Zusammenhang mit der Anpassung an Unterschiede in der Nährstoffverfügbarkeit bedingt ist (Freeland et al. 2010).

3.5 *Arrhenatherum elatius* (L.) J. Presl & C. Presl

Taxonomie: *Arrhenatherum elatius* (L.) P. Beauv. ex J. Presl & K. Presl (Gewöhnlicher Glatthafer, Poaceae) ist Teil einer taxonomisch kritischen Artengruppe mit einem Verbreitungsschwerpunkt im mediterranen Gebiet (z. B. Romero Zarco 1985, Brullo et al. 1997). In Deutschland ist aus diesem Komplex nur *A. elatius* bekannt, wobei die starke morphologische Variabilität der Art zur Beschreibung zahlreicher Formen führte (z. B. Buch et al. 2007). Die neben *A. elatius* var. *elatius* wichtigste Nebenform *A. elatius* var. *bulbosum* (Willd.) Spenn. (z. B. Passarge 1995, Richter 1970) wird in der Literatur manchmal als separate Art oder Unterart geführt. Für die kritischen Merkmale, nämlich das Vorhandensein von geschwollenen, basalen Internodien und behaarten Nodien, werden einerseits alle möglichen intermediären Ausprä-

gungen und geringe Heritabilität beschrieben (Jenkin 1931, Ayres 1977), aber andere Untersuchungen belegen eher die genetische Basis und ökologische Eigenständigkeit der Sippe (Effenberger et al. 2021). Die Art ist autotetraploid ($2n = 4x = 24$) und aus dem diploiden *Arrhenatherum sardoum* (E. Schmid) Brullo & Miniss. & Spamp. (syn. *A. elatius* subsp. *sardoum* (E. Schmid) Gamisans) hervorgegangen. Sie ist windbestäubt, vornehmlich selbst-inkompatibel mit nur einem geringen Grad an Selbstbestäubung (Cuguen et al. 1998, Petit et al. 1997, Sulinowski 1965).

Phylogenie: *Arrhenatherum* wird in der Literatur gesichert als Schwestergruppe zu *Avena* behandelt (Winterfeld et al. 2009, Tkach et al. 2020, Rodionov et al. 2005), wobei das Genom von *Arrhenatherum* die größte Ähnlichkeit zum Genom A von *Avena* aufweist. Eine eigenständige phylogenetische Untersuchung der Gattung steht jedoch noch aus.

Das natürliche Areal von *Arrhenatherum elatius* (m/mo-temp c1-4 EUR) reicht von der meridionalen zur temperaten Zone Europas, wobei die nördliche Verbreitungsgrenze mit der $-6,7$ °C Januar-Isotherme zusammenfällt (Pfitzenmayer, 1962). In Deutschland ist die Art flächendeckend vertreten und gemein. Vielfach wird ausgeführt, dass in weiten Teilen des heutigen Verbreitungsareals die Art als neophytisch angesehen werden muss und die Einwanderung mit der Intensivierung der Graslandnutzung ausgangs des späten Mittelalters oder noch später erfolgte (Buch et al. 2007, Conert 1998, Poschod et al. 2009, Kauter 2002). Dies mag zumindest für die heutige dominierende Form *A. elatius* var. *elatius* gelten, denn *A. elatius* var. *bulbosum* ist fossil bis weit in das Neolithikum auch für Mitteleuropa eindeutig belegt (Roehrs et al. 2013).

Etliche Studien belegen für *A. elatius* adaptive Merkmalsdifferenzierung auf unterschiedlichen räumlichen Skalen. Auf lokaler Ebene ist zum Beispiel eine Anpassung der Stängelhöhe auf vorherrschende Lichtintensität beschrieben (Petit & Thompson 1998). Experimentelle Evidenz für lokale Anpassung über größere räumliche Skalen hinweg gibt es für Stängelhöhe als auch für die Blühwahrscheinlichkeit (Michalski et al 2017). Regionale genetische Differenzierung als Antwort auf Landnutzungsunterschiede ist für verschiedene Merkmale belegt (Mahmoud et al. 1975, Völler et al. 2017).

3.6 *Bistorta officinalis* Delarbre

Phylogenie: Die Gattung *Bistorta* (Polygonaceae) bildet zusammen mit anderen Gattungen eine morphologisch und molekular gut gesicherte Gruppe der Sektion Persicarieae innerhalb der Unterfamilie Polygonoideae (Sanchez et al. 2011, Schuster et al. 2015). Nach dem zugrunde liegenden taxonomischen Konzept (Buttler et al. 2018) entspricht *Bistorta officinalis* Delarbre (Wiesen-Knöterich) der am weitesten verbreiteten Unterart *B.* subsp. *officinalis* des weiter definierten *Bistorta officinalis* Raf., das noch andere, geographisch vikariierende Unterarten umfasst: *B. officinalis* subsp. *carnea* (K.Koch) Soják. (Kaukasus), *B. o.* subsp. *japonica* (H.Hara) Yonek. (Japan) und *B. o.* subsp. *pacifica* (Petrov ex Kom.) Yonek. (Japan, sibirische Atlantikküste).

Das natürliche Areal von *B. officinalis* (sm/mo-arct c2-8 EURAS) erstreckt sich in Eurasien von der submeridionalen zur arktischen Zone. Die Art ist in Deutschland nicht gleichmäßig verbreitet. Sie ist gemein bis verbreitet in Süd- bis Mitteldeutschland mit Rasterfrequenzen > 60 % in 12 UG, ist aber selten im norddeutschen Flachland (UG 1-6, 22) und zerstreut in Gebieten mit hohem Kalkanteil (UG 9, 11, 14).

Chromosomenzahlen von $2n = 24$, (44, 46) und 48 sind in *B. officinalis* nachgewiesen. In Deutschland wird die Art als tetraploid ($2n = 4x = 48$) geführt, wie auch in den Nachbarländern Polen und Tschechien (Krahulcova 1990, CCDB 2015). Diploide Cytotypen ($2n = 24$) sind für Italien und Marokko nachgewiesen, aber auch Jaretsky (1928, siehe karyodb) gibt $2n = 22$ für eine Probe aus Schleswig-Holstein an. Weitere Chromosomenzählungen scheinen für Deutschland nicht zu existieren.

Bistorta officinalis wird durch eine Vielzahl unterschiedlicher Insekten bestäubt, v.a. durch Dipteren und Solitärbiene (Pornon et al. 2019), ist obligat auskreuzend und weist heterostyle Blüten auf (Chen et al. 2018). Eine ausführliche Beschreibung der Blütenmorphologie und der Blühphasen gibt Wisskirchen (2022) und weist darauf hin, dass es neben zwittrigen Blüten auch gynomonözische und gynodiözische Geschlechterverteilungen gibt (Knuth 1898). Im letzteren Fall koexistieren also rein weibliche Pflanzen mit zwittrigen. Wisskirchen (2022) nennt auch Beispiele von Populationen, die aus rein weiblichen Pflanzen bestehen. In diesem Fall wäre sexuelle Reproduktion ausgeschlossen und es wäre von rein vegetativer Vermehrung auszugehen.

3.7 *Bromus erectus* Huds.

Bromus erectus Huds. (Aufrechte Trespe, Poaceae) bildet mit *B. inermis*, *B. riparius* ($2n = 70$) und anderen eine phylogenetisch gut gesicherte Gruppe von Arten der Sektion Bromopsis/Pnigma, die durch Polyploidie ($2x-16x$) und geringe Kreuzungsbarrieren gekennzeichnet ist.

Der ursprünglich asiatisch verbreitete *B. riparius* kommt neophytisch in Österreich und der Schweiz vor.

Für *B. erectus* werden autopolyploide Chromosomenzahlen von $2n = 28, 42, 56, 70$ angegeben (CCDB). In Mitteleuropa dominiert der auch darüber hinaus weit verbreitete octoploide Cytotyp ($2n = 8x = 56$). Allerdings ist nur ein Wert aus Deutschland bekannt (karyodb). Der tetraploide Cytotyp $2n = 28$ (*B. erectus* subsp. *transilvanicus*) ist aus SO-Europa bekannt, $2n = 42, 70$ am südlichen Rand des Areals (FR, IT, ES, Ukraine), vor allem auf lichten Bergwiesen oberhalb 700 m (Verlaque & Vignal 1993).

Das natürliche Areal von *Bromus erectus* (m/mo-stemp c1-4 EUR) reicht von der meridionalen bis zur subtemperaten Zone Europas. Die Art hat in Deutschland ein fragmentiertes Areal mit Schwerpunkt in klima- und bodentrockenen Gebieten Süddeutschlands, wo sie hohe Rasterfrequenzen erreicht (> 60 % Rasterfrequenz in UG 5, 9, 11-14, 17, 18). In Norddeutschland nur zerstreut und meist als Neophyt angesehen.

B. erectus ist wie die übrigen mehrjährigen Arten der Sektion selbst-inkompatibel.

In einer phylogeographischen Analyse gliederte sich das mitteleuropäische Areal (Frankreich – Rumänien, N-Italien – Mitteldeutschland/Polen) von *B. erectus* in eine SW-Gruppe (FR, IT, SL, CR, RO) und eine NO-Gruppe ((FR), DE, AU, PL, CZ, HU). Innerhalb der Ostgruppe wurde in Deutschland neben der weitverbreiteten Hauptgruppe „E“ eine auf Deutschland beschränkte Subgruppe „E1“ beobachtet (Sutkowska et al. 2013). Die phylogeographischen Hauptgruppen werden mit der syntaxonomischen Trennung in *Brometalia erecti*- (Mitteleuropäische TR/HTR) und *Festucetalia valesiaca*e-(Kontinentale TR/HTR)-Gesellschaften in Verbindung gebracht. Verbreitungsmodelle zur Zeit des LGM legen zwei glaziale Überdauerungszentren

nahe, wobei die W-Gruppe ein atlantisch-mediterranes und die O-Gruppe ein pontisch-pannonisches Refugialgebiet hatte. Andererseits wird auch diskutiert, ob durch besonders hohe Diversität gekennzeichnete Reliktpopulationen in Österreich, Frankreich oder den Sudeten überdauert haben könnten.

3.8 *Campanula rotundifolia* L. s. str.

Campanula rotundifolia L. (Rundblättrige Glockenblume, Campanulaceae) ist die am weitesten verbreitete Art einer morphologisch variablen, durch Polyploidie und Hybridisierung geprägten und daher taxonomisch schwierigen Gruppe innerhalb der sehr artenreichen Gattung *Campanula*, die zuletzt monographisch von (Podlech 1965) und Kovanda (1970a, b, 1977) bearbeitet wurde. Die problematische Taxonomie von *C. rotundifolia* kann daran ermessen werden, dass 96 Synonyme publiziert sind (Mansion et al. 2012). Das Aggregat *C. rotundifolia* agg. umfasst für Deutschland neben *C. rotundifolia* außerdem noch *C. baumgartenii* und *C. gentilis*. *C. rotundifolia* ist Teil der Subsektion Heterophyllae, deren Arten gekennzeichnet sind durch unterschiedliche Blattform von Rosetten- (rundlich) und Stengelblättern (linealisch). Innerhalb der Subsektion Heterophyllae werden mehrere Serien unterschieden, Vulgares (z. B. *C. rotundifolia* s. str., *C. baumgartenii*, *C. gentilis*, *C. tatrae*, *C. bohémica*), Saxicolae (südeuropäische Arten), Lanceolatae (z. B. *C. scheuchzeri*), und Pusillae (z. B. *C. cochleariifolia*). Kovanda erkennt die Serie Scheuchzerianae (*C. scheuchzeri*, *C. bohémica*). Die Subsektion Heterophyllae umfasst ca. 25 diploide (meist mediterrane Lokalendemiten), 11 tetraploide, und 6 hexaploide Arten (Podlech 1965). Laane et al. (1983) stellen die Hypothese auf, dass die norwegische diploide *C. giesekiana* die ursprünglichste Form der Gruppe repräsentiert. *C. rotundifolia* umfasst als einzige Art alle Ploidiestufen, was deren zentrale evolutionäre Rolle in dieser Gruppe zeigt.

In Phylogenien auf molekularer Basis bildet *C. rotundifolia* zusammen mit *C. scheuchzeri* und vielen anderen, oft alpinen Arten eine Gruppe, die im Wesentlichen der Subsektion Heterophyllae entspricht und deren Differenzierung vor 1,01 Mio. Jahren begann (Mansion et al. 2012, Crowl et al. 2014). Auch diese Analysen auf molekulargenetischer Basis sind nicht in der Lage, die komplexen evolutionären Verhältnisse innerhalb dieser Gruppe aufzulösen, in der Polyploidie und homoploide und heteroploide Hybridisierung auf Grund von sympatrischer Verbreitung vorkommen. Die Gruppe befindet sich aktuell in einer evolutionär dynamischen Phase, in der die Trennung der evolutionären Einheiten noch nicht abgeschlossen ist.

Das natürliche Areal von *C. rotundifolia* (m/mo-arct c1-7 CIRC POL) umfasst große Teile der Nordhemisphäre von der meridionalen bis zur arktischen Zone (siehe Verbreitungskarte bei Stevens et al. 2012). In Europa ist die Art zwischen den Britischen Inseln und N Spanien bis zum Ural, nordwärts bis in die Subarktis und südwärts bis zu den Pyrenäen, südlich der Alpen und bis S-Bulgarien verbreitet (Kovanda 1977). In Deutschland ist die Art fast flächendeckend verbreitet, im Süden gemein, im Norden verbreitet.

Die Cytologie von *C. rotundifolia* ist grundsätzlich gut untersucht (Böcher 1960, 1966, Gadella 1962, 1963, 1964, Podlech 1965, Kovanda 1970a, b, 1977): Die Chromosomen-Grundzahl beträgt $x = 17$ und es existieren innerhalb von *C. rotundifolia* mehrere Cytotypen: diploide ($2n = 2x = 34$), tetraploide ($2n = 4x = 68$) und hexaploide ($2n = 6x = 102$) (Podlech 1965). Die Cytotypen sind nach diesen Autoren morphologisch nicht zu unterscheiden, obwohl z. B. Geslot (1980) für Frankreich eine Korrelation zwischen Samenlänge und Ploidie gezeigt hat, Laane et al. (1983) Unterschiede in der Pollengröße und Milchsaft zeigen und für die Britischen Inseln die Unterarten *C. r.* subsp. *rotundifolia* ($2n = 86$) und *C. r.* subsp. *montana* ($2n = 102$)

beschrieben und Unterschiede z. B. in der Blütengröße postuliert wurden (Stevens et al. 2012). Die Cytotypen sind durch unterschiedlich starke Reproduktionsschranken voneinander getrennt. Der Genfluss zwischen Diploiden und Tetraploiden ist stark eingeschränkt, da die evtl. entstehenden triploiden oder tetraploiden Hybriden steril und kurzlebig sind (Kovanda 1970b, Sutherland und Galloway 2017). Dagegen kann es zwischen tetra- und hexaploiden zu Reproduktion und Genfluss kommen (Sutherland und Galloway 2017, 2021, Sutherland et al. 2020). Podlech (1965) vermutete, dass die Polyploidisierung polytopisch aus vordifferenzierten diploiden Sippen erfolgte, also durch Allopolyploidie, was die große morphologische Variabilität erkläre. Im Gegensatz dazu deuten andere zytologische Analysen auf Autopolyploidie (Böcher 1960, Böcher 1966, Laane et al. 1983, Sutherland und Galloway 2018).

Über die geographische Verbreitung der Cytotypen von *C. rotundifolia* war bekannt, dass in den Alpen, auf den Britischen Inseln und im nördlichen Mitteleuropa ausschließlich Tetraploide und in Nordeuropa sowohl Di- als auch Tetraploide vorkommen, und dass Diploide in Süddeutschland und der Tschechoslowakei vorherrschen, abgesehen von den dortigen Bergregionen. Hexaploide sind von den Britischen Inseln und aus Tschechien und der Slowakei (*C. moravica*) bekannt (Kovanda 1977, Mraz 2005, Šemberová et al. 2023), aber auch aus Frankreich und Italien. Die Verbreitung der di- und tetraploiden Cytotypen in Mitteleuropa ist teilweise sympatrisch, auch innerhalb eines Fundortes können beide vorkommen. Die in N-Amerika vorkommenden Sippen von *C. rotundifolia* s. l. sind tetra- oder hexaploid. Über das Verbreitungsmuster der Cytotypen befindet Kovanda (1977): „The distribution pattern of cytoypes is perplexing and attempts to find a clue to them have not been very successful“. Neue Daten zur Cyto-geographie liefern Sutherland und Galloway (2018), Wilson et al. (2020) und Šemberová et al. (2023). Sie untermauern das großräumige Bild einer zentrifugalen Polyploidisierung von einem diploiden Ursprung von *C. rotundifolia* aus, das in Mittelosteuropa mit Zentrum in Tschechien liegt, und weitgehend tetraploiden Populationen in Westeuropa und Skandinavien einschließlich der britischen Inseln hervorbrachte und davon ausgehend hexaploiden Populationen in Irland, Schottland und USA.

Kovanda, dessen Arbeiten das Ziel hatten, die Formenvielfalt von *C. rotundifolia* s. l. zu beschreiben, aber aufgrund der morphologischen Variabilität nur wenige neue Arten beschrieb, vertritt die Ansicht, dass innerhalb *C. rotundifolia* mehr oder weniger distinkte tetraploide Rassen existieren 1.) in europäischen Bergregionen und 2.) im N-Zentraleuropa (Belgien, Niederlande, Norddeutsches Flachland, Polen, S-Skandinavien, N-UdSSR) = *C. rotundifolia* var. *stricta* Schum. Die Verbreitung der Cytotypen in Deutschland ist unbekannt.

In den engen Verwandtschaftskreis von *C. rotundifolia* s. str. mit nachgewiesenen Vorkommen in Deutschland gehören *C. baumgartenii* und *C. gentilis*. *C. baumgartenii* ($2n = 6x$, selten $4x$) ist möglicherweise entstanden durch Hybridisierung und Genomduplikation von *C. rotundifolia* $2x$ und einer anderen Art, möglicherweise *C. scheuchzeri* $4x$ (Nierbauer et al. 2017). In lokal sympatrischen Populationen von *C. baumgartenii* $6x$ und *C. rotundifolia* $4x$ entstehen pentaploide Hybriden. Verbreitung in Deutschland: nur Pfälzer Wald (RP) und Taunus (HE) (Buttler und Hodvina 2002, Nierbauer et al. 2017).

C. gentilis Kovanda (1968) (syn. *C. rotundifolia* L. subsp. *linearifolia* (Dum.) Rothm. Exkursionsfl. 312, 1963 (nomen invalidum) non *C. linearifolia* Dum), $2n = 2x$ und $4x$ (Šemberová et al. 2023). Die Art ist aus Tschechien beschrieben und bisher in Deutschland nur von einem Felsstandort in der Fränkischen Alb nachgewiesen. Allerdings gibt Kovanda (1970b) an, dass sie in sechs von Gauckler (1938) in der Fränkischen Alb unterschiedenen Pflanzengesellschaften vorkomme. Daher könnte sie weiter verbreitet sein.

Über lokale Anpassung und Evolution einer Zink-toleranten kleinwüchsigen Sippe („Galmeipflanzen“) auf einer Abraumhalde bei Blankenrode berichteten Schwanitz und Hahn (1954).

Wie die meisten Arten der Gattung ist *C. rotundifolia* allogam und auf Fremdbestäubung durch Insekten angewiesen. Sutherland et al. (2018) zeigte, dass die Fähigkeit zur Selbstung mit der dem Ploidiegrad und der Entfernung von der Ursprungspopulation zunimmt. Demnach sind Diploide vollständig selbstinkompatibel, Tetraploide teilweise und Hexaploide noch stärker selbstkompatibel, wiederum stärker in Nordamerika als in Europa. In dieses Bild fügt sich, dass die hexaploide *C. baumgartenii* aber Selbstkompatibilität nachgewiesen ist (Podlech 1965). Weitere Details zur Taxonomie, Biologie und Ökologie der Art geben Stevens et al. (2012).

3.9 *Centaurea jacea* L. s. str.

Centaurea jacea (Wiesen-Flockenblume, Asteraceae) ist Teil der *Centaurea jacea*-Gruppe. Diese ist evolutionär und taxonomisch hochkomplex und dynamisch. Eine das gesamte Areal umfassende aktuelle Bearbeitung von Phänotyp, Genotyp und Cytotyp und ihrer Evolutionsgeschichte fehlt und eine konsistente taxonomische Gliederung. Die Ansichten reichen hier von einer einzigen weit gefassten biologischen Art, die *C. nigra* und *C. jacea* umfasst (Vanderhoeven et al. 2002) und in die, unter Berücksichtigung von Koutecký (2008) auch *C. pannonica* aufzunehmen wäre (s.u.), bis hin zur sehr stark differenzierten Aufteilung in viele Arten, wie in Buttler et al. (2018), mit allerdings oft schwieriger Merkmalsabgrenzung. Die gesamte Gruppe ist geprägt von Polyploidisierung (2x, 4x), Hybridisierung (auch mit Arten anderer *Centaurea*-Gruppen) und starker phänotypischer Variabilität. Regionale Bearbeitungen jüngerer Zeit mit unterschiedlichen inhaltlichen Schwerpunkten liegen z. B. vor für Frankreich (Gardou 1972), Belgien (Vanderhoeven et al. 2002) und Tschechien bis Ukraine (Koutecký 2008).

Dem taxonomischen Konzept von Buttler et al. (2018) folgend sind hier relevant einerseits *C. jacea* agg. inklusive *C. jacea* s. str., *C. pannonica* (syn. *C. angustifolia*), *C. thuillieri* (syn. *C. pratensis*), *C. decipiens* (syn. *C. microptilon*) und *C. timbalii* sowie andererseits *C. nigra* s. l. inklusive *C. nigra* s. str. und *C. nigra* subsp. *nemoralis* (syn. *C. nemoralis*).

Die verschiedenen Evolutionslinien des Artkomplexes lassen sich einerseits, bezogen auf die Cytotypen, als Süd-Nord-Gradient beschreiben, da es sowohl in *C. jacea* als auch in *C. nigra* Diploide und Tetraploide gibt, erstere vor allem südlich der Alpen, aber zwischen Atlantik-Küste und dem Balkan, letztere auch weiter nördlich (Gardou 1972). In Deutschland sind bisher bei *C. jacea* nur 4x nachgewiesen (mit Ausnahme einer *C. pannonica* 2x in München, Paule et al. (2017); auch in Polen nur 4x (z. B. Dydak et al. 2009). Bei *C. nigra* und *C. nemoralis* sind in Deutschland sowohl 2x als auch 4x nachgewiesen, in ungefähr gleicher Häufigkeit (Sommer 1990, Paule et al. 2017).

Andererseits ist der Artkomplex geographisch gegliedert, mit Vorkommensschwerpunkten von *C. nigra* s.str (sm/mo-b c1-2 EUR) im atlantischen Westeuropa (Koutecký 2008), von *C. jacea* s. str. (sm-b c2-6 EUR) in weiten Teilen Europas und von *C. pannonica* (sm-stemp c2-6 EUR) östlich von Deutschland, wobei es geographisch breite Überlappungszonen gibt.

Als Hybrid zwischen *C. jacea* und *C. nigra* (inkl. *C. nemoralis*), sowohl auf diploider wie tetraploider Stufe, entsteht *Centaurea thuillieri* (syn. *C. pratensis* Thuill.) (Gardou 1972). Vor allem auf tetraploider Stufe ist mit Introgression in beide Elternarten zu rechnen (Gardou 1972). Dem entspricht die Beobachtung auf der Basis quantitativer morphologischer Analysen, dass in Belgien keine klare morphologische Trennung zwischen *C. nigra* (2x u. 4x) und *C. jacea* (4x) möglich ist (Vanderhoeven et al. 2002), sondern viele Intermediären beobachtet werden bei

großer Variabilität in den Populationen. Die Autoren schlagen daher eine breite Art *C. jacea* vor mit den 3 Unterarten *C. j.* subsp. *nigra* (2x, 4x), *C. j.* subsp. *jacea* (4x) und *C. j.* subsp. *pratensis* (4x) für die insgesamt häufigeren Intermediären. In der Arbeit von Vanderhoeven wurden trockene Standorte, die evtl. *C. pannonica* aufweisen könnten, nicht untersucht.

Zur Hybridisierung auf tetraploider Stufe (4x-4x) schreibt Koutecký (2008): „Beide Arten haben in Mitteleuropa einen tetraploiden Cytotyp, sodass ihre Hybridisierung an einem gemeinsamen Standort nach Einschleppung von *C. nigra* sehr wahrscheinlich ist, wie auch Erfahrungen mit *C. nigra*-Populationen in Westböhmen zeigen.“ Für Deutschland fehlen unseres Wissens Untersuchungen zur Hybridisierung zwischen *C. nigra* und *C. jacea*. Bei sympatrischen Vorkommen, vor allem in SW-Deutschland, ist aber mit Hybridisierung zu rechnen.

In den Ardennen kommen 2x (*C. nigra*) und 4x (*C. jacea*) para- und sympatrisch bei nur geringen Standortunterschieden vor (Hardy et al. 2000). Seltene 2x-4x Hybridisierung ermöglicht Genfluss zwischen *C. nigra* 2x und *C. jacea* 4x (Hardy et al. 2001).

Ebenfalls in den Verwandtschaftskreis *C. jacea/nigra* gehört das möglicherweise ebenfalls als Hybrid zwischen den beiden entstandene *C. decipiens* (http://www.mittelmeerflora.de/Zweikeim/Asteraceae/centau_pratensis.htm).

In seiner Analyse von *C. jacea* und *C. pannonica* im Gebiet zwischen Tschechien und der Ukraine kommt Koutecký (2008) zu dem Schluss, dass eine morphologische Trennung schwierig ist und die beiden Arten Extreme eines kontinuierlichen Merkmalsraumes darstellen. Einzelindividuen können oft nicht einer der beiden Arten zugeordnet werden (Koutecký 2008). Ähnliches gilt für *C. timbalii*, die *C. pannonica* nahe steht. Im Überlappungsbereich der Verbreitung der beiden Sippen „treten alle denkbaren Übergangssippen auf“ (http://www.blumenin-schwaben.de/Zweikeimblaettrige/Korbbluetler/fl_jacea_schmal.htm).

Insgesamt ergibt sich für *C. jacea* für Deutschland somit folgende Erwartung: Die Art ist tetraploid, im W und SW ist mit Hybriden (*C. thuillieri* syn. *C. x pratensis*) bzw. Introgression in Richtung *C. nigra/nemoralis* zu rechnen. Entsprechend gilt für *C. jacea/pannonica*, dass auch hier mit einer wenig ausgeprägten Trennung zu rechnen ist.

Populationsgenetische und morphologische Analysen von *C. jacea* zwischen Norwegen und Norditalien (wobei die genaue taxonomische Identität offen bleiben muss) ergaben große phänotypische Variabilität innerhalb von Populationen, trotzdem starke genetische Differenzierung bei molekulargenetischen Markern (AFLP) auf europäischer Ebene (Bassin et al. 2004). Analysen des Pollentransportes im Landschaftsverbund zeigten, dass die Art selbstinkompatibel, also streng auskreuzend und auf Insektenbestäubung angewiesen ist und dass Pollen über mindestens 200 m effektiv transportiert wird (Albrecht et al. 2009).

3.10 *Corynephorus canescens* (L.) P. Beauv.

Die artenarme Gattung *Corynephorus* (Poaceae) hat ihr Diversitätszentrum im Mittelmeerraum. *C. canescens* (Silbergras) ist die Art mit dem größten Verbreitungsgebiet (m-temp c1-4 EUR), das weite Teile des atlantischen und subatlantischen West- und Mitteleuropas umfasst und bis in subkontinentale Regionen Mitteleuropas reicht. Von den potenziellen mediterranen Refugialgebieten ist derzeit nur die Iberische Halbinsel besiedelt. Die Verbreitung der Art ist diskontinuierlich, einschließlich großer Exklaven und Vorposten. Aufgrund seiner starken Bindung an trockene, saure und nährstoffarme, offene, regelmäßig gestörte Sandböden ist die Verbreitung von *C. canescens* stark zergliedert. Die Art ist diploid ($2n = 2x = 14$).

Harter et al. (2015) untersuchten die Phylogeographie der Art und kamen zum Schluss, dass die Art von glazialen Refugien auf der Iberischen Halbinsel aus Mitteleuropa besiedelt hat. Auf diesem Weg verlor die Art einen Teil ihrer genetischen Vielfalt. In Deutschland wurden zwei genetische Gruppen festgestellt, eine im Norddeutschen Tiefland und eine im isolierten Teilareal in Franken. Letztere war aber nicht besonders genetisch verarmt.

Die Art ist windbestäubt und weitgehend auskreuzend (Böger 2007), hat eine Lebensdauer von 2-6 Jahren und pflanzt sich ausschließlich über Samen fort (Marshall 1967).

3.11 *Cynosurus cristatus* L.

Die Gattung *Cynosurus* (Poaceae) in der Subtribus *Cynosurinae* ist eng verwandt mit den *Parapholiinae* und beide bilden die Schwestergruppe zu den *Dactylidinae* (Catalan et al. 2004). Die Gattung umfasst ca. 10 Arten mit Mannigfaltigkeitszentrum in N-Afrika und nur *C. cristatus* (Wiesen-Kammgras) ist als einzige Art der Gattung autochthon in Deutschland. Die Chromosomenzahl beträgt $2n = 2x = 14$.

Das natürliche Areal von *C. cristatus* (sm/(mo)-b c1-4 EUR) reicht von der submediterranen bis knapp zur borealen Zone Europas. In Deutschland ist die Art weit verbreitet, aber wegen fehlender Trockenresistenz vor allem in den höheren Lagen der Mittelgebirge häufig. Sie fehlt weitgehend in den nordöstlichen Sandgebieten.

Die Art ist windbestäubt, obligat auskreuzend und besitzt ein gametophytisches Selbstinkompatibilitätssystem (Ennos 1985), so dass ein starker Genfluss zu erwarten ist. Die Art ist ein Weideunkraut und erlangt vor allem in Weiden (*Cynosurion cristati*) höhere Deckungsanteile (Lodge 1959).

3.12 *Euphorbia cyparissias* L.

Euphorbia cyparissias L. (Zypressen-Wolfsmilch, Euphorbiaceae, Untergattung *Esula* Pers., Sektion *Esula*) gehört zusammen mit *E. esula* L., *E. virgata*, *E. lucida* und *E. salicifolia* zu den in Mitteleuropa verbreiteten Arten der Subsektion *Esula*, die auch nach molekularen Untersuchungen eine monophyletische Gruppe bilden (Frajman & Schönswetter 2011, Riina et al. 2013).

Das native Verbreitungsgebiet von *E. cyparissias* (Sm-stemp c1-5 EUR) umfasst ganz Europa mit Ausnahme der südlichsten und nördlichsten Zonen. In Deutschland ist die Art in weiten Teilen weit verbreitet, aber in den küstennahen Bereichen auf organischen Böden nur zerstreut. In Schleswig-Holstein werden viele Vorkommen als neophytisch betrachtet. So schreibt Zimmermann et al. (1924: 167): „Im ganzen Gebiete meist verbreitet und häufig, aber in einigen Alpentälern und im Hauptzug des Böhmerwaldes ganz fehlend, ebenso in Norddeutschland abnehmend bis selten, neuerdings vielfach als Wanderpflanze namentlich entlang der Eisenbahndämme oder durch Grassaat auftretend und das Verbreitungsgebiet nach Norden verschiebend. ... am Nord-Ostseekanal (offenbar durch Grassaat eingeschleppt); häufig auf Friedhöfen angepflanzt. ...“. Vorkommen in Norddeutschland gehen also teilweise auf Anpflanzung und auf Verunreinigung von Gras-Saatgut zurück (Stahevitch et al. 1988).

E. cyparissias kommt in zwei Cytotypen vor $2n = 2x|4x = 20|40$. Die Verbreitung der Cytotypen im natürlichen Areal ist nur unzureichend untersucht. So sind Diploide vor allem aus S- und W-Europa (Spanien, S-Frankreich, Italien, Schweiz, Niederlande, Britische Inseln), aber auch aus Slovenien, Österreich und der Slowakei nachgewiesen, während Tetraploide in Deutschland, Österreich, Polen, den Britischen Inseln, Schweden und Finnland nachgewiesen

sind (Bauer 1971, Stahevitch et al. 1988, CCDB 2015, Paule et al. 2017). Sympatrische Vorkommen der Cytotypen werden für SO-Frankreich und den Westbalkan angegeben. Daraus kann nur gemutmaßt werden, dass während der nacheiszeitlichen Wiederbesiedlung Polyploidisierung erfolgte und sich in Mitteleuropa die Tetraploiden durchsetzten (Stahevitch et al. 1988). In Deutschland sind bisher nur Tetraploide nachgewiesen, allerdings fehlen Analysen aus dem Westen Deutschlands in der Nähe der für Niederlande und Frankreich angegebenen Diploiden.

Hybridisierung erfolgt in sympatrischen polyploiden Vorkommen zwischen *E. cyparissias* ($2n = 40$) und *E. esula* ($2n = 60$) und resultiert in dem morphologisch sehr variablen Hybriden (*E. x pseudoesula* Schur., $2n = 50$).

Während als gesichert gelten kann, dass die Art sich nicht spontan selbst bestäuben kann, sondern auf Insektenbestäubung angewiesen ist, existieren widersprüchliche Aussagen darüber, ob die Art selbstkompatibel oder selbstinkompatibel ist (Stahevitch et al. 1988); Schürch et al. (2000) weisen partielle Selbstinkompatibilität nach.

3.13 *Festuca rubra* L.

Die paraphyletische Gattung *Festuca* (Poaceae) umfasst zwei Linien, die „breitblättrige“ (*Festuca* subgenus *Schenodorus* inkl. *Lolium*) und die „schmalblättrige“ (*Festuca* subgenus *Festuca*, inkl. *Vulpia*) (Catalan et al. 2004). Letztere beinhaltet neben anderen die Sektion *Festuca*/Subsektion *Festuca* (*F. ovina*-Komplex) und die Sektion *Aulaxyper* Dumort., die dem „*Festuca rubra*-Komplex“ (*F. rubra* agg.) entspricht. Polyploidie spielt eine große Rolle in der Evolution der Gruppe, so dass im *F. rubra*-Aggregat verschiedene Cytotypen von $2n = 2x = 14$ bis $2n = 10x = 70$ vorkommen (Catalan et al. 2004). Ob ein bestimmtes Taxon durch nur eine bestimmte Ploidiestufe gekennzeichnet ist oder ein beobachteter Ploidiepolymorphismus durch taxonomische Ungenauigkeit bedingt ist, ist nicht immer klar (Dengler 2000a, b, Dirihan et al. 2016). Die Gattung *Festuca* hat ihren evolutionären Ursprung im Mittelmeerraum und auch innerhalb der Sektion *Aulaxyper* kommen Diploide (*F. rivularis*) nur im Mittelmeerraum vor.

In Deutschland umfasst *F. rubra* agg. auf der hexaploiden ($2n = 42$) Stufe 1.) *F. rubra* s. str. (Gewöhnlicher Rot-Schwengel) mit den Unterarten *F. r.* subsp. *juncea*, *F. r.* subsp. *litoralis* und *F. r.* subsp. *rubra*, 2.) *F. trichophylla* (Haarblättriger Rot-Schwengel), 3.) *F. nigrescens* (Horst-Rot-Schwengel, syn. *Festuca fallax* auct., non Thuill., *Festuca rubra* var. *fallax* auct., non (Thuill.) Hackel), und auf der octoploiden ($2n = 56$) Stufe 4.) *F. heteromalla* (Flachblättriger Rot-Schwengel, syn. *Festuca fallax* Thuill., *Festuca rubra* subsp. *fallax* (Thuill.) Nyman) und 5.) *F. arenaria* (Dünen-Rot-Schwengel, *F. rubra* subsp. *arenaria*).

Das natürliche Areal von *F. rubra* (m/mo-arct c1-7 CIRCPO) ist circumpolar und umfasst die mediterrane bis arktische Zone. Das natürliche Areal von *F. nigrescens* (sm/mo-temp/demo c2-3 EUR) reicht von der submediterranen bis zur temperaten Zone Europas in montan bzw. demontaner (d. h. in der montanen und darunterliegenden Höhenstufe) Verbreitung und meidet die kontinentalen Bereiche. In Deutschland ist *F. rubra* subsp. *rubra* weit verbreitet, aber ungenau kartiert, *F. nigrescens* kommt vor allem in den Mittelgebirgen und Alpen vor, *F. rubra* subsp. *litoralis* und *F. arenaria* sind auf die norddeutschen Küstenregion beschränkt. Nur sehr vereinzelt nachgewiesen, aber wohl ungenau kartiert sind *F. heteromalla*, *F. rubra* subsp. *juncea* und *F. trichophylla*. Schon in Frankreich sind die Häufigkeitsverhältnisse andere: von ca

300 untersuchten Populationen des *F. rubra* agg. waren ca 50 % *F. nigrescens*, ca. 30 % *F. heteromalla* und nur 2 % waren *F. rubra* subsp. *rubra* (Sampoux und Huyghe 2009).

F. rubra reproduziert sich sowohl sexuell über Samen als auch vegetativ. Schon Harberd (1961) zeigte, dass auf einer Fläche von 100 m² ca. 20 Genotypen koexistieren, wobei wenigen dominanten Genotypen viele seltene gegenüberstehen.

3.14 *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim.

Zur Phylogenie der Gattung *Filipendula* (Rosaceae) existieren keine aktuellen Analysen. Aufgrund morphologischer Analysen stellte Schanzer (1994) die Hypothese auf, dass *F. ulmaria* (Echtes Mädesüß) sich im Oberen Pliozän aus *F. megalocarpa* während deren N-Ausdehnung Richtung Ural entwickelt hat und von dort im Pleistozän nach Europa und Sibirien ausgebreitet hat. Die Art ist in ihrem gesamten Verbreitungsgebiet diploid ($2n = 2x = 14$, Schanzer 1994).

Das natürliche Verbreitungsgebiet von *F. ulmaria* (sm/mo-b c1-6 EUR-WAS) umfasst fast ganz Europa mit Ausnahme der südlichen Mittelmeerregionen und reicht bis nach Sibirien. In Deutschland ist die Art weit verbreitet und steigt bis in ca. 1.300-1.400 m Höhe auf.

Die Art ist Charakterart der von ihr dominierten Mädesüßfluren, kommt aber auch in Nasswiesen, Uferstaudengesellschaften und Hartholzauenwäldern vor. Die Art gilt als Weideunkraut.

Das Mädesüß kann sich sowohl generativ über Samen wie auch vegetativ fortpflanzen. Die Blüten sind selbstkompatible Pollenblumen und produzieren keinen Nektar. Die Bestäubung erfolgt durch Insekten, vor allem kurzrüsselige Bienen, Syrphiden, Fliegen und Käfer. Allozym-Analysen an zwei *F. ulmaria* Populationen in Polen zeigen, dass die Art trotz der Möglichkeit zur vegetativen Vermehrung eine sehr hohe genetische und klonale Diversität aufweist und auch in alten Beständen keine Reduktion der genetischen Diversität auftritt (Falińska et al. 2010). Untersuchungen zur Phylogeographie oder großräumigen genetischen Populationsstruktur sind nicht bekannt.

Allozym-Analysen am Echten Mädesüß, *F. vulgaris*, zeigen eine hohe genetische Diversität, eine geringe Differenzierung zwischen Populationen und Regionen und das Fehlen eines Isolation-by-distance-Musters. Es wurde eine hohe Auskreuzungsrate ermittelt und Experimente legen nahe, dass Windbestäubung auftritt (Weidema et al. 2000). Ob diese Verhältnisse auch für *F. ulmaria* zutreffen, ist nicht bekannt.

3.15 *Galium album* Mill.

Das tetraploide *Galium album* (Weißes-Labkraut, Rubiaceae) ist Teil des cytologisch heterogenen *G. mollugo* agg. innerhalb der Sektion *Leiogalium*. Die Abgrenzung zum ebenfalls in Deutschland vorkommenden diploiden *G. mollugo* s. str. (Wiesen-Labkraut) ist aufgrund der hohen morphologischen Variabilität beider Taxa nicht immer einfach (Krendl 1967). *Galium album* ist mit mehreren Unterarten in ganz Europa weit verbreitet (cf. Ančev & F. Krendl 2011). Für Deutschland sind vornehmlich *G. album* subsp. *album* und wesentlich seltener *G. a.* subsp. *pycnotrichum* bekannt. Phylogenetisch bilden die *Galium*-Arten der Sektion *Leiogalium* eine sehr nah verwandte Gruppe (Natali et al. 1995, Ehrendorfer et al. 1995). Das diploide *G. mollugo* wird als Ausgangssippe für *G. album* angesehen (Krendl 1967, Ehrendorfer et al. 1995), eine genauere phylogenetische Untersuchung unter Berücksichtigung interspezifischer, introgressive Hybridisierung steht jedoch noch aus. So sind z. B. Hybriden zwischen *Galium album* und *G. verum* (*G. x pomeranicum*) nicht selten.

Das natürliche Areal von *G. album* (m/mo-b -1-5 EUR) umfasst weite Teile Europas von der meridionalen bis zur borealen Zone. In Deutschland ist die Art überall gemein und flächendeckend verbreitet, die angeblichen in FloraWeb dargestellten Verbreitungslücken dürften auf unterschiedliche Kartierschlüssel zurückzuführen sein.

Crowe (1964) gibt an, dass *G. album* ein sporophytisches Selbstinkompatibilitätssystem besitzt. Alle Arten der Sektion sind insektenbestäubt und protandrisch (Ančev und Krendl 2011). Die weißblühenden Arten wie *Galium album* werden vornehmlich durch Fliegen der Syrphidae, Muscidae und Larvivoridae bestäubt.

Populationsgenetische Untersuchungen von wenigen Herkünften in Deutschland zeigten für *G. album* eine im Vergleich zu anderen Graslandarten starke genetische Differenzierung und klare Muster von Isolation-by-distance und Isolation-by-environment (Durka et al. 2017).

3.16 *Hypochaeris radicata* L.

Die Evolutionsgeschichte von *H. radicata* (Gemeines Ferkelkraut, Asteraceae) wurde von Ortiz et al. (2008) untersucht. Danach ist der phylogenetische Ursprung in Marokko (Schwesterarten *H. salzmännii*, *H. arachnoidea*), wo die Art heterocarp, d. h. mit verschiedenen Samentypen auftritt. Von dort haben mehrere Einwanderungen nach Spanien und S-Italien stattgefunden (heterokarpe Populationen in N-Afrika, S-Italien, S-Spanien). Homokarpe Populationen (alle Samen gleich, schlank) entstanden in Spanien und breiteten sich von dort im späten Quartär nach Mitteleuropa aus. Die Ausbreitung erfolgte im Zusammenhang mit einer evolutiven Vergrößerung der ökologischen Toleranz und einem Habitatwechsel von feuchten mediterranen Wäldern hin zu temperaten Grasländern im späten Quartär. Von Mitteleuropa aus erfolgte die weltweite Ausbreitung als Neophyt. Die Art ist in ihrem gesamten Verbreitungsgebiet diploid ($2n = 2x = 8$).

Das native Verbreitungsgebiet der Art (m-temp c1-4 EUR) erstreckt sich von NW-Afrika über weite Teile Europas bis Osteuropa, erreicht aber nicht den Ural und fehlt in großen Teilen N-Europas. Außerdem kommt die Art im Kaukasus und weltweit neophytisch vor. In Deutschland ist die Art weit verbreitet, kommt in 97,2 % der Messtischblätter vor und fehlt nur in sandarmen und Kalk-dominierten Gebieten. Die Art ist in allen 22 Ursprungsgebieten heimisch, hat aber in UG 13 (Schwäbische Alb) eine geringe TK-Quadranten-Rasterfrequenz < 50 %.

Die Art ist insektenbestäubt, vor allem durch Bienen, Hummeln und Schwebfliegen, verfügt über ein homomorphes sporophytisches Selbstinkompatibilitäts-System, was in kleinen Populationen zur Verringerung der genetischen Vielfalt führen kann. Allerdings wurde gezeigt, dass *H. radicata* in heutigen Agrarlandschaften eine hohe genetische Vielfalt aufrechterhalten kann (Mix et al. 2006).

In Durka et al. (2017) wurde festgestellt, dass *H. radicata* in Deutschland ein ausgeprägtes Muster von IBD zeigt und eine hierarchische geographische Struktur mit ausgeprägter Differenzierung zwischen N (PR 1-4) und S (PR 5-8) und weiterer Differenzierung innerhalb dieser Gebiete.

3.17 *Knautia arvensis* (L.) Coult. s. str.

Die Artengruppe *Knautia arvensis* agg. (Acker-Witwenblume, *Dipsacaceae* oder *Caprifoliaceae* - *Dipsacoideae*) gehört zu der sehr polymorphen, artenreichen, ploidy-variablen und taxonomisch herausfordernden *Knautia*-Sektion *Trichera*, die von West Asien bis West-Europa vorkommt mit Diversitätszentren auf dem Balkan und in den Süd-Alpen (Ehrendorfer 1962b,

Frajman et al. 2015, Kolář et al. 2015). Die starke Diversifizierung erfolgte im Plio- und Pleistozän durch vielfache Zyklen von Habitatisolation und -vernetzung, Hybridisierung und Polyploidisierung. In *Knautia arvensis* treten mehrere Cytotypen auf, diploide ($2n = 2x = 20$) und tetraploide ($2n = 4x = 40$), aber auch hexaploide und auch interploidie-hybridogene tri- und pentaploide sind bekannt (Ehrendorfer 1962a, Kolář et al. 2009). Die Evolution von *K. arvensis* s. l. auf diploider Ebene führte zu zwei genetisch getrennten Gruppen, der „Southern Arvensis Group“ die südlich der Alpen bis in den Südosten Tschechiens verbreitet ist und im wesentlichen *Knautia arvensis* subsp. *pannonica* (Heuff.) O. Schwarz umfasst, und der „Northern Arvensis Group“, die in NW-Tschechien und NO-Bayern auf Sonder- und Reliktstandorten vorkommt und *Knautia serpentinicola* Smejkal ex Kolář, Z. Kaplan, J. Suda & Štech (syn. *Knautia arvensis* subsp. *serpentinicola*) entspricht (Resetnik et al. 2014, Frajman et al. 2016). In beiden Linien gibt es zudem daraus hervorgegangene polyploide Formen (Kolář et al. 2012). Die genaue phylogenetische Herkunft der tetraploiden *Knautia arvensis* subsp. *arvensis* und die Identität ihrer Elternarten ist unbekannt.

In Deutschland kommen demnach folgende Gruppen vor: tetraploide *Knautia arvensis* (*Knautia arvensis* subsp. *arvensis*), diploide *Knautia arvensis* (*Knautia arvensis* subsp. *pannonica* (Heuff.) O. Schwarz) und diploide *Knautia serpentinicola* Smejkal ex Kolář (syn. *Knautia arvensis* subsp. *serpentinicola*), letztere ist an einem einzigen Wuchsort in Nordbayern an der Wjaleite auf Serpentin nachgewiesen (Kaplan 1998, Kolář et al. 2015).

Innerhalb des Gesamtareals von *K. arvensis* scheinen die Cytotypen mehr oder weniger parapatrisch, d. h. räumlich getrennt aufzutreten, wobei im Südosten die Diploiden und im Nordwesten die Tetraploiden vorkommen. Die Kontaktzone verläuft durch Mitteleuropa, z. B. kommen Diploide (*Knautia arvensis* subsp. *pannonica* (Heuff.) O. Schwarz) in Tschechien fast ausschließlich im Osten vor, die Tetraploiden (*Knautia arvensis* subsp. *arvensis*) dagegen überall (Kolář et al. 2009). In Deutschland ist die Verbreitung der Ploidiestufen bisher wenig bekannt. Obwohl zahlenmäßig die Tetraploiden stark überwiegen (Kolář et al. 2009, Kaulfuß und Reisch (2019, 2021), karyodb) zeigten die frühen Messungen diploide Cytotypen in Nordrhein-Westfalen und Schleswig-Holstein (karyodb, Wulff 1938). Das Vorkommen am damals jungen Nord-Ostsee-Kanal könnte aber möglicherweise auf Ansaat zurückgehen. In Material aus kommerziellem Regiosaatgut wurden Diploide im Süden Deutschlands nachgewiesen, Tetraploide, die auch bezüglich der genetischen AFLP-Marker stark differenziert waren, im Norden und Westen (Durka et al. 2017). Vergleichende Topfversuche an diesem Material zeigten, dass die Diploiden wesentlich kräftiger wuchsen als die Tetraploiden (Bucharova et al. 2017b). Vergleichende Untersuchungen von *Knautia*-Populationen, die im Rahmen von in Bayern durchgeführten Rekultivierungsprojekten aus Regiosaatgut hervorgegangen waren, mit benachbarten natürlichen Populationen zeigten, dass die natürlichen Populationen durchweg tetraploid, die aus Regiosaatgut hervorgegangenen Rekultivierungspopulationen dagegen in allen Fällen diploid waren (Kaulfuß und Reisch 2019). Die natürliche Verbreitung und Häufigkeit der Cytotypen und wie sie im Regiosaatgut behandelt werden, ist somit eine drängende Frage.

Das natürliche Verbreitungsgebiet von *K. arvensis* (m/mo-b c1-6 EUR-WSIB) erstreckt sich über fast ganz Europa bis Westsibirien. In Deutschland ist die Art fast flächendeckend verbreitet, lediglich im NW fehlt sie gebietsweise, so dass die Rasterfrequenz dort unter 60 % (UG 1) oder leicht darüber (UG 2) liegt.

Die Art ist gynodiözisch mit entweder weiblichen oder hermaphroditischen Pflanzen, wobei die weiblichen Pflanzen Mittel ca 25 % ausmachen (Varga et al. 2022). Die Art ist protandrisch und wird als weitestgehend auskreuzend betrachtet (Ehrendorfer 1962a: „Das Ausmaß dieser

Selbststerilität ist allerdings von Individuum zu Individuum verschieden: neben völlig selbststerilen Pflanzen gibt es auch solche, die nach Selbstung doch einigermaßen Frucht ansetzen.“), obwohl Selbstkompatibilität (an tetraploiden Pflanzen aus Norwegen) nachgewiesen wurde (Vange 2002). Sie wird vor allem von Bienen und Hummeln besucht. *K. arvensis* hat eine besondere Bedeutung für die oligolektische Sandbiene *Andrena hattorfiana* (Fabricius 1775), die auf Dipsacaceen, und hier vor allem auf *K. arvensis* spezialisiert ist. Die behaarten Samen werden epizoochor ausgebreitet.

3.18 *Lathyrus pratensis* L.

Die Gattung *Lathyrus* (Fabaceae) entstand im mittleren bis späten Miozän im östlichen Mittelmeerraum und brachte anschließend einerseits unter trockenen Bedingungen Annuelle und andererseits in den entstehenden europäischen Bergregionen mesophytische mehrjährige Arten hervor (Kenicer et al. 2005). *Lathyrus pratensis* L. (Wiesen-Platterbse) bildet zusammen mit *L. laxiflora* (Sektion *Lathyrus*) und *L. aphaca* (Sekt. *Aphaca*) eine eng verwandte, altweltliche Gruppe (Kenicer et al. 2005, Leht 2009).

Das natürliche Verbreitungsgebiet von *L. pratensis* (m/mo-b c1-7 EUR-WAS) erstreckt sich von der mediterranen bis zur borealen Zone über ganz Europa bis Westasien. In Deutschland ist die Art fast flächendeckend verbreitet, nur im nördlichen Emsland (UG1) existiert eine kleine Verbreitungslücke (<https://www.floraweb.de/webkarten/karte.html?taxnr=3313>).

L. pratensis kommt als diploider ($2n = 2x = 14$) und durch Autopolyploidie entstandener tetraploider ($2n = 4x = 28$) Cytotyp vor. Eine Reihe von Arbeiten suchte nach Merkmalsunterschieden zwischen den Cytotypen, scheiterten aber trotz Merkmalsvariation (z. B. Alter bei der Blüte) an einer sicheren morphologischen Unterscheidung (Larsen 1957, Brunsberg 1977, Francisco-Ortega und Jackson 1992). Jedoch konnten Jordi und Wegmüller (1984) für Populationen aus der Schweiz diagnostische Unterscheidungsmerkmale an der Blüte finden und anerkannten die morphologische Eigenständigkeit der tetraploiden *L. lusseri* Heer. Die Cytotypen sind arealweit grob parapatrich verbreitet, wobei die Diploiden im kontinentalen Mittel- und Nordosteuropa und die Tetraploiden atlantisch (Frankreich) und im Mittelmeergebiet dominieren (Cartier und Blaise 1981, Jordi und Wegmüller 1984). In Deutschland sind bisher nur Diploide nachgewiesen (karyodb, Listl 2016). Die nächsten Tetraploiden sind an der niederländischen Kanalküste und in der Südschweiz anzutreffen (Jordi und Wegmüller 1984)

Eine populationsgenetische Studie an diploiden *L. palustris*-Populationen in Bayern ergab zwei phylogeographische Gruppen, die im Wesentlichen einerseits in der südlichen Hälfte (UG 16, 17, 18) bzw. in der nördlichen Hälfte (UG 11, 12, 14, 15, 19, 21) Bayerns dominant waren. Die nördliche Gruppe wies eine geringere genetische Diversität auf als die südliche (Listl et al. 2018).

3.19 *Leucanthemum vulgare* agg.

Die Gattung *Leucanthemum* (Margerite, Asteraceae) ist ein großer polyploider Komplex geprägt von retikulater Evolution, was eine genaue Aufklärung der Verwandtschaftsverhältnisse verkompliziert. Die Artengruppe *Leucanthemum vulgare* agg. (Asteraceae - Anthemideae) wurde ursprünglich morphologisch definiert (Heywood 1976, Marchi 1982) und umfasst eine polyploidie Serie ($2x-10x$) mit einer Vielzahl von Arten. Für Deutschland sind aus dem Aggregat der Wiesenmargeriten drei morphologisch sehr ähnliche Arten bekannt, *L. vulgare* ($2x$, Margerwiesen-Margerite), *L. ircutianum* ($4x$, Fettwiesen-Margerite) und *L. adustum* ($6x$, Berg-

Margerite) (Polatschek 1966), welche nach Literaturangaben (cf. Oberprieler 2011) eine ökologische Differenzierung aufweisen sollen. Während *L. vulgare* eher trockene (Kalk-) Magerasen bevorzugt, liegt das ökologische Optimum für *L. ircutianum* in etwas feuchteren und nährstoffreicheren Habitaten. Neben diesen in Europa weit verbreiteten Arten, kommt die eher seltene *L. adustum* in Deutschland nur auf Kalksteinkämmen des Schwäbischen und Fränkischen Jura und in den Kalkalpen vor (Seybold 1996). Die Arten sind zumeist selbstinkompatibel und benötigen Insekten zur Bestäubung (Howarth & Williams 1968, Andersson 2008, Lundgren et al. 2015).

3.19.1 *Leucanthemum vulgare* (Vaillant) Lam. s. str.

L. vulgare s. str. (Magerwiesen-Margerite) wird diploid definiert (Polatschek 1966) und hat das größte Verbreitungsgebiet aller diploiden *Leucanthemum*-Gruppen (Greiner 2012).

Die große Formenvielfalt führte zur Unterscheidung etlicher taxonomischer Gruppen unterhalb des Artrangs (z. B. Polatschek 1966, Zelený 1974, Vogt et al. 2018), wobei in Deutschland nur *L. vulgare* subsp. *vulgare* bekannt ist. Die Art hat durch anthropogene Verbreitung weltweite Vorkommen und ist invasiv in Nordamerika mit einem Potential für schnelle adaptive Veränderungen (Stutz et al. 2018). Es wird vermutet, dass *L. vulgare* im anhaltinisch-sächsisch-brandenburgischen Grenzgebiet eine lokale, nördöstliche Arealgrenze aufweist (Scholz & Uhlemann 2001).

3.19.2 *Leucanthemum ircutianum* Turcz. ex DC.

Neben *L. vulgare* ist *L. ircutianum* (Fettwiesen-Margerite) die häufigste und am weitesten verbreitete Art der Gattung. Die beobachtete hohe morphologische Variabilität der Art und die Abgrenzung geographisch definierter Formen führte zur Beschreibung vieler infraspezifischer Taxa (Wagner et al. 2019), wobei für Deutschland nur *L. ircutianum* subsp. *ircutianum* relevant ist (Oberprieler et al. 2023). Es wird angenommen, dass die tetraploide Art ($2n = 4x = 36$) wiederkehrenden, allopolyploiden Ursprungs unter nicht ausschließlicher Beteiligung der diploiden Elternarten *L. vulgare* und *L. virgatum* ist (Greiner 2012, Oberprieler 2022). Basierend auf einer molekularen Datierung für die phylogenetische Separierung der diploiden Ursprungssippen (vor etwa 1,3 Mio J, Wagner et al. 2019) wird vermutet, dass die tetraploiden Linien im *Leucanthemum*-Komplex durch starke Oszillationen in der Größe der Verbreitungsareale und verbundene Hybridisierung im Zuge der Glazial-Interglazial-Zyklen in der zweiten Hälfte des Pleistozäns entstanden sind (Oberprieler et al. 2022).

3.20 *Lotus corniculatus* L.

Die große Gattung *Lotus* (Hornklee, Fabaceae) gliedert sich in mehrere Sektionen. In der Sektion *Lotus* werden nach Degtjareva et al. (2006) und Kramina et al. (2016) mehrere phylogenetische Gruppen unterschieden, deren größte die *L. corniculatus*-Gruppe ist, die neben dem tetraploiden ($2n = 4x = 24$) *Lotus corniculatus* (Gewöhnlicher Hornklee) mehrere diploide ($2n = 2x = 12$) Arten enthält, u. a. *Lotus alpinus* (DC.) Schleich. ex Raymond, *Lotus japonicus* (Regel) Larsen, *Lotus tenuis* Waldst. & Kit. und *L. krylovii*. Dagegen wird *Lotus uliginosus* Schkuhr (*Lotus pedunculatus* auct., non Cav.) nicht als Teil der *L. corniculatus*-Gruppe, sondern in einer eigenen *L. pedunculatus*-Gruppe gesehen.

Die Evolutionsgeschichte von *L. corniculatus* ist nicht vollständig aufgeklärt. Ross und Jones (1985) verwarfen die Hypothesen einer autopolyploiden Entstehung aus *L. alpinus* oder *L. tenuis* und fanden Hinweise auf Hybridisierung von *L. alpinus* oder *L. tenuis* mit *L. pedunculatus*.

In ihrer Synthese der bis dahin verfügbaren Literatur konnten Grant und Small (1996) kein Evolutionsmodell eindeutig identifizieren, präferierten aber ein Modell der Allopolyploidisierung aus *L. uliginosus* und *L. tenuis*. Als maternaler Elter wurde dann *L. tenuis* identifiziert (Gauthier et al. 1997). Allerdings ist *L. corniculatus* möglicherweise polyphyletisch mit unterschiedlichen Elternarten in Europa und Asien (Gauthier et al. 1998, Kramina et al. 2018). Das evolutionäre Zentrum wird im westlichen Mittelmeerraum angesiedelt, von wo aus die Art sich nach Norden und bis Zentralasien ausbreitete. In Osteuropa hybridisiert *L. corniculatus* (4x) mit *L. stepposus* (2x) zu *L. x ucrainicus* (Kramina et al. 2018)

Das natürliche Areal von *L. corniculatus* (m-b c1-6 EURAS) umfasst weite Teile Eurasiens von der mediterranen bis zur borealen Zone.

Die große morphologische Variabilität von *L. corniculatus* interpretierte Chrtková-Zertova (1973) schon vor den späteren genetischen Studien als Ergebnis von Anpassung an vielfältige Umweltbedingungen und fortlaufende intraspezifische Hybridisierung. Auch Steiner und de los Santos (2001) zeigten in einer weltweiten Auswahl an Herkünften eine große morphologische Variabilität, die mit den Umweltbedingungen und Geographie korreliert waren. Die Umweltfaktoren mit dem größten Einfluss auf die Morphologie waren Temperatur-Minimum, Sonnenstunden, Meereshöhe und Breitengrad. Die morphologische Variation war nicht mit den genetischen Mustern von RAPD-Markern korreliert. Die genetische RAPD-Ähnlichkeit war auch nicht mit geographischer Distanz, jedoch mit der Ähnlichkeit der Umweltfaktoren korreliert. Dies deutet darauf hin, dass konservierte Merkmale mit adaptivem Wert durch natürliche Selektion aus einer hoch diversen Ursprungspopulation entstanden, während die Art sich ausbreitete (Steiner und de los Santos 2001).

Der Gewöhnliche Hornklee wird züchterisch bearbeitet und ist Teil von landwirtschaftlich genutzten Gründland- und Feldfutterbaumischungen. Eine Reihe von Sorten (z. B. Bull, Lotella, Marianne, Oberhaunstädter) ist verfügbar und es existieren regionale Anbauempfehlungen. Als besondere Zuchtziele gelten ein geringer Gehalt des zyanogenen Wirkstoffes Lotaustralin, die Platzfestigkeit der Hülsen und die Langlebigkeit. Taxonomisch wurden solche Sorten als *Lotus corniculatus* var. *sativus* Hyl. beschrieben (und sogar in den Artrang erhoben, Loos 2010). Diese, wie auch *L. corniculatus* var./subsp. *hirsutus*, werden in Buttler et al. (2018) in die Synonymie verwiesen.

Vergleichende Merkmalsanalysen an zwei *Lotus*-Sorten und einer wilden deutschen Herkunft zeigten, dass die Kultivare (und auch Hybride aus Sorten und Wildformen) höhere Keimraten aufwiesen, größere Höhe und mehr Biomasse erreichten (Schröder und Prasse 2013c, b, a). Dies führte im Konkurrenzexperiment zur Unterdrückung der wilden Herkünfte. Allerdings waren die Kultivare klimatischen Extremen nicht gewachsen. Da die Sorten die wilden Herkünfte unterdrücken und weil Genfluss über Hybride möglich ist, wird die Nutzung von Sorten für die Renaturierung abgelehnt.

Phänotypische Unterschiede wurden zwischen 12 Populationen von den Britischen Inseln (Smith et al. 2009) festgestellt und die entfernungsabhängigen Unterschiede im Samenertrag führten zur praktischen Empfehlung, dass lokales Saatgut für Rekultivierungen eingesetzt werden sollte.

3.21 *Lychnis flos-cuculi* L.

Neuere molekular-systematische Arbeiten legen nahe, dass die Gattung *Lychnis* (Lichtnelke, Caryophyllaceae) taxonomisch eher innerhalb einer weitgefassten, paraphyletischen Gattung

Silene und dort in der Sektion Coccyanthe anzusiedeln ist (Jafari et al. 2020). Der Ursprung der Gattung wird auf eine Zeit vor etwa 9 Millionen Jahre geschätzt und die Entstehungszeit von *Lychnis flos-cuculi* (Kuckucks-Lichtnelke) auf etwa 4 Millionen Jahre datiert (Gizaw et al. 2016). Verschiedene Form- und Farbvarianten der Art werden kultiviert (z. B. ‚Petit Henry‘, ‚Jenny‘).

Das native Verbreitungsgebiet der Art (Sm/mo-b c1-5 EUR-WSIB) erstreckt sich über weite Teile Europas bis nach Westasien. In Nordamerika kommt die Art neophytisch vor. In Deutschland ist *L. flos-cuculi* in allen 22 Ursprungsgebieten heimisch und bis in Höhenlagen von 2000 m weit verbreitet. Wie viele andere charakteristische Taxa des mesophilen und feuchten Grünlandes hat aber auch diese ehemals häufige Art in den letzten Jahrzehnten signifikant in ihrer Stetigkeit abgenommen (Krause et al. 2014).

Die Art kann sich vegetativ wie auch generativ reproduzieren (Chaloupecká & Lepš 2004). Die Bestäubung erfolgt durch Insekten, wobei Kreuzbestäubung für den Samenansatz die Regel, aber keine Notwendigkeit ist. So ermittelten Dulya & Mikryukov (2016) Auskreuzkreuzungsraten zwischen 100 und 78 % in natürlichen Populationen. Geringe bis mittlere Inzuchtkoeffizienten bestätigen ein eher gemischtes Bestäubungssystem (Galeuchet et al. 2005, Aavik et al. 2012). Obwohl Selbstung bei der Art zu deutlichen Fitnessnachteilen führen kann (Hauser & Loeschke 1994, 1995, Galeuchet et al. 2005b), und Pflanzen von größeren Populationen besser mit ökologischen Veränderungen umgehen können als Pflanzen von kleinen Populationen (Bowmann et al. 2008), zeigen Studien auch, dass starker Genfluss durch Bestäuberbewegungen die Effekte von Habitatfragmentierung auf regionaler Ebene reduzieren kann (van Rossum 2009, van Rossum & Triest 2010). Die Effekte von Inzucht, aber auch von Auskreuzung auf Herbivorenresistenz und Fitness sind zudem stark kontextabhängig und von der Historie einer Population beeinflusst (Leimu et al. 2008, Leimu & Fischer 2010). *L. flos-cuculi* dient in einer Reihe von Studien als Beispiel für den Vergleich zwischen natürlichen und angesäten Populationen (Aavik et al. 2012, 2013, 2014a) und die Untersuchung über den Einfluss von Habitatkonnektivität auf den Genfluss zwischen Populationen (Aavik et al. 2014b, 2014c).

3.22 *Pimpinella saxifraga* L.

Im *Pimpinella saxifraga*-Aggregat werden *P. saxifraga* L. s. str. (Kleine Bibernelle, Apiaceae) und *P. nigra* Mill. zusammengefasst, die nach anderen Autoren als Unterarten von *P. saxifraga* geführt werden. Die nächste verwandte Art in Deutschland ist *P. major*, neophytisch kommt selten *P. peregrina* vor.

Eine ausführliche Beschreibung der Art inklusive der Taxonomie bietet Jawarneh (2021). Die große morphologische Vielfalt, insbesondere der Blattformen, ist taxonomisch irrelevant. Das natürliche Areal von *P. saxifraga* (sm/mo-b c1-6 EUR-(WAS)) reicht von der submeridionalen zur borealen Zone Europas und Westasiens. In Deutschland ist die Art von Süden bis zur Mitte weit verbreitet, fehlt teilweise im Nordwesten und ist in Brandenburg seltener, wo *P. nigra* häufiger anzutreffen ist.

Im *P. saxifraga* agg. treten diploide ($2n = 2x = 20$) und tetraploide ($2n = 4x = 40$) Cytotypen auf. Die tetraploiden Cytotypen von *P. saxifraga* werden als Autopolyploide interpretiert, da multivalente Chromosomenpaarungen nachgewiesen wurden (Hakansson 1933, Müntzing 1936, Sudová et al. 2010). Hunkeler und Favarger (1967) vertraten noch die Hypothese, dass *P. saxifraga* diploid und *P. nigra* tetraploid seien. Dagegen stellt Krahulcova (1992, zit. in Mozolova 2007) ein Modell vor, wonach in beiden Sippen Diploide und Tetraploide vorkommen, die

auch auf beiden Ploidie-Ebenen hybridisieren können. In einer empirischen Arbeit in Tschechien waren alle *P. nigra* diploid, während *P. saxifraga* beide Cytotypen umfasste (Mozolova 2007). Die di- und tetraploiden Cytotypen von *P. saxifraga* s. str. kamen dabei relativ häufig (an 8 von 68 Fundorten) sympatrisch am selben Fundort vor (Mozolova 2007, Sudová et al. 2010). Allerdings war in großen Populationen meist der tetraploide Cytotyp dominierend, was auf *minority cytotype exclusion* (Levin 1975) hindeutet und langfristig zum lokalen Aussterben des diploiden Cytotyps führen kann. Der Erfolg der Tetraploiden kann darauf beruhen, dass diese eine höhere Fitness aufweisen. Sudová et al. (2010) fanden signifikante morphologische Unterschiede (Blattfläche, Sprossgewicht, Wurzelmasse) zwischen Cytotypen, die am selben Fundort wuchsen, wobei tetraploide größer als diploide Pflanzen waren, und ein höheres Wurzel-Sproß-Verhältnis aufwiesen.

Die geographische Verbreitung der *P. saxifraga* s. str.-Cytotypen ist nur unzureichend bekannt. Mozolova (2007) listet 2x für Frankreich, Deutschland, Schweiz, 2x und 4x für Norwegen, Österreich und Tschechien und 4x für Schweden und Finnland. Für Deutschland sind 2x und 4x bekannt: Laut karyodb sind von 8 Messungen die meisten aus Mittel- und Norddeutschland diploid, und wenige aus Hessen tetraploid.

3.23 *Prunella vulgaris* L.

Taxonomie: Neben *Prunella vulgaris* L. (Kleine Braunelle, Lamiaceae) kommen in Deutschland noch *P. grandiflora* (L.) Scholler und *P. laciniata* (L.) L. vor, mit denen *P. vulgaris* in sympatrischen Populationen hybridisieren kann und dabei morphologisch intermediäre Formen ausbildet. Von *P. vulgaris* werden mehrere vikariierende Unterarten unterschieden, z. B. *P. vulgaris* subsp. *lanceolata* in Nordamerika. Im Mitteleuropa kommt nur *P. vulgaris* subsp. *vulgaris* vor. Die *Prunella*-Arten sind diploid ($2n = 2x = 28$).

Das Verbreitungsgebiet der Art (austr-trop/mo-b c1-6 CIRCPOL) umfasst fast ganz Europa bis 69° nördl. Breite und das gemäßigte Asien; als Neophyt ist die Art weltweit verbreitet. In Deutschland ist die Art gemein und in fast allen Ursprungsgebieten in > 90 % der Quadranten nachgewiesen, nur in UG 4 gibt es wenige Lücken.

Die Art ist gynodiözisch, wird vor allem von Hummeln und Bienen bestäubt und ist selbstkompatibel. Bestäuber-Ausschlussversuche zeigen einerseits hohe Auskreuzungsraten (Qu und Widrlechner 2011), andererseits wird ein stabiles mixed-mating System nachgewiesen, wobei stark auskreuzende und stärker selbstbestäubende Individuen koexistieren (Ling et al. 2022). Die Samenausbreitung erfolgt epi- und endozoochor.

Prunella vulgaris ist eine der Pflanzenarten, die im Zuge der in der ersten Hälfte des 20. Jh. aufkommenden ökogenetischen Studien und auch später mehrfach untersucht wurde. Grundfragen dieser mit Hilfe von common-garden-Versuchen durchgeführten Studien sind die Ursache der großen phänotypischen Variabilität (genetisch oder plastisch) und der Zusammenhang zwischen Phänotyp und Umwelt, also die Existenz von Ökotypen, Ökoklinen und die Frage nach lokaler Anpassung.

Schon Böcher (1949) zeigte mit Versuchen an > 130 Ursprungspopulationen aus weiten Teilen Europas (Schwerpunkt Skandinavien) eine sehr große Variabilität von Lebensdauer, Zeitpunkt der ersten Samenbildung, Wuchsform, Größe, klonalem Wachstum etc. Diese Variation ließ sich entlang unterschiedlicher Klinen gliedern: geographische Herkunft im S-N-Gradient, Habitat (Rasen, Weiden, Wiesen, Gehölz), Wasserversorgung (trocken-feucht), Höhenlage, und

zu Ökotypen zusammenfassen. Allerdings sind keine klar abgegrenzten Populationen von Ökotypen ausgebildet, sondern eine große Variationsbreite der Merkmalskombinationen vorhanden. Insgesamt herrscht das Bild der großräumigen Merkmalsgradienten (Klinen), die mit Umweltfaktoren gekoppelt sind. In die gleiche Richtung gehen Versuche von Warwick und Briggs (1979), die phänotypische und genetische Differenzierung zwischen Landnutzungsformen (Rasen, Weide, Wiese) und lokale Anpassung bei gleichzeitig hoher Intra- und Interpopulations-Variation zeigten. Die Untersuchungen von Schmid (Schmid 1985, Schmid und Harper 1985) aus Großbritannien zeigten, dass genetische Differenzierung sowohl zwischen als auch innerhalb von Populationen vorhanden ist, z. B. als kleinräumige Anpassung an das Mahdregime.

Auch aus Nordamerika gibt es Untersuchungen zur ökogenetischen Variation bei *Prunella vulgaris*, z. B. mit Belegen für N-S-Klinen der Blütenzahl (Winn und Gross 1993) und Nachweis von Habitatanpassung in Bezug auf Pflanzenhöhe und Lichtgenuss (Winn und Evans 1991). Anpassungsfähigkeit durch phänotypische Plastizität und evolutionäre Adaptation wurde auch im Zuge neophytischer Ausbreitung in Waldstandorte gezeigt (Godoy et al. 2011).

3.24 *Ranunculus acris* L.

Der *Ranunculus acris*-Komplex (Scharfer Hahnenfuß, Ranunculaceae) ist Teil des Subgenus *Ranunculus* sect. *Ranunculus*. *Ranunculus acris* s. l. ist ein sehr formenreiches Taxon, in Nord- und Mitteleuropa weit verbreitet und sehr häufig. *Ranunculus acris* s. str. ist diploid ($2n = 14$) und bildet mit anderen Arten, welche die innerhalb der Gattung eher ungewöhnliche basale Chromosomenzahl $x = 7$ aufweisen, eine monophyletische Gruppe (Paun et al. 2005, Baltisberger und Hörandl 2016) und ist nicht enger verwandt mit *R. repens* oder *R. bulbosus*. Die Diversifizierung innerhalb der Gruppe und damit das Entstehen von *R. acris* wird auf ≤ 2 Mio Jahre datiert (Paun et al. 2005).

Das natürliche Verbreitungsgebiet der Art (m/mo-arct c1-7 EURAS) reicht von der mediterranen bis zur arktischen Zone Eurasiens. In Deutschland ist die Art gemein und in allen Ursprungsgebieten in $> 95\%$ der Quadranten nachgewiesen. Coles (1971) zeigt eine Karte der Unterarten, nach der subsp. *friesianus* im SW-Deutschland und O-Sachsen vorkommen soll.

Details zur Biologie der Art gibt Harper (1957). *R. acris* produziert Ranunculin, das für Weidevieh giftig ist, weswegen die Pflanze verschmäht wird und sich zum Weideunkraut entwickelt. *R. acris* ist selbstinkompatibel (Osterbye 1975) und der Samenansatz ist Pollen- und Bestäuber-limitiert (Totland und Eide 1999, Hegland und Totland 2007).

3.25 *Salvia pratensis* L.

Die Gattung *Salvia* (Lamiaceae) hat eine subkosmopolitische Verbreitung und umfasst ca. 1.000 Arten, die Untergattung *Sclarea*, zu der *S. pratensis* (Wiesen-Salbei) gehört, hat ihr Diversitätszentrum im Mittelmeerraum und umfasst immer noch ca. 250 Arten (Rose et al. 2021).

Phylogeographische Studien von *Salvia pratensis* fehlen (siehe aber Krak et al. 2020), die nord-mediterranen Vorkommen von N-Spanien bis zum Balkan legen aber nahe, dass es mehrere glaziale Refugien gab, von denen aus die nacheiszeitliche Wiederbesiedlung Mitteleuropas erfolgte.

Das natürliche Verbreitungsgebiet von *S. pratensis* (sm-stemp c2-5 EUR) ist europäisch (Moughan et al. 2021), reicht von Nordspanien bis an den Ural und von Süditalien bis Mitteldänemark und Südengland (Für Großbritannien ist umstritten, ob die Art als nativ oder neophytisch

einzuordnen ist; Erstnachweis 1696). Der dem Ärmelkanal und der Nordsee zugewandte Küstenstreifen von Frankreich bis Dänemark ist nicht durchgehend besiedelt. In großen Teilen Skandinaviens und in den baltischen Staaten existieren nur einzelne Vorposten.

In Deutschland erreicht die Art nur in acht süd- und mitteldeutschen Ursprungsgebieten eine Quadrantenfrequenz von > 60 % (UG 5, 9, 11-14, 16, 17), knapp unter 60 % in UG 21 und 22. Bei Hegi (1910, V.4, S. 2500) ist zur Verbreitung und Ausbreitung angegeben: „Die Wiesen-Salbei ist eine ursprünglich sicher südeuropäisch-pontische Steppenpflanze, die sich aber bereits über den grössten Teil von Mitteleuropa ausgebreitet hat. ... Die Ausbreitung erfolgt wohl besonders mit Gras- und Kleesamenmischungen, doch aktiv längs von Eisenbahnen, Flussdämmen usw. An solchen halb-ruderalen Standorten entstehen leicht eigentliche Salbeibestände“.

Die Art ist in ihrem gesamten Verbreitungsgebiet diploid ($2n = 2x = 18$). Eine aktuelle Monographie der Biologie der Art liefern Moughan et al. (2021). Die Art ist selbstkompatibel aber auf Insektenbestäubung durch Bienen und Hummeln angewiesen.

Schon früh wurde für *S. pratensis* nachgewiesen, dass genetische Drift in kleinen Populationen zum Verlust an genetischer Variation und zu starker genetischer Differenzierung zwischen Populationen führt (van Treuren et al. 1991).

3.26 *Silene vulgaris* (Moench) Garcke, s. l.

Die artenreiche Gattung *Silene* (Caryophyllaceae) umfasst ca. 600-700 Arten und bildet zusammen mit *Agrostemma*, *Cucubalus* und *Lychnis* die Tribus *Sileneae*. *Silene vulgaris* (Taubenkropf-Leimkraut) und ihre nächste Verwandte *S. uniflora* sind Teil der phylogenetisch gut gesicherten Untergattung *Behenantha* (Sloan et al. 2009). *S. vulgaris* ist morphologisch sehr variabel und es wird neben der typischen eine weitere Unterart aus den Alpen geführt (*S. vulgaris* subsp. *glareosa*). Formen auf Schwermetallhalden haben keine eigenen taxonomischen Rang. Weitere Unterarten, z. B. die der Flora Europaea, werden aufgrund hoher Variabilität in Frage gestellt (Melzheimer und Damboldt 1973).

Das natürliche Areal von *S. vulgaris* (m-b c1-7 EUR-WAS-(OAS)) umfasst ganz Europa inkl. meridionaler und borealer Zone und reicht bis nach Westasien.

Die Art ist im größten Teil ihres Areals, inklusive Deutschlands, durchgängig diploid ($2n = 2x = 24$). Tetraploide ($2n = 48$) Sippen sind ausschließlich im Mittelmeerraum, vor allem aus Griechenland, Portugal und Israel bekannt, lassen sich aber aufgrund der jeweiligen großen Variabilität morphologisch nicht sicher von den diploiden trennen (Melzheimer und Damboldt 1973). Zwei phylogeographische Analysen identifizierten drei mehr oder weniger übereinstimmende phylogeographische Gruppen in Süd- (Spanien, SW-Frankreich, östlicher Mittelmeerraum) West- (NW-Frankreich, Britische Inseln) und Mittel- und Osteuropa (inkl. Deutschland) (Sebasky et al. 2016, Kahl et al. 2021). Experimentelle Analysen von Herkünften entlang einem großen europäischen Klimagradienten zeigten, dass die Art über eine große universell verbreitete phänotypische Plastizität verfügt (Kahl et al. 2019) und nur einzelne Merkmale (z.B. Blütenzahl) nach Norden veränderte Reaktionsmuster zeigten. Es zeigten sich aber deutlichere phänotypische Unterschiede und Reaktionsnormen zwischen den phylogeographischen Gruppen.

3.27 *Thymus pulegioides* L. s. l.

Thymus pulegioides L. (Gemeiner Thymian, Lamiaceae) ist Teil einer formenreichen Artengruppe. Nach Buttler et al. (2018) umfasst das *Thymus chamaedrys*-Aggregat (nach Rothmaler

(Müller et al. 2021): *T. pulegioides* agg.) in Deutschland die Arten *T. alpestris*, *T. pseudoalpestris* und *T. pulegioides* s. l. Letzteres wiederum umfasst die Unterarten *T. pulegioides* subsp. *carniolicus*, *T. pulegioides* subsp. *semialpestris* und *T. pulegioides* subsp. *pulegioides* = *T. pulegioides* s. str. (syn. *T. chamaedrys*, *T. pulegioides* subsp. *chamaedrys*). Wichtige Arten mit Verwechslungspotential sind zudem *T. serpyllum* und *T. praecox*. Weitere, nur lokal vorkommende Arten und Unterarten z. B. im Rothmaler genannt.

Die Gattung *Thymus* (Lamiaceae, Unterfamilie Nepetoideae Kostel, Tribus Menthae Dumort., Subtribus Enthinae Endl.) umfasst ca. 250 Taxa in Europa, Nordafrika, Asien sowie Grönland und wird in acht Sektionen untergliedert. Das Diversitätszentrum der Gattung ist die Mittelmeerregion. Aufgrund der großen morphologischen Variabilität vieler Arten und des Fehlens eindeutiger diagnostischer Merkmale wurden über tausend Arten beschrieben (Sostaric et al. 2012). Alle mitteleuropäischen Arten gehören zur Sektion *Serpyllum*.

Eine Phylogenie auf molekularer Basis des engen Verwandtschaftskreises um *T. pulegioides* fehlt derzeit. Die Ergebnisse einer entsprechende Arbeit (Mekonnen 2019) konnten vor der geplanten Publikation nicht eingesehen werden.

Der Versuch, DNA-basiertes Barcoding für die Unterscheidung von 8 Arten *Thymus*-Arten der Untergattung *Thymus* (inkl. *T. pulegioides*, *T. praecox*, *T. vulgaris* und 6 weitere) zu nutzen, scheiterte, da es keine Taxon-spezifischen Haplotypen der *barcode*-Regionen gab, sondern alle Haplotypen in mehreren Arten vorkamen (Federici et al. 2013). Als mögliche Ursachen werden eine erhöhte Mutationsrate, interspezifische Hybridisierung und Polyploidisierung genannt. Andererseits könnten solche Befunde auf alte, ancestrale Polymorphismen oder auf junge, rezente Artbildung zurückzuführen sein (Bräuchler et al. 2010). Ob diese Ununterscheidbarkeit der Arten auf der Ebene der Barcodes auch auf Gesamtgenom-Ebene (z. B. SNP Marker) zutrifft, ist unklar.

Über die Problematik der taxonomischen Ränge der Thymian Formen schreiben Bartolucci et al. (2013, hier übersetzt) „*T. pulegioides* ist eine sehr polymorphe Art, die üblicherweise auf Basis der Kelchlänge, der Blattdimensionen, der Länge der Infloreszenzen und der Behaarung der Blätter in verschiedene Arten oder Unterarten aufgegliedert wird (z. B. subsp. *chamaedrys* (Fr.) Guşul., subsp. *effusus* (Host) Ronniger, subsp. *montanus* (Benth.) Ronniger und subsp. *pannonicus* (All.) Kerguélen). Unter Berücksichtigung der hohen morphologischen Variabilität, des Vorkommens intermediärer Formen und des Fehlens distinkter ökologischer oder geographischer Eigenheiten ist es unmöglich, eine Klassifikation auf Unterart-Rang zu rechtfertigen (Jalas 1974). Solange eine detaillierte Revision der Art über ihr gesamtes Areal aussteht, scheint es daher ratsam, dem Vorschlag von Jalas (1974) zu folgen und die behaarten und klebrigen Formen von *T. pulegioides* auf dem Rang von Varietäten zu führen“. Dieser Ansicht scheint z. B. die europäische Euro+Med Liste (Euro+Med 2006+) zu folgen, die die oben genannten Unterarten als Synonyme von *T. pulegioides* führt. Dies steht im Gegensatz zu der in Deutschland üblichen Auftrennung der Taxa (Buttler et al. 2018, Müller et al. 2021).

Die Chromosomenzahl von *T. chamaedrys* agg. inkl. *T. pulegioides* und *T. alpestris*, beträgt $2n = 4x = 28$. Dagegen hat *T. serpyllum* eine andere Grundzahl ($2n = 4x = 24$) und *T. praecox* ist octoploid ($2n = 8x = 56$).

Das natürliche Areal von *T. pulegioides* (sm/(mo)-temp c1-4 EUR) umfasst die submeridionale bis zur temperaten Zone Europas. Hylander (1943) gibt an, dass *T. pulegioides* als Verunreinigung von Grassamen aus Süddeutschland bis in Parkanlagen nach Schweden verbracht wurde.

Die Art ist obligat insektenbestäubt, aber selbstkompatibel (Pigott 1955).

3.28 *Tragopogon pratensis* L. s. l.

Die Gattung *Tragopogon* (Asteraceae) umfasst ca. 150 Arten und ist eurasisch verbreitet mit Verbreitungszentren im Mittelmeerraum, Mittelasien und Osteuropa. In Deutschland kommen fünf Arten vor, deren phylogenetische Verhältnisse gut untersucht sind (Mavrodiev et al. 2005). *T. pratensis*, (Wiesen-Bocksbart) sein nächster Verwandter *T. minor* (Kleiner Wiesenbocksbart), und *T. orientalis* (Östlicher Wiesen-Bocksbart) sind Teil der monophyletischen Sektion *Tragopogon*, die ansonsten nur noch lokal-endemisch verbreitete Arten umfasst. Die Sektion *Tragopogon* ist die Schwestergruppe zu mehreren anderen Sektionen, inklusive *T. dubius* in der Sektion *Majores* s. l. und *T. porrifolius* in der Sektion *Hebecarpus*.

Tragopogon pratensis s. l. ist, wie die meisten *Tragopogon*-Arten, ausschließlich diploid ($2n = 2x = 12$). Während Hybridisierung vorkommt (z. B. zwischen *T. pratensis* und *T. porrifolius*, Clausen 1966, Matthews et al. 2015), spielt in Europa Polyploidisierung keine Rolle, im Gegensatz zu Nordamerika, wo die dort neophytisch vorkommenden diploiden *T. pratensis*, *dubius* und *porrifolius* ein vielbeachtetes Hybridisierungs-/Allopolyploidisierungs-Dreieck entwickelten (z. B. Shan et al. 2020).

Phylogeographische Untersuchungen zu *T. pratensis* s. l. und den einzelnen Arten fehlen.

Das Verbreitungsgebiet von *T. pratensis* (m-temp c1-4 EUR) umfasst von Spanien, Italien und dem Balkan im Süden bis zur Mitte Skandinaviens im Norden und von den Britischen Inseln im Westen bis hinter den Ural im Osten weite Teile Europas. *T. orientalis* (m-temp c2-7 EUR-WSIB) hat eine geringere N-S-Ausdehnung, ist aber von W-Europa bis O-Asien verbreitet. *T. minor* (temp c1-2EUR) hat ein westeuropäisch-atlantisches Areal. In Deutschland ist *T. pratensis* s. str. weit verbreitet, aber nicht gut kartiert. So weist die Verbreitungskarte scheinbare Verbreitungsgrenzen auf, die mit Bundeslandgrenzenkarte übereinstimmen und Kartierungsartefakte sind (NetPhyD und BfN 2013: 87). *T. orientalis* ist beschränkt auf den Süden und Teile Mitteldeutschlands einschließlich dem oberen Elbtal, außerdem Rheintal mit westlichen Nebenflüssen. Die Verbreitung von *T. minor* ist ungenügend bekannt, möglicherweise wegen der Verwechslungsmöglichkeit von *T. pratensis* mit kurzen Zungenblüten (Bomble 2013, zur Variabilität der Länge der Zungenblüten siehe auch Matthews et al. 2015). Für Teile Norddeutschlands wird *T. minor* als vorherrschende Sippe des Aggregates angegeben (Christensen 2009).

Tragopogon pratensis ist selbstkompatibel und zeigt nach erzwungener Selbstbestäubung keine Inzuchtdepression (Picó et al. 2003).

4 Ergebnisse: Artenprofile der genetischen Diversität und Struktur

4.1 *Achillea millefolium* agg.

Von *Achillea millefolium* agg. lagen Daten von 639 Proben und 5.813 SNPs vor. Die PCA (Abb. 28) zeigt drei gut abgegrenzte Gruppen. Zwei dieser Gruppen können durch Referenzproben als *A. millefolium* s. str. ($2n = 6x$) und *A. pratensis* ($2n = 4x$) identifiziert werden. Die dritte Gruppe umfasst mehrere Arten, *A. pannonica* ($2n = 8x$), *A. collina* ($2n = 4x$) und *A. setacea* ($2n = 2x$). Diese für trockenere Standorte typischen Arten können hier nicht weiter differenziert werden. Exemplarische cytometrische Ploidie-Analysen bestätigen die erwarteten Ploidiestufen von *A. millefolium* s. str., *A. pratensis* und *A. pannonica*. Die Trennung der Arten erfolgte über Schwellenwerte der PCA-Achsen (*A. millefolium*: $PC1 < 2$ & $PC2 < 2$; *A. pratensis*: $PC1 > 1.99$ & $PC2 < 2$; *A. pannonica* + *A. collina* + *A. setacea*-Gruppe: $PC2 > 2$). Auf *A. millefolium* entfielen 380, auf *A. pratensis* 181 Proben. Einige Proben liegen in der PCA intermediär zwischen *A. millefolium* und *A. pratensis*; sie wurden aufgrund der k-Means-Analyse zu *A. millefolium* gestellt. Ob es sich bei ihnen um Hybriden zwischen *A. millefolium* und *A. pratensis* handelt, und welche Ploidie sie haben, ist unbekannt.

In der Analyse der cpDNA unterscheiden wir vier cpDNA-Gruppen (Abb. 28C), deren häufigste (blau) in allen Gruppen die vorherrschende war (Abb. 28D). In *A. millefolium* s. str. traten alle vier cpDNA-Gruppen auf, während in *A. pratensis* die ebenfalls häufige rote und die orange Gruppe fehlten, was die große genetische Distanz der beiden Arten unterstreicht.

Im Folgenden werden auf Grund der jeweils großen Zahl an Proben und der weiten geographischen Verbreitung *A. millefolium* s. str. und *A. pratensis* auf Artebene dargestellt.

Eines der morphologischen Differenzierungsmerkmale zwischen *A. millefolium* s.str und *A. pratensis* ist der Stengeldurchmesser, der bei *A. pratensis* 1-2 (-3) mm und bei *A. millefolium* >2 mm sein soll (Müller et al. 2021). Messungen an insgesamt 19 herbarisierten Pflanzen der hier als *A. pratensis* bezeichneten genetischen Gruppe hatten jedoch Stengeldurchmesser zwischen 1,6 und 4,9 mm (Mittelwert 2,5 mm) während bei 3 Pflanzen der hier als *A. millefolium* bezeichneten genetischen Gruppe ein Stengeldurchmesser zwischen 2,8-3,8 (Mittelwert 3,1) festgestellt wurde. Somit scheint die morphologische Variabilität von *A. pratensis* größer als bisher angegeben zu sein, da 79% der *A. pratensis*-Individuen Stengeldurchmesser >2 mm aufwiesen. Eine wesentlich größere Variabilität zeigte *A. pratensis* auch bei der Pflanzenhöhe und beim Infloreszenzdurchmesser. Weitere Untersuchungen der morphologischen Variabilität der genetischen Gruppen im *A. millefolium* agg. scheinen dringend nötig.

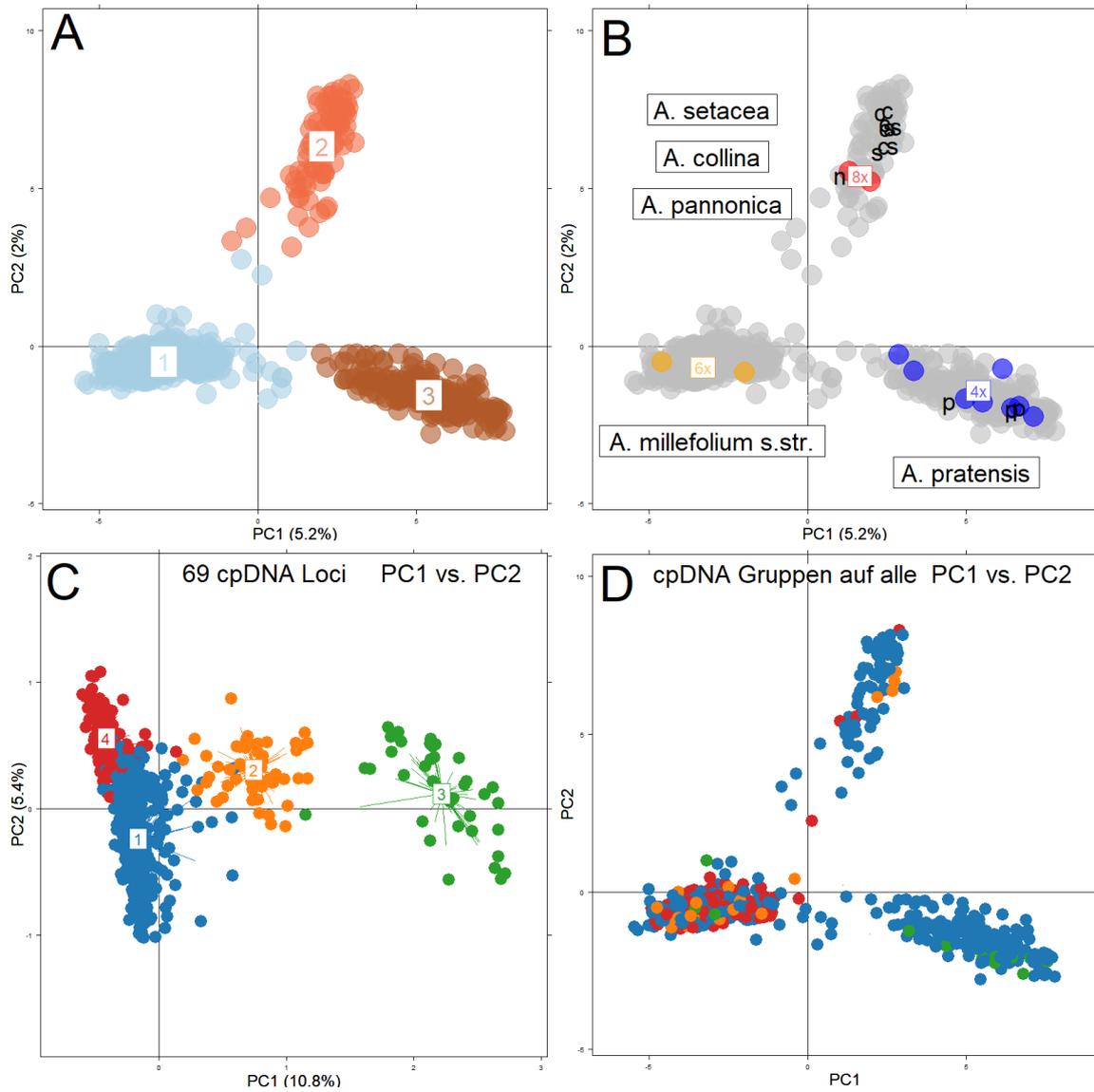


Abb. 28 Genetische Struktur von *Achillea millefolium* agg. in der PCA. **A, B, D** basierend auf allen SNP-Markern; **A** K-Means-Cluster für K = 3; **B** Ploidie (farbig) und taxonomische Referenzproben (Kleinbuchstaben: c = *A. collina*, s = *A. setacea*, n = *A. pannonica*, p = *A. pratensis*). **C** PCA von 69 cpDNA-Loci, wobei vier cpDNA-Gruppen unterschieden wurden; **D** wie **A/B** aber eingefärbt nach cpDNA-Gruppen.

4.2 *Achillea millefolium* L. s. str.

Von *Achillea millefolium* s. str. lagen Daten von 378 Proben und 5.047 SNPs vor. Aus einigen UG liegen sehr wenige Proben vor, da dort *A. pratensis* bzw. *A. pannonica/collina* häufig waren. Insbesondere in UG 16, den östlichen Teilen von UG 17 und auch in UG 5 war *A. millefolium* s. str. selten bis fehlend. Die genetische Populationsstruktur zeigt Abb. 29.

Die PCA zeigt eine kompakte Punktwolke mit einigen Ausreißer-Individuen auf PC2. Es ist entlang PC2 eine schwache räumliche Strukturierung zu erkennen mit einem Schwerpunkt südlicher UG (14, 17, 18, 19) im unteren und einem Schwerpunkt westlicher UG (2, 7, 9, 10) im oberen Teil der Grafik. Insgesamt ist aber nur eine schwache Trennung der UG ersichtlich. Entlang PC3 sind wiederum die alpin/voralpinen UG 17 und 18 etwas abgerückt.

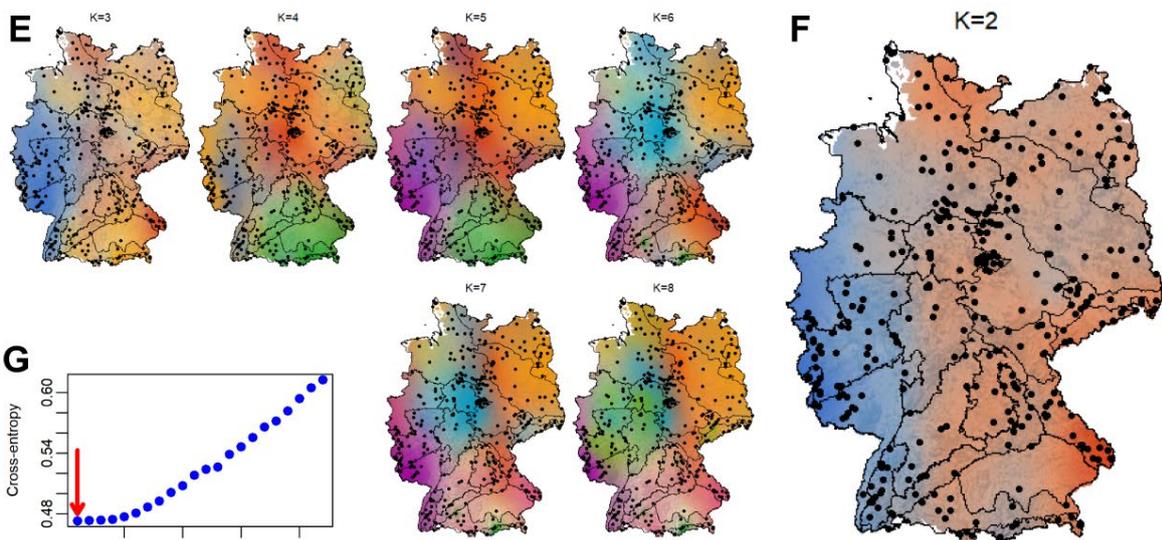
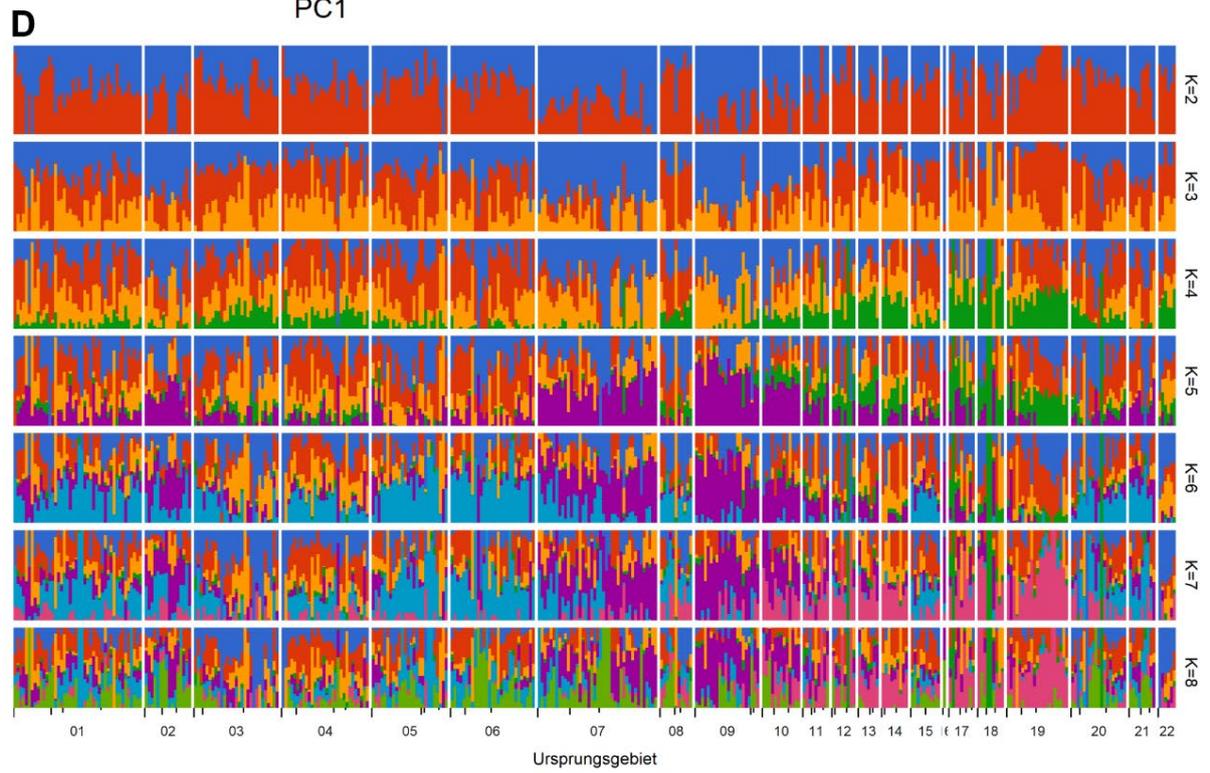
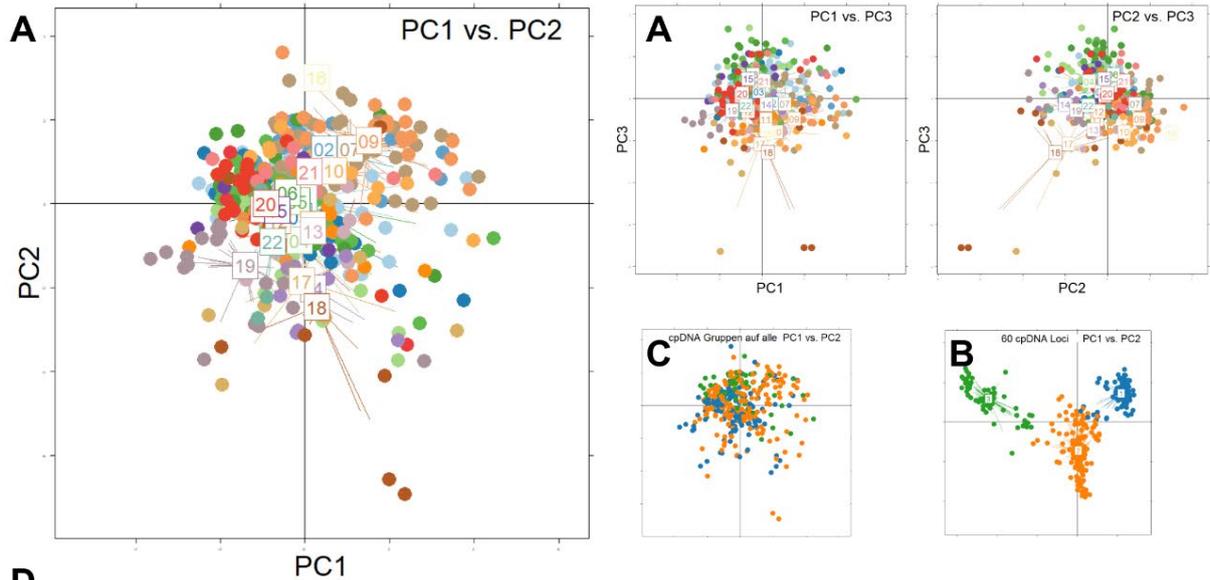
Werden die drei unterschiedenen cpDNA-Gruppen auf die Genotypen projiziert (Abb. 29C), oder als Karte dargestellt (nicht gezeigt) ist eine geographische Struktur erkennbar: Die blaue cpDNA-Gruppe fehlt in den südlichen UG weitgehend, die orange Gruppe fehlt im SW, während die grüne überall vorkommt.

Die Admixture-Analyse zeigt mit $K_{\min,CE} = 1$ wenig Struktur. Bei allen K-Werten ist ein sehr hoher Anteil an gemischten Genotypen zu beobachten. Wir präferieren $K = 2$, mit relativ klaren Gruppen im Westen (blau: UG 2, 7, 9, 10) und SO (rot: UG 18, 19). Die übrigen Genpools und UG sind stark durchmischt.

Die insgesamt geringe Differenzierung zeigt sich ebenso in den paarweisen F_{ST} -Werten, die meist sehr gering ($< 0,01$) und teilweise nicht signifikant sind, und in der globalen AMOVA, die nur 0,563 der molekularen Varianz zwischen den Ursprungsgebieten ausweist. Hervorzuheben sind die jeweils relativ hohen genetischen Distanzen der UG 17, 18 und 19 einerseits und UG 22 andererseits zu den meisten anderen UG.

Das Muster von Isolation-durch-Distanz ist signifikant, jedoch mit einer schwachen Steigung von 0,002 $F_{ST}/100$ km. Isolation durch Umwelt zeigt sich bei den Faktoren Temperatur/Niederschlag, Kontinentalität, Bodendichte und Bodennährstoffen, die mit der Differenzierung zwischen W- und SO-Deutschland einhergeht.

Die individuelle Diversität (sMLH) zeigt keinen Zusammenhang mit den betrachteten Standortparametern.



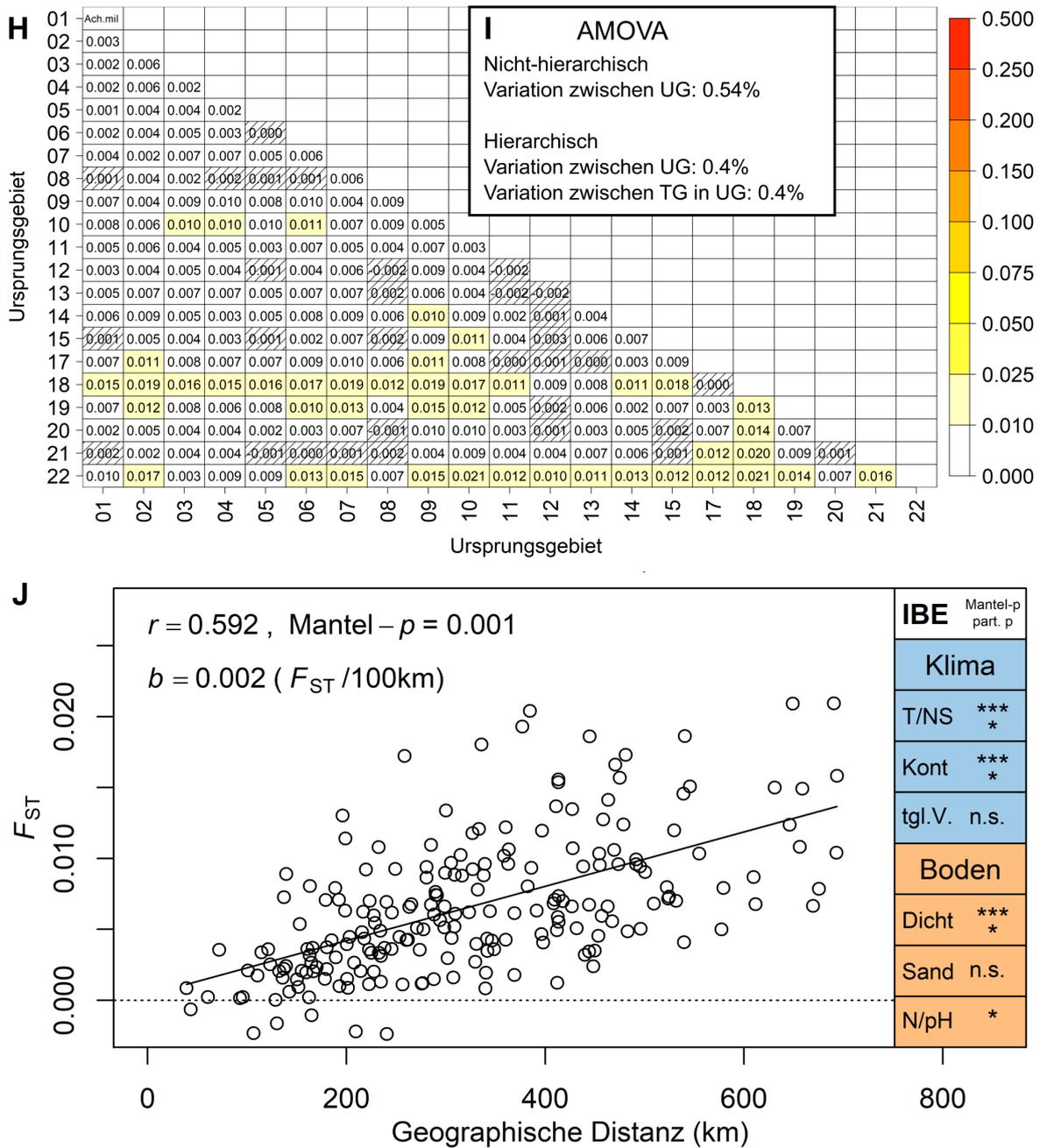


Abb. 29 Genetische Populationsstruktur von *Achillea millefolium* s. str. **A** Hauptkomponentenanalyse (PCA) aller untersuchten Individuen basierend auf allen SNP Markern mit farblicher Hervorhebung der Ursprungsgebiete (UG). **B** PCA basierend ausschließlich auf den cpDNA-SNP-Markern und mit Gruppierung („Chloroplasten-Gruppen“) mittels k-Means clustering. **C** PCA wie in **A**, aber mit farblicher Hervorhebung der Chloroplasten-Gruppen. **D** Balkendiagramme der Admixture-Analyse für $k = 2-8$ Cluster, gruppiert nach Ursprungsgebieten (UG). Schmale Balken stellen einzelne Pflanzenindividuen dar, wobei die Farben die individuellen Anteile der jeweils unterschiedenen genetischen Einheiten (Genpools) abbilden. Die unterschiedlichen langen Skalenstriche an der X-Achse kennzeichnen in jedem UG den Beginn der Teilgebiete a, b, c, d. **E, F** Räumliche Interpolation der Clusterzugehörigkeit bei $k = 2-8$ für das Gebiet Deutschlands. **F** Größere Darstellung für das präferierte K. **G** Kreuz-Entropie-Diagramm, das ein Minimum bei dem k erreicht, das die zuverlässigste Gruppierung erlaubt. **H** Matrix der paarweisen genetischen Differenzierung (F_{ST} -Werte) zwischen Ursprungsgebieten (nicht sig-

nifikante F_{ST} -Werte sind schraffiert). **I** Analyse der molekularen Varianz (AMOVA), die die Varianzanteile der genomischen Vielfalt zwischen UG, bzw. in einer hierarchischen Analyse die Varianzanteile zwischen UG und zwischen TG innerhalb von UG ausweist. **J** Genetische Differenzierung als Funktion der geographischen Distanz (Isolation-durch-Distanz, **IBD**) mit Angabe der Steigung b , skaliert auf 100 km; jeder Punkt stellt den Vergleich zweier UG dar. Im farblich unterlegten Kasten ist die Abhängigkeit der genetischen Differenzierung von der Umweltdistanz dargestellt (Isolation durch Umwelt, **IBE**), für je drei Hauptfaktoren des Klimas (Temperatur/Niederschlag, Kontinentalität und tägliche Variation) und des Bodens (Dichte, Sandanteil, Nährstoffgehalt und pH), angegeben mit den Codes für einen direkten signifikanten Zusammenhang (Mantel-Tests, oben), bzw. nach Korrektur auf geographische Distanz (partieller Mantel-Tests, unten): *** $p < 0,001$, ** $p < 0,01$, * $p < 0,05$, . $p < 0,1$.

4.3 *Achillea pratensis* Saukel & R. Länger

Von *Achillea pratensis* lagen Daten von 173 Proben und 4.409 SNPs vor. Die Art wurde — bis auf zwei — in allen UG festgestellt. Besonders viele Proben lagen aus den UG 16, 17, 11, 13 und 5 vor. Dabei war vor allem UG 16 auffällig, in dem 25 von 26 untersuchten Proben auf *A. pratensis* entfielen, die über das ganze UG verstreut von insgesamt 18 SammlerInnen gewonnen wurden, so dass hier von einer repräsentativen Beprobung ausgegangen werden kann. Keine Proben liegen vor für UG 1 und 19 und nur eine Probe aus UG 8. Somit hat *A. pratensis* zwar einen gewissen Schwerpunkt in Süddeutschland, kommt aber auch im Nordosten häufig vor. Die genetische Populationsstruktur zeigt Abb. 30.

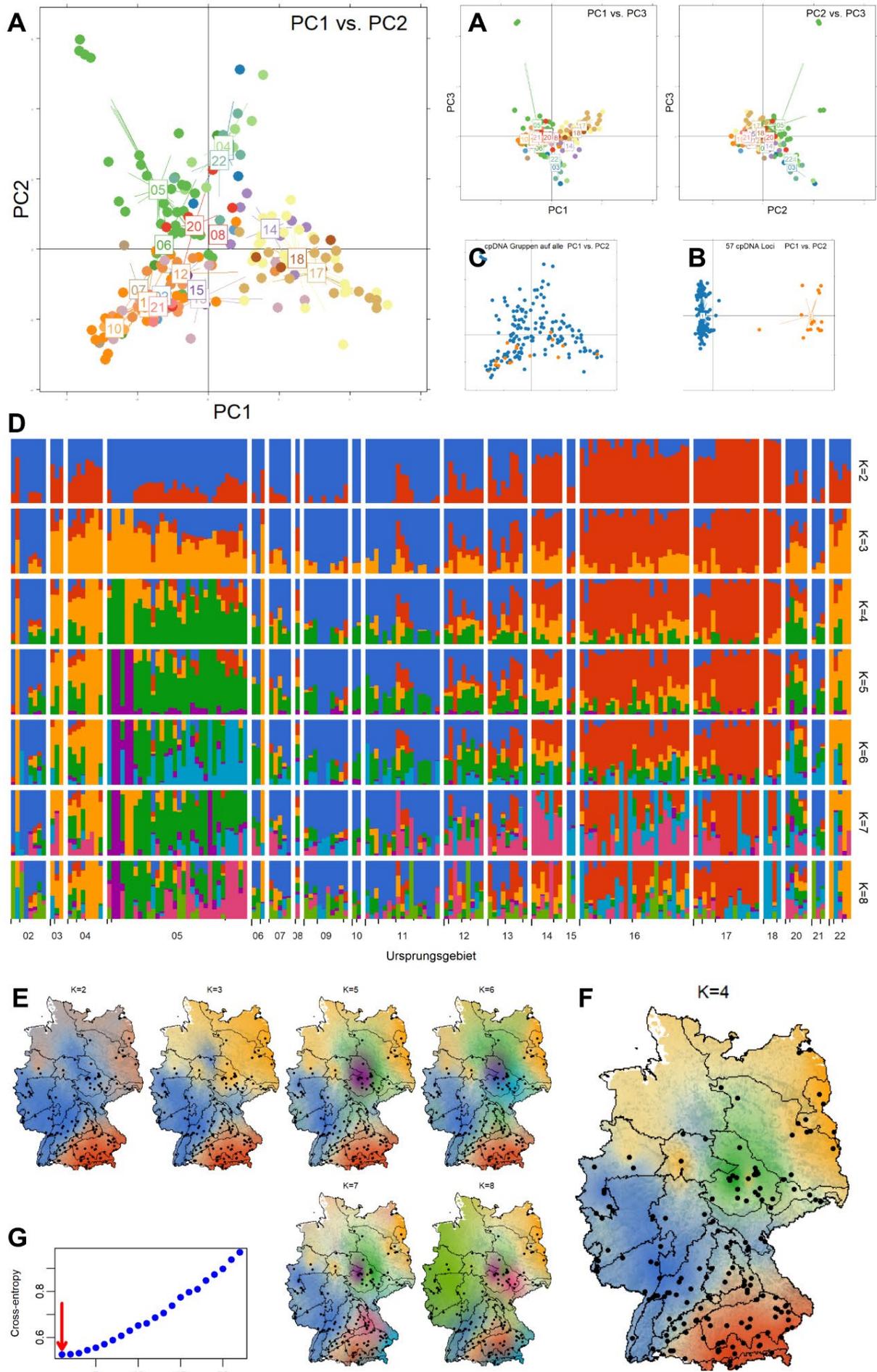
Die PCA zeigt auf PC1 und PC2 eine sternförmige Anordnung mit einer südlichen Gruppe (UG 14, 16, 17, 18), einer nördlichen Gruppe (UG 4, 22), einer westlichen Gruppe (UG 7, 9, 10, 11, 21) und einer mitteldeutschen Gruppe (UG 5, 6, 8, 20). Es wurden zwei Chloroplasten-Gruppen festgestellt, deren häufige überall vertreten ist, während die seltenere sich auf den Süden und Westen beschränkte.

