

Populationsbiologische Untersuchung
von *Heracleum mantegazzianum* Somm. & Lev. in
Subpopulationen unterschiedlicher Individuendichte



Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades (Dr. agr.)
am Fachbereich Agrarwissenschaften,
Ökotoxikologie und Umweltmanagement der
Justus-Liebig-Universität Gießen

eingereicht von
Dipl. Biol. Jörg Hüls

Dekan: Prof. Dr. Wolfgang Köhler
1. Gutachter: Prof. Dr. Dr. Annette Otte
2. Gutachter: Prof. Dr. Volkmar Wolters

Laer, 27. Februar 2005

Inhaltsverzeichnis

1	EINLEITUNG	1
2	ADVENTIVARTEN – EIN ÜBERBLICK	4
2.1	Forschungsgeschichte	5
2.2	Terminologie	7
2.2.1	Deutsche Terminologie	8
2.2.2	Englische Terminologie	12
2.3	Ausbreitungsprozess	14
2.4	Auswirkungen	17
2.5	Rechtslage	19
2.6	Konzepte zur Adventivarten-Thematik	20
2.6.1	Konzepte zur Einführungsphase	20
a	Einführungsrate von Adventivpflanzen („propagule pressure“)	20
b	Verzögerungsphase zwischen Einführung und Ausbreitung („lag“ Phase)	21
c	Zehner-Regel („tens rule“)	22
2.6.2	Konzepte zu Adventivarten-Merkmalen	22
a	Typische Merkmale von Adventivpflanzen ?	22
b	EICA („post-invasion evolution of increased competitive ability“)	25
2.6.3	Konzepte zu Merkmalen der rezipierenden Umwelt	26
a	Konzepte zur Resistenz durch Schadorganismen	
	Enemy release hypothesis (ERH) und Biotic resistance hypothesis (BRH)	27
b	Konzepte zur Resistenz durch Biodiversität	28
c	Hypothese der leeren Nische („empty niche hypothesis“)	33
d	Das Konzept der Nischen-Opportunität	34
e	Störungen "community disturbance hypothesis"	35
f	„Fluctuating resource availability theory“	37

3 POPULATIONSBIOLOGIE	38
3.1 Definitionen	38
3.1.1 Populationsbiologie	38
3.1.2 Population	38
3.1.3 Individuum.....	39
3.1.4 Subpopulation	40
3.1.5 Metapopulation	40
3.2 Populationsökologie.....	41
3.2.1 Population Viability Analysis (PVA).....	42
3.2.2 Matrixmodelle.....	44
4 HERACLEUM MANTEGAZZIANUM	49
4.1 Areal.....	49
4.2 Taxonomie.....	51
4.3 Autökologie	55
4.3.1 Blätter.....	55
4.3.2 Blüten und Fruchstände	56
4.3.3 Lebenszyklus	58
4.3.4 Toxizität.....	59
4.3.5 Standort	60
4.4 Synökologie	61
4.4.1 Merkmale der <i>Heracleum mantegazzianum</i> -Bestände	61
4.4.2 Merkmale der rezipierenden Vegetation	61
4.4.3 Auswirkungen auf Habitate	62
4.5 Nutzung von <i>Heracleum</i>.....	63

5	UNTERSUCHUNGSGEBIETE	64
5.1	Frankenberg (Burgwald / Viermünden)	64
5.1.1	Viermünden	64
5.1.2	Frankenberg-Burgwald	66
5.2	Allendorf (Gießen)	67
5.3	Kassel (Dönche / Druseltal)	69
5.3.1	Dönche	69
5.3.2	Druseltal	70
5.4	Klimatische Bedingungen und Witterung	71
6	METHODEN	73
6.1	Versuchsdesign	73
6.1.1	Erfassung demographischer Daten	73
a	Populationen und Daueruntersuchungsflächen	73
b	Versuchsdesign innerhalb einer Population	74
c	Erfassung der Lebenszyklusübergänge	75
6.1.2	Erfassung von Daten zur Ökologie (Nährstoffdaten u. Morphometrie)	76
6.2	Klasseneinteilung der Entwicklungsstadien	77
6.2.1	Herleitung der Einteilungskriterien	77
6.2.2	Die Klassen der Entwicklungsstadien	79
6.2.3	Klasseneinteilungsschlüssel	80
6.3	Ökologische Aspekte der Subpopulationen	81
6.3.1	Grundlagendaten der geernteten Individuen / des Bodens	81
a	Samenproduktion	81
b	Morphometrische Untersuchungen	82
c	Nährstoffuntersuchungen der Pflanzen	82
d	Nährstoffuntersuchungen des Bodens	84
6.3.2	Vergleich der Subpopulationen (t-Test für gepaarte Stichproben)	86
6.3.3	Varianzanalyse der Wuchshöhe, Blattstiellänge und Samenproduktion	86
6.3.4	Entwicklung zum reproduktiven Individuum (Logistische Regression)	87

6.4	Demographische Analysen.....	88
6.4.1	Grundlagendaten der Individuen der Daueruntersuchungsflächen	88
a	Morphometrische Daten.....	88
b	Entwicklungsstadienübergänge	89
6.4.2	Einflüsse auf das Entwicklungsschicksal (Log-Linear-Analyse)	89
6.4.3	Matrixberechnungen	90
a	Erstellen der Matrix	90
b	Individuen des frühesten Entwicklungsstadiums (Klasse 0).....	92
6.4.4	Lebenszyklusdiagramme	93
6.4.5	Beobachtete und intrinsische (potentielle) Populationsparameter	94
a	Fekundität (F).....	94
b	Retrospektive Populationswachstumsrate (λ_{beob})	94
c	Potentielle Populationswachstumsraten (λ , r_m , R_0).....	94
d	Generationszeit (T)	97
e	Stadienverteilung	97
f	Reproduktiver Wert – Linker Eigenvektor (v).....	100
6.4.6	Perturbationsanalysen	101
a	Elastizität (e, prospektiv).....	101
b	Life tables response experiments (LTRE, retrospektiv).....	102
7	ERGEBNISSE	103
7.1	Ökologische Aspekte der Subpopulationen.....	103
7.1.1	Vertikalstruktur der Population	103
7.1.2	Samenproduktion (Potenziell ausreifende Samenanlagen)	104
7.1.3	Vergleich der Subpopulationen (t-Test für gepaarte Stichproben)	105
7.1.4	Varianzanalyse der Wuchshöhe, Blattstiellänge und Samenproduktion ...	110
7.1.5	Entwicklung zum reproduktiven Individuum (Logistische Regression).....	113
7.2	Demographische Analysen.....	117
7.2.1	Einflüsse auf das Entwicklungsschicksal (Log-Linear-Analyse)	117
7.2.2	Matrixberechnungen	122
a	Übergangs-Matrizen (Entwicklungsstadien 1 bis 4).....	122
b	Parametrisierung einer fünf-klassigen Matrix (Entwicklungsstadium 0)	125
7.2.3	Lebenszyklusdiagramme	127

7.2.4	Beobachtete und intrinsische Populationsparameter	129
a	Fekundität (F).....	129
b	Retrospektive Populationswachstumsrate (λ_{beob})	129
c	Potentielle Populationswachstumsraten (λ , r , R_0)	130
d	Generationszeit (T)	132
e	Stadienverteilung	132
f	Reproduktiver Wert – Linker Eigenvektor (v).....	135
7.2.5	Perturbationsanalysen	136
a	Elastizität (prospektiv).....	136
b	Life tables response experiments (LTRE, retrospektiv).....	139
7.2.6	Ergebnisse der fünf-klassigen Matrix	141
8	DISKUSSION	144
8.1	Differenzierende Merkmale	144
8.1.1	Unterschiede auf der Ebene der Subpopulationen	145
8.1.2	Unterschiede der Subpopulationen auf der Ebene der Stadien	149
8.2	Wettbewerbsstrategie.....	156
8.3	<i>Heracleum mantegazzianum</i> als Transformer u. Ökosystem-Ingenieur	160
8.4	Unterschiede zwischen den Untersuchungsintervallen.....	161
8.5	<i>Heracleum mantegazzianum</i> als Adventivart	163
8.6	Ableitung von Managementmethoden	165
9	ZUSAMMENFASSUNG	167
10	SUMMARY	169
11	LITERATUR	171
12	ANHANG.....	192
13	GLOSSAR.....	200

1 Einleitung

Die Flora eines Gebietes verändert sich sowohl durch die Evolution als auch durch die Migration von Arten (Wallace 1855). Die Migration von Arten über bestehende Arealgrenzen hinweg ist ein natürlicher Prozess. Seit einigen Jahrhunderten ist die Ausbreitung der Arten jedoch durch den Menschen stark beeinflusst worden. Dadurch hat die Ausbreitung von Arten über sehr lange Distanzen bis hin zur interkontinentalen Ausbreitung in der Neuzeit exponentiell zugenommen (Starfinger 1993). Arten, die in ein Gebiet außerhalb ihres Artareals eingeführt wurden, die so genannten Adventivarten, sind aufgrund der abiotischen Umweltbedingungen der neuen Umwelt nur selten in der Lage, zu überleben und mit der vorhandenen Vegetation erfolgreich zu konkurrieren, um so dauerhafte Populationen zu bilden (De Candolle 1820 in Richardson et al. 2000b, Darwin 1858, Rikli 1903 / 1904 und Thellung 1918 / 1919 in Lohmeyer & Sukopp 1992, Elton 1958, Williamson & Brown 1986). Da in Europa die Anzahl der eingeführten Arten die Anzahl der proanthropen („einheimischen“) Arten um das 3,5-fache übertrifft (Sukopp 2001), konnten sich trotz der geringen Überlebenswahrscheinlichkeit viele Adventivarten etablieren.

Zu den Adventivarten, die sich in neuen Gebieten sehr erfolgreich etablieren konnten, gehört der Riesen-Bärenklau, *Heracleum mantegazzianum* (Pyšek 1994). Die aus dem Kaukasus stammende mehrjährige, nach der Blüte absterbende Apiaceae, die durch ihre Wuchshöhe von 3,5 m (großer Blütenstand) sehr auffällig ist, hat sich als Adventivart in Mittel- und Nordeuropa verbreitet (Ochsmann 1996, Otte & Franke 1998). Aufgrund der phototoxischen Wirkung der Pflanzensekrete und der lokalen Verdrängung von Arten (Pyšek & Pyšek 1995) ist *Heracleum mantegazzianum* eine von etwa 25 Adventivpflanzenarten, die außerhalb von landwirtschaftlich genutzten Flächen gegenwärtig in Mitteleuropa gezielt bekämpft werden (Schepker 1998). Die Ausgaben für diese Maßnahmen sind parallel zur starken Populationszunahme seit den 1960er Jahren kontinuierlich gestiegen und wurden im Jahre 2003 auf ca. 12 Millionen Euro pro Jahr geschätzt (Reinhardt et al. 2003).

Obwohl die Ausbreitung von Adventivarten wie auch die Ausbreitung von Arten im Allgemeinen auf populationsbiologischen Mechanismen basiert, sind nach Williamson (1999) viel zu wenige populationsbiologische Studien zu Adventivarten unternommen worden. Eine Ausnahme bilden die Untersuchungen von Horvitz et al. (1998), Drayton & Primack (1999), Parker (2000) und Neubert & Caswell (2000).

Eine populationsbiologische Studie zu *Heracleum mantegazzianum*, die die erfolgreiche Wettbewerbsstrategie untersucht, die zur Entstehung von Dominanzbeständen führen kann, liegt meines Wissens bislang nicht vor. Eine derartige Studie ist auch für die Entwicklung von Managementmethoden bedeutsam. Hier setzt die vorliegende Arbeit an, die zum Ziel hatte, charakteristische populationsbiologische Eigenschaften von *Heracleum mantegazzianum* herauszuarbeiten, die für die Ausbildung der Dominanzbestände der Art verantwortlich sind.

Heracleum mantegazzianum-Populationen treten zumeist mit einer geringen Individuendichte auf. Der geringen Individuendichte liegen weniger günstige Umweltbedingungen (wie z. B. starke Störung durch Beweidung oder Mahd) oder ein frühes Besiedlungsstadium zugrunde. Unter günstigen Umweltbedingungen können in einem späten Besiedlungsstadium Bereiche mit sehr hohen Individuendichten vorkommen. Daher wurden für diese Studie Daueruntersuchungsflächen in Subpopulationen hoher und geringer Individuendichte eingerichtet, die der Verfolgung von Entwicklungsschicksalen von *Heracleum mantegazzianum*-Individuen dienen. Die vergleichende Untersuchung der Subpopulationen verschiedener Individuendichte wurde von folgenden Fragestellungen geleitet:

- Gibt es Variationen im Lebenszyklus der Subpopulationen hoher und geringer Individuendichte?
- Wie unterscheiden sich die Lebenszyklen zwischen den Subpopulation?
- Wie kommt es zu diesen Unterschieden?

Die Analyse der aus den Daueruntersuchungsflächen erhaltenen demographischen Daten erfolgte anhand von Matrix-Modellen, einem Verfahren, das bislang meist zur Untersuchung von Populationen gefährdeter Arten verwendet wurde (Crouse et al. 1987, Caswell 2001). Mit Hilfe dieses Verfahrens lassen sich innerhalb weniger Jahre charakteristische populationsbiologische Kennwerte berechnen, die weitgehend unabhängig von der kurzfristigen Dynamik des Systems sind und daher intrinsische, dem System innewohnende, Parameter abbilden.

Die Untersuchungen erfolgten im Rahmen des EU-Projektes „Giant Alien“. Ziel dieses Projektes ist die Erforschung der Biologie der Art zur Entwicklung von Managementstrategien. Hierzu wurden populationsbiologische, vegetationsökologische und genetische Studien durchgeführt, sowie chemische, mechanische und biologische Managementverfahren untersucht. Grundlegende populationsbiologische Eigenschaften der Art wurden von einer Arbeitsgruppe der Akademie der Wissenschaften Průhonice mit dem Schwerpunkt Reproduktionsbiologie und von der Professur für Landschaftsökologie und Landschaftsplanung der Universität Gießen mit dem Schwerpunkt Wettbewerbsstrategie untersucht.



Hohe Individuendichte
(ca. 10 bis 30 Ind. pro m²)



Geringe Individuendichte
(ca. 0,1 bis 3 Individuen pro m²)

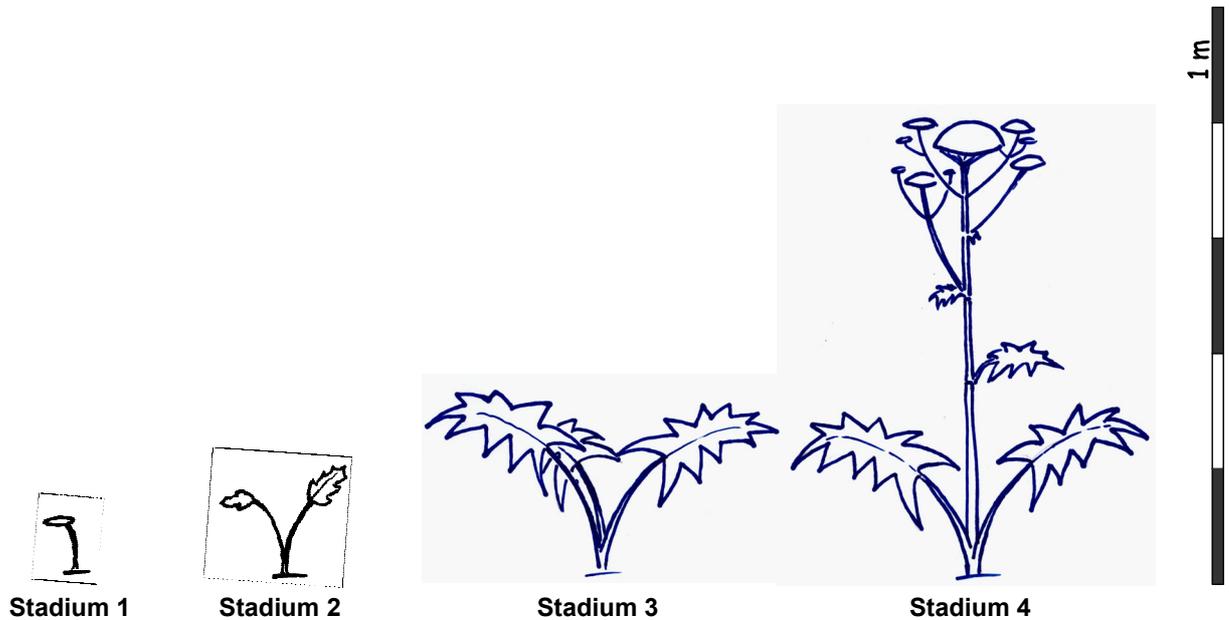


Abbildung 1: Darstellung der Subpopulationen und Skizzierung der Entwicklungsstadien (Entwicklungsstadium 1, 2 und 3: kleine, mittlere und große vegetative Individuen
Entwicklungsstadium 4: reproduktive Individuen)

2 Adventivarten – ein Überblick

Die Ausbreitung von Arten über bestehende Arealgrenzen ist ein natürlicher Prozess und stellt eine Grundvoraussetzung der Evolution dar. Seit Beginn der Migrationen der Menschheit, ist der Mensch ein wichtiger Verbreitungsvektor von Arten. Die Verbreitung von Arten über bestehende Arealgrenzen hinweg hat in den letzten Jahrhunderten unter dem Einfluss des Menschen exponentiell zugenommen (Starfinger 1993). So kommt es durch die gestiegene Mobilität von Personen und die Zunahme von Gütertransporten zu einer Überwindung von Verbreitungsbarrieren und damit zu einem scheinbaren „Zusammenrücken der Kontinente“ (Böcker et al. 1995). Dabei besteht der überwiegende Teil der Adventivpflanzen (nicht „einheimische“ Pflanzen), die in den letzten Jahrhunderten eingeführt wurden, aus absichtlich eingeführten Arten, zumeist Zier- oder Nutzpflanzen (Lohmeyer & Sukopp 1992).

Neben der Einführung von Adventivarten, ist der Mensch auch für die Veränderung von Habitaten (**Glossar**) und die damit verbundene Schaffung von für Adventivarten geeigneten Habitaten verantwortlich. In Mitteleuropa sind nur äußerst geringe Flächenanteile anthropogen unbeeinflusst oder geringfügig beeinflusst (Lohmeyer & Sukopp 1992). Abgesehen von Gewässern ist das Vorkommen von Adventivpflanzen in anthropogen geringfügig beeinflussten Habitaten (Sukopp 2001) gering (Ausnahme z. B.: *Impatiens parviflora* auf naturnahen Waldstandorten, Trepl 1984, Sukopp 1995). Habitate mit einem starken anthropogenen Einfluss¹ weisen dagegen oft einen hohen Anteil an Adventivpflanzen auf. Ein Beispiel hierfür sind Ruderalstellen sowie nicht mehr bewirtschaftete Agrarflächen, auf denen Sukzessionen ablaufen. Aber auch natürliche, zum Teil sehr artenreiche Systeme, in denen aufgrund wiederkehrender Störungen häufig sekundäre Sukzessionen eintreten, wie z. B. Gewässerufer besitzen oft einen hohen Adventivpflanzenanteil (Planty-Tabacchi et al. 1996). In den außerhalb Europas noch relativ jungen, von Menschen geschaffenen Habitaten treten viele „europäische“ Adventivarten auf (z. B. Neuseeland). Insgesamt sind 60 % aller weltweit etablierten Adventivarten europäische Arten, obwohl die europäische Flora nur 4,4 % der Weltflora ausmacht (Pyšek 1998).

In Europa wurden nach Sukopp (2001) 12.000 Blütenpflanzenarten eingeführt. Verglichen mit der Gesamtzahl von insgesamt etwa 3400 etablierten Arten [über 200

¹ Einige Autoren teilen die Vegetation entsprechend ihres „Natürlichkeitsgrades“ in Hemerobiestufen ein.

„Archäophyten“, ca. 400 fest etablierte „Neophyten“ und über 600 lokal etablierte „Neophyten“ (Wisskirchen & Häupler 1998, Otte & Mattonet 2002) (Termini s. u.)] der Flora Deutschlands (Wisskirchen & Häupler 1998) ist dies auch global betrachtet beachtenswert. Nach Sukopp (2001) sind 687 (5,7 %) der eingeführten Pflanzenarten „eingebürgerte“ Sippen, 277 davon haben sich in naturnaher Vegetation etabliert.

Nur etwa 50 Adventivarten werden gezielt bekämpft, davon rund 30 außerhalb von Landwirtschaftsflächen (Kowarik 2002). Zu diesen außerhalb von Landwirtschaftsflächen bekämpften Arten zählt *Heracleum mantegazzianum*.

