

DISS. ETH NO. 17734

**PLANT SPECIES DIVERSITY AND GENETIC VARIATION:
TEMPORAL CHANGES AND SPATIAL DETERMINANTS
IN AGRICULTURAL LANDSCAPES**

A dissertation submitted to

ETH ZURICH

for the degree of

Doctor of Sciences

presented by

CORNELIA BAESSLER

Dipl. Biol. Martin-Luther University Halle/Saale

born 3 February 1974

citizen of Germany

accepted on the recommendation of

Prof. Dr. P. J. Edwards, examiner

Prof. Dr. J. Ghazoul, co-examiner

Dr. S. Klotz, co-examiner

2008

Summary

In Central Europe, a maximum level of biodiversity was attained in the 19th century, especially in highly structured landscapes with diverse types of land use and considerable proportions of semi-natural habitats. However, advances in technology and changes in agricultural policy during the last century have led to an intensification of agricultural land-use that is reflected in the increasing use of agrochemicals. This intensification has resulted in a decline in the diversity and quality of both managed areas and neighbouring non-agricultural habitats, and to simplification and homogenization at the landscape level. In East Germany, loss and degradation of semi-natural habitats have been especially marked since the 1950s when private farmlands were pooled to create large state farming units as a result of agricultural policy of the former German Democratic Republic. The structure and scale of the landscapes have changed significantly because of the trend to separate arable and livestock production systems. And since 1990, when all agricultural policy was adapted to meet E.U. norms and regulations there have been further changes in land-use.

In the present thesis, different aspects of biodiversity were analysed to evaluate changes in ecological functions, characteristics and interrelations within agricultural landscapes. To assess the relative importance of historical to recent landscape structure and environmental conditions on plant species diversity and genetic variation, relationships between different landscape structure characteristics and land-use intensity indicators, and species diversity were studied separately at the regional, landscape and species level in three agricultural landscapes in Central Germany across three time periods (1950s, 1970s and 2000/2002). The

study sites Wanzleben, Friedeburg and Greifenhagen were chosen according to historical vegetation inventories. These landscapes are dominated by agricultural land use and are representative for East Germany and other parts of Central Europe with respect to environmental conditions as well as temporal landscape changes.

Land-use and habitat distribution data from all time periods were obtained from aerial photographs. Data of land-use intensity indicators were taken from official statistical yearbooks. Historical floristic composition was reconstructed from vegetation relevés that covered all land-use types. The current floristic composition was documented by randomly placed relevés. I estimated changes in plant species richness and composition across all semi-natural habitats and for individual habitat types (meadows, woodlands, wetlands, dry grasslands), and additionally, for arable fields. As more specialized species are predicted to be more sensitive to environmental changes, I investigated shifts in the proportion of habitat specialists and generalist species for different habitat types. Additionally, I investigated the genetic diversity patterns of the perennial forest herb 'wood avens' (*Geum urbanum* L.), to explore the effects of habitat fragmentation and isolation on genetic population structure of common plant species. The landscape genetic approach extended to three agricultural landscapes provides the opportunity to investigate changes in species genetic patterns due to environmental changes, and to track dispersal events indirectly at larger temporal and spatial scales.

The analyses revealed that landscape structure changed considerably as agricultural practices changed during the second half of the 20th century, but that landscape composition changed only marginally. Among periods, most significant changes in landscape structure took place between the 1950s and 1970s. Overall mean habitat patch sizes increased during this time. However, this was nearly exclusively due to the increasing size of arable fields, associated with a reduction of linear elements. Additionally, distances between patches of the same habitat type and average proximity of habitat patches increased during the 1960s and 1970s indicating increased isolation of the remaining semi-natural habitats. Overall, changes of landscape structure were driven by increasing sizes of agricultural fields, while the structure of semi-natural habitats remained rather constant.

