

Über die Ursachen der Gefährdung lokaler Pflanzenpopulationen

Markus Fischer

Wegen Änderungen der Landnutzung sind viele Arten heute auf das Überleben kleiner und isolierter Populationen in Resten intakter Habitate angewiesen. Doch auch in intakten Habitaten besteht ein lokales Aussterberisiko. Dies wird am Beispiel von Pflanzenarten in intakten Halbtrockenrasen des Schweizer Jura gezeigt, die zwischen 1950 und 1985 umso stärker von lokalem Aussterben betroffen waren, je kleiner und isolierter ihre Populationen waren, und je kürzer ihre Generationszeit war. Anschliessend werden verschiedene Beiträge zur Vitalität von Populationen am Beispiel von *Gentianella germanica* illustriert: Habitateigenschaften, unvorhersehbare Fluktuationen der Umwelt, genetische Effekte, biotische Wechselwirkungen (Konkurrenz und Bestäubung), und globale Veränderungen (am Beispiel des ansteigenden CO₂-Gehalts der Luft). Da verschiedene Arten unterschiedlich reagieren, können die an *G. germanica* illustrierten Faktoren bei anderen Arten zu unterschiedlichen Konsequenzen führen. Um die Basis für allgemein gültige Empfehlungen für den Naturschutz zu verbessern, ist es deshalb unbedingt notwendig, weitere zurückgehende und auch stabile Arten populationsbiologisch zu untersuchen. Dennoch machen die angeführten Beispiele deutlich, dass die Erhaltung kleiner Habitatreste (und seien es noch so gut gepflegte Naturschutzgebiete) keine Garantie für das Überleben lokaler Pflanzenpopulationen darstellt. Als dringendste Naturschutzmassnahme muss deshalb der weiteren Zerstörung, Fragmentierung und Degradierung rar gewordener natürlicher und halbnatürlicher Habitate vorgebeugt werden.

Der Rückgang der Artenvielfalt durch menschliche Aktivitäten hat weltweit grosse Besorgnis ausgelöst. Die Schweiz gehört zu den Ländern, die die Konvention über die biologische Vielfalt (UNEP 1992) unterzeichneten, und sich damit verpflichteten, Verständnis und Zukunftsaussichten der Biodiversität zu verbessern. Als eine der Umsetzungsmassnahmen der Konvention wurde Biodiversität als Forschungsschwerpunkt ins «Schwerpunktprogramm-Umwelt» des Schweizerischen Nationalfonds aufgenommen, in dessen Rahmen 1993 in Basel das «Integrierte Projekt Biodiversität» (IPB) begonnen wurde. Ziel dieses Projekts ist es, in einem artenreichen regionalen Ökosystem die Mechanismen zu erforschen, die Biodiversität erzeugen, erhalten und gefährden (GAIA 4, 1995).

Seltene Arten und ihre Gene tragen einen grossen Teil zur Biodiversität bei (PRIMACK 1993). Angesichts der Biodiversitätskrise stellt das Studium der Demographie und Genetik von seltenen und bedrohten Arten eine der Prioritäten der ökologischen Forschung dar (LUBCHENCO et al. 1991, SCHEMSKE et al. 1994). Dementsprechend bildet die «Experimentelle Populationsbiologie seltener Pflanzenarten» eines der Teilprojekte des IPB (MATTHIES et al. 1995). Im vorliegenden Artikel

Keywords: conservation genetics, demography, *Gentianella germanica*, habitat fragmentation, habitat quality, local extinction, nutrient-poor grassland, pollination, population biology

Adresse des Autors:

Dr. Markus Fischer
Institut für Umweltwissenschaften
Universität Zürich
Winterthurerstrasse 190
8057 Zürich/Schweiz
fischer@uwinst.unizh.ch

Eingereicht am: 20.8.1997

benütze ich die wichtigsten Ergebnisse meiner in diesem Projekt entstandenen Dissertation (FISCHER 1996), um verschiedene potentielle Ursachen zu illustrieren, die das Überleben von Populationen gefährden können. Gleichzeitig möchte ich durch diese Beispiele zeigen, wie populationsbiologische Fragestellungen und Methoden wertvolle Grundlagen der Naturschutzbiologie liefern können.



Gentianella germanica

Grundlagen

In den letzten Jahrzehnten haben menschliche Aktivitäten die Zerstörung, Degradierung, Zerschneidung und Isolation vieler natürlicher und seminatürlicher Habitate verursacht (SAUNDERS et al. 1991), z.B. wurden in Europa durch die Intensivierung der Landwirtschaft viele Kalkmagerrasenflächen zerstört oder stark dezimiert (HILLIER et al. 1990). Viele spezialisierte Arten, die auf solche Habitate angewiesen sind, erfuhren einen starken Rückgang der Anzahl und Grösse ihrer Populationen (ZOLLER & WAGNER 1986, ZOLLER et al. 1986). Angesichts der geringen Anzahl passender Habitate und der geringen Ausbreitungsfähigkeit vieler Pflanzenarten ist eine Balance zwischen lokalem Aussterben und Wiederbesiedlung unwahrscheinlich (PRIMACK & MIAO 1992). Der Fortbestand dieser Arten hängt deshalb vom Überleben kleiner isolierter lokaler Populationen in Habitatresten ab.

