

**„Reproduktionsbiologie und Populationsgenetik  
der Schwarzen Binse (*Juncus atratus* KROCK.)“**

**Dissertation**

Zur Erlangung des akademischen Grades  
doctor rerum naturalium (Dr. rer. nat.)

vorgelegt der

**Naturwissenschaftlichen Fakultät I  
Biowissenschaften**

**der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg**

von

**Stefan G. Michalski**

geboren am 26.03.1977 in Weimar

Gutachter:

1. Dr. Walter Durka
2. Prof. Dr. Helge Bruelheide
3. Prof. Dr. Christoph Oberprieler

verteidigt am 08.04.2008

Halle (Saale) den



Stefan Michalski

**urn:nbn:de:gbv:3-000013560**

[<http://nbn-resolving.de/urn/resolver.pl?urn=nbn%3Ade%3Agbv%3A3-000013560>]

## Erklärung

Hiermit erkläre ich, dass die vorliegende Arbeit von mir bisher weder der Naturwissenschaftlichen Fakultät I – Biowissenschaften der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg noch einer anderen wissenschaftlichen Einrichtung zum Zweck der Promotion vorgelegt wurde. Ich erkläre, dass ich mich bisher noch nicht um den Doktorgrad beworben habe. Ferner erkläre ich, dass ich diese Arbeit selbständig und nur unter Zuhilfenahme der angegebenen Hilfsmittel und Literatur angefertigt habe. Wörtlich oder inhaltlich entnommenen Stellen aus den benutzten Werken sind als solche kenntlich gezeichnet.

Halle (Saale), den



Stefan Michalski

## Vorbemerkungen

Die folgende Arbeit entstand im Rahmen eines von der DFG geförderten Projektes zu dem Thema „Dynamische Areallimitierung und Reaktion auf Klimaänderung:

Metapopulationsprozesse in Vorpostenarealen der Schwarzen Binse (*Juncus atratus*)“. Ziel des Vorhabens war die Erlangung eines kausalen Verständnisses der raum-zeitlichen Populationsdynamik einer Art an ihrem Arealrand. Mit populationsökologischen und populationsgenetischen Ansätzen sowie durch Modellierung sollten Reaktionen und Überlebenschancen bei künftigen Änderungen der klimatischen und landschaftsökologischen Bedingungen abgeschätzt werden. Als Modellorganismus wurde die Schwarze Binse (*Juncus atratus*) gewählt, welche in Deutschland ihren nordwestlichen Arealrand erreicht.

Die Dynamik einer Population und das Ausbreitungspotential einer Art stehen in direktem Zusammenhang mit der Fortpflanzung ihrer Individuen. Die Untersuchung der Reproduktionsmechanismen einer Pflanze ist daher grundlegend für das Verständnis einer Art. Hierfür bieten neben traditionellen auch populationsgenetische Methoden vielfältige Ansätze. Die hier präsentierten Arbeiten sollen verschiedene Einblicke in das Reproduktionssystem einer Pflanze ermöglichen. Ein Schwerpunkt der Untersuchungen soll auf der in Deutschland sehr seltenen Schwarze Binse liegen. Für diese windbestäubte Art wird besonders die enge Verknüpfung zwischen Fortpflanzung und dem populationsgenetischen Profil untersucht.

Diese Dissertation ist kein in sich abgeschlossener Text, vielmehr möchte ich von der Möglichkeit Gebrauch machen, anstelle einer formalen Schrift folgende Publikationen anerkennen zu lassen:

1. Michalski S., Gautschi B., Burkart M. & Durka W. (2006), **Isolation and characterization of microsatellite loci in the rush *Juncus atratus***, *Conservation Genetics* **7**: 149-151.
2. Michalski S. & Durka W. (2007), **High selfing and high inbreeding depression in peripheral populations of *Juncus atratus***, *Molecular Ecology* **16**: 4715-4727.
3. Michalski S. & Durka W. (2007), **Synchronous pulsed flowering – Analysis of the flowering phenology in *Juncus* (Juncaceae)**, *Annals of Botany* **100**: 1271-1285.
4. Michalski S. & Durka W. (2007), **Pollen to ovule ratios – No conservative indicator of the breeding system**, Manuskript.
5. Michalski S. & Durka W. (2007), **Are larger wind-pollinated species more male biased than smaller ones? - P/O ratios as indicators for relative sex allocation**, Manuskript.

Der einführende Teil der vorliegenden Arbeit soll zunächst die verschiedenen Themengebiete kurz vorstellen. Es folgt eine Zusammenstellung der Fragen und Motivationen, welche die Arbeit zu den einzelnen Manuskripten begleiteten. Im abschließenden Teil dieser Schrift konzentriere ich mich auf die zusammenfassende Diskussion meiner Ergebnisse zur Populationsgenetik und Reproduktionsbiologie der Schwarzen Binse. Dadurch versuche ich, ein umfassenderes Verständnis dieser Art zu vermitteln, als dies durch die einzelnen Publikationen möglich ist.

Abbildungen und Tabellen sind für Einleitung und Synthese fortlaufend, für die Ergebniskapitel aber jeweils gesondert nummeriert, um die Eigenständigkeit der

Einzelpublikationen zu wahren. Ebenso ist die dort zitierte Literatur am Ende der jeweiligen Ergebniskapitel angefügt.

Für die in Einleitung und Synthese aufgeführten Arten (mit Ausnahme Tabelle 3) sind die Erstautoren bei erstmaliger Nennung im Text mit angeführt. Für alle weiteren Nennungen der Art verzichte ich auf die Angabe des Autors.

## Inhalt

<b>1. Einleitung</b> .....	1
<b>1.1 Allgemeiner Teil</b> .....	1
1.1.1 Anemophilie, morphologische Merkmale und Blühphänologie .....	1
1.1.2 Evolution von Befruchtungssystemen und die Verteilung von Auskreuzungsraten .....	2
1.1.3 Sex-Allokations-Theorie und Pollen zu Ovulum (P/O) – Verhältnisse .....	4
<b>1.2 Spezieller Teil</b> .....	6
1.2.1 Die Gattung <i>Juncus</i> L. ....	6
1.2.1.1 Klassifikation, Phylogenie und Merkmalsevolution .....	6
1.2.1.2 Blütenmorphologie und Reproduktionsbiologie .....	7
1.2.1.3 Blühphänologie .....	8
1.2.1.4 <i>Juncus atratus</i> KROCK. (Schwarze Binse) .....	8
<b>1.3 Perspektiven und Struktur der Arbeit</b> .....	9
<b>2. Ergebnisse</b> .....	12
<b>2.1 Isolation and characterization of microsatellite loci in the rush <i>Juncus atratus</i> (Juncaceae)</b> .....	13
<b>2.2 High selfing and high inbreeding depression in peripheral populations of <i>Juncus atratus</i></b> .....	14
2.2.1 Abstract .....	14
<b>2.3 Synchronous pulsed flowering – Analysis of the flowering phenology in <i>Juncus</i> (Juncaceae)</b> .....	15
2.3.1 Abstract .....	15
<b>2.4 Pollen to ovule ratios – No conservative indicator of the breeding system</b> ...	16
2.4.1 Abstract .....	16
<b>2.5 Are larger wind-pollinated species more male biased than smaller ones? - P/O ratios as indicators for relative sex allocation</b> .....	17
2.5.1 Abstract .....	17
<b>3. Zusammenfassung der Hauptergebnisse</b> .....	18
<b>4. Reproduktionsbiologie und Populationsgenetik der Schwarzen Binse, <i>Juncus atratus</i> – Diskussion und Synthese</b> .....	20
<b>4.1 Reproduktionsbiologie</b> .....	20
4.1.1 P/O – Verhältnisse .....	20
4.1.2 Blühphänologie .....	21
4.1.3 Inzuchtdepression .....	22
<b>4.2 Populationsgenetik und Artenschutz</b> .....	24

<b>5. Literatur</b> .....	28
<b>6. Anhang</b> .....	41
<b>6.1 Lebenslauf</b> .....	41
<b>6.2 Publikationen</b> .....	41
<b>6.3 Danksagung</b> .....	42

## 1. Einleitung

### 1.1 Allgemeiner Teil

Betrachtet man Blüten, Infloreszenzen und die Befruchtungsbio­logie innerhalb der Angiospermen, findet man eine überwältigende Vielfalt. Die Ausbildung floraler Formen und Strategien ist einer fundamentalen Eigenschaft pflanzlicher Individuen geschuldet: ihrer Unbeweglichkeit. Die generative Fortpflanzung ist damit größtenteils abhängig von der Interaktion zwischen der Pflanze und ihrem Pollenvektor. Die Bedeutung dieser Interaktion spiegelt sich in der enormen Diversität von Merkmalen und Funktionen wieder, welche an Bestäubungs- und Befruchtungprozessen beteiligt sind.

Ob eine Pflanze biotisch (Zoophilie), also von Tieren oder abiotisch durch Wind (Anemophilie) oder Wasser (Hydrophilie) bestäubt wird, ist entscheidend für die Variabilität in der Ausprägung von Blütenmerkmalen und für den Bestäubungsprozess. Dem zugrunde liegt, dass die zoophile Bestäubung mehr oder minder gerichtet stattfindet, während die Bestäubung bei anemo- und hydrophilen Pflanzen ein passiver, ungerichteter Prozess ist. Die Mehrzahl der Blütenpflanzen ist zoophil und die Vielfalt in ihrer Blütenbiologie und in der Interaktion mit ihren tierischen Bestäubern findet seit mehr als 200 Jahren in der Wissenschaft große Aufmerksamkeit (z.B. Sprengel 1793; Müller 1873; Darwin 1876; Knuth 1898; Knoll 1921-1926; Baker & Hurd 1968; Harder & Barrett 1995). Abiotische Bestäubung in Form von Hydrophilie ist innerhalb der Blütenpflanzen nur wenig verbreitet (Les 1988; Philbrick 1991). Windbestäubung läßt sich zwar in fast 20 % aller Angiospermenfamilien finden (Ackerman 2000; Culley *et al.* 2002), doch ist diese verhältnismäßig weniger systematisch beschrieben und untersucht als die biotische Bestäubung (Crane 1986; Harder 2000; Barrett 2002).

#### 1.1.1 Anemophilie, morphologische Merkmale und Blühphänologie

Im Gegensatz zu früheren Ansichten (Müller 1873) sind die windbestäubten Angiospermenarten höchstwahrscheinlich aus insektenbestäubten Vorläufern hervorgegangen und dies mehrfach in verschiedenen Linien (Werth 1923; Whitehead 1969; Crane 1986; Linder 1998; Culley *et al.* 2002). Der evolutionäre Übergang von Insekten- zu Windbestäubung wird vermutlich gefördert durch den Verlust oder die Limitierung der tierischen Bestäuber, z.B. bei ungünstigen klimatischen Bedingungen, durch zeitliche oder räumliche Variation im Bestäuberverhalten oder durch Konkurrenz verschiedener Pflanzenarten um die Bestäuber (Cox 1991; Fox 1992; Goodwillie 1999; Culley *et al.* 2002). Bei windbestäubten Pflanzen ist die Ausschüttung und der Transport des Pollens und das Einfangen der Pollenkörner durch die Narben hauptsächlich durch mikroklimatische Faktoren bestimmt (Whitehead 1983). Durch diese Abhängigkeit von physischen Faktoren lassen sich Bedingungen und Merkmale ableiten, welche das Auftreten von Windbestäubung begleiten sollten (Whitehead 1983). So kann man annehmen, daß windbestäubte Arten große Mengen an Pollen mit guten aerodynamischen Eigenschaften produzieren (Faegri & van der Pijl 1979; Payne 1981; Whitehead 1983). Allerdings merkt bereits Pohl (1937) an, dass die produzierte Pollenmenge eines Windbestäubers nicht unbedingt groß sein müsse, wenn die Individuendichte der Art hoch genug sei (siehe auch Whitehead 1969). Da durch den zufallsbedingten Transport des Pollen durch den Wind es eher wahrscheinlich ist, dass nur wenige Pollenkörner auf die Narbe gelangen, ist es aber „...vorauszusetzen, daß vor allem die Anzahl der Samenanlagen im Fruchtknoten [...] eine beschränkte ist...“ (Pohl 1929 S.255). Im Vergleich zu zoophilen Arten sollten windbestäubte Arten daher ein hohes Pollen zu Ovulum Verhältnis aufweisen (Culley *et al.* 2002). Tatsächlich führt die Anpassung an die Bestäubung durch den Wind im Allgemeinen zu einem relativ einheitlichen Blütenbau (Grant 1949). Die morphologischen Merkmale lassen sich zu einem anemophilen „Bestäubungssyndrom“ zusammenfassen (siehe Ackerman 2000; Culley *et al.* 2002; Tab. 1).

Allerdings sind nicht alle diese Merkmale sofort intuitiv zu erfassen. So sind die Ursachen für das häufige Auftreten eingeschlechtiger Blüten Gegenstand verschiedener Hypothesen (Charlesworth 1993, siehe Diskussion). Nach Linder (1998) ist auch der funktionelle Vorteil der häufig zu findenden Reduktion auf eine Samenanlage je Blüte unklar.

**Tabelle 1** Häufig mit Windbestäubung assoziierte Merkmale (nach Ackerman 2000; Culley *et al.* 2002)

Infloreszenzen	kondensiert, oft in Ähren oder Kätzchen, hängend
Einzelblüten	oft eingeschlechtig
Blütenmorphologie	
Perianth	unscheinbar, fehlend oder reduziert
Antheren	exponiert, mit langen Filamenten
Pollen	viele (?), klein (10-50 µm), glatt, mit wenig oder fehlendem Pollenkitt
Narben	exponiert, lang, mit vergrößerter Oberfläche
Samenanlagen (SA)	1, oder auf wenige reduziert
Pollen / SA	hoch (?)

Die Abhängigkeit der Bestäubung von abiotischen Faktoren kann auch die Blühphänologie windbestäubter Pflanzen beeinflussen. Das Blühen anemophiler Bäume findet oft früh in der Wachstumsperiode statt, vermutlich da sonst die Pollenausbreitung durch das Blattwerk behindert wird (Whitehead 1969; Heinrich 1976; Faegri & van der Pijl 1979; Bolmgren *et al.* 2003). Für krautige Windbestäuber ist der Blühbeginn weniger determiniert (Bolmgren *et al.* 2003). Dies wird damit begründet, dass diese Pflanzen darauf angewiesen sein könnten, die sie umgebende Vegetation während der Blütezeit zu überragen, was wiederum abhängig von artspezifischen Faktoren wie z.B. Wachstumsraten sein kann (Kochmer & Handel 1986). Whitehead (1969) vermutet, daß ein synchronisiertes, zeitlich eng koordiniertes Ausschütten des Pollens für Windbestäuber eine Strategie darstellt, um physische Hindernisse zu überwinden (Distanz, Blätter, Nachbarindividuen). Tatsächlich fanden Rabinowitz *et al.* (1981) die Blühdauer für windbestäubte nordamerikanische Prärie-Arten kürzer als für biotisch bestäubte. Allerdings ist dies kein allgemeines Muster (Bolmgren *et al.* 2003). Bei Windbestäubern erfolgt die massenhafte Pollenauslösung oft in kurzer Zeit aufgrund unvorhersagbarer Umweltreize. So ist für viele Arten ein Zusammenhang zwischen Antherendehiszenz und niedriger Luftfeuchte nachgewiesen (Bianchi *et al.* 1959; Lisci *et al.* 1994; Bianchini & Pacini 1996; Matsui *et al.* 1999). Dies bedeutet aber auch, dass es für die weibliche Blühkomponente vorteilhaft ist, eine lange Zeit zu überdauern, um den Moment der Pollenauslösung nicht ‚zu verpassen‘. Diese gegensätzlichen Aspekte für männliche und weibliche Fitness bei Windbestäubern machen Bolmgren *et al.* (2003) für die von ihnen gefundene Indifferenz zwischen der Blühdauer von biotisch und abiotisch bestäubten Pflanzen verantwortlich.

### 1.1.2 Evolution von Befruchtungssystemen und die Verteilung von Auskreuzungsraten

Die Vielfalt innerhalb der Angiospermen zeigt sich auch in der Vielzahl ihrer vegetativen und generativen Reproduktionsmöglichkeiten. Besonderer Formenreichtum erwächst dabei aus der generativen Fortpflanzung, den vielfältigen Möglichkeiten zur Selbst- und Fremdbefruchtung.

Die Evolution von Selbstbefruchtung wird im Allgemeinen durch zwei Hypothesen erklärt (Jain 1976). Die erste Hypothese geht von einem automatischen Selektionsvorteil für ein Allel aus, welches Selbstbefruchtung verursacht ("automatic selection"-Hypothese; siehe Fisher 1941). Die andere Hypothese besagt, dass der selektive Vorteil von Selbstbefruchtung in der Sicherung der Samenproduktion liegt, wenn Bestäubung durch andere Vektoren unzureichend für die volle Befruchtung aller vorhandenen Samenanlagen ist („reproductive assurance“-Hypothese (z.B. Baker 1955). Bereits Sprengel (1793) bemerkt jedoch, daß viele

Mechanismen und morphologische Entwicklungen im Blütenbereich der Angiospermen eher darauf ausgelegt scheinen, Kreuzbefruchtung zu fördern und Selbstbefruchtung (Selbstung) zu verhindern. Der experimentelle Nachweis von Inzuchtdepression, also die verringerte Fitness von Nachkommen aus Selbstung relativ zu ausgekreuzten Nachkommen, ließ auch Darwin (1876) am adaptiven Wert der Selbstbefruchtung zweifeln. Tatsächlich wird Inzuchtdepression (ID) als einer der wenigen Faktoren angesehen, welche dem automatischen Selektionsvorteil der Selbstung entgegen wirken können (Charlesworth & Charlesworth 1987). Das Auftreten von ID wird hauptsächlich durch zwei genetische Hypothesen erklärt; die „overdominance“-Hypothese und die „partial dominance“-Hypothese (Charlesworth & Charlesworth 1987). Obwohl die qualitativen Konsequenzen von Inzucht für die Nachkommen einer Generation in beiden Hypothesen gleich ausfallen, unterscheiden sie sich in den Erwartungen für die Evolution innerhalb einer Population. Die „overdominance“-Hypothese postuliert, dass heterozygote Individuen eine höhere Fitness aufweisen (Heterozygotenvorteil), und daher Inzucht durch die Erhöhung von Homozygotie die Fitness verringert. Wiederholte Inzucht sollte den Anteil homozygoter Allele erhöhen, wobei die Fitness geselbsteter Individuen stetig sinkt (Ziehe & Roberds 1989). Die neuere Literatur misst diesem Mechanismus allerdings weniger Bedeutung bei (Charlesworth & Charlesworth 1999; Carr & Dudash 2003).

