

# *Fragaria moschata* – Geschlechterverhältnisse in natürlichen und synanthropen Populationen

SEBASTIAN BUSCHMANN, KLAUS OLBRICHT & CHRISTIANE M. RITZ

**Zusammenfassung:** Bestände der Zimt-Erdbeere (*Fragaria moschata*) im Osten und Südosten Deutschlands gelten als autochthon, Vorkommen weiter westlich und nördlich als synanthrop. In der vorliegenden Arbeit haben wir das Geschlechterverhältnis von natürlichen und synanthropen Populationen untersucht. Natürliche Populationen weichen häufig von einer erwarteten Gleichverteilung beider Geschlechter ab, wobei sowohl männlich als auch weiblich dominierte Populationen beobachtet wurden. Die Mehrheit der synanthropen Vorkommen besteht nur aus Pflanzen eines Geschlechts, wobei meist rein weibliche Bestände gefunden wurden. Diese Populationen können sich daher nur klonal über Ausläufer erhalten.

**Abstract: *Fragaria moschata* – sex-ratios in native and synanthropic populations.**

Populations of the musk strawberry (*Fragaria moschata*) in eastern and south-eastern Germany are considered to be autochthonous, western and northern occurrences to be synanthropic. In this study we investigated the sex ratio of native and synanthropic populations. Native populations often depart from an equal distribution of both sexes and male and female dominated populations were observed. The majority of the synanthropic occurrences consists only of plants of one gender and most of the populations were exclusively female. These populations can only survive via clonal propagation.

Christiane M. Ritz

Senckenberg Museum für Naturkunde Görlitz,  
Am Museum 1, 02826 Görlitz;  
christiane.ritz@senckenberg.de

## 1. Einleitung

Die Zimt-Erdbeere (*Fragaria moschata*) ist eine zweihäusige Staude, die sich auch über Ausläufer vegetativ vermehren kann. Sie ist eine von drei in Mitteleuropa heimischen Erdbeerarten, die auch Hybriden untereinander bilden (GERSTBERGER 1995). Von der Wald-Erdbeere (*F. vesca*) und der Knack-Erdbeere (*F. viridis*) unterscheidet sie sich unter anderem durch ihre Diözie (Zweihäusigkeit), d. h. die Ausbildung eingeschlechtlicher Blüten auf unterschiedlichen Individuen (Abb. 1; GERSTBERGER 1995, JÄGER 2011). Diözie kommt bei Angiospermen eher selten vor (RENNER & RICKLEFS 1995), jedoch findet sie sich auch bei einigen Nutzpflanzen, zum Beispiel bei Sanddorn (*Hippophae rhamnoides*) und Hopfen (*Humulus lupulus*; JÄGER 2011). Für *F. moschata* konnten Geschlechtschromosomen nachgewiesen werden, wobei weibliche Pflanzen das heterogametische Geschlecht darstellen (KIYARA 1930). Bereits vor der Einführung und Etablierung der heutigen Garten-Erdbeere (*F. xananassa*) im 18. Jahrhundert wurde die Zimt- oder Moschus-Erdbeere in Gärten aufgrund ihrer aromatischen und vergleichsweise großen Früchte kultiviert, ist aber heute als Nutzpflanze nahezu vollständig in den Hintergrund geraten (LEE 1966, GERSTBERGER 1995). Allerdings wird bis heute in der Region Piemont in Norditalien im kleinen Maßstab die *F. moschata*-Sorte 'Profumata di Tortona' kommerziell als Spezialität angebaut (NEGRI & al. 2015). Die Zweihäusigkeit bei *F. moschata* wurde erstmals von Antoine Nicolas Duchesne (1747–1827) beschrieben. Die Gärtner zu dieser Zeit stellten fest, dass

Sebastian Buschmann  
Senckenberg Museum für Naturkunde Görlitz,  
Am Museum 1, 02826 Görlitz;  
sebastian.buschmann@senckenberg.de

Klaus Olbricht  
Hansabred GmbH & Co. KG,  
Radeburger Landstraße 12, 01108 Dresden;  
k.olbricht@hansabred.org



Abb. 1: (A) Männliche Blüte mit gut ausgebildeten Staubblättern und kaum entwickelten Fruchtknoten; (B) weibliche Blüte mit rudimentär ausgeprägten Staubblättern und deutlich entwickelten Fruchtblättern von *Fragaria moschata*; S. Buschmann – (A) Male flower with well developed stamens and poorly developed carpels, (B) female flower with rudimentary stamens and well developed carpels of *F. moschata*.

einige Erdbeerpflanzen scheinbar „steril“ waren und keine Früchte trugen. Als sie diese jedoch aus den Gärten entfernten, mussten sie beobachten, wie auch die zuvor tragenden „fertilen“ Pflanzen nun auch keine Früchte mehr ausbildeten. Mit seinen Experimenten, Beobachtungen und Schlussfolgerungen konnte Duchesne erklären, warum die scheinbar „sterilen“ Pflanzen als „Bestäuberindividuen“ benötigt wurden (DUCHESNE 1766, LEE 1966).

Die frühere Nutzung der Art hatte einen deutlichen Einfluss auf ihre heutige Verbreitung in Europa. Alte Sorten von *F. moschata* werden in der *Fragaria*-Genbanksammlung „Professor Staudt Collection“ (Hansabred GmbH & Co. KG, Dresden) erhalten (BÖLKE 2017). Das Verbreitungsgebiet von *F. moschata* erstreckt sich von Südkandinavien, Großbritannien, Frankreich, Norditalien über Bulgarien und die Kaukasus-Region bis zum Ural, vereinzelt werden auch Vorkommen bis zur Baikalsee angegeben (GERSTBERGER 1995, STAUDT 2009). Dabei werden aber vor allem die nordwesteuropäischen Vorkommen als synanthrop angesehen (GERSTBERGER 1995; vgl. KURTO & al. 2004). Die Grenze zwischen natürlicher und synanthroper Verbreitung verläuft in Mitteleuropa offenbar durch Deutschland (GERSTBERGER 1995). In Deutschland ist die Art vor allem in Sachsen,

Südostthüringen und Nordost- und Ostbayern verbreitet, nach Westen und Süden nimmt ihre Häufigkeit deutlich ab (NETPHYD & BfN 2013). Im norddeutschen Tiefland fehlt sie nahezu vollständig und ist nur vereinzelt in Mecklenburg-Vorpommern und Schleswig-Holstein zu finden. Natürliche Vorkommen der Art scheinen daher hauptsächlich auf Nordostbayern und Sachsen beschränkt zu sein (Abb. 2). Bisher nicht veröffentlichte molekulare Daten und Fundortdaten deuten darauf hin, dass bereits die Vorkommen in Thüringen und Nordwestbayern synanthroper Herkunft sind (BUSCHMANN & al. in Vorbereitung). Daher bietet sich in Deutschland die Möglichkeit, natürliche und verwilderte Populationen von *F. moschata* vergleichend in Bezug auf die Ausbildung unterschiedlicher Geschlechterverhältnisse zu betrachten.