Allerdings stehen kleine und isolierte Populationen vor einer Reihe von Problemen (BOYCE 1992). (1) Habitatdegradierung kann die Fitness individueller Pflanzen verringern, was dann schneller zu lokalem Aussterben führen kann als in grösseren Populationen. (2) Kleine und isolierte Populationen sind stärker durch unvorhersehbare Fluktuationen der Umwelt gefährdet als grosse (SHAFFER 1987, SOULÉ 1987, MENGES 1991a, 1992). (3) Kleine Populationsgrössen und hoher Isolationsgrad, d.h. geringer Genfluss, können sich auf die genetische Konstitution einer Population auswirken (SLATKIN 1985). Einerseits kann genetische Drift einen Verlust genetischer Variabilität verursachen (LACY 1987). Kurzfristig kann dies die Anfälligkeit gegenüber Pathogenen erhöhen (SCHMID 1994). Andererseits kann verringerte genetische Variabilität auch zu erhöhten Inzuchtniveaus führen. Als Folge von Inzuchtdepression kann dies dann die Vitalität einer Population reduzieren (HESCHEL & PAIGE 1995). Ausserdem kann geringere genetische Diversität das Potential für evolutionäre Anpassung verringern und so auf lange Sicht den Fortbestand einer Population gefährden (FALCONER 1981, LANDE 1995). Langfristig kann auch die Fixierung und Ansammlung leicht schädlicher Mutationen in kleinen Populationen zu einer Reduktion der Fitness einzelner Pflanzen führen (LANDE 1994, 1995, LYNCH et al. 1995). (4) Eine Reduktion der Populationsgrössen kann

biotische Wechselwirkungen stören oder unterbrechen, z.B. zwischen Pflanzen und Bestäubern (SIH & BALTUS 1987, OLESEN & JAIN 1994, ÅGREN 1996). (5) Zusätzlich können die Chancen des Populationsüberlebens durch globale Veränderungen wie den ansteigenden CO₂-Gehalt der Luft beeinflusst werden (BAZZAZ 1990, VITOUSEK 1994). Allgemein wird die Populationsgrösse als wichtigste Messgrösse des lokalen Aussterberisikos angesehen.

Lokales Aussterben in intakten Magerwiesen des Jura

Auf Grund der obigen Überlegungen muss auch in intakten Habitaten mit dem lokalen Aussterben von Populationen gerechnet werden. Das Aussterberisiko sollte je grösser sein, je kleiner die ursprüngliche Population ist, je stärker sie isoliert ist, und je kürzer die Generationszeit der betroffenen Art ist. Wir benützten Vegetationsaufnahmen von 1950 und von 1985, um lokales Aussterben von 185 Pflanzenarten in 26 Magerwiesen des Schweizer Jura zu untersuchen, deren Nutzung in der Zwischenzeit nicht intensiviert worden war, und deren Vegetationszusammensetzung nach wie vor zum Mesobromion gehörte (FISCHER & STÖCKLIN 1997). Diese 26 Magerwiesen wurden aus der grösseren Anzahl von Flächen ausgewählt, die Zoller um 1950 und mit seinen Studenten um 1985 untersucht hatte. Bei vielen der anderen Flächen hatte sich aber in diesem Zeitraum die Nutzung verändert (ZOLLER et al. 1986, ZOLLER & WAGNER 1986).

Um testen zu können, ob kleinere Populationen eine grössere Aussterberate hatten als grosse, verwendeten wir die 1950 geschätzte Artmächtigkeit als Mass für die Populationsgrösse. Ausserdem stellten wir die Hypothese auf, dass annuelle und bienne Arten höhere Aussterberaten aufweisen sollten als perenne, und perenne höhere als sich klonal ausbreitende Pflanzen, da wir davon ausgingen, dass kurzlebige Pflanzen stärkeren Bestandesschwankungen unterliegen und sich zudem genetische Faktoren bei diesen Arten wegen ihrer kurzen Generationszeit am schnellsten auswirken sollten. Schliesslich testeten wir, ob Arten mit einer starken Bindung ans Mesobromion, die räumlich stärker isoliert sind als Arten ohne Bindung an einen spezifischen Lebensraum, eine höhere Aussterberate hatten.

Obwohl sich die Nutzung der untersuchten Habitatreste nicht geändert hatte, stellten wir eine hohe Aussterberate lokaler Pflanzenpopulationen fest (FISCHER & STÖCKLIN 1995, 1997). Die Art der Landnutzung und die pflanzensoziologische Gesellschaft beeinflussten die lokalen Aussterberaten nicht signifikant. Dies bestätigte, dass die Qualität der untersuchten Habitatreste nach wie vor für die meisten Arten angemessen war,

so dass veränderte Umweltbedingungen nicht für das Aussterben verantwortlich sein können.

Die mittlere Gesamtartenzahl pro Standort blieb konstant, allerdings erhöhte sich zwischen 1950 und 1985 die Zahl der Generalisten, während sich die Zahl der Spezialisten verringerte, so dass sich die Vegetationszusammensetzung vulgarierte. Dementsprechend waren die Aussterberaten mit bestimmten Arteigenschaften korreliert. Wie erwartet, waren kurzlebige Arten stärker vom Aussterben betroffen als langlebige, Arten mit hoher Bindung ans Mesobromion stärker als solche mit geringer Bindung, und Arten von geringer lokaler Abundanz stärker als solche mit hoher. Trotz des besorgniserregenden lokalen Aussterbens in Resten intakter Habitats bleibt aber die direkte Zerstörung geeigneter Habitats durch Nutzungsänderungen die wichtigste Ursache für den Rückgang vieler Arten in ehemaligen Halbtrockenrasen.