2.1 Forschungsgeschichte

Die Einführung von Adventivarten durch Migrationen und Handelsverkehr der Menschheit in prähistorischer Zeit sowie Antike und Mittelalter sind kaum oder nicht überliefert worden. Informationen über Adventivpflanzenarten wurden aus diesen Zeiträumen hauptsächlich durch stratigrafische Analysen des Bodens (z. B. Pollenanalysen in Torf) gewonnen. Erst im 19. Jahrhundert wurden die Verbreitungsgrenzen von Arten in den Mittelpunkt einiger Untersuchungen gestellt². Die Migration von Pflanzen und die dabei zu überwindenden Barrieren wurden schon 1820 bei de Candolle (1820; S. 45 in Richardson et al. 2000b) dargestellt.

Intensiv beschäftigten sich Wallace³ (1855, Darwin & Wallace 1858) und Darwin (Darwin & Wallace 1858) deren Hypothesen zur natürlichen Selektion (Wallace 1858⁴ in Darwin & Wallace 1858) zur Evolutionstheorie führte, mit Ausbreitungsbarrieren und Artbildung.

Darüber hinaus beschäftigte sich Darwin (1859) direkt mit der Etablierung („Naturalisierung“) von Adventivpflanzen und stützte damit eine der ersten Theorien

² Beispielsweise können hier die Arbeiten von Stromeyer (1801 in Beer 1999) und von Humboldt (1817 in Krätz 1997) genannt werden.

³ Wallace (1855: On the Law which has regulated the Introduction of New Species):

“When a range of mountains has attained a great elevation, and has so remained during a long geological period, the species of the two sides at and near their bases will be often very different, representative species of some genera occurring, and even whole genera being peculiar to one side only, as is remarkably seen in the case of the Andes and Rocky Mountains. A similar phenomenon occurs when an island has been separated from a continent at a very early period. [...] The facts of geographical distribution and of geology may thus mutually explain each other in doubtful cases, should the principles here advocated be clearly established.”

⁴ Brief an C. Darwin geschrieben in Ternate im Februar 1858: On the tendency of varieties to depart indefinitely from the original type.

zur Thematik von de Candolle (1855 in Binggeli et al. 1998), die die starken Differenzen zwischen der Adventivartenflora und der Flora der „einheimischen“ Arten behandelt. De Candolles Untersuchungen zeigten, dass die etablierten („naturalisierten“) Adventivpflanzenarten verhältnismäßig mehr Gattungen angehören als die „einheimischen“ Pflanzenarten (in Darwin 1859, S. 89). Zudem stellte Darwin (1859, S. 89) auf der Grundlage einer Untersuchung von Asa Gray fest, dass der überwiegende Anteil der Adventivartengattungen im Norden der Vereinigten Staaten von Amerika in der neuen Umwelt vor der Etablierung nicht vorhanden war.

Im deutschsprachigen Raum untersuchten Rikli (1903 / 1904 in Lohmeyer & Sukopp 1992) und Thellung (1918 / 19 in Lohmeyer & Sukopp 1992) Adventivarten und prägten hier die Terminologie (Schroeder 1969).

Guppy (1917 in Binggeli et al. 1998) und Ridley (1930 in Binggeli et al. 1998) trugen Informationen zur Samenverbreitung und zur Einführung von Adventivarten zusammen. Sie gaben damit auch den aktuellen Wissensstand zur damaligen Zeit wieder. Cain (1944; S. 149 in Richardson et al. 2000b) befasste sich mit Ausbreitungsbarrieren.

Die Ausführungen von Elton (1958) stimulierten eine Vielzahl an Untersuchungen (Simberloff 2000), dabei zeichnete sich die Entwicklung eines eigenständigen Forschungszweiges ab (Lodge 1993). Diese Entwicklung führte zu einer nahezu vollständigen, jedoch künstlichen Trennung der Adventivarten-Thematik von der Sukzessionsforschung („Gap-Dynamik“, Pickett & White 1985, Metapopulationsdynamik, Hanski 1999) sowie der Pflanzenschutzforschung (Cousens & Mortimer 1995) und der Restaurationsökologie (z. B. Whisenant 1999), die ebenso die Kolonisation von Habitaten behandeln. Verbindungen der Forschungsbereiche sind bei Prach & Pyšek (1999) und Rejmánek (1989) zu finden. Die Ursache dieser Trennung ist u. a. bei Elton (1958) zu suchen.

Dabei war in den Jahren nach Eltons Radiobeiträgen und der Ausgabe seines Buches „The Ecology of Invasions by Animals and Plants“ (1958) zunächst nur eine mäßige Resonanz feststellbar. So traten in den 60er Jahren nur wenige Artikel auf (z. B. Salisbury 1961 in Rejmánek 2000; Baker & Stebbins 1965 in Rejmánek 2000). Nach dem internationalen SCOPE-Projekt⁵ zu biologischen Invasionen im Jahre 1982 konnte jedoch ein starker Anstieg in der Forschungstätigkeit zum Thema Adventivpflanzen verzeichnet werden. Als SCOPE-Sammelbände erschienen unter

⁵ SCOPE-Projekt

“Scientific Committee on Problems of the Environment“-Projekt 1982 mit 15 Veröffentlichungen (genaue Auflistung siehe Williamson (1996), Synthese siehe Drake et al. (1989). Die zwei Hauptthemenbereiche sind Merkmale von Adventivarten und rezipierende Lebensgemeinschaften).

anderen: Mooney & Drake 1986, Groves & Burdon 1986, Kornberg & Williamson 1986, Drake et al. 1989 und di Castri 1990.

Im Vergleich zu den besonders im angelsächsischen Sprachraum meist sehr undifferenzierten Studien vor 1980 werden in vielen Untersuchungen ab Mitte der 1980er Jahre einzelne Phasen, unterschiedliche zugrunde liegende Prozesse, die Eigenschaften von Adventivarten sowie rezipierende Lebensgemeinschaften analysiert.

Eine Vielzahl weiterer internationaler Tagungen und Symposien folgten dem SCOPE-Projekt. Die Anzahl von Untersuchungen nahm ein nahezu unüberschaubares Ausmaß an. Übersichtsartikel findet man bei Mooney & Drake 1986, Drake et al. 1989, Hengeveld 1989, Cronk & Fuller 1995, Pyšek 1995a, 1995b, Pyšek et al. 1995a, Williamson 1996, 1999, Vitousek et al. 1997, Sandlund et al. 1999, Mack et al. 2000, Alpert et al. 2000. Neuseeland und die Vereinigten Staaten von Amerika sind die Länder mit den stärksten Forschungstätigkeiten, in denen auch die meisten themenbezogenen Journale herausgegeben werden.

Etwa 100 Veröffentlichungen wurden Mitte der 1990iger Jahre jährlich zum Thema Adventivarten publiziert (Pyšek 1995b).

In jüngeren Untersuchungen und Übersichtsartikeln wird die bislang geleistete Forschungsarbeit zunehmend kritischer gesehen. Als Grund für die oft konträren Theorien und empirischen Ergebnisse wird die Missachtung der Komplexität der Thematik, die zugrunde liegenden kontroversen Prämissen sowie das Fehlen von innovativen, vielschichtigen Modellen oder Mechanismen angeführt (vgl. z. B. Levine & D'Antonio 1999, Davis et al. 2001, Milbau et al. 2003).

2.2 Terminologie

Die Terminologie in der Adventivarten-Thematik hat sich im deutschen und im angelsächsischen Sprachraum relativ getrennt voneinander entwickelt.

Beiden Sprachräumen gemeinsam ist der stark uneinheitliche Gebrauch von Fachbegriffen sowie die Einteilung nach zum Teil biologisch wenig relevanten Gesichtspunkten z. B. nach der Einführungsweise (Ergasiophyten / Akolutophyten) oder nach anthropozentrischen Normen (z. B. wünschenswert / nicht wünschenswert oder problematisch / unproblematisch) (Pyšek 1995a, Sukopp 1995, Davis & Thompson 2000, Rosenzweig 2001, Slobodkin 2001, Davis et al. 2001, Colautti & MacIsaac 2004). Besonders im Deutschen sind eine Vielzahl an „exotischen“

Begriffen geprägt worden, die auf Status und Ausbreitungsgeschichte von Adventivpflanzenarten Bezug nehmen, in der internationalen Literatur kaum Eingang gefunden haben und oft missverständlich (Sukopp 1995) sind. Eine differenzierte Betrachtungsweise ist unabdingbar, doch wäre eine Umschreibung der nicht sehr gebräuchlichen Begriffe oft nicht viel schreibaufwändiger als der Begriff an sich (z. B. Ergasilipophyten: Adventivpflanzen als Kulturrelikte).

In vielen Fällen ist es ausreichend, den Begriff „ausbreitende (expansive) Adventivart“ („Nicht-Native Art“, „spreading non-native species“, „spreading adventives“) zu benutzen und gegebenenfalls die Statusangabe „etabliert“ hinzuzufügen. Eine international vereinheitlichte und vereinfachte Terminologie unter Berücksichtigung der Terminologie der Sukzessionsforschung ist anzustreben und würde die Forschungsentwicklung fördern.

Im Folgenden sind die im deutschen und angelsächsischen Sprachraum üblichen Begriffe aufgeführt:

2.2.1 Deutsche Terminologie

Der Terminus Adventivarten (Adventive, engl.: „Non-native species“ (Davis et al. 2000), „adventives“) wird in dieser Arbeit gleichbedeutend mit „gebietsfremden“ Arten im weitesten Sinne und somit in der ursprünglichen Wortbedeutung gebraucht (abgeleitet vom lateinischen *advenire* = hinzu-, heran-, ankommen).

Als Adventivarten werden hiernach Arten bezeichnet, die in einem Gebiet vorkommen, in dem sie nicht „einheimisch“ (indigene und idiochore Arten) sind. Die Arten können unabsichtlich eingeschleppt, absichtlich eingeführt oder eigenständig eingewandert sein. Über den Grad der Abhängigkeit von anthropogenen Einflüssen gibt dieser Begriff keine Auskunft. In der Literatur werden „Adventivarten“ teilweise als Unbeständige fremder Herkunft verstanden und den etablierten „Neophyten“ gegenübergestellt. Auch werden Beziehungen zur potentiellen natürlichen Vegetation hergestellt (Schroeder 1969). Der Begriff „Exot“ wird oft ähnlich verwandt.

Die im Deutschen in der Adventivarten⁶-Thematik zum Teil sehr unterschiedlich verwendeten Termini, werden im Folgenden basierend auf der Gliederung von Schroeder (1969) aufgeführt (vgl. auch Adolphi 1995, Kowarik 1999, Woitas 2001).

Zeitpunkt der Einwanderung:

Entscheidend ist jeweils der Zeitpunkt eines ersten spontanen Auftretens im Gebiet. „Archäophyten“ sind vor 1492 oft als Begleiter der landwirtschaftlichen Kultur, vor allem als Ackerunkräuter (Starfinger 1993), aufgetreten. „Neophyten“⁷ sind nach 1492 aufgetreten. Der Beginn der überseeischen Handelsbeziehungen mit Amerika seit 1492 ist als willkürlich festgelegtes Datum, vorgeschlagen von Gams (1960), im deutschen Sprachraum allgemein anerkannt. Nach der eher ökologisch ausgerichteten ursprünglichen Definition von Rikli (1903 / 1904) und Thellung (1912 in Sukopp (2001) handelt es sich bei „Neophyten“ um Neuankommlinge, die naturnahe Standorte besiedeln (Rikli: Neubürger, Thellung: "nouveaux bourgeois, plantes naturalisées dans les stations naturelles"). In der heutigen Zeit wird der Begriff „Neophyt“ zumeist nach Meusel (1943) verbunden mit Einbürgerung⁸ [Etablierung] oder nach Schroeder (1969) von Einbürgerung [Etablierung] unabhängig, in einem zeitlich definierten Sinn, verwendet. In der vorliegenden Arbeit wird auf die Begriffe „Neophyt“ und „Archäophyt“ weitestgehend verzichtet, da der Terminus „Neophyt“ eine vielfältige Bedeutung hat und ökologische Eigenschaften oft wichtiger sind als die Einteilung der Adventivarten nach einer willkürlich gesetzten Datumsgrenze.

⁶ Nach oben genannter Definition im Gegensatz zu Schroeder (1969).

⁷ Bedeutung des im Deutschen verwendeten Begriffs Neophyt:

Neophyt ist ein im Deutschen gebräuchliches Lehnwort aus dem Altertum (griechisches Stammwort Neophytos bedeutet „neu gepflanzt“). Nach Sukopp (2001) stammt der älteste Beleg „aus dem 5. vorchristlichen Jahrhundert und befindet sich im Fragment 828 des Aristophanes, das bei dem Lexicographen Pollux (2.Jh.n.Chr.) überliefert wird. „Er sammelte in seinem „Onomasticon“ vorbildliche attische Ausdrücke, und an der Stelle, wo „neophytos“ vorkommt, geht es um das Vokabular zur Pflanzenbeschreibung. In dieser Bedeutung ist das Wort in Schriften griechischer Gelehrter, z. B. bei Aristoteles (384 –322 v. Chr.), ebenso zu finden wie aus hellenistischer Zeit in den Psalmen (Ps.144,12; die altgriechische Übersetzung des Alten Testaments entstand im 3./2. Jh. v. Chr., die des Psalters Ende des 2. Jh.) oder wird in Kaufverträgen und Petitionen (Zenon Papyri 254 oder 253 v. Chr.; Edgar 1971 [in Sukopp 2001]) für Neupflanzungen gebraucht (weitere Belege bei Liddell & Scott 1968 [in Sukopp 2001]).

Einen allegorischen Gebrauch finden wir erstmals in Briefen des Neuen Testaments (1. Tim. 3, 6; zwischen 50 und 56 n. Chr.): Ein Neophyt, ein „Neugepflanzer“, ist in der alten Kirche ein durch die Taufe in die christliche Gemeinschaft neu Aufgenommener. [...] Im Englischen hat „neophyte“ die alte Bedeutung eines neu in eine Glaubensgemeinschaft Aufgenommenen behalten.“

⁸ Aufgrund „praktischer“ Probleme des Terminus Einbürgerung schlägt Kowarik (1999) vor, den Begriff Etablierung zu verwenden. Die Kriterien, die für eine erfolgreiche Etablierung herangezogen werden, sind zum einen das Auftreten mindestens dreier Generationen sowie das Überleben über einen Zeitraum von mindestens 25 Jahren, um die Anforderungen an die Etablierung langlebiger als auch kurzlebiger Arten zu erfüllen (Kowarik 1999).

Einwanderungsweise:

Es lassen sich Gruppen von Arten unterscheiden, an deren Einwanderung der Mensch auf unterschiedliche Weise mitgewirkt hat:

Bei Eindringlingen (Akolutophyten) hat eine Einwanderung ohne anthropogenen Einfluss stattgefunden. Dem gegenüber stehen die absichtlich eingeführten Kultivierten (Ergasiophyten, tlw. auch als Hemerophyten bezeichnet) oder unabsichtlich eingeführten Eingeschleppten (Xenophyten).

Einbürgerungsgrad [genauer: Abhängigkeits- oder Naturalisationsgrad]:

Man unterscheidet kultivierte von verwilderten Arten. Als Verwilderung wird das spontane Entfliehen aus der Kultur bezeichnet (Sukopp 1995 in Anlehnung an Thellung 1912 in Sukopp 2001). Eine verwilderte Art wächst und vermehrt sich nach Lohmeyer & Sukopp (1992) ohne anthropogene Hilfe. Handelt es sich bei der betrachteten Art nicht um eine Kulturpflanze, sondern um eine Anbaupflanzenart, so wird entgegen dem im Englischen üblichen Gebrauch (s. u.) teilweise auch der Begriff Naturalisation verwendet. Die verwildernden Arten werden weiter unterteilt: Kulturflüchtlinge (Ergasiophytophyten), Kulturabhängige (Epököphyten) und Neueinheimische (Agriophyten (eingeführt von Kamyshev 1959 in Lohmeyer & Sukopp 1992), die in naturnaher Vegetation vorkommen. Verwilderte Arten, die sich aufgrund der für sie ungünstigen Lebensbedingungen nicht vermehren, bezeichnet man als Unbeständige (Ephemerophyten) beziehungsweise als Kulturrelikte (Ergasiolipophyten).

„Adventivarten“ (nach Schroeder, 1969) können in der heutigen potentiellen Vegetation bestehen, nicht jedoch in der „ursprünglichen“.

Einheimische Arten

Den Adventivarten gegenüber stehen die „einheimischen“ Arten, die als Idiochorophyten (oder Idiochore) im weiteren Sinne oder als Native bezeichnet werden. Der Begriff Idiochorophyt fasst die in der Praxis schwer zu trennenden Klassen der indigenen Arten, die in dem betrachteten Gebiet evolutiv in situ entstanden sind, und die Idiochorophyten (im engeren Sinne), die vor mehreren tausend Jahren (vor dem jüngeren Neolithikum, ca. 7500-3800 Jahre BP, der mittleren Wärmezeit [Atlantikum]) (vermutlich) ohne anthropogenen Einfluss eingewandert sind.

Teilweise werden alle ohne anthropogenen Einfluss eingewanderten Arten zeitunabhängig als Idiochorophyten bezeichnet („native“, Webb 1985 in Pyšek 1995a).

Apophyten

Apophyten sind „einheimische“ Arten, die durch den anthropogenen Einfluss auf die Vegetation zumindest in vergangenen Zeiten gefördert wurden. Sie bilden die kulturabhängigen Ersatzgesellschaften. Da der Begriff sich auf „einheimische“ Arten bezieht, umfasst er einen Teilbereich der synantropen Arten.

Proanthrope Arten

Dieser Begriff wird oft im Sinne von „einheimischen“ Arten verwendet. Das Auftreten einer Art in einem Gebiet vor der Besiedlung durch den Menschen ist häufig jedoch ungeklärt. Zudem müssten sehr viele „einheimische“ Arten als Adventivarten bezeichnet werden.

Des Weiteren werden folgende Begriffe in der deutschsprachigen Literatur verwandt:

Synanthrope Arten

Synanthrope Arten sind adventive oder „einheimische“ Arten, deren Verbreitung durch menschliche Aktivitäten ermöglicht oder gefördert wird.

Laut Kowarik (1988) wird der Begriff in der Literatur teilweise synonym zu adventiv benutzt, verbunden mit einem anthropogenen Einfluss.

Nicht-autochthon

Nicht-autochthon oder allochthon wird teilweise im Sinne von „gebietsfremd“ im Gegensatz zu den „alteinheimischen“ Pflanzen verstanden. Dieser Begriff wird jedoch häufiger als intraspezifische Abgrenzung benutzt.

Invasive Arten

Invasive Arten sind nach Heger (2000) Arten, die sich in einem Gebiet spontan ausbreiten, das vom Herkunfts-Areal durch eine Ausbreitungsbarriere getrennt ist. Die Art der Ausbreitung (der Ausbreitungsvektor) und die Auswirkungen auf das „invadierte“ Ökosystem werden hier nicht spezifiziert.

Daneben treten eine Vielzahl anderer Begriffsverwendungen auf, die zum Teil aus dem englischen Sprachraum übernommen werden, in dem dieser Begriff ebenfalls uneinheitlich verwendet wird. Oft wird bei der Benutzung des Begriffs nicht der meist ausschließliche Bezug auf Adventivarten erwähnt. Zudem ist der normative Begriff „Invasion“ Ausdruck einer anthropozentrischer Sichtweise und mit kognitiven und militärischen Eigenschaften behaftet (Colautti & MacIsaac 2004).

2.2.2 Englische Terminologie

In englischsprachigen Veröffentlichungen setzen sich in den letzten Jahren die Begriffe „nonindigenous plants“ (Pimentel et al. 2000) und vor allem „non-native plants“ (Davis et al. 2000) durch.

Die anschließende Auflistung von Begriffen der Adventivpflanzen-Terminologie richtet sich in den Grundzügen nach dem biogeographischen⁹ Ansatz von Richardson et al. (2000a) und ist nach zunehmendem Einfluss auf das neu besiedelte Ökosystem geordnet.

„Natives“, „indigenous“

„Einheimische“ Arten werden in der englischsprachigen Literatur selten weiter untergliedert.

„Alien“, „introduced“, „exotic“, „adventive“

Diese Begriffe bezeichnen Pflanzen, dessen Anwesenheit in einem betrachteten Gebiet, auf einer absichtlichen oder versehentlichen anthropogenen Einführung zurückzuführen ist (Synonyme: „exotic plants“) („invaders“ sensu Williamson 1996). Die Aufspaltung in „archeophytes“ und „neophytes“ wird aufgrund der unterschiedlichen Situation der Adventivarten außerhalb Europas und einer soziologischen Begriffsprägung des Terminus „neophyt“ nur selten betrieben (s. o.).

„Adventives“

Der Begriff „adventives“ entspricht bei de Candolle (1855, S. 643 in Richardson et al. 2000b) „casual alien plants“, wird aber später von vielen Autoren in einem weiterem Sinne homonym zu „alien“ verstanden und umfasst somit auch die „naturalized plants“ (z. B. Muhlenbach 1979).