Bisher fehlen Untersuchungen zum Geschlechterverhältnis in natürlichen Populationen von *F. moschata*, diese Studie soll diese Forschungslücke füllen. Von einer Gleichverteilung abweichende Geschlechterverhältnisse sind keine Seltenheit, wie FIELD & al. (2013a) in einer vergleichenden Untersuchung mit Daten zu 243 diözischen Arten zeigen konnten: Für die Hälfte der einbezogenen Arten konnte ein verschobenes Geschlechterverhältnis nachgewiesen werden, davon waren deutlich mehr männlich

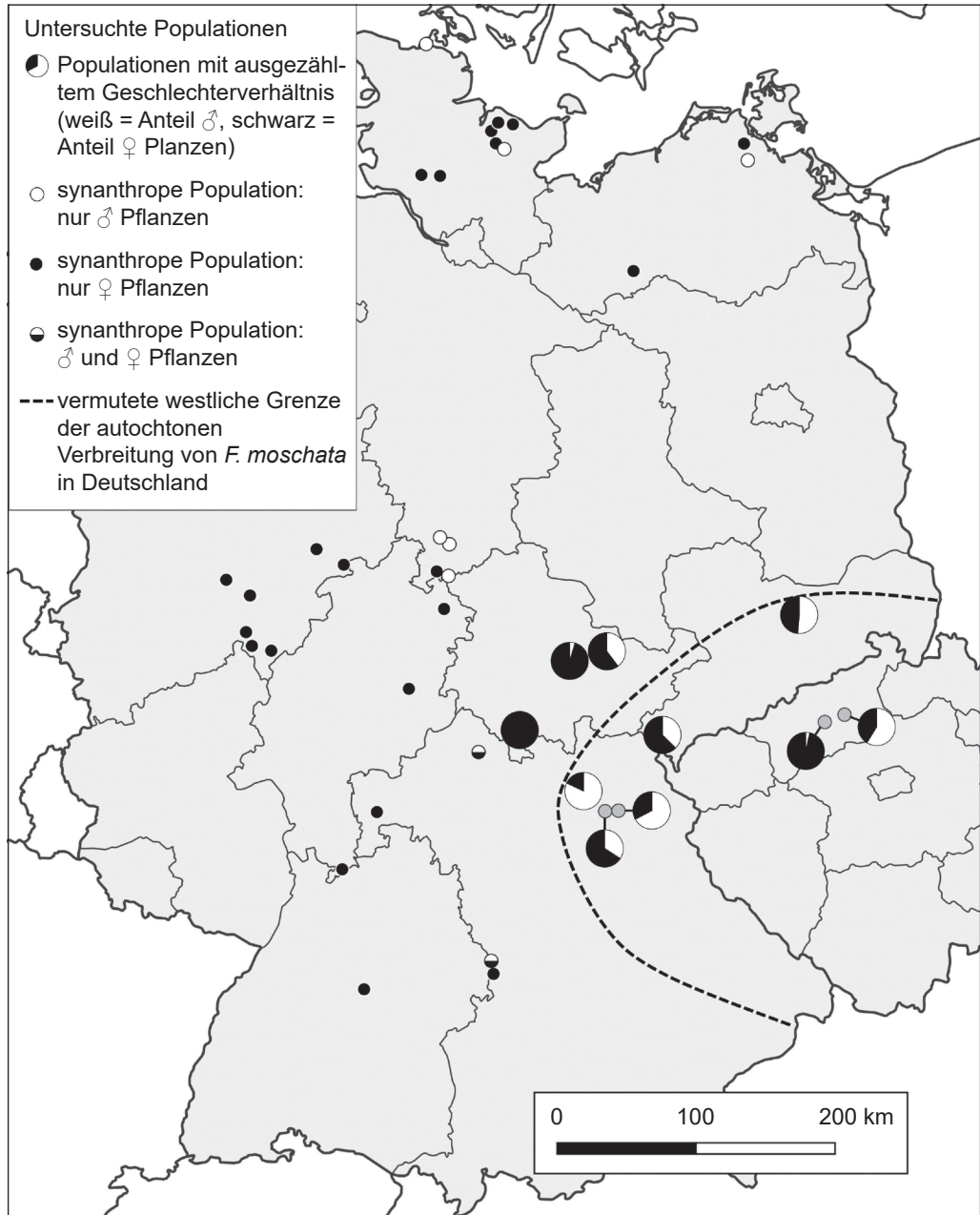


Abb. 2: Lage der untersuchten Vorkommen von *Fragaria moschata* und deren ermittelte Geschlechter und Geschlechterverhältnisse in Deutschland und angrenzenden Gebieten in Tschechien. Kartenquelle: Natural Earth ([www.naturalearthdata.com](http://www.naturalearthdata.com)) – Location of the investigated occurrences of *F. moschata* and the identified sexes and sex ratios in Germany and neighbouring areas in the Czech Republic. Map source: Natural Earth ([www.naturalearthdata.com](http://www.naturalearthdata.com)).

als weiblich gewichtet. Die Autoren konnten weiterhin zeigen, dass sowohl biologische Merkmale (Wuchsform, klonale Vermehrung, Mechanismen der Pollen- und Samenausbreitung) als auch genetische Faktoren, wie das Vorhandensein von Geschlechtschromosomen, bei der Ausbildung des Geschlechterverhältnisses eine Rolle spielen können. Beispiele für Arten mit verschobenen Geschlechterverhältnissen sind *Rumex nivalis* mit deutlich weiblich gewichteten (STEHLIK & BARRETT 2005, 2006) und *Mercurialis perennis* mit männlich dominierten Populationen (PFEIFFER & al. 2019). HANCOCK & BRINGHURST (1980) konnten in einer Studie zur Verteilung der Geschlechter in der diözischen *F. chiloensis* (L.) MILL. männlich gewichtete sowie gleichverteilte Populationen nachweisen. Auch für die gynodiözische *F. virginiana* MILL. wurden in der Regel mehr hermaphroditische als weibliche Individuen beobachtet, wobei der Anteil weiblicher Pflanzen deutlich schwankte (ASHMAN 1999, SPIGLER & ASHMAN 2011). Für die *Fragaria* biologisch ähnliche Art *Rubus chamaemorus* konnten KARST & al. (2008) jedoch männlich und weiblich verschobene sowie gleichverteilte Geschlechterverhältnisse nachweisen.

Wie oben beschrieben, müssen für einen ertragreichen Anbau von *F. moschata* beide Geschlechter kultiviert werden. Dieses Wissen war aber lange Zeit nicht breit verfügbar. In dieser Studie wollen wir untersuchen, ob und wie sich das Geschlechterverhältnis in natürlichen und synanthropen Populationen von *F. moschata* unterscheidet. Im Besonderen wollen wir untersuchen, ob in natürlichen Populationen die Geschlechter gleich häufig sind, in synanthropen Populationen aber weibliche Pflanzen aufgrund ihrer möglichen Bevorzugung im Anbau überwiegen.

## 2. Material und Methoden

Für die folgende Untersuchung wurden sechs natürliche Populationen von *F. moschata* in Deutschland (Nordbayern, Sachsen) und Tschechien (Böhmisches Mittelgebirge) und 34 synanthrope Populationen ausgewählt (Tab. 1, Abb. 2). Die natürlichen Populationen traten vor allem in Saumbereichen und lichten Abschnitten von sommergrünen Laubwäldern und Gebüsch auf. Der synanthrope Status

der drei Thüringer Populationen wurde anhand von Mikrosatellitendaten in einer ergänzenden Untersuchung (BUSCHMANN & al. in Vorbereitung) bestätigt. Innerhalb der natürlichen und der Thüringer Populationen wurden zwischen dem 16.5.2017 und dem 3.6.2017 rechteckige Zählplots (3 × 1 m) im Mindestabstand von 5 m zueinander abgesteckt und alle blühenden Individuen von *F. moschata* auf Grundlage der morphologischen Ausprägung der Blüten getrennt nach Geschlecht ausgezählt (Abb. 1). Für Pflanzen mit noch geschlossenen Blütenknospen wurde das Geschlecht durch Öffnen einzelner Knospen bestimmt. Weiterhin wurden in einem repräsentativen quadratischen Abschnitt (0,5 × 0,5 m) innerhalb des Zählplots alle nicht blühenden Individuen gezählt und so für die Gesamtfläche des Zählplots (3 m<sup>2</sup>) geschätzt. Zusätzlich wurden allgemeine Informationen zum Fund- und Standort dokumentiert. Mit einem Chi<sup>2</sup>-Test wurde das in den Populationen beobachtete Geschlechterverhältnis gegen die Nullhypothese einer 1 : 1-Verteilung der Geschlechter getestet. Mithilfe eines *generalized linear mixed-effects model* (GLMER) der Statistiksoftware R (Version 3.6.1, R CORE TEAM 2019) unter Nutzung des R-Pakets *lmerTest* (KUZNETSOVA & al. 2017) wurde getestet, ob der Status der Populationen (synanthrop oder indigen) einen signifikanten Einfluss auf das beobachtete Geschlechterverhältnis hat.

