©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Tuexenia 29: 305–329. Göttingen 2009.

Populationsbiologische und genetische Konsequenzen von Habitatfragmentierung bei Pflanzen – wissenschaftliche Grundlagen für die Naturschutzpraxis

– Thilo Heinken –

Zusammenfassung

Neben dem Habitatverlust gelten populationsbiologische und genetische Konsequenzen der Habitatfragmentierung seit den 1990er Jahren als wesentliche Ursache der Gefährdung von Pflanzen und stehen damit nun auch im Fokus des botanischen Artenschutzes. Der vorliegende Beitrag gibt anhand von Beispielen einen Überblick über den Stand der Forschung in diesem Bereich und versucht abzuschätzen, welche Bedeutung Habitatfragmentierung und die dadurch entstehenden kleinen, isolierten Populationen auf heimische Pflanzenarten haben können. Als wesentliche und offenbar sehr weit verbreitete negative Effekte werden Gendrift, Inzuchtdepression, Zufallsereignisse, Bestäuberlimitierung und Randeffekte identifiziert. Zusammen mit verringerter Habitatqualität durch Eutrophierung, Entwässerung oder Nutzungsänderung und sich gegenseitig verstärkend wirken sie zumeist negativ auf die Fitness der Individuen und Populationen und erhöhen so deren Aussterberisiko. Dieser negative Effekt kleiner Populationen auf die Fitness des Individuums wird – unabhängig von der Ursache, die sich häufig nur durch wissenschaftliche Experimente ermitteln lässt – als Allee-Effekt bezeichnet. Eine durch einen Biotopverbund geförderte Metapopulationsdynamik kann das dauerhafte Aussterben von Pflanzenpopulationen verhindern und mindert die negativen genetischen Effekte der Habitatfragmentierung über einen erhöhten Genfluss durch Pollen und Samen. Die bisherigen wissenschaftlichen Studien in Mitteleuropa beruhen allerdings in überproportionaler Weise auf bestimmten Pflanzenfamilien (*Gentianaceae*, *Primulaceae*), Habitaten (Trocken- und Magerrasen, Wirtschaftsgrünland), insekten- und obligat fremdbestäubten sowie weitgehend auf sexuelle Fortpflanzung angewiesenen Arten. Dagegen liegen etwa über Grasartige, Ruderal- und Segetalpflanzen, Neophyten, wind- und selbstbestäubte Arten und solche, die sich weitgehend vegetativ oder über apomiktisch gebildete Samen fortpflanzen, nur wenige Erkenntnisse vor. Gerade diese und Pflanzenarten mit hohem Ausbreitungspotenzial müssen aber nach derzeitigem Wissensstand als weniger sensitiv gegenüber Habitatfragmentierung eingestuft werden. Auf diesen Befunden aufbauend werden für die Naturschutzpraxis Biotoptypen hinsichtlich ihrer Sensitivität gegenüber Habitatfragmentierung klassifiziert und biologisch-ökologische Merkmale von sensitiven und weniger sensitiven Arten gegenübergestellt. Schließlich werden allgemeine Konsequenzen für die Naturschutzpraxis (Zielarten und Zielbiotope von Biotopverbundsystemen, Mindestgröße sowie genetische Rettung von Populationen, Wiederausbringung aus Erhaltungskulturen) präsentiert.

Abstract: Population-biological and genetic consequences of habitat fragmentation for plants – scientific background for nature conservation practice

Besides habitat loss, population-biological and genetic consequences of habitat fragmentation are thought to be a major threat to species since the 1990's and thus are now in the focus of plant species conservation. Using examples, this article gives an overview on the state of the art. It aims to evaluate the relevance habitat fragmentation and the resulting small size and isolation of populations may have for Central European plant populations. Genetic drift, inbreeding depression, stochasticity, pollinator limitation and edge effects are identified as important and very widespread negative effects. Together with changed habitat quality due to eutrophication, drainage or altered land use they negatively affect the fitness of individuals and populations, resulting in an increased risk of extinction. This negative effect of small populations on the fitness of individuals is called the Allee-effect, irrespective of the underlying causes, which can only be identified by scientific experiments. Metapopulation dynamics that are supported by a habitat network may prevent a permanent extinction of plant populations and minimize the negative genetic effects of habitat fragmentation by increasing gene flow via pollen and seeds. However, existing studies from Central Europe mainly concentrated on certain plant families (*Gentianaceae, Primulaceae*), habitats (species-rich grasslands), insect-pollinated and outcrossing species, and species mainly relying on sexual reproduction. On the other hand, few insights exist about

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

grasses, ruderal plants and weeds, non-indigenous, wind- and self-pollinated species, and species mainly reproducing vegetatively or via apomictic seeds. However, according to the present state of knowledge especially these plant species, and those with a high dispersal potential, have to be considered as less sensitive to habitat fragmentation. Based on these findings, habitat types are classified with regard to their sensitivity to fragmentation, and ecological characters and species traits of sensitive and less sensitive species are compared. Finally, general consequences for conservation practice are presented with regard to target species and habitats for the formation of habitat networks, minimum viable population sizes, genetic rescue of populations, and deploying plants from ex-situ conservation to natural habitats.

Keywords: Allee-effect, extinction risk, genetic drift, inbreeding, metapopulation concept, pollinator limitation, species traits, target species.

1. Einleitung

Insbesondere die Aufgabe extensiver Nutzungsformen, die Grundwasserabsenkung bzw. Entwässerung, der Flächenverbrauch durch Siedlung und Verkehr sowie flächendeckende Säure- und Stickstoffdeposition haben in den vergangenen Jahrzehnten in Mitteleuropa zum massiven Verlust von Habitaten und damit zum Rückgang vieler Pflanzenarten geführt. Dabei sind Habitate von Pflanzenpopulationen zum Teil vollständig vernichtet, aber auch zahlreiche weiterhin bestehende Habitate degradiert worden. Auf diese Entwicklungen richtet sich bisher ein Hauptaugenmerk des botanischen Natur- und Artenschutzes.

Gleichzeitig kann aber auch die Fragmentierung der verbliebenen Habitate ein Schlüsselfaktor für den Rückgang von Pflanzenarten sein (YOUNG & CLARKE 2000). Sie hat drei wesentliche, für Pflanzenpopulationen wirksame Komponenten (vgl. SAUNDERS et al. 1991): Mit abnehmender Größe der Fragmente sinken die Populationsgrößen, und durch das größere Verhältnis vom Umfang zur Flächengröße steigen die sog. Randeffekte, d. h. die (negative) Beeinflussung der Habitate durch umgebende Flächen. Außerdem erhöht sich mit dem Habitatverlust der Isolationsgrad der einzelnen Habitate, d. h. ihre Entfernung zum nächsten Fragment bzw. zu den nächsten Populationen der in ihm lebenden Arten.

Ein Beispiel für anthropogene Habitatfragmentierung sind die ehemals zusammenhängenden, heute jedoch in den meisten Regionen Mitteleuropas isoliert in der Agrarlandschaft liegenden Waldflächen. In Mitteleuropa dauert diese Fragmentierung schon Jahrhunderte an, und es hat in den letzten 200 Jahren einen – regional unterschiedlichen – Landschaftswandel mit Habitatverlusten und -gewinnen gegeben, aus dem eine Veränderung von Fragmentgrößen und Isolationsgraden resultierte (z. B. WULF & SCHMIDT 1996, OHEIMB et al. 2007). Im 19. und 20. Jahrhundert ist allgemein eine massive Fragmentierung von Magerrasen-Biotopen zu verzeichnen (z. B. HONNAY et al. 2007), und seit dem 2. Weltkrieg ist etwa artenreiches Feuchtgrünland selbst innerhalb von Schutzgebieten extrem fragmentiert worden (z. B. DIERSCHKE & WITTIG 1991).

Für den Natur- und Artenschutz ist es wichtig abzuschätzen, welche Effekte Habitatfragmentierung auf noch bestehende Pflanzenpopulationen hat. Konkret stellt sich für die Naturschutzplanung bzw. das Management von Schutzgebieten die Frage, ob die verbliebenen Habitate auch bei optimaler Pflege für das langfristige Überleben isolierter Pflanzenpopulationen ausreichen, und welche Maßnahmen ggf. zur Biotopvernetzung notwendig sind. Erste wissenschaftliche Studien zur Bedeutung der Habitatfragmentierung entstanden seit WILCOX & MURPHY (1985); seit den 1990er Jahren ist Habitatfragmentierung zu einem der dominierenden Themen der wissenschaftlichen Naturschutzbiologie geworden. So ergab eine simultane Suche im „Web of Science" nach den Begriffen „habitat fragmentation", „plant" und „population" 1017 bis Ende 2007 publizierte Artikel in Fachzeitschriften – vor allem aus den letzten Jahren. Seit geraumer Zeit werden auch Impulse zur Übertragung der Erkenntnisse in die Naturschutzpraxis gegeben (z. B. AMLER et al. 1999).

Vor diesem Hintergrund gibt der vorliegende Beitrag einen aktuellen Überblick über den Stand der Forschung, wobei sowohl die dem Rückgang von Pflanzenarten zugrunde liegenden Mechanismen angesprochen, als auch die Bedeutung der Habitatfragmentierung evaluiert werden soll. Außerdem sollen die weltweit gewonnenen Erkenntnisse erstmals für

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Mitteleuropa regionalisiert und kritisch bewertet werden. Der präsentierte Überblick über den Stand der Forschung basiert auf einer breiten Auswahl überwiegend in internationalen Fachzeitschriften publizierten Beiträgen. Zur Einschätzung der Bedeutung von Habitatfragmentierung für die Gefährdung unserer Flora soll geklärt werden, in wie weit die bis heute in Mitteleuropa populationsbiologisch und -genetisch untersuchten Gefäßpflanzenarten – auf denen unser heutiger Kenntnisstand basiert – eine repräsentative Auswahl der Flora und ihrer biologisch-ökologischen Merkmale darstellen. Auf dieser Grundlage soll schließlich eine erste Entscheidungshilfe für die Auswahl von Zielarten für ein Biotopverbundsystem für Pflanzen geliefert werden.

2. Material und Methoden

In die Auswertung gingen zunächst alle Studien aus Deutschland, der Schweiz, Österreich, den Niederlanden, Belgien, Luxemburg, Dänemark und Tschechien ein, die in den zusammenfassenden Meta-Analysen der populationsbiologischen Untersuchungen zur Habitatfragmentierung (AGUILAR et al. 2006, LEIMU et al. 2006, HONNAY & JACQUEMYN 2007) verwendet wurden. Zusätzlich wurden eine Recherche im „Web of Science" für die Jahre 2005–2007 vorgenommen (Stichworte: „fitness", „habitat fragmentation", „herbivory", „plant", „population", „pollinator/pollination") und einige weitere mir bekannte Publikationen einbezogen. Demnach wurden bis einschließlich 2007 in Mitteleuropa 73 Pflanzenarten hinsichtlich populationsbiologischer und -genetischer Effekte von Habitatfragmentierung untersucht.

Basis der weiteren Auswertung ist die BIOLFLOR-Datenbank (KLOTZ et al. 2002). Da sie sich auf die deutsche Gefäßpflanzenflora bezieht, musste die einzige populationsbiologische Studie aus Österreich (GREIMLER & DOBES 2000) aus dem Datensatz entfernt werden, da dort eine in Deutschland nicht vorkommende Pflanzenart (*Gentianella austriaca*) untersucht wurde. Die 299 in KLOTZ et al. (2002) enthaltenen Arten des ehemaligen *Rubus fruticosus*-Aggregats wurden in den Analysen als eine Art behandelt, da sie zu einer Verzerrung des Datensatzes geführt hätten und die ähnlich stark differenzierten *Taraxacum*-Kleinarten in der Datenbank nicht aufgeschlüsselt sind. Daraus resultieren 3361 Sippen für die Analysen. Auch ihre Nomenklatur richtet sich nach KLOTZ et al. (2002).

Für folgende biologisch-ökologische Merkmale aus KLOTZ et al. (2002) sowie für die systematische Zugehörigkeit (Pflanzenfamilien) wurde geprüft, ob die Gefäßpflanzenflora repräsentativ in den bisherigen populationsbiologischen Untersuchungen vertreten ist:

1. Biotopbindung (Biotoptypen):
a: subalpine und alpine Vegetation
f: Fels- und Mauervegetation bis zur montanen Stufe
g: Wirtschaftsgrünland (ohne Trittrasen)
h: mehr oder weniger gehölzfreie Moore
k: Salz- und Küstenvegetation
m: Trocken- und Magerrasen einschließlich ihrer Säume, Zwergstrauchheiden
r: Ruderal- und Segetalvegetation, Trittrasen
o: Süßwasser und Ufer einschließlich temporärer Gewässer
w: Wälder und Gebüsche

2. Floristischer Status:
Nach der Einbürgerungszeit wurde zwischen indigenen Arten, Archaeophyten und Neophyten unterschieden.

3. Lebensdauer:
Alle kurzlebigen, d.h. nach der Blüte absterbenden Arten (annuelle, bienne, plurienn-hapaxanthe) wurden den ausdauernden (plurienn-pollakanthen = perennierenden) Arten gegenübergestellt.

4. Fortpflanzung:
Sa: sich ausschließlich oder vorwiegend sexuell (durch Samen oder Sporen) fortpflanzende Arten;
Sa/veg: sich sowohl sexuell, als auch vegetativ (d.h. durch klonale Reproduktion bzw. seltener durch Brutkörper) fortpflanzende Arten;
veg: sich ausschließlich oder vorwiegend vegetativ fortpflanzende Arten. Neben den Arten, die KLOTZ et al. (2002) hier zuordnen, enthält diese Gruppe alle obligaten und fakultativen Apomikten, da sie sich zwar über Samen fortpflanzen, diese jedoch ausschließlich bzw. in der Regel vegetativ entstehen und die Nachkommen damit ebenfalls genetisch identisch mit der Mutterpflanze sind.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

5. Bestäubung (Pollenvektoren):
Ins: ausschließlich oder vorwiegend durch Insekten bestäubte Arten;
Ins/Selbst: gleichermaßen insekten- und selbstbestäubte Arten;
Selbst: ausschließlich oder vorwiegend selbstbestäubte Arten;
Wind: ausschließlich oder vorwiegend wind- bzw. wasserbestäubte Arten (abiotische Pollenvektoren), wobei Wasserbestäubung mit nur 14 Arten von untergeordneter Bedeutung ist. In diese Gruppe wurden die Farnpflanzen einbezogen, da ihre (den Pollen der Samenpflanzen im Generationswechsel homologen) Sporen vom Wind ausgebreitet werden und ihre Gameten durch Wasser übertragen werden.
Übrige: Arten, über die keine Literaturangaben vorliegen oder bei denen keine Pollen übertragen werden (obligate Apomikten).

6. Befruchtung (Kompatibilität):
SK: mehr oder weniger selbstkompatible Arten;
SI/diöz: mehr oder weniger selbstinkompatible oder diözische Arten, die auf die Übertragung des Pollens auf ein zweites Pflanzenindividuum angewiesen sind (Farnpflanzen: Übertragung von Spermatozoiden auf zweiten Gametophyt);
Übrige: Obligate Apomikten sowie Arten, über die keine oder widersprüchliche Literaturangaben vorliegen.

Gegenüber den Angaben bei KLOTZ et al. (2002) wurden dann Korrekturen vorgenommen, wenn diese offensichtlich falsch oder unvollständig waren (Einzelfälle bei der Biotopbindung), bzw. die populationsbiologische Studien seit 2002 zu neuen Erkenntnissen geführt haben (v. a. Kompatiblitätssystem).

