

Arabidopsis arenosa auf Rügen: Erweiterung des Areals diploider Vorkommen auf die Flora Deutschlands

CHRISTOF NIKOLAUS SCHRÖDER, JAKUB HOJKA & ROSWITHA E. SCHMICKL

Zusammenfassung: Die Sandschaumkresse *Arabidopsis arenosa* kommt in zwei Zytotyphen vor, dem diploiden und dem tetraploiden. Für Deutschland waren bisher keine diploiden Populationen sicher nachgewiesen und untersucht. In dieser Studie zeigen wir, dass sich das Verbreitungsgebiet diploider *A. arenosa* auf die deutsche Ostseeküste erstreckt. Auf der Ostseeinsel Rügen fanden wir drei Metapopulationen im hochdynamischen Habitat der Sandsteilabbrüche, bei dessen Besiedlung durch *A. arenosa* Biokrusten („Biological soil crusts“) und „Insel-Schollen“ eine Rolle zu spielen scheinen. Funde auf ruderal getönten Standorten waren selten, mit nur einer Metapopulation. Wir bestimmten das DNA-Ploidieniveau der Proben durchflusszytometrisch, und es zeigte sich, dass alle gesammelten Proben diploid waren. Von drei Metapopulationen wurden Aussaaten kultiviert und die Pflanzen morphologisch untersucht. Hierbei zeigte sich, dass eine wenig verzweigte, hohe Wuchsform vorherrscht, die eher untypisch für *A. arenosa* ist.

Abstract: *Arabidopsis arenosa* on Rügen island: range extension of diploid occurrences to the flora of Germany. The sand rock-cress *Arabidopsis arenosa* occurs in the form of diploid and tetraploid cytotypes. To date, no diploid *A. arenosa* populations have been found in Germany and further investigated. In this study, we show that the distribution range of diploid *A. arenosa* includes the German Baltic coast. On the Baltic island of Rügen we found three metapopulations in the highly dynamic habitat of sand cliffs, where biological soil crusts and “Insel-Schollen” seem to have played a crucial role in the colonisation with *A. arenosa*. Findings on ruderal sites were scarce, with only one metapopulation. We used flow cytometry to determine the DNA ploidy level, and found exclusively diploids. Plants from three metapopulations were grown from seeds in a common garden and morphological measurements applied. A relatively unbranched compound

raceme was found with a tall main axis, which is rather uncommon for *A. arenosa*.

Christof Nikolaus Schröder
Fliederstraße 15, 68535 Edingen-Neckarhausen;
cns@cnsflora.de

Jakub Hojka
Department of Botany, Charles University in Prague, Benátská 2, CZ-128 00 Prague
Institute of Botany, The Czech Academy of Sciences, Zámek 1, CZ-252 43 Průhonice;
jakub.hojka@natur.cuni.cz

Roswitha E. Schmickl
Department of Botany, Charles University in Prague, Benátská 2, CZ-128 00 Prague
Institute of Botany, The Czech Academy of Sciences, Zámek 1, CZ-252 43 Průhonice;
roswitha.schmickl@gmail.com

1. Einführung

Die Sandschaumkresse *Arabidopsis arenosa* kommt in zwei Zytotyphen vor, dem diploiden und dem tetraploiden (SCHMICKL & al. 2012, KOLÁŘ & al. 2016a), wobei es sich um Autotetraploide handelt, deren Chromosomensatz sich verdoppelt hat, ohne dass Genfluss zwischen verschiedenen Arten daran beteiligt war. Diese Form der Polyploidie hat *A. arenosa* in der jüngeren Vergangenheit zu einem pflanzlichen Modellorganismus für Gesamtgenomduplikation gemacht, vor allem im Hinblick auf die meiotische Anpassung daran (YANT & al. 2013). Obwohl bei Autopolyploidie kein Genfluss zwischen verschiedenen Arten stattfindet, ist Genfluss innerhalb der Art zwischen den verschiedenen Zytotypen möglich. Dies wird introgressive Hybridisierung (Introgression) genannt: die Einbringung von Nukleotidvariation durch Rekombination einer Art in das Genom einer anderen Art (ANDERSON

& HUBRICHT 1938) oder eines Zytotyps in das Genom eines anderen Zytotyps. Im Fall von *A. arenosa* kommt es zu Introgression zwischen Diploiden und Tetraploiden (JØRGENSEN & al. 2011, MONNAHAN & al. 2019). Dies hat zur Anpassung einer bestimmten tetraploiden evolutionären Linie an synanthrope Standorte, wie beispielsweise Eisenbahnstrecken, geführt (ruderaler Tetraploide gemäß ARNOLD & al. 2015), die häufig Stress durch Trockenheit, drastische Temperaturunterschiede oder Habitatstörung ausgesetzt ist (BADUEL & al. 2016, 2018).

Der diploide Zytotyp kommt vorwiegend in den gemäßigten Breiten Ost- und Südosteuropas vor, während der tetraploide Zytotyp, wesentlich durch die weitverbreiteten ruderalen Tetraploiden, ein weitaus größeres Verbreitungsgebiet in Ost-, Mittel- und Nordeuropa umfasst (SCHMICKL & al. 2012, KOLÁŘ & al. 2016a). Die Diploiden und ein Teil der Tetraploiden kommen nach derzeitigem Kenntnisstand hauptsächlich auf natürlichen Standorten vor, während die ruderalen Tetraploiden als wohl nacheiszeitliche Kulturfolger anthropogene bzw. anthropogen beeinträchtigte Standorte besiedelt haben (ARNOLD & al. 2015, KOLÁŘ & al. 2016a). Basierend auf molekulargenetischen Daten (Restriction site Associated DNA Sequencing/RAD-Sequenzierung, Gesamtgenomsequenzierung), gliedert sich der diploide Zytotyp in fünf evolutionäre Linien (KOLÁŘ & al. 2016b, MONNAHAN & al. 2019), die gemäß ihres Hauptverbreitungsgebiets benannt wurden: die älteste, pannonische Linie (Pannonische Tiefebene), von der sich die dinarische Linie (Dinariden) abgespalten hat, von der sich wiederum zwei Linien der Karpaten ausdifferenziert haben, die der Südostkarpaten und die der Westkarpaten. Für die fünfte, die sogenannte baltische Linie (südbaltischer Küstenraum; südlicher Ostseebogen), ist ein Hybridursprung zwischen den beiden Karpatenlinien anzunehmen (KOLÁŘ & al. 2016b). Das Areal dieser Linie kann nicht sicher umgrenzt werden. Auf einer bisher nachgewiesenen Länge von über 1000 km sind entlang der Ostseeküste von Lettland über Litauen und Polen bis Dänemark vier diploide Populationen bekannt und molekulargenetisch untersucht (KOLÁŘ & al. 2016b), und obwohl deren nächste Verwandte in den Karpaten zu finden sind, sind bisher in dem großen Zwischenraum der Osteuropäischen Ebene keine rezenten Populationen bekannt. Vieles spricht dafür, dass es

sich bei den diploiden baltischen Populationen um natürliche, nicht vom Menschen eingeführte Populationen handelt. Aktuelle Arbeiten zur Klimageschichte der letzten Eiszeit im baltischen Raum (MUSCHITIELLO & al. 2017) haben gezeigt, dass der fenno-skandinavische Eisschild schneller abschmolz, als dies aufgrund des Temperaturanstiegs zu erwarten ist. Ursache dafür war die hohe vulkanische Aktivität in Island am Ende der letzten Eiszeit, die u. a. zu einer Reduzierung der Albedo und damit stärkeren Erwärmung der Eisoberfläche führte. Dies wirft möglicherweise ein neues Licht auf die nacheiszeitliche Besiedlung der Ostsee-Küstengebiete mit Pionierarten, zu denen *A. arenosa* gezählt werden kann. Es liegt nahe anzunehmen, dass die beiden Elternlinien der baltischen Diploiden durch eiszeitlich bedingte Arealverschiebungen in sekundären Kontakt kamen und der Hybrid, d. h. die baltische Linie, nacheiszeitlich nach Norden in den baltischen Raum eingewandert ist. Möglicherweise hat die Hybridisierung, die zur Entstehung der baltischen Linie geführt hat, dieser Linie eine ökologische Nische verschafft, die nicht der der Eltern entspricht, was an Studien über homoploide Hybridisierung, d. h. zwischen denselben Zytotypen, erinnert, bei der ökologische Selektion eine bedeutende Rolle einnimmt (GROSS & RIESEBERG 2005). Danach muss sich die ökologische Nische des Hybriden deutlich von der der Eltern unterscheiden, damit sich der Hybrid etablieren kann. Wann die baltische *A. arenosa*-Linie entstand und wann sie den südbaltischen Ostseeraum besiedelt hat, bleibt vorerst spekulativ. In jedem Fall wirft ihre Existenz ein neues Licht auf die Entstehung der allotetraploiden *A. suecica* aus Fenno-Scandinavien, für deren Ursprung derzeit eine Hybridisierung zwischen diploider *Arabidopsis thaliana* und tetraploider *A. arenosa* verantwortlich gemacht wird (NOVIKOVA & al. 2017, BURNS & al. 2021). Aus zytologischer Sicht erscheint die Hybridisierung zwischen *A. thaliana* und diploider baltischer *A. arenosa* plausibler.

Für Deutschland sind bisher keine diploiden *A. arenosa*-Populationen sicher nachgewiesen und untersucht. Einen ersten Hinweis lieferte ein von Adolf Polatschek (1932–2015) in Binz auf Rügen gesammelter Beleg von *Cardaminopsis arenosa* (W 1974-10405, QR-Code W0080541, Abb. 1). Polatschek zählte dessen Chromosomensatz mit „2n=16 !!!“, was ihn selbst überraschte, wie er dies auf der Schede

notierte. Seine Chromosomenzählung war der Ausgangspunkt für uns, ein Projekt zur (Wieder-)Auffindung diploider *A. arenosa* auf Rügen durchzuführen.