„Casual alien plants“

„Casual alien plants“ sind Adventivpflanzen, die in einem Bereich gelegentlich blühen und sich reproduzieren können, aber keine sich selbsterhaltenden Populationen ausbilden und daher auf wiederholte Einführungen angewiesen sind. Sie überwinden die geografische tlw. auch die lokale und die umweltbedingte Barriere, nicht jedoch die reproduktive Barriere. Der Begriff umfasst Adventivpflanzen, die in der Literatur

⁹ Ökologische Kriterien mit geografischem Bezug: die gleiche Art kann an unterschiedlichen Orten unterschiedliche Status besitzen.

als „waifs“, „transients“, „occasional escapes“ und „persisting after cultivation“ bezeichnet werden. Dies entspricht dem Gebrauch des Begriffs „Adventive“ bei de Candolle (1855, S. 643)

„Naturalized plants“

Hierbei handelt es sich um Adventivpflanzen, die regelmäßig zur Reproduktion gelangen und über viele Lebenszyklen hinweg, ohne direkte Unterstützung durch den Menschen, Populationen aufrechterhalten. Es tritt oft eine eigenständige Samenausbreitung (gewöhnlich mit begrenzter Reichweite) auf. Das Eindringen in natürliche, halbnatürliche oder anthropogenen Ökosysteme ist nicht notwendigerweise erforderlich.

Der Terminus wird jedoch oft entgegen der oben genannten Begriffsbestimmung benutzt (Richardson et al. 2000b): so findet man den Begriff „naturalized“ auch als Synonym für „invasive“ oder „alien“ oder selbsterhaltende Populationen in natürlicher oder halbnatürlicher Vegetation“. Daher ist auch die Trennung gegenüber dem Begriff „established“, als Bezeichnung für Adventivarten mit selbsterhaltenden Populationen im neuen Lebensraum (Kolar & Lodge 2001), nicht eindeutig.

„Invasive plants“

„Invasives“ werden nach Richardson et al. (2000a) der vorhergehenden Kategorie zugeordnet, grenzen sich jedoch aufgrund einer hohen Nachkommenzahl und einer im Mittel größeren zurückgelegten Ausbreitungsdistanz zur Mutterpflanze ab.

Die Durchdringung der ersten vier Barrieren (geografische Barriere, lokale Umweltbarriere, Reproduktionsbarriere und Ausbreitungsbarriere, Abbildung 2 Seite 15) ist definitionsgemäß erforderlich. Größere Veränderungen der Umwelt müssen mit der Ausbreitung nicht einhergehen. Diese Definition nach Richardson et al. (2000a) steht der von Keane & Crawley (2002) gegenüber, die das Auftreten von invasiven Arten immer mit einer stärkeren Veränderung („disruption“) der natürlichen Lebensgemeinschaften verbinden. Die Anwendung des Begriffs „Invasives“ auf diejenigen Adventivarten zu beschränken, die starke Auswirkungen auf die rezipierende Lebensgemeinschaft haben, ist vielfach diskutiert worden. Davis & Thompson (2000) und Davis et al. (2001) beziehen ökologische und ökonomische Auswirkungen („impacts“) mit ein, Richardson et al. 2000b und Daehler 2001, dagegen nicht. Zudem ist oft der Grad der Abhängigkeit von anthropogenen Einflüssen bei dem Begriff „invasive“ strittig. Pyšek 1995a, plädiert für eine vom Hemerobiegrad unabhängige („habitatunabhängige“) Sichtweise.

Crawley (1997) definiert Invasivität prozessorientiert, als Möglichkeit einer Individuenzunahme bei geringer Individuenanzahl ("the ability to increase when rare"). Manche Autoren beschränken den Begriff nicht nur auf Adventivarten und unterteilen ihn folgerichtig in „non-native (alien) invaders“ und „native invaders“ (z. B. Burke & Grime 1996). Dem gegenüber steht die Kategorie „noninvasive species“ (Kolar & Lodge 2001). Die Abkürzung IAS für „invasive alien species“ ist in den vergangenen Jahren häufiger in der Literatur zu finden.

„Weeds“

Als „weeds“ werden alle Arten bezeichnet, die in Bereichen wachsen, wo sie nicht erwünscht sind und normalerweise zu nachweisbaren ökonomischen oder ökologischen Auswirkungen führen (Synonyme: „plant pests“, „harmful species“, „problem plants“). Ein Teil der „invasives“ wird als „weeds“ bezeichnet.

„Transformers“

Gehören nach Richardson et al. (2000a) zu einer Untergruppe der „invasives“, die den Charakter, den Zustand, die Form oder die Natur von Ökosystemen ändern. Als Beispiel wäre hier *Lupinus polyphyllus* im mitteleuropäischen Grünland zu nennen (Volz 2003).

„Colonisers“

Dieser Begriff stammt entgegen den oben genannten stärker biogeographischen Begriffen (Ausnahme „weeds“) aus dem Bereich der Sukzessionsserie und bezeichnet einen frühen Besiedler (Rejmánek 2000).

2.3 Ausbreitungsprozess

Adventivarten werden beabsichtigt aus kommerziellen oder ästhetischen Gründen oder unbeabsichtigt durch diverse Vektoren (Transportmittel, Kleidung, ...) in eine neue Umwelt eingeführt. An Stelle von „unbeabsichtigte Einführung“ wird auch der Begriff „eingeschleppt“ verwendet.

Bei der Ausbreitung in der neuen Umwelt müssen verschiedene Ausbreitungsbarrieren überwunden werden (Richardson et al. 2000b, Abbildung 2). Es muss die Möglichkeit der Vermehrung bestehen und der Konkurrenzdruck der nativen Organismen darf nicht zu groß sein (realisierte Nische). Allgemein muss eine Population das Vermögen besitzen, auch bei sehr kleiner Individuenzahl eine positive Wachstumsrate aufzuweisen (Prieur-Richard & Lavorel 2000). Erleichtert wird der Prozess durch Facilitoren (Mutualismus wie z. B. Mycorrhiza, Kommensalismus), Fehlen von Prädatoren und Pathogenen, sowie eine große Anzahl von eingeführten Diasporen („propagule pressure“ s. u.).

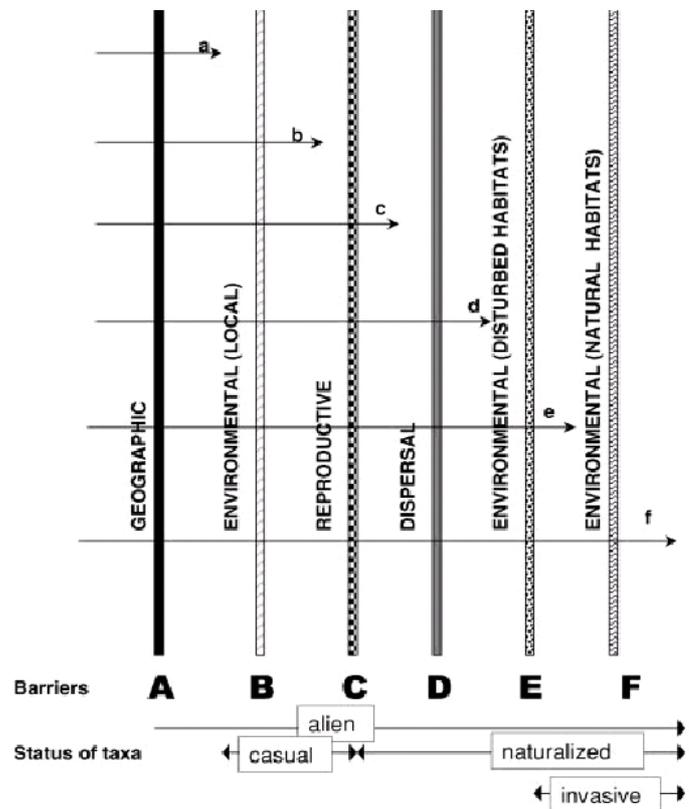


Abbildung 2: Hauptbarrieren für die Ausbreitung von Adventivarten (Richardson et al. 2000b).

Für Adventivarten ergeben sich zwei Phasen bei der Erschließung einer neuen Umwelt, die mit unterschiedlich großen Sterblichkeitsraten und unterschiedlich großem Einfluss von populationsbiologischen Prozessen verbunden sind (in der Literatur werden teilweise mehr als zwei Phasen unterschieden):

Phase 1:

Die Phase 1 umfasst die Einführung sowie das Überleben und die Vermehrung unmittelbar nach der Einführung. Entscheidend für diese Phase sind die Einführungsrate von Diasporen, die Fundamentale Nische (Autökologie) der Adventivart und auch Wechselwirkungen mit der biotischen Umwelt. Besonders in der Anfangsphase sind zufällige Ereignisse (z. B. das Vorkommen von „safe sites“) wichtige Faktoren, die den Erfolg einer Adventivart bestimmen.

Phase 2:

An die erste Phase schließt sich gegebenenfalls ein weiterer Ausbreitungsprozess an. Sind die Voraussetzungen für das Überleben und die Vermehrung gegeben, so sind die im Allgemeinen für Populationen bedeutsamen Prozesse (Demökologie) für die weitere Ausbreitung entscheidender. Neben den Merkmalen der Adventivarten

wie z. B. eine weite ökologische Valenz, sind hier vor allem Struktur sowie Störungsregime und Stressbedingungen der rezipierenden Lebensgemeinschaft entscheidend. Wobei der Entwicklungsgeschichte von Adventivarten und Lebensgemeinschaften sowie Interaktionen einzelner Faktoren (Higgins & Richardson 1998) eine schwer erfassbare aber bedeutsame Rolle zukommt. Zufallsereignisse sind in dieser Phase für das Muster der Ausbreitung, weniger für die Existenz der Art als Gesamtheit in der neuen Umwelt entscheidend.

Genetischer Aspekt

Besonders in der ersten Phase können genetische Eigenschaften und deren Veränderungen den weiteren Verlauf der Ausbreitung prägen.

Die Einführung von Adventivarten ist immer mit einem Gründereffekt (genetischer Flaschenhals) verbunden. Aufgrund der kleinen Populationsgröße und den damit verbundenen hohen Inzuchtraten¹⁰ sowie den starken Auswirkungen der stochastischen genetischen Drift kommt es in der neuen Umwelt zu einem mehr oder weniger starken Verlust an genetischer Variation und häufig zu einem Anstieg der „genetischen Last“¹¹. Dies führt zu einem verminderten Evolutionspotential und einem erhöhten Aussterberisiko (z. B. Frankham & Ralls 1998 in Allendorf & Lundquist 2003). Dem können eine hohe Einführungsrate („propagule pressure“, s. u.) verschiedener Genotypen und die vegetative und apomiktische Vermehrung (Allendorf & Lundquist 2003; Calzada et al. 1996 in Allendorf & Lundquist 2003) sowie Polyploidie und Selbstung entgegenwirken (Allendorf & Lundquist 2003). Des Weiteren kann sich eine fehlende lokale Adaptation (Mikroevolution) nachteilig auswirken (McKay & Latta 2002 in Allendorf & Lundquist 2003).

Oft ist auch der Genfluss zwischen Populationen nur sehr begrenzt. Zusammengenommen könnte dies die generell niedrige Erfolgsrate von Adventivpflanzen, eine neue Umwelt zu erschließen, erklären.

Positiv hingegen könnte sich aus genetischer Sicht die Evolution unter stärkeren Konkurrenzbedingungen (Callaway & Aschehoug 2000) und eine Hybridisierung (Ellstrand & Schierenbeck 2000) auswirken.

¹⁰ Hohe Inzuchtraten führen meist zur „Inbreeding depression“ einem größeren Anteil an Homozygotie schädlicher bzw. letaler Allele (Husband & Schemske 1996, Frankham & Ralls 1998 in Allendorf & Lundquist 2003).

¹¹ „genetic load“: Anteil, um den die Fitness der Population durch schädliche oder letale Allele sinkt im Vergleich zum „optimalen“ Genotyp. Gemessen anhand des Anteils an Nachkommenschaft bei natürlichen Populationen, bei dem aufgrund der Selektion eine Abweichung vom Hardy-Weinberg Äquilibrium auftritt.

Adventivarten, die aus einer Herkunftspopulation mit einem hohen Grad an Homozygotie erfolgreicher Allele stammen (wie es bei Populationen die über längeren Zeitraum oder generell eine geringe Individuenzahl aufweisen der Fall ist), sind aufgrund der geringeren Auswirkung des Gründereffektes bevorteilt¹².

Wie groß die Auswirkungen der unterschiedlichen genetischer Faktoren gegenüber anderen Faktoren und Interaktionen sind, dürfte wohl im Einzelfall sehr verschieden sein.

2.4 Auswirkungen

Ökologische Auswirkungen

Es wird oft angeführt, dass Adventivarten global neben dem Habitatsverlust die zweitgrößte Bedrohung der Biodiversität sind (z. B. Glowka et al. 1994, Vitousek et al. 1997). Was in den von der europäischen Kultur beeinflussten Ländern weltweit und besonders für (tropische) Inseln (Elton 1958, Lonsdale 1999) ein gravierendes Problem darstellt, ist, bezogen auf den europäischen Kontinent, ein Problem wesentlich geringeren Ausmaßes. Hier sind laut Kowarik (2003) keine Aussterbeereignisse, die auf Adventivpflanzen zurückzuführen sind, bekannt. Insgesamt werden nur 5% der gefährdeten Pflanzenarten von Adventivpflanzen bedroht¹³.

Die häufigsten ökologischen Auswirkungen von Adventivorganismen auf Individuen, Populationen und Ökosysteme der rezipierenden Umwelt (Mooney & Drake 1986, Drake et al. 1989, D'Antonio & Vitousek 1992, Vitousek et al. 1997) werden im Folgenden zusammengefasst (vgl. auch Kowarik 2003). Prädation und Parasitierung sind zusammen mit der direkten Konkurrenz um Lebensraum und andere Ressourcen die unmittelbarsten Auswirkungen. Adventivorganismen können indirekt zu Veränderungen der ökologischen Kreisläufe führen (Ecosystem engineering). Hier sind die Veränderung von Ressourcenverfügbarkeit (Vitousek et al. 1987 in Crooks 2002), Energieflüssen oder Biomasseverteilung in Nahrungsnetzen (z. B. durch

¹² „Purging of genetic load“-Hypothese: Hypothese des Reinigungseffektes der genetischen Last durch Inzucht, Lacy & Ballou 1998: „genetic load“ kann nach „bottlenecks“ bei kleinen Populationen durch Inzucht verringert sein, doch siehe Byers & Waller 1999.

¹³ Als Grund für die relativ geringen Auswirkungen der Adventivpflanzen in Mitteleuropa werden der Ausschluss tropischer Arten sowie die oft fehlenden Koadaptationen der Adventivarten an Landwirtschaftsformen insbesondere Beweidung und Mahd gegenüber der „einheimischen“ Flora angegeben (Kowarik 2003).

Einführung eines Top-Prädators Savidge 1987 in Crooks 2002) und die Beeinflussung von Störungsregimen (Coblentz 1978 in Crooks 2002) zu nennen. Durch Hybridisierung oder Introgression wird die genetische Vielfalt der „einheimischen“ Vegetation verändert und lokale Adaptation gefährdet. Dies kann von einer Individuendezimierung über das lokale Aussterben bis hin zu einem vollständigen Aussterben von Arten führen und ist oft mit mehr oder weniger starken Veränderungen des gesamten Ökosystems verbunden (D'Antonio & Vitousek 1992). Auf der anderen Seite wird die Ansicht vertreten (z. B. Botkin 2001 in Allendorf & Lundquist 2003), dass Einwanderung und lokales Aussterben von Arten, welches wichtige Prozesse der Evolution sind, nicht als Gefährdung gesehen werden sollte. In großen Zeiträumen werden laut Rosenzweig (2001) die Artenverluste durch Artneubildungen kompensiert, so dass die Artenvielfalt nicht bedroht ist.

Generell erhöhen Adventivpflanzen zunächst den Artenreichtum (die so genannte „Alpha-“ bzw. „Gamma-Diversität“) eines Systems und tragen zur Artneubildung und einer Verstärkung der Dynamik bei (Doyle 1998).

Unbestritten ist jedoch, dass das Ausmaß der Verbreitung von Adventivarten in den letzten 200 bis 500 Jahren um Größenordnungen zugenommen hat und dies global betrachtet aktuell zu einer verringerten Artenzahl (Williamson 1999) und zu einer Abnahme des Unterschieds zwischen verschiedenen Ökosystemen (die so genannte „Beta-Diversität“) geführt hat.

Ökonomische Auswirkungen

Die ökonomischen Folgen der Ausbreitung von Adventivorganismen können sowohl in ihrer Ursache als auch in ihrer Größenordnung sehr unterschiedlich sein. Insgesamt werden die von Adventivorganismen verursachten Kosten in den USA auf 137 Milliarden Dollar pro Jahr geschätzt (Pimentel et al. 2000). Ein Großteil der Kosten entsteht im Agrarbereich (in den USA 95 % der Kosten, die für Adventivpflanzen ausgegeben werden (Pimentel 2002).

Für Deutschland wurden die volkswirtschaftlichen Kosten von 20 gebietsfremden Arten im Jahr 2002 auf 167 Millionen Euro geschätzt (Reinhardt et al. 2003). Allein durch *Heracleum mantegazzianum*, einer von etwa 25 Adventivpflanzenarten, die gegenwärtig in Mitteleuropa gezielt bekämpft werden (Schepker 1998), entstehen in Deutschland gesamtvolkswirtschaftliche Kosten für Management und ärztliche Versorgung von ca. 12,3 Millionen Euro pro Jahr (Bundes Umwelt Amt Studie, Reinhardt et al. 2003).

2.5 Rechtslage

Nationale Ebene

Nach § 20 a Bundesnaturschutzgesetz¹⁴ (BNatSchG, Stand 1.6.2003) sind etablierte Adventivarten wie *Heracleum mantegazzianum* bereits als heimische Arten anzusehen. Somit besteht keine Rechtsgrundlage für eine Ausbringungsversagung oder ein Managementgebot nach § 20 Bundesnaturschutzgesetz.

Dagegen ist durch das Pflanzenschutzgesetz (PflSchG, Stand 1.6.2003), das vor allem dem Schutz der Kulturpflanzen vor Schadorganismen (§ 1 PflSchG) dienen soll, die rechtliche Grundlage für Maßnahmen gegen die Einschleppung und Verbreitung von Adventivarten, sofern sie als Schadorganismen einzustufen sind, durch die §§ 3, 4 und 5 gegeben.

Nach Kowarik (1999) sollte, „als Versagungsgrund für Ausbringungen [...] das Risiko einer Beeinträchtigung der Ziele nach § 1 BNatSchG anstatt der Gefahr der Florenverfälschung geprüft werden. Dies schliesse die Gefährdung vorhandener Arten ein. Ungeklärt ist im Gesetz die Behandlung von Ausbringungen anderer als gebietstypischer Provenienzen heimischer Arten, die quantitativ von sehr hoher Bedeutung und wahrscheinlich von hoher ökologischer Relevanz sind (Ansaaten, Begrünungen im Außenbereich).“

Internationale Ebene

Im Artikel 8 (h) des UNCED¹⁵-Übereinkommens über die biologische Vielfalt ("Convention on Biological Diversity", CBD) von 1992 gehen die Vertragsstaaten in Rio de Janeiro die Verpflichtung ein, "... soweit möglich und sofern angebracht, die Einbringung gebietsfremder Arten, welche Ökosysteme, Lebensräume oder Arten gefährden, zu verhindern, und diese Arten zu kontrollieren oder zu beseitigen". Nach dem Bericht der Bundesregierung bezüglich Artikel 8 (h) des UNCED-

¹⁴ Nach Abschnitt 4 ist heimisch "eine wildlebende Tier- oder Pflanzenart, die 1. ihr Verbreitungsgebiet oder regelmäßiges Wanderungsgebiet ganz oder teilweise im Geltungsbereich dieses Gesetzes hat oder in geschichtlicher Zeit hatte oder 2. sich auf natürliche Weise im Geltungsbereich dieses Gesetzes ausdehnt. Als heimisch gilt eine wildlebende Tier- oder Pflanzenart auch, wenn sich verwilderte oder durch menschlichen Einfluss eingebürgerte Tiere oder Pflanzen der betreffenden Art im Geltungsbereich dieses Gesetzes in freier Natur und ohne menschliche Hilfe über mehrere Generationen als Population erhalten". Alle anderen Tiere und Pflanzen sind im Sinne von § 20 d Abs. 2 "gebietsfremd", die gemäß § 41 Abs. 2 BNatSchG "nur mit Genehmigung der nach Landesrecht zuständigen Behörde ausgesetzt oder in der freien Natur angesiedelt werden dürfen". "Die Genehmigung ist zu versagen, wenn die Gefahr einer Verfälschung der heimischen Tier- oder Pflanzenwelt oder eine Gefährdung des Bestandes oder der Verbreitung heimischer wildlebender Tier- oder Pflanzenarten oder von Populationen solcher Arten nicht auszuschließen ist".

¹⁵ Konferenz der Vereinten Nationen für Umwelt und Entwicklung (UNCED).