Für den Vergleich der Häufigkeiten einzelner systematischer bzw. biologisch-ökologischer Merkmale zwischen den in Mitteleuropa untersuchten Arten und der gesamten deutschen Flora wurde der Chi-Quadrat-Vierfeldertest angewendet. Er wurde online durchgeführt (http://www.daten-consult.de/forms/cht2x2.html; Zugang 02.09.2008). Für jede Merkmalsausprägung wurde einzeln geprüft, ob die Zahl der Vorkommen innerhalb der 72 untersuchten Arten signifikant von der Häufigkeit innerhalb der nicht untersuchten Arten der deutschen Flora abweicht. Bei Mehrfachnennungen einer Merkmalsausprägung pro Pflanzenart (betrifft insbesondere die Biotopbindung) wurden diese anteilig berücksichtigt, damit entsprechende Pflanzenarten nicht stärker gewichtet wurden als andere. Die Ergebnisse sind nur dann verwertbar, wenn alle erwarteten Häufigkeiten mindestens n = 5 betragen. Waren mehr als zwei Artengruppen gebildet worden, wurden die p-Werte mit der Zahl der Tests (= Zahl geprüfter Ausprägungen) multipliziert (Bonferroni-Korrektur, da die einzelnen Ausprägungen eines Merkmals dann nicht unabhängig voneinander sind). Weil die o. g. Internetseite keine exakten Werte für $p<0{,}001$ angibt, wurden diese für die Bonferroni-Korrektur aus den χ^2-Werten separat ermittelt (http://www.stat.tamu.edu/~west/applets/chisqdemo.html; Zugang 02.09.2008).

3. Populationsbiologische und genetische Grundlagen

Habitatfragmentierung hat zunächst kleine, voneinander isolierte Pflanzenpopulationen zur Folge. Ein kompliziertes Gefüge von Effekten bedingt letztlich deren erhöhtes Aussterberisiko (Abb. 1). Dieses Gefüge soll im Folgenden erläutert werden.

3.1. Metapopulationsdynamik und Genfluss

Entscheidend für das Verständnis der Dynamik von Populationen in der fragmentierten Landschaft ist das von LEVINS (1969) eingeführte und nachfolgend vielfach erweiterte Metapopulationskonzept. Ursprünglich für Tierpopulationen entwickelt, hat es sich aber auch in der botanischen Naturschutzbiologie als sinnvoll erwiesen (POSCHLOD 1996). Unter einer Metapopulation versteht man eine Gruppe von Teilpopulationen (Subpopulationen), die untereinander in eingeschränktem Genaustausch stehen (Abb. 2). Dabei besteht die Möglichkeit, dass Subpopulationen aussterben (lokale Extinktion), aber auch an gleicher oder anderer Stelle durch Wieder- bzw. Neuansiedlung entstehen.

Anders als Tiere sind Pflanzen nicht selbst beweglich; hier erfolgt der Austausch von Genen zwischen Populationen (Genfluss) im Wesentlichen über den Transport von Pollen (Bestäubung) oder die Ausbreitung von Samen oder sonstigen Diasporen. Damit entscheiden neben dem räumlichen Isolationsgrad die Art des Pollentransports und das Ausbreitungspotenzial über die genetische Isolation von Pflanzenpopulationen. Genfluss über große Distanzen ist bei Pflanzen eher die Ausnahme als die Regel (s. LIENERT 2004).

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

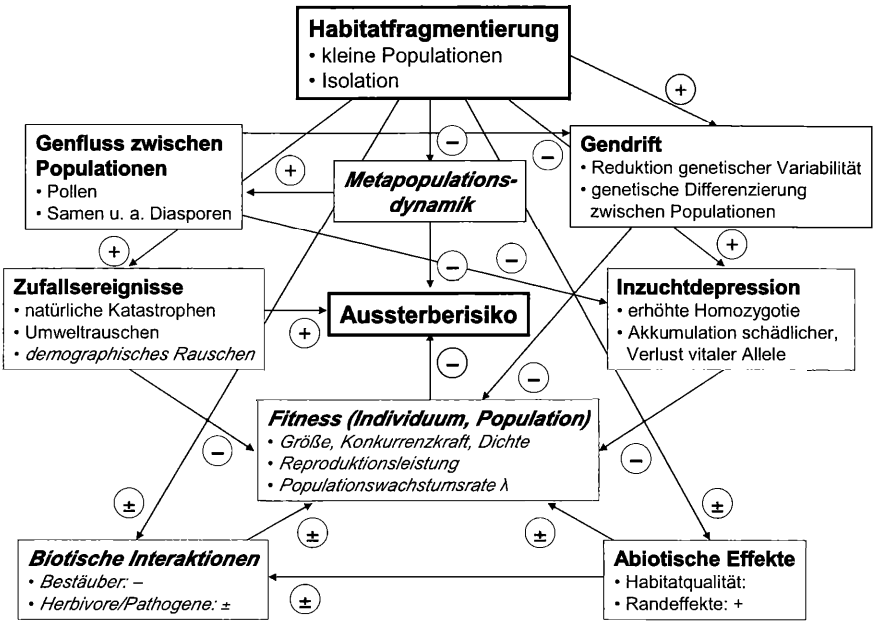


Abb. 1: Überblick über die wichtigsten potenziellen Effekte der Habitatfragmentierung auf Pflanzen (nach LIENERT 2004, stark verändert). Weiß: abiotische Faktoren; weiß & kursiv: „populationsbiologische" Faktoren; grau: genetische Faktoren. +: positiver/erhöhender Effekt; –: negativer/reduzierender Effekt; ±: positive und negative Effekte möglich.

Fig. 1: Overview of the potential effects of habitat fragmentation on plants (after LIENERT 2004, strongly modified). White: abiotic factors; white & italic: population-biological factors; grey: genetic factors. +: positive/increasing effect; –: negative/decreasing effect; ±: both positive or negative effects possible.

Eine intakte Metapopulationsdynamik (Abb. 2) kann lokales Aussterben durch Zufallsereignisse oder genetische Effekte der Habitatfragmentierung (s. u.) kompensieren oder zumindest abmildern (Abb. 1). Untersuchungen zur Metapopulationsdynamik auf der Landschaftsebene und über längere Zeiträume existieren bei Pflanzen allerdings bisher kaum (s. aber BLOMQVIST et al. 2003). Vor allem für Laubwald-Aufforstungen ist aber mehrfach nachgewiesen worden, dass die Wahrscheinlichkeit der Kolonisation neuer Habitate durch Pflanzen stark von deren Entfernung zu bestehenden Populationen abhängig ist (s. OUBORG & ERIKSSON 2004).

3.2. Gendrift

Eine wichtige genetische Konsequenz von reduziertem Genfluss zwischen fragmentierten Populationen ist die Gendrift oder genetische (Zufalls-)Drift (WRIGHT 1931, HARTL & CLARK 1989). Hierunter versteht man die zufällige Änderung der Verteilung von Genen bzw. Allelfrequenzen bzw. den Verlust von Allelen von den Eltern zu ihren Nachkommen in kleinen Populationen (Abb. 3). Gendrift kann sowohl durch die Fragmentierung ehemals großer Populationen als auch bei der Gründung neuer Populationen durch wenige Individuen auftreten („bottleneck effect"; Rest- bzw. Gründerpopulation in Abb. 3). Die aufgezeigten Vorgänge können parallel in verschiedenen Populationen stattfinden. Dann reduziert Gendrift nicht nur die genetische Variabilität innerhalb von Populationen („genetische Erosion"), sondern erhöht auch die genetische Differenzierung zwischen Populationen. Während die Verfügbarkeit von Partnern innerhalb von Populationen reduziert (s. Inzuchtdepression) und die Wahrscheinlichkeit der Fixierung (negativer) Mutationen erhöht wird, ist die Gendrift in isolierten Populationen auch ein wichtiger Evolutionsfaktor für die Herausbildung unterschiedlicher Sippen.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

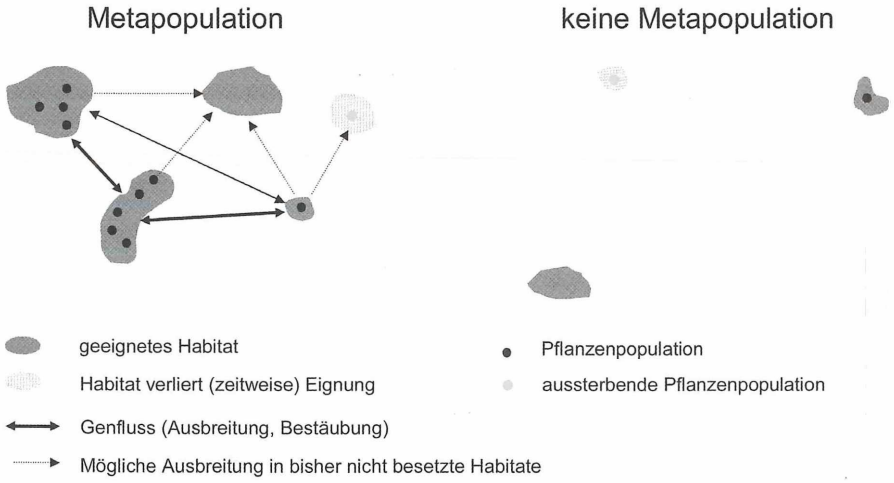


Abb. 2: Vereinfachtes Schema zum Metapopulationskonzept bei Pflanzen. Die Dicke der Pfeile gibt die Wahrscheinlichkeit eines Prozesses wieder. In stärker fragmentierten Populationen, die keine Metapopulation bilden, gibt es keinen Genfluss; geeignete Habitate können nicht besiedelt und stochastische Aussterbeereignisse nicht durch Wiederbesiedlung ausgeglichen werden.

Fig. 2: Simplified scheme explaining the metapopulation concept with respect to plants. Thickness of arrows indicates the probability of a process. In the more fragmented populations, not connected to metapopulations, there is no gene flow; appropriate habitats cannot be colonized and stochastic extinction events cannot be compensated by recolonisation.

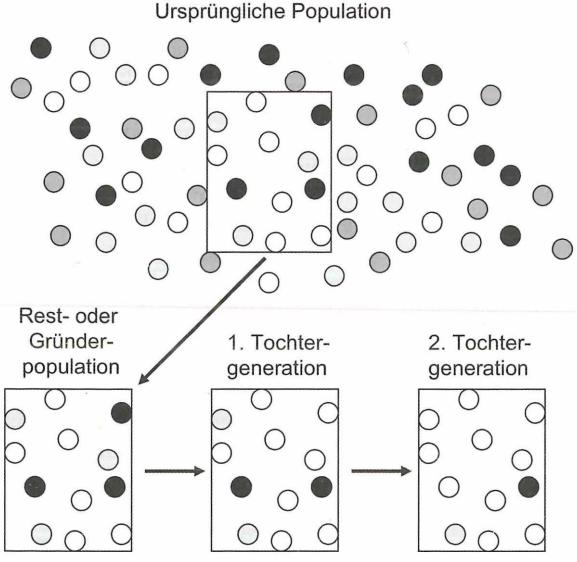


Abb. 3: Gendrift in kleinen Populationen. Die Kreise repräsentieren Pflanzenindividuen einer Art mit unterschiedlichen Genotypen bzw. Allelen (Ausprägungen eines Gens). Kleine Populationen nach Habitatfragmentierung sind durch eine Verschiebung der Allelfrequenzen und teilweise auch eine Reduktion an Allelen bzw. Genotypen charakterisiert. Je länger, d. h. über je mehr Generationen eine Population klein bleibt, desto stärker wird die Gendrift.

Fig. 3: Genetic drift in small populations. Circles depict plant individuals of one species with different genotypes and alleles, repectively. Following habitat fragmentation, small populations are characterized by a shift of allele frequencies and to some extent by a reduction of alleles and genotypes. The longer (i. e. the more generations) a population remains small, the stronger will be genetic drift.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Die Reduktion genetischer Variabilität in und genetische Differenzierung zwischen fragmentierten Habitaten sind in zahlreichen Studien unter Benutzung verschiedener molekularer Marker (RAPD, RFLP, AFLP, Mikrosatelliten, Isoenzyme) nachgewiesen worden, wobei die genetische Distanz häufig mit der geographischen Distanz und damit dem Isolationsgrad steigt. Ich beschränke mich auf Beispiele, in denen auch Konsequenzen für die Fitness (s. u.) von Pflanzenpopulationen untersucht wurden: In Populationen von *Gentianella germancia* nahm nicht nur die genetische Variabilität, sondern auch die Fitness der Nachkommen im Botanischen Garten (hier: Zahl der Blüten) mit der Populationsgröße ab (FISCHER & MATTHIES 1998b). *Swertia perennis* wies in den kleinen, isolierten Kalk-Flachmooren der Nordost-Schweiz nicht nur eine reduzierte genetische Variabilität, sondern auch eine geringere vegetative Fitness auf (LIENERT et al. 2002b). Im Mitteldeutschen Trockengebiet wurde in kontinentalen Trockenrasen bzw. deren Säumen bei *Astragalus exscapus*, *Dictamnus albus* und *Pulsatilla vulgaris* nachgewiesen, dass nicht nur die genetische Diversität mit der Populationsgröße, sondern auch die Fitness (hier: Zahl der Samen) mit der Populationsgröße und der genetischen Diversität abnimmt (BECKER 2003, HENSEN & OBERPRIELER 2005, HENSEN et al. 2005).

Plakativ lassen sich die Folgen genetischer Drift in kleinen Populationen (unter ca. 200 Individuen) bei diözischen und bei selbstinkompatiblen Pflanzen mit morphologisch unterscheidbaren Inkompatibilitätstypen demonstrieren: In *Silene otites*-Populationen im Raum Halle gab es teilweise massive Abweichungen vom 1:1-Geschlechterverhältnis (SOLDAAT et al. 1997). Wenn wenige weibliche Pflanzen vorhanden sind, ist die Fortpflanzung stark reduziert. Primeln zeichnen sich durch sog. Distylie aus, wobei beide Griffel (= Inkompatibilitäts)typen normalerweise im Verhältnis 1:1 auftreten. In *Primula veris*-Populationen kam es im Schweizer Jura jedoch zu starken Abweichungen von diesem Verhältnis aufgrund von Gendrift, die eine geringe Samenproduktion zur Folge hatten (KÉRY et al. 2003).

3.3. Inzuchtdepression

Die zweite genetische Konsequenz isolierter Populationen ist die Inzuchtdepression (CHARLESWORTH & CHARLESWORTH 1987). Hierunter versteht man negative Auswirkungen auf die Fitness durch die Paarung von Verwandten. Inzucht ist umso wahrscheinlicher, je kleiner eine Population ist. Ursachen können z. B. eine erhöhte Homozygotie, die Anhäufung und Expression schädlicher rezessiver oder der Verlust vitaler Allele sein. Inzuchtdepression kann sich in geringerem Samenansatz, aber auch einem geringerem Ausbreitungspotenzial der Samen oder einer geringeren Überlebenswahrscheinlichkeit der Nachkommen niederschlagen. Sie tritt vor allem bei selbstkompatiblen, aber gewöhnlich fremdbestäubten Pflanzen auf; bei obligaten Selbstbefruchtern kommt sie nicht vor. *Astragalus exscapus* zeigte nicht nur bei künstlicher Selbstbestäubung einen geringeren Samenansatz als bei Fremdbestäubung, sondern auch unter natürlichen Bedingungen in kleineren Populationen, beides Indizien für Inzuchtdepression (BECKER 2003). In kleinen, isolierten niederländischen Populationen war das Flugvermögen und damit das Ausbreitungspotenzial der Früchte von *Hypochaeris radicata* geringer als in großen (SOONS & HEIL 2002). MIX et al. (2007) konnten durch Bestäubungsexperimente zeigen, dass dies zumindest teilweise auf Inzuchtdepression beruhen kann.

