

Die Steppenreliktart *Astragalus exscapus* – eine Schlüsselart der Steppenreste Mitteleuropas?

Der Stängellose Tragant (*Astragalus exscapus*) zeigt viele Merkmale einer reliktschen Steppenrasenart. Er eignet sich daher besonders gut zum Verständnis einer Gruppe von Pflanzenarten, die in Mitteleuropa als Überreste der ausgedehnten Steppen des Pleistozäns in kleinen und isolierten Populationen vorkommen. *A. exscapus* wächst in Deutschland ausschließlich im Mitteldeutschen Trockengebiet und zählt hier zu den besonders seltenen Arten. Diese Seltenheit kann einerseits durch die Geschichte der Populationen aber auch durch ein geringes Ausbreitungspotenzial sowie geringe Rekrutierungsraten erklärt werden. Besondere Ansprüche an das Habitat bestehen nicht, die Art könnte theoretisch in vielen Steppenrasen im Mitteldeutschen Trockengebiet wachsen. *A. exscapus* ist langlebig (mindestens 21 Jahre sind möglich) und reproduziert sich ausschließlich über Samen. Die Art ist selbstkompatibel aber obligat insektenbestäubt. Ohne Bestäuber bilden die Pflanzen keine Samen. Die deutschen Populationen sind als Ergebnis von genetischer Drift, dem zufälligen Aussterben von Allelen in kleinen isolierten Populationen, differenziert. Bestäubungsexperimente zeigen, dass kleine Populationen zudem unter Inzuchtdepression leiden, die sich durch eine geringere Samenproduktion äußert. Meine Untersuchungen zeigen, dass die Populationsgröße eine zentrale Rolle für die Art spielt. Kleine Populationen sind oft genetisch verarmt. Sie besitzen ein vermindertes Evolutionspotenzial und können sich schlechter an veränderte Umweltbedingungen anpassen. Große Populationen sind dagegen genetisch divers. Interessanterweise wachsen die großen Populationen auch in großen Trockenrasen, die reich an typischen und spezialisierten Arten sind, also in naturschutzfachlich besonders wertvollen Gebieten. Die deutschen Populationen von *A. exscapus* besitzen eigene Allele und stellen damit eine eigene evolutionäre Einheit dar. Sie sind, obwohl sie am nordwestlichen Arealrand der Art liegen, durchaus nicht genetisch verarmt. *A. exscapus* ist zunehmend gefährdet. 44 der 112 jemals bekannten Populationen in Deutschland sind in den letzten 200 Jahren erloschen. Zudem haben seit mindestens 100 Jahren keine Neugründungen von Populationen mehr stattgefunden. Die verbliebenen Populationen sollten als ein Vermächtnis aus früheren Zeiten wertgeschätzt werden. In ehemaligen Habitaten sollte die Art wieder angesiedelt werden.

Zusammenfassung

The relict steppe species *Astragalus exscapus* – a key species for understanding remnants of steppe in Central Europe?

Stemless Milk-vetch (*Astragalus exscapus*) shows many characteristics of a relict steppe species. It is therefore well suited for understanding a group of plant species growing in Central Europe in small and isolated populations as remnants of the extensive Pleistocene steppes. *A. exscapus* occurs in Germany exclusively in the Central German dry area where it represents one of the rarest steppe species. This rarity can be explained by the history of the populations and by the species' low dispersal potential and low rates of recruitment. The species does not show very specific habitat requirements: it could potentially grow in many of steppe-like grassland sites in the central German dry region. *A. exscapus* is long-lived (at least 21 years is possible) and reproduces exclusively sexually via seeds. The species is self-compatible but obligately pollinated by insects. Without pollinators the plants do not produce seeds. As a result of strong genetic drift, i.e. the random loss of alleles in small and strongly isolated populations, the German populations are genetically differentiated. Pollination experiments show that small populations suffer from inbreeding depression, shown by low seed production. My studies show that population size plays a key role for *A. exscapus*. Small populations are often genetically depleted and probably do not have a sufficient evolutionary potential for adaptation to changing environmental conditions. Large populations are, however, sufficiently genetically diverse. Interestingly, they also occur in steppe-like grasslands that are large and rich in typical and specialised species, i.e. in particularly valuable sites from a conservation point of view. The German populations of *A. exscapus* have unique alleles (which are lacking in the Bohemian, Moravian, Pannonian and the central alpine dry valley populations) and thus represent a discrete evolutionary unit. Although they are located at the species' northwestern limit, they are not necessarily genetically impoverished. *A. exscapus* is increasingly threatened. 44 of the 112 recorded populations in Germany have become extinct within the last 200 years, and in the last 100 years no new populations have arisen. The remaining populations should be valued as a heritage from the past and be protected. In former habitats the species should be reintroduced.

Abstract

1

Einleitung

Der folgende Beitrag behandelt die Steppenreliktpflanzenart *Astragalus exscapus*. Es wird ein Bogen gespannt von der Siedlungsgeschichte der Art über ihre Standortsökologie und Reproduktionsbiologie bis hin zu genetischen Aspekten der Populationen. Dabei wird deutlich, dass sich *A. exscapus* sehr gut zum allgemeinen Verständnis von Steppenreliktpflanzenarten eignet. Dieses allgemeine Verständnis bildet das wichtigste Ziel dieses Beitrags. Ein weiteres Ziel ist die Vermittlung von Kenntnissen, die für einen wirkungsvollen Schutz der Steppenreliktpflanzenarten notwendig sind. Schließlich ist die Wertschätzung der Populationen als ein Naturerbe gewünscht. Die hier vorgestellten Ergebnisse beruhen auf in den Jahren 1998-2003 überwiegend in Mitteldeutschland durchgeführten Studien (s. BECKER 2003, 2010, BECKER et al. 2011, BECKER & VOSS 2003, BECKER & DURKA, Manuskript). In diesen Publikationen sind auch die verwendeten Untersuchungsmethoden genauer beschrieben. Derzeit werden in einem Folgeprojekt Möglichkeiten der Wiederansiedlung erloschener Populationen von *A. exscapus* untersucht (s. Beitrag von KIENBERG et al. in diesem Band).

Abb. 1:
Großes Exemplar von *Astragalus exscapus* im NSG Steinklöße bei Nebra (Foto: O. Kienberg, 26.4.2011).



2

Gesamtverbreitung und
Siedlungsgeschichte
von *A. exscapus* –
gab es im Pleistozän
geeignete Lebens-
bedingungen?

Der Stängellose Tragant (*Astragalus exscapus*; Abb. 1) siedelt in Mitteleuropa nur in den inselartig zerstreuten Trockengebieten, stets in Gesellschaft mit anderen Steppenreliktpflanzenarten. Abb. 2 zeigt das disjunkte Gesamtareal.

Wie ist dieses auffällig disjunkte Areal entstanden? Innerhalb der Gattung *Astragalus* gehört *A. exscapus* zur Sektion *Caprini* und darin zu einer Gruppe von relativ ursprünglichen Arten. Die meisten Vertreter der Gruppe siedeln in den armenischen Bergen (Armenien, Kurdistan), die daher das mutmaßliche evolutionäre Entstehungszentrum der Gruppe darstellen (PODLECH 1988). Von dort aus ist *A. exscapus* nach Westen gewandert und hat sich dabei in verschiedene Unterarten aufgespalten (Abb. 2). Eine direkte Fernausbreitung der Samen an den Hufen von Großsäugern vom evolutionären Zentrum aus in die heutigen Siedlungsgebiete ist jedoch kaum vorstellbar. Wanderbewegungen von Großsäugern über solche Distanzen waren mit Sicherheit selten und haben so lange gedauert, dass die Samen ohne jegliche Ausbreitungshilfe kaum an den Großsäugern haften blieben. Ob eine Fernausbreitung über den Darmtrakt möglich ist, ist nicht bekannt. Es müssten dazu ausreichend viele Samen den Kauprozess und die Passage von Magen und Darm überstehen – was experimentell untersucht werden müsste. Die Dauer einer solchen Passage ist für einen Samentransport zwischen den Teilarealen aber sicher ebenfalls zu kurz. Vielmehr muss die Wanderung Schritt für Schritt erfolgt sein, wobei dann die Teilareale automatisch miteinander verbunden wurden. Folglich muss es sich bei dem heutigen Areal um den Rest eines ehemals größeren Areals und damit um ein Reliktareal handeln (s. a. WALTER & STRAKA 1970).

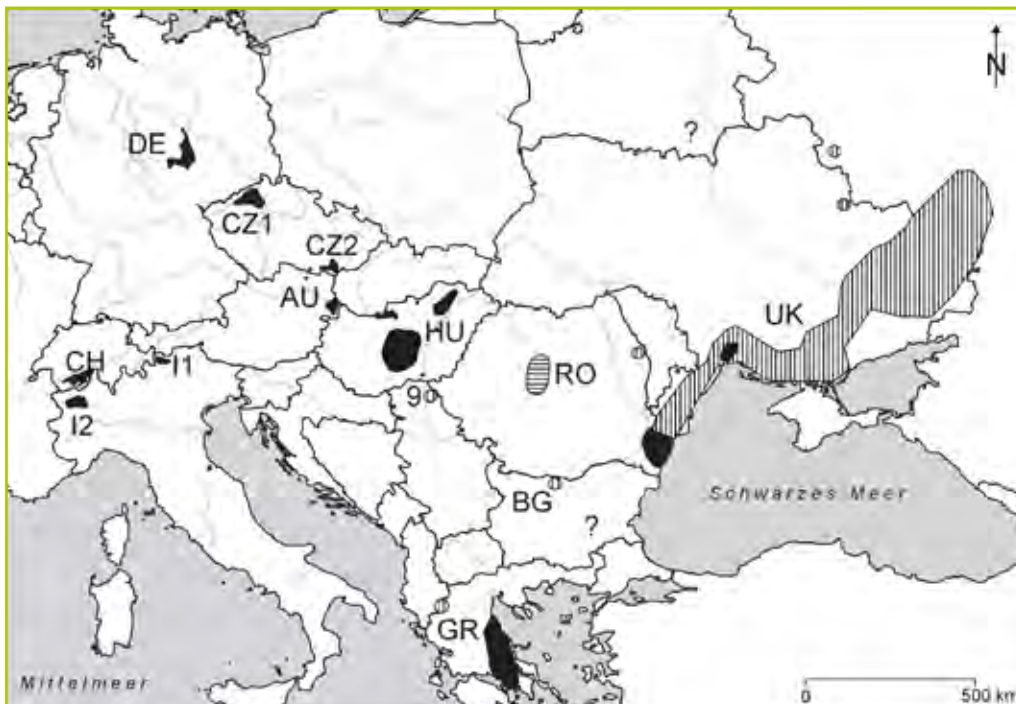


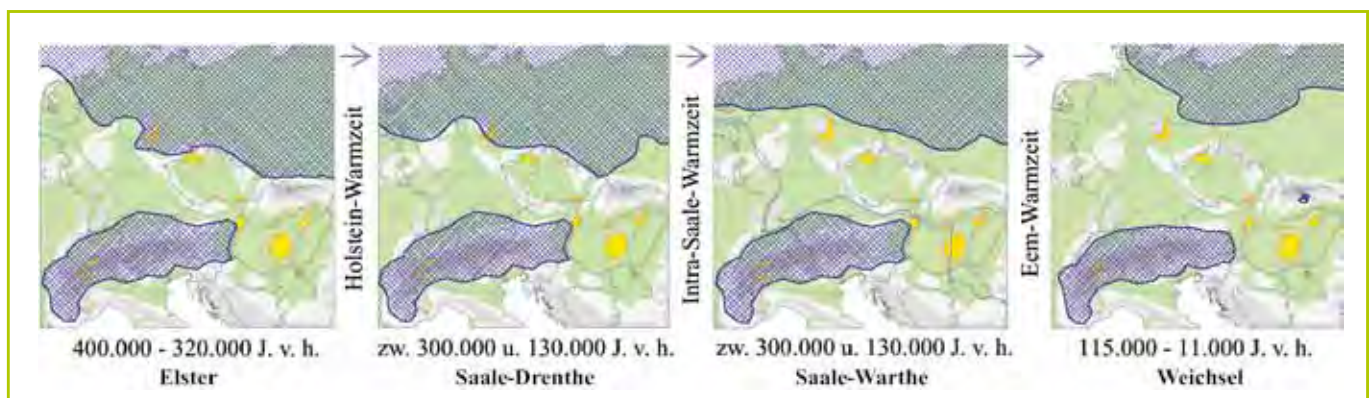
Abb. 2:

Gesamtareal von *A. exscapus*.
Schwarz = *subsp. exscapus*,
quer gestreift = *subsp. transsilvanicus*,
längs gestreift = *subsp. pubiflorus*
(aus BECKER 2003, verändert).
AU = Burgenland,
BG = unteres Donautal,
CH = Wallis,
CZ = Böhmisches Mittelgebirge (1)
und Südmähren (2),
DE = Mitteldeutsches Trockengebiet,
GR = Mittelgriechenland und Thessalien
sowie Epirus,
HU = Pannonisches Becken mit Rand-
gebieten,
I = Vintschgau (1) und Aostatal (2),
RO = Transsilvanien,
UA = Ukraine.
Außerdem kommt *A. exscapus* in Süd-
spanien vor, wo er erst kürzlich entdeckt
wurde (FERRÁNDEZ PALACIO 2003).

Wenig spricht dagegen, dass *A. exscapus* in den ausgedehnten pleistozänen Steppen Mitteleuropas geeignete Lebensbegingungen fand. Im mittelhessischen Lahntal wurden in 32.000 Jahre alten Flussschottern aus der Hochweichselzeit zahlreiche Pflanzenarten nachgewiesen, die heute typischerweise in Xerothermrassen wachsen, darunter *Dianthus carthusianorum*, *Euphorbia seguieriana* und *Scabiosa canescens* (HUCKRIEDE 1982). Ähnliche Funde sind auch aus England bekannt (GODWIN 1975). Wenn diese Arten mit ähnlichen Standortansprüchen wie *A. exscapus* in dieser Phase des Pleistozäns, die wohl eine der kältesten Phasen überhaupt war, wachsen konnten, war es sicher auch für *A. exscapus* nicht zu kalt. Die Kältetoleranz der Art zeigt sich auch mit aktuellen Vorkommen in über 2000 m Meereshöhe in den Alpen und griechischen Gebirgen. Das höchste Vorkommen der Art existiert nach PODLECH (1988) in 2350 m NN. In Deutschland durchlaufen die Pflanzen in knapp drei Monaten (April bis Juni) ihre gesamte Phänologie einschließlich Samenreife. Im Pleistozän waren die Vegetationsperioden mit Julimitteln um 14 °C sicher nicht kürzer (ISARIN 1997, LANG 1994). Zudem waren fast alle Teilareale von *A. exscapus* niemals vom Eis bedeckt (Abb. 3). Lediglich das mitteldeutsche Teilareal war in der mit 400.000–320.000 Jahren vor heute sehr lange zurückliegenden Elsterzeit komplett vom Eis überfahren. Im Drenthe-Stadium der darauf folgenden Saalezeit (300.000–130.000 Jahre vor heute) reichte das Eis nur noch knapp bis zur Unstrut. Seitdem ist das heutige mitteldeutsche Siedlungsgebiet eisfrei. Obgleich unwahrscheinlich, und eigentlich durch HUCKRIEDE (1982) bereits widerlegt, sei hier noch die lange Zeit vorherrschende Auffassung der Besiedlung Mitteleuropas durch die Reliktsteppenpflanzenarten in der frühen bis mittleren Nacheiszeit erwähnt (z. B. GAMS 1964, POTT 1996, WALTER & STRAKA 1970).