Um zu überprüfen, ob saisonale Einflüsse die Ermittlung des Geschlechterverhältnisses in Populationen beeinflussen, wurde dies zusätzlich in einer natürlichen Population (NSG Ziegenbusch bei Oberau, Sachsen, 51,193767 N, 13,554076 E) über einen Zeitraum von zwei Jahren ermittelt. Dazu wurden im Frühjahr 2017 und 2018 wie oben beschrieben mit Hilfe von elf GPS-markierten Zählplots mit einem Mindestabstand von 5 m zueinander das Geschlechterverhältnis und der Anteil an nicht blühenden Pflanzen an drei Tagen je Frühjahr ermittelt. Die jeweiligen Zählungen innerhalb eines Frühjahres fanden in einem zeitlichen Abstand von 9 bis 12 Tagen statt. Pflanzen mit noch geschlossenen Blütenknospen wurden getrennt dokumentiert und (wenn vorhanden) erst am dritten Termin des Jahres zur Geschlechterbestimmung geöffnet. Auch hier wurden mit einem Chi<sup>2</sup>-Test die ermittelten Ergebnisse für die Geschlechterzahlen gegen eine theoretische 1:1-Verteilung der Geschlechter getestet.

Tab. 1: Untersuchte Populationen von *Fragaria moschata* mit Angaben zu Beobachtungsdatum, GPS Koordinaten, Status (indigen oder synanthrop), Nähe zur nächsten Siedlung (Lage) und beobachteten Geschlechtern; <sup>1</sup> = Vorkommen mit Auszählungen der Geschlechter durch Zählplots – Information on the investigated populations of *F. moschata* (date, GPS coordinates, status – native or synanthropic, distance to next settlement and observed sexes); <sup>1</sup> = occurrences with countings of sexes (using plots).

Population	Datum	GPS (WGS84) °N/°E		Fundort	Status	Lage	Geschlechter
Svinky <sup>1</sup>	16.5.2017	50,4675	13,7954	CZ Böhmisches Mittelgebirge, Kozly u Loun: Berg Svinky, im Wald und am Waldsaum	indigen	außerorts	♂ und ♀
Boreč <sup>1</sup>	16.5./ 17.5.2017	50,5123	13,9974	CZ Böhmisches Mittelgebirge, Boreč: zwischen Nordhang Ovčín und Südwesthang Boreč an Wald- und Heckensäumen	indigen	außerorts	♂ und ♀
Destuben <sup>1</sup>	23.5.2017	49,9040	11,5730	BY, Destuben (Bayreuth): Wiesen, Wegränder und Saumbereiche von Hecken und Wald südlich Destuben	indigen	außerorts	♂ und ♀
Schlehenmühle <sup>1</sup>	26.5.2017	49,9068	11,6168	BY, Wolfsbach (Bayreuth): Waldsäume und Wegränder zwischen Wolfsbach und Schlehenberg	indigen	außerorts	♂ und ♀
Kasendorf <sup>1</sup>	3.6.2017	50,0336	11,3445	BY, Kasendorf: Waldsäume südlich Ortschaft entlang Straße nach Azendorf	indigen	außerorts	♂ und ♀
Schönbrunn <sup>1</sup>	25.5.2017	50,4151	12,1358	SN, Schönbrunn: in Gehölz nordwestlich Schönbrunn und an Heckensaum an Landstraße	indigen	außerorts	♂ und ♀
Jena <sup>1</sup>	31.5.2017	50,9408	11,5636	TH, Jena: an Wegrändern und in einem Gartengrundstück im Cospedaer Grund	synanthrop	Ortsrand	♂ und ♀
Tonndorf <sup>1</sup>	1.6.2017	50,8951	11,2129	TH, Tonndorf: um Schloss an Waldsäumen und Wegrändern	synanthrop	außerorts	♂ und ♀
Häselriether Berg <sup>1</sup>	2.6.2017	50,4239	10,7047	TH, Hildburghausen: Osthang Häselriether Berg an Heckensäumen z. T. an Kleingärten	synanthrop	Ortsrand	♀
Eberbach	21.6.2017	49,4899	8,9641	BW, Eberbach: Wegsaum an einer Landwirtschaftszufahrt an der Westseite der Bundesstraße nach Gammelsbach	synanthrop	außerorts	♀



Population	Datum	GPS (WGS84) °N/°E		Fundort	Status	Lage	Geschlechter
Ostfildern	21.6.2017	48,7199	9,2247	BW, Ostfildern-Kemnat: Wald westlich der Wohnhäuser Waldstraße	synanthrop	innerorts	♀
Heimbuchenthal	20.6.2019	49,8680	9,2880	BY, Heimbuchenthal: Elsavatal südlich Heimbuchenthal auf Höhe des ehemaligen Herrenhauses/Höllhammers am Wegrund	synanthrop	außerorts	♀
Maria Bildhausen	20.6.2017	50,2750	10,2919	BY, Maria Bildhausen: Saumbereich des östlich an das Kloster angrenzenden Waldstücks	synanthrop	außerorts	♂ und ♀
Nördlingen	22.6.2017	48,8429	10,4877	BY, Nördlingen: Marienhöhe, an zwei Fundorten – im Gebüschaum und auf Wiesenstreifen an Hausgrundstück	synanthrop	innerorts	♀
Wallerstein	22.6.2017	48,8888	10,4639	BY, Wallerstein: Saumbereich eines Baumbestandes am Rand eines ehemaligen Gartengrundstücks	synanthrop	Ortsrand	♂ und ♀
Germerode	19.6.2017	51,1941	9,9030	HE, Germerode: am Kloster, Hang zwischen Klostermauer und Straße zwischen gepflanzten Sträuchern	synanthrop	innerorts	♀
Schlosspark Schlitz	19.6.2017	50,6714	9,5678	HE, Schlitz: Gebüschaum im Schlosspark zwischen Flusslauf Schlitz und Parkweg	synanthrop	Ortsrand	♀
Gärten Schlitz	19.6.2017	50,6840	9,5584	HE, Schlitz: verwilderter Garten mit alten Obstbäumen im Norden von Schlitz	synanthrop	außerorts	♀
Elmenhorst	14.10.2018	54,2158	13,0625	MV, Elmenhorst: Südenne Friedhof	synanthrop	innerorts	♀
Kaschow	14.10.2018	54,1079	13,1010	MV, Kaschow: Kirchhof	synanthrop	innerorts	♂
Slate	15.10.2018	53,3971	11,8455	MV, Slate: am ehemaligen Bahndamm südlich des früheren Bahnhofsgebäudes am Wegrund	synanthrop	Ortsrand	♀
Grebenberg	16.6.2017	51,6127	9,9390	NI, Angerstein: Grebenberg, Saumbereich Heckenstreifen an landwirtschaftlich genutzter Grünfläche	synanthrop	außerorts	♂
Barlissen	16.6.2017	51,4347	9,8156	NI, Barlissen: Straßenböschung am Friedhof Ortsausgang nach Atzenhausen	synanthrop	Ortsrand	♀