Die Admixture-Analyse weist mit $K_{\min.CE} = 1$ nur eine schwache Struktur aus. Allerdings werden mindestens bis $K = 4$ sowohl viele Individuen vollständig einem Genpool zugeordnet und es treten klare regionale Schwerpunkte der Genpools auf. Bei $K = 2$ kontrastiert der Südostem (UG 14, 16, 17, 18) gegen Westen (UG 7, 9, 10, 11, 21), bei $K = 3$ wird der Nordosten (UG 3, 4, 5, 22) abgetrennt. Beim von uns präferierten $K = 4$ teilt sich zusätzlich der gelbe Pool in einen nordöstlichen (gelb, UG, 4, 22) und einen mitteldeutschen Teil (UG 5) auf.

Die genetische Differenzierung zwischen UG ist stärker als bei *A. millefolium* ausgeprägt und vor allem die UG 17 und 18 sind mit paarweisen F_{ST} -Werten $> 0,01-0,036$ von den übrigen UG relativ stark differenziert. Die globale AMOVA weist 1,34 % der molekularen Varianz zwischen den Ursprungsgebieten aus, mit nur geringer Differenzierung zwischen TG in UG (0,5 %).

Wir beobachten eine signifikante Isolation-durch-Distanz-Beziehung mit einer im Vergleich zu *A. millefolium* leicht höheren Steigung von 0,003 $F_{ST}/100$ km. Es werden signifikante Isolation durch Umwelteffekte nachgewiesen von Temperatur/Niederschlag, Kontinentalität und allen Bodenfaktoren, insbesondere Bodendichte und Sandanteil.

Die individuelle Diversität (sMLH) zeigt keinen Zusammenhang mit den betrachteten Standortparametern.



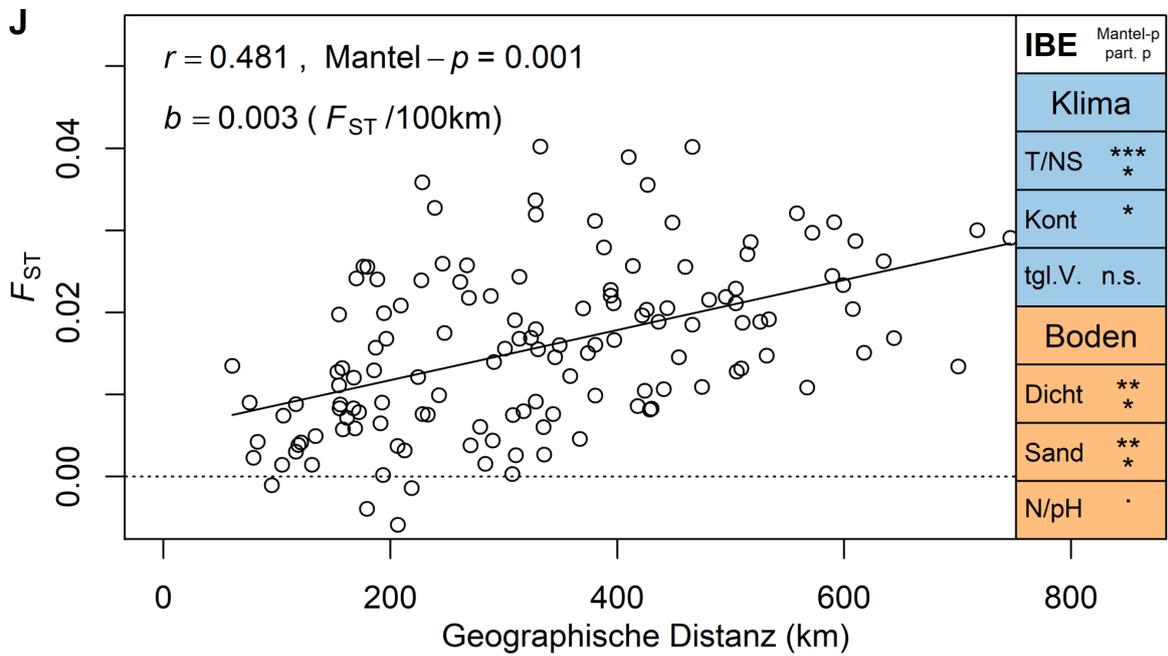
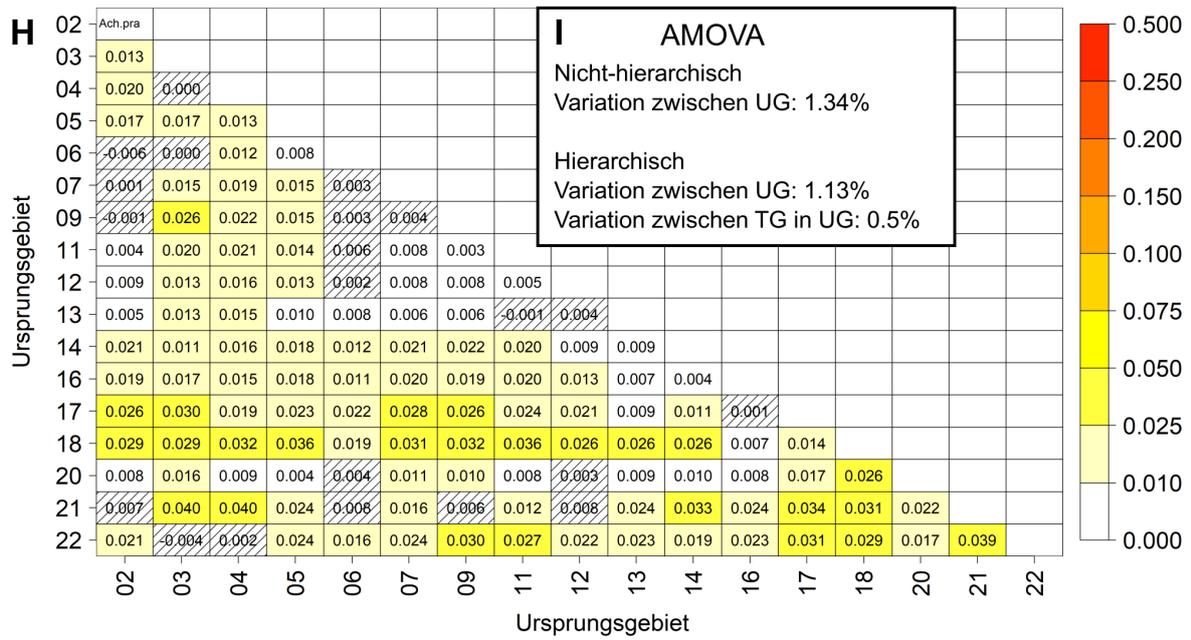


Abb. 30 Genetische Populationsstruktur von *Achillea pratensis*. Vgl. Abb. 29.

4.4 *Agrimonia eupatoria* L.

Von *Agrimonia eupatoria* lagen Daten von 355 Proben und 3.067 SNPs vor. Einige der Proben, die sich als *A. procera*, möglicherweise auch als *A. procera* x *A. eupatoria*-Hybriden herausstellten, wurden vorher aus dem Datensatz entfernt (Abb. 31A). *A. procera* trat vor allem im Süden auf (UG 16, 17, 18, 19), in Einzelfällen aber auch aus fast allen anderen UG. *A. eupatoria* fehlt in unserem Datensatz weitgehend für die herzynischen Mittelgebirge (UG 8, 15, 19), aber auch im Schwarzwald, in den Alpen und Voralpen (UG 10, 17, 18).

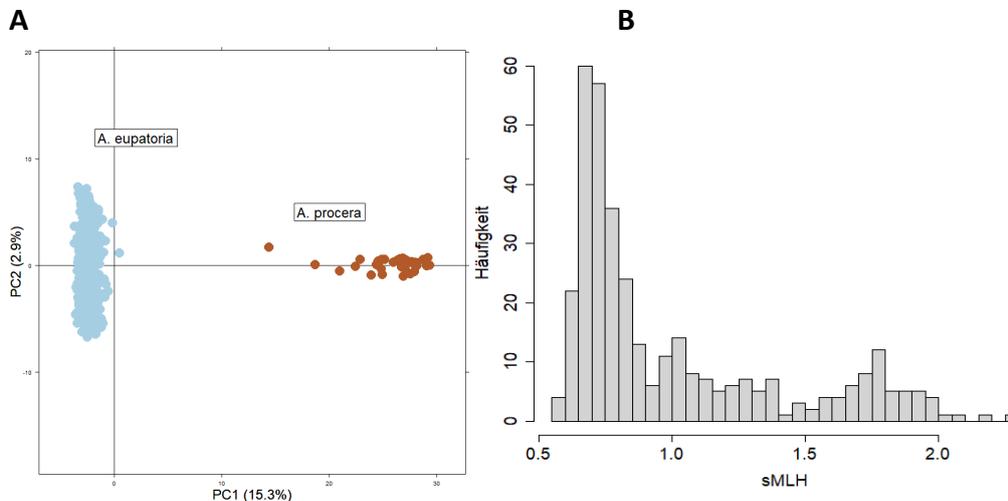


Abb. 31 **A** PCA aller *Agrimonia*-Proben. Die Ausreißergruppe rechts konnte auf Grund von Referenzproben als *A. procera* identifiziert werden. **B** Häufigkeitsdiagramm der individuellen genetischen Diversität (sMLH) von *Agrimonia eupatoria* basierend auf dem bereinigten Datensatz ohne *A. procera*.

In der PCA (Abb. 32) trennt sich entlang PC1 eine NO-Gruppe (UG 1, 3, 4, 5, 6, 8, 15, 20, 22) vom Rest. Entlang PC2 trennt sich diese zweite Gruppe in eine W-Gruppe (UG 2, 7, 9, 21), eine zentrale Gruppe (UG 10, 11, 12, 13, 14, 17, 19) und eine S-Gruppe (UG 16, 18). Auf PC3 ist innerhalb der NO-Gruppe eine Auftrennung von S nach N zu erkennen.

Die drei sich nur wenig unterscheidenden Chloroplasten-Gruppen sind geographisch ungleich verteilt. Die grüne cp-Gruppe 3, die in der W-Gruppe dominiert, fehlt weitgehend in der S- und in der NO-Gruppe, in denen fast ausschließlich die cp-Gruppen 1 und 2 vorkommen. Dieses Muster wäre kompatibel mit zwei Einwanderungsrouten aus W und O.

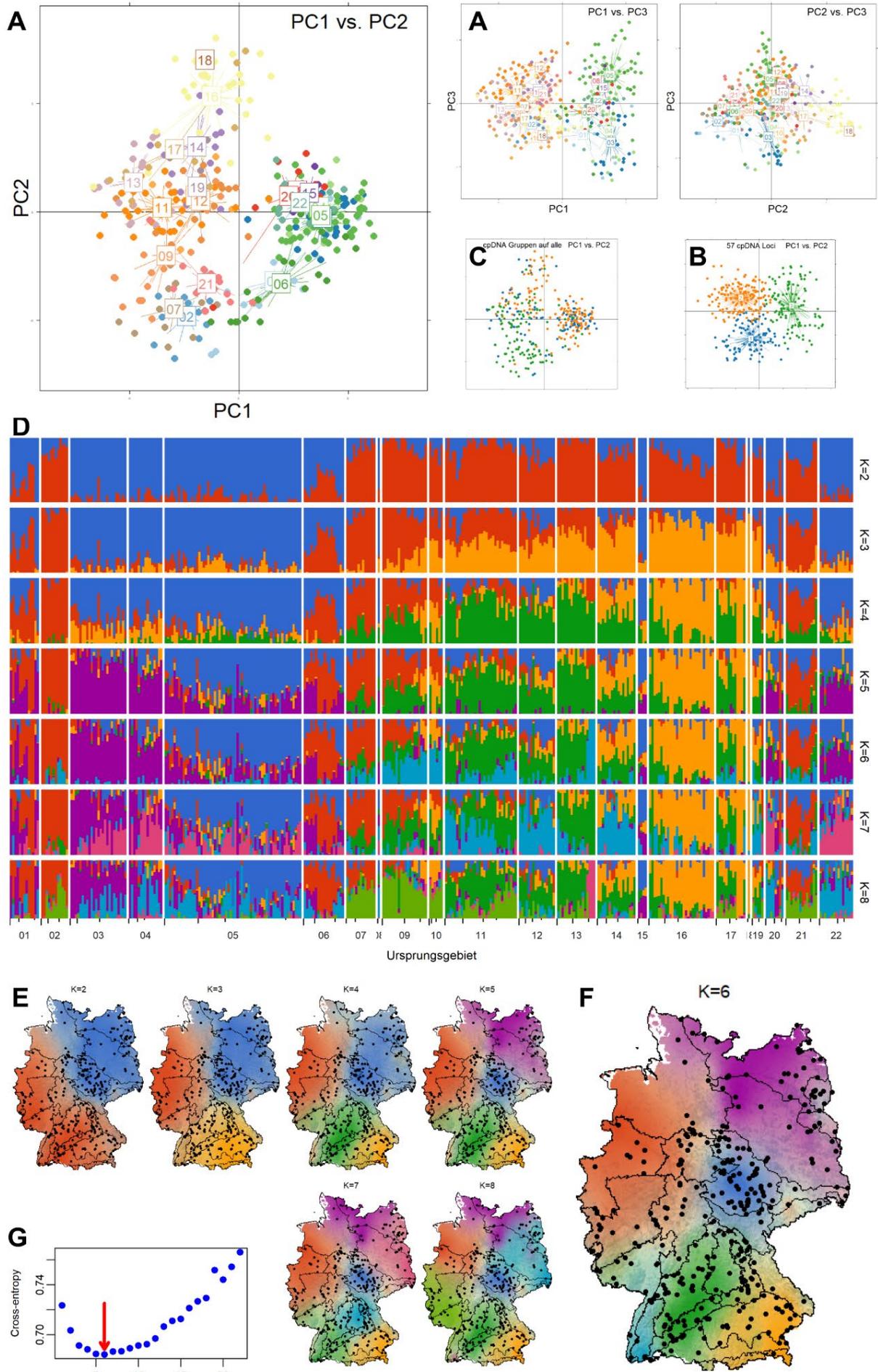
Die Admixture-Analyse weist mit $K_{\min.CE} = 6$ und auch mit darüber hinaus niedriger Kreuz-Entropie auf eine ausgeprägte Populationsstruktur hin. Bei $K = 2$ wird der NO vom SW getrennt, bei $K = 3$ trennt sich eine W-Gruppe ab, bei $K = 4$ der zentrale Süden, bei $K = 5$ teilt sich die NO-Gruppe, bei $K = 6$ teilt sich wiederum die südliche Gruppe. Wir präferieren $K = 6$, das in der S- und N-Hälfte jeweils drei kohärente Gruppen trennt: NO (UG 3, 4, inkl. TG 1a), NW (UG 2, 7, 6a+b, 21), Mitteldeutschland (UG 5, 6c), SW (UG 9 (10)), südliche Mitte (UG 11, 12, 13, 17a+b) und SO (UG 16, 17c). Auch bei noch höheren Werten von K treten relevante Strukturen zu Tage: Bei $K = 7$ wird UG 12+11a+b abgespalten und bei $K = 8$ wird UG 7+9 als klare W-Gruppe definiert. Stark gemischte Genpools treten in UG 14 auf.

Die genetische Differenzierung ist, gemessen an paarweisen F_{ST} -Werten, vergleichsweise hoch, alle UG sind signifikant differenziert voneinander, mit F_{ST} -Werten meist zwischen 0,05

und $> 0,1$. Die globale AMOVA weist 6,4 % der molekularen Varianz zwischen den Ursprungsgebieten aus und auch die TG innerhalb der UG erklären noch 3.5 % der Variation.

Es besteht eine ausgeprägte Isolation-durch-Distanz mit hoher Steigung von $0,012 F_{ST}/100$ km. Isolation durch Umwelteffekte liegen vor, vor allem für die drei Klima-Variablen Temp/NS, tägliche Variation und Kontinentalität, aber auch für Bodennährstoffe. Die beiden letzten sind auch nach Korrektur auf geographische Distanz noch signifikant.

Die individuelle genetische Diversität zeigt eine ausgeprägte Streuung mit einer zweigipfligen Häufigkeitsverteilung (Abb. 31B). Ob dieses Muster als Signatur einer möglichen intra-spezifischen Ploidie-Variation (vgl. Kumar et al. 2014) oder Hybridisierung mit *A. procera* gewertet werden kann, bleibt spekulativ. Eine weitere Hypothese wäre, dass die Art über ein gemischtes Befruchtungssystem verfügt und sowohl ausgekreuzte, stark heterozygote, und selbstbefruchtete, wenig heterozygote, Individuen entstehen können. Es findet sich zudem eine lineare Beziehung zwischen der individuellen genetischen Diversität und der zweiten PC-Achse der Bodenparameter, d. h. mit geringerem Sandanteil im Boden steigt die Diversität. Allerdings gibt es keine starke geographische Klumpung von Individuen mit hoher Heterozygotie, die überall vereinzelt vorkommen.



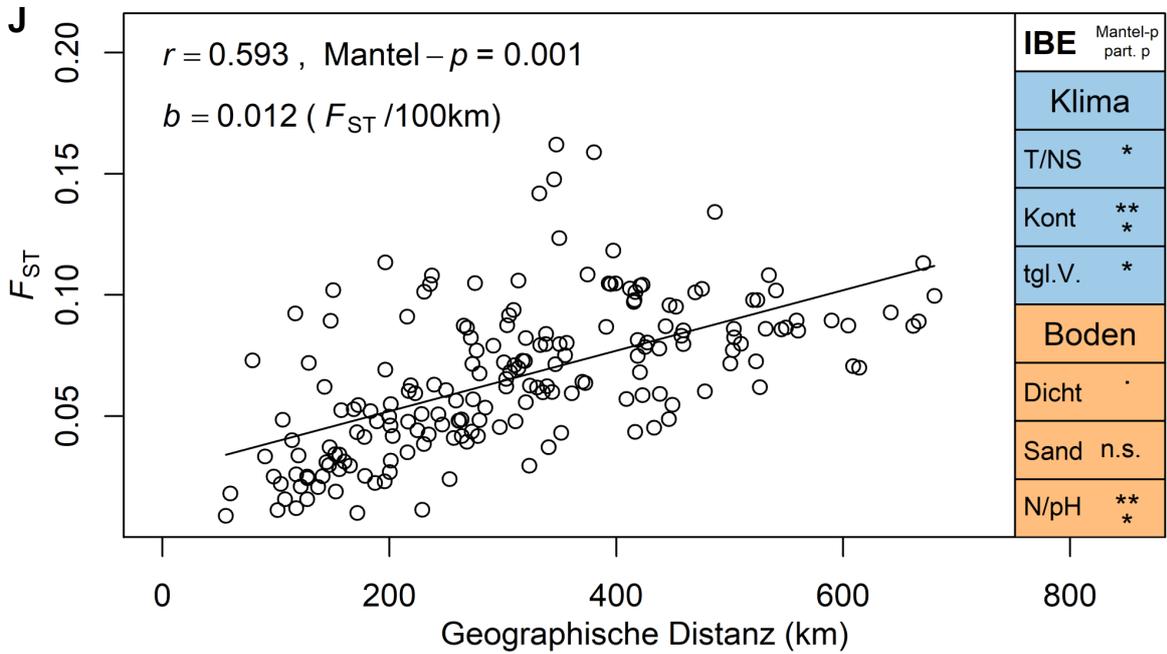
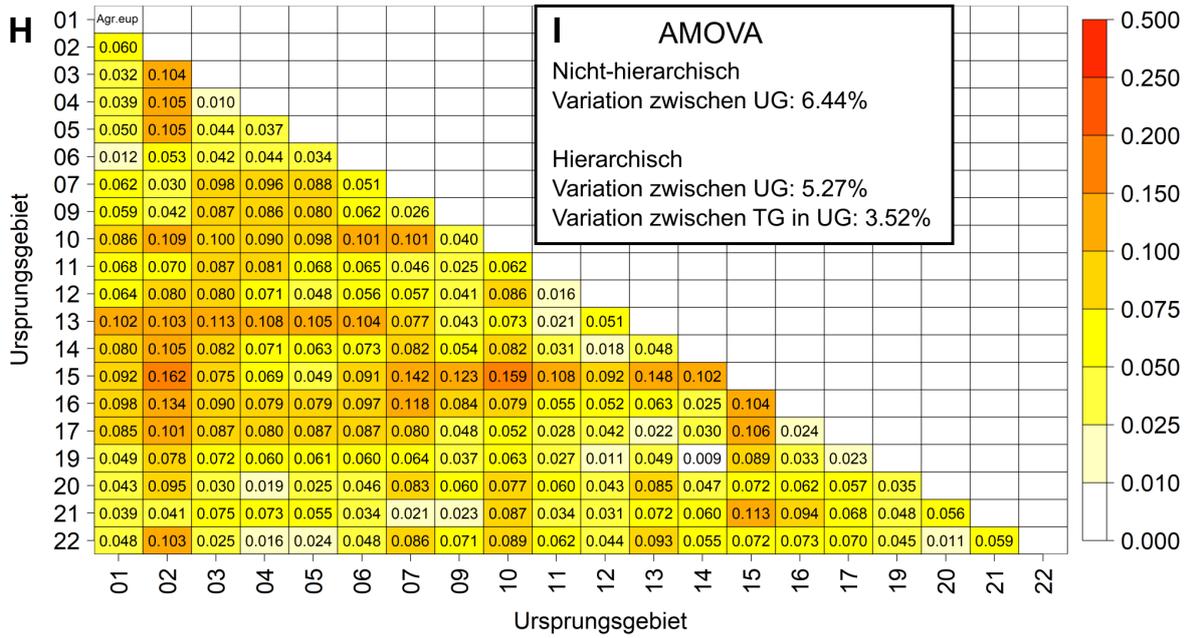


Abb. 32 Genetische Populationsstruktur von *Agrimonia eupatoria*. Vgl. Abb. 29.

4.5 *Agrostis capillaris* L.

Der gesamte für *Agrostis capillaris* erstellte Datensatz umfasste 510 Individuen mit vielen Referenzproben anderer *Agrostis*-Arten und Proben außerhalb Deutschlands. *A. stolonifera* konnte klar, *A. canina* und *A. vinealis* konnten dagegen nur als Gruppe angesprochen und abgetrennt werden. Von *Agrostis capillaris* lagen dann Daten von 368 Proben und 11.341 SNPs vor. Die genetische Populationsstruktur zeigt Abb. 33.

In der PCA sind vier Gruppen erkennbar: Die locker gruppierten Proben aus dem Norden (UG 1, 2, 3, 4, 22) trennt sich auf PC1, und die jeweils kompakten Gruppen aus dem Osten (UG 5, 8, 20), dem Zentrum (UG 6, 7, 21) und dem Süden (UG 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18) bilden entlang PC2 eine N-S-Kline. PC3 ist offenbar nicht geographisch bedingt, sondern zeigt große Variation innerhalb der nördlichen UG an.

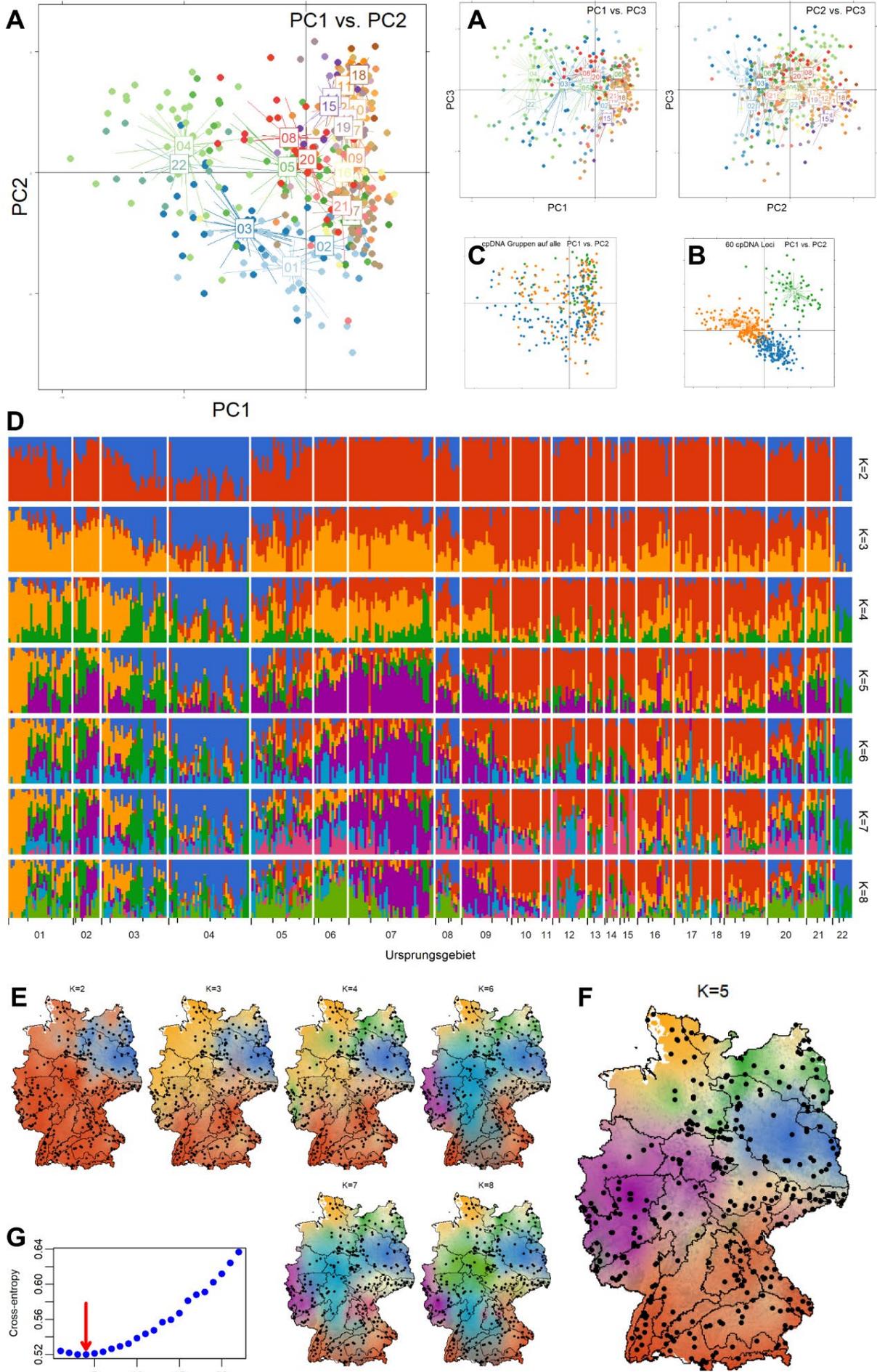
Auf Basis der Chloroplastenmarker bildeten sich 3 Gruppen, von denen die kleinste (grün) in der eben genannten N-Gruppe weitestgehend fehlte, wohingegen die beiden anderen (blau, orange) überall vorkamen.

Die Admixture-Analyse weist mit $K_{\min,CE} = 4$ und auch darüber hinaus niedrigen Kreuzentropie-Werten auf eine ausgeprägte Populationsstruktur hin. Bei $K = 2$ trennt sich der Nordosten ab, bei $K = 3$ der Nordwesten, bei $K = 4$ Teile von UG1 und UG3, bei $K = 5$ schließlich der Westen. Die bei $K = 6/7$ identifizierten Genpools sind geographisch wenig relevant, aber bei $K = 8$ bildet sich eine Gruppe um UG 6 und angrenzende Teile der UG 1, 2, 5 und 7.

Die genetische Differenzierung gemessen an paarweisen F_{ST} -Werten ist gering, teilweise nicht signifikant und hat vor allem zwischen dem Norden (UG 1-4, 22) und Süden höhere Werte ($> 0,01$). Von fast allen anderen UG gleichermaßen am stärksten differenziert ist UG 22, in Übereinstimmung mit dem als erstes abgetrennten und im Nordosten dominanten Admixture-Cluster. Die globale AMOVA weist geringe 1,17 % der molekularen Varianz zwischen den Ursprungsgebieten aus.

Es besteht eine signifikante Isolation-durch-Distanz-Beziehung mit nur geringer Steigung von 0,003 $F_{ST}/100$ km. Effekte von Isolation durch Umwelt, auch unabhängig von der geographischen Distanz, wurden gefunden für Jahres-Temperatur/Niederschlag und für die drei Bodenparameter Bodendichte, -textur und Nährstoff/pH.

Individuelle genetische Diversität weist keine linearen Beziehungen zu den betrachteten Standortparametern auf.



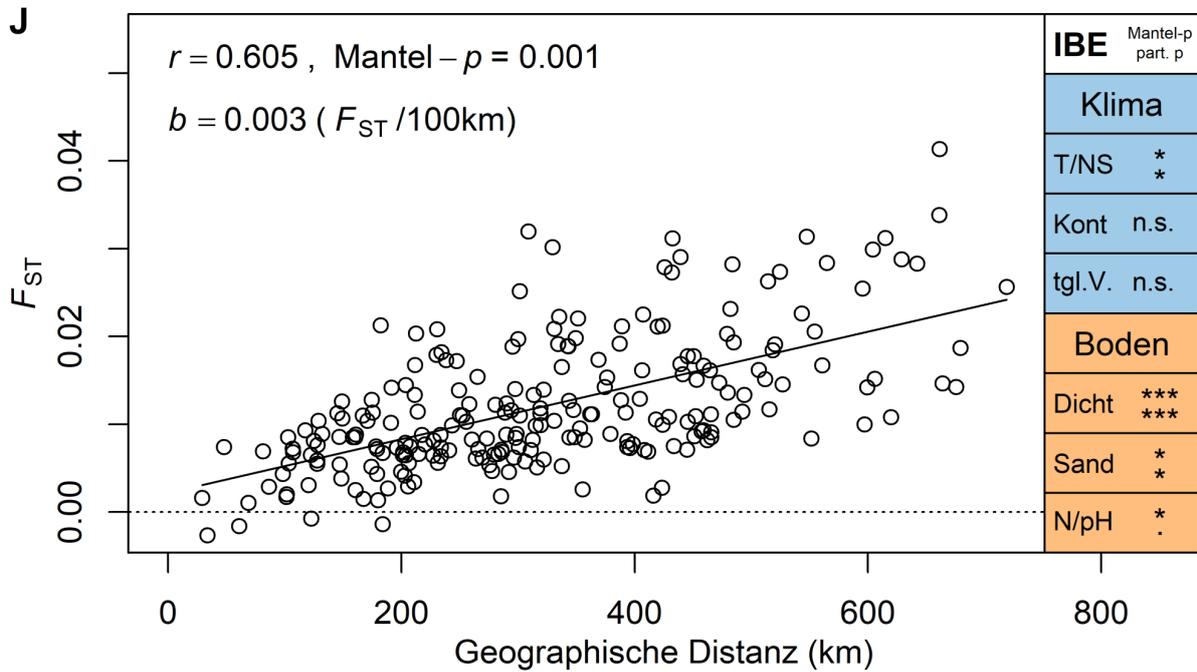
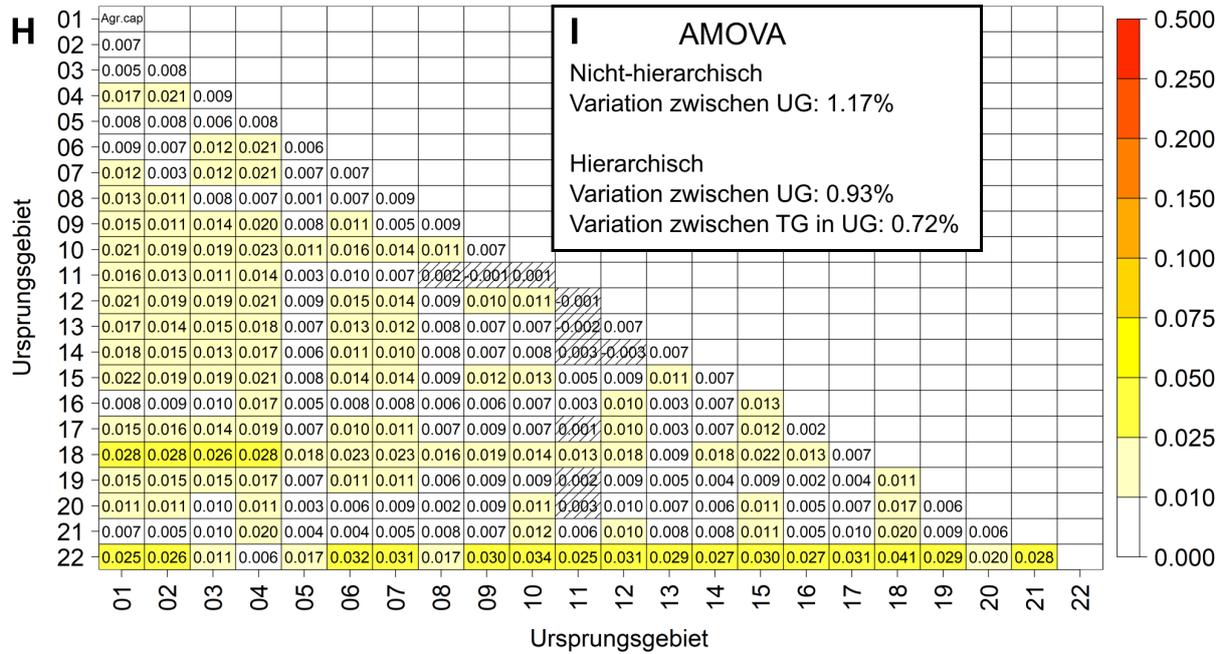


Abb. 33 Genetische Populationsstruktur von *Agrostis capillaris*. Vgl. Abb. 29.

4.6 Anthoxanthum odoratum L.

Von *Anthoxanthum odoratum* lagen Daten von 598 Proben und 9.392 SNPs vor. Die genetische Populationsstruktur zeigt Abb. 34.

Die PCA zeigt entlang PC1 eine geographische N-S-Kline und eine Trennung in eine N- und eine S-Gruppe. Auf PC2 ist in der S-Gruppe wiederum eine S-N-Kline erkennbar und in der N-Gruppe eine O-W-Kline. Auf PC3 sind keine geographischen Muster mehr zu erkennen. Im Gegenteil: Alle UG weisen auf PC3 und PC2 eine große Streuung auf, die auf andere, nicht geographische Einflüsse hindeutet.

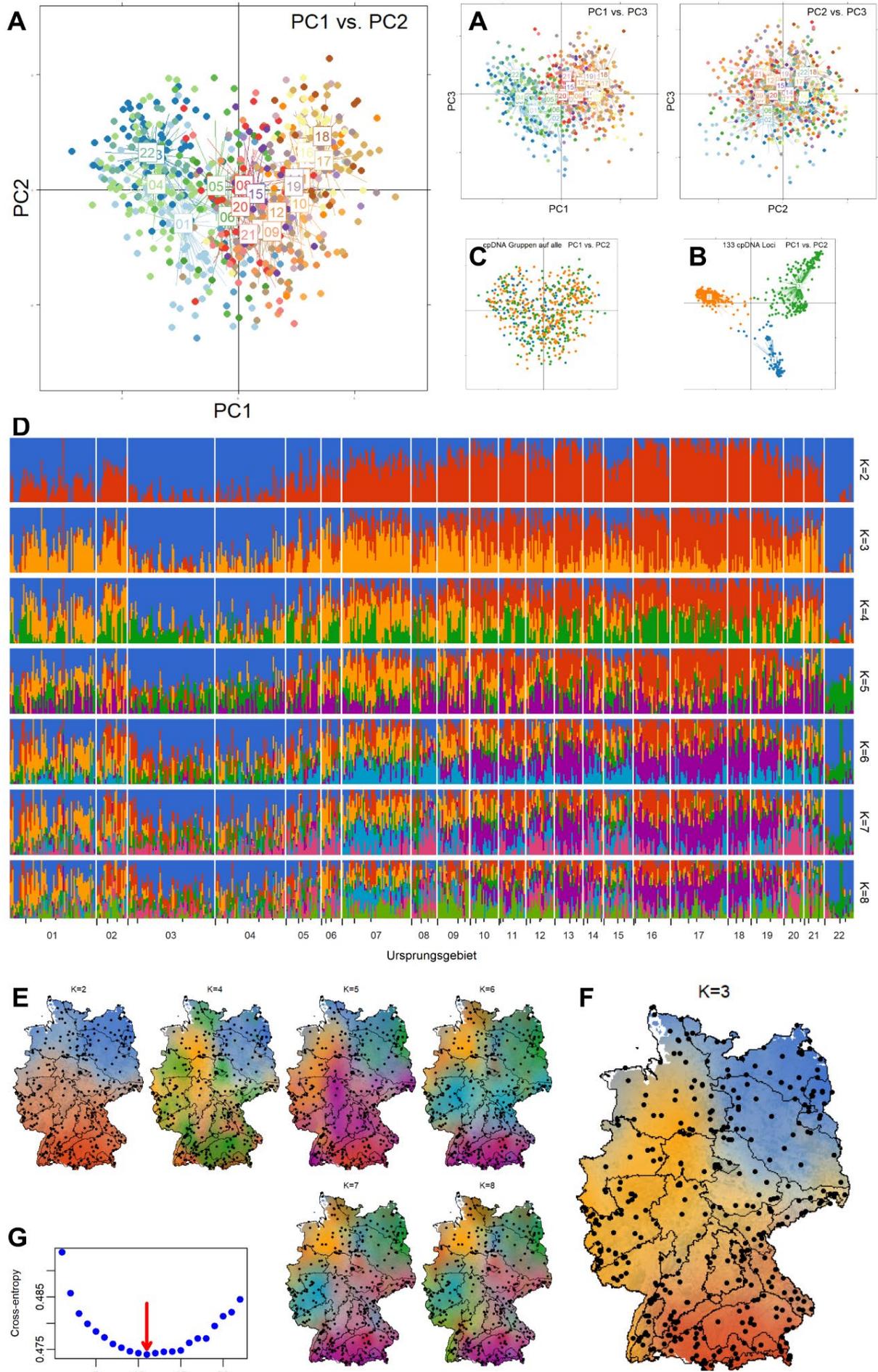
Die Chloroplastenmarker bildeten drei scharf abgegrenzte Gruppen, die keine geographische Strukturierung aufwiesen und in allen UG beobachtet wurden. Dies weist auf einen sehr alten Polymorphismus hin.

Die Admixture-Analyse weist mit $K_{\min.CE} = 11$ eine sehr hohe Zahl von Genpools auf, allerdings nimmt die Kreuzentropie ab $K = 7$ nur noch sehr wenig ab. Die Genpools bilden dabei aber weitgehend keine klar abgegrenzten Gruppen, einzig der im Nordosten vorherrschende Genpool (blau) zeigt sich dominant und stabil. Die weiteren Genpools zeigen eine starke Durchmischung bei vielen Individuen (admixture). Wir präferieren einerseits $K = 3$, das relativ klare Gruppen im Nordosten, Westen und Südosten aufweist, allerdings mit starker Mischung. Andererseits wird die geringe Zahl der Unterschiedlichkeit der Mischungsverhältnisse kaum gerecht.

Die genetische Differenzierung gemessen an paarweisen F_{ST} -Werten ist mäßig, aber sehr unterschiedlich. Die globale AMOVA zeigt geringe 1,7 % der molekularen Varianz zwischen den Ursprungsgebieten aus.

Es besteht eine ausgesprochen deutliche Isolation-durch-Distanz-Beziehung ($r = 0,81$, d. h. 65 % der Variation der F_{ST} -Werte wird durch die geographische Distanz erklärt), mit mäßiger Steigung von $0,005 F_{ST}/100 \text{ km}$. Trotz dieses dominanten Effektes der geographischen Distanz zeigt sich ein Effekt von Isolation-durch-Umwelt in Bezug auf die Faktoren Temperatur/Niederschlag und Bodendichte.

Individuelle genetische Diversität weist keine linearen Beziehungen zu den betrachteten Standortparametern auf.



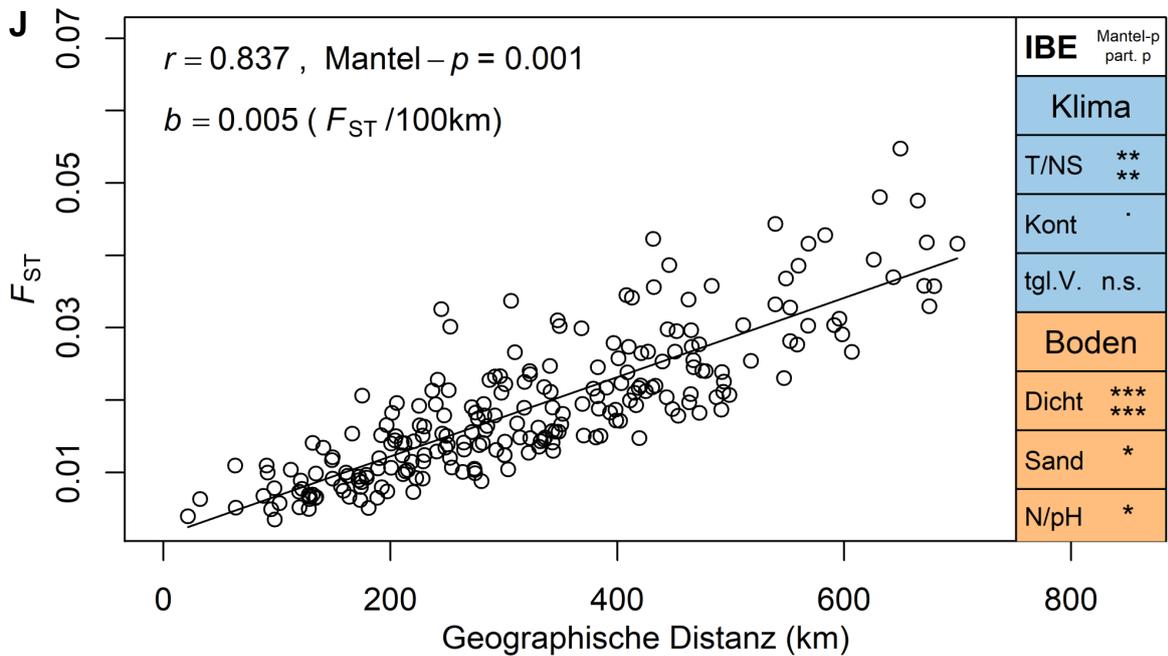
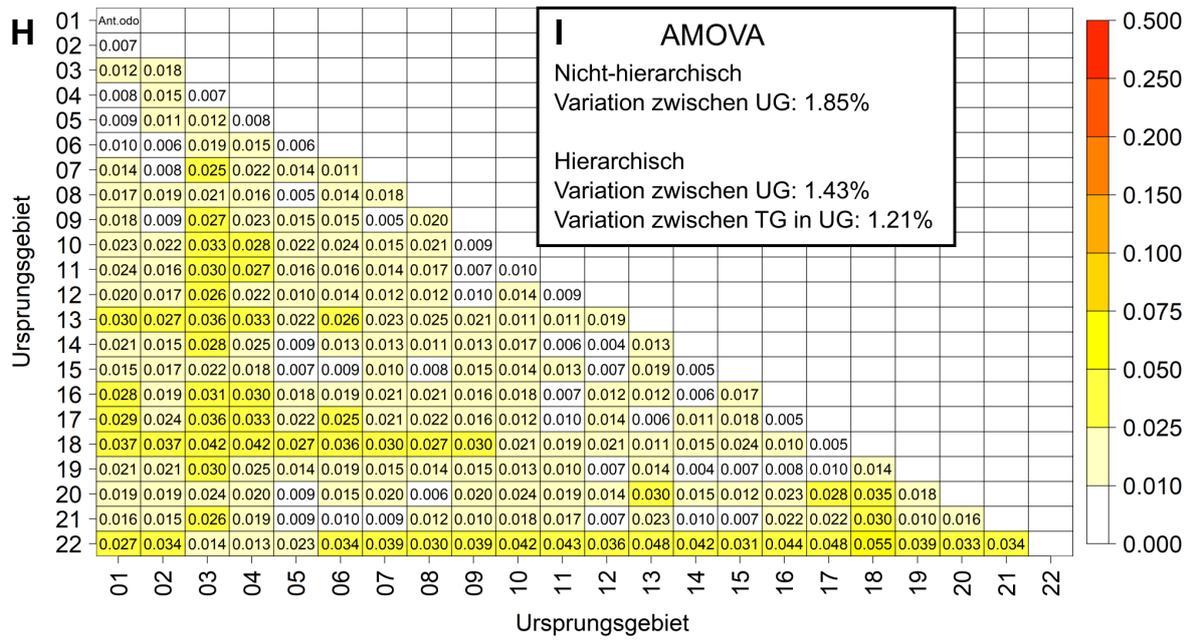


Abb. 34 Genetische Populationsstruktur von *Anthoxanthum odoratum*. Vgl. Abb. 29.

4.7 *Arrhenatherum elatius* (L.) J. Presl & C. Presl

Von *Arrhenatherum elatius* lagen Daten von 517 Proben und 10.318 SNPs vor. Referenzproben von *A. elatius* subsp. *bulbosus* aus dem Ausland waren vorher als klar getrennte Gruppe abgespalten worden. Die genetische Populationsstruktur zeigt Abb. 35.

Die PCA zeigt insgesamt eine starke Durchmischung der meisten Herkünfte. Einzig die Proben aus den östlichen Alpen und dem südlichen Bayerischen Wald (UG 18, 19) sind auf PC1 leicht abgesetzt.

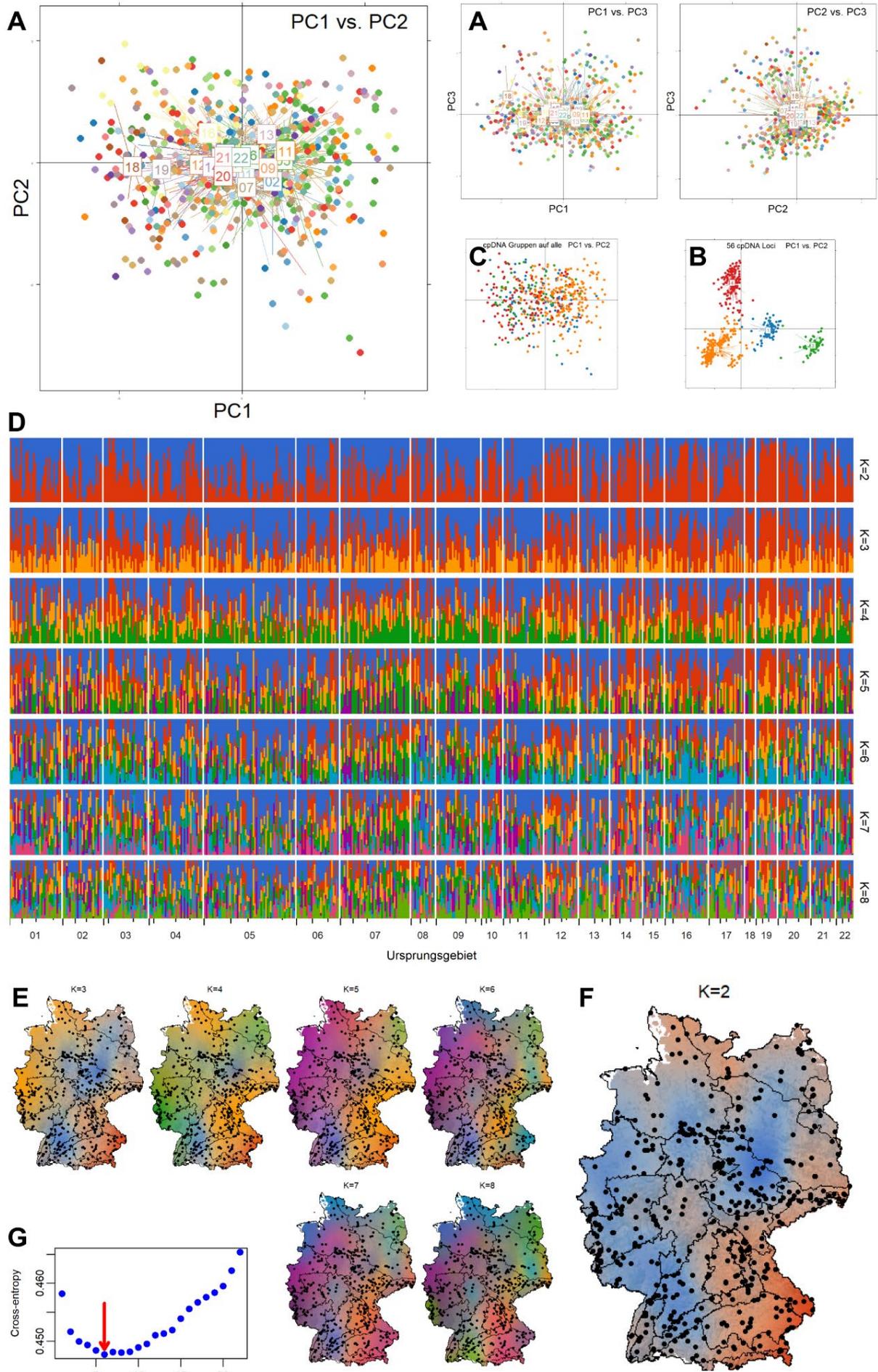
Die Chloroplastenmarker zeigen 4 gut getrennte Chloroplasten-Gruppen, von denen der grün dargestellte auf den SO (UG 18, 19) beschränkt ist. Die übrigen sind weit verbreitet.

Die Admixture-Analyse weist mit $K_{\min.CE} = 6$ eine vergleichsweise hohe Zahl von Genpools auf, die sich aber nicht als klar abgegrenzte Gruppen zeigen, sondern — ähnlich wie bei *A. odoratum* — einen starken Admixture-Effekt innerhalb vieler Individuen zeigen. Bei $K = 2$ zeigt sich im Wesentlichen in Süddeutschland eine durch die Dominanz des roten Genpools in den UG 18 und 19 bedingte Trennung in West und Ost, während im Norden kein klares Bild herrscht.

Die genetische Differenzierung gemessen an paarweisen F_{ST} -Werten ist äußerst gering, oft nicht signifikant und fast immer $< 0,01$. Allein die UG 18 und 19 sind mit Werten $> 0,01$ von den meisten anderen UG differenziert. Die globale AMOVA weist verschwindend geringe 0,28 % der molekularen Varianz zwischen den Ursprungsgebieten aus.

Die Funktion von Isolation-durch-Distanz ist signifikant, aber nur schwach korreliert ($r = 0,245$) und mit sehr flacher Steigung von $0,0007 F_{ST} / 100 \text{ km}$. Darüber hinaus zeigt Temperatur/Niederschlag einen unabhängigen Effekt von Isolation-durch-Umwelt.

Individuelle genetische Diversität weist keine linearen Beziehungen zu den betrachteten Standortparametern auf.



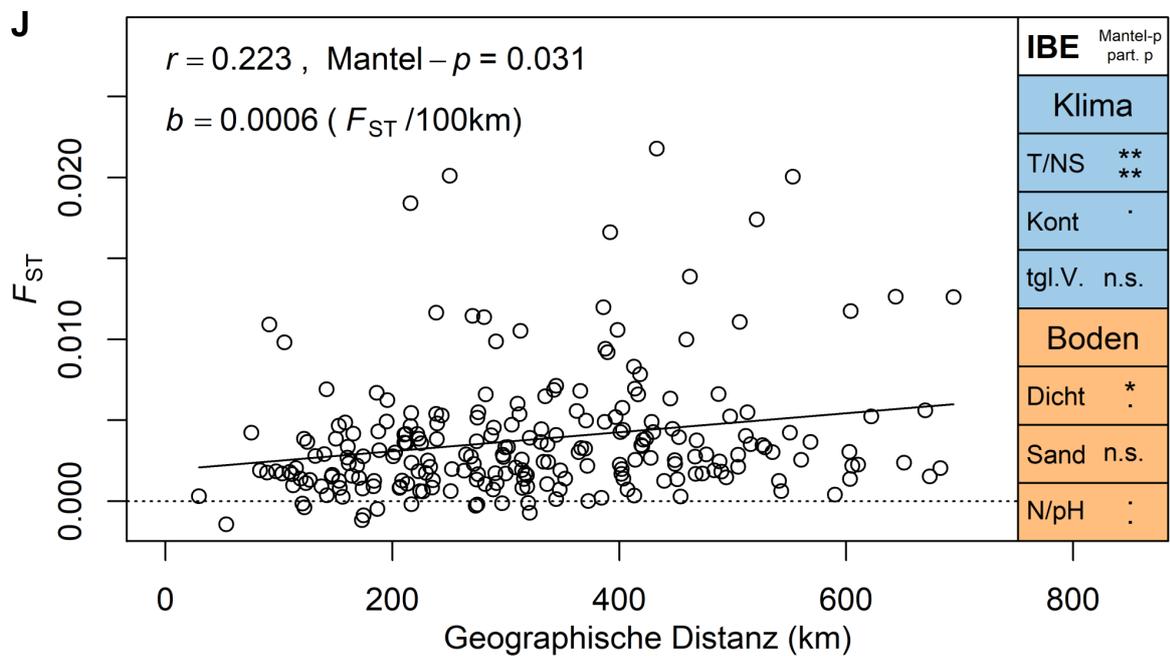
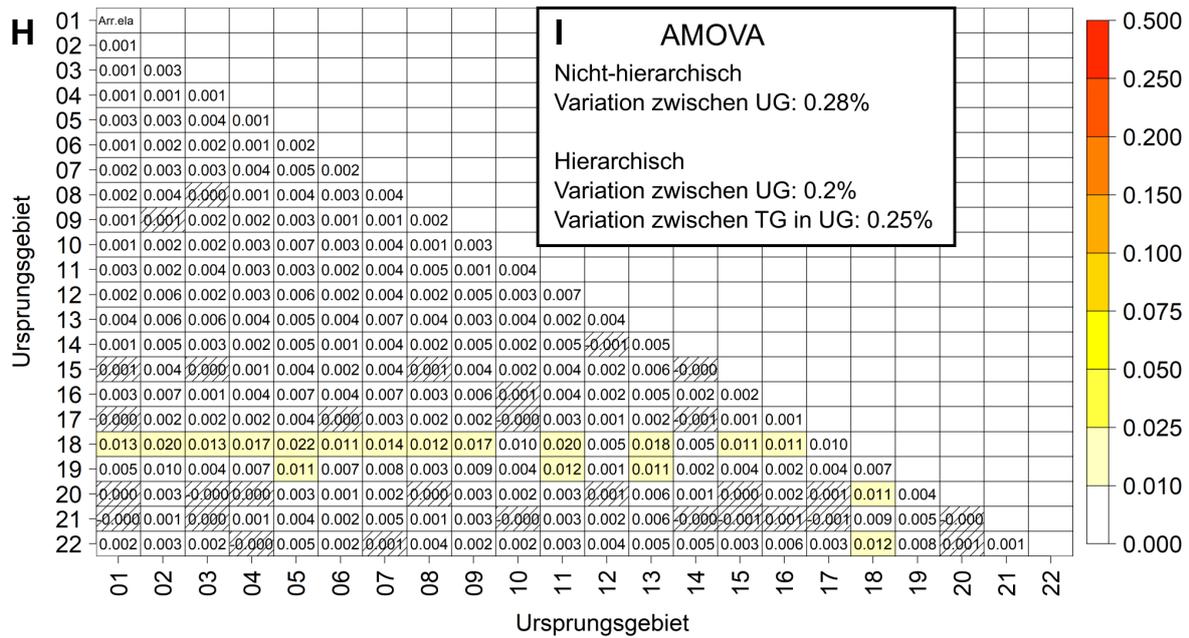


Abb. 35 Genetische Populationsstruktur von *Arrhenatherum elatius*. Vgl. Abb. 29.

4.8 *Bistorta officinalis* Delarbre

Von *Bistorta officinalis* lagen Daten von 245 Proben und 8.450 SNPs vor. *B. officinalis* weist eine außergewöhnliche genetische Struktur auf, die geprägt ist von meist kleinen Gruppen genetisch divergierender Individuen (Abb. 36). Dadurch werden die Verhältnisse in der großen Gruppe der weniger stark differenzierten teilweise überdeckt.

Die PCA zeigt entlang PC1 eine auffällige Gruppe bestehend aus Individuen aus UG 1, 6, 8 und 20. Die Mehrzahl der übrigen Proben bildet entlang PC2 eine O-W-Kline. Auf PC3 sind wiederum einige Individuen aus UG 12 und 14 und auf PC4 solche aus UG 1 und 2 stark divergent. Auf PC5 und PC6 (Abb. 36, oben rechts) ist dagegen eine geographische Gruppierung erkennbar mit Gruppen im Nordosten, Südsten und Südwesten. Die Ursache für die vielen Ausreißerindividuen und -gruppen ist unklar; Prüfungen am Probenmaterial ergab keine Auffälligkeiten (gute Probenqualität, keine Verpilzung). Auch die Chloroplasten-Marker geben keine weiteren Hinweise, da von den vier sehr gut getrennten Chloroplasten-Typen keiner für die divergenten Gruppen verantwortlich ist. Eine Möglichkeit wäre, dass die teilweise stark isolierten Populationen durch Flaschenhalseffekte und genetische Drift bei fehlendem Genaustausch sich lokal genetisch differenziert haben. Gegen diese Hypothese spricht allerdings, dass z. B. die Ausreißergruppe auf PC1 aus den UG 6, 8, 20 hohe Werte an individueller genetischer Vielfalt (H_o , sMLH) aufweist, also kein Zeichen von genetischer Drift zeigt. Vorläufige Messungen des DNA-Gehaltes mittels Durchflusszytometrie haben ergeben (Analysen an je 3 Individuen der Hauptgruppe und der beiden Ausreißer-Gruppen), dass die Ausreißer-Individuen auf PC1 einen leicht erhöhten DNA-Gehalt aufweisen, während die Ausreißer auf PC3 sowohl normale wie auch erhöhte DNA-Gehalte gefunden wurden (Daten nicht gezeigt). Auch die bei *B. officinalis* beschriebene, selten auftretende Gynodiözie verbunden mit verstärkter vegetativer Vermehrung könnte zu genetischer Differenzierung beitragen. Aufgrund dieser insgesamt unklaren Faktenlage wären weitere genetische Analysen mit hoher räumlicher Auflösung unter Einbeziehung von Cytologie, Morphologie, Blüten-, und Populationsbiologie und Standortskunde nötig, um Erklärungen für diese Muster zu finden. Es bleibt die Tatsache, dass es sich bei diesen Proben aus Erzgebirge/Erzgebirgsvorland und Harz und denen aus der Fränkischen Schweiz und Fränkischer Alb um sowohl genetisch wie cytologisch auffällig abweichende Typen handelt. Diese Typen und Ursprungspopulationen sollten aktuell nicht als Regioaatgut vermehrt werden.

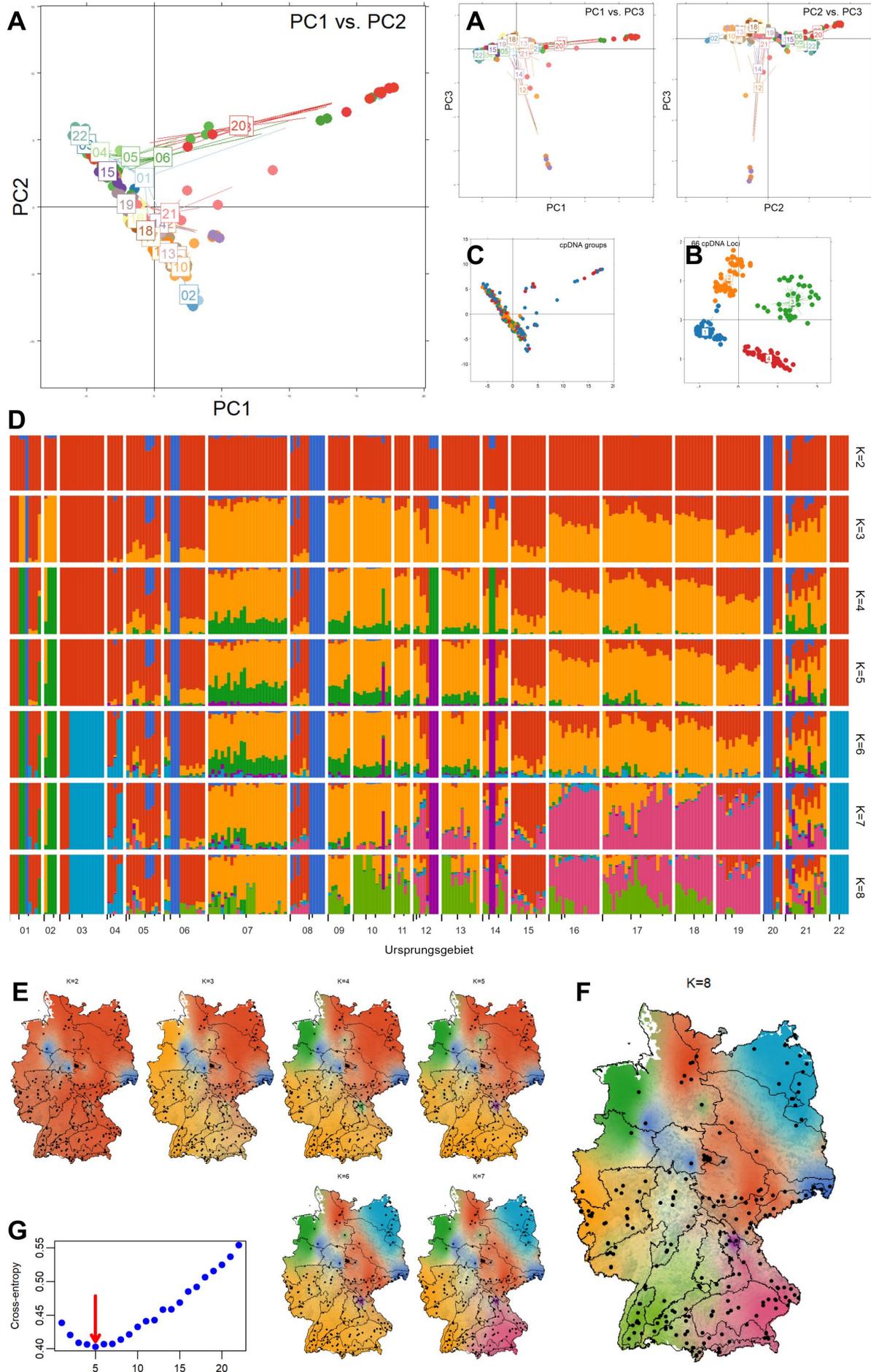
Die Admixture-Analyse weist mit $K_{\min,CE} = 5$ starke Struktur nach, allerdings sind 3 der 5 bei $K = 5$ unterschiedenen Gruppen die erwähnten Ausreißergruppen. Deutliche geographische Strukturen treten bei höheren K-Werten hervor; wir präferieren $K = 8$. Bei $K = 2$ werden zunächst die divergenten Individuen aus UG 6, 8 und 20 abgetrennt, wozu auch ein Individuum aus UG 1 gehört. Bei $K = 3$ trennt sich der Norden vom Süden, bei $K = 4$ und $K = 5$ werden wenige Individuen aus den UG 1, 2 einerseits und den UG 12, 14 andererseits abgetrennt. Bei $K = 6$ teilt sich von der N-Gruppe eine NO-Gruppe (UG 3, 22). Bei $K = 7$ trennt sich der Südosten ab (UG 14, 16, 17, 18, 19) und bei $K = 8$ trennt sich Südwesten (UG 10, 13, 17a, b) vom Westen (UG 7, 9).

Die genetische Differenzierung gemessen an paarweisen F_{ST} -Werten ist vergleichsweise hoch. Fast alle UG sind signifikant voneinander differenziert mit Werten oft $> 0,03$. Besonders die UG 2 und 22 sind stark von den übrigen differenziert, bei UG 2 ist das auf den relativ starken Einfluss der Ausreißerindividuen zurückzuführen. Die globale AMOVA zeigt mäßige 3,2 % der

molekularen Varianz zwischen den Ursprungsgebieten aus, wobei in der hierarchischen Analyse die Differenzierung zwischen den Teilgebieten höher ist als zwischen den UG, was wiederum auf die relativ kleinräumigen Differenzierungsmuster hinweist.

Es besteht eine deutliche Isolation-durch-Distanz, mit nur mäßiger Steigung von 0,010 F_{ST} /100 km. Als einzige Umweltvariable zeigen die täglichen Temperaturschwankungen eine Korrelation mit den F_{ST} -Werten, im Mantel- und partiellen Mantel-Test.

Die individuelle genetische Diversität (sMLH) ist vor allem bei den Ausreißerindividuen aus UG 8 und 20 erhöht. Sie weist über alle Proben eine signifikante Abhängigkeit vom Breitengrad auf, d. h. generell nimmt die Diversität nach Norden hin ab.



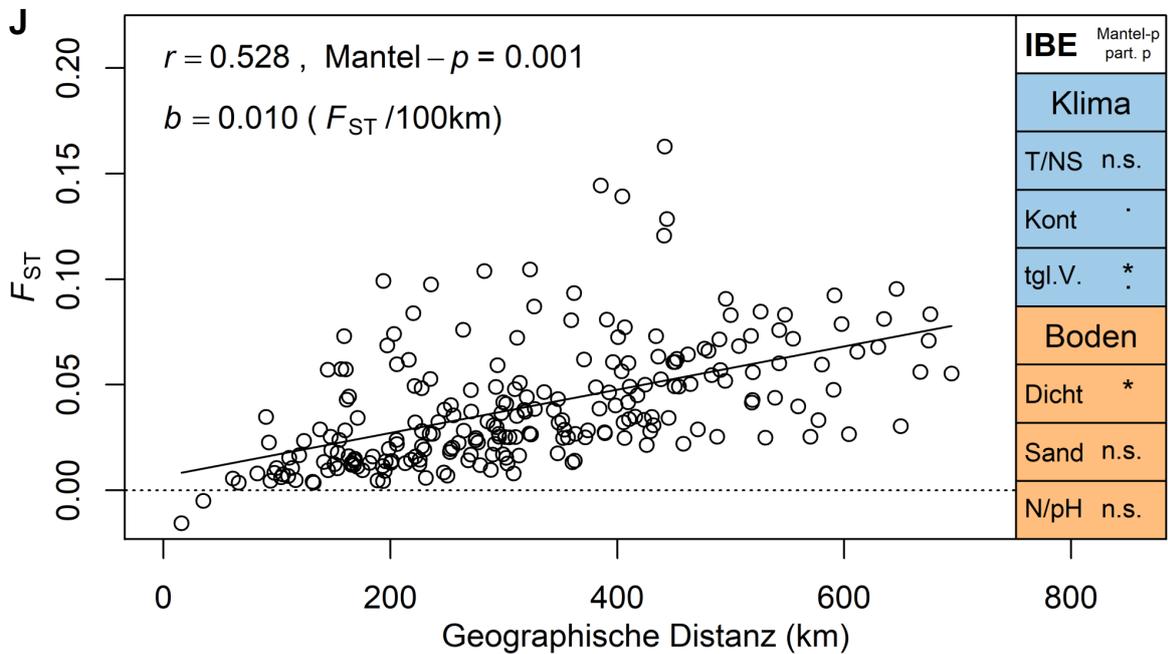
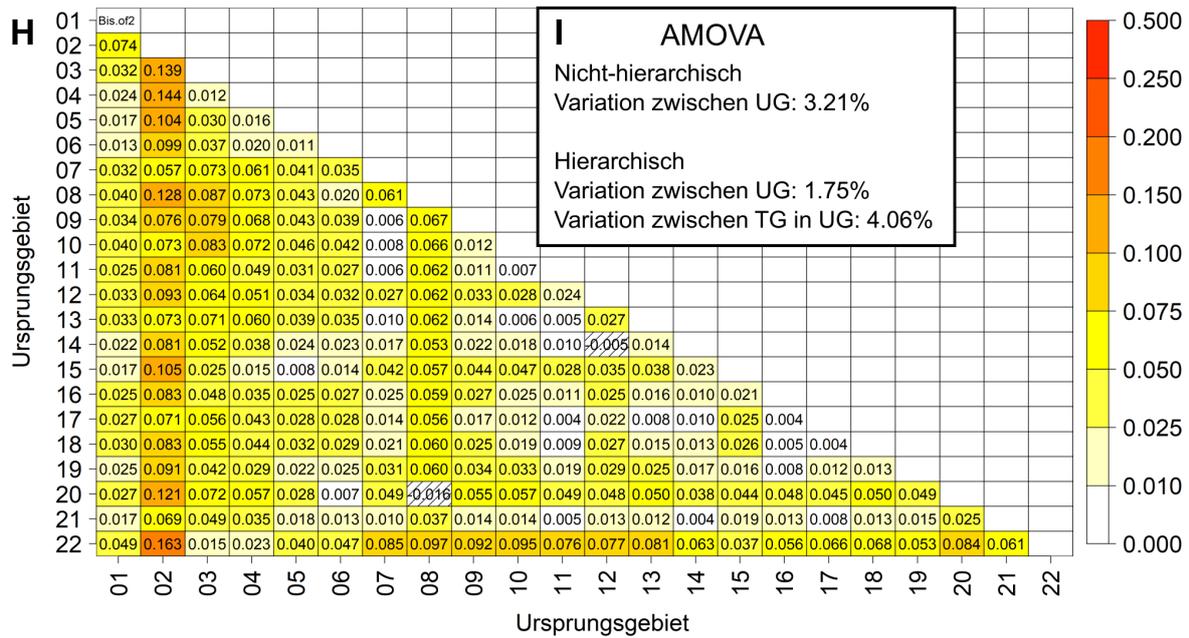


Abb. 36 Genetische Populationsstruktur von *Bistorta officinalis*. Vgl. Abb. 29.

4.9 *Bromus erectus* Huds.

Von *Bromus erectus* lagen Daten von 224 Proben und 10.319 SNPs vor. Die Art fehlt weitgehend im Norden und den Mittelgebirgen.

In der PCA trennt sich entlang PC1 eine SO-Gruppe mit Individuen aus südöstlichen UG 14, 16, 17, 18 und 19. Diese UG sind aber mit anderen Proben auch noch in der Hauptgruppe vertreten. In der Hauptgruppe bilden die Proben entlang PC2 eine schwache W-O-Kline. Auf PC3 werden Einzelindividuen verschiedener UG abgetrennt.

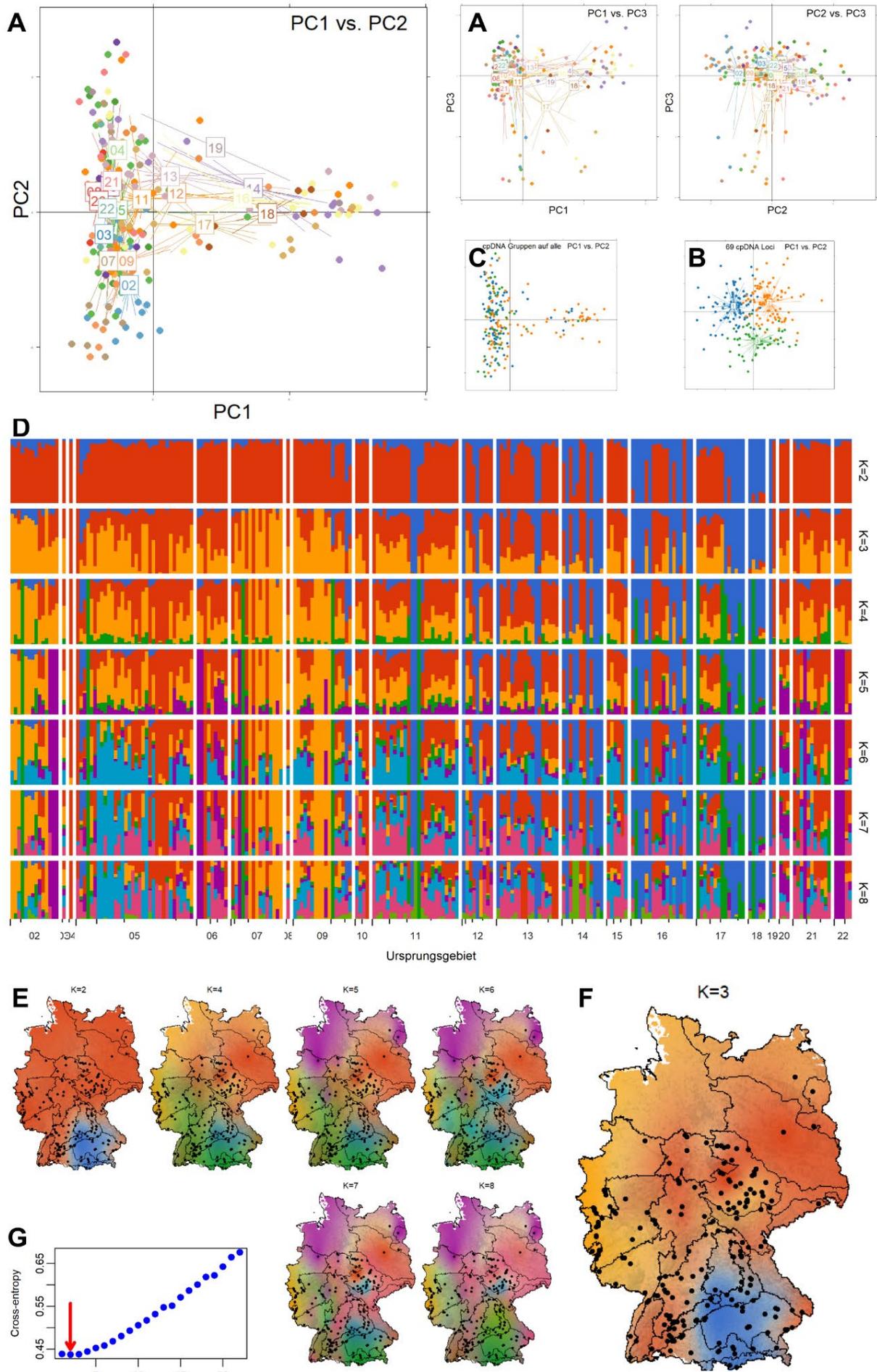
Auf Basis der Chloroplasten-Loci bildeten sich drei schwach voneinander getrennte Chloroplasten-Typen (Abb. 37B). Der orange dargestellte Chloroplastentyp dominiert stark in der SO-Gruppe, während alle drei Chloroplasten-Typen in der Hauptgruppe gleich häufig vertreten sind.

Die Admixture Analyse gibt mit $K_{\min.CE} = 2$ die Zweiteilung der Proben in der PCA wieder und es zeigt sich, dass der hier blau dargestellte Genpool der in der PCA definierten SO-Gruppe entspricht und ein kohärentes Gebiet aus UG 16 und angrenzenden TG (16a+c, 17c+d) besiedelt. Wir präferieren $K = 3$, wobei der hier entstehende orange dargestellte Genpool in den westlichen UG 2, 7 und 9 dominiert. Bei höheren K werden entweder ($K = 4, 5, 8$) Einzelindividuen aus verschiedenen UG als kleine neue Genpools definiert, oder es werden Genpools definiert, die weder in Individuen noch in Gebieten zur Dominanz kommen ($K = 6, 7$).

Die genetische Differenzierung gemessen an paarweisen F_{ST} -Werten ist sehr gering, viele sind nicht signifikant. Nur dass die südlich/alpinen UG 14, 16, 18 sind stärker von den nördlichen differenziert. Auch UG 20 erreicht wegen geringer Probenzahl mit abweichendem Genotyp hohe F_{ST} -Werte. Die globale AMOVA zeigt sehr geringe 0,47 % der molekularen Varianz zwischen den Ursprungsgebieten aus.

Es besteht eine schwache Isolation-durch-Distanz, mit geringer Steigung von 0,001 F_{ST} /100 km. Effekte von Isolation-durch-Umwelt zeigen Temperatur/Niederschlag, und ansatzweise der Sandgehalt.

Individuelle genetische Diversität zeigt keine Beziehung zu den betrachteten Standortparametern.



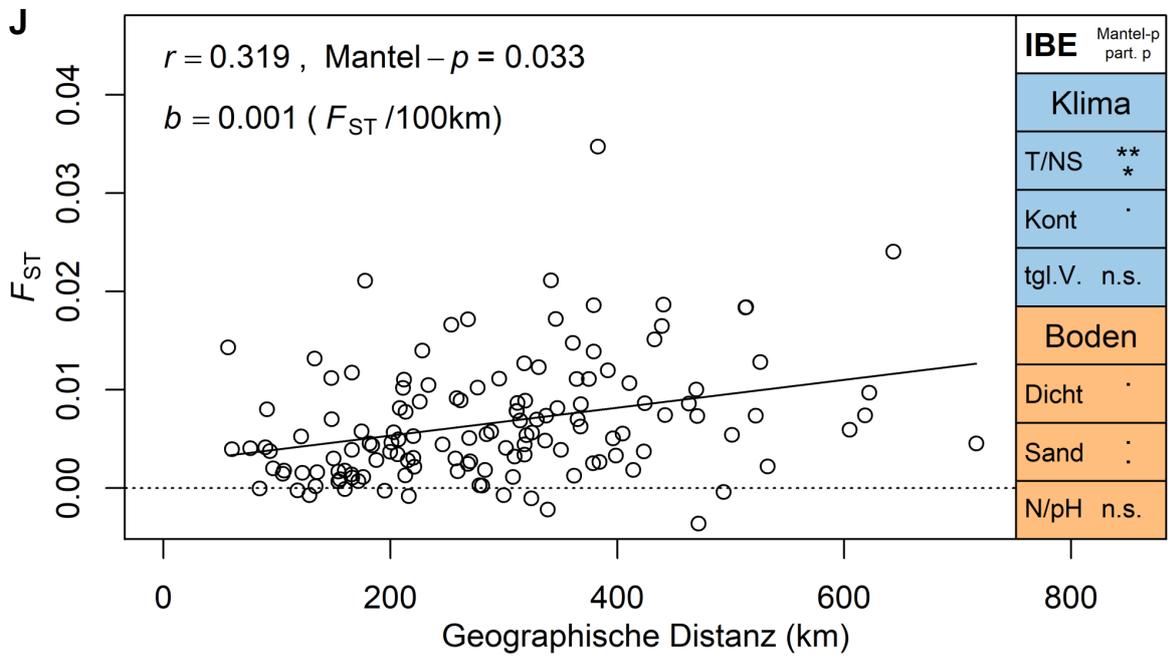
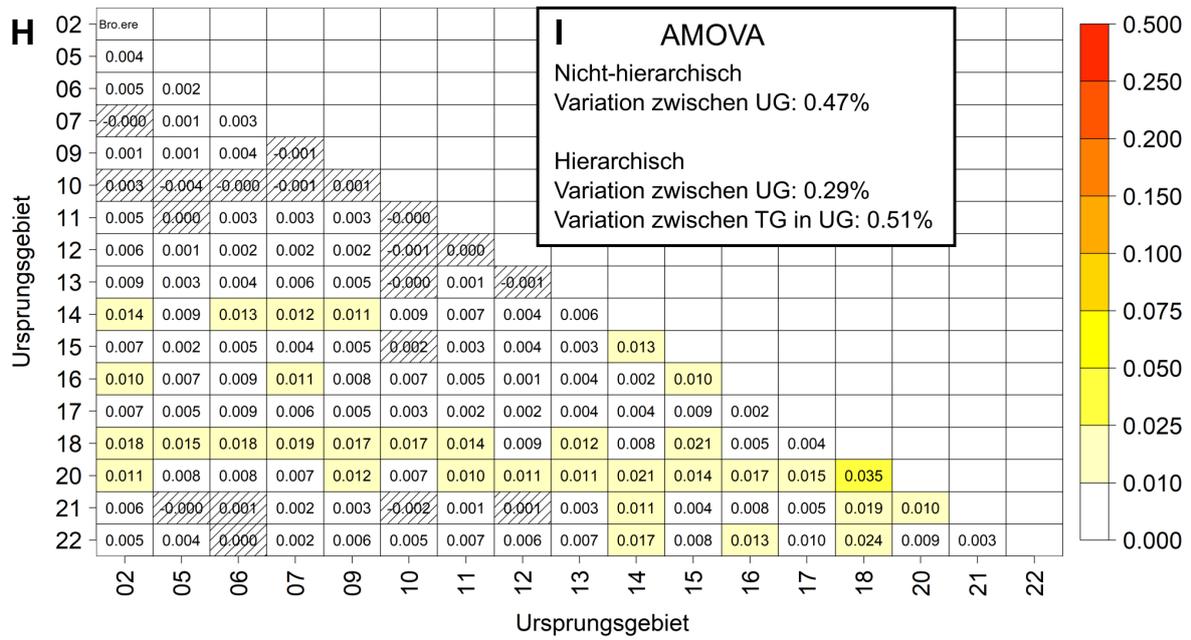


Abb. 37 Genetische Populationsstruktur von *Bromus erectus*. Vgl. Abb. 29.

4.10 *Campanula rotundifolia* L.

Von *Campanula rotundifolia* lagen insgesamt 386 Proben vor. Zunächst mussten *C. scheuchzeri* und *C. cochlearifolia* identifiziert und ausgeschieden werden, von denen einige in UG 18 gesammelt wurden (Abb. 38A). Diese waren jeweils genetisch klar voneinander und von *C. rotundifolia* getrennt. Der Cytotyp der wenigen untersuchten *C. scheuchzeri* war tetraploid, während bei *C. cochlearifolia* sowohl di- wie tetraploide gefunden wurden (Abb. 38B, K. Šemberová, unpubl. Daten). Außerdem haben die beiden Arten einen anderen Chloroplasten-Typ als *C. rotundifolia* (Abb. 38C, D). Zusätzlich wurden vier Referenzproben (2 diploide, 2 tetraploide) von *C. gentilis* aus Tschechien untersucht. Sie waren in der PCA aber ununterscheidbar im *C. rotundifolia*-Cluster eingebettet. Aus dieser Perspektive kann die Eigenständigkeit des Taxons angezweifelt werden. Falls *C. gentilis* ein eigenständiges Taxon ist, kann es mit unserer Methodik nicht von *C. rotundifolia* unterschieden werden. Eine ebenfalls analysierte Referenzprobe von *C. baumgartenii* brachte leider keine brauchbaren Ergebnisse.

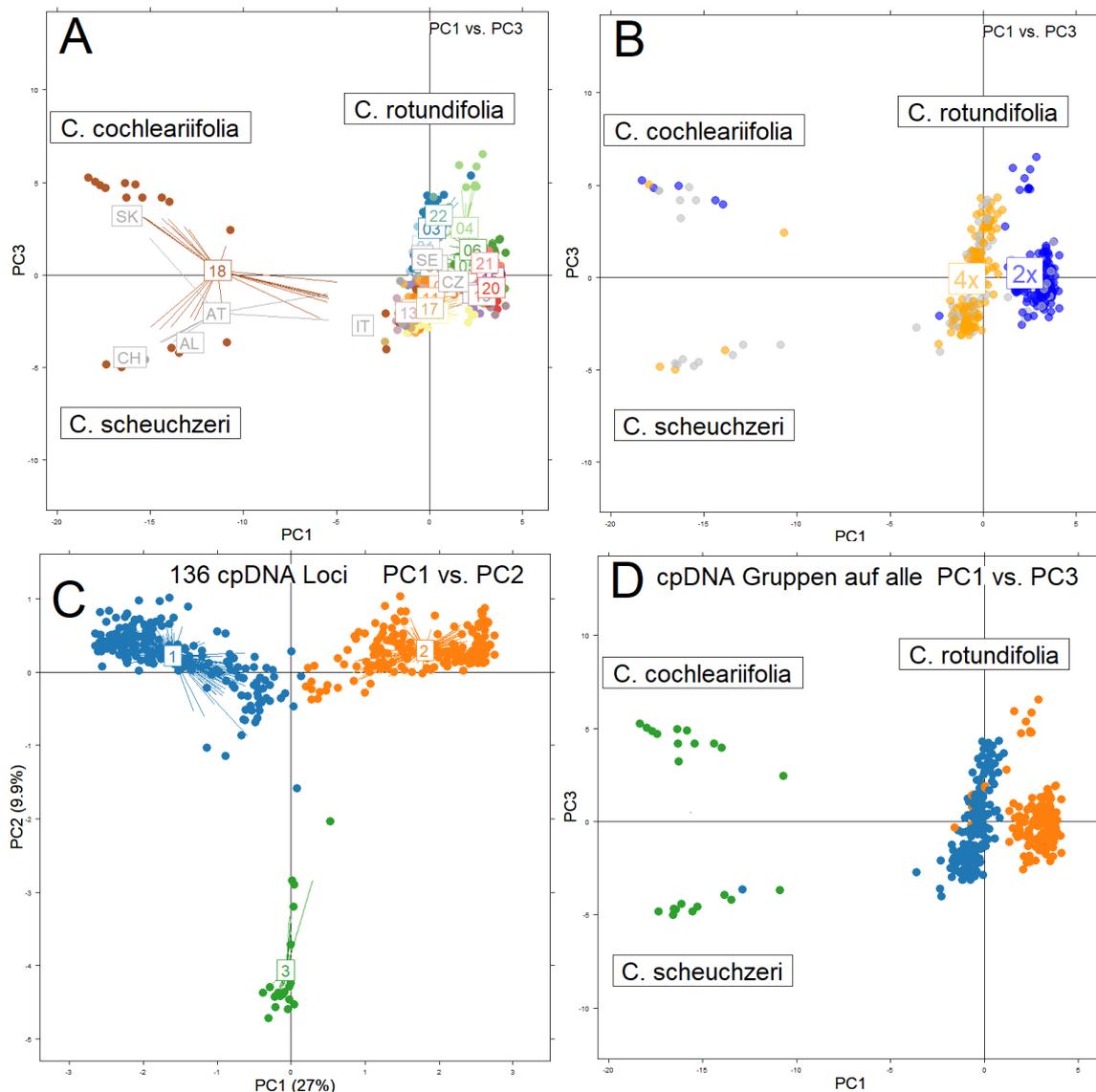


Abb. 38 Taxonomische Trennung, Cytotypen und Chloroplasten-Typen von *Campanula rotundifolia*, *C. scheuchzeri*, *C. cochlearifolia*, und *C. gentilis*. Vier Individuen von *C. gentilis* aus Tschechien sind nicht zu erkennen, da sie im Cluster von *C. rotundifolia* lagen. A PCA der Individuen auf

Basis der SNPs mit Darstellung der Ursprungsgebiete, inklusive einiger Proben aus dem Ausland (AL, AT, CH, IT, SE, SK). **B** PCA mit Darstellung der Cytotypen (grau: unbekannter Cytotyp). **C** PCA der Individuen auf Basis der 136 Chloroplasten-Loci mit k-Means-Clustering bei $K = 3$. **D** PCA wie in **A/B** mit Darstellung der Chloroplasten-Typen. Siehe auch Abb. 14.

Der verbleibende Datensatz von *C. rotundifolia* umfasste 348 Proben und 4.482 SNPs. Zytometrische Analysen zeigen die Existenz von etwa gleich häufig auftretenden diploiden und tetraploiden Cytotypen. Diploide und tetraploide Cytotypen unterscheiden sich genetisch stark voneinander, da sie in der PCA zwei getrennte Gruppen bilden (Abb. 39A, jeweils eine Probe findet sich im jeweils „falschen“ Cluster, möglicherweise Beschriftungsfehler). Die individuelle genetische Diversität unterstützt diese Gruppierung. Sie weist eine deutlich zweigipfelige Häufigkeitsverteilung und im tetraploiden Cluster im Mittel erhöhte Wert auf. Der diploide Cluster zeigt eine im Mittel geringere Diversität (Abb. 39). Die Cytotypen stellen somit genetisch getrennte, nicht im direkten Genaustausch stehende Gruppen dar, die als zwei verschiedene biologische Arten zu betrachten sind. Die Cytotypen weisen, bis auf wenige Ausnahmen, auch verschiedene Chloroplastentypen auf (Abb. 39A,C).

Die Verbreitung der beiden Cytotypen in Deutschland ist weitgehend parapatratisch, d. h. die Diploiden sind der einzig vorkommende Typ oder zumindest sehr viel häufiger an der Grenze zu Tschechien und westwärts davon (Abb. 39C). Die Tetraploiden umgeben die Diploiden in S-, W- und N-Deutschland. Dennoch treten in vielen UG beide Cytotypen auf, aber nie am selben Standort. Der Grenzverlauf zwischen den Cytotypen stimmt nicht mit den UG-Grenzen überein. Im Folgenden werden die Cytotypen daher als eigene Taxa behandelt und getrennt analysiert. Die Trennung erfolgte anhand der Achsenwerte der PC1.

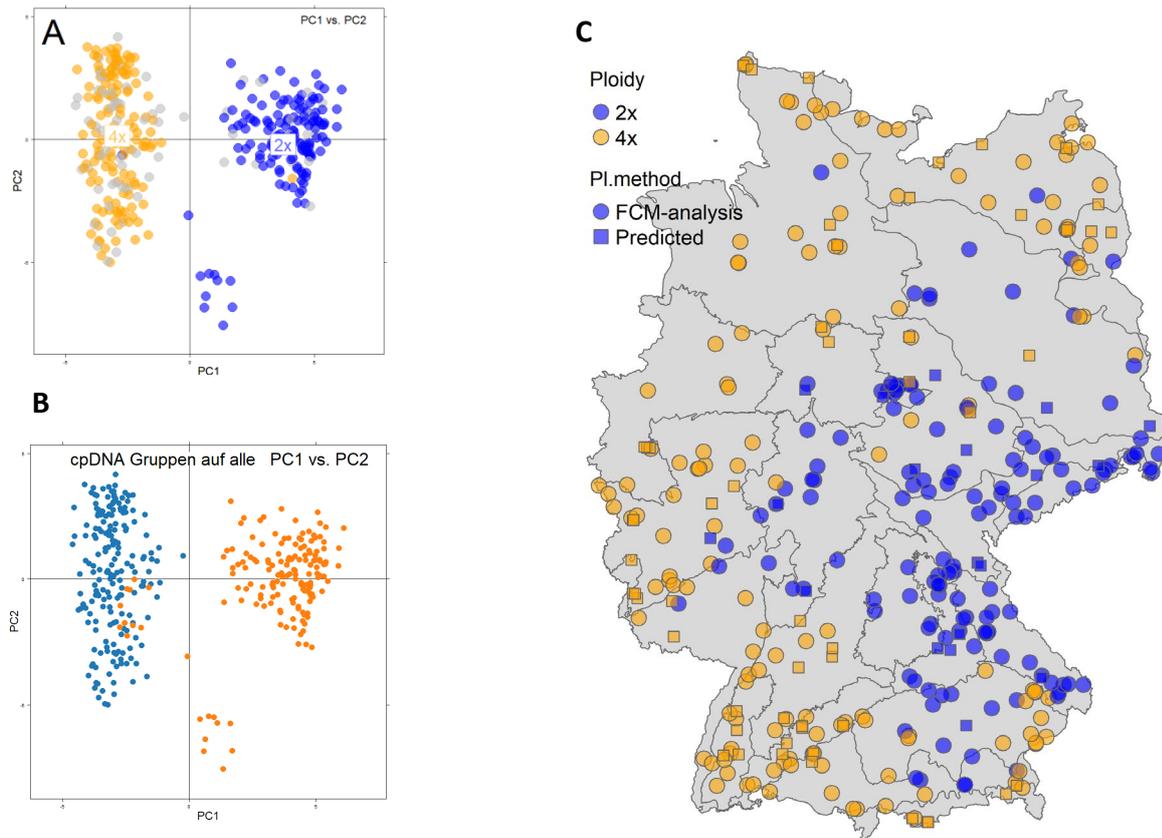


Abb. 39 Cytotypen von *Campanula rotundifolia*: Genetische Differenzierung und Verbreitung. **A** Genetische Ähnlichkeiten der *C. rotundifolia* Individuen eingefärbt nach der Ploidie (K. Šemberová, unpubl. Daten); grau sind Proben ohne Ploidie-Messung. Diploide und Tetraploide bilden — bis auf je eine Probe — genetisch homogene und voneinander differenzierte Gruppen. **B** Wie **A**, eingefärbt nach Chloroplastentypen. **C** Verbreitungskarte der Cytotypen. Die Lage der Punkte ist leicht geflattert, um vollständige Überlappung zu vermeiden. Fehlende Ploidiewerte wurden aus PCA-Clusterzugehörigkeit modelliert.

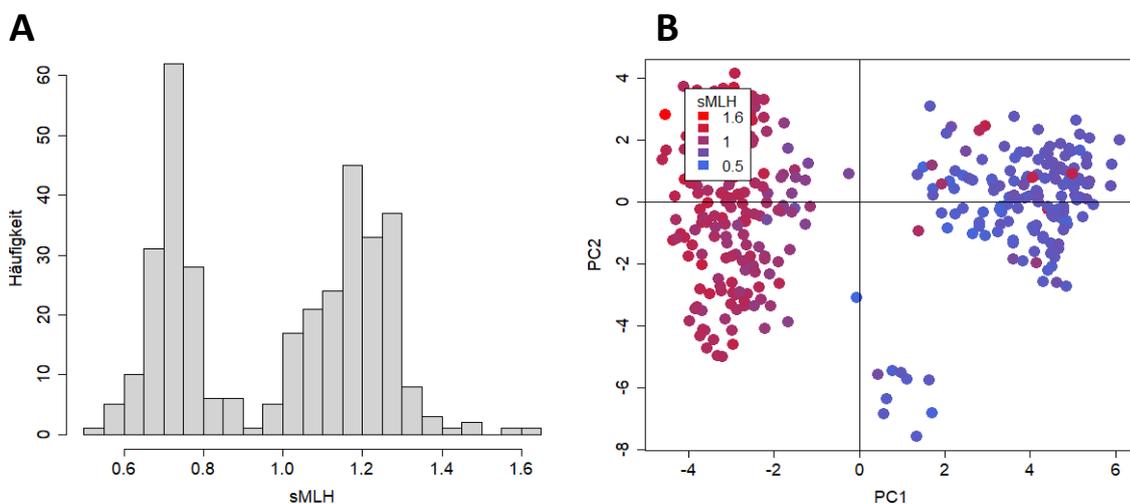


Abb. 40 Individuelle genetische Diversität (sMLH) von *Campanula rotundifolia*. **A** Häufigkeitsdiagramm mit bimodaler Verteilung der sMLH-Werte, **B** Genetische Struktur mit farblich indizierten sMLH-Werten.

4.11 *Campanula rotundifolia* L., diploider Cytotyp ($2n = 2x = 34$)

Vom diploiden Cytotyp von *Campanula rotundifolia* lagen Daten von 153 (44 % der *C. rotundifolia* Individuen) und 3.713 SNPs. Wie oben ausgeführt kommt dieser Cytotyp vor allem im Südosten und in der östlichen Mitte Deutschlands vor, ausgehend von der Grenze zu Tschechien und fehlt im Westen und Norden. Die genetische Populationsstruktur zeigt Abb. 41.

Die PCA zeigt entlang PC1 und P2 eine Ausreißergruppe aus dem Nordosten (UG 3, 4, 22) andererseits eine O-W-Kline ausgehend vom Bayerischen Wald und Erzgebirge nach Westen. PC2 und PC3 gliedert die UG, ohne allerdings eine klare S-N-Kline auszubilden.

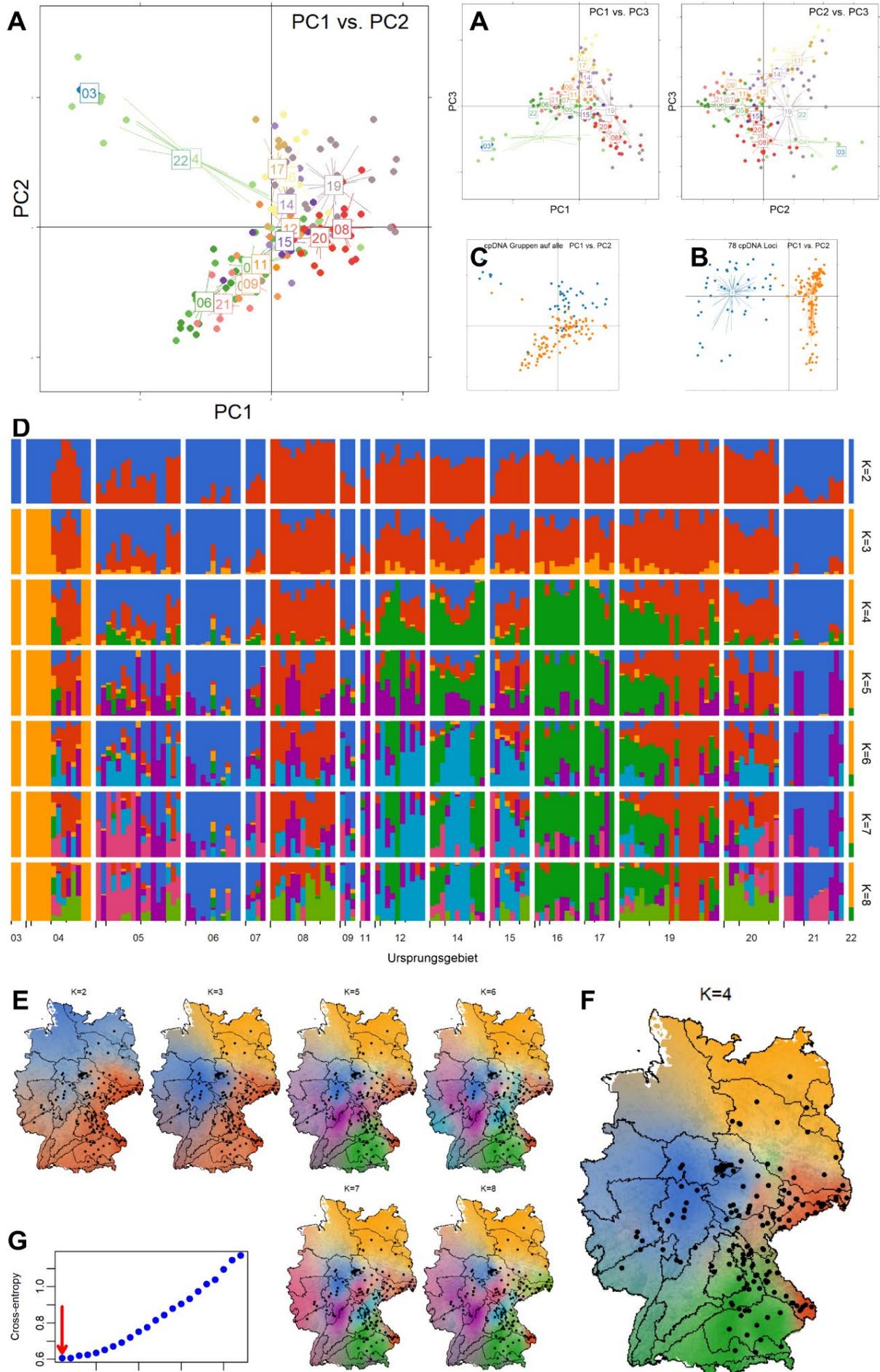
Die Chloroplastenloci bilden zwei Gruppen (Abb. 41D), deren eine, blau dargestellt, sowohl in der NO-Ausreißergruppe dominiert als auch im Süden (UG 14, 16, 17, 19), wohingegen die andere, orange dargestellte cpDNA-Gruppe in der Mitte von Hessen über den Thüringer Wald bis ins Erzgebirge dominiert.

Die Admixture-Analyse weist mit $K_{\min.CE} = 1$ nur geringe Struktur nach. Dennoch zeigt sich eine klare geographische Struktur bei höheren K . Wir präferieren $K = 4$, mit einer Gruppe, die im Erzgebirge und Bayerischen Wald, also an der Grenze nach Tschechien dominiert und drei zentrifugalen Gruppen im Süden, Nordwesten und Norden.

Die genetische Differenzierung gemessen an paarweisen F_{ST} -Werten ist nur mäßig, aber zwischen den meisten UG gleich hoch mit Werten um 0,02-0,03. Die globale AMOVA zeigt 2,7 % der molekularen Varianz zwischen den Ursprungsgebieten aus.

Es besteht eine deutliche Isolation-durch-Distanz-Beziehung ($r = 0,742$), mit nur geringer Steigung von $0,009 F_{ST}/ 100$ km. Die Umweltvariablen Kontinentalität und Bodendichte zeigen eine Korrelation mit den F_{ST} -Werten sowohl im Mantel- wie im partiellen Mantel-Test und unterstreichen damit die W-O-Differenzierung.

Individuelle genetische Diversität zeigt keine Beziehung zu den betrachteten Standortparametern.



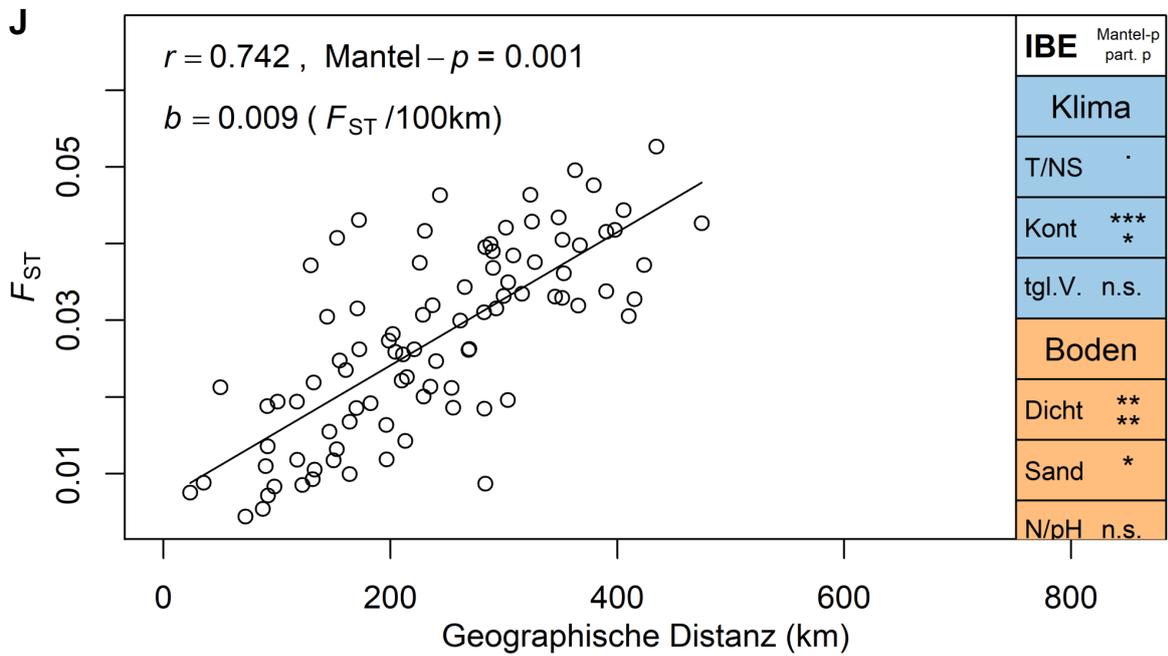
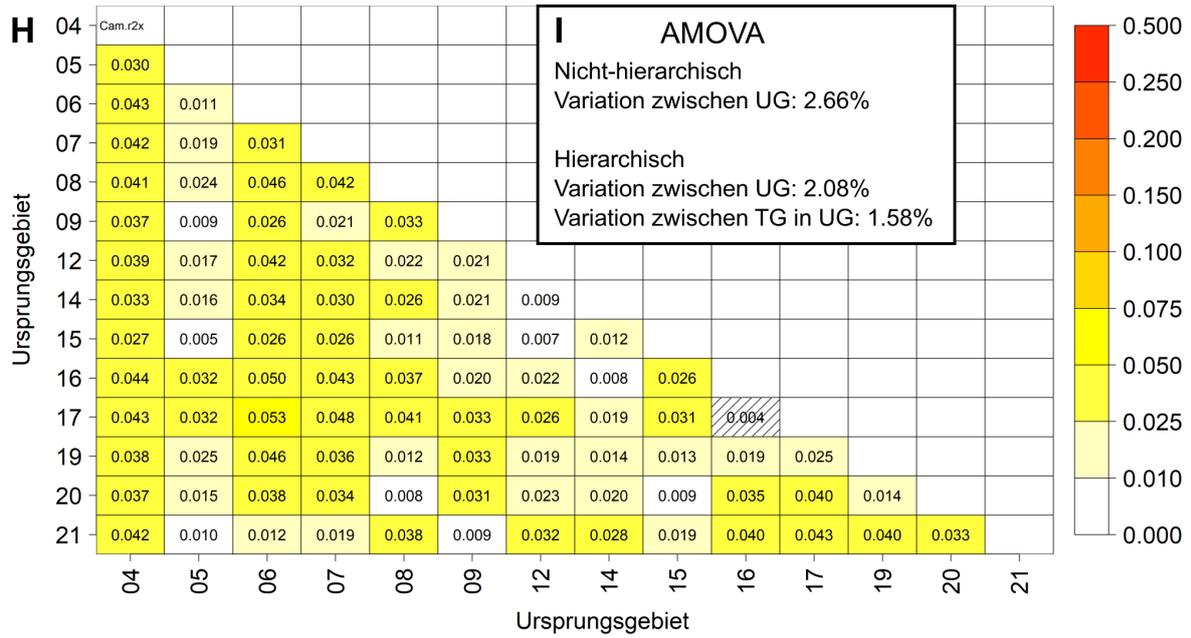


Abb. 41 Populationsstruktur von diploiden *Campanula rotundifolia*. Vgl. Abb. 29.

4.12 *Campanula rotundifolia* L., tetraploider Cytotyp ($2n = 4x = 68$)

Vom tetraploiden Cytotyp von *Campanula rotundifolia* lagen Daten von 195 (56 % der *C. rotundifolia*) und 4.261 SNPs vor. Der SNP-Datensatz unterscheidet sich somit vom diploiden Cytotyp. Der tetraploide löst den diploiden Cytotyp generell nach Westen ab und fehlt weitgehend im herzynischen Gebiet. Die genetische Populationsstruktur zeigt Abb. 42.

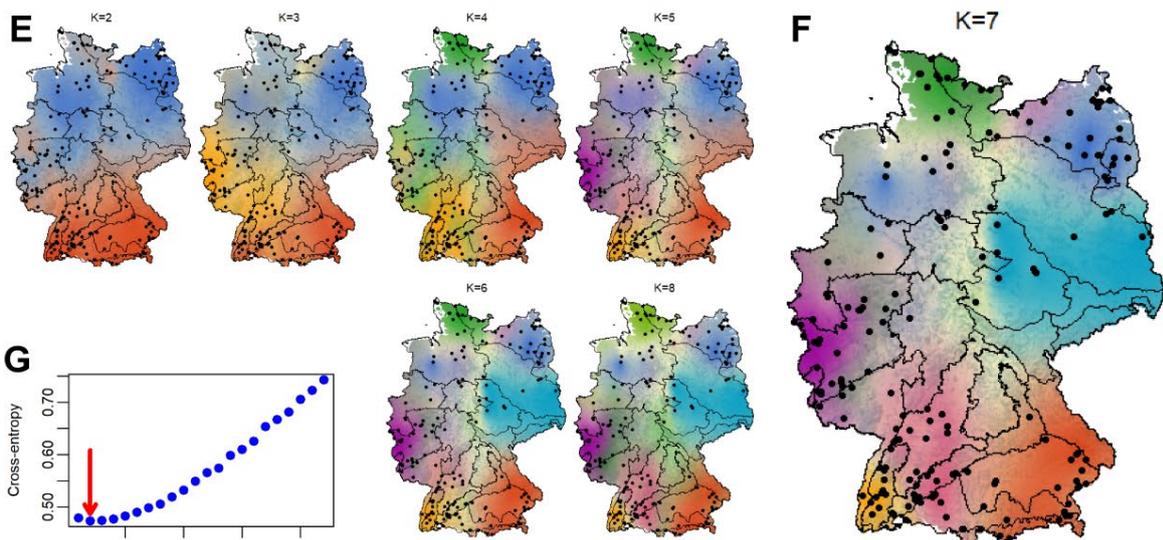
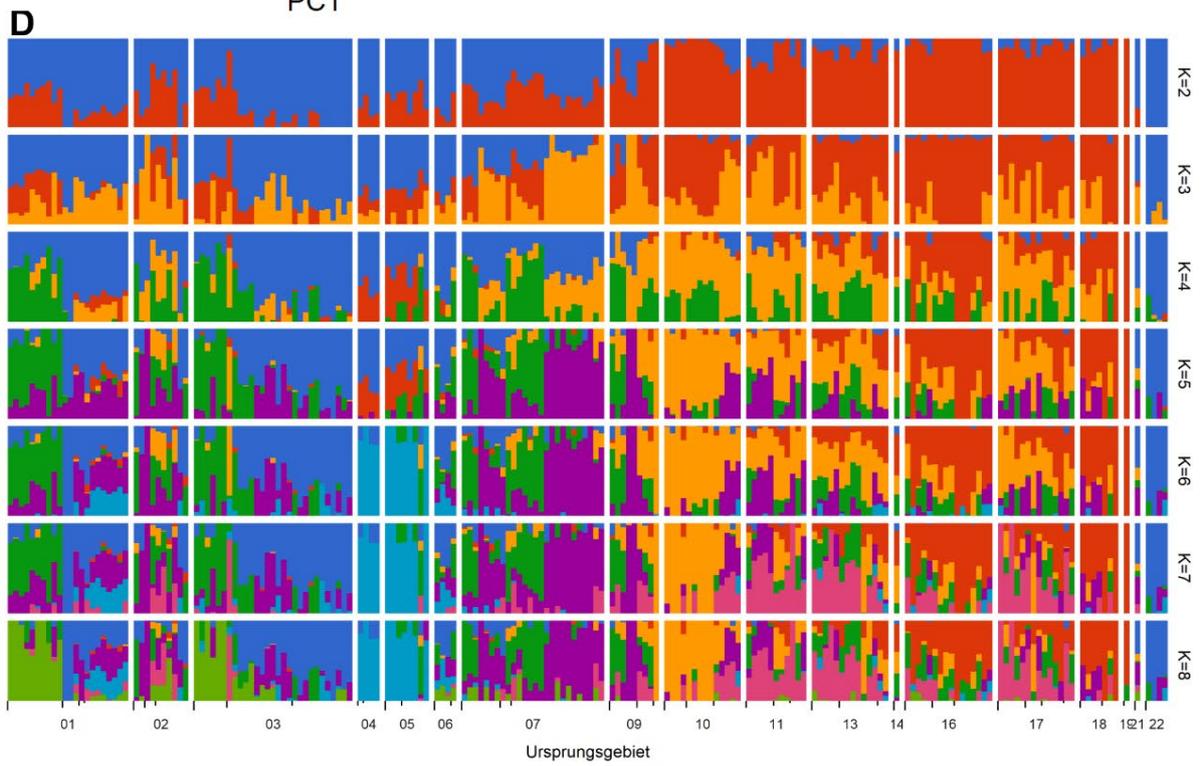
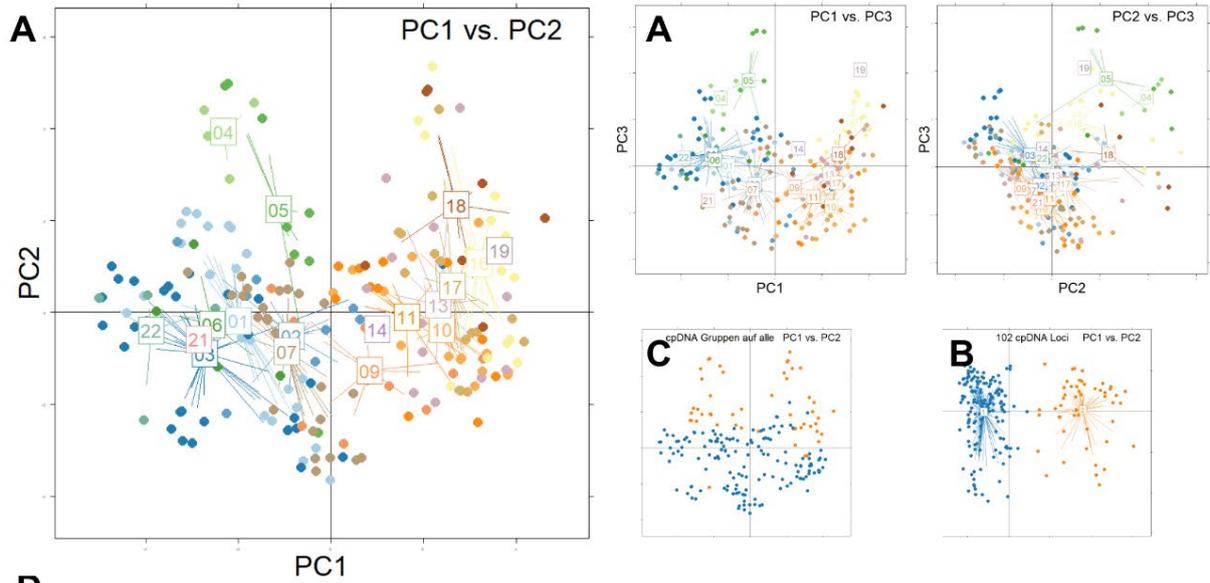
Die PCA zeigt entlang PC1 eine N-S-Auftrennung unter Bildung einer nördlichen und einer südlichen Gruppe und erkennbaren Untergruppen (UG 3+22; UG 1+2+7, UG 4+5, etc.). Sowohl PC2 wie auch PC3 zeigen eine Abgrenzung von UG 4 und 5, aber darüber hinaus keine geographische Entsprechung, sondern zeigen die Diversität innerhalb der UG.