Im Rahmen des von der GEFD geförderten Projektes „Diploide *Arabidopsis arenosa* auf Rügen: Untersuchungen zu einer vielversprechenden, neuen Modellart der Evolutionsbiologie“ soll ein Beitrag dazu geleistet werden, im deutschen Ostseeraum die Kenntnislücke über das Vorkommen der baltischen diploiden Linie zu schließen. Hierzu unternahmen wir im Juni 2018 eine Sammelreise, deren ersten Ergebnisse wir hier vorstellen. Wir beschreiben die Habitate, in denen wir *A. arenosa* auf Rügen gefunden haben, zum einen hochdynamische Sandabbrüche an der Ostküste Rügens und zum anderen ein ruderal getönter Standort zwischen Bahngleisen und Feldweg im Inselinneren. Mittels Durchflusszytometrie bestimmten wir das Ploidieniveau, welches sich als ausschließlich diploid erwies. An den Standorten fiel uns ein für *A. arenosa* eher ungewöhnlicher Habitus auf, der meist nur aus einer einzigen – einfachen oder verzweigten – Infloreszenz aus einer relativ kleinen Grundrosette bestand, im Unterschied zum gängigen *A. arenosa*-Habitus mit mehreren Infloreszenzen aus mitunter mehreren Grundrosetten (BADUEL & al. 2016: Abb. 1D). Um zu testen, ob dieser Habitus genetisch fixiert ist, nahmen wir Pflanzen in Kultur und unterzogen sie morphologischen Messungen, die bestätigten, dass diploide baltische *A. arenosa* neben ihrer genetischen und ökologischen Sonderstellung auch morphologische Besonderheiten aufweist, was sie zu einer vielversprechenden, neuen Modellart der Evolutionsbiologie machen könnte.

2. Material und Methoden

2.1 Verbreitung und Untersuchungsgebiet

Arabidopsis arenosa weist eine weite natürliche Verbreitung auf, sowohl latitudinal (von ca. 45° N in Kroatien bis fast 58° N im nördlichen Dänemark und 59,5° N im Baltikum) als auch altitudinal (von der Küste bis in die Alpen auf ca. 2.600 m ü. NN), und kommt in großen Teilen Europas vor. Nach HOFFMANN (2005) besiedelt die Gattung *Arabidopsis* trotz der

mitunter weiten geographischen Trennung der Taxa einen durchschnittlichen Kernklimabereich mit gemäßigten Bedingungen. Das klimatisch günstige potenzielle Verbreitungsgebiet von *A. arenosa* geht nach HOFFMANN (2005) über den Kernklimabereich der Gattung hinaus. Es wird von ihm so umgrenzt, dass es sich über die gesamte Ostseeküste, fast ganz Schweden und große Teile Ost- und Mitteleuropas erstreckt. Auch Deutschland gehört dazu, mit Ausnahme der Nordseeküste. Dabei kann ihre Ausbreitung als in hohem Maß synanthrop gelten, was sich auch in unserer Zeit belegbar fortsetzt, etwa im Nationalpark Harz, wo die Art durch die Verwendung von Rübelerde im Wegebau in Gebieten mit saurem Grundgestein eingeschleppt wurde und nun weit verbreitet ist (KISON 2015: 401).

In ihrem Verbreitungsgebiet besiedelt die Art unterschiedlichste Substrattypen, natürliche wie Sand, Kies, Löss, Kalk, Tonschiefer und Serpentin (OBERDORFER 2001: 464, KOLAŘ & al. 2016a) und anthropogene wie Bahnschotter (OBERDORFER 2001: 464, BADUEL & al. 2016), Straßenränder etc. (ELVEN & al. 2018, LINDHALLDÉN & al. 2002). In Skandinavien gilt sie auch als typischer Landwirtschaftsbegleiter („Jordbrukslandskap“) und zur Stadtvegetation gehörend („urban miljöö“) (ARTDATABANKEN 2019).

Über das natürliche Areal von *A. arenosa* gibt es unterschiedliche Angaben. Plants of the World online nennt „Austria, Baltic States, Belarus, Bulgaria, Central European Rus[sia], Czechoslovakia, Denmark, France, Germany, Greenland, Hungary, Italy, Poland, Romania, Switzerland, Ukraine, Yugoslavia“; als eingeführt ist die Art gelistet in „Belgium, East European Russia, Finland, Krasnoyarsk, Netherlands, North European Russi[a], Northwest European R[ussia], Norway, Spain, Sweden“ (POWO 2019). Im Unterschied zu dem großen Verbreitungsgebiet nach POWO umgrenzen z. B. ELVEN & al. (2018) das ursprüngliche Verbreitungsgebiet weniger präzise mit Mitteleuropa bis in das nördliche Dänemark. (Detailierte Angaben zur Verbreitungsgeschichte im Ostseeraum und in Skandinavien sowie eine Karte mit historisch belegten Fundorten nebst Koordinaten siehe Supplement 1).

In Deutschland hat *A. arenosa* ihr Hauptverbreitungsgebiet im Westen, Süden und Südosten in den Mittelgebirgen, dort allerdings



Abb. 1: Beleg von *A. arenosa*, A. Polatschek (W 1974-10405) mit handschriftlicher Anmerkung von A. Polatschek. – Specimen of *A. arenosa*, A. Polatschek (W 1974-10405) with hand-written annotation by A. Polatschek.

eher im Einzugsbereich der Flusstäler, in denen sich bereits in historischer Zeit bevorzugt die Verkehrswege befanden. Im Osten kommt sie dagegen eher in niederen Lagen in Ost-Sachsen, ganz Brandenburg mit Berlin und Ost-Mecklenburg-Vorpommern vor; im Nordwesten gilt sie als Neophyt seit 1890 (ROTHMALER 2017: 525). In Mecklenburg-Vorpommern, zu dem unser Untersuchungsgebiet gehört, kommt *A. arenosa* im ganzen Gebiet zerstreut vor, im Osten und um Rostock verbreitet bis gemein. FUKAREK & HENKER (2006: 128) schreiben, die Art sei aus dem Osten eingewandert und bis ca. 1890 nur in Vorpommern vorkommend, nennen aber als Erstnachweis einen Beleg von „Beuthe 1828“ nach BOLL (1860: 213) mit der Verbreitungsangabe „in sandigen Gegenden bei Alt- und Neustrelitz, bei Boizenburg“, was jedoch in Mecklenburg liegt und nicht in Vorpommern. Der erste Beleg für Mecklenburg-Vorpommern, und zugleich für Rügen, den wir finden konnten, datiert vom Juli 1818, publiziert in ZIEMSEN & HORNSCHUCH (1819: 497): „An den kahlen Stellen des Abhangs [der Stubbenkammer] stand *Arabis arenosa* [...]“. Es folgen chronologisch Greifswald und Jasmund (HOMANN 1830: 130); Granitz, Stubnitz, Rügen (gemeint ist das Muttland) und Usedom (SCHMIDT 1840: 15); Mönchgut (SCHMIDT & BAUMGARDT 1848: 17 & FISCHER 1861: 4); Neu- und Alt-Strelitz (BOLL 1849: 51, MEYER 1849: 43 & LANGMANN 1856: 23); Peenemünde (ZABEL 1859: 20); die Ostküste von Rügen mit schmaler Heide und Thiessow sowie auf Usedom auf dem Büchenberg des Gnitzes (MARSSON 1869: 39); zwischen Körkwitz und Bollhagen (FISCH & KRAUSE 1880: 229); bei Schwaan am linken Warnowufer (KRAUSE 1882: 108); Südosten von Mecklenburg-Strelitz, Ribnitz, Röbel, Spitzkuhn und Priborn (KRAUSE 1884: 14, 56 & 50); Dersekow und Grubenhagen bei Greifswald, bei Bützow zwischen Rühn und Büttelshörn (MARSSON 1885: 83).

In Mecklenburg-Vorpommern besiedelt *A. arenosa* von Küstendünen und Sandrasen (Sedo acris-Festucetalia) über lückiges Grünland (*Molinia-Arrhenatheretea*) und lichte Waldstandorte (*Carpino-Fagetea*), besonders Waldwege und Waldränder, bis hin zu sandigen Industrieflächen die verschiedensten Habitate (BERG & al. 2004, FUKAREK & HENKER 2006). Es ist zu vermuten, dass die durch die Insel-lage isolierten Populationen auf Rügen kaum

anthropogen kontaminiert sein dürften. Deshalb erwarteten wir, hier Populationen an natürlichen Standorten zu finden, also in Graudünen und an hochdynamischen Strandstandorten, die dem diploiden Zytotypen angehören, während wir davon ausgingen, in ruderalen Binnenhabitaten den tetraploiden Zytotypen zu finden, z. B. am Bahnhof Lietzow oder im Gefolge des Neubaus der Bundesstraße 96, bei dem es zu massiven Eingriffen in die Landschaft durch große Erdbewegungen kam.

Unser Untersuchungsgebiet, die Insel Rügen, liegt im westlichen Teil des südlichen Ostseebogens. Trotz der Insellage in der Ostsee ist Rügen von einem ozeanisch-kontinentalen Übergangsklima geprägt (SCHULZ & al. 2015), vor allem an der Ostküste (Tab. mit den Klimadaten im Jahresverlauf siehe Supplement 2, Tab. 1). Rügen belegt jedes Jahr einen Spitzenplatz bei der Zahl der Sonnenstunden in Deutschland (DWD 2019).

Geologisch und topographisch ist die Insel sehr vielfältig, da sie von nahezu senkrechten Kreidehängen im Nationalpark Jasmund, steilen Sandabbrüchen und Graudünen vor allem im Osten und Südosten über flache Acker- und Wiesenflächen bis hin zu ausgedehnten Buchenwäldern, flachen Meeresbuchten und Stränden ein weites Spektrum von Habitaten zu bieten hat.

Aufgrund von Adolf Polatscheks Fund, und nachdem CNS bereits im Jahr 2011 mit Erfolg auf Rügen nach *A. arenosa* gesucht, mehrere Fundorte dokumentiert und Herbarbelege (HEID 504434, 504435, 801413 & 803987) gesammelt hatte, entwickelten wir den Plan, die Rügenschens Populationen näher zu untersuchen. Anfang Juni 2018 unternahmen wir eine dreiwöchige Sammelreise auf Rügen, deren Ziel es war, möglichst viele Populationen zu finden und zu besammeln. Vorbereitend wurde in der Global Biodiversity Information Facility (GBIF.org) und in der Fundortdatenbank der Gefäßpflanzen von Mecklenburg-Vorpommern (flora-mv.de) nach Vorkommen recherchiert sowie Literatur und Herbarien nach potenziellen und/oder bekannten Fundorten durchforstet.

Gestützt auf die 2011 im Feld gewonnenen Kenntnisse über geeignete Habitate flogen wir mittels GoogleEarth die Insel Rügen virtuell ab, um nach geeigneten Fundorten zu suchen. Dabei halfen die bei GoogleEarth verlinkten Panoramio-Photos (Dienst mittlerweile eingestellt),



Abb. 2: Das Untersuchungsgebiet Rügen. – The study area Rügen.

die teilweise detaillierte Rückschlüsse auf die Flora ermöglichten. So konnten im Vorfeld 65 potenzielle Fundorte mit genauen Koordinaten (also nicht nur als Viertelquadranten) ermittelt werden (Abb. 2: gelbe Punkte). Zahlreiche Punkte liegen in Schutzgebieten unterschiedlicher Kategorien, weshalb bei drei Behörden Sammelgenehmigungen beantragt werden mussten: bei der Unteren Naturschutzbehörde beim Landkreis Vorpommern-Rügen für die NSGs auf Rügen, beim Biosphärenreservatamt für das Biosphärenreservat „Südost-Rügen“ sowie dessen NSGs und beim Nationalparkamt für die Nationalparke „Vorpommersche Boddenlandschaft“ und „Jasmund“. Die beiden ersteren erteilten freundlicherweise sofort weitreichende Genehmigungen, vom Nationalparkamt konnte aus Sicherheitsgründen keine Genehmigung erteilt werden, da die potenziellen Fundorte an extrem abbruchgefährdeten Stellen der Kreideküste lagen. Der *A. arenosa*-Fundort von Adolf Polatschek konnte nicht begangen werden, da die Fundortbeschreibung zu ungenau war.