Die heute eher favorisierte „partial dominance“-Hypothese besagt, dass ID durch rezessive oder teilweise rezessive Allele ausgelöst wird, welche in homozygoter Form, hervorgerufen durch Inzucht, einen Fitnessnachteil bewirken. Wenn eine Population nun häufig selbstbefruchtete Nachkommen erzeugt, in welchen diese nachteiligen Allele dann homozygot vorliegen, können durch die natürliche Selektion diese Allele aus der Population eliminiert werden („purging“). Diese positive Rückkopplung kann einem Allel welches Selbstung verursacht, die Verbreitung erleichtern. Im Gegensatz zur „overdominance“-Hypothese wird daher in diesem Fall erwartet, dass die relative Fitness geselbster Nachkommen mit wiederholter Inzucht zunächst sinkt, dann aber wieder ansteigt, da nachteilige Allele verschwinden („purging“, Lande & Schemske 1985). Im Spannungsfeld zwischen automatischem Selektionsvorteil, ID und anderen Faktoren untersuchen unzählige theoretische Studien die Bedingungen, welche zu einem evolutionär stabilen Befruchtungssystem („mating system“) führen können (z.B. Lande & Schemske 1985; Uyenoyama 1986; Holsinger 1988; Charlesworth *et al.* 1990; Holsinger 1991; Uyenoyama *et al.* 1993; Latta & Ritland 1994; Johnston 1998; Harder & Wilson 1998; Cheptou & Schoen 2002; Porcher & Lande 2005).

Das klassische Model von Lande und Schemske (1985), welches die Evolution von Befruchtungssystemen untersucht und eine dynamische Entwicklung der ID annimmt, sagt zwei evolutionär stabile Zustände für die evolutionäre Entwicklung vorher. Arten sollten entweder vornehmlich auskreuzend sein und starke ID aufweisen oder vornehmlich selbstend sein und schwache ID zeigen. Mischstrategien, d.h. eine Mischung aus Auskreuzung und Selbstung („mixed mating systems“), sind in diesem Model nicht evolutionär stabil. Im zweiten Teil ihrer Arbeit testeten die selben Autoren die Voraussagen des Modells mit einer Übersicht von Auskreuzungsraten von 55 Arten (Schemske & Lande 1985). Diese Auskreuzungsraten sind maternale Auskreuzungsraten, da sie der durchschnittlichen Häufigkeit von Auskreuzungsereignissen in Samen und Sämlingen entsprechen. Der Auskreuzungserfolg durch die paternale Komponente (Pollen) bleibt bei diesen Raten unberücksichtigt (siehe Gregorius *et al.* 1987; Barrett *et al.* 2000). Nichtsdestotrotz waren diese Auskreuzungsraten wie vorhergesagt bimodal verteilt, d.h. die Nachkommen waren entweder vornehmlich ausgekreuzt oder vornehmlich geselbset. Intermediäre Auskreuzungsraten, also Mischstrategien aus Selbst- und Fremdbefruchtung, wurden nur wenige gefunden. Seitdem wurde die Verteilung von Auskreuzungsraten mehrfach untersucht und kritisch diskutiert (Schemske & Lande 1986; Aide 1986; Waller 1986; Schemske &

Lande 1987; Barrett & Eckert 1990; Barrett *et al.* 1996; Vogler & Kalisz 2001; Goodwillie *et al.* 2005; Igic & Kohn 2006).

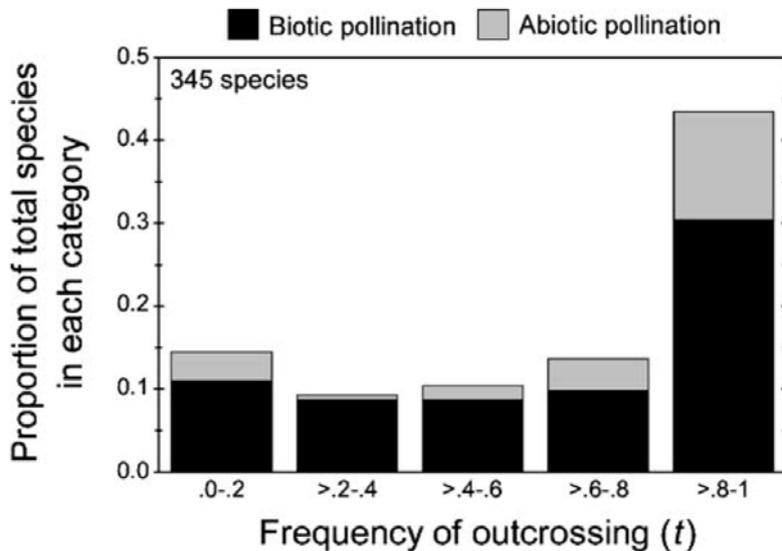


Abb. 1 (Entnommen aus: Goodwillie *et al.* 2005 und verändert)  
Verteilung von Auskreuzungsraten für verschiedene Bestäubungsmodi.

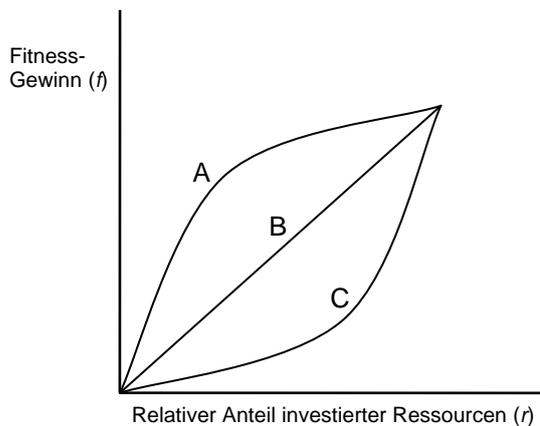
Abweichend von den theoretischen Vorhersagen deuten neuere Analysen aber darauf hin, dass Mischstrategien („mixed mating systems“) relativ häufig und in einer breiten taxonomischen Vielfalt vorkommen (Goodwillie *et al.* 2005; Abb. 1; vergleiche aber Igic & Kohn 2006). Dies motiviert die Suche nach Faktoren, welche die evolutionäre Stabilität dieser Befruchtungssysteme fördern. So können z.B. neben genetischen Faktoren auch bestäubungsökologische Prozesse intermediäre Auskreuzungsraten erklären (Gregorius *et al.* 1987; Ziehe & Gregorius 1988; Holsinger 1991; Johnston 1998; Porcher & Lande 2005).

Zwischen biotisch und abiotisch bestäubten Arten finden sich deutliche Unterschiede in der Verteilung der Auskreuzungsraten (Aide 1986; Vogler & Kalisz 2001; Goodwillie *et al.* 2005). Während Auskreuzungsraten in zoophilen Bestäubungssyndromen eher kontinuierlich verteilt sind, sind sie in abiotisch (wind-) bestäubten Taxa strenger bimodal verteilt. Verschiedene Begründungen wurden hierfür herangeführt. So könnte aufgrund der phänotypischen Variabilität bei zoophilen Bestäubungssystemen die evolutionäre Antwort auf Selektionsfaktoren, die auf das Befruchtungssystem wirken, verlangsamt sein (Schemske & Lande 1986). Auch wird gemutmaßt, dass Wind als Pollenvektor in natürlichen Populationen relativ sicher auftritt, wohingegen das Vorhandensein und der Bestäubungserfolg durch tierische Bestäuber sehr variabel sein können. Diese Unvorhersagbarkeit könnte in zoophil bestäubten Taxa darauf selektieren, dass Einzelblüten das Potential für beide Befruchtungsstrategien, Auskreuzung und Selbstung, erhalten (Vogler & Kalisz 2001). Auch Sampling-Artefakte wurden als Gründe für die Unterschiede in den Verteilungen erwogen. Während die taxonomische Vielfalt in den Auskreuzungsraten zoophiler Arten relativ repräsentativ ist, stammen die Auskreuzungsraten für wind-bestäubte Arten meist von vornehmlich auskreuzenden, baumförmigen Gymnospermen mit hoher genetischer Last oder von eher kleinen, krautigen, oft selbstenden Gräsern (Barrett & Eckert 1990). Barrett and Eckert (1990) halten es für möglich, dass durch mehr Studien an krautigen Windbestäubern auch dort mehr „mixed mating systems“ entdeckt werden.

### 1.1.3 Geschlechts-Allokations-Theorie und Pollen zu Ovulum (P/O) – Verhältnisse

Eine hermaphroditische Pflanze kann ihre Gene durch Pollen und durch Samen an die nächste Generation weitergeben. Das heißt, die Gesamtfitness einer Pflanze wird durch den Erfolg beider Geschlechter definiert. Der Fitnessgewinn durch die männliche Komponente besteht in der Anzahl der durch Pollen befruchteten Samen, der durch die weibliche

Komponente durch die Anzahl der produzierten Samen und Sämlinge. Dieser potentielle Anteil von männlicher und weiblicher Fitness an der Gesamtfitness der Pflanze sollte abhängig von der relativen Verteilung der zur Reproduktion verfügbaren Ressourcen sein. Die grundlegende Annahme der klassischen Geschlechts-Allokations-Theorie ist, dass für die Reproduktion eines Individuums nur eine bestimmte, konstante Menge an Ressourcen zur Verfügung steht. Diese Menge an Ressourcen kann zu unterschiedlichen Anteilen in die männliche und die weibliche Fortpflanzungskomponente verteilt werden. Durch theoretische Modellierung wird versucht, die Frage zu beantworten, welche Verteilung unter welchen Bedingungen optimal ist (z.B. Charnov 1982). Die so genannten „fitness gain curves“ sind dabei ein wichtiger Bestandteil der Geschlechts-Allokations-Modelle. Sie beschreiben den Zusammenhang zwischen der Investition in die männliche oder weibliche Fortpflanzungskomponente und dem jeweiligen zu erwartenden Fitnessgewinn (Abb. 2).



**Abb. 2** Zusammenhang zwischen Investment ( $r$ ) und Fitnessgewinn ( $f$ ) („fitness gain curve“). Dieser Zusammenhang kann durch eine Funktion  $f = r^n$  dargestellt werden.

A,  $n < 1$   
 B,  $n = 1$   
 C,  $n > 1$

Der Fitnessgewinn ist immer eine ansteigende Funktion mit steigender Investition. Allerdings können verschiedene Faktoren die Form dieser Beziehung beeinflussen. Meist werden für den männlichen und weiblichen Fitnessgewinn entweder lineare oder sättigende Beziehungen erwartet (Charnov 1982; Brunet 1992; Campbell 2000). Für Windbestäuber wird zum Beispiel ein annähernd linearer männlicher Fitnessgewinn mit steigenden investierten Ressourcen postuliert, da immer ein etwa konstanter Anteil des produzierten Pollen verloren gehen sollte (Charnov 1982; Lloyd 1984; Schoen & Stewart 1986; Charlesworth & Morgan 1991). Im Gegensatz zum Wind besitzen tierische Bestäuber nur eine limitierte Pollentransportkapazität. Dies sollte bei zoophilen Pflanzen den relativen Fitnessgewinn bei höherer Pollenproduktion verringern.

Das Pollen zu Ovulum (P/O)-Verhältnis einer Blüte ist ein leicht zu erfassendes reproduktives Merkmal. Eine Studie Crudens (1977), in welcher ein negativer Zusammenhang zwischen dem P/O-Verhältnis einer Art und dem Grad der Selbstbefruchtung nachgewiesen wurde, bildet die Grundlage für unzählige Arbeiten, welche P/O-Verhältnisse als Indikatoren für das Befruchtungssystem einer Art benutzen (z.B. Preston 1986; Plitmann & Levin 1990; Lopez *et al.* 1999; Anderson *et al.* 2001; Hansman 2001; Bosch *et al.* 2001; Jacquemart 2004). Während der generelle Zusammenhang zwischen P/O-Verhältnissen und Befruchtungssystem vielfach bestätigt wurde (siehe aber z.B. Chouteau *et al.* 2006), ist die Interpretation dieser Beziehung allerdings kontrovers diskutiert. Cruden postuliert, dass P/O-Verhältnisse Bestäubungseffizienz repräsentieren (Cruden 1977; Cruden 2000). Das hieße, die Pollenproduktion wäre eine Art Minimalinvestition, um maximalen Befruchtungserfolg der vorhandenen Samenanlagen zu gewährleisten. Diese Annahme wurde kritisiert für ihre Gewichtung auf den Samenansatz als Mittel zum Fitnessgewinn (Charnov 1979; Charnov 1982). Da bei hermaphroditischen Pflanzen sowohl durch Samenanlagen aber auch durch Pollen genetisches Material an die nächste Generation weitergegeben wird, wurde vorgeschlagen P/O-Verhältnisse eher im Zusammenhang mit dem „local mate competition“-

Modell (Hamilton 1967) zu interpretieren, welches ohne diese Gewichtung auskommt (Charnov 1979). Hier wird angenommen, dass Selbstung die Konkurrenz genetisch ähnlicher Pollenkörner um die Befruchtung einer Samenanlage erhöhen sollte. Durch Modellierung der Zusammenhänge kann gezeigt werden, dass die relative Allokation in die männliche Fortpflanzungskomponente und die Selbstungsrate umgekehrt proportional in Beziehung stehen sollten (Charlesworth & Charlesworth 1981; Charnov 1982). Dies wäre, ebenso wie die Hypothese Crudens, auch mit der Beobachtung konsistent, dass selbstende Arten eher niedrige P/O-Verhältnisse aufweisen. Eine Vielzahl gefundener Korrelationen zwischen P/O-Verhältnissen und Aspekten des Reproduktionssystems sind mit Modellen zur optimalen Ressourcenverteilung in die männliche und weibliche Fortpflanzungskomponente vereinbar (Queller 1984). Allerdings sollten P/O-Verhältnisse tatsächlich nur dann relative Geschlechtsallokation repräsentieren, wenn wenigstens Pollen- und Samengrößen in die Betrachtung einbezogen werden (Charlesworth & Charlesworth 1981; Charnov 1982).

## 1.2 Spezieller Teil

### 1.2.1 Die Gattung *Juncus* L.

*Juncus* L., mit etwa 315 Arten, ist neben *Luzula* DC. (~ 115 Arten) die größte Gattung innerhalb der Juncaceae (Kirschner *et al.* 2002b). Die Arten der Gattung sind weltweit in meist gemäßigten Klimaten verbreitet. Zentren großer Artdiversität befinden sich im westlichen Nordamerika, im südöstlichen Australien, im mediterranen und submediterranem Raum sowie in der chinesisch-himalayischen Region. *Juncus*-Arten sind meist perenne, seltener annuelle Kräuter (z.B. Sekt. *Tenageia*). Bis auf wenige Ausnahmen bevorzugen sie feuchte Habitate.

#### 1.2.1.1 Klassifikation, Phylogenie und Merkmalsevolution

Bis vor Kurzem waren die Werke Buchenaus (1890; 1906) die einzigen weltweiten Revisionen zur Familie der Juncaceae. Mit den Bänden von Kirschner *et al.* (2002a; 2002b; 2002c) wurde jedoch auch eine zeitgemäße, umfassende Behandlung der Familie verfügbar. Innerhalb der Gattung *Juncus* erkennen Kirschner *et al.* (2002a; 2002b) zwei Subgenera und zehn Sektionen an. Auf diese neuen Arbeiten stützen sich auch alle folgenden nomenklatorischen Angaben.

Subgenus	Sektion
<b>Juncus</b> L.	<i>Juncus</i> (9)
	<i>Graminifolii</i> ENGELM. (22)
	<i>Caespitosi</i> COUT. (16)
	<i>Stygiopsis</i> [GAND. ex] KUNTZE (59)
	<i>Iridifolii</i> SNOGERUP & KIRSCHNER (10)
	<i>Ozophyllum</i> DUMORT. (84)
<b>Agathryon</b> RAF.	<i>Tenageia</i> DUMORT. (11)
	<i>Steirochloa</i> GRISEB. (35)
	<i>Juncotypus</i> DUMORT. (67)
	<i>Forskalina</i> KUNTZE (1)

**Tabelle 2** Subgenera und Sektionen innerhalb der Gattung *Juncus* nach Kirschner *et al.* (2002a; 2002b). Zusätzlich ist die Anzahl zugehöriger Arten in Klammern angegeben.

Bereits bei Buchenau (1890, Schema S. 57) ist die Auffassung zu finden, dass die Gattung *Juncus* paraphyletisch sei. Dies wird durch neueste molekular-systematische Studien bestätigt (Drabkova *et al.* 2003; Jones *et al.* 2004; Roalson 2005; Drabkova *et al.* 2006). *Juncus* zeichnet sich durch eine große morphologische Variabilität in Bezug auf Blattform, Infloreszenzstruktur und Wuchsform aus. Viele dieser Merkmale sind aber sehr wahrscheinlich plesiomorph innerhalb der Familie und abweichende Merkmale anderer

Gattungen, wie z.B. die dreisamige Kapsel bei *Luzula*, sind abgeleiteter Art (Roalson 2005). Möglicherweise werden aber einige größere natürliche Gruppen innerhalb von *Juncus* durch Merkmale gestützt, welche auch in bisherigen Klassifikationen genutzt wurden, wie z.B. gegliederte oder ungegliederte Blätter oder das Vorhandensein eines der Blüte unmittelbar vorstehenden Brakteenpaars (Jones *et al.* 2004). Allerdings erscheinen in den bisherigen molekularen Analysen allein die Sektion *Juncus* und die sehr heterogene Sektion *Stygiopsis* tatsächlich monophyletisch (Roalson 2005; Drabkova *et al.* 2006).

### 1.2.1.2 Blütenmorphologie und Reproduktionsbiologie

„Die Familie der Juncaceae bildet die am unansehnlichsten blühende in der natürlichen Reihe der Lilienblütigen.“ (Graebner 1934, S. 83)

Wie in der gesamten Familie sind die Blüten von *Juncus* zwittrig, windblütig, radiär und proterogyn. Der ursprüngliche und am häufigsten vertretene Blütenbau (P3+3 A3+3 G(3)) erfährt innerhalb der Gattung oftmals eine Reduktion. So findet man zum Beispiel bei manchen Arten die Zahl der Staubblätter variabel zwischen drei und sechs (z.B. *Juncus bulbosus* L.), bei anderen ist die Zahl mehr oder minder konsequent auf drei reduziert (z.B. *Juncus effusus* L.). Die immer vielsamige, drei- oder selten einfächrige Kapsel ist für windblütige Taxa ein ungewöhnliches Merkmal (siehe Pohl 1929, und dort Tab. 1). Proctor *et al.* (1996) spekulieren, dass die vielsamige Kapsel auf einen hohen Grad an Selbstbestäubung hinweisen könnte. Tatsächlich führt Buchenau (1890; 1892, S. 378) aus, dass Autogamie bei den Juncaceen im Allgemeinen „...gewiss sehr häufig und mit gutem Erfolg...“ stattfindet. Allerdings sind seit den umfänglichen Beobachtungen Buchenaus (1892) nur wenige und unzureichend genaue Studien bekannt, welche über das Befruchtungssystem von *Juncus*-Arten berichten:

Durch Isolationsexperimente an einzelnen Infloreszenzen wurde für zehn untersuchte Arten der Sektion *Juncotypus* (u.a. *J. effusus*, *J. conglomeratus* L., *J. inflexus* L.) Selbstkompatibilität nachgewiesen (Edgar 1964). Obwohl in dieser Sektion besonders viele intermediäre Formen und Hybride auch zwischen weniger stark verwandten Arten beschrieben sind (Kirschner *et al.* 2002a), beobachtete Edgar (1964), dass auch wenn bis zu sechs Arten der selben Sektion dicht beieinander wachsen, nur sehr selten an diesem Ort auch intermediäre Formen zu finden sind. Dies könnte ein Hinweis darauf sein, dass diese Arten auch unter natürlichen Bedingungen nur wenig auskreuzend sind. Keigherys (1985) weist ebenso für eine Reihe von *Juncus*-Arten Selbstkompatibilität nach. Er erwähnt die hohe Wahrscheinlichkeit von Geitonogamie, aber auch die Beibehaltung von „...considerable adaptations for cross pollination...“ (Keighery 1985, S. 280). Er schließt daraus, dass die Samen bei *Juncus* aus einer Mischung von Kreuz- und Selbstbestäubung hervorgehen. Für *J. effusus* und *J. conglomeratus* wird Selbstbestäubung als häufig angegeben (Graebner 1934; Richards & Clapham 1941a). *J. ranarius* SONGEON & E.P.PERRIER wird, im Gegensatz zu den sehr ähnlichen *J. minutulus* (ALBERT & JAHAND.) PRAIN und *J. bufonius* L., von van Loenhoud & Sterk (1976) als vornehmlich allogam beschrieben. Nirgends wird jedoch von den Autoren angegeben, worauf sich diese Behauptung stützt. Ertter (1986) bezeichnet die langgriffeligen Vertreter des anuellen *Juncus triformis* ENGELM.-Komplexes als vornehmlich ausgekreuzt, ohne dies jedoch experimentell zu belegen. Im Gegensatz dazu sieht sie die kurzgriffeligen Arten des Komplexes, wie z.B. *J. capitatus* WEIGEL, mit einem vornehmlich autogamen Befruchtungssystem. Ein Hinweis darauf sei auch, dass die langgriffeligen Arten die Tepalen während der Blütezeit weiter öffneten, als die kurzgriffeligen Arten. *Juncus roemerianus* SCHEELE scheint eine Besonderheit unter den Binsen, zeigt er sich doch als gynodiözische Art, d.h. mit weiblichen und mehr oder minder hermaphroditischen Pflanzen (Eleuterius & McDaniel 1974). Da auch die rein weibliche Blüten Samen ansetzen (Eleuterius

1984) und Agamospermie bei *Juncus* nicht vorzukommen scheint, kann angenommen werden, dass hier Fremdbestäubung stattfindet.