Die Admixture-Analyse weist mit $K_{\min.CE} = 2$ auf die starke Trennung in eine N- und eine S-Gruppe hin. Allerdings ergeben sich auch bei höheren K klare geographisch kohärente Gruppen. Bei K = 3 wird eine W-Gruppe sichtbar, bei K = 4 eine in Schleswig-Holstein (UG 1a, 3a), bei K = 5 eine im Südwesten mit Schwarzwald und Rheingraben (UG 9c, 10), bei K = 6 eine in Mitteldeutschland (UG 4, 5) und bei K = 7 eine Gruppe in Baden-Württemberg (UG 10c, 11, 13ab, 17a).

Die genetische Differenzierung gemessen an paarweisen F_{ST} -Werten ist mäßig mit den größten Werten um 0,05, die die Mitteldeutschen UG vom Rest trennen. Die globale AMOVA zeigt 2,0 % der molekularen Varianz zwischen den Ursprungsgebieten aus.

Es besteht eine schwache Isolation-durch-Distanz, mit nur geringer Steigung von 0,005 $F_{ST}/100$ km. Die Umweltvariablen Temperatur/Niederschlag und Bodendichte zeigen eine auch im partiellen Mantel-Test signifikante Korrelation mit den F_{ST} -Werten.

Individuelle genetische Diversität zeigt keine Beziehung zu den betrachteten Standortparametern.



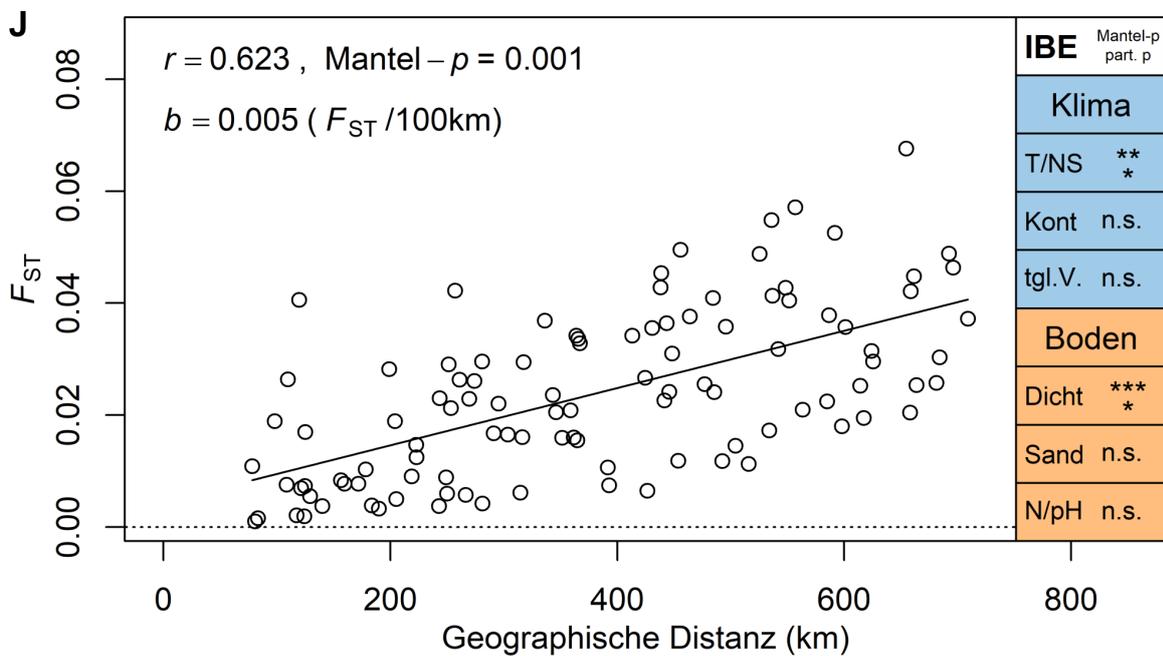
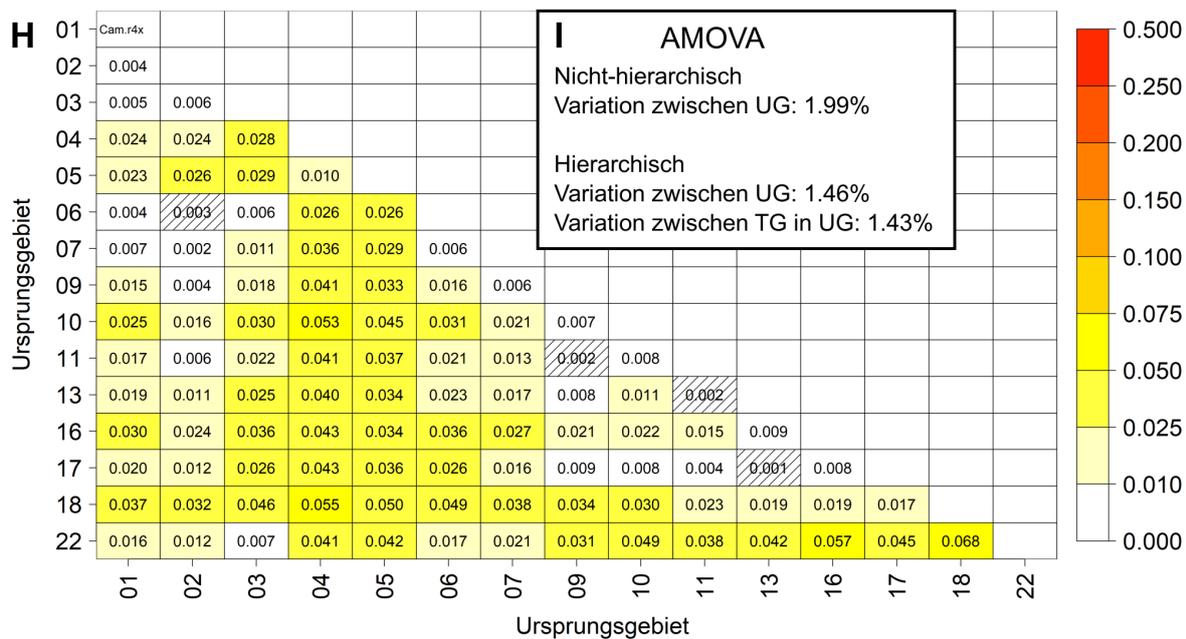


Abb. 42 Populationsstruktur von tetraploiden *Campanula rotundifolia*. Vgl. Abb. 29.

4.13 *Centaurea jacea* L. s. str.

Von *Centaurea jacea* lagen Daten von 522 Proben und 10.139 SNPs vor. Der Datensatz war, gemessen an der komplexen taxonomischen Situation im Verwandtschaftskreis von *C. jacea*, erstaunlich homogen. Es konnten lediglich einige Proben der im Schwarzwald häufigen *C. nigra* zugeordnet und aus dem Datensatz entfernt werden. Hybridisierung zwischen *C. nigra* und *C. jacea* ist zu erwarten und die PCA eines Datensatzes mit beiden Arten (Abb. 43) zeigt *C. nigra* (mit Individuen aus UG 10, 7 und 16) als abgesetzte Gruppe. Es wird deutlich, dass sich in den westlichen UG die Genotypen von *C. jacea* denen von *C. nigra* annähern, ein deutliches Zeichen, dass sich in diesen Regionen ein Hybridschwarm ausgebildet hat (*Centaurea jacea* x *C. nigra* = *Centaurea jacea* subsp. *pratensis* Thuill. ex Čelak., in der älteren Literatur „*C. x pratensis*“). Allerdings waren einige weitere Referenzproben von *C. nigra* und auch solche anderer Arten (z. B. *C. pannonica*, *C. decipiens*, *C. timbalii*) genetisch nicht auffällig, sondern im großen *C. jacea*-Cluster eingebettet und verblieben im Datensatz. Möglicherweise waren es zu wenige Proben dieser Arten, um im hoch diversen Datensatz als eigene Gruppe aufzutreten.

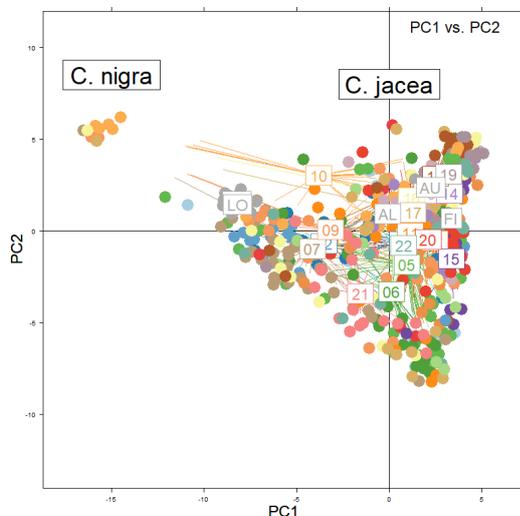


Abb. 43 *Centaurea jacea* und *C. nigra* in der PCA der SNPs. Deutlich zu erkennen ist der Übergangsbereich zwischen den Arten, der vor allem aus Proben aus dem Westen (UG 02, 07, 09, 10) und aus Luxemburg (LO = Luxemburg-Ösling) besteht, von wo Hybridisierungstendenzen bekannt sind.

Die genetische Populationsstruktur von *C. jacea* nach Ausschluss von *C. nigra* zeigt Abb. 44. Die PCA zeigt mehrere Gruppen und Kline. Entlang PC1 ist eine W-O-Kline erkennbar, entlang PC2 eine N-S-Kline. Wie schon gezeigt, handelt es sich bei der diversen Gruppe links in der PC1 vs. PC2-Grafik um einen Hybridschwarm zwischen *C. jacea* und *C. nigra*. Rechts oben zeigt sich eine südöstliche Gruppe (UG 14, 17, 18, 19), unten gruppieren sich Individuen aus UG 5 und 6. Entlang PC3 ist eine eigenständige NO-Gruppe zu erkennen (UG 3, 20). Auffällig ist, dass die Individuen vieler UG sehr weit verstreut sind, was eine große genetische Variabilität innerhalb der UG anzeigt und geringe Unterschiede zwischen den UG zur Folge hat.

Es existieren zwei Chloroplastentypen, die beide weit verbreitet sind. Einzig in den am stärksten zu *C. nigra* neigenden Proben fehlt der blau dargestellte cpDNA-Typ und es dominiert der orange dargestellte cpDNA-Typ.

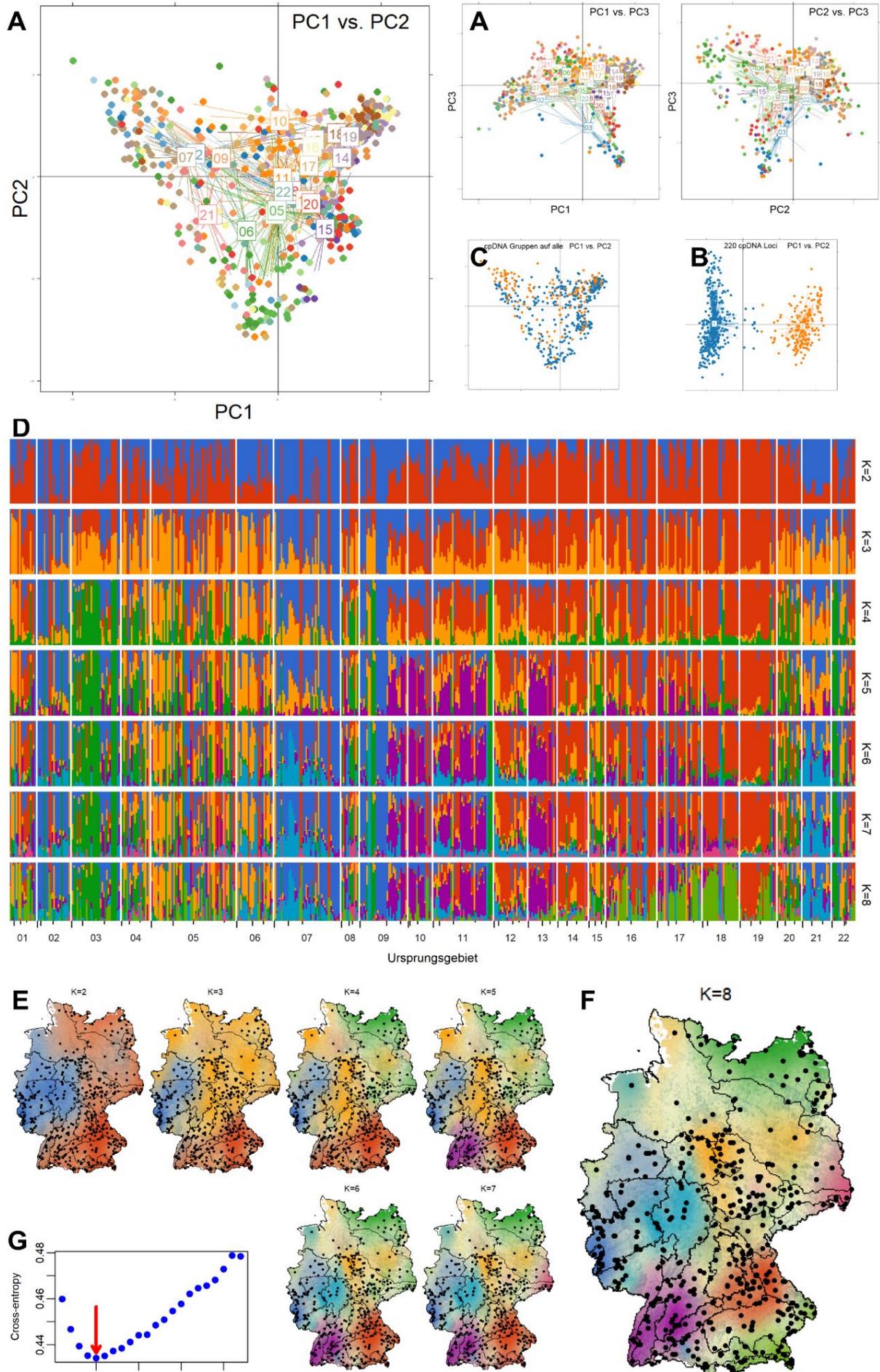
Die Admixture-Analyse weist mit $K_{\min.CE} = 5$ auf einen hochdiversen und strukturierten Gesamt-Genpool hin. Die Genpools entsprechen in diesem Fall oft nicht geographischen Regionen, sondern kommen gemischt in vielen UG vor. Zuordnungen der Genpools zu UG müssen daher vage bleiben. Bei $K = 2$ trennt sich eine im Westen dominante Gruppe (UG 2, 7, 9a, 21), die dem oben identifizierten Hybridschwarm von *C x pratensis* entspricht. Dieser „blaue“ Typ

kommt aber in fast allen anderen UG ebenfalls in geringer Frequenz vor. Bei $K = 3$ trennt sich die östliche in eine nördliche (1a, 3, 4, 5, 6, 8, 15, 20-22) und eine südliche Gruppe. Bei $K = 4$ wird eine NO-Gruppe abgespalten (UG 3, 4, 22). Bei $K = 5$ wird eine SW-Gruppe gebildet (9bc, 10, 11, 13), bei $K = 6$ bilden UG 7a und 21 eine zentral-westliche Gruppe. Der bei $K = 7$ identifizierte Genpool tritt nirgendwo dominant hervor. Bei $K = 8$ trennt sich eine SO-Gruppe ab (UG 17, 18, 19c), so dass sich ein Bild von sieben Gruppen ergibt.

Die genetische Differenzierung gemessen an paarweisen F_{ST} -Werten ist gering, teilweise nicht signifikant. Höchste Werte treten auf zwischen den westlichen UG und dem Rest mit Werten um 0,034. Die globale AMOVA weist 1,1 % der molekularen Varianz zwischen den Ursprungsgebieten aus.

Es besteht eine schwache Isolation-durch-Distanz ($r = 0,301$), mit nur geringer Steigung von 0,002 $F_{ST}/100$ km. Isolation-durch-Umwelt tritt nur als Funktion von klimatischer Kontinentalität und Bodendichte auf.

Individuelle genetische Diversität zeigt keine Beziehung zu den betrachteten Standortparametern.



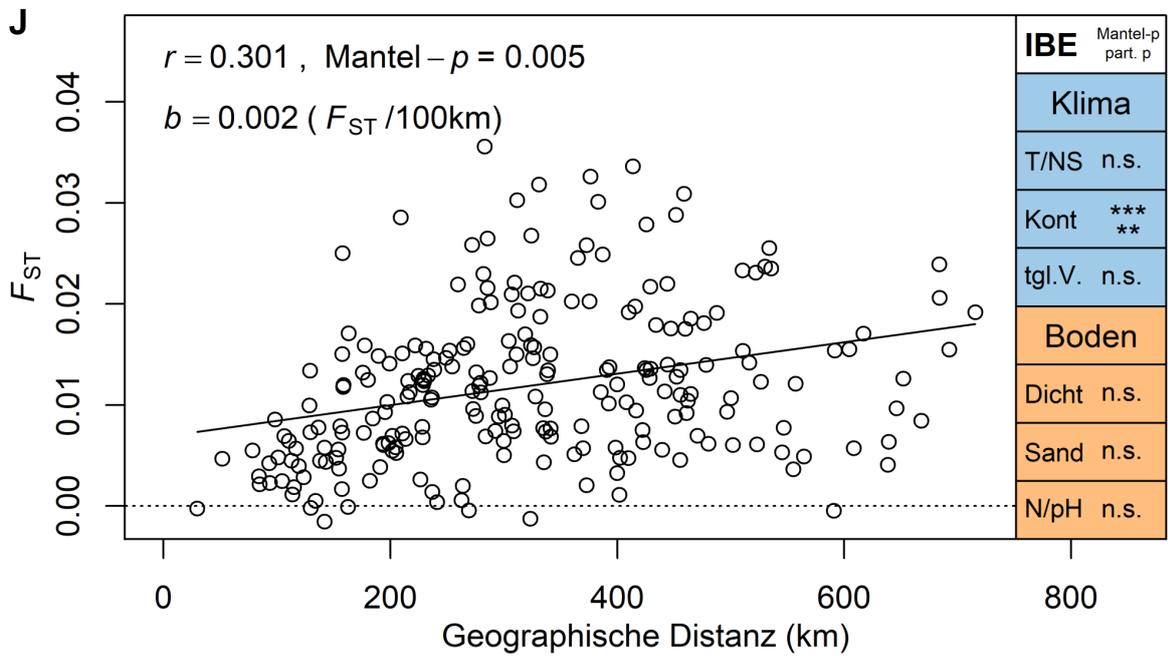
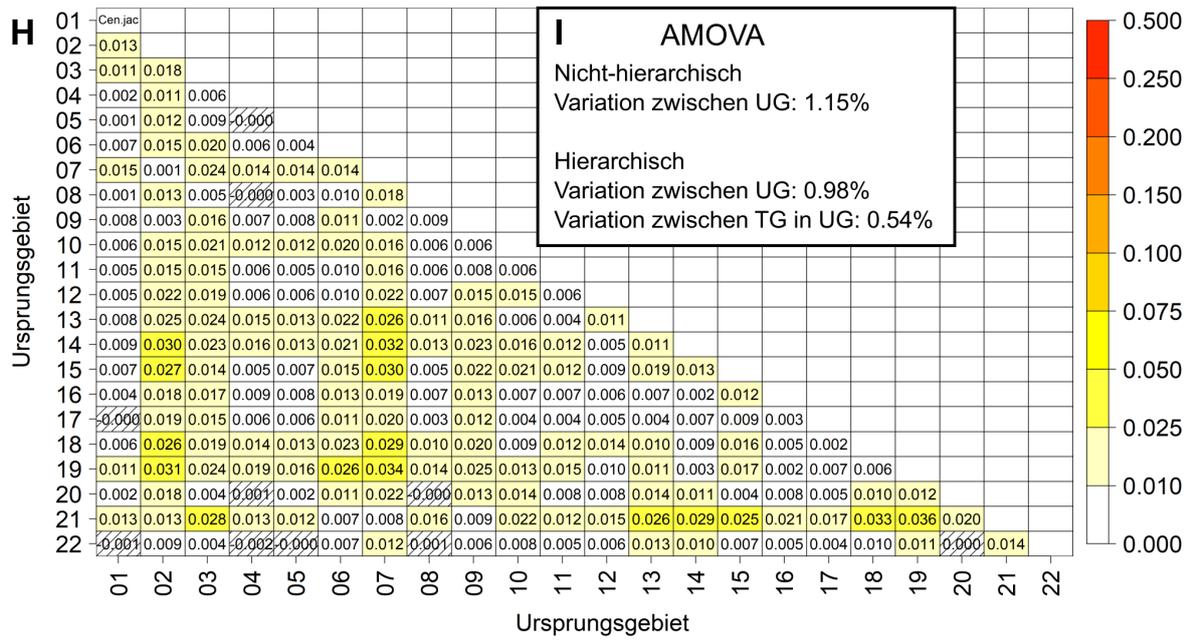


Abb. 44 Genetische Populationsstruktur von *Centaurea jacea*. Vgl. Abb. 29.

4.14 *Corynephorus canescens* (L.) P. Beauv.

Von *Corynephorus canescens* liegen Daten für 188 Individuen und 9.018 SNPs vor.

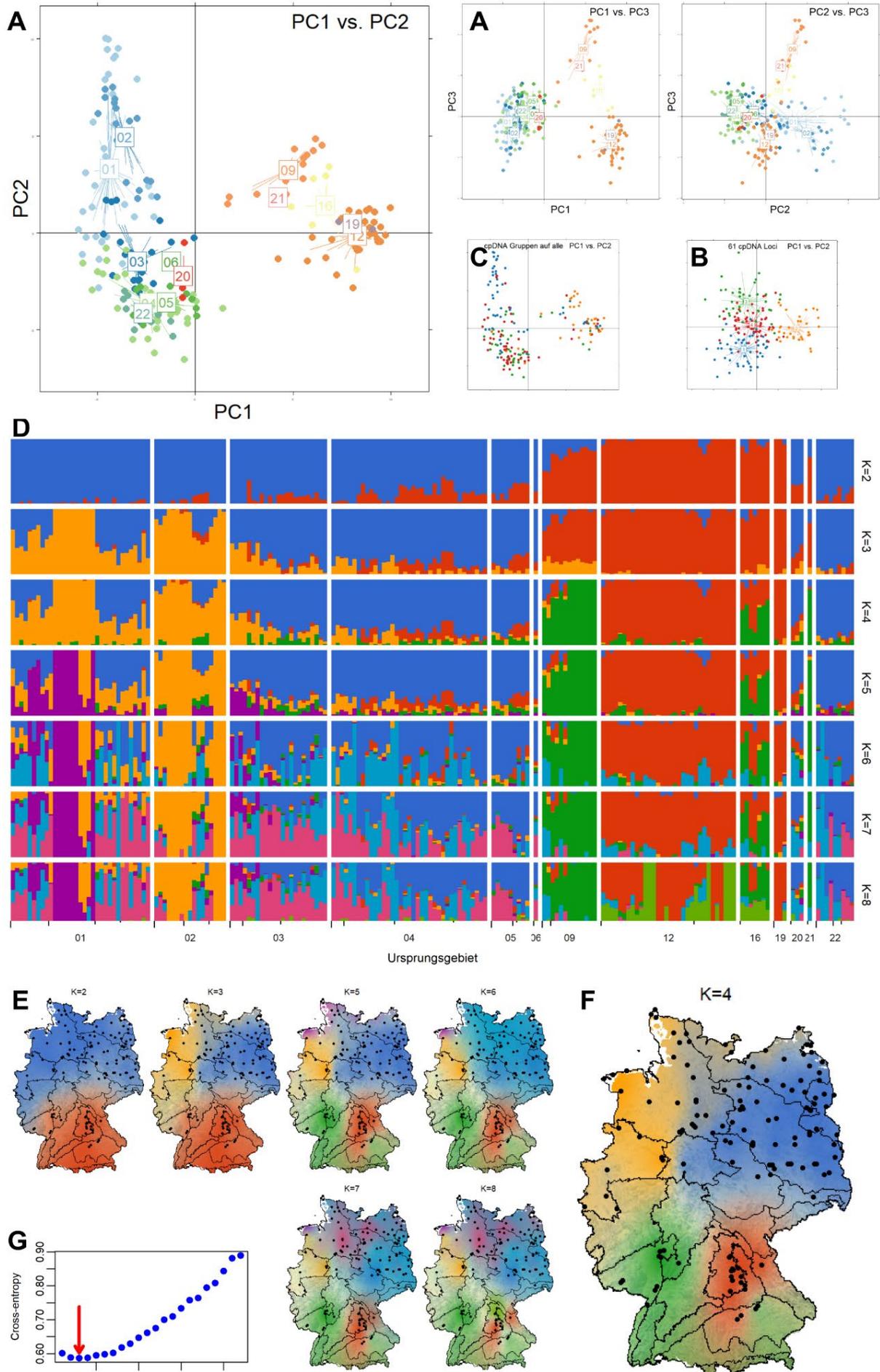
In der PCA trennen sich entlang der PC1 sehr deutlich zwei genetische, auch räumlich diskrete Gruppen (Abb. 38A). Eine dominante Gruppe als Entsprechung des Verbreitungsschwerpunktes der Art im Nordosten mit einer Auftrennung entlang der PC2 von West nach Ost. Die zweite Gruppe teilt sich wiederum entlang der PC3, wobei die disjunkten Vorkommen im Fränkischen und im Oberrheinischen Tiefland durch Proben südlich der Donau genetisch verbunden sind. Auf Ebene der Chloroplasten lassen sich 5 allerdings nur schwach definierte Gruppen unterscheiden, welche aber der Gesamtdifferenzierung entsprechen, z. B. mit einer deutlichen Dominanz der orangenen Gruppe im Süden und Südwesten, oder dem roten Typen in den östlichen Landesteilen (Abb. 38C).

Die Visualisierung der genetischen Ähnlichkeiten in der PCA findet ihre Entsprechung in der hierarchischen Admixture Analyse. Bei $K_{\min.CE} = 4$ trennen sich deutlich Nord und Süd und jeweils die im Westen liegenden Regionen von den mittleren und/oder östlichen Vorkommensgebieten.

Die genetische Differenzierung gemessen an paarweisen F_{ST} -Werten ist im Vergleich zu den anderen Arten relativ stark. Die meisten UG sind paarweise signifikant voneinander differenziert. Nur die Gruppe der östlichen UG (3, 4, 5, 20, 22) zeigen untereinander die schwächste, z.T. nicht signifikante Differenzierung. Die globale AMOVA weist 4,3 % der molekularen Varianz zwischen den Ursprungsgebieten aus.

Die Art zeigt eine Zunahme der genetischen Differenzierung mit zunehmender räumlicher Distanz ($0,01 F_{ST}/100 \text{ km}$) mit einer auffälligen Streuung bei kleineren räumlichen Distanzen, was auf ein Ungleichgewicht zwischen Drift und Gen-Fluss hindeutet. Deutliche Isolation-durch-Umwelt zeigt sich bei Betrachtung des Sandgehaltes.

Die individuelle genetische Diversität zeigt einen deutlichen Zusammenhang mit dem Längengrad: Individuen aus dem Westen zeigen im Schnitt geringere sMLH-Werte als Individuen aus dem Osten.



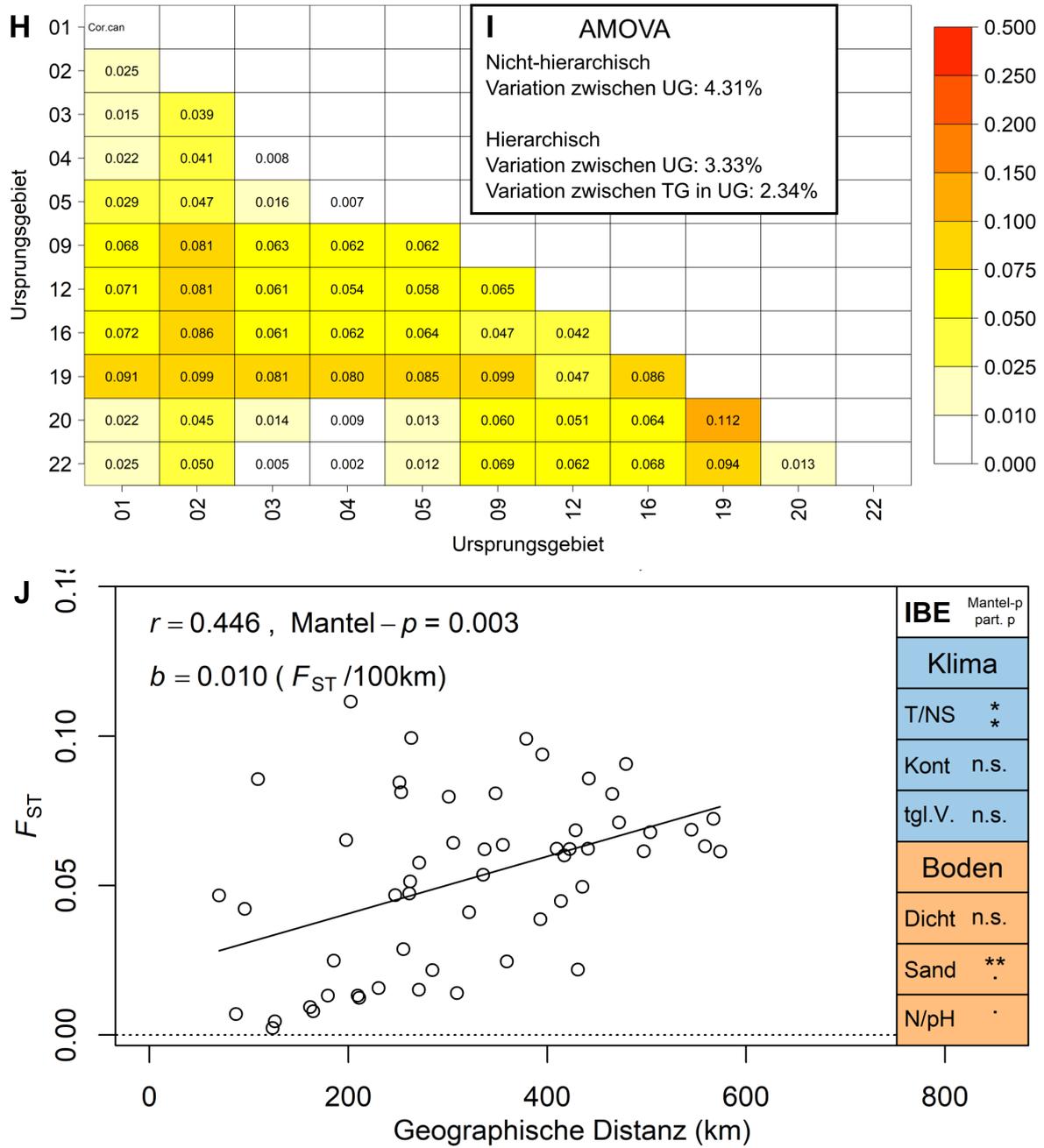


Abb. 45 Genetische Populationsstruktur von *Corynephorus canescens*. Vgl. Abb. 29.

4.15 *Cynosurus cristatus* L.

Von *Cynosurus cristatus* lagen Daten von 270 Proben und 6.984 SNPs vor. Zentrale Bereiche der UG 1, 4, 5 und 22 sind durch die Proben deutlich unterrepräsentiert.

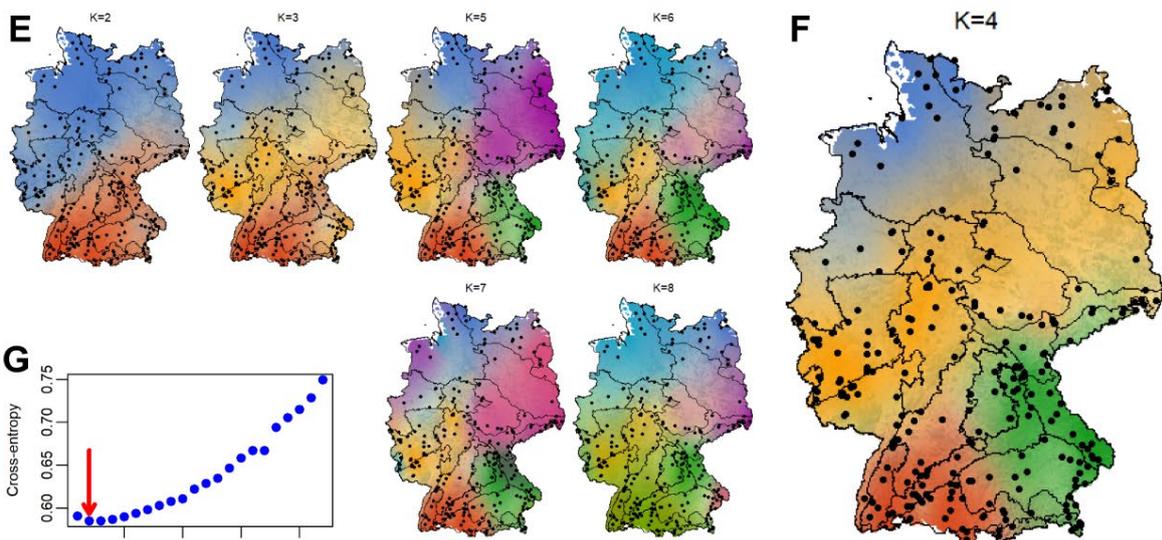
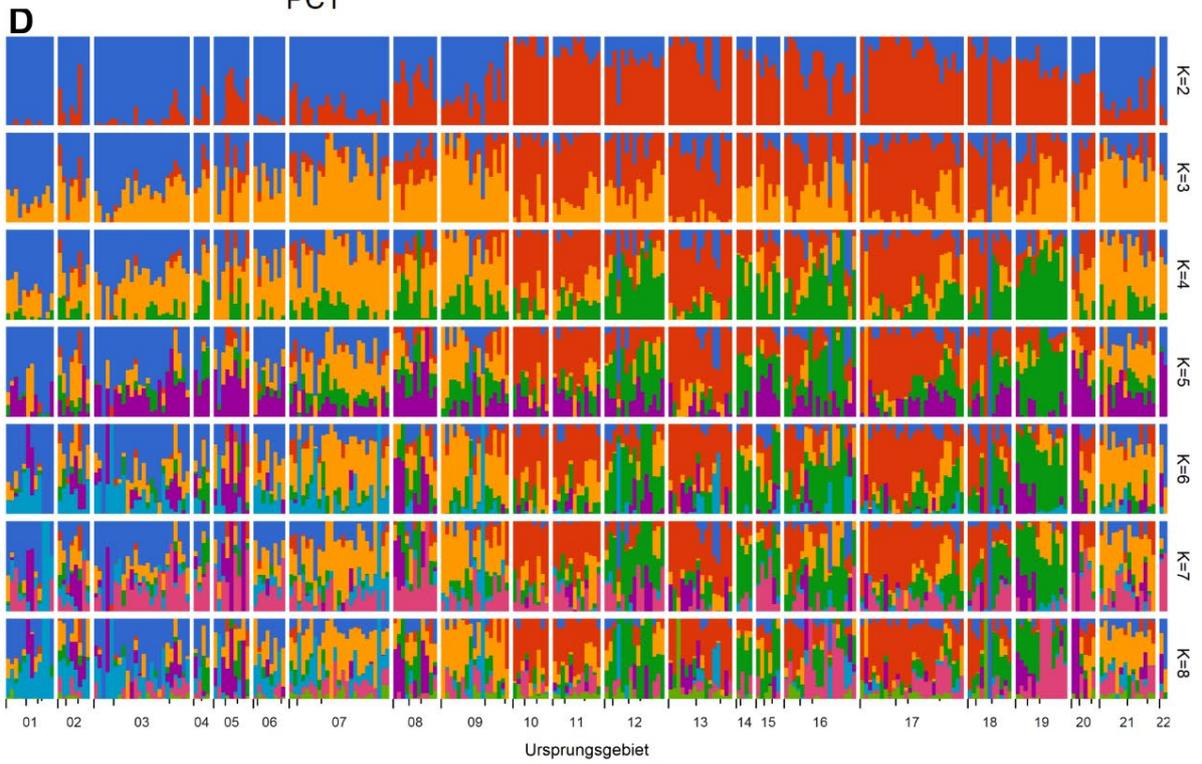
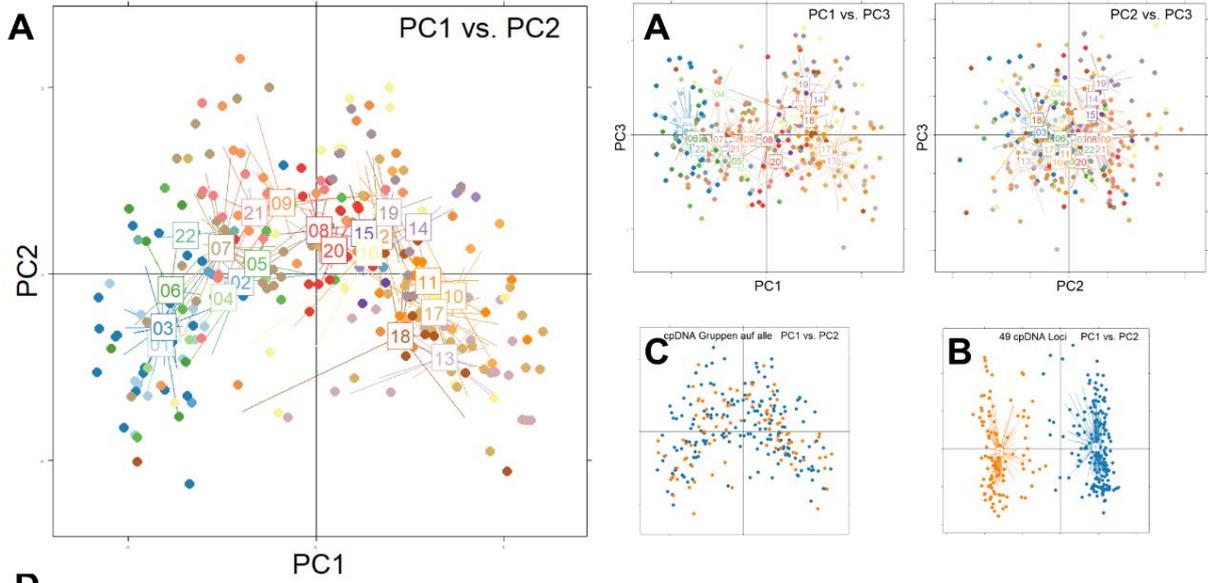
Die PCA zeigt entlang PC1 eine generelle S-N-Kline. Allerdings zeigen sich besonders im eigentlich durch nördliche Ursprungsgebiete gekennzeichneten Bereich der PCA etliche Proben aus aus anderen Regionen (z. B. UG 16, 18, 21). Ob es sich hierbei um Kultivare handelt, muss Spekulation bleiben. PC3 zeigt keine weitere geographische Gruppierung. Die Art weist zwei distinkte Chloroplastengruppen auf, welche jedoch nicht mit der allgemeinen genetischen Struktur oder auch räumlichen Herkunft der Proben korrespondiert.

Die Admixture-Analyse weist mit $K_{\min.CE} = 2$ auf eine klare Grobstruktur hin, die den Norden (UG 1-9, 21, 22) vom Süden trennt. Lösungen bis $K = 4$ trennen Proben aus dem äußersten Norden von der Mitte und Proben aus dem Südwesten von eher südöstlichen Proben.

Die genetische Differenzierung gemessen an paarweisen F_{ST} -Werten ist schwach, aber zwischen N- und S-Deutschland ausgeprägter, innerhalb der Gruppen jedoch oft nicht signifikant. Größte Differenzierung besteht zwischen den Gruppen der südwestlichen (10, 11, 12, 13, 14) und nördlichen UG (1, 2, 3, 4, 6). Die globale AMOVA weist 1,5 % der molekularen Varianz zwischen den Ursprungsgebieten aus.

Es besteht eine deutliche Isolation-durch-Distanz, mit nur geringer Steigung von $0,003 F_{ST}/100$ km. Isolation-durch-Umwelt tritt als Funktion von klimatischer Kontinentalität auf, ist aber nach partiellem Manteltest, d. h. Korrektur auf räumliche Distanz, nicht signifikant.

Keiner der betrachteten Standortparameter trägt signifikant zur Erklärung der Variation in der individuellen Heterozygotie bei.



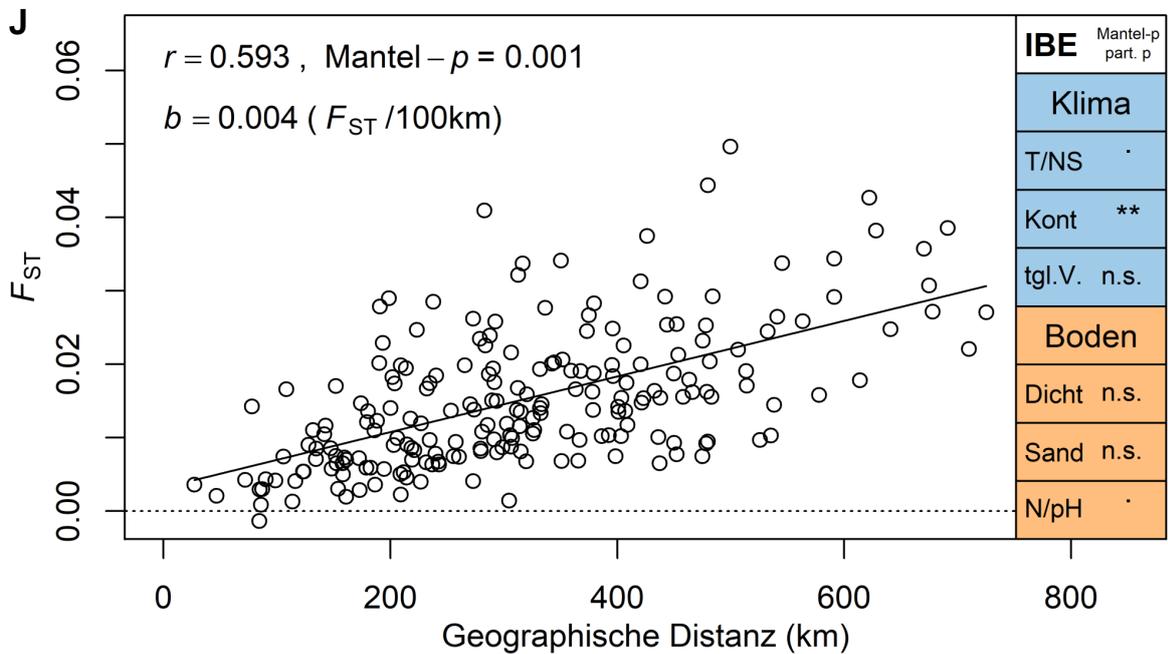
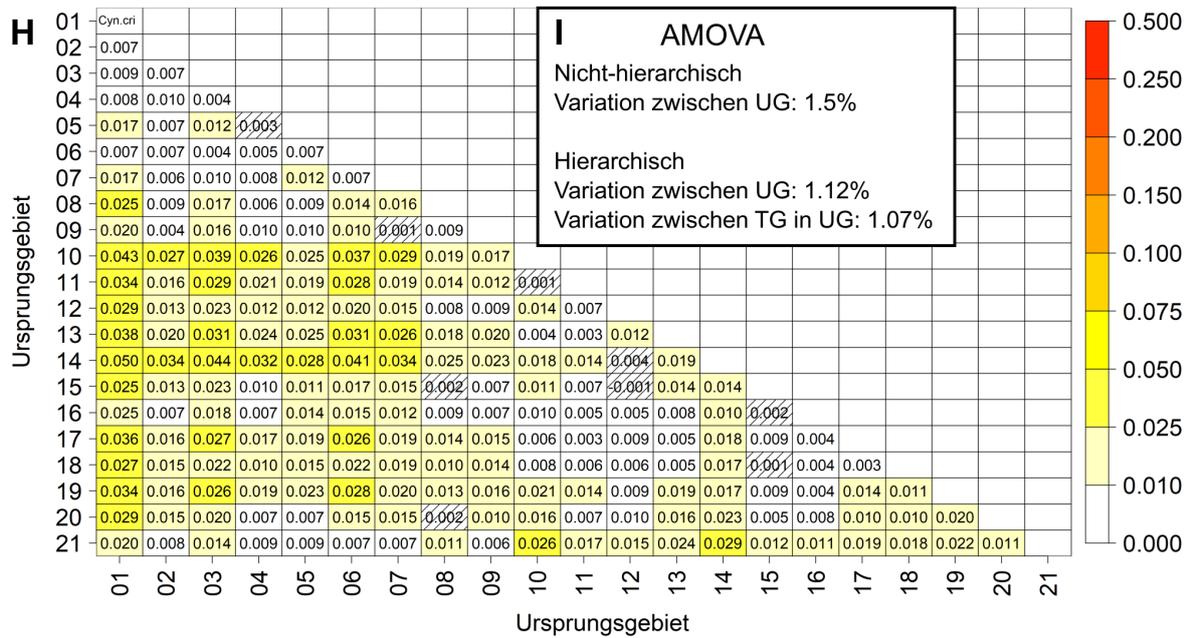


Abb. 46 Genetische Populationsstruktur von *Cynosurus cristatus*. Vgl. Abb. 29.

4.16 *Euphorbia cyparissias* L.

Für *Euphorbia cyparissias* liegen insgesamt genotypische Daten für 389 Proben und 6.974 SNPs vor. UG aus dem Nordwesten sind deutlich unterrepräsentiert.

Die Visualisierung der genetischen Ähnlichkeiten mittels PCA (Abb. 47) zeigt eine von den restlichen Proben divergierende Gruppe oben rechts ($N = 13$), bestehend aus einigen Proben der westlichen UG 07, 09, und 21. Die Vermutung liegt nahe, dass diese divergierende Gruppe den in Frankreich und Holland beobachteten diploiden Cytotyp repräsentiert. Ein klares Indiz dafür sind die individuellen Diversitätswerte in dieser Gruppe, die deutlich geringer als in allen anderen Proben sind (Abb. 48), so dass davon auszugehen ist, dass es sich den diploiden Cytotyp handelt. Diese Hypothese wurde mittlerweile durch Messungen des relativen DNA-Gehaltes dieser Proben bestätigt (Frajman, unpubl. Daten). Die PCA zeigt des Weiteren auf den ersten beiden Achsen einen kombinierten Ost-West- und Süd-Nord-Gradienten. Die PCA zeigt damit auf den Achsen PC1-3 eine ausgeprägte Strukturierung an, mit scharf abgegrenzten Gruppen aus dem Nordosten, Süden und Westen.

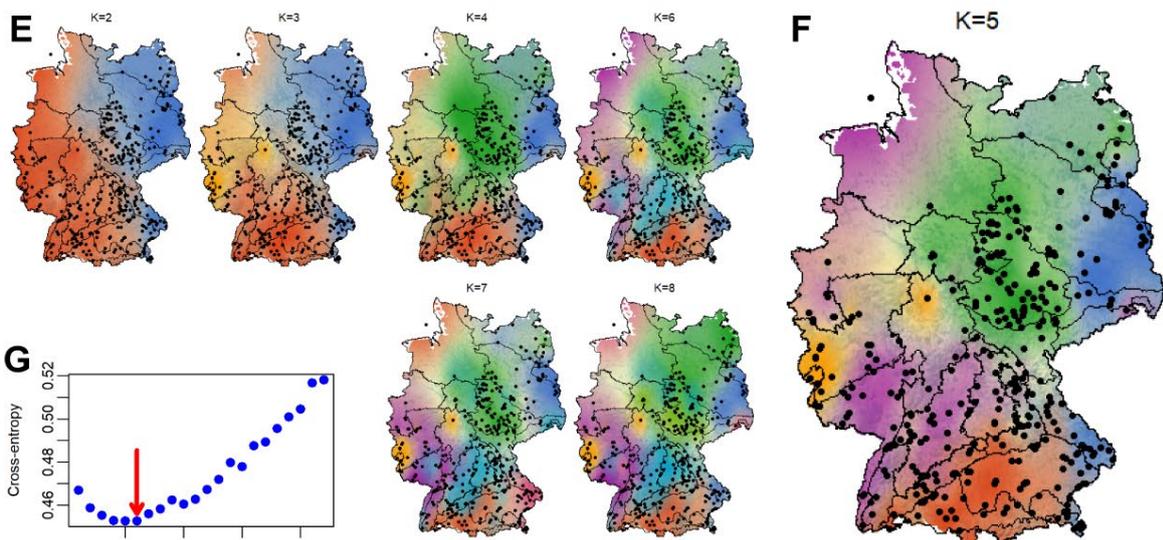
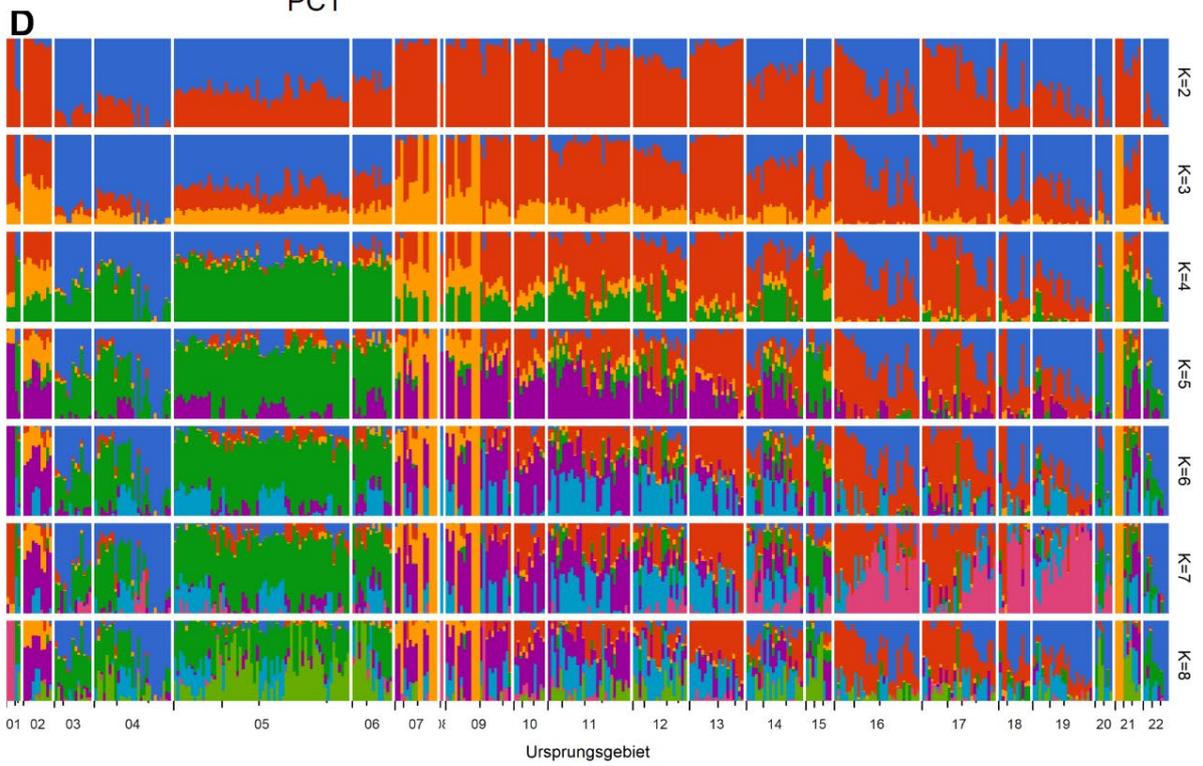
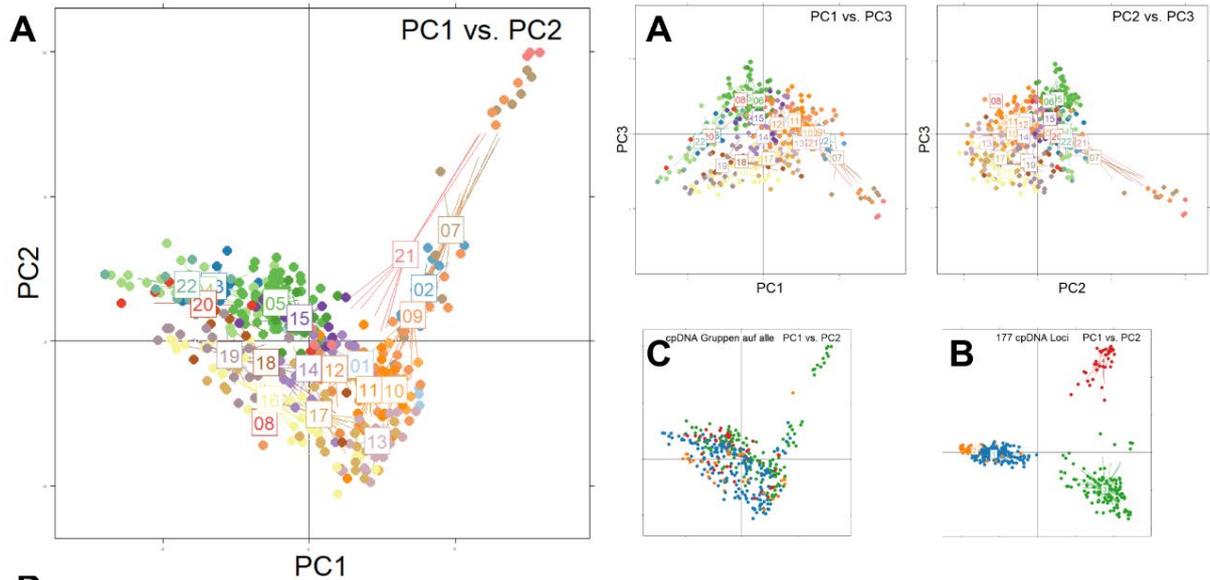
Auf Chloroplastenebene lassen sich 3(-4) Gruppen separieren, wobei die divergierenden Diploiden einen einheitlichen (grünen) Chloroplastentypen aufweisen, der von vielen anderen Proben aus der Hauptgruppe geteilt wird und der nur in den UG des äußersten Südostens (UG 19, 18, 17) fehlt.

Die Admixture-Analyse weist mit $K_{\min.CE} = 6$ auf eine ausgeprägte genetische Strukturierung hin. Bei $K = 2$ teilen sich die Proben in eine O- und eine W/S-Gruppe. Bei $K = 3$ werden die Diploiden als orangefarbene Gruppe abgetrennt. Deren räumlicher Schwerpunkt liegt im äußersten Westen (Rheinland-Pfalz, UG 7, 9) und mit 3 Individuen vom selben Standort in N-Hessen (UG 21). Bei $K = 4$ wird Mitteldeutschland vom äußersten Osten abgetrennt. Wir favorisieren $K = 5$, wobei sich die S-Gruppe entlang der Schwäbisch-fränkischen Alb auftrennt. Bei $K = 7$ wird eine Gruppe in den südöstlichen Teilen der UG 16, 17, 18, 19 sichtbar.

Die genetische Differenzierung, gemessen an paarweisen F_{ST} -Werten, ist deutlich und immer signifikant, meist zwischen 0,01-0,02. Die hohen Werte für UG 1 beruhen auf dessen Heterogenität, da nur wenige und räumlich isolierte Proben vorlagen, die jeweils eindeutig dem W-Cluster (Helgoland) oder dem O-Cluster (SO-Grenze des UG 1) angehörten.

Die globale AMOVA weist mit 2,06 % der molekularen Varianz zwischen den Ursprungsgebieten einen mäßigen Wert aus. Es besteht ein ausgeprägtes Muster ($r = 0,685$) von Isolation-durch-Distanz, mit geringer Streuung der Punkte und mäßig hoher Steigung von 0,008 $F_{ST}/100$ km. Isolation-durch-Umwelt tritt, auch nach Korrektur auf geographische Distanz, in Bezug auf Kontinentalität und Temperaturschwankungen auf.

Die Diversität der Art zeigt ein deutliches räumliches Signal mit im Schnitt höchsten sMLH-Werten bei mittleren Längengraden.



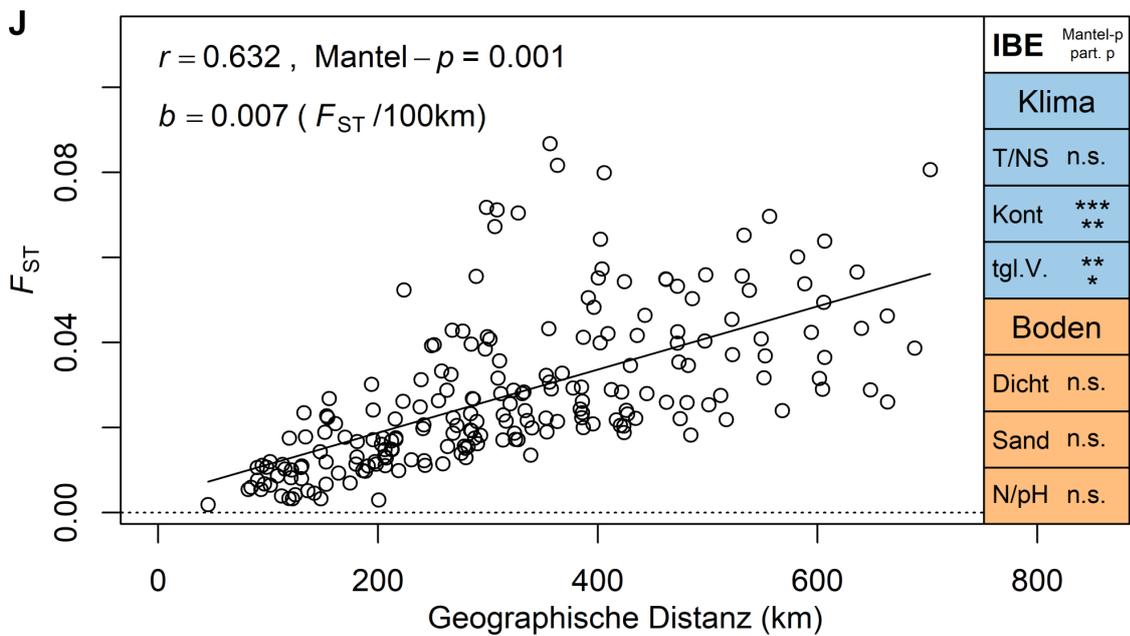
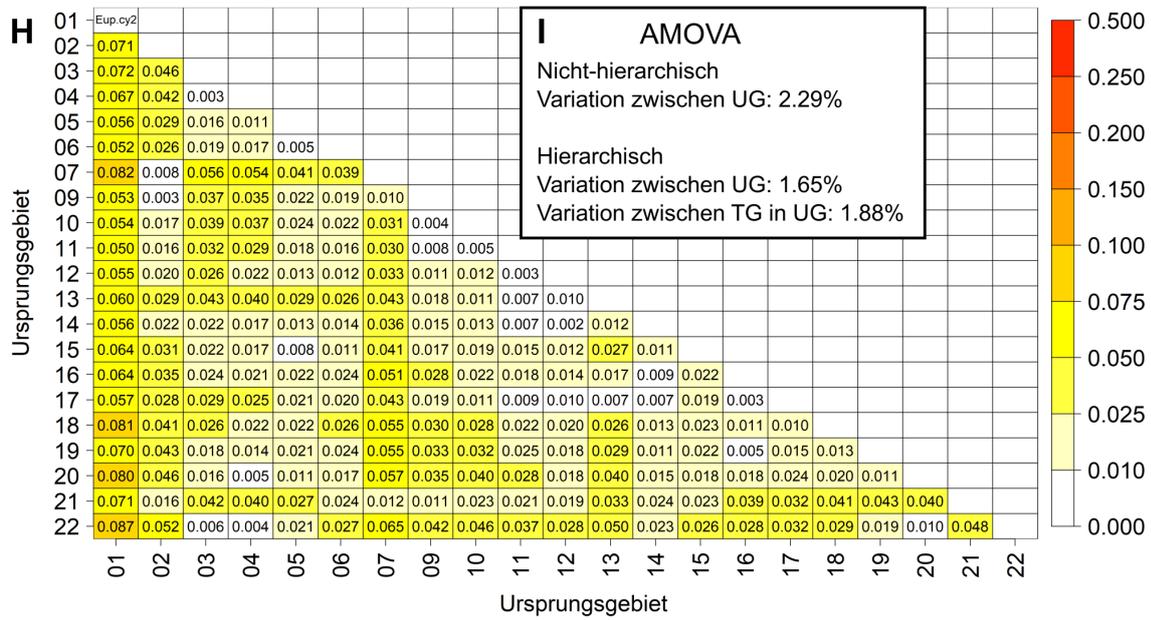


Abb. 47 Genetische Populationsstruktur von *Euphorbia cyparissias*. Vgl. Abb. 29.

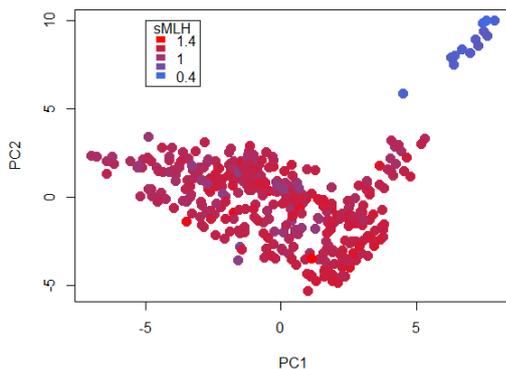


Abb. 48 Genetische Struktur von *Euphorbia cyparissias* und farblich indiziert die individuelle genetische Diversität. Vgl. Abb. 47A.

4.17 *Festuca rubra* L. s. l.

Das *Festuca rubra* Aggregat ist komplex und die Ansprache der Arten erfordert teilweise detaillierte morphologische Analysen. Daher war damit zu rechnen, dass das Probenmaterial divers sein würde. Somit waren zunächst durch Abgleich mit entsprechenden Referenzproben verwandter Arten und von *F. rubra* (inkl. zweifelhafter Referenzen) die Arten im Datensatz zu trennen (Abb. 49). Es wurden schrittweise abgetrennt und verworfen: *Festuca ovina* agg. (Abb. 49A) und *Festuca trichophylla* und *F. arenaria* (Abb. 49B). Im verbleibenden Datensatz waren noch Referenzproben von „*F. heteromalla*“ enthalten, die aber genetisch nicht abgetrennt werden konnten, so dass es nicht möglich war, vermeintliche *F. heteromalla* zu identifizieren (vorausgesetzt die Referenzproben waren *F. heteromalla*). Die Aufteilung in *F. rubra* s.str. und *F. nigrescens* erfolgte durch k-Means-Clustering (Abb. 49D). Zwischen den schließlich verbliebenen klar definierten Gruppen von *F. rubra* und *F. nigrescens* gibt es offenbar intermediäre Hybriden, die der Einfachheit halber aber nicht entfernt wurden.

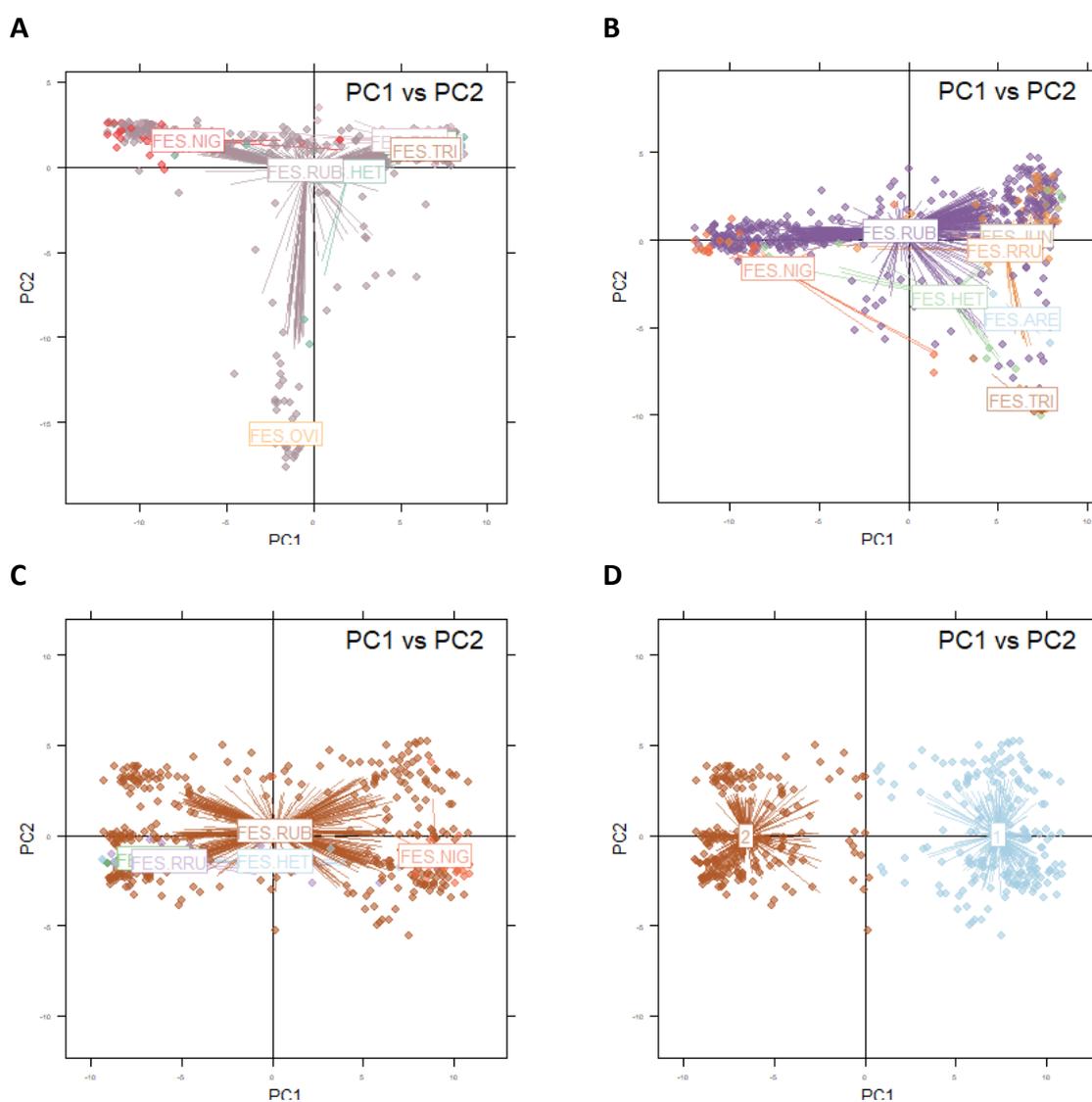


Abb. 49 Trennung der *Festuca*-Arten und Identifikation von *F. rubra* s. str. und *F. nigrescens* in sukzessiven PCA-Analysen. **A** Abtrennung von *F. ovina* bei $PC2 < -3$. **B** Abtrennung von *F. trichophylla* und *F. arenaria* bei $PC2 < -2$. **C** *F. rubra* + *F. nigrescens*. Das ebenfalls noch enthaltene „*F. heteromalla*“ kann nicht getrennt werden. **D**. Trennung von *F. rubra* (Cluster 2) und *F. nigrescens* (Cluster 1) durch k-Means-Clustering. (FES.RRU = *F. rubra* subsp. *rubra*)

4.18 *Festuca rubra* L. s. str.

Von *Festuca rubra* s. str. lagen Daten von 156 Proben aus 21 UG und 5.583 SNPs vor. Für die Mittelgebirgsregionen (Erzgebirge, Thüringer Wald, Harz, Bayerischer Wald, Schwarzwald, Rheinisches Schiefergebirge) liegen z.T. keine oder nur sehr wenige Proben vor. Im Vergleich zu den andern Arten ist der Datensatz klein und mehr als die Hälfte der UG (11) sind durch nur fünf Individuen oder weniger vertreten. Dieser begrenzte Datensatz lässt es nicht zu, räumlich detaillierte Muster zu erkennen. Die genetische Populationsstruktur zeigt Abb. 50.

In der PCA bilden sich nur schwache Muster aus. Entlang PC1 ist ein schwacher N-S-Gradient zu erkennen, wobei besonders eine südliche Gruppe aus UG 11+ 17 auffällt. Auch PC3 enthält eine leichte N-S-Tendenz.

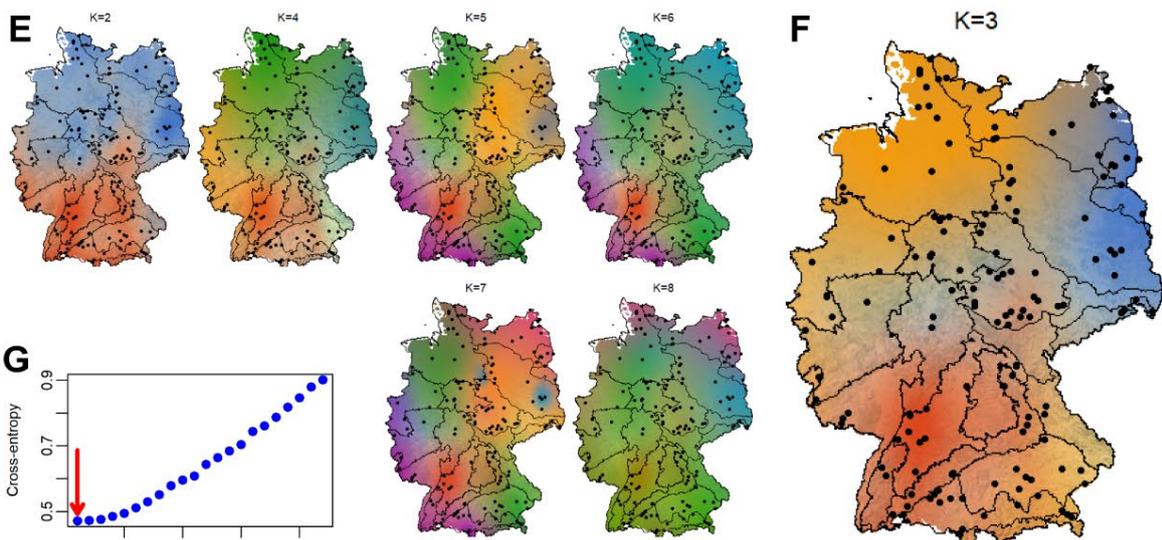
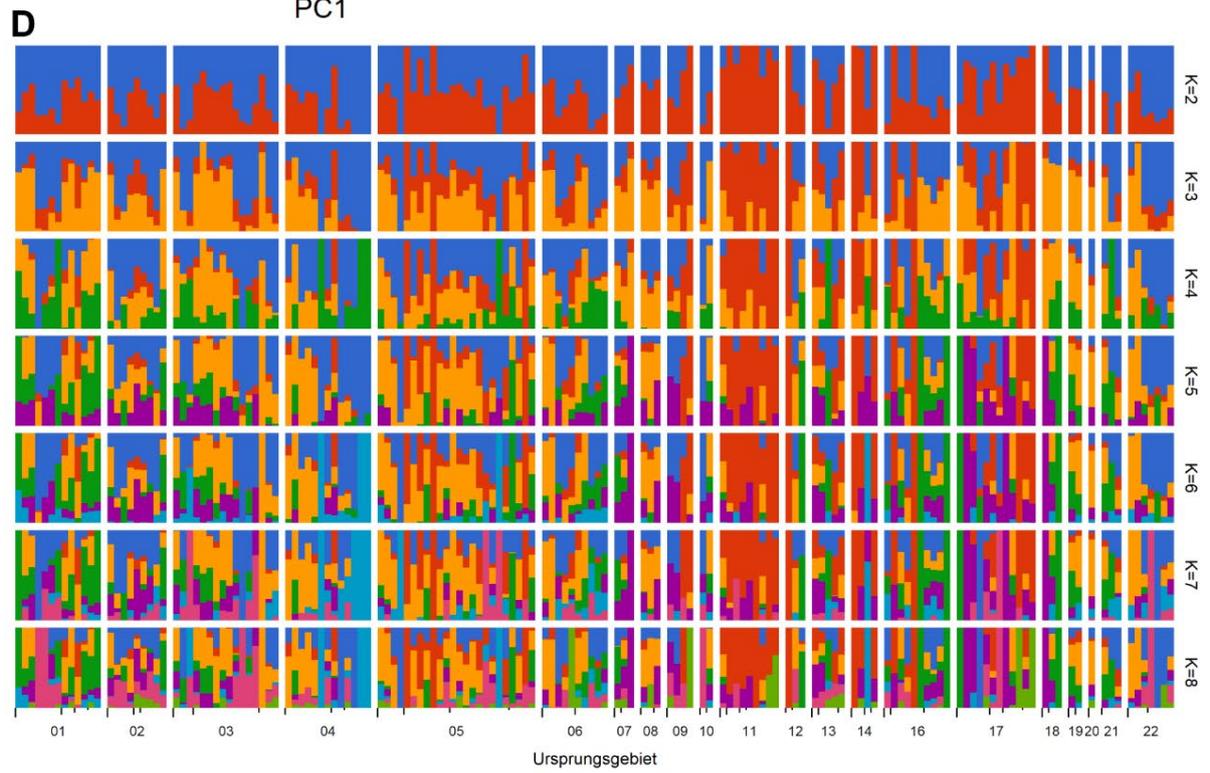
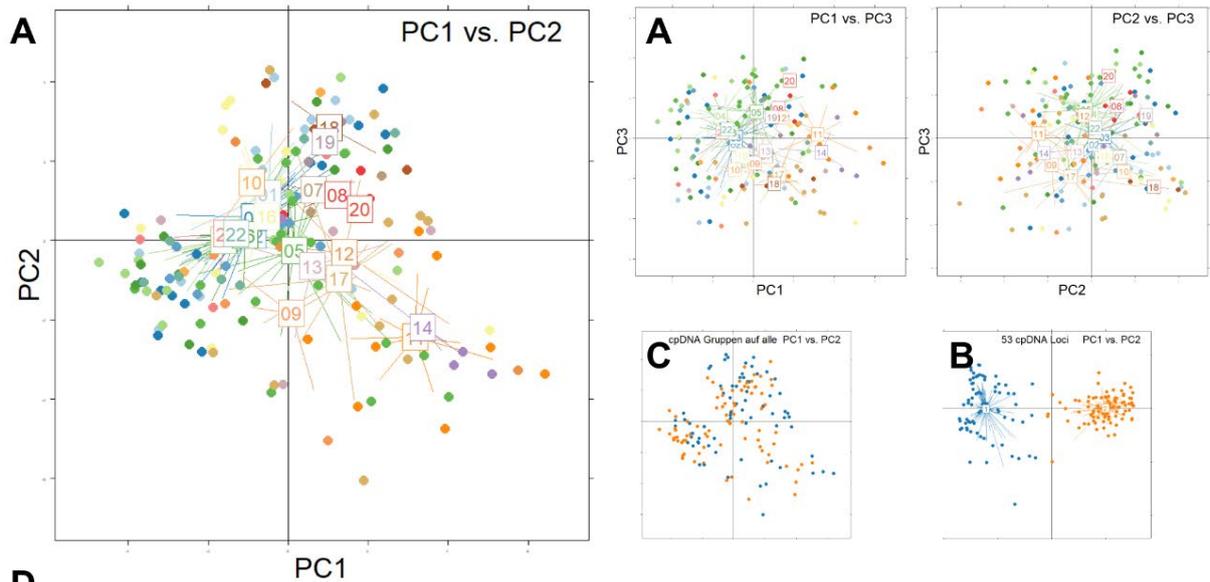
Die Chloroplastenmarker bildeten zwei Gruppen, die überall vertreten waren.

Die Admixture-Analyse zeigt mit $K_{\min.CE} = 1$ das Fehlen ausgeprägter Struktur an. Wir sehen bei $K = 2$ eine schwache Differenzierung in eine N- und eine S-Gruppe.

Die genetische Differenzierung, gemessen an paarweisen F_{ST} -Werten, ist ausgesprochen niedrig und in den meisten Vergleichen nicht signifikant. Die globale AMOVA weist mit 0,45 % der molekularen Varianz zwischen den Ursprungsgebieten einen sehr niedrigen Wert aus.

Es besteht ein sehr schwaches Muster ($r = 0,184$) von Isolation-durch-Distanz, das nur marginal signifikant ist ($p = 0,056$) und eine große Streuung der Punkte und extrem geringe Steigung von $0,0008 F_{ST}/100$ km aufweist. Isolation-durch-Umwelt tritt, auch nach Korrektur auf geographische Distanz, in Bezug auf Bodendichte und Sandanteil auf.

Individuelle genetische Diversität zeigt keine Beziehung zu den betrachteten Standortparametern.



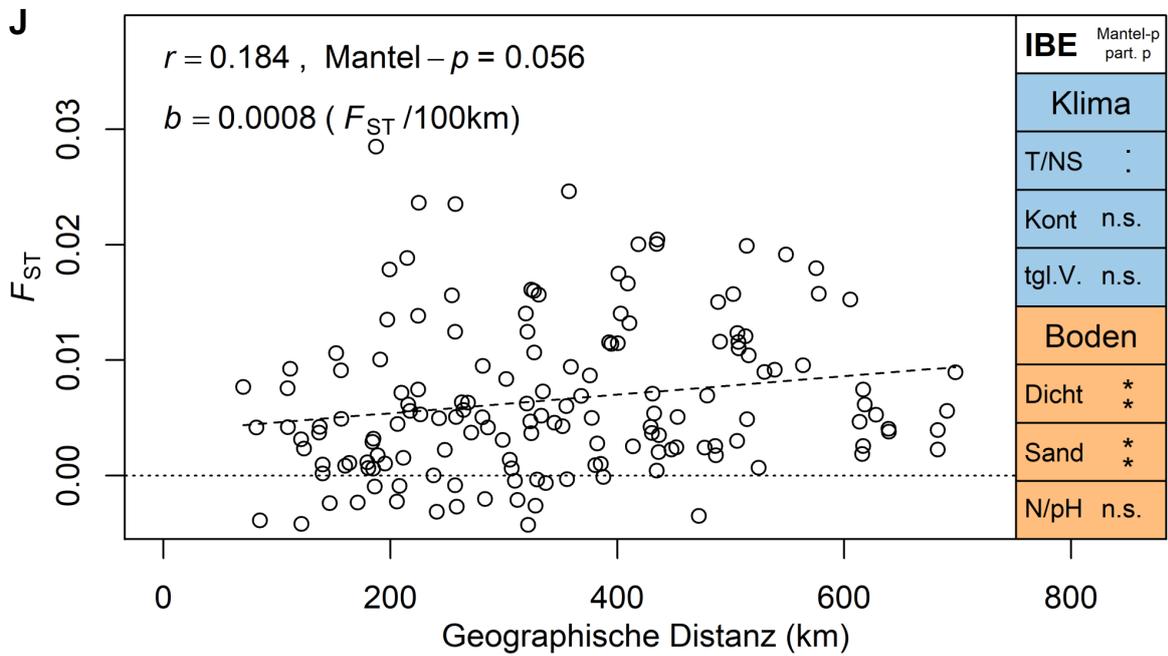
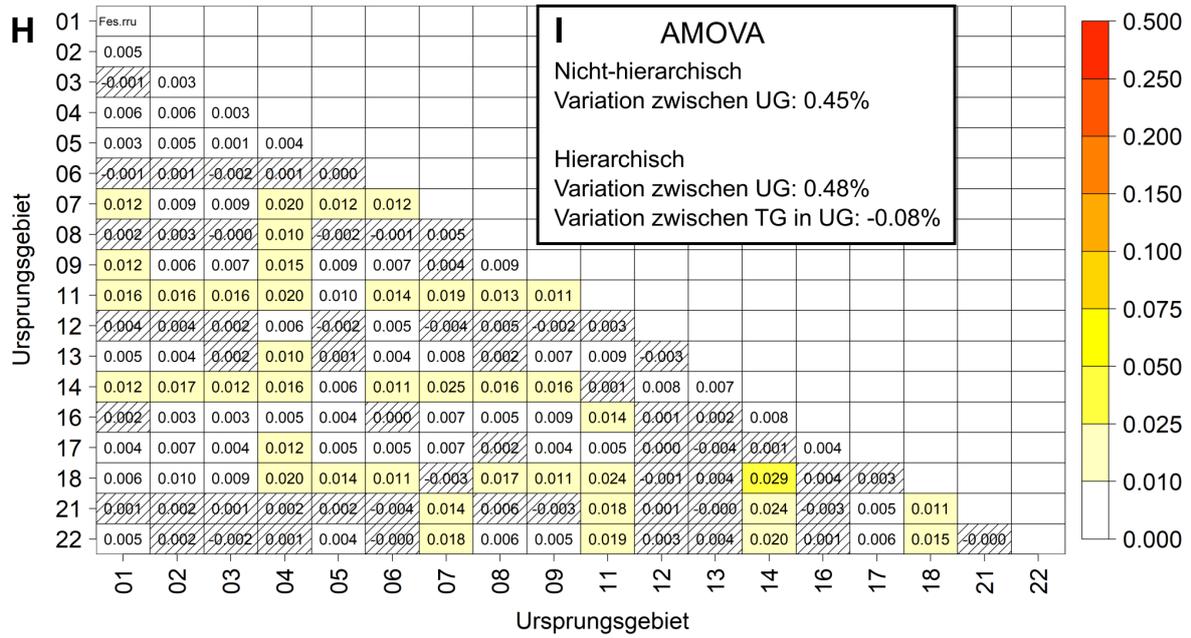


Abb. 50 Genetische Populationsstruktur von *Festuca rubra*. Vgl. Abb. 29.

4.19 *Festuca nigrescens* Lam.

Von *Festuca nigrescens* lagen Daten von 155 Proben aus 21 UG und 5.728 SNPs vor. Die genetische Populationsstruktur zeigt Abb. 51. Spiegelbildlich zu *F. rubra* dominiert *F. nigrescens* den Datensatz in den Mittelgebirgsregionen (Erzgebirge, Thüringer Wald, Harz, Bayerischer Wald, Schwarzwald, Rheinisches Schiefergebirge), aber auch südlich der Lüneburger Heide (südöstliches UG 1) und ist nur mit einzelnen Proben aus anderen Gebieten vertreten.

In der PCA trennt sich entlang PC1 eine S-Gruppe (UG 14, 16, 17, 18, 19) und entlang PC2 eine N-Gruppe (UG 1, 2, 3, 4). PC3 ergibt keine interpretierbare Gruppierungen.

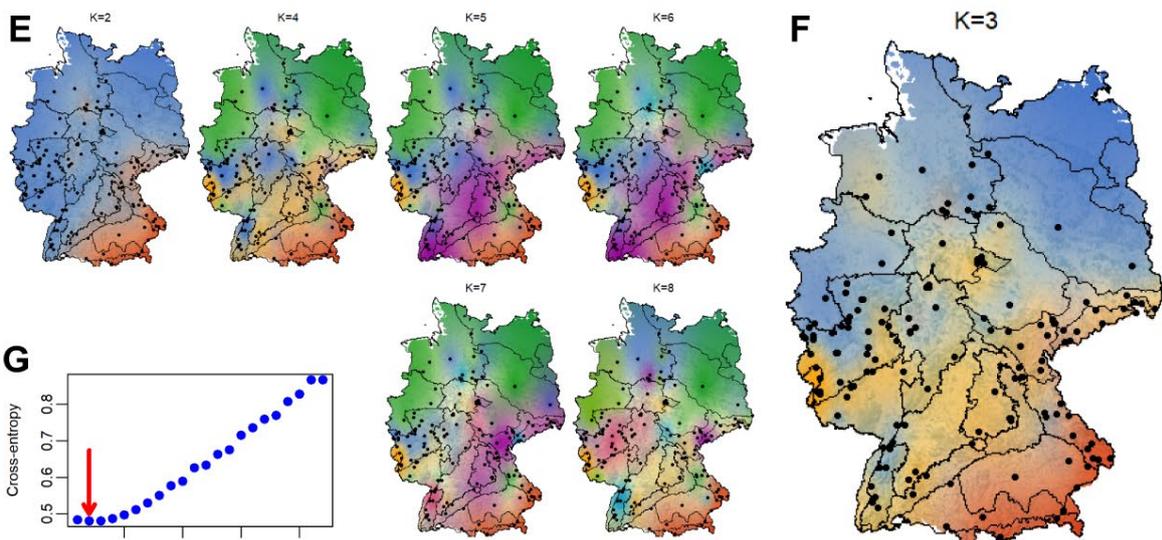
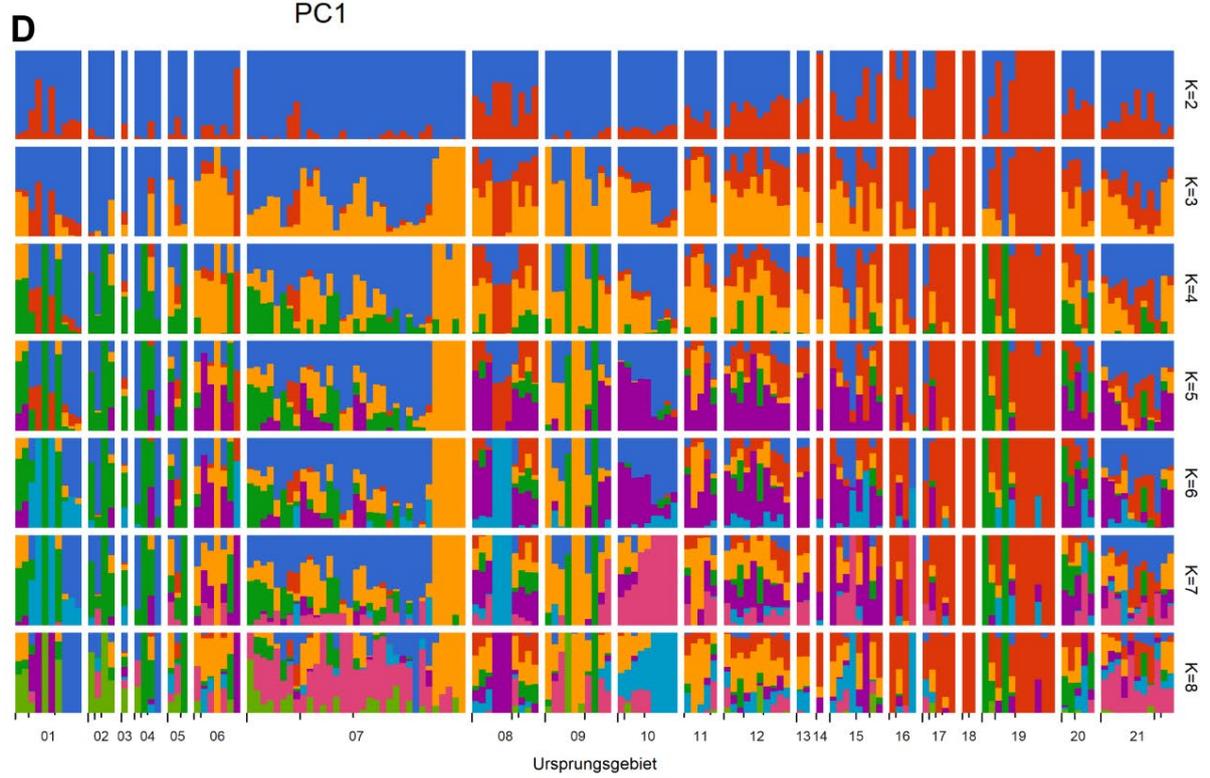
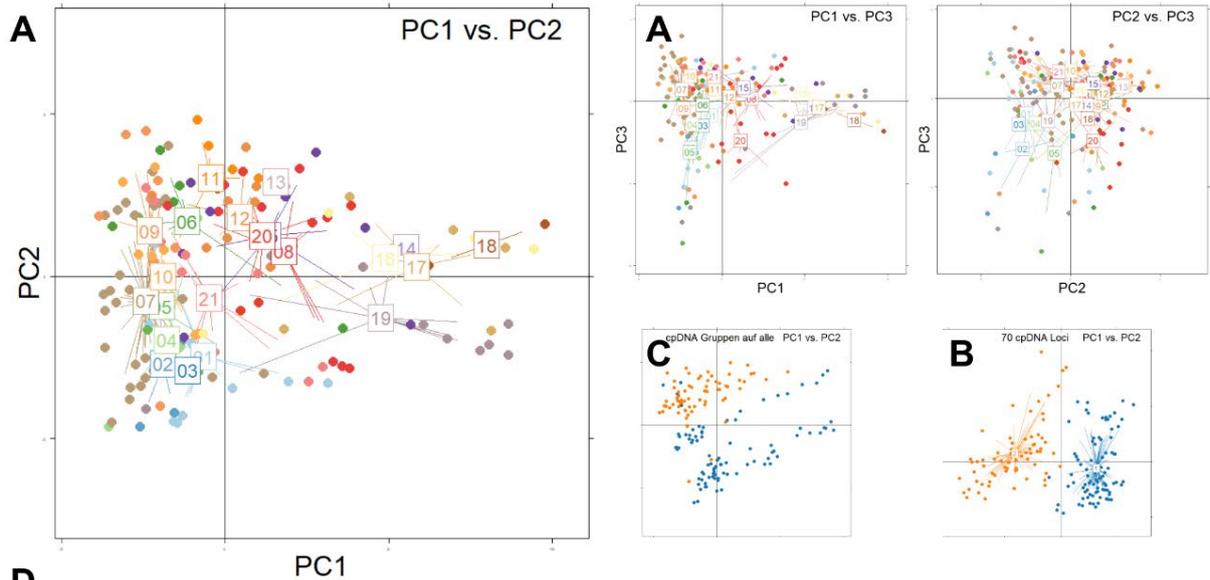
Die Chloroplastenmarker bildeten zwei Gruppen, die ungleich, aber nicht geographisch kohärent auf die UG verteilt sind.

Die Admixture-Analyse zeigt bei $K_{\min.CE} = 2$ die Trennung einer ausgeprägten SO-Gruppe mit südl. Bayerischem Wald, Alpenvorland und Alpen (UG 16, 17, 18, 19c). Bei $K = 3$ ist außerdem eine Gruppe mit Schwerpunkt im äußersten Westen an der Grenze zu Luxemburg (UG 9, 7) zu erkennen, die aber auch z. B. im Harz hohe Anteile erzielt.

Die genetische Differenzierung, gemessen an paarweisen F_{ST} -Werten, ist niedrig, aber wesentlich ausgeprägter als bei *F. rubra* s. str. Die globale AMOVA weist mit 1,4 % der molekularen Varianz zwischen den Ursprungsgebieten mäßig hohen Wert aus.

Es besteht ein mäßig starkes Muster ($r = 0,554$) von Isolation-durch-Distanz mit schwacher Steigung von $0,006 F_{ST} / 100$ km. Isolation-durch-Umwelt tritt, auch nach Korrektur auf geographische Distanz, in Bezug auf Kontinentalität auf.

Individuelle genetische Diversität zeigt keine Beziehung zu den betrachteten Standortparametern.



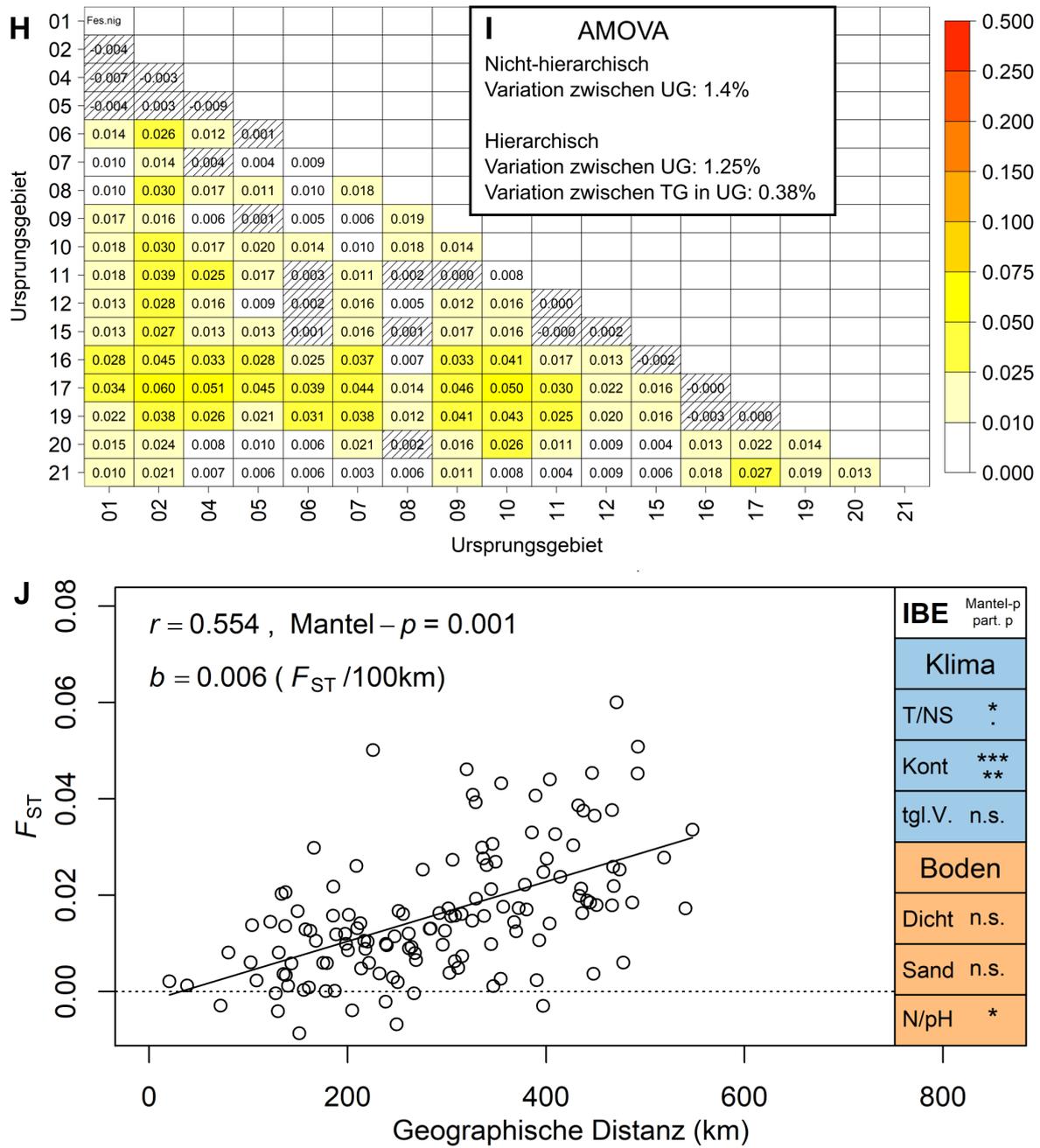


Abb. 51 Genetische Populationsstruktur von *Festuca nigrescens*. Vgl. Abb. 29.

4.20 *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim.

Von *Filipendula ulmaria* lagen Daten von 431 Proben und 5.646 SNPs vor. Die genetische Populationsstruktur zeigt Abb. 52.

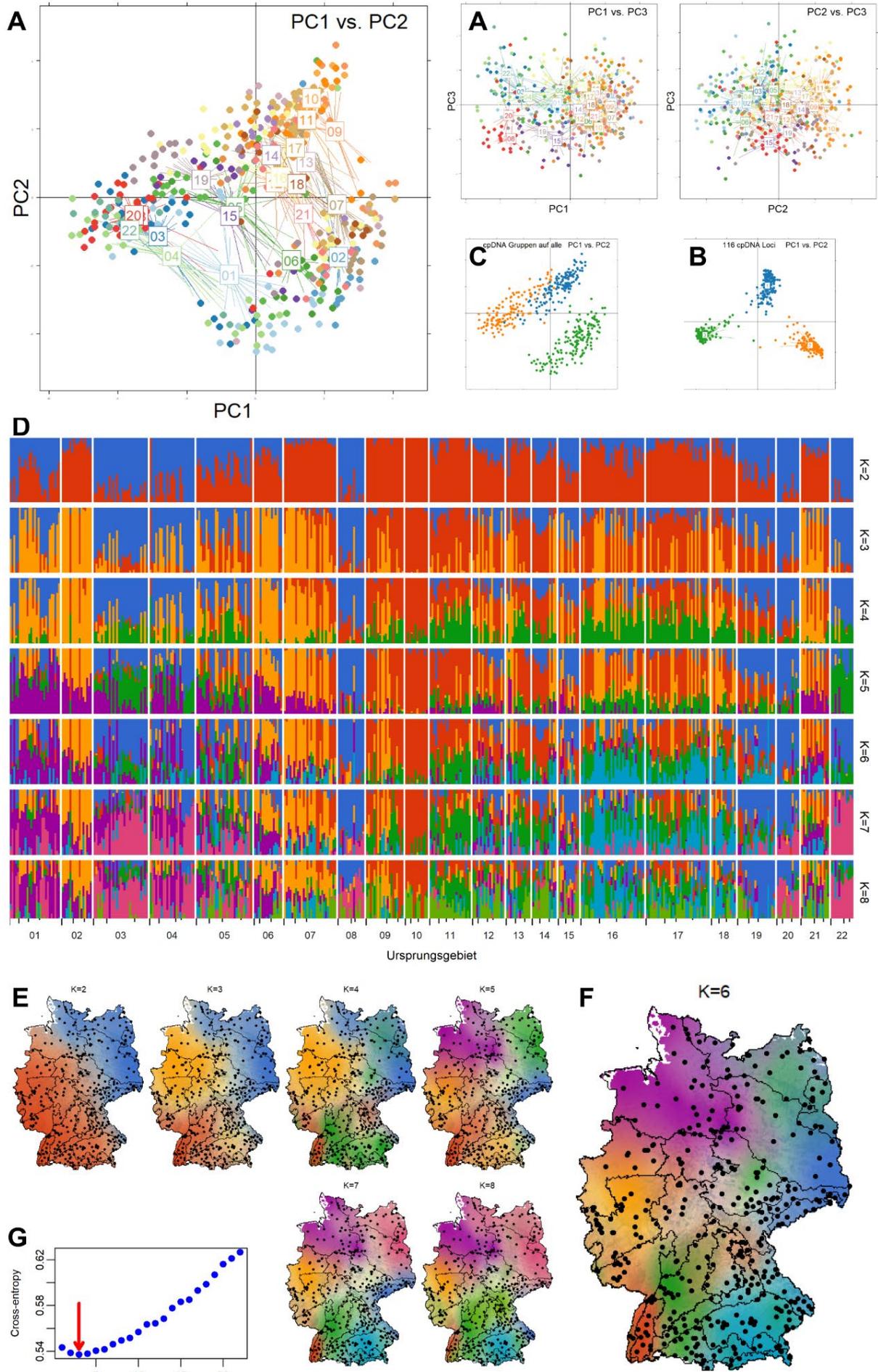
Die PCA zeigt auf den ersten beiden Achsen eine ausgeprägte Strukturierung an, mit zwei größeren, entlang der PC2 deutlich getrennten Gruppen. Proben aus den meisten UG sind aber in beiden Gruppen enthalten. Die Gruppen zeigen einen parallel verlaufenden Ähnlichkeitsgradienten. Dieser wird entlang der PC1 einerseits von UG aus dem Norden und Osten und andererseits von UG aus dem Südwesten aufgespannt. Innerhalb der Gruppen streuen die Proben der einzelnen UG relativ stark (PC1 vs. PC3). Es lassen sich drei distinkte Chloroplastengruppen unterscheiden. Es zeigt sich, dass die Strukturierung in A durch die Chloroplastengruppen erklärt werden kann. So wird die 'untere' Gruppe in Abb. 52A ausschließlich durch den Chloroplasten 3 (grün), die 'obere' durch die Typen 1 (blau) und 2 (orange) charakterisiert. Der Chloroplastentyp 2 findet sich vornehmlich in den östlichen UG (03, 04, 08, 19, 20, 22) der Typ 1 in den (süd)westlichen UG (09, 10, 11, 13, 17).

Die Admixture-Analyse zeigt mit $K_{\min.CE} = 3$ eine phylogeographischer Struktur an, dabei zeigen sich geographisch kohärente Gruppen im Nord- und Südwesten und im Osten. Aber auch Lösungen bis $K = 7$ zeigen regional kohärente Gruppierungen.

Die genetische Differenzierung, gemessen an paarweisen F_{ST} -Werten, ist gering und oft nicht signifikant. Einzelne UG sind jedoch auffallend stark von vielen anderen differenziert: UG 8, 9, 10 und 22. Die globale AMOVA weist mit 1,3 % der molekularen Varianz zwischen den Ursprungsgebieten einen geringen Wert aus.

Es besteht ein deutliches Muster ($r = 0,614$) von Isolation-durch-Distanz, aber mit nur schwacher Steigung von $0,004 F_{ST} / 100 \text{ km}$. Isolation durch Umwelt tritt in Bezug auf mittlere tägliche Temperaturschwankungen/Isothermalität auf.

Individuelle genetische Diversität zeigt keine Beziehung zu den betrachteten Standortparametern.



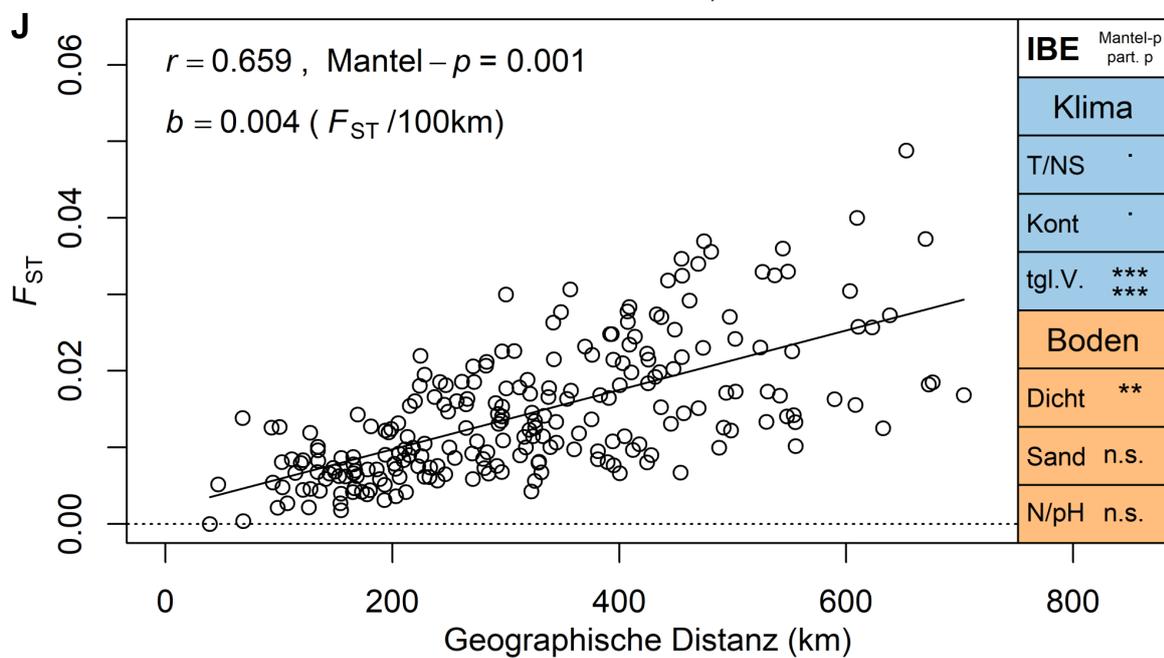
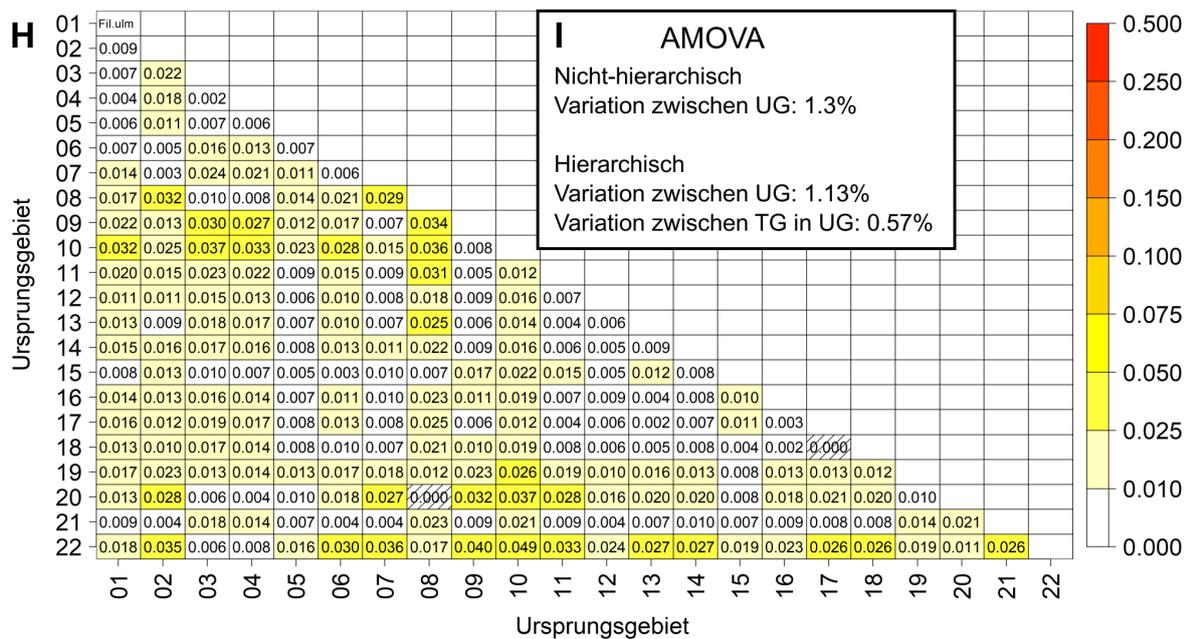


Abb. 52 Genetische Populationsstruktur von *Filipendula ulmaria*. Vgl. Abb. 29.

4.21 *Galium album* Mill.

Für *Galium album* liegen, nach Abtrennung von *G. verum* und dem diploiden *G. mollugo* Daten von 538 Proben und 9.403 SNPs vor. Die genetische Populationsstruktur zeigt Abb. 53.

Die PCA zeigt eine extrem kompakte Anordnung der Proben, die auf große relative Ähnlichkeit der Proben hinweist. Entlang PC1 ist eine räumliche Gliederung zwischen östlichen und eher westlichen UG erkennbar. PC2 und PC3 sind kaum geographisch deutbar.

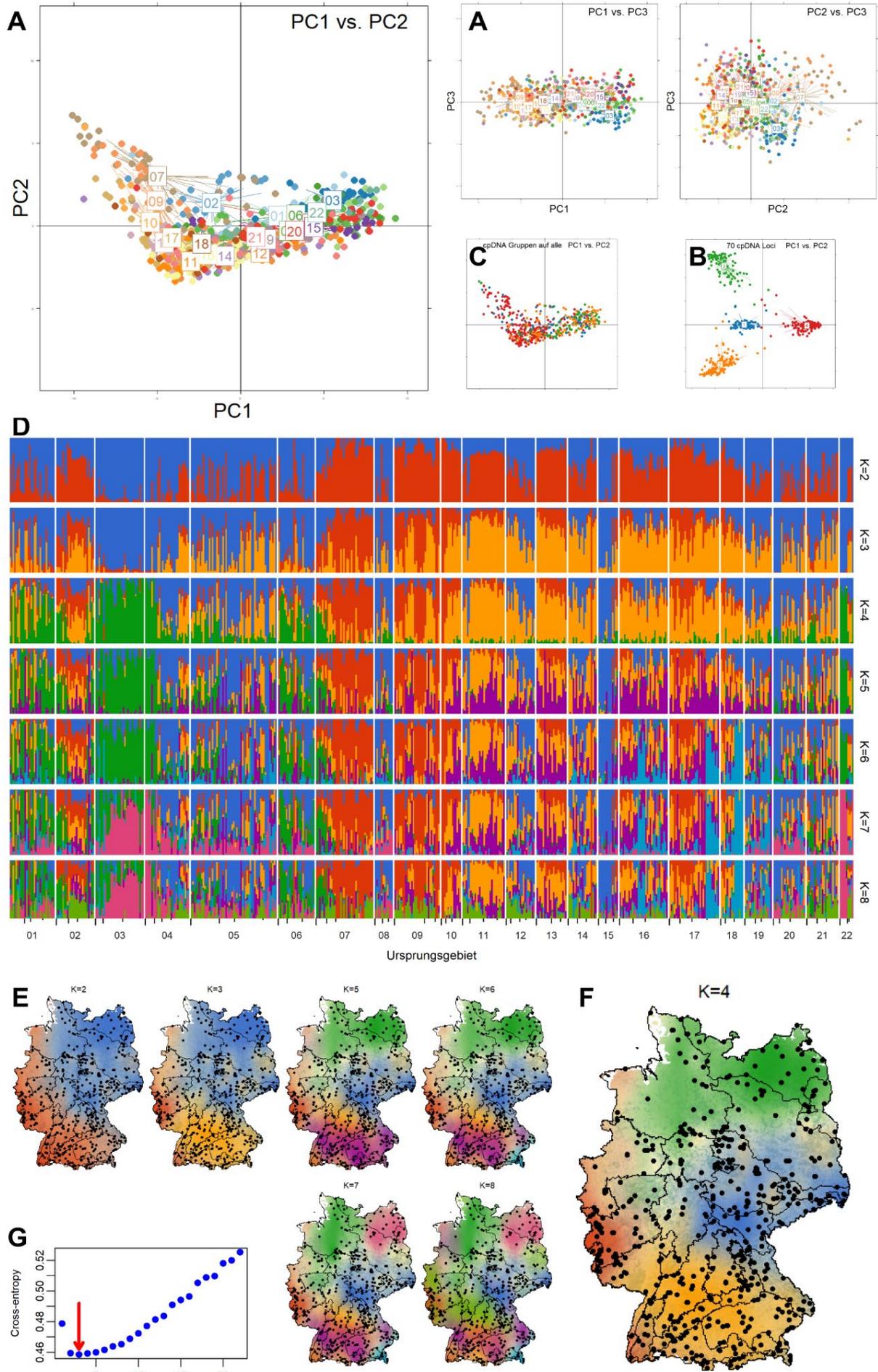
Es können 4 deutliche Chloroplasten Gruppen unterschieden werden, wobei die Gruppe 4 (rot) eher im Süden und Westen und die Gruppe 3 (grün) eher im Norden und Osten Deutschlands vertreten ist.

Die Admixture-Analyse erkennt mit $K_{\min.CE} = 3$ ancestrale Genpools mit räumlichen Schwerpunkten im Süden, im äußersten Westen und bei $K = 4$ auch im Norden und in der östlichen Mitte Deutschlands.

Die genetische Differenzierung, gemessen an paarweisen F_{ST} -Werten, ist mäßig. Die stärksten paarweisen Differenzierungswerte finden sich in den Vergleichen zwischen den UG aus dem Nordosten und denen aus dem Südwesten. Die globale AMOVA weist mit 1,9 % der molekularen Varianz zwischen den Ursprungsgebieten einen mäßig hohen Wert aus.

Es besteht ein klassisches ausgeprägtes Muster ($r = 0,689$) von Isolation-durch-Distanz, mit großer Streuung der Punkte bei größeren Distanzen und mäßiger Steigung von 0,008 F_{ST} /100 km. Isolation-durch-Umwelt tritt in Bezug auf tägliche Temperaturschwankungen/ Isothermalität auf.

Individuelle genetische Diversität zeigt keine Beziehung zu den betrachteten Standortparametern.



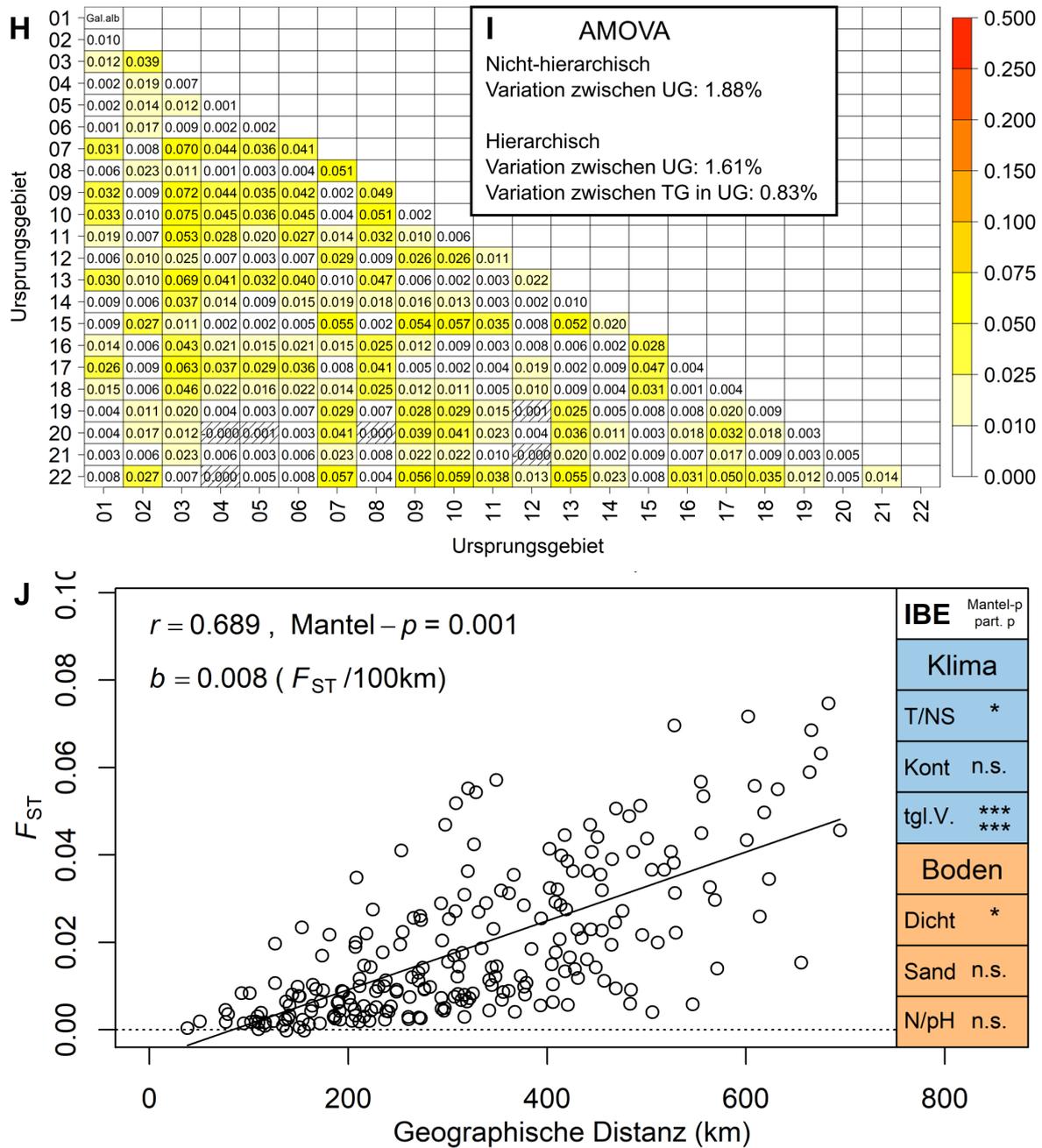


Abb. 53 Genetische Populationsstruktur von *Galium album*. Vgl. Abb. 29.

4.22 *Hypochoeris radicata* L.

Von *Hypochoeris radicata* lagen Daten von 345 Proben und 3.286 SNPs vor. Die genetische Populationsstruktur zeigt Abb. 54.

In der PCA entspricht PC1 einer geographischen N-S-Achse, entlang derer sich die UG streng aufreihen. Weder PC2 noch PC3 sind klar geographisch zu deuten. Das Gesamtbild ist eher kompakt und die Streuung der Proben innerhalb einzelner UG relativ stark.