2.2 Feldarbeit

Vor Ort zeigten sich zwei Schwierigkeiten. Zum einen war wegen der langanhaltenden Trockenheit und Hitze die Vegetation sehr weit fortgeschritten oder untypisch entwickelt, und zum anderen behinderten die zahlreichen großen Straßenbaumaßnahmen die geplanten Tagestouren mitunter massiv. Deshalb konnten nicht alle Punkte angefahren werden, wobei wir uns bemühten, dennoch die vielversprechendsten Punkte sämtlich zu untersuchen. Insgesamt haben wir 80 Punkte angesteuert (Abb. 2: gelbe Rauten), darunter auch solche, die uns erst bei der Feldarbeit auf Rügen auffielen. Dabei konnten wir vier Metapopulationen finden (Lietzow, Granitzer Ort östlich Binz, Sellin und Göhren; Abb. 2: rote Punkte), die teilweise durch Verkehrswege oder topographische Strukturen in Teilpopulationen gegliedert werden können (Tab. 1). Die Koordinaten der einzelnen Fundorte wurden mit dem GPS-Empfänger eTrex Legend® HCx (Garmin International,

Inc., Olathe, Kansas, USA) ermittelt, die automatisch erzeugte Punkt-Nummer wurde als Fundort-Nummer (Tab. 1–3) verwendet. Sofern die Pflanzen an den Fundorten noch nicht zu weit fortgeschritten waren, wurden Petalen und Blattmaterial für Durchflusszytometrie gesammelt und auf Silica-Gel gelegt. Wo möglich

sammelten wir auch Samen, sowohl um in Kultur Untersuchungen zur Morphologie anstellen zu können, als auch um Material für spätere Laboruntersuchungen zu gewinnen. Eine detaillierte Aufstellung der Proben, die an jedem Fundort gesammelt wurden, ist Supplement 2, Tab. 2 zu entnehmen.

Tab. 1: *Arabidopsis-arenosa*-Fundorte auf Rügen. Für alle Fundorte: Deutschland, Mecklenburg-Vorpommern, Landkreis Vorpommern-Rügen. Metapopulationen: Li = Lietzow, Se = Sellin, Gö = Göhren, Bi = Binz. – *Arabidopsis arenosa* sites on Rügen. For all sites: Germany, Mecklenburg-Western Pomerania, County Vorpommern-Rügen. The point number automatically generated by a GPS receiver was used as the locality ID. Metapopulations: Li = Lietzow, Se = Sellin, Gö = Göhren, Bi = Binz.

Fundort-Nummer	Datum	Population	Fundort	LAT	LON
1782	5.6.2018	Li-N	Lietzow, Bahnhof, nördlich der Gleise	54,48115	13,5105
1783	5.6.2018	Li-N	Lietzow, Wegböschung an Gehölzsaum östlich des Bahnhofs / nördlich der Gleise	54,48146	13,51544
1803	6.6.2018	Se	Sellin, Sandabbrüche südlich der Seebrücke, Biosphärenreservat Südost-Rügen	54,37808	13,70537
1835	11.6.2018	Gö-S	Göhren, Nordperd Südstrand, Steilabbruch, Sandhang, Süd-Exposition, schattiger Standort ähnlich Lietzow (1783), aber direkt am Strand, Biosphärenreservat Südost-Rügen, NSG Mönchgut, Teilgebiet Nordperd	54,33803	13,75026
1836	11.6.2018	Gö-S	Göhren, Nordperd Südstrand, Steilabbruch, Sandhang, Süd-Exposition, Biosphärenreservat Südost-Rügen, NSG Mönchgut, Teilgebiet Nordperd	54,33922	13,75609
1843	13.6.2018	Gö-N	Göhren, Nordperd Nordstrand, Steilabbruch, Sandhang, Nord-Exposition, Biosphärenreservat Südost-Rügen, NSG Mönchgut, Teilgebiet Nordperd	54,34256	13,75531
1845	13.6.2018	Gö-N	Göhren, Nordperd Nordstrand, Steilabbruch, Sandhang, Nord-Exposition, Biosphärenreservat Südost-Rügen, Schattenstandort, NSG Mönchgut, Teilgebiet Nordberd	54,34228	13,7568
1847	13.6.2018	Gö-N	Göhren, Nordperd Nordstrand, Steilabbruch, Sandhang, Nord-Exposition, Biosphärenreservat Südost-Rügen, NSG Mönchgut, Teilgebiet Nordperd	54,34146	13,76391
1860	17.6.2018	Li-S	Lietzow, südlich der Gleise (Bodden-Seite), ca. 1 km E des Bahnhofs	54,48026	13,5201
1861	18.6.2018	Bi	Binz, Granitzer Ort, Abbruchkante, genau über Loc. 1862, Biosphärenreservat Südost-Rügen, NSG Granitz	54,40075	13,66325
1862	18.6.2018	Bi	Binz, Granitzer Ort, Steilabbruch, Sandhang, genau unter Loc. 1861, Biosphärenreservat Südost-Rügen, NSG Granitz	54,40117	13,66298

Tab. 2: Anzahl der gesammelten Proben und Ploidiestufen. Sa = Samen, Pe = Petalen, BI = Blätter, Pf = Pflanzen, Ma = zytometrisch untersuchtes Material, Plo = Ploidiestufe (dipl. = diploid, k. E. = kein Ergebnis, — = noch nicht beprobt); * = Material von zwei Individuen gepoolt. – Number of samples collected and ploidy levels. Sa = seeds, Pe = petals, BI = leaves, Pf = plants, Ma = cytometrically examined material, Plo = ploidy level (dipl. = diploid, k. E. = no result, — = not yet sampled); * = material pooled from two individuals.

Sammel-Nummer	Fundort-Nummer	Sa	Pe	BI	Pf	Ma	Plo
CNS 2018/130	1782	0	2	0	3	2 × Pe	1 × dipl. 1 × k.E.
CNS 2018/131 *	1783	5	0	5	2	5 × BI	5 × dipl.
CNS 2018/152	1803	25	22	12	18	11 × Pe 1 × BI	12 × dipl.
CNS 2018/181	1835	2	0	0	0	—	—
CNS 2018/182	1836	14	4	2	2	4 × Pe	4 × dipl.
CNS 2018/186 *	1843	13	10	10	1	2 × BI 11 × Pe	12 × dipl. 1 × k. E.
CNS 2018/187	1845	6	5	4	1	2 × BI 3 × Pe	5 × dipl. 1 × k. E.
CNS 2018/188	1847	11	9	1	0	9 × Pe	8 × dipl. 1 × k. E.
CNS 2018/196	1860	2	0	0	2	—	—
CNS 2018/197	1861	1	0	0	0	—	—
CNS 2018/198 *	1862	19	6	4	4	2 × BI 6 × Pe	8 × dipl.
s. n.	?					1 × Pe	1 × dipl.
Summe		86	47	32	24		

Tab. 3: Kultivierte und vermessene Pflanzen. – Cultivated and measured plants.

Individuum N° (Mutterpflanze)	Fundort-Nummer	Anzahl kultivierte Pflanzen	Datum Vermessung und Beprobung
2018/182.1	1836	10	18.4.2020
2018/182.2	1836	4	2.5.2020
2018/182.4	1836	10	2.5.2020
2018/196.1	1860	10	1.5.2020
2018/196.2	1860	3	1.5.2020
2018/197.1	1861	10	28.4.2020
2018/198.1	1862	10	28.4.2020
2018/198.2	1862	10	30.4.2020
2018/198.3	1862	10	18.4.2020
2018/198.4	1862	10	3.5.2020
2018/198.5	1862	10	3.5.2020
Summe:		97	

2.3 Laborarbeit (Durchflusszytometrie)

Der DNA-Gehalt des Zellkerns wurde mittels Durchflusszytometrie bestimmt und daraus das DNA-Ploidieniveau (SUDA & al. 2006) ermittelt. Die Durchflusszytometrie folgte dem vereinfachten „two-step protocol“ von DOLEŽEL & al. (2007), wobei ca. 1 cm² Petalen oder Blatt, welche wir im Gelände in Silika-Gel getrocknet hatten, verwendet wurden. Petalen/Blatt wurden jeweils zusammen mit dem ungefähr gleichen Blattvolumen des internen Standards [*Carex acutiformis*, 2C = 0,82 pg (LIPNEROVÁ & al. 2013)] analysiert. Petalen wurden aufgrund des Fehlens von Endopolyploidie (GALBRAITH & al. 1991) Blättern vorgezogen. Das Pflanzenmaterial wurde mit einer scharfen Rasierklinge in einer Petrischale unter Beigabe von 0,5 ml eiskaltem Otto I Puffer (0,1 m Zitronensäure, 0,5 % Tween 20) zerkleinert und die resultierende Suspension durch ein Nylonnetz mit 42 µm Maschenweite gefiltert. Anschließend wurde der Suspension isolierter Zellkerne 1 ml Färbelösung zugesetzt. Diese Lösung enthielt Otto II Puffer (0,4 m Na₂HPO₄ · 12 H₂O), 4 µg/ml 4',6-Diamidin-2-phenylindol (DAPI) und 2 µg/ml β-Mercaptoethanol. Nach 5-minütiger Inkubation bei Raumtemperatur wurde die Probe mit dem CyFlow ML Durchflusszytometer (Sysmex Partec GmbH, Görlitz), ausgestattet mit einer 365 nm UV-LED-Lampe zur Anregung von DAPI, untersucht. Die Fluoreszenzintensität von 5 000 Partikeln wurde erfasst und die resultierenden Histogramme mit der FloMax FCS 2.0 Software (Sysmex Partec GmbH, Görlitz) ausgewertet. Ein Vergleich mit Durchflusszytometrie-Daten von diploider und tetraploider *A. arenosa* der Studie von KOLÁŘ & al. (2016a) ermöglichte die eindeutige Zuordnung des Zytotyps unserer Proben, ohne dass Chromosomenzählungen vorgenommen werden mussten.