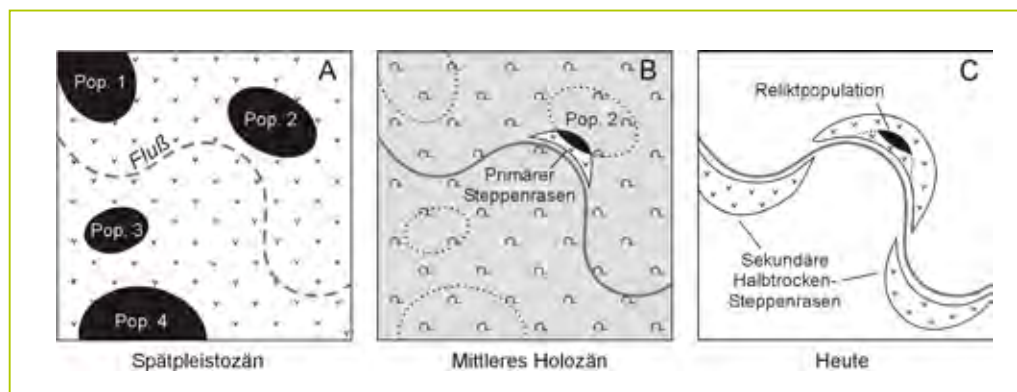
Abb. 3:

Heutiges Areal von *A. exscapus* (gelb, rot umrandet) in Mitteleuropa während vier großer Kaltzeiten im Pleistozän. Das skandinavische Eisschild (oben) und das Eisschild der Alpen (unten) sind blau hinterlegt. Gebirge, die bei der Wanderung Barrieren dargestellt haben dürften, sind grau hinterlegt. Grüne Farbe zeigt Tieflagen und damit die potentiellen Siedlungsgebiete von *A. exscapus* an. J.v.h. = Jahre vor heute.



Wann wurde das früher zusammenhängende Areal fragmentiert? Nimmt man ein Wachstum von *A. exscapus* im Pleistozän an, so gibt es zahlreiche Möglichkeiten, in welchen Zeiträumen die Art selten wurde. Vermutlich verlief die Abnahme auch nicht kontinuierlich. Realistischer ist vielmehr ein räumlich und zeitlich differenzierter (komplexer) Prozess. Spätestens jedoch im mittleren Holozän muss die Art im Zuge der Entwicklung geschlossener Wälder selten geworden sein. Abb. 4 zeigt ein für Mitteleuropa mögliches Szenario: A) Die Art war in den spätpleistozänen Steppen mutmaßlich weit verbreitet. B) Spätestens im Mittleren Holozän wurde sie durch die Entwicklung geschlossener Wälder zurück gedrängt. Lediglich in Trockengebieten an südlichen Hängen (hier in einem Flusstal) wo Waldwuchs nur eingeschränkt möglich war, konnten isolierte Populationen überleben. C) Seit dem Neolithikum entstanden durch Holznutzung und Weidewirtschaft neue sekundäre Steppenrasen, die *A. exscapus* jedoch wegen seines geringen Ausbreitungspotenzials kaum besiedeln konnte. – Mit diesem Schema lässt sich auch das heutige Vorkommen vieler Populationen an typischen Reliktstandorten, wie südexponierten Prallhängen in Flusstälern oder Bruchstufen, erklären. Diese Standorte blieben auch in den Zeiten offen, als Mitteleuropa von geschlossenen Wäldern bewachsen war. Ihre starke Hangneigung und die damit verbundene hohe Einstrahlung sowie Flachgründigkeit ihrer Böden, die zu schlechter Nährstoffversorgung und starker Trockenheit führen (beides bildet den Grund für ihre natürliche Waldfreiheit), wurde durch kontinuierliche Erosion durch die Flüsse oder das Absacken angrenzender Schichten durch unterirdische Auflösung von Salz oder Gips erreicht.

Abb. 4:
Mutmaßliches Szenario der
Fragmentierung von *A. exscapus*
bei gleichzeitiger Entstehung einer
Reliktpopulation. Die dominante
Vegetation ist: A) Steppe, B) Laub-
wald, C) Ackerland. Erläuterung
siehe Text (aus BECKER 2010,
verändert).



Andererseits gibt es immer wieder *A. exscapus*-Populationen, die in sekundären Halbtrockensteppenrasen wachsen. Diese Populationen zeigen oft eine starke Verjüngung und besitzen daher höhere Dichten als die in den Volltrockensteppenrasen. Daraus kann man schließen, dass Halbtrockensteppenrasen grundsätzlich ein besseres Habitat für die Art darstellen. Bilden nun die überwiegende Besiedlung von Volltrockensteppenrasen und die großen dynamischen Populationen in den Halbtrockensteppenrasen einen Widerspruch? Halbtrockensteppenrasen mögen als Habitat für die Art grundsätzlich besser geeignet sein, sie sind aber auch anfälliger für Sukzession. Sicherlich wurden viele Steppenrasen, nicht nur während der Völkerwanderungen oder Pest- und Kriegszeiten, zeitweise nicht genutzt. Besonders die sekundären Halbtrockensteppenrasen dürften in diesen Zeiten verbuscht oder bewaldet worden sein, mit der Folge, dass die dortigen Populationen von *A. exscapus* ausstarben. Die extremeren und daher weniger gegen Sukzession anfälligen primären Volltrockensteppenrasen blieben dagegen offen, sodass die Populationen hier überleben konnten. So kann die Bindung der Art an Volltrockensteppenrasen v. a. durch deren höhere Stabilität erklärt werden. Allerdings setzt diese Erklärung eine starke Immobilität von *A. exscapus* voraus – jede ausbreitungsstarke Art hätte die sekundären Halbtrockensteppenrasen nach lokalen Aussterbeereignissen wiederbesiedelt. Tatsächlich ist das Ausbreitungspotenzial von *A. exscapus* auffällig gering. Abb. 5 zeigt das Ergebnis einer an 100 Pflanzen in 10 Populationen durchgeführten Untersuchung. Aufgenommen wurden die Distanzen zwischen Keimlingen und Mutterpflanzen sowie die Ausbreitungsrichtung bezogen auf die Hangrichtung (bergauf/bergab). Es wurde also das effektive Ausbreitungspotenzial, das die primäre (beim Ausstreuen der Samen) und sekundäre Samenausbreitung misst, untersucht. So wurde beobachtet, dass die Samen zwar direkt unter den Mutterpflanzen ausgestreut werden, die Keimlinge aber meist hangabwärts von den Mutterpflanzen wachsen (Abb. 5A). Die Samen müssen also, nachdem sie ausgestreut sind, einige Dezimeter weit den Hang abwärts gleiten. In Abb. 5A sind die 100 Mutterpflanzen mit ihren 365 Keimlingen übereinander projiziert dargestellt. 70 % der

Keimlinge wuchsen in weniger als 30 cm Entfernung zur Mutterpflanze. Nur 12 % der Keimlinge wuchsen weiter als 50 cm von der Mutter entfernt. Die mittlere Ausbreitungsdistanz eines gekeimten Samens betrug 24 cm, die maximale Distanz 1 m (Abb. 5B; BECKER 2010). In einem anderen Gebiet mit großflächig offenen Bodenabschnitten wurden einzelne Samen noch weiter verlagert, so dass Keimlinge mehrere Meter hangabwärts von ihren Müttern gefunden wurden. Zudem wurde dreimal ein Abtransport eines Samens durch Ameisen beobachtet. Die in der Rothmaler-Exkursionsflora (JÄGER 2011) für *A. exscapus* angegebene Windausbreitung ist allerdings für die durchschnittlich 6,8 mg schweren Samen ohne jegliche Windausbreitungshilfe nicht vorstellbar, denn die geschlossenen Hülsen lösen sich nicht ohne weiteres von den Pflanzen und die Samen werden aus den bei Trockenheit geöffneten Hülsen innerhalb kurzer Zeit ausgestreut (Abb. 17, rechts). Würde man annehmen, dass die Art in einem Zeitraum von 10.000 Jahren von Pannonien aus (das lange Zeit als Refugialgebiet unserer Steppenreliktpflanzen galt) nach Mitteldeutschland gewandert wäre, und eine Pflanze erst im dritten Jahr Samen bildet, käme man auf eine mittlere Ausbreitungsdistanz von 0,5 km pro Generation. Diese Rechnung mag hypothetisch erscheinen, da seltene Fernausbreitungsereignisse in ihr nicht berücksichtigt werden, und doch ist eine durchschnittliche Wandergeschwindigkeit von 0,5 km pro Generation eigentlich undenkbar.

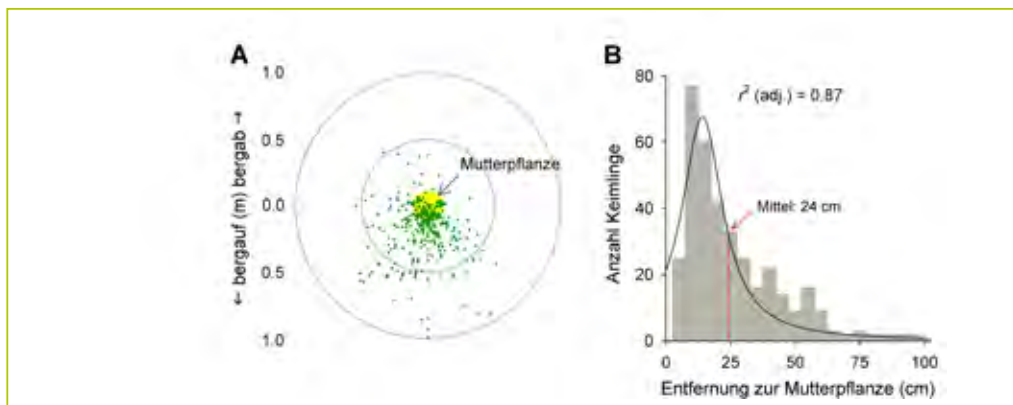


Abb. 5:
A) Distanz und Richtung (bezogen auf den Hang) der Samenausbreitung bei *A. exscapus*. Die gelbe Fläche stellt den Blühbereich von 100 Mutterpflanzen und die grünen Punkte die Position der 365 Keimlinge dar. B) Histogramm der Ausbreitungsdistanzen (aus BECKER 2010, verändert).



Abb. 6:
A. exscapus in einem als Schafweide genutzten Halbtrockensteppenrasen (*Adonido-Brachypodietum*) bei Kachstedt (Thüringen). Die *A. exscapus*-Population umfasst hier mehrere tausend Individuen und zeigt eine starke Verjüngung. Dieser Halbtrockensteppenrasen, der früher als Kirschplantage genutzt wurde, würde nach Nutzungsaufgabe schnell mit Büschen zuwachsen und stellt daher ein augenblicklich sehr gutes aber langfristig potenziell instabiles Habitat dar (Foto: T. Becker, April 1998).

3 Aktuelle und ehemalige Verbreitung in Deutsch- land

A. exscapus wächst in Deutschland nur im Mitteldeutschen Trockengebiet, wo sich das Teilareal über etwa 60 km O-W und 120 km N-S erstreckt. Hier waren im Jahr 2003 68 rezente *A. exscapus*-Populationen bekannt (Abb. 7). Zusammen mit 44 erloschenen ergibt dies die Gesamtzahl von 112 Populationen. Abb. 7 zeigt ihre Verbreitung in Deutschland. Es wird deutlich, dass sie sich in den Flusstälern sowie an den Bruch- und Schichtstufenhängen akkumulieren. So können fünf Verbreitungsregionen unterschieden werden.

In der Magdeburger Börde (Region A) siedelte *A. exscapus* auf den Wällen der saalezeitlichen Grundmoräne. Außer einer Population bei Irxleben, die noch existieren könnte (im Jahre 1996 fand hier W. Westhus noch eine Pflanze), sind alle Vorkommen in Region A aber erloschen. Ebenso weitgehend erloschen sind die Vorkommen im Raum Hettstedt-Aschersleben-Stassfurt, wo *A. exscapus* vereinzelt an den Randhängen des Wipper- und Bodetals wuchs. Mit 55 Populationen (33 ehemaligen und 22 rezenten) bilden das untere Saaletal (Region B1) und das Gebiet des Süßen Sees (Region

Abb. 7:
Ehemalige und aktuelle Verbreitung von *A. exscapus* in Deutschland (Stand 2003). Schwarze Punkte = rezente Populationen, weiße Punkte = erloschene Populationen. Es können fünf Verbreitungsregionen unterschieden werden:
Region A = Magdeburger Börde,
Region B = unteres Saaletal (1) und Süßer See (2),
Region C = unteres Unstruttal,
Region D = Kyffhäusergebirge,
Region E = Nausißer Schweiz
(aus BECKER 2003; s. dort auch die Kürzel der Populationen).



B2) das Hauptverbreitungsgebiet von *A. exscapus* in Deutschland. Im unteren Saaletal konzentrieren sich die Vorkommen auf den Abschnitt Dobis bis Trebnitz während die Art am Süßen See vor allem an dem durch Auslaugung von unterirdischen Steinsalzlagerstätten entstanden Bruchstufenhang am Nordufer des Sees wächst. Im Salzatal, das den Süßen See mit der Saale verbindet, sind dagegen die meisten Populationen erloschen. Etwas kleinere Verbreitungsgebiete bilden mit jeweils 14 rezenten und 4 erloschenen Populationen das untere Unstruttal (Region C) und der Südrand des Kyffhäusergebirges (Region D). Das kleinste Verbreitungsgebiet von *A. exscapus* in Deutschland stellt mit sechs Populationen die Nausißer Schweiz im Thüringer Becken dar (Region E).

Abb. 7 zeigt die aktuelle und historische Verbreitung von *A. exscapus* in Deutschland, die historische Verbreitung stellt dabei eine Synthese aus Angaben aus den letzten etwa 300 Jahren dar. Die älteste Angabe stammt aus dem Jahr 1687 von Christoph Knauth: „*Astragalus perennis procumbens vulgaris florum ochroleuco sive sylvestris*“ – was soviel bedeutet wie: „ausdauernder niederliegender gewöhnlicher *Astragalus* mit Blüten blass-gelb oder (aber?) des Waldes“ (KNAUTH 1687; Abb. 8, links). Als Lokalität des Vorkommens schreibt KNAUTH „In dem Rocken Holze“. Das Rockenholz ist in alten Karten nordwestlich von Halle (bei Wettin) verzeichnet, die betreffende Population ist aber seit langem erloschen. Die nächste Angabe von *A. exscapus* erscheint erst 100 Jahre später von Friedrich Wilhelm Leysser, der in seiner Flora Halensis eine Population südlich von Rothenburg nennt: „*prope* (nahe bei) Rothenburg am Wege nach Dösel *frequens* (häufig)“ (LEYSSER 1783) (Abb. 8, Mitte). Wahrscheinlich beschreibt die Angabe eine noch existierende Population im Tannengrund bei Dösel. Mit etwa 220 Jahren wäre diese Population die am längsten durchgängig bekannte und noch rezente in Deutschland. Im Jahre 1806 folgen Angaben von fünf Populationen westlich und nordwestlich von Halle durch Kurt Sprengel (SPRENGEL 1806). Die ab Mitte des 19. Jahrhunderts immer zahlreicher werdenden (meist wiederholenden) Angaben von Populationen bezeugen dann die zunehmende Aktivität der mitteldeutschen Floristen. Insgesamt sind 27 % der heutigen Populationen seit mehr als 150 Jahren, 21 % seit 100–150 Jahren und 20 % seit 50–100 Jahren bekannt. Lediglich 32 % der heutigen Populationen sind seit höchstens 50 Jahren bekannt, diese Populationen können aber aus verschiedenen Gründen, z. B. wegen dem Vorhandensein seltener Allele (BECKER 2003), keine Neugründungen darstellen, sondern müssen schon länger existieren.