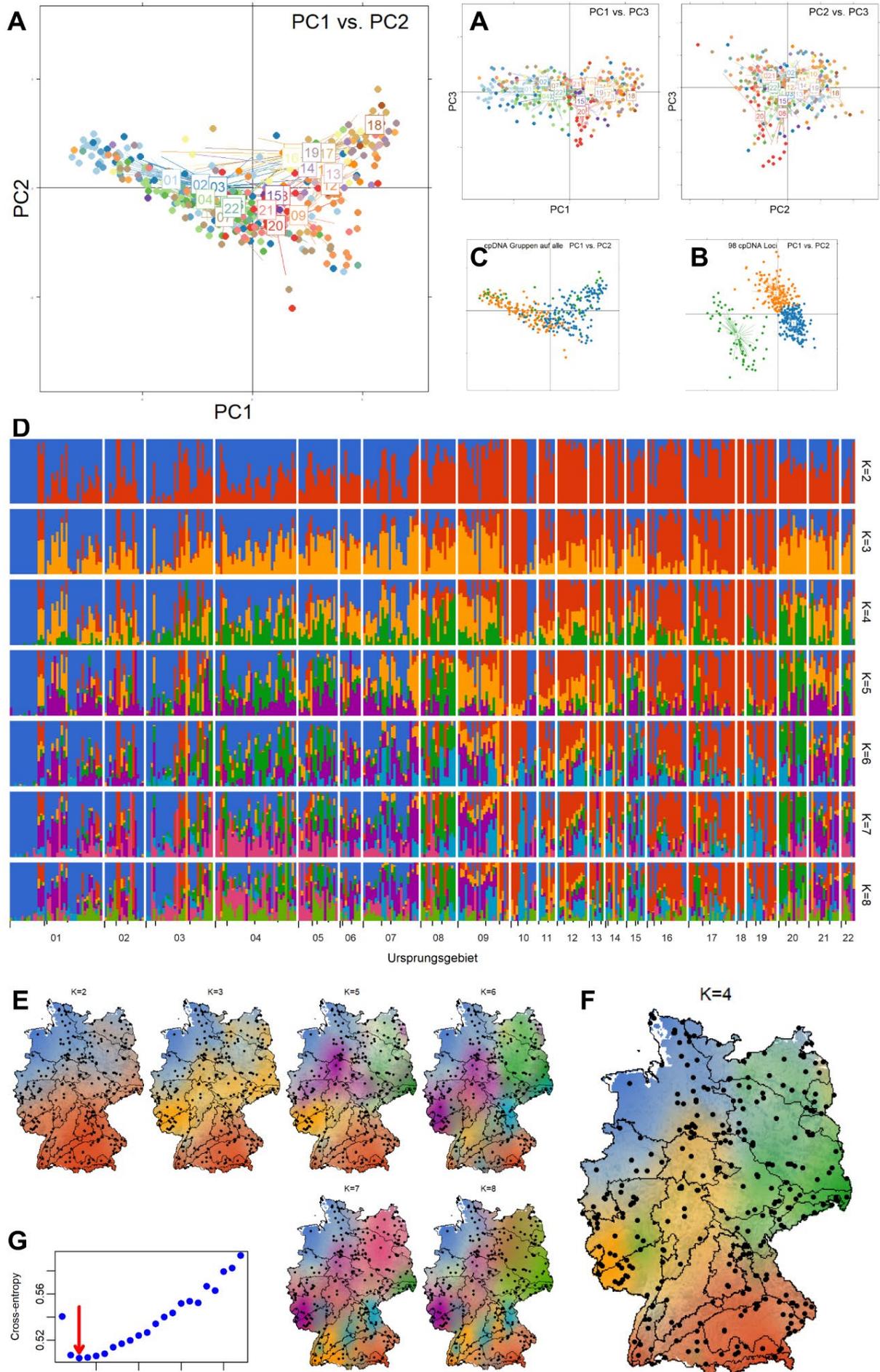
Es lassen sich drei Chloroplastengruppen unterscheiden, wobei Gruppe 1 (blau) im Süden und Gruppe 2 (orange) eher im Norden dominiert, während Gruppe 3 (grün) keine räumliche Präferenz zeigt.

Die Admixture-Analyse weist mit $K_{\min.CE} = 3$ nur wenig geographisch kohärente Gruppen aus. Insbesondere der mittlere (orange) Genpool ist räumlich eher heterogen. Dieses Muster zeigt sich auch bei Gruppen, die sich hier bei höheren Werten von K abtrennen.

Die genetische Differenzierung gemessen an paarweisen F_{ST} -Werten ist mäßig hoch. Die globale AMOVA weist mit 2,1 % der molekularen Varianz zwischen den Ursprungsgebieten einen mäßig hohen Wert aus.

Es besteht ein deutliches Muster ($r = 0,688$) von Isolation-durch-Distanz mit einer deutlich steigenden Streuung der Punkte mit größeren Distanzen und einer mäßigen Steigung von 0,008 F_{ST} / 100 km. Isolation durch Umwelt tritt schwach in Bezug auf Sandgehalt und Bodennährstoffe auf.

Individuelle genetische Diversität zeigt keine Beziehung zu den betrachteten Standortparametern.



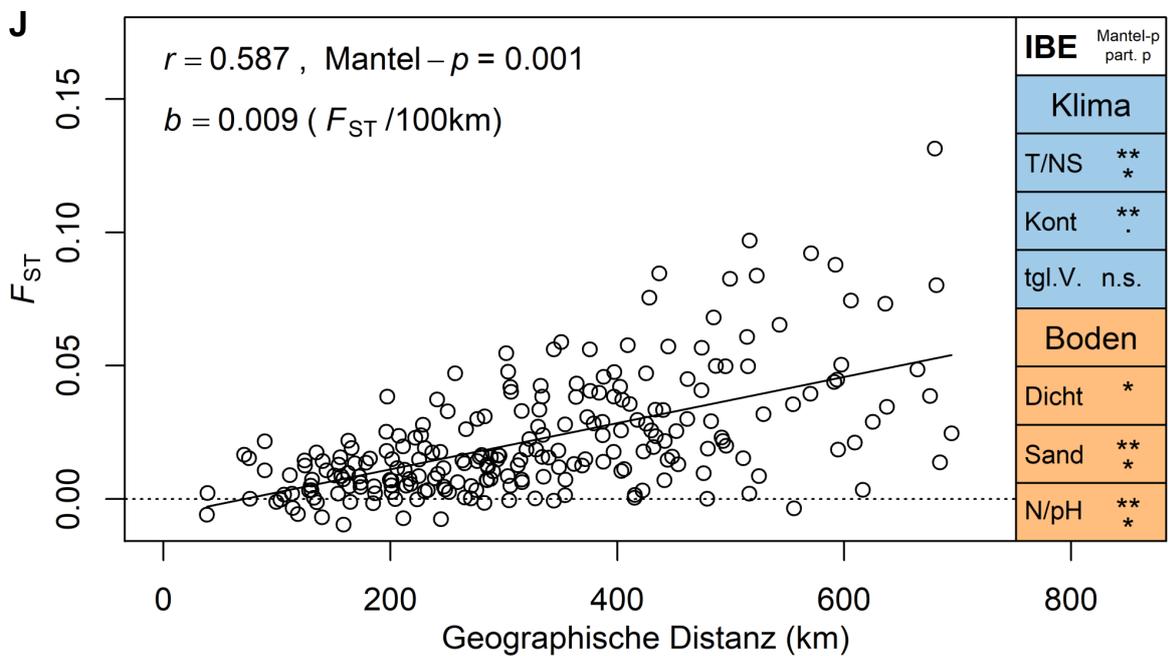
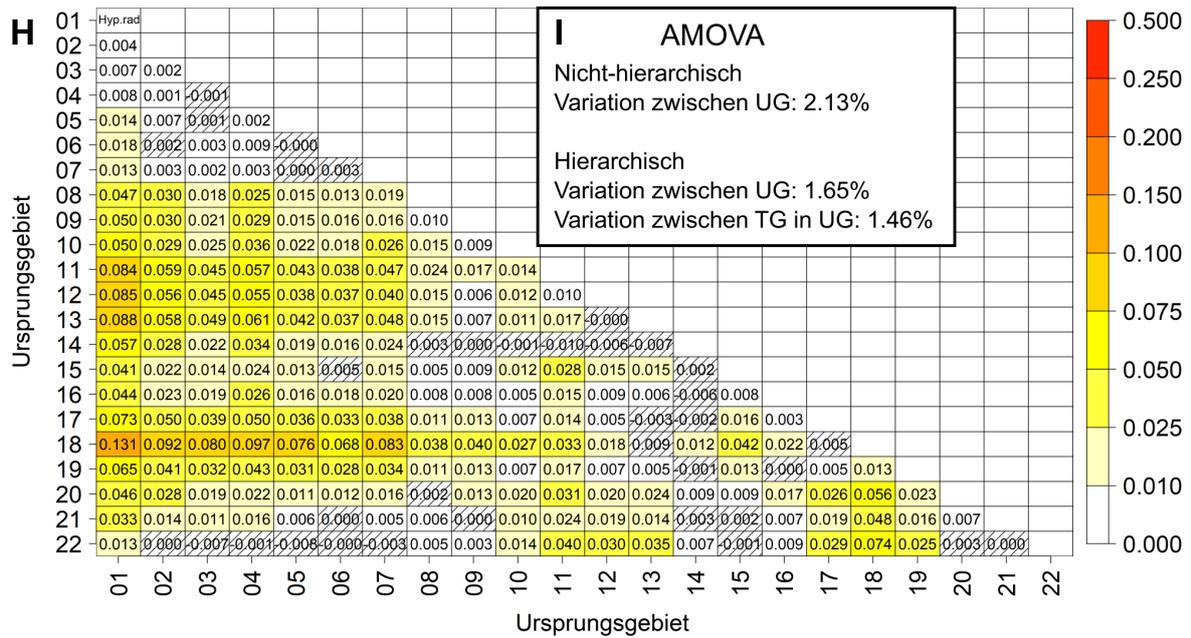


Abb. 54 Genetische Populationsstruktur von *Hypochaeris radicata*. Vgl. Abb. 29.

4.23 *Knautia arvensis* (L.) Coult. s. str.

Der gesamte Datensatz zu *Knautia* umfasste 1.057 Proben und schloss Referenzproben von *K. dipsacifolia*, *K. longifolia*, *K. serpentinicola* (2x und 4x), *K. arvensis* x *kitaibelii*, *K. pseudolongifolia* und *K. slovakia* ein. Die wenigen Referenzproben von *K. arvensis* x *kitaibelii*, *K. pseudolongifolia* und *K. slovakia* waren genetisch nicht von *K. arvensis* zu trennen, kommen aber in Deutschland nicht vor. *K. dipsacifolia* war genetisch uneinheitlich, so dass keine klare Abgrenzung von *K. arvensis* 4x möglich war, mit der Folge, dass evtl. Fehlsammlungen nicht sicher aus dem Datensatz entfernt werden konnten. Auch *K. serpentinicola* war auf Basis der SNP Marker nicht von *K. arvensis* 4x zu trennen. Da die Art aber in Deutschland nur an einem einzigen Standort vorkommt, stellt dies kein Problem dar. Schließlich war der tetraploide Cytotyp *K. arvensis* subsp. *arvensis* (4x) vom diploiden Cytotyp *K. arvensis* subsp. *pannonica* (2x) zu trennen.

Von *Knautia arvensis* s. l. lagen Daten von 961 Proben und 9.367 SNPs vor. Hier war auch weiteres Probenmaterial enthalten, z. B. das in Durka et al. (2017) untersuchte, das aus dem Regiosaatguthandel stammte. Da die Art gemischt-ploid ist, musste zunächst die genetische Struktur der Ploidiestufen geklärt werden. Wie Abb. 55A zeigt, existieren zwei stark differenzierte genetische Gruppen. Diese entsprechen den diploiden und tetraploiden Cytotypen (P. Kolář, unpubl. Daten). Die durch Durchflusszytometrie sicher als 2x bestätigten Pflanzen sind alle im linken Cluster enthalten, der keine 4x Pflanzen enthält. Dagegen sind alle 4x Pflanzen im rechten Cluster enthalten. Daher betrachten wir die Clusterzugehörigkeit als ausreichendes Indiz um die Ploidie der nicht untersuchten Pflanzen vorherzusagen. Diese Interpretation wird unterstützt durch das Muster in der individuellen genetischen Diversität (sMLH, Abb. 56), wobei der diploide im Vergleich zum tetraploiden Cluster deutlich geringere Werte aufweist. Abb. 55B zeigt das sehr zerstreute und isolierte Vorkommen der Diploiden und die flächendeckende Verbreitung der Tetraploiden in Deutschland.

Aufgrund der starken genetischen Differenzierung zwischen den di- und tetraploiden Cytotypen von *Knautia arvensis* werden diese im Folgenden getrennt behandelt: *Knautia arvensis* (L.) Coult., diploider Cytotyp ($2n = 2x = 20$) (syn. *Knautia arvensis* subsp. *pannonica* (Heuff.) O. Schwarz) und *Knautia arvensis* (L.) Coult. s. str., tetraploider Cytotyp ($2n = 4x = 40$) (*Knautia arvensis* subsp. *arvensis*).

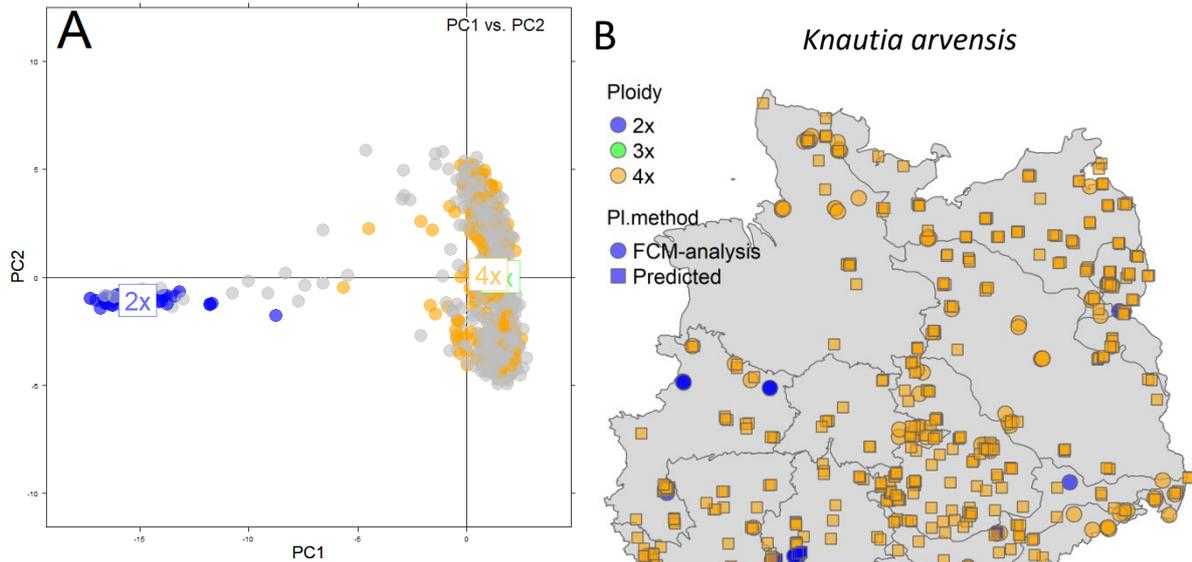


Abb. 55 Cytotypenverteilung von *Knautia arvensis* s. str. (4x) und *K. arvensis* subsp. *pannonica* (2x). **A** PCA der SNPs eingefärbt nach Ploidie (P. Kolář, unpubl. Daten). **B** Karte der Verbreitung der Ploidie-Stufen. Da nur ein Teil der Proben mittels Durchflusszytometrie (FCM) untersucht wurde, wurde die Ploidie auf Basis der Zugehörigkeit zu genetischen Clustern vorhergesagt (Predicted).

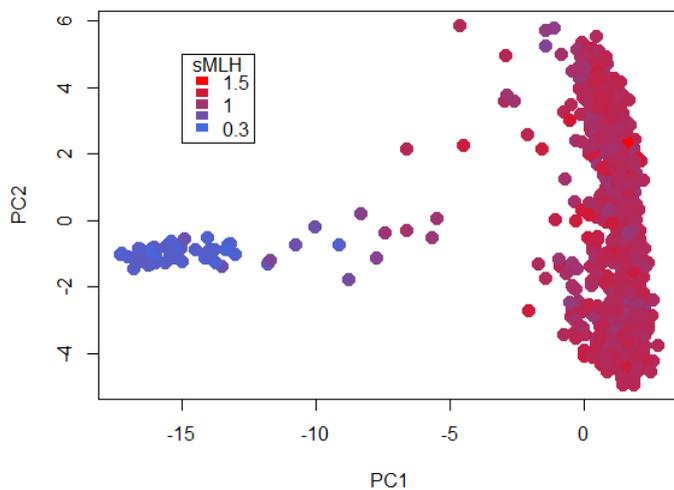


Abb. 56 Genetische Struktur von *Knautia arvensis* und farblich indiziert die individuelle Heterozygotie; vgl. Abb. 55A.

4.24 *Knautia arvensis* (L.) Coult, diploider Cytotyp ($2n = 2x = 20$)

Auf *Knautia arvensis* subsp. *pannonica*, den diploiden Cytotyp, entfielen 56 Proben und der Datensatz umfasste 2.510 Loci. Die Proben stammten aus den UG 2, 5, 7, 9, 11, 14, 16, 17, 20, 22. Die Vorkommen bilden keine räumlich kohärente Population. Die genetische Struktur zeigt Abb. 57, allerdings soll sich aufgrund der geringen Probenzahl die Betrachtung auf die PCA beschränken. In der Grafik der PC1 vs. PC2 bilden sich drei lockere Gruppen, die nur teilweise eine klare geographische Entsprechung haben. Links unten gruppieren sich die Individuen aus den süddeutschen UG 11, 16, 17 (zusammen mit einzelnen aus UG 2, 9). Rechts in der Grafik gruppieren sich die Vorkommen aus UG 7 und 21 (zusammen mit einer Probe aus UG 20). Links oben gruppieren sich Individuen aus UG 2 und 9 (zusammen mit einer Probe aus UG 5).

Die Admixture-Analyse weist mit $K_{\min.CE} = 1$ auf das Fehlen einer ausgeprägten Struktur hin. Die Karte Abb. 57F zeigt, dass selbst bei $K = 2$ keine geographisch kohärente Gruppierung entsteht.

Einige der Sammelorte sind klar als Ansaat erkennbar (z. B. die Probe aus UG 5: „Autobahnböschung“, oder aus UG 20: „Straßenböschung“). Relativ viele Proben stammen aus dem Ufer- und Deichbereich von Rhein und Donau. Da sowohl Auewiesen wie auch Deichanlagen bevorzugt mit Saatgut kultiviert bzw. rekultiviert wurden, gehen wir davon aus, dass alle diese Vorkommen nicht autochthon sind, sondern auf Ansaat mit nicht autochthonem Saatgut zurückgehen. Allerdings kann dies mit dem gegenwärtigen Datensatz wegen des Fehlens entsprechender Proben aus potentiellen Ursprungsgebieten, etwa Ost-Frankreich, den Südalpen oder Südosteuropa, nicht belegt werden.

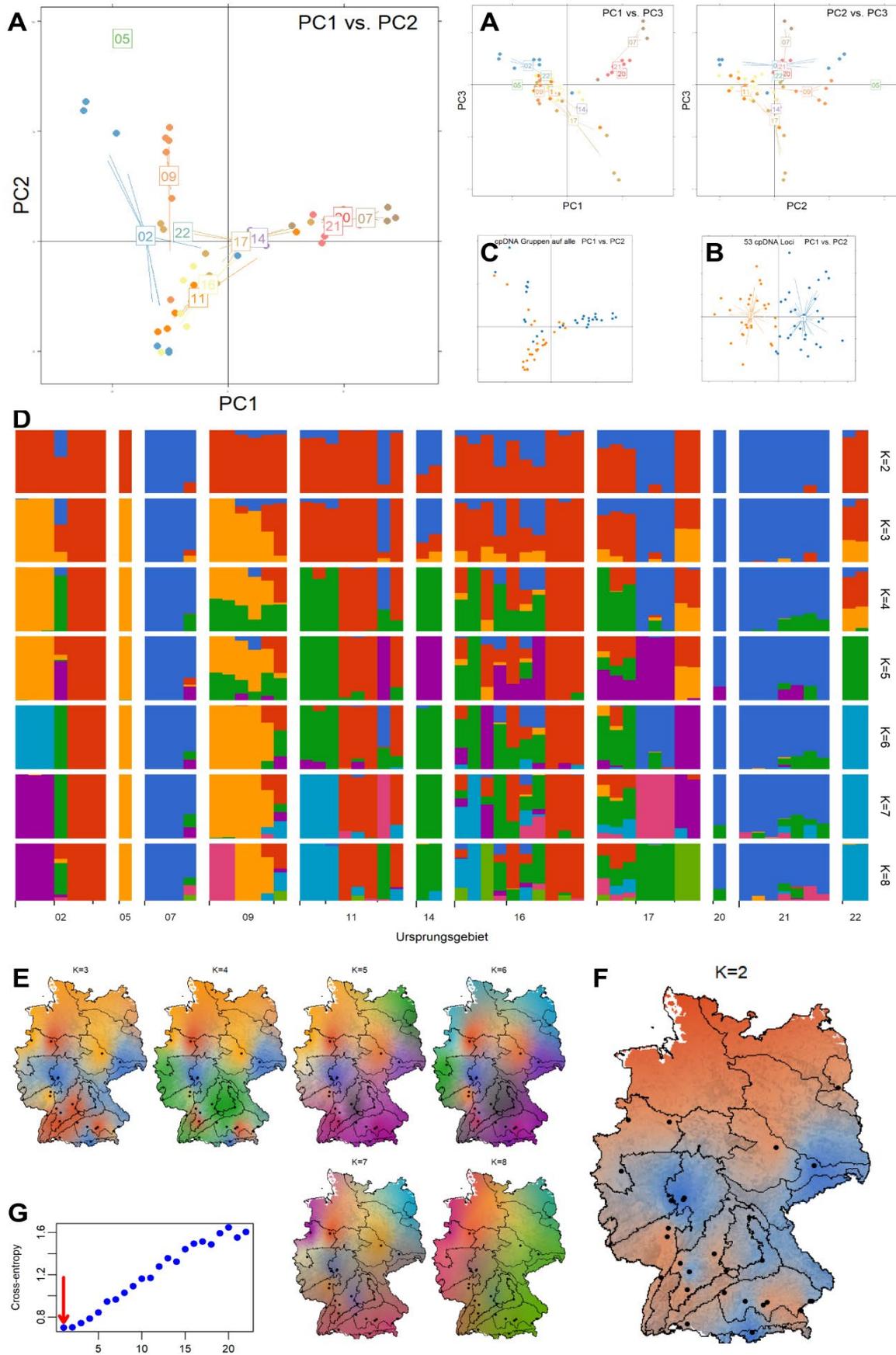


Abb. 57 Genetische Populationsstruktur der diploiden *Knautia arvensis* 2x. Vgl. Abb. 29.

4.25 *Knautia arvensis* (L.) Coult. s. str., tetraploider Cytotyp ($2n = 4x = 40$)

Auf *Knautia arvensis* subsp. *arvensis*, den tetraploiden Cytotyp, entfielen 891 Proben von 509 Sammelorten aus allen 22 UG mit Daten von 6.091 SNP-Loci (11,8 % NA). Die genetische Populationsstruktur zeigt Abb. 58.

Die PCA zeigt mehrere Gruppen und Kline. Entlang PC1 ist eine N-S-Kline erkennbar, entlang PC2 eine W-O-Kline. Daraus ergeben sich zunächst drei große Gruppen, links eine nördliche (UG 1, 3, 4, 5, 6, 22, 8, 20, 15), rechts unten eine westliche (UG 2, 7, 9) und oben eine südliche (UG 10, 11, 12, 13, 14, 17, 18, 19). UG 2 ist aufgeteilt zwischen der westlichen Gruppe und einer intermediären Position zur N-Gruppe. UG 21 liegt intermediär mit Proben in der N- und S-Gruppe. Entlang PC3 setzen sich aus der N-Gruppe die UG 5+6 und Teile von UG15 als eigene Gruppe ab.

Die Chloroplastenmarker wurden in vier Gruppen gegliedert, die fast überall vertreten sind. Einzig der blau dargestellte cpDNA-Typ 1 dominiert im Nordosten, während der rot dargestellte cpDNA-Typ 4 im Nordwesten dominiert.

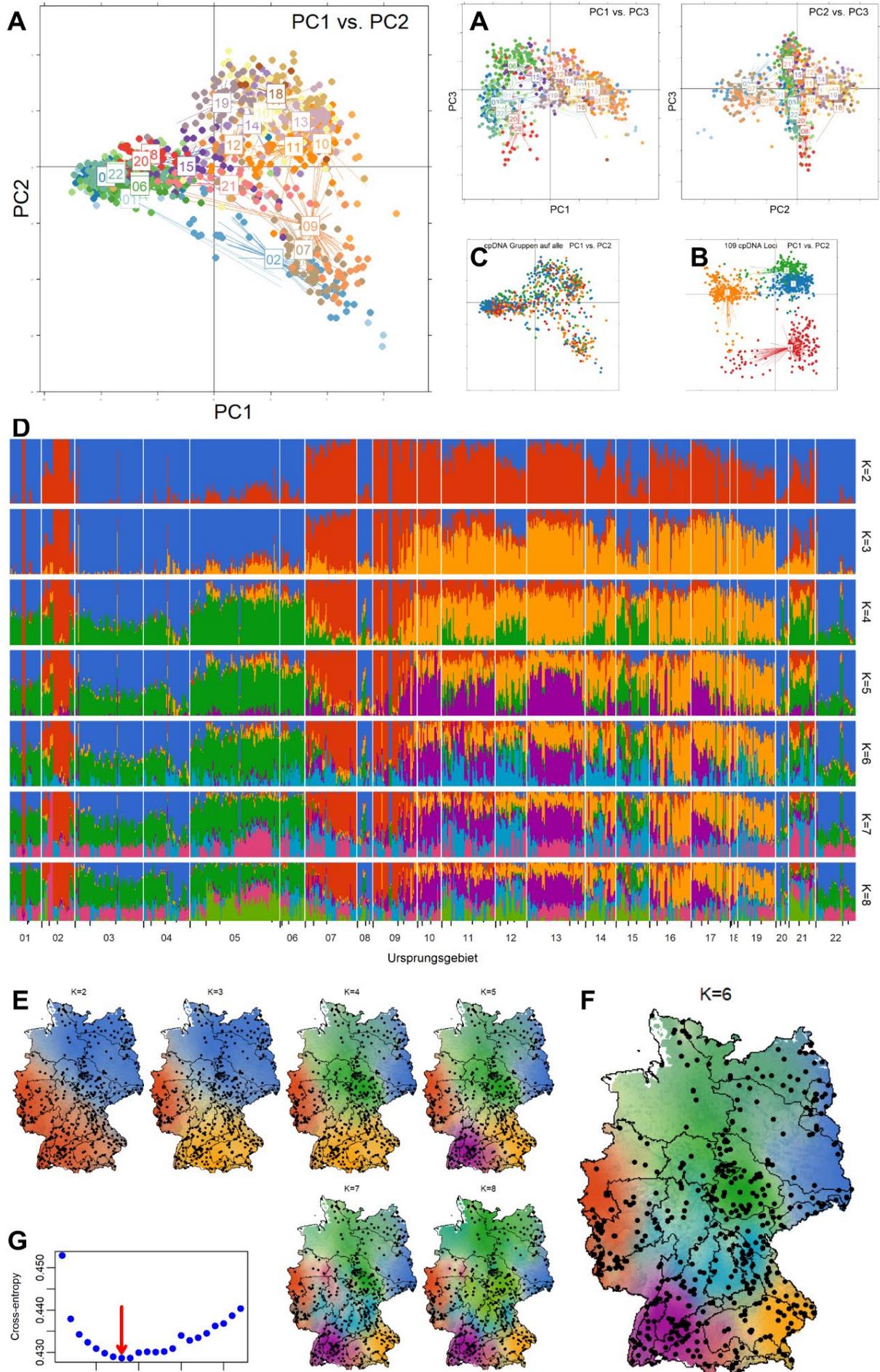
Die Admixture-Analyse weist mit $K_{\min.CE} = 8$ auf eine ausgeprägte Struktur hin. Diese ist hierarchisch gegliedert. Bei $K = 2$ wird zunächst der Nordosten vom Südwesten getrennt. Bei $K = 3$ wird eine W-Gruppe abgetrennt (UG 2, 7, 9a). Bei $K = 4$ wird eine N-Mitteldeutsche Gruppe gebildet (UG 5, 6), mit hohen Anteilen in UG 15 und 21 und geringen Anteilen in den anliegenden nördlichen UG 1, 2a, 3, 4a, 4b. Bei $K = 5$ wird eine SW-Gruppe (UG 9c, 10, 11, 13, 17a) definiert. Bei $K = 6$ wird die verbliebene SO-Gruppe in eine nördliche (UG 11a, 11b, 12, 14, 15, 21) und eine südliche (UG 16, 17c, 17d, 18, 19) geteilt. Bei $K = 7$ und $K = 8$ ausgewiesenen Genpools bilden keine geographisch definierten Gruppen. Wir präferieren daher $K = 6$, mit geographischen Gruppen im W, N, NO, SW, südliche Mitte und SO.

Sehr auffällig sind im Balkendiagramm in Abb. 32D bei $K = 2$ einzelne Proben, die in ansonsten ausschließlich blauen (roten) UG die jeweils andere Farbe aufweisen, z. B. einige rote Proben in UG 1, 3, oder 4 oder blaue in UG 9 oder 17. Die deutliche Trennung bei $K = 2$ in eine NO- und eine SW-Gruppe interpretieren wir als sehr altes phylogeographisches Muster. Daher ist das Vorkommen weitab von der Grenzzone im jeweils anderen Gebiet ein Indiz für anthropogene Ausbreitung eines nicht autochthonen Genotyps. Die „roten“ Individuen in UG 1a stammen somit aus der W-Gruppe (UG 2, 7, 9a), die zunächst „roten“ Individuen aus UG3 stellen sich bei $K = 5$ als zur SW-Gruppe (UG 10, 11, 13) gehörig heraus. Nur in Einzelfällen konnten wir nach Prüfung der Standortangaben solche Proben aus der weiteren Analysen ausschließen. Im Regelfall blieben sie erhalten und beeinträchtigten eine klare geographisch genetische Gruppenbildung.

Die genetische Differenzierung gemessen an paarweisen F_{ST} -Werten ist mäßig hoch aber fast immer signifikant. Die globale AMOVA weist 2,3 % der molekularen Varianz zwischen den Ursprungsgebieten aus.

Es besteht eine sehr klare ($r = 0,848$) Isolation-durch-Distanz, mit mäßiger Steigung von 0,007 $F_{ST}/100$ km. Isolation-durch-Umwelt ist signifikant bezüglich der täglichen Wetterschwankungen.

Individuelle genetische Diversität zeigt eine Beziehung zum Gesamtstickstoff/pH im Boden mit höheren Werten in eher nährstoffreicheren, basischeren Böden.



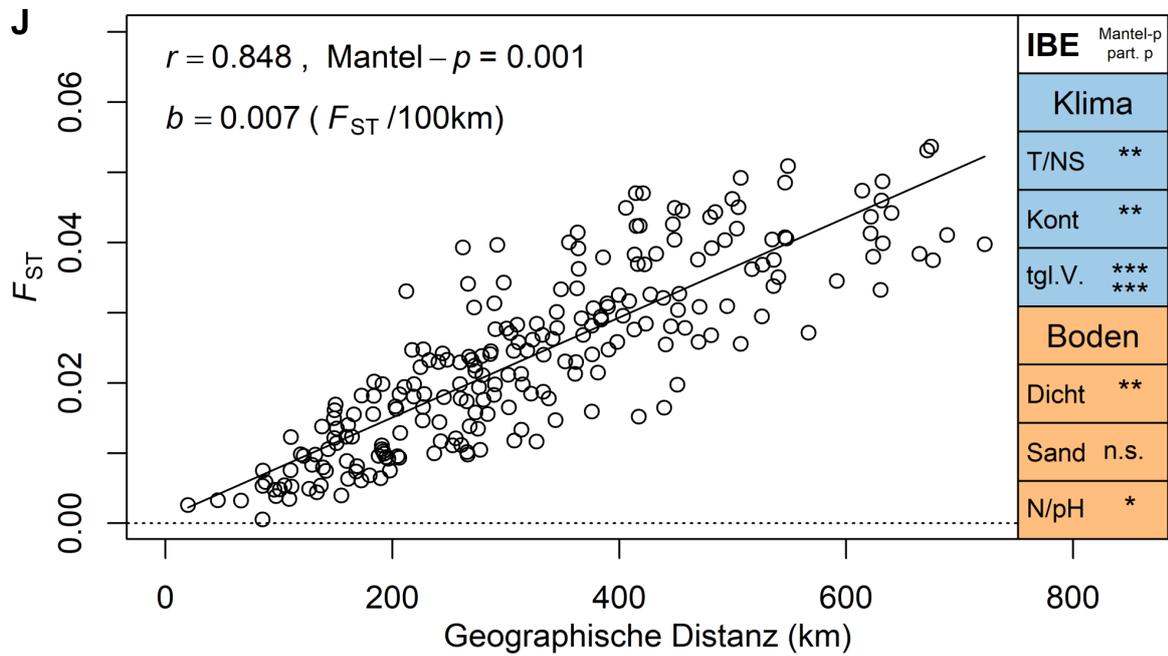
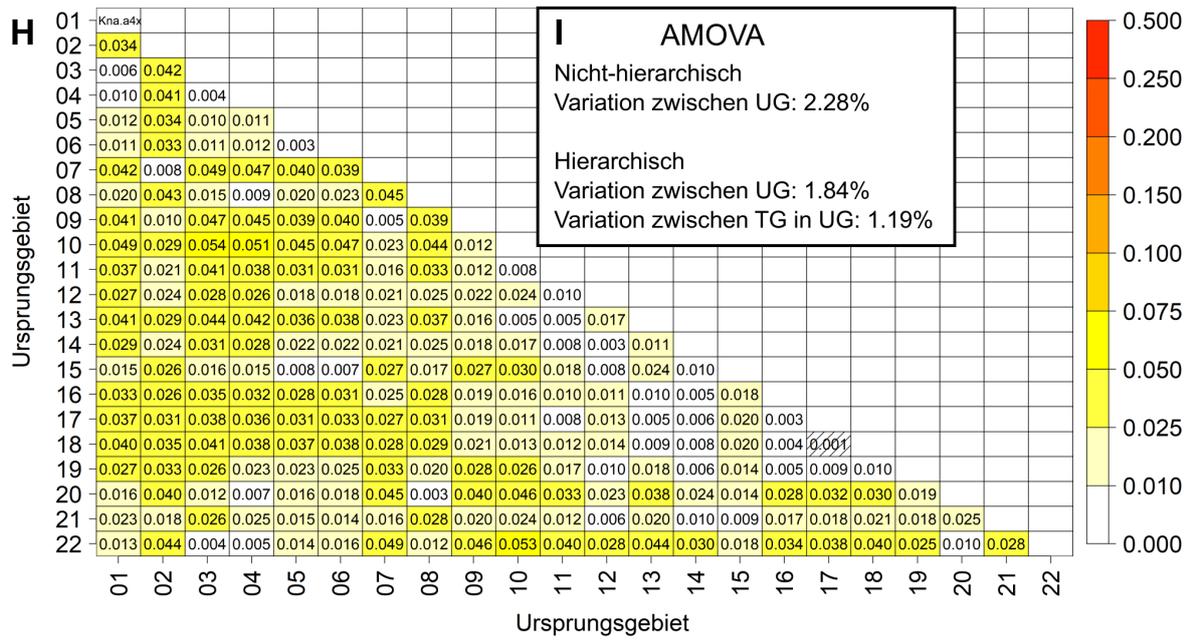


Abb. 58 Genetische Populationsstruktur der tetraploiden *Knautia arvensis* 4x. Vgl. Abb. 29.

4.26 *Lathyrus pratensis* L.

Von *Lathyrus pratensis* lagen Daten von 428 Proben und 1.465 SNPs vor. Die genetische Populationsstruktur zeigt Abb. 59.

In der PCA trennen sich entlang der PC1 deutlich die UG aus Süddeutschland (9, 10, 11, 13, 16, 17, 18) von UG aus dem Nordosten (1, 3, 8, 20, 22). Auf PC1 intermediäre UG (5, 6, 7, 9, 11, 14) differenzieren sich von diesen beiden Gruppen entlang der PC2. PC3 ergibt keine weitere geographische Gliederung.

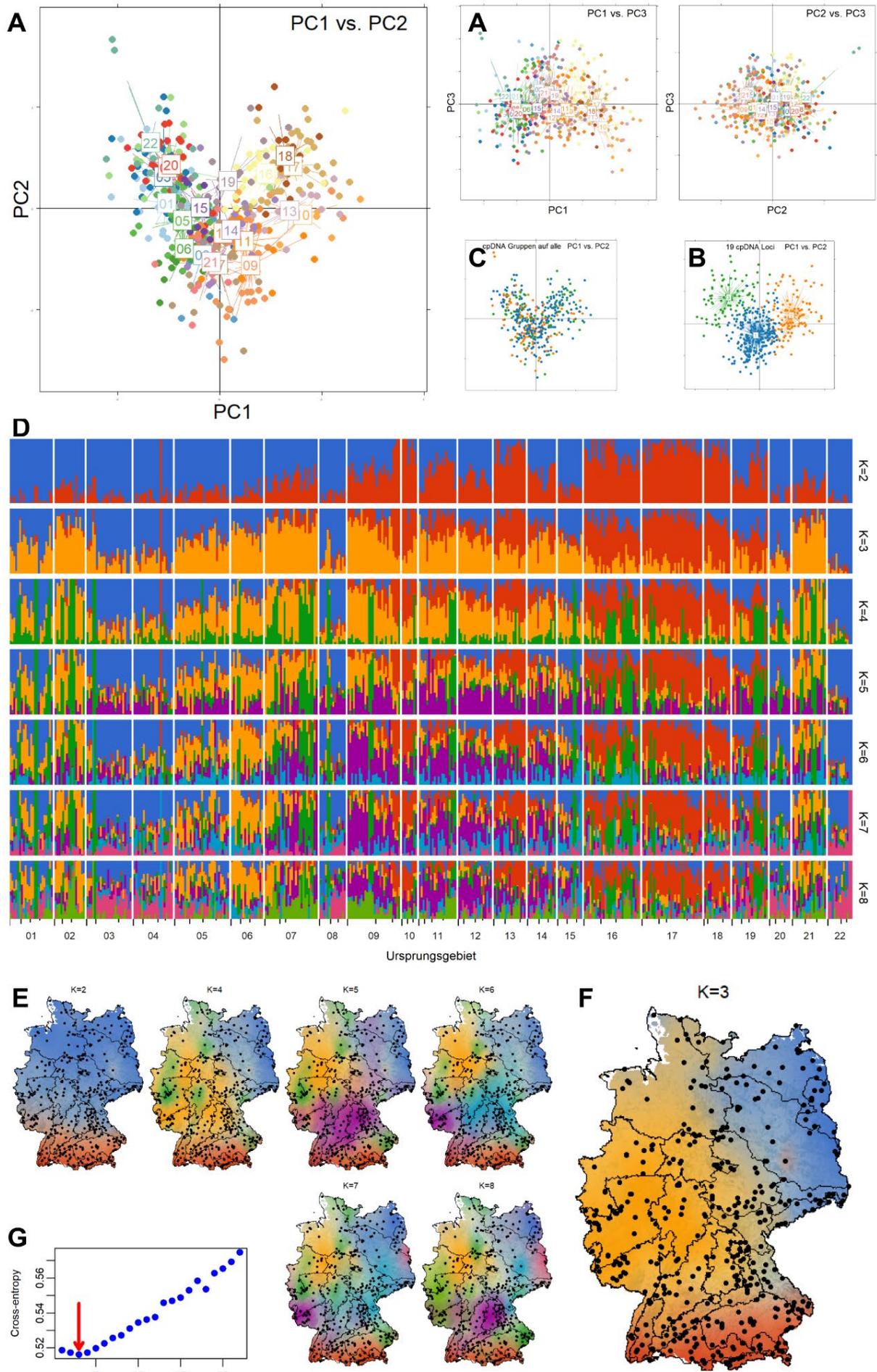
Auf Chloroplastenebene lassen sich 3 nur wenig distinkte Gruppen unterscheiden. Diese Gruppen sind räumlich homogen verteilt und tragen nicht zum generellen Muster der genetischen Ähnlichkeit bei.

Die Admixture-Analyse zeigt mit $K_{\min.CE} = 3$ eine schlüssige geographische Struktur mit Gruppen im Osten, Süden und Westen. Bei höheren K spaltet die große westliche Gruppe in weitere z.T. räumlich disjunkte Genpools auf.

Die genetische Differenzierung gemessen an paarweisen F_{ST} -Werten ist schwach bis mäßig, und häufig nicht signifikant. Vor allem die UG 1 und 22 zeigen die am stärksten differenzierten paarweisen Unterschiede. Die globale AMOVA weist mit 1,2 % der molekularen Varianz zwischen den Ursprungsgebieten einen nur geringen Wert aus.

Es besteht ein ausgeprägtes Muster ($r = 0,767$) von Isolation-durch-Distanz, mit relativ geringer Streuung der Punkte und mäßiger Steigung von $0,004 F_{ST} / 100$ km. Isolation-durch-Umwelt tritt schwach als Funktion von Temperatur/Niederschlag und Bodendichte auf.

Individuelle genetische Diversität steigt mit zunehmender Kohlenstoffdichte und organischem Kohlenstoffanteil im Oberboden (Boden PC1).



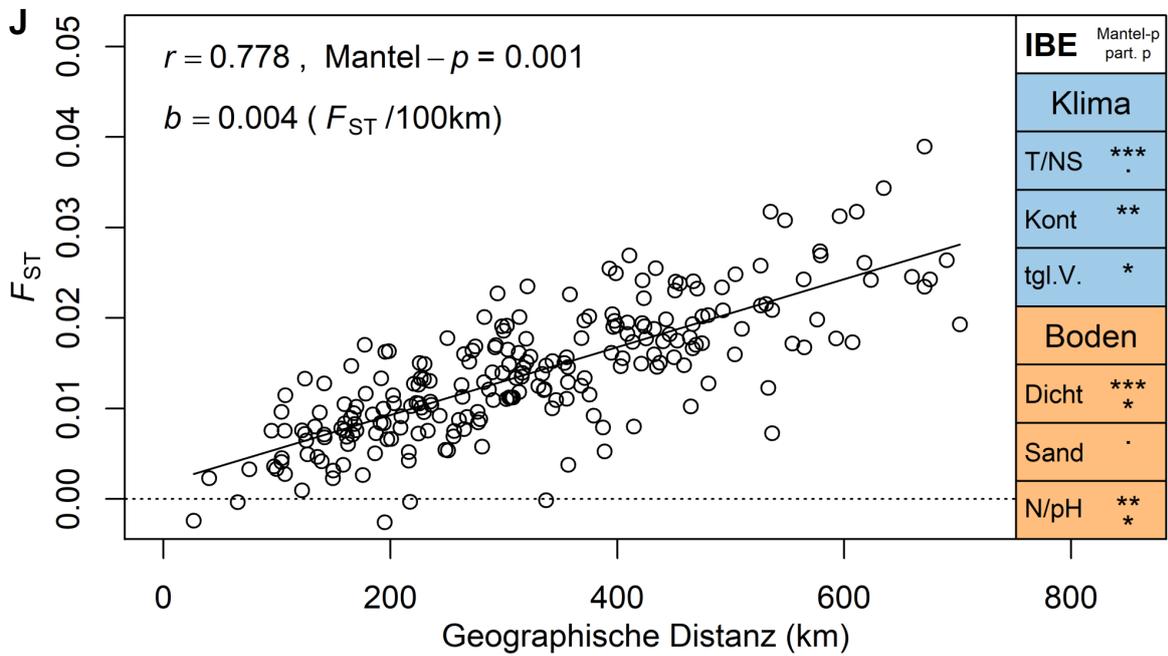
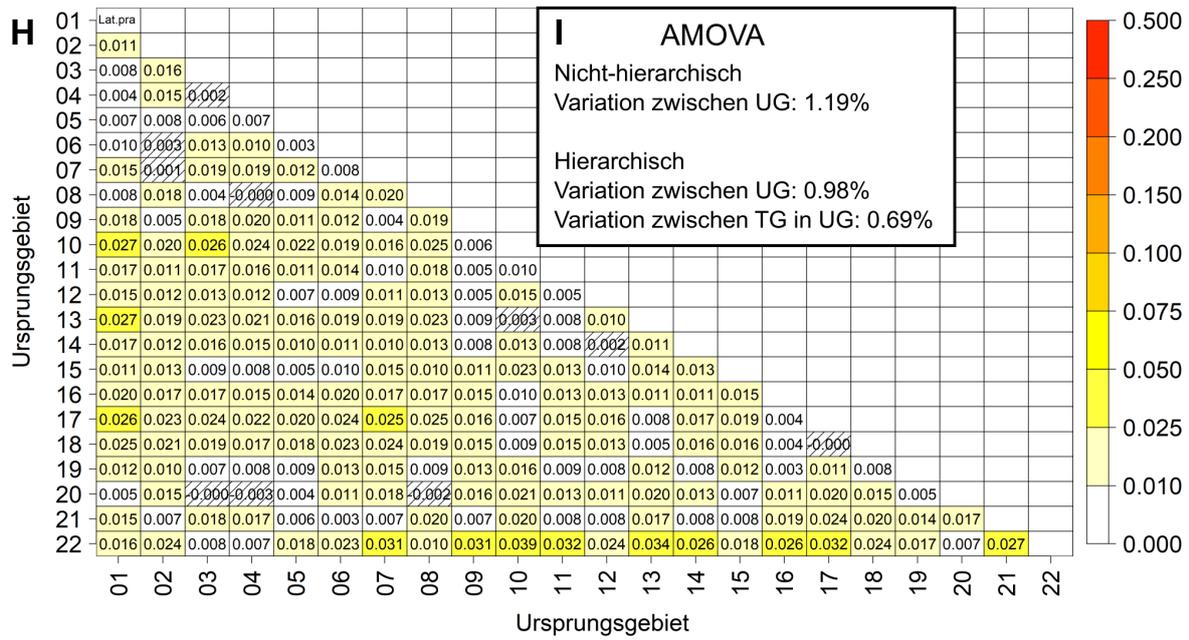


Abb. 59 Genetische Populationsstruktur von *Lathyrus pratensis*. Vgl. Abb. 29.

4.27 *Leucanthemum vulgare* agg.

Von *Leucanthemum vulgare* agg. lagen Daten von 507 Proben und 3.451 SNPs vor.

Die Trennung der Arten *L. vulgare* s.str, *L. irtutianum* und *L. adustum* erfolgte auf Basis von Zytometrie-Messungen (C. Oberprieler, unpubl. Daten) sowie aufgrund der genetischen Befunde wie folgt.

Wie Abb. 60 zeigt, bilden die untersuchten Proben zwei größere genetische Gruppen, von denen die größere Gruppe auf der PC3 noch einmal deutlich aufspaltet (1 & 3). Cytologisch zeigt sich Gruppe 2 mehrheitlich diploid und entspricht daher *L. vulgare* s. str. Die Gruppen 1 & 3 sind mehrheitlich tetraploid und entsprechen daher einer genetisch heterogenen *L. irtutianum*. Zwei hexaploide Individuen (*L. adustum*) können hier, auch auf höheren PC-Achsen, nicht genetisch von *L. irtutianum* unterschieden werden. Somit können nur solche *L. adustum*-Individuen aus dem Datensatz sicher abgetrennt werden, die auch zytometrisch untersucht wurden. Sollten solche *L. adustum* Proben im *L. irtutianum*-Datensatz verbleiben, wird das aber nicht als Problem angesehen, da sie mit den *L. irtutianum*-Proben aus dem jeweiligen Ursprungsgebiet clustern.

Die genetische Heterogenität von *L. irtutianum* wird auch durch die Ähnlichkeitsmuster an den Chloroplastenloci unterstützt. Hier zeigen sich zwei deutlich getrennte Typen, wobei der für *L. vulgare* s. str. typische Chloroplastentyp 1 (weinrot in Abb. 60C) durch die kleinere *L. irtutianum* Gruppe (Gruppe 3, braun in Abb. 60A) geteilt wird. Der Chloroplastentyp 2 (blau in Abb. 60C) kommt ausschließlich in der größeren *L. irtutianum* Gruppe (Gruppe 1, hellblau in Abb. 60A) vor.

Das Muster in der individuellen genetischen Diversität (sMLH, Abb. 62) unterstützt generell die Aufteilung des Datensatzes. Die Verteilung ist deutlich zweigipflig, wobei der diploide im Vergleich zum tetraploiden Cluster deutlich geringere Werte aufweist.

Die geographische Verbreitung der Cytotypen, und damit der Arten, zeigt Abb. 61. Während *L. adustum* erwartungsgemäß nur in den Alpen bzw. Voralpen vorkommt, kommen sowohl die wesentlich häufigere *L. irtutianum* und die seltenere *L. vulgare* s. str. in fast allen UG vor.

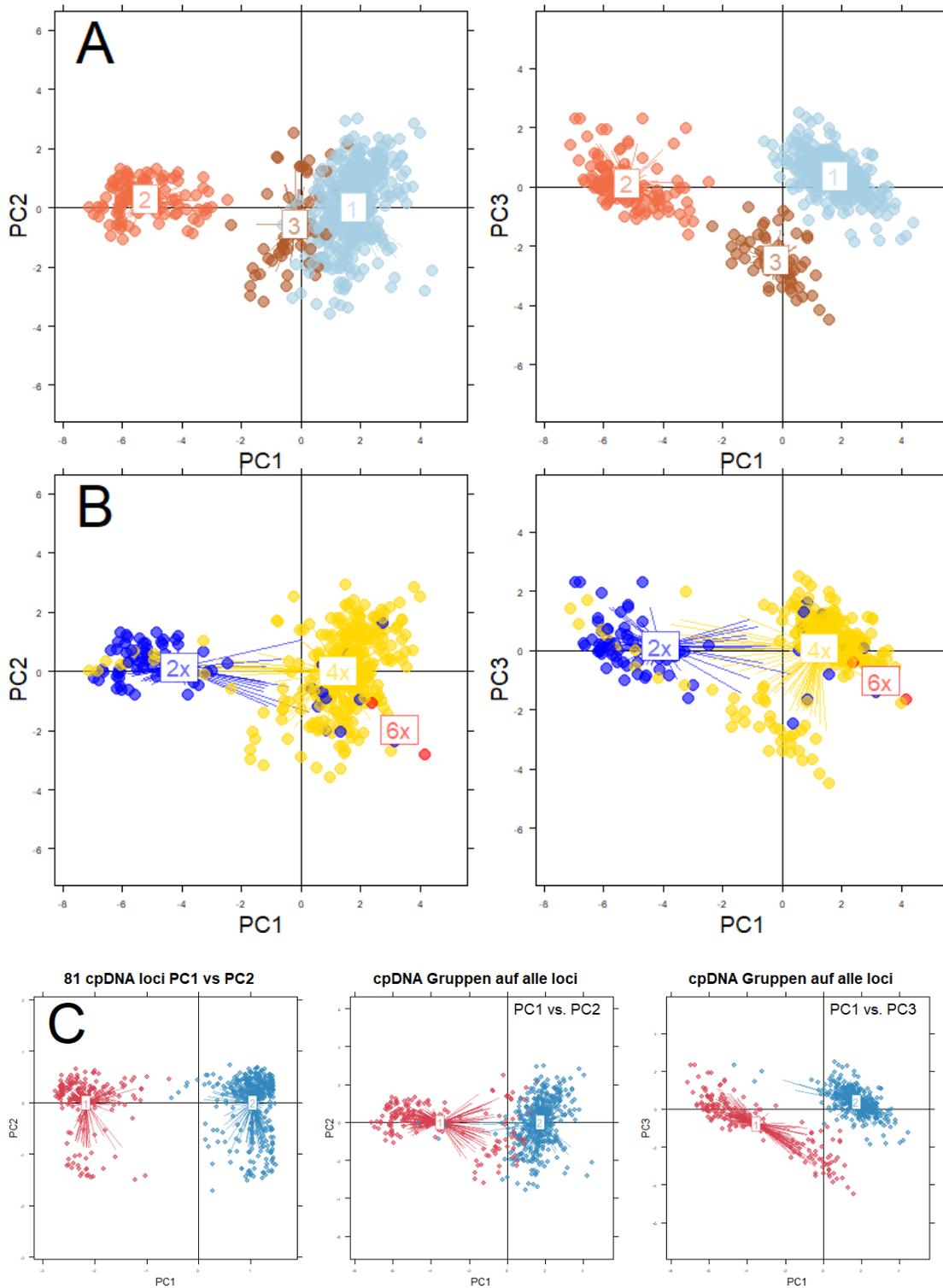


Abb. 60 Trennung der Arten und komplexe Phylogenie im *Leucanthemum vulgare*-Aggregat. **A** k-Means-Clusteranalyse mit allen SNPs liefert (2)3 Gruppen. **B** Ploidieanalysen identifizieren das diploide *L. vulgare* s. str. (2x, blau), das tetraploide *L. irtutianum* (4x, gelb) und das hexaploide *L. adustum* (6x, rot); **C** k-Means-Clusteranalyse basierend nur auf den Chloroplastenloci zeigt zwei getrennte Gruppen, wobei der für *L. vulgare* s. str. charakteristische Chloroplastentyp 1 (weinrot) auch mit der zweiten Gruppe innerhalb von *L. irtutianum* geteilt wird.

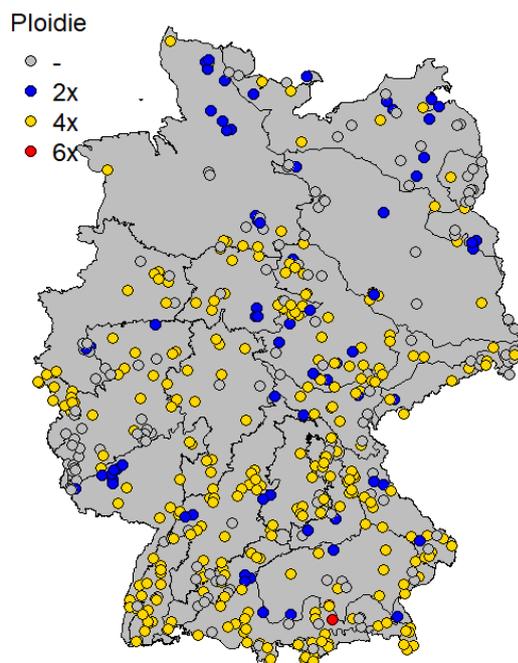


Abb. 61 Karte der Verteilung der Cytotypen von *Leucanthemum vulgare* agg. (2x = *L. vulgare* s. str., 4x = *L. ircutianum*, 6x = *L. adustum*). Unpubl. Durchflusszytometrie-Daten C. Oberprieler. Die Lage der Punkte ist leicht geflattert, um vollständige Überlappung zu vermeiden.

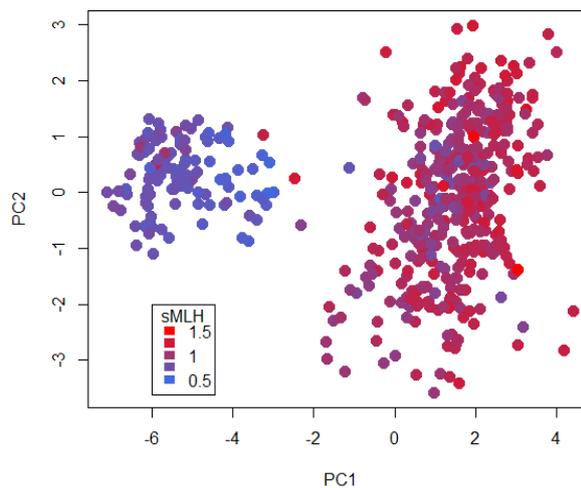


Abb. 62 Genetische Struktur von *Leucanthemum vulgare* agg. (vgl. Abb. 60A) und farblich indiziert die individuelle Heterozygotie.

4.28 *Leucanthemum vulgare* (Vaillant) Lam. s. str.

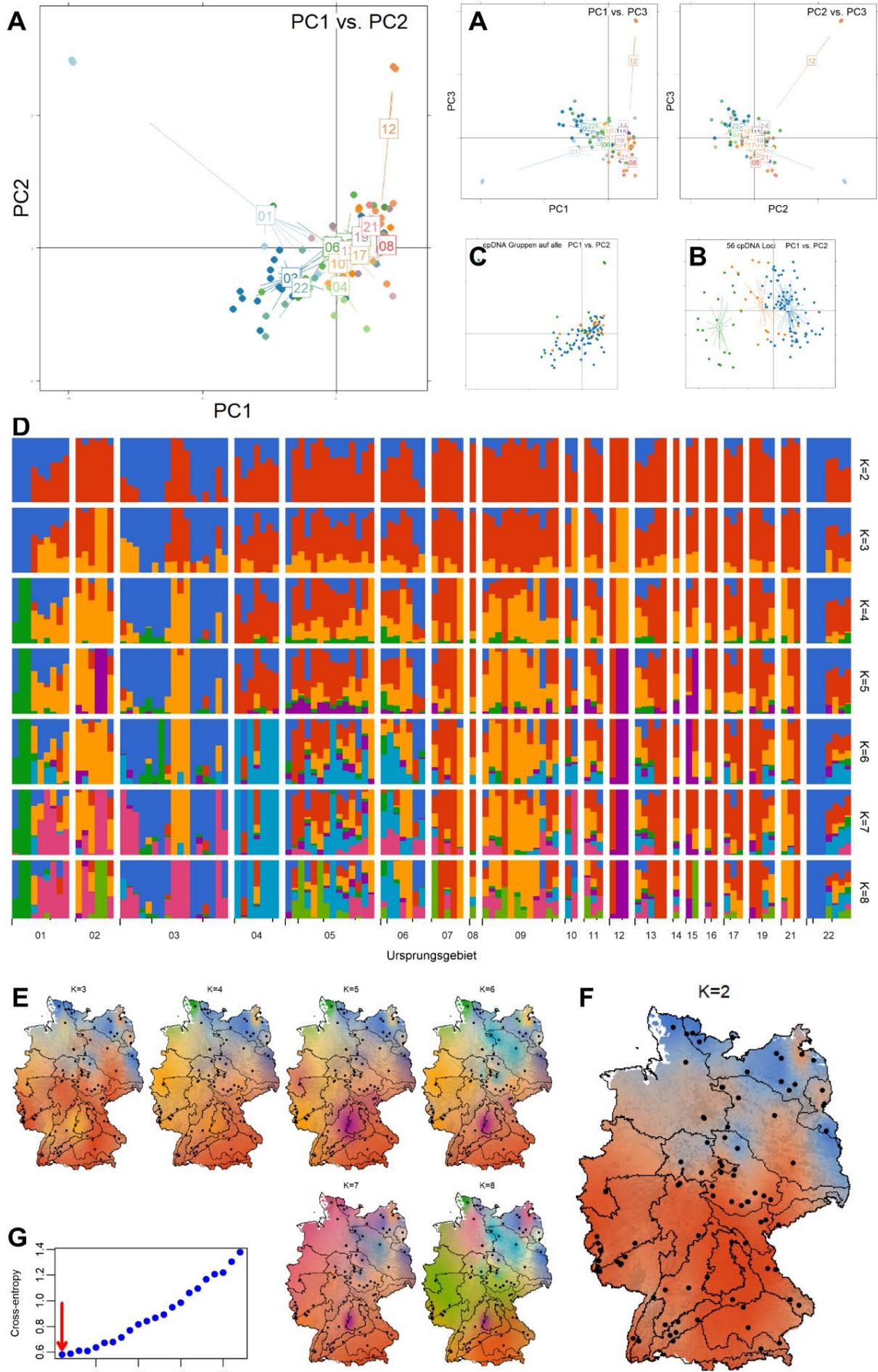
Für *Leucanthemum vulgare* s. str. lagen Daten von 113 Proben und 2.410 SNPs vor. Die im Vergleich zu anderen Arten geringe Anzahl der Proben macht eine abschließende Interpretation der Daten (Abb. 63) schwierig. Die Darstellung der genetischen Ähnlichkeit mittels PCA ist zunächst dominiert durch jeweils zwei Ausreißerproben in den UG 1 und 12. Eine genauere Überprüfung und ggf. taxonomische Zuordnung dieser Proben steht noch aus. Unabhängig von diesen Proben läßt sich entlang der PC1 eine Trennung von Proben aus den nördlichen UG 1, 3 und 22 von den eher in der Mitte und südlich gelegenen UG erkennen. Auf Chloroplastenebene lassen sich 3, jedoch nur schwach definierte Gruppen erkennen, wobei Typ 2 (orange) tendenziell eher im Süden und Osten auftritt.

Die Admixture-Analyse weist mit $K_{\min.CE} = 1$ auf eine nur sehr schwache genetische Strukturierung hin. Bei $K = 2$ trennen sich tendenziell einige Proben aus dem Norden und Osten vom Rest des Datensatzes.

Die genetische Differenzierung gemessen an paarweisen F_{ST} -Werten ist schwach bis mäßig, und häufig nicht signifikant. Aufgrund der oft geringen Stichprobenzahl je UG sind die Werte jedoch nur wenig aussagekräftig. Auffällig hohe Werte zeigt das UG 12, was aber auf den Einfluss der Ausreißerproben zurückzuführen ist. Eine geringe, häufig nicht signifikante paarweise Differenzierung findet sich zwischen UG aus der Mitte und dem Süden Deutschlands. Die globale AMOVA weist mit 2,0 % der molekularen Varianz zwischen den Ursprungsgebieten einen mäßig hohen Wert aus.

Es besteht kein Muster von Isolation-durch-Distanz, d. h. die paarweisen Differenzierungswerte sind nicht signifikant mit der paarweisen räumlichen Distanz korreliert.

Individuelle genetische Diversität kann durch keinen der betrachteten Parameter erklärt werden.



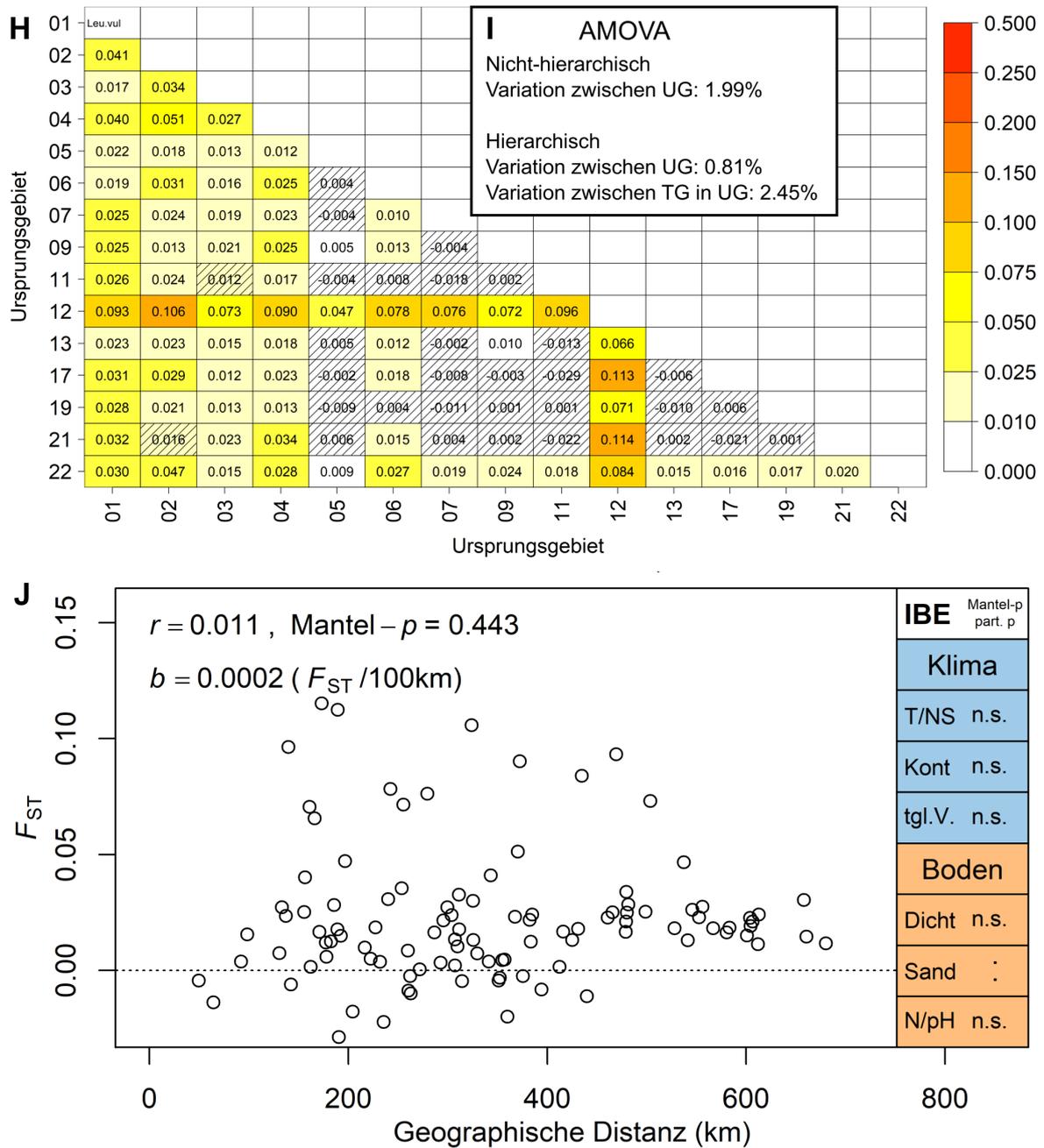


Abb. 63 Genetische Populationsstruktur von *Leucanthemum vulgare* s. str. Vgl. Abb. 29.

4.29 *Leucanthemum ircutianum* Turcz. ex DC.

L. ircutianum ist die weitaus häufigere der beiden *Leucanthemum*-Arten. Es liegen hier Daten von 394 Proben und 3.352 SNPs vor. Die genetische Populationsstruktur zeigt Abb. 64.

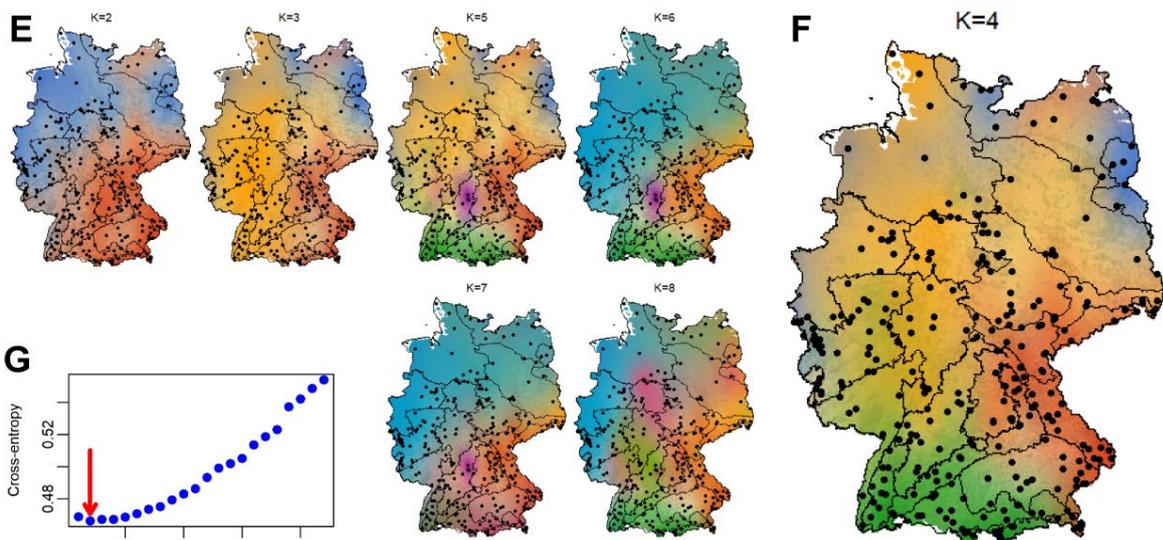
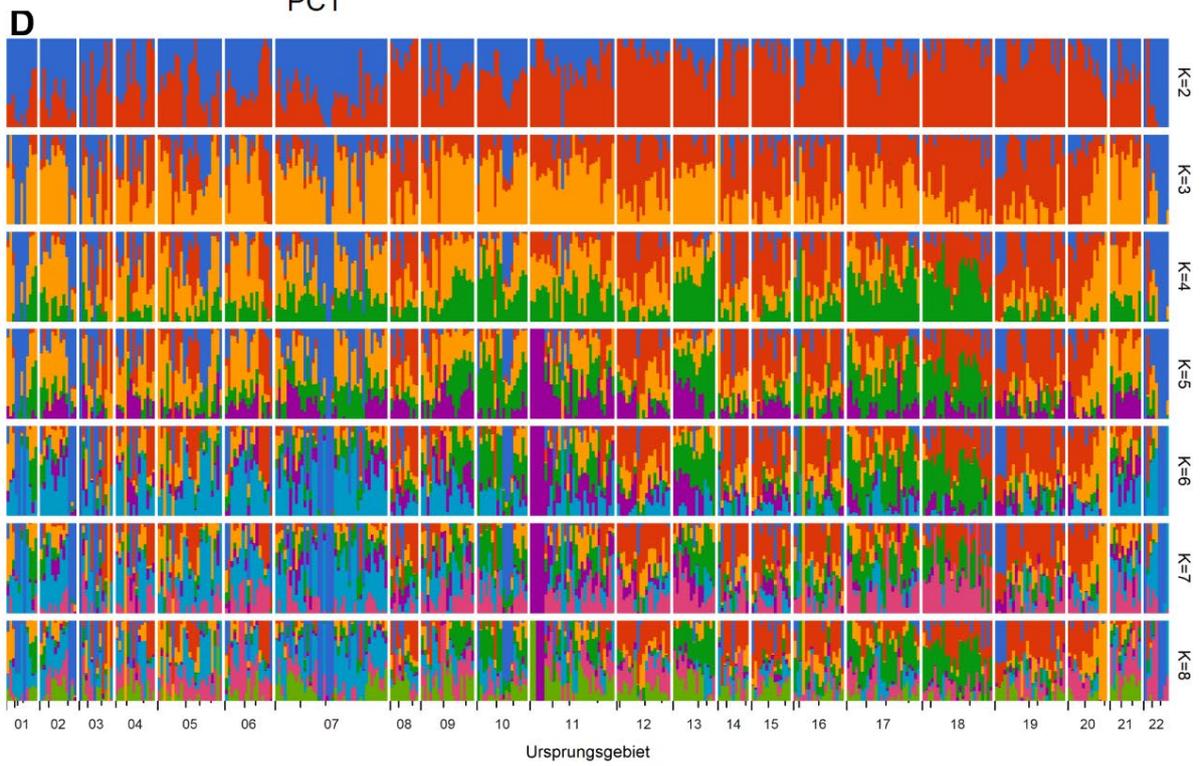
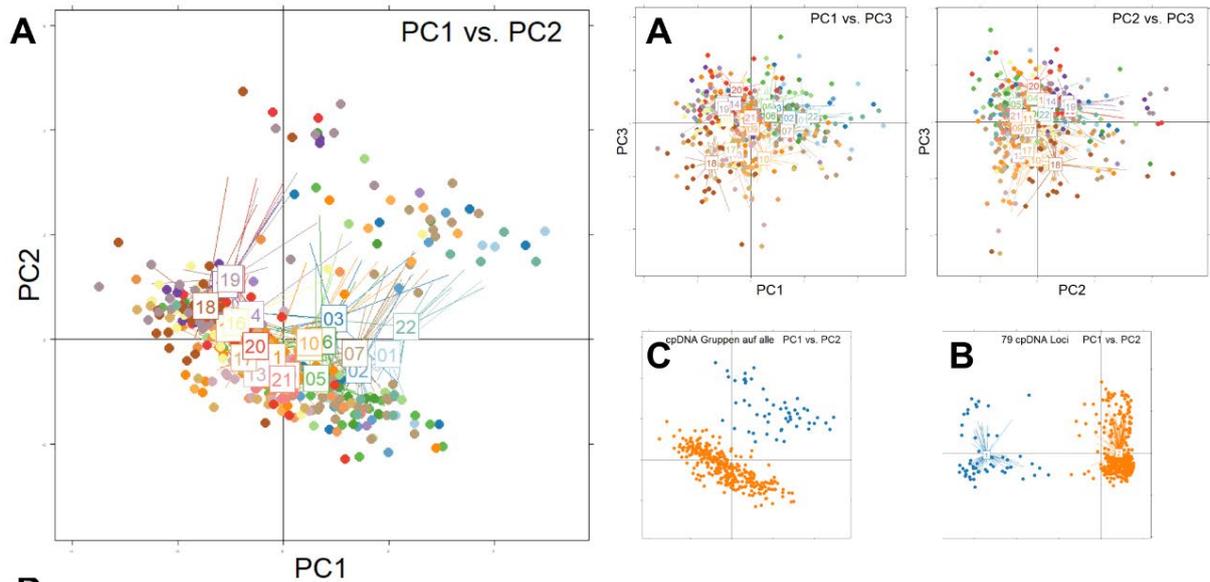
Die PCA ist entlang der PC2 dominiert von der Zweiteilung in eine Hauptgruppe (unten) und eine Nebengruppe (oben). Obwohl letztere deutlich weniger Proben aufweist als die Hauptgruppe, sind viele UG repräsentiert. Die Nebengruppe zeigt einen deutlich distinkten Chloroplastentypus (blau), welcher mit der diploiden *L. vulgare* s. str. geteilt wird (siehe Abb. 60). Es ist derzeit unklar, welche evolutionäre oder taxonomische Bedeutung diese Gruppe hat. Entlang PC1 gliedern sich beide Gruppen annähernd entlang einer N-S-Kline. PC3 kann nicht weiter räumlich interpretiert werden.

Die Admixture-Analyse weist mit $K_{\min.CE} = 2$ auf eine schwache Zweiteilung hin. Bei $K = 4$ ergeben sich genetisch-geographisch kohärente Gruppen im Südwesten und entlang der Mittelgebirge im Südosten.

Die genetische Differenzierung, gemessen an paarweisen F_{ST} -Werten, ist schwach, erreicht Werte von maximal 0,030 bei maximaler geographischer Distanz. Auffällig stark und fast durchgehend signifikant von anderen UG differenziert sind die UG 18 und UG 22. Die globale AMOVA weist nur 0,8 % der molekularen Varianz zwischen den Ursprungsgebieten aus.

Es besteht ein signifikantes Muster von Isolation-durch-Distanz, mit geringer Steigung von $0,002 F_{ST} / 100 \text{ km}$. Die paarweise genetische Differenzierung lässt sich, abgesehen von einem Bodendichte-Effekt nicht durch Umweltbedingungen erklären.

Individuelle genetische Diversität ist mit keinem der betrachteten Parameter korreliert.



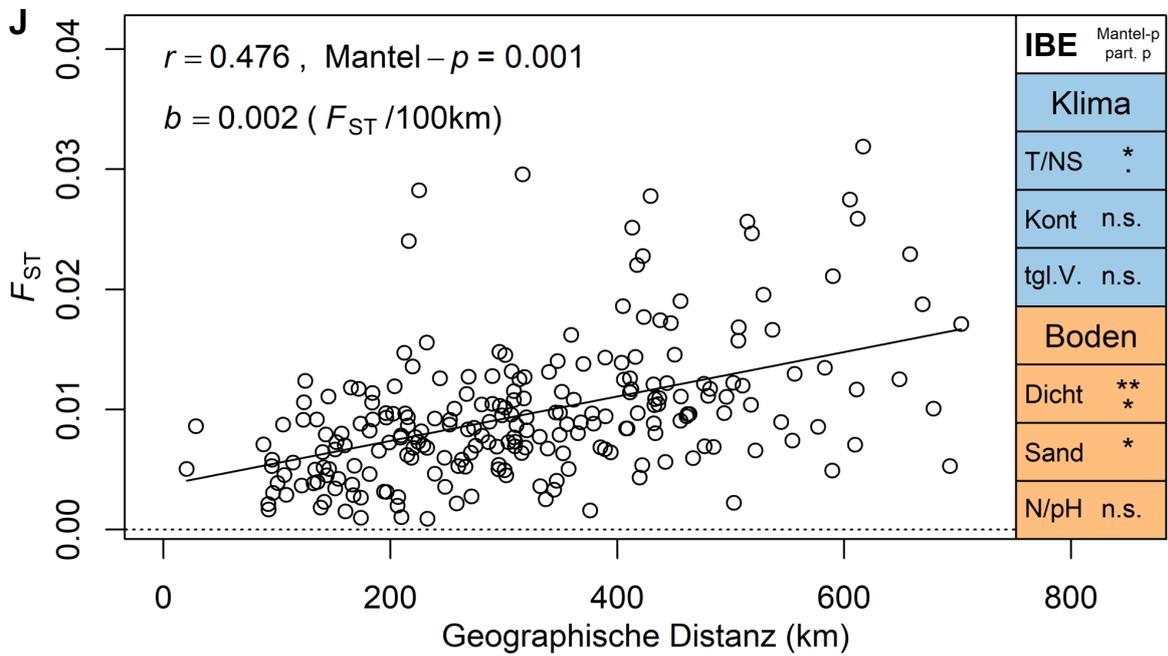
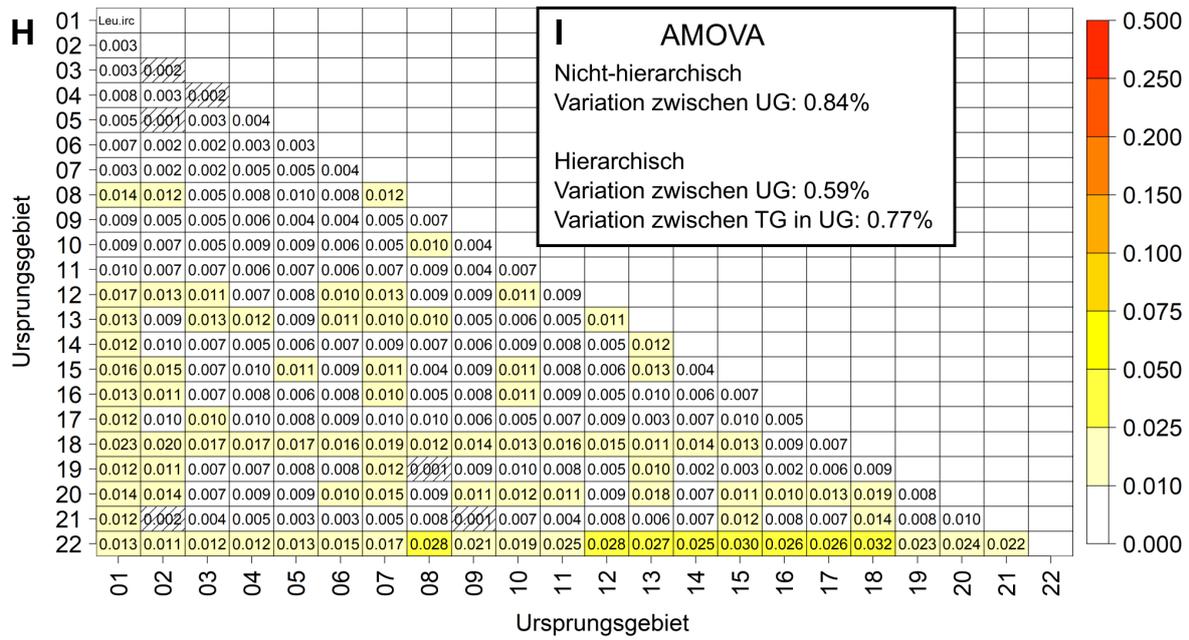


Abb. 64 Genetische Populationsstruktur von *Leucanthemum ircutianum*. Vgl. Abb. 29.

4.30 *Lotus corniculatus* L.

Von *Lotus corniculatus* lagen Daten von 477 Proben und 3.669 SNPs vor. Zunächst waren Referenzproben und Fehlsammlungen von *L. pedunculatus* und *L. tenuis* abgesondert worden. Die genetische Populationsstruktur von *L. corniculatus* zeigt Abb. 65.

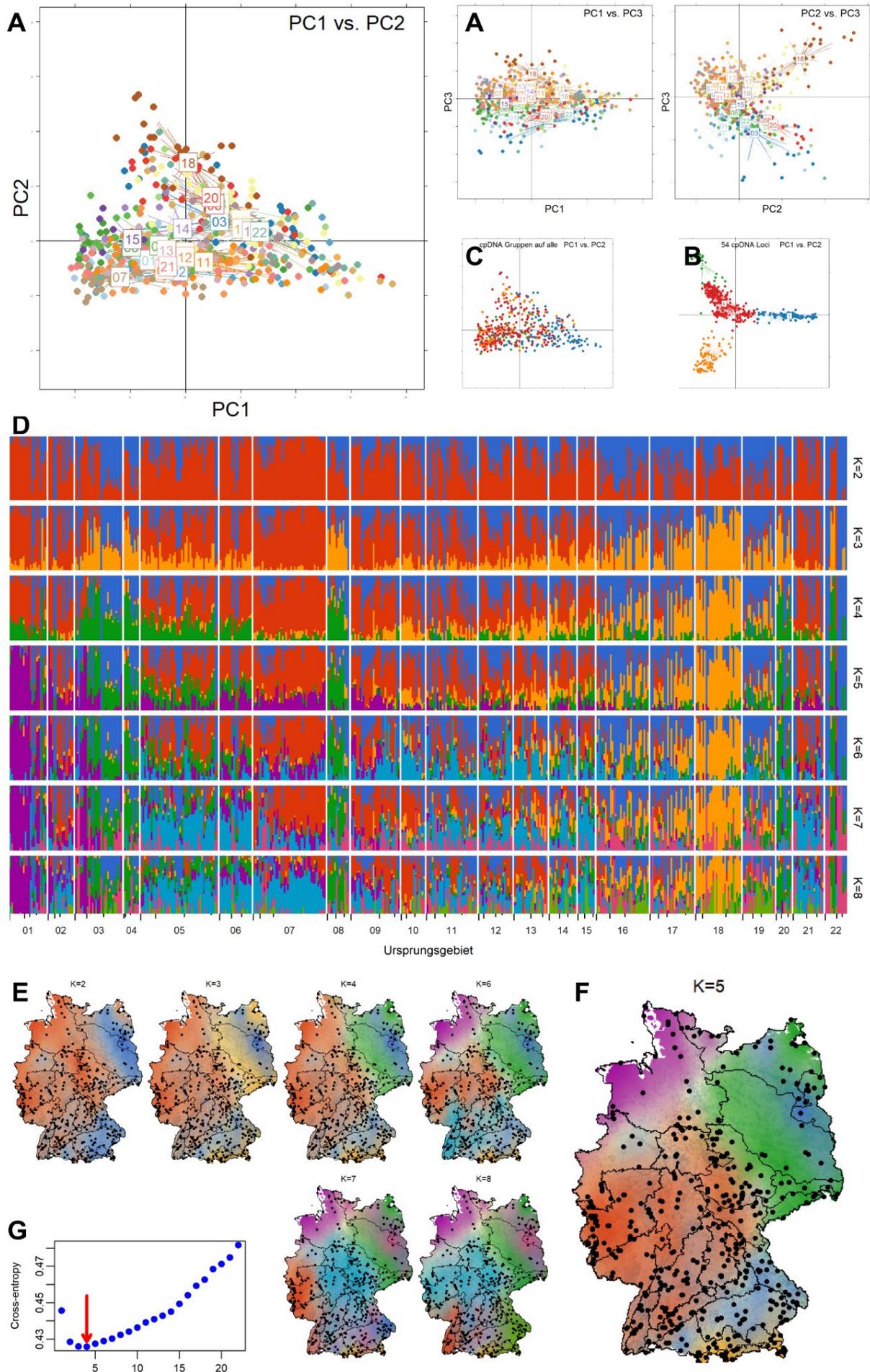
Die Darstellung der genetischen Ähnlichkeit in der PCA zeigt nur eine schwache Differenzierung geographischer Gruppen auf. Entlang PC1 ist keine geographische Sortierung zu erkennen, sondern eine große Spreizung und weitgehende Überlappung vieler UG. Beim Vergleich mit den Chloroplastengruppen zeigt sich, dass entlang PC1 der Anteil der blau dargestellten Chloroplasten-Gruppe steigt, während der der übrigen Gruppen sinkt. Das könnte so interpretiert werden, dass es Ursprungsgruppen gab, die sich in den maternal vererbten Chloroplastenmarkern unterscheiden. Von diesen unterscheidet sich die blaue cpDNA-Gruppe auch in Bezug auf das Gesamt-Genom von den übrigen stark. Die nun sympatrischen Typen bilden einen Hybridschwarm und die Lage auf PC1 zeigt den Anteil der maternalen Genome an. Über die Identität dieser Gruppen kann nur spekuliert werden. Entlang PC2 trennen sich einerseits die Alpen (UG 18) vom Rest. Insgesamt spiegelt PC2 aber eine W-O-Kline ab. PC3 bildet eine N-S-Kline, so dass in der Abbildung PC2 vs. PC3 gut eine Gliederung in eine SW-, eine NO- und eine alpine Gruppe zu erkennen ist.

Die Admixture-Analyse identifiziert bei $K = 2$ zunächst die oben beschriebenen auffälligen Individuen mit dem blauen Chloroplastentyp, der in vielen UG mit einzelnen Individuen vertreten ist. Bei $K = 3$ wird eine östliche Gruppe abgetrennt, die sich beim statistisch präferierten $K_{\min.CE} = 4$ in eine alpine (UG 17, 18) und eine nordöstliche (UG 3, 4, 8, 20, 22) Gruppe aufteilt. Bei $K = 5$ schließlich wird eine nördliche Gruppe abgetrennt (UG 1, 3a). Insgesamt weisen viele Individuen gemischte Genotypen auf und es ist eine starke Mischung von verschiedener Genpools in den UG zu beobachten.

Die genetische Differenzierung gemessen an paarweisen F_{ST} -Werten ist schwach, oft $< 0,01$. Die globale AMOVA weist mit 1,3 % der molekularen Varianz zwischen den Ursprungsgebieten einen sehr niedrigen Wert aus.

Es besteht ein schwaches Muster ($r = 0,46$) von Isolation-durch-Distanz mit schwacher Steigung von $0,003 F_{ST}/100$ km. Die F_{ST} -Werte sind mit Temperatur/Niederschlag, Kontinentalität, Bodendichte und Boden-N/pH korreliert, auch nach Korrektur auf geographische Distanz ist Isolation-durch-Umwelt teilweise signifikant.

Individuelle genetische Diversität zeigt unabhängige lineare Beziehungen zum Breitengrad und der Boden-PC2, d. h. nach Süden hin und mit sinkendem Sandanteil steigt die genetische Diversität.



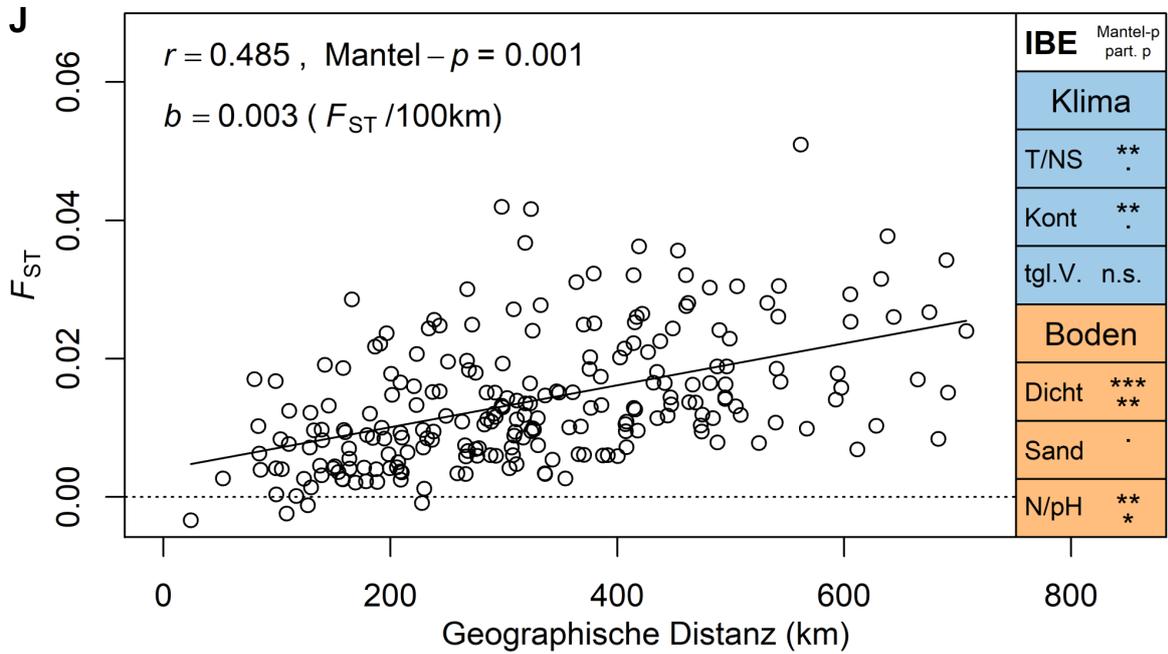
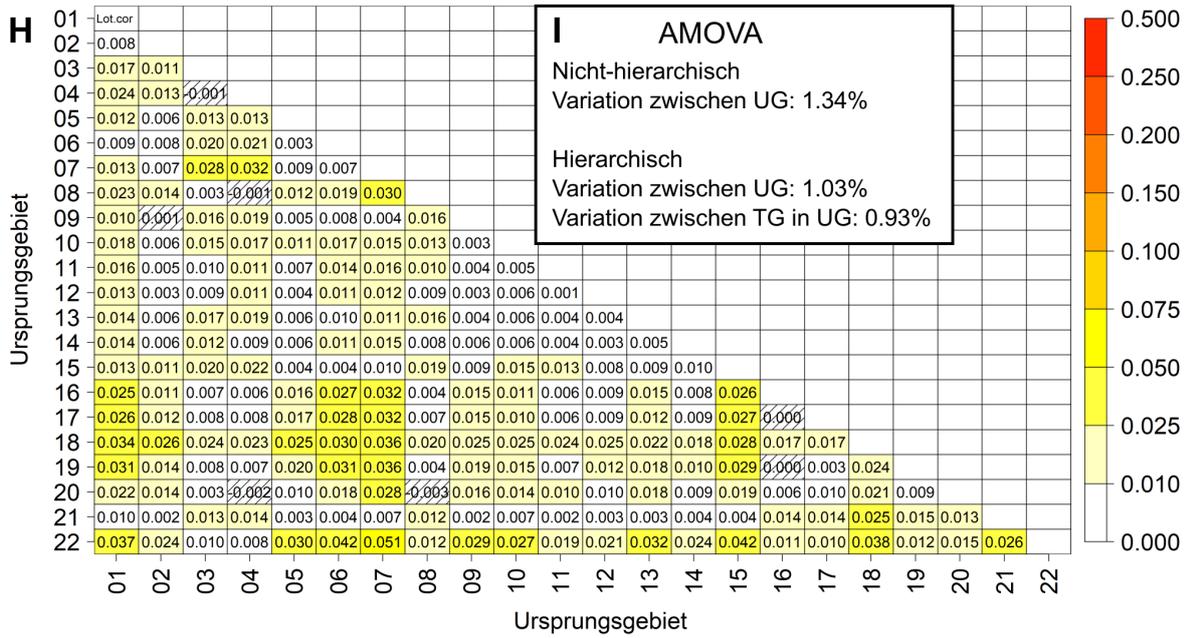


Abb. 65 Genetische Populationsstruktur von *Lotus corniculatus*. Vgl. Abb. 29.

4.31 *Lychnis flos-cuculi* L.

Von *Lychnis flos-cuculi* lagen Daten von 454 Proben aus allen UG und von 2.457 SNPs vor. Die genetische Populationsstruktur zeigt Abb. 66.

Die Darstellung der genetischen Ähnlichkeit in der PCA zeigt ein komplexes Bild mit drei parallelen, diagonal verlaufenden Gruppen. Diese bilden in sich jeweils eine W-O-Kline ab. Links oben vor allem westliche UG (1, 2, 7), rechts unten sehr ausgeprägt und abgesetzt die herzyische Region (UG 8, 15, 19, 20) und zentral die übrigen UG, wobei Alpen mit Vorland (UG 16, 17, 18) etwas separiert sind. Ähnliches ist auf PC3 zu beobachten, wo eine Gruppe abgetrennt ist, die wiederum aus Individuen verschiedener UG aufgebaut ist. Dieses Muster zeigt somit großräumige W-O- und N-S-Klinen, die in drei genetischen Gruppen ausgeprägt sind. Innerhalb der UG sind meist Individuen aus allen drei Gruppen vorhanden.

Die Chloroplastenmarker bilden zwei in sich polymorphe Gruppen, die aber in allen Bereichen Deutschlands und auch in den drei Gruppen vorkommen.

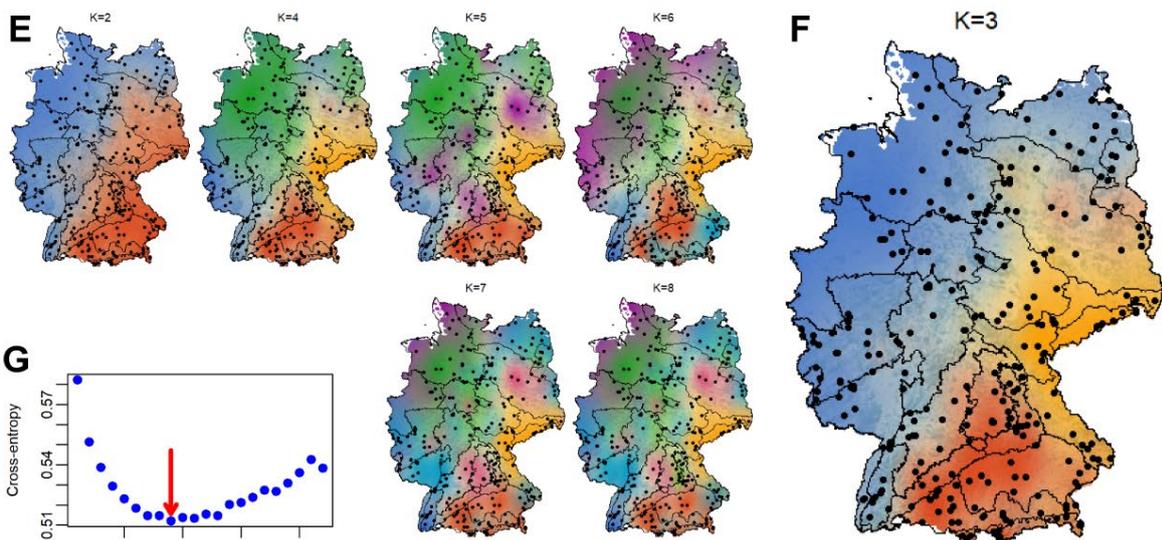
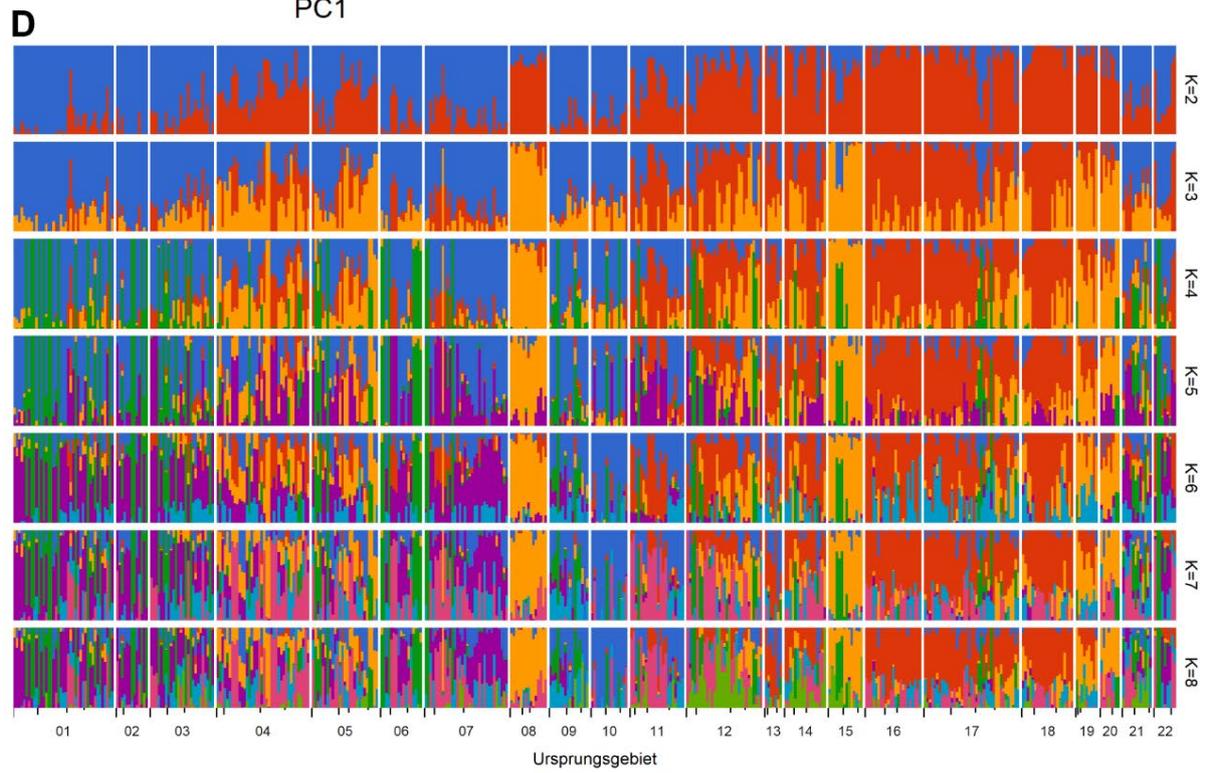
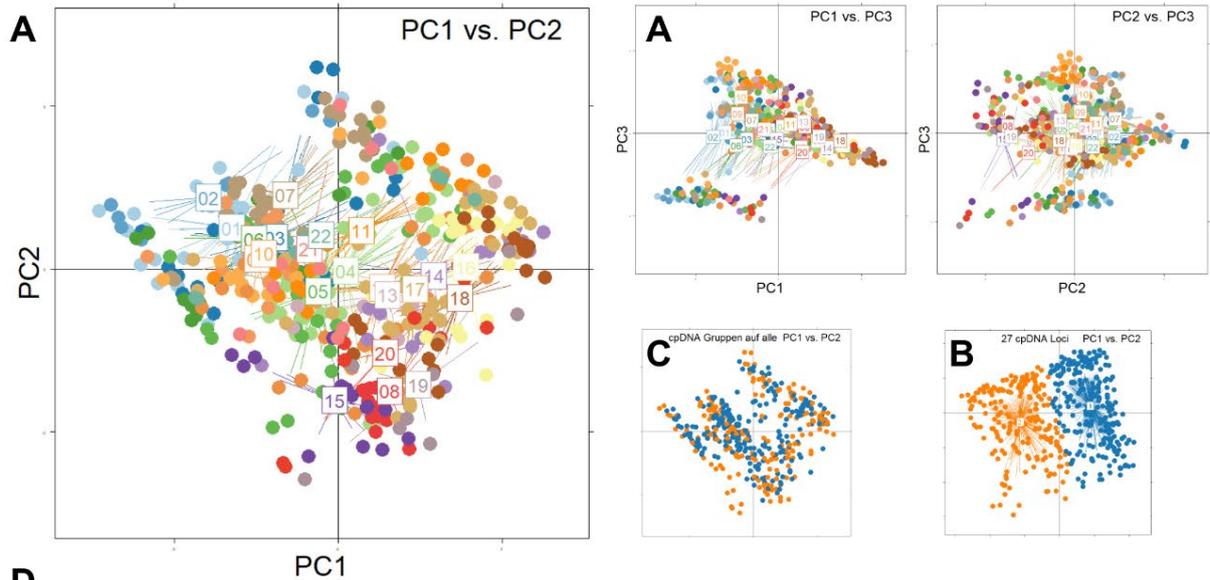
Die Ursache für die drei genetischen Gruppen, die nicht geographisch definiert sind und nicht durch Chloroplasten-Typen erklärt werden, ist aktuell unerklärt.

Die Admixture-Analyse weist mit $K_{\min.CE} = 9$ eine starke genetische Strukturierung nach. Bei $K = 2$ wird eine phylogeographische Struktur aufgedeckt, die den (Nord)Westen vom (Süd)Osten trennt. Allerdings zeigen einige UG (4, 5, 11, 12) dabei ausgeprägte intraindividuelle Mischung. Bei $K = 3$ wird sehr ausgeprägt die Gruppe der östlichen Mittelgebirge gebildet (Bayerischer und Thüringer Wald, Erzgebirge mit Vorland; UG 8, 15, 19, 20). Bei $K = 4$ werden einzelne Individuen als neuer Genpool identifiziert (grün), vor allem in der blauen, nordwestlichen Gruppe, aber diese bilden keine räumlich kohärente Population. Ähnlich werden bei $K = 5$ wiederum einzelne Individuen als neuer violetter Genpool herausgelöst. Wir bevorzugen die Lösung von $K = 3$, die räumlich kohärente innerartliche Gruppen bildet. Wie schon in der PCA ersichtlich, gibt es bei dieser Art zusätzlich zu der räumlich geprägten Variation noch weitere ausgeprägte Ebenen der genetischen Variation, deren Ursache wir aktuell nicht verstehen.

Die genetische Differenzierung gemessen an paarweisen F_{ST} -Werten ist hoch und erreicht vielfach Werte $> 0,1$ bis $0,17$ und ist zwischen allen UG signifikant. Die globale AMOVA weist mit $6,6\%$ der molekularen Varianz zwischen den Ursprungsgebieten einen sehr hohen Wert aus.

Es besteht ein Muster von Isolation-durch-Distanz mit starker Streuung ($r = 0,554$) und mit starker Steigung von $0,013 F_{ST} / 100$ km. Isolation durch Umwelt tritt als Funktion von Kontinentalität, täglicher Temperaturvariation und Boden-Stickstoff und -pH auf.

Individuelle genetische Diversität steigt tendenziell mit zunehmenden täglichen Temperaturschwankungen (Klima-PC3).



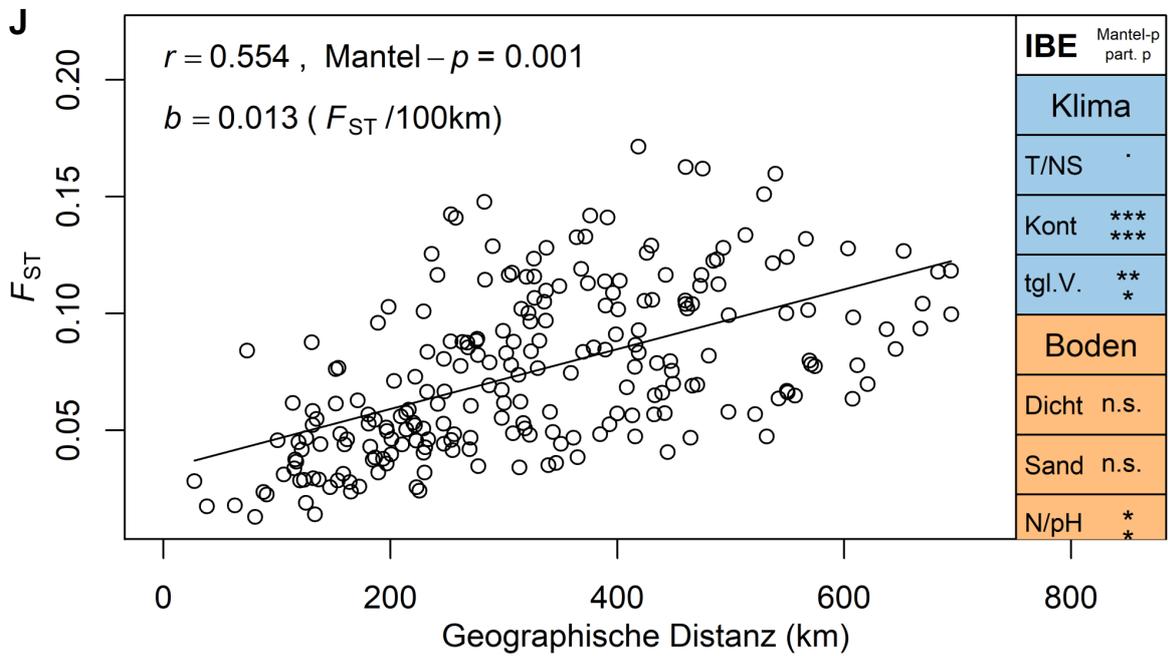
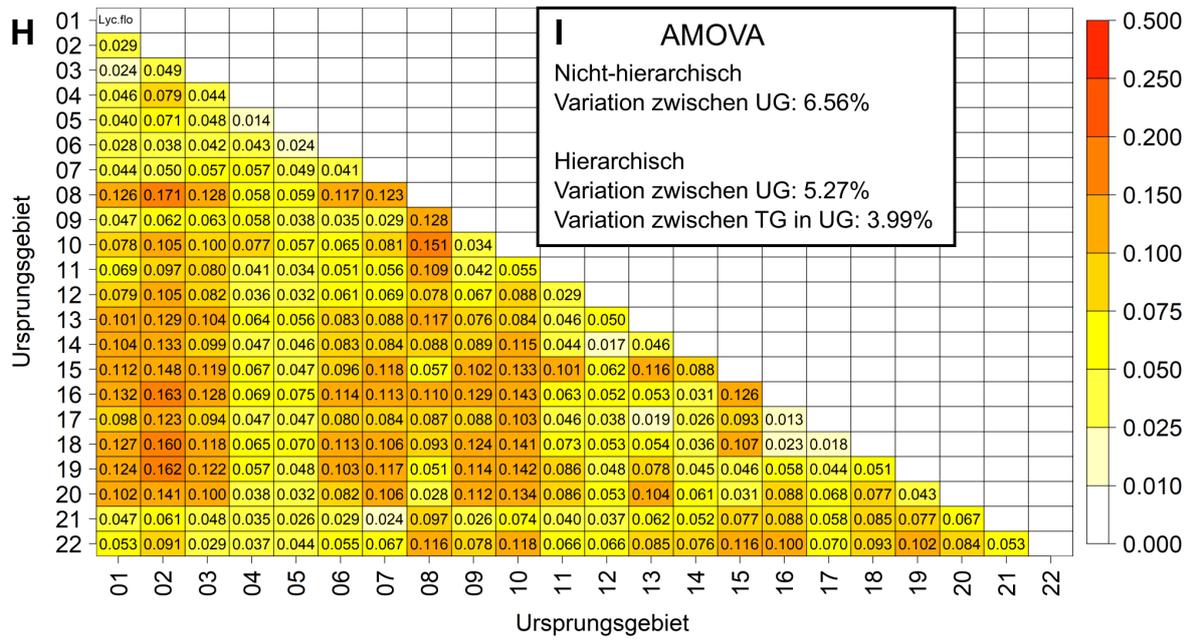


Abb. 66 Genetische Populationsstruktur von *Lychnis flos-cuculi*. Vgl. Abb. 29.

4.32 *Pimpinella saxifraga* L.

Zu *Pimpinella saxifraga* s. str. lagen Daten von 347 Proben und 3.106 SNPs vor. Zunächst wurden Referenzproben und Fehlsammlungen von *P. major* aus dem Datensatz entfernt, die genetisch klar von *P. saxifraga* agg. getrennt waren. Das *Pimpinella saxifraga*-Aggregat umfasst *P. nigra* und *P. saxifraga*, jeweils potentiell als di- oder tetraploider Cytotyp, und mit ungeklärten genetischen Beziehungen. Diese mussten vor der weiteren Analyse geklärt werden (Abb. 67). Durch Referenzproben wurde eine Gruppe, die entlang PC1 getrennt war, als *P. nigra* identifiziert. Diese kamen vor allem in UG 3 und 22 vor, einzelne Individuen stammten aus den UG 1, 4 und 5; außerdem aus Rumänien, Ungarn und der Schweiz.

Für *P. saxifraga* wurden 307 erfolgreiche Ploidie-Analysen durchgeführt (C. Müller, unpubl. Daten). Bei *P. nigra* wurde ausschließlich der diploide Cytotyp festgestellt. In *P. saxifraga* s. str. wurden dagegen di- und tetraploide Cytotypen in ungefähr gleicher Häufigkeit gefunden (2x: N = 121; 4x: N = 127, 70 % aller vorhandenen Proben aus allen UG untersucht). Die beiden Cytotypen zeigen keine eindeutig parapatrische Verteilung, sondern kommen in einigen UG gemeinsam vor (Abb. 67C). Nach unseren Daten herrscht aber die diploide Form in einem zentralen Bereich Deutschlands vor (UG 5, 6, 9, 10, 12, 15) während die tetraploide Form in einem Bogen von West über Nord, Nordost bis Südost (UG 7, 2, 1, 3, 4, 8, 20, 19) vorherrscht.

Somit kann einerseits *P. nigra* abgetrennt werden und wird wegen zu geringer Probenzahl (N = 22) nicht weiter analysiert. Beim dann verbleibenden *P. saxifraga* s. str. werden die beiden Cytotypen in einem gemeinsamen Datensatz behandelt, da sie sich genetisch nicht klar trennen lassen (s.u.). Die genetische Populationsstruktur von *P. saxifraga* s. str. zeigt Abb. 69.

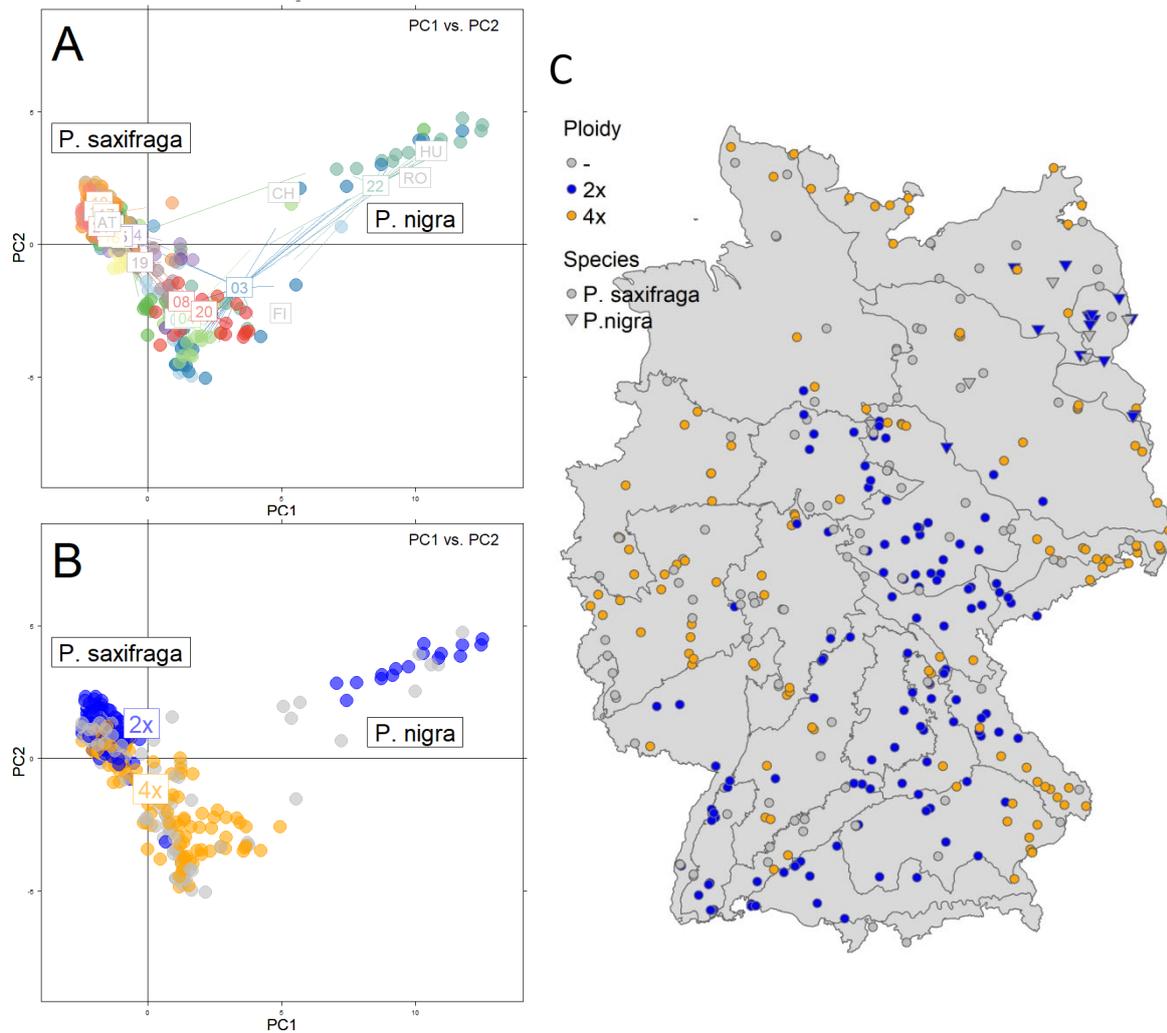


Abb. 67 Taxonomie und Cytotypen-Gruppen bei *Pimpinella saxifraga* s. l. **A** PCA mit Darstellung der Ursprungsgebiete, inklusive einiger Proben aus dem Ausland. Die Gruppe rechts oben ist über Referenzproben als *P. nigra* identifiziert. **B** PCA mit Darstellung der Cytotypen (grau: unbekannter Cytotyp). **C** Karte der Cytotypen. Die Lage der Punkte ist leicht geflattert, um vollständige Überlappung zu vermeiden.

Die PCA zeigt entlang PC1 eine ausgeprägte Zweiteilung in eine NO-Gruppe (UG 1, 3, 4, 8, 20, 22) und den Rest Deutschlands; ein Teil der Individuen aus UG 19 und 16 stehen intermediär. Entlang PC2 wird aus der großen Rest-Gruppe oben eine W-Gruppe (UG 2, 7, 9, 21) getrennt von einer verbleibenden SO-Gruppe. Der Vergleich mit Abb. 68 zeigt, dass die NO- und W-Gruppe — bis auf zwei Individuen — tetraploid ist, während die Süd-Gruppe diploid ist. PC3 zeigt eine leichte N-S-Kline.

Die Admixture-Analyse trennt bei $K = 2$ die schon in der PCA-Analyse identifizierte tetraploide NO-Gruppe und beim statistisch präferierten $K_{\min.CE} = 3$ dann die tetraploide W-Gruppe von dann verbleibenden diploiden Mitte-Süd-Gruppe ab. Bei $K = 4$ trennt sich der Süden (UG 10-14, 16, 17, 18) von der östlichen Mitte (UG 5, 6, 15). Durch den neuen Cluster bei $K = 5$ wird eine SW-Gruppe (UG 10 +9c) herausgestellt und bei $K = 6$ trennt sich UG 21 vom Süden (UG 11-14, 16-19).