Experimentelle Populationsbiologie von *Gentianella germanica*

Wegen des langen Untersuchungszeitraums konnten durch den Vergleich der Vegetationsaufnahmen 1950 und 1985 tatsächlich Aussterbeereignisse analysiert werden. Mit diesen Daten war es jedoch nicht möglich, die direkten Ursachen für das lokale Aussterben zu untersuchen. Um verschiedene Beiträge zur Fitness individueller Pflanzen und der resultierenden Vitalität lokaler Populationen exemplarisch zu untersuchen, wählte ich deshalb für meine Doktorarbeit eine kurzlebige Mesobromion-Art geringer lokaler Abundanz: *Gentianella germanica* (Willdenow) Börner. Obwohl früher häufig, wird diese Enzianart heute durch den Verlust vieler geeigneter Habitats in weiten Teilen ihres zentraleuropäischen Verbreitungsgebietes als gefährdet eingestuft (LANDOLT 1991, KORNECK et al. 1996). Das Hauptziel meiner Studien, die ich zwischen Januar 1993 und Juli 1996 am Botanischen Institut in Basel durchführte (FISCHER 1996), war es, für das Überleben der verbliebenen Populationen von *G. germanica* kritische Phasen im Lebenszyklus zu identifizieren. Dazu war es notwendig, die einzelnen Lebensabschnitte, d.h. Keimung, Etablierung, Wachstum und Fortpflanzung, die den Lebenszyklus von *G. germanica* bestimmen, quantitativ zu analysieren. Die so erhobenen demographischen Parameter geben Aufschluss über die Populationswachstumsrate, das wichtigste integrierte Mass zur Beurteilung der Zukunftsaussichten einer Population. Da die Populationsentwicklung das Ergebnis der Wechselwirkung von Umwelt, genetischer Konstitution und zufälligen Ereignissen ist, untersuchte ich die demographische Entwicklung von *G. germanica* in Abhängigkeit sowohl von Umweltfaktoren, als auch von genetischer Variation. In meiner Arbeit un-

tersuchte ich insgesamt 25 Populationen von *G. germanica* in der Nordwestschweiz und in Südwestdeutschland.

Habitatsansprüche

Habitatqualität und Samenausbreitung

Die Anzahl und Grösse von Populationen kann sowohl durch die Zahl und Grösse der zur Verfügung stehenden Habitate als auch durch beschränkte Samenausbreitung begrenzt sein. Ich säte Samen von *G. germanica* sowohl in unmittelbarer Nähe bestehender Populationen, als auch an geeigneten Feldstandorten mit ähnlicher Vegetation, die zuvor nicht von *G. germanica* kolonisiert waren. Samen keimten an allen Ansaatorten. Die Anzahl an Keimlingen in unmittelbarer Nähe bestehender Populationen war dabei höher als in den neuen Standorten (FISCHER & MATTIES 1998 a). Dieses Ergebnis weist sowohl auf die Bedeutung der Habitatqualität für die Etablierung von Keimlingen von *G. germanica* hin, als auch auf die Begrenzung der Häufigkeit und Grösse von Populationen durch begrenzte Ausbreitung.

Konkurrenz und Störung

Mehrere Untersuchungen gaben Hinweise darauf, ob und in welcher Weise die Demographie von *G. germanica* von der Umwelt abhängt. In einem ersten Schritt stellte ich durch demographisches Monitoring, also durch das Verfolgen des Wachstums und Überlebens markierter Pflanzen in Dauerquadraten, fest, dass sich Pflanzen an verschiedenen Feldstandorten signifikant in ihrem Wachstum und Überleben unterscheiden. Dies legt nahe, dass die Demographie von *G. germanica* durch Habitateigenschaften beeinflusst wird (FISCHER 1996). Da beobachtende Untersuchungen keine kausalen Schlüsse erlauben, müssen solche Hypothesen allerdings im Experiment überprüft werden.

Zur experimentellen Untersuchung günstiger Bedingungen zur Keimlingsetablierung verglich ich die Rekrutierung nach Ansaat in natürliche Vegetation und in kleine künstlich geschaffene Vegetationslücken. Die resultierende doppelte Anzahl an Keimlingen in Vegetationslücken zeigt während dieses frühen Lebensstadiums einen negativen Effekt der umgebenden Vegetation an (FISCHER & MATTIES 1998 a). Auch beim verwandten Lungenenzian *Gentiana pneumonanthe* führte die Störung der Vegetation zu einer erhöhten Keimlingsetablierung (KRENOVA & LEPS 1996).

Auch die Ergebnisse eines Experiments zur Reaktion von *G. germanica* auf eine Erhöhung des CO₂-Gehalts der Luft, wie er für die Mitte des nächsten Jahrhunderts vorhergesagt wird (SCHLESINGER 1991), deuten auf die Konkurrenzschwäche von *G. germanica* hin. Ich pflanzte Rosetten von *G. germanica* in

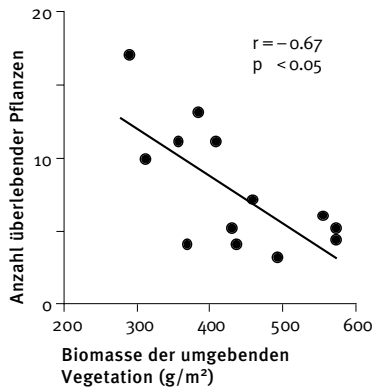


Abb. 1: Einfluss der Produktivität auf das Überleben von *Gentianella germanica*. Jeder Punkt repräsentiert einen der 12 experimentellen 1m² Plots mit ursprünglich 30 Rosetten von *G. germanica*

künstliche artenreiche Pflanzengemeinschaften in einem Feldexperiment auf der Nenzlinger Weide (KÖRNER 1995). Verglichen mit Gemeinschaften unter 360 ppm CO₂ reduzierte die CO₂-Anreicherung auf 600 ppm Überleben und Reproduktion von *G. germanica*. Dieser Effekt wurde durch Konkurrenz von der umgebenden artenreichen Vegetation vermittelt: sowohl Überleben (Abbildung 1) als auch Reproduktion waren negativ mit der Biomasse der umgebenden Vegetation korreliert (FISCHER et al. 1997). Dies zeigt an, dass eine Erhöhung des CO₂-Gehaltes der Luft fatale Folgen für Populationen von *G. germanica*, und eventuell für weitere konkurrenzschwache Arten, haben kann, sofern sie zur Erhöhung der Biomasseproduktion führt.