Population	Datum	GPS (WGS84) °N/°E		Fundort	Status	Lage	Geschlechter
Hardeggen	16.6.2017	51,6550	9,8396	NI, Hardeggen: Straßenrand am Bahnübergang, Ortsausgang Richtung Lutterhausen	synanthrop	Ortsrand	♂
Reckershausen	16.6.2017	51,4081	9,9392	NI, Reckershausen: Gebüsch neben Friedhofsbegrenzung am östlichen Ortsrand von Reckershausen	synanthrop	Ortsrand	♂
Alchen	17.6.2017	50,9039	7,9486	NW, Alchen: im Ort mehrfach entlang der Straßenböschung der Straße nach Niederholzklau	synanthrop	innerorts	♀
Büren	18.6.2017	51,5485	8,5620	NW, Büren: Straßenrand an Waldparkstreifen, gegenüber Parkplatz Einkaufszentrum	synanthrop	innerorts	♀
Einsal	17.6.2017	51,3199	7,6469	NW, Einsal: Industriegelände zwischen angestautem Lenne-Seitenarm und Fahrstraße	synanthrop	Ortsrand	♀
Elben	17.6.2017	50,9906	7,8807	NW, Elben: Gebüschsaum und Wiese an der Straße nach Thieringhausen	synanthrop	Ortsrand	♀
Bülberg	18.6.2017	51,4557	8,8514	NW, Marsberg: Saum am Rand der Straße nach Obermarsberg	synanthrop	Ortsrand	♀
Deuz	18.6.2017	50,8796	8,1478	NW, Netphen-Deuz: Hang am Rand der Straße nach Salchendorf unterhalb von Wohnsiedlung am Ortsrand	synanthrop	innerorts	♀
Plettenberg	17.6.2017	51,2273	7,9004	NW, Siesel: Gebüschsaum am Lenne-Altarm	synanthrop	außerorts	♀
Glücksburg	16.10.2018	54,8387	9,5175	SH, Glücksburg: Gebüsch am Hangfuß, Ufer Flensburger Förde	synanthrop	außerorts	♂
Oeschebüttel	17.10.2018	53,9900	9,7208	SH, Oeschebüttel: Straßenböschung an Grundstück mit Garten	synanthrop	innerorts	♀
Hohenaspe	17.10.2018	53,9928	9,5158	SH, Hohenaspe: ca. 300 m westlich vom Ortsausgang an Heckenensaum am Wegrand	synanthrop	außerorts	♀
Jasdorf	19.10.2018	54,3049	10,3095	SH, Jasdorf: südlicher Ortsausgang an Heckenensaum am Wegrand	synanthrop	Ortsrand	♀

Population	Datum	GPS (WGS84) °N/°E		Fundort	Status	Lage	Geschlechter
Schlesien	19.10.2018	54,3197	10,3380	SH, Schlesien: süd-östlicher Ortsausgang an Heckensaum am Wegrand	synanthrop	Ortsrand	♀
Kolksee	19.10.2018	54,2104	10,3245	SH, Tinnhof (Schellhorn): Straßenböschung an Grundstückszufahrt	synanthrop	Ortsrand	♀
Tröndel	21.10.2018	54,3357	10,5067	SH, Tröndel: Hecke am Emkendorfer Weg	synanthrop	Ortsrand	♀
Trent	19.10.2018	54,2049	10,3558	SH, Trent: Wegrand an Grundstücksgrenze zwischen Trent und Bundesstraße 76	synanthrop	Ortsrand	♂

Die übrigen 31 synanthropen Populationen wurden im Juni 2017 (20 Vorkommen in West- und Süddeutschland) und im Oktober 2018 (11 Vorkommen in Norddeutschland) untersucht (Tab. 1). Die Populationen wurden aufgrund von Fundortangaben aus der Literatur, Online-Quellen (BFN & NETPHYD 2013, GBIF 2018) und durch die Mithilfe lokaler Botaniker ausgewählt. Es handelte sich bei diesen Populationen um kleine, lokal stark begrenzte Vorkommen in Siedlungsnähe – oftmals ohne blühende Pflanzen. Die Geschlechter konnten deshalb häufig nicht am Fundort bestimmt werden. Daher wurde für die Geschlechterbestimmung auf das oben beschriebene Verfahren mit Zählplots verzichtet und stattdessen mindestens eine Pflanze aus dem lokalen Bestand entnommen. Diese wurden anschließend bei Hansabred GmbH & Co. KG (Deutschland, Dresden) in Töpfen kultiviert. Im Frühjahr 2018 und 2019 wurde das Geschlecht der entnommenen Pflanzen anhand der Blütenmorphologie bestimmt. Bisher unveröffentlichte molekulare Untersuchungen haben gezeigt, dass die untersuchten Bestände der synanthropen Vorkommen in der Regel klonal sind (BUSCHMANN & al. in Vorbereitung). Wir gehen davon aus, dass in diesem Fall alle übrigen Individuen eines lokalen Vorkommens das gleiche Geschlecht haben.

Pro untersuchter Population aus Tab. 1 wurde mindestens ein Herbarbeleg im Herbarium Senckenbergianum Görlitz (GLM) hinterlegt.

### 3. Ergebnisse

#### Beobachtetes Geschlechterverhältnis und Anteil nicht blühender Individuen in der natürlichen Population am Ziegenbusch

Die Ergebnisse für den Anteil blühender Pflanzen und das Geschlechterverhältnis (angegeben als Anteil männlicher Pflanzen) sind für die Blütezeiten in den Jahren 2017 und 2018 in Tab. 2 dargestellt. Wie zu erwarten, nimmt der Anteil blühender Pflanzen mit fortlaufendem Frühjahr deutlich zu, das Geschlechterverhältnis bleibt aber in beiden Jahren ab Mitte Mai nahezu konstant. Für diese Zählungen (Ausnahme 19.5.2017 mit mehr männlichen Pflanzen) konnten in beiden Jahren keine signifikanten Unterschiede zu einer erwarteten Gleichverteilung der Geschlechter beobachtet werden. Sehr deutlich weichen die Zählungen im April 2018 ab. Hier war das Geschlechterverhältnis weiblich dominiert. Daraus folgt, dass zu frühe Untersuchungstermine unrealistische Ergebnisse erzielen, eine Variation zwischen Jahren konnten wir hingegen nicht beobachten.