Welche Informationen kann man aus den alten Dokumentationen ziehen? Man kann daraus z. B. das Mindestalter der rezenten Populationen bestimmen welches im Falle von *A. exscapus* bei 87 bzw. 99 Jahren liegt, je nachdem ob nur sichere oder auch „nur“ wahrscheinlich richtige Populationszuordnungen berücksichtigt werden (BECKER 2003). Weitere Rückschlüsse sind: a) Die Art war bereits vor 200 Jahren selten – es handelt sich also um keine erst in jüngerer Zeit selten gewordene Art. b) Die Populationen besitzen eine sehr hohe raumzeitliche Konstanz. c) Die Bestände nehmen offenbar seit langem kontinuierlich ab (insgesamt sind bisher mindestens 44 Populationen erloschen). d) Diese Aussterbeereignisse werden offenbar nicht durch die Neugründung von Populationen ausgeglichen. Insgesamt stellen alte Floren und Herbare wertvolle Dokumente dar, um die Geschichte von Populationen zurück zu verfolgen. Im Fall von *A. exscapus* funktioniert dies aufgrund der frühen floristischen Erforschung des mitteldeutschen Raumes in Kombination mit der Seltenheit und auch Auffälligkeit der Art, die offenbar seit langem zu ihrer Dokumentation angeregt haben, besonders gut.

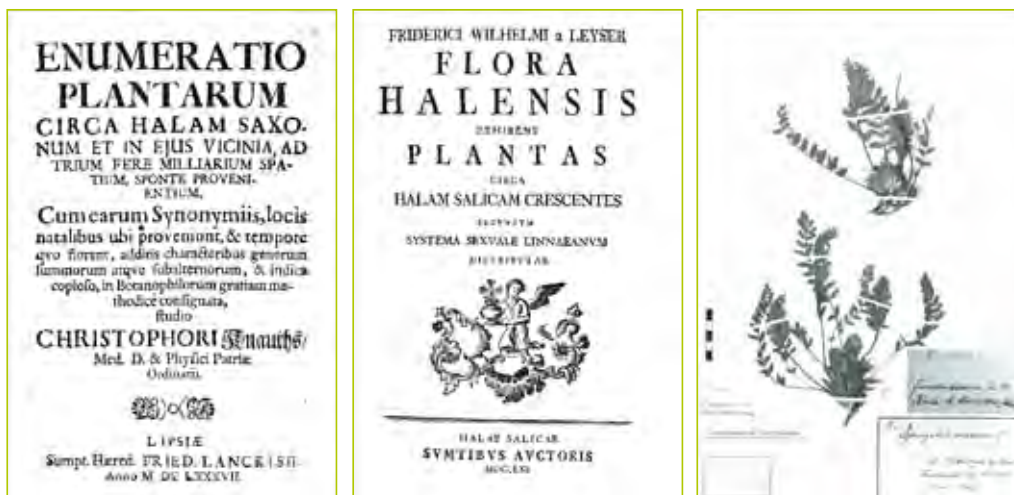
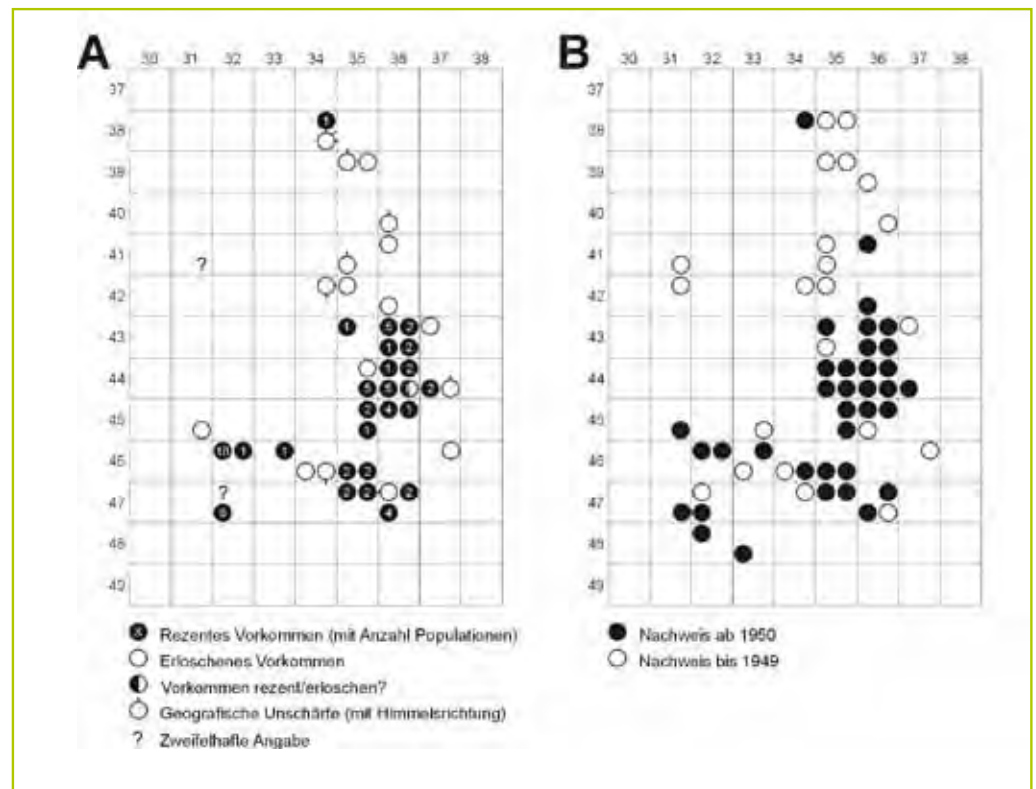


Abb. 8:
Links: Im Jahre 1687 erbrachte Christoph Knauth in seinem Enumeratio Plantarum den Erstnachweis von *A. exscapus* in Deutschland. Mitte: Die älteste Nennung einer noch rezenten *A. exscapus*-Population geht auf das Jahr 1783 durch Friedrich Wilhelm Leysser zurück. Rechts: Von Thilo Irmisch um 1849 im Kyffhäusergebirge „in der Nahe de(s) Kosackensteins“ gesammelter Herbarbeleg aus dem Herbar der Universität Göttingen. Weitere Informationen siehe im Text.

Abb. 9 gibt einen Einblick in die frühere Verbreitung von *A. exscapus*. Daraus sind z.B. die Beurteilung seiner Gefährdung oder auch die Formulierung von Schutzziele möglich. Für Wiederansiedlungsmaßnahmen stellen genaue Kenntnisse der früheren Verbreitung einer Art eine wichtige Grundlage dar. Wer würde *A. exscapus* z. B. in der Magdeburger Börde wiederansiedeln wollen, wenn dort keine historischen Vorkommen belegt wären? Es ist allerdings davon auszugehen, dass die Art vor 300 oder 500 oder gar 1000 Jahren noch deutlich häufiger und auch weiter verbreitet war – möglicherweise hingen die Teilareale vor 10.000 Jahren auch noch zusammen. Welcher Zeitpunkt auf dieser Skala soll ein Normativ bilden wenn z. B. der Aussterbegrad bemessen oder ein Entwicklungsziel definiert werden soll? Natürlich nimmt die Bedeutung jeden Zustands mit zunehmender Vergangenheit ab und dennoch bleibt jede Schnittstelle auf der Zeitachse willkürlich.

Abb. 9:
Verbreitung von *A. exscapus* in
Deutschland nach MTB-Quadranten.
A) Eigene Ergebnisse, B) nach
BENKERT et al. (1996) (aus BECKER
2003, verändert).



Aus den Ergebnissen der Recherche der ausgestorbenen und rezenten Populationen von *A. exscapus* entstand eine Verbreitungskarte (Abb. 9A). In Abb. 9B ist zum Vergleich die entsprechende Karte aus dem Atlas der Farn und Blütenpflanzen Ostdeutschlands (BENKERT et al. 1996) dargestellt. In dieser Karte im Ostdeutschlandatlas kommt oder kam *A. exscapus* in 58 Messtischblattquadranten (MTBQ) vor, in der eigenen Karte dagegen in 43. Wie ist diese Differenz zu erklären? Der Hauptgrund dafür liegt darin, dass bei der Erstellung des Ostdeutschlandatlas bei seltenen Arten auch alte Floren und Herbare ausgewertet wurden (was grundsätzlich ein hohes Qualitätsmerkmal des Atlas bildet!). Besonders ältere Floren führen aber oftmals nicht genaue Lokalitäten auf, sondern nennen lediglich den nächstgelegenen größeren Ort – dadurch kann eine Population allerdings leicht mehreren MTBQ zugeordnet werden. Solche Doppelnennungen können dazu führen, dass sowohl die frühere Verbreitung als auch die Aussterberate einer Art überschätzt werden. So wäre *A. exscapus* nach dem Ostdeutschlandatlas in 55 % der ehemals besetzten MTBQ ausgestorben, während die tatsächlich belegbare Aussterberate bei 40 % der MTBQ liegt. Bei seltenen Arten wie *A. exscapus* ist die Gefahr solcher Mehrfachzuordnungen besonders hoch, bei häufigeren Arten spielt sie wohl keine Rolle. In jedem Fall bedarf ihre Vermeidung einer zeitaufwändigen Überprüfung sowie guter Ortskenntnisse, beides ist oft nicht möglich oder gegeben. Hinsichtlich der Unterscheidung von ehemaligen und rezenten MTBQ innerhalb einer Karte können die beiden Karten nur eingeschränkt miteinander verglichen werden, da in BENKERT et al. das Jahr 1950 und in der eigenen Karte das Jahr 2003 als Schnittgrenze für rezente oder erloschene Populationen definiert wurden.

4 Standort und Vergesellschaftung

Es wurde bereits angesprochen, dass in Volltrockenrasen oft kleine *A. exscapus*-Populationen und in Halbtrockenrasen oft große wachsen. Im Folgenden werden die mitteldeutschen Wuchsorte und Standorte auf der Grundlage von 170 Aufnahmen in 36 Populationen näher charakterisiert. Die mittlere jährliche Lufttemperatur der Wuchsgebiete beträgt 8,5–9,0 °C und der jährliche Niederschlag 450–500 mm; es handelt sich um die trockensten Gebiet in Deutschland (DEUTSCHER WETTERDIENST 2000). 62 % der Populationen befinden sich in FFH-Gebieten und 43 % zusätzlich in Naturschutzgebieten. Die potentielle natürliche Vegetation der Flächen stellen wärmeliebende Eichenwälder (*Potentillo-Quercion*) und Eichen-Hainbuchenwälder (*Carpinion*) dar (BÖHNERT et al. 2000). An mehreren Wuchsorten ist das Baumwachstum durch Trockenheit so stark eingeschränkt, dass kleine Bereiche der Steppenrasen natürlich sind. Die meisten Habitate von *A. exscapus* in Deutschland sind mehr oder weniger isolierte Inseln in einer Matrix aus Ackerland.

A. exscapus wächst in Mitteldeutschland auf den unterschiedlichsten Substraten, am häufigsten (21 Populationen) wird kalkhaltiger (im Mittel 7 % Kalk) Unterer Buntsandstein besiedelt. Zechsteingips (10 Populationen) bildet im Kyffhäuser und Muschelkalk (10 Populationen) im unteren Unstruttal das Substrat. Seltener wächst *A. exscapus* auf reinen Tonböden des Oberen Buntsandsteins und Keupers (5 Populationen). Reine Lössböden mit *A. exscapus* sind dagegen selten. Häufiger ist den Böden aber Löss beigemischt (17 Populationen). Abb. 10A zeigt die unterschiedlichen Anteile der von *A. exscapus* besiedelten Substrate – diese entsprechen v. a. den unterschiedlichen Häufigkeiten der Substrate potentieller Habitate. Unterer Buntsandstein bildet z. B. das dominante Substrat westlich-nordwestlich von Halle, wo auch die meisten Populationen wachsen. Eine Präferenz für bestimmte Substrate ist nicht zu erkennen. Die breite Substratamplitude der Art zeigt sich auch im Gesamtareal, wo sie auch auf Sandböden (Ungarn), tertiären Mergeln (Rumänien), eiszeitlichem Flussschottern (Niederösterreich) und über verschiedenen kristallinen Urgesteinen (Alpen) wächst. Andere wichtige Standorteigenschaften zeigen ebenfalls eine relativ weite Spanne, z. B. die Hangneigung, der Kalkgehalt des Bodens, die Bodentiefe oder der Anteil an offenen Boden (Tab. 1). Der pH-Wert des Bodens ist fast immer basisch und variiert relativ schwach. Gleiches gilt für die Südllichkeit der Standorte, die eine Präferenz der Art für Südlagen zeigt (Abb. 10B).

	Mittel	SD	Min.	Max.
Hangneigung (°)	25	9,8	0	47
Südllichkeit der Hangexposition	0,83	0,13	0,44	1,00
Hitzeindex	0,99	0,10	0,65	1,14
Bodentiefe (cm)	37	21	3	> 85
pH-Wert des Bodens	7,4	0,4	5,0	8,2
Kalkgehalt des Bodens (%)	12	9,6	0,4	55
Ellenberg-Zeigerwert für Feuchte	3,1	0,3	2,4	4,0
Deckung der Krautschicht (%)	75	17	25	100
Höhe der Krautschicht (cm)	14	7	3	35
Deckung der Moosschicht (%)	19	23	0	90
Deckung der Streuschicht (%)	32	27	1	100
Anteil an offenem Boden (%)	12	13	0	76

Tab. 1:
Umweltbedingungen der Habitate von *A. exscapus* in Deutschland basierend auf 170 Aufnahmen aus 36 Populationen. Dargestellt sind Mittelwerte, Standardabweichungen (SD) und Minimal- und Maximalwerte. Die Südllichkeit der Hangexposition reicht von NO mit 0 = 45° (kühlste/feuchteste Hanglage) bis SW mit 1 = 225° (wärmste/trockenste Hanglage). Der Hitzeindex geht theoretisch von 0,44–1,15 (niedrigste bis stärkste Einstrahlung) (aus BECKER 2010).