The studies about changes in plant species diversity in both semi-natural habitats and arable fields have shown that knowledge of current land-use intensity as well as of historical land-use and landscape structure helps to understand historical and present-day diversity patterns. In the landscapes studied, changes in diversity patterns of semi-natural habitats reflected the

changes in the spatial pattern of landscape configuration and land-use intensity. However, the influence of several parameters differed among habitat types and landscapes. Plant species diversity of semi-natural habitats changed in the face of species richness and share of habitat specialists during last five decades mostly in favour of ruderal species. I found different patterns in the development of plant species richness depending on the land-use history and the different environmental conditions. Plant species richness of semi-natural habitats as a whole, and of wetland habitats, was negatively affected by the mean patch size of meadows and by the rate of phosphorus application. Species richness of woody habitats was negatively affected by livestock density. As the share of meadows and pastures is related positively to livestock density, both size of meadows and livestock density are indicators of more intensive land use. Much nitrogen and phosphorus from animal wastes and fertilizer enter surface and groundwater and cause eutrophication of different ecological systems. These relationships and the observed reduction in biodiversity as many habitat specialists are replaced by generalist species are therefore a fundamental concern regarding mineral fertilizer application, primarily phosphorus and nitrogen. There are species specialist groups that have high prognostic power to describe the status of conditions for species richness in agricultural landscapes, thus they can serve as quality indicator species. There are specialists like wetland or forest species that occur only in undisturbed habitats of 'high' quality, especially low soil nutrient condition. In contrast, ruderal species predominantly occur in habitats or landscapes with high human impact, as they are more tolerant to disturbance.

Changes in diversity patterns on arable fields also reflected the changes in landscape composition and configuration, and land-use intensity. Among the sites, I found different patterns of changes in species diversity during the last five decades. Species composition of weed vegetation in all landscapes changed in disadvantage of 'arable weeds' and in favour of more generalized species like ruderals. 'Arable weeds' and ruderals accounted for the majority of species in all study sites across periods. However, richness of 'arable weeds' decreased over time, most in the landscape characterized by least geomorphological heterogeneity and more profound intensification of agricultural management. Plant communities on arable fields in all study sites are nowadays more uniform than before, consisting mainly of ruderal species that are characterized as widespread, nitrophilous and shade tolerant species. The study revealed that species richness of 'arable weeds', both at landscape and regional level is affected by the proportion of semi-natural habitats, habitat diversity and habitat isolation. As revealed in chapter 1, 'arable weeds' are not confined only to agricultural habitats, but they also occur in different semi-natural habitats. Thus, each

habitat patch situated outside of the agricultural fields can potentially enhance biodiversity. Therefore, higher diversity of habitat types and higher share of semi-natural habitats in landscapes might be expected to increase colonization probabilities and thus 'arable weed' diversity. However, increased land-use intensity, specifically increased nitrogen application, decreased the richness of 'arable weeds'. These results suggest that regional and historical processes and local environmental factors influence local weed community structure. Therefore, I conclude that the minimization of nutrient supply on arable fields to protect habitat quality is as important for biodiversity conservation in agricultural landscapes as the protection of existing historically developed habitat diversity.

Analyses of genetic variation of *Geum urbanum* populations have shown that the population structure is affected by both population and landscape properties. The influence of several population and landscape structure variables on genetic diversity varied among landscapes. Genetic diversity within populations and genetic differentiation between populations were negatively correlated to each other and affected in an inverse manner by the size of *Geum* populations, by the average patchsize of all habitat types, by habitat diversity and by the area of roads. Additionally, genetic differentiation between populations decreased with density and increased with isolation of woody habitat patches, and decreased with the number of *Geum* populations. Genetic diversity within populations, however, was affected by the area of woody habitats. Population size and habitat area affect primarily the persistence of a population, and are important factors that determine the impact of genetic drift. Other factors, such as habitat isolation, habitat density and the amount of roads, on the other hand affect patterns of gene flow by influencing seed dispersal. Although confirming the importance of area and isolation of suitable habitat patches as dominant factors affecting genetic diversity in fragmented populations, the results show that these may be modulated in a landscape-specific way. Finally, the substantial genetic differentiation among populations indicates that, despite adaptations for ectozoochory, the dispersal of *G. urbanum* seeds has been insufficient to counteract effects of genetic drift.