Übereinkommens (BMU 1998, „Nationalbericht biologische Vielfalt“) werden international Leitlinien entwickelt, die sich z. B. auf die Verhinderung einer Einbringung von gebietsfremden Arten, die Ausbringung selbst und auf Gegenmaßnahmen bei negativen Auswirkungen beziehen und sich dabei am Vorsorgeprinzip orientieren. Aufgrund von mehreren internationalen Übereinkünften ergeben sich über nationales Recht hinaus noch weitere Verpflichtungen Deutschlands im Umgang mit Adventivorganismen.

2.6 Konzepte zur Adventivarten-Thematik

In der Literatur wird sehr kontrovers diskutiert, wie groß der Einfluss einzelner Faktoren auf den Erfolg von Adventivarten in der neuen Umwelt ist. Die Schwerpunkte liegen dabei auf den Eigenschaften von Adventivarten und denen der rezipierenden Lebensgemeinschaft (der so genannten Resistenz), auf der Ressourcenverfügbarkeit (Davis et al. 2000) oder auf unabhängigen Faktoren wie zum Beispiel der Einführungsrate (Kolar & Lodge, 2001). Dabei wurde eine Vielzahl an Theorien aufgestellt. Im Folgenden sollen einige der meist zitierten Theorien angesprochen werden. Eine tabellarische Übersicht der Theorien und Hypothesen befindet sich im Anhang (Tabelle A 6 Seite 196).

2.6.1 Konzepte zur Einführungsphase

a Einführungsrate von Adventivpflanzen („propagule pressure“)

Der Ausbreitungserfolg von Adventivarten ist nach dem „propagule pressure“-Konzept von Williamson & Fitter (1996) abhängig von der Anzahl an eingeführten Diasporen (Verbreitungseinheiten) und der Frequenz der Einführungsereignisse (vgl. Newsome & Noble 1986, Pimm 1991 in Lonsdale 1999, Simberloff 1989 in Lonsdale 1999). Eine hohe Einführungsrate kann eine hohe Sterberate ausgleichen und erhöht die Wahrscheinlichkeit der Etablierung aufgrund günstiger Zufallsereignisse.

Wie groß der genetische Einfluss ist, ist zumeist unklar. So reduziert eine größere Anzahl an eingeführten Diasporen den Effekt des Flaschenhalses, da sich die Wahrscheinlichkeit erhöht, Individuen unterschiedlicher Populationen einzuführen und damit den Genpool zu vergrößern.

Die Einführungsrate von Diasporen erklärt zudem das Muster, dass oftmals auch nach Jahrzehnten bis Jahrhunderten im Bereich der initialen Einführung eine höhere Individuendichte festzustellen ist. Wie groß der Einfluss der Einführungsrate von Diasporen auf das Verteilungsmuster von Adventivpflanzen weltweit sowie die Vorhersagbarkeit von Etablierungserfolgen ist, ist umstritten. Nach Lonsdale (1999) ist der Artenreichtum eines Habitats der Hauptfaktor, der den Adventivartenanteil erklärt. Kolar & Lodge (2001) bezeichnen jedoch die Einführungsrate als den wichtigsten Faktor, um Etablierungserfolge vorhersagen zu können. Auch die Untersuchungen von Levine (2000) bestätigten den hohen Einfluss der Einführungsrate auf die Etablierungswahrscheinlichkeit vor allem gegenüber dem Artenreichtum.

b Verzögerungsphase zwischen Einführung und Ausbreitung („lag“ Phase)

Die Populationen der Adventivarten bleiben häufig für lange Zeitabschnitte klein und lokal beschränkt, bevor sie in ein Stadium der schnellen, tlw. exponentiellen Ausbreitung übergehen (Scott & Panetta 1993, Kowarik 1995). Die möglichen Gründe für diese beobachteten Verzögerungen oder „lag“ Phasen lassen sich nach Hobbs u. Humphries (1995) in drei Kategorien einteilen:

1. „Invasion windows“: Plötzlich eintretende episodische Ereignisse oder Veränderungen der Umwelt (Überschwemmung, Einbringung von Bestäubern, Änderung in der Kulturlandschaftsnutzung,...).
2. Das exponentielle Populationswachstum führt zu einer verstärkten Wahrnehmung ab einer bestimmten Individuenzahl.
3. Eine genotypische Adaption hat einen entscheidenden Konkurrenzvorteil hervorgebracht oder ein geeigneter Genotyp ist selektiert worden.

In diesem Zusammenhang werden auch beschleunigte evolutionäre Veränderungen („rapid evolutionary change“, Thompson 1998) diskutiert, sodass die Phase einer Inzuchtdepression im Zeitraum von unter 100 Jahren überwunden wird (Sakai et al. 2001, vgl. auch Ellstrand & Schierenbeck 2000, Mack et al. 2000).

Auch der Allee Effekt, bei dem eine geringe Individuendichte z. B. aufgrund von Problemen bei der sexuellen Vermehrung (Individuen sind räumlich zu stark getrennt, Inzucht,...) zu einer Individuenverringerng führt, könnte eine Rolle spielen. Die Dauer der Verzögerung beträgt nach Hobbs & Humphries (1995) ca. 70-100 Jahre. Kowarik (1995) hat in Brandenburg eine Verzögerung von 131 Jahren bei Sträuchern und 170 Jahren bei Bäumen festgestellt.

Kurzzeitige Verzögerungsphasen sind jedoch oft auf fekunditive Eigenschaften (z. B. Beginn der reproduktiven Phase) der Arten zurückzuführen.

c Zehner-Regel („tens rule“)

Im „exotic species Model“¹⁶ (Williamson & Brown 1986 in Williamson & Fitter 1996) wird die „10-10-Regel“ (in Williamson & Fitter 1996 später Zehner-Regel genannt), die das Etablierungs- und Ausbreitungspotenzial der Adventivarten beschreibt, von Williamson & Brown (1986 in Williamson & Fitter 1996) eingeführt. Die Zehner-Regel basiert auf empirischen Studien zu Gefäßpflanzen in Großbritannien und besagt, dass 5 bis 20 % (im Mittel ca. 10 %) der importierten Arten den Status „casual“ erreichen, davon etablieren sich 5 bis 20 % (im Mittel ca. 10 %), wovon wiederum 5 bis 20 % (im Mittel ca. 10 %) den Status „weed“ (später als „pest“ bezeichnet Williamson & Fitter 1996) erreichen. Diese Aussage lässt sich auf andere Artengruppen und andere Gebiete nur zum Teil ausweiten (Williamson & Fitter 1996).

2.6.2 Konzepte zu Adventivarten-Merkmalen

a Typische Merkmale von Adventivpflanzen ?

Ziel der Untersuchung typischer Merkmale von Adventivpflanzen und rezipierender Lebensgemeinschaft ist zumeist die Prognose der zukünftigen Populationsdynamik. Baker (1965) stellt eine Merkmalsliste eines „idealen Unkrautes („ideal weed““ zusammen, welches größtenteils Eigenschaften eines typischen r-Strategen, z. B. hohe Samenproduktion (MacArthur & Wilson 1967), besitzt und oft als Merkmalsliste

¹⁶ Das Modell beschreibt mögliche Abläufe bei der Ausbreitung von Adventivarten auf der Grundlage statistischer Daten. Es wird zurzeit auch bezüglich genetisch veränderter Organismen diskutiert.

für Adventivarten zitiert wird. Eine erhöhte phänotypische Plastizität (**Glossar**) bezeichnet Baker (1965, 1974 in Sakai et al. 2001 „general purpose genotype“¹⁷) als eine wichtige Eigenschaft, die zu einem größeren Etablierungserfolg verhelfen kann. Es existieren jedoch nur wenige empirische Daten, die Bakers Liste unterstützen oder widerlegen (Kolar & Lodge 2001, vgl. Crawley et al. 1987).

Die Etablierungswahrscheinlichkeit einer Art oder die Eigenschaften von Lebensgemeinschaften, Adventivarten potenziell wenig Konkurrenz entgegen zu stellen, lassen sich nicht direkt messen. Es können lediglich die Resultate dieser Eigenschaften erfasst und auf unterschiedliche Weise verglichen werden. Eine Vielzahl an Untersuchungen wurden daher durchgeführt, um Merkmalsunterschiede zwischen Adventivpflanzen mit unterschiedlichen Ausbreitungseigenschaften oder zwischen etablierten Adventivarten und „einheimischen“ Arten festzustellen (Baker 1974 in Sakai et al. 2001, Richardson et al. 1990, Reichard 1994, Thompson et al. 1995, Binggeli 1996, Crawley et al. 1996, Rejmánek & Richardson 1996, Rejmánek 1996a, Williamson & Fitter 1996, Mack 1996, Sukopp 1995, Lonsdale 1999, Alpert et al. 2000, Rejmánek 2000, Kolar & Lodge, 2001, Müller-Schärer & Steinger 2003).

Dabei wurden genetische¹⁸, physiologische¹⁹, morphologische²⁰ und populationsökologische²¹ Eigenschaften sowie deren Wechselwirkung (Kapitel 2.6.3 EICA) untersucht.

Obgleich eine Generalisierung aufgrund sich widersprechender empirischer Ergebnisse kaum möglich ist (Crawley 1987, Rejmánek & Richardson 1996; Davis et al. 2000) sind etablierte Adventivarten oft durch eine oder mehrere der folgenden Eigenschaften gekennzeichnet: großes Vermögen lokale Ressourcen zu erschließen, große Wuchshöhe, große phänotypische Plastizität, ausgeprägtere Plastizität besonders bezüglich Störungen (**Glossar**), Nährstoff und Wasserversorgung, vegetative Reproduktion, zwittrige selbstkompatible Blüten, lange Blühperiode, kurze Intervalle zwischen Jahren großer Samenschüttung, Samenverbreitung über große Distanzen, kurze juvenile Phase sowie geringes Alter bei der ersten

¹⁷ Das Konzept des „general purpose genotype“ ist auch Grundlage der sehr theoretischen „fitness homeostasis“ Hypothese von Hoffman & Parsons (1991), die als Parallele zum Nischenkonzept aufgefasst werden kann.

¹⁸ Apomixis, Autogamie, Polyploidie und Genomgröße (Rejmánek 1996, Ellstrand and Schierenbeck 2000, Hybridisierung)

¹⁹ Ressourcen-Nutzung, Allelopathie, Keimungseigenschaften der Samen, fundamentale Nische (Pattison et al. 1998 in Milbau et al. 2003, Baruch & Goldstein 1999 in Milbau et al. 2003), relative Wachstumsrate (RGR, Grotkopp et al. 2002 in Wolfe 2002)

²⁰ Wuchshöhe, phänotypische Plastizität, Lebensformen, Samenform und Samengewicht (Rejmánek & Richardson 1996)

²¹ Fekundität, Wachstum, Reproduktion, Ausbreitungsmodus, Bestäubungssysteme, realisierte Nische,...

Reproduktion, kurze Lebensspanne und ein ausgedehntes Verbreitungsareal im Herkunftsgebiet (vgl. Alpert et al. 2000, Milbau et al. 2003). Diese Eigenschaften treffen auf einige Adventivarten zu, müssen jedoch für den Etablierungserfolg nicht unbedingt ausschlaggebend sein, da dieser von vielen weiteren Faktoren abhängt (s. u.). Daher lassen sich auch kaum Prognosen aus dem erlangten Wissen ableiten (Rejmánek & Richardson 1996). Von Alpert et al. (2000) wird eingefordert, mehr vergleichende Untersuchungen zwischen in Ausbreitung begriffenen „einheimischen“ und Adventivarten durchzuführen.

Untersuchungen, bei denen sich größere Unterschiede in der Ökologie von Adventivarten und „einheimischen“ Arten ergaben, wurden zumeist an Adventivarten durchgeführt, die starke Ausbreitungstendenzen zeigen (Levine & D'Antonio 1999). Dagegen zeigen Untersuchungen von Reichard & Hamilton (1997), dass sich etablierte von nicht etablierten Adventivarten mit nur geringer Signifikanz durch eine höhere Reproduktivität und Stress-Toleranz unterscheiden.

Thompson et al. (1995) stellten fest, dass in Großbritannien die Anzahl der sich ausbreitenden Adventivpflanzenarten gegenüber den expandierenden „einheimischen“ Arten gleich groß ist. Und auch die Analyse der Merkmale beider Gruppen zeigte, dass diese Gruppen effektiv nicht zu unterscheiden sind.

Thompson (1991) wählt einen allgemeingültigeren Ansatz, der die Überlegungen von Darwin (1859) wieder aufgreift (Darwin 1859, Kapitel 4 „being unlike native species confers invasiveness“ daher auch als „unlike invader“ Hypothese bezeichnet). Er argumentiert, dass eine Adventivart, um sich etablieren zu können, Merkmale besitzen müsse, die die jeweils „einheimische“ Vegetation nicht besitzt. Dabei können die benötigten Merkmale, für die Etablierung in natürlichen und anthropogen gestörten Habitaten, sehr unterschiedlich sein (Horvitz et al. 1998). In vielen außereuropäischen Regionen der Erde, in denen europäische Landbewirtschaftungsformen eingeführt worden sind, scheinen besonders Merkmale, die durch Koevolution der europäischen Arten mit den Wirtschaftsweisen des Menschen entstanden sind, ein Vorteil zu sein (Lonsdale 1999).

Einen großen Etablierungserfolg haben laut Reichard & Hamilton (1997) Arten, die an anderen Orten schon einmal als etablierte Adventivart auftraten (vgl. auch Scott & Panetta (1993). Zudem besitzen einige Pflanzenfamilien außerhalb ihres Herkunftsareals ein stärkeres Etablierungsvermögen als andere (Daehler 1998, Pyšek 1998). Wenn darüber hinaus Prognosen über die Populationsdynamik spezieller Arten erstellt werden sollen, so ist es unabdingbar, diese im Detail zu untersuchen (Lawton 1999, „if we want to predict in detail the population dynamics [...] then there is no alternative but to study the species in detail“).

b EICA („post-invasion evolution of increased competitive ability“)

Grundlage der EICA-Hypothese war die Beobachtung von Crawley (1987), dass Adventivpflanzen in der neu besiedelten Umwelt gegenüber ihrem angestammten Herkunftsgebiet „kräftiger und größer“ sind und mehr Samen produzieren (bekräftigt durch Pritchard 1960 in Willis et al. (2000), Baker 1965 und Noble 1989). Crawley (1987) erklärte dies jedoch durch phänotypische Plastizität und führte es auf günstigere Wachstumsbedingungen und die Abwesenheit von natürlichen Phytophagen zurück.

Die erhöhte Vitalität und die größeren „Erfolge“ von Adventivarten begründeten Blossey & Nötzold (1995) mit der EICA-Hypothese, die auf der „optimalen Abwehr-Theorie“ („optimal defence theory“, Coley et al. 1985 in Blossey & Nötzold 1995, Bazzaz et al. 1987, Herms & Mattson 1992 in Blossey & Nötzold 1995, Übersichtsartikel) zur Ressourcenaufteilung beruht: In der „optimalen Abwehr-Theorie“ geht die Pflanze bei begrenzten Ressourcen einen Kompromiss zwischen Biomasseerhaltung, Wachstum, Speicherung, Reproduktion und Abwehr ein.

Bei Abwesenheit von Schadorganismen (Herbivore und Pathogene) werden nach Blossey & Nötzold (1995) die Genotypen (Ökotypen) selektiert, die die größte Wettbewerbsfähigkeit und den geringsten Ressourcenaufwand für Abwehrmechanismen haben.

Maternale Effekte und phänotypische Plastizität (Modifikation) werden von Blossey & Nötzold (1995) nicht als Ursache angenommen. Das Resultat von EICA bietet überprüfbare Hypothesen: Adventivarten Genotypen sollten größeres Wachstum und Reproduktion, weniger Abwehr, weniger Schadorganismen in der neuen Umwelt und stärkere Schädigungen in ihrem Herkunftsgebiet zeigen.

Unterstützung findet die Hypothese in den Arbeiten von Ellstrand & Schierenbeck (2000, Interspezifische Hybridisierung), Siemann & Rogers (2003) und Tsutsui et al. (2000 in Müller-Schärer 2003, Inzucht). Dabei wird diese Hypothese in den Zusammenhang der beschleunigten Evolution („rapid evolution“, Thompson 1998, Ellstrand & Schierenbeck 2000) durch genetische Drift und natürliche Selektion (biotisch und abiotisch) gestellt. Ob Präadaptationen und der Grad an Polyploidie den Effekt beeinflussen bleibt bislang noch ungeklärt.

Simons (2003) führt jedoch die erhöhte Vitalität auf systematische Fehler („sampling bias“) zurück, da die fehlgeschlagenen Etablierungsversuche in der Literatur nicht berücksichtigt werden. Willis et al. (2000) stellen in ihren Untersuchungen zu *Carduus nutans*, *Digitalis purpurea*, *Echium vulgare* und *Senecio jacobaea* keine derartigen Größenveränderungen fest und halten EICA für eine selten auftretende

Ausnahme (siehe auch Daehler & Strong 1997 in Blossey & Nötzold (1995, Thebaud & Simberloff 2001 in Siemann & Rogers (2003). Zudem wird von Maron & Vila (2001) angemerkt, dass eine geringere Diversität der Schadorganismen für einen Adventivorganismus nicht weniger Schädigung bedeuten muss.

2.6.3 Konzepte zu Merkmalen der rezipierenden Umwelt

Nachdem zunächst die Überlegungen und Untersuchungen in der Adventivarten-Thematik sich stärker auf Attribute der Adventivarten konzentrierten, ist in den neunziger Jahren des letzten Jahrhunderts verstärkt auch die rezipierende Umwelt in den Blickpunkt gerückt. Als Ökosysteme mit nur geringem Anteil an Adventivarten werden dichte oder anthropogen unbeeinflusste Wälder (Brothers & Spingarn 1992 in Alpert et al. 2000 Richardson et al. 1994 in Alpert et al. 2000, doch siehe Binggeli 1996), aride Ökosysteme (Rejmánek 1989, nicht jedoch immer semiaride Ökosysteme), Marschen und alpine und höher gelegene Zonen (Baker 1986), sandige oder serpentinreiche Böden (Huenneke et al. 1990) genannt. Zudem ist der Anteil an Adventivarten in großen zusammenhängenden Lebensräumen kleiner als in relativ kleinen „Lebensraumfragmenten“ (Harrison 1999). Habitate mit relativ hohen Anteilen von Adventivarten sind Uferhabitate (Pyšek & Prach 1993, Pyšek & Prach 1994, DeFerrari & Naiman 1994, Planty-Tabacchi et al. 1996, Kotanen et al. 1998 in Alpert et al. 2000) und Inseln (Simberloff 1986, Lonsdale 1999). Länder mit einer Kolonialgeschichte weisen einen besonders hohen Anteil an Adventivarten auf (z. B. di Castri 1989 in Prieur-Richard 2000).

In einem Großteil der Studien, die sich mit den Merkmalen der rezipierenden Umwelt beschäftigen, wurde der Frage nachgegangen, welcher Zusammenhang zwischen Artenreichtum der rezipierenden Umwelt und Abundanz der Adventivarten besteht.

In den Untersuchungen aus jüngerer Zeit werden Umwelt-Störungs-Regime, Nährstoffverfügbarkeit und die Auswirkung von Fraßfeinden sowie mutualistische und andere unterstützende Effekte stärker berücksichtigt. Auch Interaktionen werden deutlicher herausgestellt, z. B. die Interaktion von Störung, Wettbewerb und Stress oder die Unterstützung weiterer Etablierungen von Adventivarten durch Adventivarten.

a Konzepte zur Resistenz durch Schadorganismen

Enemy release hypothesis (ERH) und Biotic resistance hypothesis (BRH)

In der „enemy release“-Hypothese (Keane & Crawley 2002, vgl. auch Wolfe 2002, Mitchell & Power 2003, Torchin et al. 2003, Synonym: „natural enemies hypothesis“) wird der Etablierungserfolg von Adventivarten auf die verminderte oder ausgesetzte Regulation durch Opponenten (Beziehung zwischen Pflanzen (oder Tieren) und Herbivoren bzw. anderen natürlichen Schadorganismen) zurückgeführt. Die Hypothese basiert auf den „herbivore escape“, „predator escape“ oder „ecological release“ Hypothesen (Williamson 1996, Crawley 1997). Es wird angenommen, dass folgende Faktoren die Etablierung von Adventivpflanzen mehr oder weniger stark beeinflussen: (I) Abwesenheit spezieller Feinde (Monophagen, Oligophagen), (II) geringe Rate an Wirtswechsel, (III) größerer Einfluss der Generalisten (Polyphagen) auf „einheimische“ Pflanzenarten. Der Wirkmechanismus beruht somit auf der verringerten Konkurrenz (**Glossar**) („competitive release“, Keane & Crawley 2002) durch „einheimische“ Arten. Obwohl die ERH den Erfolg von Adventivarten auf der Ebene der Ausbreitung oder der Individuenzunahme betrachtet, werden ihr auch unmittelbar die zum Teil beobachtete Zunahme an Biomasse und oder Samenproduktion der Adventivarten aufgrund phänotypischer Plastizität (Modifikation) zugesprochen (Siemann & Rogers 2003).