Zusammen deuten diese Ergebnisse an, dass *G. germanica* während seines gesamten Lebenszyklus konkurrenzschwach ist. Dies wird durch die Beobachtung unterstützt, dass das Überleben markierter Rosetten in sieben Populationen mit Dauerquadraten je geringer war, je höher die mittlere jahreszeitliche Temperatur und Niederschlagsmenge am Standort waren: Unter Bedingungen, die allgemein eher als günstiger gelten, überlebte *G. germanica* schlechter (FISCHER 1996). Die ohnehin schon wenig produktiven Magerwiesen scheinen deshalb je geeigneter als *Gentianella*-Habitat zu sein, je weniger produktiv sie sind. Dies ist nicht selbstverständlich, könnte man doch vermuten, dass günstige Wuchsbedingungen in Magerwiesen auch für seltene Arten günstig sein sollten.

Pflegemassnahmen

Für die Erhaltung von Populationen von *G. germanica* erscheint es wichtig, dass die Anreicherung von Nährstoffen vermieden wird. Dies kann durch Mahd oder extensive Beweidung erreicht werden. Verglichen mit Mahd hat Beweidung den zusätzlichen Vorteil, dass die Tiere kleine Vegetationslücken geschaffen, die die Rekrutierung erleichtern können. Auf keinen Fall sollte die Nutzung der Habitats zur Zeit der Blüte oder Frucht stattfinden, da Populationen dieser kurzlebigen Art besonders auf die Samenproduktion angewiesen sind. Tatsächlich war die Anzahl der pro Pflanze produzierten Samen 1993 in den Populationen deutlich reduziert, die zwischen Mitte August und Mitte Oktober 1993 durch Mahd, Beweidung, oder Freizeitaktivitäten gestört worden waren (FISCHER 1996). Allerdings sollte die Nutzung einer Fläche nicht ausschliesslich auf die Bedürfnisse von *G. germanica* ausgerichtet werden, wenn dadurch Konflikte mit den Ansprüchen anderer gefährdeter Arten auftreten könnten.

Stochastische Beiträge zur Populationsdynamik

Der Grad der Gefährdung von Populationen durch zufällige Schwankungen der Umwelt oder demographische Schwan-

kungen steigt mit der Amplitude dieser Fluktuationen und sinkt mit der ursprünglichen Populationsgrösse (MENGES 1991a, 1992). Ich beobachtete grosse zeitliche und räumliche Variation im Wachstum und Überleben von Pflanzen von *G. germanica* zwischen den Jahren 1993–5 und zwischen den sieben Populationen, in denen ich Dauerquadrate untersuchte (FISCHER 1996). Die meisten der insgesamt untersuchten 25 Populationen waren klein (16 Populationen < 500 blühende Pflanzen, 6 < 5000, 3 > 5000; FISCHER 1996). Nach Faustregeln aus der Literatur schützen erst Populationsgrößen oberhalb einiger tausend Individuen Populationen vor der Gefahr des Aussterbens aufgrund von Umweltstochastizität (SOULÉ 1987). Meine Resultate deuten deshalb an, dass Populationen von *G. germanica* durch stochastische Beiträge zur Populationsdynamik gefährdet sein können.

Ausdauernde Lebensstadien können als Puffer gegen die Gefahr zufälliger Schwankungen wirken. Deshalb kommt dem Typ der Samenbank vor allem bei annuellen und zweijährigen Arten eine grosse Bedeutung zu (MILBERG 1994). Das Vergraben von Samen von *G. germanica* an mehreren Standorten ergab den experimentellen Beweis, dass *G. germanica* eine persistente Samenbank hat (FISCHER & MATTIES 1998a). Dies kann Populationen von *G. germanica* die Möglichkeit eröffnen, ungünstige Jahre durch Regeneration aus der Samenbank zu überdauern. Obwohl *G. germanica* als zweijährige Art gilt, deutete demographisches Monitoring an, dass einige Pflanzen die Reproduktion überleben könnten (FISCHER 1996). Ähnlich wie die Existenz einer Samenbank könnte auch das längere Überleben einzelner Pflanzen die Populationen gegen Aussterben aufgrund von stochastischen Beiträgen zur Populationsdynamik puffern.

Individuelle Fitness und Populationsgrösse: «extinction vortex»

Reduzierte Fitness in kleineren Populationen könnte einen sogenannten «extinction vortex» (Strudel des Aussterbens) darstellen (SOULÉ 1987): Wenn eine Population klein wird, wird die Fitness individueller Pflanzen reduziert, was einen weiteren Rückgang der Populationsgrösse verursacht. Mögliche Erklärungen eines solchen «extinction vortex» könnten die Störung biotischer Interaktionen oder genetische Gründe sein, z.B. kombinierte Effekte von genetischer Drift und Inzucht, oder die Fixierung und Ansammlung leicht schädlicher Mutationen.