Overall, these results provide evidence that complex landscapes with a high density and connectivity of uncultivated, perennial habitats may enhance genetic diversity and species diversity of all habitat types, including semi-natural habitats and arable fields. Therefore, management effort should be focused on reducing land-use intensity and increasing habitat connectivity in order to enhance diversity in European agricultural landscapes. However, habitat and landscape conditions may have not only a direct effect on species richness patterns but also long-term effects by selecting for particular combinations of species traits and

migration potential. The degree to which habitat fragmentation and deterioration affect the persistence of spatially structured populations depends not only on the present but also on the historical landscape conditions, and on the rate of landscape change. This thesis could show that the incorporation of spatially and temporally explicit historical attributes into landscape ecology studies can greatly expand our knowledge about the factors driving biotic patterns in fragmented agricultural landscapes.

Zusammenfassung

Im 19. Jh. bildeten reich strukturierte Landschaften, die geprägt waren durch unterschiedliche Landnutzungsformen und einen hohen Anteil an naturnahen Habitaten, die Grundlage für einen hohen Artenreichtum in Mitteleuropa. Im vergangenen Jahrhundert führte jedoch die durch Agrarpolitik und Agrarverwaltung, sowie durch Fortschritte in der Agrartechnologie geförderte Intensivierung der landwirtschaftlichen Nutzung zu einer Abnahme der Artendiversität und der Habitatqualität im Bereich der genutzten Flächen, sowie der benachbarten naturnahen Habitate. Ergebnis waren wenig strukturierte und homogenisierte Landschaften mit einem geringeren Artenreichtum. In Ostdeutschland nahm vor allem seit den fünfziger Jahren, verbunden mit der Gründung der DDR und der sozialistischen Agrarpolitik, die Anzahl und Qualität der naturnahen Habitate ab. Gravierende Veränderungen in den Landschaftsstrukturen waren zu verzeichnen, hervorgerufen durch die Bildung von großen staatlichen Landwirtschaftsbetrieben und die Polarisierung von Pflanzen- und Tierzucht. Mit der Vereinigung der beiden deutschen Staaten im Jahr 1990 gab es erneute Veränderungen in der landwirtschaftlichen Nutzung, nachdem die gesamtdeutsche Agrarpolitik den EU Normen und Regeln unterstellt wurde.

In der vorliegenden Arbeit wurden unterschiedliche Aspekte der Biodiversität in Agrarlandschaften analysiert, um Veränderungen in ökologischen Funktionen, Eigenschaften und Zusammenhängen festzustellen. In drei Agrarlandschaften Mitteldeutschlands wurden in verschiedenen räumlichen Ebenen – regional, lokal und Artebene – Zusammenhänge zwischen unterschiedlichen Charakteristiken der Landschaftsstruktur und der Landnutzung, und der Artendiversität über drei Zeiträume (1950er, 1970er Jahre und 2000/2002) hinweg untersucht,