3.4. Zufallsereignisse

Populationen können ohne Habitatverlust oder genetische Effekte, allein durch nicht vorhersagbare Zufallsereignisse, aussterben (LANDE 1998). Zu diesen „stochastischen" Faktoren gehören katastrophale Ereignisse wie Feuer oder Überschwemmungen, die zufällige Variation der physikalischen oder biologischen Umwelt wie z. B. Niederschlag oder Herbivorie („Umweltrauschen"), aber auch die zufällige Variation der Abfolge von Geburten und Todesfällen in den Populationen („demographisches Rauschen").

Theoretische Überlegungen wie auch verschiedene praxisbezogene Studien verdeutlichen, dass stochastische Faktoren viel eher in kleinen als in großen Pflanzenpopulationen

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

wirksam werden können. Meist kommt es dabei zum direkten Aussterben einer Population, es kann aber auch ihre Fitness soweit reduziert werden, dass dies nachfolgend die Extinktion zur Folge haben kann. FISCHER & STÖCKLIN (1997) analysierten die Populationsentwicklung von 185 Pflanzenarten in fragmentierten Kalkmagerrasen im Schweizer Jura auf der Basis von pflanzensoziologischen Aufnahmen. Zwischen 1950 und 1985 waren 39 % der Populationen ausgestorben, wobei generell kleinere Populationen, aber auch kurzlebige Arten und Habitatspezialisten am stärksten betroffen waren. MATTHIES et al. (2004) konnten für acht kurzlebige, gefährdete Kalkmagerrasenarten (*Gentianella* spp., *Lepidium campestre*, *Melampyrum* spp., *Rhinanthus* spp., *Thlaspi perfoliatum*) in Südniedersachsen nachweisen, dass deren Überlebenswahrscheinlichkeit über 10 Jahre generell positiv mit der Populationsgröße korreliert war. Sie war aber auch artspezifisch, und kleine Populationen wiesen teilweise eine positive Entwicklung auf.

3.5. Biotische Interaktionen

Der wichtigste und am besten untersuchte Effekt der Fragmentierung auf biotische Interaktionen betrifft die Bestäuber. Negative Effekte von Bestäuberlimitierung wiesen STEFFAN-DEWENTER & TSCHARNTKE (1999) nach, indem sie Individuen selbstinkompatibler *Brassicaceae* in Töpfen ausbrachten. Je weiter die Versuchspflanzen von arten- und blütenreichem Grünland entfernt standen, desto geringer waren Bestäuberabundanz und -diversität, weil isolierte Pflanzen für viele Bestäuber schlechter auffindbar waren. Der Rückgang des Bestäuberbesuchs wirkte sich dann auf die Fitness der Pflanzen aus, indem sie weniger Samen produzieren. Auch *Primula vulgaris* produzierte in Flandern weniger Samen in kleinen Populationen aufgrund von Bestäuberlimitierung (BRYS et al. 2004). Pflanzen können aber auch von Herbivoren oder Pathogenen befallen werden, deren Populationen ebenfalls von der Habitatfragmentierung beeinflusst sind: Je größer die Populationen von *Gentiana cruciata* im Schweizer Jura waren, desto höher war auch die Wahrscheinlichkeit, dass der Kreuzenzian-Ameisenbläuling (*Maculinea rebeli*) vorkam, dessen Larven sich anfangs in den Früchten des Enzians entwickeln (KÉRY et al. 2001). Das führte zu stärkerem Befall der Kapseln und damit geringerer Fitness der Pflanzen. Umgekehrt kann der Befall durch spezialisierte Herbivore in kleinen Populationen aber auch stärker sein, etwa wenn mobile Arten wie die im Larvalstadium Samen von *Silene latifolia* fressende Lichtnelkeneule (*Hadena bicruris*) dort ihre Eier in größerer Dichte ablegt (ELZINGA et al. 2005). Pflanzen kleiner Populationen können auch aufgrund geringerer genetischer Variabilität anfälliger für Herbivore sein, wie dies für *Swertia perennis* in präalpinen Kalk-Flachmooren der Nordost-Schweiz vermutet wurde (LIENERT et al. 2002a).

3.6. Abiotische Effekte

Häufig vermindert sich die Qualität eines Habitates im Zuge seiner Fragmentierung auch dadurch, dass sich die abiotischen Standortfaktoren für Zielarten des Naturschutzes verschlechtern. Die wichtigste Konsequenz kleiner Habitatfragmente sind bestimmte Randeffekte. Hierzu gehören z. B. ein von außen bedingtes, abweichendes Mikroklima oder Nährstoffeinträge aus umgebenden, intensiv bewirtschafteten Flächen (SAUNDERS et al. 1991, LIENERT 2004). Negative Konsequenzen wurden z. B. in unterschiedlich großen, fragmentierten Populationen von *Primula farinosa* in schweizerischen Kalk-Flachmooren nachgewiesen (LIENERT & FISCHER 2003). Sowohl Individuendichten als auch Samenansatz waren an den Habitaträndern geringer. Die ebenfalls festgestellte höhere Herbivorie am Habitatrand ließ sich durch eine schlechtere Habitatqualität kaum erklären.

3.7. Reduzierte Fitness: Allee-Effekte als Addition unterschiedlicher Ursachen

Die in Abb. 1 dargestellten Effekte führen fast immer zu einer reduzierten Fitness – das ist insbesondere die Fortpflanzungsleistung eines Individuums im Laufe seines gesamten Lebens – in den Populationen. Die Folge können dann niedrige Populationswachstumsraten (λ) sein, bei denen die Tochtergenerationen in ihrer Individuenzahl dauerhaft hinter derjeni-

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

gen der Elterngenerationen zurückbleiben und die letztlich das Aussterben einer Population zur Folge haben. Für den Naturschutz sind zunächst nur diese innerhalb von Jahren bis maximal Jahrzehnten wirksamen Kurzzeiteffekte von Bedeutung. Langfristig, d. h. über Jahrhunderte und darüber hinaus, muss jedoch auch mit einer Abnahme des evolutionären Potenzials und damit der Anpassungsfähigkeit an eine geänderte Umwelt (z. B. Klimawandel!) gerechnet werden (LEIMU et al. 2006).

Am Standort treten in Konsequenz der Habitatfragmentierung sog. Allee-Effekte auf, die nach dem amerikanischen Ökologen W.C. Allee (1885-1955) benannt und ursprünglich bei Tierpopulationen beschrieben wurden. Darunter versteht man den negativen Effekt von kleinen Populationen (oder geringen Individuendichten) auf die Fitness des Individuums. Probleme der Partnerfindung bei geringen Populationsdichten, die bei Tieren oft wichtige Ursachen von Allee-Effekten sind, spielen bei Pflanzen eine geringere Rolle. Für zweihäusige Arten (*Asparagus officinalis, Bryonia dioica, Salix repens* und *Valeriana dioica*) ist aber nachgewiesen worden, dass der Samenansatz von der Entfernung männlicher Pflanzen abhängt (DE JONG et al. 2005). Ob eine unterschiedliche genetische Konstitution oder aber die Umwelt (andere populationsbiologische oder abiotische Faktoren wie die Habitatqualität, s. Abb. 1) hinter einem Allee-Effekt stehen, kann durch eine Feldstudie allein nicht entschieden werden. Hierfür müssen Experimente in einer einheitlichen Umwelt (Gewächshäuser oder Versuchsfelder in Botanischen Gärten) angeschlossen werden: Unterscheidet sich die Fitness der Nachkommen unter gleichen Standortbedingungen nicht mehr, so variierte am natürlichen Standort umweltbedingt nur der Phänotyp. Bleiben dagegen Unterschiede in der Fitness bestehen, liegen tatsächlich unterschiedliche Genotypen und damit genetische Veränderungen zu Grunde. In fragmentierten Habitaten des Schweizer Jura und der Schwäbischen Alb waren sowohl Samenproduktion als auch die Populationswachstumsrate λ von *Gentianella germanica* in großen Populationen höher als in kleinen (FISCHER & MATTHIES 1998a). Im Botanischen Garten zeigten Keimlinge aus den großen Populationen eine höhere Überlebensrate. Neben der Habitatqualität müssen bei diesen Populationen also genetische Ursachen der unterschiedlichen Fitness am Standort zu Grunde gelegen haben.

Allee-Effekte bzw. ein erhöhtes Extinktionsrisiko haben also häufig nicht nur eine der genannten, sondern kombinierte Ursachen, die sich gegenseitig zu einem „Extinktionsstrudel" (GILPIN & SOULÉ 1986) verstärken können (LEIMU et al. 2006, BEREC et al. 2007). Mehrfach konnte der gleichzeitige negative Effekt unterschiedlicher Faktoren in kleinen, fragmentierten Populationen nachgewiesen werden: So war der geringe reproduktive Erfolg von *Phyteuma spicatum* in kleinen Populationen in Wäldern im nördlichen Niedersachsen sowohl auf Pollenlimitierung durch geringeren Bestäuberbesuch als auch auf genetische Faktoren zurückzuführen, denn die Keimlinge aus kleinen Populationen zeigten in gemeinsamer Umwelt eine geringere Überlebenswahrscheinlichkeit (KOLB 2005). Für die niedrigere Samenproduktion in kleinen Populationen von *Primula elatior* in flämischen Laubwaldfragmenten (JACQUEMYN et al. 2002) war neben der Bestäuberlimitierung auch Gendrift (hier: Verhältnis der Inkompatibilitätstypen, s. o. für *Primula veris*) verantwortlich. Samen aus kleinen niederländischen *Succisa pratensis*-Populationen wiesen eine geringere Keimfähigkeit als solche aus großen Populationen auf, was sowohl auf Inzuchtdepression (genetische Komponente), als auch auf schlechtere, d. h. eutrophere Standorte (Habitatqualität) zurückzuführen war (VERGEER et al. 2003).

4. Konsequenzen der Habitatfragmentierung: weltweite Trends

Für alle genannten ökologischen und genetischen Faktoren sind negative Konsequenzen für kleine, fragmentierte Populationen durch Forschungsbeispiele an mitteleuropäischen Pflanzenarten belegt. Aber sind dies Einzelbeispiele, oder handelt es sich um generelle Phänomene? Drei jüngst publizierte Meta-Analysen, die auf der quantitativen weltweiten Analyse von Untersuchungen zum Themenkomplex beruhen, geben hier Hinweise:

Die Auswertung von 54 Studien zur Bestäuberlimitierung über insgesamt 89 Pflanzenarten ergab, dass die Fortpflanzung insektenbestäubter Arten generell durch Habitatfrag-

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

mentierung negativ beeinflusst wird (AGUILAR et al. 2006). Selbstinkompatible Arten waren dabei stärker betroffen als selbstkompatible, aber die negativen Effekte waren in verschiedensten Habitaten (boreale, temperate und tropische Wälder, Gebüsche, Grasland) und auch bei Pflanzenarten, die nicht auf bestimmte Bestäubergruppen spezialisiert sind, wirksam.

Genetische Konsequenzen kleiner Populationen wurden auf der Basis von 53 Publikationen über insgesamt 52 Pflanzenarten analysiert (HONNAY & JACQUEMYN 2007). Generell gab es eine signifikante, positive Beziehung zwischen der Populationsgröße und der genetischen Diversität, d. h. der Verlust von Allelen spielt in kleinen Populationen eine wichtige Rolle. Dies betraf auskreuzende (selbstkompatible wie selbstinkompatible) in stärkerem Maße als sich überwiegend durch Selbstbefruchtung fortpflanzende Arten. Überraschenderweise neigten (relativ) häufige Arten mindestens genauso stark zu genetischer Verarmung wie seltene. Daraus folgern die Autoren, ohne allerdings Fitnesseffekte untersucht zu haben, dass eine viel größere Anzahl von Arten negativ von Habitatfragmentierung betroffen sein könnte als bisher angenommen.

Schließlich wurden 105 Studien über insgesamt 60 Pflanzenarten auf Beziehungen zwischen Populationsgröße, Fitness und genetischer Variation ausgewertet (LEIMU et al. 2006). Generell ergaben sich positive Beziehungen zwischen der Populationsgröße und der Fitness des Individuums sowie der Populationsgröße und der genetischen Variabilität. Das bringt es mit sich, dass auch eine positive Korrelation zwischen genetischer Variabilität und Fitness in einer Population existiert. Regional seltene Arten sind dabei stärker als häufigere betroffen. Ein Unterschied zwischen selbstkompatiblen und selbstinkompatiblen Arten bestand dagegen – anders als bei den Meta-Analysen von AUGILAR et al. (2006) und HONNAY & JACQUEMYN (2007) – kaum. Die meisten Effekte auf die Fitness wurden nur am Standort gemessen, doch da keine signifikanten Unterschiede zwischen Feld- und Gartenexperimenten bestanden, folgern LEIMU et al. (2006), dass genetische Effekte und nicht die Habitatqualität (!) die vorherrschende Ursache geringerer Fitness in kleinen Pflanzenpopulationen sind (s. auch FRANKHAM 2005).

Negative Auswirkungen von Habitatfragmentierung (kleine Populationen, starke räumliche Isolation) auf die Fitness, insbesondere die sexuelle Fortpflanzung, scheinen also – unabhängig von der Habitatqualität – bei Samenpflanzen ein generelles Phänomen zu sein. Dies scheint unabhängig vom Habitattyp zu sein und gilt insbesondere für (a) seltene Arten (i. d. R. stärker fragmentiert), (b) (noch) relativ häufige Habitatspezialisten, (c) kurzlebige Arten (hohe Bedeutung sexueller Fortpflanzung, rasche Gendrift), (d) auskreuzende, insbesondere selbst-inkompatible Arten (Gendrift, Inzuchtdepression, starke Abhängigkeit von Pflanze-Bestäuber-Interaktion). In wie weit ein unterschiedliches Ausbreitungspotenzial, also die Fähigkeit mit Samen oder anderen Diasporen entfernte Habitate zu erreichen, eine Rolle spielt, ist bisher nicht analysiert worden.

Dabei ist aber zu bedenken, dass sich die Reaktionen auf Habitatfragmentierung zwischen einzelnen Pflanzenarten oder auch einzelnen Habitaten stark unterscheiden können, d. h. häufig fehlten in Studien Effekte, oder es wurden sogar gegenteilige registriert. Weiterhin bleibt offen, ob die in den populationsbiologischen Forschungen gemessenen, oft nur mäßig signifikanten Fitnesseffekte (meist die Samenproduktion) tatsächlich relevant für das Überleben von Populationen sind. So hatte etwa geringerer Samenansatz in kleinen Populationen von *Scorzonera hispanica* in Tschechien keine Auswirkung auf deren Populationswachstumsrate λ (MÜNZBERGOVA 2006). Schließlich ist zu fragen, ob die Auswahl der Pflanzenarten in den Studien repräsentativ in Bezug auf ihre systematische Zugehörigkeit und ihr biologisch-ökologisches Merkmalsspektrum ist. Dies soll im Folgenden für alle bisher in Mitteleuropa untersuchten Pflanzenarten (Tab. 1 im Anhang) geprüft werden.