Im Allgemeinen sind die bereits angesprochenen Unterschiede im Öffnungsverhalten der Blüten bei *Juncus* stark ausgeprägt. Alle Abstufungen von einer sternförmigen Öffnung der Blüte bis hin zu nur sehr wenig geöffneten Tepalen sind möglich. Weiterhin sind etliche Arten beschrieben, welche neben chasmogamen auch kleistogame Blüten bilden (z.B. *J. bufonius* L., *J. inflexus*; z.B. Graebner 1934). Als rein kleistogam blühende Art wird von Buchenau (1892) einzig *Juncus homalocaulis* F.MUELL. ex BENTH aufgeführt, bei einigen anderen Arten wird dies nur vermutet. Auch der Grad der Proterogynie ist sehr verschieden innerhalb der Gattung. Die weibliche Phase kann nach Buchenau (1892) bei manchen Arten ein bis zwei Tage, bei anderen nur wenige Stunden andauern und wird stets von einer zwittrigen Phase abgelöst. Das eigentliche Öffnen der Blüten dauert oft nur wenige Stunden, selten länger als 24 Stunden. Es ist unbekannt, ob die Unterschiede in der Dauer der weiblichen Phase auch auf eine unterschiedliche Wirksamkeit der Dichogamie als möglichen Aukreuzungsmechanismus hinweisen.

### 1.2.1.3 Blühphänologie

In seiner *Monographia Juncacearum* beschreibt Buchenau (1890, S.41) für viele *Juncus*-Arten „...die sehr merkwürdige Erscheinung des Blühens in Pulsen [...]. Man findet bei ihnen in der Blütezeit an einem Tage eine große Zahl von Blüten [...] geöffnet, dann an [...] Tagen trotz des besten Wetters keine offene Blüte, dann weiter an einem Tage eine große Zahl geöffnet u.s.w. Eine bestimmte Beziehung dieser Erscheinung zur Wärme oder Feuchtigkeit des Wetters ist nicht zu ermitteln; die Blüten scheinen, aus inneren Gründen zu reifen und sich dann gleichzeitig zu öffnen.“ In einer weiteren Arbeit konkretisiert Buchenau diese Beobachtungen für etliche Arten (Buchenau 1892). Hier führt er auch aus, dass man zwischen individuellen und generellen Pulsen unterscheiden könnte. Individuelle Pulse würden durch die Gleichzeitigkeit beim Öffnen der Blüten eines Individuums entstehen; generelle Pulse durch das gemeinsame Blühen aller Individuen eines Standortes. Da Buchenau (1892) keine Witterungsbedingungen ausmachen kann, welche das Blühen fördern, schließt er, daß ein „innerer Reifezustand“ der Blüten für die Blühpulse verantwortlich sein müsse. Graebner (1934) bemerkt allerdings für einige Arten (z.B. *J. bufonius*, *J. compressus* JACQ.), dass das Blühen häufig mit Wärme und hoher Luftfeuchtigkeit zusammenfällt. Einen den Blühpulsen zugrundeliegenden Mechanismus vermutet Buchenau (1892, S.369) in der erhöhten „...Kreuzung der (in Menge gleichzeitig geöffneten!) Blüten...“. Ob hiermit Geitonogamie oder Xenogamie gemeint ist, bleibt fraglich. Ebenso vage wird ausgeführt, dass bei Arten mit reichblütigen Köpfen das Blühen in Pulsen nicht vorzukommen scheint. Allerdings weisen die fünf Arten, welche Buchenau (1892) explizit als kontinuierlich blühend beschreibt, nicht oder nur wenig mehr Blüten pro Kopf auf als deutlich pulsende Arten. Auch ein taxonomischer Zusammenhang der pulsenden oder kontinuierlich blühenden Arten ist nicht ersichtlich.

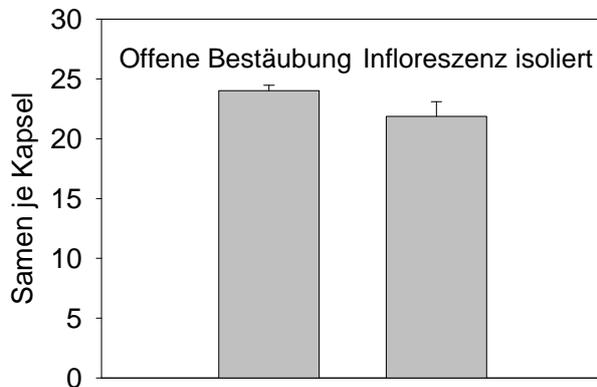
### 1.2.1.4 *Juncus atratus* KROCK. (Schwarze Binse)

„*Juncus atratus* ist eine überaus stattliche Binse.“ (Burkart 1995, S.85)

*Juncus atratus* ist eine ausdauernde, krautige, bis etwa einen Meter hoch wachsende Pflanze. Als ein Vertreter der Sektion *Ozophyllum* zeichnet sie sich durch gegliederte Blätter mit fühlbaren Querwänden aus. Zusammen mit *J. thomasi* TEN., *J. alpigenus* K.KOCH und *J. anatolicus* SNOGERUP bildet *J. atratus* eine Gruppe, welche von anderen Arten der Sektion durch längsverlaufende Rippen auf den Blättern verschieden ist. Dieses Merkmal resultiert in einem polygonalen Blattquerschnitt (Snogerup 1978). Die Infloreszenz ist endständig und lässt sich als eine der Spirre analoge polytele Synfloreszenz deuten (für eine ausführliche

Abhandlung zum Infloreszenzbau der Juncaceae siehe Köbele & Tillich 2001). Der Blütenstand trägt zahlreiche, in Köpfchen zusammenstehende Blüten, welche mit ihrem dunkelbraunen bis schwarzen Perianth der Art ihren Namen geben. Es wird berichtet, dass die Art in deutlichen Pulsen blüht (Buchenau 1892; Graebner 1934).

Eigene Vorstudien zu dieser Promotionsarbeit weisen für *Juncus atratus* Selbstfertilität nach (Abb. 3). Das tatsächliche Maß an natürlicher Selbstbefruchtung ist aber, wie auch für andere *Juncus*-Arten, bisher unbekannt.



**Abb. 3** Anzahl der Samen je Kapsel für *Juncus atratus* für Infloreszenzen unter offener Bestäubung und unter isolierten Bedingungen („eingetütet“). Der Samenansatz zwischen den Behandlungen ist nur marginal signifikant verschieden (Mann Whitney U-test  $P = 0.09$ ).

*J. atratus* bildet wie andere Binsen eine Vielzahl kleiner Samen, welche leicht durch Wind, Wasser und Tiere ausgebreitet werden können (Richards & Clapham 1941b). Neben dem generativen Ausbreitungspotential hat *J. atratus* aber auch die Möglichkeit, sich vegetativ durch kriechende Rhizome mit kurzen Internodien auszubreiten. Die Art hat eine eurasisch-kontinentale Gesamtverbreitung. Allerdings sind die Verbreitungsschwerpunkte sehr ungleichmäßig verteilt. Snogerup (1978) vermutet, dass die rezenten Standorte teilweise relikitärer Natur sind. Das Hauptareal reicht von Ost- und Südosteuropa bis Westsibirien; mit Schwerpunkten in den ukrainischen und russischen Steppengebieten (Snogerup 1978; Kirschner *et al.* 2002b). Im Allgemeinen bevorzugt die Art feuchte Wiesenstandorte, welche in der Regel einer lang andauernden Überflutung im Winterhalbjahr ausgesetzt sind. In Mitteleuropa erreicht *J. atratus*, als sogenannte Stromtalpflanze, ihre nordwestliche Arealgrenze. Hier finden sich letzte größere Bestände auf Rohbodenstandorten, Flutrasen und Brendoldenwiesen an der unteren Havel und der mittleren Elbe (Burkart 1995; Burkart 2001). Insgesamt ist in Mitteleuropa ein starker Bestandsrückgang zu verzeichnen (Burkart 1995; K. Alsleben, pers. Mitt.). Auch neuere, bis dahin unbeschriebene mitteleuropäischen Vorkommen an einigen verstreuten und isolierten Standorten (Burkart 1995; Klappkarek 1995) scheinen nach aktuellen Beobachtungen heute wieder verschwunden (S. Michalski, pers. Beob.)

Die Schwarze Binse ist diploid mit  $2n = 40$ , wie viele andere Vertreter der Sektion (Snogerup 1963; Zandee 1981).

### 1.3 Perspektiven und Struktur der Arbeit

Die Art und Weise der Reproduktion kann die genetische Populationsstruktur einer Art am stärksten bedingen (Hamrick & Godt 1996). Aber auch andere „life history“- Merkmale, wie die Samenverbreitung oder die Lebensform, ebenso wie historische und rezente Einflüsse, also Migrations- und Kolonisierungsmuster, oder Schwankungen der Populationsgröße können die populationsgenetischen Muster einer Art beeinflussen (Hewitt 1996; Hamrick & Godt 1996; z.B. Leimu *et al.* 2006). Das Studium der genetischen Diversität und deren Verteilung auf Ebene der Individuen sowie auf Populations- und Artniveau unter Berücksichtigung der angesprochenen Einzelfaktoren kann daher das Verständnis für eine Art erleichtern.

Im Vergleich zu anderen windbestäubten Kräutern sind Arten der Juncaceae in Hinblick auf Reproduktion und Populationsgenetik unzureichend beschrieben (vergleiche z.B. für Poaceae: Connor 1979; Godt & Hamrick 1998; für *Carex*: Jonsson 1998; für *Plantago*: Sharma *et al.* 1992). Um Vaterschaftsanalysen und populationsgenetische Untersuchungen für *Juncus atratus* zu ermöglichen, sollen zunächst geeignete neutrale, genetische Marker für die Art entwickelt werden (Kap. 2.1). Mikrosatelliten werden heute als ideales Markersystem angesehen, da sie kodominant vererbt werden und mehr Polymorphismen aufweisen als z.B. Alloenzyme (Übersicht in Jarne & Lagoda 1996). Zudem erleichtern spezifische Primer die Amplifikation der Marker auch aus genetischem Material, welches in nur geringen Mengen oder in schlechter Qualität vorliegt. Nachteilig sind die oft hohen Entwicklungskosten, aber auch die häufige Präsenz von Nullallelen (z.B. van Oosterhout *et al.* 2004). Im Gegensatz zu Alloenzymen sind jedoch für das Studium von Mikrosatelliten umfangreiche Vergleichsdaten eher rar (für Alloenzyme z.B. Hamrick & Godt 1996; für Mikrosatelliten Nybom 2004). Obwohl mittlerweile für viele Arten der Poaceae, etliche *Plantago*-Arten und einige andere anemophile Taxa auch Mikrosatellitenmarker beschrieben worden (Squirrell & Wolff 2001; Koorevaar *et al.* 2002; Blum *et al.* 2005; Sloop *et al.* 2005; Lauvergeat *et al.* 2005), sind besonders für windbestäubte, krautige Pflanzen nur wenige umfassende Studien der populationsgenetischen Struktur verfügbar (siehe Diskussion, Tab. 3).

Anhand der entwickelten Mikrosatellitenmarker sollen die Anteile von Kreuz- und Selbstbefruchtung und damit das Befruchtungssystem von *J. atratus* bestimmt werden (Kap. 2.2). Aufgrund der Literaturangaben kann für die zwittrigen Blüten eine vornehmlich autogame Bestäubung und Befruchtung postuliert werden. Andauernde Inzucht sollte aber aufgrund verschiedener Effekte einen negativen Einfluss auf die genetische Diversität ausüben und die Differenzierung zwischen Individuen und Populationen erhöhen (Charlesworth 2003). Diese theoretischen Vorhersagen werden durch eine Vielzahl vorhandener Alloenzymstudien unterstützt (Hamrick & Godt 1990; Hamrick & Godt 1996; Berge *et al.* 1998). Ein mögliches autogames Befruchtungssystem bei *J. atratus* sollte also eine geringe genetische Diversität auf Individuen- und Populationsniveau zur Folge haben sowie zur genetischen Isolierung der Populationen beitragen. Inzuchtdepression ist ein wichtiger Faktor in der evolutionären Betrachtung von Befruchtungssystemen und kann durch das Wirken gegen homozygote Individuen den Folgen mäßiger Inzucht entgegenwirken (Charlesworth & Charlesworth 1987; Goodwillie *et al.* 2005). Daher soll bei *J. atratus* unter Verwendung indirekter markerbasierte Ansätze Inzuchtdepression quantifiziert werden (Kap. 2.2).

Unabhängig vom Reproduktionssystem einer Pflanze sollten sich Verringerung der Populationsgröße sowie Habitatfragmentierung, z.B. aufgrund von anthropogen verursachten Veränderungen, im Allgemeinen negativ auf Genfluss und genetische Diversität auswirken (z.B. Young *et al.* 1996; Leimu *et al.* 2006). Die verstärkten Effekte von Inzucht und genetischer Drift sollten auch die Differenzierung zwischen den Populationen erhöhen. Diese für den Schutz seltener Arten wichtigen Aspekte können durch den Vergleich genetischer Diversität in Bezug zur Populationsgröße untersucht werden (Kap. 2.2). Auch ist es wahrscheinlich, dass zentral im Verbreitungsareal einer Pflanze gelegenen Populationen weniger durch Habitatfragmentierung und Isolierung beeinträchtigt sind (Lönn & Prentice 2002). Daher kann bei der Beurteilung der gefundenen genetischen Muster der Vergleich zwischen peripher und zentral gelegenen Populationen hilfreich sein (Kap. 2.2). Dabei bleibt aber zu beachten, dass neben rezenten Einflüssen auch historische Faktoren, wie Migrations- und Kolonisierungsmuster, Unterschiede zwischen den unterschiedlich im Verbreitungsareal gelegenen Populationen bedingen können (z.B. Hewitt 1996).

Frühere Beschreibungen über Blühpulse bei *J. atratus* und anderen Junci (Buchenau 1892) könnten auf einen adaptiven Wert dieses Blühverhaltens hinweisen. Für vergleichende

Analysen ist jedoch eine adäquate Quantifizierung der verschiedenen Aspekte dieser ungewöhnlichen Blühphänologie notwendig. In phänologischen Studien wird Variation des Blühverhaltens innerhalb einer Blühperiode bisher nicht untersucht oder parametrisiert. Ich versuche, u.a. Variabilität und Synchronie auf Individuen- und Populationsebene für mehrere *Juncus*-Arten zu beschreiben und zu quantifizieren. Ich analysiere und vergleiche die erhobenen Parameter und teste, ob das Blühverhalten von Temperatur oder Luftfeuchtigkeit gesteuert wird (Kap. 2.3).

In einem weiteren, allgemeineren Teil meiner Arbeit beschäftige ich mich mit der Frage, ob und wie Pollen/Ovulum-Verhältnisse, als charakteristisches Reproduktionsmerkmal, in Beziehung zu anderen Faktoren stehen. Wenn P/O-Verhältnisse als Maß für relative Geschlechtsallokation interpretiert werden, lassen sich aus verschiedenen theoretischen Überlegungen Erwartungen ableiten, welche empirisch getestet werden können. Besonders die Beziehung zwischen P/O-Verhältnissen und dem Befruchtungssystem einer Pflanze ist und war Gegenstand vieler Untersuchungen. Eine mittlerweile klassische Studie postuliert einen konservativen Zusammenhang zwischen P/O-Verhältnissen und dem Auskreuzungsverhalten einer Pflanze und ordnet bestimmten P/O-Verhältnissen unterschiedliche Befruchtungssysteme zu (Cruden 1977). Vielen Studien treffen aufgrund dieser Arbeit Aussagen über das Befruchtungssystem einzig aufgrund von P/O-Verhältnissen. Ich reevaluiere diese Arbeit von Cruden (1977) durch die Analyse von Arten, für welche neben P/O-Verhältnissen auch Auskreuzungsraten vorliegen (Kap. 2.4).

Weiter untersuche ich eine Hypothese, welche sich aus der Geschlechtsallokationstheorie ableiten lässt. Da bei Windbestäubern ein annähernd linearer männlicher und ein sich sättigender weiblicher Fitnessgewinn mit steigendem Investment erwartet wird, sollten größere Individuen relativ mehr Ressourcen in die paternale Reproduktionsstrukturen investieren als kleine (de Jong & Klinkhamer 1994; Klinkhamer *et al.* 1997). Wenn P/O-Verhältnisse relative Geschlechtsallokation repräsentieren, sollten windbestäubte Arten die groß sind, höhere P/O-Verhältnisse aufweisen als kleinere Arten. Für zoophile Arten wird ein solcher Zusammenhang nicht erwartet. Ich vergleiche daher die Beziehungen zwischen Pflanzengröße und P/O-Verhältnissen zwischen Arten der windbestäubten Poaceae und Arten dreier zoophiler Familien (Kap. 2.5).