Die Vegetation der Wuchsorte von *A. exscapus* in Mitteldeutschland beinhaltet fünf Assoziationen der Klasse *Festuco-Brometea* (Abb. 10C). 12 Populationen siedeln (ganz oder teilweise) in Bleichschwingelrasen (*Festucetum pallentis*) in steiler Lage auf extrem flachgründigen und trockenen Böden. Innerhalb dieser Assoziation kommt die Art in drei Subassoziationen auf Gips (*teucrietosum*), Löß (*stipetosum*) sowie Sandstein (*typicum*) vor. 26 Populationen siedeln (ganz oder teilweise) in Pfiemengrasrasen (*Festuco-Stipetum*) auf sehr trockenen Böden mit höherer Gründigkeit. Innerhalb dieser Assoziation gibt es vier Subassoziationen mit *A. exscapus*, auf trockenen felsigen Böden (*festucetosum pallentis*), kalkreichen Gipsböden (*teucrietosum*), Tonsandsteinböden (*typicum*) und Kalksandsteinböden (*phleetosum*). Lediglich eine Population wächst in einem Blaugrastrockenrasen (*Teucrio-Seslerietum*), während fünf Populationen in Erdseggen-Trockenrasen (*Trinio-Caricetum humilis*) auf Karbonatböden wachsen (Muschelkalk: *adonidetosum*, Rötgips: *festucetosum pallentis*).

tis). 21 Populationen wachsen schließlich (ganz oder teilweise) in Fiederzwenkenrasen (*Adonido-Brachypodietum*) auf relativ tiefgründigen Böden an flachen Hängen mit geringerer Einstrahlung. Innerhalb dieser Assoziation kommt die Art in zwei Subassoziationen auf Silikat- (*typicum*) und auf Kalkböden (*teucrietosum*) vor. Damit besiedelt *A. exscapus* fast alle in Mitteldeutschland vorhandenen Steppenrasengesellschaften. Man kann die Art innerhalb von Steppenrasen daher getrost als einen Ubiquisten bezeichnen.

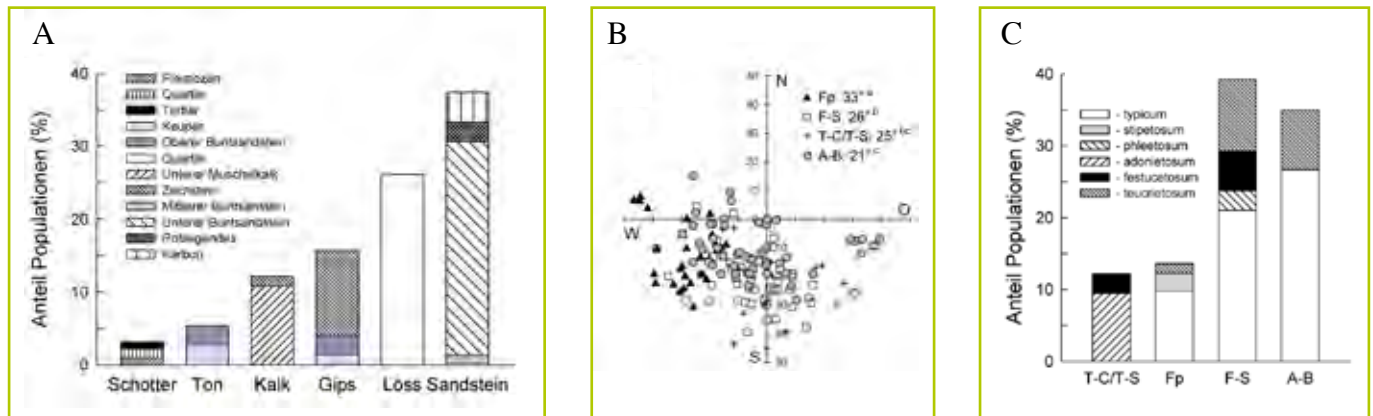


Abb. 10:

A: Anteile der von *A. exscapus* besiedelten Substrate in Deutschland (aus BECKER 2003). B: Hangneigung und Hangexposition der Standorte von *A. exscapus* in Deutschland. C: Häufigkeit der von *A. exscapus* besiedelten Assoziationen/Subassoziationen in Deutschland. Als Datengrundlage dienten jeweils 170 Aufnahmen aus 36 Populationen. In B unterscheiden sich Hangneigungsmittelwerte mit unterschiedlichen Buchstaben signifikant bei $p < 0,05$. A-B = *Adonido-Brachypodietum*, Fp = *Festucetum pallentis*, F-S = *Festuco-Stipetum*, T-C/T-S = *Trinio-Caricetum humilis/Teucrio-Seslerietum*.

Die Ergebnisse der standörtlichen und vegetationskundlichen Analysen zeigen, dass die Seltenheit von *A. exscapus* nicht durch spezielle Standortansprüche erklärt werden kann. Die Art könnte vielmehr in vielen Steppenrasen im Mitteldeutschen Trockengebiet wachsen. Ihre Seltenheit muss daher durch andere Faktoren, vermutlich eine Kombination aus einem geringen Ausbreitungspotenzial, einer geringen Keimlingsrekrutierung und der Vegetationsgeschichte der Habitate, bedingt sein (BECKER 2010).

5

Reproduktion – Samenbildung und Keimung

Wie wichtig sind Bestäuber für *A. exscapus*? Diese Frage kann mit „überlebensnotwendig“ beantwortet werden, denn ohne Bestäuber bildet die Art keine Samen (BECKER et al. 2011). Da sich die Pflanzen nicht vegetativ vermehren, würden die Populationen nach wenigen Jahrzehnten (das bekannte Höchstalter von *A. exscapus* beträgt 21 Jahre, das zeigen Wurzelquerschnitte; BECKER 2003) erlöschen. Schutzstrategien für *A. exscapus* müssen daher Bestäuber (Hummeln) grundsätzlich mitberücksichtigen.

A. exscapus ist selbstkompatibel, d. h. Selbstbestäubung innerhalb einer Pflanze ist möglich. Diese Eigenschaft erlaubt selbst Einzelpflanzen die Reproduktion und damit sehr kleinen Populationen mit wenigen Paarungspartnern ein Fortbestehen. Allerdings werden nach Selbstbestäubung (Inzucht) weniger Samen gebildet als nach Fremdbestäubung mit Pollen von anderen Individuen aus derselben Population (s. Behandlungen „S“ vs. „WCP“ bei der schwarzen Population in Abb. 11A). Populationen die über längere Zeit Inzucht betreiben (z. B. dauerhaft kleine Populationen) können grundsätzlich auch ihre schädlichen Allele verlieren, da jedes schädliche rezessive Allel im homozygoten Zustand auch die Möglichkeit zu seiner Auskreuzung bietet. Dies bedeutet dann allerdings auch den Tod der betreffenden Pflanze. Bei seit langer Zeit in kleinen und isolierten Populationen lebenden Arten wie *A. exscapus* könnte man vermuten, dass die Populationen ihre schädlichen Allele weitgehend verloren haben. Die hier nachgewiesene Inzuchtdepression zeigt jedoch, dass dies nicht der Fall ist. Offenbar konnte (oder brauchte) sich *A. exscapus* bisher nicht (völlig) an das Leben in kleinen Populationen anpassen, da selbst in kleinen Populationen offenbar höhere Fremdbestäubungsraten und damit Genfluss erreicht werden. Die Mechanismen zur effektiven Anlockung von Bestäubern (die Genfluss bewirken) könnten bei *A. exscapus* z. B. der stark süßliche Blütenduft, eine starke Nektarproduktion und auch das Vorhandensein von für Bestäuber gut sichtbaren Saftmalen sein.

Wenn weit voneinander entfernte *A. exscapus*-Populationen miteinander gekreuzt werden, kann es zu Auszuchtdepression kommen. Im Experiment bildeten Pflanzen in einer Population am Südrand des Kyffhäusergebirges, die mit Pollen von einer Population vom Süßen See experimentell bestäubt worden waren, weniger Samen als Pflanzen, die mit Pollen aus der gleichen Population bestäubt worden waren (s. bei der schwarzen Population die Behandlungen „WCP“ vs. „BCP“ in Abb. 11A). Solche Auszuchtdepression beruht auf eingespielten Genkomplexen, die sich in isolierten Populationen ausbilden können. Werden solche coadaptierten Genkomplexe durch fremde Gene gestört, kann es zu einer verminderten Reproduktion kommen. Für die Naturschutzpraxis heißt dies, dass mit einem verminderten Samenansatz zu rechnen ist, wenn fremdes Genmaterial in Populationen von *A. exscapus* eingeführt wird. Langfristig können durch den Eintrag von Genmaterial aus anderen Populationen aber durchaus Vorteile entstehen, da ein Eintrag von Genen immer auch die genetische Variabilität der Empfängerpopulation steigert – dies kann wiederum die Fitness der Pflanzen und auch das Evolutionspotenzial der Population steigern. Letzteres ist in einer veränderlichen Umwelt mutmaßlich wichtig.

In einem weiteren Experiment wurden in vier Populationen jeweils zehn für Bestäuber frei zugängliche Pflanzen zusätzlich mit einer Mischpollenprobe aus der eigenen Population handbestäubt. In drei der vier Populationen ließ sich dadurch die Anzahl Samen pro Blüte steigern (s. schwarze vs. weiße Balken in Abb. 11B). Dies deutet auf einen Pollenmangel hin, d. h. es gibt nicht ausreichend Bestäuber die geeigneten Pollen übertragen um die maximal mögliche Menge an Samen zu bilden. Jede Förderung der Bestäubung (z. B. durch ein ganzjährig gutes Nahrungsangebot durch blütenreiche Wegränder in der Umgebung) könnte daher zu einer Steigerung des Samenansatzes führen.

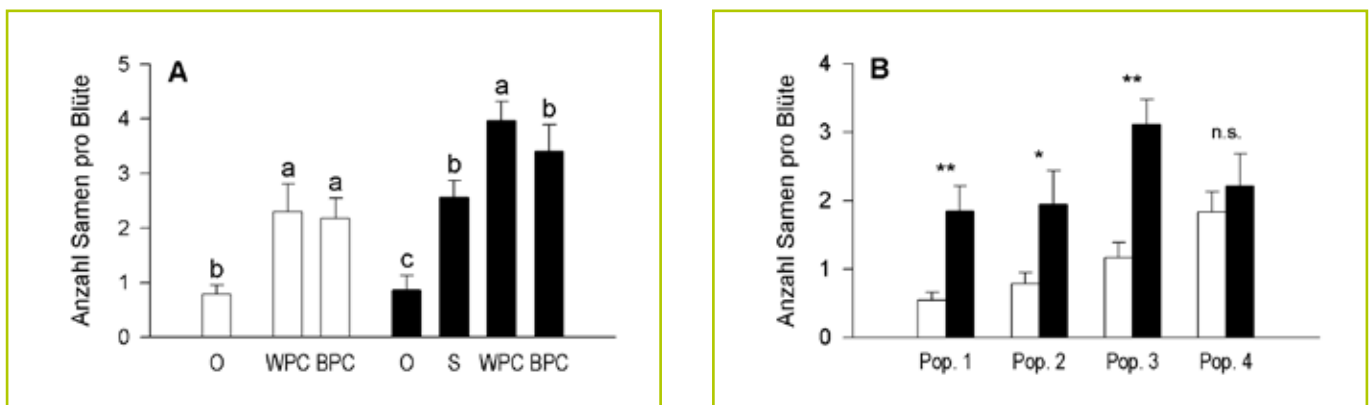


Abb. 11:

(A) Samenansatz in zwei Populationen (weiße und schwarze Balken) von *A. exscapus* nach freier Bestäubung (O), Selbstbestäubung (S) (geitonogame Bestäubung) und Fremdbestäubung mit der eigenen (WPC) und einer anderen (BPC) Population. Mittelwerte und der einfache Standardfehler sind dargestellt. Signifikante Unterschiede zwischen den Behandlungen innerhalb der Populationen sind durch unterschiedliche Buchstaben gekennzeichnet. (B) Samenansatz in vier Populationen (Pop. 1–4) nach freier Bestäubung (weiße Balken) und zusätzlicher Handbestäubung (schwarze Balken). Mittelwerte und der einfache Standardfehler sind dargestellt. Sternchen zeigen signifikante Unterschiede zwischen den beiden Behandlungen an: **, $p < 0,01$; *, $p < 0,05$; n.s., nicht signifikant bei $p < 0,05$ (aus BECKER et al. 2011, verändert).

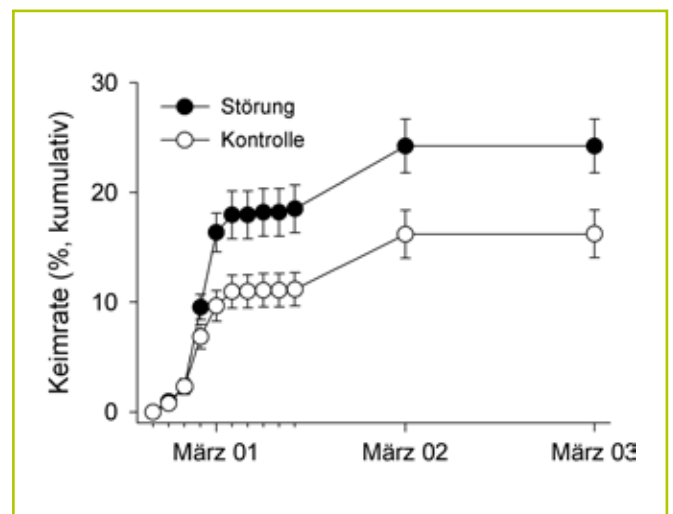
Ohne Bestäuber bildete *A. exscapus*-Pflanzen keine Samen. Die Angabe von GAMS (1964), dass sich *A. exscapus* bei Abwesenheit von Bestäubern spontan selbst bestäubt, muss daher korrigiert werden. Allerdings führte ein von Hand in die Blüte eingeführtes Wattestäbchen (Q-Tip) zu Samenbildung, womit keine zeitliche Geschlechtertrennung (Dichogamie) existieren kann. Auch räumliche Geschlechtertrennung (Herkogamie) ist bei *A. exscapus* nicht möglich, da die Antheren direkt an der Narbe liegen. Bei anderen selbstkompatiblen Fabaceen, wie z. B. *Trifolium pratense*, verhindert ein Häutchen (das dann bei der Bestäubung zerrissen wird) den Kontakt zwischen Pollen und Narbe (HESLOP-HARRISON & HESLOP-HARRISON 1983). Ein solcher Mechanismus kann auch das bei *A. exscapus* gefundene Muster erklären und wird auch bei anderen *Astragalus*-Arten vermutet (KAYE 1999). Im Gegensatz zu anderen seit langer Zeit seltenen Pflanzenarten, die nach Selbstbestäubung nicht unter Inzuchtdepression leiden (LEIMU et al. 2006, RABASA et al. 2009), erleidet *A. exscapus* ebendies. Offenbar konnte oder brauchte sich die Art ihrer genetischen Last in Phasen der Isolation und kleinen Populationsgrößen nicht vollständig entledigen. Inzuchtdepression wurde allerdings in nur einer

Population untersucht, ein generelles Muster ist daraus nicht abzuleiten. Inzuchtdepression äußert sich oft erst in späteren Lebensphasen, z. B. im Keimlingsstadium. Darüber ist bei *A. exscapus* nichts bekannt. Allerdings zeigen die Ergebnisse der Allozymanalysen (s. Kap. 6), dass adulte Pflanzen von *A. exscapus* kaum ingezüchtet sind (Inzuchtkoeffizient über 37 Populationen von $F_{IS} = 0,129$; BECKER 2003). Entweder besitzt die Art Mechanismen, Inzucht effektiv zu vermeiden oder ingezüchtete Pflanzen werden vor dem Erwachsenenstadium ausgesiekt.