#### Geschlechterverhältnisse in den natürlichen Populationen im Böhmischem Mittelgebirge, Sachsen und Nordbayern

Die Ergebnisse der Geschlechterverteilungen und der ermittelten Anteile an nicht blühenden Pflanzen sind in Tab. 3 gezeigt. Das Verhältnis von blühenden zu nicht blühenden Pflanzen



Tab. 2: Anzahl an *Fragaria-moschata*-Pflanzen mit geschlossenen Knospen ( $N_K$ ), männlichen ( $N_\sigma$ ), weiblichen ( $N_\varphi$ ) und nicht blühenden Pflanzen ( $N_{nb}$ ), der daraus ermittelte Anteil an männlichen Pflanzen ( $N_\sigma/(N_\sigma+N_\varphi)$ ) sowie das Verhältnis von blühenden zu nicht blühenden Individuen ( $(N_K+N_\sigma+N_\varphi)/N_{nb}$ ) in der natürlichen Population Ziegenbusch; \*\*\*Chi<sup>2</sup>-Test signifikant für  $p < 0,001$ , \*Chi<sup>2</sup>-Test signifikant für  $p < 0,05$  gegen die Nullhypothese der 1 : 1 Verteilung der Geschlechter – Number of *F. moschata* plants with closed buds ( $N_K$ ), male ( $N_\sigma$ ), female ( $N_\varphi$ ) and non-flowering plants ( $N_{nb}$ ), the proportion of male plants ( $N_\sigma/(N_\sigma+N_\varphi)$ ) and the ratio of flowering to non-flowering individuals ( $(N_K+N_\sigma+N_\varphi)/N_{nb}$ ) in the native population Ziegenbusch; \*\*\*Chi<sup>2</sup>-test significant for  $p < 0.001$ , \* Chi<sup>2</sup>-test significant for  $p < 0.05$  against the null hypothesis of a 1 : 1 distribution of the sexes.

Datum	$N_K$	$N_\sigma$	$N_\varphi$	$N_{nb}$	Anteil ♂	Verhältnis Blühende / Nicht-blühende
09.5.2017	24	466	433	3396	0,52	0,3
19.5.2017	2	721	648	2208	0,53*	0,6
29.5.2017	0	740	705	1524	0,51	0,9
27.4.2018	1151	17	54	2772	0,24***	0,4
09.5.2018	119	908	874	2304	0,51	0,8
18.5.2018	7	913	970	2568	0,48	0,7

Tab. 3: Anzahl an Zählplots ( $N_{Zählplots}$ ), Anzahl an männlichen ( $N_\sigma$ ), weiblichen ( $N_\varphi$ ) und nicht blühenden Pflanzen von *Fragaria moschata* ( $N_{nb}$ ), der daraus ermittelte Anteil an männlichen Individuen ( $N_\sigma/(N_\sigma+N_\varphi)$ ) sowie das Verhältnis von blühenden zu nicht blühenden Individuen ( $(N_\sigma+N_\varphi)/N_{nb}$ ) in den natürlichen Populationen; \*\*\*Chi<sup>2</sup>-Test signifikant für  $p < 0,001$  gegen die Nullhypothese der 1 : 1 Verteilung der Geschlechter – Number of plots ( $N_{Zählplots}$ ), number of male ( $N_\sigma$ ), female ( $N_\varphi$ ) and non-flowering plants of *F. moschata* ( $N_{nb}$ ), the proportion of male plants ( $N_\sigma/(N_\sigma+N_\varphi)$ ) and the ratio of flowering to non-flowering individuals ( $(N_\sigma+N_\varphi)/N_{nb}$ ) in the native populations; \*\*\*Chi<sup>2</sup>-test significant for  $p < 0.001$  against the null hypothesis of a 1 : 1 distribution of the sexes.

Population	$N_{Zählplots}$	$N_\sigma$	$N_\varphi$	$N_{nb}$	Anteil ♂	Verhältnis Blühende / Nichtblühende
Svinky	5	6	171	468	0,03***	0,4
Boreč	12	620	435	1332	0,59***	0,8
Destuben	8	102	197	1524	0,34***	0,2
Schlehenmühle	10	243	118	1644	0,67***	0,2
Kasendorf	11	474	104	672	0,82***	0,9
Schönbrunn	13	144	242	1104	0,37***	0,3

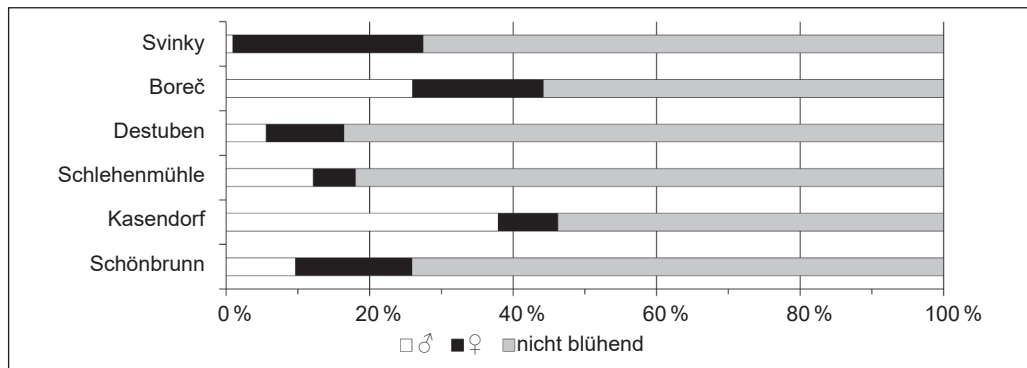


Abb. 3: Prozentualer Anteil an männlichen, weiblichen und nicht blühenden Pflanzen in natürlichen Populationen von *Fragaria moschata*. – Percentage of male, female and non-flowering plants in native populations of *F. moschata*.

schwankte mit Werten zwischen 0,2 und 0,9 zum jeweiligen Untersuchungszeitpunkt in den sechs Populationen in Nordbayern, Sachsen und im Böhmischem Mittelgebirge sehr stark. Das beobachtete Geschlechterverhältnis wich in allen Populationen signifikant von einer zu erwartenden Gleichverteilung der Geschlechter ab. Wir konnten sowohl stark männlich als auch stark weiblich gewichtete Populationen dokumentieren (Abb. 3).

**Beobachtete Geschlechter in den synanthropen Vorkommen in Nord-, West- und Süd-deutschland sowie Thüringen**

In der überwiegenden Mehrheit der 34 synanthropen Vorkommen von *F. moschata* in Nord-, West- und Süddeutschland sowie Thüringen wurden entweder nur weibliche oder nur männliche Pflanzen bzw. stark weiblich dominierte Bestände gefunden (Abb. 2 & 4, Tab. 4). In eine statistische Analyse zum Geschlechterverhältnis zwischen natürlichen und synanthropen

Populationen sind nur die drei großen synanthropen Thüringer Populationen eingeflossen, da nur für sie ausreichende Daten über Zählplots gesammelt werden konnten. Das *generalized linear mixed-effects model* (GLMER) zeigte jedoch keinen signifikanten Einfluss des Status der Populationen (synanthrop oder indigen) auf das beobachtete Geschlechterverhältnis (Intercept:  $p = 0,016$ ;  $z = -2,401$ ;  $p_{\text{Status}} = 0,07$ ;  $z_{\text{Status}} = 1,803$ ).