um den Einfluss von historischen und aktuellen Landschaftsstrukturen und Umweltparametern auf die Vielfalt und genetische Variabilität von Pflanzenarten zu erfassen. Die Untersuchungsgebiete Wanzleben, Friedeburg und Greifenhagen wurden den Gebieten von historischen Bestandesaufnahmen der Vegetation entsprechend ausgewählt. Diese Landschaften sind durch landwirtschaftliche Nutzung geprägt und sind in Hinblick auf die natürlichen Umwelteigenschaften sowie die historischen Landnutzungs- und den damit verbundenen Landschaftsveränderungen für Ostdeutschland und andere Teile Mitteleuropas repräsentativ. Für die Landschaftsstrukturanalyse wurden Luftbilder von den entsprechenden Zeitabschnitten verwendet. Die Daten für die Landnutzungsindikatoren wurden statistischen Jahrbüchern entnommen. Die historische floristische Artenzusammensetzung der Gesamtlandschaften wurde anhand von historischen Vegetationsaufnahmen rekonstruiert. Ich habe Veränderungen im Artenreichtum und in der Artzusammensetzung über alle naturnahen Habitats und für jeden einzelnen Habitattyp (Wiesen, Gehölze, Feuchthabitate, Trocken- und Halbtrockenrasen), sowie für die Äcker analysiert. Da spezialisierte Arten empfindlicher auf Umweltveränderungen reagieren, habe ich für die verschiedenen Habitats Verschiebungen in der Artenzusammensetzung hinsichtlich Habitatspezialisten und Generalisten untersucht. Um die Einflüsse von Habitatfragmentierung und –Isolation auf populationsgenetische Strukturen häufiger Pflanzenarten zu untersuchen, habe ich ergänzend zu den pflanzenökologischen Untersuchungen genetische Analysen anhand der in Gehölzen verbreiteten ‚Gemeinen Nelkenwurz‘ (*Geum urbanum* L.) durchgeführt. Die landschaftsgenetischen Analysen wurden ebenfalls in den drei ausgewählten Untersuchungsgebieten durchgeführt. Diese Methode ermöglichte die Analyse von landschaftsspezifischen und generellen Mustern in den Veränderungen der genetischen Strukturen auf Grund von Landschaftsveränderungen. Außerdem können anhand dieser Methode indirekte Rückschlüsse auf Ausbreitungsereignisse über größere zeitliche und räumliche Abschnitte gezogen werden.

Die Landschaftsstrukturanalysen ergaben, dass sich entsprechend der Entwicklungen in der Landnutzung die Landschaftsstrukturen in den untersuchten Gebieten sehr stark in der zweiten Hälfte des vergangenen Jahrhunderts verändert haben. Die Landschaften haben sich hingegen in diesem Zeitraum in ihrer Zusammensetzung, das heißt in ihrem Anteil an unterschiedlichen Habitattypen nur marginal verändert. Gravierende Veränderungen der Landschaftsstrukturen sind vor allem im Zeitraum von 1950 bis 1970 zu verzeichnen. Die durchschnittliche Flächengröße der Habitats nahm stark zu. Diese Veränderung ist vor allem auf die Vergrößerung der Ackerflächen, verbunden mit einer Abnahme linearer Habitatelemente, zurückzuführen. Gleichzeitig hat die Distanz zwischen den Elementen

gleicher Habitattypen zwischen den sechziger und siebziger Jahren zugenommen. Das deutet auf eine zunehmende Isolierung der verbliebenen naturnahen Habitats hin. Insgesamt wurden die Veränderungen der Landschaftsstrukturen vor allem durch die zunehmende Größe der Äcker hervorgerufen, während die Strukturen der naturnahen Habitats nahezu gleich blieben. Die Untersuchungen zu den Veränderungen der Artendiversität ergaben sowohl für die naturnahen Habitats als auch für die Äcker, dass das Wissen über aktuelle sowie historische Landnutzungsintensitäten und Landschaftsstrukturen von Bedeutung ist, um historische und aktuelle Diversitätsmuster zu verstehen. In den Untersuchungsgebieten spiegeln sich Veränderungen der räumlichen Muster von Landschaftsstruktur und Landnutzungsintensität in den Änderungen der Diversitätsmuster der naturnahen Habitats wider. Der Einfluss der verschiedenen Parameter unterscheidet sich jedoch zwischen den Habitattypen und den Landschaften. Die Artendiversität der naturnahen Habitats veränderte sich während der vergangenen fünf Jahrzehnte im Hinblick auf den Artenreichtum und den Anteil an Habitatspezialisten hauptsächlich zu Gunsten von ruderalen Pflanzenarten. Es wurden unterschiedliche Entwicklungsmuster des Artenreichtums in Abhängigkeit von Landnutzungsgeschichte und von verschiedenen natürlichen Landschaftsausstattungen gefunden. Der Artenreichtum aller naturnahen Habitats insgesamt und der Artenreichtum von Feuchthabitats wurden negativ beeinflusst von großen Wiesenflächen und von hohen Phosphordüngergaben. Der Artenreichtum von Gehölzen wies einen negativen Zusammenhang mit der Anzahl an Großvieh pro genutzter Fläche auf. Die Flächengröße von Wiesen und die Anzahl an Großvieh sind beides Indikatoren von Landnutzungsintensität, da der Anteil an Wiesen in einer Landschaft positiv mit der Großviehzahl in Beziehung steht. Ein großer Teil an dem durch Gülle und Dünger ausgebrachten Stickstoff und Phosphor gelangt in Oberflächen- und Grundwasser und verursacht dadurch die Eutrophierung ökologischer Systeme. Diese Zusammenhänge und die damit verbundenen Veränderungen in der Artendiversität, genauer die Zunahme an Generalisten zu Ungunsten von Spezialisten, bestätigen die Besorgnis gegenüber der Anwendung von Düngemitteln, insbesondere von Phosphor und Stickstoff. Bestimmte Artengruppen sind sehr gut dafür geeignet, den qualitativen Zustand von Habitats in Agrarlandschaften zu beschreiben, das heißt, sie können als Qualitätsindikatoren verwendet werden. So gibt es zum Beispiel Feuchthabitatsarten und Gehölzarten, die nur in ungestörten Habitats mit hoher ökologischer Qualität, vor allem im Hinblick auf Bodeneigenschaften, vorkommen. Im Gegensatz dazu sind ruderalen Arten, die eine größere Toleranz gegenüber Störung aufweisen, hauptsächlich in Habitats oder Landschaften mit hohem anthropogenen Einfluss weit verbreitet.