Bei 100 untersuchten Pflanzen aus 10 Populationen waren zwischen 0–80 % (im Mittel 13,5 %) der Samen von parasitischen Wespenlarven (*Eurytoma* sp.) befallen und nicht mehr keimfähig. Von den verbliebenen (frei ausgestreuten Samen) keimten im Folgejahr lediglich 1,1 % (BECKER 2010). Im Gegensatz dazu lag die Keimrate von experimentell gesäten Samen mit 15 % (im Jahr nach der Aussaat) deutlich höher. Insgesamt keimten während des dreijährigen Experiments ca. 20 % der Samen (Abb. 12), davon 90 % im ersten und 10 % im zweiten Jahr. Der Zeitpunkt der Keimung lag vor allem im (damals relativ warmen) Spätwinter und frühen Frühjahr. 52 % Keimlinge überlebten das erste Jahr aber nur 4,5 % überlebten das zweite Jahr. Störung der Grasnarbe mit einem Rechen hatte einen positiven Effekt auf das Auflaufen der Keimlinge über die Zeit (Abb. 12).

Abb. 12:

Kumulative Keimrate von experimentell gesäten Samen. Schwarze Symbole = mit Störung, weiße Symbole = ohne Störung. Jeweils 5 Aussaatflächen in 3 Populationen wurden mit einem Rechen gestört oder wurden nicht gestört. Bei der Störungsbehandlung wurden die Samen in den Boden eingearbeitet, während sie ohne Störung frei ausgestreut wurden. Mittel und einfache Standardfehler sind dargestellt (aus BECKER 2010, verändert).



6

Geographische genetische Struktur und Variabilität

Die geographische genetische Struktur und Variabilität der Populationen wurde im mitteldeutschen Teilareal (37 Populationen, 1319 Individuen) und im Gesamtareal (24 Populationen, 971 Individuen) mit Hilfe von Isozymen untersucht (s. BECKER 2003). Hier werden zunächst die Ergebnisse aus **Mitteldeutschland** beschrieben: Vier von 12 Genorten waren in den deutschen Populationen polymorph. Der Anteil polymorpher Loci lag bei 29,3 %, die Anzahl Allele pro Locus bei 1,3 und die beobachtete Heterozygotie bei 0,12. Damit zeigte *A. exscapus* in Mitteldeutschland eine moderat hohe genetische Variabilität. Im deutschen Teilareal lagen 19 % der genetischen Variation zwischen den Populationen (F_{ST} von 0,19) – die Populationen waren somit moderat voneinander differenziert. Es gab keinen Zusammenhang zwischen den paarweisen genetischen und räumlichen Distanzen der Populationen, die Verschiedenheit der Populationen nahm also nicht mit ihrer räumlichen Entfernung zu. Vielmehr unterschieden sich selbst benachbarte Populationen genetisch stark. Dies ist ein Hinweis darauf, dass selbst zwischen benachbarten Populationen kaum oder kein Genfluss stattfindet (BECKER 2003). Die vorhandene Differenzierung der Populationen muss daher die Folge von genetischer Drift sein, die v. a. in kleinen Populationen oft stärker wirkt. Ob es sich um eine historische (z. B. während der maximalen Bewaldung im mittleren Holozän und den damit evtl. verbundenen minimalen Populationsgrößen) oder um eine rezente genetische Drift handelt, ist nicht bekannt. Abb. 13 zeigt die relativen Häufigkeiten von 17 Allelen an vier polymorphen Genorten, die durch vier Isozyme kodiert waren: Diaphorase (DIA), Isocitratdehydrogenase (IDH), Glucose-6-Phosphatisomerase (GPI), Alkoholdehydrogenase (ADH). Die meisten Populationen besaßen an einem Locus verschiedene Allele, z. B. am IDH-Locus das schwarze und auch das weiße Allel. In zwei Populationen (*Trebnitz-Altarm* im Saaletal und *Karsdorf* im Unstruttal) war allerdings das schwarze Allel nicht (mehr) vorhanden und damit das weiße fixiert. Nur wenige Populationen besaßen Privatallele, wie z. B. die Population *Spielberg* im Unstruttal, die als einzige deutsche Population auf dem ADH-Locus das weiße Allel hatte. Ebenfalls selten waren am GPI-Locus das weiße Allel (nur in den Populationen *Pfanne* und *Barbarossahöhle* am Kyffhäusergebirge) und das graue Allel (nur in

den Populationen *Teufelskanzel* und *Fienstedt* im Saaletal sowie in der Populationen *Kosakenstein* am Kyffhäusergebirge). Der Inzuchtkoeffizient F_{IS} lag über die 37 deutschen Populationen bei 0,14. Er zeigte mit einer leicht positiven Abweichung von null einen leichten Mangel an heterozygoten Individuen, was im normalen Bereich des xenogamen Bestäubungssystems (überwiegende Fremdbestäubung) der Art liegt.

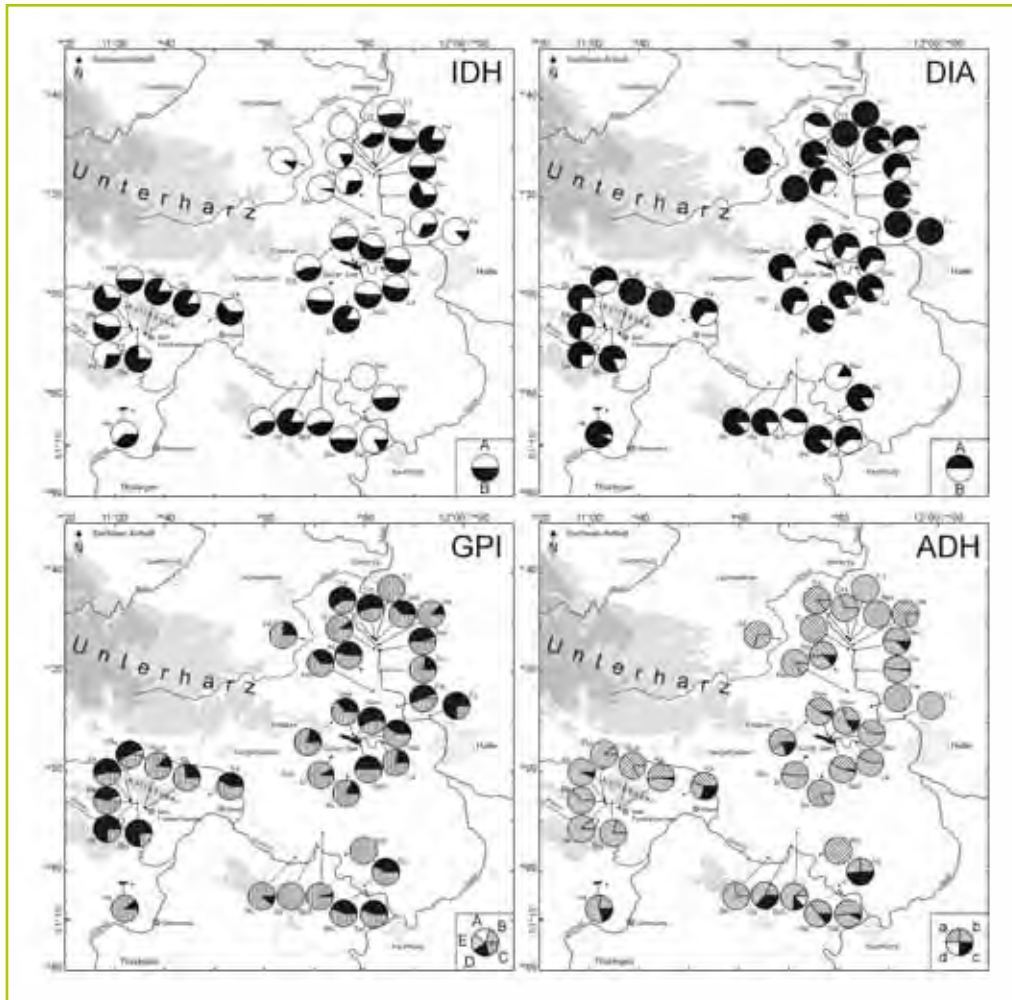
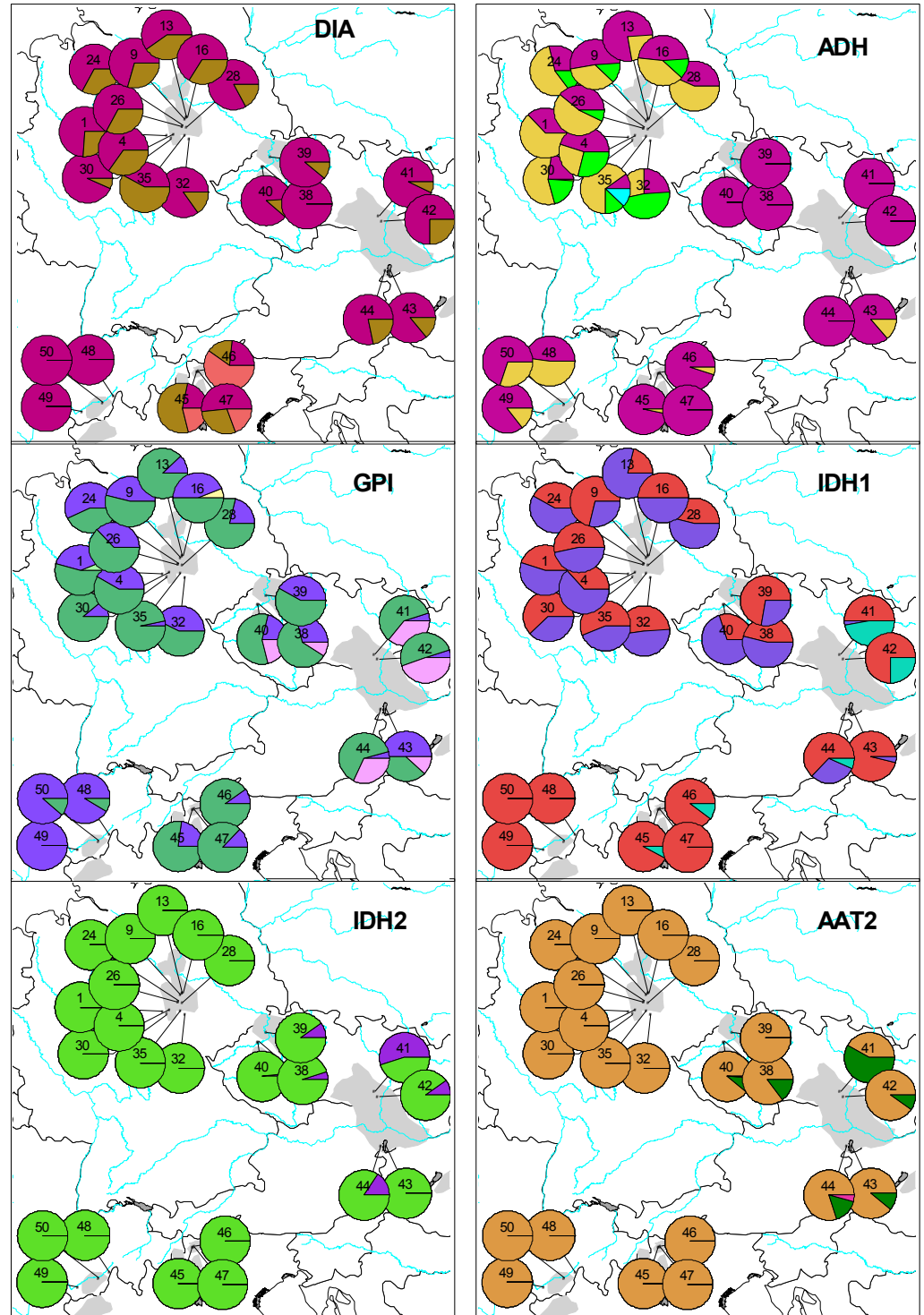


Abb. 13:
Allelfrequenzen von vier polymorphen Allozymloci in 37 Populationen von *A. exscapus* in Deutschland. Die Kürzel der Populationen siehe in BECKER 2003 (aus BECKER 2003).

Auf **europäischer Skala** wies *A. exscapus* sechs polymorphe Loci mit insgesamt 20 Allelen auf (Abb. 14). Die 24 in dieser Teilstudie untersuchten Populationen aus Mitteldeutschland (11 Populationen), Böhmen (3), Mähren (2), Niederösterreich (2), dem Aostatal (3) und Vintschgau (3) waren mit einem F_{ST} -Wert von 0,28 (28 % der genetischen Variation zwischen Populationen) erwartungsgemäß stärker differenziert als die Populationen innerhalb Deutschlands. 16 % der genetischen Variation lag zwischen vier Teilarealen, die als ein nördliches (Deutschland), östliches (Böhmen, Mähren, Niederösterreich), südwestliches (Wallis) und südöstliches (Vintschgau) definiert wurden. Der Anteil polymorpher Loci lag im Gesamtareal bei 50 % und die Anzahl Allele pro Locus bei 2,3. Die beobachtete Heterozygotie lag bei 0,11 und die erwartete Heterozygotie bei 0,17. Die meisten Teilareale verfügten über Privatallele und bildeten damit eigene evolutionäre Einheiten (die nicht miteinander vermischt werden sollten). Innerhalb des deutschen Teilareals würde eine Vermischung der Populationen nach derzeitigem Kenntnisstand aber keine geographische genetische Struktur stören. Auf der europäischen Skala sind auch die genetischen und geographischen Distanzen der Populationen miteinander korreliert (*Isolation by distance*; Abb. 15A). Die starke Streuung der paarweisen Distanzen deutet jedoch auch hier auf genetische Drift hin, die die räumliche genetische Struktur überlagert. So ist es auch zu erklären, dass in dem UPGMA-Dendrogramm (Abb. 15B) eine deutsche Population mit abweichender Allelkombination in der Gruppe der Populationen des östlichen Teilareals steht. Auch die Außenstellung einer kleinen (genetisch verarmten) mährischen Population im Dendrogramm ist wohl die Folge von genetischer Drift.

Abb. 14:

Allelfrequenzen von sechs polymorphen Allozymloci in 24 Populationen aus sechs europäischen Teilarealen von *A. exscapus*. Oben links das deutsche Teilareal, unten zwei Teilareale in den Alpen (Wallis, Vintschgau) und rechts die ostmitteleuropäischen Teilareale (Böhmen, Mähren, Niederösterreich).