2.4 Kultur und morphologische Messungen

Die Pflanzen waren am Standort schon sehr weit fortgeschritten, d. h. nahezu überall waren reichlich reife Schoten vorhanden, aber nur noch wenige Blüten. Darüber hinaus schießen die Pflanzen durch den Trockenstress einen ungewöhnlichen Habitus zu zeigen. Aus

diesem Grund verzichteten wir auf das Sammeln von Herbarbelegen für Untersuchungen des Habitus' und zogen hierfür Pflanzen aus Samen. Wir nahmen Akzessionen von drei Metapopulationen in Kultur, darunter zwei von hochdynamischen Sandabbrüchen und eine ruderal getönte Population. Von 11 Individuen (siehe Tab. 3) wurden am 28. April 2019 Samen ausgesät und daraus 97 Pflanzen aus Gründen der Praktikabilität unter freiem Himmel bei für alle Pflanzen identischen Bedingungen im Garten des Erstautors (Oberrheinische Tiefebene, N 49,449°, E 008,583°, 102 m ü. NN) kultiviert. Vor der Aussaat wurden die Samen zwei Tage bei -18 °C gelagert, um sicherzugehen, dass eine eventuelle Keimhemmung durch einen Kältereiz aufgehoben wird. Das Aussaatsubstrat bestand aus zwei Teilen Pflanzerde aus dem Baumarkt und einem Teil Rheinsand (Körnung von 0–2 mm). Nach der Aussaat war das Wetter kühl-feucht, am Tag nur bis ca. +15 °C, in der Nacht kühlte es bis auf +3 °C ab, in einzelnen Nächten sogar bis gegen 0 °C.

Nach acht Tagen zeigten sich erste Keimlinge, nach zehn Tagen lief ein großer Teil der Samen auf. Am 18. (182.1, 182.2, 196.2 & 198.1), 20. (182.4 & 196.1) sowie 24. Juli 2019 (197.1, 198.3, 198.4 & 198.5) wurden, soweit möglich, von jeder Aussaat 10 Pflanzen getopft (genaue Zahlen siehe Tab. 3). Nach ersten Versuchen wurde als Substrat ein Verhältnis Pflanzerde : Rheinsand von 1 : 1 verwendet, was aber bis zum Herbst zu einem unnatürlich mastigen Wuchs führte. Es empfiehlt sich ein deutlich magereres Substrat (1 : 2). Als Pflanzgefäße kamen viereckige Kunststofföpfe von 7 cm × 7 cm × 8 cm zur Anwendung.

Bis zum Herbst wuchsen die Pflanzen sehr kräftig heran, viele Rosetten ragten deutlich über die Topfränder hinaus, was eine Folge des zu hohen Düngergehalts der Pflanzerde gewesen sein dürfte. Die Pflanzen wurden im Freien ohne jeden Schutz überwintert; dabei starben viele der unnatürlich großen Grundblätter ab. Im Frühjahr zeigten sich die Rosetten wie am natürlichen Standort. Erste Blüten erschienen bereits am 14. März 2020 (also 321 Tage nach Aussaat), was zum einen eine Folge des sehr warmen und sonnigen Frühlings gewesen sein dürfte, zum anderen am milden Klima der Oberrhein-Ebene gelegen haben dürfte. Die Hauptblüte setzte Anfang April 2020 ein; erste reife Früchte, d. h. Schoten, die von selbst

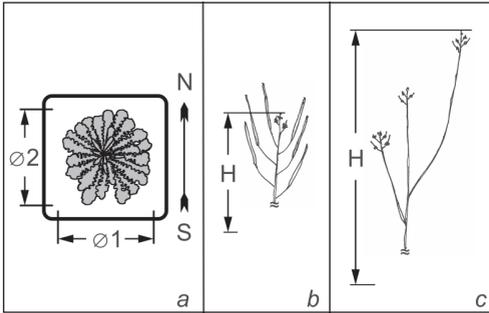


Abb. 3: Kulturrexperiment. a: Vermessung des Rosettendurchmessers in Ost-West- ($\varnothing 1$) und Nord-Süd-Richtung ($\varnothing 2$); b: H = Höhe der Infloreszenz bis zum Scheitelpunkt; c: H = Höhe bis zur am weitesten aufragenden Achse. – Culture experiment. a: measurement of rosette diameter in east-west- ($\varnothing 1$) and north-south-direction ($\varnothing 2$); b: height of inflorescence to the apex; c: height to the apex of the highest axis.

aufsprangen, ohne absichtliche äußere Einwirkung, wurden am 16. Mai 2020 (384 Tage nach Aussaat) dokumentiert.

Vom 18. April bis zum 3. Mai 2020, also zu einem Zeitpunkt, als die Pflanzen weitgehend am Ende der Blütezeit und damit beim Maximum an Höhe angelangt waren, wurden alle Pflanzen vermessen. Gemessen wurde der Rosettendurchmesser in Ost-West- ($\varnothing 1$) und Nord-Süd-Richtung ($\varnothing 2$) (Abb. 3a) und die Höhe der Infloreszenz ab dem obersten Rosettenblatt. Beim Durchmesser wurden \pm verdorrte oder verrottete vorjährige Blätter nicht berücksichtigt, da diese nichts mehr zur Photosyntheseleistung während der Blütezeit beitragen und damit nicht in Relation zur Höhe gesetzt werden können. Die Höhe wurde bis zum Scheitelpunkt der Infloreszenz, d. h. bis zur obersten Knospe bzw. Blüte gemessen (Abb. 3b); wegen des schnellen Wachstums der Schoten und des unterschiedlichen Neigungswinkels wäre es sonst zu Verzerrungen des Messergebnisses gekommen. Gebogene oder geknickte Infloreszenzen wurden für die Messung gerade aufgerichtet. Bei verzweigten Infloreszenzen wurde die Höhe bis zur am weitesten aufragenden Achse gemessen (Abb. 3c), die nicht zwangsläufig die Hauptachse war, da diese in neun Fällen im Wachstum reduziert (Pilzbefall?), eingetrocknet oder abgefressen war.

3. Ergebnisse

3.1 Beobachtungen im Gelände hinsichtlich Habitat-Klassifizierung

Nach unseren bisherigen, noch lückenhaften Beobachtungen auf Rügen besiedelt *A. arenosa* hier zwei unterschiedliche charakteristische Habitate; beide sind von offenen Stellen geprägt, die von der Art wegen nicht vorhandener Konkurrenz leicht besiedelt werden können: 1.) Hochdynamische Sandabbrüche an der Steilküste (Abb. 4–6), an denen die offenen Stellen natürlichen Ursprungs und von großer Ausdehnung (bis mehrere 100 m²) sind. 2.) Vom Menschen beeinflusste ruderale Standorte mit kleinen, fragmentierten offenen Stellen, die unter 1 m² groß sind, nach Bodenarbeiten aber manchmal größer (Abb. 7–8).

Hochdynamische natürliche Habitate

Steilabbrüche, die von *A. arenosa* besiedelt waren, konnten wir nur an der Ostküste Rügens finden, obwohl es auch im Nordosten und an einigen Boddenufern Steilufer gibt. Möglicherweise sind die anderen untersuchten Steilabbrüche zu kreide- bzw. tonhaltig und damit ungünstig für das Etablieren der Keimwurzel, eventuell liegt dies auch am unterschiedlichen Klima. Das Klima an der Ostküste Rügens ist nämlich trotz der Meeresnähe kontinental gefärbt, ein sog. „oceanic continental transitional climate“ (SCHULZ & al. 2015), und ist damit geradezu prädestiniert für eine Art, die hohen Trockenstress aushalten kann. Die Hänge an den Steilabbrüchen haben üblicherweise eine Neigung von $\pm 30^\circ$ (Abb. 4). Bei diesem Winkel neigt der Sand, wenn er trocken ist, zu starker Verrieselung (Abb. 5), was die Etablierung von höheren Pflanzen erschwert. Es sind also Faktoren nötig, die trotz der Dynamik des Habitats eine Stabilität über den Lebenszyklus der Pflanze garantieren. In Kultur benötigen Samen von Rügen etwa 12 bis 13 Monate von der Keimung bis zur Samenreife. Während dieser Zeit muss der Boden so stabil sein, dass die Pflanze zur vollen Entwicklung kommt. Es ist ein Gleichgewicht erforderlich zwischen Dynamik (Schaffung offener, unbesiedelter Flächen) und Stabilität (genügend Zeit zum Wachstum bis zur Samenreife). Wir beobachteten an den Standorten, dass *A. arenosa* üblicherweise nicht Rieselfächer besiedelt, sondern Flächen, deren



Abb. 4: Fundort 1803: Deutlich zu erkennen sind die übliche Hangneigung von ca. 30–40° und der geringe Abstand zur Wasserlinie. – Locality 1803: The inclination of ca. 30–40° and the short distance to the waterline are clearly visible.



Abb. 5: Rieselfächer an Fundort 1836. *A. arenosa* wächst auf dem verfestigten Boden oberhalb des Rieselfächers. – “Rieselfächer” (trickling fan) at locality 1836. *A. arenosa* grows on solidified soil above the “Rieselfächer”.

Oberfläche eine krustige Verfestigung von ca. 1–2 cm Dicke aufweist (Abb. 6), unter welcher der Sand durchaus lockerer sein kann. Bei diesen Verfestigungen handelt es sich um sog. Biokrusten („Biological Soil Crusts“ = BSC), die an Küstendünen und Sandhängen vornehmlich aus Cyanobakterien und Algen gebildet werden.

Ferner deutet das Vorkommen von *Anthyllis vulneraria* auf einen signifikanten Kalkgehalt des Bodens hin; die Art ist regelmäßig an den Fundorten anzutreffen, mitunter gar aspektbestimmend.

Oft finden sich auf den Sandhängen unterhalb der Abbruchkante deutlich umgrenzte Habitats mit stabilisiertem Substrat, an denen sich *A. arenosa* etablieren kann. Es handelt sich hierbei um unterschiedlich große Stücke (von unter 1 m² bis zu geschätzt über 50 m²) des vermutlich durch tonige Bestandteile stabilisierten Oberbodens, die wie schwimmende Inseln auf dem Hang liegen geblieben sind, weshalb wir diese Strukturen „Insel-Schollen“ nennen. Insel-Schollen entstehen entweder durch Abbruch oberhalb des Hangs und sind dann mit teils großen Bäumen bestanden oder durch Abreißen eines Hangabschnittes (ähnlich wie bei einem Schneebrett), der bereits durch Stauden und Gehölze durchwurzelt ist. In beiden Fällen besiedelt *A. arenosa* hauptsächlich die Schollen-Ränder, also offene Kleinhabitats.