5. Abschätzung genereller Trends für Mitteleuropa

Die Familienzugehörigkeit (Abb. 4) vermittelt auf den ersten Blick eine relativ gleichmäßige Abdeckung der in Deutschland heimischen Pflanzenfamilien, was für eine hohe Repräsentativität der populationsbiologischen Untersuchungen spräche. Viele Erkenntnisse

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

beruhen aber auf Vertretern von zwei kleinen Pflanzenfamilien, den *Primulaceae* und *Gentianaceae*, die klar in den Untersuchungen bevorzugt wurden ($\chi^2 = 40{,}900$; $p < 0.001$ bzw. $\chi^2 = 40{,}900$; $p < 0.001$; df = 1; Bonferroni-Korrektur für 15 einbezogene Pflanzenfamilien; Signifikanz aufgrund von Erwartungswerten < 5 mit Vorsicht zu interpretieren). Diese beiden Pflanzenfamilien eignen sich v. a. aufgrund großer Blüten und leicht bestimmbarer Individuen- und Samenzahlen in besonderer Weise für populationsbiologische Untersuchungen. Auffällig ist auch, dass hemiparasitische, jetzt zu den *Orobanchaceae* gerechnete *Scrophulariaceae*, *Orchidaceae* und *Brassicaceae* im Verhältnis zu ihrer Gesamtzahl in der deutschen Flora sehr oft untersucht wurden. Auf der anderen Seite wurden mit den *Poaceae* und *Cyperaceae* zwei der größten Pflanzenfamilien bisher sehr wenig untersucht, und auch über Farnpflanzen liegen bisher keine Erkenntnisse vor. Nimmt man alle Grasartigen der Poales (*Cyperaceae*, *Juncaceae*, *Poaceae*, *Sparganiaceae* und *Typhaceae*) zusammen, so liegt für diese eine signifikante Benachteiligung in den populationsbiologischen Studien vor (Tab. 2).

Auch die Artauswahl hinsichtlich der Biotopbindung entspricht nicht den Anteilen an der Flora Deutschlands (Abb. 5): Bei den untersuchten Arten haben Trocken- und Magerrasen einschließlich ihrer Säume einen Anteil von ca. 25 % und Wirtschaftsgrünland von ca. 18 %. Damit sind diese stark im Fokus des Naturschutzes stehenden Biotope mit zahlreichen gefährdeten Arten im Vergleich zu ihrem Anteil an der deutschen Flora signifikant überrepräsentiert ($\chi^2 = 8.982$; $p = 0{,}03$ bzw. $\chi^2 = 13{,}593$; $p = 0{,}002$; df = 1; Bonferroni-Korrektur für 9 Biotoptypen). In geringerem Maße gilt dies auch für die Arten der Moore. Demgegenüber sind Arten der Acker- und Ruderalstandorte, der subalpinen und alpinen Vegetation, der Felsen und Gewässer(ufer) – also vergleichsweise wenig oder bereits natürlicherweise stark fragmentierte Habitate – bisher kaum auf Fragmentierungseffekte untersucht worden. Betrachtet man, in welchen Habitaten die Studien tatsächlich durchgeführt wurden (Abb. 5,

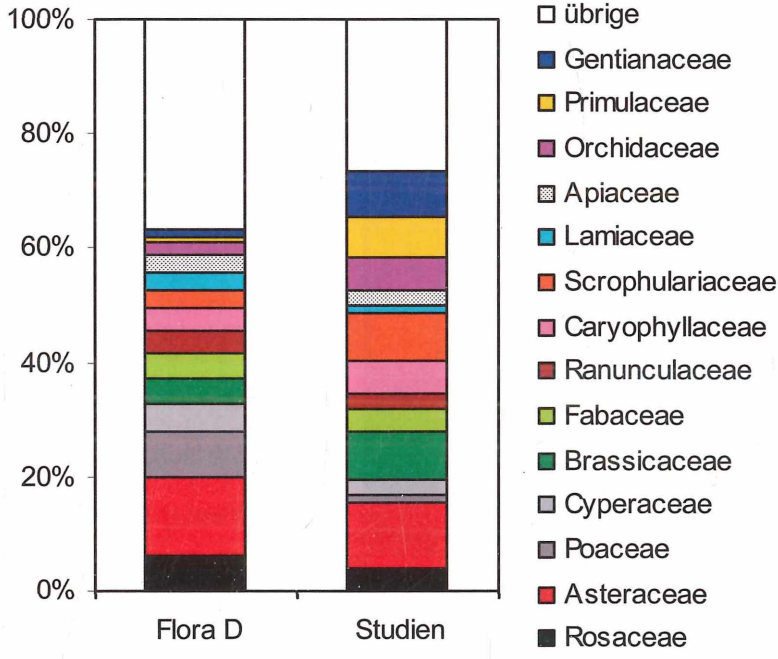


Abb. 4: Vergleich der Familienzugehörigkeit der Flora Deutschlands (KLOTZ et al. 2002, n = 3361) mit den in Mitteleuropa auf Effekte von Habitatfragmentierung untersuchten Gefäßpflanzenarten (n = 72). Dargestellt sind die jeweils 12 häufigsten Familien.

Fig. 4: Comparison of the family affiliation of the German vascular plant flora (KLOTZ et al. 2002, n = 3361) with the plant species studied in Central Europe with respect to effects of habitat fragmentation (n = 72). The 12 most common families in each case are shown.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

rechts), so ergibt sich eine noch stärkere Verschiebung hin zu Trocken- und Magerrasen auf Kosten von Ruderal- und Segetalvegetation sowie der subalpinen und alpinen Vegetation. Die geringe Repräsentanz der Vegetation gestörter Standorte spiegelt sich dann auch im signifikant geringeren Anteil von untersuchten Neophyten im Vergleich zu indigenen Arten wider (Tab. 2). Dies überrascht nicht, da die meisten Studien vor dem Hintergrund der Artenschutzproblematik erfolgten.

Die Analyse von biologischen Artmerkmalen („species traits") zeigt zunächst zwar, dass kurzlebige, nur einmal fruchtende Arten – die ein höheres Extinktionsrisiko bei Zufallseffekten haben sollten – nicht häufiger untersucht wurden als ausdauernde mit wiederholter sexueller Fortpflanzung (Tab. 2). Die meisten Studien – signifikant mehr als entsprechend ihrem Anteil an der Flora zu erwarten – sind aber an Pflanzenarten vorgenommen wurden, die sich ausschließlich oder fast ausschließlich sexuell fortpflanzen (Tab. 2). Ein großer Teil unserer Flora verfügt jedoch über eine ausgeprägte Fähigkeit zu klonalem Wachstum und klonaler Reproduktion. Dies sind insbesondere die zahlreichen Arten, die mittels langer Ausläufer, Rhizome oder Wurzelsprosse unbegrenzt wachsen („Guerilla-Strategie" sensu LOVETT DOUST 1981) und so die Rolle sexueller Fortpflanzung stark reduzieren können. Arten mit ausgeprägter klonaler Reproduktion besitzen häufig eine fast unbegrenzte Lebensdauer, die sie weniger anfällig gegenüber Habitatfragmentierung machen könnte (ERIKSSON & EHRLÉN 2001). Fast völlig fehlen Erkenntnisse über die relativ große Gruppe von Arten, die sich ausschließlich oder fast ausschließlich vegetativ fortpflanzen bzw. als Apomikten auf asexuellem Weg Samen bilden (v. a. *Alchemilla*-, *Hieracium*-, *Taraxacum*-Arten, *Rubus fruticosus* agg., *Ranunculus auricomus* agg.). Diese Arten könnten ebenfalls vielfach an eine untergeordnete Rolle sexueller Fortpflanzung angepasst sein.

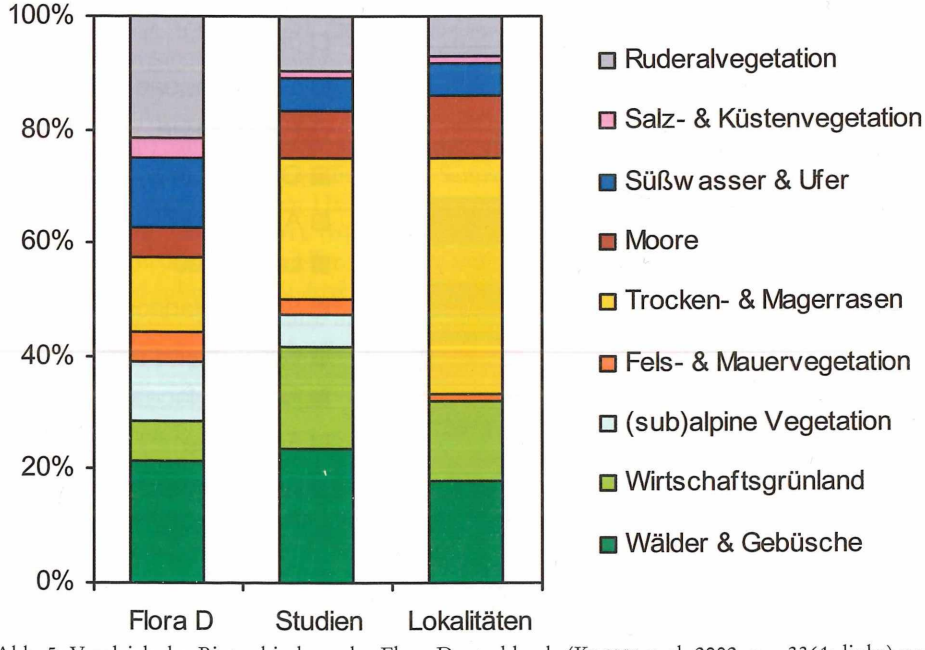


Abb. 5: Vergleich der Biotopbindung der Flora Deutschlands (KLOTZ et al. 2002, n = 3361; links) und der auf Effekte von Habitatfragmentierung in Mitteleuropa untersuchten Gefäßpflanzenarten (n = 72; Mitte). Zusätzlich aufgeführt (rechts) sind die Biotope der Lokalitäten, an denen die Studien tatsächlich durchgeführt wurden.

Fig. 5: Comparison of the habitat preference of the German Flora (KLOTZ et al. 2002, n = 3361; left hand) with the plant species studied in Central Europe with respect to effects of habitat fragmentation (n = 72; central and right hand). Also the localities in which the studies were conducted are given (right hand).

Tabelle 2: Resultate des Chi-Quadrat-Tests zum Vergleich der Häufigkeit von Artmerkmalen der Flora Deutschlands (nach KLOTZ et al. 2002) mit denen der in Mitteleuropa auf Effekte der Habitatfragmentierung untersuchten Arten.
p (korr.): Die p-Werte wurden mit der Zahl der getesteten Merkmalsausprägungen multipliziert (Bonferroni-Korrektur). Fettdruck: Merkmal signifikant häufiger (* = p < 0,05; ** = p < 0,01; *** = p < 0,001; ns = nicht signifikant).

Table 2: Results of the chi-square tests for comparison of the frequency of species characters of the vascular plant species flora of Germany (according to KLOTZ et al. 2002) and the species which have been studied in Central Europe with respect to effects of habitat fragmentation until the end of 2007.
p (korr.): p-values were multiplied by the number of cases tested per character (Bonferroni correction). Bold face: character significantly more frequent (* = p < 0.05; ** = p < 0.01; *** = p < 0.001; ns = not significant).

	Anzahl (n_{ges}=3361)	%	Anzahl (n_{ges} = 72)	%	χ^2 (df = 1)	p (unkorr.)	p (korr.)	Signifikanz
	Flora D		untersucht					
Systematische Stellung								
Grasartige (Poales)	**478**	**14,2**	4	5,6	4,530	0,033	-	*
Sonstige	2892	86,0	**68,0**	**94,4**	4,530	0,033	-	*
Einbürgerungszeit							x 3	
Indigene	2450	72,9	**66**	**91,7**	13,122	0,0003	<0,001	***
Archaeophyten	258	7,7	3	4,2	1,379	0,258	0,774	
Neophyten	**653**	**19,4**	3	4,2	10,948	0,0009	0,003	**
Fortpflanzung							x 3	
(vorwieg.) sexuell	1200	35,7	**44**	**61,1**	20,69	0,00001	<0,001	***
sexuell & vegetativ	1631	48,5	27	37,5	3,582	0,058	0,174	ns
(vorwieg.) vegetativ (inkl. Apomikten)	**530**	**15,8**	1	1,4	11,455	0,0007	0,002	**
Bestäubung: Pollenvektoren							x 4	
(vorwiegend) Insekten	1515	45,1	**57**	**79,2**	34,539	<0,00001	<0,001	***
Insekten & Selbst	468	13,9	5	6,9	2,991	0,084	0,420	ns
(vorwiegend) Selbst	**545**	**16,2**	3	4,2	7,862	0,005	0,025	*
(vorwiegend) Wind & Wasser	**770**	**22,9**	7	9,7	7,245	0,007	0,035	*
keine, unbekannt	63	1,9	0	0,0	1,405	0,236	1,180	ns
Selbstkompatibilität/Geschlechtsverteilung							x 3	
(m.o.w.) selbstkompatibel	1789	53,2	39	54,2	0,026	0,872	2,616	ns
(m.o.w.) selbstinkompatibel bzw. diözisch	574	17,1	**29**	**40,3**	27,963	<0,00001	<0,001	***
übrige (?, obligate Apomikten)	**998**	**29,7**	4	5,6	20,534	0,00001	<0,001	***

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft, www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Die bisherigen Erkenntnisse beruhen fast ausschließlich auf insektenbestäubten Arten (signifikant überrepräsentiert, s. Tab. 2), während selbstbestäubte (etwa viele Ruderal- und Segetalarten) und windbestäube Arten in den populationsbiologischen Untersuchungen signifikant unterrepräsentiert sind. Selbstbestäuber benötigen keine Partner zur Fortpflanzung und dürften keine negativen genetischen Konsequenzen durch Inzucht erleiden. Von abiotischen Vektoren bestäubte Arten können nicht von Bestäuberlimitierung betroffen sein, und für windbestäubte Arten werden im Allgemeinen größere Transportdistanzen der Pollen und damit ein höherer Genfluss angenommen. Schließlich wurden selbstinkompatible und diözische Arten, also solche, die Partner zur Fortpflanzung benötigen und anfälliger für genetische Drift sind, in Studien signifikant bevorzugt (Tab. 2).

Die meisten Untersuchungen erfolgten an eher seltenen bzw. gefährdeten Arten, doch extrem seltene Arten sind bisher meist nicht in die populationsbiologischen Studien zur Habitatfragmentierung einbezogen. Das liegt daran, dass sie zu kleine bzw. zu wenige Populationen aufweisen, so dass statistisch aussagekräftige Ergebnisse, wie sie für die angestrebten Publikationen in internationalen Fachzeitschriften notwendig sind, nicht realisierbar sind. Schließlich muss aufgrund unzureichender Datenlage fraglich bleiben, ob Pflanzenarten mit einem großen Ausbreitungspotenzial, das im Rahmen einer Metapopulationsdynamik die Risiken der Habitatfragmentierung reduzieren kann, in den bisherigen Studien angemessen repräsentiert sind.

Für Mitteleuropa liegt damit eine Verzerrung in der Auswahl der Studienobjekte zugunsten bestimmter, mutmaßlich besonders sensitiver Arten bzw. Biotope vor. Plakativ ausgedrückt ist die populationsbiologisch untersuchte Modellpflanze, die das Bild der Effekte der Habitatfragmentierung prägt, eine gefährdete, aber nicht extrem seltene Magerrasenart, die sich obligat sexuell fortpflanzt, insektenbestäubt und selbstinkompatibel ist, und an der sich leicht Fitness-Parameter bestimmen lassen.