Wolfe (2002), Mitchell & Power (2003) und Van der Putten (2002) unterstützen die Theorie. Die vergleichenden Untersuchungen werden von einigen Autoren jedoch kritisiert, da (I) eine geringere Diversität der Schadorganismen nicht weniger Schädigung bedeuten muss (Maron & Vila 2001), (II) die lokalen Prozesse, die die Populationen regulieren, können in einer sehr grobskaligen Untersuchung nicht erfasst werden (Agrawal & Kotanen 2003) und (iii) zudem bei der vergleichenden Untersuchung von Individuen einer Art in Gebieten, in denen sie „einheimisch“ sind, mit den Individuen in Gebieten, in denen sie als Adventivarten auftreten, die Variabilität des biotischen und abiotischen Umweltfaktoren berücksichtigt werden muss (Agrawal & Kotanen 2003).

Teilweise wird die ERH konträr zur „biotic resistance“-Hypothese (Darwin 1859, Elton 1958, Syn.: „ecological resistance hypothesis“) aufgefasst, die eine Einschränkung der Adventivarten durch „einheimische“ Herbivoren und Pathogene sowie durch die Konkurrenz der „einheimischen“ Pflanzen postuliert. Die Hypothesen schließen einander jedoch nicht aus, da sie zum einen die Ursachen für einen Ausbreitungserfolg und zum anderen die Ursachen für eine Einschränkung der

Ausbreitung betreffen. Durch die Untersuchung von Maron & Vila (2001) und Mitchell & Power (2003) werden beide Aussagen unterstützt.

Die „biotic resistance“-Hypothese bietet laut Clay (2003) keine Erklärungen für kontinentale Lebensräume, in denen der Artenreichtum hoch ist und alle ökologischen Nischen (**Glossar**) scheinbar besetzt sind, aber dennoch eine große Zahl an Adventivarten auftreten. Des Weiteren gilt es zu bedenken, dass in den Lebensgemeinschaften nicht nur Arten vorhanden sind, die negative Auswirkungen auf die jeweilige Adventivart besitzen (Konkurrenz), sondern auch solche, die deren Etablierung unterstützen können (Mutualismus oder Kommensalismus, Wisser et al. 1998, Richardson et al. 2000a).

b Konzepte zur Resistenz durch Biodiversität

Eine Vielzahl an theoretischen (z. B. Case 1990, Trepl 1990, Levine & D'Antonio 1999, Tilman et al. 1997b in Symstad 2000, Prieur-Richard & Lavorel, 2000) und empirischen Untersuchungen (z. B. Crawley 1987, Robinson et al. 1995, Burke & Grime 1996, Cronk & Fuller 1995, Tilman et al. 1997a in Symstad 2000, Wisser et al. 1998, Naeem et al. 2000, Symstad 2000) beschäftigen sich mit dem Zusammenhang zwischen Eigenschaften von Lebensgemeinschaften, insbesondere Artenreichtum, und der Etablierungswahrscheinlichkeit von Adventivarten (der so genannten Resistenz). Nur wenige Studien beziehen sich dabei nicht ausschließlich auf die Artendichte, sondern berücksichtigen auch ökosystemare Eigenschaften, wie funktionelle Gruppen, Trophiestrukturen oder die Stärke der Interaktionen zwischen Trophieebenen.

Negative Korrelation Artenreichtum / Etablierungswahrscheinlichkeit

Der Ursprung der Hypothese beruht hauptsächlich auf den Arbeiten von Elton (1958) und MacArthur (1955 in Levine & D'Antonio 1999, 1972 in Levine & D'Antonio 1999). Laut der klassischen Arbeit von MacArthur (1955 in Levine & D'Antonio 1999) über die Beziehung von Artenreichtum und Stabilität treten in Systemen mit weniger (Funktions-) Verbindungen verstärkt Fluktuationen bei Verlust einer Verbindung auf. In Eltons Buch „The Ecology of Invasions by Animals and Plants (1958)“ werden artenarme Gemeinschaften als weniger stabil gegenüber Adventivarten bezeichnet²².

²² “The balance of relatively simple communities of plants and animals is more easily upset than that of richer ones.“ Elton unterscheidet im Prozess der Etablierung nicht zwischen den Eigenschaften der Adventivarten und denen der rezipierenden Lebensgemeinschaften oder Ökosysteme und bezieht sich auf Adventivarten mit starken Ausbreitungstendenzen (Vergleiche auch Allee et al. 1949 sowie die wieder entfachte Debatte von Tilman & Downing 1994 in Prieur-Richard & Lavorel 2000).

Daneben haben die ökologischen Theorien²³ von MacArthur (1972 in Levine & D'Antonio 1999) zur Entstehung dieser Theorie beigetragen, indem sie postulierten, dass eine Lebensgemeinschaft mit einer größeren Anzahl an Arten eine bessere Ressourcenausnutzung zur Folge hat und daher resistenter gegenüber Adventivarten ist (doch siehe Case 1991 in Prieur-Richard & Lavorel 2000).

Unterstützt wird die Hypothese durch die Anwendung des Lotka–Volterra Modells von Case (1991 in Prieur-Richard & Lavorel 2000), der eine Korrelation der Adventivarten-Abundanz mit der Artenanzahl und mit der Stärke und Varianz von interspezifischen Interaktionen feststellte. Weitere theoretische Studien von Drake (1990 in Naeem et al. 2000), Luh & Pimm (1993 in Naeem et al. 2000), Lockwood et al. (1997 in Naeem et al. 2000) stützen die Hypothese ebenfalls.

Auch empirische Studien finden negative Korrelationen von Artenreichtum bzw. Reichtum an funktionellen Gruppen und der Etablierungswahrscheinlichkeit. So konnten Naeem et al. (2000) mit Hilfe von „neighbourhood analyses“ feststellen, dass artenreichere und „damit dichter besiedelte“ Systeme die Nährstoffverfügbarkeit und Lichtversorgung absenken. Daraus folgern Naeem et al. (2000) einen erhöhten Wettbewerb und eine verminderte Etablierungswahrscheinlichkeit für Adventivarten.

Weitere Mikrokosmos-Studien wurden von Robinson & Dickerson (1984 in Naeem et al. 2000), Robinson & Edgemon (1988 in Naeem et al. 2000), McGrady-Steed et al. (1997 in Naeem et al. 2000) und Tilman (1997) durchgeführt.

Laut Tilman (1997) belegen die von ihm durchgeführten experimentellen Tests zu Wiesenlebensgemeinschaften ebenfalls eine negative Korrelation von Artenreichtum und Adventivarten-Abundanz aufgrund von leeren Nischen. Eine ähnliche Korrelation fand Duker (2001), der ein Experiment zur funktionalen Diversität durchführte.

Mehrere Gründe werden für eine allgemein höhere Nischenabsättigung in artenreichen Lebensgemeinschaften und damit verbundene Verringerung der Etablierungswahrscheinlichkeit von Adventivarten („niche saturation“ oder „empty niches“) aufgrund eines größeren Wettbewerbs angegeben (Rejmánek 1996, Levine und D'Antonio 1999, Mack et al. 2000, vgl. auch Konzept der leeren Nische, s. u.):

²³Diese Theorien basieren auf der Annahme, dass ökologische Nischen in natürlichen Lebensgemeinschaften begrenzt sind und dass die Strukturierung der Lebensgemeinschaften durch Wettbewerb erfolgt (MacArthur 1970 in Levine & D'Antonio 1999, „diffuse competition“, „species-packing“ [„diffuse competition“: Konkurrenz einer Population mit Populationen anderer Arten, die auf die gleichen begrenzten Ressourcen angewiesen sind, „species-packing“: Anzahl der Arten innerhalb einer Gilde (funktionelle Artengruppe, die die gleiche Ressource in ähnlicher Weise nutzt) die eine Ressource maximal nutzen können]).

- Bei höherem Artenreichtum bzw. Reichtum an funktionellen Gruppen wurde aufgrund der Variation der Ressourcenaufnahme eine verringerte Ressourcenverfügbarkeit festgestellt (Tilman et al. 1997a).
- Die Wahrscheinlichkeit einer direkten negativen Interaktion von ökologisch ähnlichen Arten (Mooney & Drake 1986, Lodge 1993) oder von Schädlingen erhöht sich.

Welche Mechanismen oder Mechanismen-Kombinationen auf lokaler Ebene entscheidend sind, konnte bislang nicht geklärt werden. Auch andere, zum Teil sehr stark skalenabhängige Standortfaktoren (z. B. Störung, Nährstoffe) und die Attribute der Adventivarten sollten hier nicht außer Acht gelassen werden.

Positive Korrelation Artenreichtum / Etablierungswahrscheinlichkeit

Eine Vielzahl an Studien konnte keine (Higgins et al. 1999) oder, entgegen der Hypothese von Elton (1958), eine positive Korrelation zwischen Artenreichtum und Etablierungswahrscheinlichkeit feststellen (Levine & D'Antonio 1999). Durch Modellierung von Interaktionen zwischen Trophiestufen zeigte May (1973), dass Artenreichtum eines Systems eine Etablierung von weiteren Arten fördern kann. Auch ließ der Übersichtsartikel von Levine & D'Antonio (1999) diesen Zusammenhang erkennen. Die empirischen Studien von Planty-Tabacchi et al. (1996), Palmer & Maurer (1997), Wisser et al. (1998), Stohlgren et al. (1999) und Levine (2000) zeigen ebenfalls konträre Ergebnisse zu der Hypothese von Elton (1958). So fand Levine (2000), dass die Adventivarten-Abundanz stärker mit der Einführungsrate von Diasporen („propagule pressure“) korreliert als mit dem Artenreichtum.

Wisser et al. (1998) stellten fest, dass *Hieracium lepidulum* vorwiegend an Orten hoher Diversität anzutreffen ist. Und für die Prärien der Central Great Plains konnten Stohlgren et al. (1999) auf kleinen Aufnahmeflächen Verhältnisse finden, die Eltons Hypothese unterstützten, während die Verhältnisse im Bereich von Wiesen und Wäldern der Rocky Mountains den gegenteiligen Zusammenhang zeigten. Ein anderes Bild ergab sich jedoch, wenn die Untersuchungen auf einer größeren Skalenebene (1000 m²) durchgeführt wurden. Hier zeigten alle untersuchten Habitate eine positive Wechselbeziehung zwischen Artenreichtum und Adventivarten-Abundanz.

Stohlgren et al. (1999) schlossen daraus, dass die Etablierungswahrscheinlichkeit stärker mit der Ressourcenverfügbarkeit als mit dem Artenreichtum zusammenhängt (vgl. Shea & Chesson 2002).

Weitere Gründe für eine positive Korrelation zwischen Artenreichtum und Etablierungswahrscheinlichkeit lieferten Wisser et al. (1998), indem sie aufzeigten, dass in Systemen mit höherem Artenreichtum bzw. Reichtum an funktionellen Gruppen weniger abiotische Faktoren vorliegen, die eine Etablierung von Adventivarten limitieren könnten.

Im Allgemeinen fördern laut Levine & D'Antonio (1999) die Faktoren, die den Artenreichtum positiv beeinflussen, auch die Etablierung von Adventivarten. Nach Palmer & Maurer (1997) bieten artenreichere Lebensgemeinschaften aufgrund der meist höheren Strukturvielfalt eine größere Mikroheterogenität, die von Adventivarten genutzt werden können.

Erklärungsansätze zur Divergenz der Theorien

Laut einigen Autoren (Levine 1976 in Levine & D'Antonio 1999, Stone & Roberts 1991 in Levine & D'Antonio 1999) lässt sich auch von den Theorien Eltons (1958) eine erhöhte Etablierungswahrscheinlichkeit von Adventivarten bei bestimmten Artkonstellationen in diversen Systemen herleiten, wenn man mit einbezieht, dass Wettbewerb entlang einer Nischenachse eine indirekte Förderung von Arten durch den Wettbewerb unter Konkurrenten erzeugen kann.

Auch müssen entgegen Eltons (1958) Annahmen weniger artenreiche Ökosysteme nicht zwangsläufig mehr freie Nischen aufweisen (Moore et al. 2001, Wisser et al. 1998 und vgl. „niche opportunity“). Auf der theoretischen Ebene der Nischen-Hypothesen (s. u.) sind jedoch kaum empirische Beweisführungen möglich, da es schwierig ist Systeme zu erzeugen, die einen bestimmten Grad an Nischen-Absättigung besitzen.

Crawley et al. (1999 in Naeem et al. 2000) geben zu beachten, dass die Qualität der Adventivart-Attribute für einen Etablierungserfolg entscheidender als der Artenreichtum sein kann.

Eine Lösung der widersprüchlichen Ergebnisse wird von einigen Autoren in der betrachteten Skalenebene (Aufnahmeflächen [„plots“], Lebensräume, Landschaften, Regionen), auf der die Studien durchgeführt wurden, gesehen (Crawley et al. 1999 in Naeem et al. 2000, „competition is likely to be a scale-dependent process with different effects occurring at different levels“):

- A) Keine kausale Beziehung auf größeren Skalenebenen,
positive und negative Korrelation auf kleineren Skalenebenen

Lonsdale (1999) sieht aufgrund seiner Untersuchungen keine kausale Beziehung zwischen dem Artenreichtum der „einheimischen“ Arten und dem der Adventivarten-Abundanz auf der Ebene von Lebensgemeinschaften.

Sowohl „einheimische“ Arten als auch Adventivarten korrelieren positiv mit der Strukturvielfalt eines Habitates („habitat diversity“).

Wesentlich komplexer ist die Beziehung auf einer niedrigeren Ebene, in der der Wettbewerb zwischen Individuen direkt und indirekt wirksam ist. Hier ist laut Lonsdale (1999) vielleicht eine dritte Achse der Wettbewerbsintensität, die nicht eine einfache Funktion des Artenreichtums der „einheimischen“ Arten ist, involviert.

- B) Positive Korrelation auf größeren Skalenebenen,
negative Korrelation auf kleineren Skalenebenen

Laut Cornell & Karlson (1997 in Levine 2000) liegt auf der Ebene der direkten Interaktionen von Arten zumeist eine negative Beziehung zwischen Artenreichtum und Etablierungswahrscheinlichkeit vor, wenn die Störungsintensität nicht zu groß ist. Dies unterstützt Eltons Hypothese auf kleiner Skalenebene. Aufgrund zahlreicher anderer Studien, die ebenfalls bei moderater Störungsintensität jedoch auf einer größeren Skalenebene durchgeführt wurden und entgegen der Hypothese von Elton eine positive Korrelation feststellten (Planty-Tabacchi et al. 1996, Lonsdale 1999, Levine 2000, Sax 2002), kann die Aussage nicht auf eine höhere Skalenebene projiziert werden.

Diese, bezogen auf die Skalenebene recht unterschiedlichen Resultate unter B), deuten darauf hin, dass neben der Interaktion der Arten, wie sie auf der Populationsebene wirksam ist, auf größeren Raumskalen weitere bestimmende Faktoren hinzukommen, die auf Adventivarten und „einheimische“ Arten gleichermaßen wirken (Deutschewitz et al. 2003). Dabei handelt es sich nach Ansicht verschiedener Autoren (Stohlgren et al. 1999, Levine 2000) um die Faktoren Habitatvielfalt, Störungsintensität und Ressourcen-Heterogenität, die für „einheimische“ Arten genauso entscheidend sind wie für Adventivarten.

Als weiterer Grund für diese gegensätzlichen Beobachtungsergebnisse werden extrinsische Faktoren wie z. B. Wasser- und Nährstoffversorgung, Deckungsgrad, Beweidung, Feuer oder Klima, die mit dem Artenreichtum kovariieren, genannt (Naeem et al. 2000). Auch die Frage in vielen observatorischen Studien, ob die geringe Artendichte bei hoher Adventivarten-Abundanz das Resultat oder der Auslöser der Etablierung ist, kann oft nicht kausal geklärt werden (Levine &

D'Antonio 1999). Dies alles erschwert die Verifizierung oder Falsifizierung von Eltons These durch die erhaltenen Ergebnisse, zumal auch viele Studien einen Mangel an Wiederholungen aufweisen (Burke & Grime 1996), zumeist die resistenteren Lebensgemeinschaften sowie weniger erfolgreiche Adventivarten nicht mit einbezogen werden (Burke & Grime 1996) und in vielen Modellen keine Begrenzungen des Artenreichtums existieren (Wiser et al. 1998).

c Hypothese der leeren Nische („empty niche hypothesis“)

Eine leere Nische ist eine verfügbare ökologische Nische, die nicht von daran angepassten Arten genutzt wird (Crawley 1987, Mooney & Drake 1986, Lodge 1993). Sie kann daher nur auf eine konkrete Art bezogen werden. Leere Nischen sind wie auch besetzte Nischen von der Ressourcenverfügbarkeit und somit auch vom Wettbewerb abhängig.

Nach den Modellen von Lotka (1925) und Volterra (1926) und MacArthur & Wilson (1967) ist Wettbewerb der entscheidende Faktor, der die Etablierung von Adventivarten bestimmt.

Das Konzept der leeren Nische hat sich analog zum Nischen-Begriff wie er schon von Grinnell (1917) definiert wurde, einen starkem Wandel unterzogen.

Auf den Ergebnissen der Konkurrenzversuche an *Paramecium*-Arten von Gause (1937) basierend, entwickelte Hardin (1960) das Konkurrenz-Ausschluss-Prinzip („competitive exclusion“, **Glossar**). Daraus ergab sich für Hutchinson (1959, „Santa Rosalia“-Artikel) die Frage, warum Arten koexistieren können. Die Vielzahl an Hypothesen, die sich mit dieser Frage beschäftigen, lassen sich zwei Theorien zuordnen:

Äquilibrium-Wettbewerbs-Theorie

Unter stabilen (d. h. unveränderten oder periodisch [gleichförmig] veränderten) Umweltbedingungen in Bezug auf die konkurrenzbestimmenden Parameter befinden sich Populationen in einem Gleichgewichtszustand (Äquilibrium). Die Koexistenz wird hier von einer hochgradigen Spezialisierung von Arten und der damit verbundenen Vielzahl ökologischer Nischen bei geringer Nischenüberlappung, d. h. einer geringeren Konkurrenz aufgrund von Nischenseparierung („niche separation“), Ressourcenaufteilung („resource partitioning“), räumlicher Aufteilung (Raumnische, „spatial segregation“), Etablierungslimitierung („recruitment limitation“) und / oder Schädlingsdruck („pest pressure“) abgeleitet (z. B. Hutchinson 1957, Hutchinson 1959, MacArthur & Levins 1967, May 1973, Tilman 1982, „the resource ratio model“ **Glossar**).

Nicht-Äquilibrium-Koexistenz-Theorie

Durch die zeitliche (räumliche, und genetische) Variation von Umweltparametern, die ein Erreichen des Endzustandes im Konkurrenzausschlussprozess, das Äquilibrium, aufgrund z. B. von Störungen, der dichteunabhängigen Mortalität (density-independent mortality) und der Regenerationsnische (Grubb 1977 „regeneration niche“ **Glossar**) verhindern, wird Koexistenz ermöglicht (z. B. Hutchinson 1961, Richerson et al. 1970, Armstrong & McGehee 1976, Connell 1978, Levins 1979; Petraitis et al. 1989).

Die Nicht-Äquilibrium-Koexistenz Theorie hat sich auch aufgrund des Artikels von Wiens (1977, indirekte Interaktionen innerhalb von Lebensgemeinschaften und auch deren abiotische Umwelt sind häufig / diverse Lebensgemeinschaften sind in ihrer Struktur sehr variabel und nicht im Äquilibrium) weitgehend durchgesetzt und wurde auch von Hutchinson (1961) nach seinem [Hutchinsons] Paradigmenwechsel vertreten.

Die leere-Nische-Hypothese in der Adventivarten-Thematik geht auf die Nischentheorie von Elton (1958, „richer communities provide more niches overall and more empty niches open for invasion“) und MacArthur (1970) u. a. zurück. Auch hier hat sich das Verständnis durch den Paradigmenwechsel geändert, sodass heute zumeist eine leere Nische auf der Basis der Nicht-Äquilibrium-Koexistenz Theorie verstanden wird (Chesson 1991, Grime 2001), in der z. B. die Regenerationsnischen (Grubb 1977) oder die Phänologie von Arten berücksichtigt werden.