Zwischen 1993 und 1995 nahmen die Populationsgrößen (Anzahl blühender Pflanzen von *G. germanica*) mit einer mittleren jährlichen Populationswachstumsrate von 0.84 ab (FISCHER & MATTIES 1998b. Spätere Populationszählungen wer-

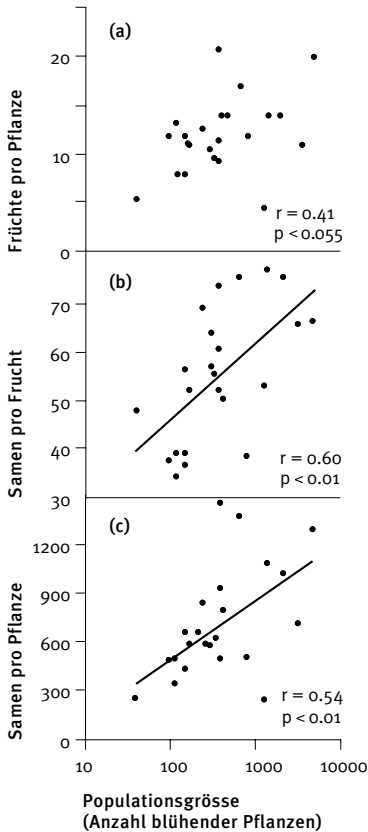


Abb. 2: Beziehung zwischen Populationsgrösse und Reproduktion in 23 Populationen von *Gentianella germanica*. (a) Mittlere Anzahl von Früchten pro Pflanze, (b) mittlere Anzahl von Samen pro Frucht und (c) mittlere Anzahl von Samen pro Pflanze. Signifikante Beziehungen mit Regressionslinien

den zeigen, ob sich dieser Trend fortsetzt. In kleineren Populationen war die Wachstumsrate kleiner als in grossen Populationen. Ausserdem waren die Pflanzen in kleineren Populationen kleiner und produzierten weniger Samen als in grossen Populationen (Abbildung 2; FISCHER & MATTIES 1998b). Ein positiver Zusammenhang zwischen der Populationsgrösse und der Keimrate (MENGENS 1991b) oder der Reproduktion (LAMONT et al. 1993, KERY & MATTHIES 1995) wurde bereits in einigen Pflanzenarten gefunden.

Als ich Pflanzen aus 25 verschiedenen Populationen unter einheitlichen Bedingungen im Versuchsgarten aufzog, zeigte sich, dass Unterschiede zwischen Pflanzen verschiedener Populationen von *G. germanica* eine genetische Grundlage haben. Der Zusammenhang zwischen der Grösse der Ursprungspopulation und der Anzahl der Pflanzen im Versuchsgarten war zunächst sehr schwach, nahm aber im Verlauf des Versuchs immer mehr zu, und im zweiten Herbst des Versuchs bestand ein signifikant positiver Zusammenhang zwischen der Grösse der Ursprungspopulation und der Anzahl im Versuchsgarten blühender Pflanzen pro gepflanztem Samen (Abbildung 3). Da der Effekt der Populationsgrösse im Versuchsgarten erst im zweiten Untersuchungserbst auftrat, können maternelle Übertragungseffekte die im Versuchsgarten beobachtete reduzierte Fitness von Pflanzen kleiner Populationen nicht erklären. Dies bedeutet, dass unterschiedliche Habitatqualität der Ursprungspopulationen nicht für dieses Muster verantwortlich sein kann. Ebenso ist es unwahrscheinlich, dass eine Änderung biotischer Wechselwirkungen zwischen *G. germanica* und Mykorrhizapilzen oder Pathogenen das beobachtete Muster produzierte. Diese Überlegungen führen zum Schluss, dass die beobachteten Fitnessunterschiede zwischen Pflanzen aus Populationen verschiedener Grösse auf einer genetischen Grundlage beruhen.

Genetische Struktur und Fortpflanzungssystem

Motiviert durch die Schlussfolgerung, dass die reduzierte Fitness von Pflanzen aus kleineren Populationen von *G. germanica* eine genetische Ursache hat, untersuchte ich die genetische Zusammensetzung von *G. germanica*, die Auswirkungen von Inzucht, und das Fortpflanzungssystem.

Zunächst mass ich das Ausmass genetischer Variabilität in Populationen verschiedener Grösse. Dazu untersuchte ich die genetische Struktur von Pflanzen aus 11 *Gentianella*-Populationen unterschiedlicher Grösse mit Hilfe einer molekularen DNS-Methode (Random Amplified Polymorphic DNA, kurz: RAPD). Es ergab sich eine hochsignifikante positive Korrelation zwischen der Grösse einer Population und ihrer genetischen Variabilität, genau wie dies für genetische Drift erwartet

wird (FISCHER & MATTHIES 1998 c). Bei Populationsgrößen von über etwa 1000 blühenden Pflanzen flachte sich diese Beziehung ab. Die genetische Variabilität war auch signifikant positiv mit der Fitness der Pflanzen im Feld und im Versuchsgarten korreliert (FISCHER & MATTHIES 1998 c).

Um die Bedeutung von Bestäubern, natürliche Selbstbestäubungsraten, und Inzuchtfolgen zu untersuchen, führte ich in zwei Populationen von *G. germanica* Bestäubungsexperimente durch (FISCHER & MATTHIES 1997). *Gentianella germanica* erwies sich als selbstkompatibel, und die natürliche Selbstbestäubungsrate war mit 85% recht hoch. Der Ausschluss von Bestäubern reduzierte den Samenansatz um 55%, was auf die große Bedeutung der Bestäuber für die Reproduktion hinweist. Der Vergleich der beiden Zahlen zeigt an, dass Bestäuber auch zur Selbstbestäubung beitragen. Als ich die Fitness der Nachkommen nach Handbestäubung mit eigenem Pollen, Pollen nächster Nachbarn (1 m) und Pollen von 10 m entfernten Nachbarn verglich, fand ich Hinweise auf Inzuchtdepression: Nachkommen nach Selbstbestäubungen und nach Bestäubungen zwischen nahen Nachbarn waren weniger fit (in Keimrate und Rosettengröße) als Nachkommen der Kreuzungen zwischen Nachbarn, die 10 m entfernt waren.