Dass Studien über Fragmentierung und Populationsgröße bis heute überwiegend auf ehemals weit verbreitete, in jüngerer Zeit zunehmend durch Habitatreduktion auf Restpopulationen geschrumpfte und gefährdete Arten fokussiert wurde (s. auch LIENERT 2004), ist aus der Entwicklung der Forschungsrichtung verständlich. Viele Pflanzen haben sich aber über lange Zeiträume in natürlicherweise kleinen, fragmentierten Populationen evolviert und sind bestens an ein Überleben in entsprechenden Habitaten angepasst (LIENERT 2004). Dazu können z. B. klonale Reproduktion, Selbstbefruchtung, Unabhängigkeit von Insekten als Bestäubern, Samenbanken im Boden zur Überdauerung ungünstiger Bedingungen oder ein hohes Ausbreitungspotenzial beitragen. So mehren sich in den vergangenen Jahren auch populationsbiologische Arbeiten, in denen keine negativen populationsbiologischen oder genetischen Effekte von Habitatfragmentierung nachgewiesen werden. Dies betrifft etwa Eiszeitrelikte, die in kleinen Populationen lange Zeiträume überdauert haben (s. DANNEMANN 2000), windbestäubte Arten (OOSTERMEIJER & DE KNEGT 2004) oder Waldbodenpflanzen, die sich häufig durch langlebige Klone auszeichnen (HONNAY et al. 2005). Gänzlich den allgemeinen Trends entgegengesetzt müssen sich auch Neophyten verhalten, deren Populationen in ihrem invasiven Areal meist nur auf wenige Individuen zurückgehen. So stellen offenbar alle mitteleuropäischen Populationen des aus dem Kaukasus stammenden und sich vor allem im Raum Berlin-Potsdam rasch ausbreitenden Seltsamen Lauchs (*Allium paradoxum*) einen einzigen, auf eine einmalige Einführung im 19. Jahrhundert in Prag zurückgehenden Klon dar (HEINKEN et al., in prep.). Er bildet in Mitteleuropa keine Samen und breitete sich demnach allein vegetativ durch Brutzwiebeln aus. Genetische Variabilität ist für solche Arten keine Voraussetzung für eine hohe Fitness.

Es gibt also viele Hinweise darauf, dass die generelle Bedeutung der Habitatfragmentierung für das Aussterberisiko von Pflanzenpopulationen in Mitteleuropa deutlich geringer und differenzierter ist, als es die meisten Einzelstudien und die genannten Meta-Analysen suggerieren. Damit tritt die Zerstörung und Degradierung von Habitaten (Habitatqualität in Abb. 1) als wesentliche Ursache kleiner Pflanzenpopulationen (s. auch VERGEER et al. 2003) wieder stärker in den Vordergrund, und eine sorgfältige Bewertung einzelner Pflanzenarten und ihrer Merkmale bleibt erforderlich (s. auch HENLE et al. 2004).

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

6. Folgerungen für die Naturschutzpraxis

Biotopverbundsysteme, wie sie durch die Novellierung des Bundesnaturschutzgesetzes (BNatSchG vom 25.3.2002) auf jeweils mindestens 10 % der Landesfläche gefordert werden, sollen die negativen Effekte der anthropogenen Fragmentierung von Lebensräumen kompensieren. Erste Empfehlungen zur Umsetzung sind bereits erarbeitet worden (BURCKHARDT et al. 2004). Welche konkreten Kriterien ergeben sich im Bereich der Gefäßpflanzen aus dem Stand der Forschung (a) für die Auswahl geeigneter Flächen für den Biotopverbund und (b) für das Zielartenkonzept, also die Auswahl von Arten, die in besonderer Weise auf die Erhaltung oder Wiederherstellung räumlicher oder funktionaler Beziehungen in der Landschaft angewiesen sind?

Die Überlegungen zur notwendigen Anpassung von Arten an die natürliche Fragmentation ihrer Habitate sowie die Verteilung der nachweislich negativ von Habitatfragmentierung betroffenen Pflanzen ermöglichen eine grobe Klassifizierung von Biotoptypen in drei Sensitivitätsgrade (Tab. 3). Ein Biotopverbund sollte sich demnach zunächst auf die artenreichen, in der Naturlandschaft oder der historischen Kulturlandschaft ehemals weit verbreiteten, heute häufig bis auf kleinste Restbestände in Schutzgebieten vernichtete Habitate fokussieren (Kategorie 1, Tab. 3). Bei vielen anderen schutzbedürftigen Biotoptypen dürfte die Bedeutung eines (oft auch gar nicht realisierbaren) Biotopverbunds dagegen im Vergleich zur Erhaltung der Habitatqualität zu vernachlässigen sein (Kategorie 2, Tab. 3). Hierzu zählen neben schon in der Naturlandschaft stark isolierten Biotopen (Abb. 6) auch viele vorübergehende Lebensräume wie Schlagfluren, Schlammfluren und viele Sandtrockenrasen. In Kategorie 3 (Tab. 3) enthaltene Biotoptypen sind nicht nur großflächig bzw. gut vernetzt vorhanden, sondern häufig auch artenarm mit Vorherrschaft weit verbreiteter Arten. Die generelle Empfindlichkeit einzelner Biotoptypen könnte sicherlich über eine systematische Analyse ihrer charakteristischen Pflanzenarten präzisiert werden, doch fehlen Analysen hierzu.

Letztlich werden also artspezifische Konzepte als Grundlage für Maßnahmen benötigt. Ein Kriterienkatalog zur Auswahl von Zielarten des Biotopverbunds ist in Tabelle 4 zusammengestellt. In diesen gingen die in dieser Arbeit bereits beschriebenen Artmerkmale zur Seltenheit, zum Lebenszyklus, zur Bestäubung und zur Art und Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung ein. Ergänzende, in den bisherigen Untersuchungen nur unzureichend berücksichtigte Überlegungen seien im Folgenden dargelegt: Entscheidend für den Genfluss zwischen isolierten Populationen sind der Transport von Pollen und die Ausbreitung von Diasporen (Abb. 1), die auch direkt die Aussterbewahrscheinlichkeit von Populationen beeinflusst (Abb. 2).

Tabelle 3: Mutmaßliche Sensitivitätsgrade der Flora mitteleuropäischer Biotoptypen gegenüber Habitatfragmentierung

Table 3: Presumed levels of sensitivity of the flora of Central European habitat types to habitat fragmentation

1. Anthropogen fragmentierte Habitate: Biotopverbund prioritär
Hochmoore (regional), Zwergstrauchheiden, Kleinseggenriede, Kalkmagerrasen, kontinentale Trockenrasen, artenreiches Feucht- und Frischgrünland, zonale Laub- und Nadelwälder, artenreiche Äcker?
2. Bereits in der Naturlandschaft oder historischen Kulturlandschaft stark fragmentierte Habitate: Biotopverbund vermutlich von untergeordneter Bedeutung
Binnensalzstellen, Schwermetallrasen, stehende Gewässer/Verlandungsvegetation, Quellfluren, ombotrophe Kesselmoore, Bruchwälder, Waldlichtungsfluren, Vegetationskomplexe trockener Waldgrenzstandorte, Felsrasen, Sandtrockenrasen (v. a. Pionierbestände), viele Ruderalfluren (Pionierbestände)
3. Kaum oder nicht fragmentierte Habitate: Biotopverbund nicht notwendig
Meeresküsten, Fließgewässer einschließlich ihrer Ufer und intakter Auenvegetation, alpine Rasen, Intensivgrünland, nitrophile Säume, intensiv bewirtschaftete Äcker, ruderale Säume

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at



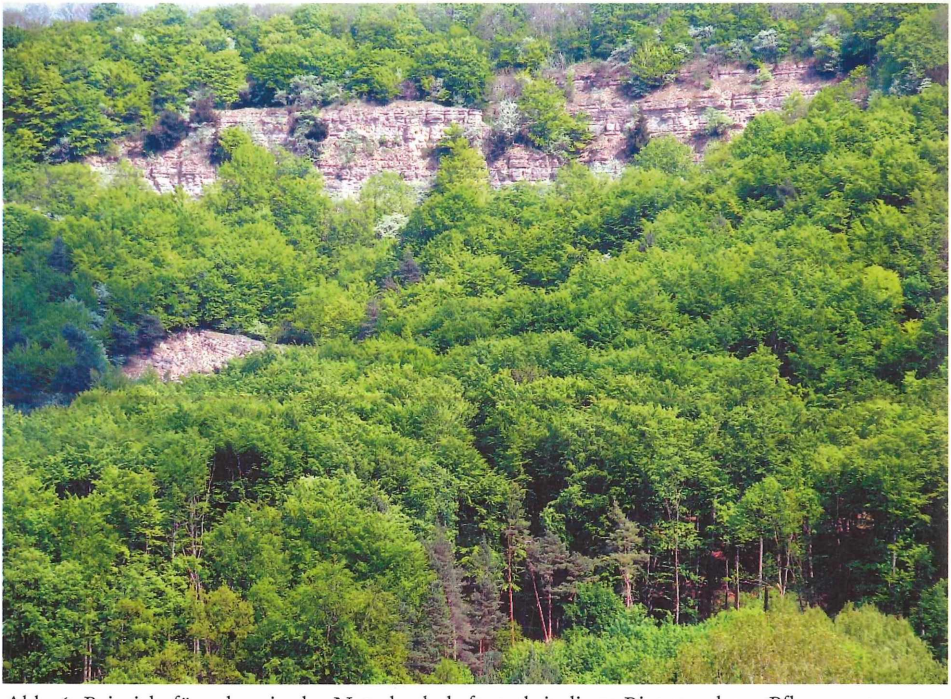


Abb. 6: Beispiele für schon in der Naturlandschaft stark isolierte Biotope, deren Pflanzenarten ganz überwiegend Habitatfragmentierung angepasst sein sollten: Oligotrophes Kesselmoor südlich von Rheinsberg in Brandenburg; Verlandungszone mit Schwingrasen und Sumpfporst-reichem Kiefern-gehölz. Natürlicher Waldgrenzstandort mit Felsrasen an der Plesse bei Wanfried in Hessen (Foto: Marcus Schmidt).

Fig. 6: Examples of naturally strongly isolated habitats. Most of their plant species should be adapted to habitat fragmentation: hydrosere of a small oligotrophic fen in a depression in Brandenburg; natural forest limit with rock vegetation in Hesse (photo: Marcus Schmidt).

Tabelle 4: Merkmale von gegenüber Habitatfragmentierung sensitiven und wenig sensitiven Pflanzenarten (Erläuterung im Text)
Table 4: Predictors of sensitivity of plant species to habitat fragmentation

Mutmaßlich sensitive Arten	**Mutmaßlich wenig sensitive Arten**	**Referenzen**
Selten	Häufig	COLE (2003), HENLE et al. (2004), LEIMU et al. (2006) aber: HONNAY & JACQUEMYN (2007)
Gefährdet (rezente Fragmentierung)	Nicht gefährdet	FRANKHAM (1995), IUCN (2001)
Habitatspezialisten (im weiteren Sinn)	An kleine Populationen angepasste Habitatspezialisten; Generalisten	FISCHER & STÖCKLIN (1997), DANNEMANN (2000), HENLE et al. (2004), LIENERT (2004)
Arten stabiler Lebensräume	Arten ephemerer/dynamischer Lebensräume	Kap. 6
Kurzlebig	Langlebig	FISCHER & STÖCKLIN (1997), HENLE et al. (2004)
Kurzlebige Diasporenbank	Ausdauernde Diasporenbank	HENLE et al. (2004)
Nicht ausgeprägt klonal	Ausgeprägt klonal (v. a. „Guerilla"-Typ klonalen Wachstums)	HENLE et al. (2004), ERIKSSON & EHRLEN (2005) Kap. 5 aber: HONNAY & BOSSUYT (2005)
Hohe Bedeutung sexueller Fortpflanzung	Geringe Samenbildung und Keimung	Kap. 5
Selbstinkompatible, Auskreuzende, Diözische	Selbstbestäuber, Apomikten	AGUILAR et al. (2006), LEIMU et al. (2006) HONNAY & JACQUEMYN (2007), SOOLDAT et al. (1997)
Insektenbestäubung: kleine Bestäuber, enges Spektrum	Insektenbestäubung: große Bestäuber, weites Spektrum	STEFFAN-DEWENTER & TSCHARNTKE 1999) aber: AGUILAR et al. (2006)
Windbestäubung: kleine Populationen, ± geringe Pollenproduktion	Windbestäubung: generell	OOSTERMEIJER & DE KNEGT (2004), STEVEN & WALLER (2007)
Geringes Ausbreitungspotenzial (Ameisen, keine Anpassungen)	Hohes Ausbreitungspotenzial (Wind, Großsäuger, Vögel)	HENLE et al. (2004), LIENERT (2004) Kap. 6

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft, www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Die Potenziale für Pollentransport und Ausbreitung sind nicht nur von der Pflanzenart, sondern auch vom Landschaftskontext abhängig. Vor allem kleine Bestäuber haben Aktionsradien von weniger als 1 km (STEFFAN-DEWENTER & TSCHARNTKE 1999, s. auch LIENERT 2004). Pflanzen mit Spezialisierung auf kleine Bestäuber wären demnach besonders von genetischen Effekten der Habitatfragmentierung betroffen. Windbestäubung ist zwar prinzipiell über sehr viel größere Distanzen möglich, wird aber bei geringen Individuendichten (also bei Seltenheit) sehr unwahrscheinlich, weil sie nicht gezielt erfolgt (STEVEN & WALLER 2007). Insektenbestäubung zwischen Pflanzenpopulationen dürfte vor allem dann unterbrochen werden, wenn zwischen ihnen eine „feindliche", weitgehend blütenlose Landschaftsmatrix liegt (STEFFAN-DEWENTER & TSCHARNTKE 1999, MEYER et al. 2007).

Das Ausbreitungspotenzial von Pflanzen wird meist über die Morphologie ihrer Samen bzw. Früchte beurteilt. So wird bei Arten mit Fruchtfleisch davon ausgegangen, dass sie durch verschiedene Vögel und Säugetiere mit großen Aktionsradien häufiger über Distanzen von bis zu mehreren Kilometern transportiert werden (Endozoochorie). Fernausbreitung kann auch für große, fettreiche Früchte, die etwa von Eichelhähern als Vorräte gesammelt werden (Dyszoochorie), Klettfrüchte (Epizoochorie), durch Haarschirme, Flügel oder winzige Größe flugfähige Diasporen (Anemochorie) oder mit in Fließgewässern schwimmenden Diasporen (Hydrochorie) angenommen werden. Demgegenüber würden die Transportdistanzen bei der Nahausbreitung von Diasporen ohne solche Anpassungen selten über einige Meter hinausreichen. Die tatsächlichen Vorgänge auf der Landschaftsebene sind aber wesentlich differenzierter: Untersuchungen zur Endo- und Epizoochorie bei Haustieren in extensiven Weidelandschaften (z. B. FISCHER et al. 1995) oder größeren Wildtieren (z. B. HEINKEN et al. 2005) haben gezeigt, dass viele morphologisch offenbar kaum an eine Fernausbreitung angepasste Arten auch häufig von diesen Tieren transportiert werden, insbesondere viele Gräser sowie Kräuter mit kleinen Samen. Viele typische Waldbodenpflanzen verfügen aber beispielsweise nicht über eine effektive Fernausbreitung durch Tiere. Die meisten Arten vorübergehender Lebensräume wie Schlagfluren, Sandtrockenrasen und Schlammfluren dürften generell über ein großes Ausbreitungspotenzial in Raum und/oder Zeit (Samenbanken) verfügen.

Über ein Zielartenkonzept hinaus stellt sich die Frage, wie groß Pflanzenpopulation sein müssen, um mit hoher Wahrscheinlichkeit langfristig – z. B. über 100 Jahre – überleben zu können. Als Faustregel aus mathematischen Modellen bzw. Monitoring von Populationen über längere Zeiträume gelten ca. 100–500 (s. LIENERT 2004), möglicherweise aber auch einige tausend reproduzierende Individuen (NUNNEY & CAMPBELL 1993, TRAILL et al. 2007). Letztlich ist eine exakte Festlegung aber auch hier nicht möglich und die Untergrenze stark artspezifisch (z. B. LIENERT 2004, MATTHIES et al. 2004, TRAILL et al. 2007). So ist beispielsweise für die natürlicherweise stark isolierten Populationen von *Biscutella laevigata* subsp. *guestfalica*, *Dianthus gratianopolitanus*, *Hieracium schmidtii* subsp. *subcaesioides* und *Sisymbrium austriacum* am Hohestein im Süntel (Weser-Leinebergland, Niedersachsen) belegt, dass sie seit mindestens 40 Jahren mit Populationsgrößen von deutlich unter 100 Individuen überlebt haben (unveröff. Daten des Niedersächsischen Landesbetriebs für Wasserwirtschaft, Küsten- und Naturschutz). Langfristiges, intensives populationsbiologisches Monitoring möglichst vieler Arten kann unsere Kenntnisse untermauern.