Die genetische Differenzierung gemessen an paarweisen F_{ST} -Werten ist mäßig, erreicht aber zwischen der NO und der SW-Gruppe meist Werte $> 0,03$. Die globale AMOVA weist 2,3 % der molekularen Varianz zwischen den Ursprungsgebieten aus.

Es besteht eine signifikante Isolation-durch-Distanz, mit mäßiger Steigung von 0,008 F_{ST} /100 km. Isolation-durch-Umwelt tritt als Funktion von Temperatur/Niederschlag, Tageschwankungen, Bodendichte und -Stickstoff auf und bleibt für T/N und Bodendichte auch im partiellen Mantel-Test signifikant.

Die individuelle genetische Diversität weist eine deutliche zweigipflige Verteilung auf, welche mit der Ploidie korrespondiert, d. h. der diploide Cluster zeigt deutlich geringere sMLH-Werte als der tetraploide (Abb. 68B). Die zugrundeliegende geographische Verteilung der Ploidiestufen spiegelt sich auch in der Regressionsanalyse, wo Längengrad als einziger signifikanter Standortfaktor quadratisch-linear mit sMLH in Beziehung steht, d. h. geringere sMLH-Werte finden sich eher in der Mitte Deutschlands, höhere Werte eher im Osten und Westen (siehe Abb. 67 C).

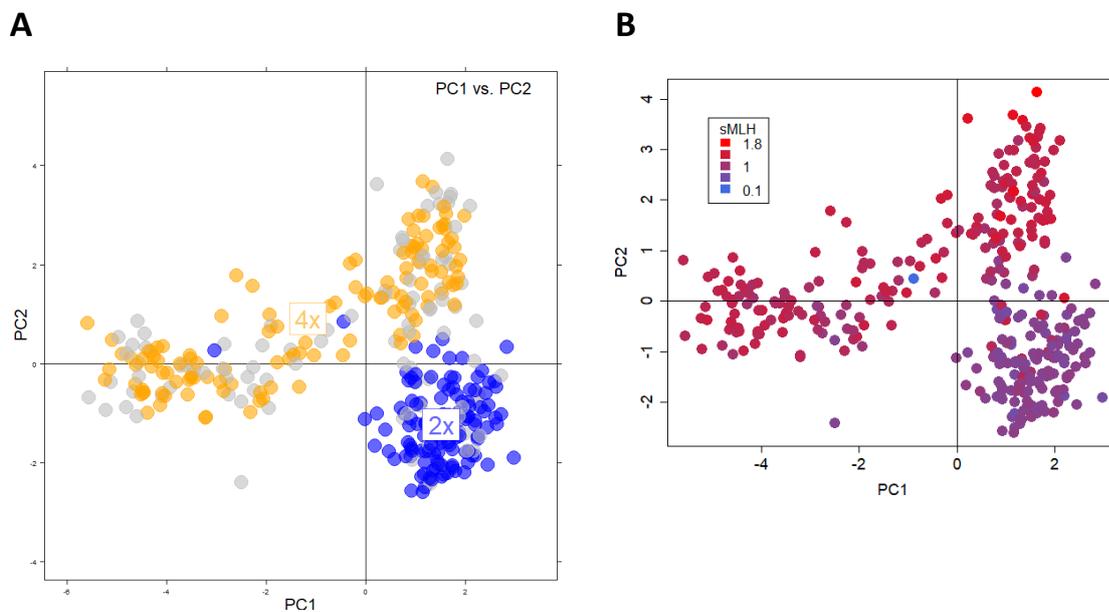
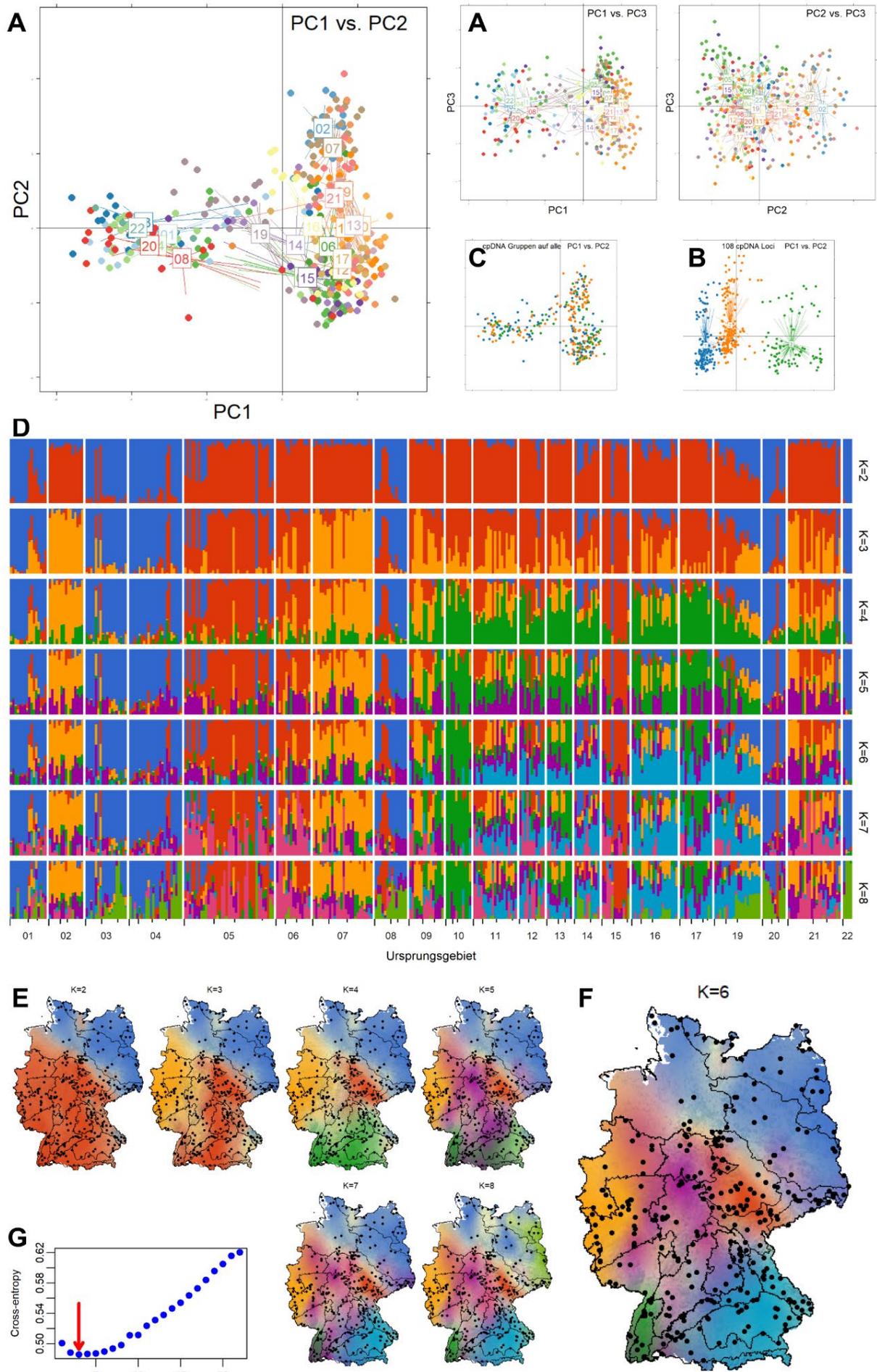


Abb. 68 Genetische Ähnlichkeiten von *Pimpinella saxifraga* s. str. **A** Eingefärbt nach der Ploidie; grau sind Proben ohne Ploidie-Messung. Diploide und Tetraploide bilden — bis auf zwei Proben — genetisch differenzierte Gruppen. Der Vergleich mit Abb. 69A, zeigt, dass die Diploiden ausschließlich im zentralen Süden vorkommt. Die Diploiden sind den Tetraploiden im Westen (hier rechts oben) genetisch näher als den Tetraploiden im Norden (links). **B** Farblich indiziert ist die individuelle genetische Diversität (sMLH).

Zusammenfassend interpretieren wir die genetischen Verhältnisse von *P. saxifraga* in Deutschland so: Eine diploide Gruppe besiedelt den Südosten, erreicht aber nicht den Nordosten; von Südost aus erfolgte eine Ausbreitung nach Westen verbunden mit Polyploidisierung und genetischer Differenzierung der Cytotypen. Der Nordosten wird besiedelt von einer weiteren genetisch definierten tetraploiden Gruppe anderen Ursprungs, in der möglicherweise vereinzelt auch diploide Individuen auftreten.



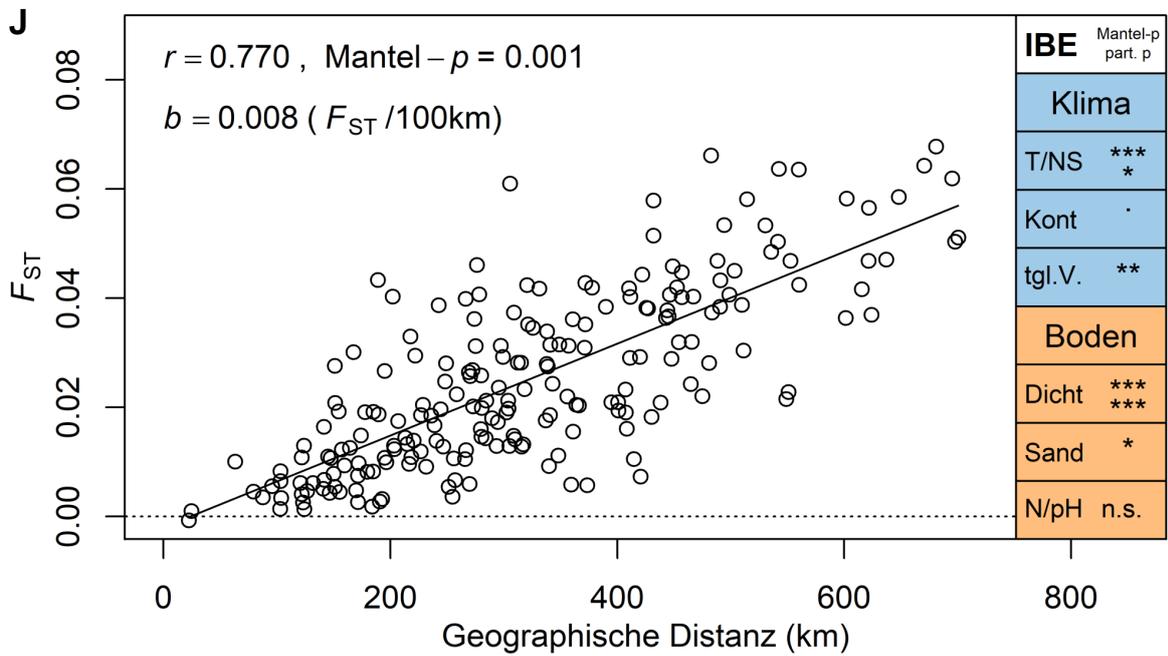
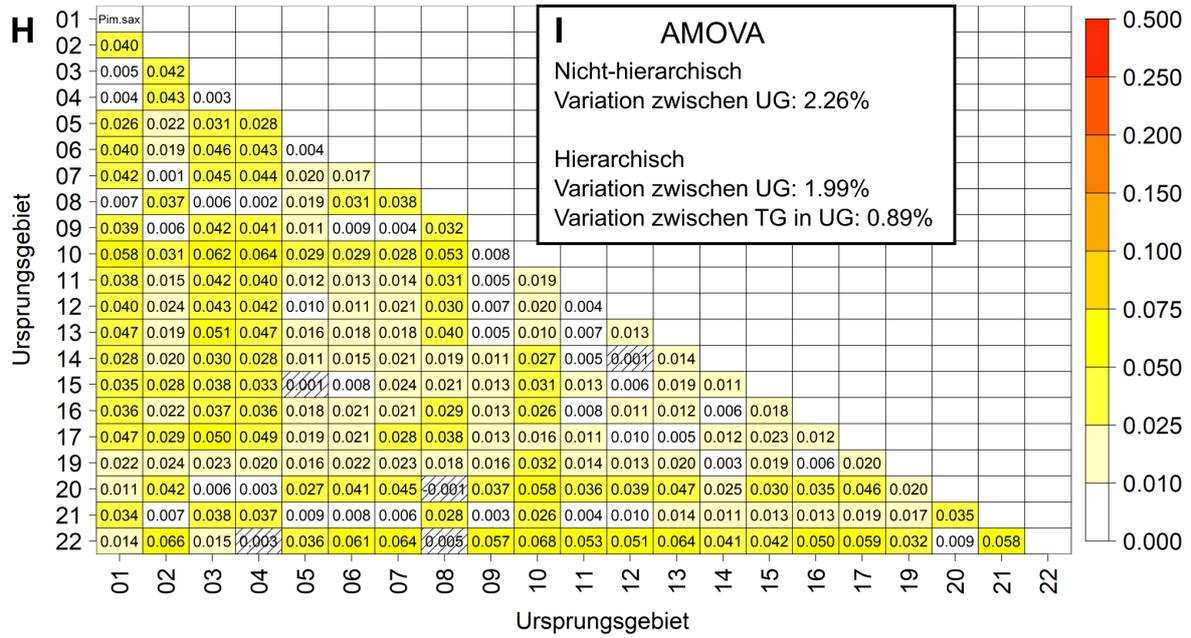


Abb. 69 Genetische Populationsstruktur von *Pimpinella saxifraga*. Vgl. Abb. 29.

4.33 *Prunella vulgaris* L.

Von *Prunella vulgaris* lagen Daten von 295 und 3.517 SNPs vor. Es waren zuvor 12 Proben von *P. grandiflora* aus dem Datensatz entfernt worden. Wie in Abb. 70 zu sehen, spannen PC1 und PC2 einen großen Winkel auf, wobei *P. grandiflora* relativ zentral zwischen diesen Winkeln sitzt. Erst auf PC3 wird *P. grandiflora* klar von *P. vulgaris* getrennt und konnte an Hand der Achsenwerte auf PC3 ausgeschieden werden. Dies bedeutet auch, dass innerhalb des verbleibenden *P. vulgaris* größere genetische Distanzen auftreten können als zwischen *P. vulgaris* und *P. grandiflora*.

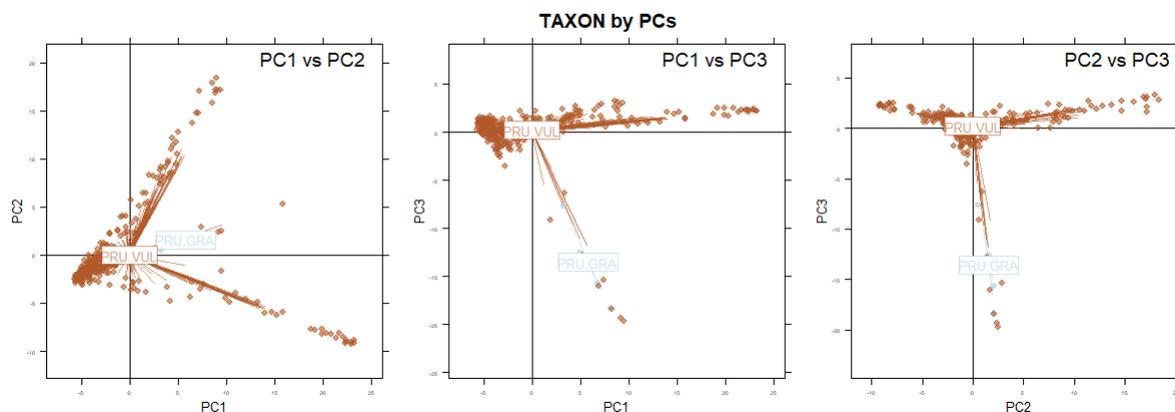


Abb. 70 Hauptkoordinatenanalyse von *Prunella vulgaris* inklusive Referenzproben und Fehlsammlungen von *P. grandiflora*. Erst auf PC3 ist *P. grandiflora* klar von *P. vulgaris* trennbar.

Die genetische Populationsstruktur von *P. vulgaris* zeigt Abb. 72. Die PCA ist dominiert von der sehr kompakten und fast alle Proben aus allen UG umfassenden Gruppe, von der sich auf rechtwinklig angeordneten Schenkeln entlang PC1 und PC2 zwei Gruppen absondern, allerdings ohne klare Trennung. Die Gruppe auf dem unteren Schenkel links setzt sich vor allem aus Individuen aus nördlichen UG zusammen (UG 1, 3, (5), (7), (20), (21), 22, nicht eingeklammert sind UG, aus denen mehrere Individuum stammen). Die zweite Gruppe auf dem oberen Schenkel setzt sich aus Individuen vor allem aus südlichen UG zusammen (UG (2), (3), (5), (7), 9, 11, 16, 17, 19, 21). Ein Blick auf die Chloroplastenmarker, die drei Gruppen bilden, zeigt, dass beide Ausreißergruppen den grün dargestellten Chloroplastentyp besitzen, der in der Hauptgruppe von *P. vulgaris* fehlt, in welcher die beiden anderen Chloroplastentypen weit verbreitet sind. Diese Muster bei Kern- und Chloroplastenmarkern ist kompatibel mit Hybridisierung von *P. vulgaris* mit zwei verschiedenen Partnern, die beide den grünen Chloroplastentyp aufweisen. *P. grandiflora* scheidet dabei als Partner aus (s. Abb. 70). Daher ist für beide Gruppen noch unklar, ob es sich um einen Hybridschwarm handelt und welchen Arten beteiligt sind. Für *P. laciniata* x *vulgaris* wird angegeben, dass sie auch überdauern, wenn *P. laciniata* nicht mehr in der Population existiert. Nachträgliche Analysen von *P. laciniata* aus Hessen und Luxemburg zeigen, dass diese genetisch deutlich von *P. vulgaris* und *P. grandiflora* getrennt ist, aber in keiner Beziehung zu diesen beiden Ausreißergruppen steht (Daten nicht gezeigt). Da es rezent keine weiteren *Prunella*-Arten im Gebiet gibt, kann nur spekuliert werden, dass es sich hier die um alte intraspezifische Gruppen bzw. Hybride damit handelt, evtl. unterschiedliche glaziale Refugialpopulationen, die mit der Hauptgruppe in S- bzw. N-Deutschland zusammentrafen. Die Ausreißergruppen bilden sich nicht auf der dritten Achse PC3 ab,

die eine S-N-Kline darstellt, entlang derer die südlichen UG 13, 17, 18 vom Rest getrennt werden, und die übrigen sich mit starken Überlappungen von Süd nach Nord sortieren. Höhere Achsen bringen keine weitere starke geographische Gliederung.

Die Admixture-Analyse identifiziert bei $K = 2$ und $K = 3$ die Genpools der beiden oben geschilderten Gruppen, die evtl. mit Hybridisierung zu tun haben. Sie sind als konstante blaue bzw. orange Balken über alle K erkennbar und sie treten in verschiedenen UG mit meist geringer Frequenz auf. Häufiger scheinen sie einerseits im Norden (UG 1, 3, 22), andererseits im Süden zu sein (UG 9, 11, 16, 19). Bei $K = 4$ wird mit den südlichen UG 13, 16, 17, 18 und 19 erstmals eine geographisch kohärente Gruppe abgetrennt. Beim statistisch präferierten $K_{\min.CE} = 5$ wird von dieser Gruppe UG 18 zusammen mit den östlichen bzw. südlichen Teilen von UG 16, 17 und 19 abgespalten.

Die genetische Differenzierung gemessen an paarweisen F_{ST} -Werten ist z.T. vergleichsweise hoch (Werte bis 0,199), sobald ein UG mehrere Ausreißer-Individuen enthält (UG 1, 3, 22); gleichzeitig führt das gemeinsame Auftreten von Ausreißerindividuen zu sehr niedrigen, nicht signifikanten Werten. Die globale AMOVA weist 6,7 % der molekularen Varianz zwischen den Ursprungsgebieten aus, ein außergewöhnlich hoher Wert, der ebenfalls darauf hinweist, dass im Vergleich mit den anderen Arten neue Prozesse im Spiel zu sein scheinen.

Das Muster von Isolation-durch-Distanz ist relativ schwach ($r = 0,47$), aber mit relativ großer Steigung von $0,019 F_{ST}/100 \text{ km}$. Bei der durch die Ausreißergruppen dominierten F_{ST} -Werten ist eine Analyse von Isolation durch Umwelt wenig sinnvoll.

Die individuelle genetische Diversität zeigt eine starke Streuung mit einer zweigipfligen Verteilung (Abb. 71) und nach Norden hin abnehmenden Werten. Da für *Prunella vulgaris* keine Ploidievariation bekannt ist, kann nur spekuliert werden, dass die starke Streuung durch das für die Art beschriebene mixed-mating System hervorgerufen wird, wobei auskreuzende und stärker selbstbestäubende Individuen koexistieren können.

Für die Regiosaatgut-Praxis sollte sichergestellt werden, dass Ursprungssaatgut nicht ausschließlich aus, auch im Feld leicht anhand der Blütenmorphologie erkenntlichen, selbstbestäubenden Individuen und Populationen gewonnen wird, um nachteilige Drifteffekte bei der Vermehrung und Verwendung des Saatguts zu vermeiden.

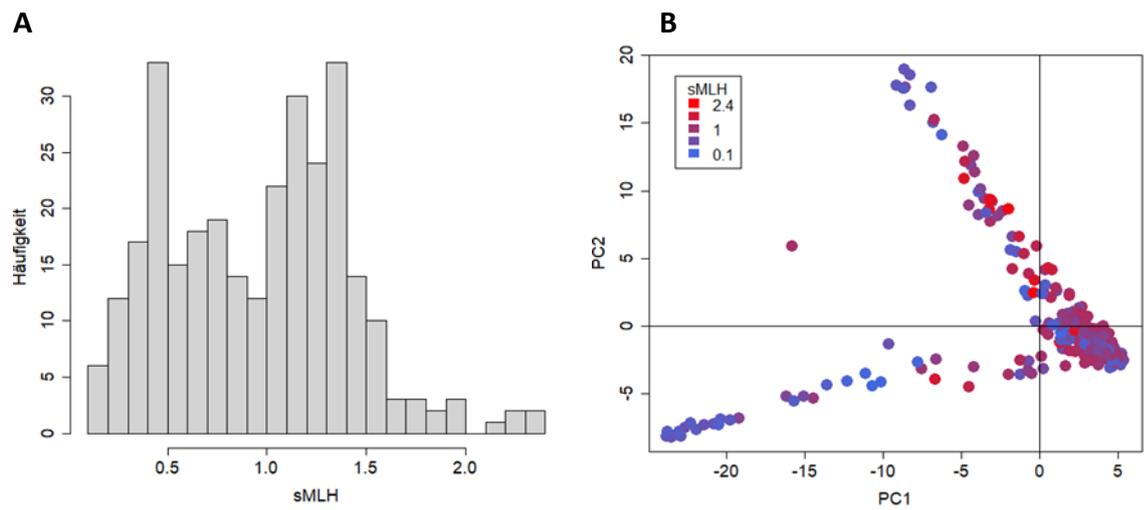
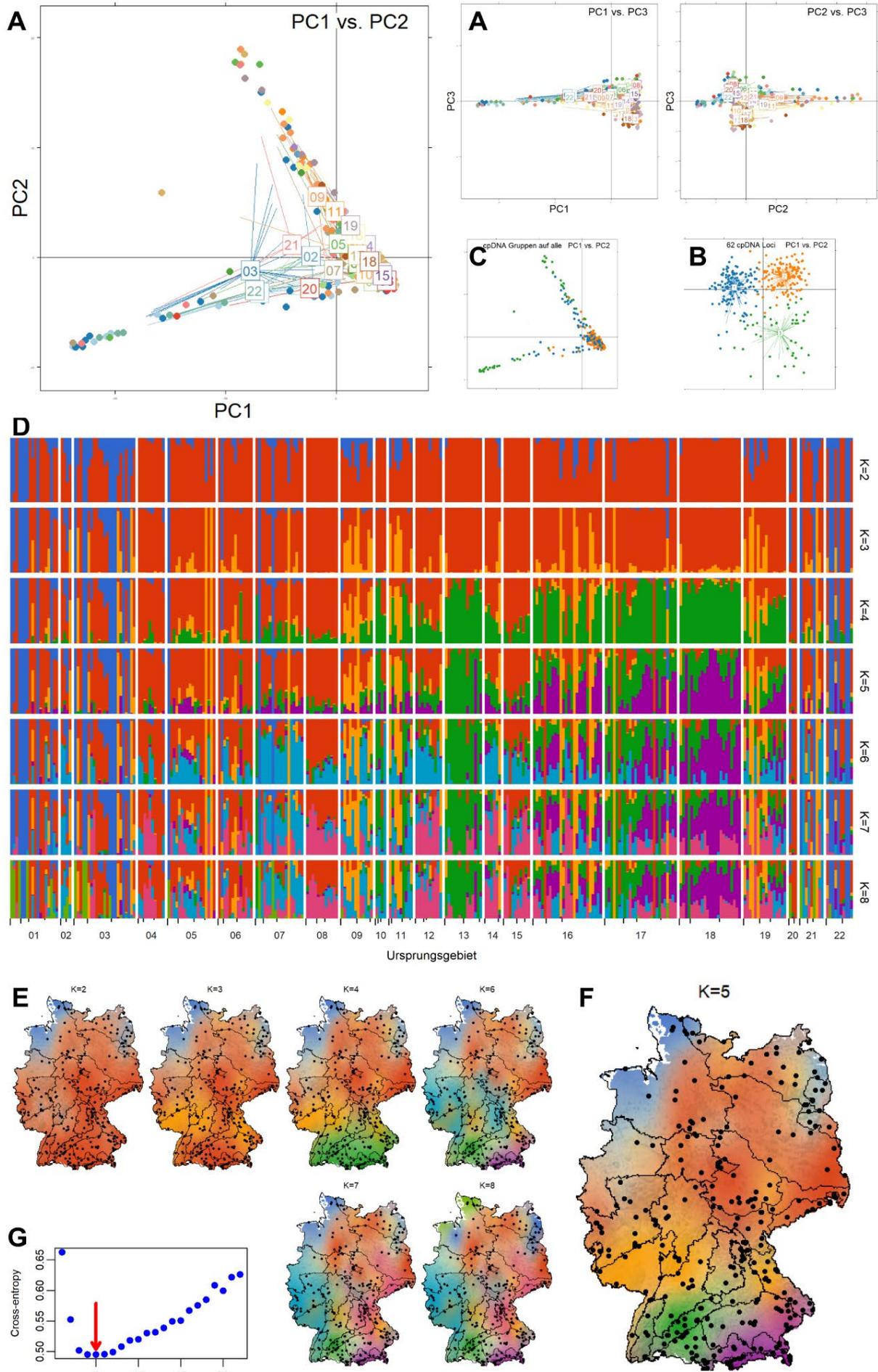


Abb. 71 Individuelle genetische Diversität (sMLH) von *Prunella vulgaris*. **A** Häufigkeitsdiagramm, **B** Genetische Struktur mit farblich indizierten sMLH-Werten; vgl. Abb. 72A.



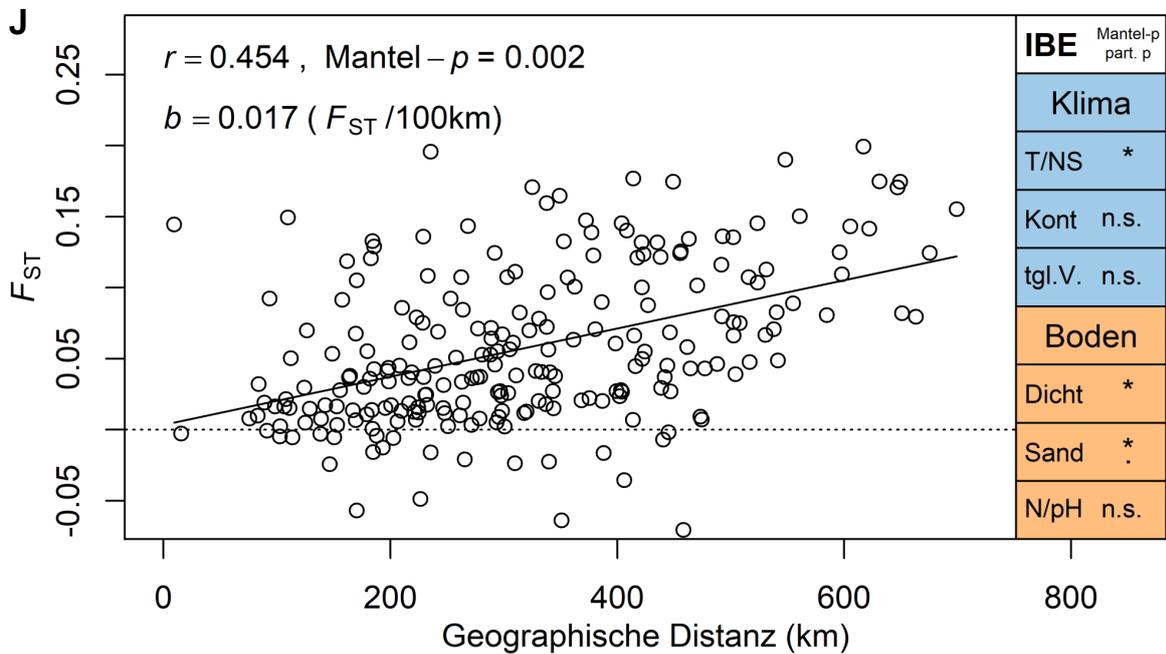
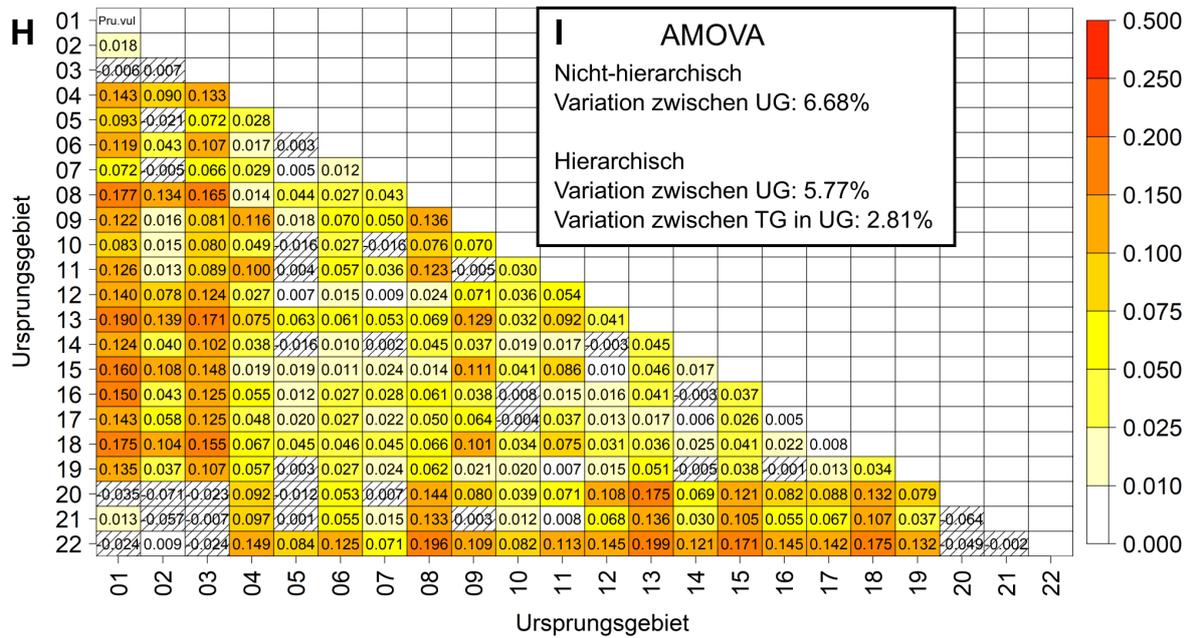


Abb. 72 Genetische Populationsstruktur von *Prunella vulgaris*. Vgl. Abb. 29.

4.34 *Ranunculus acris* L.

Von *Ranunculus acris* lagen Daten von 458 und 2.982 SNPs vor. Für diese weit verbreitete Art ist, abgesehen von UG 4, in fast allen UG eine große Zahl von Proben vorhanden. Die genetische Populationsstruktur zeigt Abb. 73.

Die PCA zeigt eine komplexe Struktur, die auf PC1 eine westliche Gruppe (UG 1, 3a, 6, 7, 9, 21) von einer östlichen Gruppe trennt. Entlang PC2 wird aus der östlichen Gruppe eine NO-Gruppe (UG 3b, 3c, 4, 22) abgetrennt. In der verbleibenden großen Gruppe clustern einerseits montan und klimatisch kühl geprägten Regionen (UG 8, 20, 17, 18, 19) und andererseits eher klimatisch wärmere Regionen zusammen (UG 11, 12, 13, 15,). PC3 liefert keine weiteren Gruppierungen.

Es existieren zwei deutlich getrennte und in sich hoch variable Gruppen von Chloroplastenmarkern. Die eine, blau dargestellte cpDNA-Gruppe ist beschränkt auf die oben angesprochene westliche Gruppe (UG 1, 6, 7, 9, 21), während die zweite, orange dargestellte cpDNA-Gruppe wiederum auf den östlichen Teil Deutschlands beschränkt ist. Diese Trennung kann als phylogeographisches Muster interpretiert werden und ist kompatibel mit einer nacheiszeitlichen Besiedlung Deutschlands aus zwei, in Bezug auf die Chloroplasten genetisch differenzierten Ursprungsregionen aus Ost und West.

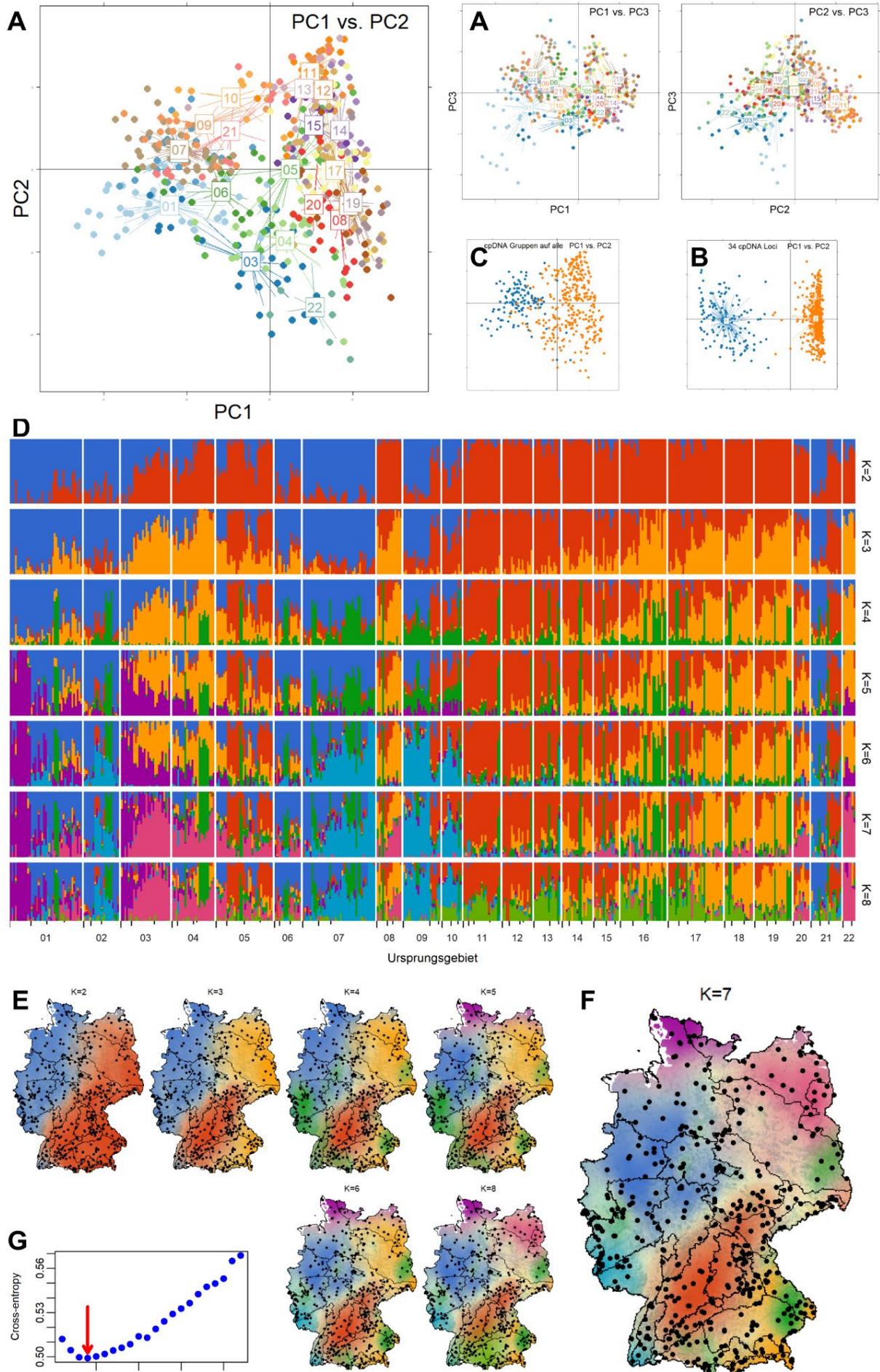
Die Admixture-Analyse zeigt bei $K = 2$ die Trennung in eine westliche und eine östliche Gruppe. Bei $K = 3$ wird eine südlich-mittige von der nordöstlichen Gruppe getrennt. Bei dem statistisch präferierten $K_{\min.CE} = 4$ wird eine genetische Gruppe identifiziert (grün, Abb. 73D), die zwar einen gewissen Schwerpunkt in UG 2, 4, 7 und 9 hat, die aber in vielen anderen UG mit einzelnen oder wenigen Individuen/Fundorten vertreten ist. Bei $K = 5$ werden die beiden TG 1a und 3a als gemeinsame Gruppe identifiziert. Bei $K = 6$ wird eine westliche Gruppe (UG 7, 9, 10), hier inklusive Schwarzwald, abgetrennt. Bei $K = 7$ bildet sich schließlich eine NO-Gruppe heraus (UG 3bc, 4, 22).

Die genetische Differenzierung gemessen an paarweisen F_{ST} -Werten ist immer signifikant mit Werten bis $F_{ST} = 0,06$. Die globale AMOVA weist 2,3 % der molekularen Varianz zwischen den Ursprungsgebieten aus.

Das Muster von Isolation-durch-Distanz ist deutlich ($r = 0,733$), mit mäßiger Steigung von $0,006 F_{ST} / 100 \text{ km}$. Ein deutliches Muster von Isolation durch Umwelt trat als Funktion von Kontinentalität auf.

Individuelle genetische Diversität weist keine linearen Beziehungen zu den betrachteten Standortparametern auf.

R. acris zeigt eine deutliche phylogeographische Struktur mit einer westlichen und einer östlichen Linie. Die Grenze dieser Linien schneidet einige UG, wobei die TG relevante Grenzen markieren, so bei UG 3: 3a / 3bc, UG 9: 9a / 9bc, UG 21: 21ab / 21c.



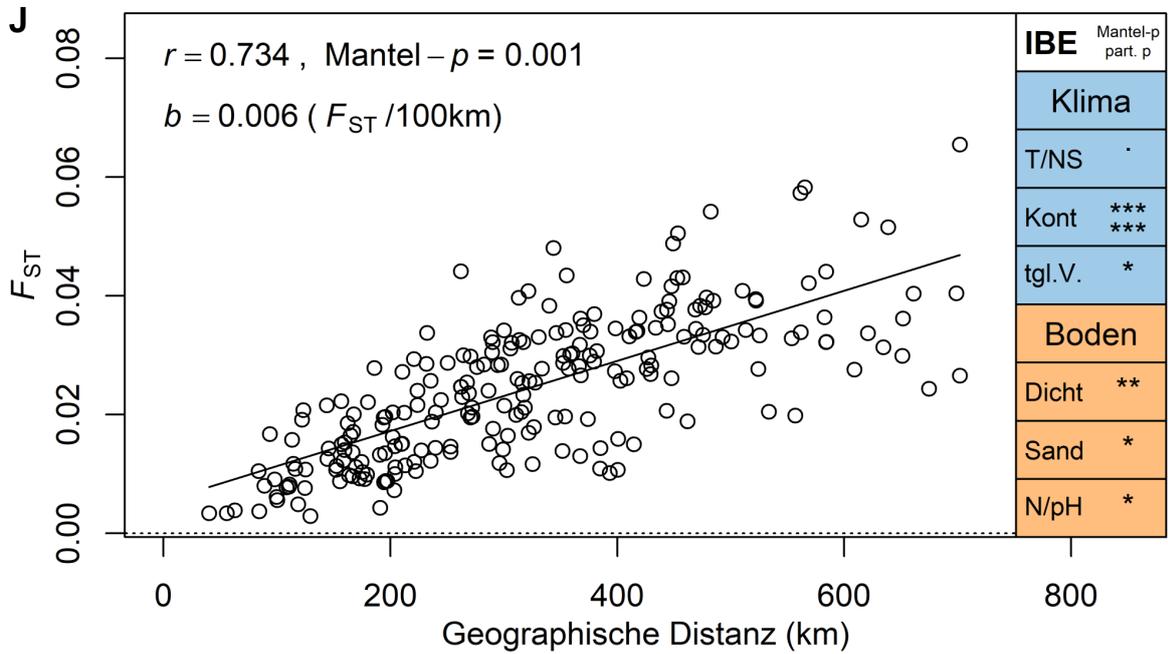
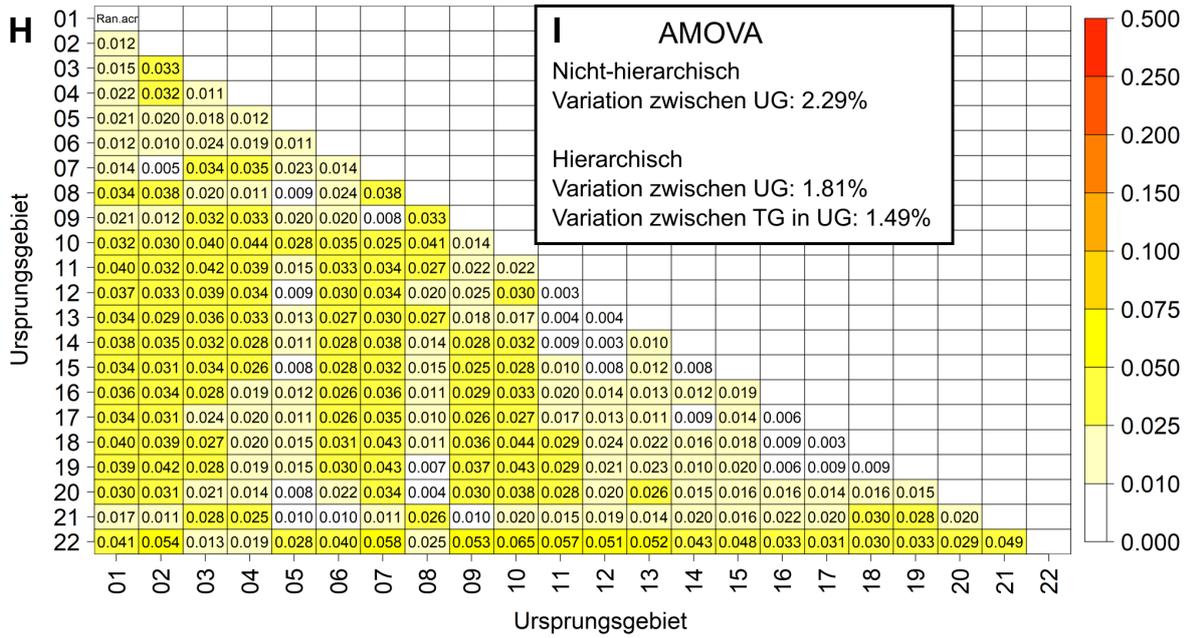


Abb. 73 Genetische Populationsstruktur von *Ranunculus acris*. Vgl. Abb. 29.

4.35 *Salvia pratensis* L.

Von *Salvia pratensis* lagen Daten von 220 und 4.268 SNPs vor. Aufgrund der Verbreitungslücken der Art, z. B. in weiten Teilen Norddeutschlands und vielen Mittelgebirgen ist die Probenzahl extrem unterschiedlich zwischen den Ursprungsgebieten. Die genetische Populationsstruktur zeigt Abb. 74.

Die PCA zeigt eine ausgeprägte, geographisch gegliederte Struktur. Entlang PC2 von oben nach unten zu erkennen ist eine Gruppe süddeutscher UG (18, 17, 16, 13, 10), diesen folgt in der Mitte die große Gruppe der zentralen UG, und schließlich unten eine Gruppe Mittel- und nordostdeutscher UG (3, 4, 5, 6, 22). PC1 beschreibt, zumindest für die Mittelgruppe, in etwa einen W-O-Gradienten. Entlang von PC3 werden westliche UG (2, 7, 9) vom Rest getrennt. Es fällt auf, dass einige der nördlichen UG sehr eng verwandte, d. h. genetisch wenig diverse, in der Grafik geklumpte, Individuen aufweisen (z. B. UG 5), während andere, weiter südlich gelegene, sehr weit auseinanderliegende, genetisch diverse Individuen haben (z. B. UG 10, 17).

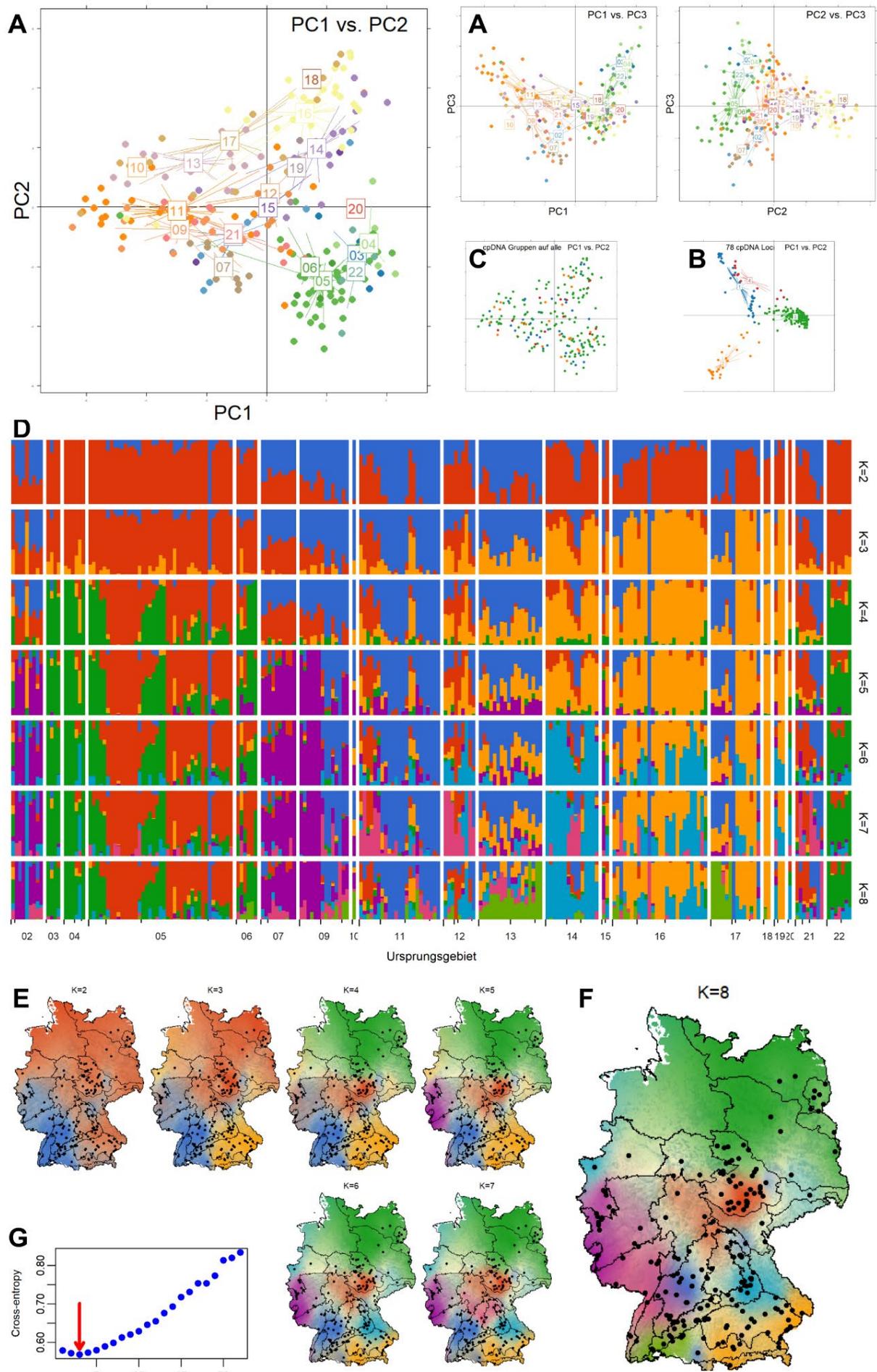
Wir unterscheiden vier Gruppen von Chloroplastenmarkern, die alle in den unterschiedlichen Gebieten und genetischen Gruppen vorkommen. Dies kann so gedeutet werden, dass Deutschland von einer Ursprungspopulation mit polymorpher cpDNA besiedelt wurde.

In der Admixture-Analyse wird bei $K = 2$ der Südosten vom Rest Deutschlands getrennt. Die statistisch präferierte Lösung von $K_{\min.CE} = 3$ trennt den Südwesten und Südosten vom Norden. Bei höheren K werden aber weitere, geographisch kohärente Gruppen sichtbar. Bei $K = 4$ wird Mitteldeutschland, bei $K = 5$ der Westen, bei $K = 6$ die Frankenalb, bei $K = 7$ Gebiete aus N-Bayern und Hessen und schließlich wird bei $K = 8$ das westliche Allgäu abgetrennt.

Die genetische Differenzierung gemessen an paarweisen F_{ST} -Werten ist für die meisten UG-Paare signifikant und mäßig mit Werten zwischen 0,025 und 0,06. Die globale AMOVA weist 2,6 % der molekularen Varianz zwischen den Ursprungsgebieten aus.

Das Muster von Isolation-durch-Distanz ist ausgeprägt ($r = 0,63$, $p = 0,001$), mit einer Steigung von $0,009 F_{ST}/100$ km. Isolation durch Umwelt trat nur schwach als Funktion von Temperatur/Niederschlag, tägliche Variation und Bodendichte und Sandanteil, aber nach Korrektur auf geographische Distanz nur bei Bodendichte signifikant.

Individuelle genetische Diversität weist keine linearen Beziehungen zu den betrachteten Standortparametern auf.



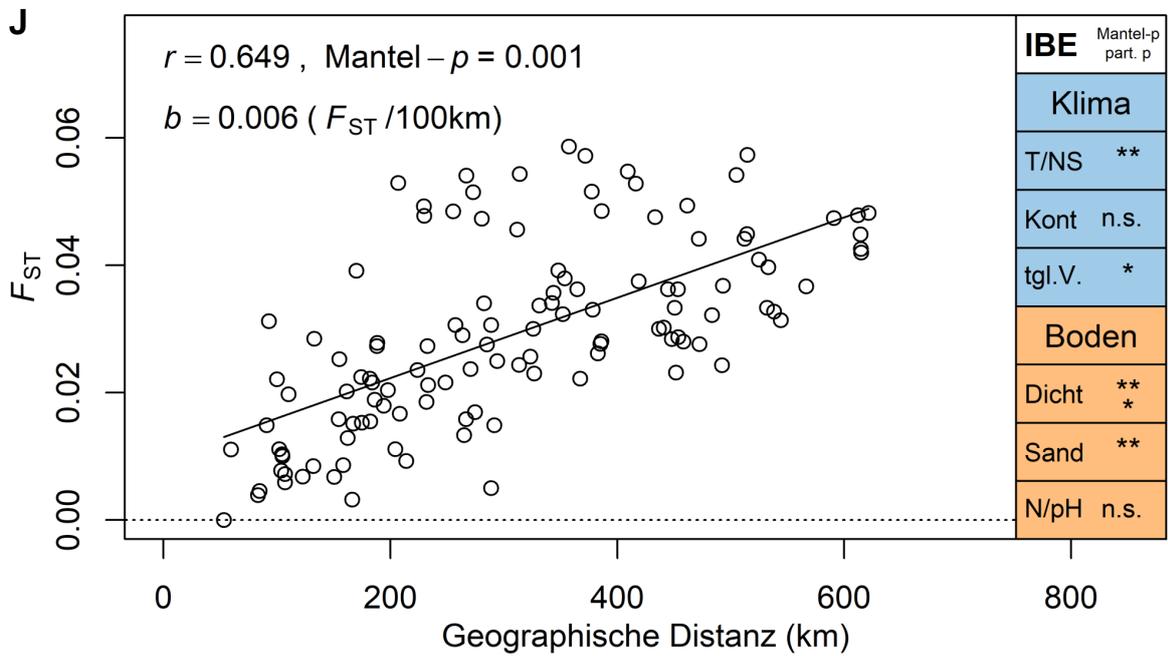
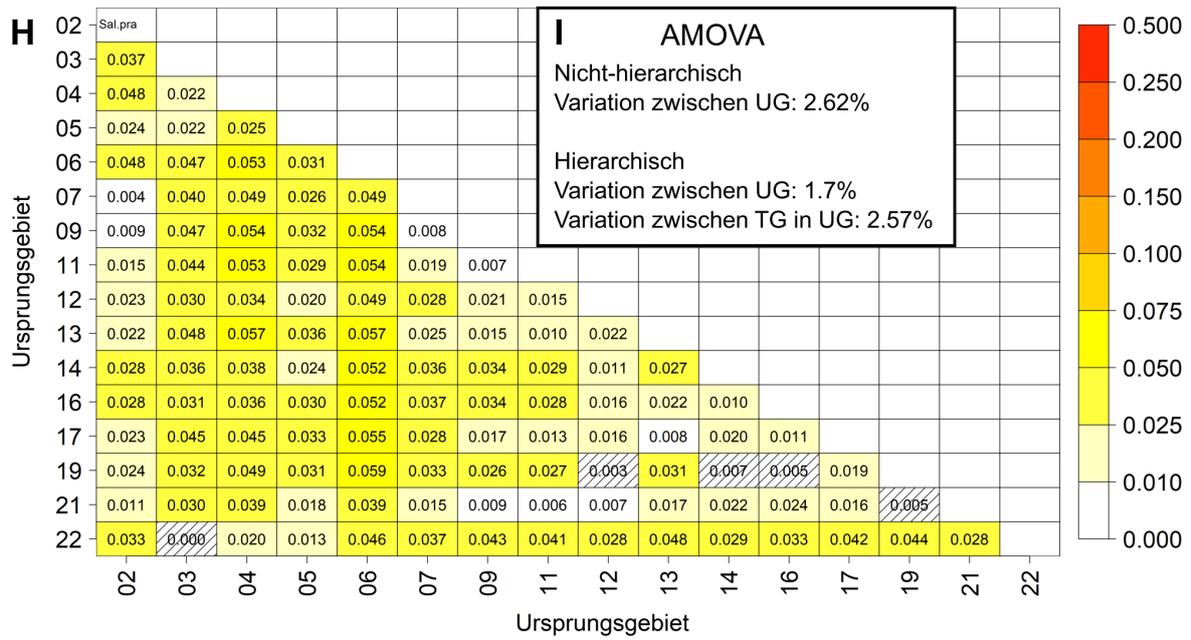


Abb. 74 Genetische Populationsstruktur von *Salvia pratensis*. Vgl. Abb. 29.

4.36 *Silene vulgaris* (Moench) Garcke, s. l.

Von *Silene vulgaris* lagen Daten von 297 Proben und 4.288 SNPs vor. Die genetische Populationsstruktur zeigt Abb. 75.

Die PCA bildet mit PC1 und PC2 eine komplexe Struktur mit mehreren Gruppen ab. Am linken Ende von PC1 bilden südliche/alpine UG (10, 13, 18) zusammen mit nördlichen UG (1, auch Teile von UG 3, 4) eine Gruppe, in die auch Proben aus Skandinavien fallen (nicht gezeigt). Diese disjunkte Gruppe erinnert an arktisch-alpine Disjunktionen. Am rechten Rand von PC1 sind die meisten der verbleibenden UG gruppiert, abgesehen von drei westlichen UG (2, 7, 9), die entlang PC1 und PC2 abgetrennt sind. PC3 liefert keine neuen geographisch interpretierbaren Muster.

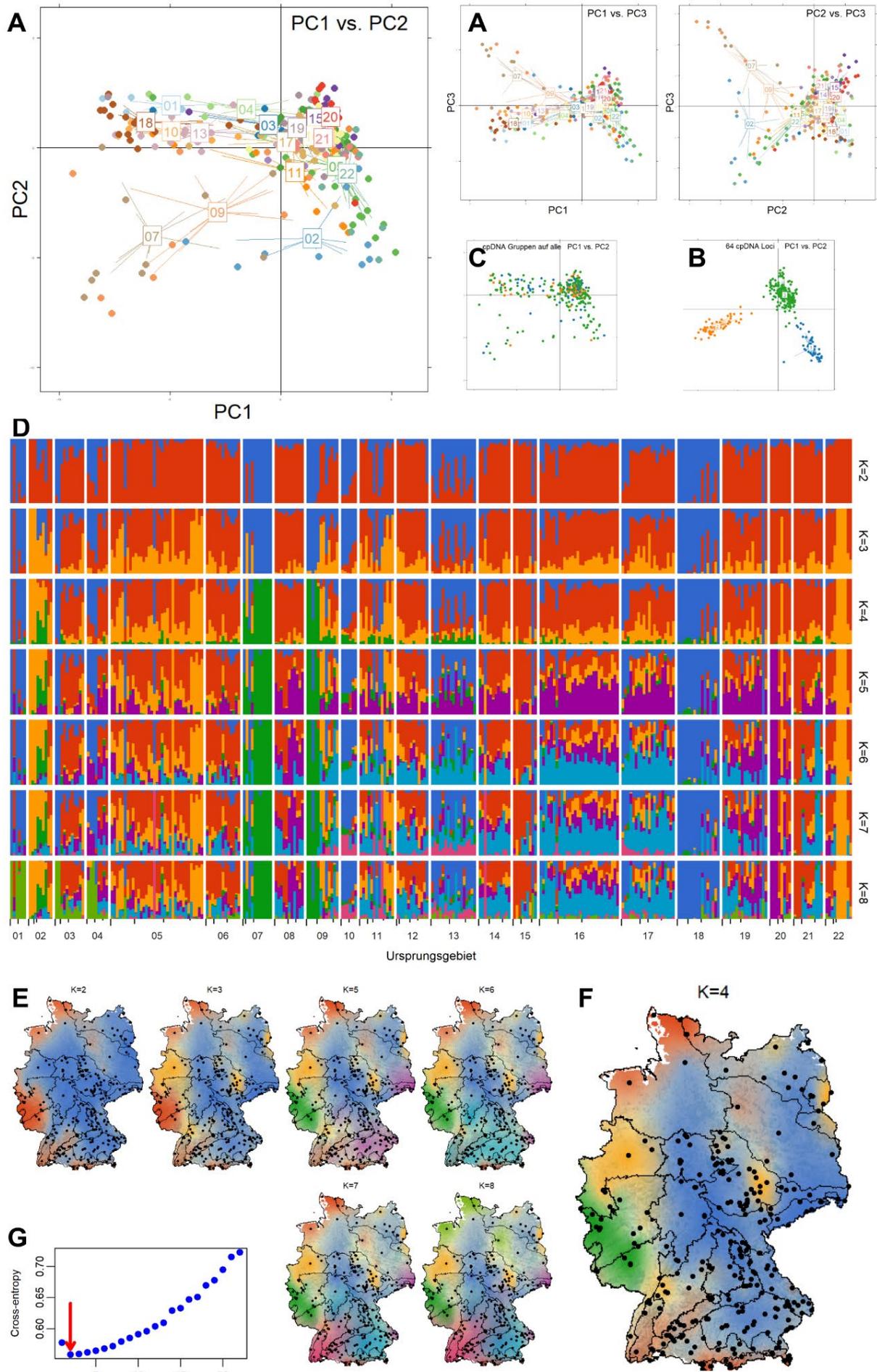
Es existieren drei Chloroplasten-Gruppen. Die blau und grün dargestellten Gruppen sind überall in Deutschland verbreitet, während die orange dargestellte cpDNA-Gruppe im Norden fehlt.

Die Admixture-Analyse erkennt mit $K_{\min, CE} = 2$ die phylogeographische Trennung zwischen einer disjunkten Gruppe aus nördlichen, westlichen und südlich/alpinen UG und dem Rest Deutschlands. Auch die bei $K = 3$ abgetrennte orange Gruppe ist disjunkt in den UG 2, 5, 9 und 22 vertreten. Bei $K = 4$ bilden Teile von UG 7 und 9 eine starke Gruppe. Mit zunehmendem K treten keine genetisch gut definierten und geographisch kohärenten Gruppen mehr auf. Auffällig ist die Heterogenität der UG, wo Individuen aus mehreren der genetischen Gruppen auftreten. Dies deutet aber an, dass sich die lokalen Populationen über die phylogeographische Zweiteilung hinaus stark genetisch unterscheiden können.

Die genetische Differenzierung gemessen an paarweisen F_{ST} -Werten ist mäßig, aber sehr heterogen und erreicht Werte bis 0,14. Einzelne UG, wie 7, 1 und 18 sind stark von den meisten anderen UG differenziert und zeigen so ihre Eigenständigkeit. Die globale AMOVA weist 3,2 % der molekularen Varianz zwischen den Ursprungsgebieten aus.

Es besteht eine schwache ($r = 0,35$) Isolation-durch-Distanz, mit schwacher Steigung von $0,007 F_{ST}/100$ km. Der geringe Korrelationskoeffizient und die starke Streuung der Punkte legt nahe, dass die phylogeographische Zweiteilung auch in der IBD-Analyse berücksichtigt werden sollte. Isolation durch Umwelt trat nur schwach als Funktion von täglicher Kontinentalität und den Boden-Parametern auf, war aber nach Korrektur auf geographische Distanz nicht mehr signifikant.

Die individuelle genetische Diversität zeigt unabhängige lineare Beziehungen zum Längengrad des Fundortes und der Boden-PC2, d. h. nach Osten hin und mit sinkendem Sandanteil im Oberboden steigt die genetische Diversität.



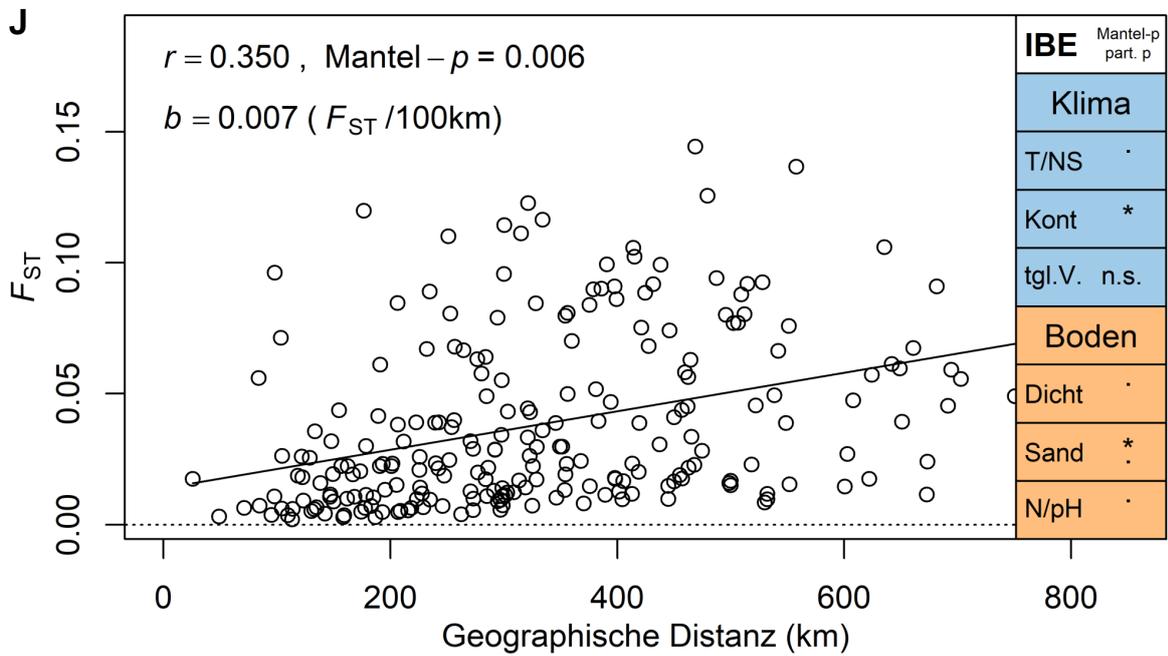
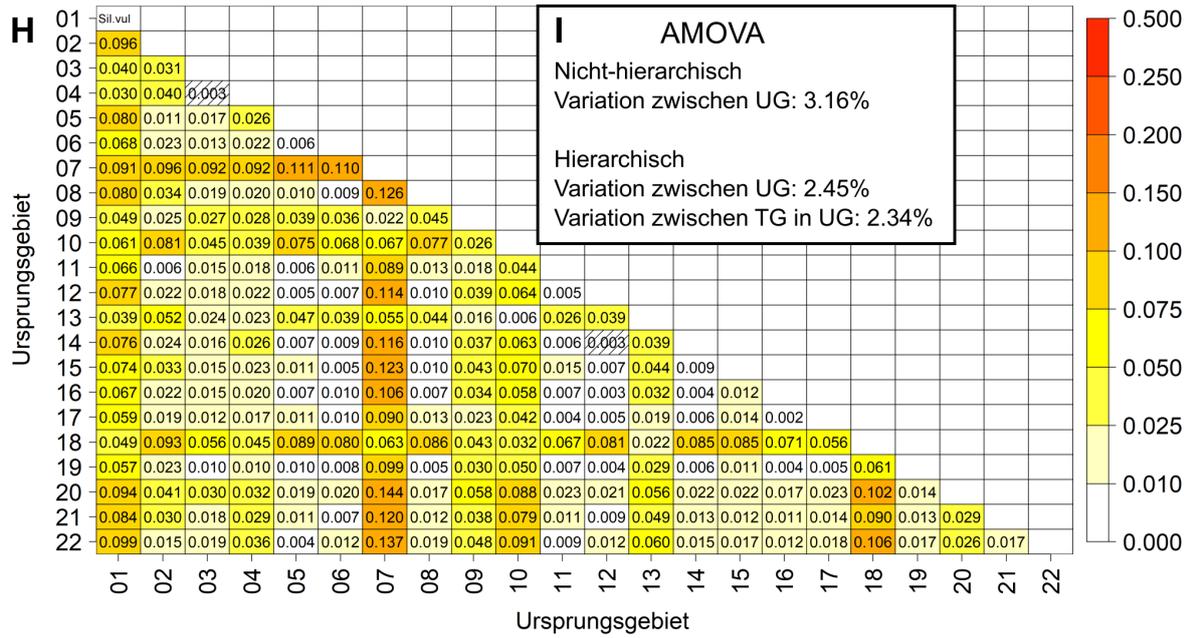


Abb. 75 Genetische Populationsstruktur von *Silene vulgaris*. Vgl. Abb. 29.

4.37 *Thymus pulegioides* L. s. l.

Von *Thymus pulegioides* lagen Daten von 318 Proben und 5.012 SNPs vor. Einige Proben stellten *T. serpyllum* und *T. praecox* dar und wurden ausgeschieden. Die genetische Populationsstruktur zeigt Abb. 76.

Die PCA bildet entlang PC1 einen N-S-Gradienten, wobei die nördlichen/westlichen UG eine kompakte Gruppe bilden, während die südöstliche Gruppe (UG 14, 16, 17, 18, 19) sich stärker aufgliedert. Entlang PC2 ordnen sich die UG der nordwestlichen Gruppe wiederum — unterschiedlich sortiert — entlang einer N-S-Kline. In der Grafik PC2 vs. PC3, die die Muster ohne die dominante N-S-Kline zeigt, bilden die westlichen UG (2, 7, 9, 10) eine gut erkennbare Gruppe. Hier sind auch weitere kleinere Gruppen oder UG voneinander abgegrenzt, wie UG 1+3 oder das recht eigenständige UG 13.

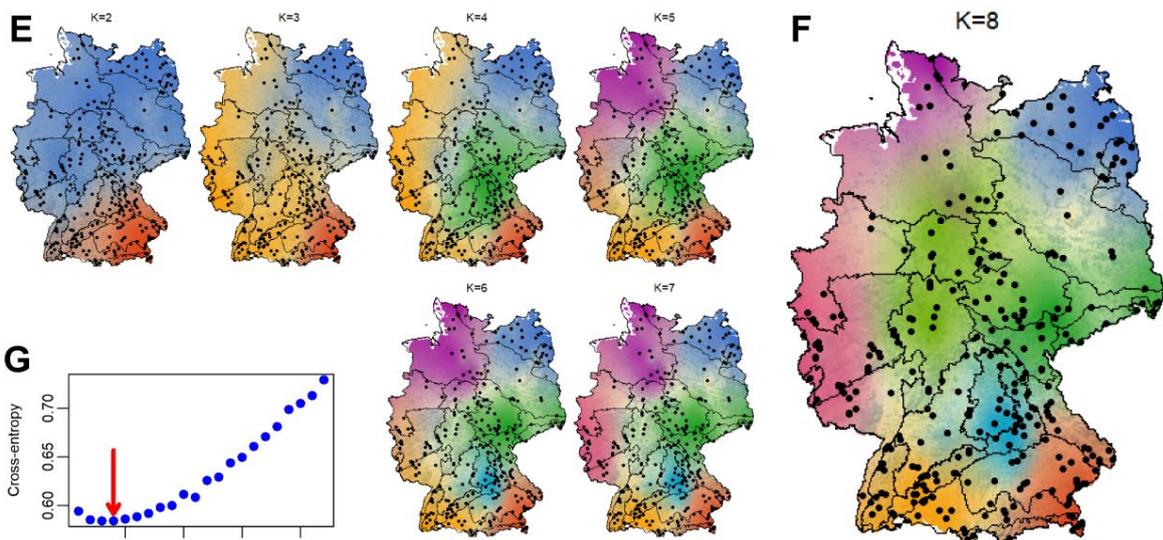
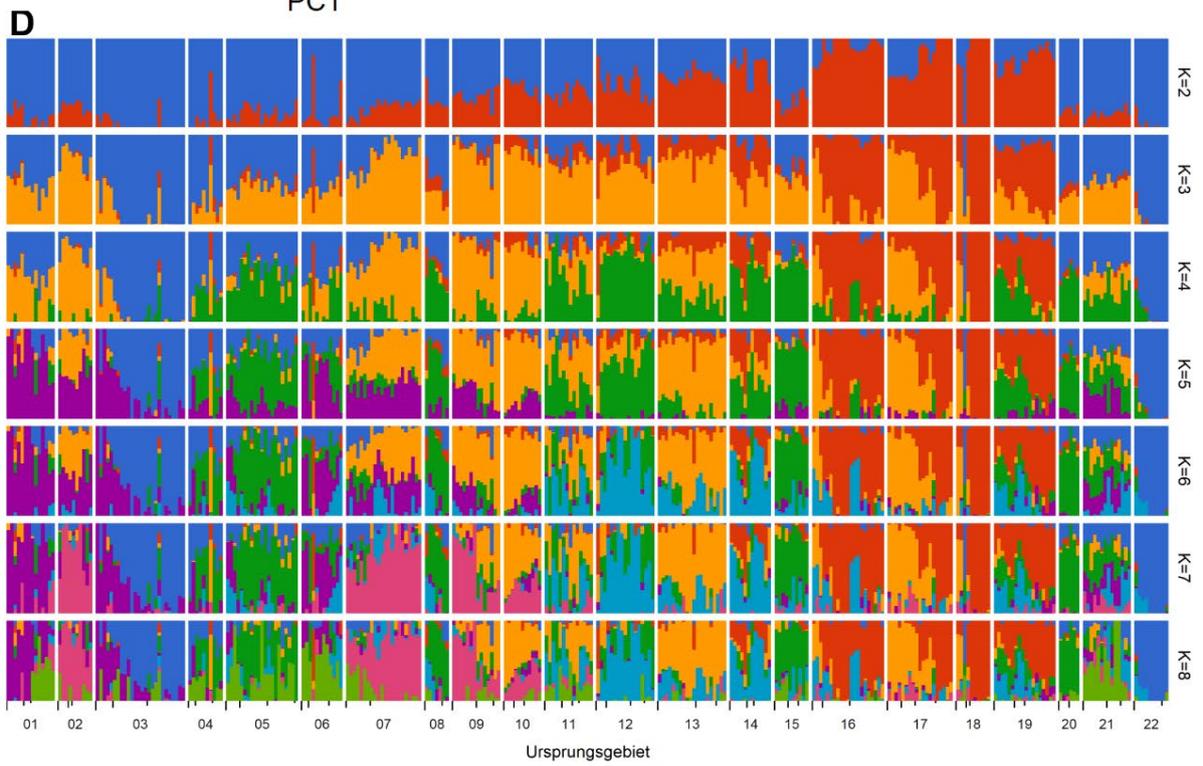
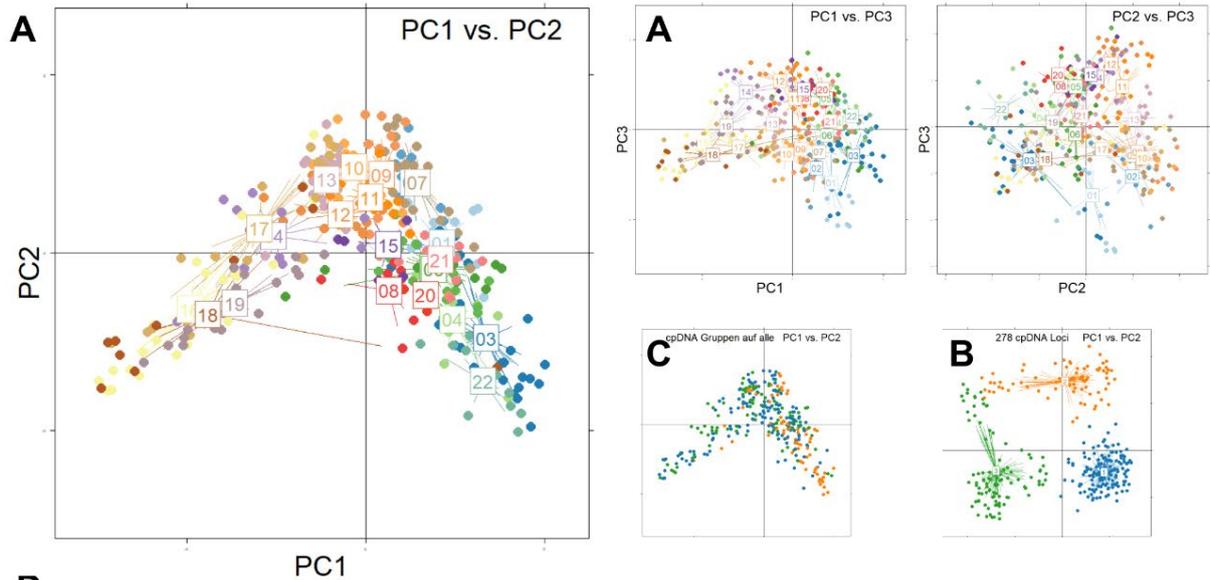
Wir unterscheiden drei Chloroplasten-Gruppen (die Punkte links oben in der PCA Grafik bilden auch bei höheren K keine eigene Gruppe). Die blau und grün dargestellten Gruppen sind überall in Deutschland verbreitet, während die orange dargestellte cpDNA-Gruppe ihren Schwerpunkt im Nordosten hat und im Süden fehlt.

Die Admixture-Analyse erkennt mit $K_{\min.CE} = 4$ die Trennung in eine westliche und drei östliche (NO-, Mitte, SO-) Gruppen. Bei $K = 2$ trennt sich eine südöstliche Gruppe mit Alpen, Alpenvorland und Bayerischen Wald vom Rest Deutschlands. Bei $K = 3$ trennt sich der Nordosten ab. Mit zunehmendem K bis $K = 8$ bilden sich räumlich kohärente Gruppen heraus (Nord Nordost, Westen, nördl. Mitte, östl. Mitte, Fränkische Schweiz+Frankenalb, Südwesten, Südosten) und zeigen so eine ausgeprägte geographische Populationsstruktur von *T. pulegioides* an.

Die genetische Differenzierung gemessen an paarweisen F_{ST} -Werten ist mäßig, aber zwischen fast allen UG signifikant und erreicht über die größten geographischen Distanzen Werte von $F_{ST} = 0,08$. Die globale AMOVA weist 2,9 % der molekularen Varianz zwischen den Ursprungsgebieten aus.

Es besteht ein ausgeprägtes ($r = 0,750$), signifikantes Muster von Isolation-durch-Distanz, mit mäßiger Steigung von $0,008 F_{ST}/100 \text{ km}$. Isolation-durch-Umwelt trat schwach als Funktion von Temperatur/Niederschlag, Kontinentalität, Bodendichte und Boden-pH auf, die aber nach Korrektur auf geographische Distanz nicht mehr signifikant war.

Individuelle genetische Diversität weist keine linearen Beziehungen zu den betrachteten Standortparametern auf.



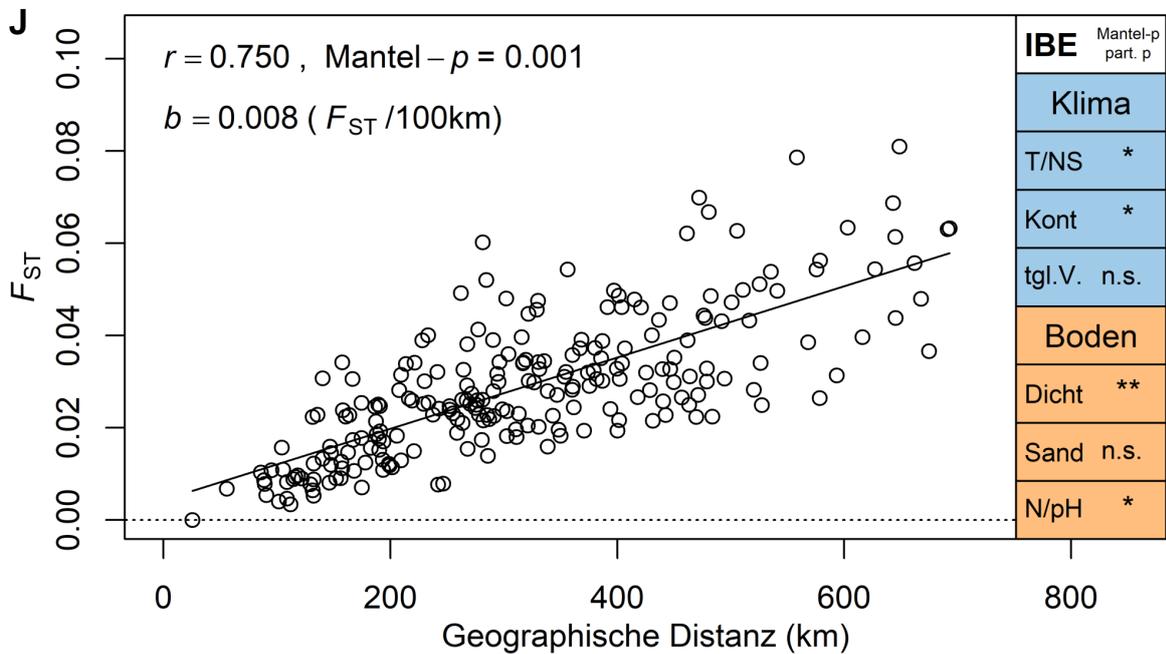
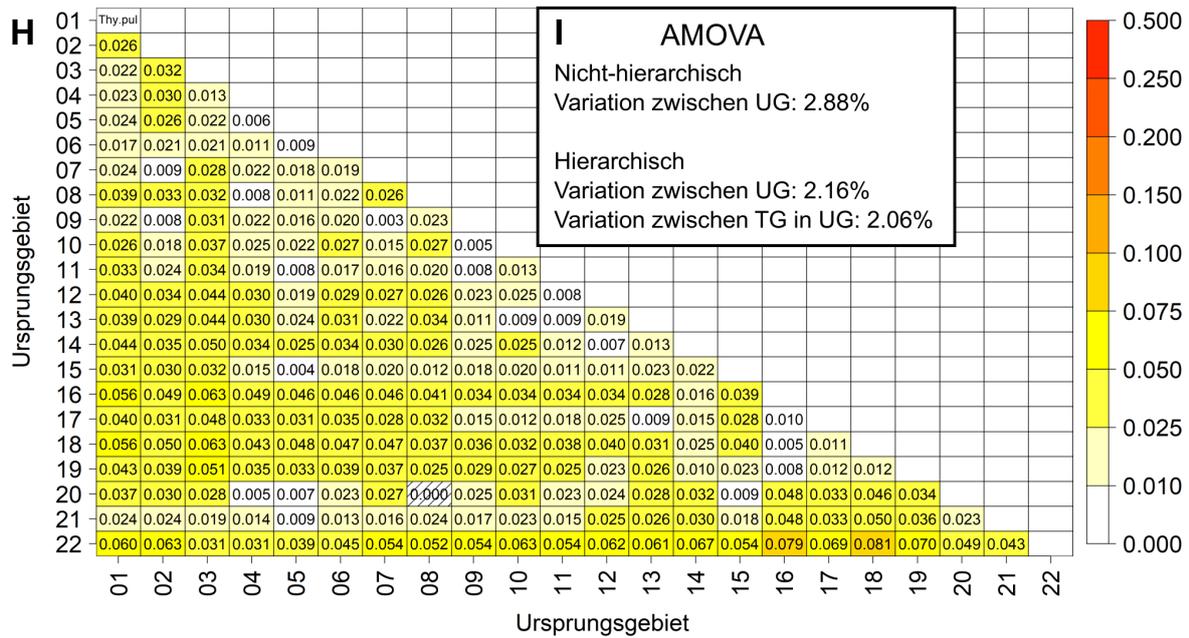


Abb. 76 Genetische Populationsstruktur von *Thymus pulegioides*. Vgl. Abb. 29.

4.38 *Tragopogon pratensis* L. s. l.

Von *Tragopogon pratensis* s. l. lagen genotypische Daten von 380 Proben und 7.581 SNPs vor. Hier waren zunächst die Arten des Aggregates zu trennen und Fehlsammlungen von *T. dubius* auszuschneiden (Abb. 77). Inklusive der Referenzproben wurden 17 Proben von *T. dubius* entfernt. Auf *T. orientalis* entfallen 89, auf *T. minor* 29 und auf *T. pratensis* s. str. 245 Proben. Intermediär liegende Proben legen nahe, dass in geringer Zahl *T. pratensis* x *T. Orientalis*- und *T. pratensis* x *T. minor*-Hybriden vorkommen.

Die individuelle genetische Diversität zeigt eine breite Streuung innerhalb der Gruppe mit einer multimodalen Verteilung (Abb. 78 A). Diese entspricht den Arten (Abb. 78 B), mit den niedrigsten Werten bei *T. dubius*, intermediären Werten bei *T. pratensis* + *T. minor*, hohen Werten bei *T. orientalis* und höchsten Werten bei den wahrscheinlichen Hybriden.

Im Folgenden trennen wir zunächst *T. orientalis* ab, behalten aber *T. pratensis* und *T. minor* aufgrund der geringen Probenzahl des letzteren in einer gemeinsamen Analyse.

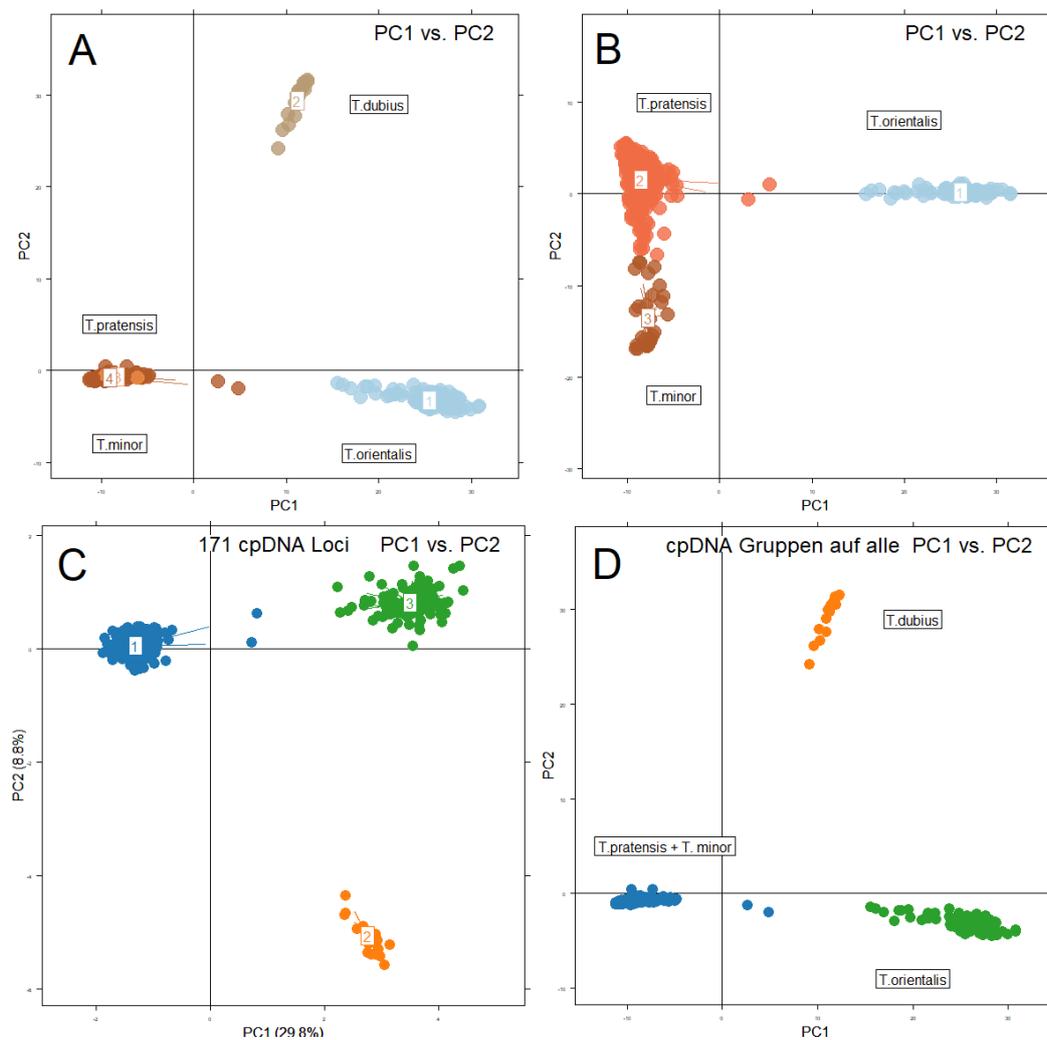


Abb. 77 Bereinigung des Datensatzes von *Tragopogon pratensis* s. l. **A** Alle Proben, gruppiert in 4 k-Means-Cluster; Referenzproben weisen die Gruppen „1“ - „4“ als *T. orientalis*, *T. dubius*, *T. pratensis* s. str. und *T. minor* aus. **B** k-Means (K = 3) Gruppierung nach Ausscheiden von *T. dubius*. Intermediär stehende Individuen sind möglicherweise Hybriden. **C** PCA aller Individuen auf Basis von 171 cpDNA-SNPs und k-Means-Gruppierung (k = 3). **D** Wie **A**, eingefärbt nach cpDNA-Gruppen.

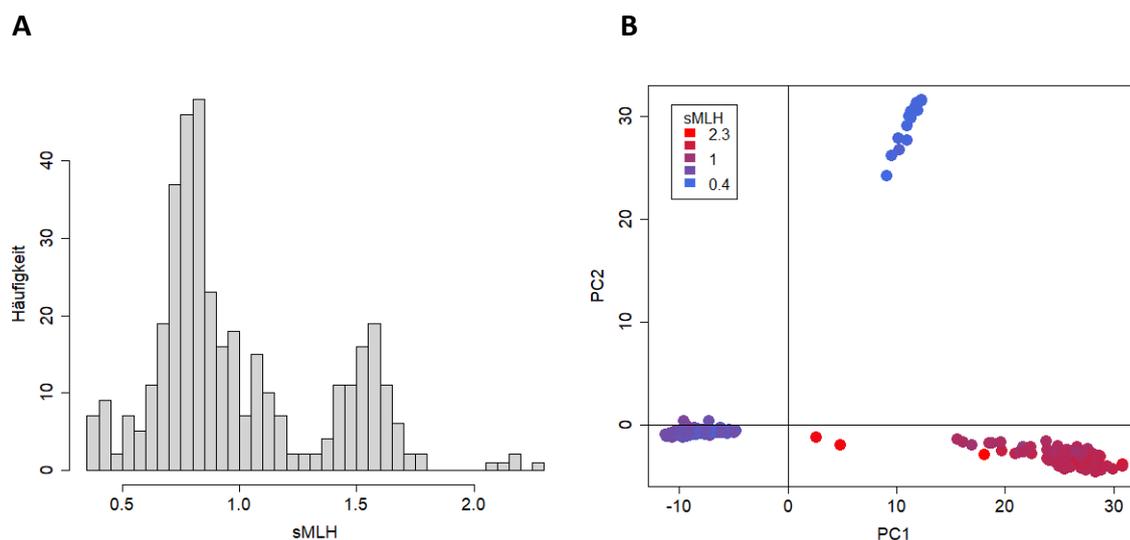


Abb. 78 Individuelle genetische Diversität (sMLH) von *Tragopogon pratensis* s. l. **A** Häufigkeitsdiagramm mit multimodaler Verteilung der sMLH-Werte, **B** Genetische Struktur mit farblich indizierten sMLH-Werten (Vgl. Abb. 77A, D).

4.39 *Tragopogon orientalis* L.

Von *Tragopogon orientalis* lagen genotypische Daten von 89 Proben und 4.653 SNPs vor. Die Proben stammen einerseits aus der südlichen Hälfte von Baden-Württemberg und Bayern, andererseits aus Mitteldeutschland einschließlich Elbtal und sehr lokal vom Rhein zwischen Düsseldorf und Köln. Die genetische Populationsstruktur zeigt Abb. 79.

Die Visualisierung der genetischen Ähnlichkeiten durch die PCA gliedert den Datensatz entlang PC1 und PC2 in drei Gruppen, eine SO-Gruppe (meist UG 14, 16, 17, 18, 19) und eine W/SW-Gruppe (meist UG 10, 11, 13, und auch UG 2), und eine kleine NO-Gruppe mit einzelnen Individuen aus UG 4, 5, 8 und 20. Entlang PC3 wird eine vierte Gruppe bestehend aus den Proben vom Rhein (UG 2) und einigen Proben aus UG 9 von der W/SW-Gruppe abgetrennt. Dies könnte bedeuten, dass die Populationen am Rhein aus dem Süden stammen und sich dann entlang des Rheins nach Norden ausgebreitet haben.

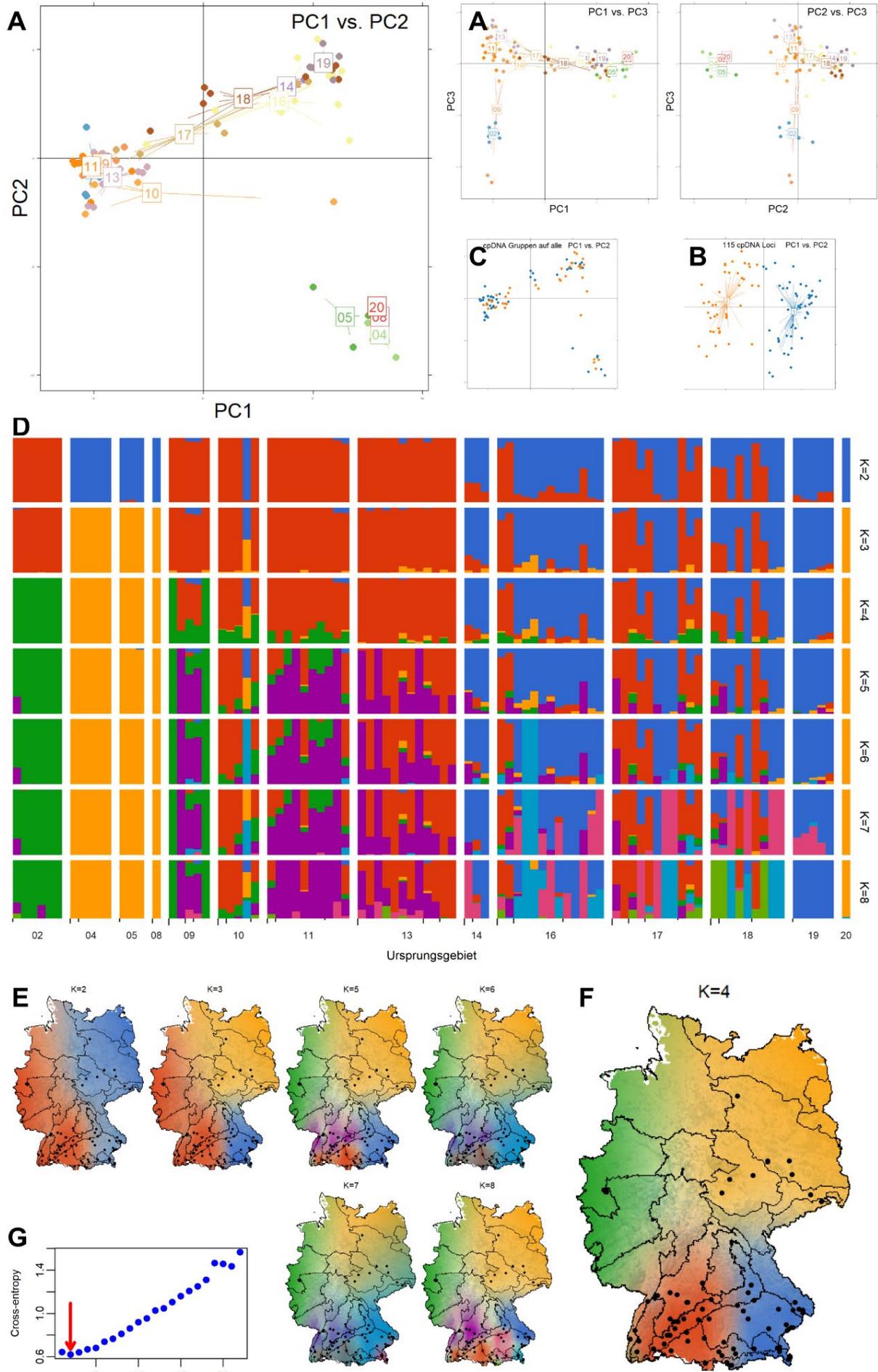
Die Chloroplastenmarker bilden zwei in sich variable Chloroplasten-Typen, die beide in allen Regionen vorkommen.

Die Admixture-Analyse spiegelt mit $K_{\min, CE} = 2$ die ausgeprägte Differenzierung zwischen Ost und West wider. Bei $K = 4$ resultieren geographisch kohärente Gruppen im Nordosten, Südosten, Südwesten und Westen.

Die genetische Differenzierung gemessen an paarweisen F_{ST} -Werten ist vergleichsweise hoch, vor allem zwischen östlichen und westlichen UG und erreicht Werte bis $F_{ST} = 0,176$. Die globale AMOVA weist 5,7 % der molekularen Varianz zwischen den Ursprungsgebieten aus.

Es besteht eine ausgeprägte und signifikante Isolation-durch-Distanz, mit einer großen Steigung von $0,024 F_{ST}/100$ km. Isolation durch Umwelt trat nicht auf.

Die individuelle genetische Diversität sinkt tendenziell nach Norden hin ab.



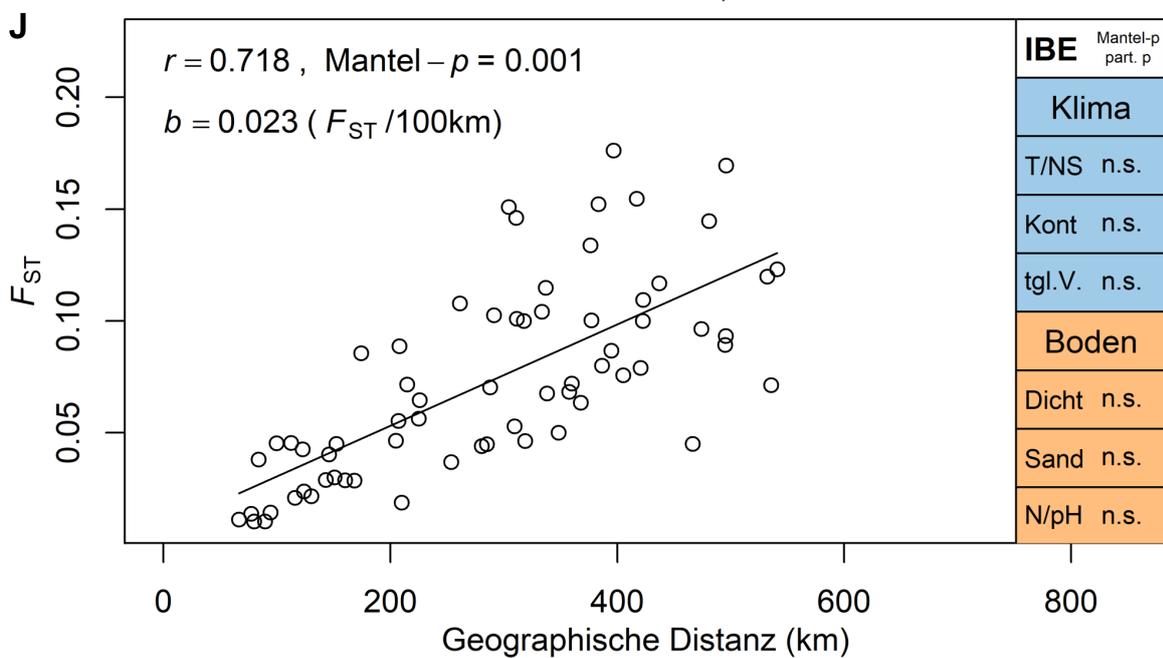
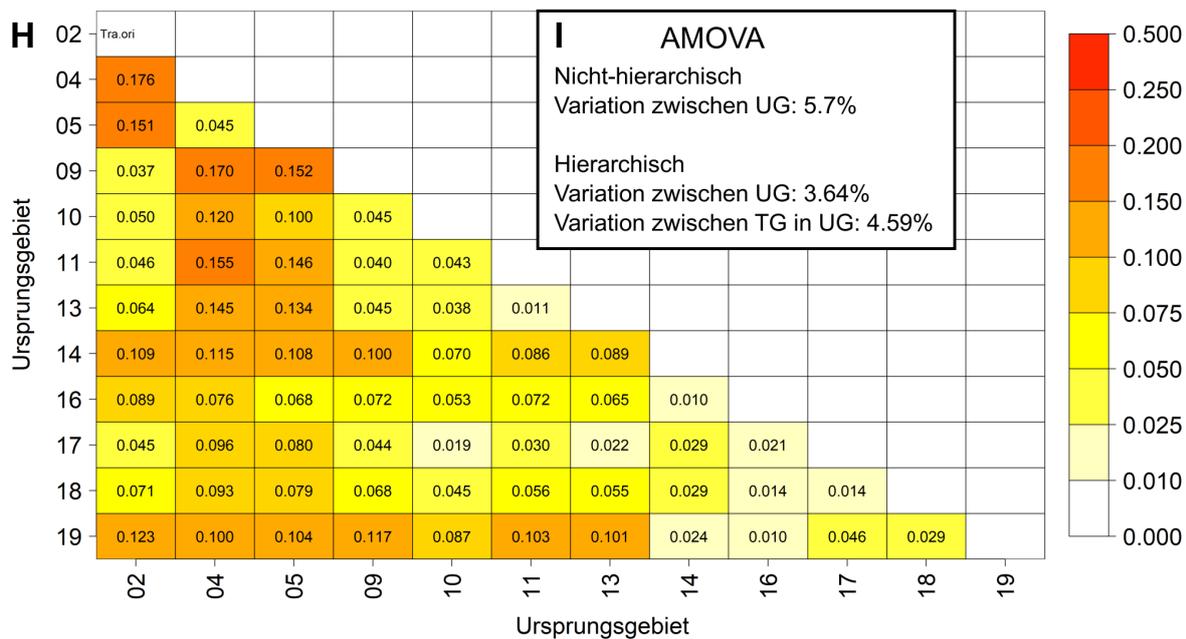


Abb. 79 Genetische Populationsstruktur von *Tragopogon orientalis*. Vgl. Abb. 29.

4.40 *Tragopogon pratensis* L. s. str. und *T. minor*

Für *Tragopogon pratensis* inkl. *T. minor* lagen Daten von 292 Individuen und 3.439 SNPs vor. Die genetische Populationsstruktur zeigt Abb. 80.

Die PCA zeigt entlang PC1 eine Zweiteilung zwischen *T. minor*, der vor allem in den nördlichen UG 1, 3, 22 (aber mit einzelnen Proben auch in UG 2, 4, 6) vorkommt, und *T. pratensis* s. str. Allerdings ist eine Grenzziehung zwischen den beiden Taxa schwierig, da intermediär stehende Individuen als Hybride gedeutet werden müssen, bzw. als Hybrid-Schwarm mit unterschiedlichen Anteilen der beiden Elternarten. In allen UG, in denen *T. minor* inklusive der Hybriden vorkommt, kommt auch *T. pratensis* s. str. vor. Entlang PC2 ist innerhalb von *T. pratensis* s. str. eine N-S-Kline erkennbar, genauso wie entlang PC3 eine O-W-Kline.

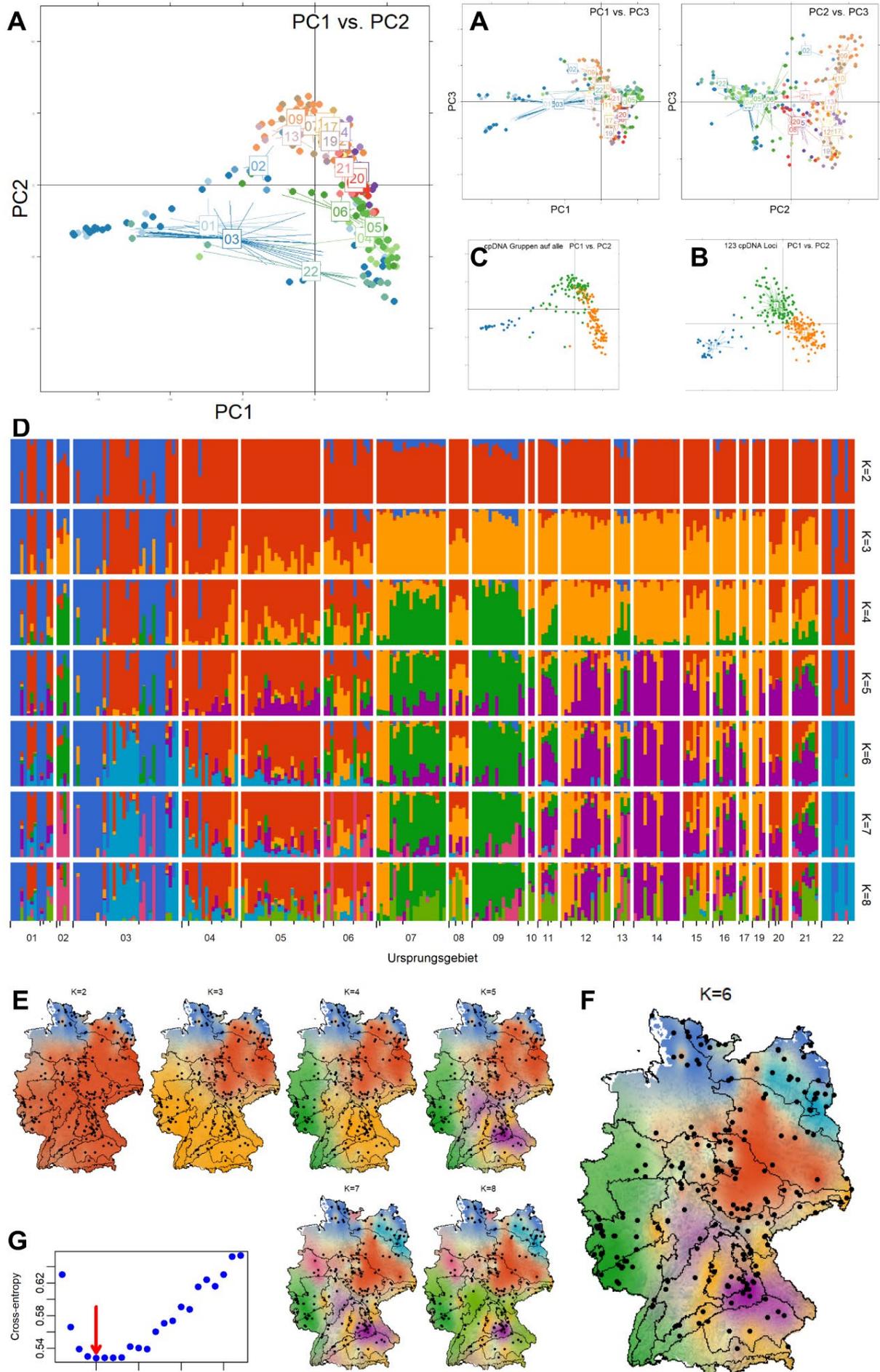
Bei den Chloroplastenmarkern unterscheiden wir 3 maternale Linien. Linie 1 (blau) scheint auf *T. minor* bzw. die *T. pratensis* x *minor*-Hybride begrenzt zu sein, Linie 2 auf den Nordosten und Linie 3 auf Süden und Westen (vgl. Karte K = 3 in Abb. 80E). Die Tatsache, dass bei den intermediär stehenden Individuen cpDNA-Linien von *T. minor* und von *T. pratensis* auftreten (Abb. 80C), deutet darauf hin, dass Hybridisierung in beide Richtungen erfolgen kann.

Die Admixture-Analyse zeigt mit $K_{\min, CE} = 5$ die starke Differenzierung innerhalb von *Tragopogon*. Bei $K = 2$ wird *T. minor* (dunkelblau) von *T. pratensis* getrennt. Zur Gruppe von *T. minor* zählen Individuen aus UG 1, 3 und 22. Als wahrscheinliche Hybride (*T. pratensis* x *T. minor*) sind in Abb. 80D ($K = 2$) solche Individuen zu erkennen, die ungefähr gleich große rote und blaue Anteile aufweisen. Diese kommen einerseits sympatrisch mit *T. minor* in UG 1, 3, 22 vor, andererseits bilden sie eine große Fraktion in UG 2 und treten vereinzelt auf in UG 4 und 6. Bei $K = 3$ wird in *T. pratensis* eine O- und eine SW-Gruppe von einer NO-Gruppe getrennt, die dem Chloroplasten-Muster entspricht. Bei $K = 4$ wird eine W-Gruppe (UG 2, 7, 9) gebildet, die als beigemischter Genomanteil bis in die UG 6 10, 13 und 21 ausstrahlt. Bei $K = 5$ wird eine Differenzierung innerhalb der SO-Gruppe sichtbar, die nicht mehr flächenkohärent ist. Bei $K = 6$ schließlich spaltet sich UG 22 + große Teile von TG 3b und 3c als neue Gruppe ab. Wir präferieren $K = 6$.

Die genetische Differenzierung gemessen an paarweisen F_{ST} -Werten ist hoch mit Werten bis $F_{ST} = 0,164$, zwischen den UG 1, 2, 3 + 22 und den übrigen südlicher gelegenen UG, hervorgerufen durch die jeweilige Dominanz von *T. minor* und *T. pratensis*. Die nördlichsten UG 1 und 3, die beide von *T. minor* dominiert werden, waren als fast einziges UG-Paar nicht signifikant differenziert. Die globale AMOVA weist 8,9 % der molekularen Varianz zwischen den Ursprungsgebieten aus.

Es besteht ein signifikantes Muster von Isolation-durch-Distanz, mit relativ großer Steigung von $0,020 F_{ST} / 100$ km. Allerdings ist die Analyse durch die Einbeziehung von zwei mehr oder weniger parapatrischen Arten nicht mit denen der übrigen Arten vergleichbar. Isolation-durch-Umwelt tritt als Funktion von Kontinentalität, Bodendichte und Sandanteil auf, aber gleichgerichtet mit geographischer Distanz.

Die individuelle genetische Diversität verringert sich nach Norden hin signifikant, was aber kein Effekt von *T. minor*, sondern ein kontinuierliches Muster ist.

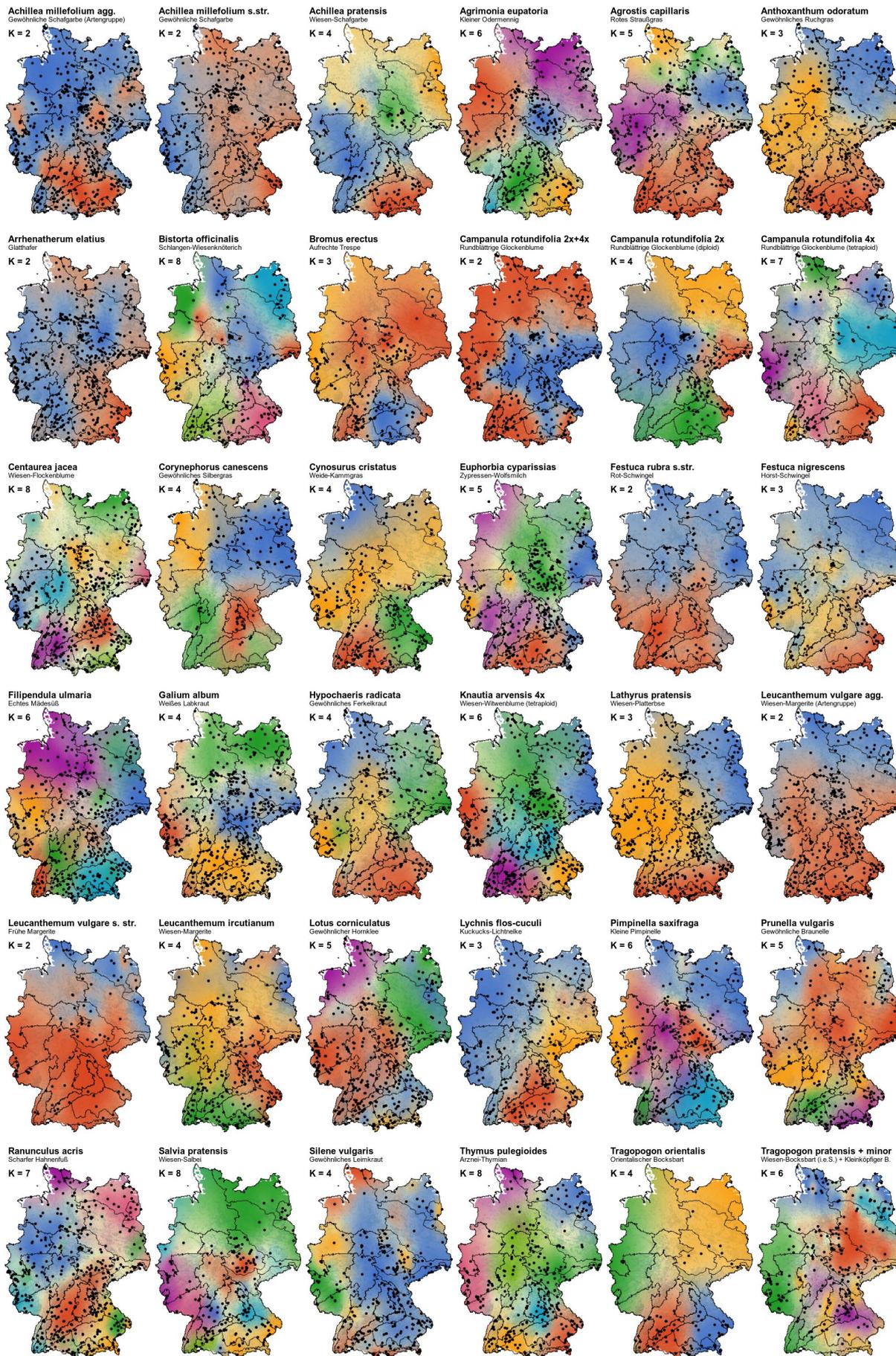


5 Konsequenzen für die Regiosaatgut-Praxis

Ziel der Regiosaatgut-Praxis ist die Verwendung eines genetisch diversen und an lokale Umweltbedingungen angepassten Saatguts für Rekultivierungen und Begrünungen. Grundlage dafür ist eine umfassende Kenntnis über die innerartlichen Verteilungsmuster genetischer Vielfalt. Die vorgelegten Analysen dieser Muster zeigen für fast alle Arten eine Gleichzeitigkeit von untereinander abgrenzbaren, räumlich-genetischen Gruppen (Abb. 81) von kontinuierlichen genetischen Änderungen im Raum und entlang von Umweltgradienten (Isolation-durch-Distanz und Isolation-durch-Umwelt). Bei einigen Arten bzw. Artengruppen wurden außerdem bisher z. T. unbekannte und außerordentlich starke innerartliche genetische Variationsmuster aufgrund von Ploidie-Variation, kryptischer Diversität oder Hybridisierung festgestellt.

Im Folgenden werden die Konsequenzen für die Regiosaatgutpraxis zunächst bezogen auf die spezielle Problematik der kryptischen Diversität, innerartlichen Ploidie-Variation und Hybridisierung dargestellt. Anschließend werden aus den Mustern aller Arten mögliche Konsequenzen für das System der Ursprungsgebiete entwickelt.

Abb. 81 (nächste Seite) Synopse der Verbreitungskarten innerartlicher genetischer Gruppen in Deutschland für 36 unterschiedene Taxa. Schwarze Linien stellen die Grenzen der 22 Ursprungsgebiete dar. Jede Farbe entspricht einer genetischen Gruppe, die Farbmischung entspricht der Vermischung der Gruppen. Bei den gemischt-ploiden Arten *Achillea millefolium* agg., *Campanula rotundifolia* und *Leucanthemum vulgare* agg. wird sowohl die Karte der Ploidiestufen als auch die der intra-Ploidie-Variation gezeigt. Die Interpolation umfasst auch Gebiete, in denen die Arten nicht verbreitet sind (z. B. bei *Salvia pratensis*) (vgl. Abb. 29D-Abb. 80D).