Abschließend lassen sich also für diese Arbeit folgende Schwerpunkte und Fragen zusammenfassen. Diese können einerseits zum Verständnis der Schwarzen Binse beitragen und behandeln zum anderen verschiedene Faktoren, welche die Variation in Reproduktionsmerkmalen (P/O-Verhältnisse) beeinflussen können:

- 1.) Was ist das Befruchtungssystem des windbestäubten *Juncus atratus* und wie wirkt es sich auf die genetische Diversität der Art aus?
- 2.) Können aus dem populationsgenetischen Befund der Art Aussagen und Empfehlungen zum Schutz der deutschen Populationen abgeleitet werden und wenn ja, welche?
- 3.) Lassen sich frühere Beschreibungen zur Blühphänologie bei *Juncus*-Arten verifizieren und wenn ja, auch quantifizieren? Welche mögliche Zusammenhänge zwischen Blühphänologie und Befruchtungssystem lassen sich dadurch ableiten?
- 4.) Sind P/O-Verhältnisse konservative Indikatoren für das Befruchtungssystem einer Art?
- 5.) Lässt sich anhand von P/O-Verhältnissen die Erwartung bestätigen, dass größere, windbestäubte Arten mehr in paternale Reproduktion investieren als kleine?

## 2. Ergebnisse

**2.1 Isolation and characterization of microsatellite loci in the rush *Juncus atratus* (Juncaceae)**

S. Michalski<sup>1,\*</sup>, B. Gautschi<sup>2</sup>, M. Burkart<sup>3</sup>, and W. Durka<sup>1</sup>

<sup>1</sup>UFZ-Environmental Research Centre Leipzig-Halle GmbH, Department of Community Ecology, Theodor-Lieser-Strasse 4, D-06110 Halle, Germany

<sup>2</sup>ECOGENICS GmbH, Wagistrasse 23, CH-8952 Zurich-Schlieren, Switzerland

<sup>3</sup>Universität Potsdam, Botanischer Garten, Maulbeerallee 1, D-14469 Potsdam, Germany

Corresponding author:

Stefan G. Michalski,

Helmholtz Centre for Environmental Research UFZ, Department of Community Ecology (BZF), Theodor-Lieser-Strasse 4, D-06120 Halle, Germany

Tel.: +49 345 558-5310

Fax: +49 345 558-5329

E-mail: [Stefan.Michalski@ufz.de](mailto:Stefan.Michalski@ufz.de)

(*Conservation Genetics* **7**: 149-151, 2006)

## 2.2 High selfing and high inbreeding depression in peripheral populations of *Juncus atratus*

Stefan G. Michalski and Walter Durka

Helmholtz Centre for Environmental Research UFZ, Department of Community Ecology (BZF), Theodor-Lieser-Strasse 4, D-06120 Halle, Germany

**Keywords:** *Juncus*, mating system, microsatellites, genetic differentiation, outcrossing rate, wind-pollination

Corresponding author:

Stefan G. Michalski,

Helmholtz Centre for Environmental Research UFZ, Department of Community Ecology (BZF), Theodor-Lieser-Strasse 4, D-06120 Halle, Germany

Tel.: +49 345 558-5310

Fax: +49 345 558-5329

E-mail: [Stefan.Michalski@ufz.de](mailto:Stefan.Michalski@ufz.de)

(*Molecular Ecology* **16**: 4715-4727, 2007)

### 2.2.1 Abstract

The mating system of a plant is the prime determinant of its population genetic structure. However, mating system effects may be modified by post-zygotic mechanisms like inbreeding depression. Furthermore, historical as well as contemporary ecological factors and population characteristics, like the location within the species range can contribute to genetic variability. Using microsatellite markers we assessed the population genetic structure of the wind-pollinated *Juncus atratus* in 16 populations from peripheral and nearly central areas of the distribution range and studied the mating system of the species.

In three peripheral populations outcrossing rates at seeds stage were low (mean  $t_m = 5.6\%$ ) suggesting a highly autogamous mating system. Despite this fact, on adult stage both individual heterozygosity (mean  $H_O = 0.48$ ) and gene diversity (mean  $H_E = 0.58$ ) were high even in small populations. Inbreeding coefficients were consistently low among all populations (mean  $F_{IS} = 0.15$ ). Within the three peripheral populations indirect estimates of life time inbreeding depression were surprisingly high ( $\delta_{eq} = 0.96$ ) and inbreeding depression could be shown to act mostly on early seedling establishment. Similar conditions of autogamy combined with high inbreeding depression are typical for plants with a large life-time genomic mutation rate that cannot avoid selfing by geitonogamy. However, the results presented here are unexpected for small-statured, herbaceous plants.

Substantial genetic differentiation among all populations was found (mean  $F_{ST} = 0.24$ ). An isolation-by-distance pattern was apparent on large scale but not on local scale suggesting that the overall pattern was largely influenced by historical factors, e.g. colonization, whereas locally genetic drift was of greater importance than gene flow. Peripheral populations exhibited lower genetic diversity and higher inbreeding coefficients when compared with subcentral populations.

## 2.3 Synchronous pulsed flowering – Analysis of the flowering phenology in *Juncus* (Juncaceae)

Stefan G. Michalski and Walter Durka

Centre for Environmental Research - UFZ, Department of Community Ecology (BZF), Theodor-Lieser-Strasse 4, D-06120 Halle, Germany

**Keywords:** *Juncus*, flowering phenology, synchrony, pollination efficiency, wind pollination

Corresponding author:

Stefan G. Michalski,

Helmholtz Centre for Environmental Research UFZ, Department of Community Ecology (BZF), Theodor-Lieser-Strasse 4, D-06120 Halle, Germany

Tel.: +49 345 558-5310

Fax: +49 345 558-5329

E-mail: [Stefan.Michalski@ufz.de](mailto:Stefan.Michalski@ufz.de)

(*Annals of Botany* **100**: 1271-1285, 2007)

### 2.3.1 Abstract

- *Background and Aims* The timing of flowering within and among individuals is of fundamental biological importance because of its influence on total seed production and ultimately, fitness. Traditional descriptive parameters of flowering phenology focus on onset and duration of flowering and on synchrony among individuals. These parameters do not adequately account for variability in flowering across the flowering duration at individual- and population level. This study aims to analyze the flowering phenology of wind-pollinated *Juncus* species that has been described as temporally highly variable (“pulsed flowering”). Additionally, we try to identify proximate environmental factors that may cue the flowering and discuss ultimate causes for the flowering patterns.

- *Methods* Flowering phenology was examined in populations of nine *Juncus* species by estimating flowering synchrony and by using the coefficient of variation (*CV*) to describe the temporal variation in flowering on individual and population level. Phenologies were compared to null models to test which patterns deviate from random flowering. All parameters assessed were compared to each other and the performance of the parameters in response to randomization and varying synchrony was evaluated using a model population. Flowering patterns were correlated with temperature and humidity.

- *Key results* Most flowering patterns of *Juncus* were best described as synchronous pulsed flowering, characterized as population-wide concerted flowering events separated by days with no or few open flowers. Flowering synchrony and variability differed from a random pattern in most cases. *CV* values in combination with a measure of synchrony differentiated among flowering patterns found. Synchrony varied among species and was independent from variability in flowering. Neither temperature nor humidity could be determined as potential cues for the flowering pulses.

- *Conclusions* Our results indicate that selection may act independently on synchrony and variability. We propose that synchronous pulsed flowering in *Juncus* is an evolved strategy that provides selective benefits by increasing outcrossing and by spreading the risk of reproductive failure.

## 2.4 Pollen to ovule ratios – No conservative indicator of plant mating systems

Stefan G. Michalski and Walter Durka

Helmholtz Centre for Environmental Research UFZ, Department of Community Ecology (BZF), Theodor-Lieser-Strasse 4, D-06120 Halle, Germany

**Keywords:** P/O ratios, mating-system, outcrossing rates

Corresponding author:

Stefan G. Michalski,

Helmholtz Centre for Environmental Research UFZ, Department of Community Ecology (BZF), Theodor-Lieser-Strasse 4, D-06120 Halle, Germany

Tel.: +49 345 558-5310

Fax: +49 345 558-5329

E-mail: [Stefan.Michalski@ufz.de](mailto:Stefan.Michalski@ufz.de)

(Manuscript)

### 2.4.1 Abstract

1. Many studies have shown that pollen to ovule (P/O) ratios are associated with the mating system of a plant. In a landmark analysis Cruden (1977) defined mating system classes and demonstrated significant differences in P/O ratios between these classes. In a turnaround approach P/O ratios have often been used as conservative indicators of the mating system. Here, we investigated whether P/O ratios can reliably indicate the mating system. For this purpose we compiled P/O ratios and mating system data, i.e. outcrossing rates, of 158 species.
2. We set up five mating system categories defined by P/O ratios following Cruden (1977). Based on its P/O ratio each species was assigned to one of the five categories. If P/O ratios are the suggested conservative indicators for mating system classes significant differences in outcrossing rates among the classes should arise.
3. In general, higher P/O ratios were associated with higher outcrossing rates. However, conclusions about the mating system of a plant could only be drawn from either very low or very high P/O ratios and neighbouring mating system classes never differed significantly in outcrossing rates. For the range between  $\log P/O = 2$  and 4 outcrossing rates were scattered between completely selfed and completely outcrossed. This pattern was also found for closer phylogenetic lineages as for example within the Poaceae. This fact limits the use of P/O ratios as conservative indicators of the mating system. The link between P/O ratios and outcrossing rates may be weak because P/O ratios underlie more influences than the mating system alone and because morphological mating system syndromes are weak predictors of the outcrossing rate.

## 2.5 Are larger wind-pollinated species more male biased than smaller ones? - P/O ratios as indicators for relative sex allocation

Stefan G. Michalski and Walter Durka

Helmholtz Centre for Environmental Research UFZ, Department of Community Ecology (BZF), Theodor-Lieser-Strasse 4, D-06120 Halle, Germany

**Keywords:** P/O ratios, sex allocation, wind-pollination, Poaceae, plant size, seed weight

Corresponding author:

Stefan G. Michalski,

Helmholtz Centre for Environmental Research UFZ, Department of Community Ecology (BZF), Theodor-Lieser-Strasse 4, D-06120 Halle, Germany

Tel.: +49 345 558-5310

Fax: +49 345 558-5329

E-mail: [Stefan.Michalski@ufz.de](mailto:Stefan.Michalski@ufz.de)

(Manuscript)

### 2.5.1 Abstract

One hypothesis arising from sex allocation theory is that plants adjust their gender according to size. Whereas female reproductive success may be equally responsive to increasing plant size in wind- and animal-pollinated species the male fitness gain curve is likely to behave differently. In contrast to animal-pollinated species in wind-pollinated species a more linear relationship between investment and male reproductive success is expected. Hence, for wind-pollinated species a more male biased sex allocation is expected with increasing plant size. Previous studies testing this prediction focused on variation in plant size and gender within single species. Here, we used pollen to ovule (P/O) ratios to indicate relative male/female allocation in response to plant size for species of wind-pollinated Poaceae and compared the pattern found with that for species of animal-pollinated Brassicaceae, Caryophyllaceae and Polemoniaceae. We corrected for phylogenetic relatedness among species and analyzed the influence of seed weight on the relationship between P/O ratios and plant size. As expected, in wind-pollinated Poaceae we detected a more male biased sex allocation with increasing plant size independent of the influence of phylogenetic relatedness and seed weight. For animal-pollinated species the pattern was inconsistent. Whereas for Caryophyllaceae and Polemoniaceae no positive relationship between P/O ratios and plant size was apparent, Brassicaceae were more male biased with increasing size. However, in contrast to wind-pollinated Poaceae in all animal-pollinated families seed weight explained a much higher proportion of variability in P/O ratios than that explained by plant size, confirming a closer link of male function and plant size in anemophilous species.

### 3. Zusammenfassung der Hauptergebnisse

#### Kap. 2.1

Michalski S., Gautschi B., Burkart M. & Durka W. (2006), **Isolation and characterization of microsatellite loci in the rush *Juncus atratus***  
*Conservation Genetics* **7**: 149-151

Acht Mikrosatelliten-Loci für *Juncus atratus* sowie die Details zu ihrer Amplifizierung wurden beschrieben. Die genetische Analyse für 29 Individuen einer deutschen Population der Art zeigte eine mäßige bis hohe erwartete Heterozygotie auf Locus-Ebene ( $H_E = 0,25-0,83$ ). Für drei der acht Loci wurde eine statistisch signifikante Abweichung vom Hardy-Weinberg-Gleichgewicht nachgewiesen. Die Abweichung auf Populationsebene war ebenfalls signifikant ( $F_{IS} = 0,16$   $P < 0,001$ ). Die für *J. atratus* beschriebenen Marker scheinen nicht für populationsgenetische Analysen bei vier anderen Arten des näheren Verwandtschaftskreises verwendbar zu sein (*J. acutiflorus* EHRH. ex HOFFM., *J. alpinoarticulatus* CHAIX, *J. articulatus* L., *J. bulbosus* L., alle Sektion *Ozophyllum*).

#### Kap. 2.2

Michalski S. & Durka W. (2007), **High selfing and high inbreeding depression in peripheral populations of *Juncus atratus***  
*Molecular Ecology* **16**: 4715-4727

Für Populationen von *Juncus atratus* wurden mittels Mikrosatelliten-Marker Analysen zum Befruchtungssystem und zur genetischen Populationsstruktur durchgeführt. Bei drei deutschen Populationen der Schwarzen Binse wurden auf Samenebene sehr geringe Auskreuzungsraten ermittelt ( $t_m < 0,1$ ). Eine Quantifizierung der Inzuchtdepression, einmal unter Annahme von Inzuchtgleichgewicht, zum anderen durch den Vergleich von Inzuchtkoeffizienten von Adultpflanzen und Nachkommen, ergab durchweg sehr hohe Werte ( $\delta > 0,82$ ). Dies bedeutet eine sehr hohe relative Sterblichkeit für Nachkommen, welche aus Selbstbefruchtung hervorgegangen sind. Die Analyse von 16 Populationen zeigte hohe genetische Diversität auf Individuen- und Populationsebene ( $H_O = 0,25 - 0,65$ ;  $H_E = 0,43 - 0,73$ ). Inzuchtkoeffizienten waren relativ niedrig (mittleres  $F_{IS} = 0,15$ ) und deutlich negativ mit der rezenten Populationsgröße korreliert. In den zwei größten Populationen konnte keine Abweichung vom Hardy-Weinberg-Gleichgewicht nachgewiesen werden. Die genetische Differenzierung zwischen den Populationen ist moderat (mittleres  $F_{ST} = 0,24$ ) und deutlich abhängig von der räumlichen Distanz zwischen den Populationen. Die genetische Diversität von peripher im Verbreitungsgebiet der Art liegenden Populationen war nur wenig geringer als die von eher zentral gelegenen Populationen.

#### Kap. 2.3

Michalski S. & Durka W. (2007), **Synchronous pulsed flowering – Analysis of the flowering phenology in *Juncus* (Juncaceae)**  
*Annals of Botany* **100**: 1271-1285

Die Blühphänologie in Populationen von neun *Juncus*-Arten wurde beobachtet und analysiert. Die meisten Arten weisen auf Individuen- und Populationsebene ein stark variables, aber synchronisiertes Blühverhalten auf, welches als Blühen in Pulsen beschrieben werden kann. Hierbei erfolgte das gemeinsame Blühen der Individuen an bestimmten Tagen, welche durch Tage ohne offene Blüten getrennt waren. Die Blühvariabilität wurde durch den Variationskoeffizienten auf Populations- und Individuenebene quantifiziert ( $CV_p = 0,89 - 2,78$ ;  $CV_i = 0,77 - 2,53$ ). Die Synchronie zwischen den Individuen einer Population war stark

variabel ( $S_M = 0,43 - 0,95$ ) und nicht signifikant mit der Blühvariabilität korreliert. Eine Korrelationsanalyse zwischen Umweltparametern und dem Blühverhalten ergab nur sehr schwache Hinweise auf Temperatur als möglichen fördernden Faktor für das Blühen der untersuchten Populationen.

#### Kap. 2.4

Michalski S. & Durka W. (2007), **Pollen to ovule ratios – No conservative indicator of the breeding system.**

Manuskript

In einem Datensatz von 158 Arten waren Pollen zu Ovulum-Verhältnisse (P/O) signifikant positiv mit den Auskreuzungsraten korreliert. Logarithmierte P/O-Verhältnisse waren deutlich normal, Auskreuzungsraten bimodal verteilt. Eine Hypothese, dass P/O-Verhältnisse in konservativer Weise mit dem Befruchtungssystem korreliert seien, konnte nicht bestätigt werden. Ein eindeutiger Rückschluss von P/O-Verhältnissen auf das Befruchtungssystem einer Art war problematisch, da nur extrem hohe und niedrige P/O-Verhältnisse auch auf entsprechend hohe und niedrige Auskreuzungsraten hinwiesen.

#### Kap. 2.5

Michalski S. & Durka W. (2007), **Are larger wind-pollinated species more male biased than smaller ones? - P/O ratios as indicators for relative sex allocation.**

Manuskript

Für Arten der windbestäubten Poaceae waren P/O-Verhältnisse signifikant positiv mit der Pflanzhöhe korreliert. Die Beziehung blieb weiter signifikant, auch nach Korrektur auf Samengewicht und phylogenetische Zusammenhänge zwischen den Arten. Für die insektenbestäubten Brassicaceae, Caryophyllaceae und Polemoniaceae waren die Beziehungen zwischen P/O-Verhältnissen und Pflanzhöhe uneinheitlich. Für Arten der Brassicaceae wurde ebenfalls eine signifikant positive Korrelation nachgewiesen. Für Caryophyllaceae und Polemoniaceae erklärte die Pflanzhöhe jedoch keine Variabilität in den P/O-Verhältnissen. Mittels hierarchischer Partitionierung wurde der relative Beitrag von Pflanzhöhe und Samengewicht zu der gesamten erklärten Variabilität der P/O-Verhältnisse ermittelt. Für die Poaceen war der Beitrag von Pflanzhöhe an dieser Variabilität größer als 50 %, für alle insektenbestäubten Familien jedoch weniger als 20 %.

#### 4. Reproduktionsbiologie und Populationsgenetik der Schwarzen Binse, *Juncus atratus* – Diskussion und Synthese

Die vorliegenden Arbeiten über *J. atratus* und zur Blühphänologie einiger zusätzlicher *Juncus*-Arten zeichnen ein komplexes Bild der Fortpflanzungsbiologie der Schwarzen Binse und ihrer genetischen Populationsstruktur. Im Folgenden möchte ich meine Beobachtungen, Ergebnisse und Schlussfolgerungen für diese Art zusammenfassen. Ausgehend von morphologischen und phänologischen Betrachtungen und den genetischen Analysen diskutiere ich mögliche evolutionäre Zusammenhänge und Konsequenzen für den Artenschutz.