Eine Evaluierung dieser Theorie mittels empirischer Untersuchungen ist jedoch weiterhin kaum möglich, weswegen sie in der Adventivarten-Thematik nur von geringer praktischer Bedeutung ist und zumeist in theoretischen Abhandlungen erwähnt wird (Mack 1996, Levine & D'Antonio 1999).

d Das Konzept der Nischen-Opportunität

Das vielschichtige Konzept der Nischen-Gelegenheit (Nischen-Opportunität, „niche opportunity“, Shea & Chesson 2002) definiert die Konditionen einer Lebensgemeinschaft bezüglich Ressourcen, natürlichen Feinden und der abiotischen Umwelt, die potentiell eine Etablierung von Adventivarten fördern. Interaktionen zwischen diesen Faktoren sowie deren Variation in Raum und Zeit werden ebenfalls berücksichtigt. Daher können bestimmten Lebensgemeinschaften keine statischen, freien Nischen zugeordnet werden, sondern die Möglichkeit von freien Nischen variiert in Zeit und Raum. Die Nischen-Opportunität variiert ebenfalls zwischen den Lebensgemeinschaften, steigt aber im Allgemeinen mit zunehmender Intensität

(Stärke und Frequenz) an Störung, wenn die „einheimischen“ Arten nicht gut an die Störungsereignisse angepasst sind. Die Nischen-Opportunität ergibt sich wiederum aus einer Ressourcen-Opportunität (hohe Verfügbarkeit von Ressourcen, die eine Adventivart benötigt, inklusive mutualistischen Effekten), einer Befreiungs-Opportunität oder einer förderlichen Kombination aus Ressourcen, natürlichen Feinden und Standortbedingungen sowie deren Variabilität in Raum und Zeit.

Mit ihrem Konzept bieten Shea & Chesson (2002) eine Erklärung für die zum Teil kontroversen empirischen Ergebnisse in der Beziehung von Adventivartenanteil und Artenreichtum von Lebensgemeinschaften, indem sie diese auf verschiedene Raumskalen und kovariierende externe Faktoren zurückführen.

Sie postulieren, dass im Allgemeinen eine negative Beziehung zwischen Adventivartenanteil und Artenreichtum an „einheimischen“ Arten besteht. Jedoch kann, bezogen auf größere Raumskalen, eine Kombination von Datensätzen mit negativen Beziehungen insgesamt eine positive Beziehung ergeben.

e Störungen "community disturbance hypothesis"

Nach der „intermediate disturbance hypothesis“ (IDH) von Connell (1978, vgl. auch Grime 1973, Huston 1979), ursprünglich für tropische Regenwälder und Korallenriffe formuliert, wird das Auftreten von Störungsereignissen als Ursache für eine zeitweilige Verminderung von Konkurrenz betrachtet. Bei mittlerer Störungshäufigkeit bzw. Intensität sollen maximale Anzahlen an koexistierenden Arten auftreten. Im „hump-back“ Modell von Grime (1979, 2001) werden noch weitere Faktoren wie z. B. Stress berücksichtigt.

In der experimentellen Untersuchung von Burke & Grime (1996) wurde die „intermediate disturbance hypothesis“ mit Hilfe von Adventivarten untersucht. Störungsereignisse in der rezipierenden Umwelt sollen nach einer Vielzahl an Autoren in erheblichem Maße auch für eine erhöhte Etablierungswahrscheinlichkeit („recruitment ability“) von Adventivarten verantwortlich sein (Elton 1958, Fox & Fox 1986, Crawley 1987, Hobbs & Huenneke 1992, Lodge 1993, Robinson et al. 1995, Burke & Grime 1996, Wisser et al. 1998, Prieur-Richard & Lavoirel 2000).

Als Folge einer Störung treten neben bzw. mit den (räumlichen) Strukturveränderungen auch Veränderungen der Lebensvorgänge auf. Die Individuen einer Biozönose, die durch Störung weniger Struktur und funktionale Beziehungen besitzt, dürften im Vergleich zur ursprünglichen Situation eine geringere Konkurrenzkraft aufweisen, insbesondere wenn die Störung mit einer Verletzung oder dem Absterben von Individuen einhergeht.

Damit „öffnet“ Störung eine Nische für Adventivpflanzen (Wiser et al. 1998, Prieur-Richard & Lavorel 2000), indem die Ressourcenverfügbarkeit erhöht und die Konkurrenzkraft der „einheimischen“ Arten gesenkt wird. Ob aufgrund eines Störungsereignisses eine erhöhte Etablierungswahrscheinlichkeit auftritt, ist entscheidend von der Anpassung der „einheimischen“ Arten an die entstandenen Habitatsbedingungen abhängig (Sax & Brown 2000). Diese Anpassung könnte die Ursache des geringen Anteils an Adventivpflanzenarten in Grünland- und Magerrasengesellschaften sein, in denen durch Schnitt regelmäßig Störungen erzeugt werden. Besonders Störungen, die auf einen anthropogenen Einfluss zurückzuführen sind, können großflächig Habitatbedingungen erzeugen, an die die Adventivarten besser angepasst sind (z. B. Koadaptation) als die „einheimischen“ Arten vieler Regionen, in denen offener Boden, Düngung und Tritt (z. B. durch Beweidung in Neuseeland) in der Evolutionsgeschichte keine große Rolle spielten (McIntyre & Lavorel 1994; Landsberg et al. 1999).

Auch das Vermögen einiger Adventivarten, Ressourcen schneller umzusetzen (Lonsdale 1999, Dukes & Mooney 1999, Callaway & Aschehoug 2000), ist eine Adaptation, die sich bei einer im Zuge von Störungen häufig auftretenden gesteigerten Ressourcenverfügbarkeit positiv auswirkt (z. B. *Lupinus polyphyllos*, Volz 2003).

Hobbs & Huenneke (1992) postulierten, dass Interaktionen zwischen verschiedenen Störungstypen häufig zu einer sehr hohen Etablierungsrate führen. Auch zeigte sich, dass ein niedriges Niveau an Stress (**Glossar**) in Interaktion mit Störungen eine Ursache für eine erhöhte Etablierungswahrscheinlichkeit ist (Alpert et al. 2000).

Störungen sind jedoch kein notwendiges Kriterium für eine Etablierung von Adventivarten (Wiser et al. 1998, Levine & D'Antonio 1999) und auch gegensätzliche Zusammenhänge sind möglich. So kann bei ausbleibender Störung die Etablierungswahrscheinlichkeit von Adventivarten steigen, wie dies in Bereichen aufgegebener Landnutzung (*Heracleum mantegazzianum*, *Lupinus polyphyllos*, *Solidago canadensis*, *S. gigantea*. in Europa) oder bei Verhinderung von Bränden in der nordamerikanischen Prärie (Milchunas et al. 1989) zu beobachten ist. Daher scheint die Etablierungswahrscheinlichkeit von Adventivarten auf einer größeren räumlichen Ebene stärker mit der Veränderung von Störungsregimen als mit dem absoluten Maß an Störung zu korrelieren (doch siehe Horvitz et al. 1998: „High current levels of disturbance within communities may increase their invasibility“).

f „Fluctuating resource availability theory“

Die umfassende Theorie der fluktuierenden Ressourcenverfügbarkeit (auch Theorie der kurzfristigen Nährstoffüberschüsse genannt), die man in Ansätzen schon bei Huenneke et al. (1990), Thompson et al. (1995), Burke & Grime (1996) und Stohlgren et al. (1999), findet, wurde von Davis et al. (2000) entwickelt.

Danach erhöht sich die Etablierungswahrscheinlichkeit von Adventivarten in einer Lebensgemeinschaft mit der Zunahme von ungenutzten Ressourcen und einer damit verbundenen geringeren Intensität der Konkurrenz.

Die Theorie ist mechanistisch²⁴ und quantitativ, sodass laut Davis et al. (2000) Veränderungen der Etablierungswahrscheinlichkeit messbar werden durch (I) Ankunft und Überleben von Diasporen und (II) Zunahme des Biomasseanteils oder des Deckungsgrades bei gleicher Einführungsrate („propagule pressure“).

Alle Faktoren, die die Menge nicht genutzter Ressourcen erhöhen, z. B. sinkender Ressourcenverbrauch, nach Störung oder Erhöhung der Ressourcenversorgung (z. B. Witterung, Eutrophierung), erhöhen auch die Etablierungswahrscheinlichkeit sowohl von „einheimischen“ Pflanzen als auch von Adventivpflanzen (Davis et al. 2000). So ist die Kombination Nährstoffreichtum und Störung für die Etablierung besonders förderlich (Beispiele in Burke & Grime 1996, Davis et al. 2000).

Dabei ist die Zunahme von ungenutzten Ressourcen räumlich und zeitlich veränderlich innerhalb einer Lebensgemeinschaft. Davis et al. (2000) führen viele unausgewogene Ergebnisse darauf zurück, dass diese Varianz in den Studien oft missachtet wurde. So können räumlich stark begrenzte Störungen (z. B. grabende Tiere) zu kleinräumigen Ressourcenüberschüssen führen, die die Etablierungswahrscheinlichkeit erhöhen (Hobbs & Mooney 1985 in Davis et al. 2000). Anhand der Theorie führen Davis et al. (2000) an, dass die intensive Konkurrenz in produktiven Lebensgemeinschaften die Etablierungswahrscheinlichkeit über die meiste Zeit hinweg verringert, obwohl diese Gemeinschaften bei periodischen Störungen zeitweise eine höhere Etablierungswahrscheinlichkeit aufweisen können.

²⁴ Mechanistische Beziehung zwischen Etablierungswahrscheinlichkeit und Ressourcenversorgung, die zu Grunde liegenden Ursachen können jedoch vielfältig sein.

3 Populationsbiologie

3.1 Definitionen

3.1.1 Populationsbiologie

Die Populationsbiologie untersucht die Lebensphasen und -vorgänge in Populationen (Urbanska 1992). Sie kann unterteilt werden in die Populationsökologie, die die Struktur und Dynamik von Populationen sowie dessen Wechselwirkungen zur Umwelt untersucht, und in die stärker auf Evolutionsforschung ausgerichtete Populationsgenetik, die die genetische Variabilität und die Verteilung der genetischen Varianz innerhalb und zwischen Populationen einer Art (Polymorphismen) sowie zwischen verschiedenen Arten (Genetische Divergenz) analysiert.

3.1.2 Population

Nach dem Panmixie Konzept ist eine „Population [...] eine Gruppe von Individuen, die sich effektiv und in beliebigen Kombinationen paaren, wobei das Paarungsmuster für jedes Individuum der Gruppe gilt. Eine so definierte Population soll nun von einer anderen völlig oder weitgehend isoliert sein, so da[ss] kein oder höchstens ein begrenzter Genflu[ss] stattfinden kann“ (Urbanska 1992). Räumliche und zeitliche Verhältnisse werden dabei jedoch nicht näher beleuchtet (Urbanska 1992).

Diese stärker populationsgenetisch ausgerichtete Betrachtungsweise steht der populationsökologischen, weiter gefassten Definition, angelehnt an Silvertown (1987) und Roughgarden et al. (1989) gegenüber. Danach wird eine Gruppe von Individuen der gleichen Art als Population bezeichnet, wenn diese innerhalb eines bestimmten Gebietes vorkommt. Hierbei wird der Gebietsbezug sehr unterschiedlich aufgefasst. Er reicht von der natürlichen Ausbreitungsgrenze einer Art („distribution of the species“, Andrewartha & Birch 1984) bis hin zur vollkommen subjektiven Einteilung durch den Beobachter (Ricklefs 1990 in Berryman 2002). Huffaker et al. (1999 in

Berryman 2002) definiert das Gebiet einer Population als das Areal, in dem Reproduktion und Überleben der Individuen über viele Generationen möglich sind und „normale“, sich häufig ereignende Ausbreitungs- und „Immigrations“-Ereignisse stattfinden.

Die Definition von Berryman (2002), der auch hier gefolgt wird, verbindet diese Artkennzeichen mit der zeitlichen Komponente, die von Urbanska (1992)²⁵ angeführt wird, und der Definition von Cole (1957 in Tamarin 1978), nach der eine Population eine biologische Einheit ist, deren Teilbereich ähnliche demographische Raten²⁶ besitzt.

Eine Population ist nach Berryman (2002) eine Gruppe von Individuen der gleichen Art, die in einem Areal zusammen vorkommen, in dem normale²⁷ Ausbreitungs- und / oder Immigrationsprozesse möglich sind, in dem jedoch Veränderungen der Individuenanzahl weitgehend durch die Geburten- und Sterberate bestimmt sind. Innerhalb des Areals müssen die Voraussetzungen zur Reproduktion und zum Überleben nicht jeder Zeit gegeben sein (Berryman 2002).

Eine detaillierte Abhandlung des Populationskonzeptes bieten Andrewartha & Birch (1984).

3.1.3 Individuum

Harper (1977) definierte das genetische Individuum (Genet) als grundlegende evolutive Einheit, als Produkt einer einzelnen Zygote (Jackson et al. 1985 in Urbanska 1992). Hartmann (1957 in Urbanska 1992) lässt auch die asexuelle Entstehung von Individuen zu (vergleiche auch Silvertown 1987). Urbanska (1985, 1989) und Tuomi & Vuorisalo (1989 in Urbanska 1992) nennen die physiologische Unabhängigkeit und die strukturelle Autonomie als entscheidende Kriterien, unabhängig von der asexuellen oder sexuellen Entstehungsweise.

²⁵ Urbanska (1992): „Eine Population ist eine Gruppe von Individuen, die der gleichen taxonomischen Einheit angehören und sowohl im gleichen Raum wie zum selben Zeitpunkt zusammen vorkommen“.

²⁶ Unter den demographischen Raten wird Wachstum, Regression, Stagnation, Fekundität und Mortalität der Individuen verstanden.

²⁷ Im Gegensatz zur sehr geringen Migrationsrate bei Metapopulationen.

3.1.4 Subpopulation

Eine Subpopulation, auch Dem (engl.: „deme“) genannt, ist eine Untereinheit einer Population. Bei einigen Autoren beinhaltet die Definition der Subpopulation, dass der Austausch von Genen zwischen den Subpopulationen vermindert ist oder nicht stattfindet. Innerhalb eines Deme muss nach Simpson (1961 in Berryman 2002) zumindest potentiell das Panmixie-Konzept erfüllt sein. Beklemishev (1960) bezeichnet Bereiche einer Population, in denen die Individuendichte zunimmt, als Subpopulation, auch wenn diese durch den Eintrag von Diasporen aus anderen Bereichen unterhalten wird. In der vorliegenden Arbeit wird der Begriff Subpopulation in seiner allgemeinverständlichen Weise als Teilbereich einer Population verwendet (siehe auch Berryman 2002).

3.1.5 Metapopulation

Der Begriff der Metapopulation wurde von Levins (1970) und White (1979) geprägt und von Hanski & Gilpin (1991), Hanski (1996) weiterentwickelt (vergleiche auch die Gleichgewichtstheorie der Inselbiogeographie, MacArthur & Wilson 1967, Superpopulation, Beklemishev 1960 und die natürliche Population, Andrewartha & Birch 1984). Die meisten Modelle der Metapopulation basieren auf einem Besiedlungs–Aussterbe-Gleichgewicht von Individuen in verschiedenen Lokalitäten. Eine Metapopulation beschreibt in diesem Sinne eine Population von lokalen Populationen, die in der Regel klein, von beschränkter Lebensdauer und durch Migration von Individuen untereinander verbunden sind (Levins 1970). Migrationsereignisse treten zwischen den Populationen im Vergleich zu den lokalen Populationen bzw. Subpopulation selten auf (Berryman 2002). Als Beispiele aus dem Pflanzenreich können hier die Vegetation von Inseln, Binnensalzstellen, Hochmooren und die Wasserpflanzen von Seen und Kleingewässern genannt werden.

3.2 Populationsökologie

Die Demographie als Kernbereich der Populationsökologie hat ihren Ursprung in der Humanmedizin und wurde im Versicherungswesen weiterentwickelt. Außerhalb von Untersuchungen der menschlichen Bevölkerung fand die Populationsökologie zunächst in der Zoologie und seit wenigen Jahren auch im Bereich der Botanik Anwendung. In der Populationsökologie sind Populationsdynamik, Individuendichten und Lebenszyklen sowie die Regulierung dieser Faktoren durch interspezifischen (z. B. die Räuber-Beute Beziehung) und intraspezifischen Wettbewerb und Umweltfaktoren aus allgemein demographischer, evolutionsbiologischer und naturschutzfachlicher Sicht von zentraler Bedeutung. Schon früh wurden dabei in vielen Studien Lebensstafeln (**Glossar**) zur Beschreibung von Lebenszyklen und zur Erfassung von demographischen Raten benutzt sowie die ersten Modelle in der Ökologie entwickelt. Durch die Anwendung von „population viability analysis“ (PVA) und Matrixanalysen im Bereich der Populationsökologie werden in den letzten Jahrzehnten verstärkt praktische Naturschutzkonzepte entwickelt. Die Untersuchungen von populationsbiologischen Fragestellungen mit Hilfe von Matrizen ist besonders durch die Arbeiten von Caswell (1989) als standardisierte Methode im Naturschutz insbesondere in den USA etabliert worden (Tuljapurkar 1990 in Ebert 1999) und findet seit ca. 10 Jahren, einhergehend mit der verbesserten Möglichkeit der Datenverarbeitung, eine verstärkte Anwendung.

Begriffsdefinition: Demographische Raten (engl. „vital rates“):

Wachstum, Regression, Stagnation, Fekundität und Mortalität

Unter den demographischen Raten werden die Anteile an Individuen einer Population verstanden, deren Lebenszyklusübergänge innerhalb eines Untersuchungsintervalls durch Wachstum, Rückentwicklung (Regression), Stagnation der Größe oder Absterben gekennzeichnet sind. Als Fekundität wird die Anzahl der (weiblichen) Nachkommen pro reproduktivem Individuum, die im Mittel in diesem Zeitraum gebildet werden bezeichnet²⁸.

²⁸ Bezieht man die demographischen Raten auf die Bereiche einer Matrix, so lassen sich nach Caswell (1996) demographische Raten niedrigerer Ordnung berechnen, indem man den Anteil verschiedener realer demographischer Raten, aus der sich eine demographische Rate, d. h. ein Bereich der Matrix wie z. B. Wachstum, zusammensetzt, errechnet.

3.2.1 Population Viability Analysis (PVA)

In den späten 1970er Jahren begann man über die herkömmliche Naturschutzpraxis der Unterschutzstellung von Gebieten hinaus auch den Lebenszyklus gefährdeter Arten zu berücksichtigen. Dabei war die "population viability"-Analyse ein wichtiger Schritt zur Entwicklung von wissenschaftlich begründeter Artenschutzplanung (Beissinger & Westphal 1998, Menges 2000, de Kroon et al. 2000).

Die Motivation zur Entwicklung dieser Methode entstand in dieser Zeit durch die starke Zunahme der Habitatzerstörung im Bereich des tropischen Regenwaldes und eine damit einhergehende bewusstere Wahrnehmung der nicht weniger dramatischen Situation in den gemäßigten Zonen und wurde gefördert durch wissenschaftliches Interesse an der Populationsgenetik (Kapitel 2.3 Genetischer Aspekt) von fragmentierten Populationen.

Die "population viability"-Analyse evaluiert zumeist demographische Daten und Modelle, um eine Wahrscheinlichkeit zu bestimmen, mit der eine Population einen willkürlich gewählten Zeitraum überstehen wird (Boyce 1992).

Häufig werden gemessene demographische Daten in einem stochastischen²⁹ Projektionsmodell verarbeitet, welches eine möglichst realitätsnahe Populationsdynamik prognostizieren soll (Burgman et al. 1993). In komplexeren Modellen werden umweltbedingte Variationen von Kenngrößen entweder durch die direkte stochastische Verrechnung von Varianzen anstelle von Mittelwerten oder durch Perturbation simuliert.

In der Anfangszeit dieser Forschungsrichtung wurde das quantitative Abschätzen des Aussterberisikos einer einzelnen Population oder aller Populationen einer Art für einen zukünftigen Zeitpunkt zunächst anhand der Berechnung der Mindestgröße einer sich selbsterhaltenden Population („minimum viable population“, MVP)³⁰ durchgeführt. Es wurde z. B. die Populationsgröße berechnet, bei der eine 95 %ige Wahrscheinlichkeit besteht, dass diese in 100 Jahre noch (selbsterhaltend) existiert (Boyce 1992). Die Untersuchung von „minimum viable“ Populationsgrößen ist mit dem Namen Michael Soulé verbunden, der viele Aspekte dieser Methode prägte.

²⁹ Die stochastischen Modelle wie sie in den Programmen STOCHMVP, VORTEX (Lacy et al. 1995) und INMAT2AC verwendet werden, beziehen Veränderungen von Variablen ein, die mit einer bestimmten Verteilung in der Wahrscheinlichkeit ihres Auftretens variieren. Als stochastische Variabel werden demographische, Umwelt- und genetische Veränderungen simuliert. In komplexeren Modellen werden auch Interaktionen miteinbezogen.

³⁰ Aufgrund der Mutationsrate wird als Faustregel im Tierreich eine MVP von mindestens 5 000 Individuen angenommen. Als Schutz gegen Inzucht wird häufig eine Populationsgröße von mindestens 50 Individuen genannt. Diese Regeln wurden jedoch häufiger widerlegt als bestätigt.