Eine weitere praxisrelevante Frage ist, in wie weit im Rahmen des speziellen Artenschutzes Maßnahmen zur „genetischen Rettung" isolierter und genetisch stark verarmter Kleinstpopulationen angezeigt sind. Die Erhöhung der genetischen Variabilität ist dabei durch künstliche Bestäubung mit Pollen oder durch Einbringen von Samen aus anderen Populationen denkbar. Es gibt Nachweise positiver Effekte eines solchen künstlichen Genflusses auf die Fitness von Populationen bzw. Individuen: BOSSUYT (2007) erzielte bei Bestäubung von *Parnassia palustris* in Dünentälern der belgischen Atlantikküste aus mehrere km entfernten Populationen eine höhere Fitness (hier: Samengewicht) der Nachkommen. WILLI & FISCHER (2005) konnten für den an offenen Ufern des Bodensees wachsenden *Ranunculus reptans* durch künstliche Kreuzungen zwischen verschiedenen Herkünften nachweisen, dass diese im Gewächshaus eine höhere Fitness aufwiesen, wobei kleine Populationen besonders profitierten. Zu beachten ist aber, dass künstlicher Genfluss auch die

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Fitness erniedrigen kann, wenn Pflanzenpopulationen optimal an die Bedingungen ihres Wuchsortes angepasst sind (Auskreuzungsdepression als gegenläufiger Effekt zur Inzuchtdepression). Hinweise darauf gibt es in Mitteleuropa etwa bei *Gentianella germanica* (FISCHER & MATTHIES 1997) und jüngst bei *Aster amellus* in Tschechien (RAABOVA et al. 2007). Hier ergaben reziproke Aussaatexperimente teilweise niedrigere Überlebensraten von Keimlingen aus anderen Habitaten. Bei *Astragalus exscapus* traten mehr abortierte Samen auf, wenn bei künstlicher Bestäubung Pollen aus zu weit entfernten Populationen verwendet wurden (BECKER 2003). Exakte Hinweise zu maximalen Distanzen und Habitatunterschieden bei solchen Maßnahmen können nicht gegeben werden (vgl. LIENERT 2004); insgesamt sollte aber künstlicher Genfluss über zu große Distanzen vermieden werden.

Schließlich stellt sich die Frage, wie die Wiederausbringung lokal oder regional ausgestorbener Pflanzenarten, z. B. aus Erhaltungskulturen gefährdeter Pflanzen (BURKART & VON DEN DRIESCH 2006), zu handhaben ist. Bei Saatmischungen im Rahmen von Ausgleichs- und Ersatzmaßnahmen etc. ist inzwischen allgemein akzeptiert, dass möglichst nur gebietsheimisches Saatgut aus gesicherten Herkünften verwendet werden sollte (z. B. NICKEL 2003). Auch für die Wiederausbringung als letztendliches Ziel von Erhaltungskulturen kommen natürlich nur Herkünfte aus der Region in Frage (z. B. RÖDER & KIEHL 2008). Bisher gibt es hier kaum Erfahrungen (LIENERT 2004). Klar ist, dass eine solche Maßnahme nur sinnvoll ist, wenn ein ehemaliges Habitat wieder so in seiner Qualität hergestellt wurde, dass der Grund für das Aussterben der Population nicht mehr besteht.

Neben den genannten Überlegungen sowie den Sensitivitätsgraden von Biotoptypen und Arten (Tab. 3, 4) sind einige grundsätzliche Folgerungen für die Naturschutzpraxis möglich:
– Von Biotopverbundmaßnahmen sind in der Regel keine negativen Effekte für den botanischen Artenschutz zu erwarten;
– Spezielle Artenschutz- und Biotopverbundmaßnahmen für größere, stabile Populationen gehen vor;
– Die Landschaftsdynamik (Habitatverteilung) ist bei natürlicherweise stabilen Biotopen wie etwa zonalen Laubwäldern gering zu halten (HONNAY et al. 2005);
– Die die Zielbiotope umgebende Landschaftsmatrix ist divers zu gestalten, um Bestäuberpopulationen zu unterstützen und die Matrix für sie durchlässiger zu machen (MEYER et al. 2007);
– Insbesondere bei Landschaftszerschneidung sind Migrationsmöglichkeiten für Großsäuger als Ausbreitungsvektoren zu erhalten bzw. zu verbessern (HEINKEN et al. 2005);
– Ausbreitungsprozesse in der Landschaft sind zu fördern, etwa durch Transhumanz bei Beweidungskonzepten (z. B. BONN & POSCHLOD 1998), Übertragung von Mähgut (z. B. KIEHL & JESCHKE 2005) und Nutzung von ungereinigten Mähmaschinen auf unterschiedlichen Flächen (z. B. BONN & POSCHLOD 1998) bei Pflegemaßnahmen.

Dennoch muss aus meiner Sicht als – vielleicht ernüchterndes – Fazit festgehalten werden: Trotz inzwischen etwa 15 Jahren intensiver Forschung in verschiedenen Arbeitsgruppen vor allem in der Schweiz, den Niederlanden, Belgien und Deutschland ist es offenbar noch nicht möglich, konkrete, planerisch umsetzbare Handlungsanweisungen zur Vernetzung von Biotopen – etwa notwendige Größen oder Flächenanteile, maximale Entfernungen zwischen einzelnen Habitaten oder Mindestgrößen zu vernetzender Pflanzenpopulationen – aus den bisherigen Ergebnissen abzuleiten.

Danksagung

Mein besonderer Dank gilt Prof. Dr. Markus Fischer (Bern, ehem. Potsdam) für die vielfältigen Anregungen, mich mit dem Thema auseinanderzusetzen, sowie für manche spannende Diskussion über Populationsbiologie und -genetik im Allgemeinen und Habitatfragmentierung im Besonderen. Für wertvolle Ratschläge und Diskussionen zur Verbesserung des Manuskripts danke ich Dr. Henryk Baumbach (Jena, ehem. Potsdam), Dr. Marcus Schmidt (Göttingen), Birgit Seifert (Potsdam), Anna Šmídová (Průhonice), den beiden anonymen Gutachtern und Prof. Dr. Hartmut Dierschke (Göttingen). Dr. Thomas Täuber (Hannover) stellte mir freundlicherweise floristische Daten aus dem Niedersächsischen Landesbetrieb für Wasserwirtschaft, Küsten- und Naturschutz (NLWKN) zur Verfügung.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Literatur

AGUILAR, R., ASHWORTH, L., GALETT, L. & AIZEN, M.A. (2006): Plant reproductive susceptibility to habitat fragmentation: review and synthesis through a meta-analysis. – Ecology Letters 9: 968–980.

AMLER, K., BAHL, A., HENLE, K., KAULE, G., POSCHLOD, P. & SETTELE, J. (Hrsg.) (1999): Populationsbiologie in der Naturschutzpraxis: Isolation, Flächenbedarf und Biotopansprüche von Pflanzen und Tieren. – Ulmer, Stuttgart: 336 S.

ANGELONE, S., HILFIKER, K., HOLDEREGGER, R., BERGAMINI, A. & HOEBEE, S.E. (2007): Regional population dynamics define the local genetic structure in *Sorbus torminalis*. – Mol. Ecol. 16: 1291–1301.

BACHMANN, U. & HENSEN, I. (2007): Is declining *Campanula glomerata* threatened by genetic factors? – Plant Species Biology 22: 1–10.

BAUMBACH, H. & HELLWIG, F.H. (2003): Genetic variation within and among metal-tolerant and non-tolerant populations of *Armeria maritima* (Mill.) Willd. s.l. (Plumbaginaceae) in Central and Northeast Germany. – Plant Biology 5: 186–193.

BECKER, T. (2003): Auswirkungen langzeitiger Fragmentierung auf Populationen am Beispiel der reliktischen Steppenrasenart *Astragalus exscapus* L. (Fabaceae). – Diss. Bot. 380: 1–210. Berlin, Stuttgart.

BEREC, L, ANGULO, E. & COURCHAMP, F (2007): Multiple Allee effects and population management. – Trends Ecol. Evol. 22: 185–191.

BLOMQVIST, M.M., VOS, P., KLINKHAMER, P.G.L. & TER KEURS, W.J. (2003): Declining plant species richness of grassland ditch banks: a problem of colonisation or extinction. – Conserv. Biol. 109: 391–406.

BONN, S. & POSCHLOD, P. (1998): Ausbreitungsbiologie der Pflanzen Mitteleuropas: Gundlagen und kulturhistorische Aspekte. – Quelle & Meyer, Wiesbaden: 404 S.

BOSSUYT, B. (2007): Genetic rescue in an isolated metapopulation of a naturally fragmented plant species, *Parnassia palustris*. – Conserv. Biol. 21: 832–841.

BRYS, R., JACQUEMYN, H., ENDELS, P., HERMY, M. & DE BLUST, G. (2003): The relationship between reproductive success and demographic structure in remnant populations of *Primula veris*. – Acta Oecol. 24: 247–253.

BRYS, R., JACQUEMYN, H., ENDELS, P., VAN ROSSUM, F., HERMY, M., TRIEST, L., DE BRUYN, L. & BLUST, G.D.E. (2004): Reduced reproductive success in small populations of the self-incompatible *Primula vulgaris*. – J. Ecol. 92: 5–14.

BURCKHARDT, R., BAIER, H., BENDZKO, U., BIERHALS, E., FINCK, P., LIEGL, A., MAST, R., MIRBACH, E., NAGLER, A., PARDEY, A., RIECKEN, U., SACHTLEBEN, J., SCHNEIDER, A., SZEKELY, S., ULLRICH, K., VAN HENGEL, U., ZELTNER, U. & ZIMMERMANN, F. (2004): Empfehlungen zur Umsetzung des § 3 BNatSchG "Biotopverbund" Ergebnisse des Arbeitskreises „Länderübergriefender Biotopverbund" der Länderfachbehörden mit dem BfN. Natursch. – Biologische Vielfalt 2: 1–84. Bonn.

BURKART, M. & VON DEN DRIESCH, M. (2006): Global denken, regional handeln: Schutz der heimischen Wildpflanzen in botanischen Gärten. – Palmengarten 70: 146–157. Frankfurt/M.

CHARLESWORTH, D. & CHARLESWORTH, B. (1987): Inbreeding depression and its evolutionary consequences. – Annu. Rev. Ecol. Syst. 18: 237–268.

COLE, C. T. (2003): Genetic variation in rare and common plants. – Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 34: 213–237.

COLLING, G. & MATTHIES, D. (2004): The effects of plant population size on the interactions between the endangered plant *Scorzonera humilis*, a specialised herbivore, and a phytopathogenic fungus. – Oikos 105: 71–78.

DANNEMANN, A. (2000): Der Einfluss von Fragmentierung und Populationsgröße auf die genetische Variation und Fitness von seltenen Pflanzenarten am Beispiel von *Biscutella laevigata* (Brassicaceae). – Diss. Bot. 330: 1–151. Berlin, Stuttgart.

DE JONG, T. J., BATENBURG, J. C. & KLINKHAMER, P.G.L. (2005): Distance-dependent pollen limitation of seed set in some insect-pollinated dioecious plants. – Acta Oecol. 28: 331–335.

DIERSCHKE, H. & WITTIG R. (1991): Die Vegetation des Holtumer Moores (Nordwest-Deutschland). Veränderungen in 25 Jahren (1963–1988). – Tuexenia 11: 171–190. Göttingen.

DITTBRENNER, A., HENSEN, I. & WESCHE, K. (2005): Genetic structure and random amplified polymorphic DNA diversity of the rapidly declining *Angelica palustris* (Apiaceae) in Eastern Germany in relation to population size and seed production. – Plant Species Biol. 20: 191–200.

ECKSTEIN, R.L., O'NEILL, R.A., DANIHELKA, J., OTTE, A. & KOEHLER, W. (2006): Genetic structure among and within peripheral and central populations of three endangered floodplain violets. – Mol. Ecol. 15: 2367–2379.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

EHLERS, B.K. (1999): Variation in fruit set within and among natural populations of the self-incompatible herb *Centaurea scabiosa* (Asteraceae). – Nord. J. Bot. 19: 653–663.

ELZINGA, J. A., TURIN, A.H., VAN DAMME, J.M.M. & BIERE, A.A. (2005): Plant population size and isolation affect herbivory of *Silene latifolia* by the specialist herbivore *Hadena bicruris* and parasitism of the herbivore by parasitoids. – Oecologia 144: 416–426.

ERIKSSON, O. & EHRLÉN, J. (2001): Landscape fragmentation and the viability of plant populations. – In: SILVERTOWN, J. & ANTONOVICS, J. (Edit.): Integrating ecology and evolution in a spatial context: 157–175. Blackwell Science, Oxford.

FISCHER, M., HOCK, M., & PASCHKE, M. (2003): Low genetic variation reduces cross-compatibility and offspring fitness in populations of a narrow endemic plant with a self-incompatibility system. – Conserv. Genetics 4: 325–336.

–, HUSI, R., PRATI, D., PEINTINGER, M., VAN KLEUNEN, M., SCHMID, B. (2000a): RAPD variation among and within small and large populations of the rare clonal plant *Ranunculus reptans* (Ranunculaceae). – Am. J. Bot. 87: 1128–1137.

–, VAN KLEUNEN, M. & SCHMID, B. (2000b): Genetic Allee effects on performance, plasticity and developmental stability in a clonal plant. – Ecology Letters 3: 530–539.

– & MATTHIES, D. (1997): Mating structure and inbreeding and outbreeding despression in the rare plant *Gentianella germanica* (Gentianaceae). – Am. J. Bot. 84: 1685–1692.

– (1998a): Effect of population size of the rare plant *Gentianella germanica*. – J. Ecol. 86: 195–204.

– (1998b): RAPD variation in relation to population size and plant fitness in the rare *Gentianella germanica* (Gentianaceae). – Am. J. Bot. 85: 811–819.

& STÖCKLIN, J. (1997): Local extinctions from remants of extensively used calcareous grasslands 1950–85. – Conserv. Biol. 11: 727–737.

FISCHER, S.F., POSCHLOD, P. & BEINLICH, B. (1995): Die Bedeutung der Wanderschäferei für den Artenaustausch zwischen isolierten Schaftriften. – Veröff. Natursch. Landschaftspfl. Baden-Württemberg Beih. 83: 229–256. Karlsruhe.

FRANKHAM, R. (1995): Conservation Genetics. – Anm. Rev. Genetics 29: 305–327.

– (2005): Genetics and extinction. – Biol. Conserv. 126: 131–140.

GALEUCHET, D.J., PERRET, C. & FISCHER, M. (2005a): Microsatellite variation and structure of 28 populations of the common wetland plant, *Lychnis flos-cuculi* L., in a fragmented landscape. – Mol. Ecol. 14: 991–1000.

–, –, – (2005b): Performance of *Lychnis flos-cuculi* from fragmented populations under experimental biotic interactions. – Ecology 86: 1002–1011.

GILPIN, M.E. & SOULÉ, M.E. (1986): Minimum viable populations: Processes of species extinction. – In: SOULÉ, M.E. (Edit.): Conservation Biology. The Science of scarcity and diversity: 19–34. Sinauer, Sunderland MA.