##### 4.1 Reproduktionsbiologie

In der hier vorliegenden Arbeit konnte gezeigt werden, dass in den untersuchten Populationen des selbstkompatiblen *Juncus atratus* vornehmlich Selbstbefruchtung stattfindet (Kap. 2.2). Nur bis zu 10 % der produzierten Samen sind aus Fremdbestäubung hervorgegangen. Dies bestätigt frühere Vermutungen und Beobachtungen für die gesamte Gattung (z.B. Buchenau 1892; Keighery 1985) und ist auch in Übereinstimmung mit einigen morphologischen Merkmalen, welche für windbestäubte Arten recht ungewöhnlich sind. So sind, wie bei anderen Junci auch, die Blüten der Schwarzen Binse hermaphroditisch und die zeitliche Trennung der Geschlechter durch Protogynie ist nur unvollkommen. Da bei Windbestäubern die Pollendichte naturgemäß an der Quelle am dichtesten ist, sollten windbestäubte, zwittrige Blüten sehr hohe Selbstbestäubungsraten aufweisen. Selbst bei selbstinkompatiblen Arten könnte in zwittrigen Blüten der eigene Pollen die Narben so besetzen, dass Bestäubung durch Fremdpollen unmöglich wird ("pollen clogging", Bawa & Opler 1975; Linder 1998). Das häufige Vorkommen eingeschlechtiger Blüten bei Windbestäubern wurden daher als Adaption zur Verhinderung von Selbstbestäubung interpretiert (Lloyd 1982; Charlesworth 1993). Windbestäubte Taxa produzieren gewöhnlich auch nur wenige Samenanlagen und Samen je Blüte (Pohl 1929; Linder 1998). Bei *Juncus* im Allgemeinen ist daher die große Zahl der je Blüte produzierten Samenanlagen (SA) und Samen besonders auffällig (z.B. *J. atratus*: SA ca. 35; Samen ca. 24; Michalski, unveröffentl.).

##### 4.1.1 Pollen /Ovulum – Verhältnisse

Angesichts der hohen Zahl produzierter Samenanlagen bei *J. atratus* und des passiven Pollentransfers durch den Wind könnte man auch eine hohe Pollenproduktion erwarten. Dies ist aber nicht der Fall. Eine bisher unveröffentlichte Zusammenstellung von P/O-Verhältnissen für 263 windbestäubte Arten zeigt, daß *Juncus*-Arten generell vergleichsweise niedrige Pollen/Ovulum-Verhältnisse aufweisen (z.B. *J. atratus*: P/O = 144, Michalski, unveröffentl.). Nach Cruden (1977) korrelieren P/O-Verhältnisse in konservativer Weise mit dem Befruchtungssystem einer Pflanze. Im Vergleich mit Crudens Zusammenstellung würde das P/O-Verhältnis für *J. atratus* fakultative Autogamie andeuten, was den Auskreuzungsraten nach tatsächlich gegeben ist. Dadurch scheint die Hypothese Crudens (1977) bestätigt. Dieser einfache, hier stimmige Rückschluss muss aber nach den vorliegenden Untersuchungen als Glücksfall angesehen werden. Wie gezeigt (Kap. 2.4), ist die Anwendung der Klassifikation Crudens besonders im Bereich intermediärer P/O-Verhältnisse zweifelhaft. Arten, welche P/O-Verhältnisse ähnlich zu *J. atratus* aufweisen, decken den gesamten Bereich möglicher Befruchtungssysteme ab (Kap. 2.4, Fig. 1). Auch ist der Vergleich des P/O-Verhältnisses von *J. atratus* mit Crudens Zusammenstellung zweifelhaft, da diese nur Daten für zoophile Arten beinhaltet. Im Allgemeinen sollten windbestäubte Arten höhere P/O-Raten aufweisen (z.B. Culley *et al.* 2002). Wenn man nur die 38 windbestäubten Arten meines Datensatzes betrachtet (ohne *J. atratus*) und diese nach

ihren Auskreuzungsraten in drei Klassen ordnet (vornehmlich selbstend, vornehmlich auskreuzend und „mixed mating“), lassen sich signifikante Unterschiede in den mittleren P/O-Verhältnissen zwischen den eher selbstenden und allen anderen Arten finden (analog zur Analyse in Kap. 2.4, Tab. 4., *J. atratus* eingeschlossen). Hier fällt das P/O-Verhältnis von *J. atratus* deutlich in die Kategorie ‚vornehmlich selbstend‘. Obwohl also der generelle Rückschluss von P/O-Verhältnissen auf das Befruchtungssystem einer Pflanze nicht empfohlen werden kann (Kap. 2.4), scheint durch weitere Vergleiche, z.B. innerhalb phylogenetischer Linien oder zu Arten mit ähnlichem Pollenvektor, eine ungefähre Einordnung des Befruchtungssystems anhand der P/O-Verhältnisse möglich.

Obwohl die Auskreuzungsraten, die nicht vorhandene Diklinie sowie die P/O-Verhältnisse gegen eine Adaptation an Fremdbestäubung sprechen, scheinen aber andere Merkmale bei *J. atratus* die Auskreuzung zu fördern: z.B. die große Narbenoberfläche und die langen Narbenäste, welche zur Blütezeit weit über die Antheren hinaus ragen und damit eine räumliche Distanz zwischen den Geschlechtern schaffen (Abb. 4).



**Abb. 4** Blüte von *Juncus atratus* kurz nach dem Öffnen der Tepalen. Noch vor dem Aufspringen der Pollensäcke spreizen sich die hier noch spiralg gedrehten Narbenäste und strecken sich zu einer Länge von etwa zwei Millimetern.

#### 4.1.2 Blühphänologie

Auch die eigentümliche Blühphänologie in Form von synchronisierten Blühpulsen auf Individuen- und Populationsebene, welche bei *J. atratus* und anderen Junci gefunden wurde, scheint eine für Selbstbestäubung unnötige Adaptation (Kap. 2.3). Der Erfolg einer autonomen Selbstbefruchtung innerhalb einzelner *Juncus*-Blüten, wie sie auch von Buchenau (1892) beschrieben wird, sollte unabhängig vom Öffnungszustand anderer Blüten sein. Es ist zwar wahrscheinlich, dass das synchronisierte Öffnen der Blüten an einer Infloreszenz auch Geitonogamie fördert, aber im Allgemeinen werden nur selektive Nachteile für diese Art der Selbstbestäubung angenommen (de Jong *et al.* 1993). Besonders bei selbstinkompatiblen Arten vermindert Geitonogamie die Menge an Pollen, welche für die Bestäubung anderer Individuen zur Verfügung steht („pollen discounting“). Da mehr Samenanlagen durch eigenen Pollen befruchtet werden, stehen auch weniger Samenanlagen für die Befruchtung durch Fremdpollen zur Verfügung („seed discounting“). Ebenso kann sich oben angesprochenes „pollen clogging“ negativ auf die weibliche Reproduktionskomponente auswirken. Bei selbstkompatiblen Pflanzen sollte Geitonogamie weder nachteilige Effekte auf den männlichen noch auf den weiblichen reproduktiven Erfolg haben. Selbst dies ist aber nur dann der Fall, wenn Nachkommen aus Selbstbefruchtung eine ähnliche Fitness aufweisen wie ausgekreuzte Nachkommen, d.h. wenn Inzuchtdepression keine Rolle spielt (de Jong *et al.* 1993; Snow *et al.* 1996). Geitonogamie wird daher als unvermeidliche Begleiterscheinung durch das gemeinsame Öffnen von mehr als einer Blüte an einem Individuum angesehen (Lloyd 1992; Jarne & Charlesworth 1993). Da Geitonogamie somit nicht das Resultat selektiver Prozesse sein sollte, können nur andere bestäubungsökologische Vorteile die Blühphänologie bei *J. atratus* bedingen.

Wie gezeigt, können Variabilität und Synchronie voneinander unabhängige Aspekte des Blühverhaltens sein. Wie in Kap. 2.3 diskutiert, könnte sich aber durch deren Kombination der selektive Vorteil der Blühstrategie erklären. Einmal wird durch das stark variable Blühen das Risiko einer unzureichenden Bestäubung durch schlechte Wetterbedingungen auf einen längeren Zeitraum verteilt und damit gemindert. Diese Risikovermeidung wäre aber auch durch ein zufälliges Blühmuster gegeben. Blühpulse auf Populationsebene entstehen erst durch ein über viele Individuen synchronisiertes Blühverhalten, wie es auch bei *J. atratus* beobachtet wurde. Wie ausgeführt, ist es wahrscheinlich, dass durch hohe Synchronie zwischen den Individuen und eine große Blütendichte während der Pulse besonders bei windbestäubten Arten Kreuzbefruchtung zwischen Individuen gefördert werden kann. Die Blühphänologie bei *J. atratus* scheint daher eher eine Adaptation an Fremdbestäubung zu sein.

Eine andere Erklärung wäre, dass das Blühverhalten nicht selektiert wurde und eine alleinige Reaktion auf bestimmte Umweltparameter darstellt. Anhand meiner Beobachtungen bei *Juncus*-Populationen konnte aber nur in wenigen Fällen ein Zusammenhang zwischen Blühmustern und den Parametern Temperatur und Luftfeuchte nachgewiesen werden. Nichtselektive Ursachen für die Blühpulse scheinen daher eher unwahrscheinlich.

Die Blühphänologie bei *J. atratus* kontrastiert also mit den ermittelten Auskreuzungsraten sowie einigen blütenmorphologischen Fakten. Welchen adaptiven Wert die Selbstbestäubung bei *J. atratus* tatsächlich besitzt, könnte durch Experimente abgeschätzt werden, welche die jeweiligen Anteile von Autogamy und Geitonogamie bei der Befruchtung genauer bestimmen (z.B. Eckert 2000). Vorläufige Ergebnisse an entmannten Blüten bei *J. atratus* zeigen einen Anteil von Geitonogamie und Allogamie für den Samenansatz von über 80 % (Michalski, unveröffentl.). Unter der Annahme, dass etwa 10 % der Samen fremdbefruchtet sind (Kap. 2.2), könnten also etwa 70 % der Samen geitonogam, etwa 20 % autogam, also durch den Pollen der eigenen Blüte, befruchtet sein. Dieser geringe Anteil tatsächlich autogam produzierter Samen lässt an einer Adaptation an Selbstbestäubung zweifeln.

#### 4.1.3 Inzuchtdepression (ID)

Die genetischen Analysen unterstützen diese spekulativen Schlussfolgerungen und zeigen, dass trotz des großen Anteils selbstbefruchteter Samen, zumeist Nachkommen aus Fremdbefruchtung für den Fortbestand von *J. atratus* verantwortlich sind. Zwei markergestützte Ansätze weisen nach, dass diese Nachkommen eine weit höhere Fitness aufweisen als Nachkommen aus Selbstbefruchtung ( $ID \delta > 0,82$ , Kap. 2.2). Dieses Ergebnis widerspricht jedoch den Vorhersagen der meisten Theorien, welche die Evolution von Befruchtungssystemen modellieren. Unabhängig von der genetischen Basis der ID (,overdominance' oder ,partial dominance') wird erwartet, dass die Kombination aus starker ID und geringen Auskreuzungsraten evolutionär instabil ist. ID mit einem Wert  $\delta > 0,5$  sollte stets die Ausbreitung eines Allels verhindern, welches Selbstbefruchtung verursacht und daher zu totaler Auskreuzung führen (Lande & Schemske 1985; Ziehe & Roberds 1989; Charlesworth & Charlesworth 1990). Unabhängig von theoretischen Vorhersagen ist es wenig verständlich, warum eine Pflanze einerseits vornehmlich geselbstete Nachkommen erzeugt, diese dann aber selektiven Mechanismen zum Opfer fallen. Welche Ansätze gibt es nun, diese ,paradoxen' Ergebnisse zu erklären?

##### 1. Methodische Fehler

Die Methodik hinter den Ergebnissen beruht auf etlichen Annahmen. So wird beispielsweise für die Ermittlung von Auskreuzungsraten vorausgesetzt, dass die Allelfrequenzen innerhalb des Pollenpools gleichmäßig über das beprobte Areal verteilt sind, sowie dass die Wahrscheinlichkeit eines Auskreuzungsereignisses unabhängig vom maternalen Genotyp sein sollte (Shaw *et al.* 1981). Die hier erfolgte Verwendung von Multilokus-Schätzungen sollte

allerdings den Einfluss möglicher Abweichungen von diesen Annahmen verringern (Shaw *et al.* 1981). Biparentale Inzucht kann dazu beitragen, dass das Maß an Selbstbefruchtung überschätzt wird. Multilokus-Methoden korrigieren zwar auf diesen Faktor, unterschätzen aber oft den Anteil der biparentalen Inzucht, da die Abweichung nur langsam mit der Anzahl zusätzlicher Markerloci abnimmt (Leclerc-Potvin & Ritland 1994; Ritland 2002). Wie in Kap. 2.2 diskutiert, sind auch für die Schätzung der ID Annahmen nötig, welche allerdings bei Verletzung nur zu geringen Abweichungen von den wahren Werten führen sollte. Auch sind die Ergebnisse über die untersuchten Populationen sowie über die verschiedenen Ansätze zur Ermittlung der ID hinweg konsistent. Daher nehme ich an, dass die Ergebnisse tatsächliche Gegebenheiten repräsentieren.

## 2. Evolutionäre Stabilität

Im Gegensatz zu den klassischen Modellen zur Evolution von Befruchtungssystemen können Modelle, welche bestäubungsökologische Prozesse wie „pollen discounting“ und/oder Pollenlimitierung berücksichtigen, zu stabilen „mixed mating systems“ führen (Ziehe & Gregorius 1988; Holsinger 1991; Johnston 1998). Für die hier diskutierten Ergebnisse ist besonders eine Arbeit von Porcher und Lande (2005) erwähnenswert. Ihr Modell, welches eine dynamische Entwicklung von ID einschließt, sagt einen evolutionär stabilen Zustand vorher, bei welchem starke Pollenlimitierung „pollen-“, und „seed-discounting“ reduzieren kann und die Selektion hohe Selbstungsraten zur Sicherung der Reproduktion favorisiert, unabhängig von möglicher ID. Die Folge sind stabile, geringe oder sehr geringe Auskreuzungsraten abhängig vom Ausmaß der Pollenlimitierung ( $t < 0,5$ , oder  $0,1 > t > 0$  für sehr starke Pollenlimitierung). Das Vorhandensein starker Pollenlimitierung bei *J. atratus* könnte also eine Ursache für die gefundenen Ergebnisse sein. Der experimentelle Nachweis von Pollenlimitierung bei *J. atratus* durch zusätzliche artifizielle Bestäubung und Vergleich des Samenansatzes mit offener Bestäubung wäre eine wichtige Bestätigung dieser Hypothese. Viele Studien an zoophilen Pflanzen beobachten Pollenlimitierung (Larson & Barrett 2000; Knight *et al.* 2005). Koenig und Ashley (2003) postulieren einen großen selektiven Einfluss von Pollenlimitierung auch für windbestäubte Pflanzen, z.B. auch auf die Evolution von stark variabler, aber synchronisierter Reproduktion, das sogenannte „masting“-Verhalten, welches deutliche Parallelen zum gepulsten Blühen bei *Juncus* aufweist (Kap. 2.3). Arbeiten zu Pollenlimitierung an windbestäubten Arten sind allerdings rar und zeigen widersprüchliche Ergebnisse (z.B. Bertness & Shumway 1992; Mckone *et al.* 1998; Knapp *et al.* 2001; Davis *et al.* 2004). Sollte das Modell von Porcher und Lande (2005) für *J. atratus* zutreffend sein, wäre die gefundene Selbstbefruchtungsrate aber das Resultat selektiver Prozesse („reproductive assurance“), was im Widerspruch zu den obigen Ausführungen im Zusammenhang mit der Blühphänologie steht. Auch bliebe die Frage, warum die genetische Last bei *J. atratus* nicht durch Selektion vermindert wird („purging“).

Unter bestimmten Voraussetzungen („symmetrical overdominance“) kann ein hohes Maß an ID durch Heterozygotenvorteil auch in stark selbstenden Populationen erhalten bleiben (Charlesworth & Charlesworth 1990). Allerdings lassen theoretische und empirische Arbeiten darauf schließen, dass ID in natürlichen Populationen eher durch rezessive, oder teilweise rezessive, nachteilige Allele verursacht wird (Charlesworth & Charlesworth 1987; Charlesworth & Charlesworth 1999; Carr & Dudash 2003). Diese Form der ID („dominance“ oder „partial dominance“-Hypothese) sollte eine positive Funktion der Anzahl von Mitosen sein, welche während der pflanzlichen Entwicklung bis zur Gametenproduktion stattfindet und bei welchen nachteilige Mutationen auftreten können („ $\Phi$ -model“ (Scofield & Schultz 2006)). Scofield und Schultz (2006) schlußfolgern eine scharfe Trennung zwischen Pflanzen mit einer geringen Anzahl Mitosen oder einer geringen Mutationsrate („low- $\Phi$  plants“) und solchen, bei welchen die Mutationsrate im Laufe des Lebens genügend hoch ist, um eine ID zu erzeugen, welche geselbsteten Nachkommen kein Überleben mehr ermöglicht und damit

„purging“ ausschließt („high- $\Phi$  plants“). Bei Ersteren könnte die gesamte Bandbreite möglicher Befruchtungssysteme evolvieren, Letztere jedoch sollten vornehmlich auskreuzend sein. Selbst wenn diese „high- $\Phi$ “-Pflanzen hohe Selbstungsraten aufweisen, wäre dies evolutionär unerheblich, da die geselbsteten Nachkommen nicht zur nächsten Generation beitragen könnten. Das heißt, Selbstbefruchtung in „high- $\Phi$ “-Pflanzen wäre stets nur eine Begleiterscheinung (Geitonogamie) und nicht adaptiv (z.B. Ishida 2006; Scofield & Schultz 2006). Wie könnte man *J. atratus* in dieses Modell integrieren? Nach Ansicht von Scofield und Schultz (2006) sind „high- $\Phi$ “-Pflanzen eher groß, ausdauernd und weisen eine lange Generationzeit auf, wie z.B. Bäume. Auch stark klonal wachsende Pflanzen können eine hohe genetische Last pro sexueller Generation ansammeln (z.B. Klekowski 1988). Wie in Kap. 2.2 diskutiert ist aber für den krautige *Juncus atratus* ein stark vegetatives Wachstum eher unwahrscheinlich. Um die Aufrechterhaltung der starken Inzuchtdepression bei *J. atratus* in diesem Modell zu erklären, müsste man für *J. atratus* eine ungewöhnlich hohe genomische Mutationsrate postulieren, deren Nachweis aufwendige Studien erfordert (z.B. Schultz *et al.* 1999).

### 3. Evolutionäre Instabilität

Denkbar wäre aber auch, dass hohe ID und hohe Selbstungsraten bei *J. atratus* auf ein evolutionär instabiles Befruchtungssystem hinweisen (siehe Rankin *et al.* 2002). Das heutige Muster wäre dann das Resultat einer in jüngerer Vergangenheit stattgefundenen Veränderung im Befruchtungssystem. Ein Vorfahr mit einem Selbstinkompatibilitätssystem und dadurch höheren Auskreuzungsraten und mehr heterozygoten Nachkommen wäre weniger von ID betroffen gewesen, und das Befruchtungssystem wäre auch unter klassischen Annahmen stabil. Nach einem Zusammenbruch des Selbstinkompatibilitätssystems könnte dann ein Zustand wie bei *J. atratus* erwartet werden. Für den nun instabilen Zustand wären mit Referenz auf das  $\Phi$ -Modell, in Abhängigkeit vom Grad der akkumulierten genetischen Last, zwei mögliche evolutionäre Folgen denkbar:

a) Die genetische Last wird ausselektiert und das Befruchtungssystem verschiebt sich permanent hin zu Autogamie. Mit der hohen Inzuchtdepression bei *J. atratus* ( $\delta \approx 1$ ) ist dies aber wenig wahrscheinlich, da geselbstete Nachkommen kaum genetische Anteile zur Adultgeneration beitragen. Auch zeigen die Beobachtungen, wie bereits oben diskutiert, keine offensichtlichen Adaptationen an intraflorale Autogamie, was zu erwarten wäre, wenn „reproductive assurance“ die Evolution der Selbstbefruchtung bedingen würde.

b) Wenn die Inzuchtdepression hoch genug ist ( $\delta \approx 1$ , oder höher) ist eine Anpassung an Autogamie durch „purging“ nicht mehr möglich (Scofield & Schultz 2006). Als möglicher Ausweg kann sich Gynodiözie oder weiter Diözie entwickeln (Miller & Venable 2000; Rankin *et al.* 2002), was Auskreuzung erzwingen und die Auswirkungen der starken Inzuchtdepression mindern würde.