Die Resultate der Studie über die genetische Konstitution und der Bestäubungsexperimente entsprechen der Hypothese, dass die beobachtete verringerte Fitness von Pflanzen kleiner Populationen von *G. germanica* durch die kombinierten Effekte genetischer Drift und Inzuchtdepression verursacht wurde. Allerdings gibt es noch weitere Erklärungsmöglichkeiten. Verändertes Verhalten von Bestäubern könnte dazu geführt haben, dass in kleineren Populationen der Geitonogamiegrad stieg, d.h. dass vermehrt Bestäubung zwischen verschiedenen Blüten innerhalb einer Pflanze stattfand. Zusammen mit Inzuchtdepression könnte die so erhöhte Selbstbestäubungsrate zu reduzierter Fitness von Pflanzen kleinerer Populationen geführt haben. Auch die Fixierung und Ansammlung leicht schädlicher Mutationen in kleineren Populationen könnte über längere Zeiträume die Fitness der Pflanzen verringern (LANDE 1994, 1995, LYNCH et al. 1995).

Genfluss

Um schädliche genetische Effekte zu vermeiden, wurde vorgeschlagen, der Isolation von lokalen Populationen durch künstlichen Genfluss zwischen Populationen via Samen oder Pollen entgegenzuwirken. Auch im Fall von *G. germanica* zeigte sich, dass sich Populationen signifikant in ihrer genetischen Konstitution unterscheiden, was geringen Genfluss zwischen Populationen anzeigt (FISCHER & MATTHIES 1998 c). Genetischer Austausch zwischen Populationen könnte deshalb im

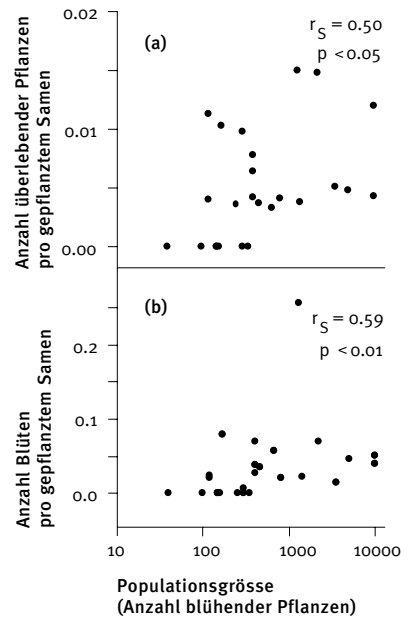


Abb. 3: Beziehung zwischen Populationsgröße und (a) Anzahl überlebender Pflanzen und (b) Anzahl Blüten pro gepflanztem Samen in einem Gartenversuch mit Samen von *Gentianella germanica* aus 25 Populationen verschiedener Größe

Prinzip benutzt werden, um die beobachtete verringerte genetische Variabilität kleinerer Populationen von *G. germanica* zu erhöhen. Beim Lungenezian *Gentiana pneumonanthe* erhöhte sich die Fitness der Nachkommen mit zunehmender Entfernung zwischen den Elternpflanzen (OOSTERMEIJER et al. 1995).

Um den Effekt von künstlichem Pollenfluss in eine fremde Population von *G. germanica* zu untersuchen, nahm ich Kreuzungen von Pflanzen zweier verschiedener, 25 km voneinander entfernter Populationen in das oben erwähnte Handbestäubungsexperiment auf (FISCHER & MATTHIES 1997). Die Keimrate und Grösse der Rosetten nach Kreuzungen zwischen Populationen waren reduziert verglichen mit Kreuzungen mit einer Elterndistanz von 10 m. Da ich nur zwei Populationen untersuchte, kann ich nicht beurteilen, ob diese Auszuchtdepression ein generelles Phänomen bei *G. germanica* ist, oder durch die Auswahl der beiden Untersuchungspopulationen bedingt war. Dennoch mahnt dieses Ergebnis zur Vorsicht beim Einsatz künstlichen Genflusses zwischen Populationen zur Vermeidung genetischer Probleme. Am besten sollten verbliebene Populationen in der grösstmöglichen Grösse erhalten werden, und natürlicher Genfluss sollte gefördert werden.

Schlussfolgerungen

Am Beispiel des lokalen Aussterbens von Kalkmagerrasenpflanzen bestätigte sich, dass Populationsgrösse, Grad der Isolation von Populationen und Generationszeit entscheidende Faktoren sind, die das Aussterberisiko bestimmen. Am Beispiel von *G. germanica* illustrierte ich die Wirkungsweise und Bedeutung von (1) Habitateigenschaften, (2) unvorhersehbaren Fluktuationen der Umwelt, (3) genetischer Konstitution, (4) biotischen Wechselwirkungen, z.B. Konkurrenz oder Insektenbestäubung, (5) und globalen Veränderungen wie dem ansteigenden CO₂-Gehalt der Luft, für die Fitness individueller Pflanzen.

Die Beispiele machen die beunruhigendste Botschaft dieses Artikels deutlich: die Erhaltung kleiner Habitatreste (und seien es noch so gut gepflegte Naturschutzgebiete) stellt absolut keine Garantie für das Überleben lokaler Pflanzenpopulationen dar. Sogar in intakten Habitaten tragen verschiedene Faktoren zu einem Risiko des lokalen Aussterbens von Pflanzenpopulationen bei. All diese Risiken hängen mit der Fragmentierung, Veränderung und Isolation von Habitatresten zusammen. Verschiedene Arten können auf diese Eingriffe unterschiedlich reagieren, wie das Beispiel des Aussterbens in intakten Magerwiesen zeigt (FISCHER & STÖCKLIN 1997). Die an *G. germanica* illustrierten Faktoren können deshalb bei anderen Arten zu unterschiedlichen Konsequenzen führen. Um die Basis für allgemein gültige Empfehlungen für den Naturschutz

zu verbessern, ist es deshalb unbedingt notwendig, weitere zurückgehende und auch stabile Arten populationsbiologisch zu untersuchen (SCHMID & MATTHIES 1994).