Aufgrund der zahlreichen praktischen Schwierigkeiten bei der Berechnung und der Unsicherheit des erzielten Ergebnisses ist man dazu übergegangen, die etwas weniger unsichere Prognose der Quasi-Extinktion anzugeben (Ginzburg et al. 1982). Diese gibt die Populationsgröße an, bei der ein unausweichliches Aussterben z. B. durch Eintreten des Allee-Effekts wahrscheinlich wird und Managementmaßnahmen durchgeführt werden sollten. Im Laufe der Forschungsentwicklung konnte die Aussagekraft mancher PVA durch die Einbeziehung des Metapopulations-Konzeptes gestärkt werden.

Morris & Doak (2002) lehnen jedoch eine Managementempfehlung, die aufgrund von Aussterbewahrscheinlichkeiten erfolgt aufgrund der Ungenauigkeit dieser Methode grundsätzlich ab. Ludwig (1996) hält die Zeitperiode bis zum Aussterben einer Population für einen irreführenden Faktor, da er stark von der „natürlichen“ [artspezifischen, mittleren] Populationsgröße abhängt. Auch werden in vielen stochastischen Modellen nur ein lineares Verhalten der Populationswachstumsrate gegenüber Faktoränderungen und meist auch keine katastrophalen Zustandsänderungen berücksichtigt (Ludwig 1996). Zudem stellt Ludwig (1999) fest, dass die angegebenen Zeiträume häufig Konfidenzintervallgrenzen aufweisen, die die Aussterbezeit bedeutungslos erscheinen lassen.

PVA Modelle werden in der Regel zum Schutz von Arten angewendet. Selten werden sie zur Abschätzung von maximal tolerierbaren Populationsgrößen („maximum tolerable populations“, MTP) oder zur Entwicklung von Managementmethoden genutzt, deren Ziel es ist, eine Population in ihre Ausbreitung zu hindern. Jedoch kann hier eine Zunahme dieser Studien beobachtet werden.

Im Rahmen von PVA finden zum Teil auch Matrixmodelle Anwendung. Matrixmodelle werden dabei zumeist zur Prognose verwendet. In einigen Studien wird diese Methode jedoch gemäß ihres Schwerpunktes auch im Bereich der Populationsanalyse (s. u.) inklusive Untersuchungen kausaler Zusammenhänge und den daraus abgeleiteten Managementmaßnahmen genutzt. Die aus der Populationsanalyse abgeleiteten Aussagen wie Elastizität und Sensitivität sind zudem, entgegen denen der „herkömmlichen“ PVA (experimentell) überprüfbarer und weisen oft eine weitaus höhere Verlässlichkeit auf (Benton & Grant 1999). Anwendungsgebiete und Methoden der PVA werden umfassend von Beissinger & McCullough (2002) sowie Morris & Doak (2002) beschrieben. Lindenmayer et al. (1993) verfassten zur Managementthematik einen ausführlichen Übersichtsartikel.

3.2.2 Matrixmodelle

In demographischen Analysen von Pflanzen und Tieren finden häufig Matrix- Populationsmodelle Anwendung (van Groenendael et al. 1988, Heppell et al. 2000). Matrixmodelle sind in Studien von über 250 verschiedenen Lebewesen, von Polychaeten (Levin et al. 1996) über Meeresschildkröten (Crouse et al. 1987) und Vögel (Sæther & Bakke 2000) bis hin zu Walen (Brault & Caswell 1993) sowie im Pflanzenreich von Moosen (Rydgren & Økland 2002) bis hin zu Bäumen (Silvertown et al. 1993) verwendet worden.

Matrixmodelle geben im Allgemeinen Aufschluss über den Lebenszyklus der untersuchten Individuen und die Umwelt, in der sich die Population befindet.

Sie beschreiben die Dynamik strukturierter Populationen auf der Grundlage von Übergangswahrscheinlichkeiten zwischen Altersklassen (Leslie Matrix) oder Lebenszyklus-Stadien (Lefkovitch Matrix) (Caswell 2001, Heppell et al. 2000).

In dem von Leslie (1945, in Zusammenarbeit mit Elton) auf der Basis von humandemographischen Modellen entwickelten Matrix-Populations-Modell, konnten in Matrixschreibweise zwei populationsökologische Prozesse, die altersspezifische Mortalität und die altersspezifische Reproduktion, die zuvor getrennt behandelt wurden, in einem Modell inkorporiert werden³¹.

Lefkovitch (1965) entwickelte aus dem Leslie-Modell in den 1960er Jahren ein auf Lebenszyklusstadien basierendes Modell, welches zur Darstellung von populationsökologischen Prozessen geeigneter ist, da Lebenszyklusübergänge und Fekundität meistens stärker mit Größe bzw. Entwicklungsstadium als mit dem Lebensalter korrelieren (Caswell 2001). Zudem ist das Lebensalter von Pflanzen im Gegensatz zu Größe / Stadium in Daueruntersuchungsflächen oft nicht ohne größere Einflussnahme auf das Untersuchungsobjekt messbar.

Diese Modelle haben sich aufgrund der Standardisierung, der eindeutigen Interpretationsmöglichkeit und einfachen Handhabung mittels verschiedener Software-Programme in vielen Bereichen der Populationsbiologie zu einem häufig verwendeten Methodenansatz entwickelt (van Groenendael et al. 1988, Caswell 1989, Tuljapurkar & Caswell 1997). Im Vergleich zu vielen anderen Modellen zeichnen sich Matrixmodelle durch nur wenige abstrakte, im Sinne von wenig fundierten oder stark vereinfachenden Annahmen³², aus.

³¹ Weitere Autoren die unabhängig voneinander Matrixmodelle entwickelten, werden von Caswell (2001) genannt.

³² Hier sind die zum Teil mehr oder weniger willkürliche Klasseneinteilung und die durch Projektion erhaltenen intrinsischen Parameter zu nennen.

Durch den starken Einfluss der empirischen demographischen Werte sind die Modelle, wenn sie zur Populationsanalyse genutzt werden, sehr wirklichkeitsnah. Diese Eigenschaften prädestinieren diese Methode, als einfaches Verfahren zur Berechnung von intrinsischen Kenngrößen (Diskussion), auch aus größeren Datenmengen zu dienen, die den Zustand einer Population zum Zensuszeitpunkt beschreiben (Caswell 2001). Durch Einführung eines weiteren abstrahierenden Schrittes, der Perturbation, können Matrixmodelle genutzt werden, um Sensitivitätsanalysen durchzuführen (de Kroon et al. 1986, 2000, Caswell 2001). Damit lassen sich sowohl Stadien, die sensitiv auf einen Eingriff reagieren, feststellen, als auch mittels „life table response experiments“ (LTRE, Caswell 1996, 2001, Horvitz et al. 1997) Erkenntnisse über die demographischen Ursachen von Strukturdifferenzen zwischen verschiedenen Populationen gewinnen. Der Schwerpunkt dieser Methode liegt daher auf der systematischen³³ Analyse von demographischen Daten.

Die dem System innewohnenden, intrinsischen Populationsparameter, die als Ergebnisse der demographischen Analyse (Populationsanalyse) mithilfe von Matrixberechnungen erhalten werden, können durch eine Projektion der Populationsentwicklung (Horvitz et al. 1997) veranschaulicht werden. Im Gegensatz zu den intrinsischen Parametern des Ist-Zustandes, die durch Projektion bei der Populationsanalyse erhalten werden, erreichen Prognosen, die mit deterministischen³⁴, umwelt- und zeitinvarianten Matrixmodellen durchgeführt werden, nur eine unzureichende Genauigkeit, da sie die real sehr variablen Faktoren, die eine Population beeinflussen, nur unzureichend abbilden. Durch eine stochastischen Abfolge von empirisch erhobenen Matrizen sowie durch das Ersetzen der fixen Übergangswahrscheinlichkeiten der Matrixelemente durch empirisch begründete Funktionen, die Wachstum, Stagnation, Regression und Fekundität der Individuen in Abhängigkeit von Dichte und anderen Faktoren berücksichtigen, lassen sich die Prognosefähigkeiten verbessern.

In der einfachen, deterministischen Form einer Matrix wird die Gleichung $n(t+1)=A n(t)$ zur Ermittlung einer Populationsmatrix aus den Daten einer Population zu zwei Zeitpunkten t und $t+1$ benutzt. Hier steht A für eine quadratische, variabel dimensionale Übergangsmatrix und n für den Vektor, der die Anzahl von Individuen

³³ Eine systematische Analyse ermöglicht die Erkenntnis, in wieweit die Gefährdung einer Art durch populationsbiologische Eigenschaften verstärkt wird oder ob eine Managementmaßnahme aus Kenntnissen des Systems abgeleitet werden kann.

³⁴ Als deterministisch werden Modelle bezeichnet, die im Gegensatz zu probabilistischen Modellen bei gegebenen Anfangskonditionen immer wieder zum selben Ergebnis führen.

in jeder Klasse beschreibt. Die Matrix A (Beispiel-Matrix Tabelle 2a Seite 92) kann unterteilt werden in die Bereiche (i) Stagnation (die Diagonalelemente von links oben nach rechts unten, oft auch als Überlebensraten, „survival rates“ oder Überleben³⁵ bezeichnet), (ii) Wachstum (die Elemente unterhalb der Diagonalen), (iii) Regression (die Elemente oberhalb der Diagonalen) und (iv) Fekundität (die Elemente der ersten Reihe oder der letzten Spalte). Dabei beziehen sich die oben genannten Bereiche, die auch als demographische Raten bezeichnet werden können (s. o.), bei einer stadienbasierten Matrix auf eine Veränderung der Biomasse oder der Individuengröße bzw. auf die Produktion von Nachkommen.

Der dominante Eigenwert (λ) der Matrix A wird als asymptotische Wachstumsrate bzw. als intrinsische Wachstumsrate der Population interpretiert. Eine beobachtete Wachstumsrate wird direkt anhand der Veränderung der Individuenanzahl innerhalb eines Beobachtungszeitraums berechnet. Wachstumsraten beziehen sich auf ein Zeitintervall, das durch die Zensustermine vorgegeben ist. λ -Werte größer, kleiner oder gleich eins zeigen exponentielles Wachstum, exponentielle Regression oder Stagnation der Individuenanzahl einer Population an. Daneben treten je nach Dimension der Matrix eine Anzahl weiterer Eigenwerte auf. Im Weiteren bezieht sich der Begriff λ , wenn nicht ausdrücklich ein anderer Bezug angegeben wird, auf den „dominanten“ Eigenwert. Von einigen Autoren wird λ als ein Maß für die Fitness einer Population benutzt.

Der rechte Eigenvektor (w) (**Glossar**) der Matrix gibt die asymptotische Populationsstruktur wieder. Er wird auch stabile Stadien- bzw. Altersverteilung genannt. Sowohl die Populationswachstumsrate als auch die stabile Stadienverteilung sind von der für die Projektion benutzte Anfangspopulation unabhängig (Ergodizität³⁶).

Der linke Eigenvektor (v) (**Glossar**), der reproduktive Wert, entspricht den Beiträgen der einzelnen Klassen zur Reproduktion unter Berücksichtigung von Fertilität und Überlebenswahrscheinlichkeit. Eine Vielzahl weiterer demographischer Indices (Lebensspanne, Fekundität, ...) kann mit Hilfe einer Matrix ermittelt werden.

Die Sensitivität der Populationswachstumsrate gegenüber Veränderungen der Werte der einzelnen Matrixelemente ergibt sich aus dem Kreuz-Produkt der Vektorelemente des linken und rechten Eigenvektors. Sensitivitätswerte geben eine additive absolute Veränderung in λ bezüglich einer absoluten Veränderung eines

³⁵ In der vorliegenden Arbeit werden unter „Überleben“ alle Matrixelemente mit Ausnahme der Fekundität verstanden.

³⁶ Ergodizität ist gegeben, wenn die Matrix irreduzibel und primitiv ist und somit ein Eigenwert nach dem Perron-Frobenius Theorem existiert (Caswell 2001).

Matrixelementes an (Caswell 1978, 1989). Demgegenüber wird bei einer Elastizitätsberechnung die proportionale Veränderung von λ bezüglich einer proportionalen Veränderung der Matrixelemente berechnet (de Kroon et al. 1986, 2000, Benton & Grant 1999). Sensitivitäts- und Elastizitätsanalysen sind prospektive Analysen. Bei retrospektiven Analysen, z. B. den „life table experiments“, benutzt man Sensitivitätswerte, um beobachtete Unterschiede in den Populationswachstumsraten zwischen verschiedenen Populationen in den Beitrag, den einzelne Matrixelemente durch Varianz und Kovarianz leisten, zu unterteilen (Caswell 1989, 1996, Levin et al. 1996).

Durch den Vergleich der beobachteten Stadienverteilung mit der stabilen Stadienverteilung lässt sich feststellen, ob die Populationsstruktur die momentanen Umweltverhältnisse widerspiegelt oder eine Veränderung der Populationsstruktur wahrscheinlich ist (z. B. seneszente Populationen).

Matrixmodelle sind deterministisch, räumlich nicht explizit, analytisch, statisch, prozessbasiert, zeitlich diskret (Turner et al. 2001) und in der hier verwendeten Form dichteunabhängig. Daher müssen bei der Anwendung bestimmte Charakteristika und Einschränkungen, insbesondere die Grenzen des Anwendungsbereiches beachtet werden, um die Ergebnisse sinnvoll und kritisch interpretieren zu können. Die homogene und konstante Umwelt, die bei den Projektionsberechnungen angenommen wird, sofern die Kenngrößen nicht direkt anhand von Algorithmen aus der Matrix berechnet werden, verdeutlicht, dass die erhaltenen Ergebnisse sich auf den Zeitraum zwischen den Zensusterminen beziehen und daher keine Prognosen sind.

Durch das Einsetzen von proportionalen Übergängen einer Ausgangsklasse, der Parametrisierung, wird davon ausgegangen, dass das Mittel der empirisch erfassten Übergänge zwischen den Klassen adäquat die Lebenszyklusübergänge beschreibt. Diese Voraussetzung ist jedoch z. B. bei der „gap-dependence“ von Keimlingen oder bei einer großen Variabilität nicht immer gegeben (Zuidema 2000).

Zudem können einige den Lebenszyklus beeinflussende Faktoren, z. B. die Menge der Speicherstoffe in den Wurzeln praktisch nicht erfasst werden, wenn diese durch den Spross nicht wiedergespiegelt werden, wie es z. B. vor Ausbildung des reproduktiven Stadiums vorkommen kann. („the assumption that demographic rates solely depend on the current size of an individual is often not realistic“, Ehrlén 2000).

Probleme treten in stadienbasierten Matrizen auf, wenn z. B. aufgrund einer geringen Individuenzahl einer Stadienklasse eine Überlebenswahrscheinlichkeit von 100 % beobachtet wird.

Auch gilt es zu beachten, dass eventuelle Doppelbelegungen eines Matrixelementes auftreten können, so können Elemente des Fekunditätsbereiches einer Matrix auch einen Anteil an Regression beinhalten.

Die Korrelation der demographischen Raten untereinander ist ein wichtiger Aspekt, besonders wenn Matrizen zur prospektiven Analysen oder zur Prognose eingesetzt werden (z. B. Tuljapurkar 1982, Orzack 1993).

Die Anzahl der Klassen und deren Einteilung muss sehr sorgfältig erarbeitet werden, da diese zum Teil willkürliche Festlegung starken Einfluss auf die demographischen Raten (Caswell 1989) sowie die Elastizitätsberechnungen hat (Enright et al. 1995, Boucher 1997, de Matos & Silva Matos 1998 in Benton & Grant 1999). Ebenso können laut Mills et al. (1999) und Wisdom et al. (2000) Ungenauigkeiten in der Parameterabschätzung und die Variation der Individuen die demographischen Raten, die Populationswachstumsrate und die Elastizitätsberechnung beeinflussen.

Die Ergebnisse einer Matrix sind daher kodeterminiert durch die Konstruktion und die Parametrisierung (**Glossar**) des Modells. Dies gilt insbesondere für langlebige Arten, da hier die Einteilung der Klassen (vgl. z. B. *Nothofagus* in Enright & Ogden 1979, *Bertholletia* in Zuidema 2000) und die Parametrisierung (vgl. z. B. Batista et al. 1998, Hoffmann 1999 in Zuidema 2000) noch variabler vorgenommen werden kann.

Bei Sensitivitätsberechnungen wird eine Veränderung eines einzelnen Matrixelementes vorgenommen. Dies bedeutet implizit, dass die Sterberate, die nicht in der Matrix enthalten ist, entsprechend erhöht oder erniedrigt wird, da sich alle Übergänge einer Matrixspalte zusammen mit der Sterberate zu eins summieren. Dies ist ein Vorgang, der sehr unwahrscheinlich ist. Allerdings ist auch keine vollständige Unabhängigkeit der Elemente gegeben, da diese über die Populationswachstumsrate in Beziehung stehen. Eine Veränderung anderer Übergangswahrscheinlichkeiten, welche im natürlichen System sehr wahrscheinlich ist, findet nicht statt, kann jedoch manuell simuliert werden. Zudem gelten die Elastizitäten nur für geringfügige Veränderungen in den Übergangswahrscheinlichkeiten, da diese durch eine infinitesimale Veränderung berechnet worden sind. Eine Übertragung des Ergebnisses auf große Veränderungen würde Linearität voraussetzen; diese ist jedoch wahrscheinlich nicht gegeben (de Kroon et al. 2000).

4 *Heracleum mantegazzianum*

Heracleum mantegazzianum SOMM. & LEV. konnte sich in Mitteleuropa als Adventivpflanze etablieren (Pyšek 1998). Gefördert durch Ansalbungen als Trachtpflanze von Imkern³⁷ (Zander 1930) und als Deckungspflanze von Jägern sowie durch die Entsorgung von Gartenabfällen kam es zu einer Massenausbreitung in Mittel- und Nordeuropa, die bis in die Gegenwart anhält. *Heracleum mantegazzianum* gehört zu den 3,5 % der eingeführten Pflanzenarten, die dauerhaft etabliert sind und kann zu den 1,9 % der Arten gezählt werden, die in naturnaher Vegetation auftreten (Kowarik 1999).

Aufgrund der lokalen Verminderung der Artenreichtums und der toxikologischen Wirkung der Pflanzeninhaltsstoffe gehört *Heracleum mantegazzianum* zu den wenigen Arten außerhalb von landwirtschaftlichen Produktionsflächen, deren Bestände durch den Menschen zurückgedrängt bzw. an der Ausbreitung gehindert werden. Die Studie von Reinhardt et al. (2003) zeigt einen gesamtwirtschaftlichen Kostenaufwand von ca. 12 Millionen Euro auf, der jährlich durch Managementmaßnahmen und medizinische Kosten verursacht wird.

4.1 Areal

Das Sippenzentrum von *Heracleum mantegazzianum* liegt im Nordwestlichen Kaukasus (z. B. Grossheim 1967, Ochsmann 1996, Tiley et al. 1996, Otte & Franke 1998). *Heracleum mantegazzianum* ist ein Relikt der tertiären Flora in Europa (Nakhutsrishvili 1999). Das heutige Areal, in dem *Heracleum mantegazzianum* als kolchisches Florenelement (Nakhutsrishvili 1999) im Gebiet des Kaukasus vorkommt, ist relativ begrenzt und umfasst nach der russischen Einstufung sechs botanisch-geographische Distrikte: Maykopskiy, Labinskiy, Zelenchukskiy, Abkhazskiy Kavkasioni, Svanetsko-Rachinskiy Kavkasiony und Cherkessko-Abkhazsko-Megrel'skiy (Gagnidze, 1974). Als natürliche Lebensgemeinschaft werden Hochstaudenfluren aus kolchischen Florenelementen im subalpinen Bereich bis ca. 2200 m ü. NN (Otte & Franke 1998), Waldränder (Mandenova 1950 in Pyšek &

³⁷ *Heracleum mantegazzianum* wurde bis 1985 von Imkervereinigungen als Bienenweide empfohlen (Schuldes & Kübler 1990).

Pyšek 1995) und Bachläufe der montanen Stufe (Ochsmann 1996) angenommen. In den kaukasischen Wäldern ist *Heracleum mantegazzianum* im Gegensatz zu *Heracleum ponticum* bei einem geschlossenen Laubdach nicht zu finden. Im Kaukasus breitet sich die Art verstärkt in anthropogen beeinflussten Bereichen (z. B. Wiesen und Rodungen, Mandenova 1950 in Pyšek & Pyšek 1995) aus, so dass auch hier die Hauptvorkommen in der Kulturlandschaft zu finden sind.