Die Veränderungen der Artendiversitätsmuster auf den Äckern spiegeln ebenfalls die Veränderungen der Landschaftsstrukturen und der Landnutzungsintensität wider. Die Artendiversität veränderte sich während der vergangenen fünf Jahrzehnte auf unterschiedliche Art und Weise in den drei Untersuchungsgebieten. Die Artenzusammensetzung der Ackerunkrautfluren aller Gebiete veränderte sich zu Ungunsten von ursprünglichen Ackerunkräutern und zum Vorteil von Generalisten wie ruderales Arten. Ursprüngliche Ackerunkräuter und ruderales Arten bildeten gemeinsam in allen Gebieten zu jedem Untersuchungszeitpunkt den Hauptbestandteil an Arten auf den Äckern. Der Reichtum an ursprünglichen Ackerunkräutern nahm jedoch über den gesamten Untersuchungszeitraum ab, am deutlichsten in der durch geringe geomorphologische Heterogenität und durch stärkste Intensivierung der landwirtschaftlichen Nutzung gekennzeichneten Landschaft. Die Artengemeinschaften der Äcker aller Untersuchungsgebiete sind heute noch homogener als früher. Sie bestehen hauptsächlich aus ruderalen Arten, die als weit verbreitete, Nährstoffliebende und Schatten tolerante Arten charakterisiert werden. Die Untersuchungen ergaben, dass der Artenreichtum der ursprünglichen Ackerunkräuter sowohl auf lokaler als auch auf regionaler Ebene bestimmt wird durch den Anteil an naturnahen Habitaten, die Habitatdiversität und die Isolierung von Habitaten einer Landschaft. Die Ergebnisse aus Kapitel 1 zeigen, dass ursprüngliche Ackerunkräuter nicht nur auf Äckern, sondern auch in verschiedenen naturnahen Habitaten vorkommen. Jedes Habitat, das außerhalb der landwirtschaftlich genutzten Flächen vorkommt, stellt somit eine Möglichkeit zur Erhaltung der Diversität dar. Folglich bieten eine hohe Habitatdiversität und ein hoher Anteil an naturnahen Habitaten mehr Siedlungsmöglichkeiten für ursprüngliche Ackerunkräuter und fördern somit die Diversität dieser Arten in einer Landschaft. Die gestiegene Landnutzungsintensität in den vergangenen fünf Jahrzehnten, insbesondere die gestiegenen Mengen an Stickstoffdüngemittelgaben verursachten einen Rückgang an ursprünglichen Ackerunkräutern. Diese Ergebnisse zeigen, dass sowohl regionale und historische Prozesse, als auch lokale Umweltfaktoren die Struktur lokaler Ackerunkrautgesellschaften beeinflussen. Daraus schließe ich, dass die Minimierung von Düngemittelanwendungen zur Sicherung der Habitatqualität genauso wichtig ist für die Erhaltung der Biodiversität in Agrarlandschaften wie die Erhaltung von historisch gewachsener Habitatdiversität.