An das lockere und phasenweise bis in größere Tiefe austrocknende Substrat scheint *A. arenosa* gut angepasst zu sein. Wir beobachteten, dass die Hauptwurzel oft länger als die Infloreszenz hoch ist und eine Länge bis fast 80 cm erreicht. Dadurch kann sich die Pflanze auch bei extremer Trockenheit aus tiefen Sandschichten mit Wasser versorgen. Die Pflanzen zeichneten sich durch einen auffallend hohen Wuchs der meist einzigen Infloreszenz aus.

An den Steilabbrüchen wehen häufig starke auflandige Winde, wie die ca. 1 m hohen Kliffdünen belegen, die am oberen Rand durch abgelagerten Flugsand gebildet werden. Es liegt die Vermutung nahe, dass die Hänge nicht unwesentlich von unten her besiedelt werden, da die Samen von *A. arenosa* durch ihre geringe Größe windgängig sind. An der Kante selbst und im Bereich dahinter haben wir keine Pflanzen gesehen, von denen aus die Besiedlung hätte erfolgen können, selbst wenn die Steilhänge davon voll waren.

Sämtliche an hochdynamischen natürlichen Standorten gesammelten Pflanzen entsprachen dem diploiden Zytotyp (siehe 3.2).

Anthropogen beeinflusste Habitats

An zwei anthropogen beeinflussten Habitats konnten wir *A. arenosa* finden: a) Bahngelände (Abb. 7). Hier fanden wir die Art bereits 2011 auf einer frisch abgeschobenen Fläche zwischen einem kleinen Parkplatz und dem Bahnsteig (CNS 2011/068: HEID 504435). b) Gehölz- und Wegränder (Abb. 8). Diese beiden Habitats sind durch den Menschen stark beeinflusst. Am Bahnhof Lietzow entstehen immer wieder kleine offene Stellen, etwa durch Bauarbeiten oder Überfahren mit Fahrzeugen, während die Gehölzränder entlang der Wege gemäht werden.

Die am „ruderal getönten“ Fundort Bahnhof Lietzow (Tab. 1, Fundort 1782, Abb. 7 & Fundort 1783) gesammelten Individuen waren, anders als erwartet, ebenfalls sämtlich diploid. Vom südlichen Rand der Gleise am Weg zum Stellwerk bzw. Schaltposten Lietzow (Fundort 1860, Abb. 8) konnten wir bisher keine Proben messen, da hier nur Samen gesammelt werden konnten. Nach Kultur derselben wollen wir aber auch von diesem Punkt Individuen messen, um zu prüfen, ob es sich hier evtl. doch um ruderale tetraploide Pflanzen handelt.

3.2 Laborergebnisse (Durchflusszytometrie)

Von den insgesamt 62 durchflusszytometrischen Messungen entsprachen 54 der einzigen Messung eines bestimmten Individuums; im Fall von 6 Individuen wurde die Messung wiederholt, nachdem die erste Messung ergebnislos blieb, wobei es für 2 Individuen in der zweiten Messung ein Ergebnis gab. Bis auf 8 Individuen, die in Ermangelung von ausreichend Pflanzenmaterial jeweils zu zweit gemessen wurden, handelte es sich um Einzelmessungen. Von insgesamt 56 Individuen wurde der Zytotyp ermittelt, für 4 Individuen gab es kein Ergebnis. Sämtliche Messungen ergaben den diploiden Zytotyp (siehe Supplement 2, Tab. 2). Der Mittelwert des Variationskoeffizienten des Peaks der DAPI-gefärbten Zellkerne in der G1-Phase des Zellzyklus betrug 4,18 % (2,61–6,54 %), der



Abb. 6: *A. arenosa* auf Biokruste am Granitzer Ort, Fundort 1862. – *A. arenosa* on biological soil crust at Granitzer Ort, locality 1862.



Abb. 7: Fundort 1782, Bahnhof Lietzow. – Locality 1782, Lietzow railway station.



Abb. 8: Fundort 1860: Am linken Wegrand unterhalb einer vermutlich anthropogenen Sandanschiebung fanden wir *A. arenosa*. – Locality 1860: we found *A. arenosa* at the left side of the road below a likely anthropogenic sand deposit.

des G1-Peaks des internen Standards 2,16 % (1,67–4,57 %). Die Blattproben zeigten im Vergleich zu den Petalenproben einen Endopolyploidie-Peak.

3.3 Morphologische Messungen

In Kultur konnten wir drei Wuchsformen unterscheiden, die auch im Gelände beobachtet wurden (Abb. 9):

A: „Rügen-Wuchsform“, d. h. einfache Infloreszenz mit einer Hauptachse ohne Seitenachsen (Traube, Abb. 9a) oder einzelne verzweigte Infloreszenz, bei der die Seitenachsen mit deutlichem Abstand zur Grundrosette abzweigen (Doppeltraube, Abb. 9b).

B: Verzweigte Infloreszenz, bei der es auch Seitenachsen nahe der Basis der Hauptachse gibt, nicht jedoch aus Blattachsen der Grundrosette(n) (basale Doppeltraube, Abb. 9c).

C: „Binnenland-Wuchsform“, d. h. Infloreszenz mit mehreren gleichwertigen Infloreszenzen [Haupt- und Nebeninfloreszenz(en)] aus Blattachsen der Grundrosette(n), die auch Seitenachsen aufweisen können (multiple Doppeltrauben, Abb. 9d), wie sie typisch ist für Populationen im Binnenland.

Die Verteilung der Wuchsformen auf die gemessenen 97 Individuen ist Abb. 10 zu entnehmen (A: 63 Individuen = 64,9 %, B: 18 = 18,6 %, C: 16 = 16,5 %). Es ist deutlich zu erkennen, dass die weniger verzweigte Wuchsform A vorherrscht. Der Grad der Verzweigung verhält sich dabei reziprok zum arithmetischen Mittel der beiden gemessenen Rosettendurchmesser der Pflanze (Abb. 11). Das Signal ist zwar nicht sehr stark, aber es zeigt sich eine Tendenz, die unseren subjektiven Beobachtungen im Feld entspricht. (Anmerkung zu den vier kleinen Individuen der Wuchsform A in Abb. 11: Bei diesen Pflanzen war die Infloreszenz abgeknickt und nicht weiter gewachsen oder durch Insektenfraß nicht ausgewachsen.)

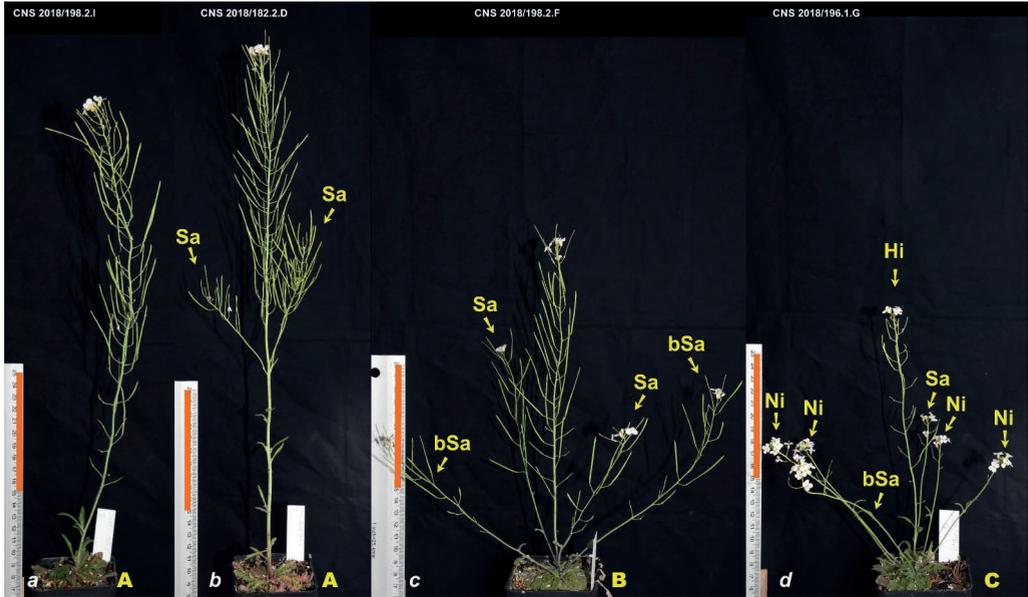


Abb. 9: Wuchsformen bei Kulturpflanzen von *A. arenosa*: a & b: A = „Rügen-Wuchsform“, d. h. einzelne Infloreszenz, a Traube ohne Seitenachsen, b Doppeltraube mit Seitenachsen, die deutlich über der Blattrosette abzweigen; c: B = einzelne Infloreszenz als Doppeltraube, die sich (teilweise) unmittelbar über der Blattrosette verzweigt; d: C = „Binnenland-Wuchsform“, d. h. multiple (Doppel-) Trauben, die aus mehreren Blattachsen der Grundrosette oder aus mehreren Rosetten entspringen. Alle Pflanzen im gleichen Maßstab, der orange Balken entspricht 10 cm. Hi = Hauptinfloreszenz, Ni = Nebeninfloreszenz, Sa = Seitenachse, bSa = basale Seitenachse. – Growth forms of cultivated *A. arenosa* plants: a & b: A = “Rügen form”, i. e. single inflorescence, a raceme without secondary axis, b double raceme with secondary axes, branching off at substantial distance to the rosette; c: B = single inflorescence in form of a double raceme, branching off (partly) immediately above the rosette; d: C = “inland form”, i. e. multiple (double) racemes, rising from several leaf axils of one rosette or several rosettes. All plants in equal scale, orange bar represents 10 cm. Hi = main inflorescence, Ni = secondary inflorescence, Sa = secondary axis, bSa = basal secondary axis.

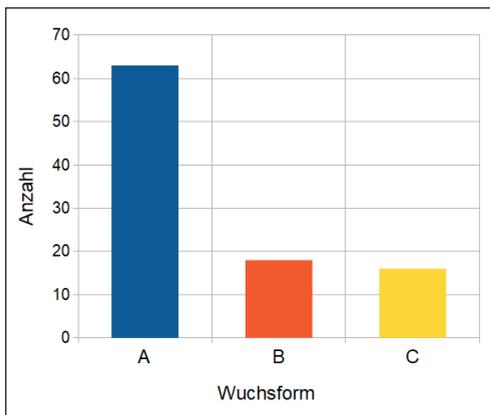


Abb. 10: Verteilung der Wuchsformen auf die vermessenen 97 Individuen. A: 63 = 64,9 %, B: 18 = 18,6 %, C: 16 = 16,5 %. – Distribution of growth forms for all measured 97 individuals.