Die meisten der untersuchten Populationen von *G. germanica* waren so klein, dass sie nicht nur durch zufällige Umweltschwankungen gefährdet sind, sondern auch durch genetische Probleme. Diese Feststellung muss zwar nicht auf alle, und vor allem nicht unbedingt auf Arten mit längeren Generationszeiten übertragbar sein. Doch unterstützen die Resultate über *G. germanica* die Ansicht, dass genetische Probleme für den Schutz von bestimmten Pflanzenarten durchaus eine Rolle spielen (ELLSTRAND & ELAM 1993, FISCHER & SCHMID 1998).

Als dringendste Naturschutzmassnahme muss der weiteren Zerstörung, Fragmentierung und Degradierung rar gewordener natürlicher und halbnatürlicher Habitate vorgebeugt werden. Andernfalls werden gegenwärtig kleine Populationen weiter dezimiert. Populationen vieler weiterer Arten könnten dann auf die an *G. germanica* illustrierten Probleme stossen und erhöhten Risiken lokalen Aussterbens gegenüberstehen.

Dank

Mit diesem Artikel möchte ich mich bei all denen bedanken, die mir während meiner Doktorarbeit am Botanischen Institut in Basel und am Institut für Umweltwissenschaften in Zürich mit Rat und Tat zur Seite gestanden sind. Meinem Betreuer Diethart Matthies und meinem Doktorvater Bernhard Schmid danke ich für die gute Zusammenarbeit und das Vertrauen, in dem die Arbeit wachsen konnte. Für viele Anregungen und die konstruktive Diskussion dieses Manuskripts danke ich Jürg Stöcklin. Dem Biodiversitätsprojekt des Schweizerischen Nationalfonds verdanke ich nicht nur die finanzielle Unterstützung des interessanten Projekts (5001-35231 von D. Matthies und B. Schmid), sondern auch die stimulierende Arbeitsatmosphäre. Ich habe es nie bereut, in diesem Umfeld zu arbeiten, bis auf ein Mal — als ich das erste Mal mit einer Mannschaft des Botanischen Instituts am Uni-Fussballturnier teilgenommen habe!

Literatur

ÅGREN, J., 1996: Population size, pollinator limitation, and seed set in the self-incompatible herb *Lythrum salicaria*. *Ecology* 77: 1779–1790.

BAZZAZ, F.A., 1990: The response of natural ecosystems to the rising global CO₂ levels. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21: 167–196.

BOYCE, M.S., 1992: Population viability analysis. *Annual Review of Ecology and Systematics* 23: 481–506.

ELLSTRAND N.C. & ELAM D.R., 1993: Population genetic consequences of small population size: implications for plant conservation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24:217–242.

- FALCONER, D.S., 1981: Introduction to quantitative genetics. 2nd edition, Longman, London.
- FISCHER M. & STÖCKLIN J., 1995: Aussterbevorgänge bei Pflanzenarten aus Kalkmagerrasen im Schweizer Jura zwischen 1950 und 1985. Kieler Notizen 23: 20–23.
- FISCHER, M., 1996: Experimental population biology of the rare *Gentiana germanica*. Dissertation, Universität Basel.
- FISCHER M. & MATTHIES D., 1997: Mating structure and inbreeding and outbreeding depression in the rare plant *Gentiana germanica* (Gentianaceae). American Journal of Botany, 84: 1685–1692.
- FISCHER M. & STÖCKLIN J., 1997: Local extinctions of plants in remnants of extensively used calcareous grasslands 1950–1985. Conservation Biology 11: 727–737.
- FISCHER M., MATTHIES D. & SCHMID B., 1997: Responses of rare calcareous grassland plants to elevated CO₂: a field experiment with *Gentiana germanica* and *Gentiana cruciata*. Journal of Ecology, 85: 681–691.
- FISCHER M. & MATTHIES D. 1998a: Experimental demography of the rare *Gentiana germanica*: seed bank formation and microsite effects on seedling establishment. Ecography, in press.
- FISCHER M. & MATTHIES D. 1998b: Effects of population size on performance in the rare plant *Gentiana germanica*. Journal of Ecology, in press.
- FISCHER M. & MATTHIES D. 1998c: RAPD variation in relation to population size in plant performance in the rare *Gentiana germanica*. American Journal of Botany, in press
- FISCHER M. & SCHMID B., 1998: Die Bedeutung der genetischen Vielfalt für das Überleben von Populationen. Laufener Seminarbeiträge, in press.
- HESCHEL, M.S. & PAIGE, K.N., 1995: Inbreeding depression, environmental stress, and population size variation in
- HESCHEL, M.S. & PAIGE, K.N., 1995: Inbreeding depression, environmental stress, and population size variation in scarlet gilia (*Ipomopsis aggregata*). Conservation Biology 9: 126–133.
- HILLIER, S.H., WALTON, D.W.H. & WELLS, D.A. (Hrsg.), 1990: Calcareous grasslands—ecology and management. Bluntisham Books, Bluntisham.
- KERY, M. & MATTHIES, D., 1995: Reduced reproductive success in small populations of the fragmented grassland species *Primula veris* L. and *Gentiana lutea* L. Kieler Notizen 23: 38–39.
- KORNECK, D., SCHNITTLER, M. & VOLLMER, L., 1996: Rote Liste der Farn- und Blütenpflanzen (Pteridophyta et Spermatophyta) Deutschlands. Schriftenreihe für Vegetationskunde 28: 21–187.
- KÖRNER, C., 1995: Biodiversity and CO₂: Global change is under way. GAIA 4: 234–243.
- KRENOVA, Z. & LEPS, J., 1996: Regeneration of a *Gentiana pneumonanthe* population in an oligotrophic wet meadow. Journal of Vegetation Science 7: 107–112.
- LACY, R.C., 1987: Loss of genetic diversity from managed populations: interacting effects of drift, mutation, immigration, selection, and population subdivision. Conservation Biology 1: 143–158.
- LAMONT, B.B., KLINKHAMER, P.G.L. & WITKOWSKI, E.T.F., 1993: Population fragmentation may reduce fertility to zero in *Banksia goodii* – a demonstration of the Allee-effect. Oecologia 94, 1993: 446–450.
- LANDE, R., 1994: Risk of population extinction from fixation of new deleterious mutations. Evolution 48: 1460–1469.
- LANDE, R., 1995: Mutation and conservation. Conservation Biology 9: 782–791.
- LANDOLT, E., 1991: Gefährdung der Farn- und Blütenpflanzen in der Schweiz. Bundesamt für Umwelt, Wald und Landschaft (BUWAL)-Bern.
- LUBCHENCO, J., OLSON, A.M., BRUBAKER, L.B., CARPENTER, S.R., HOLLAND, M.M., HUBBLE, S.P., LEVIN, S.A., MACMAHON, J.A., MATSON, P.A., MELILLO, J.M., MOONEY, H.A., PETERSON, C.H., PULLIAM, H.R., REAL, L.A., REGAL, P.J. & RISSER, P.G., 1991: The sustainable biosphere. An ecological research agenda. Ecology 73: 371–412.
- LYNCH, M., CONERY, J. & BÜRGER, R., 1995: Mutation accumulation and the extinction of small populations. American Naturalist 146: 489–518.
- MATTHIES, D., SCHMID, B. & SCHMID HEMPEL, P.I., 1995: The importance of population processes for the maintenance of biological diversity. GAIA 4: 199–209.