5.1 Kryptische Diversität, Polyploidie und Hybridisierung

5.1.1 Problemlage

Von kryptischer Diversität spricht man, wenn innerhalb einer morphologisch definierten Art mehrere biologische Arten existieren. Bei Pflanzen ist Ploidievariation — das Vorkommen unterschiedlicher Cytotypen — hierfür eine häufige Ursache. Historisch gesehen waren viele Schwesternarten mit unterschiedlichen Cytotypen zunächst kryptische Arten, bevor deren biologische Unabhängigkeit und morphologische Unterscheidbarkeit erkannt wurden, z. B. *Leucanthemum vulgare* agg. mit *L. vulgare* s. str. und *L. ircutianum* oder *Galium mollugo* agg. mit *G. album* und *G. mollugo* s. str. Die Referenzliste der Pflanzenarten Deutschlands (Buttler et al. 2018) weist diese auf Artebene aus und ihre Trennung muss im Regiosaatgut selbstverständlich sein. Darüber hinaus gibt es aber weiterhin viele Arten mit taxonomisch nicht erfasseter Ploidievariation, z. B. in *Campanula rotundifolia* oder *Pimpinella saxifraga*, obwohl es sich bei den Cytotypen häufig um biologisch eigenständige Linien handelt, die nicht im Genaustausch stehen und unabhängige Populationsdynamiken aufweisen. Verschiedene Cytotypen besiedeln oft verschiedene Standorte und haben parapatriische Areale, sie können aber auch sympatrisch vorkommen. Auf Basis unserer Daten scheint allerdings auf Populationsebene das gemeinsame Vorkommen mehrerer Cytotypen die Ausnahme zu sein.

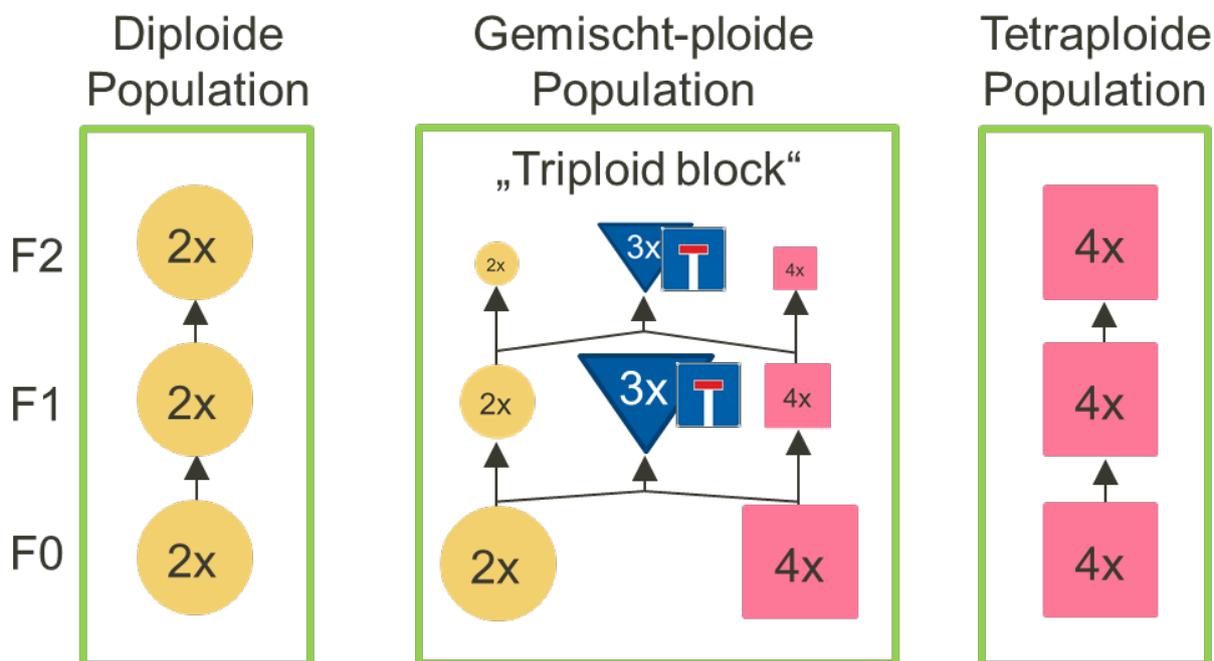


Abb. 82 Theoretischer Verlauf der Samenproduktion einer gemischt-ploiden Art, deren Populationen entweder rein diploid, rein tetraploid oder gemischt-ploid sind (Verhältnis $2x:4x = 1:1$). Im rein di- bzw. tetraploiden Fall erzeugt jede Generation einheitlich viele Nachkommen derselben Ploidiestufe. Im gemischt-ploiden Fall und bei gleich häufigen $2x$ und $4x$ -Cytotypen werden 25 % diploide, 25 % tetraploide und 50 % triploide Nachkommen erzeugt, die entweder nicht lebensfähig oder steril sind und damit der Population verloren gehen („Triploid block“). Damit erodiert die gesamte Population durch Verlust an lebensfähigen Nachkommen (vgl. Kramer et al. 2018).

Kryptische Diversität stellt für den Umgang mit den betroffenen Arten in der Regiosaatgut-Praxis auf verschiedenen Ebenen ein Problem dar. Wenn in der Saatgutproduktion das Saatgut

mehrerer Ursprungspopulationen unterschiedlicher Ploidiestufen gemischt und dann vermehrt wird, kann es – im Gegensatz zu den meisten natürlichen Populationen – zur Mischung von Cytotypen kommen. Es ist zu erwarten, dass sich die Hybridisierung von Cytotypen während der Vermehrung negativ auf den Samenansatz jedes einzelnen Cytotyps auswirkt, da Kreuzbestäubung zwischen den Cytotypen zu nicht lebensfähigen Samen oder zu triploiden und dann in der Regel sterilen Nachkommen führt (Abb. 82). Dasselbe gilt auf Rekultivierungsflächen, wenn Samen unterschiedlicher Cytotypen gemeinsam ausgebracht würden. Die praktische Bedeutung der Ploidie-Problematik für die Rekultivierung wird daher schon lange hervorgehoben (Gibson et al. 2017, Kramer et al. 2018, McKay 2005) mit der generellen Forderung Cytotypen zu trennen (Frankham et al. 2016).

Darüber hinaus ergeben sich in der Rekultivierungspraxis Probleme, wenn ein nicht erkanntes „intraspezifisches“ kryptisches Taxon, dessen Verbreitung unbekannt ist, UG-weit ausgebracht wird (oder bei Mangelsituationen möglicherweise auch in Nachbar-UG), obwohl es sehr selten oder nur in einem kleinen Teil des UG heimisch ist. Es besteht somit die Gefahr der Florenverfälschung durch Regiosaatgut. Als Beispiel sei hier noch einmal auf *Knautia arvensis* verwiesen (Abb. 55). Die diploide Form (*K. arvensis* 2x = *K. pannonica*) ist in Deutschland sehr selten im Vergleich zu *K. arvensis* 4x. Nur 6 % der Proben entfielen auf den diploiden Cytotyp. Möglicherweise ist der diploide Cytotyp sogar als Neophyt einzustufen, der schon im 19. Jh. über Einsaaten auf Deichen beim Kanalbau und beim Ausbau bzw. der Eindeichung großer deutscher Flüsse (z. B. Rhein, Donau, Nord-Ostsee-Kanal) eingebracht wurde. Dieser Cytotyp wurde in süddeutschen Ursprungsregionen als Regiosaatgut vermarktet und vielfach bei Rekultivierungen verwendet (Durka et al. 2017, Kaulfuß & Reisch 2019). Im hier untersuchten RegioDiv-Material wurde dieser Cytotyp wiederum an Straßenrändern und an Deichstandorten (Rhein, Donau) festgestellt.

Das Problem der gemischt-ploiden Arten hat eine hohe Relevanz, da 27 % der als Regiosaatgut vermehrten Arten davon betroffen sind (Tab. A1). Es bestehen erhebliche **Wissensdefizite** bezüglich der Häufigkeit und der Verbreitung von Cytotypen, die für Deutschland und darüber hinaus weitgehend unbekannt sind. Auch die lokale Verbreitung, d. h. ob sympatrische oder parapatrische Vorkommen existieren, ist nur in Ausnahmefällen untersucht. Beispiele aus dem RegioDiv-Projekt sind einerseits Arten, deren Cytotypen theoretisch über morphologische und phänologische Merkmale ansprechbar sind, wie *Achillea millefolium* agg., *Leucanthemum vulgare* agg. und *Knautia arvensis*, und andererseits solche, für deren Cytotypen eine morphologische Differenzierung bisher unbekannt oder ungeklärt ist, wie *Campanula rotundifolia*, *Euphorbia cyparissias* und *Pimpinella saxifraga*.

Hybridisierung ist in sympatrischen Populationen nah verwandter Arten zu erwarten. Im Rahmen dieses Projektes wurden Hybriden als intermediäre Genotypen in mehreren Arten festgestellt, so bei *Tragopogon pratensis/minor* und *Centaurea jacea/nigra*. Für diese Artenpaare ist bekannt, dass Hybriden auftreten und daher ist höchste Aufmerksamkeit auf die Sammlung von Samen aus den Ursprungspopulationen zu legen, so dass grundsätzlich ausschließlich die Samen artreiner Mutterpflanzen aus artreinen Populationen ohne Hybriden gesammelt werden und in Vermehrung gehen (siehe aber unten zu *Centaurea jacea*).

Ob die große innerartliche genetische Differenzierung bei *Prunella vulgaris* und *Bistorta officinalis* auf kryptische Diversität, d. h. auf das Vorhandensein bisher unerkannter, distinkter biologischer Linien und eventuelle Hybridisierung der Linien zurückzuführen ist, oder andere z. B. aus der Bestäubungsbiologie hervorgehende Ursachen aufweist, bleibt im Rahmen von RegioDiv mit der räumlichen Beschränkung auf Deutschland noch ungeklärt.

5.1.2 Konsequenzen für Regiosaatgut

Die **Ziele und Konsequenzen für den Umgang mit kryptischen Arten** unterscheiden sich nicht von den generellen Zielen der Regiosaatgut-Praxis — nämlich die Ausbringung der Taxa nur innerhalb ihrer natürlichen Verbreitungsgebiete und gemäß der innerartlichen Differenzierung. Konkret bedeutet dies, dass 1) Cytotypen nur innerhalb bestehender Verbreitungsgrenzen ausgebracht werden dürfen, 2) seltene Cytotypen, und solche die nur in einem Teil der betroffenen UG vorkommen, nicht UG-weit oder darüber hinaus ausgebracht werden dürfen.

Theoretisch könnte für Arten mit Ploidie-Variation oder anderer kryptischer Variation der in der Regiosaatgut-Praxis angewandte Artenfilter (Prasse et al. 2010, S. 18) angewandt werden. Dieser fordert, dass eine Art auszuschließen ist, wenn es sich „um einen taxonomisch ungeklärten oder schwer differenzierbaren ‚Sippenschwarm‘ oder ein ‚Kleinarten-reiches Aggregat‘“ handelt und „die ‚Kleinart‘ [nicht] sicher angesprochen“ ist. Darüber hinaus wäre UG-spezifisch zu prüfen, ob „es sich um eine gefährdete, seltene oder nur gering verbreitete Art (Quadranten-Rasterfrequenz pro Region < 60 %)“ handelt und ob „die Art in der Region eine klare Arealgrenze“ besitzt. Innerartliche Cytotypen wären als „schwer differenzierbare[r] ‚Sippenschwarm‘“ anzusprechen. Da aber ungefähr ein Viertel der im Regiosaatgut verwendeten Arten gemischt-ploid sind, wäre ein genereller Ausschluss dieser Arten fatal und nicht hinnehmbar. Diese Möglichkeit sollte daher nur in Ausnahmefällen genutzt werden, um nicht einen relevanten Anteil weitverbreiteter Graslandarten aus der Regiosaatgut-Praxis auszuschließen. Es ist somit essentiell, die Kriterien des Artenfilters positiv beantworten zu können, also die Cytotypen bzw. kryptischen Arten ansprechbar zu machen und ihre Verbreitung festzustellen.

Grundsätzlich gilt es, die floristische Expertise zu erhöhen, so dass in der Wildsamenerzeugung keine Verwechslungen bei „schwierigen“ Arten auftreten, wie z. B. bei *Achillea millefolium* agg., *Leucanthemum vulgare* agg. oder *Knautia arvensis*. Gleiches gilt für die Wissensdefizite über die Häufigkeit und Verbreitung von Cytotypen und anderer Formen kryptischer Diversität. Dafür sollten gezielte Kartierungen durchgeführt werden. Für die praktische Umsetzung in der Wildsamenerzeugung wäre eine **Kontrolle bzw. Zertifizierung** der vermehrten Ursprungspopulationen bzw. der Vermehrungskulturen durch Cytometrie und/oder genetische Analysen wünschenswert.

Als Mittel der potentiellen Schadensbegrenzung kann die Vermarktung von Arten mit mehreren Cytotypen oder anderen Formen kryptischer Diversität räumlich eingegrenzt werden, indem **grundsätzlich kein Saatgut-Transfer in Nachbarregionen** erfolgt. Im Einzelfall sollten bei guter Datenlage artspezifische und UG-spezifische Transfer-Regeln entwickelt werden, soweit identische Cytotypen und geringe genetische Differenzierung zwischen Nachbar-UG vorliegen.

Folgende Regeln werden vorgeschlagen:

1. Nur indigene Cytotypen sind im Regiosaatgut zulässig.
2. Soweit auf UG-Ebene ein dominanter Cytotyp identifiziert werden kann, soll nur dieser dominante Cytotyp vermehrt und ausgebracht werden, andere Cytotypen werden nicht vermehrt.
3. Bei nicht signifikant unterschiedlich häufigem Auftreten von mehreren Cytotypen mit relevanter Frequenz im UG gilt mit absteigender Präferenz:
 - 3.1 Sind klare Verbreitungsgrenzen der Cytotypen im UG zu erkennen, so soll subregional differenziert werden (Skowronek et al. 2023).

- 3.2 Sind keine getrennten Verbreitungsmuster zu erkennen, so können entweder
- 3.2.1 beide Cytotypen getrennt vermehrt werden und fallweise der eine oder andere Cytotyp ausgebracht werden, oder
 - 3.2.2 ein zu vermehrender Cytotyp zufällig ausgewählt werden, oder
 - 3.2.3 es erfolgt der Ausschluss durch den Artenfilter.

5.1.3 Artspezifische Hinweise

Hier folgen Hinweise zu einzelnen Arten, zunächst für die gemischt-ploiden Arten, weiter unten dann für die übrigen problematischen Arten.

Für Arten mit guter Datenbasis bezüglich der Verbreitung der Cytotypen, wie sie im Einzelfall im Rahmen dieses Projektes geschaffen wurde, können die vorgestellten Regeln generell für alle UGS angewandt oder UG-spezifische Regeln abgeleitet werden. Von guter Datenbasis kann bei einem flächendeckenden Probensatz gesprochen werden, d. h. wenn alle relevanten UGS repräsentativ durch mehrere Proben erfasst sind, die mit hoher Wahrscheinlichkeit alle vorhandenen Cytotypen erfassen. Bei anderen Formen der Krypsis können die für Cytotypen formulierten Regeln entsprechend auf die kryptischen Taxa angewandt werden.

5.1.3.1 *Achillea millefolium* agg.

Es wurden *A. millefolium* s. str. (6x), *A. pratensis* (4x), *A. collina* (4x) und *A. pannonica* (8x) beobachtet. Deutschlandweit sind nur die beiden ersten Arten verbreitet, so dass nur diese hier behandelt werden (Tab. 9). *A. millefolium* s. str. wurde überall gefunden und war die dominante Art in 14 der 22 UG. *A. pratensis* wurde bis auf die beiden UG 1 und 19 in allen UG festgestellt und dominierte in drei UG: 11, 16, 17. Wie oben schon ausgeführt, ist UG 16 absolut dominiert von *A. pratensis*. In fünf UG waren die beiden Arten gleich häufig: UG 5, 12, 13, 14, 22. Somit kann bis auf diese 5 Gebiete eine dominante Art benannt werden, die vermehrt und ausgebracht werden sollte. In UG 5 unterscheiden sich die Teilgebiete durch Dominanz von *A. millefolium* s. str. in TG 5a (Nördliches Harzvorland) und Dominanz von *A. pratensis* in den übrigen TG. Dagegen scheinen die beiden Arten in den UG 12, 13, 14 und 22 gleichmäßig vorzukommen, so dass obige Regeln 3.2 zur Anwendung kommen können.

5.1.3.2 *Campanula rotundifolia*

Bei *Campanula rotundifolia* zeigt sich, obwohl in 14 UG beide Cytotypen beobachtet wurden, für alle UG zweifelsfrei jeweils ein dominanter Cytotyp, der vermehrt werden sollte: 10 UG sind 2x dominiert, vor allem in der Mitte Deutschlands und an der Grenze zu Tschechien. 12 UG sind 4x dominiert, im Westen und Norden (Tab. 9). Wissenslücken bestehen weiterhin in einigen UG bezüglich der Verbreitungsgrenzen der Cytotypen; so z. B. in UG 11, das im Süden klar tetraploid, im Norden möglicherweise rein diploid ist, so dass hier subregionales Management angeraten ist.

Tab. 9 Häufigkeit der Cytotypen und dominanter Cytotyp nach Proportionstest (R: stats::prop.test, $p < 0,05$) je UG für *Achillea millefolium* agg. (4x = *A. pratensis*, 6x = *A. millefolium* s. str.), *Campanula rotundifolia*, *Euphorbia cyparissias*, *Leucanthemum vulgare* agg. (2x = *L. vulgare* s. str., 4x = *L. ircutianum*) und *Pimpinella saxifraga*. Bei statistisch nicht signifikant unterschiedlicher Häufigkeit kann kein dominanter Cytotyp bestimmt werden („?“). Bei fehlenden Durchflusszytometrie-Messungen (und für *L. vulgare* agg.) wurden die Cytotypen über die Clusterzugehörigkeit in einer PCA modelliert.

UG	<i>Achillea millefolium</i> agg.			<i>Campanula rotundifolia</i>			<i>Euphorbia cyparissias</i>			<i>Leucanthemum vulgare</i> agg.			<i>Pimpinella saxifraga</i>		
	4x	6x	dom	2x	4x	dom	2x	4x	dom	2x	4x	dom	2x	4x	dom
1	0	44	6x	1	21	4x	0	5	4x	9	11	?	1	15	4x
2	8	16	6x	0	10	4x	0	10	4x	6	13	4x	0	15	4x
3	3	29	6x	2	29	4x	0	13	4x	17	12	?	0	18	4x
4	8	31	6x	13	4	2x	0	27	4x	7	14	4x	2	21	4x
5	33	27	?	17	8	2x	0	62	4x	14	23	4x	29	10	2x
6	3	29	6x	11	4	2x	0	14	4x	7	17	4x	12	3	2x
7	5	41	6x	3	27	4x	6	9	4x	5	40	4x	2	24	4x
8	1	11	6x	13	0	2x	0	1	4x	1	10	4x	3	11	4x
9	10	22	6x	3	9	4x	4	19	4x	12	19	4x	7	8	?
10	2	13	6x	0	14	4x	0	11	4x	2	18	4x	10	1	2x
11	17	9	4x	2	11	4x	0	29	4x	3	30	4x	10	9	?
12	9	8	?	10	0	2x	0	19	4x	3	19	4x	9	2	2x
13	9	7	?	0	14	4x	0	19	4x	5	15	4x	6	5	?
14	7	9	?	11	1	2x	0	20	4x	1	11	4x	5	6	?
15	2	10	6x	8	0	2x	0	9	4x	2	14	4x	11	1	2x
16	25	1	4x	9	16	4x	0	30	4x	2	18	4x	10	10	?
17	15	9	4x	6	14	4x	0	26	4x	3	24	4x	13	1	2x
18	4	9	6x	0	7	4x	0	11	4x	0	25	4x			?
19	0	21	6x	20	1	2x	0	21	4x	4	25	4x	8	12	?
20	5	19	6x	11	0	2x	0	6	4x	0	14	4x	1	9	4x
21	3	9	6x	12	1	2x	3	6	4x	3	11	4x	8	15	4x
22	5	6	?	1	4	4x	0	9	4x	7	9	?	0	4	4x

5.1.3.3 *Euphorbia cyparissias*

Wie die Ergebnisse nahelegen (Kap. 7.12), kommt der diploide Cytotyp, der aus Frankreich und Holland bekannt ist, auch im Westen Deutschlands vor (UG 7, 9). Die genaue Verbreitung ist unklar, da auch eine Population aus UG 21 diploid war. Der tetraploide Cytotyp ist in allen UG immer der dominante (Tab. 9), so dass er grundsätzlich zu verwenden ist. Allerdings

scheint um Trier/Bitburg ausschließlich der diploide Cytotyp vorzukommen, so dass hier ein subregionales Management angeraten ist, insbesondere sollte hier kein tetraploides Saatgut verwendet werden. Die genauen Verbreitungsgrenzen des diploiden Cytotyps sollten durch weitere Untersuchungen in den UG 7, 9 und 21 konkretisiert werden.

5.1.3.4 *Knautia arvensis*

Wie mehrfach gezeigt, ist die diploide Form (*K. arvensis* 2x = *K. arvensis* subsp. *pannonica*) in Deutschland sehr selten im Vergleich zu *K. arvensis* 4x und entspricht nicht dem in der umgebenden Landschaft angetroffenen Cytotyp (Kaulfuß & Reisch 2019), auch nicht in einzelnen UG. Der diploide Cytotyp wurde aber in süddeutschen Ursprungsregionen als Regiosaatgut vermarktet. Die Verwendung, Vermehrung, das Inverkehrbringen und die Ausbringung von diploiden *Knautia arvensis* durch Regiosaatgut-Akteure muss umgehend gestoppt werden. Ausschließlich der tetraploide Cytotyp ist als Regiosaatgut tauglich. Die Vermehrungsbestände und das Basissaatgut sind kritisch zu prüfen mittels morphologischer Unterscheidungsmerkmale (Kolar et al. 2015: 369) oder zytologischer oder genetischer Analysen. Auftraggebern von Rekultivierungsvorhaben steht es frei, den Samenproduzenten die Auflage zu machen, ausschließlich tetraploides *Knautia arvensis*-Samenmaterial zu verwenden.

Bei der Gewinnung von neuem Basissaatgut für die Wildpflanzenvermehrung ist besondere Vorsicht nötig, da die diploide Form auch in Naturschutz- oder FFH-Gebieten (z. B. NSG Knoblauchsau, Maulbeeraue) und in anderen naturnahen Gebieten (z. B. Donauaue, Garchinger Heide) vorkommt.

5.1.3.5 *Leucanthemum vulgare* agg.

Leucanthemum ircutianum (4x) ist in allen UG vertreten und in den meisten auch der dominante Cytotyp, der somit dort ausschließlich ausgebracht werden kann (Tab. 9). *L. vulgare* s. str. (2x) kommt in 20 UG vor und ist im Norden (UG 1, 3, 22) ähnlich häufig wie *L. ircutianum*, so dass für diese UG kein dominanter Cytotyp festgestellt werden kann. In UG 3 ist das 2x:4x-Verhältnis sogar 17:12. Auch in den UG 5 und 9 wurden relativ viele Diploide festgestellt. Die aktuell gängige Praxis im Regiosaatgut scheint die generell Vermehrung von *L. ircutianum* zu sein, was durch diese Ergebnisse nicht grundsätzlich in Frage gestellt wird. Die im Norden erhöhte Häufigkeit von *L. vulgare* sollte aber Anlass sein, dessen Verbreitung genauer zu untersuchen und diese Art bei entsprechender Häufigkeit zu vermehren und einzusetzen.

5.1.3.6 *Pimpinella saxifraga*

Bei *Pimpinella saxifraga* ergibt sich nur für 15 UG zweifelsfrei ein dominanter Cytotyp: 6 UG sind 2x dominiert, 9 UG sind 4x dominiert (Tab. 9). In 6 weiteren UG sind beide Cytotypen ähnlich häufig, hier kann kein dominanter Typ definiert werden; für das UG 18 fehlen Daten. Für UG mit ähnlich häufigen Cytotypen müssen die o. g. Regeln konkretisiert werden. Deutliche Verbreitungsgrenzen sind innerhalb UG 8 (8b, 8c = 2x, 8a = 4x, Grenze unklar) und UG 19 (TG 19a und 19b = 2x, TG 19c = 4x) zu beobachten, so dass hier subregional differenziert werden könnte.

5.1.3.7 *Centaurea jacea*

Einen speziellen Fall stellt *C. jacea* dar, da diese Art westlich von und im Westen Deutschlands bekanntermaßen einen Hybridschwarm mit *C. nigra* bildet („*C. pratensis*“). Daher ist zu erwarten, dass es dort keine oder nur sehr wenige reine *C. jacea*-Populationen gibt, z. B. in den UG 7 und 9a, wo ein Hybrid-Cluster stark dominiert (vgl. Abb. 44). Allerdings besteht hier ein großes Wissensdefizit und genaue Kartierungen, evtl. verbunden mit genetischen Analysen, sind

nötig, um die Verbreitung der Taxa festzustellen. Unter der Voraussetzung, dass **keine Übertragung in Nachbar-UG** erfolgt, ist die Vermehrung und Nutzung von solchen — in bestimmten UG dominanten — Hybriden UG-spezifisch (z. B. UG 7) oder Subregion-spezifisch (9a = Pfälzer Wald) möglich.

5.1.3.8 *Tragopogon pratensis* agg.

Zunächst ist zu fordern, dass in der Regiosaatgut-Praxis konsequent die Arten des *Tragopogon pratensis*-Aggregates unterschieden werden. Unsere Analysen zeigen klar, dass die teilweise als Unterarten geführten Taxa genetisch stark differenziert sind und — ungeachtet von möglicher Hybridisierung — getrennte Arten darstellen. Dies gilt insbesondere auch für *T. orientalis*, der in Süddeutschland gebietsweise häufig ist, dort das dominante Taxon darstellen dürfte, z. B. in den UG 10, 13, 16, 17, 18 und somit dort zu vermehren ist, wohingegen *T. pratensis* s. str. dort nicht ausgebracht werden sollte. Nach unseren Daten trifft dies auch auf die südlichen Teile der UG 9, 11 und 19 zu (hier ist ein subregionales Management angeraten). In den UG 12 und 14 kommen beide Arten offenbar etwa gleich häufig vor. Die Vorkommen von *T. orientalis* in den weiter nördlich gelegenen UG 2, 4, 5 und 20 scheinen dagegen in Gebieten mit dominantem *T. pratensis* s. str. zu liegen und sind oft an Flusstäler gebunden, so dass hier eine UG-weite Verwendung nicht angeraten scheint, sondern *T. pratensis* zum Zuge kommen sollte.

In den nördlichen Teilen der UG 1 und 3 (Schleswig-Holstein, TG 1a, 3a) dominiert *T. minor* und sollte hier subregional ausgebracht werden. Unsere Ergebnisse sind allerdings nicht ausreichend, um die Häufigkeit und Verbreitungsgrenzen von *T. minor* im Rest der UG 1 und 3 zu definieren, wo auch *T. pratensis* vorkommt. Hier sind weitere Analysen nötig. Regiosaatgut von *T. pratensis* s. l., das aus den UG 1 oder 3 stammt, sollte grundsätzlich nicht als Ersatzsaatgut für Nachbar-UG genutzt werden, um *T. minor* nicht über sein natürliches Verbreitungsgebiet hinaus auszubreiten.

In den UG 1, 3 und 22 wurden Individuen mit intermediären Genotypen festgestellt, die als *T. pratensis* x *minor*-Hybride interpretiert werden. Diese sind in sympatrischen Populationen zu erwarten, die bei der Gewinnung von Saatgut ausgeschlossen werden sollten.

5.2 Vergleichende Analyse von Artengruppen

Die Regiosaatgut-Praxis in Deutschland basiert auf einem für alle Arten gültigen Ursprungsgebietssystem. Um dieses generelle Konzept bewerten und generelle Muster und/oder eventuelle Artengruppen mit gemeinsamen Mustern in den empirischen Daten identifizieren zu können, werden hier die deskriptiven Parameter der Arten bezüglich ihrer genetischen Struktur zunächst zusammengefasst (Tab. 10). Danach erfolgt eine synoptische Gesamtschau auf alle innerartlichen genetischen Gruppen der Admixture-Analyse aller Arten in allen Ursprungsgebieten.

Eine besonders ausgeprägte genetische Struktur zeigen neben den Arten des *Tragopogon pratensis*-Aggregates auch *Agrimonia eupatoria*, *Lychnis flos-cuculi*, *Prunella vulgaris* und *Corynephorus canescens*. Für diese Arten erklärt die UG-Struktur zwischen 4,3 % und 8,8 % der genetischen Varianz und die Steigungen der IBD-Beziehung von 0,011–0,024 $F_{ST}/100$ km sind besonders stark.

Hier sind Arten vertreten, bei denen *a priori* stärkere Drifteffekte zu erwarten sind. So zeigt *C. canescens* eine stark zergliederte Verbreitung und mit der Bindung an offene Sandstandorte

besondere Habitatansprüche, so dass verminderter Genfluss zwischen isolierten Teilpopulationen zu vermuten ist. *Agrimonia eupatoria*, *Lychnis flos-cuculi* und *Prunella vulgaris* sind dagegen selbstkompatible Arten und damit eventuell besonders durch Effekte von Habitatisolierung, Schwankungen in der Populationsgröße und Geitonogamie (Bestäuber-vermittelte Selbstbestäubung) beeinflusst.

Eine sehr schwache genetische Populationsstruktur liegt dagegen bei *Arrhenatherum elatius*, *Achillea millefolium* s. str., *Bromus erectus*, *Festuca rubra* s. str. und *Leucanthemum ircutianum* vor. Nicht unerwartet sind unter diesen Arten windbestäubte (Gräser), auskreuzende und sehr häufige Arten. Mit Ausnahme von *Leucanthemum vulgare* s. str. ist aber für alle Arten die räumliche Distanz zwischen den Populationen ein signifikanter Faktor, um die genetische Differenzierung zu erklären.

Im direkten Vergleich zwischen Kräutern (N = 25) und Gräsern (N = 8) zeigen sich signifikante Unterschiede in der Ausprägung der räumlich-genetischen Struktur (Tab. 10). Im Vergleich zu den Kräutern sind für die Gräser sowohl die Differenzierung zwischen den UG als auch die Steigung der Isolation-durch-Distanz-Beziehung und auch die von als relevant erachtete Zahl an innerartlichen Gruppen deutlich geringer. Dies bestätigt das vielfach gezeigte Muster, dass windbestäubte Arten weniger differenziert sind als insektenbestäubte (Hamrick und Godt 1990, 1996, Nybom und Bartish 2000, Nybom 2004). Allerdings unterscheiden sich Gräser und Kräuter nicht in der Stärke der IBD-Beziehung und auch nicht in der Anzahl der aus der Admixture-Analyse hervorgehenden, algorithmisch als optimal erachteten Gruppen.

Tab. 10 Synoptische Tabelle mit Deskriptoren der genetischen Populationsstruktur. Prozentsatz erklärter Varianz zwischen UG: AMOVA %UG; Steigung der IBD-Kurve in $F_{ST}/100$ km; Korrelationskoeffizient der IBD-Beziehung: IBD.r; Zahl innerartlicher genetischer Gruppen der Admixture-Analyse nach Kreuzentropie-Kriterium: Adm.K.min; Zahl innerartlicher genetischer Gruppen nach unserer Experteneinschätzung: Adm.K.opt. Unten angegeben sind Mittelwerte für Gräser und Kräuter; unterschiedliche hochgestellte Buchstaben zeigen statistische signifikante Unterschiede.

Art	AMOVA % UG	IBD. Steigung ($F_{ST}/100$ km)	IBD.r	Adm.K.min	Adm.K.opt
<i>Achillea millefolium</i> s. str.	0,54	0,002	0,592	1	2
<i>Achillea pratensis</i>	1,34	0,003	0,467	1	4
<i>Agrimonia eupatoria</i>	6,44	0,012	0,593	6	6
<i>Agrostis capillaris</i>	1,17	0,002	0,316	4	5
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	1,85	0,005	0,814	11	3
<i>Arrhenatherum elatius</i>	0,28	0,001	0,245	6	2
<i>Bistorta officinalis</i>	3,21	0,01	0,528	5	8
<i>Bromus erectus</i>	0,47	0,001	0,315	2	3
<i>Campanula rotundifolia</i> 2x	2,66	0,009	0,742	1	4
<i>Campanula rotundifolia</i> 4x	1,99	0,005	0,623	2	7
<i>Centaurea jacea</i>	1,15	0,002	0,301	5	8
<i>Corynephorus canescens</i>	4,31	0,01	0,489	3	4
<i>Cynosurus cristatus</i>	1,5	0,003	0,538	2	4

Art	AMOVA % UG	IBD. Steigung ($F_{ST}/100$ km)	IBD.r	Adm.K.min	Adm.K.opt
<i>Euphorbia cyparissias</i>	2,29	0,007	0,632	6	5
<i>Festuca nigrescens</i>	1,4	0,006	0,554	2	3
<i>Festuca rubra</i> agg.	0,45	0,001	0,184	1	3
<i>Filipendula ulmaria</i>	1,3	0,004	0,659	3	6
<i>Galium album</i>	1,88	0,008	0,689	3	4
<i>Hypochaeris radicata</i>	2,13	0,008	0,585	3	4
<i>Knautia arvensis</i> 4x	2,28	0,007	0,848	8	6
<i>Lathyrus pratensis</i>	1,19	0,004	0,767	3	3
<i>Leucanthemum ircutianum</i>	0,84	0,002	0,476	2	4
<i>Leucanthemum vulgare</i> s. str.	1,99	0,0003	0,014	1	2
<i>Lotus corniculatus</i>	1,34	0,003	0,459	4	5
<i>Lychnis flos-cuculi</i>	6,56	0,013	0,554	9	3
<i>Pimpinella saxifraga</i>	2,26	0,008	0,763	3	6
<i>Prunella vulgaris</i>	6,68	0,019	0,466	5	5
<i>Ranunculus acris</i>	2,29	0,006	0,733	4	7
<i>Salvia pratensis</i>	2,62	0,009	0,625	3	8
<i>Silene vulgaris</i>	3,16	0,007	0,35	2	4
<i>Thymus pulegioides</i>	2,88	0,008	0,75	4	8
<i>Tragopogon pratensis</i> + minor	8,88	0,021	0,769	5	6
<i>Tragopogon orientalis</i>	5,7	0,024	0,678	2	4
Mittel Kräuter (SD)	2,94(1,81) ^a	0,008(0,005) ^a	0,587(0,182) ^a	3,64(2,14) ^a	5,16(1,87) ^a
Mittel Gräser (SD)	1,43(1,30) ^b	0,004(0,003) ^b	0,432(0,207) ^a	3,88(3,27) ^a	3,38(0,92) ^b

Beim vergleichenden Blick auf die Karten der genetisch-geographischen Muster (Abb. 81) wird deutlich, dass jede Art ein individuelles Muster zeigt. Dennoch gibt es bestimmte geografische Regionen, die in mehreren Arten durch eine dort verbreitete innerartliche genetische Gruppe gekennzeichnet sind, z. B. im Norden (z. B. *Agrostis capillaris*, *Campanula rotundifolia* 4x, *Cynosurus cristatus*, *Ranunculus acris*, *Tragopogon minor*), im Nordwesten (z. B. *Agrimonia eupatoria*, *Lotus corniculatus*, *Lychnis flos-cuculi*, *Ranunculus acris*, *Thymus pulegioides*), im Westen (*Euphorbia cyparissias*, *Filipendula ulmaria*, *Galium album*, *Knautia arvensis* 4x, *Pimpinella saxifraga*), aber auch im Südwesten, Südosten, Nordosten oder Mitteldeutschland. Allerdings sind diese geographischen Regionen im Detail, d. h. in der konkreten Ausdehnung und Abgrenzung, artspezifisch und nicht einfach generalisierbar.

5.2.1 Konsequenzen für Regiosaatgut

5.2.1.1 Isolation-durch-Distanz

Die Zusammenstellung der Ergebnisse der einzelnen Arten zeigt, dass grundsätzlich mit der bestehenden UG-Struktur für alle untersuchten Arten ein signifikanter Anteil der beobachteten genetischen Varianz erklärt wird. Unabhängig davon ist das populationsgenetische Muster geprägt von Isolation-durch-Distanz. Die meisten IBD-Beziehungen steigen stetig an und fla-

chen, wenn überhaupt, erst bei hohen Distanzen ab. Das bedeutet, dass unabhängig von möglichen Cluster- und Gruppenzugehörigkeiten, die genetischen Distanzen mit der geographischen Distanz zunehmen. Wenn man innerhalb von Deutschland eine Maximaldistanz von 700 km annimmt, bedeutet dies, — sehr grob und vereinfachend — dass sich die genetische Identität bei einer geographischen Distanz von 70 km um 10 % der jeweiligen genetischen Maximaldistanz verändert und bei 7 km um lediglich 1 % der vorhandenen genetischen Distanz.

Für **Zonenbasierte Systeme** wie dem derzeitigen Regiosaatgutssystem bedeuten diese Tatsachen aber auch, dass die genetische Ähnlichkeit von Populationen innerhalb eines Ursprungsgebietes zwar im Mittel größer ist, als im Vergleich zu Populationen aus anderen Gebieten, dieses aber auch für jede andere kohärente Zonierung gelten würde. Aus der generellen IBD-Beziehung können keine Zonen abgeleitet werden. Jedoch folgt, dass sehr langgestreckte UG genetisch heterogener sind als eher kompakte, im Idealfall hexagonale. Werden Grenzen eingeführt, so ist bei zu rekultivierenden Flächen im Grenzbereich zweier Ursprungsgebiete pauschal weder das Saatgut aus der einen, noch aus der anderen Zone optimal. Gleichzeitig folgt, dass UG-Grenzen im konkreten Einzelfall nicht überinterpretiert werden sollten: Reicht eine Rekultivierungsmaßnahme, z. B. eine Straßenrandbegrünung, aus einem UG mit einem kleinen Anteil der Maßnahme und einer absolut geringen Distanz (mehrere 100 m) in ein anderes UG hinein, so ist dies unproblematisch und im Genehmigungsfall ist Flexibilität angezeigt.

5.2.1.2 Grundsätzliche Alternativen zum generellen Ursprungsgebietssystem

Das generelle Auftreten von Isolation-durch-Distanz, also der graduellen Änderung in der genetischen Zusammensetzung der Populationen im Raum, wäre daher auch eine Rechtfertigung für ein ganz anderes, **regelbasiertes** und **zielortspezifisches System für den Einsatz von Regiosaatgut**, bei dem vor allem die **Entfernung zwischen Einsatzort und Ursprungsort** darüber entscheiden würde, welches Saatgut zulässig oder nicht zulässig ist. So wäre es denkbar, bei der Ausbringung von Saatgut eine im Mittel 10 %ige Veränderung der artspezifischen genetischen Maximaldistanz zum Zielort zu erlauben, was die ausschließliche Verwendung von Ursprungs-Populationen in einem Radius von ~70 km Entfernung zum Zielort vorschreiben würde (unter der Annahme einer Maximaldistanz von 700 km und einer linearen IBD-Beziehung).

Die artspezifische Verbreitung und Zahl der innerartlichen genetisch-geographischen Gruppen könnte ebenfalls — alternativ zum gegenwärtig gültigen System von 22 Art-übergreifenden UG — zu einem **Regiosaatgut-System mit artspezifischen UG in artspezifischer Zahl Anlass** geben, das dann **zielortspezifische Mischungen** erzeugte. Zahl und Zuschnitt der Gruppen könnten sich an den hier festgestellten innerartlichen genetisch-geographischen Gruppen orientieren (Tab. 10, Abb. 81). Diese wären dann aber nicht auf andere Arten übertragbar, sondern auf weitere artspezifische genetische Analysen angewiesen.

Bei der gegenwärtig gewünschten und von uns als essentiell erachteten Praxis, innerhalb eines UG entweder vor der Vermehrung das Saatgut mehrerer Ursprungs-Populationen zu mischen, oder mehrere Ursprungs-Populationen getrennt zu vermehren und vor dem Einsatz zu mischen, dürften solche alternativen zielortspezifischen Regiosaatgut-Systeme allerdings wenig praktikabel sein.

5.2.1.3 Unterschiedliche Gebietssysteme für Gräser und Kräuter?

Von besonderem Interesse ist die Frage, ob Gräser sich grundsätzlich von Kräutern unterscheiden, da sie windbestäubt sind und aus größeren Populationen bestehen, so dass mit stärkerem Genfluss zu rechnen ist als bei Kräutern. Tatsächlich zeigen die Gräser im Vergleich zu den Kräutern eine im Mittel weniger stark ausgeprägte räumlich-genetische Struktur und besitzen eine geringere Zahl an intraspezifischen Gruppen. Allerdings unterscheiden sie sich individuell in der Verbreitung ihrer innerartlichen genetischen Gruppen.

Die Frage, ob diese Befunde ein eigenes, gegebenenfalls einfacheres UG-Szenario für Gräser rechtfertigen würden, lässt sich nicht abschließend beurteilen. Mit dem hier vorliegenden Datensatz kann für die Gräser alleine keine verlässliche Abschätzung eines möglichen UG-Systems durchgeführt werden, da nur 8 Gräser untersucht wurden. Zudem ist die Zahl der untersuchten Proben z. B. bei *Festuca rubra* s. str. und *F. nigrescens* wegen der nötigen Aufteilung in zwei Arten jeweils gering.

Unabhängig von einem eigenen UG-System für Gräser ergeben sich aus den Ergebnissen auf der Ebene der einzelnen Arten aber Hinweise für das Management. Für die hier untersuchten Gräser fallen diese dann entsprechend ihrer geringeren Differenzierung aus, z. B. durch eine größere Zahl zulässiger Ersatzherkünfte (siehe unten).

5.3 Homogenität der Ursprungsgebiete

Eine grundsätzliche Annahme des Regiosaatgutsystems ist, dass die Ursprungsgebiete in sich homogen und von anderen UG verschieden sind in Bezug auf die Anpassung der Pflanzenarten. Daher muss gefragt werden, wie homogen und wie verschieden sie von Nachbar-UG sind. Mögliche Konsequenzen könnten sich auf das Gebietssystem insgesamt beziehen oder auf artspezifische Managementregeln.

Die Homogenität eines UG kann durch die Ähnlichkeit seiner TG beurteilt werden. Die TG — als naturräumliche Substrukturen innerhalb der UG — wurden explizit mit dem Ziel gebildet, die Homogenität der übergeordneten UG prüfen zu können. Die TG wurden hier für jede Art unter anderem in Bezug auf die paarweisen F_{ST} -Werte charakterisiert (vgl. Tab. A2).

Die Homogenität eines UG kann dadurch beurteilt werden, ob ein TG genetisch enger mit einem TG anderer UG verwandt ist als mit den übrigen TG des angestammten UG. Für Ursprungsgebiete, bei denen ein bestimmtes TG über alle Arten hinweg genetisch zu einem anderen UG clustert, wäre perspektivisch zu prüfen, ob dieses TG besser einem anderen UG zugeordnet werden sollte.

In Abb. 83 sind TG identifiziert, die, gemessen am mittleren skalierten paarweisen F_{ST} -Wert und unter Berücksichtigung aller Arten, genetisch einem anderen UG näher stehen als dem angestammten UG. Fast alle UG beinhalten demnach ein oder mehrere TG, die genetisch anderen UG näher stehen als dem angestammten. Einzig UG 5 ist konsistent. Es kann hier unterschieden werden, ob die Beziehung wechselseitig (1a ↔ 3a) oder nur einseitig (22a → 3c) ist. Auch kann nach der Stärke des Signals unterschieden werden zwischen Fällen, in denen der F_{ST} -Wert deutlich niedriger als innerhalb des UG ist (10c → 11b) oder nur wenig niedriger (9b → 11d).

Starke reziproke Ähnlichkeiten — und damit ein starkes Argument für eine Neuordnung der UG — zeigen 1a/3a, 3c/22a, 7c/9a, 11c/13a, 12d/14b, 16a/17c. Schwache reziproke Ähnlichkeiten zeigen 4c/20c, 6b/21b, 8a/20b. Bei bestimmten UG weisen alle TG größere Ähnlichkeit

mit anderen UG auf, z. B. UG 9, dessen TG den UG 7, 10 und 11 zugeordnet werden, und somit anzeigen, dass UG genetisch sehr heterogen aufgebaut ist.

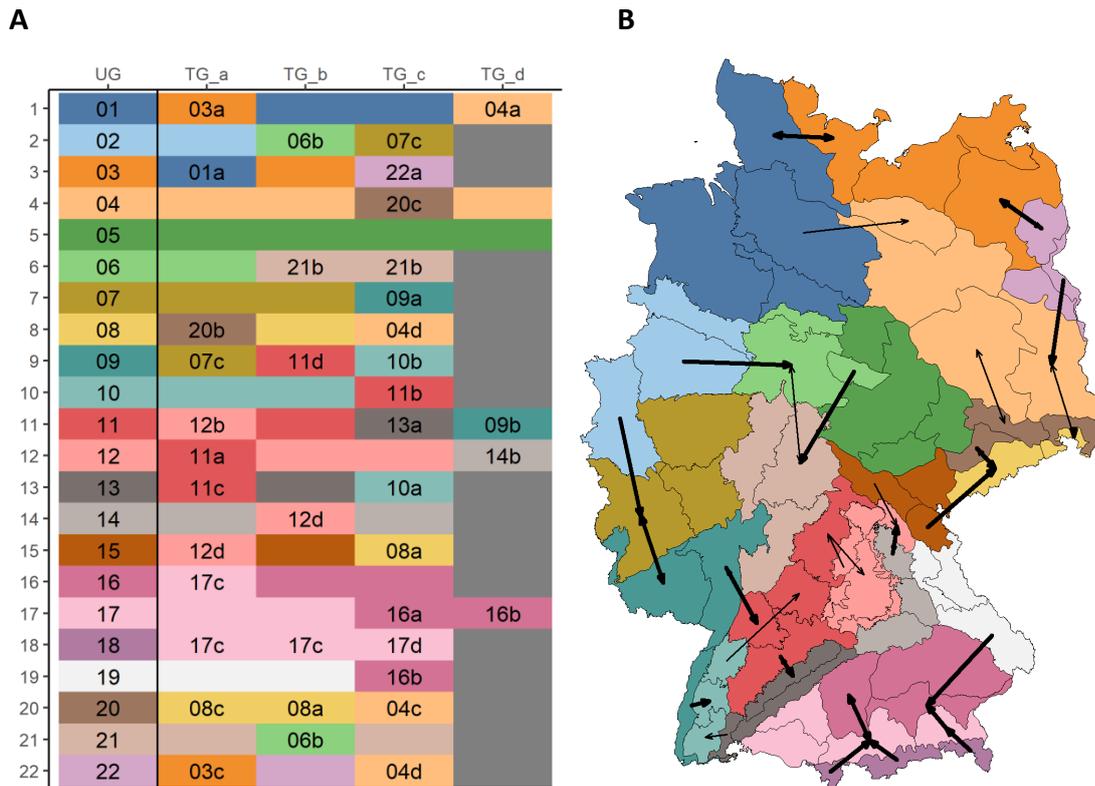


Abb. 83 Größte genetische Ähnlichkeit (mittlere skalierte F_{ST} -Werte) von TG zu TG anderer UG. **A** Tabellarischer Überblick aller UG und ihrer TG a, b, c, d; es ist dasjenige TG genannt, das die geringste genetische Distanz hat. **B** TG-Karte mit Ähnlichkeitsbeziehungen über UG-Grenzen.

5.3.1 Konsequenzen für Regiosaatgut

Einige der UG erweisen sich — über alle Arten hinweg — als inhomogen, da einzelne ihrer TG genetisch ähnlicher zu TG anderer UG sind. Somit besteht die Veranlassung, diese fraglichen TG anderen UG zuzuordnen. Die Schwäche eines solchen Ansatzes ist, dass mögliche Alternativen vom bestehenden Zuschnitt der UG ausgehen und nur punktuelle Änderungen erlauben. Die bewertende Analyse müsste auch nach jeder möglichen Veränderung erneut durchgeführt werden. Dass auch andere, eher homogene UG unverändert bleiben, kann auch als Vorteil gewertet werden. Den Ansatz, einzelne TG neu zuzuordnen, werden wir basierend auf diesen Ergebnissen bei den Expertenvorschlägen zu alternativen Ursprungsgebieten einsetzen.

5.3.2 Eignung angrenzender Ursprungsgebiete für Regiosaatgut

Nach ErMiV § 4(2) ist es noch bis zum 1. März 2027 unter bestimmten Umständen zulässig, für ein bestimmtes Ursprungsgebiet Saatgut aus unmittelbar angrenzenden Ursprungsgebieten in Verkehr zu bringen. Diese Praxis scheint aus populationsgenetischer Sicht dann sinnvoll, wenn die genetische Distanz zwischen einem Ziel-UG und einem Ersatz-UG die Distanz innerhalb des Ziel-UG nicht übersteigt.

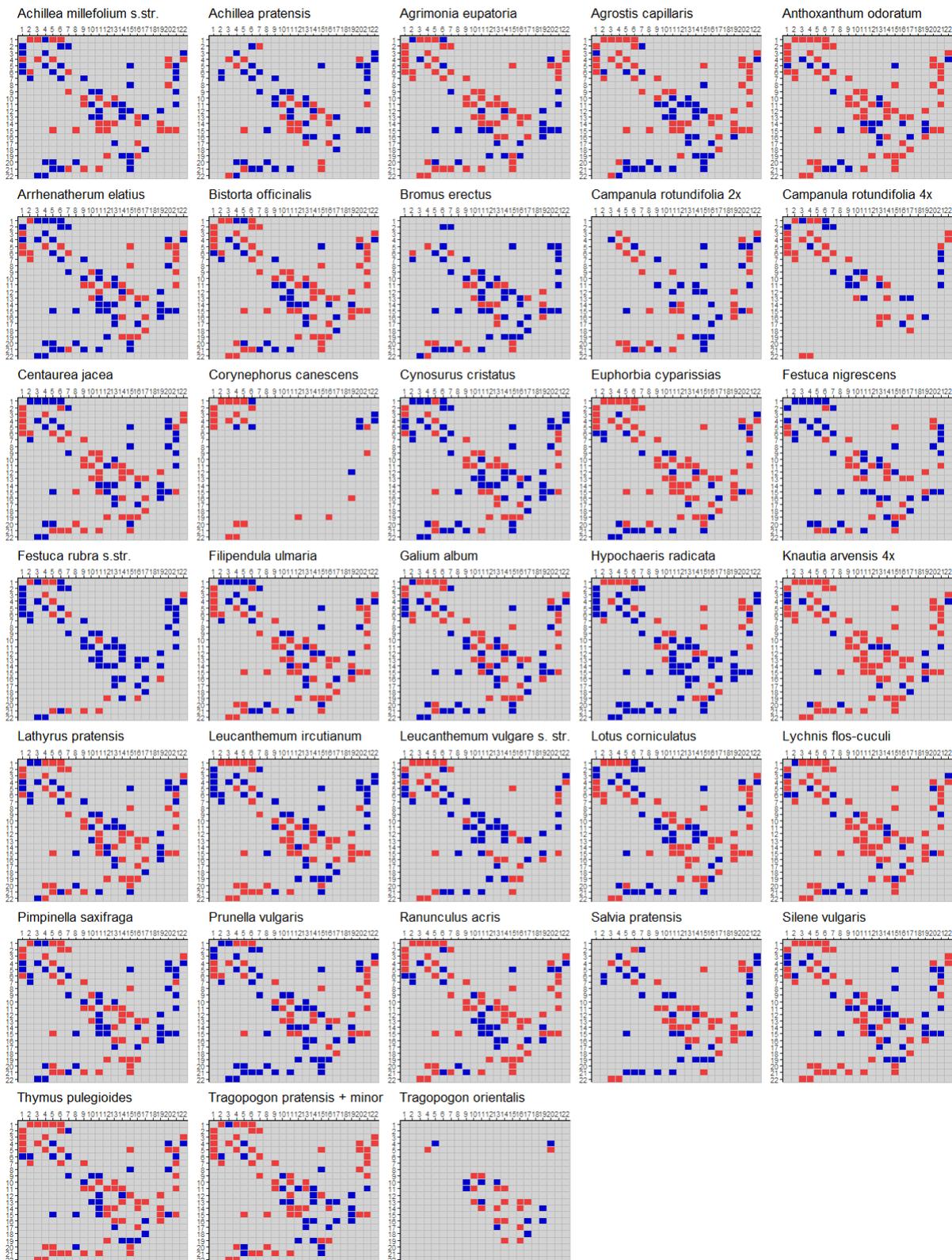


Abb. 84 Zulässige (blau) und unzulässige (rot) Kombinationen aus Ziel-UG (Y-Achse) und Ersatz-UG (X-Achse) basierend auf dem Vergleich der paarweisen genetischen Distanzen. Nur die Vergleiche zwischen benachbarten UG sind dargestellt. Andere Vergleiche und Vergleiche für Ziel-UG mit $N \leq 1$ sind grau.

Für eine Bewertung dieser Praxis aus populationsgenetischer Sicht vergleichen wir im Folgenden daher die paarweisen genetischen Distanzen zwischen Individuen innerhalb eines Ziel-UG

mit den paarweisen Distanzen zu Individuen aus einem jeweiligen Nachbar-UG. Ob genetische Distanzen zwischen UG im Mittel höher sind als innerhalb von UG, wurde dann anhand eines linksseitigen 95 % Konfidenzintervalls für die Mittelwertdifferenz durch Bootstrapping ermittelt. Die Ergebnisse hier müssen nicht unbedingt symmetrisch sein, d. h. für ein Ziel-UG A kann Saatgut eines bestimmten benachbarten UG B geeignet sein, umgekehrt muss für das Zielgebiet B aber Saatgut aus A nicht zwingend geeignet sein.

Die Ergebnisse dieser Analyse sind UG- und artspezifisch (Abb. 84). So wäre z. B. für *Agrostis capillaris* nach diesem Kriterium für das UG 1 kein Saatgut aus einem Nachbar-UG geeignet. Für *Arrhenatherum elatius* hingegen wäre für das UG 1 mit der Ausnahme von UG 2 Saatgut aus allen Nachbar-UG geeignet (UG 3, 4, 5, 6). Das ist insofern bemerkenswert, da UG 1 und UG 2 zu einem Produktionsraum (Nordwestdeutsches Tiefland) zusammengefasst sind und nach ErMiV § 4(2) Saatgut vorzugsweise aus angrenzenden UG des selben Produktionsraums ersetzt werden sollte.

Eine Verallgemeinerung über alle Arten hinweg gibt Abb. 85. Für die Mehrzahl der UG gilt, dass ein großer Anteil der Arten sich signifikant von den Nachbar-UG unterscheidet. Aufgrund der ausgeprägt artspezifischen Muster, lassen sich aus dieser Verallgemeinerung keine generellen, über alle Arten hinweg vertretbaren Transferregeln zwischen Nachbar-UG ableiten. **Unsere Ergebnisse sprechen somit klar gegen eine pauschale Ersatzregel.**

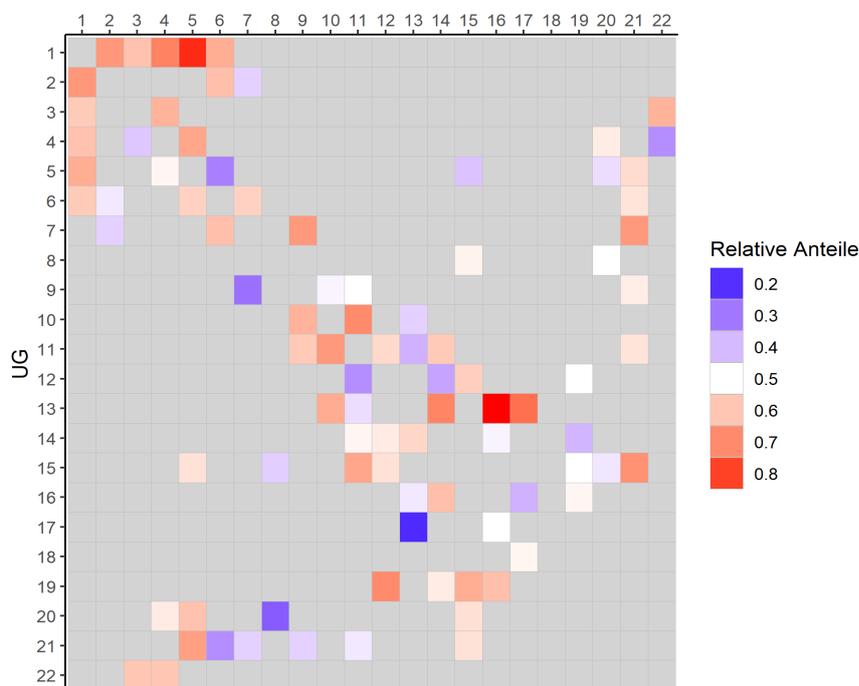


Abb. 85 Zusammenfassende Synopse zulässiger Ersatzherkünfte aller Arten (siehe Abb. 84). Relative Anteile unzulässiger Kombinationen aus Ziel-UG und benachbartem Ersatz-UG. In Rottönen dargestellt sind in der Mehrzahl (> 50 %) unzulässige Kombinationen. Zum Beispiel würde bei einem pauschalen Austausch von Saatgut zwischen UG 22 und UG 3 bei 60 % der Arten genetisch signifikant unterschiedliches Material eingebracht.

5.4 Alternative Ursprungsgebiete

Die übergeordnete Frage lautet, ob die aktuell geltenden 22 Ursprungsgebiete in der Zahl und in ihrem geographischen Umfang gerechtfertigt sind, ob sie in ihrem Zuschnitt mit den empirischen genetisch-geographischen Mustern übereinstimmen, oder welche alternativen Zuschnitte der Ursprungsgebiete die genetisch-geographischen Muster besser wiedergeben.

Die Rechtfertigung von Regiosaatgut-Ursprungsgebieten ist die Anpassung der Pflanzenarten an regionale Umweltbedingungen und deren hohe genetische Ähnlichkeit innerhalb von Regionen. Alle untersuchten Arten verfügen über solche, mehr oder weniger ausgeprägte regionale Muster. Da das Regiosaatgut-System ein generelles System für alle Arten ist, verstehen wir die Bildung von alternativen UG-Einteilungen als Multi-Arten-Synthese der räumlichen genetischen Muster. Dabei ist nicht mehr die Übereinstimmung oder Nicht-Übereinstimmung der UG-Grenzen mit den Mustern einer einzelnen Art von Bedeutung, sondern die Integration über alle Arten. Diese Synthese erfolgt über verschiedene Klassifikationsverfahren auf Basis verschiedener Repräsentationen der genetischen Daten. Eine zusammenfassende Übersicht über das Vorgehen zeigt Abb. 25 im Methodenteil.

Die mittels Algorithmen ermittelten Kartenvorschläge integrieren die genetischen Muster über alle Arten, können aber keine weiteren externen Argumente berücksichtigen. Gleichzeitig müssen UG-Einteilungen in der Praxis funktionieren, wo Argumente wie Angebot und Nachfrage, Verwaltungsstrukturen, etablierte Produktionsstrukturen, historische Gegebenheiten etc. eine Rolle spielen. Daher ist die Aufgabe der Abgrenzung von Ursprungsregionen keine rein naturwissenschaftliche. Mit viel Erfahrung in der Entwicklung forstlicher Herkunftsgebiete in Kanada formulierten Yin & Yanchuck (2006): *“Though science drives the process, practical experience and knowledge (i.e., the ‘art’), plays an equally significant role in forming the guidelines for their operational practicability and administrative capability and efficiency. A seed transfer guideline that is anchored in such a framework of scientific concept and methodology, and practical experience and knowledge is expected to be functionally realistic.”* Daher folgt auf eine algorithmenbasierte Entwicklung von UG-Einteilungen eine Beratungsphase mit Interessenvertretern der Praxis. Im Rahmen des RegioDiv-Projektes kann diese Beratungsphase nur begonnen werden. Eine Bewertung und Abwägung der wissenschaftlichen und angewandten Argumente sowie die praktische Umsetzung müssen separat erfolgen.

5.4.1 Multi-Arten-Daten der genetischen Struktur

Die genetische Struktur aller Arten über alle TG wurde zusammengefasst in drei Datensätzen, den skalierten PCA-Achsenwerten (metaPCA, Abb. 86), der Q-Matrix der Admixture-Analyse (metaQ, Abb. 87) und den Matrizen von Nei's genetischer Distanz. In den metaPCA- und metaQ-Tabellen sind einerseits verschiedene Gruppierungen von TG und Arten/Genpools zu erkennen (Abb. 86, Abb. 87). Gleichzeitig sind oft keine scharfen Grenzen zwischen vermeintlichen Gruppen erkennbar. Außerdem ist die in diesen Abbildungen gewählte Form der Clustering und Sortierung nur eine von vielen Möglichkeiten.

Die abgebildeten Datensätze waren die Grundlage für die Klassifikationen der TG in neue UG. Grundlage dieser Analyse waren die verfügbaren Datensätze im Juni 2023. Danach wurden weitere Proben analysiert für *Achillea millefolium* agg. und *Lychnis flos-cuculi*, so dass für diese beiden Arten in der folgenden Analyse etwas kleinere Datensätze verwendet wurden als in Kap. 4 gezeigt.

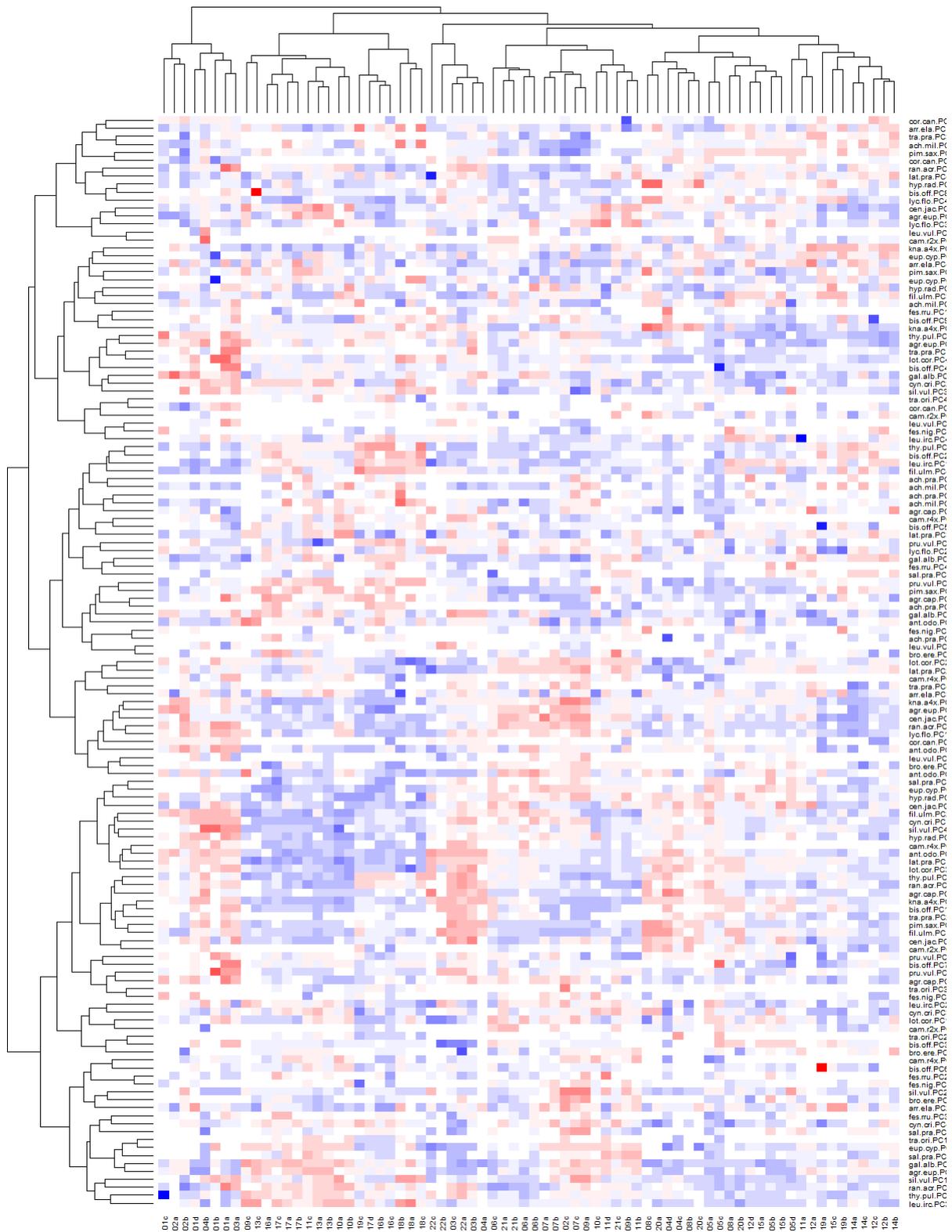


Abb. 86 MetaPCA-Matrix, farbkodierte (blau -> rot) skalierte Achsenwerte auf den ersten vier PCA-Achsen aller Arten (Zeilen) in allen TG (Spalten) als Basis für die Entwicklung von UG-Einteilungen (vgl. Abb. 24). Die Sortierung und Klassifikation der Zeilen/Spalten erfolgte auf Basis der euklidischen Distanzen und UPGMA-Clustering und ist nur eine von vielen Möglichkeiten der Clustering.

5.4.2 Erklärte genetische Varianz als Bewertungskriterium von Ursprungsgebiets-Einteilungen

Um alternative UG-Einteilungen auf populationsgenetischer Ebene vergleichen und bewerten zu können, berechnen wir für jede Einteilung den sV_{UG} -Wert, der skalierten erklärten genetischen Varianz zwischen den UG (Abb. 88, vgl. Kap. 2.9.4). Für den *Status quo* der aktuellen 22 UG (Prasse et al. 2010) beträgt der Wert von $sV_{UG} = 0,697$ (CI 0,665-0,731), d. h. es werden im Mittel über die Arten 70 % der skalierten genetischen Varianz zwischen den UG erfasst. Diese Marke soll als Vergleichsmaßstab für die Bewertung alternativer UG-Zuschnitte gelten: Ein alternatives UG-System muss mindestens diese Marke erreichen.

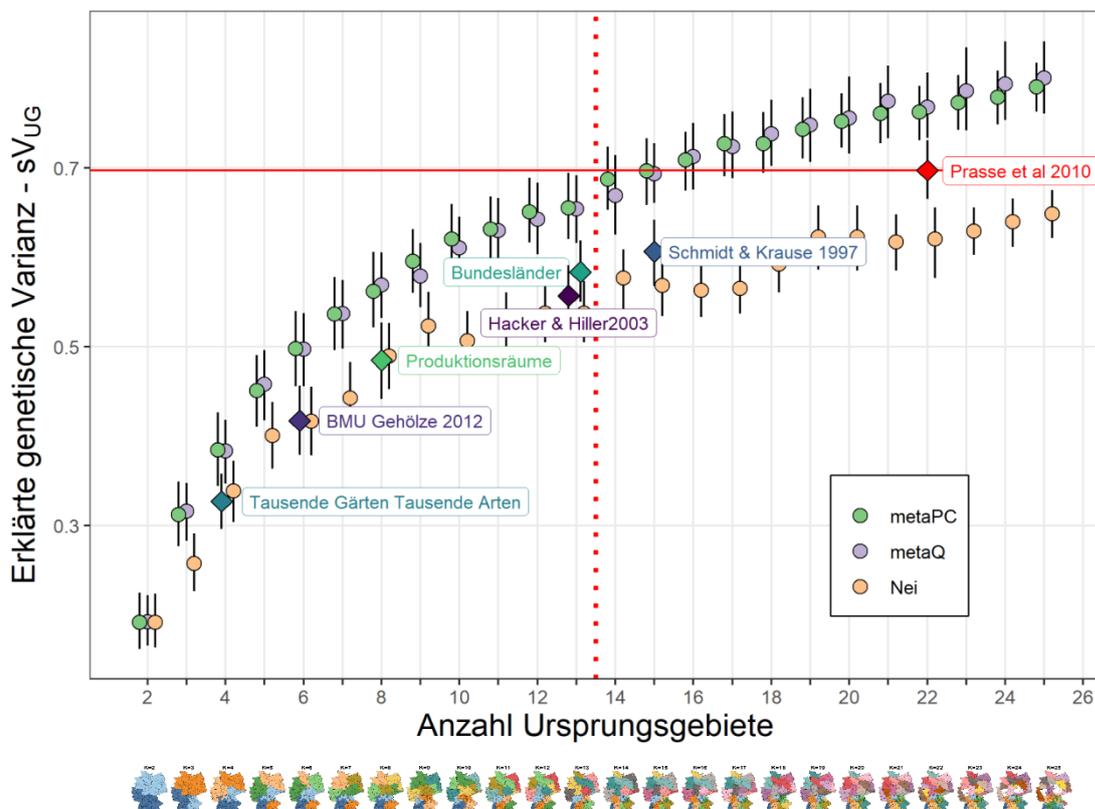


Abb. 88 Skalierte erklärte genetische Varianz zwischen UG, sV_{UG} , für algorithmisch erzeugte Gebietsysteme für verschiedene Datengrundlagen (PCA, Q-matrix, Nei's Distanz) mit der jeweils den sV_{UG} maximierenden Lösung für $K = 2-25$ und das Artenset Min. Außerdem wurden einige alternative Ursprungsgebieteinteilungen bewertet. Der Fehlerbalken stellt das 95 % Konfidenzintervall des Mittelwertes über die Arten dar. Die rote Linie markiert den Wert von $sV_{UG22} = 0,696$, den das aktuell geltende UG22-System (Prasse et al. 2010) erreicht. Die gestrichelte rote Linie markiert die kleinste Zahl an UG, bei denen das obere Konfidenzintervalls den Wert von sV_{UG22} einschloss. Die unten abgebildeten Karten stellen die aus dem metaQ-Datensatz ermittelten Klassifikationen dar (graublau Punkte).

Auf Basis der genetischen Daten in Form von PCA-Achsen, Admixture-Q-Matrix oder Matrizen der genetischen Distanz wurden alternative UG-Zuschnitte ermittelt. Wie Abb. 88 zeigt, hat die Zahl der gebildeten Gruppen einen starken Einfluss auf die erklärte genetische Varianz. Der Wert von sV_{UG} nimmt mit steigendem K stetig zu. Je höher die Zahl der UG ist, desto besser kann die genetische Vielfalt erklärt werden, d. h. umso besser entspricht die gebildete UG-Kulisse den genetischen Mustern. Bis ca. $K = 7$ steigt die erklärte genetische Varianz stark an.

Dann wird der Zuwachs mit steigendem K schwächer, so dass ab ca. $K = 10$ nur noch kleine Zugewinne erreicht werden.

Ab einer Zahl von $K = 14$ können Cluster-Lösungen erreicht werden, deren sV_{UG} -Wert \pm Konfidenzintervall den Wert von sV_{UG22} erreichen, und damit statistisch nicht schlechter sind als der Status quo (gestrichelte Linie in Abb. 88). Ab einer Zahl von $K = 16$ werden für die metaQ und metaPC-Methode regelmäßig Cluster-Lösungen gefunden, deren sV_{UG} -Wert so hoch oder höher ist als der Vergleichsmaßstab von UG22.

Wir haben zusätzlich einige für Deutschland vorgeschlagene Gebietseinteilungen, unabhängig davon, ob sie für Regiosaatgut entwickelt wurden, mit dem sV_{UG} -Wert charakterisiert und in das vergleichende Schema mit aufgenommen (Abb. 88). Diese Gebietseinteilungen erreichen nur vergleichsweise geringe sV_{UG} -Werte. Für die jeweils selbe Anzahl an Gebieten liegen diese Vorschläge immer unter denen der hier durch objektive Algorithmen erreichten Einteilungen. In nur 4 Gebiete gegliedert ist eine Karte, die auch von der Initiative „Tausende Gärten Tausende Arten“ verwendet wird (<https://www.tausende-gaerten.de/gruene-landkarte/karte/>). Mit einem Wert von $sV_{UG} = 0,32$ erfasst sie damit nur ca. $\frac{1}{3}$ der vorhandenen genetischen Vielfalt und weniger als die Hälfte der als Maßstab geltenden UG22-Karte. Weitere Karten für krautige Arten sind die Produktionsräume (nach ErMiV, $K = 8$, $sV_{UG} = 0,48$) und die Einteilung von Hacker & Hiller (2003) ($K = 13$, $sV_{UG} = 0,56$).

Auch der sV_{UG} -Wert der aktuellen Regiosaatgut-Karte mit 22 UG liegt unter den Werten für algorithmisch erzeugte Einteilungen mit 22 Gebieten. D. h. der Wert von 0,697 kann bereits mit weniger als 22 Gebieten erreicht werden. Andererseits könnte mit anders definierten 22 UG eine wesentlich bessere Entsprechung zu den existierenden genetisch-geographischen Gruppen gefunden werden.

5.4.3 Rein genetisch optimierte Ursprungsgebiets-Einteilungen

Die Klassifikationsverfahren führten für jedes K zu sehr vielen verschiedenen, einzigartigen, qualitativ ähnlich guten Lösungen. Konkret stieg die Zahl der einzigartigen Lösungen aus den jeweils 100 erzeugten Lösungen von 1 bei $K = 2$, auf 31 bei $K = 5$, auf 87 bei $K = 10$ und auf ≥ 95 ab $K = 15$ (Datensatz PCA, Artenset Min). Aus den jeweils 100 erzeugten Lösungen wurde daher für die folgende Darstellung sowohl eine Konsenslösung erzeugt als auch die, bezogen auf den sV_{UG} -Wert, optimale Lösung ausgewählt. Grundsätzlich gilt aber, dass es sehr viele weitere, ähnlich gute Klassifikationslösungen gibt. Konkret bedeutet dies, dass es keine einzig „wahre“ Lösung gibt, sondern dass ein großer Spielraum existiert, der produktiv für die Erarbeitung einer praktischen Lösung genutzt werden kann. **Weder die Zahl nötiger UG, noch der Zugschnitt der UG ergibt sich eindeutig aus den empirischen Daten.**

Abb. 89 zeigt exemplarisch die UG-Einteilungen für $K = 16$ für die drei zugrunde liegenden Datensätze Meta-PCA-Matrix, Meta-Q-Admixture-Matrix und Nei' Distanz-Matrizen, und für zwei Arten-Sets (Min, Max), sowohl die Konsensus-Variante und die „beste“ Lösung, die für das jeweilige K einen maximalen sV_{UG} -Wert erreichte (bzw. einen minimalen Nei's Distanz-Wert beim Nei's Distanz-Datensatz). Die entsprechenden Karten für $K = 2-22$ sind im Anhang C zu finden. Wir zeigen die Variante für $K = 16$ deshalb, weil 16 die kleinste Zahl ist, bei der viele der ausgewählten Lösungen schon einen sV_{UG} -Wert über dem Vergleichsmaßstab sV_{UG22} aufweisen.

Die Datensätze **PCA** und **Q** liefern relativ ähnliche Lösungen mit hohen sV_{UG} -Werten, während die auf Nei's Distanz beruhenden Lösungen stark abweichende, wesentlich heterogenere

und nicht kohärente Lösungen liefern. Dies kann darauf beruhen, dass die genetische Struktur jedes TG nur mit einem einzigen Wert, Nei's Distanz, erfasst wurde, also auf eine einzige Zahl reduziert wurde, während in der metaPCA-Matrix vier, und in der metaQ-Matrix bis zu acht Dimensionen erfasst wurden, die letztlich eine genauere Abbildung der genetischen Verhältnisse erlaubten. Wir ziehen daher nur die auf der PCA- und Admixture-Q-Matrix beruhenden Analysen näher in Betracht.

Die mit dem kleineren Artenset Min erzeugten Lösungen haben höhere sV_{UG} -Werte als die mit dem Artenset Max erzeugten, was an der erhöhten Komplexität des größeren Artenset liegt. Die Gruppierungen der TG sind im Übrigen in beiden Artensets sehr ähnlich.

K=16	Artenset Min, 33 Taxa		Artenset Max, 36 Taxa	
	Konsensus	Best	Konsensus	Best
PCA	PCs.Min.Con Var=0.708 Nei=0.365	PCs.Min.Best Var=0.709 Nei=0.373	PCs.Max.Con Var=0.695 Nei=0.363	PCs.Max.Best Var=0.696 Nei=0.36
				
	Q.Min.Con Var=0.7 Nei=0.376	Q.Min.Best Var=0.713 Nei=0.372	Q.Max.Con Var=0.699 Nei=0.364	Q.Max.Best Var=0.697 Nei=0.367
Q				
	Nei.Min.Con Var=0.505 Nei=0.429	Nei.Min.Best Var=0.563 Nei=0.401	Nei.Max.Con Var=0.57 Nei=0.4	Nei.Max.Best Var=0.568 Nei=0.389
Nei				

Abb. 89 Alternative UG-Einteilungen für K = 16 basierend auf den Datensätzen PCA-Matrix, Admixture Q-Matrix und Nei's Distanz-Matrix (Zeilen) und unter Verwendung der Artensets Min (33 Taxa) und Max (36 Taxa). Es wurden jeweils der Konsensus über 100 Lösungen ermittelt (Spalten „Konsensus“) und die beste Lösung („Best“) ausgewählt. Der jeweilige sV_{UG} -Wert („Var =“) und Nei's Distanz („Nei =“) ist angegeben. Siehe Anhang C für entsprechende Abbildungen für K = 2-22.

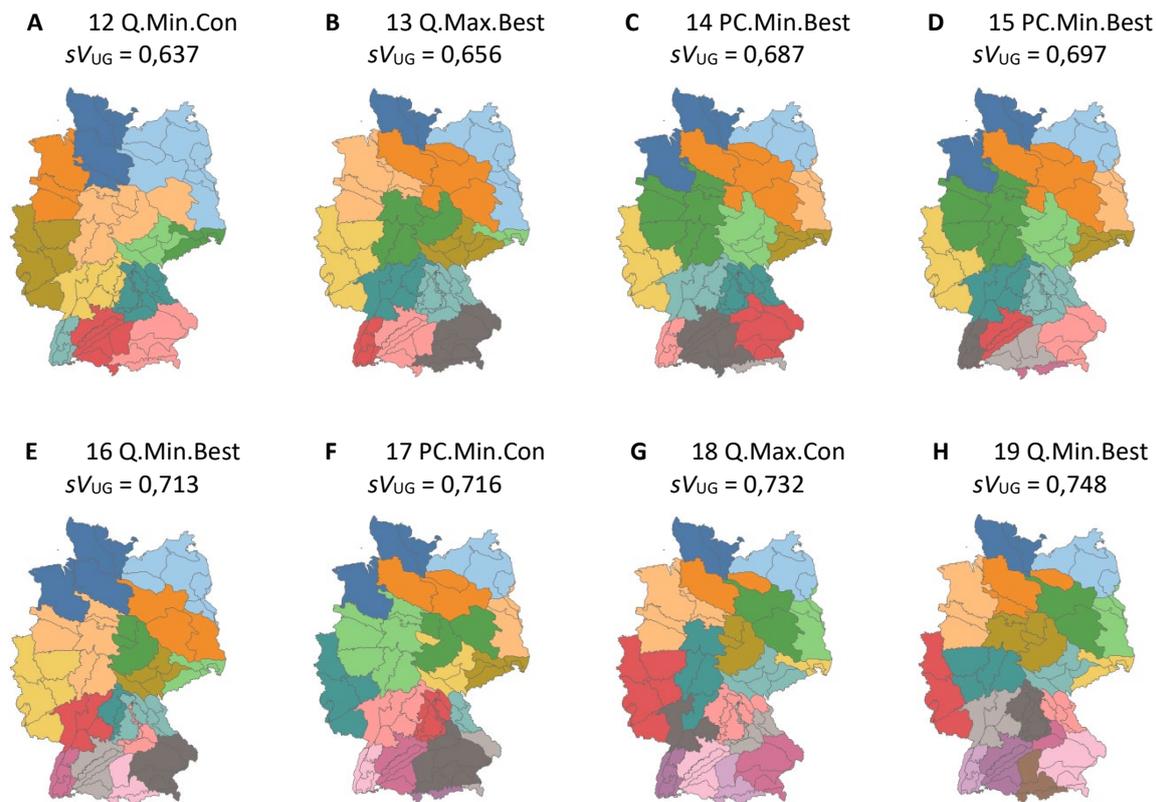


Abb. 90 Auswahl von je einer Karte für $K = 12$ bis $K = 19$ aus allen mit Algorithmen erzeugten Varianten (Anhang C). Die Auswahl erfolgte vor allem nach der Kohärenz der erzeugten Gebiete. Für jede Karte ist angegeben die Zahl der Gebiete, die Datengrundlage (PC = PCA-Achsen, Q = Admixture Q-Matrix,), das verwendete Artenset (Min/Max) und ob es sich um eine Konsenslösung („Con“) oder die Lösung mit maximalem sV_{UG} -Wert („Best“) handelt.

Um die Vielzahl der Möglichkeiten weiter einzugrenzen wurde eine Auswahl von je einer räumlich möglichst kohärenten UG-Einteilung für $K = 12-19$ getroffen (Abb. 90). Ab $K = 15$ wird der sV_{UG22} -Wert erreicht oder überschritten, so dass die Karten ab $K = 15$ akzeptable alternative Ursprungsgebiete abbilden. Sie erlauben es gleichzeitig, die Zahl der UG erheblich zu verringern, ohne Qualitätsverlust bezüglich der genetischen Vielfalt.

Es zeigen sich in diesen algorithmisch erzeugten Gruppierungen folgende generellen Muster bzw. Tendenzen (vgl. Abb. 89, Abb. 90, Anhang C):

- Die meisten gebildeten Gruppierungen sind **räumlich kohärente Einheiten**, obwohl in die Analyse keinerlei geographische Information einging. Dies ist die Konsequenz der in fast allen Arten beobachteten Isolation-durch-Distanz.
- Die gebildeten Gruppierungen sind **nicht identisch mit Ursprungsgebieten** in der aktuell gültigen Form (ErMiV 2011, Prasse et al. 2010).
- Ebenfalls als Konsequenz der Isolation-durch-Distanz-Muster haben die meisten der gebildeten Gruppierungen eine **ähnliche Größe**.
- **Langgestreckte UG werden geteilt** quer zur Längsrichtung und mit Nachbar-TG vereinigt, z. B. UG 4, 11, 16, 17, 18, 19.

- **Mittelgebirge, die Alpen** und andere steile Umweltgradienten finden meist keine Entsprechung in den gebildeten Gruppierungen. In der Regel werden diese mit den benachbarten Flachlandregionen gruppiert. Dies ist wiederum die Folge des Fehlens entsprechender genetischer Differenzierung zwischen Vor- und Hochland.
- Es gibt spezifische Gruppen von Teilgebieten, die über UG-Grenzen hinweg, sehr oft gebildet werden:
 - eine eigene **Gruppe im Norden**: 1a + 3a (+1b+1d)(+1c). Diese Gruppierung resultierte in ähnlicher Form aus der Homogenitätsanalyse (Abb. 83). Sie unterstreicht, dass die großskalig definierte Grenze zwischen der atlantischen und kontinentalen biogeographischen Region, die zwischen 1a und 3a verläuft, keine Entsprechung in innerartlichen genetischen Mustern findet. Die Gruppierung ist begründet einerseits durch innerartlichen Gruppen, die 3a von UG 3 abtrennen (z. B. *Agr.cap*, *Ran.acr*) oder 1a von UG 1 (*Agr.eup*, *Fil.ulm*), andererseits alleine aus der Isolation-durch-Distanz, da die beiden TG jeweils randlich in ihren UG liegen, und sich zwangsläufig genetisch sehr ähnlich sind.
 - „**West-Gruppe**“: 2c + 7c + 9a (+7a)(+7b). Diese Gruppe entsteht durch die Trennung zwischen 9a (Saarpfälzer Bergland) und Rest-UG 9 (Oberrheingraben, Maintal) in einigen Arten (*Agrimonia eupatoria*, *Centaurea jacea*, *Cynosurus cristatus*, *Ranunculus acris*, *Salvia pratensis*, *Silene vulgaris*) und zwischen 2c und UG 2 in anderen (z. B. *Knautia arvensis* 4x, *Pimpinella saxifraga*) zusätzlich zur jeweiligen Randlage von 9a und 2c in ihren UG. Insbesondere die bisherige Zuordnung von TG 9a scheint auch aus Natursicht unlogisch (vgl. Abb. 2A).
 - **Aufspaltung des Voralpenlandes** (UG 16, 17) in zwei bis drei von West nach Ost gereichte Gebiete; teilweise unter Einbeziehung nördlich anschließender UG (13, 14, 19) oder des schmalen Alpenbereiches (UG 18).
 - **Aufspaltung von UG22** in einen Nordteil (zu UG3) und einen Südteil (zu UG4). Das kleine UG 22 zeigt in keiner der Arten eine genetisch selbstständige Position unabhängig von den Nachbarregionen UG 3 und 4. Eine Auftrennung von UG 22 in Nord und Süd zeigen dagegen *Agrostis capillaris*, *Campanula rotundifolia* 4x, *Euphorbia cyparissias*, *Galium album* und *Lychnis flos-cuculi*.

Nebenbemerkung: Die hier entwickelten alternativen UG-Einteilungen beruhen auf den zu Beginn des Projektes definierten Teilgebieten (TG). Deren Aggregation zu UG führt teilweise wiederum zu langgestreckten Konstellationen. Bei der eventuellen praktischen Umsetzung dieser alternativen Ursprungsgebiete sollten daher gegebenenfalls die TG-, bzw. die sich ergebenden UG-Grenzen unter praktischen Gesichtspunkten überdacht werden. So könnten z. B. bei einer O-W-Aufteilung von UG 17 die westlich des Lech gelegenen Teile des TG 17c zu 17a/b gestellt werden. Desgleichen könnte bei einer evtl. N-S-Teilung von UG 22 das langgestreckte TG 22c auf Höhe der Alten Oder geteilt werden.

5.4.4 Beratung mit PAG und Interessenvertretern

In der projektbegleitenden Arbeitsgruppe, in der VertreterInnen der Wildsaatgut-produzenten, des Naturschutzes auf Länder- und Bundesebene sowie der Wissenschaft vertreten waren, wurden die generellen Ergebnisse und die algorithmisch erzeugten Kartenvorschläge im Hinblick auf die praktische Umsetzung in mehreren Treffen diskutiert.

Es wird von allen Mitgliedern der PAG anerkannt, dass die durch das Projekt gewonnenen Erkenntnisse zu kryptischer Diversität, bzw. Ploidievariation vertieft werden sollten und dass diesen in Zukunft eine stärkere Bedeutung in der Regiosaatgut-Praxis eingeräumt werden muss. Es bleibt zu klären, ob eine Integration der Problematik in den Artenfilter alleine ausreicht oder zusätzliche bzw. andere Regelungen geschaffen werden müssen.

Die Saatgutproduzenten sehen in den Ergebnissen zu IBD (Kap. 5.2.1.), zur Homogenität der einzelnen UG und den artspezifischen Ersatzregionen (Kap. 5.3.2) wesentliches Potential für erweiterte Regelungen. Besonders kritisch wird die, laut ErmiV, für das Inverkehrbringen derzeit noch mögliche generelle Ersatzregelung aus Nachbar-UG gesehen, die unter Umständen besonders große räumliche Entfernungen zwischen Ziel- und Ursprungsregionen erlaubt. Art-spezifische Ersatzregelungen bzw. Gebietsabgrenzungen sind möglicherweise einem generalisierten System vorzuziehen. Die dafür notwendige Datenbasis ist allerdings — mit den vorliegenden Ergebnissen — nur für etwa 15 % der regelmäßig in Form von gebietseigenem Saatgut ausgebrachten Arten vorhanden. Eine Erweiterung dieser Basis wird von seitens der Produzenten daher als notwendig erachtet.

Bezüglich der Verwendung von Ersatzherkünften wurde diskutiert, ob und wie sehr große Entfernungen überbrückt werden dürfen. In Norddeutschland ergibt sich sowohl in der aktuell gültigen UG22-Karte als auch bei alternativen Zuschnitten regelmäßig die Situation, dass in W-O-Richtung nur 2 UG von der Westgrenze zur Ostgrenze Deutschlands gebildet werden. Ein Austausch von Samenmaterial in angrenzende UG hätte somit zur Folge, dass dasselbe Saatgut vom Emsland an der holländischen bis zum Oderbruch an der polnischen Grenze verwendet würde. In diesen Situationen muss eine entsprechende Regel greifen, die einen solchen Austausch explizit untersagt. Für die aktuelle UG-Karte sollte gelten, dass es keinen generellen Austausch/Ersatz zwischen den UG 1 und UG 3 geben darf. Das ist insofern tragisch, als gezeigt wurde, dass in Schleswig-Holstein die direkt benachbarten Teilgebiete 1a und 3a nicht genetisch differenziert sind.

Die im Projekt algorithmisch erzeugten Gebietsabgrenzungen würden Veränderungen an praktisch allen bisher gültigen UG notwendig machen und ein komplett neues Gebietssystem wäre die Folge. Unterstützend wurde von behördlicher Naturschutzseite hervorgehoben, dass es — mit den Ergebnissen aus diesem Projekt — nun ein „Fenster der Möglichkeiten“ gibt, das genutzt werden sollte, um alle nötigen Veränderungen zu machen statt nur kleiner Korrekturen. Andererseits hätte die Umsetzung eines neuen Gebietssystems z.T. drastische Konsequenzen für die seit 2010 etablierten Abläufe und die aufgebauten Vermehrungslinien und Bestände an Basissaatgut der Saatgutproduzenten. Von Seiten der Produzenten besteht Bereitschaft zur Neustrukturierung der Gebietskulisse eher für einzelne Bereiche, wie z. B. bei der Integration von UG 8 und UG 22 in andere UG oder der Zusammenlegung der TG 1a und 3a in ein neues UG.

Die Tatsache, dass es auf Basis der Muster der genetischen Vielfalt der > 30 Pflanzenarten nicht „die eine wahre Lösung“ einer Konfiguration von Ursprungsgebieten gibt, sondern eine Vielzahl an plausiblen und, gemessen an der erklärten genetischen Varianz aller Arten (sV_{UG} -Wert), qualitativ akzeptablen Lösungen, eröffnet einen großen Spielraum für die Erarbeitung praktischer Lösungen. Daher wurden im Laufe der Diskussion über 30 verschiedene Kartenvorschläge erzeugt und diskutiert (siehe Anhang D). Als Vergleichsmaßstab diente die aktuell gültige UG22-Karte mit einem Wert von $sV_{UG22} = 0,696$. Im Folgenden werden unterschiedliche Überlegungen, Vorschläge und Kriterien bei einer Neuordnung der Gebietseinteilung umgesetzt und bewertet:

Aus der Sicht der Saatgutproduzenten ist eine Zusammenlegung kompletter UG einfacher umsetzbar als deren Aufteilung.

- Die von den Saatgutproduzenten befürwortete Zusammenlegung von UG 8 und UG 20 verringert den sV_{UG} -Wert leicht auf 0,690 (siehe Karte WD06 in Anhang D). Wird zusätzlich UG 15+8+20 eingebunden, so sinkt der Wert stark ab (Karte SZ1, SZ2). Wird die Zusammenlegung von UG 8 + 20 und die Auftrennung von UG 22 kombiniert mit der Einrichtung eines neuen UG in Schleswig-Holstein (1a+3a), ergibt sich insgesamt eine Erhöhung des sV_{UG} -Wertes auf 0,71 (Abb. 91).
- Die Zusammenlegung von größeren Naturräumen, wie Bayer.+Thüringer Wald (UG 19+15) und von Fränk.+Schwäb. Alb (UG 13+14) und des gesamten Alpenvorlandes (UG 16+17) in einem noch weitergehenden Vorschlag (BW1) führen zu sehr langgestreckten UG und insgesamt zu einer starken Verringerung von sV_{UG} auf 0,648.



Abb. 91 Kartenvorschlag mit K = 21 UG und Veränderungen in NO-Deutschland: UG 8+20, Aufteilung UG 22, neues UG in Schleswig-Holstein. Farben kennzeichnen neue UG.

Diese Versuche zeigen, dass die Zusammenlegung von ganzen UG in der Regel zu einer Verschlechterung des sV_{UG} -Wertes führt und nur durch Kombination mit genetisch begründeten Veränderungen kompensiert werden kann, die zu einer Verbesserung des sV_{UG} -Wertes führen (s.u.).

Ausgehend vom aktuellen UG-Zuschnitt wurden alternative Karten mit schrittweisen Veränderungen an einzelnen UG entwickelt mit dem Ziel, die als inhomogen identifizierten UG (Abb. 83) homogener zu gestalten (Karten WD02-WD16 in Anhang D). Es zeigt sich, dass:

- eine Aufteilung von UG 22 auf UG 3 bzw. UG 4 sich leicht negativ auf den sV_{UG} auswirkt (sV_{UG} 0,690, WD05).
- die Errichtung eines neuen nördlichen UG aus 1a und 3a eine starke Erhöhung des sV_{UG} (0,720, WD02) bewirkt. Dies unterstreicht die genetische Eigenständigkeit dieses Gebietes.

- in Kombination mit diesem neuen UG „1a3a“ UG 8 und 20 zusammengelegt und UG 22 aufgeteilt werden kann, ohne dass sV_{UG} insgesamt abnimmt (sV_{UG} 0,710, WD08, Abb. 91).
- die Bildung einer eigenen Westgruppe (2c+7b+7c+9a; 7a in UG2) im Vergleich zur aktuellen UG22-Einteilung zu minimaler Verbesserung führt ($sV_{UG} = 0,700$, WD09).
- die Abtrennung von 11c zu UG 13 positiv ist (sV_{UG} 0,703, WD10), ebenso eine O-W-Aufteilung von UG 16+17 anstatt der bestehenden N-S-Aufteilung (sV_{UG} 0,707, WD11).
- die schrittweise Kombination (WD12-WD17) dieser einzelnen Veränderungen zu gleichbleibend oder höheren sV_{UG} -Werten führt, insbesondere, wenn effektive Maßnahmen („1a3a“, 11c in 13, O-W-Aufteilung UG16/17) kombiniert werden, so dass z. B. im Vorschlag WD17 bei $K = 21$ ein Wert von $sV_{UG} = 0,721$ erreicht wird, also wesentlich höher als der Vergleichsmaßstab für die aktuelle UG-Einteilung (Abb. 92A).

Fazit dieser Vergleiche ist, dass nicht jede von der Homogenitätsanalyse (Abb. 83) motivierte Einzelveränderung große Effekte auf den sV_{UG} -Wert hat, und dass insgesamt Veränderungen an vielen UG resultieren.

Ein zusätzlicher Aspekt, der berücksichtigt werden sollte, ist die Biogeographie und Verbreitung der Arten im Zusammenhang mit dem Mechanismus des aktuell geltenden Artenfilters, der Arten zulässt bei einer Messtischblattfrequenz $> 60\%$ im UG. Wenn Gebirge und benachbartes Flachland ein UG bilden, wie in den algorithmisch erzeugten Karten, dann könnte das dazu führen, dass montane/alpine Arten ausgeschlossen werden müssen. Daher sollten biogeographisch eigenständige Gebiete wie Mittelgebirge und Alpen auch eigenständige UG bilden. So kann dort die Verwendung UG-typischer montan/alpin verbreiteter Arten gesichert werden. Andererseits könnte ein solches Problem von Verbreitungsgrenzen innerhalb von UG durch empfohlene Verwendung subregionaler Herkünfte (Skowronek et al. 2023).

Es wurden im Folgenden drei Vorschläge entworfen, die versuchen, sowohl die grundsätzlichen Erkenntnisse der algorithmischen Lösungen als auch spezifische angewandte Argumente zu integrieren (Abb. 92B-D). Außerdem wurden die Alpen, der Schwarzwald und teilweise auch der Bayerische Wald eigenständig gehalten. Weitere Aspekte waren eine Verringerung der Zahl der UG < 20 , die Zusammenlegung von UG 8 und 20, die Aufteilung von UG 22, die Etablierung eines UG im Westen aus UG 7 + 9a + (2c) und die weitgehende Zusammenlegung von UG 6 und UG 21 (aber 21c zu 11). Das langgestreckte Rheintal (UG 9 nach Abtrennung von 9a) ist schwierig zu integrieren und kann entweder einzeln gestellt oder mit Teilen von UG 11 vereinigt werden.

- In Karte WD18 (Abb. 92B) wurde die Zahl der UG stark auf $K = 16$ reduziert, der sV_{UG} -Wert (0,699) liegt leicht über sV_{UG22} . Hier wurde zusätzlich UG 9 (ohne 9a) + 11bd + 21c gebildet; aus UG 13, TG 11c und den westlichen Teilen von UG 16/17 wurde ein großes südwestdeutsches UG gebildet, ebenso aus den östlichen Teilen von UG 16/17+19c ein südöstliches. Weitere Änderungen betreffen UG 11a, 12, 14, 19.
- In Karte WD19 (Abb. 92C) sind 18 UG definiert, der sV_{UG} -Wert (0,703) liegt leicht über sV_{UG22} . Hier wurde zusätzlich UG 9 (ohne 9a) einzeln gestellt, UG 19 beibehalten, UG 11abd + 21c, im Südwesten 11c zu UG 13, und westliche bzw. östliche Teile von UG16/17 vereinigt. UG 12 und UG 14 wurden vereinigt.
- Der Vorschlag WD20 (Abb. 92D) ist ähnlich wie WD19, unterscheidet 19 UG, der sV_{UG} -Wert (0,724) liegt deutlich über sV_{UG22} . Hier wurde zusätzlich 1a+3a als eigenes UG etabliert, 6a zu UG 1 gestellt, und 2c nicht zur W-Gruppe ausgegliedert, um UG 2 unverändert zu lassen.

Im Rahmen der Diskussion in der PAG ergab sich keine klare Mehrheitsmeinung, weder zugunsten einer der algorithmisch erzeugten UG-Einteilungen noch zugunsten einer der alternativen Expertenvorschläge. Innerhalb der PAG besteht aber Einigkeit darüber, dass eine wie auch immer ausfallende Änderung der generellen Gebietskulisse eine entsprechend langfristige Übergangsregelung beinhalten muss, um die bestehenden Produktionsabläufe anpassen zu können.

Es besteht grundsätzlich weiterer Bedarf für Überlegungen und Diskussionen über mögliche Änderungen am derzeitigen Regiosaatgut-System unter Berücksichtigung der vorliegenden Ergebnisse, und unter welchen Voraussetzungen diese praktisch umsetzbar sind.

Die PAG begrüßt es daher, die Diskussion im Anschluss an dieses Projekt fortzusetzen. Die vorgestellten Kartenvorschläge (Abb. 90-Abb. 92) stellen dafür Diskussionsgrundlagen bereit.

A



B



C



D



Abb. 92 Vier Kartenvorschläge unter Berücksichtigung verschiedener Kriterien und Beibehaltung der Eigenständigkeit der Mittelgebirge und Alpen, siehe Text.

Wichtige Fragen und Antworten

Die diesem Projekt zugrunde liegenden Fragenkomplexe lassen sich wie folgt zusammenfassend beantworten:

Arten

F: Gibt es generalisierte, genetisch-geographische Muster, die in allen Arten oder in Gruppen von Arten identisch auftreten und damit artübergreifende Ursprungsgebiete rechtfertigen?

A: Alle hier untersuchten Arten zeigen eine individuelle Populationsstruktur mit einer unterschiedlichen Anzahl innerartlicher, räumlich oft kohärenter Gruppen ($K = 2-8$) und unterschiedlicher Verbreitung dieser Gruppen. Über verschiedene Arten hinweg lassen sich großräumige Strukturierungsmuster, wie N-S oder O-W Differenzierungen erkennen. Auch gibt es Arten mit besonders ausgeprägter oder solche mit schwacher genetischer Strukturierung. Allerdings lassen sich diese Muster nicht durch einfache Merkmalskombinationen (z. B. Gräser vs. Kräuter) erklären. Daher können keine verallgemeinerbaren Arten-Gruppen definiert werden. Wir können keine für alle Arten geltenden genetisch-geographische Muster erkennen, aus denen sich mögliche Ursprungsgebiete zwingend ergeben. Allerdings folgt die genetische Struktur aller Arten dem Modell von Isolation-durch-Distanz.

Ursprungsgebiete

F: Sind die Ursprungsgebiete in sich genetisch homogen und von ihren Nachbargebieten genetisch unterschieden?

A: Die genetische Zusammensetzung der meisten Arten variiert kontinuierlich im Raum (Isolation-durch-Distanz). Daher sind die UG im Mittel von ihren Nachbargebieten signifikant genetisch verschieden. Es lassen sich aber relativ heterogene von eher homogenen UG unterscheiden. Für viele UG lassen sich einzelne Teilgebiete identifizieren, die genetisch eine größere Ähnlichkeit mit TG anderer UG aufweisen.

F: Sind die Ursprungsgebiete in ihrer Anzahl und im geographischen Umfang gerechtfertigt?

A: Das System der UG ist nicht artspezifisch definiert und darf daher auch nicht auf Ebene der Einzelarten beurteilt werden. Unter dem hier betrachteten Kriterium der für alle Arten erklärten genetischen Varianz (sv_{UG}) ist die Anzahl der derzeitigen Ursprungsgebiete allerdings nicht gerechtfertigt. Ein ähnlich guter, oder sogar besserer Wert könnte auch mit weniger, alternativ zugeschnittenen Ursprungsgebieten erreicht werden. Der geographische Umfang dieser Ursprungsgebiete ist dann abhängig von der gewählten Anzahl, die kleiner sein kann als 22.

F: Kann aus der Synthese der Ergebnisse aller untersuchten Arten ein veränderter Zugschnitt der Ursprungsgebiete vorgeschlagen werden, der die innerartliche genetische Struktur besser abbildet als das bisherige System?

A: Aus der Synthese aller artspezifischen Ergebnisse lassen sich Vorschläge für alternative Ursprungsgebiete (Anzahl und Abgrenzung) ableiten. Es gibt allerdings keine für die vorliegenden Daten optimale Einzellösung. Optimierte UG-Einteilungen können bereits mit 16 Gebieten die genetischen Muster ebenso gut abbilden wie die aktuellen 22 Gebiete.

Dies eröffnet Spielräume und macht es nötig, Entscheidungen im Diskurs der Interessenvertreter zu fällen. Eine Reihe konkreter alternativer UG-Karten liegt vor und bildet eine Grundlage für weitere Diskussionen.

Wenn Arten mit unterschiedlicher genetischer Struktur einem gemeinsamen UG-System unterworfen werden, kann dies zwangsläufig einerseits zur Zergliederung von auf Einzelartebene eigentlich homogenen räumlich-genetischen Einheiten führen, andererseits zu Homogenisierung von eigentlich genetisch differenzierten räumlich-genetischen Einheiten. Daher lassen die Ergebnisse auch ein artspezifisches Management von Ursprungsregionen (wie z. B. bei den forstlichen Herkunftsgebieten) oder ein entfernungsbasiertes System gerechtfertigt erscheinen.

5.5 Schlussfolgerungen und Perspektiven

Das RegioDiv-Projekt hat eine umfassende Datenbasis der genetischen Struktur von Wiesenpflanzen in Deutschland gelegt (vgl. Durka et al. 2024). Das Schutzgut innerartliche Vielfalt wird damit für Deutschland erstmals repräsentativ und vergleichend für eine Reihe von häufigen Pflanzenarten quantifiziert und räumlich beschrieben. Wir beginnen damit, eine — im Vergleich zur Vielfalt der Lebensräume und der Arten — große Wissenslücke zu füllen. Damit fügen wir auch der gegenwärtigen Diskussion über gebietseigenes Saatgut und einer möglichen Abwägung zwischen den Schutzgütern Artenvielfalt und innerartlicher Vielfalt (Jedicke et al. 2022) einen wesentlichen Beitrag hinzu. Unsere in ihrem Umfang und Tiefe bisher einzigartigen Ergebnisse bieten neben ihrer Relevanz für den Biodiversitätsschutz und das Regiosaatgut-System zahlreiche Anknüpfungspunkte für weitere artspezifische und artübergreifende Arbeiten in grundlegenden Bereichen wie Phylogeographie, Taxonomie und Diversitätsforschung im Allgemeinen.

Während sich artspezifische Konsequenzen für das Regiosaatgut ergeben, zeigt sich auch, dass das bestehende System der Ursprungsgebiete als Repräsentation innerartlicher, genetischer Strukturen verbesserungsfähig ist. Dies betrifft sowohl den Zuschnitt als auch die Zahl der UG, wobei ein großer Gestaltungsspielraum vorhanden ist. Dennoch konnte **kein Konsens über eine veränderte Karte der Ursprungsgebiete** erzielt werden. Wie die Diskussion in der projektbegleitenden Arbeitsgruppe zeigt, ist die Abwägung zwischen wissenschaftlichen Grundlagen zur innerartlichen, genetischen Vielfalt, den Interessen des behördlichen Naturschutzes und der angewandten Regiosaatgut-Praxis ein anspruchsvoller, aber notwendiger Prozess. Dieser Prozess muss in naher Zukunft weitergeführt und abgeschlossen werden. Die Federführung und Moderation dieses Prozesses übernimmt das BfN, Fachgebiet II 1.2 „Botanischer Artenschutz“.

Mit der Einbeziehung gemischtploider Arten kam eine in der Regiosaatgut-Praxis wenig beachtete Problematik in den Blick. Unterschiedliche Cytotypen von gemischt-ploiden Arten sind, wenn sie, wie hier für *Campanula rotundifolia*, *Achillea millefolium* agg., *Euphorbia cyparissias* und *Leucanthemum vulgare* agg. gezeigt, genetisch deutlich voneinander differenziert sind, mit hoher Wahrscheinlichkeit getrennte biologische Arten und müssen entsprechend behandelt werden. Hier besteht weiterer **Forschungsbedarf**, da die Verbreitung von Cytotypen bei gemischt-ploiden Arten, sowohl großräumig als auch auf Landschafts- und Populationsebene, für viele weitere im Regiosaatgut wichtige Arten weitgehend unbekannt ist. Aber auch bei den hier schon untersuchten Arten gibt es teilweise noch geographische Datenlücken, z.

B. wenn es darum geht, Cytotypen-spezifische Areale abzugrenzen. Wir stellten auch bei weiteren Arten kryptische Diversität fest, z. B. bei *Prunella vulgaris* und *Bistorta officinalis*, deren Ursachen und räumliche Verbreitung weiter untersucht werden sollten.

Generell erlaubt eine Analyse der genetischen Struktur, die auf den geographischen Raum Deutschlands beschränkt ist, kein umfassendes Verständnis der Evolutions- und Besiedlungsgeschichte und der vorhandenen Anpassungsmuster. Sowohl für das Verständnis der intraspezifischen phylogenetischen Struktur als auch für ein zukünftiges Management müssen daher weitere Analysen auf überregionaler, pan-europäischer Skala folgen.

Der gegenwärtig ablaufende Klimawandel verändert die klimatischen Umweltbedingungen in drastischer Geschwindigkeit. So sind schon jetzt die Folgen von verringerten Niederschlagsmengen, veränderter Niederschlagsverteilung, Erhöhung der mittleren Temperatur und erhöhter Frequenz und Dauer von Extremwetterlagen allgegenwärtig. Obwohl die absolute Stärke und die räumliche Verteilung der Veränderungen unklar ist, entspricht das zukünftige Klima nicht mehr den Bedingungen, unter denen sich die Pflanzen entwickelt und angepasst haben. Pflanzen, die heute an einem Standort an das historische Klima angepasst sind, werden es in Zukunft nicht mehr sein. Somit besteht die Gefahr, dass Ursprungsgebiete, die auf naturräumlichen Einheiten oder auf historisch gewachsenen genetischen Mustern basieren, einen überkommenen Zustand fixieren. Um dieser Gefahr zu begegnen, wurden bereits mehrere Strategien zur Gewinnung von Klima-angepasstem Saatgut vorgeschlagen, wie “predictive seed sourcing” (Crowe und Parker 2008, Sgrò et al. 2011) oder “climate adjusted provenancing” (Prober 2015).

Diese Konzepte sind im Wesentlichen zielortspezifisch und für Einzelarten definiert. Unter der Annahme, dass Pflanzen an die lokale Umwelt angepasst sind, wird im einfachsten Fall als geeignetes Herkunftsgebiet dasjenige Gebiet angesehen, an dem heute schon das am Zielort zukünftig erwartete Klima herrscht. Die Frage, welche heutigen Herkünfte am besten dem zukünftigen Klima an einem bestimmten Ort gewachsen sind, kann im besten Fall durch vergleichende Anbauversuche festgestellt werden (z. B. Bucharova et al. 2017). Auch können hier Gen-Umwelt-Assoziationsanalysen einen Beitrag leisten. So lassen sich potentiell adaptive SNP-Loci identifizieren (z. B. Capblancq et al. 2023, Michalski und Durka 2012) und aus ihrer Häufigkeit und Verbreitung vorhandene Anpassungen vorhersagen (Barratt et al. 2023). Mit diesen als *genomic offset* oder *risk-of-non-adaptedness* (Rellstab 2021) bezeichneten Ansätzen können Klima-angepasste Herkunftsgebiete innerhalb des Verbreitungsgebietes (Shryock et al. 2021) oder für assistierte Migration außerhalb des Verbreitungsgebietes (Chen et al. 2022) entworfen werden. Die hier in RegioDiv erzeugten genomischen Datensätze bieten die Grundlage für entsprechende Analysen, die fundierte Zukunftsszenarien und Risikobewertungen einschließen müssen.

Das Potential einer Population, sich an veränderte Umweltbedingungen anzupassen, beruht im Wesentlichen auf der vorhandenen genetischen Diversität. Daher sind Maßnahmen zur Erhöhung von genetischer Diversität in der Regiosaatgut-Praxis, wie das “composite provenancing” oder “admixture seed sourcing” (Broadhurst et al. 2008, Breed et al. 2013) generelle Strategien um das Anpassungspotential ausgebrachten Saatguts zu stärken. Auch das in Deutschland übliche Mischen mehrerer Ursprungspopulationen innerhalb von Ursprungsgebieten geht in diese Richtung. Grundsätzlich birgt die Ausbringung von genetisch hoch diversem Saatgut (auf zwischenartlicher und innerartlicher Ebene) auch immer die Gefahr biotischer Homogenisierung und eines Verlustes nur lokal vorhandener Diversität (Holl et al. 2022).

Diese Gefahr der Homogenisierung bei der Verwendung von vermehrtem Saatgut bei Begrünungen ist dann besonders groß, wenn konstante Mischungen in großen Gebieten über längere Zeit unverändert ausgebracht werden.

Vorhandene Produktionskapazitäten für regionales Saatgut und ein funktionierendes Regelsystem sind die Voraussetzungen für in der Zukunft mögliche, flexible Anpassungen im Umgang mit gebietseigenem Saatgut. Die Herausforderung besteht darin, bekannte Konzepte kritisch und mit Bedacht im Vielartensystem Regiosaatgut umzusetzen.

Danksagung

Wir bedanken uns bei allen nicht namentlich genannten SammlerInnen, bei den Genehmigungsbehörden, die Betretungs- und Sammelgenehmigungen für Schutzgebiete erteilt haben, bei Filip Kolář, Christina M. Müller, Christoph Oberprieler, Kristýna Šemberová und Božo Frajman für die Ploidieanalysen und bei unseren technischen Mitarbeiterinnen Ina Geier, Martina Herrmann, Antje Thondorf und Lara Krunes für ihre Hilfe und engagierten Einsatz.