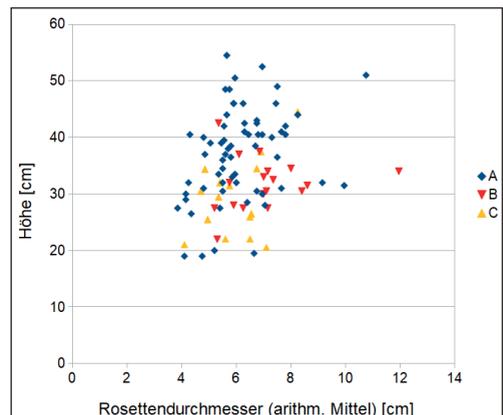


Abb. 11: Verhältnis Höhe der Infloreszenz zu arithmetischem Mittel des Rosettendurchmessers. – Ratio of inflorescence height to average rosette diameter.

4. Diskussion

4.1 Erweiterte Arealgrenze von diploider baltischer *Arabidopsis arenosa* nach Westen

Die hier dargestellten Ergebnisse zeigen, dass sich das Verbreitungsgebiet diploider *A. arenosa* eindeutig bis an die deutsche Ostseeküste erstreckt. Das bedeutet eine Verschiebung der Arealgrenze um ca. 100 km Luftlinie nach Westen, im Vergleich zu den nächsten diploiden Populationen in Polen (KOLÁŘ & al. 2016a). Es bleibt offen, ob innerhalb der Lücke zwischen Polen und Rügen diploide Populationen vorkommen; jedenfalls sind mehrere Populationen von *A. arenosa* auf Usedom und dem vorpommerschen Festland belegt (siehe Supplement 1), deren Ploidiestufe jedoch nicht bekannt ist. Ebenfalls unklar bleibt, ob sich diploide *A. arenosa* westlich von Rügen angesiedelt hat. Dies ist anzunehmen, da zwischen Rügen, der Insel Møn und der großen dänischen Hauptinsel Sjælland nach dem Ende der letzten Eiszeit bis spätestens 8 000 Jahre vor heute ununterbrochen eine breite Landverbindung bestand (WOHLFARTH & al. 2008), aufgrund der Küstenlinie des baltischen Eisstausees, die weit in die heutige Ostsee hineinragte. Diese Landverbindung wurde auch während des Ancylus-See-Stadiums nicht überflutet (BJÖRCK 1995). In Dänemark sind historisch zwei indigene Populationen von *A. arenosa* nachgewiesen, nämlich am Møns Klint und Stevns Klint (siehe Supplement 1). Obwohl das Ploidieniveau dieser Populationen unbekannt ist, lassen es die postglaziale Geschichte und Geomorphologie des südwestlichen Ostseeraumes möglich erscheinen, dass auch bei diesen Populationen der diploide Zytotyp zu finden ist, besonders da beide Habitate denen auf Rügen sehr ähnlich sind (Kreide-Kliffe wie im Nationalpark Jasmund).

Rügen war während der Weichsel-Eiszeit von einem ca. 1 000–1 200 m dicken Eisschild bedeckt (SVENDSEN & al. 2004), sodass es wenig wahrscheinlich erscheint, dass *A. arenosa* die Vergletscherung dort überdauert hat. Ca. 14 500 Jahre vor heute war Rügen eisfrei und wurde vor ca. 5 000 bis 7 000 Jahren in Folge der Litorina-Transgression durch die junge Ostsee vom Festland getrennt (BJÖRCK 1995).

Die heute dort vorhandenen Populationen von diploider *A. arenosa* sind wahrscheinlich vor 7 000 Jahren eingewandert, obwohl eine später erfolgte Langstreckenausbreitung vom Festland nicht ausgeschlossen werden kann.

Wir fanden *A. arenosa* vorwiegend auf Sandabbrüchen an der Steilküste, an Stellen, die in Form von Biological Soil Crusts (BSCs) verfestigt sind. Diese werden an Küstendünen und Sandhängen vornehmlich aus Cyanobakterien (an der Ostküste Rügens zwischen 7 und 14 Arten) und Algen (20 bis 29 Arten; alle Zahlen: SCHULZ & al. 2015) gebildet. BSCs erfüllen jedoch nicht nur die Aufgabe der Substratstabilisierung, sondern darüber hinaus fixieren sie Stickstoff aus der Luft, machen Phosphor pflanzenverfügbar, reduzieren die Erosion, mindern Frosteinflüsse und wirken ausgleichend auf den Wasserhaushalt sowie die Temperatur im Substrat (BELNAP & al. 2016, BOWKER & al. 2018). Ihre Oberflächenbeschaffenheit (je nachdem ob glatt oder rau) wirkt selektiv auf die Ansiedlung von Samenpflanzen, weil nur Samen, die der jeweiligen Oberfläche angepasst sind, von den Mikrostrukturen wie in einer Falle gefangen werden und ihre Keimwurzel in den Boden treiben können, während die Samen von unangepassten Arten regelrecht abgestoßen werden, womit unter Umständen Konkurrenz ausgeschlossen wird (ZHANG & al. 2016). Dies wurde z. B. mehrfach bei invasiven Neophyten beobachtet, deren Etablierung mangels Anpassung durch intakte BSCs gehemmt bzw. durch gestörte BSCs erleichtert wird (ZHANG & al. 2016: 388). Zudem fördern die BSCs bei angepassten Samen die Ausbildung einer reicheren Samenbank. Somit bilden BSCs Mikrohabitate, die einen großen Einfluss auf die Komposition der Pflanzengesellschaft haben, insbesondere an instabilen, dynamischen Standorten. Im Übrigen gibt es erste Hinweise, dass BSCs sogar eine frühere Blüte begünstigen und die Bildung von mehr reproduktiven Strukturen anregen. Für *Arabidopsis fecunda* ROLLINS wurde nachgewiesen, dass sich zwar nicht die Zahl der Infloreszenzen und Früchte pro Pflanze verändert, wohl aber die Zahl der Samen pro Frucht und das Samengewicht (ZHANG & al. 2016). Es wäre eine interessante Frage, ob es an den hochdynamischen Sandhängen auf Rügen spezifische BSCs gibt, an die *A. arenosa* besonders gut angepasst ist.

4.2 Auffallend hohe Wuchsform von diploider *Arabidopsis arenosa* auf Rügen

Die vorherrschende Wuchsform der diploiden baltischen *A. arenosa* ist, zumindest auf Rügen, gemäß unserer Untersuchung nur wenig verzweigt und unterscheidet sich vom Habitus von *A. arenosa* aus dem Binnenland, bei dem häufig mehrere Infloreszenzen aus einer oder mehreren Grundrosetten entspringen (BADUEL & al. 2016). Bei dieser Aussage muss jedoch berücksichtigt werden, dass ein wissenschaftlich fundierter Vergleich mit der Morphologie der anderen diploiden Linien von *A. arenosa* derzeit nicht möglich ist, da detaillierte morphometrisch-multivariate Untersuchungen nicht vorliegen. Wir stellen die Hypothese auf, dass der auffallend hohe Wuchs der meist einzigen Infloreszenz einen Vorteil im Fall des Übersandens oder Übersandens darstellt, was an den hochdynamischen Habitaten regelmäßig vorkommt. Wir konnten mehrfach beobachten, dass Pflanzen, die bis ca. 10 cm unter den Scheitel der Infloreszenz übersandet waren, aus den Achseln der obersten Blätter der Hauptachse neue Seitenachsen und an deren

Basis neue Blätter austrieben (Abb. 12), womit Photosynthese sowie Samenproduktion und die teils anemochore Samenausbreitung trotz des Übersandens gewährleistet sind.

Betrachtet man die Verteilung der Wuchsformen auf die drei untersuchten Metapopulationen (Tab. 4), so fällt auf, dass die stark verzweigte „Binnenland-Wuchsform“ C am häufigsten am ruderal getönten Fundort Bahnhof Lietzow und am seltensten am davon entferntesten Fundort Göhren zu finden ist. An letzterem ist dagegen die typische „Rügen-Wuchsform“ A deutlich am häufigsten von allen Fundorten zu finden. Wuchsform B, die ein Intermediär zwischen A und C darstellt, tritt dagegen am in der Mitte befindlichen Fundort Granitzer Ort am häufigsten von allen drei untersuchten Metapopulationen auf, wengleich auch hier Wuchsform A überwiegt. Die Zahl der untersuchten Individuen ist viel zu klein, um hier statistisch belastbare Aussagen zu treffen, aber diese Beobachtung soll Anlass für weitere Kulturexperimente sein.

Zudem müssen weitere Kulturexperimente mit von letztjährigen Kulturpflanzen gewonnenen Samen zeigen, ob der Habitus tatsächlich genetisch fixiert ist. Erste Messungen hierzu werden im Mai 2021 erfolgen.



Abb. 12: Mitunter werden Pflanzen nahezu vollständig übersandet und treiben dann neue Blätter und Blüten. – Occasionally, plants are nearly entirely covered with sand and then re-form leaves and flowers.

Tab. 4: Verteilung der drei Wuchsformen auf die drei untersuchten Metapopulationen. – Distribution of the three growth forms among the three metapopulations studied.

Metapopulation (von Nord nach Süd)	Wuchsform			Summen
	A	B	C	
Lietzow (ruderal getönt), Fundort-Nummer 1860, Sammel-Nummer 2018/196	8 61,5%	0 0,0%	5 38,5%	13 100 %
Binz (Granitzer Ort, Sandabbruch), Fundort-Nummern 1861 & 1862, Sammel-Nummern 2018/197 & 2018/198	35 58,3%	17 28,3%	8 13,3%	60 99,9 %
Göhren (Sandabbruch), Fundort-Nummer 1836, Sammel-Nummer 2018/182	20 83,3%	1 4,2%	3 12,5%	24 100 %
Über alle 97 Individuen:	63 64,9%	18 18,6%	16 16,5%	97 100 %

4.3 Übersehen des tetraploiden Zytotyps?