Die Analysen der genetischen Variabilität von *Geum urbanum* Populationen zeigten, dass diese Strukturen sowohl von Populations- als auch von Landschaftseigenschaften beeinflusst werden. Der Einfluss verschiedener die Populationsstruktur oder die Landschaftsstruktur beschreibender Variablen auf die genetische Diversität variierte zwischen den Landschaften.

Die genetische Diversität innerhalb der Populationen und die genetische Differenzierung zwischen den Populationen waren negativ miteinander korreliert und wurden auf entgegengesetzte Weise durch die Größe der *Geum* Populationen, die durchschnittliche Flächengröße aller Habitattypen, die Habitatdiversität und die Gesamtfläche von Verkehrswegen beeinflusst. Die genetische Differenzierung zwischen den Populationen nahm außerdem mit der Dichte an Gehölzen und mit der Anzahl an *Geum* Populationen ab, mit steigender Isolation der Gehölzhabitate jedoch zu. Die genetische Diversität innerhalb der Populationen wurde zusätzlich durch die Flächengröße von Gehölzhabitaten beeinflusst. Die Populationsgröße einer Art und die Flächengröße des von der Art bevorzugten Habitates bestimmen hauptsächlich die Überlebensdauer einer Population. Es sind beide wichtige Faktoren, die den Einfluss von genetischer Drift auf die genetische Diversität einer Population bestimmen. Andere Faktoren wie Habitatisolierung, Habitatdichte und Flächenanteil von Verkehrswegen beeinflussen hingegen die Samenausbreitung und somit den Genfluß zwischen den Populationen. Obwohl die Ergebnisse die Bedeutung der Flächengröße und Isolierung von geeigneten Habitaten als wichtige Faktoren, die genetische Diversität in fragmentierten Populationen beeinflussen, hervorheben, zeigen sie ebenfalls, dass diese Zusammenhänge landschaftsspezifisch sind. Die deutliche genetische Differenzierung zwischen den Populationen zeigt letztendlich, dass trotz Anpassung an die Ektozoochorie die Ausbreitung von *G. urbanum* Samen nicht effektiv genug ist, um die Auswirkungen der genetischen Drift auszugleichen.

Insgesamt liefern die Ergebnisse den Beweis, dass komplexe Landschaften, ausgestattet mit einer hohen Diversität und Konnektivität an nicht kultivierten, bestehenden Habitaten, eine hohe genetische Diversität und eine hohe Artenvielfalt in allen naturnahen Habitaten, als auch auf den Äckern aufweisen. Um die Artendiversität in europäischen Agrarlandschaften zu erhalten und zu fördern, sollten Managementleistungen folglich auf die Landnutzungsintensität und die Habitatkonnektivität gerichtet werden. Auf Grund der Selektion von bestimmten Kombinationen von Arteigenschaften und durch Migrationsereignisse haben Habitat- und Landschaftseigenschaften nicht nur direkte, sondern auch Langzeit-Auswirkungen auf die Artenvielfalt. Der Umfang, mit welchem die Habitatfragmentierung und die Abnahme der Habitatqualität das Überleben von räumlich strukturierten Populationen beeinflusst, hängt nicht nur von den heutigen, sondern auch von den historischen Landschaftseigenschaften, und von der Geschwindigkeit der Veränderungen der Landschaften ab. Mit den Ergebnissen dieser Dissertation konnte gezeigt werden, dass die Berücksichtigung von räumlichen und zeitlichen, insbesondere historischen Faktoren in

landschaftsökologischen Untersuchungen das Wissen über die Faktoren, die die biotischen Muster in fragmentierten Agrarlandschaften bestimmen, erweitert.