GREIMLER, J. & DOBES, C. (2000): High genetic diversity and differentiation in relict lowland populations of *Gentianella austriaca* (A. and J. Kern.) Holub (Gentianaceae). – Plant Biology 2: 628–637.

HANSEN, I. & OLESEN, J.M. (1999): Comparison of reproductive success in two orchids: the nectarless *Dactylorhiza majalis* s.s, and the nectar-producing *Gymnadenia conopsea* s.l. – Nord. J. Bot. 19: 665–671.

HARTL, D.L. & CLARK, A.G. (1989): Principles of population genetics. 2. Aufl. – Sinauer, Sunderland, MA: 642 S.

HEINKEN, T., VON OHEIMB, G., SCHMIDT, M., KRIEBITZSCH, W.-U. & ELLENBERG, H. (2005): Schalenwild breitet Gefäßpflanzen in der mitteleuropäischen Kulturlandschaft aus – ein erster Überblick. – Natur u. Landschaft 80: 141–147. Stuttgart.

HENLE, K., DAVIES, K.F., KLEYER, M., MARGULES, C. & SETTELE, J. (2004): Predictors of species sensitivity to fragmentation. – Biodiv. Conserv. 13: 207–251.

HENSEN, I. & OBERPRIELER, C. (2005): Effects of population size on genetic diversity and seed production in the rare *Dictamnus albus* (Rutaceae) in central Germany. – Conserv. Genetics 6: 63–73.

–, – & WESCHE, K. (2005): Genetic structure, population size, and seed production of *Pulsatilla vulgaris* Mill. (Ranunculaceae) in Central Germany. – Flora 200: 3–14.

HOEBEE, S.E., ARNOLD, U., DUEGGELIN, C., GUGERLI, F., BRODBECK, S., ROTACH, P. & HOLDEREGGER, R. (2007): Mating patterns and contemporary gene flow by pollen in a large continuous and a small isolated population of the scattered forest tree *Sorbus torminalis*. – Heredity 99: 47–55.

HONNAY, O., ADRIAENS, D., COART, E., JACQUEMYN, H. & ROLDAN-RUIZ, I. (2007): Genetic diversity within and between remnant populations of the endangered calcareous grassland plant *Globularia bisnagarica* L. – Conserv. Genetics 8: 293–303.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

– & BOSSUYT, B. (2005): Prolonged clonal growth: escape route or route to extinction? – Oikos 108: 427–432.

–, COART, E., BUTAYE, J., ADRIAENS, D., VAN GLABEKE, S. & ROLDÁN-RUIZ, I. (2006): Low impact of present and historical landscape configuration on the genetics of fragmented *Anthyllis vulneraria* populations. – Biol. Conserv. 127: 411–419.

– & JACQUEMYN, H. (2007): Susceptibility of common and rare plant species to the genetic consequences of habitat fragmentation. – Conserv. Biol. 21: 823–831.

–, –, BOSSUYT, B. & HERMY, M. (2005): Forest fragmentation effects on patch occupancy and population viability of herbaceous plant species. – New Phytologist 166: 723–736.

HOOFTMAN, D.A.P., VAN KLEUNEN, M., BILLETER, R.C., SCHMID, B. & DIEMER, M. (2004): Genetic effects of habitat fragmentation on common species of Swiss fen meadows. – Conserv. Biol. 18: 1043–1051.

–, – & DIEMER, M. (2003): Effects of habitat fragmentation on the fitness of two common wetland species, *Carex davalliana* and *Succisa pratensis*. – Oecologia 134: 150–159.

IUCN (2001): Red list categories and criteria, version 3.1. – http://www.iucnredlist.org/info/categories_criteria.

JACQUEMYN, H., BRYS, R. & HERMY, M. (2002): Patch occupancy, population size and reproductive success of a forest herb (*Primula elatior*) in a fragmented landscape. – Oecologia 130: 617–625.

–, HONNAY, O., GALBUSERA, P. & ROLDÁN-RUIZ, I. (2004): Genetic structure of the forest herb *Primula elatior* in a changing landscape. – Mol. Ecol. 13: 211–219.

VANDEPITTE, K., BRYS, R., HONNAY, O. & ROLDÁN-RUIZ, I. (2007): Fitness variation and genetic diversity in small, remnant populations of the food deceptive orchid *Orchis purpurea*. – Biol. Conserv. 139: 203–210.

KAHMEN, S. & POSCHLOD, P. (2000): Population size, plant performance, and genetic variation in the rare plant *Arnica montana* L. in the Rhön, Germany. – Basic Appl. Ecol. 1: 43–51.

KARRENBERG, S. & JENSEN, K. (2000): Effects of pollination and pollen source on the seed set of *Pedicularis palustris*. – Folia Geobot. 35: 191–202.

KÉRY, M. & MATTHIES, D. (2004): Reduced fecundity in small populations of the rare plant *Gentianopsis ciliata*. – Plant Biology 6: 683–688.

–, – & FISCHER, M. (2001): The effect of plant population size on the interactions between the rare plant *Gentiana cruciata* and its specialized herbivore *Maculinea rebeli*. – J. Ecol. 89: 418–427.

–, – & SCHMID, B. (2003): Demographic stochasticity in population fragments of the declining distylous perennial *Primula veris* (Primulaceae). – Basic Appl. Ecol. 4: 197–203.

–, – & SPILLMANN, H.H. (2000): Reduced fecundity and offspring performance in small populations of the declining grassland plants *Primula veris* and *Gentiana lutea*. – J. Ecol. 88:17–30.

KIEHL, K. & JESCHKE, M. (2005): Erfassung und Bewertung der Phytodiversität ursprünglicher und neu angelegter Kalkmagerrasen der nördlichen Münchner Schotterebene. – Tuexenia 25: 445–461.

KLOTZ, S., KÜHN, I. & DURKA, W. (2002): BIOLFLOR – Eine Datenbank mit biologisch-ökologischen Merkmalen zur Flora von Deutschland. – Schriftenr. Vegetationskd. 38: 1–334. Bonn-Bad Godesberg.

KOLB, A. (2005): Reduced reproductive success and offspring survival in fragmented populations of the forest herb *Phyteuma spicatum*. – J. Ecol. 93: 1226–1237.

– & LINDHORST, S. (2006): Forest fragmentation and plant reproductive success: a case study in four perennial herbs. – Plant Ecol. 185: 209–220.

LANDE, R. (1998): Anthropogenic, ecological and genetic factors in extinction and conservation. – Res. Popul. Ecol. 40: 259–269.

LEIMU, R., MUTIKAINEN, P., KORICHEVA, J. & FISCHER M. (2006): How general are positive relationships between plant population size, fitness and genetic variation? – J. Ecol. 94: 942–952.

LEVINS, R. (1969): Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. – Bull. Entomol. Soc. Am. 15: 237–240.

LIENERT, J. (2004): Habitat fragmentation effects on fitness of plant populations – a review. – J. Nature Conserv. 12: 53–72.

–, DIEMER, J., & SCHMIDT, B. (2002a): Effects of habitat fragmentation on population structure and fitness components of the wetland specialist *Swertia perennis* L. (Gentianaceae). – Basic Appl. Ecol. 3: 101–114.

– & FISCHER, M. (2003): Habitat fragmentation affects the common wetland specialist *Primula farinosa* in north-east Switzerland. – J. Ecol. 91: 587–599.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

–, –, SCHNELLER, J. & DIEMER, J. (2002b): Isozyme variability of the wetland specialist *Swertia perennis* (Gentianaceae) in relation to habitat size, isolation, and plant fitness. – Am. J. Bot. 89: 801–811.

LOVETT DOUST, L. (1981): Population dynamics and local specialization in a clonal perennial (*Ranunculus repens*): II. The dynamics of leaves, and a reciprocal transplant-replant experiment. – J. Ecol. 69: 757–768.

LUIJTEN, S.H., DIERICK, A., OOSTERMEIJER, J.G.B., RAIJMANN, L.E.L. & DEN NIJS, H.C.M. (2000): Population size, genetic variation, and reproductive success in a rapidly declining, self-incompatible perennial (*Arnica montana*) in The Netherlands. – Conserv. Biol. 16: 1776–1787.

MANDAK, B., BIMOVA, K., PLACKOV, I., MAHELKA, V. & CHRTEK, J. (2005): Loss of genetic variation in eographically marginal populations of *Atriplex tatarica* (Chenopodiaceae). Annals Bot. 96: 901–912.

MATTHIES, D, BRÄUER, I., MAIBOM, W. & TSCHARNTKE, T. (2004): Population size and the risk of local extinction: empirical evidence from rare plants. – Oikos 105: 481–488.

MEYER, B., GAEBELE, V. & STEFFAN-DEWENTER, I. D. (2007): Patch size and landscape effects on pollinators and seed set of the horseshoe vetch, *Hippocrepis comosa*, in an agricultural landscape of central Europe. – Entomol. Generalis 30: 173–185.

MICHALSKI, S.G. & DURKA, W. (2007): High selfing and high inbreeding depression in peripheral populations of *Juncus atratus*. – Mol. Ecol. 16: 4715–4727.

MIX, C., PICÓ, F. X., VAN GROENENDAEL, J. M. & OUBORG N. J. (2007): Inbreeding and soil conditions affect dispersal and components of performance of two plant species in fragmented landscapes. – Basic Appl. Ecol. 7: 59–69.

MÜNZBERGOVA, S. (2006): Effect of population size on the prospect of species survival. – Folia Geobot. 41: 137–150.

NICKEL, E. (2003): Gebietsheimisches Saat- und Pflanzgut: von der Theorie zur Praxis (Beispiel Baden-Württemberg). – Neobiota 2: 51–57.

NUNNEY, L. & CAMPBELL, K.A. (1993): Assessing minimum viable population size: demography meets population genetics. – Trends Ecol. Evol. 8: 234–239.

OHEIMB, G. VON, SCHMIDT, M., KRIEBITZSCH, W.-U. (2007): Waldflächenentwicklung im östlichen Schleswig-Holstein in den letzten 250 Jahren und ihre Bedeutung für seltene Gefäßpflanzen. – Tuexenia 27: 363–380.

OOSTERMEIJER, J.G.B. & DE KNEGT, B. (2004): Genetic population structure of the wind-pollinated, dioecious shrub *Juniperus communis* in fragmented Dutch heathlands. – Plant Species Biology 19: 175–184.

–, LUIJTEN, S.H., KRENOVA, Z.V. & DEN NIJS, H.C.M. (1998): Relationships between population and habitat characteristics and reproduction of the rare *Gentiana pneumonanthe* L. – Conserv. Biol. 12: 1042–1053.

–, VAN EIJCK, 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., & ERIKSSON O. (2004): Towards a metapopulation concept for plants. – In: HANSKI, I. & GAGGIOTTI, O.E. (Edit.): Ecology, Genetics, and Evolution of Metapopulations: 447–469. Academic Press, London.

– & VAN TREUREN, R. (1995): Variation in fitness-related characters among small and large populations of *Salvia pratensis*. – J. Ecol. 83: 369–380.

–, – & VAN DAMME, J.N.N. (1991): The significance of genetic erosion in the process of extinction. 2. Morphological variation and fitness components in populations of varying size of *Salvia pratensis* L. and *Scabiosa columbaria* L. – Oecologia 86: 359–367.

PASCHKE, M., ABS, C. & SCHMID, B. (2002): Relationship between population size, allozyme variation, and plant performance in the narrow endemic *Cochlearia bavarica*. – Conserv. Genetics 3: 131–144.

PFEIFER, M. & JETSCHKE, G. (2006): Influence of geographical isolation on genetic diversity of *Himantoglossum hircinum* (Orchidaceae). – Folia Geobot. 41: 2–20.

PLUESS, A.R. & STÖCKLIN, J. (2004): Genetic diversity and fitness in *Scabiosa columbaria* in the Swiss Jura in relation to population size. – Conserv. Genetics 5: 145–156.

POSCHLOD, P. (1996): Das Metapopulationskonzept – eine Betrachtung aus pflanzenökologischer Sicht. – Z. Ökologie Natursch. 5: 161–185. Marburg.

RAABOVA, J., MÜNZBERGOVA, Z. & FISCHER, M. (2007): Ecological rather than geographic or genetic distance affects local adaptation of the rare perennial herb, *Aster amellus*. – Biol. Conserv. 139: 348–357.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

RAIJMANN, L.L., VAN LEEUWEN, N.C., KERSTEN, R., OOSTERMEIJER, J.G.B., DEN NIJS, H.C.M. & MENKEN, S.B.J. (1994): Genetic variation and outcrossing rate in relation to population size in *Gentiana pneumonanthe* L. – Conserv. Biol. 8: 1014–1026.

REISCH, C., POSCHLOD, P. & WINGENDER, R. (2002): Genetic variation of *Sesleria albicans* Kit. ex Schultes (Poaceae): Lack of evidence for glacial relict endemism in central Europe. – Plant Biology 4: 711–719.

–, – & WINGENDER, R. (2003): Genetic differentiation among populations of *Sesleria albicans* Kit. ex Schultes (Poaceae) from ecologically different habitats in central Europe. – Heredity 91: 519–527.

RÖDER, D., KIEHL, K. (2008): Vergleich des Zustandes junger und historisch alter Populationen von *Pulsatilla patens* (L.) Mill. in der Münchner Schotterebene. – Tuexenia 28: 121–132.

SAUNDERS, D.A., HOBBS, R.J. & MARGULES, C.R. (1991): Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. – Conserv. Biol. 5: 18–32.

SCHMIDT, K. & JENSEN, K. (2000): Genetic structure and AFLP variation of remnant populations in the rare plant *Pedicularis palustris* (Scrophulariaceae) and its relation to population size and reproductive components. – Am. J. Bot. 87: 678–689.

SOLDAAT, L.L., VETTER, B. & KLOTZ, S. (1997): Sex ratio in populations of *Silene otites* in relation to vegetation cover, population size and fungal infection. – J. Veg. Sci. 8: 697–702.

SOONS, M.B. & HEIL, G.W. (2002): Reduced colonization capacity in fragmented populations of wind-dispersed grasslands forbs. – J. Ecol. 90: 1033–1043.

STEFFAN-DEWENTER, I.D. & TSCHARNTKE, T. (1999): Effects of habitat isolation on pollinator communities and seed set. – Oecologia 121: 432–440.

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 Ecol. 190: 131–141.

TRAILL, L.W., BRADSHAW, C.J.A. & BROOK, B.W. (2007): Minimum viable population size: A meta-analysis of 30 years of published estimates. – Biol. Conserv. 139: 159–166.

VANDEPITTE, K., JACQUEMYN, H., ROLDÁN-RUIZ, I. & HONNAY, O. (2007): Landscape genetics of the self-compatible forest herb *Geum urbanum*: effects of habitat age, fragmentation and local environment. – Mol. Ecol. 16: 4171–4179.

VAN ROSSUM, F., DE SOUSA, S.C. & TRIEST, L. (2004): Genetic consequences of habitat fragmentation in an agricultural landscape on the common *Primula veris*, and comparison with its rare congener, *P. vulgaris*. – Conserv. Genetics 5: 231–245.

–, –, – (2006): Morph-specific differences in reproductive success in the distylous *Primula veris* in a context of habitat fragmentation. – Acta Oecologia 30: 426–433.

–, ECHCHGADDA, G., SZABADI, I. & TRIEST, L. (2002): Commonness and long-term survival in fragmented habitats: *Primula elatior* as a study case. – Conserv. Biol. 16: 1286–1295.

VEKEMANS, X., MEERTS, P., GRATIA, E. & LEFÈBVRE, C. (1997): Allozyme variation in relation to ecotypic differentiation and population size in marginal populations of *Silene nutans*. – Heredity 78: 552–560.