Interessanterweise sind die Populationen des deutschen Teilareals im Vergleich zu den anderen Teilarealen nicht genetisch verarmt, was aufgrund ihrer Lage am nordwestlichen Arealrand zu erwarten gewesen wäre (Abb. 16A, B). Der Heterozygotiegrad der deutschen Populationen war sogar besonders hoch (Abb. 16C). Zudem besitzt das mitteldeutsche Teilareal mit dem grünen Allel am ADH-Lokus ein Alleinstellungsmerkmal (Abb. 14) – was allerdings für die meisten anderen Teilareale ebenfalls gilt. Die insgesamt geringe genetische Variabilität in den beiden Alpenarealen (Abb. 14 u. 16) könnte durch die eiszeitliche Geschichte (starke Vergletscherung) dieser Gebiete bedingt sein. Offenbar sind die Populationen hier durch besonders enge „genetische Flaschenhälse“ gegangen. Am höchsten lagen die Werte der genetischen Diversität im östlichen Teilareal, was gut mit dessen relativer Nähe zum evolutionären Entstehungszentrum in Südosteuropa erklärt werden kann.

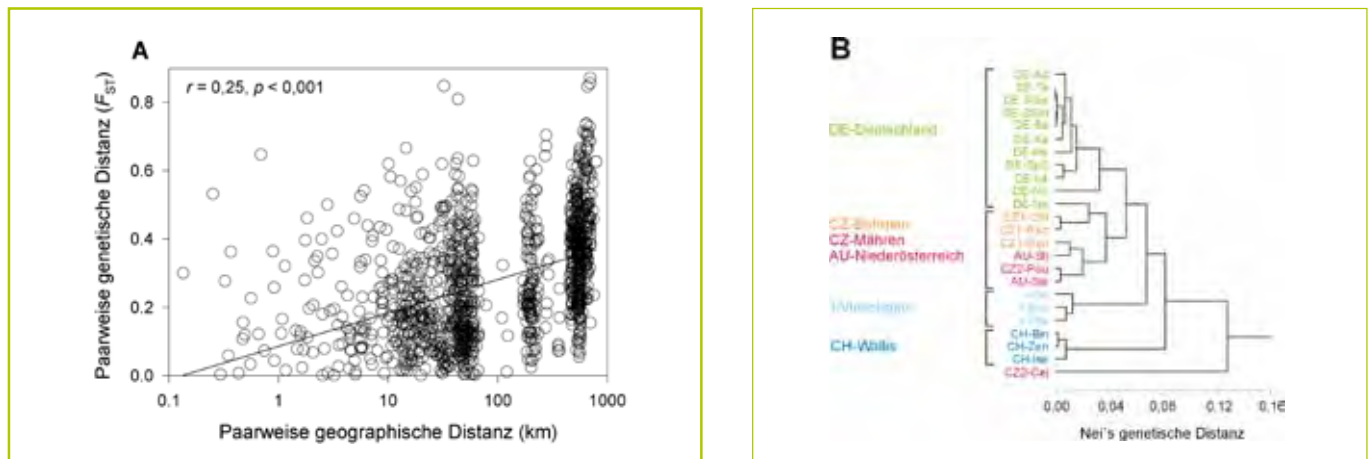


Abb. 15:

A) Beziehung zwischen den genetischen und geographischen Distanzen über das Gesamtareal von *A. exscapus*.
 B) UPGMA-Cluster mit 24 Populationen von *A. exscapus* auf Grundlage von Nei's gewichteten genetischen Distanzen. AU = Niederösterreich, CH = Schweiz (Wallis), CZ1 = Böhmen, CZ2 = Mähren, DE = Mitteldeutschland, I = Italien (Vintschgau) (aus BECKER 2003, verändert).

Die signifikante Korrelation zwischen den paarweisen genetischen und räumlichen Distanzen (Abb. 15A) deutet auf europäischer Skala auf einen Genfluss zwischen Populationen hin. Es handelt sich dabei jedoch nicht um einen aktuellen Genfluss (der selbst in einem Teilareal praktisch nicht existiert), sondern wohl um die Überbleibsel des Genflusses, der im Zuge der Kolonisation von den armenischen Bergen aus stattfand. In diesem Sinne spiegelt das Dendrogramm v. a. die Besiedlung Mitteleuropas von Osten aus wieder und unterstützt damit die Hypothese von PODLECH (1988) zur evolutionären Entstehung der Art im Südosten. Der Zeitpunkt der Kolonisierung ist jedoch aus den genetischen Daten nicht ersichtlich. Mitteldeutschland könnte von Böhmen aus entlang der Elbe besiedelt worden sein. Die allelische Ausstattung der Populationen der Alpentäler lässt eine abweichende Siedlungsgeschichte vermuten.

Die genetische Variabilität von Populationen ist oft mit ihrer Größe positiv korreliert (LEIMU et al. 2006). Verantwortlich dafür sind Inzucht und genetische Drift in kleinen Populationen. Genetische Drift, die zufällige Fluktuation der Allele zwischen Generationen, führt im Laufe der Zeit zu einem Verlust an Allelen. Im Extremfall bleibt an einem Locus nur ein Allel übrig, man spricht von einer Fixierung (VUCETICH & WAITE 1999). Genfluss kann Drift kompensieren. Ausgestorbene Allele können ersetzt werden und aus dem Gleichgewicht geratene Allelfrequenzen wieder ins Gleichgewicht kommen. Daneben führt Drift auch zur genetischen Differenzierung von Populationen (YOUNG et al. 1996). In kleinen isolierten Populationen ist genetische Drift für die genetische Diversität und Struktur oft der bestimmende Faktor (BARRETT & KOHN 1991, ELLSTRAND & ELAM 1993). Inzucht, die Paarung von nahe miteinander verwandten Individuen, findet in kleinen Populationen

7 Genetische Variabilität in Beziehung zur Populationsgröße und reproduktiven Fitness

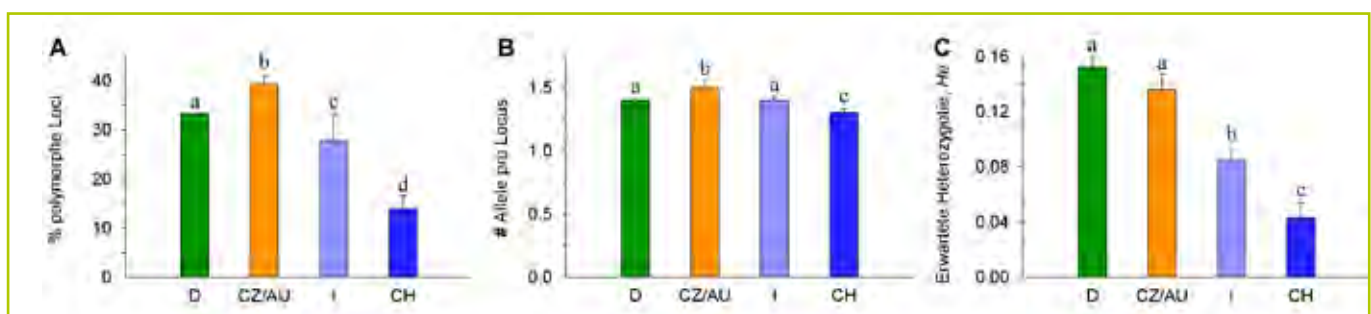
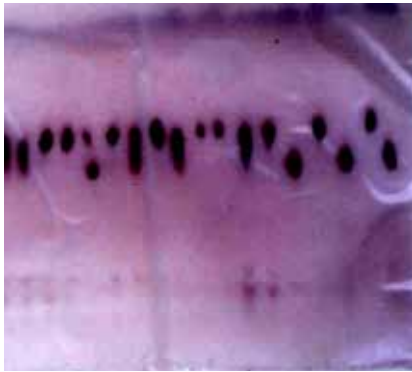


Abb. 16: Genetische Variabilität von *A. exscapus* in verschiedenen europäischen Teilarealen. A) Prozentsatz polymorpher Loci, B) Anzahl Allele pro Locus, C) Erwartete Heterozygotie. Die Teilareale sind: D = Mitteldeutschland, CZ/AU = Böhmen, Mähren mit Niederösterreich, I = Italien (Vintschgau), CH = Schweiz (Wallis). Werte mit unterschiedlichen Buchstaben unterscheiden sich signifikant, $p < 0,05$, ANOVA (aus BECKER 2003, verändert).

grundsätzlich häufiger statt, weil bei abnehmender Populationsgröße die Wahrscheinlichkeit der Paarung nahe verwandter Individuen steigt. Im Extremfall bestäubt sich eine einzelne Pflanze selbst (CHARLESWORTH & CHARLESWORTH 1987, VANGE 2002). Selbstkompatible Pflanzenarten wie *A. exscapus* sind besonders dann durch Inzucht gefährdet, wenn ihre Populationen zuvor groß und die Pflanzen daher überwiegend fremdbestäubt waren. In diesem Fall können sich schädliche Allele akkumuliert haben. Inzucht führt neben dem Verlust von genetischer Diversität v. a. zu einer Reduktion des Heterozygotiegrades der Individuen (OUBORG et al. 1991, VAN TREUREN et al. 1991), mit der Folge, dass schädliche rezessive Allele wirksam werden. Dieselben Allele können für den Organismus im heterozygoten Zustand völlig unschädlich sein (LANDE 1995, LYNCH et al. 1995, MENGES 1991). Ein Beispiel dafür sind viele heimische Baumarten, die durch Windbestäubung und die damit verbundenen weit fliegenden Pollenmengen praktisch unbegrenzt fremdbestäubt werden und daher schädliche rezessive Allele ohne Konsequenz akkumulieren. Wenn man bei diesen Arten Selbstbestäubung erzwingt und damit Homozygotie induziert, werden die schädlichen Allele schnell wirksam (MITTON 1996). Als ein Parameter für (reproduktive) Fitness, den Beitrag eines Individuums zur nächsten Generation, können die Anzahl der Samen pro Frucht oder auch deren Keimfähigkeit dienen (OOSTERMEIJER et al. 1994).



A) Genetische Diversität



B) Populationsgröße



C) Anzahl der Samen pro Hülse

Abb. 17:

Es wurden Zusammenhänge zwischen der (A) genetischen Diversität und (B) Populationsgröße sowie dem (C) Samenansatz untersucht. In A ist ein Stärkegel mit 18 Individuen bzw. zwei Allelen dargestellt: 13 Individuen sind homo- und fünf heterozygot (Fotos: T. Becker, 1998).

Bei *A. exscapus* war die genetische Diversität mit der Populationsgröße und reproduktiven Fitness positiv korreliert (Abb. 18B,C), und die reproduktive Fitness wiederum mit der Populationsgröße (Abb. 18D). Der verminderte Samenansatz in kleinen Populationen könnte grundsätzlich durch einen Mangel an Bestäubern oder durch Inzucht bedingt sein. In einer Pfadanalyse wird jedoch (durch höhere Pfadkoeffizienten) die höhere Wahrscheinlichkeit der Kausalkette „kleine Populationen → verminderte genetische Diversität → geringere Fitness“ und damit von Inzuchtdepression als Grund für die verminderte Samenproduktion deutlich (Abb. 18A). Damit weicht *A. exscapus* vom generellen Muster ab, denn eine Metaanalyse (LEIMU et al. 2006) zeigte nur für selbstinkompatible Pflanzenarten einen generellen Zusammenhang zwischen der Fitness und der genetischen Diversität, nicht jedoch für selbstkompatible Arten wie *A. exscapus*.

Der positive Zusammenhang zwischen der Populationsgröße und genetischen Diversität bei *A. exscapus* kann jedoch als ein generelles Muster betrachtet werden (LEIMU et al. 2006, OUBORG et al. 2006), das auch bei zahlreichen anderen Pflanzenarten mit ähnlichen Umweltansprüchen gefunden wurde (FISCHER & MATTHIES 1998, HENSEN & OBERPRIELER 2005, HENSEN et al. 2005). Ausreichend große Populationen gewährleisten den Genfluss zur nächsten Generation, sie verhindern die Akkumulation schädlicher Mutationen und den Verlust von genetischer Diversität durch Inzucht und genetische Drift (LYNCH et al. 1995). Langfristig reduziert eine verminderte genetische Diversität das Evolutionspotenzial von Populationen und damit die Fähigkeit sich an ändernde Umweltbedingungen anpassen zu können, während sie kurzfristig die Fitness der Individuen reduziert (FRANKHAM 1998, HUGHES et al. 2008).

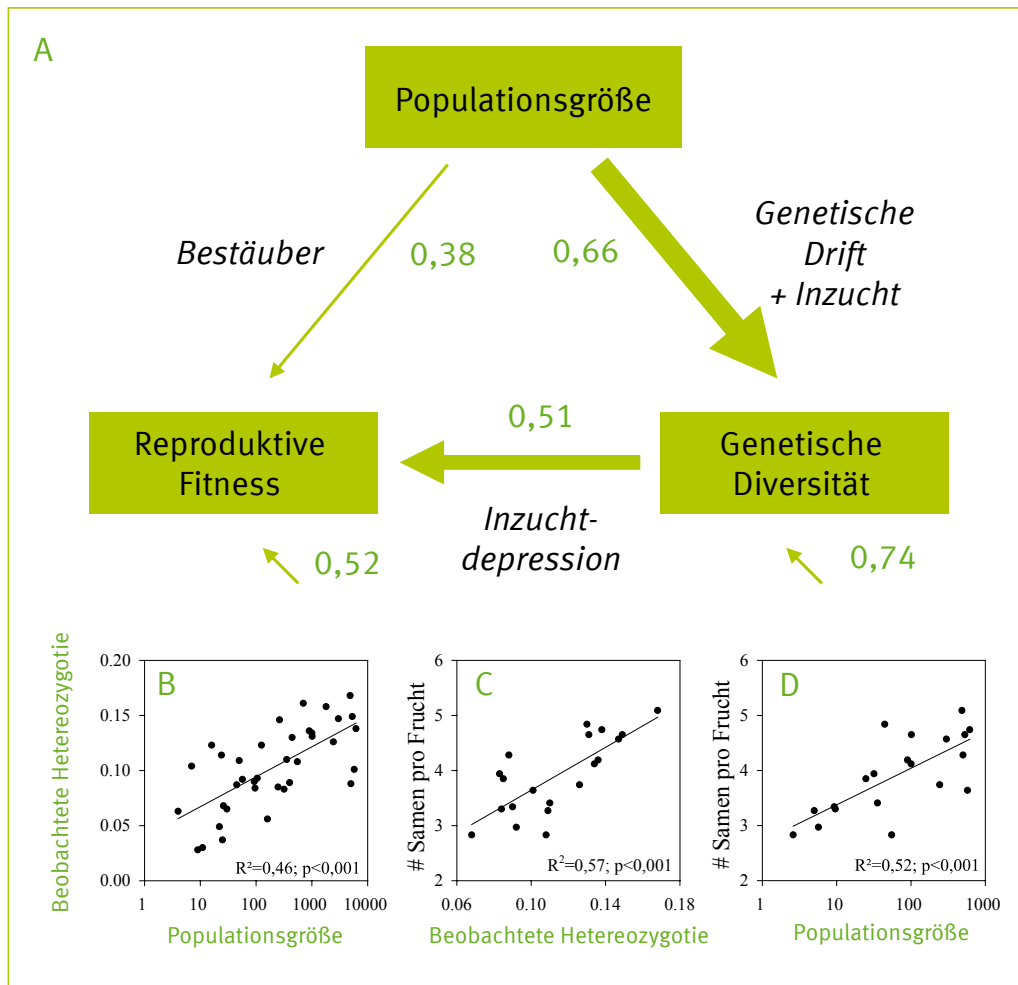


Abb. 18:

A) Pfadanalyse möglicher Zusammenhänge zwischen der Populationsgröße, genetischen Diversität und reproduktiven Fitness bei 36 Populationen von *A. exscapus* in Deutschland. Die Werte stellen Pfadkoeffizienten dar. Je höher der Koeffizient, desto wahrscheinlicher ist der betreffende Zusammenhang. Alle Pfadkoeffizienten: $p < 0,05$. B-D) Einzelkorrelation der in der Pfadanalyse untersuchten Variablen. Jeder Punkt repräsentiert eine Population (aus BECKER 2003, verändert).