Tetraploide *A. arenosa* wurde von uns nicht entdeckt, obwohl anzunehmen ist, dass sie auf Rügen vorkommt, da KOLÁŘ & al. (2016a) eine tetraploide Population auf Rügen gefunden haben. Wir gehen daher davon aus, dass auf Rügen der diploide Zytotyp vorherrschend ist und Tetraploide nur vereinzelt vorkommen, was allerdings verwundert, da sich in Finnland etwa zur gleichen Zeit, als die Festlandsverbindung zur Insel Rügen in Betrieb ging, die Tetraploiden massiv synanthrop verbreitet haben (LUONTO-PORTTI 2019). Weiterhin ist es sonderbar, dass tetraploide *A. arenosa* zwar bereits im 19. Jh. auf dem Seeweg mit Saatgutlieferungen nach Norwegen gelangte (ELVEN & al. 2018), wohl aber nicht auf dem im Vergleich sehr viel kürzeren Seeweg über den Strelasund nach Rügen. Möglicherweise hat die Insellage Rügens dazu geführt, dass der sich synanthrop ausbreitende tetraploide Zytotyp von *A. arenosa* trotz Festlandsverbindung erst relativ spät nach Rügen gelangte. Bis zur Fertigstellung des Rügendamms und der Ziegelbrücke als erster fester Verbindung mit dem Festland im Jahr 1937 war die Insel Rügen nur mittels Fähre bzw. eines Trajekts zu erreichen. Danach wurde jedoch die Bahnstrecke eine bedeutende Verkehrsachse in Richtung des Fährhafens Sassnitz und Skandinavien, und die Straßenverbindungen zum Festland wurden stärker frequentiert. Eine weitere Erklärung könnten suboptimale Standortbedingungen sein, die eine weitläufige Verbreitung der Tetraploiden auf der Insel

eingeschränkt haben könnten, obwohl klimatische Faktoren wohl nicht der Grund dafür sind, denn Rügen liegt nach HOFFMANN (2005) im klimatisch günstigen potenziellen Verbreitungsgebiet von *A. arenosa*. Eine Erklärung könnte das Fehlen geeigneter anthropogener Habitats wie Bahnschotter oder Straßenränder sein, was allerdings fraglich ist, denn eine Bahnstrecke existiert, und im Zuge des Neubaus der Bundesstraße 96 wurden bis Juni 2019 zusätzliche Ruderalstandorte geschaffen. Möglicherweise ist die Antwort im Detail zu suchen: Wenn Bahngleise regelmäßig mit Herbiziden gegen Pflanzenaufwuchs behandelt werden und Straßenböschungen erst kürzlich angelegt worden sind, kann *A. arenosa* nicht aufkommen bzw. sich nicht als stabile Population etablieren.

Wir können allerdings nicht ausschließen, dass wir bei unserer Feldarbeit im Jahr 2018, welches im langjährigen Vergleich deutlich zu trocken und zu warm war, den tetraploiden Zytotypen übersehen haben, denn die Grundrosetten von Tetraploiden an stark besonnten synanthropen Standorten waren sicherlich stärker eingetrocknet als die von diploider *A. arenosa* an Sand-Steilabbrüchen entlang der Ostküste Rügens, was ihre Auffindung wahrscheinlich erschwerte. Dies würde erklären, warum wir an Stellen, für die durch einzelne Herbarbelege und ungefähre Literaturangaben Nachweise für das Vorkommen von *A. arenosa* existieren, die Art nicht finden konnten. Dokumentierte Fundorte sind z. B. der Bahnschotter der Gleise 3 km östlich Bahnhof Lietzow (30.4.1960, *Endtmann*, JE !) und die Feuersteinfelder bei Prora (9.7.1967, *Fichtner*, *Lippold* & *Manitz*, JE !).

4.4 Möglicher Genfluss zwischen dem diploiden und tetraploiden Zytotypen

Wenn auf Rügen tatsächlich sowohl der diploide als auch der tetraploide *A. arenosa*-Zytotyp vorkämen, wären dadurch die Bedingungen für eine Koexistenz dieser beiden Ploidieniveaus gegeben. Diese Koexistenz ist allerdings nicht in Form von Sympatrie in gemischt-ploiden Populationen anzunehmen, da Populationen mit beiden Zytotypen nahezu ausgeschlossen sind, aufgrund dieser Untersuchung und zytogeographischer Studien an *A. arenosa*, die das Gesamtverbreitungsgebiet dieser Art umfassen (SCHMICKL & al. 2012, KOLÁŘ & al. 2016a). Ein parapatrisches Szenario scheint am wahrscheinlichsten. Genfluss zwischen den beiden Zytotypen in Form von Introgression wäre also möglich, wie bereits für die Gattung *Arabidopsis* beschrieben (JØRGENSEN & al. 2011, MONAHAN & al. 2019, SEEAR & al. 2020). Eine mögliche Veränderung der Genfluss-Landschaft durch Polyploidie kann zu Veränderungen der pflanzlichen Anpassung führen (SCHMICKL & YANT 2021), was die Insel Rügen zu einem attraktiven Freiluft-Labor der Evolutionsbiologie macht. Allerdings ist anzunehmen, dass der Genfluss unidirektional von den Diploiden hin zu den Tetraploiden erfolgen würde (wohl durch Vereinigung von nicht-reduzierten Gameten der Diploiden mit normalen, diploiden Gameten der Tetraploiden; STEBBINS 1984: 149), und es ist nicht zu erwarten, dass der diploide Zytotyp durch (adaptive) Introgression in seiner genetischen Identität gefährdet würde.

5. Danksagung

Die Autoren danken der GEFD für die Finanzierung der Feldarbeiten, Christina Marie Kimmel-Schröder (Heidelberg) sowie Peter-Christoph Becker (Berlin) für die Mithilfe im Feld und Lenka Macková (Prag) für Hilfe bei den durchflusszytometrischen Messungen. Dmitry German (Barnaul, Altai) danken wir für die Revision von Belegen und fruchtbare Diskussionen. Roswitha Schmickl dankt dem Langzeit-Forschungsentwicklungsprojekt RVO 67985939 der Tschechischen Akademie der Wissenschaften. Wir danken folgenden Behörden für die Sammelgenehmigungen: Untere Naturschutzbehörde

beim Landkreis Vorpommern-Rügen (Gisela Steiner) und Biosphärenreservatsamt Südost-Rügen (Ingmar Piroch). Florian Jansen und Stephan Geisler (Floristische Datenbanken und Herbarien in Mecklenburg-Vorpommern) und den Herbarien B, HAL, HEID, JE, M, NHV, W und WU sei für die Unterstützung gedankt sowie Kristian Peters, Heike Ringel und Sonja Leipe für Informationen zu potenziellen Fundorten. Einem/r unbekanntem Gutachter/in danken wir für die kritischen Anmerkungen, die sehr zur Verbesserung des Manuskripts beigetragen haben.

6. Literatur

- ANDERSON, E. & HUBRICHT, L. 1938: Hybridization in *Tradescantia*. III. The evidence for introgressive hybridization. – *Amer. J. Bot.* 25: 396–402.
- ARNOLD, B. J., KIM, S.-T. & BOMBLIES, K. 2015: Single Geographic Origin of a Widespread Autotetraploid *Arabidopsis arenosa* Lineage Followed by Interploidy Admixture. – *Mol. Biol. Evol.* 32: 1382–1395.
- ARTDATABANKEN 2019: Sandtrav *Arabidopsis arenosa*. – Artfakta, Version 1.2.54.1191. – <https://artfakta.se/artbestamning/taxon/arabidopsis-arenosa-220468> [aufgerufen 5.9.2019].
- BADUEL, P., ARNOLD, B., WEISMAN, C. M., HUNTER, B. & BOMBLIES, K. 2016: Habitat-associated life history and stress-tolerance variation in *Arabidopsis arenosa*. – *Plant Physiology* 171: 437–451.
- BELNAP, J., WEBER, B. & BÜDEL, B. 2016: Biological Soil Crusts as an Organizing Principle in Drylands. – p. 3–13. In: Weber, B., Büdel, B. & Belnap, J. (ed.), *Biological Soil Crusts: An Organizing Principle in Drylands*. – Dordrecht: Springer.
- BERG, C., DENGELER, J., ABDANK, A. & ISERMANN, M. 2004: Die Pflanzengesellschaften Mecklenburg-Vorpommerns und ihre Gefährdung – Textband. – Jena: Weissdorn.
- BJÖRCK, S. 1995: A review of the history of the Baltic Sea, 13.0-8.0 ka BP. — *Quatern. Int.* 27: 19–40.
- BOLL, E. 1849: Flora von Meklenburg-Strelitz, nebst Beiträgen zur gesammten meklenburgischen Flora. – *Arch. Vereins Freunde Naturgesch. Mecklenburg* 3: 5–146.

- 1860: Flora von Meklenburg in geographischer, geschichtlicher, systematischer, statistischer u. s. w. Hinsicht geschildert. – Neubrandenburg: C. Brünslow.
- BOWKER, M. A., REED, S. C., MAESTRE, F. T. & ELDRIDGE, D. J. 2018: Biocrusts: the living skin of the earth. – *Pl. Soil* 429: 1–7.
- BURNS, R., MANDÁKOVÁ, T., GUNIS, J., SOTO-JIMÉNEZ, L. M., LIU, C., LYSAK, M. A., NOVÍKOVÁ, P. Y. & NORDBORG, M. 2021: Gradual evolution of allopolyploidy in *Arabidopsis suecica*. – bioRxiv: 2020.08.24.264432.
- DOLEŽEL, J., GREILHUBER, J. & SUDA, J. 2007: Estimation of nuclear DNA content in plants using flow cytometry. – *Nat. Protocols* 2: 2233–2244.
- DWD 2019: Deutscher Wetterdienst, Climate Data Center (CDC). – <https://cdc.dwd.de> [aufgerufen 28.12.2019].
- ELVEN, R., HEGRE, H., SOLSTAD, H., PEDERSEN, O., PEDERSEN, P. A., ÅSEN, P. A. & VANDVIK, V. 2018: *Arabidopsis arenosa*, vurdering av økologisk risiko. Fremmedartslista 2018. – Artsdatabanken. – <https://artsdatabanken.no/Fab2018/N/442> [aufgerufen 15.9.2019].
- FISCH, C. & KRAUSE, E. H. L. 1880: Nachträge zur Flora von Rostock. – *Arch. Vereins Freunde Naturgesch. Mecklenburg* 34: 226–231.
- FISCHER, J. K. 1861: Verzeichniss der Gefäßpflanzen Neu-Vorpommerns und Rügens. – Stralsund: Königliche Regierungs-Buchdruckerei.
- FUKAREK, F. & HENKER, H. 2006: Flora von Mecklenburg-Vorpommern. Farn- und Blütenpflanzen. – Jena: Weissdorn.
- GALBRAITH, D. W., HARKINS, K. R. & KNAPP, S. 1991: Systemic Endopolyploidy in *Arabidopsis thaliana*. – *Pl. Physiol.* 96: 985–989.
- GROSS, B. L. & RIESEBERG, L. H. 2005: The ecological genetics of homoploid hybrid speciation. – *J. Hered.* 96: 241–252.
- HOFFMANN, M. H. 2005: Evolution of the Realized Climatic Niche in the Genus *Arabidopsis* (*Brassicaceae*). – *Evol.* 59: 1425–1436.
- HOMANN, G. G. J. 1830: Flora von Pommern ..., Zweiter Band. – Cöslin: C. G. Hendeß.
- JØRGENSEN, M. H., EHRLICH, D., SCHMICKL, R., KOCH, M. A. & BRYSTING, A. K. 2011: Interspecific and interploid gene flow in Central European *Arabidopsis* (*Brassicaceae*). – *BMC Evol Biol* 11: 346 (1–13).
- KISON, H.-U. 2015: Zur Artenvielfalt im Nationalpark Harz. – *Braunschweiger Geobotanische Arbeiten* 11: 391–403.
- KOLÁŘ, F., FUXOVÁ, G., ZÁVESKÁ, E., NAGANO, A. J., HYKLOVÁ, L., LUČANOVÁ, M., KUDOH, H. & MARHOLD, K. 2016b: Northern glacial refugia and altitudinal niche divergence shape genome-wide differentiation in the emerging plant model *Arabidopsis arenosa*. – *Molec. Ecol.* 25: 3929–3949.
- KOLÁŘ, F., LUČANOVÁ, M., ZÁVESKÁ, E., FUXOVÁ, G., MANDÁKOVÁ, T., ŠPANIEL, S., SENKO, D., SVITOK, M., KOLNÍK, M., GUDŽINSKAS, Z. & MARHOLD, K. 2016a: Ecological segregation does not drive the intricate parapatric distribution of diploid and tetraploid cytotypes of the *Arabidopsis arenosa* group (*Brassicaceae*). – *Biol. J. Linn. Soc.* 119: 673–688.
- KRAUSE, E. H. L. 1882: Miscellen zur Flora von Rostock. – *Arch. Vereins Freunde Naturgesch. Mecklenburg* 36: 108–112.
- 1884: Pflanzengeographische Uebersicht der Flora von Mecklenburg. – *Arch. Vereins Freunde Naturgesch. Mecklenburg* 38: 1–146.
- LANGMANN, J. F. 1856: Flora von Nord- und Mitteldeutschland mit besonderer Berücksichtigung der beiden Großherzogthümer Mecklenburg ..., ed. 2. – Neustrelitz: G. Barnewitz.
- LIPNEROVÁ, I., BUREŠ, P., HOROVÁ, L. & ŠMARDÁ, P. 2013: Evolution of genome size in *Carex* (*Cyperaceae*) in relation to chromosome number and genomic base composition. – *Ann. Bot. (Oxford)* 111: 79–94.
- LUONTOPORTTI 2019: LuontoPortti / NatureGate, Sandschaumkresse *Arabidopsis arenosa*. – <http://www.luontoportti.com/suomi/de/kukkakasvit/sandschaumkresse> [aufgerufen 23.10.2019].
- MARSSON, T. F. 1869: Flora von Neu-Vorpommern und den Inseln Rügen und Usedom. – Leipzig: Wilh. Engelmann.
- 1885: Bericht der Commission für die Flora von Deutschland 1884, I. Baltisches Gebiet (Pommern und Mecklenburg). – *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 3: 82–85.
- MEYER, G. F. W. 1849: Flora Hannoverana excursoria ... – Göttingen: Vandenhoeck & Ruprecht.
- MONNAHAN, P., KOLÁŘ, F., BADUEL, P., SAILER, C., KOCH, J., HORVATH, R., LAENEN, B.,