VAN TREUREN, R., BIJLSMA, R., OUBORG, N.J. & VAN DELDEN, W. (1993): The significance of genetic erosion in the process of extinction. IV. Inbreeding depression and heterosis effects caused by selfing and outcrossing in *Scabiosa columbaria*. – Evolution 47: 1669–1680.

VERGEER, P., RENGELINK, R., COPAL, A. & OUBORG, N.J. (2003): The interacting effects of genetic variation, habitat quality and population size on performance of *Succisa pratensis*. – J. Ecol. 91: 18–26.

VERMEERSCH, S. & TRIEST, L. (2006): Distylic *Hottonia palustris* shows high reproductive success in small populations despite low genetic variability. – Aquatic Botany 84: 354–358.

WEIDEMA, I.R., MAGNUSSEN, L.S. & PHILIPP, M. (2000): Gene flow and mode of pollination in a dry-grassland species, *Filipendula vulgaris* (Rosaceae). – Heredity 84: 311–320.

–, SIEGISMUND, H.R. & PHILIPP, M. (1996): Distribution of genetic variation within and among Danish populations of *Armeria maritima*, with special reference to the effects of population size. – Hereditas 124: 121–129

WILCOX, B.A. & MURPHY, D.D. (1985): Conservations strategy – the effects of fragmentation on extinction. – Am. Nat. 125: 879–887.

WILLI, Y. & FISCHER, M. (2005): Genetic rescue in interconnected populations of small and large size of the self-incompatible *Ranunculus reptans*. – Heredity 95: 437–443.

WRIGHT, S. (1931): Evolution in Mendelian populations. – Genetics 16: 97–159.

WULF, M. & SCHMIDT, R. (1996): Die Entwicklung der Waldverteilung in Brandenburg in Beziehung zu den naturräumlichen Bedingungen. – Beitr. Forstwirtsch. u. Landsch.ökol. 30: 125–131. Eberswalde.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

YOUNG, A.G. & CLARKE, B. M. (2000): Genetics, demography and viability of fragmented populations. Populations conservation biology 4. – Cambridge Univ. Press, Cambridge: 456 S.

PD Dr. Thilo Heinken
Universität Potsdam
Institut für Biochemie und Biologie
Biodiversitätsforschung/Spezielle Botanik
Maulbeerallee 1
14469 Potsdam
E-mail: heinken@uni-potsdam.de

Manuskript eingereicht am 18.09.2008, endgültig angenommen am 20.02.2009.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Tabelle 1: Liste der 72 in Mitteleuropa bis einschließlich 2007 auf Effekte der Habitatfragmentierung untersuchten Gefäßpflanzenarten mit Angabe der Referenzen und der ausgewerteten biologisch-ökologischen Artmerkmale nach KLOTZ et al. (2002).
/: Merkmale von gleicher Bedeutung; ( ): Merkmal von untergeordneter Bedeutung. Hapax.: plurienn-hapaxanth; übrige Abkürzungen s. Material und Methoden. Fettdruck: Biotoptyp, in dem die Studie durchgeführt wurde.

Table 1: List of the 72 vascular plant species which have been studied with regard to effects of habitat fragmentation in Central Europe. Respective references, analyzed species traits and ecological characters according to KLOTZ et al. (2002) are given.
/: species traits or ecological characters with equal importance; ( ): with subordinate importance. Hapax.: plurienn-hapaxanth; other abbreviation s. section on Material and Methods. Bold face: habitat type in which the study was conducted.

Art	Familie	Biotop-bindung	Florist. Status	Lebens-dauer	Fort-pflanzung	Bestäubung: Pollenvektor	Befruchtung: Kompatibilität	Literatur
Angelica palustris	Apiaceae	**g**	indigen	bienn	Sa	Ins	SK	DITTBRENNER et al. (2005)
Anthyllis vulneraria s. l.	Fabaceae	ag**m**rw	indigen	perenn	Sa	Ins/Selbst	SK	HONNAY et al. (2006)
Armeria maritima	Plumbaginaceae	**km**	indigen	perenn	Sa(veg)	Ins(Selbst)	SI	WEIDEMA et al. (1996); BAUMBACH & HELLWIG (2003)
Arnica montana	Asteraceae	**m**	indigen	perenn	Sa/veg	Ins(Selbst)	SI	KAHMEN & POSCHLOD (2000); LUIJTEN et al. (2000)
Asparagus officinalis	Liliaceae	a**m**	Archäophyt?	perenn	Sa/veg	Ins(Selbst/Wind)	diözisch	DE JONG et al. (2005)
Aster amellus	Asteraceae	mw	indigen	perenn	Sa/veg	Ins(Selbst)	SI	RAABOVA et al. (2007)
Astragalus exscapus	Fabaceae	**m**	indigen	perenn	Sa	Ins	SK	BECKER (2003)
Atriplex tatarica	Chenopodiaceae	**r**	Neophyt	annuell	Sa	Wind(Ins)	SK	MANDAK et al. (2005)
Biscutella laevigata	Brassicaceae	a**f**mw	indigen	perenn	Sa(veg)	Ins	SI	DANNEMANN (2000)
Bryonia dioica	Cucurbitaceae	**m**	indigen	perenn	Sa	Ins	diözisch	DE JONG et al. (2005)
Campanula glomerata	Campanulaceae	g**m**	indigen	perenn	Sa/veg	Ins	SI	BACHMANN & HENSEN (2007)
Carex davalliana Sm.	Cyperaceae	**h**	indigen	perenn	Sa/veg	Wind	diözisch	HOOFTMAN et al. (2003, 2004)
Carex sylvatica Huds.	Cyperaceae	**w**	indigen	perenn	Sa/veg	Wind	SK	KOLB & LINDHORST (2006)
Centaurea jacea s. l.	Asteraceae	**gm**r	indigen	perenn	Sa	Ins	SI	SOONS & HEIL (2002)
Centaurea scabiosa s. l.	Asteraceae	afg**m**r	indigen	perenn	Sa(veg)	Ins	SI	EHLERS (1999)
Cirsium dissectum	Asteraceae	**g**	Neophyt	perenn	Sa/veg	Ins	SK	SOONS & HEIL (2002)
Cochlearia bavarica	Brassicaceae	**o**	indigen	perenn	Sa/veg	Ins	SI	PASCHKE et al. (2002); FISCHER et al. (2003)
Dactylorhiza majalis s. str.	Orchidaceae	**gh**k	indigen	perenn	Sa	Ins	SK	HANSEN & OLESEN (1999)
Dictamnus albus	Rutaceae	**mw**	indigen	perenn	Sa/veg	Ins	SK	HENSEN & OBERPRIELER (2005)
Filipendula vulgaris	Rosaceae	g**m**w	indigen	perenn	Sa/veg	Ins(Wind)	SI	WEIDEMA et al. (2000)
Galium odoratum	Rubiaceae	**w**	indigen	perenn	Sa/veg	Ins(Selbst)	?	KOLB & LINDHORST (2006)
Gentiana cruciata	Gentianaceae	**m**w	indigen	perenn	Sa	Ins(Selbst)	SK	KÉRY et al. (2001)
Gentiana lutea	Gentianaceae	a**m**w	indigen	perenn	Sa	Ins	SI	KÉRY et al. (2000)
Gentiana pneumonanthe	Gentianaceae	g	indigen	perenn	Sa	Ins(Selbst)	SK	OOSTERMEIJER et al. (1994, 1998); RAIJMANN et al. (1994)
Gentianella ciliata	Gentianaceae	a**m**	indigen	bienn/perenn	Sa(veg)	Ins(Selbst)	SK	KERY & MATTHIES (2004); MATTHIES et al. (2004)
Gentianella germanica	Gentianaceae	a**m**	indigen	bienn	Sa	Ins(Selbst)	SK	FISCHER & MATTHIES (1998a,b); MATTHIES et al. (2004)
Geum urbanum	Rosaceae	**w**	indigen	perenn	Sa(veg)	Selbst(Ins)	SK	VANDEPITTE et al. (2007)
Globularia bisnagarica	Globulariaceae	**m**	indigen	perenn	Sa/veg	Ins(Selbst)	SK	HONNAY et al. (2007)
Gymnadenia conopsea	Orchidaceae	**gm**w	indigen	perenn	Sa	Ins	SK	HANSEN & OLESEN (1999)
Himantoglossum hircinum	Orchidaceae	**mw**	indigen	perenn	Sa	Ins	SK	PFEIFER & JETSCHKE (2006)
Hippocrepis comosa	Fabaceae	a**m**	indigen	perenn	Sa	Ins	SI	MEYER et al. (2007)
Hottonia palustris	Primulaceae	**o**	indigen	perenn	Sa/veg	Ins	SI	VERMEERSCH & TRIEST (2006)
Hypochaeris radicata	Asteraceae	**gm**	indigen	perenn	Sa(veg)	Ins	SI	SOONS & HEIL (2002); MIX et al. (2007)
Juncus atratus	Juncaceae	**o**	indigen	perenn	Sa/veg	Wind	SK	MICHALSKI & DURKA (2007)
Juniperus communis s. str.	Cupressaceae	**m**f	indigen	perenn	Sa	Wind	diözisch	OOSTERMEIJER & DE KNEGT (2004)
Lepidium campestre	Brassicaceae	**r**	Archäophyt	annuell/bienn	Sa	Selbst	SK	MATTHIES et al. (2004)
Lychnis flos-cuculi	Caryophyllaceae	**g**	indigen	perenn	Sa/veg	Ins(Selbst)	SK	GALEUCHET et al. (2005a,b)
Melampyrum arvense	Orobanchaceae	**m**r	indigen	annuell	Sa	Ins	SK	MATTHIES et al. (2004)
Melampyrum nemorosum	Orobanchaceae	**m**w	indigen	annuell	Sa	Ins(Selbst)	SK	MATTHIES et al. (2004)
Orchis purpurea	Orchidaceae	m**w**	indigen	perenn	Sa(veg)	Ins	SK	JACQUEMYN et al. (2007)
Parnassia palustris	Parnassiaceae	a**h**m	indigen	perenn	Sa/veg	Ins	SK	BOSSUYT (2007)
Pedicularis palustris	Orobanchaceae	**h**	indigen	bienn/hapax. (perenn)	Sa	Ins(Selbst)	SK	KARRENBERG & JENSEN (2000); SCHMIDT & JENSEN (2000)
Phyteuma spicatum	Campanulaceae	ag**w**	indigen	perenn	Sa	Ins(Selbst)	SI	KOLB (2005)
Primula elatior	Primulaceae	**w**	indigen	perenn	Sa/veg	Ins	SK	JACQUEMYN et al. (2002, 2004); VAN ROSSUM et al. (2002)
Primula farinosa	Primulaceae	a**h**	indigen	perenn	Sa/veg	Ins	SK	LIENERT & FISCHER (2003)
Primula veris	Primulaceae	**gmw**	indigen	perenn	Sa/veg	Ins	SK	KERY et al. (2000); Brys et al. (2003); KÉRY & MATTHIES (2003); VAN ROSSUM et al. (2004, 2006)
Primula vulgaris	Primulaceae	**w**	indigen	perenn	Sa/veg	Ins	SI	BRYS et al. (2004); VAN ROSSUM et al. (2004)
Pulsatilla pratensis	Ranunculaceae	**m**w	indigen	perenn	Sa	Ins	SI	HENSEN et al. (2005)
Ranunculus reptans	Ranunculaceae	**o**	indigen	perenn	Sa/veg	Ins	SI	FISCHER et al. (2000a,b); WILLI & FISCHER (2005) u.a.
Raphanus sativus	Brassicaceae	**r**	Neophyt	annuell/bienn	Sa	Ins(Selbst)	SI	STEFFAN-DEWENTER & TSCHARNTKE (1998)
Rhinanthus angustifolius s. l.	Orobanchaceae	gkw**m**	indigen	annuell	Sa	Ins(Selbst)	SK	MATTHIES et al. (2004)
Rhinanthus minor	Orobanchaceae	g**m**	indigen	annuell	Sa	Ins/Selbst	SK	MATTHIES et al. (2004)
Salix repens (s. l.)	Salicaceae	k**m**w	indigen	perenn	Sa/veg	Wind(Ins)	diözisch	DE JONG et al. (2005)
Salvia pratensis	Lamiaceae	**gm**r	indigen	perenn	Sa(veg)	Ins(Selbst)	SK	VAN TREUREN et al. (1993); OUBORG & VAN TREUREN (1995)
Sanicula europaea	Apiaceae	**w**	indigen	perenn	Sa/veg	Ins(Selbst)	SK	KOLB & LINDHORST (2006)
Scabiosa columbaria	Dipsacaceae	**gm**	indigen	perenn	Sa(veg)	Ins	SK	OUBORG et al. (1991); VAN TREUREN et al. (1993); PLUESSS & STÖCKLIN (2004)
Scorzonera hispanica	Asteraceae	**m**w	indigen	perenn	Sa	Ins(Selbst)	?	MÜNZBERGOVA (2006)
Scorzonera humilis	Asteraceae	**gh**mw	indigen	perenn	Sa	Ins(Selbst)	SI	COLLING & MATTHIES (2004)
Sesleria albicans	Poaceae	**afhmw**	indigen	perenn	Sa	Wind(Selbst)	SI	REISCH et al. (2002, 2003)
Silene latifolia	Caryophyllaceae	**r**	indigen	perenn	Sa(veg)	Ins	diözisch	ELZINGA et al. (2005)
Silene nutans	Caryophyllaceae	**mw**	indigen	perenn	Sa(veg)	Ins(Selbst)	SK	VAN ROSSUM et al. (1997)
Silene otites	Caryophyllaceae	**m**	indigen	bienn/perenn	Sa	Ins	diözisch	SOLDAAT et al. (1997)
Sinapis arvensis	Brassicaceae	**r**	Archäophyt	annuell	Sa	Ins(Selbst)	SI	STEFFAN-DEWENTER & TSCHARNTKE (1998)
Sorbus torminalis	Rosaceae	**w**	indigen	perenn	Sa(veg)	Ins	?	ANGELONE et al. (2007); HOEBEE et al. (2007)
Succisa pratensis	Dipsacaceae	**ghm**w	indigen	perenn	Sa(veg)	Ins(Selbst)	SK	SOONS & HEIL (2002); HOOFTMAN et al. (2003, 2004); VERGEER et al. (2003); MIX et al. 2006
Swertia perennis	Gentianaceae	**h**	indigen	perenn	Sa/veg	Ins(Selbst)	SK	LIENERT et al. (2002a,b)
Thlaspi perfoliatum	Brassicaceae	f**m**	indigen	annuell	Sa:Apomixis	Selbst(Ins)	SK	MATTHIES et al. (2004)
Valeriana dioica	Valerianaceae	g**h**	indigen	perenn	Sa/veg	Ins	diözisch	DE JONG et al. (2005)
Veronica montana	Scrophulariaceae	o**w**	indigen	perenn	Sa/veg	Ins	?	KOLB & LINDHORST (2006)
Viola elatior	Violaceae	**g**	indigen	perenn	Sa(veg)	Ins/Selbst	SK	ECKSTEIN et al. (2006)
Viola pumila	Violaceae	**g**	indigen	perenn	Sa	Ins/Selbst	SK	ECKSTEIN et al. (2006)
Viola stagnina	Violaceae	**g**	indigen	perenn	Sa/veg	Ins/Selbst	SK	ECKSTEIN et al. (2006)

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Tuexenia - Mitteilungen der Floristisch-soziologischen Arbeitsgemeinschaft

Jahr/Year: 2009

Band/Volume: NS_29

Autor(en)/Author(s): Heinken Thilo

Artikel/Article: Populationsbiologische und genetische Konsequenzen von Habitatfragmentierung bei Pflanzen - wissenschaftliche Grundlagen für die Naturschutzpraxis 305-329