Innerhalb der Gattung *Juncus* finden sich zahlreiche Beispiele für Autogamie in Form von kleistogam blühenden Arten, aber auch für Gynodiözie (*J. roemerianus*). Vergleichende Analysen des Reproduktionssystems im näheren verwandtschaftlichen Umfeld von *J. atratus*, aber auch innerhalb der gesamten Gattung könnten zu einem besseren Verständnis der hier präsentierten Ergebnisse beitragen.

## 4.2 Populationsgenetik und Artenschutz

Die populationsgenetischen Muster einer Art werden maßgeblich von ihrem Reproduktionssystem und der Lebensweise geprägt (Hamrick & Godt 1996). Obwohl aber bei *J. atratus* Selbstbefruchtung vorherrschend ist, zeigen die genetischen Diversitätsparameter für die untersuchten Populationen Werte, welche normalerweise für ausgekreuzte Arten erwartet werden oder zumindest für Arten mit einer Mischstrategie aus Fremd- und

Selbstbefruchtung (vergleiche Nybom 2004; Tab. 3). Der Schluss liegt nahe, dass die genetische Populationsstruktur von *J. atratus* stark durch die Inzuchtdepression bedingt wird.

**Tabelle 3** Diversitätsparameter für windbestäubte Kräuter ermittelt durch Mikrosatellitenanalyse. Angegeben sind die Anzahl untersuchter Populationen und Loci, die mittlere Anzahl Allele per Locus und Population (**A**), die mittlere beobachtete Heterozygotie per Population (**H<sub>o</sub>**), die mittlere erwartete Heterozygotie per Population (**H<sub>e</sub>**), sowie der mittlere Inzuchtkoeffizient per Population (**F**). Angaben zum Befruchtungssystem, welche nicht aus den jeweiligen populationsgenetischen Studien stammen, sind mit Referenzen versehen (SK – selbstkompatibel, SI – selbstinkompatibel, t - Multilokusauskreuzungsraten).

	Populationen	Loci	<b>A</b>	<b>H<sub>o</sub></b>	<b>H<sub>e</sub></b>	<b>F</b>	Befruchtungssystem
<i>Bromus tectorum</i> <sup>1</sup>	4	6	2,8	0,00	0,30	1,00	SK, selbstbefruchtend
<i>Elymus alaskanus</i> <sup>2</sup>	7	4	3,1	0,01	0,41	0,98	SK, selbstbefruchtend
<i>Oryza officinalis</i> <sup>3</sup>	18	14	1,9	0,06	0,22	0,76	?
<i>Oryza glumaepatula</i> <sup>4</sup>	3	8	3,0	0,16	0,44	0,61	SK, t = 0,01 – 0,22
<i>Bambusa arundinacea</i> <sup>5</sup>	1	3		0,19	0,55	0,75	SK, meist selbstbestäubt (?) <sup>12</sup>
<i>Typha latifolia</i> (nur ‚genets‘) <sup>6</sup>	11	9		0,25	0,29	0,13	SK, meist selbstbestäubt <sup>13</sup>
<i>Schoenoplectus americanus</i> <sup>7</sup>	1	15	3,3	0,27	0,45	0,42	?
<i>Ambrosia artemisiifolia</i> <sup>8</sup>	22	5	8,8	0,40	0,75	0,47	SK
<i>Typha angustifolia</i> (nur ‚genets‘) <sup>6</sup>	13	11		0,48	0,49	0,02	SK, meist selbstbestäubt <sup>13</sup>
<i>Oryza rufipogon</i> <sup>9</sup>	1	7	5,4	0,48	0,72	0,33	t = 0,05 - 0,60 <sup>14</sup>
<b><i>Juncus atratus</i></b>	<b>16</b>	<b>8</b>	<b>3,9</b>	<b>0,48</b>	<b>0,58</b>	<b>0,15</b>	<b>SK, t = 0,01 – 0,09</b>
<i>Schoenoplectus pungens</i> var. <i>pungens</i> <sup>7</sup>	1	12	2,6	0,63	0,61	-0,07	?
<i>Plantago lanceolata</i> <sup>10</sup>	2	5	12,7	0,67	0,89	0,24	SI
<i>Plantago maritima</i> <sup>11</sup>	1	6	5,5	0,72	0,69	-0,02	SI/SK

<sup>1</sup>Ramakrishnan *et al.* 2006; <sup>2</sup>Sun & Salomon 2003; <sup>3</sup>Gao 2005; <sup>4</sup>Karasawa *et al.* 2007; <sup>5</sup>Nayak & Rout 2005; <sup>6</sup>Tsyusko *et al.* 2005; <sup>7</sup>Blum *et al.* 2005; <sup>8</sup>Genton *et al.* 2005; <sup>9</sup>Kuroda *et al.* 2005; <sup>10</sup>Hale & Wolff 2003; <sup>11</sup>Nilsson *et al.* 2006; <sup>12</sup>Indira 1988; <sup>13</sup>Krattinger 1975; <sup>14</sup>Morishima & Barbier 1990.

Im Vergleich mit anderen Mikrosatellitenstudien an Pflanzen (siehe Nybom 2004) ist die genetische Differenzierung zwischen allen untersuchten Populationen von *J. atratus* moderat (mittleres  $F_{ST} = 0,24$ ). Andere ausdauernde Arten weisen vergleichbare Werte auf. Da bei *J. atratus* die Pollenproduktion nur gering und die Selbstbefruchtungsrate hoch ist, wird Genfluss durch Pollen aber nur eine geringe Rolle spielen. Auch lassen experimentelle Ansätze mit Pollenfallen sowie Vaterschaftsanalysen von Nachkommen innerhalb einer Population vermuten, dass die Wahrscheinlichkeit zur Kreuzbefruchtung über wenige Meter hinaus nur sehr gering ist (Michalski, unveröffentl.). Im Gegensatz zu auskreuzenden Arten sollten bei Selbstbestäubern die oftmals kleinen Samen wesentlich mehr zum Genfluss beitragen als der Pollendispersal (Übersicht in: Ouborg *et al.* 1999). Tatsächlich weist die Vielzahl gebildeter Samen bei *J. atratus* auf ein gutes Ausbreitungspotential hin. Die Samen von *J. atratus* besitzen ein langes Schwimmvermögen und eine ausgeprägte Keimfähigkeit im Wasser (Alsleben *et al.* 2004), was eine Adaptation an Hydrochorie vermuten läßt. Durch die wassergebundenen Standorte der Art kann daher angenommen werden, dass die Samen vorwiegend hydrochor verbreitet werden, auch wenn durch die geringe Größe der Samen Anemochorie möglich ist (Richards & Clapham 1941b).

Die populationsgenetischen Untersuchungen weisen aber darauf hin, daß *J. atratus* keine klassische Pionierart ist. Trotz Selbstkompatibilität und dem Potential der Samen für „long-distance dispersal“ (vergleiche Baker 1955) sind die Individuen der untersuchten Populationen genetisch zu divers, um auf ein Kolonisierungsereignis mit einem oder wenigen Individuen zurückzugehen. Auch dürfte die starke Inzuchtdepression die Etablierung einer Population durch einzelne oder wenige Individuen erschweren. Das von dem großen Ausbreitungspotential der Samen nur wenig realisiert ist, mag zu der relativ hohen genetischen Differenzierung selbst zwischen den räumlich untereinander nahe gelegenen deutschen oder ungarischen Populationen beitragen (Kap. 2.2). Mögliche Gründe hierfür sind aber auch die geringe Populationsdichte und die deutliche räumliche Isolierung, zumindest

der gut untersuchten deutschen Populationen. Der menschliche Einfluss auf den Wasserlauf und die Hochwasserdynamik hat in den letzten zwei Jahrhunderten stark zugenommen (am Beispiel Elbe: Kiene *et al.* 2002). Für die Stromtalpflanze *J. atratus* mit einer vermutlich hydrochoren Samenverbreitung und nur sehr geringem Genaustausch durch Pollen kann sich dies negativ auf den Genfluss zwischen den lokalen Populationen ausgewirkt haben.

Auch der andauernde Bestandsrückgang von *J. atratus* in Mitteleuropa, welcher die Zahl als auch die Größe der Vorkommen betrifft (Burkart 1995; K. Alsleben, pers. Mitt.), sollte Einfluss auf die genetische Diversität der Art ausüben. Eine geringe Populationsgröße kann genetische Drift erhöhen sowie den Auskreuzungserfolg des Einzelindividuums negativ beeinflussen. Dies kann die Fitness der erzeugten Nachkommen und auf Dauer die genetische Diversität der Population verringern (z.B. Barrett & Kohn 1991). Dieser Zusammenhang ist in unzähligen Studien nachgewiesen (z.B. Raijmann *et al.* 1994; Lammi *et al.* 1999; Van Rossum & Prentice 2004; Hensen & Oberprieler 2005; Eckstein *et al.* 2006).

Erstaunlicherweise weisen aber auch die sehr kleinen Populationen von *J. atratus* noch eine hohe allelische Diversität auf (Kap. 2.2). Es konnte kein Zusammenhang zwischen Populationsgröße und genetischen Diversitätsparametern gefunden werden. Bei ausdauernden Arten muss die erwartete negative Korrelation zwischen rezenter Populationsgröße und neutraler genetischer Vielfalt nicht unbedingt gegeben sein, da eine Reaktion der Population auf Habitatveränderung verzögert sein kann (Routley *et al.* 1999; Colling & Matthies 2006). Auch der Auskreuzungserfolg kann weniger von der absoluten Populationsgröße als vielmehr von der Individuendichte abhängig sein (van Treuren *et al.* 1993). Dieser Befund ist gerade bei windbestäubten Arten sehr wahrscheinlich (vergleiche z.B. Koelewijn 2004). Auch eine ausdauernde Samenbank, welche für *J. atratus* zu vermuten ist (Kap. 2.2), kann die erwarteten Effekte geringer Populationsgröße mindern (Templeton & Levin 1979). Auch wenn keine genetische Verarmung kleinerer Populationen von *J. atratus* zu finden ist, korreliert der Inzuchtkoeffizient  $F_{IS}$  deutlich negativ mit der Populationsgröße. Zusammen mit der starken Inzuchtdepression, welche bei der frühen Etablierung der Sämlinge zu wirken scheint, sollte sich dies negativ auf die Rekrutierung von Nachkommen auswirken. Im Allgemeinen werden Sämlinge in den deutschen Populationen nur selten gefunden (K. Alsleben, pers. Mitt.; Michalski, pers. Beob.). Es bleibt aber für *J. atratus* noch zu untersuchen, ob ein Zusammenhang zwischen Populationsgröße und dem Auftreten bzw. der Fitness von Sämlingen vorhanden ist (vergleiche z.B. Oostermeijer *et al.* 1994).

Die Größe von peripher im Verbreitungsareal liegende Populationen von *J. atratus* war nicht verschieden zu den zentralen Populationen. Trotzdem wiesen periphere Populationen relativ zu zentralen Populationen etwas weniger genetische Diversität auf (Kap. 2.2). Geringere beobachtete Heterozygotie und höhere Inzuchtkoeffizienten könnten auf höhere Inzucht in den peripheren Populationen hindeuten. Einige Studien, welche den Auskreuzungserfolg in Bezug zur Lage einer Population im Verbreitungsgebiet untersuchten, fanden mehr Inzucht in peripheren Populationen, erklären dies aber mit geringeren Populationsgrößen (Robledo-Arnuncio *et al.* 2004; Mimura & Aitken 2007). Daher sind möglicherweise eher historische Prozesse für die gefundenen Unterschiede zwischen den Populationen von *J. atratus* verantwortlich (siehe Kap. 2.2).

Welche Schlussfolgerungen und Empfehlungen für den Schutz der Schwarzen Binse in Deutschland lassen sich durch die vorliegende Arbeit ableiten? Zunächst sollte erwähnt werden, dass der Schutzwert von peripher im Verbreitungsgebiet liegenden Populationen umstritten ist (Lesica & Allendorf 1995). Einerseits können periphere Populationen im Vergleich mit zentralen Populationen genetisch und morphologisch verschieden sein und Genotypen beinhalten, welche an die extremeren Umweltbedingungen angepasst sind. Andererseits ist es aber möglich, daß periphere Populationen wenig evolutionäres Potential aufweisen, da sie nur durch Migration von Genotypen aus den zentralen Gebieten aufrechterhalten werden und die Populationen durch z.B. erhöhte Inzucht und

Inzuchtdepression demographisch instabil sind. Welche dieser Möglichkeiten für *J. atratus* zutrifft, ist aufgrund der rezenten Situation schwer zu beantworten. Aktueller Genaustausch zwischen peripheren und zentralen Populationen ist jedoch mit großer Wahrscheinlichkeit auszuschließen. Trotzdem zeigen die untersuchten peripheren Populationen hohe Selbstbefruchtung und Inzuchtdepression. Ob diese Faktoren für die demographische Stabilität der Populationen von Bedeutung sind, könnte durch eine vergleichende Analyse der Reproduktionscharakterika zwischen peripheren und zentralen Populationen untersucht werden.

Unabhängig von der geografischen Lage im Verbreitungsgebiet sind im Zusammenhang mit der generativen Überdauerung einer Population und deren Schutz auch phänologische Aspekte zu betrachten. Da bei der Schwarzen Binse das Ausreifen der Kapseln und damit die Ausschüttung der Samen etwa im Juli/August erfolgt, kann die Art auf früher gemähten oder beweideten Stromtalwiesen höchstens vegetativ persistieren. Tatsächlich wächst *J. atratus* an vielen deutschen Standorten eher in den Randbereichen der Habitate, welche von Mahd und Beweidung weniger betroffen sind (z.B. in Vehlgast, Havelberg). Eine extensive, spät im Jahr erfolgende oder über die Jahre diskontinuierliche Nutzung der vorhandenen und potentiellen Habitate wäre für die Schwarze Binse also von Vorteil.

Aufgrund der hohen Inzuchtdepression sind für die generative Fortpflanzung von *J. atratus* vor allem ausgekreuzte Nachkommen von Bedeutung. Besonders bei Windbestäubern ist der Auskreuzungserfolg von Populationsgröße sowie von der Individuendichte abhängig (z.B. Nilsson & Wästljung 1987; Allison 1990; Knapp *et al.* 2001; Steven & Waller 2007). Generell wurde für Pflanzenarten auf Basis verschiedener Überlegungen vorgeschlagen, dass eine Population mindestens 2000 Individuen umfassen sollten, um eine dauerhafte Erhaltung zu gewährleisten (Reed 2005, und dort zusammengefasste Literatur). Nur zwei der untersuchten Populationen von *J. atratus* weisen rezent etwa diese Größe auf (Malacky, Slowenien und Satoraljaújhely, Ungarn). Tatsächlich sind es diese Populationen, welche sich auch im Hardy-Weinberg-Gleichgewicht befinden. Da aber auch in kleineren sowie in den peripheren Populationen von *J. atratus* trotz hoher Inzucht hohe allelische Diversität und damit auch möglicherweise adaptives Potential vorhanden ist, sollten allen Vorkommen dieser hochinteressanten Art Schutzmaßnahmen nicht verwehrt bleiben.

## 5. Literatur

- Ackerman J.D.** (2000) Abiotic pollen and pollination: ecological, functional, and evolutionary perspectives. In: *Pollen and Pollination*, (Hrsg. Pacini E., Dafni A. & Hesse M.), S. 167-185. Springer, Wien.
- Aide T.M.** (1986) The influence of wind and animal pollination on variation on outcrossing rates. *Evolution* **40**: 434-435.
- Allison T.D.** (1990) Pollen production and plant density affect pollination and seed production in *Taxus canadensis*. *Ecology* **71**: 516-522.
- Alsleben K., Burkart M. & Wichmann M.** (2004) Germination, establishment and spreading of *Juncus atratus* – a species adapted to disturbances. *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie* **34**: 243.
- Anderson G.J., Bernardello G., Stuessy T.F. & Crawford D.J.** (2001) Breeding system and pollination of selected plants endemic to Juan Fernandez Islands. *American Journal of Botany* **88**: 220-233.
- Baker H.G.** (1955) Self-compatibility and establishment after 'long-distance' dispersal. *Evolution* **9**: 347-348.
- Baker H.G. & Hurd P.D.** (1968) Intrafloral ecology. *Annual Review of Entomology* **13**: 385-414.
- Barrett S.C.H.** (2002) The evolution of plant sexual diversity. *Nature Reviews Genetics* **3**: 274-284.
- Barrett S.C.H., Baker A.M. & Jesson L.K.** (2000) Mating strategies in monocotyledons. In: *Monocots: Systematics and evolution*, (Hrsg. Wilson K. L. & Morrison D. A.), S. 258-269. OSIRO, Melbourne, Australia.
- Barrett S.C.H. & Eckert C.G.** (1990) Variation and evolution of mating systems in seed plants. In: *Biological approaches and evolutionary trends in plants*, (Hrsg. Kawano S.), S. 229-254. Academic Press, London.
- Barrett S.C.H., Harder L.D. & Worley A.C.** (1996) The comparative biology of pollination and mating in flowering plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **351**: 1271-1280.
- Barrett S.C.H. & Kohn J.R.** (1991) Genetic and evolutionary consequences of small population size in plant: Implications for conservation. In: *Genetics and conservation of rare plants*, (Hrsg. Falk D. A. & Holsinger K. E.), S. 3-30. Oxford University Press, New York.
- Bawa K.S. & Opler P.A.** (1975) Dioecism in tropical forest trees. *Evolution* **29**: 167-179.
- Berge G., Nordal I. & Hestmark G.** (1998) The effect of breeding systems and pollination vectors on the genetic variation of small plant populations within an agricultural landscape. *Oikos* **81**: 17-29.
- Bertness M.D. & Shumway S.W.** (1992) Consumer driven pollen limitation of seed production in marsh grasses. *American Journal of Botany* **79**: 288-293.