**4. Diskussion**

**Geschlechterverhältnis natürlicher Populationen von *F. moschata***

Den Ergebnissen der begleitenden Zählungen 2017 und 2018 in der Population Ziegenbusch kann man entnehmen, dass sich das Geschlechterverhältnis ab Mitte Mai innerhalb einer Saison nicht mehr ändert. Wir gehen daher davon aus, dass unsere Ergebnisse der

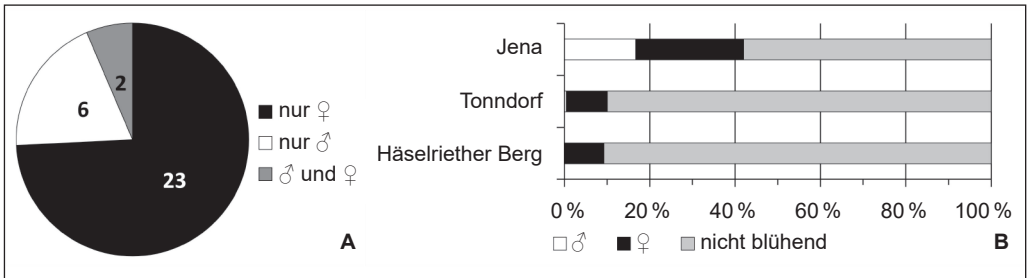


Abb. 4: A) Anzahl der nord-, west- und südwestdeutschen Vorkommen mit nur männlichen und nur weiblich Individuen sowie mit Individuen beider Geschlechter von *Fragaria moschata*; B) Prozentualer Anteil an männlichen, weiblichen und nicht blühenden Pflanzen in den synanthropen Populationen in Thüringen von *F. moschata*. – A) Number of northern, western and south-eastern occurrences with only male and only female individuals as well as individuals of both sexes of *F. moschata*; B) Percentage of male, female and non-flowering plants in the synanthropic populations of Thuringia of *F. moschata*.

Tab. 4: Anzahl an Zählplots ( $N_{\text{Zählplots}}$ ), Anzahl an männlichen ( $N_{\text{♂}}$ ), weiblichen ( $N_{\text{♀}}$ ) und nicht blühenden Pflanzen ( $N_{\text{nb}}$ ) von *Fragaria moschata*, der daraus ermittelte Anteil an männlichen Individuen ( $N_{\text{♂}}/(N_{\text{♂}}+N_{\text{♀}})$ ) sowie das Verhältnis von blühenden zu nicht blühenden Individuen ( $(N_{\text{♂}}+N_{\text{♀}})/N_{\text{nb}}$ ) in den synanthropen Populationen; \*\*\*Chi<sup>2</sup>-Test signifikant für  $p < 0,001$  gegen die Nullhypothese der 1 : 1 Verteilung der Geschlechter – Number of plots ( $N_{\text{Zählplots}}$ ), number of male ( $N_{\text{♂}}$ ), female ( $N_{\text{♀}}$ ) and non-flowering plants of *F. moschata* ( $N_{\text{nb}}$ ), the proportion of male plants ( $N_{\text{♂}}/(N_{\text{♂}}+N_{\text{♀}})$ ) and the ratio of flowering to non-flowering individuals ( $(N_{\text{♂}}+N_{\text{♀}})/N_{\text{nb}}$ ) in the synanthropic populations; \*\*\*Chi<sup>2</sup>-test significant for  $p < 0.001$  against the null hypothesis of a 1 : 1 distribution of the sexes.

Population	$N_{\text{Zählplots}}$	$N_{\text{♂}}$	$N_{\text{♀}}$	$N_{\text{nb}}$	Anteil ♂	Verhältnis Blühende / Nicht-Blühende
Jena	10	301	456	1044	0,40***	0,7
Tonndorf	6	2	41	384	0,05***	0,1
Häselriether Berg	3	0	22	216	0,00***	0,1

einmaligen Geschlechterauszählung in den verschiedenen Populationen vergleichbar sind.

Im Gegensatz zur Population Ziegenbusch, bei der männliche und weibliche Individuen gleich häufig gefunden wurden (Tab. 2), war das Geschlechterverhältnis in den anderen natürlichen Populationen entweder signifikant weiblich oder signifikant männlich gewichtet (3 Populationen männlich, 3 Populationen weiblich gewichtet). Ähnliches wurde für die sich ebenfalls auch klonal vermehrende, diözische Art *Rubus chamaemorus* beobachtet: Von fünf Vorkommen waren zwei signifikant männlich, eine weiblich und zwei nicht signifikant verschieden von einer Gleichverteilung (KARST & al. 2008). FIELD & al. (2013a) haben gezeigt, dass v. a. Wuchsform, die Fähigkeit zur klonalen Vermehrung, das Auftreten von fleischigen Früchten und die Mechanismen zur Pollen- und Samenausbreitung (abiotisch oder biotisch) einen starken Einfluss auf das Geschlechterverhältnis von Arten haben. Modellsimulationen unter Einbeziehung von empirischen Daten ergaben, dass Arten, die sich auch klonal vermehren können, Populationen mit sehr heterogenen Geschlechterverhältnissen, vor allem bei kleinen Gründerpopulationen, haben (FIELD & al. 2013b). Für die amerikanische *F. chiloensis* (L.) MILL. wurden von insgesamt zwölf Populationen acht Populationen mit einer Gleichverteilung und vier Populationen mit einer stark männlichen Wichtung beobachtet (HANCOCK & BRINGHURST 1980). Die Autoren schlussfolgern, dass männliche Individuen stärker in das vegetative Wachstum investieren können, da sie weniger „Energie“ für sexuelle Reproduktion aufbringen müssen. Im Gegensatz dazu haben FIELD & al. (2013a) einen signifikanten Zusammenhang zwischen der Fähigkeit zur klonalen Vermehrung und weiblich gewichteten Populationen gefunden. Diese widersprüchlichen Ergebnisse verdeutlichen, dass durchaus noch Forschungsbedarf zur Populationsstruktur von Arten mit gemischten Reproduktionssystemen besteht und das Zusammenspiel von sexueller (hier diözischer) Reproduktion und klonaler Vermehrung nicht vollständig verstanden ist.

In unserer Studie haben wir ausschließlich blühende und damit zur geschlechtlichen Reproduktion beitragende Individuen gezählt. Daher können wir keine Aussagen zu Unterschieden beispielsweise in der klonalen Vermehrung und Blühwilligkeit zwischen den

beiden Geschlechtern treffen. Der Anteil nicht blühender Individuen in der Vergleichspopulation Ziegenbusch änderte sich über den Frühjahresverlauf, sodass auch die ermittelten Anteile nicht blühender Individuen zwischen verschiedenen Populationen nicht vergleichbar sind. Um weiterführende Fragen zu geschlechtsspezifischen Unterschieden bei *F. moschata* in der Blühwilligkeit, Ressourcenallokation und vegetativen Vermehrung zu untersuchen, sollten „common garden“ Experimente, wie für *F. chiloensis* (HANCOCK & BRINGHURST 1980), durchgeführt oder alle nicht blühende Individuen in einem begrenzten Abschnitt, wie bei PFEIFFER & al. (2019) für *Mercurialis perennis*, mit Mikrosatelliten identifiziert werden.

### Geschlechterverhältnis in synanthropen Populationen

Wir konnten bestätigen, dass es sich bei den Beständen von *F. moschata* in Nord-, West- und Süddeutschland um synanthrope Vorkommen handelt. Alle von uns untersuchten Populationen fanden sich in Siedlungsnähe, d. h. an Straßen- und Wegrändern, in der Nähe von verwilderten Gärten, Friedhöfen und an Ablagerungsstellen von Gartenabfällen. Dies trifft auch auf die Thüringer Populationen zu, deren genetische Daten auch auf einen synanthropen Ursprung hinweisen (BUSCHMANN & al. in Vorbereitung). In den Populationen Jena und Tonndorf traten Pflanzen beider Geschlechter auf. Besonders die Jenaer Population enthielt eine große Anzahl von blühenden Individuen, so dass die Möglichkeit zur weiteren lokalen Ausbreitung durch sexuelle Reproduktion besteht. So konnte eine Ausbreitung von *F. moschata* hier wiederholt in Saumabschnitten beobachtet werden (Buschmann, eigene Beobachtung).