- MENGES, E.S., 1991 a: The application of minimum viable population theory to plants. S. 45–61. In: Falk, D.A. & Holsinger, K.E., editors: Genetics and conservation of rare plants. Oxford University Press, New York.
- MENGES, E.S., 1991 b: Seed germination percentage increases with population size in a fragmented prairie species. *Conservation Biology* 5:158–164.
- MENGES, E.S., 1992: Stochastic modeling of extinction in plant populations. S. 253–275 in Fiedler, P.L. & Jain, S.K., editors. *Conservation biology: the theory and practice of nature conservation, preservation and management*. Chapman and Hall, New York.
- MILBERG, P., 1994: Germination ecology of the endangered grassland biennial *Gentianella campestris*. *Biological Conservation* 70. 287–290.
- OLESEN, J.M. & JAIN, S.K., 1994: Fragmented plant populations and their lost interactions. S. 417–426 in Loeschke, V., Tomiuk, J. & Jain, S.K. (eds). *Conservation Genetics*. Birkhäuser, Basel.
- OOSTERMEIJER, J.G.B., ALTENBURG, R.G.M. & DEN NIJS, H.C.M., 1995: Effects of outcrossing distance and selfing on fitness components in the rare *Gentiana pneumonanthe* (Gentianaceae). *Acta Botanica Neerlandica* 44: 257–268.
- PRIMACK, R.B., 1993: *Essentials of conservation biology*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- PRIMACK, R. B. & MIAO, S. L. 1992. Dispersal can limit local plant distribution. *Conservation Biology* 6: 513–519.
- SAUNDERS, D.A., HOBBS, R.J. & MARGULES, C.R., 1991: Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* 58–32.
- SCHEMSKE, D.W., HUSBAND, B.C., RUCKELSHAUS, M.H., GOODWILLIE, C., PARKER, I.M. & BISHOP, J.G., 1994: Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants. *Ecology* 75: 584–606.
- SCHLESINGER, W.H., 1991: *Biogeochemistry. An analysis of global change*. Academic Press, San Diego.
- SCHMID, B., 1994: Effects of genetic diversity in experimental stands of *Solidago altissima* – evidence for the potential role of pathogens as selective agents in plant populations. *Journal of Ecology* 82: 165–175.
- SCHMID, B. & MATTHIES, D., 1994: Seltenheit und Gefährdung – populationsbiologische Grundlagen des Artenschutzes. *Naturwissenschaften* 81: 283–292.
- SHAFFER, M.L., 1987: Minimum viable populations: Coping with uncertainty. S. 69–86 in M.E. Soulé, editor. *Viable Populations for Conservation*. Cambridge University Press, Cambridge.
- SIH, A. & BALTUS, M.S., 1987: Patch size, pollinator behavior, and pollinator limitation in catnip. *Ecology* 68: 1679–1690.
- SLATKIN, M., 1985: Gene flow in natural populations. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16: 393–430.
- SOULÉ, M.E. (Hrsg.), 1987: *Viable populations for conservation*, Cambridge University press, Cambridge, UK.
- UNEP, 1992: *Convention on Biological Diversity*.
- VITOUSEK, P.M., 1994: Beyond global warming: ecology and global change. *Ecology* 75:1861–1902.
- ZOLLER, H. & WAGNER, C., 1986. Rückgang und Gefährdung von Mesobromion-Arten im Schweizer Jura. *Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich*, 87: 239–259.
- ZOLLER, H., WAGNER, C. & FREY, V., 1986: Nutzungsbedingte Veränderungen in Mesobromion-Halbtrockenrasen in der Region Basel – Vergleich 1950–1985. *Abhandlungen, Münster*, 48: 93–108.