- Bianchi D.E., Schwemmin D.J. & Wagner Jr. W.H.** (1959) Pollen release in the Common Ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*). *Botanical Gazette* **120**: 235-243.
- Bianchini M. & Pacini E.** (1996) Explosive anther dehiscence in *Ricinus communis* L. involves cell wall modifications and relative humidity. *International Journal of Plant Sciences* **157**: 739-745.
- Blum M.J., McLachlan J.S., Saunders C.J. & Herrick J.D.** (2005) Characterization of microsatellite loci in *Schoenoplectus americanus* (Cyperaceae). *Molecular Ecology Notes* **5**: 661-663.
- Bolmgren K., Eriksson O. & Linder H.P.** (2003) Contrasting flowering phenology and species richness in abiotically and biotically pollinated angiosperms. *Evolution* **57**: 2001-2011.
- Bosch M., Simon J., Molero J. & Blanche C.** (2001) Breeding systems in tribe Delphinieae (Ranunculaceae) in the western Mediterranean area. *Flora* **196**: 101-113.
- Brunet J.** (1992) Sex allocation in hermaphroditic plants. *Trends in Ecology & Evolution* **7**: 79-84.
- Buchenau F.** (1892) Ueber die Bestäubungs-Verhältnisse bei den Juncaceen. *Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik* **24**: 363-424.
- Buchenau F.** (1890) Monographia Juncacearum. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* **12**: 1-495.
- Buchenau, F.** (1906) IV. 36. Juncaceae. In: *Das Pflanzenreich - Regni vegetabilis conspectus*, (Hrsg: Engler, A.), Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig.
- Burkart M.** (2001) River corridor plants (Stromtalpflanzen) in Central European lowland: a review of a poorly understood plant distribution pattern. *Global Ecology and Biogeography* **10**: 449-468.
- Burkart M.** (1995) *Juncus atratus* KROCKER in Nordostdeutschland. *Verhandlungen des Botanischen Vereins von Berlin und Brandenburg* **128**: 83-107.
- Campbell D.R.** (2000) Experimental tests of sex-allocation theory in plants. *Trends in Ecology & Evolution* **15**: 227-232.
- Carr D.E. & Dudash M.R.** (2003) Recent approaches into the genetic basis of inbreeding depression in plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **358**: 1071-1084.
- Charlesworth B. & Charlesworth D.** (1999) The genetic basis of inbreeding depression. *Genetical Research* **74**: 329-340.
- Charlesworth D.** (1993) Why are unisexual flowers associated with wind pollination and unspecialized pollinators? *American Naturalist* **141**: 481-490.
- Charlesworth D.** (2003) Effects of inbreeding on the genetic diversity of populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **358**: 1051-1070.

- Charlesworth D. & Charlesworth B.** (1981) Allocation of resources to male and female functions in hermaphrodites. *Biological Journal of the Linnean Society* **15**: 57-74.
- Charlesworth D. & Charlesworth B.** (1987) Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *Annual Review of Ecology and Systematics* **18**: 237-268.
- Charlesworth D. & Charlesworth B.** (1990) Inbreeding depression with heterozygote advantage and its effect on selection for modifiers changing the outcrossing rate. *Evolution* **44**: 870-888.
- Charlesworth D. & Morgan M.T.** (1991) Allocation of resources to sex functions in flowering plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **332**: 91-102.
- Charlesworth D., Morgan M.T. & Charlesworth B.** (1990) Inbreeding depression, genetic load, and the evolution of outcrossing rates in a multilocus system with no linkage. *Evolution* **44**: 1469-1489.
- Charnov E.L.** (1982) *The theory of sex allocation*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Charnov E.L.** (1979) Simultaneous hermaphroditism and sexual selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **76**: 2480-2484.
- Cheptou P.O. & Schoen D.J.** (2002) The cost of fluctuating inbreeding depression. *Evolution* **56**: 1059-1062.
- Chouteau M., Barabe D. & Gibernau M.** (2006) A comparative study of inflorescence characters and pollen-ovule ratios among the genera *Philodendron* and *Anthurium* (araceae). *International Journal of Plant Sciences* **167**: 817-829.
- Colling G. & Matthies D.** (2006) Effects of habitat deterioration on population dynamics and extinction risk of an endangered, long-lived perennial herb (*Scorzonera humilis*). *Journal of Ecology* **94**: 959-972.
- Connor H.E.** (1979) Breeding systems in the Grasses - A survey. *New Zealand Journal of Botany* **17**: 547-574.
- Cox P.A.** (1991) Abiotic pollination: an evolutionary escape for animal-pollinated angiosperms. *Philosophical transactions of the Royal Society of London, Series B* **333**: 217-224.
- Crane P.R.** (1986) Form and function in wind dispersed pollen. In: *Pollen and Spores: Form and Function*, S. 179-202.
- Cruden R.W.** (2000) Pollen grains: why so many? *Plant Systematics and Evolution* **222**: 143-165.
- Cruden R.W.** (1977) Pollen-ovule ratios: A conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution* **31**: 32-46.
- Culley T.M., Weller S.G. & Sakai A.K.** (2002) The evolution of wind pollination in angiosperms. *Trends in Ecology & Evolution* **17**: 361-369.

- Darwin C.R.** (1876) *The effects of cross and self fertilisation in the vegetable kingdom*. Murray, London.
- Davis H.G., Taylor C.M., Lambrinos J.G. & Strong D.R.** (2004) Pollen limitation causes an Allee effect in a wind-pollinated invasive grass (*Spartina alterniflora*). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **101**: 13804-13807.
- de Jong T.J. & Klinkhamer P.G.L.** (1994) Plant size and reproductive success through female and male function. *Journal of Ecology* **82**: 399-402.
- de Jong T.J., Waser N.M. & Klinkhamer P.G.L.** (1993) Geitonogamy: The neglected side of selfing. *Trends in Ecology & Evolution* **8**: 321-325.
- Drabkova L., Kirschner J., Seberg O., Petersen G. & Vlcek C.** (2003) Phylogeny of the Juncaceae based on *rbcL* sequences with special emphasis on *Luzula* DC. and *Juncus* L. *Plant Systematics and Evolution* **240**: 133-147.
- Drabkova L., Kirschner J. & Vlcek C.** (2006) Phylogenetic relationships within *Luzula* DC. and *Juncus* L. (Juncaceae): A comparison of phylogenetic signals of *trnL-trnF* intergenic spacer, *trnL* intron and *rbcL* plastome sequence data. *Cladistics* **22**: 132-143.
- Eckert C.G.** (2000) Contributions of autogamy and geitonogamy to self-fertilization in a mass-flowering, clonal plant. *Ecology* **81**: 532-542.
- Eckstein R.L., O'Neill R.A., Danihelka J., Otte A. & Kohler W.** (2006) Genetic structure among and within peripheral and central populations of three endangered floodplain violets. *Molecular Ecology* **15**: 2367-2379.
- Edgar E.** (1964) The leafless species of *Juncus* in New Zealand. *New Zealand Journal of Botany* **2**: 177-204.
- Eleuterius L.N.** (1984) Sex distribution in the progeny of the salt marsh rush, *Juncus roemerianus*, in Mississippi. *Castanea* **49**: 35-38.
- Eleuterius L.N. & McDaniel S.** (1974) Observations on the flowers of *Juncus roemerianus*. *Castanea* **39**: 103-108.
- Ertter B.** (1986) The *Juncus triformis* complex. *Memoirs of The New York Botanical Garden* **39**: 1-90.
- Faegri K. & van der Pijl L.** (1979) *The principles of pollination ecology*. Pergamon Press, Oxford.
- Fisher R.A.** (1941) Average excess and average effect of a gene substitution. *Annals of Eugenics* **11**: 53-63.
- Fox J.F.** (1992) Pollen limitation of reproductive effort in willows. *Oecologia* **90**: 283-287.
- Gao L.Z.** (2005) Microsatellite variation within and among populations of *Oryza officinalis* (Poaceae), an endangered wild rice from China. *Molecular Ecology* **14**: 4287-4297.

- Genton B.J., Shykoff J.A. & Giraud T.** (2005) High genetic diversity in French invasive populations of common ragweed, *Ambrosia artemisiifolia*, as a result of multiple sources of introduction. *Molecular Ecology* **14**: 4275-4285.
- Godt M.J. W. & Hamrick J.L.** (1998) Allozyme diversity in the grasses. In: *Population biology of grasses*, (Hrsg. Cheplick G. P.), S. 11-29. Cambridge University Press, Cambridge.
- Goodwillie C.** (1999) Wind pollination and reproductive assurance in *Linanthus parviflorus* (Polemoniaceae), a self-incompatible annual. *American Journal of Botany* **86**: 948-954.
- Goodwillie C., Kalisz S. & Eckert C.G.** (2005) The evolutionary enigma of mixed mating systems in plants: Occurrence, theoretical explanations, and empirical evidence. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* **36**: 47-79.
- Goudet J.** (1995) FSTAT v-1.2: a computer program to calculate *F*-statistics. *The Journal of Heredity* **86**: 485-486.
- Graebner P.** (1934) Juncaceae. In: *Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas, Band I, Abteilung 3*, (Hrsg. Kirchner O., Loew E., Schröter C. & Wangerin W.), S. 80-221. Verlag für Landwirtschaft und Naturwissenschaften, Stuttgart.
- Grant V.** (1949) Pollination systems as isolating mechanisms in Angiosperms. *Evolution* **3**: 82-97.
- Gregorius H.R., Ziehe M. & Ross M.D.** (1987) Selection caused by self-fertilization 1. Four measures of self-fertilization and their effects on fitness. *Theoretical Population Biology* **31**: 91-115.
- Hale M.L. & Wolff K.** (2003) Polymorphic microsatellite loci in *Plantago lanceolata*. *Molecular Ecology Notes* **3**: 134-135.
- Hamilton W.D.** (1967) Extraordinary sex ratios. *Science* **156**: 477-488.
- Hamrick J.L. & Godt M.J.W.** (1996) Effects of life-history traits on genetic diversity in plant species. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **351**: 1291-1298.
- Hamrick J.L. & Godt M.J.W.** (1990) Allozyme diversity in plant species. In: *Plant population genetics, breeding, and genetic resources*, (Hrsg. Brown A.H.D., Clegg M.T., Kahler A.L. & Weir B.S.), S. 43-63. Sinauer Associates Inc., Sunderland, Massachusetts.
- Hansman D.J.** (2001) Floral biology of dry rainforest in north Queensland and a comparison with adjacent savanna woodland. *Australian Journal of Botany* **49**: 137-153.
- Harder L.D.** (2000) Pollen dispersal and the floral diversity of monocotyledons. In: *Monocots: Systematics and evolution*, (Hrsg. Wilson K. L. & Morrison D. A.), S. 243-257. CSIRO, Melbourne, Australia.
- Harder L.D. & Barrett S.C.H.** (1995) Pollen dispersal and mating patterns in animal-pollinated plants. In: *Floral Biology: Studies on floral evolution in animal-pollinated plants*, (Hrsg. Lloyd D.G. & Barrett S.C.H.), S. 140-190. Chapman & Hall, New York.

- Harder L.D. & Wilson W.G.** (1998) A clarification of pollen discounting and its joint effects with inbreeding depression on mating system evolution. *American Naturalist* **152**: 684-695.
- Heinrich B.** (1976) Flowering phenologies - Bog, woodland, and disturbed Habitats. *Ecology* **57**: 890-899.
- Hensen I. & Oberprieler C.** (2005) Effects of population size on genetic diversity and seed production in the rare *Dictamnus albus* (Rutaceae) in central Germany. *Conservation Genetics* **6**: 63-73.
- Hewitt G.M.** (1996) Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biological Journal of the Linnean Society* **58**: 247-276.
- Holsinger K.E.** (1991) Mass-action models of plant mating systems - the evolutionary stability of mixed mating systems. *American Naturalist* **138**: 606-622.
- Holsinger K.E.** (1988) Inbreeding depression does'nt matter - the genetic basis of mating-system evolution. *Evolution* **42**: 1235-1244.
- Igic B. & Kohn J.R.** (2006) The distribution of plant mating systems: Study bias against obligately outcrossing species. *Evolution* **60**: 1098-1103.
- Indira E.P.** (1988) Albino gene carriers and mating system in *Bambusa arundinacea* (Retz) Willd. *Silvae Genetica* **37**: 249-250.
- Ishida K.** (2006) Maintenance of inbreeding depression in a highly self-fertilizing tree, *Magnolia obovata* Thunb. *Evolutionary Ecology* **20**: 173-191.
- Jacquemart A.L.** (2004) Floral traits of Belgian Ericaceae species: Are they good indicators to assess the breeding systems? *Belgian Journal of Botany* **136**: 154-164.
- Jain S.K.** (1976) Evolution of inbreeding in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* **7**: 469-495.
- Jarne P. & Charlesworth D.** (1993) The evolution of the selfing rate in functionally hermaphrodite plants and animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* **24**: 441-466.
- Jarne P. & Lagoda P.J.L.** (1996) Microsatellites, from molecules to populations and back. *Trends in Ecology & Evolution* **11**: 424.
- Johnston M.O.** (1998) Evolution of intermediate selfing rates in plant: pollination ecology versus deleterious mutations. *Genetica* **102-103**: 267-278.
- Jones, E., Simpson, D., Hodkinson, T.R., Chase, M.W. & Parnell, J.A.N.** (2004) The Juncaceae-Cyperaceae interference: A combined plastid sequence analysis. Unpublished manuscript.
- Jonsson, B.O.** (1998) *Genetic variation, clonal diversity and breeding system in sedges (Carex)*. PhD-Thesis, Lund University.
- Karasawa M.M.G., Vencovsky R., Silva C.M., Zucchi M.I., Oliveira G.C.X. & Veasey E.A.** (2007) Mating system of Brazilian *Oryza glumaepatula* populations studied with microsatellite markers. *Annals of Botany* **99**: 245-253.

- Keighery G.J.** (1985) Breeding systems of the Wetsern Australian flora IV. *Juncus* and *Luzula* (Juncaceae). *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* **105**: 279-283.
- Kiene S., Harms O., Büchele B. & Nestmann F.** (2002) Morphologische Entwicklung der Elbe vor dem Hintergrund anthropogener Einflüsse - eine Zusammenstellung von Angaben aus der Literatur. In: *Morphodynamik der Elbe*, (Hrsg. Nestmann F. & Büchele B.), S. 31-40. Institut für Wasserwirtschaft und Kulturtechnik, Universität Karlsruhe (TH), Karlsruhe.
- Kirschner, J., Balslev, H., Brooks, R.E., Clemants, S.E., Ertter, B., Hämet-Ahti, L., Alvarez, M.C.F.C., Novara, L.J., Novikov, V.S., Simonov, S.S., Snogerup, S., Wilson, K.L. & Zika, P.F.** (2002a) Juncaceae 3: *Juncus* subg. *Agathryon*. S.1-192. Canberra, Australian Biological Resource Study. Species Plantarum: Flora of the world [8].
- Kirschner, J., Balslev, H., Clemants, S.E., Ertter, B., Alvarez, M.C.F.C., Hämet-Ahti, L., Miyamoto, F., Noltie, H.J., Novara, L.J., Novikov, V.S., Simonov, S.S., Snogerup, S. & Wilson, K.L.** (2002b) Juncaceae 2: *Juncus* subg. *Juncus*. S.1-336. Canberra, Australian Biological Resource Study. Species Plantarum: Flora of the world [7].
- Kirschner, J., Èèèka, A., Coffey Swab, J., Edgar, E., Garcia-Herran, K., Hämet-Ahti, L., Kaplan, Z., Novara, L.J., Novikov, V.S. & Wilton, A.** (2002c) Juncaceae 1: *Rostkovia* to *Luzula*. S.1-237. Canberra, Australian Biological Resource Study. Species Plantarum: Flora of the world [6].
- Klapkarek N.** (1995) Ein Fundort der Schwarzen Binse (*Juncus atratus* KROCKER) im südlichen Brandenburg. *Verhandlungen des Botanischen Vereins von Berlin und Brandenburg* **128**: 109-112.
- Klekowski E.J.** (1988) Progressive cross-sterility and self-sterility associated with aging in fern clones and perhaps other plants. *Heredity* **61**: 247-253.
- Klinkhamer P.G.L., deJong T.J. & Metz H.** (1997) Sex and size in cosexual plants. *Trends in Ecology & Evolution* **12**: 260-265.
- Knapp E.E., Goedde M.A. & Rice K.J.** (2001) Pollen-limited reproduction in blue oak: implications for wind pollination in fragmented populations. *Oecologia* **128**: 48-55.
- Knight T.M., Steets J.A., Vamosi J.C., Mazer S.J., Burd M., Campbell D.R., Dudash M.R., Johnston M.O., Mitchell R.J. & Ashman T.L.** (2005) Pollen limitation of plant reproduction: Pattern and process. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* **36**: 467-497.
- Knoll, F.** (1921-1926) Insekten und Blumen: experimentelle Arbeiten zur Vertiefung unserer Kenntnisse über die Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Tieren. *Abhandlungen der zoologisch-botanischen Gesellschaft Wien* **12** (1-3).
- Knuth P.** (1898) *Handbuch der Blütenbiologie*. Engelmann, Leipzig.
- Köbele C.P. & Tillich H.-J.** (2001) Die Infloreszenzen der Juncaceae. *Sendtnera* **7**: 137-161.
- Kochmer J.P. & Handel S.N.** (1986) Constraints and competition in the evolution of flowering phenology. *Ecological Monographs* **56**: 303-325.

- Koelewijn H.P.** (2004) Sibling competition, size variation and frequency-dependent outcrossing advantage in *Plantago coronopus*. *Evolutionary Ecology* **18**: 51-74.
- Koenig W.D. & Ashley M.V.** (2003) Is pollen limited? The answer is blowin' in the wind. *Trends in Ecology & Evolution* **18**: 157-159.
- Koorevaar G.N., Ivanovic S., Van Damme J.M.M., Koelewijn H.P., Van't Westende W.P.C., Smulders M.J.M. & Vosman B.** (2002) Dinucleotide repeat microsatellite markers for buck's-horn plantain (*Plantago coronopus*). *Molecular Ecology Notes* **2**: 524-526.
- Krattinger K.** (1975) Genetic mobility in *Typha*. *Aquatic Botany* **1**: 57-70.
- Kuroda Y., Urairong H. & Sato Y.I.** (2005) Differential heterosis in a natural population of Asian wild rice (*Oryza rufipogon* Griff.) due to reproductive strategy and edge effect. *Genetic Resources and Crop Evolution* **52**: 151-160.
- Lammi A., Siikamaki P. & Mustajarvi K.** (1999) Genetic diversity, population size, and fitness in central and peripheral populations of a rare plant *Lychnis viscaria*. *Conservation Biology* **13**: 1069-1078.
- Lande R. & Schemske D.W.** (1985) The evolution of self-fertilization and inbreeding depression in plants. I. Genetic models. *Evolution* **39**: 24-40.
- Larson B.M.H. & Barrett S.C.H.** (2000) A comparative analysis of pollen limitation in flowering plants. *Biological Journal of the Linnean Society* **69**: 503-520.
- Latta R. & Ritland K.** (1994) Conditions favoring stable mixed mating systems with jointly evolving inbreeding depression. *Journal of theoretical biology* **170**: 15-23.
- Lauvergeat V., Barre P., Bonnet M. & Ghesquiere M.** (2005) Sixty simple sequence repeat markers for use in the Festuca-Lolium complex of grasses. *Molecular Ecology Notes* **5**: 401-405.
- Leclerc-Potvin C. & Ritland K.** (1994) Modes of self-fertilization in *Mimulus guttatus* (Scrophulariaceae) - A Field Experiment. *American Journal of Botany* **81**: 199-205.
- Leimu R., Mutikainen P., Koricheva J. & Fischer M.** (2006) How general are positive relationships between plant population size, fitness and genetic variation? *Journal of Ecology* **94**: 942-952.
- Les D.H.** (1988) Breeding systems, population structure, and evolution in hydrophilous angiosperms. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **75**: 819-835.
- Lesica P. & Allendorf F.W.** (1995) When are peripheral populations valuable for conservation? *Conservation Biology* **9**: 753-760.
- Linder H.P.** (1998) Morphology and the evolution of wind pollination. In: *Reproductive Biology in systematics, conservation and economic botany*, (Hrsg. Owens S.J. & Rudall P.J.), S. 123-135. Royal Botanic Garden, Kew.
- Lisci M., Tanda C. & Pacini E.** (1994) Pollination ecophysiology of *Mercurialis annua* L. (Euphorbiaceae), An anemophilous species flowering all year round. *Annals of Botany* **74**: 125-135.