In Anbetracht der langen Isolation und kleinen Populationsgrößen ist es erstaunlich, dass sich die Art eine moderat hohe genetische Diversität erhalten hat. Es kann der Schluss gezogen werden, dass die Art durch ihre Langlebigkeit, aber auch durch ihr Bestäubungssystem bzw. ihre Attraktivität für Bestäuber Genfluss fördert, und daher selbst kleine Populationen genetisch nicht sehr schnell erodieren. Der Naturschutz sollte dennoch sein Augenmerk auf den Erhalt großer Populationen richten. Bei kleinen Populationen ist zu überlegen, ob diese mit Samen aus benachbarten großen Populationen genetisch aufgefrischt werden sollen.

Am Ende sei noch auf Zusammenhänge zwischen Populationseigenschaften, wie der genetischen Diversität, Populationsgröße sowie Samenproduktion und Habitateigenschaften eingegangen. Habitateigenschaften, wie die Habitatgröße oder Zusammensetzung der Vegetation, werden im Naturschutz oft als Kriterien zur Auswahl und Bewertung von Flächen genutzt. Es stellt sich daher die Frage, ob *A. exscapus*-Populationen in z. B. großen Habitaten mit einer typischen und artenreichen Vegetation eine höhere genetische Diversität oder gar höhere Fitness aufweisen. Um diese Frage zu beantworten, wurden die genetische Diversität, Populationsgröße sowie Samenproduktion von 36 mitteldeutschen *A. exscapus*-Populationen mit Habitateigenschaften wie der Habitatgröße, dem Isolationsgrad der Habitate, der Bodengründigkeit, Deckung der Krautschicht und Vegetationshöhe korreliert. Aus den Vegetationsaufnahmen wurden (als Positivmerkmal) die Anzahl der Trocken- und Halbtrockenrasenpflanzenarten pro Aufnahmefläche und (als Negativmerkmal) die Anzahl der Ruderalpflanzenarten pro Aufnahmefläche ermittelt und mit den Populationseigenschaften korreliert. Die Anzahl der Ruderalpflanzenarten dient hier als ein Maß für den Einfluss angrenzender Nutzflächen, z. B. durch den Eintrag von Dünger und Bioziden. Weiterhin wurde der Anteil der Volltrockenrasenpflanzenarten an der Gesamtartenzahl bestimmt. Diese Variable dient hier als negatives Maß für die Wasserversorgung der Standorte. Als Stellvertreter für die Verfügbarkeit von Bestäubern dient die Anzahl der bienenbestäubten Pflanzenarten in der Vegetation, basierend auf der Annahme,

8

Genetische Diversität und Fitness der Populationen in Beziehung zur Habitatqualität

dass die Anzahl an bienenbestäubten Pflanzenarten die tatsächliche Verfügbarkeit an Bestäubern widerspiegelt. Der Samenansatz von *A. exscapus* wurde als Maß für die reproduktive Fitness der Populationen in zwei aufeinanderfolgenden Jahren mit unterschiedlichen Klimabedingungen bestimmt. Genetische Diversität, Populationsgröße und Samenansatz in den beiden Jahren waren miteinander korreliert (s. Kap. 7). Genetische Diversität und Samenansatz in 1999 waren positiv mit der Populationsgröße korreliert, und der Samenansatz in 1999 mit der genetischen Diversität sowie dem Samenansatz in 2000. Der Samenansatz in 2000 war weder mit der genetischen Diversität noch der Populationsgröße korreliert.

Die genetische Diversität nahm mit der Größe der Habitate und der Anzahl der Trocken- und Halbtrockenrasenpflanzenarten zu und mit dem Anteil der Volltrockenrasenpflanzenarten und der Anzahl der Ruderalpflanzenarten ab (Abb. 19). Weiterhin nahm die genetische Diversität mit der Anzahl

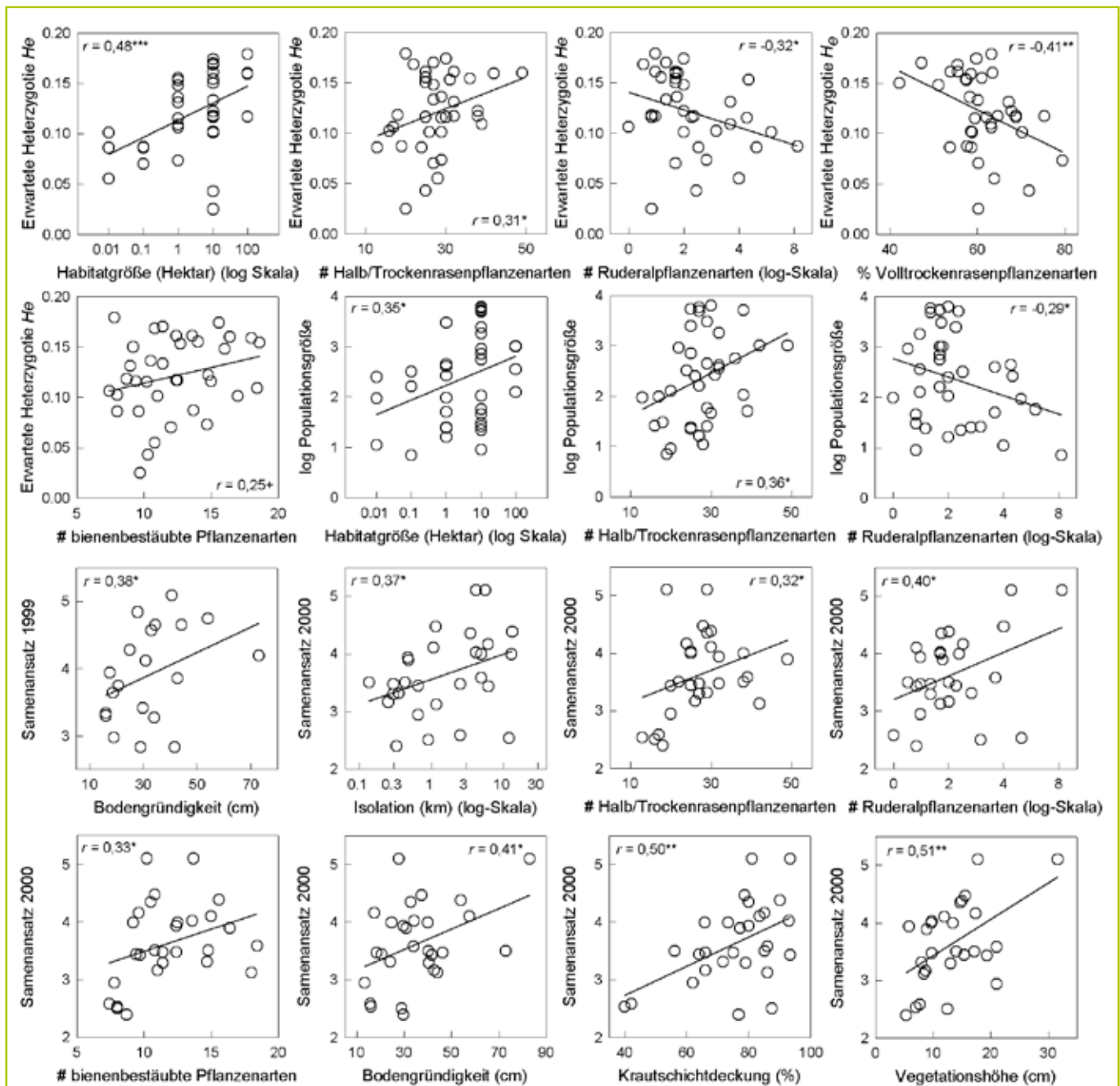


Abb. 19:

Zusammenhänge zwischen drei Stellvertretermerkmalen für die Fitness der Populationen von *A. exscapus* (genetische Diversität, Populationsgröße, Samenansatz in zwei Jahren mit unterschiedlichen Klimabedingungen) und Habitateigenschaften. Jeder Punkt in den Diagrammen repräsentiert eine Population. ***, $p < 0,001$, **, $p < 0,01$, *, $p < 0,05$, +, $p < 0,1$.

an bienenbestäubten Pflanzenarten zu. Zusätzlich war die genetische Diversität der Populationen in Halbtrockenrasen marginal signifikant höher als die genetische Diversität der Populationen in Trockenrasen (nicht dargestellt). Die Populationsgröße nahm mit der Habitatgröße und der Anzahl der Trocken- und Halbtrockenrasenpflanzenarten zu und mit der Anzahl der Ruderalpflanzenarten ab. In dem klimatisch durchschnittlichen Jahr 1999 nahm der Samenansatz mit der Bodengründigkeit zu und mit dem Anteil an Volltrockenrasenpflanzenarten leicht ab. Im dem überdurchschnittlich trockenen Jahr 2000 war der Samenansatz dagegen mit der Deckung der Krautschicht, der Bodengründigkeit und der Anzahl an Ruderalpflanzenarten positiv korreliert. Abb. 19 gibt einen Überblick über die Beziehungen und deren Richtung.

Die positive Korrelation des Samenansatzes mit der Populationsgröße und genetischen Diversität im klimatisch normalen Jahr 1999 kann entweder mit Inzuchtdepression in kleinen Populationen (KÉRY et al. 2000, OOSTERMEIJER et al. 1994) und/oder mit der besseren Verfügbarkeit von Bestäubern (ÅGREN 1996, LUIJTEN et al. 2000) in großen Populationen erklärt werden, wobei die erste Erklärung wahrscheinlicher ist (s. Abb. 18). Die genetische Diversität war allerdings nur in dem klimatisch normalen Jahr mit dem Samenansatz positiv korreliert, nicht in dem überdurchschnittlich trockenen Jahr 2000.

Eine Nullhypothese lautet, dass große Habitate mehr Pflanzenindividuen Platz bieten und daher größere Populationen beherbergen können, die dann eine höhere genetische Diversität aufweisen können (s. Kap. 7). *A. exscapus* besiedelt allerdings stets kleine (oft winzige) Teile der verfügbaren Habitate, während große Teile unbesiedelt bleiben. Dies ist ein Indiz dafür, dass die positive Korrelation von der Fläche des Habitats und der Populationsgröße nicht allein durch die Nullhypothese erklärt werden kann. Große Habitate sind durch höhere Stabilität (OOSTERMEIJER et al. 1998) sowie höhere Umweltheterogenität charakterisiert, d. h. sie weisen eine höhere Anzahl an ökologischen Nischen auf. Im Fall von *A. exscapus* beinhalten große Habitate neben Volltrockenrasen oft auch Halbtrockenrasen, die in sehr trockenen Jahren für die Populationen einen Rückzugsort bilden können. Die Metapopulationstheorie besagt zudem, dass Genfluss zwischen Populationen und Wiederbesiedlungen in großen, miteinander verbundenen Habitaten besser möglich sind (HONNAY & JACQUEMYN 2007).

Der positive Zusammenhang zwischen der genetischen Diversität von *A. exscapus* und der Artendiversität der Trockenrasen kann durch parallele Prozesse erklärt werden. In kleinen Populationen wird die genetische Diversität von *A. exscapus* vor allem durch zufällige genetische Stochastizität (Drift) reduziert (BECKER 2003; s. Kap. 6 und 7), während Umwelt- und demographische Stochastizität zu einem Aussterben von kleinen Populationen und daher zu einer Abnahme des Artenreichtums führen (PÄRTEL et al. 2007, VELLEND 2005, VELLEND & GEBER 2005). Genetische Diversität und Artenreichtum können durch Bestäuber funktionell miteinander verbunden sein. So kommen in großen Populationen von *A. exscapus* wegen der dort größeren Anzahl an blühenden Pflanzen in der Vegetation mutmaßlich mehr Bestäuber vor. Gerade bei obligat insektenbestäubten Pflanzenarten wie *A. exscapus* ist eine hohe Anzahl an Bestäubern für die Samenproduktion wichtig, zumal die Ergebnisse in Kap. 5 auch einen konkreten Mangel an Bestäubern für *A. exscapus* aufzeigen. Auf einen positiven Einfluss einer hohen Bestäuberdichte deutet im vorliegenden Fall die schwach positive Korrelation zwischen der genetischen Diversität und der Anzahl an Trocken- und Halbtrockenrasenpflanzenarten sowie bienenbestäubten Pflanzenarten hin.

Der negative Zusammenhang zwischen der Anzahl der Ruderalpflanzenarten und der Populationsgröße bzw. genetischen Diversität kann durch negative Randeffekte in kleinen Habitaten von *A. exscapus* erklärt werden. Kleine Habitate sind einem stärkeren Eintrag von Dünger und Bioziden von benachbarten Nutzflächen ausgesetzt. Dünger fördert nährstoffliebende Ruderalpflanzenarten und Insektizide reduzieren Bestäuber. Der positive Zusammenhang zwischen der Anzahl der Ruderalpflanzenarten und der Samenproduktion in dem trockenen Jahr 2000 ist ein Hinweis darauf, dass unter sehr trockenen Bedingungen (wenn konkurrenzstarke Pflanzen nicht zur vollen Entfaltung kommen) höherer Nährstoffreichtum einen positiven Effekt auf das Wachstum einer Trockenrasenpflanzenart haben kann; etwas ähnliches deutet sich mit den positiven Beziehungen zwischen der Samenproduktion in 2000 und der Bodengründigkeit bzw. Krautschichtdeckung an.

Der Anteil der Volltrockenrasenpflanzenarten hatte einen stark negativen Effekt auf die genetische Diversität von *A. exscapus*. In Halbtrockenrasen, die einen geringen Anteil an Volltrockenrasenpflanzenarten aufweisen, kann *A. exscapus* größere Populationen mit einer höheren genetischen Diversität aufbauen. Dieses Ergebnis überrascht insofern, als dass *A. exscapus* als Charakterart der Volltrockensteppenrasen gilt (OBERDORFER 2001) – tatsächlich wachsen überdurchschnittlich viele Populationen der Art in Volltrockenrasen (BECKER 2010). Dieser scheinbare Widerspruch kann aber mit der Geschichte der Populationen erklärt werden (s. Kap. 2 u. 4).

Die Schlussfolgerungen der letzten Teilstudie lauten, dass die im Naturschutz zur Auswahl und Bewertung von Flächen oftmals genutzten Habitateigenschaften, wie z. B. die Flächengröße und der Reichtum an typischen und spezialisierten Arten, durchaus geeignete Indikatoren für die genetische Diversität und Fitness von Populationen einer spezialisierten Pflanzenart bilden können.