- SCHMICKL, R. E., PAAJANEN, P., ŠRÁMKOVÁ, G., BOHUTÍNSKÁ, M., ARNOLD, B., WEISMAN, C. M., MARHOLD, K., SLOTTE, T., BOMBLIES, K. & YANT, Y. 2019: Pervasive population genomic consequences of genome duplication in *Arabidopsis arenosa*. – Nat. Ecol. Evol. 3: 457–468.
- MUSCHITIELLO, F., PAUSATA, F. S. R., LEA, J. M., MAIR, D. W. F. & WOHLFARTH, B. 2017: Enhanced ice sheet melting driven by volcanic eruptions during the last deglaciation. – Nat. Commun. 8: 1020.
- NOVIKOVA, P. Y., TSUCHIMATSU, T., SIMON, S., NIZHYNKA, V., VORONIN, V., BURNS, R., FEDORENKO, O. M., HOLM, S., SÄLL, T., PRAT, E., MARANDE, W., CASTRIC, V. & NORDBORG, M. 2017: Genome Sequencing Reveals the Origin of the Allotetraploid *Arabidopsis suecica*. – Molec. Biol. Evol. 34: 957–968.
- OBERDORFER, E. 2001: Pflanzensoziologische Exkursionsflora, ed. 8. – Stuttgart: Ulmer.
- POWO 2019: *Arabidopsis arenosa* (L.) Lawalrée. – Plants of the World online. – <http://powo.science.kew.org/taxon/urn:lsid:ipni.org:names:277940-1> [aufgerufen 23.10.2019].
- SCHMICKL, R., PAULE, J., KLEIN, J., MARHOLD, K. & KOCH, M. A. 2012: The evolutionary history of the *Arabidopsis arenosa* complex: diverse tetraploids mask the Western Carpathian center of species and genetic diversity. – PLOS ONE 7: e42691.
- SCHMICKL, R. & YANT, L. 2021: Adaptive introgression: how polyploidy reshapes gene flow landscapes. – New Phytol. [accepted manuscript]
- SCHMIDT, W. L. E. 1840: Flora von Pommern und Rügen. – Stettin: Becker- und Altendorff.
- & BAUMGARDT, E. 1848: Flora von Pommern und Rügen, ed. 2. – Stettin: Ferdinand Müller.
- SCHULZ, K., MIKHAILYUK, T., DRESSLER, M., LEINWEBER, P. & KARSTEN, U. 2015: Biological Soil Crusts from Coastal Dunes at the Baltic Sea: Cyanobacterial and Algal Biodiversity and Related Soil Properties. – Microb. Ecol. 71: 178–193.
- SEEAR, P. J., FRANCE, M. G., GREGORY, C. L., HEAVENS, D., SCHMICKL, R. E., YANT, L., & HIGGINS, J. D. 2020: A novel allele of ASY3 is associated with greater meiotic stability in autotetraploid *Arabidopsis lyrata*. – PLoS Genet 16(7): e1008900.
- STEBBINS, G. L. 1984: Mosaic evolution, mosaic selection and angiosperm phylogeny. – Bot. J. Linn. Soc. 88: 149–164.
- SUDA, J., KRAHULCOVÁ, A., TRÁVNÍEK, P. & KRAHULEC, F. 2006: Ploidy level versus DNA ploidy level: an appeal for consistent terminology. – Taxon, 55: 447–450.
- SVENDSEN, J. I., ALEXANDERSON, H., ASTAKHOV, V. I., DEMIDOV, I., DOWDESWELL, J. A., FUNDER, S., GATAULLIN, V., HENRIKSEN, M., HJORT, C., HOUMARK-NIELSEN, M., HUBBERTEN, H. W., INGÓLFSSON, Ó, JAKOBSSON, M., KJÆR, K. H., LARSEN, E., LOKRANTZ, H., LUNKKA, J. P., LYSÅ, A., MANGERUD, J., MATIOUCHKOV, A., MURRAY, A., MÖLLER, P., NIESSEN, F., NIKOLSKAYA, O., POLYAK, L., SAARNISTO, M., SIEGERT, C., SIEGERT, M. J., SPIELHAGEN, R. F. & STEIN, R. 2004: Late Quaternary ice sheet history of northern Eurasia. – Quatern. Sci. Rev. 23: 1229–1271.
- WOHLFARTH, B., BJÖRCK, S., FUNDER, S., HOUMARK-NIELSEN, M., INGÓLFSSON, Ó., LUNKKA, J.-P., MANGERUD, J., SAARNISTO, M. & VORREN, T. 2008: Quaternary of Norden. – Episodes 31: 73–81.
- YANT, L., HOLLISTER, J. D., WRIGHT, K. M., ARNOLD, B. J., HIGGINS, J. D., FRANKLIN, F. C. H. & BOMBLIES, K. 2013: Meiotic Adaptation to Genome Duplication in *Arabidopsis arenosa*. – Curr. Biol. 23: 2151–2156.
- ZABEL, H. 1859: Uebersicht der Flora von Neu-Vorpommern und Rügen. – Arch. Vereins Freunde Naturgesch. Mecklenburg 13: 14–99.
- ZHANG, Y., ARADOTTIR, A. L., SERPE, M. & BOEKEN, B. 2016: Interactions of Biological Soil Crusts with Vascular Plants. – p. 385–406. In: Weber, B., Büdel, B. & Belnap, J. (ed.), Biological Soil Crusts: An Organizing Principle in Drylands. – Dordrecht: Springer.
- ZIEMSEN, T. & HORNSCHUCH, F. 1819: Botanische Bemerkungen über die Insel Rügen. (Beschluss). – Flora 2: 493–501.

Folgende Shapefiles wurden für die Kartendarstellungen verwendet:

BUNDESAMT FÜR KARTOGRAPHIE UND GEODÄSIE (2019): DE-dlm250.utm32s.shape.ebenen.zip, heruntergeladen am 5.10.2019, © GeoBasis-DE / BKG 2019: geb01_l.shp, geb01_i.shp (kommunales Gebiet, Kreise), gew01_l.shp, gew02_l.shp, gew03_l.shp (Gewässer)

LANDESAMT FÜR UMWELT, NATURSCHUTZ UND GEOLOGIE MECKLENBURG-VORPOMMERN (LUNG): Umweltdatenkatalog Mecklenburg-Vorpommern, heruntergeladen am 21.10.2019, <https://www.umweltkarten.mv-regierung.de/>:
 dl_brn15_f.shp (Biosphärenreservate)
 dl_nlp14_f.shp (Nationalparke)
 dl_nsg16_f.shp (Naturschutzgebiete)

NATURAL EARTH (2019): [naturalearthdata_10m_cultural.zip](https://www.naturalearthdata.com/), heruntergeladen am 5.10.2019, Free vector and raster map data, [naturalearthdata.com](https://www.naturalearthdata.com/):
 ne_10m_admin_0_countries.shp (Staaten)
 ne_10m_admin_1_states_provinces.shp (Verwaltungsgebiete Ebene 1)

NATURAL EARTH (2019): [naturalearthdata_10m_physical.zip](https://www.naturalearthdata.com/), heruntergeladen am 5.10.2019, Free vector and raster map data, [naturalearthdata.com](https://www.naturalearthdata.com/):
 ne_10m_land.shp (Landfläche)
 ne_10m_ocean.shp (Meeresfläche)

Digitale Quellen:

GBIF Occurrence Download 10.15468/dl.kryeqx, Id. 0006412-171025204727650: Ernst-Moritz-Arndt-Universität. Floristic Databases of Mecklenburg-Pomerania – Higher Plants. Occurrence Dataset <https://doi.org/10.15468/jvupsl> accessed via GBIF.org on 2017-11-06. doi:10.15468/jvupsl

Bundesamt für Naturschutz / Netzwerk Phytodiversität Deutschland. Flora von Deutschland (Phanerogamen). Occurrence Dataset <https://doi.org/10.15468/0fxsox> accessed via GBIF.org on 2017-11-06.

Elektronische Supplemente zu diesem Beitrag:

Supplement 1: Verbreitungsgeschichte im Ostseeraum und in Skandinavien.

Supplement 2: Tabellenanhang.