Literaturverzeichnis

- Aavik, T, Edwards, PJ, Holderegger, R et al. (2012): Genetic consequences of using seed mixtures in restoration: A case study of a wetland plant *Lychnis flos-cuculi*. *Biological Conservation* 145:195-204. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.11.004>
- Aavik, T, Holderegger, R, Edwards, PJ et al. (2013): Patterns of contemporary gene flow suggest low functional connectivity of grasslands in a fragmented agricultural landscape. *Journal of Applied Ecology* 50:395-403. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12053>
- Aavik, T, Bosshard, D, Edwards, P et al. (2014a): Genetische Vielfalt in Wildpflanzen-Samenmischungen. *Agrarforschung Schweiz* 5:20-27. <https://www.agrarforschungschweiz.ch/2014/01/genetische>
- Aavik, T, Bosshard, D, Edwards, P et al. (2014b): Genetic and fitness consequences of using wild-flower seed mixtures in ecological restoration. *Agrarforschung Schweiz* 5:20-27. <https://www.agrarforschungschweiz.ch/en/2014/01/genetic>
- Aavik, T, Holderegger, R und Bolliger, J (2014c): The structural and functional connectivity of the grassland plant *Lychnis flos-cuculi*. *Heredity* 112:471-478. <https://doi.org/10.1038/hdy.2013.120>
- Al-Bermani, A-KKA (1991): Taxonomic, cytogenetic and breeding relationships of *Festuca rubra* sensu lato. University of Leicester. Thesis. <https://hdl.handle.net/2381/35431>
- Albrecht, M, Duelli, P, Obrist, MK et al. (2009): Effective long-distance pollen dispersal in *Centaurea jacea*. *Plos One* 4. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0006751>
- Amundsen, K und Warnke, S (2012): *Agrostis* species relationships based on trnL-trnF and atpI-atpH intergenic spacer regions. *HortScience* 47:18-24. <https://doi.org/10.21273/hortsci.47.1.18>
- Ancev, M und Krendl, F (2011): *Galium* sect. *Leiogalium* (Rubiaceae) in the Bulgarian flora. *Phytologia Balcanica* 17:291-314. http://www.bio.bas.bg/~phytolbalcan/PDF/17_3/17_3_05_Ancev_&_Krendl.pdf
- Andersson, S (2008): Pollinator and nonpollinator selection on ray morphology in *Leucanthemum vulgare* (oxeye daisy, Asteraceae). *American Journal of Botany* 95:1072-1078. <https://doi.org/10.3732/ajb.0800087>
- Antonovics, J (2006): Evolution in closely adjacent plant populations X: long-term persistence of prereproductive isolation at a mine boundary. *Heredity* 97:33-37. <https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6800835>
- Ayres, P (1977): The growth of *Arrhenatherum elatius* var *bulbosum* (Willd.) Spenn. in spring barley, as influenced by cultivation. *Weed Research* 17:423-428. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.1977.tb00503.x>
- BAFU, Hrsg. (2022): Die biogeografischen Regionen der Schweiz. 1. aktualisierte Auflage 2022. Erstausgabe 2001. Bundesamt für Umwelt, Bern. Umwelt-Wissen Nr. 2214: 28 S.
- Baltisberger, M und Hörandl, E (2016): Karyotype evolution supports the molecular phylogeny in the genus *Ranunculus* (Ranunculaceae). *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* 18:1-14. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2015.11.001>
- Barratt, CD, Onstein, RE, Pinsky, ML et al. (2023): Life on the edge: a new toolbox for population-level climate change vulnerability assessments. *bioRxiv*:2023.2006.2023.543988. <https://doi.org/10.1101/2023.06.23.543988>
- Bartolucci, F, Peruzzi, L und Passalacqua, N (2013): Typification of names and taxonomic notes within the genus *Thymus* L. (Lamiaceae). *Taxon* 62:1308-1314. <https://doi.org/10.12705/626.1>

- Bassin, S, Kölliker, R, Cretton, C et al. (2004): Intra-specific variability of ozone sensitivity in *Centaurea jacea* L., a potential bioindicator for elevated ozone concentrations. *Environmental Pollution* 131:1-12. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2004.02.014>
- Bauer, K (1971): Karyological studies in the genus *Euphorbia* L. II. *Acta Biol. Cracov., Ser. Bot.* 14:159–178.
- Benítez-Benítez, C, Sanz-Arnal, M, Urbani, M et al. (2022): Dramatic impact of future climate change on the genetic diversity and distribution of ecologically relevant Western Mediterranean *Carex* (Cyperaceae). *PeerJ* 10:e13464. <https://doi.org/10.7717/peerj.13464>
- Bischoff, A, Cremieux, L, Smilauerova, M et al. (2006a): Detecting local adaptation in widespread grassland species - the importance of scale and local plant community. *Journal of Ecology* 94:1130-1142. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01174.x>
- Bischoff, A, Vonlanthen, B, Steinger, T et al. (2006b): Seed provenance matters - Effects on germination of four plant species used for ecological restoration. *Basic and Applied Ecology* 7:347-359. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2005.07.009>
- Bischoff, A und Müller-Schärer, H (2010): Testing population differentiation in plant species - how important are environmental maternal effects. *Oikos* 119:445-454. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.17776.x>
- Bischoff, A, Steinger, T und Müller-Schärer, H (2010): The importance of plant provenance and genotypic diversity of seed material used for ecological restoration. *Restoration Ecology* 18:338-348. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2008.00454.x>
- Blair, C (2023): Organellar DNA continues to provide a rich source of information in the genomics era. *Molecular Ecology* 32:2144-2150. <https://doi.org/10.1111/mec.16872>
- BMU (2012). Leitfaden zur Verwendung gebietseigener Gehölze. https://www.bfn.de/sites/default/files/BfN/recht/Dokumente/leitfaden_gehoelze.pdf
- BNatschG (2009): Gesetz über Naturschutz und Landschaftspflege (Bundesnaturschutzgesetz - BNatSchG). Zuletzt geändert durch Art. 421 V v. 31.8.2015 I 1474. *Bundesgesetzblatt Teil I Nr. 51:2542-2579*. https://www.gesetze-im-internet.de/bnatschg_2009/BJNR254210009.html
- Böcher, TW (1949): Racial divergences in *Prunella vulgaris* in relation to habitat and climate. *New Phytologist* 48:289-313. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1949.tb05127.x>
- Böcher, TW (1960): Experimental and cytological studies on plant species. V. The *Campanula rotundifolia* complex. *Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab, Biologiske Skrifter* 11:1-69; 16 plates. https://www.royalacademy.dk/Publications/High/84_B%C3%B6cher,%20Tyge%20W.pdf
- Böcher, TW (1966): Experimental and cytological studies on plant species. XI. North Atlantic tetraploids of the *Campanula rotundifolia* complex. *Annales Botanici Fennici* 3:287-298. <https://www.jstor.org/stable/23724264>
- Böger, S (2007): Ausbreitung, Etablierung und Populationsgenetik des Silbergrases (*Corynephorus canescens* (L.) P.Beauv.) als Grundlage zur Konzeption eines überregionalen Biotopverbundes für Sandmagerrasen in Deutschland. *Universität Bayreuth*
- Bomble, FW (2013): *Tragopogon* - Bocksbart (Asteraceae) in Nordrhein-Westfalen. *Jahrb. Bochumer Bot. Ver.* 4:262-269. https://www.zobodat.at/pdf/Jahrb-Bochumer-Bot-Ver_4_0262-0269.pdf
- Borrell, JS, Zohren, J, Nichols, RA et al. (2020): Genomic assessment of local adaptation in dwarf birch to inform assisted gene flow. *Evolutionary Applications* 13:161-175. <https://doi.org/10.1111/eva.12883>
- Bowman, G, Perret, C, Hoehn, S et al. (2008): Habitat fragmentation and adaptation: a reciprocal re-plant/transplant experiment among 15 populations of *Lychnis flos-cuculi*. *Journal of Ecology* 96:1056-1064. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01417.x>

- Bräuchler, C, Meimberg, H und Heubl, G (2010): Molecular phylogeny of Menthinae (Lamiaceae, Nepetoideae, Mentheae) - Taxonomy, biogeography and conflicts. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 55:501-523. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2010.01.016>
- Breed, MF, Stead, MG, Ottewell, KM et al. (2013): Which provenance and where? Seed sourcing strategies for revegetation in a changing environment. *Conservation Genetics* 14:1-10. <https://doi.org/10.1007/s10592-012-0425-z>
- Broadhurst, LM, Lowe, A, Coates, DJ et al. (2008): Seed supply for broadscale restoration: maximizing evolutionary potential. *Evolutionary Applications* 1:587-597. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2008.00045.x>
- Brullo S, MP, Spampinato G (1997): "*Arrhenatherum nebrodense*", a new species from Sicily. *Lagascalia* 19:903-910. <http://institucional.us.es/revistas/lagascalia/19/Arrhenatherum%20nebrodense.pdf>
- Brunsberg, K (1977): Biosystematics of the *Lathyrus pratensis* complex. *Opera Botanica* 41:1-78.
- Bucci, G, González-Martínez, SC, Le Provost, G et al. (2007): Range-wide phylogeography and gene zones in *Pinus pinaster* Ait.: revealed by chloroplast microsatellite markers. *Molecular Ecology* 16:2137-2153. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03275.x>
- Buch, C, Hetzel, I, Loos, GH et al. (2007): Grannenloser Glatthafer (*Arrhenatherum elatius* (L.) P.B. ex J. Presl & C. Presl; Poaceae) in der Duisburger Rheinaue. *Floristische Rundbriefe* 40:9-18. https://bswr.de/downloads/buch_et_al_arrhenatherum_pk.pdf
- Bucharova, A, Durka, W, Hermann, JM et al. (2016a): Plants adapted to warmer climate do not outperform regional plants during a natural heat wave. *Ecology and Evolution* 6:4160-4165. <https://doi.org/10.1002/ece3.2183>
- Bucharova, A, Frenzel, M, Mody, K et al. (2016b): Plant ecotype affects interacting organisms across multiple trophic levels. *Basic and Applied Ecology* 17:688-695. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2016.09.001>
- Bucharova, A, Durka, W, Hoelzel, N et al. (2017a): Are local plants the best for ecosystem restoration? It depends on how you analyze the data. *Ecology and Evolution* 7:10683–10689. <https://doi.org/10.1002/ece3.3585>
- Bucharova, A, Michalski, SG, Hermann, JM et al. (2017b): Genetic differentiation and regional adaptation among seed origins used for grassland restoration: lessons from a multi-species transplant experiment. *Journal of Applied Ecology* 54:127-136. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12645>
- Bucharova, A, Bossdorf, O, Hölzel, N et al. (2019): Mix and match! Regional admixture provenancing strikes a balance among different seed-sourcing strategies for ecological restoration. *Conservation Genetics* 20:7-17. <https://doi.org/10.1007/s10592-018-1067-6>
- Burchard, O (1900). *Die Unkrautsamen der Klee- und Grassaaten mit besonderer Berücksichtigung ihrer Herkunft*, Berlin
- Butler, JB, Harrison, PA, Vaillancourt, RE et al. (2022): Climate adaptation, drought susceptibility, and genomic-informed predictions of future climate refugia for the Australian forest tree *Eucalyptus globulus*. *Forests* 13:575. <https://doi.org/10.3390/f13040575>
- Buttler, KP und Hodvina, S (2002): Die Verbreitung der Lanzenblättrigen Glockenblume (*Campanula baumgartenii*) im Taunus. *Botanik Naturschutz Hessen* 14:57-76. <https://publikationen.ub.uni-frankfurt.de/frontdoor/index/index/year/2014/docId/25439>
- Buttler, KP, May, R und Metzger, D (2018): Liste der Gefäßpflanzen Deutschlands - Florensynopse und Synonyme. *BfN Skripten* 519. <https://doi.org/10.19217/skr519>

- Bylebyl, K, Poschlod, P und Reisch, C (2008): Genetic variation of *Eryngium campestre* L. (Apiaceae) in Central Europe. *Molecular Ecology* 17:3379-3388. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.03836.x>
- Capblancq, T, Luu, K, Blum, MGB et al. (2018): Evaluation of redundancy analysis to identify signatures of local adaptation. *Molecular Ecology Resources* 18:1223-1233. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12906>
- Capblancq, T, Morin, X, Gueguen, M et al. (2020): Climate-associated genetic variation in *Fagus sylvatica* and potential responses to climate change in the French Alps. *Journal of Evolutionary Biology* 33:783-796. <https://doi.org/10.1111/jeb.13610>
- Capblancq, T und Forester, BR (2021): Redundancy analysis: A Swiss army knife for landscape genomics. *Methods in Ecology and Evolution* 12:2298-2309. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13722>
- Capblancq, T, Lachmuth, S, Fitzpatrick, MC et al. (2023): From common gardens to candidate genes: exploring local adaptation to climate in red spruce. *New Phytologist* 237:1590-1605. <https://doi.org/10.1111/nph.18465>
- Cartier, D und Blaise, S (1981): Repartition des races chromosomiques chez le *Lathyrus pratensis* L. *Saussurea* 12:143-155.
- Castro, M, Loureiro, J, Husband, BC et al. (2020): The role of multiple reproductive barriers: strong post-pollination interactions govern cytotype isolation in a tetraploid-octoploid contact zone. *Annals of Botany* 126:991-1003. <https://doi.org/10.1093/aob/mcaa084>
- Castro, S, Loureiro, J, Prochazka, T et al. (2012): Cytotype distribution at a diploid-hexaploid contact zone in *Aster amellus* (Asteraceae). *Annals of Botany* 110:1047-1055. <https://doi.org/10.1093/aob/mcs177>
- Catalan, P, Torrecilla, P, Rodriguez, JAL et al. (2004): Phylogeny of the festucoid grasses of subtribe Loliinae and allies (Poeae, Pooideae) inferred from ITS and trnL-F sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 31:517-541. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2003.08.025>
- Catchen, JM, Amores, A, Hohenlohe, P et al. (2011): Stacks: building and genotyping loci *de novo* from short-read sequences. *G3: Genes, Genomes, Genetics* 1:171-182. <https://doi.org/10.1534/g3.111.000240>
- Cevallos, D, Bede-Fazekas, A, Tanacs, E et al. (2020): Seed transfer zones based on environmental variables better reflect variability in vegetation than administrative units: evidence from Hungary. *Restoration Ecology* 28:911-918. <https://doi.org/10.1111/rec.13150>
- Chaloupecká, E und Lepš, J (2004): Equivalence of competitor effects and tradeoff between vegetative multiplication and generative reproduction: case study with *Lychnis flos-cuculi* and *Myosotis nemorosa*. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 199:157-167. <https://doi.org/10.1078/0367-2530-00144>
- Chen, M-L, Wang, X-Y und Funke, AL (2018): Floral polymorphism in *Polygonum bistorta* L. *Bangladesh Journal of Plant Taxonomy* 25:1-11. <https://doi.org/10.3329/bjpt.v25i1.37174>
- Chen, Z, Grossfurthner, L, Loxterman, JL et al. (2022): Applying genomics in assisted migration under climate change: Framework, empirical applications, and case studies. *Evolutionary Applications* 15:3-21. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/eva.13335>
- Christensen, E (2009): Der Wiesen-Bocksbart (*Tragopogon pratensis* L. s.l.) im Landkreis Plön. *Kieler Notizen zur Pflanzenkunde* 36:25-36. https://www.zobodat.at/pdf/Kieler-Notizen-zur-Pflanzenkunde_36_0025-0036.pdf
- Chrtková-Zertova, A (1973): A monographic study of *Lotus corniculatus* L. I. Central and northern Europe. *Rozprawy Ceskosl.Akad.Ved, Mat.a Prirodni Ved.* 83:1-94.

- Chumová, Z, Krejčíková, J, Mandáková, T et al. (2015): Evolutionary and taxonomic implications of variation in nuclear genome size: lesson from the grass genus *Anthoxanthum* (Poaceae). Plos One 10:e0133748. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0133748>
- Chumová, Z, Záveská, E, Mandáková, T et al. (2017): The Mediterranean: the cradle of *Anthoxanthum* (Poaceae) diploid diversity. Annals of Botany 120:285-302. <https://doi.org/10.1093/aob/mcx021>
- Chumová, Z, Mandáková, T und Trávníček, P (2021): On the origin of tetraploid vernal grasses (*Anthoxanthum*) in Europe. Genes 12:966. <https://doi.org/10.3390/genes12070966>
- Chung, K (2008): A systematic study of genus *Agrimonia* (Rosaceae). Oklahoma, Norman. <https://core.ac.uk/download/pdf/215231307.pdf>
- Clausen, J (1966): Stability of genetic characters in *Tragopogon* species through 200 years. Transactions of the Botanical Society of Edinburgh 40:148-158. <https://doi.org/10.1080/03746606608685138>
- Clements, DR, Cole, DE, Darbyshire, S et al. (2004): The biology of Canadian weeds. 128. *Leucanthemum vulgare* Lam. Canadian Journal of Plant Science 84:343-363. <https://doi.org/10.4141/P02-112>
- Coles, SM (1971): The *Ranunculus acris* L. complex in Europe. Watsonia 8:237-261. https://www.watsonia.org.uk/html/watsonia_8.html#p237.pdf
- Conert, HJ (1998). Illustrierte Flora von Mitteleuropa: Band I Teil 3 Spermatophyta: Angiospermae: Monocotyledones 1(2) Poaceae (Echte Gräser oder Süßgräser). Parey, Berlin
- Conrady, M, Lampei, C, Bossdorf, O et al. (2022): Evolution during seed production for ecological restoration? A molecular analysis of 19 species finds only minor genomic changes. Journal of Applied Ecology 59:1383–1393. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14155>
- Conrady, M, Lampei, C, Bossdorf, O et al. (2023): Plants cultivated for ecosystem restoration rapidly evolve towards a domestication syndrome. PNAS 120:e2219664120. <https://doi.org/10.1073/pnas.2219664120>
- Crowe, KA und Parker, WH (2008): Using portfolio theory to guide reforestation and restoration under climate change scenarios. Climatic Change 89:355-370. <https://doi.org/10.1007/s10584-007-9373-x>
- Crowe, LK (1964): The evolution of outbreeding in plants. Heredity 19:435-457. <https://doi.org/10.1038/hdy.1964.53>
- Crowl, AA, Mavrodiev, E, Mansion, G et al. (2014): Phylogeny of Campanuloideae (Campanulaceae) with emphasis on the utility of nuclear pentatricopeptide repeat (PPR) genes. Plos One 9:e94199. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0094199>
- Cruzan, MB und Hendrickson, EC (2020): Landscape genetics of plants: challenges and opportunities. Plant Communications 1:100100. <https://doi.org/10.1016/j.xplc.2020.100100>
- Cuguen, J, Acheroy, M, Loutfi, AL et al. (1989): Breeding system differentiation in *Arrhenatherum elatius* populations: evolution toward selfing? Evolutionary Trends in Plants 3:17-24.
- Dauphin, B, Rellstab, C, Schmid, M et al. (2021): Genomic vulnerability to rapid climate warming in a tree species with a long generation time. Global Change Biology 27:1181-1195. <https://doi.org/10.1111/gcb.15469>
- Dauphin, B, Rellstab, C, Wüest, RO et al. (2022): Re-thinking the environment in landscape genomics. Trends in Ecology & Evolution. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2022.10.010>
- Davies, WE (1953): The breeding affinities of some British species of *Agrostis*. British Agricultural Bulletin 5:313-315.

- De Kort, H, Mergeay, J, Vander Mijnsbrugge, K et al. (2014): An evaluation of seed zone delineation using phenotypic and population genomic data on black alder *Alnus glutinosa*. *Journal of Applied Ecology* 51:1218-1227. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12305>
- De Vitis, M, Abbandonato, H, Dixon, WK et al. (2017): The European native seed industry: characterization and perspectives in grassland restoration. *Sustainability* 9:14 p. <https://doi.org/10.3390/su9101682>
- Degtjareva, GV, Kramina, TE, Sokoloff, DD et al. (2006): Phylogeny of the genus *Lotus* (Leguminosae, Loteae): evidence from nrITS sequences and morphology. *Canadian Journal of Botany* 84:813-830. <https://doi.org/10.1139/b06-035>
- Dengler, J (2000a): Bestimmungsschüssel der schmalblättrigen Schwingel-Sippen (*Festuca ovina* agg. und *F. rubra* agg.) in Deutschland außerhalb der Alpen, Version vom 06.03.2000. <https://docplayer.org/28614088-Bestimmungsschuessel-der-schmalblaettrigen-schwingel-sippen-festuca-ovina-agg-und-f-rubra-agg-in-deutschland-ausserhalb-der-alpen.html>
- Dengler, J (2000b): Standardliste der schmalblättrigen Schwingel-Sippen (*Festuca ovina* agg. und *F. rubra* agg.) in Deutschland. MS. https://www.biodiversity-plants.de/downloads/JD_G07_Festuca_Liste.pdf
- Diaz, DG, Mathiasen, P und Premoli, AC (2020): Subtle precipitation differences yield adaptive adjustments in the mesic *Nothofagus dombeyi*. *Forest Ecology and Management* 461:117931. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.117931>
- Diniz-Filho, JAF und Telles, MPD (2002): Spatial autocorrelation analysis and the identification of operational units for conservation in continuous populations. *Conservation Biology* 16:924-935. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2002.00295.x>
- Dirihan, S, Helander, M, Väre, H et al. (2016): Geographic variation in *Festuca rubra* L. ploidy levels and systemic fungal endophyte frequencies. *Plos One* 11:e0166264. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0166264>
- Dolezel, J und Bartos, J (2005): Plant DNA flow cytometry and estimation of nuclear genome size. *Annals of Botany* 95:99-110. <https://doi.org/10.1093/aob/mci005>
- Ducouso, A, Petit, D, Valero, M et al. (1990): Genetic variation between and within populations of a perennial grass: *Arrhenatherum elatius*. *Heredity* 65:179-188. <https://doi.org/10.1038/hdy.1990.86>
- Dulya, OV und Mikryukov, VS (2016): Genetic variation and selfing rate in *Lychnis flos-cuculi* along an industrial pollution gradient. *New Phytologist* 209:1083-1095. <https://doi.org/10.1111/nph.13636>
- Durka, W (2002): Chromosomenzahlen, Ploidiestufen und DNA-Gehalte. Pages 57-73 In: Klotz, S et al. (Hrsg.): BIOLFLOR - Eine Datenbank mit biologisch-ökologischen Merkmalen zur Flora von Deutschland, Bonn. https://wiki.ufz.de/biolflor/info/chromosomen_dna.pdf
- Durka, W und Michalski, SG (2013): Genetische Vielfalt und Klimawandel. Pages 132-136 In: Essl, F und Rabitsch, W (Hrsg.): Biodiversität und Klimawandel. Springer, Berlin
- Durka, W, Michalski, SG, Berendzen, KW et al. (2017): Genetic differentiation within multiple common grassland plants supports seed transfer zones for ecological restoration. *Journal of Applied Ecology* 54:116-126. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12636>
- Durka, W, Bossdorf, O, Bucharova, A et al. (2019): Regionales Saatgut von Wiesenpflanzen: genetische Unterschiede, regionale Anpassung und Ökosystem-Effekte. *Natur und Landschaft* 94:146-153. <https://doi.org/10.17433/4.2019.50153679.146-153>

- Durka, W, Michalski, SG, Höfner, J et al. (2024): RegioDiv — Genetische Vielfalt krautiger Pflanzenarten in Deutschland: Zusammenfassung und Empfehlungen für die Regiosaatgut-Praxis. *Natur und Landschaft* 99:322-332. <https://doi.org/10.19217/NuL2024-07-02>
- Duwe, VK, Muller, LAH, Borsch, T et al. (2017): Pervasive genetic differentiation among Central European populations of the threatened *Arnica montana* L. and genetic erosion at lower elevations. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* 27:45-56. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2017.02.003>
- Duwe, VK, Muller, LAH, Reichel, K et al. (2018): Genetic structure and genetic diversity of the endangered grassland plant *Crepis mollis* (Jacq.) Asch. as a basis for conservation management in Germany. *Conservation Genetics* 19:527-543. <https://doi.org/10.1007/s10592-017-1025-8>
- Dydak, M, Kolano, B, Nowak, T et al. (2009): Cytogenetic studies of three European species of *Centaurea* L. (Asteraceae). *Hereditas* 146:152-161. <https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.2009.02113.x>
- Effenberger, H, Nickol, M und Kirleis, W (2021): *Arrhenatherum elatius* ssp. *bulbosum* revisited – a practical approach to decode past plant-related activities. *Environmental Archaeology* 26:64-74. <https://doi.org/https://doi.org/10.1080/14614103.2019.1673574>
- Ehrendorfer, F (1962a): Cytotaxonomische Beiträge zur Genese der mitteleuropäischen Flora und Vegetation. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* 75:137-152.
- Ehrendorfer, F (1962b): Beiträge zur Phylogenie der Gattung *Knautia* (Dipsacaceae), I. Cytologische Grundlagen und allgemeine Hinweise. *Österreichische Botanische Zeitschrift* 109:277-344.
- Ehrendorfer, F (1963): Probleme, Methoden und Ergebnisse der experimentellen Systematik. *Planta Medica* 11:234-251. <https://doi.org/10.1055/s-0028-1100238>
- Ehrendorfer, F, Samuel, R und Pinsker, W (1996): Enzyme analysis of genetic variation and relationships in diploid and polyploid taxa of *Galium* (Rubiaceae). *Plant Systematics and Evolution* 202:121-135. <https://doi.org/10.1007/BF00985821>
- Ehrendorfer, F und Guo, YP (2006): Multidisciplinary studies on *Achillea* sensu lato (Compositae-Anthemideae): new data on systematics and phylogeography. *Willdenowia* 36:69-87. <https://doi.org/10.3372/wi.36.36105>
- Ellenberg, H (1986). *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht*. Ulmer, Stuttgart
- Ellenberg, H, Weber, HE, Düll, R et al. (1992). *Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa*. Verlag Erich Goltze, Göttingen
- Ennos, RA (1985): The mating system and genetic structure in a perennial grass, *Cynosurus cristatus* L. *Heredity* 55:121-126. <https://www.nature.com/articles/hdy198578>
- ErMiV (2011): Verordnung über das Inverkehrbringen von Saatgut von Erhaltungsmischungen (Erhaltungsmischungsverordnung), zuletzt geändert durch Artikel 1 der Verordnung vom 17. Oktober 2023 (BGBl. 2023 I Nr. 281). <https://www.gesetze-im-internet.de/ermiv/BJNR264110011.html>
- Euro+Med (2006+): Euro+Med PlantBase - the information resource for Euro-Mediterranean plant diversity. <http://www.europlusmed.org>
- Falińska, K, Lembicz, M, Jarmołowski, A et al. (2010): Patterns of genetic diversity in populations of *Filipendula ulmaria* (L.) at different stages of succession on a meadow abandoned for 30 years. *Polish Journal of Ecology* 58:27-40. https://www.academia.edu/16917116/Patterns_of_genetic_diversity_in_populations_of_Filipendula_ulmaria_L_at_different_stages_of_succession_on_a_meadow_abandoned_for_30_years

- Fédération des Conservatoires Botaniques Nationaux (2014): Référentiel technique—Associé au règlement d'usage de la marque collective simple végétal local. Edition du 07/11/14. 2014. http://www.fcbn.fr/sites/fcbn.fr/files/ressource_telechargeable/referentiel_technique_vlocal_vf_0.pdf
- Federici, S, Galimberti, A, Bartolucci, F et al. (2013): DNA barcoding to analyse taxonomically complex groups in plants: the case of *Thymus* (Lamiaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 171:687-699. <https://doi.org/10.1111/boj.12034>
- Fischer, SF, Poschlod, P und Beinlich, B (1996): Experimental studies on the dispersal of plants and animals on sheep in calcareous grasslands. *Journal of Applied Ecology* 33:1206-1222. <https://doi.org/10.2307/2404699>
- Fitzpatrick, MC und Keller, SR (2015): Ecological genomics meets community-level modelling of biodiversity: mapping the genomic landscape of current and future environmental adaptation. *Ecology Letters* 18:1-16. <https://doi.org/10.1111/ele.12376>
- Fitzpatrick, MC, Chhatre, VE, Soolanayakanahally, RY et al. (2021): Experimental support for genomic prediction of climate maladaptation using the machine learning approach Gradient Forests. *Molecular Ecology Resources* 21:2749-2765. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.13374>
- Fjellheim, S, Rognli, OA, Fosnes, K et al. (2006): Phylogeographical history of the widespread meadow fescue (*Festuca pratensis* Huds.) inferred from chloroplast DNA sequences. *Journal of Biogeography* 33:1470-1478. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01521.x>
- Forestry Commission (2016): Regions of Provenance and Native Seed Zones. Available online: https://data-forestry.opendata.arcgis.com/datasets/8abdd8b5963140ba85309164ced05460_0/about (accessed on 15. February 2023).
- Fountain-Jones, NM, Kozakiewicz, CP, Forester, BR et al. (2021): MrIML: Multi-response interpretable machine learning to model genomic landscapes. *Molecular Ecology Resources* 21:2766-2781. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.13495>
- FoVG (2002): Forstvermehrungsgutgesetz (FoVG). *Bundesgesetzblatt Teil I Nr. 32*, ausgegeben zu Bonn am 29. Mai 2002:1658-1666.
- FoVHgV (2003): Verordnung über Herkunftsgebiete für forstliches Vermehrungsgut (Forstvermehrungsgut-Herkunftsgebietsverordnung – FoVHgV). *Bundesgesetzblatt I*:238.
- Frajman, B und Schönswetter, P (2011): Giants and dwarfs: Molecular phylogenies reveal multiple origins of annual spurges within *Euphorbia* subg. *Esula*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* In Press. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2011.06.011>
- Frajman, B, Resetnik, I, Weiss-Schneeweiss, H et al. (2015): Cytotype diversity and genome size variation in *Knautia* (Caprifoliaceae, Dipsacoideae). *BMC Evol Biol* 15:140. <https://doi.org/10.1186/s12862-015-0425-y>
- Frajman, B, Resetnik, I, Niketic, M et al. (2016): Patterns of rapid diversification in heteroploid *Knautia* sect. *Trichera* (Caprifoliaceae, Dipsacoideae), one of the most intricate taxa of the European flora. *BMC Evolutionary Biology* 16. <https://doi.org/10.1186/s12862-016-0773-2>
- Francisco-Ortega, J und Jackson, MT (1992): The use of discriminant function analysis to study diploid and tetraploid cytotypes of *Lathyrus pratensis* L. (Fabaceae: Faboideae). *Acta Botanica Neerlandica* 41:63-73. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.1992.tb01311.x>
- Frank, D und Klotz, S (1990): Biologisch-ökologische Daten zur Flora der DDR. *Wissenschaftliche Beiträge Martin-Luther Univ. Halle-Wittenberg* 41:1-167.
- Frank, D (2011): Man sieht nur was man kennt. *Achillea pratensis* SAUKEL et LÄNGER auch in Sachsen-Anhalt nachgewiesen. *Mitt. florist. Kart. Sachsen-Anhalt* 16:17-21. https://www.zobodat.at/pdf/Mitt-flor-Kartierung-Sachsen-Anhalt_16_0017-0021.pdf

- Frankham, R, Ballou, JD, Eldridge, MDB et al. (2011): Predicting the probability of outbreeding depression. *Conservation Biology* 25:465-475. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2011.01662.x>
- Freeland, JR, Biss, P, Conrad, KF et al. (2010): Selection pressures have caused genome-wide population differentiation of *Anthoxanthum odoratum* despite the potential for high gene flow. *Journal of Evolutionary Biology* 23:776-782. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2010.01947.x>
- Frenz, W, Hellenbroich, T und Seitz, B (2009): Anpflanzung von Gehölzen gebietseigener Herkünfte in der freien Landschaft – rechtliche und fachliche Aspekte der Vergabepraxis BfN Skripten 262:1-98. <https://doi.org/10.19217/skr647>
- Frichot, E und François, O (2015): LEA: An R package for landscape and ecological association studies. *Methods in Ecology and Evolution* 6:925-929. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12382>
- Gadella, TWJ (1962): Some cytological observations in the genus *Campanula*. *Proceedings of the Royal Netherlands Academy of Arts and Sciences, Ser.C.* 65:269-278. <https://repository.naturalis.nl/document/572771>
- Gadella, TWJ (1963): Some cytological observations in the genus *Campanula*. II. *Proceedings of the Royal Netherlands Academy of Arts and Sciences, Ser.C.* 66:270-283.
- Gadella, TWJ (1964): Cytotaxonomic studies in the genus *Campanula*. *Wentia* 11:1-104. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.1964.tb00014.x>
- Galeuchet, DJ, Perret, C und Fischer, M (2005a): Microsatellite variation and structure of 28 populations of the common wetland plant, *Lychnis flos-cuculi* L., in a fragmented landscape. *Molecular Ecology* 14:991-1000. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02485.x>
- Galeuchet, DJ, Perret, C und Fischer, M (2005b): Performance of *Lychnis flos-cuculi* from fragmented populations under experimental biotic interactions. *Ecology* 86:1002-1011. <https://doi.org/10.1890/03-0762>
- Gardou, C (1972): Recherches biosystématiques sur la Section *Jacea* Cass. et quelques sections voisines du genre *Centaurea* L. en France et dans les régions limitrophes. *Feddes Repertorium* 83:311-472. <https://doi.org/10.1002/fedr.19720830502>
- Gauckler, K (1938): Steppenheide und Steppenheidewald der Fränkischen Alb in pflanzensoziologischer, ökologischer und geographischer Betrachtung. *Ber. Bayr. bot. Ges.* 23:1-134. https://www.zobodat.at/pdf/Berichte-Bayerischen-Bot-Ges-Erforschung-Flora_23_0005-0134.pdf
- Gauer, J und Aldinger, E (2005). *Waldökologische Naturräume Deutschlands – Forstliche Wuchsgebiete und Wuchsbezirke – mit Karte 1:1.000.000, Mitteilungen des Vereins für Forstliche Standortskunde und Forstpflanzenzüchtung*
- Gauer, J und Kroiher, F (2012): *Waldökologische Naturräume Deutschlands – Forstliche Wuchsgebiete und Wuchsbezirke – Digitale Topographische Grundlagen – Neubearbeitung Stand 2011. Landbauforschung, vTI Agriculture and Forestry Research. Sonderheft 359.*
- Gauthier, P, Lumaret, R und Bedecarrats, A (1997): Chloroplast-DNA variation in the genus *Lotus* (Fabaceae) and further evidence regarding the maternal parentage of *Lotus corniculatus* L. *Theoretical and Applied Genetics* 95:629-636. <https://doi.org/10.1007/s001220050605>
- Gauthier, P, Lumaret, R und Bedecarrats, A (1998): Genetic variation and gene flow in Alpine diploid and tetraploid populations of *Lotus* (*L. alpinus* (DC) Schleicher, *L. corniculatus* L). II. Insights from RFLP of chloroplast DNA. *Heredity* 80:694-701. <https://www.nature.com/articles/6883350>
- Gemeinholzer, B, Reiker, J, Müller, CM et al. (2020): Genotypic and phenotypic distinctness of restored and indigenous populations of *Pimpinella saxifraga* L. eight or more years after restoration. *Plant Biology* 22:1092-1101. <https://doi.org/10.1111/plb.13174>

- Geslot, A (1980): Biométrie des graines et nombres chromosomiques dans la sous-section Heterophylla du genre *Campanula* (Campanulaceae). *Plant Systematics and Evolution* 134:193-206. <https://doi.org/10.1007/BF00986799>
- Gibson, AL, Fishman, L und Nelson, CR (2017): Polyploidy: a missing link in the conversation about seed transfer of a commonly seeded native grass in western North America. *Restoration Ecology* 25:184-190. <https://doi.org/10.1111/rec.12408>
- Godoy, O, Saldana, A, Fuentes, N et al. (2011): Forests are not immune to plant invasions: phenotypic plasticity and local adaptation allow *Prunella vulgaris* to colonize a temperate evergreen rainforest. *Biological Invasions* 13:1615-1625. <https://doi.org/10.1007/s10530-010-9919-0>
- Grant, WF und Small, E (1996): The origin of the *Lotus corniculatus* (Fabaceae) complex: A synthesis of diverse evidence. *Canadian Journal of Botany* 74:975-989. <https://doi.org/10.1139/b96-122>
- Greiner, R und Oberprieler, C (2012): The role of inter-ploidy block for reproductive isolation of the diploid *Leucanthemum pluriflorum* Pau (Compositae, Anthemideae) and its tetra- and hexaploid relatives. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 207:629-635. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2012.07.001>
- Greiner, R, Vogt, R und Oberprieler, C (2012): Phylogenetic studies in the polyploid complex of the genus *Leucanthemum* Mill. (Compositae, Anthemideae) based on cpDNA sequence variation. *Plant Systematics and Evolution* 298:1407-1414. <https://doi.org/10.1007/s00606-012-0636-2>
- Greiner, R, Vogt, R und Oberprieler, C (2013): Evolution of the polyploid north-west Iberian *Leucanthemum pluriflorum* clan (Compositae, Anthemideae) based on plastid DNA sequence variation and AFLP fingerprinting. *Annals of Botany* 111:1109-1123. <https://doi.org/10.1093/aob/mct075>
- Guo, Y-P, Wang, S-Z, Vogl, C et al. (2012): Nuclear and plastid haplotypes suggest rapid diploid and polyploid speciation in the N Hemisphere *Achillea millefolium* complex (Asteraceae). *BMC Evolutionary Biology* 12. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-12-2>
- Guo, YP, Ehrendorfer, F und Samuel, R (2004): Phylogeny and systematics of *Achillea* (Asteraceae-Anthemideae) inferred from nrITS and plastid trnL-F DNA sequences. *Taxon* 53:657-672. <https://doi.org/10.2307/4135441>
- Guo, YP, Saukel, J, Mittermayr, R et al. (2005): AFLP analyses demonstrate genetic divergence, hybridization, and multiple polyploidization in the evolution of *Achillea* (Asteraceae-Anthemideae). *New Phytologist* 166:273-289. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01315.x>
- Guo, YP, Saukel, J und Ehrendorfer, F (2008): AFLP trees versus scatterplots: evolution and phylogeography of the polyploid complex *Achillea millefolium* agg. (Asteraceae). *Taxon* 57:153-169. <https://www.jstor.org/stable/25065957>
- Hacker, E und Hiller, A (2003): Herkunftsproblematik bei krautigen Arten - Regiosaatgut als Perspektive für die Einführung eines bundesweiten Mindeststandards. Pages 55-61 In: Riedl, U (Hrsg.): *Autochthones Saat- und Pflanzgut - Ergebnisse eine Fachtagung, BfN Skripten 96, Bonn*
- Hakansson, A (1933): Beiträge zur Polyploidie der Umbelliferen. *Hereditas* 17:146-248.
- Hamann, A, Gylander, T und Chen, P-Y (2011): Developing seed zones and transfer guidelines with multivariate regression trees. *Tree Genetics & Genomes* 7:399-408. <https://doi.org/10.1007/s11295-010-0341-7>
- Hamrick, JL und Godt, MJ (1990): Allozyme diversity in plant species. Pages 43-63 In: Brown, AHD et al. (Hrsg.): *Plant population genetics, breeding, and genetic resources*. Sinauer Associates Inc., Sunderland
- Hamrick, JL und Godt, MJ (1996): Effects of life history traits on genetic diversity in plant species. *Philosophical Transactions of the Royal Society London B* 351:1291-1298.

- Harberd, DJ (1961): Observations on population structure and longevity of *Festuca rubra* L. *New Phytologist* 60:184-206. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1961.tb06251.x>
- Hardy, OJ, Vanderhoeven, S, DeLoose, M et al. (2000): Ecological, morphological and allozymic differentiation between diploid and tetraploid knapweeds (*Centaurea jacea*) from a contact zone in the Belgian Ardennes. *New Phytologist* 146:281-290. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2000.00631.x>
- Hardy, OJ, De Loose, M, Vekemans, X et al. (2001): Allozyme segregation and inter-cyotype reproductive barriers in the polyploid complex *Centaurea jacea*. *Heredity* 87:136-145. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2540.2001.00862.x>
- Harper, JL (1957): Biological Flora of the British Isles: *Ranunculus acris* L. (*Ranunculus acer* auct. plur.). *Journal of Ecology* 45:289-314. <https://doi.org/10.2307/2257092>
- Harter, DEV, Jentsch, A und Durka, W (2015): Holocene re-colonisation, central-marginal-distribution and habitat specialisation shape population genetic patterns within an Atlantic European grass species. *Plant Biology* 17:684-693. <https://doi.org/10.1111/plb.12269>
- Hauser, TP und Loeschcke, V (1994): Inbreeding depression and mating-distance dependent offspring fitness in large and small populations of *Lychnis flos-cuculi* (Caryophyllaceae). *Journal of Evolutionary Biology* 7:609-622. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.1994.7050609.x>
- Hauser, TP und Loeschcke, V (1995): Inbreeding depression in *Lychnis flos-cuculi* (Caryophyllaceae) - effects of different levels of inbreeding. *Journal of Evolutionary Biology* 8:589-600. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.1995.8050589.x>
- Hauser, TP und Loeschcke, V (1996): Drought stress and inbreeding depression in *Lychnis flos-cuculi* (Caryophyllaceae). *Evolution* 50:1119-1126. <https://doi.org/10.2307/2410652>
- Hegi, G, Gams, H und Marzell, H (1910). *Illustrierte Flora von Mittel-Europa*. - Band V, 4. Teil: Dicotyledones, 4. Teil., Wien
- Hegland, SJ und Totland, O (2007): Pollen limitation affects progeny vigour and subsequent recruitment in the insect-pollinated herb *Ranunculus acris*. *Oikos* 116:1204-1210. <https://doi.org/10.1111/j.2007.0030-1299.15694.x>
- Hejcman, M, Hejcmanová, P, Pavlů, V et al. (2013): Origin and history of grasslands in Central Europe – a review. *Grass and Forage Science* 68:345-363. <https://doi.org/10.1111/gfs.12066>
- Hewitt, GM (2000): The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature* 405:907-913. <https://doi.org/10.1038/35016000>
- Hiller, A (2001): Zur Problematik der Florenverfälschung in Deutschland. Lösungsansätze zur Entwicklung von Regiosaatgut. Diplomarbeit am Institut für Landschaftspflege und Naturschutz. Universität Hannover
- Hiller, A und Hacker, E (2001): Ingenieurbiologie und die Vermeidung von Florenverfälschungen. Lösungsansätze zur Entwicklung von Regiosaatgut. *Mitteilungen der Gesellschaft für Ingenieurbiologie* 18:16-42.
- Hiller, A, Hacker, E, Prasse, R et al. (2004): Das Regiosaatgut-Konzept – Bereitstellung von herkunftstreuem Wildpflanzensaatgut für Begrünungen in der freien Landschaft. *Treffpunkt Biologische Vielfalt IV*, Vilm/BfN 25.-29.08.2003:109-114.
- Hoban, S, Archer, FI, Bertola, LD et al. (2022): Global genetic diversity status and trends: towards a suite of Essential Biodiversity Variables (EBVs) for genetic composition. *Biological Reviews* n/a. <https://doi.org/10.1111/brv.12852>
- Hoban, S, Bruford, MW, da Silva, JM et al. (2023): Genetic diversity goals and targets have improved, but remain insufficient for clear implementation of the post-2020 global biodiversity framework. *Conservation Genetics* 24:181-191. <https://doi.org/10.1007/s10592-022-01492-0>

- Holl, KD, Luong, JC und Brancalion, PHS (2022): Overcoming biotic homogenization in ecological restoration. *Trends in Ecology & Evolution* 37:777-788. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2022.05.002>
- Honnay, O, Coart, E, Butaye, J et al. (2006): Low impact of present and historical landscape configuration on the genetics of fragmented *Anthyllis vulneraria* populations. *Biological Conservation* 127:411-419. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.09.006>
- Hornberger, T (1959): Die kulturgeographische Bedeutung der Wanderschäferei in Süddeutschland. *Süddeutsche Tranhumanz. Forschungen zur Deutschen Landeskunde* 109:1-173.
- Howarth, SE und Williams, JT (1968): Biological Flora of the British Isles: *Chrysanthemum leucanthemum* L. *Journal of Ecology* 56:585-595. <https://doi.org/10.2307/2258252>
- Hufford, KM und Mazer, SJ (2003): Plant ecotypes: genetic differentiation in the age of ecological restoration. *Trends in Ecology & Evolution* 18:147-155. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(03\)00002-8](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(03)00002-8)
- Hülber, K, Sonnleitner, M, Suda, J et al. (2015): Ecological differentiation, lack of hybrids involving diploids, and asymmetric gene flow between polyploids in narrow contact zones of *Senecio carniolicus* (syn. *Jacobaea carniolica*, Asteraceae). *Ecology and Evolution* 5:1224-1234. <https://doi.org/10.1002/ece3.1430>
- Hunkeler, C und Favarger, C (1967): Contribution la cytotaxonomie du genre *Pimpinella* L.. *Bull. Soc. Neuchateloise Sci. Nat.* 90:219-239.
- Hutchison, DW und Templeton, AR (1999): Correlation of pairwise genetic and geographic distance measures: inferring the relative influences of gene flow and drift on the distribution of genetic variability. *Evolution* 53:1898-1914. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1999.tb04571.x>
- Hylander, N (1943): Die Grassameneinkömmlinge schwedischer Parke. *Symbolae Botanicae Upsalensis* 7:1-432.
- Iberl, K, Poschlod, P und Reisch, C (2022): Restoration of calcareous grasslands by natural recolonization after forest clearing and its impact on the genetic variation of three common herb species. *Biodiversity and Conservation*. <https://doi.org/10.1007/s10531-022-02518-2>
- Ismail, SA, Duwe, VK, Zippel, E et al. (2018): Assessment of current genetic structure from local to geographic scales indicates brake down of historically extensive gene flow in the dry grassland species *Scabiosa canescens* Waldst. & Kit. (Dipsacaceae). *Diversity and Distributions* 24:233-243. <https://doi.org/10.1111/ddi.12667>
- Jafari, F, Zarre, S, Gholipour, A et al. (2020): A new taxonomic backbone for the infrageneric classification of the species-rich genus *Silene* (Caryophyllaceae). *Taxon* 69:337-368. <https://doi.org/10.1002/tax.12230>
- Jalas, J (1974): Notes on *Thymus* L. (Labiatae) in Europe: III. *Annales Botanici Fennici* 11:262-266.
- Jaretzky, R (1928): Histologische und karyologische Studien an Polygonaceen. *Jahrbücher für Wissenschaftliche Botanik* 69:357-490.
- Jawarneh, M (2021): Systematic investigation of *Pimpinella saxifraga* in Germany. PhD Thesis. Giessen. <https://jilupub.ub.uni-giessen.de/handle/jilupub/541>
- Jedicke, E, Aufderheide, U, Bergmeier, E et al. (2022): Gebietseigenes Saatgut – Chance oder Risiko für den Biodiversitätsschutz? Ein Thesenpapier zur Umsetzung des § 40 BNatSchG. *Naturschutz und Landschaftsplanung* 04/2022. <https://doi.org/10.1399/NuL.2022.04.01>
- Jenkin, TJ (1931): Swollen stem internodes and other characters in *Arrhenatherum* Beauv. *Bulletin of the Welsh Plant Breeding Station, Series H* 12:126-147.

- Johnson, RC, Love, SL, Carver, D et al. (2022): Using climate-driven adaptive evolution to guide seed sourcing for restoration in a diverse North American herb-shrub species. *Restoration Ecology* 31:e13856. <https://doi.org/10.1111/rec.13856>
- Jones, K (1956a): Species differentiation in *Agrostis*. III. *Agrostis gigantea* Roth. and its hybrids with *A. tenuis* Sibth. and *A. stolonifera* L. *J Genet* 54:394-399. <https://doi.org/10.1007/BF02982955>
- Jones, K (1956b): Species differentiation in *Agrostis*. II. The significance of chromosome pairing in the tetraploid hybrids of *Agrostis canina* subsp. *montana* Hartm., *A. tenuis* Sibth. and *A. stolonifera* L. *J Genet* 54:377-393. <https://doi.org/10.1007/BF02982954>
- Jones, K (1956c): Species differentiation in *Agrostis*. I. Cytological relationships in *Agrostis canina* L. *J Genet* 54:370-376. <https://doi.org/10.1007/BF02982953>
- Jordi, T und Wegmüller, S (1984): Cytogeographische Untersuchungen an Sippen der Wiesen-Platterbse (*Lathyrus pratensis* L.s.l.). *Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft in Bern* 41:65-75. <https://www.e-periodica.ch/cntmng?pid=mnbn-002%3A1984%3A41%3A%3A71>
- Jørgensen, MH, Elameen, A, Hofman, N et al. (2016): What's the meaning of local? Using molecular markers to define seed transfer zones for ecological restoration in Norway. *Evolutionary Applications* 9:673-684. <https://doi.org/10.1111/eva.12378>
- Joshi, J, Schmid, B, Caldeira, MC et al. (2001): Local adaptation enhances performance of common plant species. *Ecology Letters* 4:536-544. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2001.00262.x>
- Jürgens, AH, Seitz, B und Kowarik, I (2007): Genetic differentiation of *Rosa canina* (L.) at regional and continental scales. *Plant Systematics and Evolution* 269:39-53. <https://doi.org/10.1007/s00606-007-0569-3>
- Kahl, SM, Lenhard, M und Joshi, J (2019): Compensatory mechanisms to climate change in the widely distributed species *Silene vulgaris*. *Journal of Ecology* 107:1918-1930. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/1365-2745.13133>
- Kahl, SM, Kappel, C, Joshi, J et al. (2021): Phylogeography of a widely distributed plant species reveals cryptic genetic lineages with parallel phenotypic responses to warming and drought conditions. *Ecology and Evolution* 11:13986-14002. <https://doi.org/https://doi.org/10.1002/ece3.8103>
- Kamvar, ZN, Brooks, JC und Grünwald, NJ (2015): Novel R tools for analysis of genome-wide population genetic data with emphasis on clonality. *Front Genet* 6. <https://doi.org/10.3389/fgene.2015.00208>
- Kaplan, Z (1998): Relict serpentine populations of *Knautia arvensis* s. l. (Dipsacaceae) in the Czech Republic and an adjacent area of Germany. *Preslia* 70:21-31. <https://www.preslia.cz/article/pdf?id=496>
- Karlik, P und Poschlod, P (2019): Identifying plant and environmental indicators of ancient and recent calcareous grasslands. *Ecological Indicators* 104:405-421. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.05.016>
- Kaulfuß, F und Reisch, C (2019): Restoration of grasslands using commercially produced seed mixtures: genetic variation within and among natural and restored populations of three common grassland species. *Conservation Genetics* 20:373–384. <https://doi.org/10.1007/s10592-018-01138-0>
- Kaulfuß, F und Reisch, C (2021): Restoration of species-rich grasslands by transfer of local plant material and its impact on species diversity and genetic variation—Findings of a practical restoration project in southeastern Germany. *Ecology and Evolution* 11:12816-12833. <https://doi.org/10.1002/ece3.8029>

- Kauter, D (2002): "Sauergras" und "Wegbreit"? Die Entwicklung der Wiesen in Mitteleuropa zwischen 1500 und 1900. Berichte des Institutes für Landschafts- und Pflanzenökologie der Universität Hohenheim. Beiheft 14:226 p.
- Kenicer, GJ, Kajita, T, Pennington, RT et al. (2005): Systematics and biogeography of *Lathyrus* (Leguminosae) based on internal transcribed spacer and cpDNA sequence data. American Journal of Botany 92:1199-1209. <https://doi.org/10.3732/ajb.92.7.1199>
- Klotz, S, Kühn, I und Durka, W (2002). BIOLFLOR - Eine Datenbank mit biologisch-ökologischen Merkmalen zur Flora von Deutschland. Landwirtschaftsverlag, Bonn
- Knapp, EE und Rice, KJ (1994): Starting from seed: genetic issues in using native grasses for restoration. Restoration & Management Notes 12:40-45. https://www.fs.usda.gov/psw/publications/knapp/psw_1994_knapp001.pdf
- Knuth, P (1898). Handbuch der Blütenbiologie, Leipzig
- Köhler, C, Mittelsten Scheid, O und Erilova, A (2010): The impact of the triploid block on the origin and evolution of polyploid plants. Trends in Genetics 26:142-148. <http://www.sciencedirect.com/science/article/B6TCY-4Y6B5NF-1/2/db3da5dad90f347a235e316874a74fa1>
- Kolář, F, Štech, M, Trávníček, P et al. (2009): Towards resolving the *Knautia arvensis* agg. (Dipsacaceae) puzzle: primary and secondary contact zones and ploidy segregation at landscape and microgeographic scales. Annals of Botany 103:963-974. <https://doi.org/10.1093/aob/mcp016>
- Kolář, F, Fér, T, Štech, M et al. (2012): Bringing together evolution on serpentine and polyploidy: spatiotemporal history of the diploid-tetraploid complex of *Knautia arvensis* (Dipsacaceae). Plos One 7:e39988. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0039988>
- Kolář, F, Kaplan, Z, Suda, J et al. (2015): Populations of *Knautia* in ecologically distinct refugia on the Hercynian massif belong to two endemic species. Preslia 87:363–386. <https://www.preslia.cz/article/pdf?id=86>
- Kolář, F, Čertner, M, Suda, J et al. (2017): Mixed-ploidy species: progress and opportunities in polyploid research. Trends in Plant Science 22:1041-1055. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2017.09.011>
- Konowalik, K, Wagner, F, Tomasello, S et al. (2015): Detecting reticulate relationships among diploid *Leucanthemum* Mill. (Compositae, Anthemideae) taxa using multilocus species tree reconstruction methods and AFLP fingerprinting. Molecular Phylogenetics and Evolution 92:308-328. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2015.06.003>
- Koutecký, P (2008): Taxonomická studie střeoevropských zástupců *Centaurea* sect. Jacea. https://botanika.prf.jcu.cz/thesis/pdf/KouteckyP_PhD08.pdf
- Kovanda, M (1968): New taxa and combinations in the subsection Heterophylla (Witas.) Fed. of the genus *Campanula* L. Folia Geobotanica & Phytotaxonomica 3:407-411. <http://www.jstor.org/stable/4179507>
- Kovanda, M (1970a): Polyploidy and variation in the *Campanula rotundifolia* complex. Part I. (General). Rozpravy Čs. Akad. Věd, Ser. Math.-Natur., Praha 80/2:1-95.
- Kovanda, M (1970b): Polyploidy and variation in the *Campanula rotundifolia* complex. Part II. (Taxonomic) 1. Revision of the groups Saxicolae, Lanceolatae and Alpicolae in Czechoslovakia and adjacent regions. Folia Geobotanica & Phytotaxonomica 5:171-208. <https://doi.org/10.1007/BF02854507>
- Kovanda, M (1977): Polyploidy and variation in the *Campanula rotundifolia* complex. Part II. (Taxonomic) 2. Revision of the groups Vulgares and Scheuchzerianae in Czechoslovakia and adjacent regions. Folia Geobotanica et Phytotaxonomica 12:23-89. <https://doi.org/10.1007/BF02854507>

- Krahulcova, A (1990): Selected chromosome counts of the Czechoslovak flora II. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica* 25:381-388. <https://doi.org/10.1007/BF02914008>
- Krahulcova, A (1992): Karyologie a hybridizace ceskych a slovenskych zastupcu rodu *Pimpinella* (shrnuti vysledku dilciho ukolu na grnatu c. 60522), unpubl.
- Krak, K, Vít, P, Douda, J et al. (2020): Development of 18 microsatellite markers for *Salvia pratensis*. *Applications in Plant Sciences* 8:e11316. <https://doi.org/10.1002/aps3.11316>
- Kramer, AT, Wood, TE, Frischie, S et al. (2018): Considering ploidy when producing and using mixed-source native plant materials for restoration. *Restoration Ecology* 26:13-19. <https://doi.org/10.1111/rec.12636>
- Kramina, TE, Degtjareva, GV, Samigullin, TH et al. (2016): Phylogeny of *Lotus* (Leguminosae: Loteae): Partial incongruence between nrITS, nrETS and plastid markers and biogeographic implications. *Taxon* 65:997-1018. <https://doi.org/10.12705/655.4>
- Kramina, TE, Meschersky, IG, Degtjareva, GV et al. (2018): Genetic variation in the *Lotus corniculatus* complex (Fabaceae) in northern Eurasia as inferred from nuclear microsatellites and plastid trnL-trnF sequences. *Botanical Journal of the Linnean Society* 188:87-116. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boy042>
- Krause, B, Wesche, K, Culmsee, H et al. (2014): Diversitätsverluste und floristischer Wandel im Grünland seit 1950. *Natur und Landschaft* 89:399-404. <https://doi.org/10.17433/9.2014.50153294.399-404>
- Krautzer, B, Graiss, W und Blaschka, A (2016). Prüfrichtlinie für die Zertifizierung und den Vertrieb von regionalen Wildgräsern und Wildkräutern nach „Gumpensteiner Herkunftszertifikat“ <https://gzert.at/assets/downloads/G-Zert-Richtlinie-Web.pdf>
- Krendl, F (1967): Cytotaxonomie der *Galium mollugo*-Gruppe in Mitteleuropa (Zur Phylogenie der Gattung *Galium*, VIII.). *Österreichische Botanische Zeitschrift* 114:508-549. <https://doi.org/10.1007/BF01373103>
- Kurz, M (2021): Zytometrische und ökologische Analysen im *Leucanthemum vulgare*-Komplex (Compositae, Anthemideae) in Deutschland. Zulassungsarbeit. Univ. Regensburg
- Küster, H (1992): Die Geschichte des Grünlandes aus pollenanalytischer und archäobotanischer Sicht. *Laufener Seminarbeiträge* 2/92:9-13. https://www.zobodat.at/pdf/Laufener-Spez-u-Seminar-beitr_2_1992_0009-0013.pdf
- Küster, H (1995). *Geschichte der Landschaft in Mitteleuropa*. C.H.Beck, München
- Laane, MM, Croff, BE und Wahlstrøm, R (1983): Cytotype distribution in the *Campanula rotundifolia* complex in Norway, and cyto-morphological characteristics of diploid and tetraploid groups. *Hereditas* 99:21-48. <https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.1983.tb00730.x>
- Laczkó, L, Jordán, S und Sramkó, G (2022): The RadOrgMiner pipeline: Automated genotyping of organellar loci from RADseq data. *Methods in Ecology and Evolution* 13:1962-1975. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13937>
- Larsen, K (1957): Cryptospecies in *Lathyrus pratensis*. *Bot. Tidsskr.* 53:291-294.
- Leht, M (2009): Phylogeny of old world *Lathyrus* L. (Fabaceae) based on morphological data. *Feddes Repertorium* 120:59-74. <https://doi.org/10.1002/fedr.200811182>
- Leimu, R und Fischer, M (2008): A meta-analysis of local adaptation in plants. *Plos One* 3:e4010. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0004010>
- Leimu, R, Kloss, L und Fischer, M (2008): Effects of experimental inbreeding on herbivore resistance and plant fitness: the role of history of inbreeding, herbivory and abiotic factors. *Ecology Letters* 11:1101-1110. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01222.x>

- Leimu, R und Fischer, M (2010): Between-population outbreeding affects plant defence. Plos One 5. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0012614>
- Leipold, M, Tausch, S, Poschlod, P et al. (2017): Species distribution modeling and molecular markers suggest longitudinal range shifts and cryptic northern refugia of the typical calcareous grassland species *Hippocrepis comosa* (horseshoe vetch). Ecology and Evolution 7:1919-1935. <https://doi.org/10.1002/ece3.2811>
- Leitch, I, Johnston, E, Pellicer, J et al. (2019): Plant DNA C-values Database. Release 7.1, April 2019. <https://cvalues.science.kew.org/>
- Lesica, P und Allendorf, FW (1999): Ecological genetics and the restoration of plant communities: Mix or match? Restoration Ecology 7:42-50. <https://doi.org/10.1046/j.1526-100X.1999.07105.x>
- Leuschner, C, Wesche, K, Meyer, S et al. (2013): Veränderungen und Verarmung in der Offenlandvegetation Norddeutschlands seit den 1950er Jahren: Wiederholungsaufnahmen in Äckern, Grünland und Fließgewässern. Ber. d. Reinh.-Tüxen-Ges 25:166-182. https://www.zobodat.at/pdf/Ber-Reinh-Tuexen-Ges_25_0166-0182.pdf
- Levin, D (1975): Minority cytotype exclusion in local plant populations. Taxon 24:35-43. <https://doi.org/10.2307/1218997>
- Lewis, H (1967): The taxonomic significance of autopolyploidy. Taxon 16:267-271. <https://doi.org/10.2307/1216373>
- Ling, TC, Wang, L-L, Yang, Y-P et al. (2022): Differences in floral traits and flower visitation rates in mating systems in *Prunella vulgaris* (Lamiaceae). Journal of Plant Ecology 15:39-56. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtab063>
- Linhart, YB und Grant, MC (1996): Evolutionary significance of local genetic differentiation in plants. Annual Review of Ecology and Systematics 27:237-277. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.27.1.237>
- Listl, D, Poschlod, P und Reisch, C (2017): Genetic variation of liverleaf (*Hepatica nobilis* Schreb.) in Bavaria against the background of seed transfer guidelines in forestry and restoration. Biochemical Systematics and Ecology 71:32-41. <https://doi.org/10.1016/j.bse.2017.01.007>
- Listl, D, Poschlod, P und Reisch, C (2018): Do seed transfer zones for ecological restoration reflect the spatial genetic variation of the common grassland species *Lathyrus pratensis*? Restoration Ecology 26:667-676. <https://doi.org/10.1111/rec.12613>
- Listl, DM (2016): The geographic scale of genetic variation in common plant species – Implications for genebanks and restoration. PhD Thesis. Regensburg. https://epub.uni-regensburg.de/35040/1/Diss_20170111.pdf
- Lodge, RW (1959): Biological Flora of the British Isles: *Cynosurus cristatus* L. Journal of Ecology 47:511-518. <https://doi.org/10.2307/2257379>
- Macel, M, Lawson, CS, Mortimer, SR et al. (2007): Climate vs. soil factors in local adaptation of two common plant species. Ecology 88:424-433. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2007\)88\[424:CVSFIL\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2007)88[424:CVSFIL]2.0.CO;2)
- Mahmoud, A, Grime, JP und Furness, SB (1975): Polymorphism in *Arrhenatherum elatius* (L.) Beauv Ex J. & C. Presl. New Phytologist 75:269-276. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1975.tb01396.x>
- Mansion, G, Parolly, G, Crowl, AA et al. (2012): How to handle speciose clades? Mass taxon-sampling as a strategy towards illuminating the natural history of *Campanula* (Campanuloideae). Plos One 7:e50076. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0050076>
- Marchi, P, Illuminati, O, Macioce, A et al. (1983): Genome evolution and polyploidy in *Leucanthemum vulgare* Lam. aggr. (Compositae). Karyotype analysis and DNA microdensitometry. Caryologia 36:1-18. <https://doi.org/10.1080/00087114.1983.10797639>

- Marshall, JK (1967): Biological Flora of the British Isles: *Corynephorus canescens* (L.) Beauv. (*Aira ca-nescens* L.; *Weingaertneria canescens* (L.) Bernh.). Journal of Ecology 55:207-220. <https://doi.org/10.2307/2257207>
- Massatti, R (2019): Genetically-informed seed transfer zones for *Pleuraphis jamesii*, *Sphaeralcea par-vifolia*, and *Sporobolus cryptandrus* across the Colorado Plateau and adjacent regions. Cooperator Report for the Bureau of Land Management's Colorado Plateau Native Plant Program. https://www.blm.gov/sites/blm.gov/files/GWRC_STZ_report1.pdf
- Massatti, R (2020): Genetically-informed seed transfer zones for *Cleome lutea* and *Machaeranthera canescens* across the Colorado Plateau and adjacent regions. Cooperator Report for the Bureau of Land Management's Colorado Plateau Native Plant Program. https://www.blm.gov/sites/default/files/docs/2020-12/genetic_STZs_CPNPP_2020.pdf
- Massatti, R und Winkler, DE (2022): Spatially explicit management of genetic diversity using ancestry probability surfaces. Methods in Ecology and Evolution 13:2668-2681. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13902>
- Matthews, A, Emelianova, K, Hatimy, AA et al. (2015): 250 years of hybridization between two bien-nial herb species without speciation. Aob Plants 7. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plv081>
- Mavrodiev, EV, Tancig, M, Sherwood, AM et al. (2005): Phylogeny of *Tragopogon* L. (Asteraceae) based on internal and external transcribed spacer sequence data. International Journal of Plant Sciences 166:117-133. <https://doi.org/10.1086/425206>
- McKay, JK, Christian, CE, Harrison, S et al. (2005): "How local is local?" - A review of practical and con-ceptual issues in the genetics of restoration. Restoration Ecology 13:432-440. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2005.00058.x>
- Meger, J, Ulaszewski, B, Vendramin, GG et al. (2019): Using reduced representation libraries se-quencing methods to identify cpDNA polymorphisms in European beech (*Fagus sylvatica* L). Tree Genetics & Genomes 15:7. <https://doi.org/10.1007/s11295-018-1313-6>
- Meindl, C, Brune, V, Listl, D et al. (2016): Survival and postglacial immigration of the steppe plant *Scorzonera purpurea* to Central Europe. Plant Systematics and Evolution 302:971-984. <https://doi.org/10.1007/s00606-016-1311-9>
- Mekonnen, YB (2019): Molecular phylogeny and morphological variation of the genus *Thymus* (Lami-aceae) and its allies. Master thesis (unpublished). University Olslo
- Melzheimer, V und Damboldt, J (1973): Zur Morphologie und Cytologie tetraploider Sippen von *Silene vulgaris* (Caryophyllaceae). Willdenowia 7:83-100. <http://www.jstor.org/stable/3995517>
- Metzing, D, Garve, E, Matzke-Hajek, G et al. (2018): Rote Liste und Gesamtartenliste der Farn- und Blütenpflanzen (Trachaeophyta) Deutschlands. .In: Metzing, D et al. (Hrsg.): Rote Liste gefährde-ter Tiere, Pflanzen und Pilze Deutschlands. Band 7: Pflanzen. – Münster (Landwirtschaftsverlag). – Naturschutz und Biologische Vielfalt 70 (7): 13-358.
- Meynen, E und Schmithüsen, J (1953-1962). Handbuch der naturräumlichen Gliederung Deutsch-lands. Selbstverlag der Bundesanstalt für Landeskunde, Bad Godesberg
- Michalski, SG, Durka, W, Jentsch, AV et al. (2010): Evidence for genetic differentiation and divergent selection in an autotetraploid forage grass (*Arrhenatherum elatius*). Theoretical and Applied Ge-netics 120:1151-1162. <https://doi.org/10.1007/s00122-009-1242-8>
- Michalski, SG und Durka, W (2012): Assessment of provenance delineation by genetic differentiation patterns and estimates of gene flow in the common grassland plant *Geranium pratense*. Conser-vation Genetics 13:581-592. <https://doi.org/10.1007/s10592-011-0309-7>

- Michalski, SG und Durka, W (2015): Separation in flowering time contributes to the maintenance of sympatric cryptic plant lineages. *Ecology and Evolution* 5:2172-2184. <https://doi.org/10.1002/ece3.1481>
- Michalski, SG, Malyshev, AV und Kreyling, J (2017): Trait variation in response to varying winter temperatures, diversity patterns and signatures of selection along the latitudinal distribution of the widespread grassland plant *Arrhenatherum elatius*. *Ecology and Evolution* 7:3268-3280. <https://doi.org/10.1002/ece3.2936>
- Mix, C, Arens, PFP, Rengelink, R et al. (2006): Regional gene flow and population structure of the wind-dispersed plant species *Hypochaeris radicata* (Asteraceae) in an agricultural landscape. *Molecular Ecology* 15:1749-1758. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2006.02887.x>
- Molder, F (1990): Ökotypenanalyse an Wildkräuterarten in Hinsicht auf extensive Gras-Kräuter-Ansaaten. *Z. f. Vegetationstechnik* 13:68-74.
- Morley, SA und Nielsen, BL (2017): Plant mitochondrial DNA. *FBL* 22:1023-1032. <https://doi.org/10.2741/4531>
- Moughan, J, McGinn, KJ, Jones, L et al. (2021): Biological flora of the British Isles: *Salvia pratensis*. *Journal of Ecology* 109:4171-4190. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13805>
- Mozolova, K (2007): Cytogeografie a populační struktura sruhu *Pimpinella saxifraga* L. Charles University Prague. <https://dspace.cuni.cz/handle/20.500.11956/95245>
- Mraz, P (2005): Chromosome number and DNA ploidy level reports from Central Europe - 1. *Biologia (Bratislava)* 60:99-103. <https://doi.org/10.2478/s11756-006-0017-9>
- Müller, F, Ritz, CM, Welk, E et al., Hrsg. (2021): Rothmaler - Exkursionsflora von Deutschland. Gefäßpflanzen: Grundband. Springer, Berlin.
- Müntzing, A (1936): The evolutionary significance of autopolyploidy. *Hereditas* 21:263-378. <https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.1936.tb03204.x>
- Mustajarvi, K, Siikamaki, P und Akerberg, A (2005): Inbreeding depression in perennial *Lychnis viscaria* (Caryophyllaceae): effects of population mating history and nutrient availability. *American Journal of Botany* 92:1853-1861. <https://doi.org/10.3732/ajb.92.11.1853>
- Nagel, R, Durka, W, Bossdorf, O et al. (2019): Rapid evolution in native plants cultivated for ecological restoration: not a general pattern. *Plant Biology* 21:551–558 <https://doi.org/10.1111/plb.12901>
- Natali, A, Manen, JF und Ehrendorfer, F (1995): Phylogeny of the Rubiaceae-Rubioideae, in particular the tribe Rubieae: evidence from a non-coding chloroplast DNA sequence. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 82:428-439. <https://doi.org/10.2307/2399892>
- NetPhyD und BfN (2013). NetPhyD und BfN: Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands. Landwirtschaftsverlag, Münster
- Nierbauer, KU, Paule, J und Zizka, G (2017): Heteroploid reticulate evolution and taxonomic status of an endemic species with bicentric geographical distribution. *Aob Plants* 9:plx002. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plx002>
- Nybohm, H und Bartish, IV (2000): Effects of life history traits and sampling strategies on genetic diversity estimates obtained with RAPD markers in plants. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* 3:93-114. <https://doi.org/10.1078/1433-8319-00006>
- Nybohm, H (2004): Comparison of different nuclear DNA markers for estimating intraspecific genetic diversity in plants. *Molecular Ecology* 13:1143-1155. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2004.02141.x>

- O'Leary, SJ, Puritz, JB, Willis, SC et al. (2018): These aren't the loci you're looking for: Principles of effective SNP filtering for molecular ecologists. *Molecular Ecology* 27:3193-3206. <https://doi.org/10.1111/mec.14792>
- Oberprieler, C, Eder, C, Meister, J et al. (2011): AFLP fingerprinting suggests an allopolyploid origin of two members of the *Leucanthemum vulgare* aggregate (Compositae, Anthemideae) in central Europe. *Nordic Journal of Botany* 29:370-377. <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.2011.01025.x>
- Oberprieler, C, Konowalik, K, Altpeter, S et al. (2012): Filling of eco-climatological niches in a polyploid complex - A case study in the plant genus *Leucanthemum* Mill. (Compositae, Anthemideae) from the Iberian Peninsula. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 207:862-867. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2012.09.012>
- Oberprieler, C, Konowalik, K, Fackelmann, A et al. (2018): Polyploid speciation across a suture zone: phylogeography and species delimitation in S French *Leucanthemum* Mill. representatives (Compositae–Anthemideae). *Plant Systematics and Evolution* 304:1141-1155. <https://doi.org/10.1007/s00606-018-1537-9>
- Oberprieler, C, Schinharl, L, Wagner, F et al. (2019a): Karyological and molecular analysis of *Leucanthemum* (Compositae, Anthemideae) in Corsica. *Willdenowia* 49:411-420. <https://doi.org/10.3372/wi.49.49311>
- Oberprieler, C, Talianova, M und Griesenbec, J (2019b): Effects of polyploidy on the coordination of gene expression between organellar and nuclear genomes in *Leucanthemum* Mill. (Compositae, Anthemideae). *Ecology and Evolution* 9:9100-9110. <https://doi.org/10.1002/ece3.5455>
- Oberprieler, C, Conti, F, Dorfner, M et al. (2022): The taxonomy of *Leucanthemum irtutianum* (Asteraceae, Anthemideae) in the Apennine Peninsula based on AFLP fingerprinting, plastid DNA sequence variation and ecoclimatological niche reconstruction. *Botanical Journal of the Linnean Society* in press. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boac003>
- Oberprieler, C, Ott, T und Vogt, R (2023): Picks in the fabric of a polyploidy complex: integrative species delimitation in the tetraploid *Leucanthemum* Mill. (Compositae, Anthemideae) representatives. *Biology-Basel* 12. <https://doi.org/10.3390/biology12020288>
- Omernik, JM und Griffith, GE (2014): Ecoregions of the conterminous United States: evolution of a hierarchical spatial framework. *Environmental Management* 54:1249-1266. <https://www.epa.gov/eco-research/ecoregions>
- Oppermann, R, Krismann, A, Sonneberger, M et al. (2009): Bundesweites Biodiversitätsmonitoring zur Grünlandvegetation Methodik und erste Erfahrungen. *Natur und Landschaft* 84:62-70.
- Ortiz, MÁ, Tremetsberger, K, Terrab, A et al. (2008): Phylogeography of the invasive weed *Hypochaeris radicata* (Asteraceae): from Moroccan origin to worldwide introduced populations. *Molecular Ecology* 17:3654-3667. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.03835.x>
- Ortner, D (2005): Zur naturschutzrechtlichen Verpflichtung der Verwendung autochthonen Saat- und Pflanzguts bei der Straßenbegleitbegrünung. *Natur und Recht* 27:91-99. <https://doi.org/10.1007/s10357-004-0534-7>
- Osterbye, U (1975): Self-incompatibility in *Ranunculus acris* L. 1. Genetic interpretation and evolutionary aspects. *Hereditas* 80:91-112. <https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.1975.tb01504.x>
- Pagel, E, Lehmail, TA, Poschlod, P et al. (2020): Genetic variation of typical plant species in hay meadows: the effect of land use history, landscape structure, and habitat quality. *Frontiers in Ecology and Evolution* 8:593302. <https://doi.org/10.3389/fevo.2020.593302>
- Palacio-López, K, Beckage, B, Scheiner, S et al. (2015): The ubiquity of phenotypic plasticity in plants: a synthesis. *Ecology and Evolution* 5:3389-3400. <https://doi.org/10.1002/ece3.1603>

- Passarge, H (1995): *Arrhenatherum bulbosum* und Veränderungen in einem Koelerion-glaucæ-Komplex. *Tuexenia* 15:329-342. https://www.zobodat.at/pdf/Tuexenia_NS_15_0329-0341.pdf
- Paule, J, Gregor, T, Schmidt, M et al. (2017): Chromosome numbers of the flora of Germany—a new online database of georeferenced chromosome counts and flow cytometric ploidy estimates. *Plant Systematics and Evolution* 303:1123-1129. <https://doi.org/10.1007/s00606-016-1362-y>
- Paun, O, Lehnebach, C, Johansson, JT et al. (2005): Phylogenetic relationships and biogeography of *Ranunculus* and allied genera (Ranunculaceae) in the Mediterranean region and in the European Alpine System. *Taxon* 54:911-930. <https://doi.org/10.2307/25065478>
- Pecetti, L, Romani, M, Spoleto, P et al. (2014): Effect of geographic origin and ex situ growing site on phenology, morphology, and seed yield of yarrow (*Achillea millefolium* L.) germplasm from the Rhaetian alps, Italy. *Restoration Ecology* 22:502-508. <https://doi.org/10.1111/rec.12099>
- Pembleton, LW, Cogan, NOI und Forster, JW (2013): StAMPP: an R package for calculation of genetic differentiation and structure of mixed-ploidy level populations. *Molecular Ecology Resources* 13:946-952. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12129>
- Peterson, BK, Weber, JN, Kay, EH et al. (2012): Double digest RADseq: an inexpensive method for *De Novo* SNP discovery and genotyping in model and non-model species. *Plos One* 7:e37135. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0037135>
- Petit, C, Thompson, JD und Bretagnolle, F (1996): Phenotypic plasticity in relation to ploidy level and corm production in the perennial grass *Arrhenatherum elatius*. *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique* 74:1964-1973. <https://doi.org/10.1139/b96-235>
- Petit, C, Lesbros, P, Ge, XJ et al. (1997): Variation in flowering phenology and selfing rate across a contact zone between diploid and tetraploid *Arrhenatherum elatius* (Poaceae). *Heredity* 79:31-40. <https://www.nature.com/articles/hdy1997120>
- Petit, C und Thompson, JD (1998): Phenotypic selection and population differentiation in relation to habitat heterogeneity in *Arrhenatherum elatius* (Poaceae). *Journal of Ecology* 86:829-840. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.1998.8650829.x>
- Pfitzenmeyer, CDC (1962): Biological Flora of the British Isles: *Arrhenatherum elatius* (L.) J.&C.Presl (*Arrhenatherum avenaceum* Beauv.). *Journal of Ecology* 50:235-245. <https://doi.org/10.2307/2257207>
- Picó, FX, Ouborg, NJ und van Groenendael, JM (2003): Fitness traits and dispersal ability in the herb *Tragopogon pratensis* (Asteraceae): Decoupling the role of inbreeding depression and maternal effects. *Plant Biology* 5:522-530. <https://doi.org/10.1055/s-2003-44788>
- Pigott, CD (1955): Biological Flora of the British Isles: *Thymus* L. *Journal of Ecology* 43:365-387. <https://doi.org/10.2307/2257148>
- Pimentel, M, Sahuquillo, E und Catalán, P (2007): Genetic diversity and spatial correlation patterns unravel the biogeographical history of the European sweet vernal grasses (*Anthoxanthum* L., Poaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 44:667-684. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2007.04.006>
- Pimentel, M und Sahuquillo, E (2008): Relationships between the close congeners *Anthoxanthum odoratum* and *A. alpinum* (Poaceae, Pooideae) assessed by morphological and molecular methods. *Botanical Journal of the Linnean Society* 156:237-252. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2007.00738.x>
- Pimentel, M, Sahuquillo, E, Torrecilla, Z et al. (2013): Hybridization and long-distance colonization at different time scales: towards resolution of long-term controversies in the sweet vernal grasses (*Anthoxanthum*). *Annals of Botany* 112:1015-1030. <https://doi.org/10.1093/aob/mct170>

- Pimentel, MANU und Sahuquillo, ELVI (2007): Intraspecific variation and phylogeography of the high-polyploid Iberian endemic *Anthoxanthum amarum* Brot. (Poaceae; Pooideae) assessed by random amplified polymorphic DNA markers (RAPDs) and morphology. *Botanical Journal of the Linnean Society* 155:179-192. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2007.00693.x>
- Podlech, D (1965): Revision der europäischen und nordafrikanischen Vertreter der Subsect. Heterophylla (Wit.) Fed. der Gattung *Campanula*. *Feddes Repertorium* 71:50–187.
- Polatschek, A (1966): Cytotaxonomische Beiträge zur Flora der Ostalpenländer, II. *Österreichische Botanische Zeitschrift* 113:101-147. <https://doi.org/https://doi.org/10.1007/bf01373250>
- Pornon, A, Baksay, S, Escaravage, N et al. (2019): Pollinator specialization increases with a decrease in a mass-flowering plant in networks inferred from DNA metabarcoding. *Ecology and Evolution* 9:13650-13662. <https://doi.org/10.1002/ece3.5531>
- Poschlod, P, Baumann, A und Karlík, P (2009): Origin and development of grasslands in Central Europe. *Grasslands in Europe of High Nature Value*:15-25. https://doi.org/10.1163/9789004278103_003
- Poschlod, P (2017). *Geschichte der Kulturlandschaft*. Ulmer, Stuttgart
- Pott, R (1988): Entstehung von Vegetationstypen und Pflanzengesellschaften unter dem Einfluß des Menschen. *Düsseldorfer Geobot. Kolloq.* 5:27-54.
- Prasse, R, Kunzmann, D und Schröder, R (2010). Entwicklung und praktische Umsetzung naturschutzfachlicher Mindestanforderungen an einen Herkunftsnachweis für gebietseigenes Wildpflanzen-saatgut krautiger Pflanzen. Abschlussbericht zum Forschungsprojekt (DBU FKZ: 23931), Hannover. <https://www.dbu.de/OPAC/ab/DBU-Abschlussbericht-AZ-23931.pdf>
- Pritchard, JK, Stephens, M und Donnelly, P (2000): Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155:945-959. <https://doi.org/10.1093/genetics/155.2.945>
- Prober, S, Byrne, M, McLean, E et al. (2015): Climate-adjusted provenancing: a strategy for climate-resilient ecological restoration. *Frontiers in Ecology and Evolution* 3. <https://doi.org/10.3389/fevo.2015.00065>
- Puritz, JB, Hollenbeck, CM und Gold, JR (2014): dDocent: a RADseq, variant-calling pipeline designed for population genomics of non-model organisms. *PeerJ* 2:e431. <https://doi.org/10.7717/peerj.431>
- Qu, L und Widrechner, MP (2011): Variation in the breeding system of *Prunella vulgaris* L. *HortScience* 46:688-692. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI.46.5.688>
- R Core Team (2018). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Ramsey, J und Schemske, DW (1998): Pathways, mechanisms, and rates of polyploid formation in flowering plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 29:467-501. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.29.1.467>
- Ramsey, J (2011): Polyploidy and ecological adaptation in wild yarrow. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 108:7096-7101. <https://doi.org/10.1073/pnas.1016631108>
- Rauschkolb, R, Henres, L, Lou, C et al. (2022a): Historical comparisons show evolutionary changes in drought responses in European plant species after two decades of climate change. *Basic and Applied Ecology* 58:26-38. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2021.11.003>
- Rauschkolb, R, Li, Z, Godefroid, S et al. (2022b): Evolution of plant drought strategies and herbivore tolerance after two decades of climate change. *New Phytologist* 235:773-785. <https://doi.org/10.1111/nph.18125>

- Rauschkolb, R, Durka, W, Godefroid, S et al. (2023): Recent evolution of flowering time across multiple European plant species correlates with changes in aridity. *Oecologia* 202:497-511. <https://doi.org/10.1007/s00442-023-05414-w>
- Razgour, O, Taggart, JB, Manel, S et al. (2018): An integrated framework to identify wildlife populations under threat from climate change. *Molecular Ecology Resources* 18:18-31. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12694>
- Razgour, O, Forester, B, Taggart, JB et al. (2019): Considering adaptive genetic variation in climate change vulnerability assessment reduces species range loss projections. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 116:10418-10423. <https://doi.org/10.1073/pnas.1820663116>
- Reif, A und Richert, E (1995): Naturnahe Hecken durch Verwendung autochthoner Gehölze. *Ländliche Entwicklung in Bayern/Materialien* 33/1995. https://www.academia.edu/20751561/Naturnahe_Hecken_durch_Verwendung_autochthoner_Geh%C3%B6lze
- Reiker, J, Schulz, B, Wissemann, V et al. (2015): Does origin always matter? Evaluating the influence of nonlocal seed provenances for ecological restoration purposes in a widespread and outcrossing plant species. *Ecology and Evolution* 5:5642-5651. <https://doi.org/10.1002/ece3.1817>
- Reisch, C und Poschlod, P (2011): Morphology and phenology of *Scabiosa columbaria* from mown and grazed habitats - Results of a simulation experiment. *Flora* 206:887-891. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2011.05.005>
- Reisch, C und Rosbakh, S (2020): Patterns of genetic variation in European plant species depend on altitude. *Diversity and Distributions* 27:157-163. <https://doi.org/10.1111/ddi.13177>
- Rellstab, C, Zoller, S, Walthert, L et al. (2016): Signatures of local adaptation in candidate genes of oaks (*Quercus* spp.) with respect to present and future climatic conditions. *Molecular Ecology* 25:5907-5924. <https://doi.org/10.1111/mec.13889>
- Rellstab, C, Dauphin, B und Exposito-Alonso, M (2021): Prospects and limitations of genomic offset in conservation management. *Evolutionary Applications* 14:1202-1212. <https://doi.org/10.1111/eva.13205>
- Resetnik, I, Frajman, B, Bogdanovic, S et al. (2014): Disentangling relationships among the diploid members of the intricate genus *Knautia* (Caprifoliaceae, Dipsacoideae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 74:97-110. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2014.01.028>
- Rice, A, Glick, L, Abadi, S et al. (2015): The Chromosome Counts Database (CCDB) – a community resource of plant chromosome numbers. *New Phytologist* 206:19-26. <https://doi.org/10.1111/nph.13191>
- Richardson, Bryce A, Rehfeldt, Gerald E und Kim, MS (2009): Congruent climate related genecological responses from molecular markers and quantitative traits for Western White Pine (*Pinus monticola*). *International Journal of Plant Sciences* 170:1120-1131. <https://doi.org/10.1086/605870>
- Richter, W und Brederlow, H (1970): Über einen Fund von Knollenglatthafer (*Arrhenatherum elatius* subsp. *bulbosum* [Willd.] Hylander) als Ackerungras in Ostfriesland. *Heft 7* 22:105-107. https://www.openagrar.de/receive/openagrar_mods_00070040
- Rico, Y, Holderegger, R, Boehmer, HJ et al. (2014): Directed dispersal by rotational shepherding supports landscape genetic connectivity in a calcareous grassland plant. *Molecular Ecology* 23:832-842. <https://doi.org/10.1111/mec.12639>
- Riedl, U (2013): Die Verwendung gebietseigener Gehölze als Herausforderung für den praktischen Naturschutz – Hintergrund sowie Ergebnisse und Folgerungen aus dem „Nieheimer Phänologie-Versuch“. *Beiträge zur Naturkunde zwischen Egge und Weser* 24:3-22.

- Riina, R, Peirson, JA, Geltman, DV et al. (2013): A worldwide molecular phylogeny and classification of the leafy spurges, *Euphorbia* subgenus *Esula* (Euphorbiaceae). *Taxon* 62:316-342. <https://doi.org/10.12705/622.3>
- Rivas, JDL, Lozano, JJ und Ortiz, AR (2002): Comparative analysis of chloroplast genomes: Functional annotation, genome-based phylogeny, and deduced evolutionary patterns. *Genome Research* 12:567-583. <https://doi.org/10.1101/gr.209402>
- Rochette, NC, Rivera-Colón, AG und Catchen, JM (2019): Stacks 2: Analytical methods for paired-end sequencing improve RADseq-based population genomics. *Molecular Ecology* 28:4737-4754. <https://doi.org/10.1111/mec.15253>
- Rodionov, AV, Tyupa, NB, Kim, ES et al. (2005): Genomic configuration of the autotetraploid oat species *Avena macrostachya* inferred from comparative analysis of ITS1 and ITS2 sequences: On the oat karyotype evolution during the early events of the *Avena* species divergence. *Russian Journal of Genetics* 41:518-528. <https://doi.org/10.1007/s11177-005-0120-y>
- Roehrs, H, Klooss, S und Kirleis, W (2013): Evaluating prehistoric finds of *Arrhenatherum elatius* var. *bulbosum* in north-western and central Europe with an emphasis on the first Neolithic finds in Northern Germany. *Archaeological and Anthropological Sciences* 5:1-15. <https://doi.org/10.1007/s12520-012-0109-0>
- Romero Zarco, C (1985): Revisión del género *Arrhenatherum* Beauv.(Gramineae) en la península Ibérica. *Acta Botanica Malacitana* 10:123-154
- Rose, JP, Kriebel, R, Kahan, L et al. (2021): Sage insights into the phylogeny of *Salvia*: dealing with sources of discordance within and across genomes. *Frontiers in Plant Science* 12. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.767478>
- Ross, MD und Jones, WT (1985): The origin of *Lotus corniculatus*. *Theoretical and Applied Genetics* 71:284-288. <https://doi.org/10.1007/bf00252068>
- Rotter, D, Ambrose, KV und Belanger, FC (2010): Velvet bentgrass (*Agrostis canina* L.) is the likely ancestral diploid maternal parent of allotetraploid creeping bentgrass (*Agrostis stolonifera* L.). *Genetic Resources and Crop Evolution* 57:1065-1077. <https://doi.org/10.1007/s10722-010-9548-6>
- Rousset, F (1997): Genetic differentiation and estimation of gene flow from *F*-statistics under isolation by distance. *Genetics* 145:1219-1228. <https://doi.org/10.1093/genetics/145.4.1219>
- SaatG (2004-2016): Artenverzeichnis zum Saatgutverkehrsgesetz. Gliederung nach der jeweils gültigen Fassung der Anlage zur Verordnung über das Artenverzeichnis zum Saatgutverkehrsgesetz (SaatArtV) vom 27.08.1985 (BGBl. I. S. 1762) zuletzt geändert durch Art. 1 V. v. 09.06.2017 (BGBl. I. S.1614).In: BLE (Hrsg.).
- Sampoux, JP und Huyghe, C (2009): Contribution of ploidy-level variation and adaptive trait diversity to the environmental distribution of taxa in the 'fine-leaved fescue' lineage (genus *Festuca* subg. *Festuca*). *Journal of Biogeography* 36:1978-1993. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2009.02133.x>
- Sanchez, A, Schuster, TM, Burke, JM et al. (2011): Taxonomy of Polygonoideae (Polygonaceae): A new tribal classification. *Taxon* 60:151-160. <https://doi.org/10.1002/tax.601013>
- Saukel, J und Länger, R (1992): *Achillea pratensis* Saukel & Länger, spec. nova, eine tetraploide Sippe der *Achillea millefolium*-Gruppe. *Phyton* 32:159-172. https://www.zobodat.at/pdf/PHY_32_1_0159-0172.pdf
- Schanzer, I.A. (1994): Taxonomic revision of the genus *Filipendula* Mill. (Rosaceae). *Journal of Japanese Botany* 69:290-319. <https://archive.org/details/journal-japanese-botany-69-290-319>
- Scheiner, SM (1993): Genetics and evolution of phenotypic plasticity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24:35-68. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.24.110193.000343>

- Schmid, B (1985): Clonal growth in grassland perennials: 3. Genetic variation and plasticity between and within populations of *Bellis perennis* and *Prunella vulgaris*. *Journal of Ecology* 73:819-830. <https://doi.org/10.2307/2260149>
- Schmid, B und Harper, JL (1985): Clonal growth in grassland perennials: I. Density and pattern-dependent competition between plants with different growth forms. *Journal of Ecology* 73:793-808. <https://doi.org/10.2307/2260147>
- Schmidt, M, Fischer, P und Becker, C (2007): Zur Herkunft von Pflanzenarten anthropo-zoogener Kalk-Halbtrockenrasen Mitteleuropas - Überlegungen am Beispiel des nördlichen deutschen Hügel- und Berglandes. *Hercynia N.F.* 40:257–267. https://www.zobodat.at/pdf/Hercynia_40_0257-0267.pdf
- Schmidt, PA und Krause, A (1997): Zur Abgrenzung von Herkunftsgebieten bei Baumschulgehölzen für die freie Landschaft. *Natur und Landschaft* 72.
- Scholz, C und Uhlemann, I (2001): *Leucanthemum irtutianum* DC. und *Leucanthemum vulgare* Lam. in Sachsen-Anhalt. *Mitt. florist. Kart. Sachsen-Anhalt* 6:43-48. http://botanischer-verein-sachsen-anhalt.de/wp-content/uploads/2016/11/Flo-Kart_01_43-48-Scholz-Uhlemann.pdf
- Schröder, R und Prasse, R (2013a): Cultivation and hybridization alter the germination behavior of native plants used in revegetation and restoration. *Restoration Ecology* 21:793-800. <https://doi.org/10.1111/rec.12018>
- Schröder, R und Prasse, R (2013b): Do cultivated varieties of native plants have the ability to outperform their wild relatives? *Plos One* 8. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0071066>
- Schröder, R und Prasse, R (2013c): From nursery into nature: A study on performance of cultivated varieties of native plants used in re-vegetation, their wild relatives and evolving wild x cultivar hybrids. *Ecological Engineering* 60:428-437. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2013.09.036>
- Schuster, TM, Reveal, JL, Bayly, MJ et al. (2015): An updated molecular phylogeny of Polygonoideae (Polygonaceae): Relationships of *Oxygonum*, *Pteroxygonum*, and *Rumex*, and a new circumscription of *Koenigia*. *Taxon* 64:1188-1208. <https://doi.org/10.12705/646.5>
- Schwanitz, F und Hahn, H (1954): Genetisch-entwicklung-physiologische Untersuchungen an Galmeipflanzen. II. Über Galmeibiotypen bei *Linum catharticum* L., *Plantago lanceolata* L., *Rumex acetosa* L. and *Campanula rotundifolia* L. *Zeitschrift für Botanik* 42:459-471.
- Sebasky, ME, Keller, SR und Taylor, DR (2016): Investigating past range dynamics for a weed of cultivation, *Silene vulgaris*. *Ecology and Evolution* 6:4800-4811. <https://doi.org/10.1002/ece3.2250>
- Seitz, B, Jürgens, A, Hoffmann, M et al. (2005). Produktion und Zertifizierung herkunftsgesicherter Straucharten - Ein modellhafter Lösungsansatz zur Erhaltung der Biodiversität einheimischer Gehölze in Brandenburg (AZ 17379). Abschlußbericht. TU Berlin
- Seitz, B, Jürgens, A und Kowarik, I (2007). Erhaltung genetischer Vielfalt: Kriterien für die Zertifizierung regionalen Saat- und Pflanzguts - Literatur-Studie
- Selmoni, O, Vajana, E, Guillaume, A et al. (2020): Sampling strategy optimization to increase statistical power in landscape genomics: A simulation-based approach. *Molecular Ecology Resources* 20:154-169. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.13095>
- Šemberová, K, Svitok, M, Marhold, K et al. (2023): Morphological and environmental differentiation as prezygotic reproductive barriers between parapatric and allopatric *Campanula rotundifolia* agg. cytotypes. *Annals of Botany* 131:71-86. <https://doi.org/10.1093/aob/mcab123>
- Ševčíková, M, Jongepierová, I und Prach, K (2014): Standardy péče o přírodu a Krajínu. <http://standardy.nature.cz/res/archive/162/021148.pdf?seek=1400575046>
- Seybold, S (1996): *Leucanthemum* Miller 1754. Pages 160-163 In: Sebald, O et al. (Hrsg.): Die Farn- und Blütenpflanzen Baden-Württembergs. Ulmer, Stuttgart

- Sgrò, CM, Lowe, AJ und Hoffmann, AA (2011): Building evolutionary resilience for conserving biodiversity under climate change. *Evolutionary Applications* 4:326-337. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2010.00157.x>
- Shan, S, Boatwright, JL, Liu, X et al. (2020): Transcriptome dynamics of the inflorescence in reciprocally formed allopolyploid *Tragopogon miscellus* (Asteraceae). *Front Genet* 11. <https://doi.org/10.3389/fgene.2020.00888>
- Shryock, DF, Havrilla, CA, DeFalco, LA et al. (2017): Landscape genetic approaches to guide native plant restoration in the Mojave Desert. *Ecological Applications* 27:429-445. <https://doi.org/10.1002/eap.1447>
- Shryock, DF, DeFalco, LA und Esque, TC (2018): Spatial decision-support tools to guide restoration and seed-sourcing in the Desert Southwest. *Ecosphere* 9:e02453. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2453>
- Shryock, DF, Washburn, LK, DeFalco, LA et al. (2021): Harnessing landscape genomics to identify future climate resilient genotypes in a desert annual. *Molecular Ecology* 30:698-717. <https://doi.org/10.1111/mec.15672>
- Skalicky, V (1962): Ein Beitrag zur Erkenntnis der europäischen Arten der Gattung *Agrimonia* L. *Acta Horti Bot. Pragensis*:87-108.
- SKEW (2009): Empfehlungen für den Anbau und die Verwendung von Pflanz- und Saatgut einheimischer Wildpflanzen. www.cps-skew.ch.
- Skowronek, S, Eberts, C, Blanke, P et al. (2023): Leitfaden zur Verwendung von gebietseigenem Saat- und Pflanzgut krautiger Arten in der freien Natur Deutschlands. Hinweise zur Umsetzung des § 40 Abs. 1 BNatSchG. BfN Skripten 647:1-98. <https://doi.org/10.19217/skr647>
- Sloan, DB, Oxelman, B, Rautenberg, A et al. (2009): Phylogenetic analysis of mitochondrial substitution rate variation in the angiosperm tribe Sileneae. *BMC Evolutionary Biology* 9:260. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-9-260>
- Smarda, P, Knappek, O, Brezinova, A et al. (2019): Genome sizes and genomic guanine plus cytosine (GC) contents of the Czech vascular flora with new estimates for 1700 species. *Preslia* 91:117-142. <https://doi.org/10.23855/preslia.2019.117>
- Smith, BM, Diaz, A, Daniels, R et al. (2009): Regional and ecotype traits in *Lotus corniculatus* L., with reference to restoration ecology. *Restoration Ecology* 17:12-23. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2007.00327.x>
- Sommer, S (1990): Isozymanalyse zur Ermittlung genetischer Variabilität und mikroevolutiver Prozesse bei *Centaurea* sect. *Jacea* (Asteraceae). PhD thesis, Universität Bayreuth. Bayreuth
- Sostaric, I, Liber, Z, Grdisa, M et al. (2012): Genetic diversity and relationships among species of the genus *Thymus* L. (section *Serpyllum*). *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 207:654-661. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2012.06.018>
- Speier, M (1996): Paläoökologische Aspekte der Entstehung von Grünland in Mitteleuropa. *Ber. d. Reinh.-Tüxen-Ges* 8:199-219. https://www.zobodat.at/pdf/Ber-Reinh-Tuexen-Ges_8_0199-0219.pdf
- Ssymank, A (1994): Neue Anforderungen im europäischen Naturschutz: Das Schutzgebietssystem Natura 2000 und die FFH-Richtlinie der EU. *Natur und Landschaft* 69:395-406.
- Ssymank, A, Hauke, U, Rückriem, C et al. (1998): Das europäische Schutzgebietssystem NATURA 2000. *Schriftenreihe für Naturschutz und Landschaftsökologie* 53:1-560.
- Stahevitch, AE, Crompton, CW und Wojtas, WA (1988): The biology of Canadian weeds. 85. *Euphorbia cyparissias* L. *Canadian Journal of Plant Science* 68:175-191. <https://doi.org/10.4141/cjps88-017>

- Steiner, JJ und de los Santos, GG (2001): Adaptive ecology of *Lotus corniculatus* L. genotypes: I. Plant morphology and RAPD marker characterizations. *Crop Sci* 41:552-563.
<https://doi.org/10.2135/cropsci2001.412552x>
- Stevens, CJ, Wilson, J und McAllister, HA (2012): Biological Flora of the British Isles: *Campanula rotundifolia*. *Journal of Ecology* 100:821-839. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2012.01963.x>
- Stutz, S, Hinz, HL, Konowalik, K et al. (2016): Ploidy level in the genus *Leucanthemum* correlates with resistance to a specialist herbivore. *Ecosphere* 7. <https://doi.org/10.1002/ecs2.1460>
- Stutz, S, Mráz, P, Hinz, HL et al. (2018): Biological invasion of oxeye daisy (*Leucanthemum vulgare*) in North America: Pre-adaptation, post-introduction evolution, or both? *Plos One* 13:e0190705.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0190705>
- Sudová, R, Rydlová, J, Münzbergová, Z et al. (2010): Ploidy-specific interactions of three host plants with arbuscular mycorrhizal fungi: Does genome copy number matter? *American Journal of Botany* 97:1798-1807. <https://doi.org/10.3732/ajb.1000114>
- Sulinowski, S (1965): Variation of forms and biology of flowering in *Arrhenatherum elatius* (L.) P.B. Part II. Effects of self- and cross-pollination on seed setting in *Arrhenatherum elatius*. *Genetica Polonica* 6:293-312.
- Sutherland, BL und Galloway, LF (2017): Postzygotische Isolation variiert mit dem Ploidiegrad innerhalb eines polyploiden Komplexes. *New Phytologist* 213:404-412. <https://doi.org/10.1111/nph.14116>
- Sutherland, BL und Galloway, LF (2018): Effects of Glaziation und whole-genome Duplikation auf die Verbreitung des *Campanula rotundifolia* polyploiden Komplexes. *American Journal of Botany* 105:1760-1770. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1162>
- Sutherland, BL, Quarles, BM und Galloway, LF (2018): Interkontinentale Dispersal und whole-genome Duplikation tragen zur Verlust von Selbstinkompatibilität in einem polyploiden Komplex bei. *American Journal of Botany* 105:249-256. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1027>
- Sutherland, BL, Miranda-Katz, T und Galloway, LF (2020): Strength in numbers? Cytotype frequency mediates the effect of reproductive barriers in mixed-ploidy arrays. *Evolution* 74:2281-2292.
<https://doi.org/10.1111/evo.14077>
- Sutherland, BL und Galloway, LF (2021): Variation in heteroploid reproduction und gene flow across a polyploid complex: One size does not fit all. *Ecology and Evolution* 11:9676-9688.
<https://doi.org/10.1002/ece3.7791>
- Sutkowska, A, Pasierbinski, A, Warzecha, T et al. (2013): Refugial pattern of *Bromus erectus* in central Europe based on ISSR fingerprinting. *Acta Biologica Cracoviensia Series Botanica* 55:107-+.
<https://doi.org/10.2478/abcsb-2013-0026>
- Taberlet, P, Fumagalli, L, Wust-Saucy, AG et al. (1998): Comparative phylogeography und postglaziale Kolonisierungsrouten in Europa. *Molecular Ecology* 7:453-464. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.1998.00289.x>
- Tausch, S, Leipold, M, Poschlod, P et al. (2017): Molekulare Marker liefern Evidenz für eine breitfrontierte Rekolonisierung des weitverbreiteten kalkalpinen Graslandartens *Sanguisorba minor* aus südlichen und kryptischen nördlichen Refugien. *Plant Biology* 19:562-570.
<https://doi.org/10.1111/plb.12570>
- Thews, K und Werk, K (2014): Verwendung gebietseigenen Saatgutes nach §40 (4) BNatSchG. *Naturschutz und Landschaftsplanung* 46:315-319.
- Tkach, N, Schneider, J, Döring, E et al. (2020): Phylogenetische Linien und die Rolle der Hybridisierung als treibende Kraft der Evolution in der Grassupertribe Pooideae. *Taxon* 69:234-277.
<https://doi.org/10.1002/tax.12204>

- Tomita, M, Kobayashi, S, Abe, S et al. (2017): Phylogeography of ten native herbaceous species in the temperate region of Japan: implication for the establishment of seed transfer zones for revegetation materials. *Landscape and Ecological Engineering* 13:33-44. <https://doi.org/10.1007/s11355-016-0297-3>
- Totland, O und Eide, W (1999): Environmentally-dependent pollen limitation on seed production in alpine *Ranunculus acris*. *Ecoscience* 6:173-179.
- Turkington, R und Aarssen, LW (1983): Biological Flora of the British Isles: *Hypochoeris radicata* L. (*Achyrophorus radicatus* (L.) Scop.). *Journal of Ecology* 71:999-1022. <https://doi.org/10.2307/2259607>
- UN (1992): Convention on Biological Diversity (CBD). <https://www.cbd.int/doc/legal/cbd-en.pdf>
- van Dijk, P und Bakx-Schotman, JMT (1997): Chloroplast DNA phylogeography and cytotype geography in autotetraploid *Plantago media*. *Molecular Ecology* 6:345-352. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.1997.00199.x>
- Van Rossum, F (2009): Conservation of wet meadow species in an urban context: *Lychnis flos-cuculi* as study case. *Belgian Journal of Botany* 142:98-110. <https://www.jstor.org/stable/41427180>
- Van Rossum, F und Triest, L (2010): Pollen dispersal in an insect-pollinated wet meadow herb along an urban river. *Landscape and Urban Planning* 95:201-208. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2010.01.004>
- van Treuren, R, Bijlsma, R, van Delden, W et al. (1991): The significance of genetic erosion in the process of extinction. I. Genetic differentiation in *Salvia pratensis* and *Scabiosa columbaria* in relation to population size. *Heredity* 66:181-189. <https://doi.org/10.1007/BF00317601>
- Vander Mijnsbrugge, K, Cox, K und Van Slycken, J (2004). Afbakening van Vlaamse herkomstgebieden [Delineation of Flemish areas of origin]. Wetenschappelijke Instelling van de Vlaamse Gemeenschap. Instituut voor Boosbouw en Wildbeheer. <https://www.milieuinfo.be/dms/d/a/workspace/SpacesStore/60214f82-7171-4cff-9329-d518c5c38eeb/166633.pdf>
- Vander Mijnsbrugge, K, Bischoff, A und Smith, B (2010): A question of origin: Where and how to collect seed for ecological restoration. *Basic and Applied Ecology* 11:300-311. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2009.09.002>
- Vanderhoeven, S, Hardy, O, Vekemans, X et al. (2002): A morphometric study of populations of the *Centaurea jacea* complex (Asteraceae) in Belgium. *Plant Biology* 4:403-412. <https://doi.org/10.1055/s-2002-32327>
- Vange, V (2002): Breeding system and inbreeding depression in the clonal plant species *Knautia arvensis* (Dipsacaceae): implications for survival in abandoned grassland. *Biological Conservation* 108:59-67. [https://doi.org/10.1016/s0006-3207\(02\)00090-3](https://doi.org/10.1016/s0006-3207(02)00090-3)
- Varga, S, Soulsbury, CD und John, EA (2022): Biological Flora of Britain and Ireland: *Knautia arvensis*. *Journal of Ecology* 110:1970-1992. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13938>
- Vekemans, X und Hardy, OJ (2004): New insights from fine-scale spatial genetic structure analyses in plant populations. *Molecular Ecology* 13:921-935. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2004.02076.x>
- Verlaque, R und Vignal, C (1993): Etude cyto-biogéographique de *Bromus erectus* Hudson (du S.-O. de l'Europe), comparaison histologique avec les complexes polyploides de *B. riparius* et *B. inermis* (section Pnigma Dumort.). *Rev. Cytol. Biol. Veg. Bot.* 16:47-72.
- Vernet, P, Ducouso, A, Petit, D et al. (1987): Genetic structure and diversity patterns in adjacent populations: *Arrhenatherum elatius* (L.) Beauv. Pages 131-152 In: Urbanska, KM (Hrsg.): Differentiation patterns in higher plants. Academic Press, London

- Villard, M (1970): Contribution á l'étude cytotoxinomique et cytogénétique du genre *Leucanthemum* Adans. em. Briq. et Cav. Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft 80:96-187.
- Vogt, R, Konowalik, K und Oberprieler, C (2018): Karyological analysis reveals two new polyploid mar- guerite taxa (*Leucanthemum*, Compositae-Anthemideae) in S France and NW Italy. Willdenowia 48:221-226. <https://doi.org/10.3372/wi.48.48204>
- Völler, E, Bossdorf, O, Prati, D et al. (2017): Evolutionary responses to land use in eight common grassland plants. Journal of Ecology 105:1290-1297. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12746>
- Wagner, F, Ott, T, Zimmer, C et al. (2019): 'At the crossroads towards polyploidy': genomic diver- gence and extent of homoploid hybridization are drivers for the formation of the ox-eye daisy polyploid complex (*Leucanthemum*, Compositae-Anthemideae). New Phytologist 223:2039-2053. <https://doi.org/10.1111/nph.15784>
- Walters, SJ, Robinson, TP, Byrne, M et al. (2022): Seed sourcing in the genomics era: multispecies provenance delineation for current and future climates. Restoration Ecology 30:e13718. <https://doi.org/10.1111/rec.13718>
- Wambugu, PW und Henry, R (2022): Supporting in situ conservation of the genetic diversity of crop wild relatives using genomic technologies. Molecular Ecology 31:2207-2222. <https://doi.org/10.1111/mec.16402>
- Wang, IJ und Bradburd, GS (2014): Isolation by environment. Molecular Ecology 23:5649-5662. <https://doi.org/10.1111/mec.12938>
- Warwick, SI und Briggs, D (1979): The genecology of lawn weeds. 3: Cultivation experiments with *Achillea millefolium* L., *Bellis perennis* L., *Plantago lanceolata* L., *Plantago major* L. and *Prunella vulgaris* L. collected from lawn and contrasting grassland habitats. New Phytologist 83:509-536. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1979.tb07616.x>
- Weidema, IR, Magnussen, LS und Philipp, M (2000): Gene flow and mode of pollination in a dry- grassland species, *Filipendula vulgaris* (Rosaceae). Heredity 84:311-320. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2540.2000.00669.x>
- Weir, BS und Cockerham, CC (1984): Estimating *F*-statistics for the analysis of population structure. Evolution 38:1358-1370. <https://doi.org/10.2307/2408641>
- Weir, BS und Goudet, J (2017): A unified characterization of population structure and relatedness. Genetics 206:2085. <https://doi.org/10.1534/genetics.116.198424>
- Weissshuhn, K, Prati, D, Fischer, M et al. (2012): Regional adaptation improves the performance of grassland plant communities. Basic and Applied Ecology 13:551-559. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2012.07.004>
- Wendel, JF (2015): The wondrous cycles of polyploidy in plants. American Journal of Botany 102:1753-1756. <https://doi.org/10.3732/ajb.1500320>
- Whitlock, MC und McCauley, DE (1999): Indirect measures of gene flow and migration: F_{ST} not equal $1/(4Nm+1)$. Heredity 82:117-125. <https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6884960>
- Willerding, C und Poschlod, P (2002): Does seed dispersal by sheep affect the population genetic structure of the calcareous grassland species *Bromus erectus*? Biological Conservation 104:329-337. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(01\)00198-7](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(01)00198-7)
- Wilson, J, Perry, A, Shepherd, JR et al. (2020): Invasion, isolation and evolution shape population ge- netic structure in *Campanula rotundifolia*. Aob Plants 12. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plaa011>
- Winn, AA und Evans, AS (1991): Variation among populations of *Prunella vulgaris* L. in plastic re- sponses to light. Functional Ecology 5:562-571. <https://doi.org/10.2307/2389639>

- Winn, AA und Gross, KL (1993): Latitudinal variation in seed weight and flower number in *Prunella vulgaris*. *Oecologia* 93:55-62. <https://doi.org/10.1007/bf00321191>
- Winterfeld, G, Döring, E und Röser, M (2009): Chromosome evolution in wild oat grasses (Aveneae) revealed by molecular phylogeny. *Genome* 52:361-380. <https://doi.org/10.1139/g09-012>
- Wisskirchen, R (2022): Zur Anthese des Schlangen-Knöterichs (*Bistorta officinalis*, Polygonaceae) und verwandter Arten. *Kochia* 15:19-43. <https://doi.org/10.21248/kochia.v15.133>
- Wood, DE, Lu, J und Langmead, B (2019): Improved metagenomic analysis with Kraken 2. *Genome Biology* 20:257. <https://doi.org/10.1186/s13059-019-1891-0>
- Wright, S (1943): Isolation by distance. *Genetics* 28:114-138. <https://doi.org/10.1093/genetics/28.2.114>
- Wright, S (1949): The genetical structure of populations. *Annals of Human Genetics* 15:323-354. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1809.1949.tb02451.x>
- Wu, J und Jain, SK (1980): Self-fertility and seed set in natural populations of *Anthoxanthum odoratum*. *Botanical Gazette* 141:300-304. <https://doi.org/10.1086/337160>
- Wulff, HD (1938): Chromosomenstudien an der schleswig-holsteinischen Angiospermen-Flora. II. Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft 56:247-254. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.1938.tb01112.x>
- Ying, CC und Yanchuk, AD (2006): The development of British Columbia's tree seed transfer guidelines: Purpose, concept, methodology, and implementation. *Forest Ecology and Management* 227:1-13. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.02.028>
- Zelený, V (1974): B-Chromosomes of *Leucanthemum* (Asteraceae) in Czechoslovakia. *Plant Systematics and Evolution* 123:55-60. <https://doi.org/10.1007/BF00983285>
- Zhao, H, Bughrara, SS und Oliveira, JA (2006): Genetic diversity in colonial bentgrass (*Agrostis capillaris* L.) revealed by EcoRI-MseI and PstI/MseI AFLP markers. *Genome* 49:328-335. <https://doi.org/10.1139/g05-113>
- Zimmermann, W (1924): *Euphorbia* L. (*Tithymalus* Tourn.). Wolfsmilch. Pages 5(1): 134-190 In: Hegi, G (Hrsg.): *Illustrierte Flora von Mittel-Europa*. J. F. Lehmanns Verlag, München

Abbildungsverzeichnis

Abb. 1	Herkunftsgebiete verschiedener Länder in Europa.	19
Abb. 2	A Naturräumliche Großregionen 1., 2. und 3. Ordnung (Meynen und Schmithüsen 1953-1962. B Ursprungsgebiete (Herkunftsregionen) von Regiosaatgut in Deutschland aus Prasse et al. (2010).	22
Abb. 3	Übersicht über die Methoden zur Versuchsplanung, Probenahme und SNP Genotypisierung.	25
Abb. 4	Karte der 22 Ursprungsgebiete (Prasse et al. 2010), und der in RegioDiv verwendeten Teilgebiete (je 3-4 TG pro UG).	26
Abb. 5	Links . Lage der Sammelorte in Deutschland auf der RegioDiv-WebGIS-Karte. Rechts . Beispielhafte, typische Lage der Probenahmestellen in naturnahen extensiv genutzten Weiden oder Wiesen, oder in Randstrukturen (Grabenrand) in intensiver genutzten Flächen.	33
Abb. 6	Links Jahresniederschlag und Jahresmitteltemperatur an den Sammelorten und Rechts pH-Wert und Sandanteil im Oberboden Oben an den Sammelorten und Unten gesamt Umweltraum im Bundesgebiet.	36
Abb. 8	Probensammlung am Beispiel von <i>Agrostis capillaris</i>	40
Abb. 9	Sammeorte und Beprobungsdichte. Teilgebiets-Nummern siehe Abb. 8.	41
Abb. 10	Schematische Darstellung der Genotypen von drei Individuen an einem SNP-Lokus (single nucleotide polymorphism = Einzelnukleotid-Polymorphismus).	43
Abb. 11	Übersicht über die wichtigsten populations-genomischen und statistischen Analysen. Siehe Abb. 23 zu Details der Analysen alternativer Ursprungsgebiete.	48
Abb. 12	Hauptkomponenten-Analyse für 355 Individuen von <i>Agrimonia eupatoria</i> basierend auf den SNP-Genotypen (10924 SNPs). A Unkommentierte Darstellung der Individuen für PC1 und PC2. B Punkte eingefärbt nach Ursprungsgebiet.	49
Abb. 13	k-Means-Clusteranalyse des <i>Agrimonia eupatoria</i> SNP-Datensatzes nach Reduktion auf PCA-Achsen. A Kreuz-Entropie als Funktion von K (1-20) als Hilfsmittel zur Identifikation eines optimalen K. B Klassifikation der Individuen durch k-Means-Algorithmus für K = 3. Vgl. Abb. 12.	50
Abb. 14	PCA-Grafiken verschiedener Stufen der initialen Bearbeitung eines Datensatzes am Beispiel von <i>Campanula rotundifolia</i>	51
Abb. 15	Balkendiagramm der Abstammungskoeffizienten für k = 2 - 8 Genpools von 522 <i>Centaurea jacea</i> -Individuen als Ergebnis einer Admixture-Analyse.	52
Abb. 16	Analyse der Kreuz-Entropie für Admixture-Analysen mit k = 1 bis k = 22 von <i>Centaurea jacea</i> (Abb. 15).	53
Abb. 17	Kartendarstellung der Admixture-Analyse von <i>Centaurea jacea</i> für k = 2, 3, 6 (vgl. Abb. 15) mittels räumlicher Interpolation der individuellen Admixture-Koeffizienten.	53

Abb. 18	Matrix der paarweisen F_{ST} -Werte zwischen Ursprungsgebieten für <i>Centaurea jacea</i>	54
Abb. 19	Abhängigkeit der paarweisen genetischen Differenzierung (F_{ST}) zwischen Ursprungsgebieten von der geographischen Distanz (isolation-by-distance, IBD) am Beispiel von <i>Centaurea jacea</i> . Am rechten Rand der Grafik ist die Signifikanz der Beziehung zwischen F_{ST} -Wert und verschiedenen Umwelt-Distanzen angegeben (isolation-by-environment, IBE).	55
Abb. 20	Räumliche genetische Autokorrelation von <i>Ranunculus acris</i> . A . Analyse basierend auf 150 Proben aus ganz Deutschland, B . Analyse basierend auf 61 Proben aus SO-Deutschland (UG 12, 14-19).	57
Abb. 21	Radius der genetischen Nachbarschaft (“x.intercept”) als Funktion der mittleren geographischen Distanz der untersuchten Individuen.	58
Abb. 22	A Zweigipflige Verteilung der individuellen genetischen Diversitätswerte für <i>Campanula rotundifolia</i> . Diploide und tetraploide Individuen unterscheiden sich deutlich in ihren sMLH-Werten. B Unterschiede in sMHL-Werten in Bezug zum Cytotyp bei <i>Achillea millefolium</i> agg. Cytotyp-Gruppen basieren auf genetischen Gruppen und entsprechenden Referenzproben.	59
Abb. 24	Schematische Darstellung wie die metaPCA-Datenmatrix aus den Mittelwerten der PCA-Achsenwerte aller TG erzeugt wurde.	62
Abb. 25	Schematische Darstellung wie die metaQ-Datenmatrix aus den Mittelwerten der Abstammungs-Koeffizienten aller TG erzeugt wurde.	62
Abb. 26	V_{UG} , der Anteil der durch die UG erklärten Varianz (dunkelblau) und Anteil der erklärten Varianz zwischen den TG innerhalb der UG (hellblau) für algorithmisch erzeugte UG mit $K = 2 - 25$ UG für 33 Arten des Artenset Min.	64
Abb. 27	V_{UG} , der Anteil der durch die UG-Gruppierung erklärten Varianz für algorithmisch erzeugte UG für $K = 2 - 25$ (Datenbasis PCA, kpod-Clusterung).	65
Abb. 28	Genetische Struktur von <i>Achillea millefolium</i> agg. in der PCA.....	91
Abb. 29	Genetische Populationsstruktur von <i>Achillea millefolium</i> s. str.	94
Abb. 30	Genetische Populationsstruktur von <i>Achillea pratensis</i>	97
Abb. 31	A PCA aller <i>Agrimonia</i> -Proben. Die Ausreißer Gruppe rechts konnte auf Grund von Referenzproben als <i>A. procera</i> identifiziert werden. B Häufigkeitsdiagramm der individuellen genetischen Diversität (sMLH).	98
Abb. 32	Genetische Populationsstruktur von <i>Agrimonia eupatoria</i>	101
Abb. 33	Genetische Populationsstruktur von <i>Agrostis capillaris</i>	104
Abb. 34	Genetische Populationsstruktur von <i>Anthoxanthum odoratum</i>	107
Abb. 35	Genetische Populationsstruktur von <i>Arrhenatherum elatius</i>	110
Abb. 36	Genetische Populationsstruktur von <i>Bistorta officinalis</i>	114
Abb. 38	Taxonomische Trennung, Cytotypen und Chloroplasten-Typen von <i>Campanula rotundifolia</i> , <i>C. scheuchzeri</i> , <i>C. cochleariifolia</i> . und <i>C. gentilis</i>	118

Abb. 39	Cytotypen von <i>Campanula rotundifolia</i> : genetische Differenzierung und Verbreitung.....	120
Abb. 40	Individuelle genetische Diversität (sMLH) von <i>Campanula rotundifolia</i> . A Häufigkeitsdiagramm mit bimodaler Verteilung der sMLH-Werte, B Genetische Struktur mit farblich indizierten sMLH-Werten.	120
Abb. 41	Populationsstruktur von diploiden <i>Campanula rotundifolia</i>	123
Abb. 42	Populationsstruktur von tetraploiden <i>Campanula rotundifolia</i>	126
Abb. 43	<i>Centaurea jacea</i> und <i>C. nigra</i> in der PCA der SNPs.	127
Abb. 44	Genetische Populationsstruktur von <i>Centaurea jacea</i>	130
Abb. 45	Genetische Populationsstruktur von <i>Corynephorus canescens</i>	133
Abb. 46	Genetische Populationsstruktur von <i>Cynosurus cristatus</i>	136
Abb. 47	Genetische Populationsstruktur von <i>Euphorbia cyparissias</i>	139
Abb. 48	Genetische Struktur von <i>Euphorbia cyparissias</i> und farblich indiziert die individuelle genetische Diversität. Vgl. Abb. 47A.	139
Abb. 49	Trennung der <i>Festuca</i> -Arten und Identifikation von <i>F. rubra</i> s. str. und <i>F. nigrescens</i> in sukzessiven PCA-Analysen.	140
Abb. 50	Genetische Populationsstruktur von <i>Festuca rubra</i>	143
Abb. 51	Genetische Populationsstruktur von <i>Festuca nigrescens</i>	146
Abb. 52	Genetische Populationsstruktur von <i>Filipendula ulmaria</i>	149
Abb. 53	Genetische Populationsstruktur von <i>Galium album</i>	152
Abb. 54	Genetische Populationsstruktur von <i>Hypochaeris radicata</i>	155
Abb. 55	Cytotypenverteilung von <i>Knautia arvensis</i> s. str. (4x) und <i>K. arvensis</i> ssp. <i>pannonica</i> (2x).	157
Abb. 56	Genetische Struktur von <i>Knautia arvensis</i> und farblich indiziert die individuelle Heterozygotie.	157
Abb. 57	Genetische Populationsstruktur der diploiden <i>Knautia arvensis</i> 2x.	159
Abb. 58	Genetische Populationsstruktur der tetraploiden <i>Knautia arvensis</i> 4x.	162
Abb. 59	Genetische Populationsstruktur von <i>Lathyrus pratensis</i>	165
Abb. 60	Trennung der Arten und komplexe Phylogenie im <i>Leucanthemum vulgare</i> -Aggregat.	167
Abb. 61	Karte der Verteilung der Cytotypen von <i>Leucanthemum vulgare</i> agg. (2x = <i>L. vulgare</i> s. str., 4x = <i>L. ircutianum</i> , 6x = <i>L. adustum</i>).	168
Abb. 62	Genetische Struktur von <i>Leucanthemum vulgare</i> agg. (vgl. Abb. 60A) und farblich indiziert die individuelle Heterozygotie.	168
Abb. 63	Genetische Populationsstruktur von <i>Leucanthemum vulgare</i> s. str.	171
Abb. 64	Genetische Populationsstruktur von <i>Leucanthemum ircutianum</i>	174
Abb. 65	Genetische Populationsstruktur von <i>Lotus corniculatus</i>	177

Abb. 66	Genetische Populationsstruktur von <i>Lychnis flos-cuculi</i>	180
Abb. 67	Taxonomie und Cytotypen-Gruppen bei <i>Pimpinella saxifraga</i> s. l.....	182
Abb. 68	Genetische Ähnlichkeiten von <i>Pimpinella saxifraga</i> s. str.	183
Abb. 69	Genetische Populationsstruktur von <i>Pimpinella saxifraga</i>	185
Abb. 70	Hauptkoordinatenanalyse von <i>Prunella vulgaris</i> inklusive Referenzproben und Fehlsammlungen von <i>P. grandiflora</i>	186
Abb. 71	Individuelle genetische Diversität (sMLH) von <i>Prunella vulgaris</i>	188
Abb. 72	Genetische Populationsstruktur von <i>Prunella vulgaris</i>	190
Abb. 73	Genetische Populationsstruktur von <i>Ranunculus acris</i>	193
Abb. 74	Genetische Populationsstruktur von <i>Salvia pratensis</i>	196
Abb. 75	Genetische Populationsstruktur von <i>Silene vulgaris</i>	199
Abb. 76	Genetische Populationsstruktur von <i>Thymus pulegioides</i>	202
Abb. 77	Bereinigung des Datensatzes von <i>Tragopogon pratensis</i> s. l.....	203
Abb. 78	Individuelle genetische Diversität (sMLH) von <i>Tragopogon pratensis</i> s. l.....	204
Abb. 80	Genetische Populationsstruktur von <i>Tragopogon pratensis</i> s. str. und <i>T.</i> <i>minor</i>	209
Abb. 81	Synopse der Karten der Verbreitung der innerartlichen genetischen Gruppen in Deutschland für 36 unterschiedene Taxa.	210
Abb. 82	Theoretischer Verlauf der Samenproduktion einer gemischt-ploiden Art, deren Populationen entweder rein diploid, rein tetraploid oder gemischt- ploid sind (Verhältnis $2x : 4x = 1 : 1$).	212
Abb. 83	Größte genetische Ähnlichkeit (mittlere skalierte F_{ST} -Werte) von TG zu TG anderer UG.	223
Abb. 84	Zulässige (blau) und unzulässige (rot) Kombinationen aus Zielgebiet (Y- Achse) und Ersatzgebiet (X-Achse) basierend auf dem Vergleich der paarweisen genetischen Distanzen.....	224
Abb. 85	Zusammenfassende Synopse zulässiger Ersatz-Herkünfte aller Arten.	225
Abb. 86	MetaPCA-Matrix, farbkodierte (blau -> rot) skalierte Achsenwerte auf den ersten vier PCA-Achsen aller Arten (Zeilen) in allen TG (Spalten) als Basis für die Entwicklung von UG-Einteilungen (vgl. Abb. 24).....	227
Abb. 87	MetaQ-Matrix, farbkodierte (khaki -> braun) Abundanz der innerartlichen genetischen Gruppen (Admixture-Cluster) aller Arten (Zeilen) in allen TG (Spalten) als Basis für die Entwicklung von UG-Einteilungen (vgl. Abb. 25).	228
Abb. 88	Skalierte erklärte genetische Varianz zwischen UG, sV_{UG} , für algorithmisch erzeugte Gebietssysteme für verschiedene Datengrundlagen (PCA, Q- matrix, Nei's Distanz) mit der jeweils den sV_{UG} maximierenden Lösung für $K = 2 - 25$ und das Artenset Min.	229

Abb. 89	Alternative UG-Einteilungen für K = 16 basierend auf den Datensätzen PCA-Matrix, Admixture Q-Matrix und Nei's Distanz-Matrix (Zeilen) und unter Verwendung der Artensets Min (33 Taxa) und Max (36 Taxa).	231
Abb. 90	Auswahl von je einer Karte für K = 12 bis K = 19 aus allen mit Algorithmen erzeugten Varianten (Anhang C).....	232
Abb. 91	Kartenvorschlag mit K = 21 UG und Veränderungen in NO-Deutschland: UG 8+20, Aufteilung UG 22, Neues UG in Schleswig-Holstein.....	235
Abb. 92	Vier Kartenvorschläge unter Berücksichtigung verschiedener Kriterien und Beibehaltung der Eigenständigkeit der Mittelgebirge und Alpen.	238

Tabellenverzeichnis

Tab. 1	Mitglieder der projektbegleitenden Arbeitsgruppe (PAG) von RegioDiv.	24
Tab. 2	Bezeichnungen der Ursprungsgebiete und Zuordnung zu Produktionsräumen (nach Prasse et al. 2010).	27
Tab. 3	Kriterien der Artenauswahl.	28
Tab. 4	Liste der in RegioDiv untersuchten Pflanzenarten bzw. Artengruppen.....	30
Tab. 5	Klimavariablen und Bodenvariablen und die daraus abgeleiteten Hauptkomponenten (PC1-PC3) mit ihren Ladungen durch die Variablen.....	35
Tab. 6	Anzahl der verfügbaren Proben pro Art und Ursprungsgebiet.....	39
Tab. 7	Anzahl der je Art und Ursprungsgebiet geplanten Analysen.....	39
Tab. 8	Untersuchte Taxa, Artensets (Min, Max), Gesamtzahl Proben in den finalen Datensätzen (N), Anzahl SNP-Marker (N.SNPs), Anzahl Chloroplasten-SNP-Marker (N.cpSNPs) und Prozentsatz fehlender Daten (%NA) in den finalen Datensätzen.....	44
Tab. 9	Häufigkeit der Cytotypen und dominanter Cytotyp je UG für <i>Achillea millefolium</i> agg. (4x = <i>A. pratensis</i> , 6x = <i>A. millefolium</i> s. str.), <i>Campanula rotundifolia</i> , <i>Euphorbia cyparissias</i> , <i>Leucanthemum vulgare</i> agg. (2x = <i>L. vulgare</i> s. str., 4x = <i>L. ircutianum</i>) und <i>Pimpinella saxifraga</i>	216
Tab. 10	Synoptische Tabelle mit Deskriptoren der genetischen Populationsstruktur. ...	219

Abkürzungsverzeichnis

Abkürzung	Erklärung
AMOVA	Analyse der molekularen Variation
BioClim	Klima-Datenbank http://bioclim.org
CCDB	Chromosome Counts Data Base (Rice et al. 2015)
cpDNA	Chloroplasten-Genom
ddRAD	double digest restriction site associated DNA, Verfahren zur Erzeugung eines reduzierten Sets an sequenzierbaren DNA-Fragmenten
DNA	desoxyribonucleic acid, Desoxyribonuklein-Säure
He	expected heterozygosity, erwartete Heterozygotie
Ho	observed heterozygosity, beobachtete Heterozygotie
IBD	isolation-by-distance, Isolation durch Distanz
IBE	isolation-by-environment, Isolation durch Umwelt
karyodb	Datenbank der Chromosomenzahlen in Deutschland (Paule et al. 2017), bis 2022: https://chromosomes.senckenberg.de/karyodb/
LGM	last glacial maximum, maximale Vereisung, 24500–18000 v. Chr.
mtDNA	Mitochondrien-Genom
PAG	Projektbegleitende Arbeitsgruppe
PCA	principle component analysis, Hauptkomponentenanalyse
SGS	spatial genetic structure, räumliche genetische Autokorrelation
sMLH	standardisierte Multilokusheterozygotie
SNP	single nucleotide polymorphism, Einzelnukleotid-Polymorphismus
sV_{UG}	standardisierte erklärte genetische Varianz für eine bestimmte Ursprungsgebietskulisse
sV_{UG22}	standardisierte erklärte genetische Varianz für die aktuell gültige Ursprungsgebietskulisse nach Prasse et al. (2010)
TG	Teilgebiet eines Ursprungsgebietes
UG	Ursprungsgebiet
UPGMA	Unweighted Pair Group Method with Arithmetic mean, Variante der hierarchischen Clusteranalyse

A Anhang Artenliste Regiosaatgut

Tabelle A1 Pflanzenarten, die in vermarkteten Mischungen der Firmen Rieger-Hofmann und Zeller laut Katalog 2020 verwendet wurden, mit für die Artenauswahl relevanten Charakteristika, sortiert nach Gräsern und Kräutern. Die für RegioDiv ausgewählten Arten sind in der Spalte „RegioDiv“ gekennzeichnet. Nomenklatur der Arten nach Buttler et al. 2018. Chromosomenzahl, Status (A: archäophytisch, Af: fakultativ archäophytisch, I: indigen (nach BIOLFLOR, Klotz et al. 2002); Häufigkeit in Deutschland (s: selten, mh: mäßig häufig, h: häufig; sh: sehr häufig; aus Metzging et al. 2018); Verwendung in Regiosaatgut-Mischungstypen „Basis“ (B), „nur Feucht“ (F), „nur Mager/Sand“ (M) nach den Katalogen; Zeigerwerte für Feuchte (F) und Nährstoffgehalt (N) aus Ellenberg (1992).