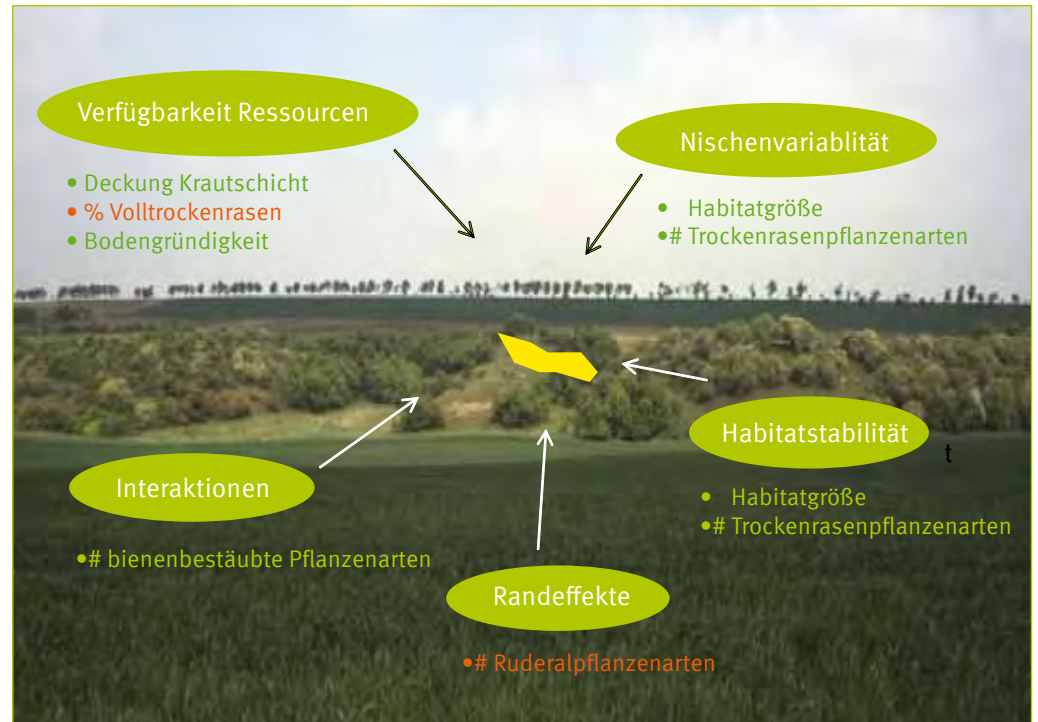


Abb. 20:

Das Foto zeigt ein *A. exscapus*-Habitat in der Nausißer Schweiz (Thüringer Becken) inmitten von intensiv genutzten Ackerflächen. Im Bereich der gelben Fläche wächst eine kleine *A. exscapus*-Population an einem besonders trockenen Hangsporn mit offener Vegetation (Keuper-Bad-Land). Die eingeblendeten Schriften zeigen Zusammenhänge zwischen der genetischen Diversität, Populationsgröße und dem Samenansatz von 36 *A. exscapus*-Populationen in Deutschland und verschiedenen Habitateigenschaften an. Habitateigenschaften mit positivem Effekt auf die Fitness *A. exscapus* sind grün und solche mit negativem Effekt sind rot dargestellt.

Danksagung

Dank an zahlreiche Helfer (siehe Danksagung in BECKER 2003), besonders an Walter Durka (Halle) für die Hilfe bei den genetischen Analysen und die Erstellung von Abb. 3, Laura Sutcliffe (Göttingen) für sprachliche Korrekturen am Abstract, und Lisa Thill (Trier) und Oliver Kienberg (Trier) für Anmerkungen zum Manuskript.

Literatur

- ÅGREN, J. (1996): Population size, pollinator limitation, and seed set in the self-incompatible herb *Lythrum salicaria*. *Ecology* **77**: 1779–1790.
- BARRETT, S. C. H. & KOHN, J. R. (1991): Genetic and evolutionary consequences of small population size in plants: implications for conservation. In: FALK, D. A., HOLSINGER, K. E. (eds.): *Genetics and conservation of rare plants*, pp. 3–30. Oxford University Press, New York.
- BECKER, T. (2003): Auswirkungen langzeitiger Fragmentierung auf Populationen am Beispiel der reliktischen Steppenrasenart *Astragalus exscapus* L. (Fabaceae). *Dissertationes Botanicae* **380**: 1–210.
- (2010): Explaining rarity of the dry grassland perennial *Astragalus exscapus*. *Folia Geobotanica* **45**: 303–321.
- & VOSS, N. (2003): Einnischung der seltenen Steppenrasenart *Astragalus exscapus* L. (Stengelloser Tragant) im Kyffhäusergebirge (Thüringen, Deutschland). *Feddes Repertorium* **114**: 142–165.
- , VOSS, N. & DURKA, W. (2011): Pollen limitation and inbreeding depression in an “old rare” bumblebee-pollinated grassland herb. *Plant Biology* **13**: 857–864.
- & DURKA, W. Habitat characteristics indicate population fitness in a specialist plant species (Manuskript).
- BENKERT, D., FUKAREK, F. & KORSCH, H. (1996): *Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen Ostdeutschlands*. Fischer, Jena.

- BÖHNERT, W., FEDERSCHMIDT, A., KÖCK, U.V., REFIO, K., STÖCKER, G. & WARTEMANN, G. (2000): Karte der Potentiellen Natürlichen Vegetation von Sachsen-Anhalt. Berichte des Landesamtes für Umweltschutz Sachsen-Anhalt, Sonderheft 1/2000, Landesamt für Umweltschutz Sachsen-Anhalt, Halle.
- CHARLESWORTH, D. & CHARLESWORTH, B. (1987): Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *Annual Review of Ecology and Systematics* **18**: 237–268.
- DE JONG T. J., WASER N. M. & KLINKHAMER P. G. L. (1993): Geitonogamy – the neglected side of selfing. *Trends in Ecology & Evolution* **8**: 321–325.
- DEUTSCHER WETTERDIENST (2000): Witterungsreport. Offenbach, Main.
- 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.
- FERRÁNDEZ PALACIO, J. V. (2003): *Astragalus exscapus* L. (Leguminosae), nueva especie para la flora de la Península Ibérica. *Collectanea Botanica* (Barcelona) **26**: 119–124.
- FISCHER, M. & MATTHIES, D. (1998): RAPD variation in relation to population size and plant fitness in the rare *Gentianella germanica* (Gentianaceae). *American Journal of Botany* **85**: 811–819.
- FRANKHAM, R. (1998): Inbreeding and extinction: island populations. *Conservation Biology* **12**: 665–675.
- GAMS, H. (1964): Leguminosae. In: HEGI, G. (Hrsg.): *Illustrierte Flora von Mittel-Europa*. Bd. 4, Teil 3, 2. Aufl. S. 1114–1748. A. Pichler's Witwe & Sohn, München, Wien.
- GODWIN, H. (1975): *The history of the British Flora, a factual basis for Phytogeography*, 2. edn. Cambridge University Press, Cambridge.
- HENSEN, I. & OBERPRIELER, C. (2005). Effects of population size on genetic diversity and seed production in the rare *Dictamnus albus* (Rutaceae) in central Germany. *Conservation Genetics* **6**: 63–73.
- HENSEN, I., OBERPRIELER, C. & WESCHE, K. (2005): Genetic Structure, population size, and seed production of *Pulsatilla vulgaris* (Ranunculaceae) in Central Germany. *Flora* **200**: 3–14.
- HESLOP-HARRISON, J. & HESLOP-HARRISON, Y. (1983): Pollen-stigma interactions in the Leguminosae: the organization of the stigma in *Trifolium pratense* L. *Annals of Botany* **51**: 571–583.
- HONNAY, O. & JACQUEMYN, H. (2007): Susceptibility of common and rare plant species to the genetic consequences of habitat fragmentation. *Conservation Biology* **21**: 823–831.
- 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. *Conservation Genetics* **8**: 293–303.
- HUCKRIEDE, R. (1982): Palaeoklimatische Aussagen neuer Weichselzeitlicher Pflanzenfunde in Hessen und Tirol. *Physische Geographie* **5**: 37–38.
- HUGHES, A. R., INOUE, B. D., JOHNSON, M. T. J., UNDERWOOD, N. & VELLEND, M. (2008): Ecological consequences of genetic diversity. *Ecology Letters* **11**: 609–623.
- ISARIN, R. (1997): *The climate in north-western Europe during the Younger Dryas – A comparison of multi-proxy climate reconstructions with simulation experiments*. Thesis Netherlands Centre for Geo-ecological Research, Amsterdam.
- JÄGER, E. J. (2011): *Rothmaler – Exkursionsflora von Deutschland, Gefäßpflanzen: Grundband*. 20. Aufl. Spektrum.
- KAYE, N. K. (1999): From flowering to dispersal: reproductive ecology of an endemic plant, *Astragalus australis* var. *olympicus* (Fabaceae). *American Journal of Botany* **86**: 1248–1256.
- KÉRY, M., MATTHIES, D. & SPILLMANN, H.-H. (2000): Reduced fecundity and offspring performance in small populations of the declining grassland plants *Primula veris* and *Gentiana lutea*. *Journal of Ecology* **88**: 17–30.
- KIENBERG, O., THILL, L. & BECKER, T. (2013): Wiederansiedlung von *Astragalus exscapus*, *Scorzonera purpurea* und *Pulsatilla pratensis* subsp. *nigricans* in Steppenrasen in Thüringen – erste Ergebnisse eines laufenden Projektes. In: BAUMBACH, H. & PFÜTZENREUTER, S. (Red.): *Steppenlebensräume Europas – Gefährdung, Erhaltungsmaßnahmen und Schutz*: 373–383. Tagungsband, Hrsg. vom Thüringer Ministerium für Landwirtschaft, Forsten, Umwelt und Naturschutz (TMLFUN), Erfurt, 456 S.
- KNAUTH, C. (1687): *Enumeratio Plantarum circa Halam Saxonum et in ejus vicina*. Sumpt. Haered. F. Langkissii (F. Lanckisch Erben), Lipsiae [Leipzig].
- LANDE, R. (1995): Mutation and Conservation. *Conservation Biology* **9**: 782–791.
- LANG, G. (1994): *Quartäre Vegetationsgeschichte Europas*. G. Fischer, Jena, Stuttgart.
- LEIMU, R., MUTIKAINEN, P., KORICHEVA, J. & FISCHER, M. (2006): How general are positive relationships between plant population size, fitness and genetic variation? *Journal of Ecology* **94**: 942–952.
- LEYSSER, F. W. (1783): *Flora Halensis exhibens Plantas circa Halam Salicam crescentis*. 2. Aufl. C.G. Taeubel, Hala Salicae (Halle/Saale).
- LUITEN, S. H., DIERICK, A., GERARD, J., OOSTERMEIJER, B., RAUMANN, L. E. L. & DENNIJS, H. C. M. (2000): Population size, genetic variation, and reproductive success in a rapidly declining, self-incompatible perennial (*Arnica montana*) in The Netherlands. *Conservation Biology* **14**: 1776–1787.

- LYNCH, M., CONERY, J. & BÜRGER, R. (1995): Mutation accumulation and the extinction of small populations. *The American Naturalist* **146**: 489–518.
- MENGES, E. S. (1991): The application of minimum viable population theory to plants. In: FALK, D. A., HOLSINGER, K. E. (eds.): *Genetics and conservation of rare plants*, pp. 47–61, Oxford University Press, New York.
- (1991): Seed germination percentage increases with population size in a fragmented prairie species. *Conservation Biology* **5**: 158–164.
- (1992): Stochastic modelling of extinction in plant populations. In: FIEDLER, P. L., JAIN, S. K. (eds.): *Conservation biology: the theory and practice of nature conservation, preservation and management*, pp. 253–276. Chapman & Hall, New York.
- MITTON, J. B. (1996): Theory and data pertinent to the relationship between heterozygosity and fitness. In: THORNBILL, N.W. (ed.): *The natural history of inbreeding and outbreeding*, pp. 17–41. University of Chicago Press, Chicago.
- OBERDORFER, E. (2001): *Pflanzensoziologische Exkursionsflora*, 8. Aufl. Ulmer, Stuttgart.
- OOSTERMEIJER, J. G. B., LUIJTEN, S. H., KRÉNOVÁ, Z. V. & DEN NIJS, H. C. M. (1998): Relationships between population and habitat characteristics and reproduction of the rare *Gentiana pneumonanthe* L. *Conservation Biology* **12**: 1042–1053.
- OOSTERMEIJER, J. G. B., VAN EIJCK, M. W. & DEN NIJS, 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., VAN TREUREN, R. & VAN DAMME, J. M. M. (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.
- OUBORG, N. J., VERGEER, P. & MIX, C. (2006): The rough edges of the conservation genetics paradigm for plants. *Journal of Ecology* **94**: 1233–1248.
- PÄRTEL, M., HELM, A., REITALU, T., LIIRA, J. & ZOBEL, M. (2007): Grassland diversity related to the Late Iron Age human population density. *Journal of Ecology* **95**: 574–582.
- PODLECH, D. (1988): Revision von *Astragalus* L. sect. *Caprini* D.C. (Leguminosae). *Mitt. Botan. Staatssammlung München* **25**: 1–924.
- POTT, R. (1996): Die Entwicklungsgeschichte und Verbreitung xerothermer Vegetationseinheiten in Mitteleuropa unter dem Einfluss des Menschen. *Tuexenia* **16**: 337–369.
- RABASA, S. G., GUTIÉRREZ, D. & ESCUDERO, A. (2009): Breeding system of the Iberian endemic shrub *Colutea hispanica* (Leguminosae). *Anales del Jardín Botánico de Madrid* **66**: 279–284.
- SPRENGEL, C. (1806): *Florae Halensis tentamen novum*. Kümmer, Halle [Halle].
- VAN TREUREN, R., BIJLSMA, R., van DELDEN, W. & OUBORG, N. J. (1991): The significance of genetic erosion in the process of extinction. I. Genetic differentiation in *Salvia pratensis* and *Scabiosa columbaria*. *Heredity* **66**: 181–189.
- VANGE, V. (2002): Breeding system and inbreeding depression in the clonal plant species *Knautia arvensis* (Dipsacaceae): implications for survival in abandoned grassland. *Biological Conservation* **108**: 59–67.
- VELLEND, M. (2005): Species diversity and genetic diversity: parallel processes and correlated patterns. *The American Naturalist* **166**: 199–215.
- (2006): The consequences of genetic diversity in competitive communities. *Ecology* **87**: 304–311.
- & GEBER, M. A. (2005): Connections between species diversity and genetic diversity. *Ecology Letters* **8**: 767–781.
- VUCETICH, J. A. & WAITE, T. A. (1999): Erosion of heterozygosity in fluctuating populations. *Conservation Biology* **13**: 860–868.
- WALTER, H. & STRAKA, H. (1970): *Arealkunde, Floristisch-historische Geobotanik*. 2. Aufl., Stuttgart.
- YOUNG, A., BOYLE, T. & BROWN, T. (1996): The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. *Trends in Ecology & Evolution* **11**: 413–418.

Anschrift des Autors

Dr. Thomas Becker
Raum- und Umweltwissenschaften/Geobotanik
Universität Trier
Behringstr. 21
54286 Trier
DEUTSCHLAND

E-Mail: beckerth@uni-trier.de