Die Mehrheit der synanthropen Populationen in Deutschland scheinen jedoch nur aus kleinen Restbeständen früheren Anbaus bzw. Verwilderungen aus Gartenabfällen zu bestehen. In den meisten Vorkommen fanden sich lediglich Pflanzen eines Geschlechts, rein weibliche Populationen waren am häufigsten (Abb. 2 & 4). Weibliche Pflanzen wurden in den Gärten sicher stärker gefördert als die männlichen, letztere wurden nur in geringerem Umfang als Bestäuber benötigt. Denkbar ist auch, dass nicht alle Gärtner um die Zweihäusigkeit von *F. moschata* Bescheid wussten. Beides wird bei GOESCHKE (1874) beschrieben. Die Pflanzen wurden durch

Aufgabe oder Umgestaltung von Gärten absichtlich oder unabsichtlich entfernt, einzelne Pflanzen überstanden jedoch die Veränderungen und konnten versteckt bis heute überdauern. Ohne Bestäubungspartner können sich die Bestände nur als Klone eines Geschlechts halten und bilden keine Früchte. Möglich ist auch, dass *F. moschata* nach der hauptsächlichen Nutzungsperiode immer wieder versuchsshalber von alten Fundpunkten entnommen und gepflanzt wurde. Ohne zusätzliche männliche Individuen bleibt jedoch der Fruchterfolg aus, sodass die Pflanzen zusammen mit anderen Gartenabfällen beispielsweise an Wegrändern und Hecken wieder entsorgt wurden. Gerade die Region Vierlande bei Hamburg war im 19. Jh. ein wichtiges Anbauggebiet für *F. moschata* (GOESCHKE 1874). Einhergehend mit der Kultivierung wird auch von Verwilderung der Art in Deutschland berichtet, die sich mit den Beobachtungen unserer Untersuchung decken: „Häufig kultiviert, wahrscheinlich aus Frankreich eingeführt und in den Gegenden nur verwildert. Diese verwilderten Pflanzen tragen in Norddeutschland fast nie Früchte, vermutlich weil alle Pflanzen eines Standortes durch Ausläufervermehrung aus einer hervorgegangen und alle gleichen Geschlechts sind“ (KRAUSE 1904). Wenn die Standortbedingungen sich nicht ändern, können diese klonalen Bestände durch Ausläuferbildung aber lange bestehen. So existiert das Vorkommen von *F. moschata* bei Reckershausen mindestens seit 2001 (GREGOR & HAND 2009) und auch das Vorkommen bei Glücksburg wurde bereits 1962 erwähnt (bei KRANZ 1962 in ROMAHN 2009). Es ist davon auszugehen, dass synanthrope Bestände auch noch deutlich älter sein können.

Deutschlandweit wird *F. moschata* in der Vorwarnliste zur Roten Liste geführt (BUNDESAMT FÜR NATURSCHUTZ 2018) bzw. wird auf Ebene der hier einbezogenen Bundesländer meist als „gefährdet“ und „stark gefährdet“ eingestuft (BREUNIG & DEMUTH 1999, GARVE 2004, VOIGTLÄNDER & HENKER 2005, MIERWALD & ROMAHN 2006, RAABE & al. 2010, KORSCH & WESTHUS 2011). Diese Eingruppierung der Art in Bundesländern mit synanthropen Vorkommen ist jedoch mit Vorsicht zu sehen, da es sich hier um Kulturrelikte handelt. In Hessen wird im Gegensatz dazu *F. moschata* inzwischen als neophytisch eingestuft (STARKE-OTTICH & al. 2019). Um diese Relikte zu erhalten, müsste *F. moschata* wieder kultiviert werden. Anders

ist dies im natürlichen Verbreitungsgebiet von *F. moschata* (vor allem Sachsen und Bayern) zu beurteilen: In Bayern steht *F. moschata* zwar lediglich auf der „Vorwarnliste“ (SCHEUERER & AHLMER 2003), in Sachsen hingegen wird *F. moschata* als gefährdet eingestuft („Gefährdung unbekannten Ausmaßes“, SCHULZ 2013). Im natürlichen Verbreitungsgebiet sollten daher durch Erhalt der natürlichen Lebensräume (beispielsweise Gehölzsäume) die natürlichen Populationen gefördert werden.

## 5. Danksagung

Die Felduntersuchungen wurden durch die Forschungsförderung der Gesellschaft zur Erforschung der Flora Deutschlands (GEFD) finanziell unterstützt. Wir möchten der GEFD für die finanzielle und praktische Unterstützung bei der Durchführung unserer Untersuchungen danken. Weiterhin danken möchten wir den vielen Botanikerinnen und Botanikern, die uns bei der Auswahl der untersuchten Vorkommen von *F. moschata* und zum Teil auch vor Ort unterstützt haben: Matthias Breinfeld, Peter Fasel, Pedro Gerstberger, Thomas Gregor, Egbert Horst, Heiko Korsch, Karel Kubát, Marcus Lubienski, Lenz Meierott, Frank Müller, Uwe Raabe und Katrin Romahn, sowie der AG Botanik Kreis Steinburg und der AG Geobotanik in Schleswig-Holstein und Hamburg. Den Mitarbeiterinnen und Mitarbeitern der Firma Hansabred GmbH & Co. KG und des Senckenberg Museums für Naturkunde Görlitz danken wir für die Unterstützung bei der Aufarbeitung und Pflege des gesammelten Materials. Mignonne Benjor, Blaise Binama, Hannah Buschmann, Janne Schriefer und Jens Wesenberg haben uns bei der Durchführung im Gelände unterstützt. Der Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, RP Správa CHKO České středohoří möchten wir für die Genehmigung unserer Untersuchungen im Böhmischem Mittelgebirge danken. Ebenfalls danken möchten wir Birgit Zöphel, der Unteren Naturschutzbehörde des Landkreises Meißen und der Arbeitsgemeinschaft sächsischer Botaniker (Landesverein sächsischer Heimatschutz) als Flächeninhaber für die Genehmigung unserer Untersuchungen im NSG Ziegenbusch. Abschließend wollen wir Thomas Gregor und Martin Schnittler für die wertvollen Hinweise zum Manuskript danken.