RegioDiv	Art	Chr	St	Hfg	Misch	F	N
	<i>Agrostis canina</i> L.	14	I	h		9	2
+	<i>Agrostis capillaris</i> L.	28	I	sh	B	x	4
	<i>Agrostis gigantea</i> Roth	42	I	h	F	8	6
	<i>Agrostis stolonifera</i> L.	28/35	I	sh	F	7	5
	<i>Alopecurus aequalis</i> Sobol.	14	I	h	F	9	9
	<i>Alopecurus geniculatus</i> L.	28	I	h	F	8	7
	<i>Alopecurus pratensis</i> L.	28	I	sh	B	6	7
+	<i>Anthoxanthum odoratum</i> L. s. str.	20	I	sh	B	x	x
+	<i>Arrhenatherum elatius</i> (L.) J. Presl & C. Presl	28	I	sh	B	x	7
	<i>Briza media</i> L.	14	I	h	B	x	2
+	<i>Bromus erectus</i> Huds.	56	I	h	B	3	3
	<i>Bromus hordeaceus</i> L.	28	I	sh	B	x	3
	<i>Bromus tectorum</i> L.	14	A	h	M	3	4
+	<i>Corynephorus canescens</i> (L.) P. Beauv.	14	I	h	M	2	2
+	<i>Cynosurus cristatus</i> L.	14	I	h	B	5	4
	<i>Dactylis glomerata</i> L. s. str.	28	I	sh		5	6
	<i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) P. Beauv. s. str.	26	I	sh	F	7	3
	<i>Festuca arundinacea</i> Schreb.	42	I	h	F	7	5
	<i>Festuca brevipila</i> R. Tracey	42	I	h	B	3	2
	<i>Festuca filiformis</i> Pourr.	14	I	h	B	4	2
	<i>Festuca guestfalica</i> Boenn. ex Rchb.	28	I	h	B	4	x
	<i>Festuca nigrescens</i> Lam.	42	I	h	B	x	2
	<i>Festuca ovina</i> L. s. str.	49/56	I	mh	B	x	1
	<i>Festuca pratensis</i> Huds. s. l.	14	I	sh	B	6	6

+	Festuca rubra L.	42/56	I	sh	B	6	x
	Festuca rupicola Heuff.	28/42	I	mh	B	3	2
	Helictotrichon pratense (L.) Besser	126	I	mh	M	3	2
	Helictotrichon pubescens (Huds.) Pilg.	14	I	h	B	3	4
	Holcus lanatus L.	14	I	sh	F	6	5
	Koeleria pyramidata (Lam.) P. Beauv.	70/84	I	mh	M	4	2
	Lolium perenne L.	14	I	sh	M	5	7
	Molinia caerulea (L.) Moench s. str.	36	I	h	F	7	2
	Phalaris arundinacea L.	28	I	sh	F	8	7
	Phleum nodosum L.	14	I	mh	B	4	5
	Phleum pratense L. s. l.	42	I	sh	B	5	7
	Poa angustifolia L.	54/72	I	h	B	x	3
	Poa compressa L.	45/56	I	h	B	3	3
	Poa palustris L.	32/42	I	h	F	9	7
	Poa pratensis L. s. l.	42	I	sh	B	5	6
	Poa trivialis L. s. str.	14	I	sh	B	7	7
	Puccinellia distans (Jacq.) Parl. s. str.	28/42	I	h		6	4
	Trisetum flavescens (L.) P. Beauv.	24	I	h	B	x	5
+	Achillea millefolium L.	54	I	sh	B	4	5
	Achillea ptarmica L.	18	I	h	F	8	2
+	Agrimonia eupatoria L.	28	I	h	B	4	4
	Anchusa officinalis L.	16	A	mh	B	3	5
	Angelica sylvestris L.	22	I	sh	F	8	4
	Anthemis tinctoria L.	18	Af	h	B	3	4
	Anthriscus sylvestris (L.) Hoffm.	16	I	sh	BF	5	8
	Aquilegia vulgaris L. s. str.	14	I	mh	M	4	4
	Armeria maritima (Mill.) Willd. s. l.	18	I	mh	M	6	4
	Artemisia campestris L.	36	I	h		2	2
	Ballota nigra L. s. l.	20/22	A	h		5	8
	Barbarea vulgaris R. Br. s. l.	16	I	h	BF	6	6
	Betonica officinalis L.	16	I	h	B	x	3
+	Bistorta officinalis Delarbre	48	I	h	F	7	5
	Buphthalmum salicifolium L.	20	I	s	M	4	3

Anhang Artenliste Regiosaatgut

	<i>Calluna vulgaris</i> (L.) Hull	16	I	h	M	x	1
	<i>Caltha palustris</i> L.	56/64	I	h	F	9	6
	<i>Campanula glomerata</i> L.	34/68	I	mh	M	4	3
	<i>Campanula patula</i> L.	20/40	I	h	B	5	5
	<i>Campanula persicifolia</i> L.	16	I	h		4	3
	<i>Campanula rapunculoides</i> L.	68/102	I	h		4	4
	<i>Campanula rapunculus</i> L.	20	I	h		3	4
+	<i>Campanula rotundifolia</i> L. s. l.	34/68/102	I	sh	B	x	2
	<i>Campanula trachelium</i> L.	34	I	h		6	8
	<i>Cardamine pratensis</i> L. s. l.	56/64	I	sh	F	6	x
	<i>Carduus nutans</i> L.	16	Af	h	M	4	6
	<i>Carex arenaria</i> L.	58/64	I	mh	M	3	2
	<i>Carex flacca</i> Schreb.	76/90	I	h	M	6	4
	<i>Carex leporina</i> L.	66/68	I	h	F	7	3
	<i>Carex pendula</i> Huds.	58/60	I	mh	F	8	6
	<i>Carex vulpina</i> L.	66/68	I	mh	F	8	5
	<i>Carum carvi</i> L.	20	I	h	B	5	6
	<i>Centaurea cyanus</i> L.	24	A	h	B	x	x
+	<i>Centaurea jacea</i> L. s. l.	22/44	I	sh	B	x	x
	<i>Centaurea scabiosa</i> L.	20/40	I	h	B	3	4
	<i>Centaurea stoebe</i> L. s. str.	18/36	I	mh		2	3
	<i>Cerastium arvense</i> L.	36/72	I	sh		4	4
	<i>Chaerophyllum bulbosum</i> L.	22	I	h	F	7	8
	<i>Cichorium intybus</i> L.	18	A	h	B	4	5
	<i>Cirsium acaulon</i> (L.) Scop.	34	I	h		3	2
	<i>Cirsium oleraceum</i> (L.) Scop.	34	I	sh	F	7	5
	<i>Cirsium palustre</i> (L.) Scop.	34	I	sh	F	8	3
	<i>Clinopodium vulgare</i> L.	20	I	h	B	4	3
	<i>Crepis biennis</i> L.	40	A	h	B	6	5
	<i>Daucus carota</i> L.	18	I	sh	B	4	4
	<i>Dianthus carthusianorum</i> L.	30	I	h		3	2
	<i>Dianthus deltoides</i> L.	30	I	h	BM	3	2
	<i>Dipsacus fullonum</i> L.	18	A	h		6	7

	<i>Echium vulgare</i> L.	32	Af	sh	B	4	4
	<i>Epilobium hirsutum</i> L.	36	I	sh	F	8	8
	<i>Erodium cicutarium</i> (L.) L'Hér. s. str.	40	I	sh	M	4	x
	<i>Eupatorium cannabinum</i> L.	20	I	sh	F	7	8
+	<i>Euphorbia cyparissias</i> L.	20/40	I	h	M	3	3
+	<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.	14	I	sh	F	8	5
+	<i>Galium album</i> Mill.	44	I	sh	B	5	5
	<i>Galium palustre</i> L. s. l.	24/96	I	sh	F	9	4
	<i>Galium verum</i> L. s. l.	22/44	I	h	B	4	3
	<i>Galium wirtgenii</i> F. W. Schultz	22	I	mh			
	<i>Geranium palustre</i> L.	28	I	h	F	7	7
	<i>Geranium pratense</i> L.	28	I	h	B	5	7
	<i>Geranium sylvaticum</i> L.	28	I	mh		6	7
	<i>Geum rivale</i> L.	42	I	h	F	8	4
	<i>Helichrysum arenarium</i> (L.) Moench	28	I	mh	M	2	1
	<i>Heracleum sphondylium</i> L.	22	I	sh	B	5	8
	<i>Hieracium pilosella</i> L.	45/54	I	sh	M	4	2
	<i>Hieracium umbellatum</i> L.	18/27	I	h		4	2
	<i>Hypericum perforatum</i> L.	18/32	I	sh	B	4	4
	<i>Hypericum tetrapterum</i> Fr.	16	I	h	F	8	5
+	<i>Hypochaeris radicata</i> L.	8	I	sh	B	5	3
	<i>Inula conyzae</i> (Griess.) DC.	32	I	h	M	4	3
	<i>Iris pseudacorus</i> L.	34	I	sh	F	9	7
	<i>Jasione montana</i> L.	12	I	h		3	2
	<i>Juncus conglomeratus</i> L.	42	I	h	F	7	3
	<i>Juncus effusus</i> L.	42	I	sh	F	7	4
+	<i>Knautia arvensis</i> (L.) Coult. s. l.	20/40	I	sh	B	4	4
	<i>Lathyrus pratensis</i> L.	14	I	sh	B	6	6
	<i>Leontodon hispidus</i> L.	14	I	h	B	5	6
	<i>Leonurus cardiaca</i> L.	18	A	s		5	9
+	<i>Leucanthemum ircutianum</i> Turcz. ex DC.	36	I	h	B	4	3
	<i>Linaria vulgaris</i> Mill.	12	I	sh		4	5
+	<i>Lotus corniculatus</i> L.	24	I	sh	B	4	3

Anhang Artenliste Regiosaatgut

	Lotus pedunculatus Cav.	12	I	sh	BF	8	4
	Luzula campestris (L.) DC.	12	I	sh	BM	4	3
+	Lychnis flos-cuculi L.	24	I	sh	B	7	x
	Lychnis viscaria L.	24	I	mh		3	2
	Lycopus europaeus L.	22	I	sh	F	9	7
	Lysimachia vulgaris L.	56/84	I	sh	F	8	x
	Lythrum salicaria L.	60	I	sh	F	8	x
	Malva alcea L.	84	A	h	M	5	7
	Malva moschata L.	42	Af	h	B	4	4
	Malva sylvestris L.	42	A	mh		4	8
	Medicago lupulina L.	16	I	sh	B	4	x
	Mentha longifolia (L.) Huds.	24/48	I	h	F	8	7
	Myosotis scorpioides L.	64/66	I	h	F	8	5
	Origanum vulgare L.	30	I	h		3	3
	Papaver dubium L. s. l.	28/42	A	h	B	4	5
	Papaver rhoeas L.	14	A	sh	B	5	6
	Pastinaca sativa L.	22	I	h	B	4	5
	Picris hieracioides L. s. l.	10	I	h		4	4
	Pimpinella major (L.) Huds.	20	I	mh	B	5	6
	Pimpinella nigra Mill. s. str.	20/40	I	s	M	2	1
+	Pimpinella saxifraga L.	36/40	I	h	B	3	2
	Plantago lanceolata L.	12	A	sh	B	x	x
	Plantago media L.	24	I	h	B	4	3
	Potentilla argentea L. s. l.	42/56	I	h	M	2	1
	Potentilla erecta (L.) Raeusch.	28	I	sh		x	2
	Potentilla verna L.	42/49	I	h		3	2
	Primula veris L.	22	I	h	B	4	3
	Prunella grandiflora (L.) Scholler	28	I	mh	M	3	3
+	Prunella vulgaris L.	28	I	sh	B	5	x
+	Ranunculus acris L.	14/16	I	sh	B	6	x
	Ranunculus bulbosus L.	16	I	h	M	3	3
	Reseda lutea L.	48	A	h		3	5
	Rhinanthus minor L.	14/22	I	h		4	3

	Rhinanthus serotinus (Schönh.) Oborny s. l.	14/22	I	mh		6	2
	Rumex acetosa L.	14/15	I	sh	B	x	6
	Rumex acetosella L. s. str.	28/42	I	sh		3	2
	Rumex thyrsoiflorus Fingerh.	14/15	I	h		3	4
+	Salvia pratensis L.	18	I	h	B	3	4
	Sanguisorba minor Scop. s. l.	28	I	h	B	3	2
	Sanguisorba officinalis L.	28/56	I	h	B	6	5
	Saponaria officinalis L.	28	I	h		5	5
	Saxifraga granulata L.	52	I	h	B	4	3
	Scabiosa columbaria L.	16	I	mh		3	3
	Scirpus sylvaticus L.	62/64	I	sh	F	8	4
	Scorzoneroides autumnalis (L.) Moench	12	I	sh	B	5	5
	Scrophularia nodosa L.	36	I	sh	F	6	7
	Scrophularia umbrosa Dumort.	26/52	I	mh	F	9	7
	Scutellaria galericulata L.	32	I	sh	F	9	6
	Sedum acre L.	100/120	I	sh	M	2	1
	Selinum carvifolia (L.) L.	22	I	h	F	7	3
	Silaum silaus (L.) Schinz & Thell.	22	I	mh		x	3
	Silene dioica (L.) Clairv.	24	I	h	B	6	8
	Silene latifolia Poir.	24	I	sh	B	4	7
	Silene nutans L.	24	I	h		3	3
+	Silene vulgaris (Moench) Garcke	24	I	h	B	4	4
	Sinapis arvensis L.	18	A	sh		x	6
	Solidago virgaurea L.	18	I	h	B	5	4
	Stachys palustris L.	102	I	sh	F	7	6
	Stachys recta L.	34	I	mh		3	2
	Stachys sylvatica L.	48/66	I	sh		7	7
	Stellaria graminea L.	52/104	I	sh	B	5	3
	Succisa pratensis Moench	20	I	h	F	7	2
	Tanacetum vulgare L.	18	Af	sh		5	5
	Teucrium scorodonia L.	32	I	h		4	3
+	Thymus pulegioides L. s. l.	28	I	h	B	4	1
	Tragopogon orientalis L.	12	I	mh	B	5	6

Anhang Artenliste Regiosaatgut

+	Tragopogon pratensis L. s. str.	12	I	sh	B	4	6
	Trifolium arvense L.	14	I	sh		3	1
	Trifolium campestre Schreb.	14	I	sh		4	3
	Trifolium medium L.	84	I	sh		4	3
	Trifolium pratense L.	14	I	sh	B	5	x
	Valeriana officinalis L. s. l.	14/28	I	sh	F	8	5
	Verbascum densiflorum Bertol.	32	I	h		4	5
	Verbascum lychnitis L.	32/34	I	h		3	3
	Verbascum nigrum L.	30	I	sh	B	5	7
	Verbascum thapsus L.	36	I	sh		4	7
	Veronica beccabunga L.	18	I	sh	F	10	6
	Veronica chamaedrys L. s. l.	32	I	sh	BM	5	x
	Vicia cracca L.	14/28	I	sh	B	6	x
	Vicia sepium L.	14	I	sh		5	5
	Viola arvensis Murray	34	A	sh		x	x

B Anhang Sammelprotokoll

Genetische Vielfalt krautiger Pflanzenarten in Deutschland



Sammelstrategie und Protokoll zur Probennahme

23.9.2021

Inhalt

- 1.1 Grundlagen
- 1.2 Was bedeutet es mitzumachen? —Das Kurzprotokoll
- 1.3 Sammelstrategie
- 1.4 Arten
- 1.5 Bereit gestelltes Material
- 1.6 Probenahme vor Ort
- 1.7 Datenerfassung im RegioDiv WebGIS
- 1.8 Kontakt

1.1 Grundlagen

Ab dem 2.3.2020 ist nach §40 BNatSchG die Verwendung gebietseigener Herkünfte bei der Ausbringung von Pflanzenmaterial in der freien Natur verpflichtend. Damit kommt dem in Deutschland bereits existierenden Markt von Regiosaatgut eine besondere Verantwortung zu. Der Regiosaatgutproduktion liegt als zentrales Element ein System von 22 Herkunftsregionen (Ursprungsregionen) zugrunde (Prasse, Kunzmann, & Schröder, 2010). Diese Einteilung der Herkunftsregionen basierte im wesentlichen auf naturräumlichen Einheiten (Meynen und Schmithüsen 1953-1962) und weiteren Gruppierungskriterien. Obwohl grundsätzliche populationsgenetische Argumente eingebracht wurden, flossen keine empirischen Daten über tatsächliche, art-übergreifende genetisch-geographische Differenzierung der Pflanzenarten ein, da die für eine solche Grundlage notwendigen Untersuchungen bisher fehlen. **Ziel unseres Vorhabens ist es eine empirische Datenbasis der genetischen Vielfalt und Differenzierungsmuster für Regiosaatgut-Arten zu schaffen.**

Dazu wollen wir mindestens 25 repräsentative Arten (d. h. Gräser, Kräuter, Leguminosen) aus verschiedenen Grasland-Typen und möglichst allen 22 Herkunftsregionen sensu (Prasse et al. 2010) mit je mindestens 3 Populationen untersuchen. Die Proben sollen mittels Genom-repräsentativer SNP marker (single nucleotide polymorphism) charakterisiert und die populationsgenetische Struktur aller Arten untersucht werden.

Diese Analysen können klären, ob A) generalisierte, genetisch-geographische Muster in allen Arten identisch auftreten (artübergreifende Herkunftsregionen), oder B) verschiedene Arten-

Gruppen mit jeweils eigener Struktur existieren (gruppen-spezifische Herkunftsregionen, z. B. Gräser vs. Kräuter); oder C) die artspezifischen Muster überwiegen (artspezifische Herkunftsregionen). Außerdem kann die Übereinstimmung der Grenzen zwischen diesen genetisch-geographischen Gruppen und den 8 Produktionsräumen bzw. 22 Herkunftsregionen geprüft und gegebenenfalls Vorschläge für einen veränderten Zuschnitt der Regionen gemacht werden.

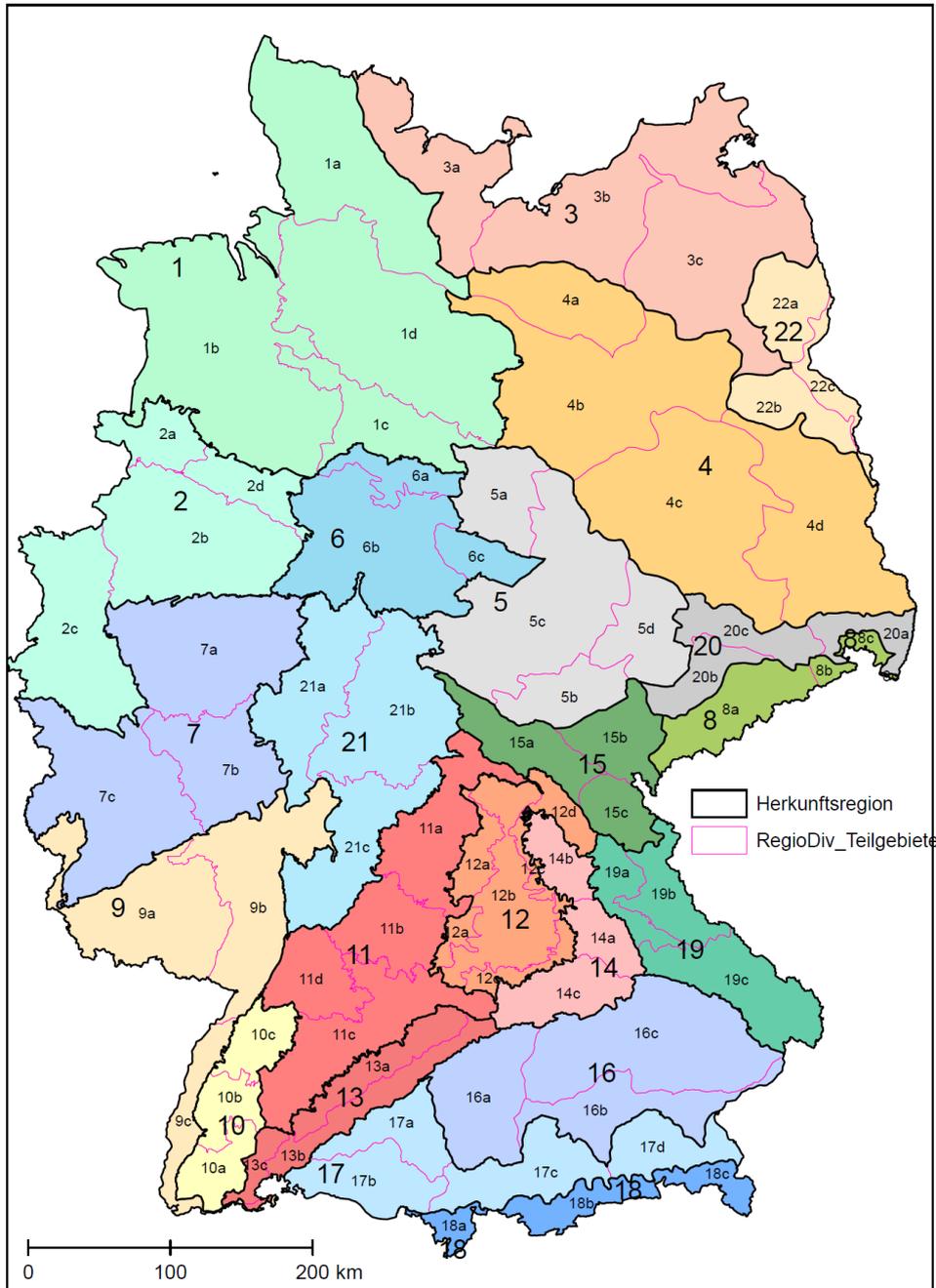


Abb. 1 Probenahme-Regionen. Herkunftsregionen nach Prasse et al. (2010) und ein ad hoc Vorschlag zur Unterteilung der Herkunftsregionen in je (3-)4 Teilgebiete auf Basis der 518 Naturräume zur Verteilung der Probenahmestellen mit dem Ziel sicherzustellen, dass jedes Herkunftsgebiet repräsentativ abgedeckt ist (Anmerkung: die Zuschnitte der Teilgebiete in den Regionen 3,4,5,11,12,13,18 wurde am 4.6.2020 geändert. In alten Versionen dieses Protokolls ist die veraltete Karte enthalten)

1.2 Was bedeutet es mitzumachen ? — Das Kurzprotokoll

- Wir laden Interessierte und Fachkundige ein, zum Projekt beizutragen und mit zu Sammeln.
- **Wenn Sie Interesse haben, prüfen Sie in der SammlerInnen-Liste auf der Webseite ob das Gebiet in dem Sie sammeln könnten schon “belegt” ist und kontaktieren sie bitte zunächst einen der RegioDiv-Koordinatoren** zur weiteren Absprache.
- **Sie identifizieren in ihrem Teilgebiet geeignete Sammelflächen** (entsprechend der Sammelstrategie, Abschnitt 1.3, natürliche bzw. naturnahe Wiesen/Weiden/Brachen, Streuobstwiesen und Säume, Flächennaturdenkmale, Naturschutzgebiete)
- **Sie bekommen von uns ein Materialpaket zur Verfügung gestellt**, das das Sammeln erleichtert.
- **Sie sammeln von jeder Art an bis zu 3 Sammelorten im Teilgebiet Blattmaterial** und erfassen ortsspezifische Daten (Koordinaten, Habitattyp, Sammeldatum, Begleitarten)
- Nach Abschluss ihrer Sammlungen **senden sie das getrocknete Blattmaterial im bereitgestellten Rücksendeumschlag an die RegioDiv-Koordinatoren.**
- **Sie protokollieren ihre Probennahme** und übermitteln ihre gesammelten Daten auf der RegioDiv - Internetseite (<https://www.ufz.de/regiodiv/>).
- Wir sind für alle Beiträge dankbar. Jedoch steht und fällt der Erfolg des Projektes mit der möglichst vollständigen Sammlung aller Arten in allen Teilgebieten (soweit sie dort vorkommen). Wer sich für das Sammeln verpflichtet, übernimmt in gewisser Weise die Verantwortung dafür, dass alle dort verfügbaren Arten gesammelt werden. Wenn Sie nur einen Teil der vorkommenden Arten abdecken können, informieren Sie uns frühzeitig.
- Mit der vollständigen Durchführung des Protokolls sind sie vollwertige/r Mitarbeiter/in des Projektes mit Recht auf Koauthorschaft von Projektpublikationen. Näheres dazu auf www.ufz.de/regiodiv.

1.3 Sammelstrategie

Das Probenmaterial soll durch neue Sammlungen von Blattmaterial im Gelände gewonnen werden. Jede der 22 Herkunftsregionen ist in 3-4 Teilgebiete aufgegliedert. Aus jedem der ca 70 Teilgebiete soll mindestens eine Population jeder Art beprobt werden. Da nicht zu erwarten ist, dass alle 25 Arten auf einer Fläche vorkommen, rechnen wir damit, dass mehrere Sammelorte pro Teilgebiet aufgesucht werden müssen, um alle Arten zu erfassen.

Sammelorte müssen als naturbelassen zu betrachten sein, um möglicherweise anthropogen verursachte genetische Verfälschungen durch nicht heimisches Saatgut oder Zuchtsorten zu vermeiden. Daher sind Naturschutzgebiete (NSG ; beachte Sammelgenehmigung! Bitte mit den Koordinatoren absprechen), Flächennaturdenkmale (FND), und natürliche bzw. naturnahe Wiesen/Weiden/Brachen, Streuobstwiesen und Säume auszuwählen. Eine ausführliche Darstellung der Kriterien für die Auswahl geeigneter Sammelstandorte für Regiosaatgut ist in Kap. 3.5/3.6 in Prasse et al. 2010 zu finden (<https://www.dbu.de/OPAC/ab/DBU-Abschlussbericht-AZ-23931.pdf>). Für die Identifikation von Sammelstandorten in RegioDiv kann genau so vorgegangen werden. Hier das zentrale Ablaufschema:

Prüfung der potentiellen Eignung als Erntebestand

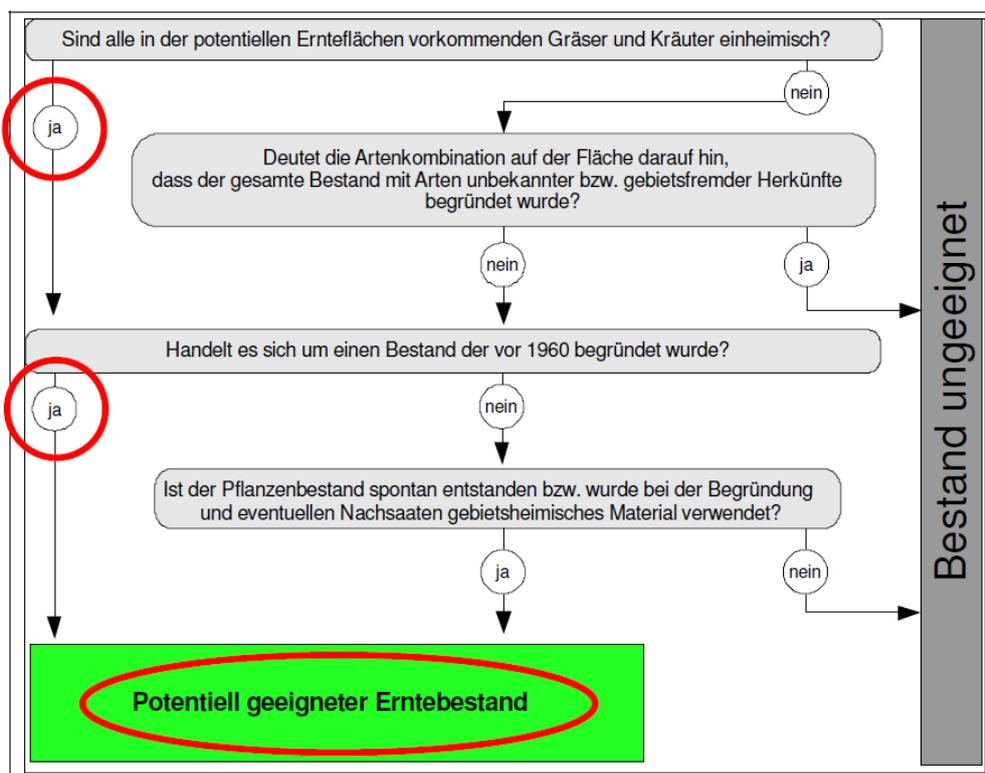


Abb. 2. Naturschutzfachlicher Prüfbogen für die potentielle Eignung von Pflanzenbeständen für die Gewinnung gebietseigenen Saatgutes. Aus Prasse et al. 2010.

Sammelorte sollten, wenn möglich, zentral im Teilgebiet liegen und 2-5 km Abstand von der jeweiligen Teilgebietsgrenze und 5 km von der jeweiligen Herkunftsregionen-Grenze liegen. Für jedes ausgewiesene Teilgebiet gibt es 1-2 Personen welche (selbstständig) Sammelorte identifiziert und die Sammlung möglichst aller 25 Arten durchführt.

Für die Koordination der Sammlung ist eine Webseite eingerichtet, wo Sammler und Sammelorte verzeichnet sind:

<https://www.ufz.de/regiodiv ... /Karte>

1.4 Arten

Gräser

Agrostis capillaris L.

Anthoxanthum odoratum L. s. str.

Arrhenatherum elatius (L.) J. Presl & C. Presl

Bromus erectus Huds.

Corynephorus canescens (L.) P. Beauv.

Cynosurus cristatus L.

Festuca rubra L.

Kräuter

Achillea millefolium L.

Agrimonia eupatoria L.

Bistorta officinalis Delarbre

Campanula rotundifolia L. s. str.

Centaurea jacea L. s. L., d. h. inkl. *Centaurea jacea* L. s. str., *Centaurea angustifolia* Schrank, *Centaurea nigra* L. s. L. und evtl. Hybriden

Euphorbia cyparissias L.

Filipendula ulmaria (L.) Maxim.

Galium album Mill.

Hypochaeris radicata L.

Knautia arvensis (L.) Coult. s. l.

Lathyrus pratensis L.

Leucanthemum vulgare agg., d. h. *L. ircutianum* und *L. vulgare*

Lotus corniculatus L.

Lychnis flos-cuculi L.

Pimpinella saxifraga L.

Prunella vulgaris L.

Ranunculus acris L.

Salvia pratensis L.

Silene vulgaris (Moench) Garcke

Thymus pulegioides L. s. l.

Tragopogon pratensis L. s. l. d. h. *T. minus*, *T. pratensis* und *T. orientalis*

1.5 Bereit gestelltes Material

Um die Probennahme zu erleichtern und zu standardisieren, erhält jeder Sammler ein Materialpaket zur Verfügung gestellt mit folgendem Inhalt:



- Etikettierte Papiertüten (für jeden Sammelort und Art)

Beispiel:

Arrhenatherum elatius

Glatthafer

Teilgebiet: **1a**

Sammelort: (bitte Name des Sammelortes selbst eintragen)

- Plastiktüten
- Silikagel (zur Aufbewahrung der Blattproben)
- Erfassungsbogen
- Rücksendeumschlag

1.6 Probenahme vor Ort (Update 2021)

Innerhalb eines Teilgebietes müssen wahrscheinlich mehrere Sammelorte aufgesucht werden, um alle Arten zu finden.

An einem Sammelort wird nur EINE Pflanze je Art zufällig ausgewählt und beprobt.

Jede Art wird nur an maximal 3 Sammelorten beprobt.

Sammler, die das **Materialpaket für reduzierten Sammelaufwand** bekommen haben, sammeln jede Art nur an **einem Sammelort** mit **einem Individuen**.

Von jeder Pflanze sind grüne, gesunde Blätter zu entnehmen und in eine (vor)etikettierte Papiertüte zu stecken. In jede Tüte bitte nur Blätter von einer Pflanze bzw. einem Individuum. Bitte nie Blätter verschiedener Pflanzen in eine Tüte stecken!

Die Zahl der zu beprobenden Blätter richtet sich nach der Blattgröße: bei großen Blättern (z. B. Knautia, Salvia) genügt ein Blatt, oft sind 2-3 Blätter nötig (Achillea, Centaurea, Arrhenatherum), bei kleinen, schmalen Blättern bis 10 (Gräser, Galium), oder ganze Zweiglein (z. B. Euphorbia cyparissias), oder komplette kleine Pflanzen.



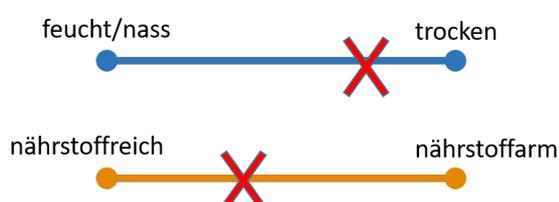
Ungefähre Mindestmenge an Material per Probe. Besser ein bißchen mehr nehmen!

Sollten Sie bei der Ansprache der Arten unsicher sein (z. B. bei *Festuca rubra*, *Centaurea jacea* s.l., *Thymus pulegioides*), machen Sie eine Notiz auf der Sammeltüte. **Im Zweifelsfall besser Sammeln als Nicht-Sammeln.** Wir werden spätestens bei der Auswertung der genetischen Daten falsche Arten identifizieren und dann Ausscheiden. Bei *Centaurea jacea* bitten wir, soweit vorhanden, einen Blütenkopf mit in die Tüte zu stecken.

Die Probe ist zügig, d. h. innerhalb von 24 h zu trocknen (an der Luft, im Trockenschrank bei 50°C, auf Silika-Gel, im warmen Auto) **möglichst bei Temperaturen unter 60 °C und ohne direkte Sonneneinstrahlung.**

Für jeden Sammelort sind möglichst folgende Daten zu erfassen: **Ortsangabe, GPS-Koordinaten (diese werden beim Eintrag des Sammelortes in die Karte aber automatisch erfasst, oder via Google Earth/Maps), Sammeldatum.**

Darüber hinaus wäre es für die Charakterisierung des Standortes sehr hilfreich, wenn Sie je Sammelort eine Liste weiterer vorkommender Pflanzenarten erfassen können (maximal 10 häufige charakteristische/repräsentative Arten. Zudem lassen sich auf dem Erfassungsbogen die Habitateigenschaften des Sammelorts auf folgenden Skalen grob einschätzen z. B.:



Nach Abschluss der Sammlung, bitte alle Proben im bereitgestellten Rücksendeumschlag senden an:

Walter Durka

RegioDiv

Helmholtz-Zentrum für Umweltforschung

Dept. Biozönoseforschung

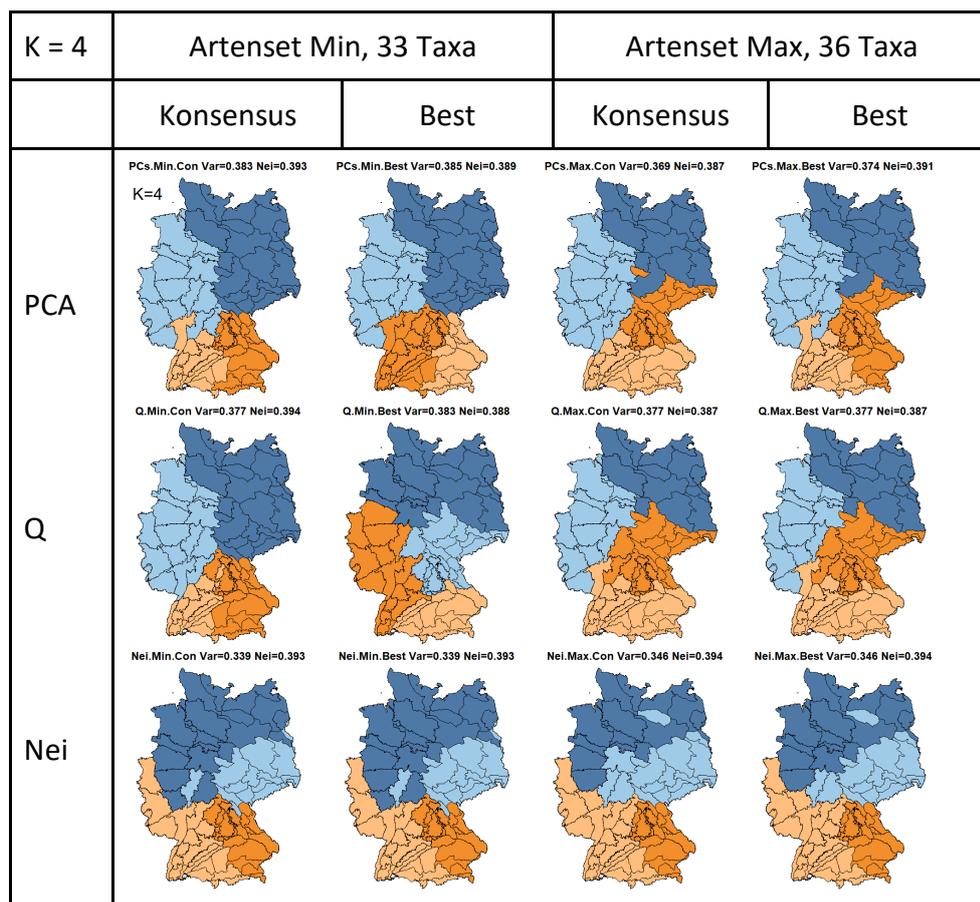
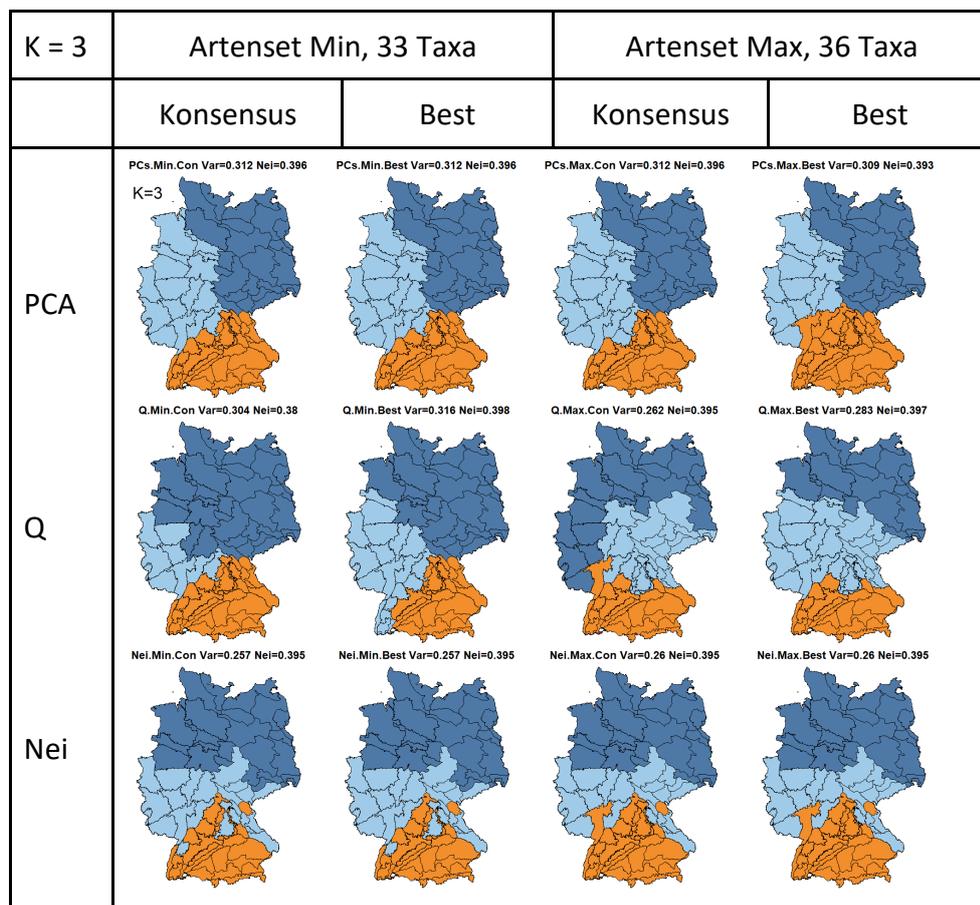
Theodor-Lieser-Str. 4

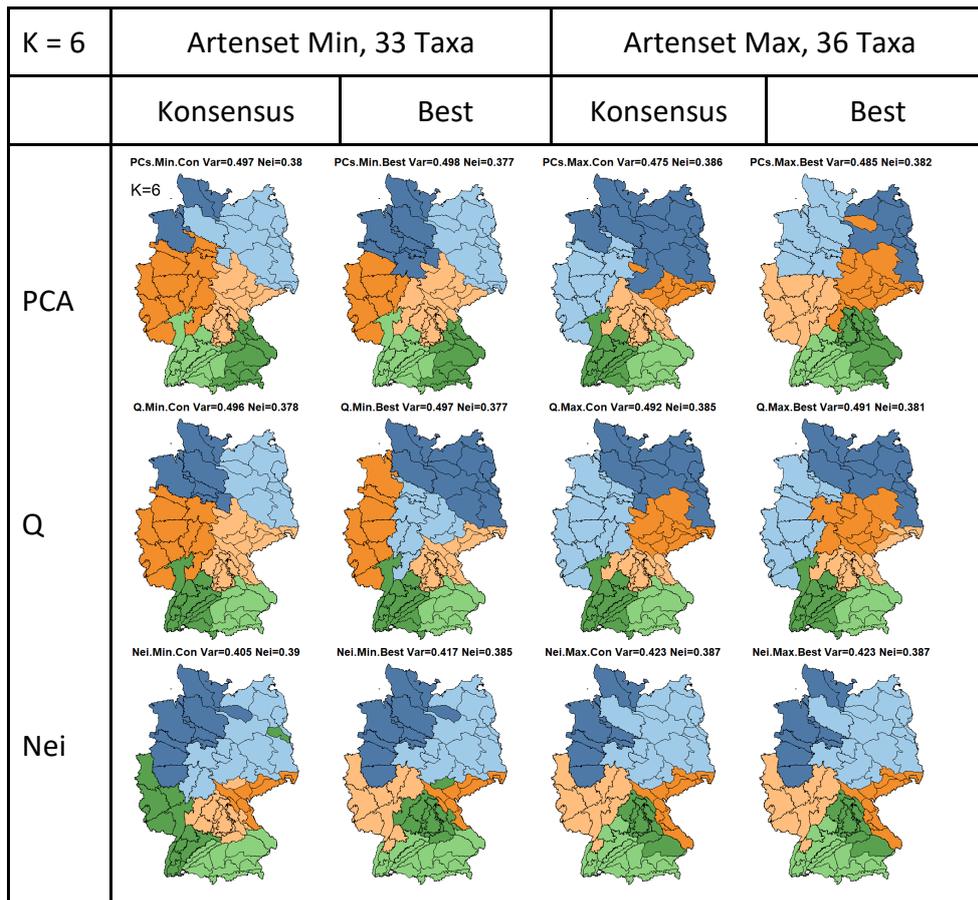
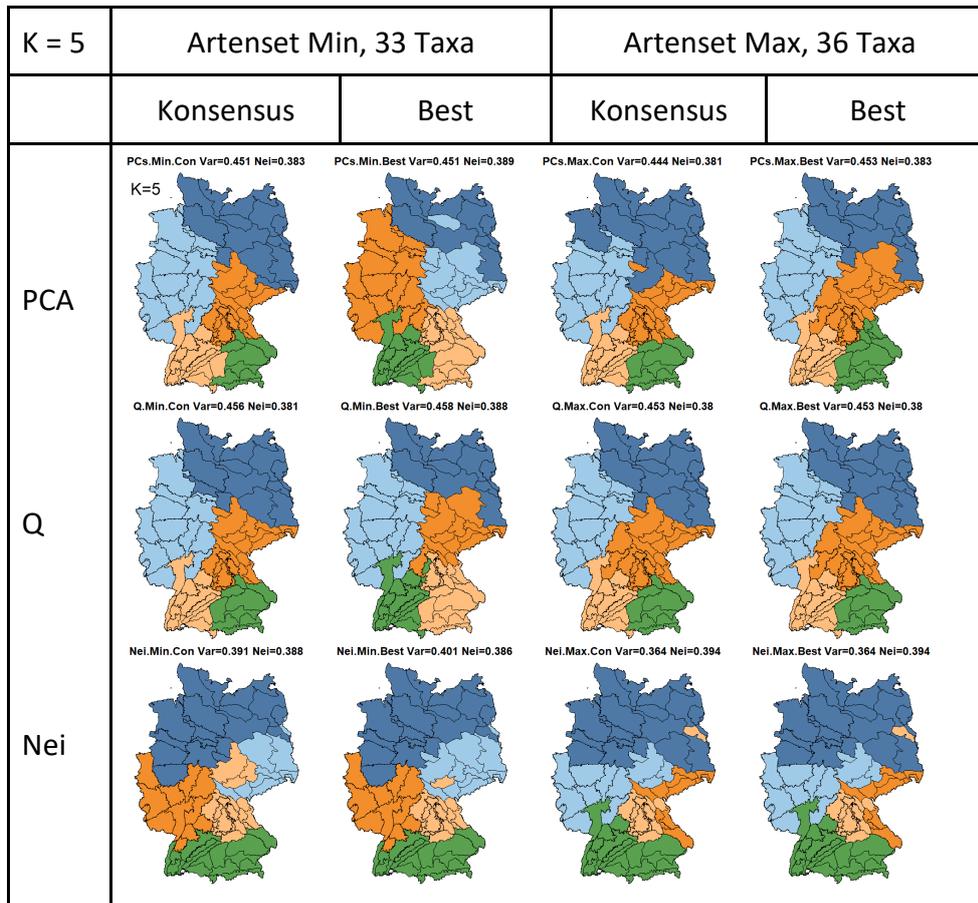
06120 Halle (Saale)

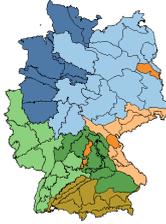
C Anhang Alternative Ursprungsgebiets-Einteilungen

Im Folgenden werden die in Kapitel 5.4 erarbeiteten TG-Klassifikationen für $k = 2-22$ abgebildet, analog zu Abb. 88. Sie zeigen jeweils 12 Karten für die Datengrundlagen PCA, Admixture Q-Matrix und Nei's Distanz-Matrizen: außerdem für die Artensets Min (33 Arten) und Max (33 Arten + Agg.-Ebene), und für den Konsensus aus 100 Klassifikationen bzw. die beste Lösung aus diesen 100 Klassifikationen. Für jede Karte ist angegeben der Bewertungsindex sV_{UG} -Wert ("Var = ", je höher desto besser ist die genetische Struktur im System repräsentiert) und die Nei's Distanz ("Nei = ", je kleiner desto besser).

K = 2	Artenset Min, 33 Taxa		Artenset Max, 36 Taxa	
	Konsensus	Best	Konsensus	Best
PCA	PCs.Min.Con Var=0.192 Nei=0.402 	PCs.Min.Best Var=0.192 Nei=0.402 	PCs.Max.Con Var=0.192 Nei=0.403 	PCs.Max.Best Var=0.192 Nei=0.403 
	Q.Min.Con Var=0.192 Nei=0.403 	Q.Min.Best Var=0.192 Nei=0.403 	Q.Max.Con Var=0.192 Nei=0.403 	Q.Max.Best Var=0.192 Nei=0.403 
	Nei.Min.Con Var=0.192 Nei=0.402 	Nei.Min.Best Var=0.192 Nei=0.402 	Nei.Max.Con Var=0.187 Nei=0.403 	Nei.Max.Best Var=0.187 Nei=0.403 
Q				
				
				
Nei				
				
				





K = 7	Artenset Min, 33 Taxa		Artenset Max, 36 Taxa	
	Konsensus	Best	Konsensus	Best
PCA	PCs.Min.Con Var=0.532 Nei=0.382 	PCs.Min.Best Var=0.537 Nei=0.364 	PCs.Max.Con Var=0.51 Nei=0.379 	PCs.Max.Best Var=0.516 Nei=0.36 
	Q.Min.Con Var=0.532 Nei=0.381 	Q.Min.Best Var=0.537 Nei=0.363 	Q.Max.Con Var=0.533 Nei=0.38 	Q.Max.Best Var=0.531 Nei=0.368 
	Nei.Min.Con Var=0.436 Nei=0.398 	Nei.Min.Best Var=0.442 Nei=0.386 	Nei.Max.Con Var=0.418 Nei=0.416 	Nei.Max.Best Var=0.435 Nei=0.402 

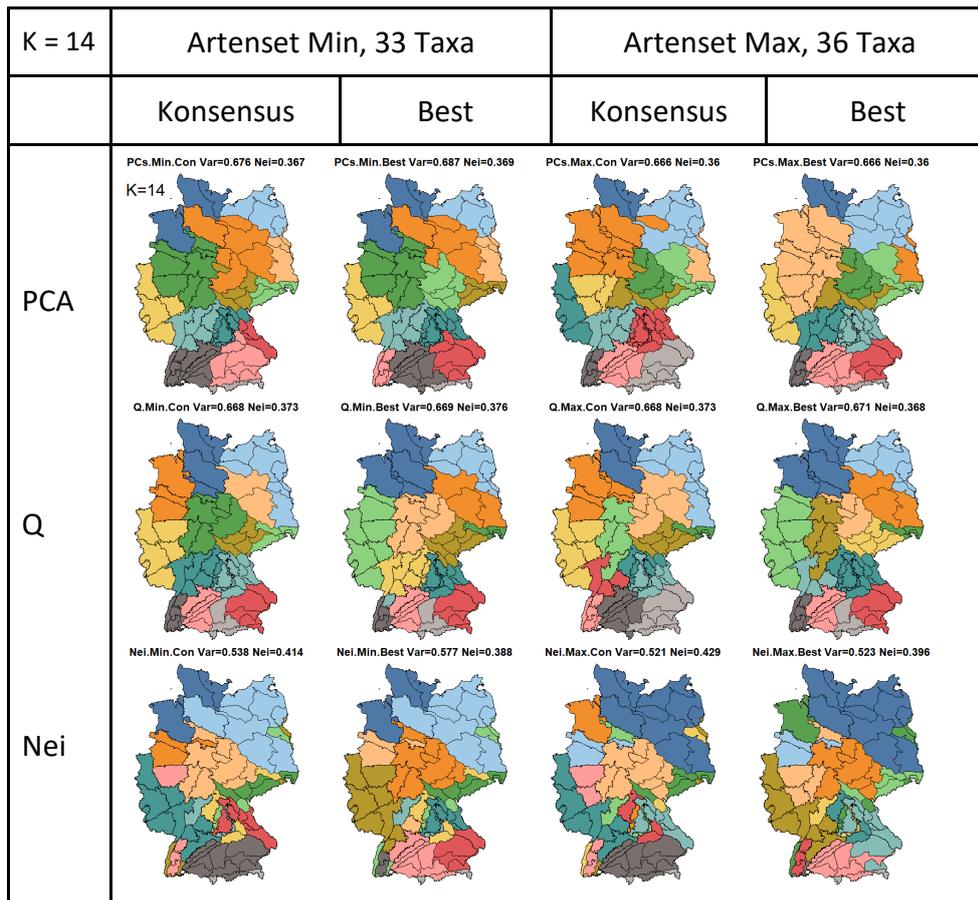
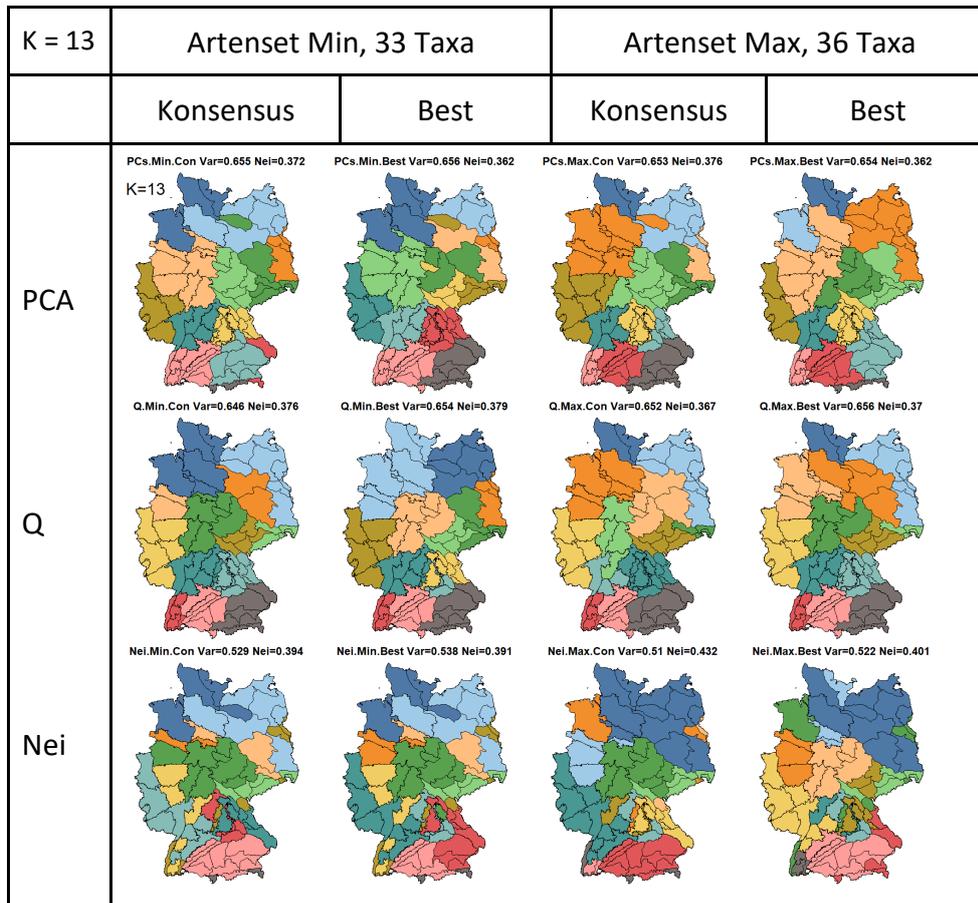
K = 8	Artenset Min, 33 Taxa		Artenset Max, 36 Taxa	
	Konsensus	Best	Konsensus	Best
PCA	PCs.Min.Con Var=0.557 Nei=0.38 K=8 	PCs.Min.Best Var=0.562 Nei=0.368 	PCs.Max.Con Var=0.526 Nei=0.375 	PCs.Max.Best Var=0.53 Nei=0.374 
	Q.Min.Con Var=0.563 Nei=0.376 	Q.Min.Best Var=0.569 Nei=0.369 	Q.Max.Con Var=0.56 Nei=0.374 	Q.Max.Best Var=0.562 Nei=0.372 
	Nei.Min.Con Var=0.448 Nei=0.401 	Nei.Min.Best Var=0.489 Nei=0.393 	Nei.Max.Con Var=0.473 Nei=0.402 	Nei.Max.Best Var=0.466 Nei=0.406 

	K = 9		Artenset Min, 33 Taxa		Artenset Max, 36 Taxa	
		Konsensus	Best	Konsensus	Best	Best
PCA		PCs.Min.Con Var=0.591 Nei=0.372	PCs.Min.Best Var=0.596 Nei=0.368	PCs.Max.Con Var=0.572 Nei=0.378	PCs.Max.Best Var=0.585 Nei=0.356	
	K=9					
		Q.Min.Con Var=0.578 Nei=0.382	Q.Min.Best Var=0.579 Nei=0.369	Q.Max.Con Var=0.575 Nei=0.38	Q.Max.Best Var=0.58 Nei=0.371	
Q						
		Nei.Min.Con Var=0.478 Nei=0.401	Nei.Min.Best Var=0.523 Nei=0.396	Nei.Max.Con Var=0.496 Nei=0.397	Nei.Max.Best Var=0.504 Nei=0.395	
Nei						

	K = 10		Artenset Min, 33 Taxa		Artenset Max, 36 Taxa	
		Konsensus	Best	Konsensus	Best	Best
PCA		PCs.Min.Con Var=0.621 Nei=0.364	PCs.Min.Best Var=0.621 Nei=0.364	PCs.Max.Con Var=0.605 Nei=0.366	PCs.Max.Best Var=0.612 Nei=0.36	
	K=10					
		Q.Min.Con Var=0.598 Nei=0.375	Q.Min.Best Var=0.611 Nei=0.367	Q.Max.Con Var=0.596 Nei=0.377	Q.Max.Best Var=0.592 Nei=0.372	
Q						
		Nei.Min.Con Var=0.507 Nei=0.393	Nei.Min.Best Var=0.503 Nei=0.396	Nei.Max.Con Var=0.498 Nei=0.405	Nei.Max.Best Var=0.498 Nei=0.406	
Nei						

	K = 11		Artenset Min, 33 Taxa		Artenset Max, 36 Taxa	
			Konsensus	Best	Konsensus	Best
PCA	K=11	PCs.Min.Con Var=0.631 Nei=0.37	PCs.Min.Best Var=0.632 Nei=0.371	PCs.Max.Con Var=0.621 Nei=0.372	PCs.Max.Best Var=0.623 Nei=0.365	
		Q.Min.Con Var=0.626 Nei=0.373	Q.Min.Best Var=0.63 Nei=0.371	Q.Max.Con Var=0.605 Nei=0.37	Q.Max.Best Var=0.616 Nei=0.376	
Q						
		Nei.Min.Con Var=0.516 Nei=0.4	Nei.Min.Best Var=0.527 Nei=0.39	Nei.Max.Con Var=0.49 Nei=0.408	Nei.Max.Best Var=0.488 Nei=0.404	
Nei						

	K = 12		Artenset Min, 33 Taxa		Artenset Max, 36 Taxa	
			Konsensus	Best	Konsensus	Best
PCA	K=12	PCs.Min.Con Var=0.648 Nei=0.371	PCs.Min.Best Var=0.651 Nei=0.365	PCs.Max.Con Var=0.629 Nei=0.37	PCs.Max.Best Var=0.644 Nei=0.349	
		Q.Min.Con Var=0.637 Nei=0.38	Q.Min.Best Var=0.642 Nei=0.375	Q.Max.Con Var=0.631 Nei=0.377	Q.Max.Best Var=0.633 Nei=0.374	
Q						
		Nei.Min.Con Var=0.538 Nei=0.396	Nei.Min.Best Var=0.535 Nei=0.39	Nei.Max.Con Var=0.518 Nei=0.398	Nei.Max.Best Var=0.529 Nei=0.395	
Nei						



	K = 15		Artenset Min, 33 Taxa		Artenset Max, 36 Taxa	
			Konsensus	Best	Konsensus	Best
PCA	K=15	PCs.Min.Con Var=0.689 Nei=0.369	PCs.Min.Best Var=0.697 Nei=0.363	PCs.Max.Con Var=0.677 Nei=0.369	PCs.Max.Best Var=0.674 Nei=0.362	
		Q.Min.Con Var=0.678 Nei=0.375	Q.Min.Best Var=0.694 Nei=0.369	Q.Max.Con Var=0.686 Nei=0.369	Q.Max.Best Var=0.693 Nei=0.366	
Q						
		Nei.Min.Con Var=0.562 Nei=0.408	Nei.Min.Best Var=0.568 Nei=0.389	Nei.Max.Con Var=0.533 Nei=0.417	Nei.Max.Best Var=0.543 Nei=0.4	
Nei						

	K = 16		Artenset Min, 33 Taxa		Artenset Max, 36 Taxa	
			Konsensus	Best	Konsensus	Best
PCA	K=16	PCs.Min.Con Var=0.708 Nei=0.365	PCs.Min.Best Var=0.709 Nei=0.373	PCs.Max.Con Var=0.695 Nei=0.363	PCs.Max.Best Var=0.696 Nei=0.36	
		Q.Min.Con Var=0.7 Nei=0.376	Q.Min.Best Var=0.713 Nei=0.372	Q.Max.Con Var=0.699 Nei=0.364	Q.Max.Best Var=0.697 Nei=0.367	
Q						
		Nei.Min.Con Var=0.505 Nei=0.429	Nei.Min.Best Var=0.563 Nei=0.401	Nei.Max.Con Var=0.57 Nei=0.4	Nei.Max.Best Var=0.568 Nei=0.389	
Nei						

	Artenset Min, 33 Taxa		Artenset Max, 36 Taxa		
	Konsensus	Best	Konsensus	Best	
K = 17	PCA	PCs.Min.Con Var=0.716 Nei=0.367	PCs.Min.Best Var=0.727 Nei=0.365	PCs.Max.Con Var=0.707 Nei=0.362	PCs.Max.Best Var=0.711 Nei=0.358
	Q	Q.Min.Con Var=0.712 Nei=0.37	Q.Min.Best Var=0.724 Nei=0.368	Q.Max.Con Var=0.717 Nei=0.36	Q.Max.Best Var=0.717 Nei=0.364
	Nei	Nei.Min.Con Var=0.553 Nei=0.423	Nei.Min.Best Var=0.565 Nei=0.395	Nei.Max.Con Var=0.571 Nei=0.438	Nei.Max.Best Var=0.554 Nei=0.407
K = 18	Artenset Min, 33 Taxa		Artenset Max, 36 Taxa		

	Artenset Min, 33 Taxa		Artenset Max, 36 Taxa		
	Konsensus	Best	Konsensus	Best	
K = 18	PCA	PCs.Min.Con Var=0.727 Nei=0.365	PCs.Min.Best Var=0.727 Nei=0.361	PCs.Max.Con Var=0.715 Nei=0.367	PCs.Max.Best Var=0.715 Nei=0.364
	Q	Q.Min.Con Var=0.734 Nei=0.367	Q.Min.Best Var=0.738 Nei=0.374	Q.Max.Con Var=0.732 Nei=0.361	Q.Max.Best Var=0.729 Nei=0.357
	Nei	Nei.Min.Con Var=0.593 Nei=0.408	Nei.Min.Best Var=0.558 Nei=0.384	Nei.Max.Con Var=0.608 Nei=0.427	Nei.Max.Best Var=0.591 Nei=0.41

	K = 19		Artenset Min, 33 Taxa		Artenset Max, 36 Taxa	
			Konsensus	Best	Konsensus	Best
PCA	K=19	PCs.Min.Con Var=0.737 Nei=0.361	PCs.Min.Best Var=0.743 Nei=0.359	PCs.Max.Con Var=0.731 Nei=0.362	PCs.Max.Best Var=0.732 Nei=0.369	
		Q.Min.Con Var=0.745 Nei=0.371	Q.Min.Best Var=0.748 Nei=0.367	Q.Max.Con Var=0.749 Nei=0.365	Q.Max.Best Var=0.749 Nei=0.365	
Q						
		Nei.Min.Con Var=0.6 Nei=0.424	Nei.Min.Best Var=0.623 Nei=0.394	Nei.Max.Con Var=0.608 Nei=0.424	Nei.Max.Best Var=0.589 Nei=0.403	
Nei						

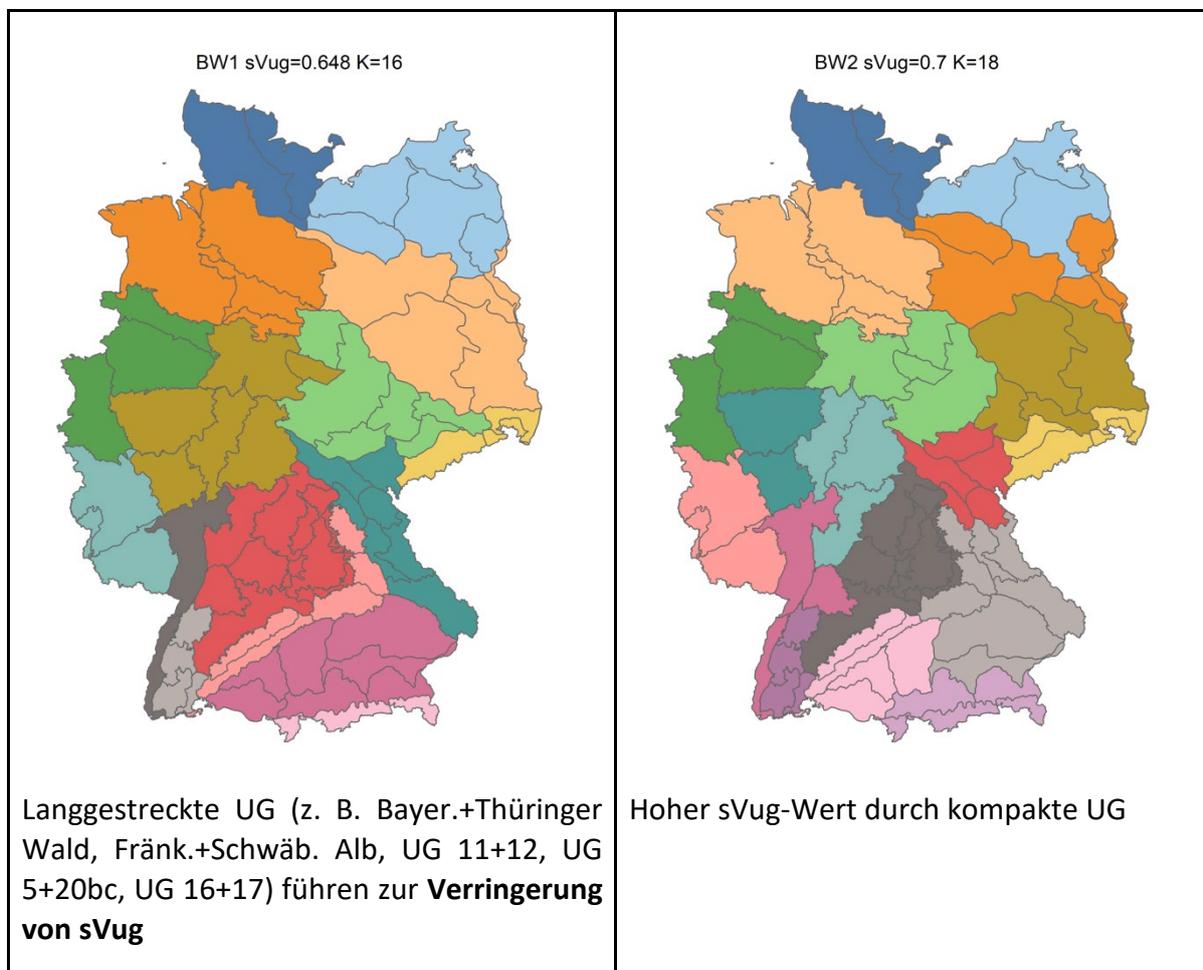
	K = 20		Artenset Min, 33 Taxa		Artenset Max, 36 Taxa	
			Konsensus	Best	Konsensus	Best
PCA	K=20	PCs.Min.Con Var=0.743 Nei=0.364	PCs.Min.Best Var=0.752 Nei=0.365	PCs.Max.Con Var=0.735 Nei=0.367	PCs.Max.Best Var=0.739 Nei=0.366	
		Q.Min.Con Var=0.753 Nei=0.372	Q.Min.Best Var=0.756 Nei=0.361	Q.Max.Con Var=0.746 Nei=0.368	Q.Max.Best Var=0.743 Nei=0.367	
Q						
		Nei.Min.Con Var=0.622 Nei=0.415	Nei.Min.Best Var=0.602 Nei=0.396	Nei.Max.Con Var=0.598 Nei=0.413	Nei.Max.Best Var=0.586 Nei=0.393	
Nei						

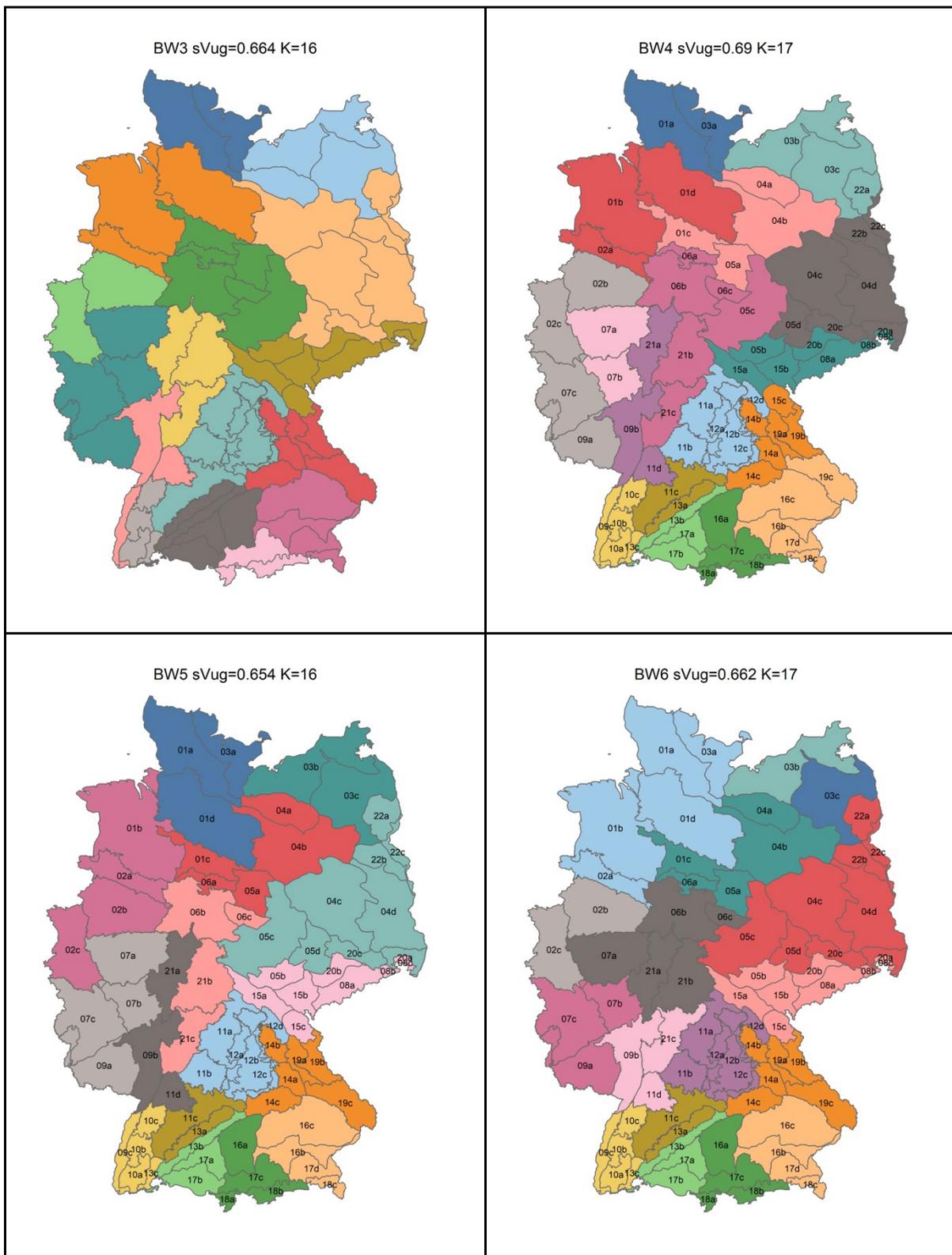
	K = 21		Artenset Min, 33 Taxa		Artenset Max, 36 Taxa	
		Konsensus	Best	Konsensus	Best	
PCA		PCs.Min.Con Var=0.753 Nei=0.361	PCs.Min.Best Var=0.761 Nei=0.368	PCs.Max.Con Var=0.748 Nei=0.363	PCs.Max.Best Var=0.752 Nei=0.36	
	K=21					
		Q.Min.Con Var=0.767 Nei=0.363	Q.Min.Best Var=0.775 Nei=0.367	Q.Max.Con Var=0.761 Nei=0.371	Q.Max.Best Var=0.763 Nei=0.364	
Q						
		Nei.Min.Con Var=0.609 Nei=0.394	Nei.Min.Best Var=0.617 Nei=0.38	Nei.Max.Con Var=0.607 Nei=0.408	Nei.Max.Best Var=0.6 Nei=0.38	
Nei						

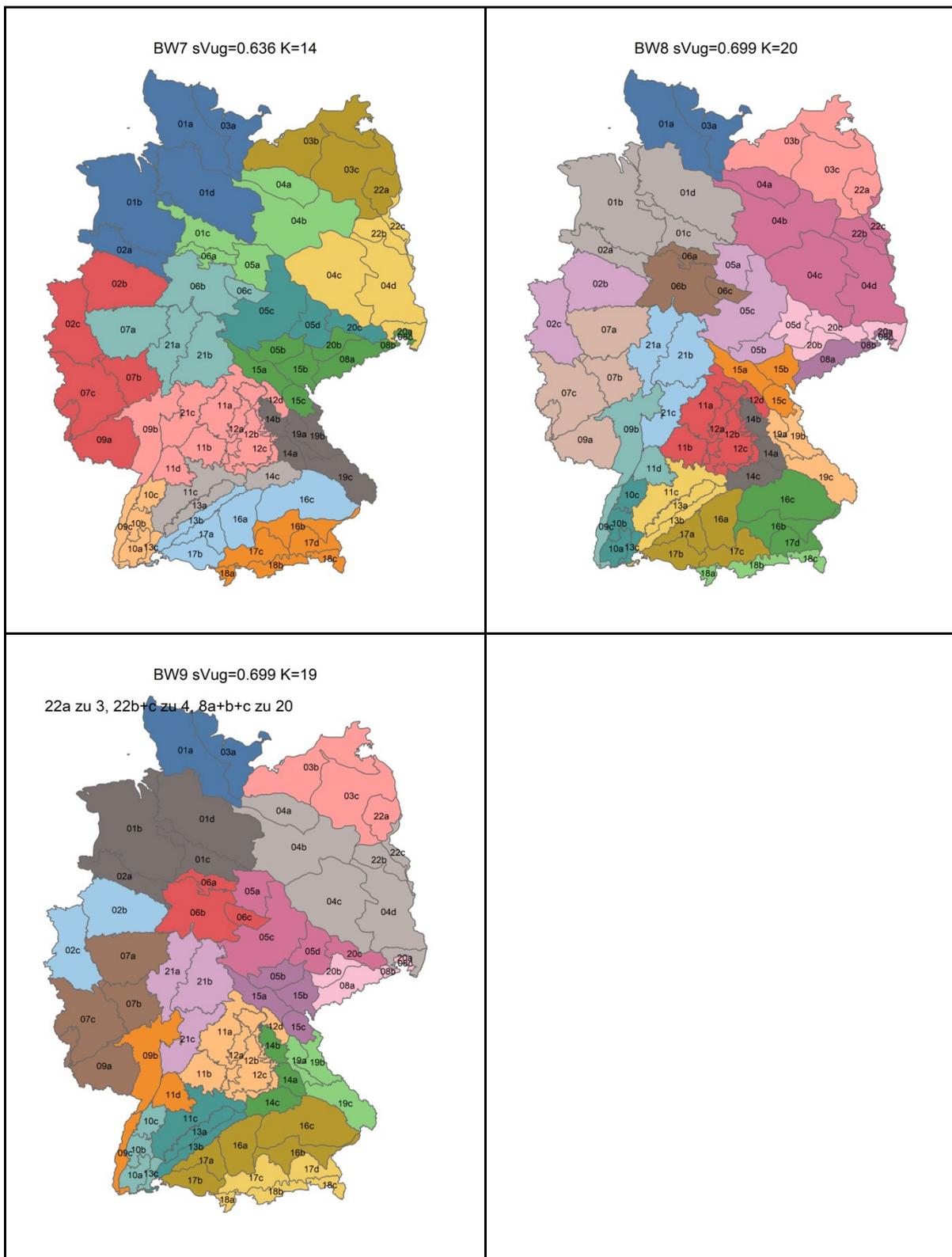
	K = 22		Artenset Min, 33 Taxa		Artenset Max, 36 Taxa	
		Konsensus	Best	Konsensus	Best	
PCA		PCs.Min.Con Var=0.759 Nei=0.366	PCs.Min.Best Var=0.762 Nei=0.357	PCs.Max.Con Var=0.76 Nei=0.362	PCs.Max.Best Var=0.762 Nei=0.354	
	K=22					
		Q.Min.Con Var=0.767 Nei=0.369	Q.Min.Best Var=0.768 Nei=0.365	Q.Max.Con Var=0.761 Nei=0.37	Q.Max.Best Var=0.764 Nei=0.366	
Q						
		Nei.Min.Con Var=0.62 Nei=0.39	Nei.Min.Best Var=0.603 Nei=0.365	Nei.Max.Con Var=0.617 Nei=0.389	Nei.Max.Best Var=0.623 Nei=0.375	
Nei						

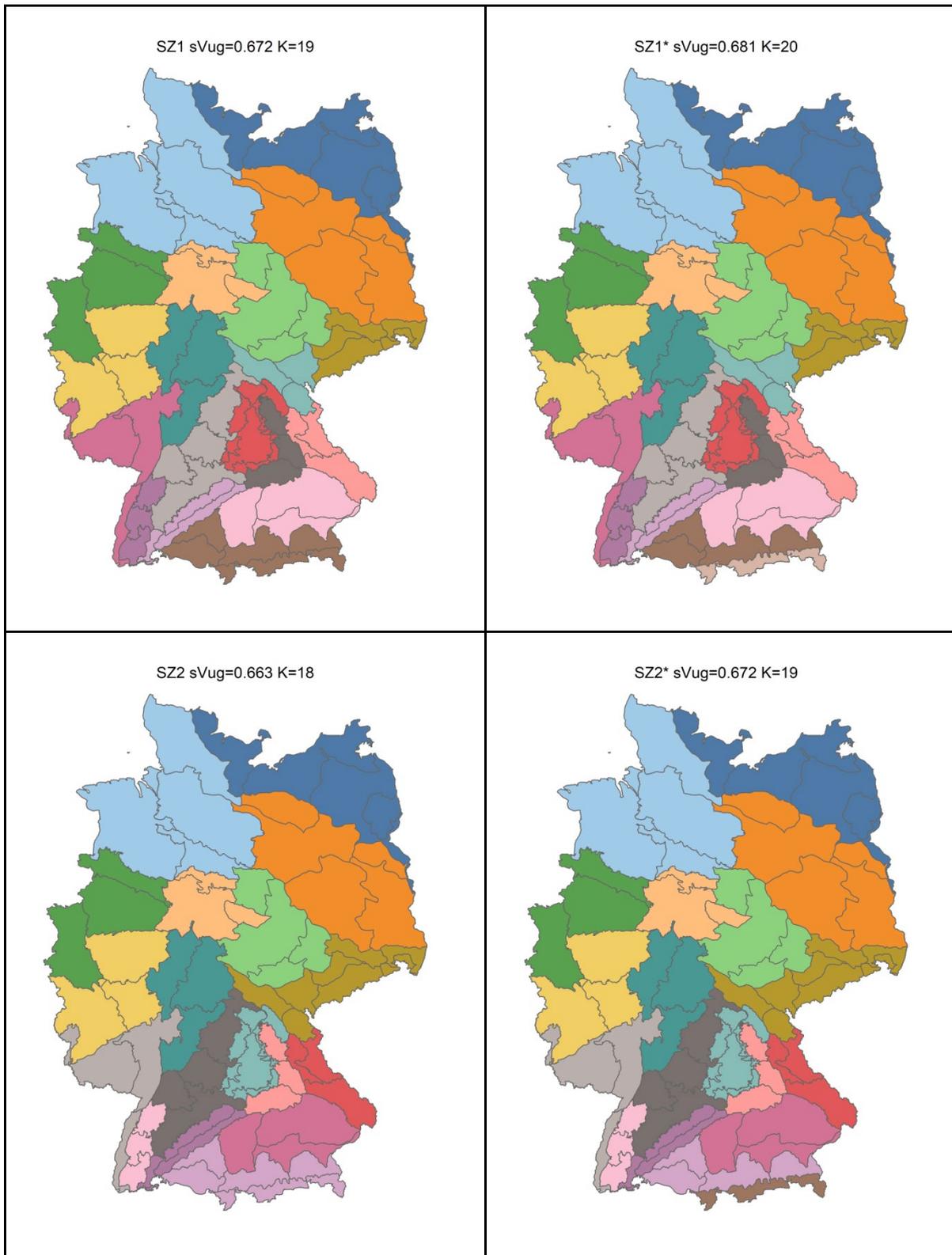
D Anhang Ursprungsgebiets-Einteilungen nach Expertenvorschlag

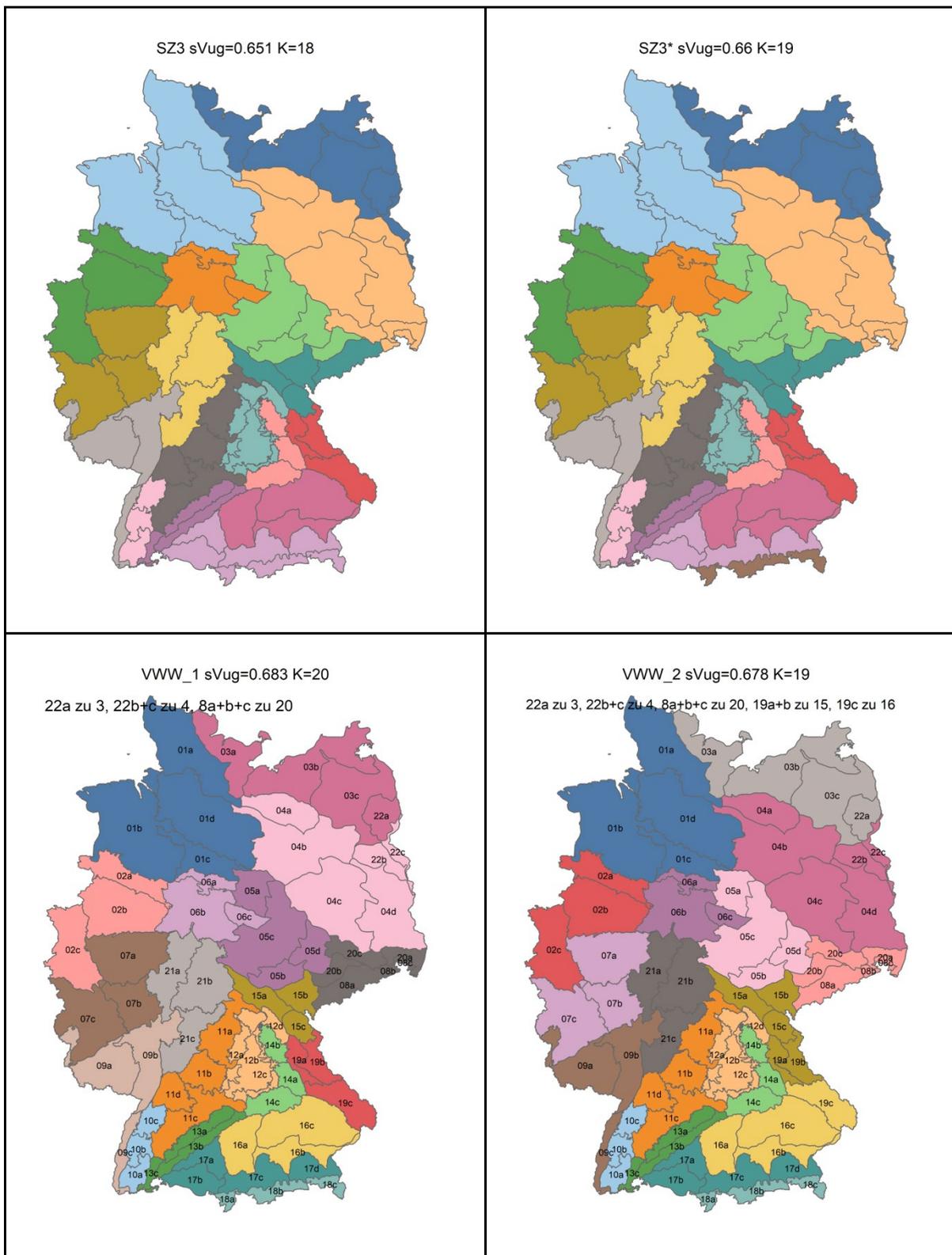
Im Folgenden werden alle in der PAG diskutierten Expertenvorschläge abgebildet (Kapitel 5.4): BW1..BW9, SZ1..SZ3*, VWW_1..VWW_2, WD01..WD20. Für jede Karte ist die erklärte genetische Varianz sV_{UG} und die Zahl der gebildeten UG angegeben; der sV_{UG} Wert liegt für die aktuell geltende UG22-Karte (Prasse et al. 2010) bei $sV_{UG} = 0.69$.

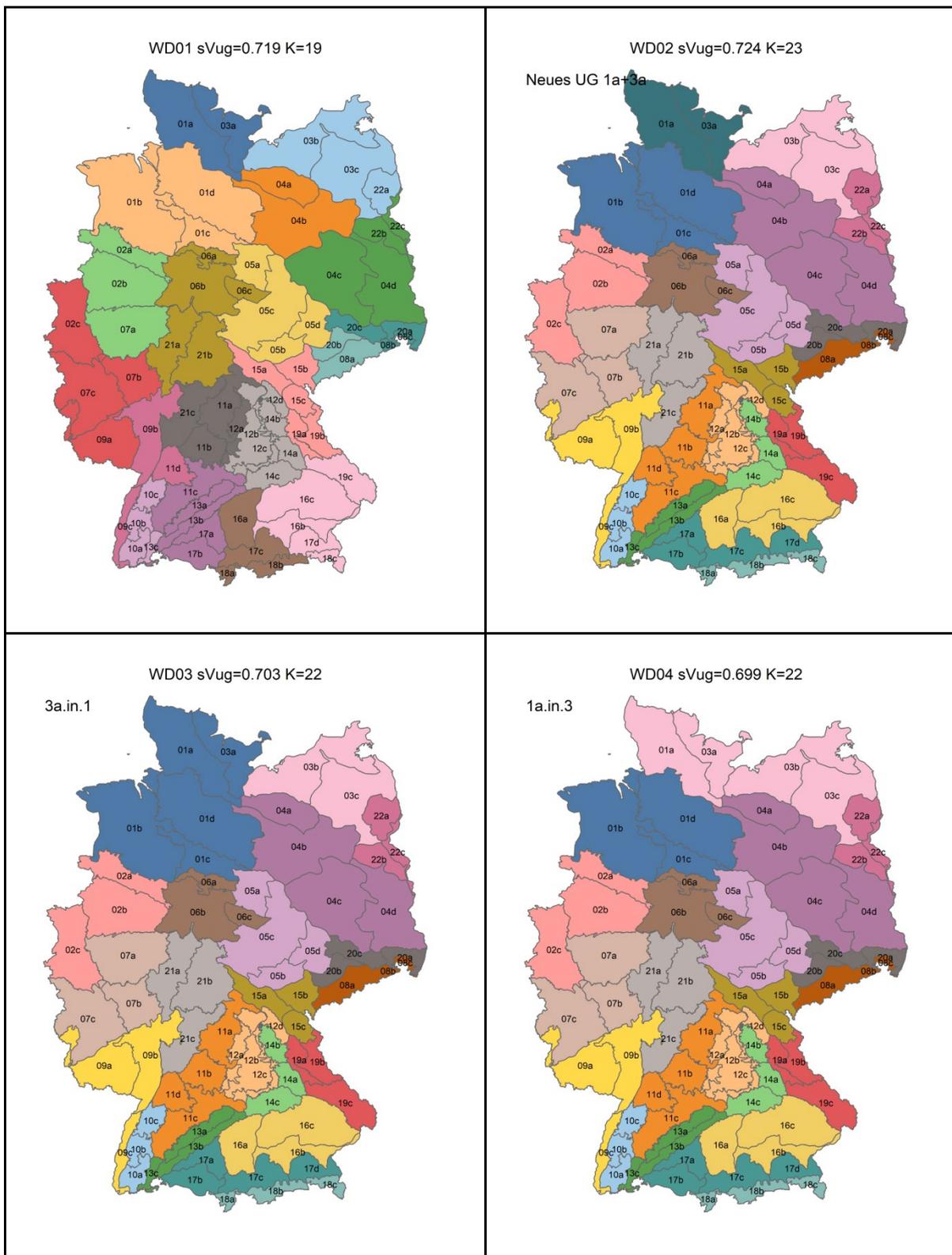


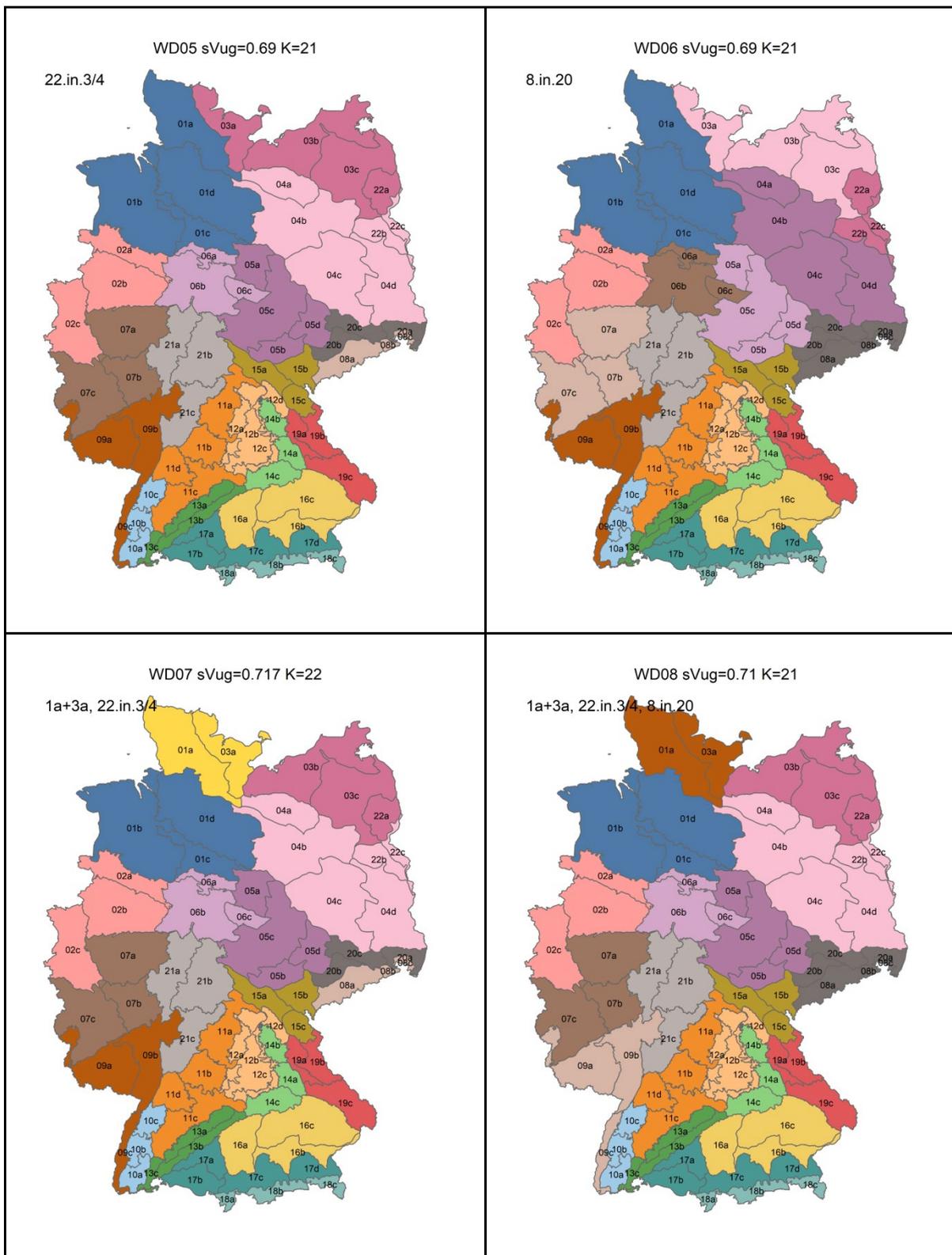


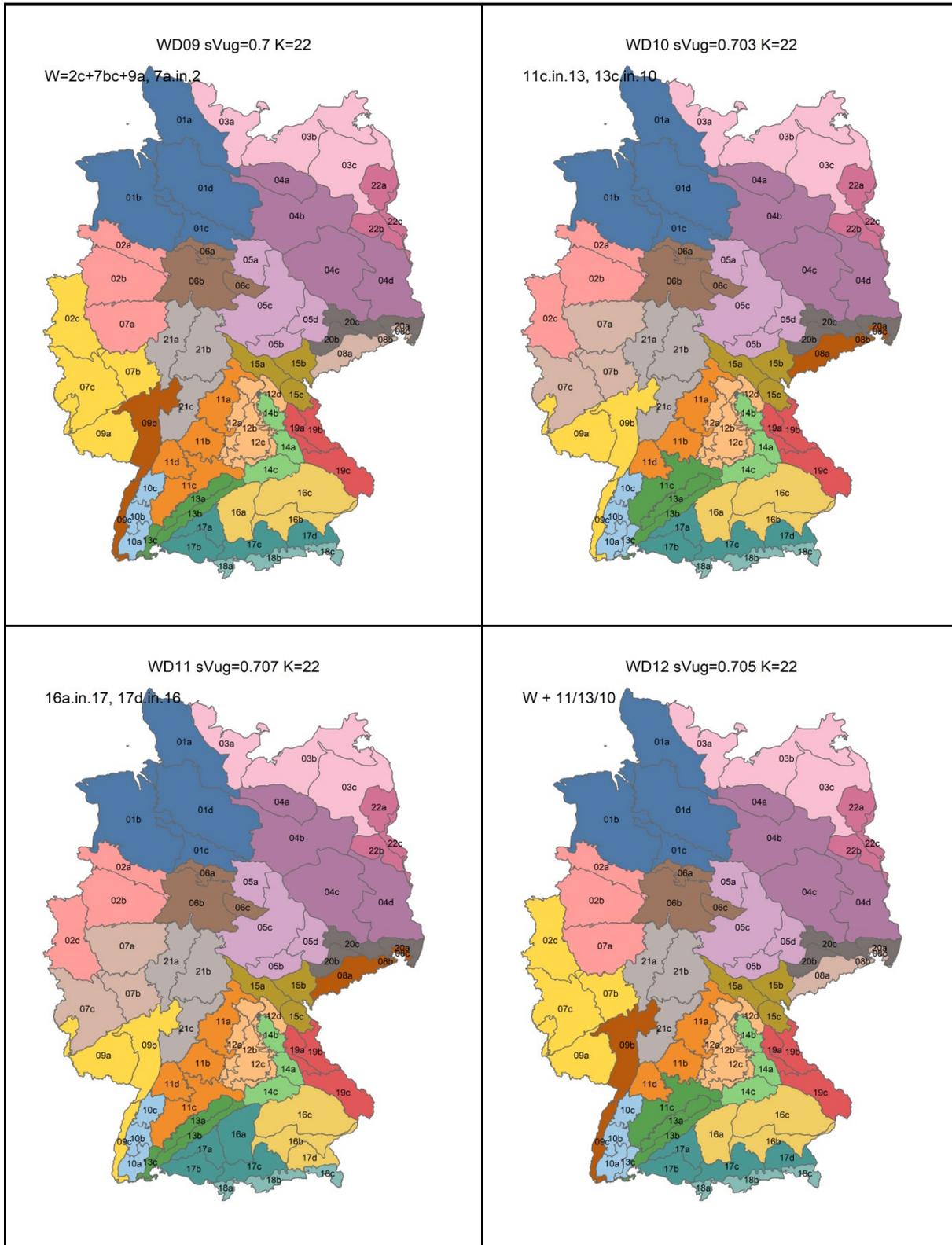


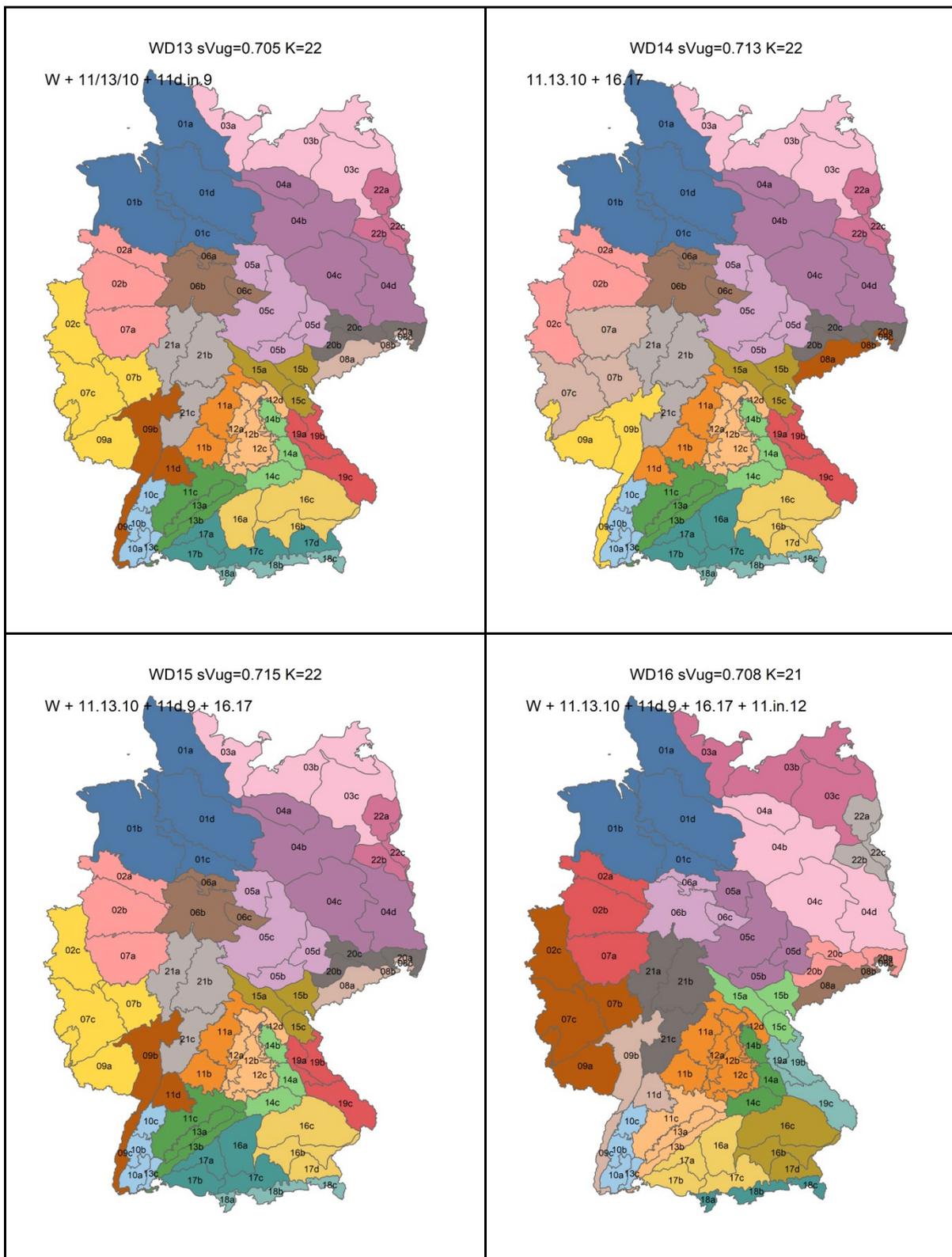


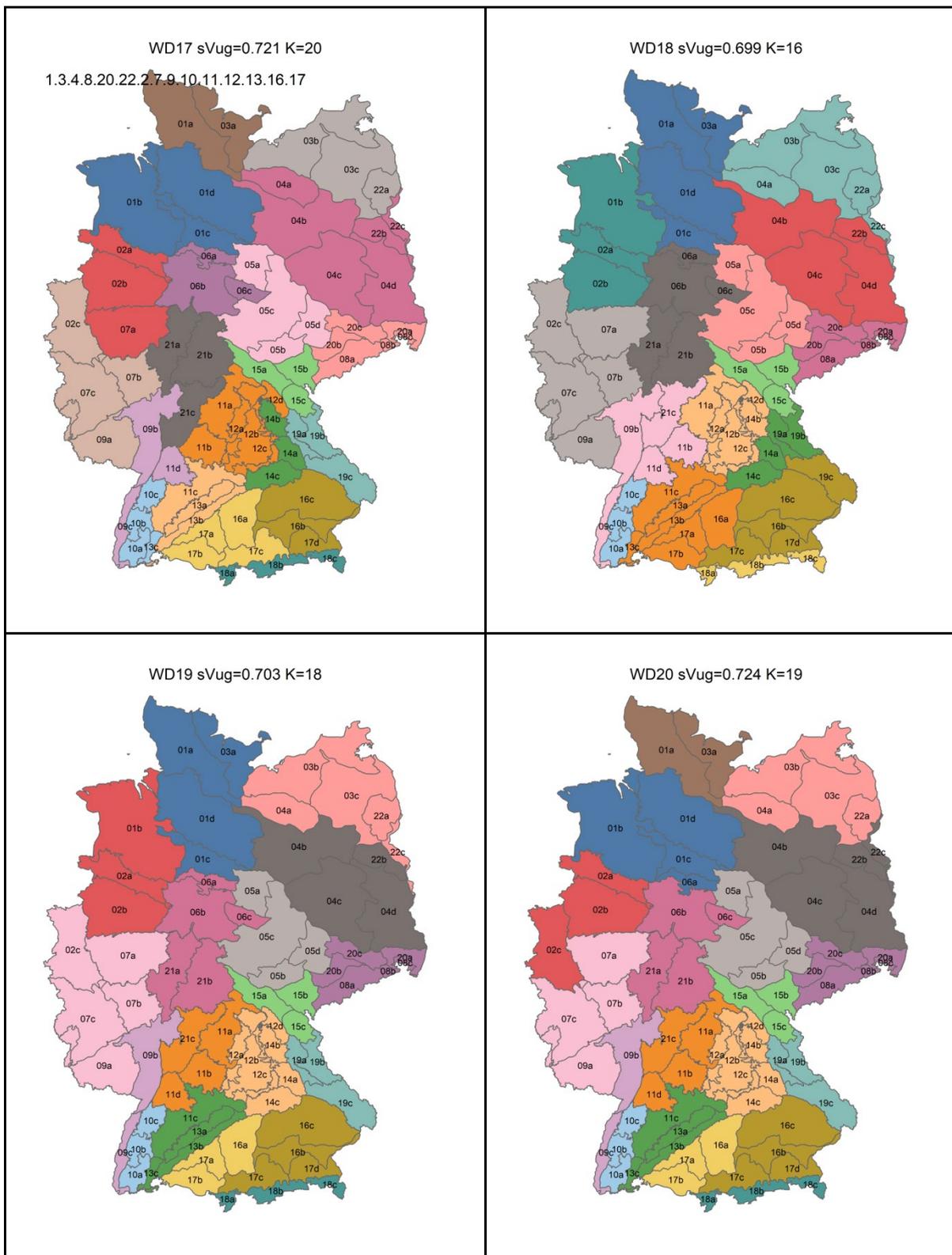












Die „BfN-Schriften“ sind eine seit 1998 unperiodisch erscheinende Schriftenreihe in der institutionellen Herausgeberschaft des Bundesamtes für Naturschutz (BfN) in Bonn. Sie sind kurzfristig erstellbar und enthalten u. a. Abschlussberichte von Forschungsvorhaben, Workshop- und Tagungsberichte, Arbeitspapiere oder Bibliographien. Viele der BfN-Schriften sind digital verfügbar. Printausgaben sind auch in kleiner Auflage möglich.

DOI 10.19217/skr687



Bundesamt für
Naturschutz