- Lloyd D.G.** (1982) Selection of combined versus separate sexes in seed plants. *American Naturalist* **120**: 571-585.
- Lloyd D.G.** (1984) Gender allocations in outcrossing cosexual plants. In: *Perspectives on plant population ecology*, (Hrsg. Dirzo R. & Sarukhan J.), S. 277-300. Sinauer, Sunderland, MA.
- Lloyd D.G.** (1992) Self-fertilization and cross-fertilization in plants 2. The selection of self-fertilization. *International Journal of Plant Sciences* **153**: 370-380.
- Lönn M. & Prentice H.C.** (2002) Gene diversity and demographic turnover in central and peripheral populations of the perennial herb *Gypsophila fastigiata*. *Oikos* **99**: 489-498.
- Lopez J., Rodriguez-Riano T., Ortega-Olivencia A., Devesa J.A. & Ruiz T.** (1999) Pollination mechanisms and pollen-ovule ratios in some Genisteae (Fabaceae) from Southwestern Europe. *Plant Systematics and Evolution* **216**: 23-47.
- Matsui T., Omasa K. & Horie T.** (1999) Mechanism of anther dehiscence in rice (*Oryza sativa* L.). *Annals of Botany* **84**: 501-506.
- Mckone M.J., Lund C.P. & O'Brien J.M.** (1998) Reproductive biology of two dominant prairie grasses (*Andropogon gerardii* and *Sorghastrum nutans*, Poaceae): Male-biased sex allocation in wind-pollinated plants? *American Journal of Botany* **85**: 776-783.
- Miller J.S. & Venable D.L.** (2000) Polyploidy and the evolution of gender dimorphism in plants. *Science* **289**: 2335-2338.
- Mimura M. & Aitken S.N.** (2007) Increased selfing and decreased effective pollen donor number in peripheral relative to central populations in *Picea sitchensis* (Pinaceae). *American Journal of Botany* **94**: 991-998.
- Morishima H. & Barbier P.** (1990) Mating system and genetic structure of natural populations in wild rice *Oryza rufipogon*. *Plant Species Biology* **5**: 31-39.
- Müller H.** (1873) *Die Befruchtung der Blumen durch Insekten und die gegenseitigen Anpassungen beider. Ein Beitrag zur Erkenntniss des ursächlichen Zusammenhangs in der Natur* Engelmann, Leipzig.
- Nayak S. & Rout G.R.** (2005) Isolation and characterization of micro satellites in *Bambusa arundinacea* and cross species amplification in other bamboos. *African Journal of Biotechnology* **4**: 151-156.
- Nilsson E., Gyllenstrand N. & Wolff K.** (2006) Six polymorphic microsatellite markers for *Plantago maritima*. *Molecular Ecology Notes* **6**: 1093-1095.
- Nilsson S.G. & Wästljung U.** (1987) Seed predation and cross-pollination in mast-seeding beech (*Fagus sylvatica*) patches. *Ecology* **68**: 260-265.
- Nybom H.** (2004) Comparison of different nuclear DNA markers for estimating intraspecific genetic diversity in plants. *Molecular Ecology* **13**: 1143-1155.

- Oostermeijer J.G.B., Vaneijck M.W. & Dennijs J.C.M.** (1994) Offspring fitness in relation to population size and genetic variation in the rare perennial plant species *Gentiana pneumonanthe* (Gentianaceae). *Oecologia* **97**: 289-296.
- Ouborg N.J., Piquot Y. & Van Groenendael J.M.** (1999) Population genetics, molecular markers and the study of dispersal in plants. *Journal of Ecology* **87**: 551-568.
- Payne W.W.** (1981) Structure and function in angiosperm pollen wall evolution. *Review of Paleobotany and Palynology* **35**: 39-59.
- Philbrick C.T.** (1991) Hydrophily - Phylogenetic and evolutionary considerations. *Rhodora* **93**: 36-50.
- Plitmann U. & Levin D.A.** (1990) Breeding Systems in the Polemoniaceae. *Plant Systematics and Evolution* **170**: 205-214.
- Pohl F.** (1937) Die Pollenerzeugung der Windblütler. *Beihefte des Botanischen Centralblatts* **56**: 365-470.
- Pohl F.** (1929) Beziehungen zwischen Pollenbeschaffenheit, Bestäubungsart und Fruchtknotenbau. *Beihefte des Botanischen Centralblatts* **46**: 247-285.
- Porcher E. & Lande R.** (2005) The evolution of self-fertilization and inbreeding depression under pollen discounting and pollen limitation. *Journal of Evolutionary Biology* **18**: 497-508.
- Preston R.E.** (1986) Pollen-ovule ratios in the Cruciferae. *American Journal of Botany* **73**: 1732-1740.
- Proctor M., Yeo P. & Lack A.** (1996) *The natural history of Pollination*. Timber Press, Portland, Oregon.
- Queller D.C.** (1984) Pollen-ovule ratios and hermaphrodite sexual allocation strategies. *Evolution* **38**: 1148-1151.
- Rabinowitz D., Rapp J.K., Sork V.L., Rathke B., Reese G.A. & Weaver J.C.** (1981) Phenological properties of wind- and insect-pollinated prairie plants. *Ecology* **62**: 49-56.
- Raijmann L.L., Vanleeuwen N.C., Kersten R., Oostermeijer J.G.B., Dennijs H.C.M. & Menken S.B.J.** (1994) Genetic variation and outcrossing rate in relation to population size in *Gentiana pneumonanthe* L. *Conservation Biology* **8**: 1014-1026.
- Ramakrishnan A.P., Meyer S.E., Fairbanks D.J. & Coleman C.E.** (2006) Ecological significance of microsatellite variation in western North American populations of *Bromus tectorum*. *Plant Species Biology* **21**: 61-73.
- Rankin A.E., Weller S.G. & Sakai A.K.** (2002) Mating system instability in *Schiedea menziesii* (Caryophyllaceae). *Evolution* **56**: 1574-1585.
- Reed D.H.** (2005) Relationship between population size and fitness. *Conservation Biology* **19**: 563-568.

- Richards M.B. & Clapham A.R.** (1941a) Biological flora of the British Isles - *Juncus conglomeratus* L. (*J. communis*  $\alpha$  *conglomeratus* E. Mey.; *J. leersii* Marsson). *Journal of Ecology* **29**: 381-384.
- Richards P.W. & Clapham A.R.** (1941b) Biological flora of the British Isles - *Juncus* L. *Journal of Ecology* **29**: 362-368.
- Ritland K.** (2002) Extensions of models for the estimation of mating systems using  $n$  independent loci. *Heredity* **88**: 221-228.
- Roalson E.H.** (2005) Phylogenetic relationships in the Juncaceae inferred from nuclear ribosomal DNA internal transcribed spacer sequence data. *International Journal of Plant Sciences* **166**: 397-413.
- Robledo-Arnuncio J.J., Alia R. & Gil L.** (2004) Increased selfing and correlated paternity in a small population of a predominantly outcrossing conifer, *Pinus sylvestris*. *Molecular Ecology* **13**: 2567-2577.
- Routley M.B., Mavraganis K. & Eckert C.G.** (1999) Effect of population size on the mating system in a self-compatible, autogamous plant, *Aquilegia canadensis* (Ranunculaceae). *Heredity* **82**: 518-528.
- Schemske D.W. & Lande R.** (1986) Mode of pollination and selection on mating system - Comment. *Evolution* **40**: 436.
- Schemske D.W. & Lande R.** (1985) The evolution of self-fertilization and inbreeding depression in plants. II. Empirical observations. *Evolution* **39**: 41-52.
- Schemske D.W. & Lande R.** (1987) On the evolution of plant mating systems - A reply. *American Naturalist* **130**: 804-806.
- Schnittler M. & Günther K.F.** (1999) Central European vascular plants requiring priority conservation measures - an analysis from national Red Lists and distribution maps. *Biodiversity and Conservation* **8**: 891-925.
- Schoen D.J. & Stewart S.C.** (1986) Variation in male reproductive investment and male reproductive success in White Spruce. *Evolution* **40**: 1109-1120.
- Schultz S.T., Lynch M. & Willis J.H.** (1999) Spontaneous deleterious mutation in *Arabidopsis thaliana*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **96**: 11393-11398.
- Scofield D.G., Schultz S.T.** (2006) Mitosis, stature and evolution of plant mating systems: low-Phi and high-Phi plants. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **273**: 275-282.
- Sharma N., Koul P. & Koul A.K.** (1992) Genetic systems of 6 species of *Plantago* (Plantaginaceae). *Plant Systematics and Evolution* **181**: 1-9.
- Shaw D.V., Kahler A.L. & Allard R.W.** (1981) A multilocus estimator of mating system parameters in plant populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America-Biological Sciences* **78**: 1298-1302.

- Sloop C.M., Mcgray H.G., Blum M.J. & Strong D.R.** (2005) Characterization of 24 additional microsatellite loci in *Spartina* species (Poaceae). *Conservation Genetics* **6**: 1049-1052.
- Snogerup S.** (1963) Studies in the genus *Juncus* III Observations on the diversity of chromosome numbers. *Botaniska Notiser* **116**: 142-156.
- Snogerup S.** (1978) A revision of the *Juncus atratus* group. *Bot. Notiser* **131**: 189-196.
- Snow A. A., Spira T. P., Simpson R. & Klips R. A.** (1996) The ecology of geitonogamous pollination. In: *Floral Biology: Studies on floral evolution in animal-pollinated plants*, (Hrsg. Lloyd D. G. & Barrett S. C. H.), S. 191-216. Chapman & Hall, New York.
- Sprengel C.K.** (1793) *Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen*. F. Vieweg der Ältere, Berlin.
- Squirrell J. & Wolff K.** (2001) Isolation of polymorphic microsatellite loci in *Plantago major* and *P. intermedia*. *Molecular Ecology Notes* **1**: 179-181.
- Steven J.C. & Waller D.M.** (2007) Isolation affects reproductive success in low-density but not high-density populations of two wind-pollinated *Thalictrum* species. *Plant Ecology* **190**: 131-141.
- Sun G. & Salomon B.** (2003) Microsatellite variability and heterozygote deficiency in the arctic-alpine Alaskan wheatgrass (*Elymus alaskanus*) complex. *Genome* **46**: 729-737.
- Templeton A.R. & Levin D.A.** (1979) Evolutionary consequences of seed pools. *American Naturalist* **114**: 232-249.
- Tsyusko O.V., Smith M.H., Sharitz R.R. & Glenn T.C.** (2005) Genetic and clonal diversity of two cattail species, *Typha latifolia* and *T. angustifolia* (Typhaceae), from Ukraine. *American Journal of Botany* **92**: 1161-1169.
- Uyenoyama M.K.** (1986) Inbreeding and the cost of meiosis - The evolution of selfing in populations practicing biparental inbreeding. *Evolution* **40**: 388-404.
- Uyenoyama M.K., Holsinger K.E. & Waller D.M.** (1993) Ecological and genetic factors directing the evolution of self-fertilization. *Oxford surveys in evolutionary biology* **9**: 327-381.
- van Loenhoud P.J., Sterk A.A.** (1976) A study of the *Juncus bufonius* complex in the netherlands. *Acta Bot. Neerl.* **25**: 193-204.
- van Oosterhout C., Hutchinson W.F., Wills D.P.M. & Shipley P.** (2004) MICRO-CHECKER: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. *Molecular Ecology Notes* **4**: 535-538.
- van Rossum F. & Prentice H.C.** (2004) Structure of allozyme variation in Nordic *Silene nutans* (Caryophyllaceae): population size, geographical position and immigration history. *Biological Journal of the Linnean Society* **81**: 357-371.

**van Treuren R., Bijlsma R., Ouborg N.J. & Vandelden W.** (1993) The effects of population-size and plant-density on outcrossing rates in locally endangered *Salvia pratensis*. *Evolution* **47**: 1094-1104.

**Vogler D.W. & Kalisz S.** (2001) Sex among the flowers: The distribution of plant mating systems. *Evolution* **55**: 202-204.

**Waller D.M.** (1986) Is there disruptive selection for self-fertilization? *American Naturalist* **128**: 421-426.

**Werth E.** (1923) Über die Bestäubung von *Viscum* und *Loranthus* und die Frage der Primitivität der Windblütigkeit wie der Pollenblumen bei den Angiospermen. I, II. *Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft* **41**.

**Whitehead D.R.** (1969) Wind pollination in angiosperms: Evolutionary and environmental considerations. *Evolution* **23**: 28-35.

**Whitehead D.R.** (1983) Wind pollination: some ecological and evolutionary perspectives. In: *Pollination biology*, (Hrsg. Real L.), S. 97-108. Academic Press, Inc., Orlando, Sandiego, San Francisco, New York, London, Toronto, Montreal, Sydney, Tokyo, Sao Paulo.

**Young A., Boyle T. & Brown T.** (1996) The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. *Trends in Ecology & Evolution* **11**: 413-418.

**Zandee M.** (1981) Studies in the *Juncus articulatus* L. - *Juncus acutiflorus* Ehrh. - *Juncus anceps* Laharpe - *Juncus-alpinus* Vill. aggregate I. A cytotoxic survey. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie Van Wetenschappen Series C-Biological and Medical Sciences* **84**: 243-254.

**Ziehe M. & Gregorius H.R.** (1988) Selection caused by self-fertilization 2. Ecological constraints on selfing advantage. *Journal of Evolutionary Biology* **1**: 233-253.

**Ziehe M. & Roberds J.H.** (1989) Inbreeding depression due to overdominance in partially self-fertilizing plant populations. *Genetics* **121**: 861-868.

## 6. Anhang

### 6.1 Lebenslauf

- 1977 geboren am 26.03. in Weimar
- 1983 – 1992 Polytechnische Oberschule Willy-Gebhardt in Weimar
- 1992 – 1995 Friedrich-Schiller-Gymnasium in Weimar, Abschluss mit Abitur
- 1995 – 1996 Zivildienst bei der Stiftung Weimarer Klassik
- 1996 – 2003 Studium der Biologie an der Friedrich-Schiller-Universität in Jena mit folgenden Schwerpunkten: Botanik, Tropenökologie/Tropenbotanik, Mathematische Biologie, Biokybernetik
- 2000 Auslandsstudium an der Universidad Complutense in Madrid, Spanien (6 Monate)
- 2003 Abschluss des Studiums mit Diplom (Gesamtnote 1,2)  
Titel der Abschlussarbeit: „Molekularsystematische Untersuchungen zur Phylogenie von *Carex* subg. *Vignea* unter Verwendung der nukleären, ribosomalen Internal Transcribed Spacer (ITS)-Region“.
- 2003 – Beginn der Promotionsarbeit am Helmholtzzentrum für Umweltforschung UFZ, Department Biozönoseforschung (Halle) zum Thema „Reproduktionsbiologie und Populationsgenetik der Schwarzen Binse (*Juncus atratus*)“.

Stefan G. Michalski  
Hardenbergstr. 3  
06114 Halle (Saale)  
Tel.: 0345 5216476  
Email: Stefan\_Michalski@gmx.de

### 6.2 Publikationen

#### *Fachzeitschriften*

- Hendrichs M, Michalski S, Begerow D, Oberwinkler F & FH Hellwig** (2004), Phylogenetic relationships in *Carex*, subgenus *Vignea* (Cyperaceae), based on ITS sequences. *Plant Systematics and Evolution* **246**: 109-126.
- Michalski S, Gautschi B, Burkart M & W Durka** (2006), Isolation and characterization of microsatellite loci in the rush *Juncus atratus*, *Conservation Genetics* **7**: 149-151.
- Michalski S & Durka W** (2007), Synchronous pulsed flowering – Analysis of the flowering phenology in *Juncus* (Juncaceae), *Annals of Botany* **100**: 1271-1285.
- Michalski S & Durka W** (2007), High selfing and high inbreeding depression in peripheral populations of *Juncus atratus*, *Molecular Ecology* **16**: 4715-4727.

#### *Poster und Vorträge*

- Michalski S & Durka W** (2004): Microsatellite loci as a tool for metapopulation studies of the rush *Juncus atratus* (Juncaceae)  
Poster zur 17. Jahrestagung der GfÖ, Section Plant Population Biology in Regensburg (PopBio2004)
- Michalski S & Durka W** (2004): Flower biology in *Juncus atratus* – The P/O mystery and the synchronous pulsed flowering

Vortrag zum Workshop “Pollination Biology” in La Fouly (Schweiz)

**Michalski S & Durka W** (2005): Selfish rushes – Flower biology of *Juncus atratus*  
Vortrag zur 35. Jahrestagung der Gesellschaft für Ökologie (GfÖ) in Regensburg

**Michalski S & Durka W** (2005): A selfer with diversity – The breeding of the rare rush  
*Juncus atratus*  
Poster zum XVII. International Botanical Congress (Wien, Österreich)

**Michalski S & Durka W** (2005): Have you ever heard of *Juncus atratus* – Conservation genetics of a rare rush  
Poster zur 18. Jahrestagung GfÖ, Section Plant Population Biology in Potsdam (PopBio2005)

**Michalski S & Durka W** (2005): Puzzling a rush together - Mating strategy and population genetics of the rare *Juncus atratus*  
Vortrag zur 19. Jahrestagung GfÖ, Section Plant Population Biology in Halle (PopBio2006)

**Michalski S** (2006): Vom Winde verweht - Wenn Wissenschaft in die Binsen geht  
Textbeitrag und Vortrag zum Wettbewerb „Wissenschaft verstehen“, ausgerichtet vom Helmholtzzentrum für Umweltforschung UFZ (1. Platz)

### 6.3 Danksagung

Mein herzlicher Dank gilt vor allem Walter Durka für die Grundlage dieser Arbeit, die wissenschaftliche Betreuung, die vor allem stetige und geduldige Bereitschaft dazu, sowie für die „lange Leine“. Ich danke der Deutschen Forschungsgemeinschaft DFG, dem Helmholtzzentrum für Umweltforschung – UFZ und dem Department Biozönoseforschung für den finanziellen und strukturellen Rahmen. Desweiteren möchte ich mich für die Bereitstellung von Daten, Informationen und Pflanzenmaterial oder zumindest für die Bereitschaft hierfür bedanken bei: Wieslaw Babic, Zoltán Barina, Michael Burkart, Janice Friedman, Lars Götzenberger, Jakab Gustáv, Christian Malos, Jola Marciniuk, Miclaus Mihai, Jochen Müller, Gillian Murza, Gábor Pelles, Bohdan Prots, Michael Ristow, Peter Schoenswetter, Gábor Sramkó, Walter Till, Erik Welk, Ada Wróblewska und dem Botanischen Garten in Halle (Saale).

Ein besonderer Dank geht an Jana Nagel für so vieles und letztlich soll auch Martha Hermine nicht unerwähnt bleiben, welche den Abschluss dieser Arbeit sicherlich unabsichtlich verzögerte, aber dafür einfach nur niedlich guckt.