## 6. Literatur

- ASHMAN, T.-L. 1999: Determinants of sex allocation in a gynodioecious wild strawberry: implications for the evolution of dioecy and sexual dimorphism. – J. Evol. Biol. 12: 648–661.
- BÖLKE, N. 2017: Untersuchungen zum Züchtungswert der *Fragaria moschata* WESTON. – Masterarbeit Technische Universität Dresden.
- BREUNIG, T. & DEMUTH, S. 1999: Rote Liste der Farn- und Samenpflanzen Baden-Württembergs – Landesanstalt für Umweltschutz Baden-Württemberg
- BfN (ed.) 2018: Rote Liste gefährdeter Tiere, Pflanzen und Pilze Deutschlands, Band 7: Pflanzen. – Naturschutz und Biologische Vielfalt 70(7).
- & NETPHYD 2013: Datenbank FLORKART der Floristischen Kartierung Deutschlands. – [http://floraweb.de/pflanzenarten/download\\_tkq.xsql?suchnr=2469](http://floraweb.de/pflanzenarten/download_tkq.xsql?suchnr=2469); aufgerufen am 20.03.2016.
- DUCHESNE, A. N. 1766: Histoire naturelle des fraisières. – Paris: Didot & C. J. Panckoucke.
- FIELD, D. L., PICKUP, M. & BARRETT, S. C. H. 2013a: Comparative analyses of sex-ratio variation in dioecious flowering plants: Sex ratios in flowering plants. – Evolution 67: 661–672.
- , — & — 2013b: Ecological context and meta-population dynamics affect sex-ratio variation among dioecious plant populations. – Ann. Bot. 111: 917–923.
- GARVE, E. 2004: Rote Liste und Florenliste der Farn- und Blütenpflanzen in Niedersachsen und Bremen. – Informationsdienst Naturschutz Niedersachsen 24: 1–76.
- GBIF 2018: *Fragaria moschata* WESTON. Ernst-Moritz-Arndt-Universität. Floristic Databases of Mecklenburg-Pomerania, Higher Plants. Occurrence dataset. – <https://doi.org/10.15468/jvupsl>; aufgerufen am 07.10.2018.
- GERSTBERGER, P. 1995: 6. *Fragaria* L. – p. 597–619. In: WEBER, H. E. (ed.), Gustav Hegi, Illustrierte Flora von Mitteleuropa IV/2A, ed. 3. Berlin: Blackwell.
- GOESCHKE, F. 1874: Das Buch der Erdbeeren. – Berlin: E. Schotte & Voigt.
- GREGOR, T. & HAND, R. 2009: Chromosomenzahlen von Farn- und Samenpflanzen aus Deutschland 4. – Kochia 4: 37–46.
- HANCOCK, J. F. & BRINGHURST, R. S. 1980: Sexual dimorphism in the strawberry *Fragaria chiloensis*. – Evolution (Lancaster) 34: 762–768.
- JÄGER, E. J. (ed.) 2011: Rothmaler, Exkursionsflora von Deutschland. Gefäßpflanzen: Grundband, ed. 20. – Heidelberg: Spektrum.
- KARST, A. L., ANTOS, J. A. & ALLEN, G. A. 2008: Sex ratio, flowering and fruit set in dioecious *Rubus chamaemorus* (Rosaceae) in Labrador. – Botany (Ottawa) 86: 204–212.
- KIHARA, H. 1930: Karyologische Studien an *Fragaria* mit besonderer Berücksichtigung der Geschlechtschromosomen. – Cytologia 1: 345–357.
- KORSCH, H. & WESTHUS, W. 2011: Rote Liste der Farn- und Blütenpflanzen (Pteridophyta et Spermatophyta) Thüringens. – p. 365–390. In: FRITZLAR, F. (ed.), Rote Listen der gefährdeten Tier- und Pflanzenarten, Pflanzengesellschaften und Biotope Thüringens. – Naturschutzreport 26.
- KRAUSE, E. H. L. 1904: J. Sturms Flora von Deutschland in Abbildungen nach der Natur 8: Rosen, *Rosiflorae*, ed. 2. – Stuttgart: K. G. Lutz.
- KURTO, A., LAMPINEN, R. & JUNIKKA, L. 2004: Atlas Florae Europaeae. Distribution of Vascular Plants in Europe 13. – Helsinki: The Committee for Mapping the Flora of Europe and Societas Biologica Fennica Vanamo.
- KUZNETSOVA, A., BROCKHOFF, P. B. & CHRISTENSEN, R. H. B. 2017: lmerTest Package: Tests in Linear Mixed Effects Models. – J. Stat. Software 82.
- LEE, V. 1966: Duchesne and his work. – p. 40–72. In: DARROW, G. M. (ed.), The Strawberry – History, breeding and physiology. – New York, Chicago, San Francisco: Holt, Rinehart and Winston.
- MIERWALD, U. & ROMAHN, K. 2006: Die Farn- und Blütenpflanzen Schleswig-Holsteins, Rote Liste 1. – Landesamt für Natur und Umwelt des Landes Schleswig-Holstein, Flintbeck.
- NEGRI, A. S., ALLEGRA, D., SIMONI, L., RUSCONI, F., TONELLI, C., ESPEN, L. & GALBIATI, M. 2015: Comparative analysis of fruit aroma patterns in the domesticated wild strawberries “Profumata di Tortona” (*F. moschata*) and “Regina delle Valli” (*F. vesca*). – Frontiers Pl. Sci. 6.
- NETPHYD & BfN (ed.) 2013: Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands. – Münster: Landwirtschaftsverlag.

- PFEIFFER, T., SCHMIDT, L., ROSCHANSKI, A. M. & SCHNITTLER, M. 2019: A battle of the sexes? Sex ratio and performance at small scales in dioecious *Mercurialis perennis*. – *Acta Oecol.* 100: 103462.
- R CORE TEAM 2019: A language and environment for statistical computing. – Wien: R Foundation for Statistical Computing.
- RAABE, U., BÜSCHER, D., FASEL, P., FOERSTER, E., GÖTTE, R., HAEUPLER, H., JAGEL, A., KAPLAN, K., KEIL, P., KULBROCK, P., LOOS, G. H., NEIKES, N., SCHUMACHER, W., SUMSER, H. & VANBERG, C. 2011: Rote Liste und Artenverzeichnis der Farn- und Blütenpflanzen – Pteridophyta et Spermatophyta – in Nordrhein-Westfalen. – p. 49–183. In: Landesamt für Natur, Umwelt und Verbraucherschutz Nordrhein-Westfalen (ed.), Rote Liste der gefährdeten Pflanzen, Pilze und Tiere in Nordrhein-Westfalen. – LANUV-Fachbericht 36.
- RENNER, S. S. & RICKLEFS, R. E. 1995: Dioecy and its correlates in the flowering plants. – *Amer. J. Bot.* 82: 596–606.
- ROMAHN, K. 2009: Funde seltener, gefährdeter, neuer und wenig beachteter Gefäßpflanzen in Schleswig-Holstein V. – *Kiel. Not. Pflanzenkd.* 36: 95–103.
- SCHEUERER, M. & AHLMER, W. 2003: Rote Liste gefährdeter Gefäßpflanzen Bayerns mit regionalisierter Florenliste. – Schriftenreihe des Bayerischen Landesamtes für Umweltschutz 165.
- SCHULZ, D. 2013: Rote Liste und Artenliste Sachsens, Farn und Samenpflanzen. – Dresden: Sächsisches Landesamt für Umwelt, Landwirtschaft und Geologie.
- SPIGLER, R. B. & ASHMAN, T.-L. 2011: Sex ratio and subdioecy in *Fragaria virginiana*: the roles of plasticity and gene flow examined. – *New Phytol.* 190: 1058–1068.
- STAUDT, G. 2009: Strawberry biogeography, genetics and systematics. – *Acta Hort.* 842: 71–84.
- STARKE-OTTICH, I., GREGOR, T., BARTH, U., BÖGER, K., BÖNSEL, D., CEZANNE, R., FREDE, A., HEMM, K., HODVINA, S., KUBOSCH, R., MAHN, D. & UEBELER, M. (2019): Rote Liste der Farn- und Samenpflanzen Hessens. 5. Fassung. – Hessisches Ministerium für Umwelt, Klimaschutz, Landwirtschaft und Verbraucherschutz (HMUKLV) & Hessisches Landesamt für Umwelt und Geologie (HLNUG), Wiesbaden.
- STEHLIK, I. & BARRETT, S. C. H. 2005: Mechanisms governing sex-ratio variation in dioecious *Rumex nivalis*. – *Evolution (Lancaster)* 59: 814–825.
- 2006: Pollination intensity influences sex ratios in dioecious *Rumex nivalis*, a wind-pollinated plant. – *Evolution* 60 (Lancaster): 1207–1214.
- VOIGTLÄNDER, U. & HENKER, H. (2005) Rote Liste der Farn- und Blütenpflanzen Mecklenburg-Vorpommerns. – Schwerin: Umweltministerium Mecklenburg-Vorpommern.