Heracleum mantegazzianum wurde Mitte (Deutschland, Norwegen, England) bis Ende des 19. Jahrhunderts nach Mitteleuropa und Nordeuropa eingeführt (Otte & Franke 1998, Pyšek 1991) und breitet sich seit den 1960er Jahren (Pyšek 1994) in Mittel- und Nordeuropa stark aus. Heute ist die Art in vielen Ländern Europas und auch in Nordamerika zu finden. Folgende Vorkommen sind dokumentiert:

- Skandinavien: Schweden, Norwegen³⁸, Einführung wahrscheinlich Mitte des 19. Jahrhunderts, Dänemark, Einführung wahrscheinlich 1869.
- Baltikum und nördliches Russland: um St. Petersburg und im Baltikum massenhafte Ausbreitungen von *Heracleum sosnowskyi* (Ochsmann 1996) und *Heracleum mantegazzianum*.
- Großbritannien und Irland: England, Einführung wahrscheinlich 1862 (Grace & Nelson 1981 in Ochsmann 1996), Irland, Einführung wahrscheinlich vor 1866 (Wyse Jackson 1989).
- Tschechische Republik: Einführung wahrscheinlich in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts (Pyšek & Prach 1993)
- Polen
- Ungarn
- Deutschland: Einführung wahrscheinlich 1849 in Brandenburg, Verbreitet von den Alpen bis zu den Nordseeinseln (Ochsmann 1996, Häupler & Schönfelder 1988) [In den 1960er Jahren wurden Anbauversuche mit *Heracleum sosnowskyi* in Ostdeutschland durchgeführt (Zimmermann 1966).]
- Benelux Länder und Frankreich
- Italien: Einführung wahrscheinlich 1906
- In geringem Ausmaß in den Alpenländern (z. B. um Davos, Lohmeyer & Sukopp 1992)

Die Angabe der genauen Jahreszahl und des Ortes der Einführung ist oft unsicher, da zahlreiche Namen synonym verwendet wurden und die dokumentierten Fundorte nicht weitere und ältere Vorkommen ausschließen können.

³⁸ Neben *H. mantegazzianum* kommt in Norwegen die Tromsø Palme vor, die evtl. ein Hybrid aus *H. mantegazzianum* und *H. sphondylium* ist (Ochsmann 1996). Evtl. handelt es sich um *H. persicum*.

Aus Nordamerika sind folgende Regionen mit Vorkommen von *Heracleum mantegazzianum* bekannt:

- Östliches Kanada (New Brunswick, Nova Scotia, Ontario, Québec).
- Westliches Kanada (British Columbia, Region um Vancouver).
- USA (Florida, New York State, North Carolina, Oregon, Washington).
- In Ozeanien wurden Vorkommen in Neuseeland dokumentiert (vorwiegend im östlichen Teil der Südinself (Ralph Allen briefl.).

Das Verbreitungsmuster von *Heracleum mantegazzianum* als Adventivpflanze zeigt einen Verbreitungsschwerpunkt in Gebieten mit hohen Niederschlagswerten (Walter 1974), ausreichenden Stratifizierungsmöglichkeiten aufgrund niedriger Wintertemperaturen und hoher Besiedlungsdichte (Pyšek 1998). Dies zeigt auch das geringe Vorkommen bzw. Fehlen der Art z. B. im Zentrum Nordamerikas, in Ungarn und Südost-Europa, in Zentral-Australien und in zentralen Bereichen der Neuseeländischen Südinself (West-Otago), wobei möglicherweise einige Regionen potentiell geeignete Standortbedingungen aufweisen aber hier (z. B. aufgrund der geringen Siedlungsdichte) noch keine Einführung stattgefunden hat. In Kulturlandschaften, in denen eine Abnahme von Weidetieren zu beobachten ist, wird das Vorkommen von *Heracleum mantegazzianum* begünstigt (vgl. Thiele 2005).

4.2 Taxonomie

Gattung

Einordnung in das System:

Reich	Plantae (Pflanzenreich)
[Unterreich	Tracheobionta / Cormobionta (Gefäßpflanzen)]
Abteilung	Spermatophyta (Samenpflanzen)
Unterabteilung	Magnoliophyta / Angiosperma (Blütenpflanzen Bedecktsamer)
Klasse	Rosopsida (Dreifurchenpollen-Zweikeimblättrige)
Unterklasse	Asteridae (Asterähnliche)
Ordnung	Araliales
Familie	Apiaceae (Doldenblütler)
Gattung	<i>Heracleum</i> L. (Bärenklau)

Der Gattungsname *Heracleum* L. geht auf Heracles (Herkules) zurück, der die Heilkraft der Pflanzen dieser Gattung erkannt haben soll.

Die Gattung *Heracleum* L. besitzt ein gebietstypisches Vorkommen in der gesamten Holarktis. Sie umfasst ca. 60 bis 70 Arten. Davon sind nur eine gebietstypische Art in Nordamerika (*Heracleum maximum* Bartram = *Heracleum lanatum* Michx.) und drei auf dem Gebiet der Europäischen Union vertreten (*Heracleum austriacum* L., *Heracleum minimum* Lam., *Heracleum sphondylium* L. agg.). Ostasien³⁹ und der Kaukasus sind die Sippenzentren dieser Gattung. In der russischen Flora werden 35⁴⁰ *Heracleum* Arten unterschieden.

Eine ausführliche Beschreibung der *Heracleum* Arten des Kaukasus erfolgte durch Mandenova (1950). Sie teilt die Gattung *Heracleum* in Sektionen ein⁴¹.

Ochsmann (1996) sieht aufgrund der schlechten Qualität von Typusbelegen und des Fehlens einer umfassenden Bearbeitung der Gattung, insbesondere unter Berücksichtigung des türkisch-iranischen Florenraumes, den systematischen Rang vieler von Mandenova (1950) bestimmten Kleinarten kritisch. Aufgrund der Artmerkmale von Mandenova (1950) müssten laut Ochsmann (1996) die Samen unterschiedlicher Doldenordnungen einer Pflanze unterschiedlichen Arten zugeordnet werden. Er schlägt die Einteilung aufgrund der Ölstriemenbreite in nur zwei Gruppen vor.

Nach Dmitry Geltman (briefl.) treten 13 Arten⁴² im Gebiet des westlichen Kaukasus und im russischen Teil Transkaukasiens auf:

H. aconitifolium Woronow

H. apiifolium Boiss. [= *H. pachyrhizum* Somm. et Levier]

H. asperum (Hoffm.) M. Bieb. [= *H. umbonatum* Boiss.]

³⁹ -Vorkommen von *Heracleum* Arten im asiatischen Raum:

China, Korea, Kamschatka, Japan, Siberien, Ferner und Mittlerer Osten, Kleinasien und nördliche Mongolei.

-Zudem ist die Gattung auf der Krimhalbinsel stärker vertreten.

⁴⁰ *H. aconitifolium*, *H. antasiaticum*, *H. apiifolium*, *H. asperum*, *H. calcareum*, *H. carpaticum*, *H. chorodanum*, *H. cyclocarpum*, *H. dissectum*, *H. dulce*, *H. grandiflorum*, *H. idae*, *H. lehmannianum*, *H. leskovii*, *H. ligusticifolium*, *H. mandenovae*, *H. mantegazzianum*, *H. moellendorffii*, *H. nanum*, *H. ossethicum*, *H. palmatum*, *H. pastinacifolium*, *H. ponticum*, *H. pubescens*, *H. roseum*, *H. scabrum*, *H. sibiricum*, *H. sommieri*, *H. sosnowskyi*, *H. sphondylium*, *H. stevenii*, *H. trachyloma*, *H. voroschilovii*, *H. voroschovii*, *H. wilhelmsii*. Aufgrund neuerer Untersuchungen (Dmitry Geltman briefl.) ergaben sich einige Synonyme in dieser Auflistung (siehe Text).

⁴¹ 1) *Euheracleum* (32 Arten); 2) *Pubescentia* (17 Arten); 3) *Villosa* (8 Arten); 4) *Wendia* (10 Arten); 5) *Vocontia* (1 Art); 6) *Apiifolia* (2 Arten). *Heracleum mantegazzianum* wird dabei der Sektion *Pubescentia* zugeordnet die sich laut Mandenova (1950) im Bereich von Krim, Kaukasus und Nord-Iran entwickelt hat.

⁴² Nach Mandenova (1950) sind es 11 *Heracleum* Arten: *Heracleum aconitifolium*, *H. asperum*, *H. colchicum*, *H. circassicum*, *H. cyclocarpum*, *H. grossheimii*, *H. mantegazzianum*, *H. ponticum*, *H. sosnowskii*, *H. trachyloma*, *H. wilhelmsii*. (Mandenova, 1950 in Gagnidze, 1974)

H. chorodanum (Hoffm.) DC.

H. freynianum Somm. et Levier [= *H. calcareum* Albov, *H. colchicum* Lipsky]

H. leskovii Grossh. [= *H. nanum* Satzyp.]

H. mantegazzianum Somm. et Levier [= *H. grossheimii* Manden., *H. circassicum* Manden.]

H. ponticum (Lipsky) Schischk. ex Grossh. [= *H. mandenoviae* Satzyp., *H. cyclocarpum* var. *ponticum* Lipsky, *H. sphondylium* var. *caucasicum* Somm. et Levier]

H. roseum Steven

H. scabrum Albov

H. sibiricum L.

*H. sosnowskyi*⁴³ Manden.

(*H. stevenii* Manden.)

Art

Im Deutschen wird die Art *Heracleum mantegazzianum* als Riesen-Bärenklau bezeichnet. Gelegentlich sind die Namen Herkulesstaude, Herkuleskraut, Riesenbärenklau, Riesenbärklau, Russenkraut und Riesenkerbel zu finden. In anderen Sprachen sind folgende Namen gebräuchlich:

- französisch: Berce de Mantegazzi, Patte d'ours, Berce du Caucase,
- italienisch: Panace di Mantegazzi,
- englisch: giant hogweed, cartwheel flower plant, giant cow parsnip, wild rhubarb, sibirian cow parsnip,
- polnisch⁴⁴: Barszcz mantegazyjski,
- norwegisch: Kjempebjørnkjeks,
- dänisch: Kæmpe-Bjørneklo,
- finnisch: Kaukasianjättiputki,
- schwedisch: Kaukasisk jättefloka und
- russisch: Borchewick Mantegazzi.

⁴³ Anmerkungen von Dmitry Geltman (briefl.): Nach Mandenova (1950) ist *H. sosnowskyi* auf den "östlichen Teil des großen Kaukasus sowie auf den Südwesten und Osten des Transkaukasus beschränkt. Bei den im Westen des Kaukasus gefundenen Individuen von „*H. sosnowskyi*“ könnte es sich um eine Sonderform von *Heracleum mantegazzianum* handeln, die auch von Mandenova (1950) erwähnt wird.

(*H. persicum* ist in Iran und in der Türkei weit verbreitet. Diese Art weist einen starken Anisgeruch auf.)

⁴⁴ In Polen wird *Heracleum mantegazzianum* auch als „Stalins Rache“ bezeichnet.

Die Taxonomie der Art wie auch der Gattung ist noch nicht vollständig geklärt. Sowohl vor als auch nach der anerkannten Erstbeschreibung treten unterschiedliche Synonyme auf:

- *Heracleum giganteum* Fischer ex Hornem
(Hornemanns Beschreibung müsste bezüglich der namenrechtlichen Urheberschaft überprüft werden).
- *Heracleum grossheimii* Manden.
- *Heracleum circassicum* Manden.
- Zudem stellte Ochsmann (1996) deutliche Übergänge zwischen *Heracleum mantegazzianum* sowie *Heracleum pubescens*, *Heracleum wilhelmsii* und *Heracleum persicum* [= *Heracleum laciniatum*] fest.
- Weiter unklar bleiben die vor der Erstbeschreibung von *Heracleum mantegazzianum* beschriebenen folgenden Arten bezüglich der Synonymität: *Heracleum speciosum* Weinm. 1810, *Heracleum tauricum* Steven o.J., *Heracleum caucasicum* Steven 1812, *Heracleum panaces* Willd. ex Steven 1812, *Heracleum giganteum* Hornem. 1819, *Sphondylium pubescens* Hoffm. 1814, *Heracleum pubescens* (Hoffm.) M. Bieb. 1819 und die später beschriebene Art *Pastinaca pubescens* (Hoffm.) Calest. 1905 (Ochsmann 1996).
- Vermutlich wurde *Heracleum villosum* u. a. als Synonym für *Heracleum mantegazzianum* in Irland verwendet (Wyse Jackson 1989).

Die anerkannte Erstbeschreibung von *Heracleum mantegazzianum* erfolgte durch zwei Schweizer Wissenschaftler Sommier & Levier 1895 aufgrund der von ihnen auf einer Kaukasusreise 1890 in Abchasien gesammelten Samen, die sie im Alpengarten von Correvon kultivierten.

Das Artepitheton „*mantegazzianum*“ wählten sie als eine Dedikation zu Ehren des italienischen Dermatologen Paulo Mantegazza (1831 –1910).

Hybride von *Heracleum mantegazzianum* mit dem Formenkreis um *Heracleum sphondylium* (McClintock 1975 in Walker et al. 2003) sind bekannt, treten aber sehr selten auf. Dieser Hybrid wurde in Deutschland einmal und in Großbritannien mehrfach nachgewiesen (Ochsmann 1996).

Nach Weimark et al. (1979 in Walker et al. 2003) sind die Früchte jedoch aufgrund einer niedrigen Pollenfertilität und einer zu geringen Individuendichte steril. Daher ist anzunehmen, dass es sich bei der Tromsø Palme um einen polyploiden Hybriden handelt (Ochsmann 1996).

4.3 Autökologie

Heracleum mantegazzianum ist ein Halbrosetten-Hemikryptophyt (Otte & Franke 1998). Die Pflanzen erreichen im blühenden Zustand eine Wuchshöhe von bis zu 3,5 m. An günstigen Standorten treten zum Teil noch größere Individuen auf (Tiley et al. 1996, Otte & Franke 1998).

Der Blütenstängel kann am Grund einen Durchmesser von ca. 10 cm aufweisen. Mit einer Blattspreitenlänge von oft über 1,5 m besitzt *Heracleum mantegazzianum* wohl mit die größten Blätter unter den krautartigen Pflanzen.

Blattstiel und Blütenstängel sind rot gesprenkelt. Die gesamte Pflanze ist leicht bis mittelstark behaart. Die Haarform, die von Ochsmann (1996) als „Sockelhaar“ bezeichnet wird, ist neben der Hülle taxonomisch bedeutsam (Ochsmann 1996). Die Blüten sind weiß und bilden bis zu 50 cm breite Dolden.

Heracleum mantegazzianum bildet eine Polwurz aus (Otte & Franke 1998). Die Pflanze ist in der Lage durch Längsschrumpfung der Wurzel innerhalb der Entwicklung den Vegetationspunkt bis zu 10 cm in den Boden zurück zu ziehen. Generative Pflanzen besitzen oft mehrere miteinander verwachsene rübenartige Wurzeln (Ochsmann 1996).

4.3.1 Blätter

Die ersten Blätter erscheinen außer bei den Keimlingen bei günstiger Witterung schon Anfang Februar (Tiley et al. 1996).

Die Blattform von *Heracleum mantegazzianum* ist sehr variabel und verändert sich im Laufe der Entwicklung (Ochsmann 1996). Die Primärblätter und die unmittelbar darauf folgenden Blätter haben laut Ochsmann (1996) keinen taxonomischen Wert, ebenso die Blatt-Neuaustriebe und die oberen Stängelblätter. Die Rosettenblätter weisen einen ausgeprägten Saisondimorphismus auf, im zeitigen Frühjahr werden zunächst dem Boden angedrückte, weniger tief geteilte Blätter höherer Fiederzahl gebildet, die danach von den zumeist drei-zählig und vollständig gefiederten, wesentlich aufrechter stehenden Blättern ersetzt werden (Ochsmann 1996). Bei sehr großen Blättern ist die Endfieder tief dreilappig, wodurch der Eindruck eines fünf-zähligen Blattes entsteht. Fünf oder sogar sieben-zählige Blätter treten im Gegensatz zu *Heracleum sphondylium* und *Heracleum persicum* bei *Heracleum mantegazzianum* jedoch nur selten auf. Die Blattanzahl von vegetativen Individuen beträgt laut Ochsmann (1996) 3-4, wobei häufig neue Blätter gebildet und ältere

Blätter abgebaut werden. Die Stängel der reproduktiven Individuen weisen im Mittel ebenfalls 3-4 Blätter auf. Die Fiedern der Stängelblätter als auch der Rosettenblätter sind mehr oder weniger doppelt fiederspaltig (Ochsmann 1996). Im Gegensatz zu den Blättern der generativen Pflanzen, die bereits im Juli oder August absterben, sind die Blätter der vegetativen Pflanzen bis zur ersten ausgeprägten Frostperiode vorhanden.

4.3.2 Blüten und Fruchtstände

Im Text wird folgende Einteilung der Dolden benutzt:

Terminale Dolde: Bildet den Abschluss des Blütenstängels u. besitzt Hauptdolde oder Enddolde verschiedener Ordnung mit Zentral- und Randdöldchen sowie Nebendolde verschiedener Ordnung (mit Zentral- und Randdöldchen)

Axiliare Dolde: Tritt seitlich aus dem Blütenstängel hervor u. besitzt Hauptdolde oder Enddolde verschiedener Ordnung mit Zentral- und Randdöldchen sowie häufig auch Nebendolde verschiedener Ordnung (mit Zentral- und Randdöldchen)

Die Blütenstängel erscheinen Mitte bis Ende Mai. Die Blütezeit liegt in den Monaten Juli bis September. Ochsmann (1996) stellte im Mittel eine Anzahl von 15 Dolden mit insgesamt 15 000 bis 30 000 Blüten pro Individuum fest. Es können Dolden der 4. oder sogar höherer Ordnung auftreten. Im Gegensatz zu *Heracleum sphondylium* sind die 1 bis 5 cm langen Hüllblätter bei *Heracleum mantegazzianum* stets deutlich ausgebildet. Aufgrund der bis 1 cm langen Hüllchenblätter ist keine Unterscheidung möglich. Innerhalb der Döldchen treten vergrößerte asymmetrische Randblüten und radiäre Zentralblüten auf, so dass die Döldchen Pseudanthien bilden. Die weißen Petalen weisen eine nach innen geschlagene Ausbuchtung, das „Lobum inflexum“, auf. Die Blütenformel lautet $\downarrow K_5 C_5 A_5 G(2)$.

In Nebendolden höherer Ordnung treten meist funktionell männliche Blüten auf, bei denen Griffel und Fruchtknoten reduziert sind. Die Blütezeit dieser Blüten liegt mit 4 bis 9 Tagen deutlich niedriger als die der hermaphroditen (Zwitter-) Blüten mit 2 bis 3 Wochen. Unter ungünstigeren Lebensbedingungen steigt in den Nebendolden und

den Randdöldchen der Hauptdolden der Anteil der funktionell männlichen Blüten⁴⁵ gegenüber den hermaphroditen Blüten stark an (Ochsmann 1996). Die Blüten sind wie auch bei *Heracleum sphondylium* selbstkompatibel (Ochsmann 1996). Der Griffel wird jedoch erst nach Blühen der Antheren rezeptiv (Protherandrie). Da sich innerhalb der Zentraldolde männliche und weibliche Blühphasen überschneiden, kann es in Gegenwart von Bestäubern, die Pollen verschiedener Döldchen innerhalb einer Pflanze übertragen, trotzdem zur Selbstbestäubung (Autogamie) in Form von Nachbarbestäubung (Geitonogamie) kommen (Tiley et al. 1996). Als Bestäuber treten verschiedene Insektenarten auf. Vorrangig sind dies Diptera-, Coleoptera- und Hymenopteraarten (Walker et al. 2003). Viele Bestäuber fliegen *Heracleum mantegazzianum* als auch *Heracleum sphondylium* an (Burki & Nentwig 1997).

Heracleum mantegazzianum besitzt eine apikale Dominanz, so dass es zu einer früheren und stärkeren Ausbildung der terminalen Dolde der Hauptdolde kommt. Meist bilden nur die terminale Dolde und die Hauptdolden der Axiliardolden ausreifende Früchte aus. Bei der Fruchtreife teilt sich die dimere, aus einem coenosynkarpen Fruchtknoten hervorgegangene Frucht durch septizide Öffnung in zwei karpellhomologe Teilstücke, die Merikarprien. Bis zur vollständigen Reife bleiben die Merikarprien durch die, aus dem Septum hervorgegangenen Karpophoren, miteinander verbunden. Die Merikarprien besitzen an der Fugenfläche (ventral) zwei und an der Außenseite (dorsal) vier Ölstriemen und weisen randlich kleine, kaum sichtbare Stachel auf.

Die ersten reifen Früchte werden Ende Juni bis Anfang Juli ausgebildet (Ochsmann 1996). Walker (2000 in Walker et al. 2003) gibt bis über 100000 Samen pro Pflanze an. Ochsmann (1996) konnte aus dem Anteil an Zwitterblüten im Mittel 20000 Merikarprien (10000 Früchte) pro Pflanze feststellen.

Die Ausbreitung erfolgt zumeist anemochor über eine Distanz von weniger als 10 Metern teilweise aber auch bis zu 100 Metern (Ochsmann 1996, Otte & Franke 1998). In der späten Samenreife werden die Samen bei Erschütterung aktiv ausgebreitet („passiv autochor“, Ochsmann 1996). Hydrochor können die Merikarprien mehrere Kilometer transportiert werden (Wadsworth et al. 2000 in Walker et al. 2003). Auch scheint eine zoochore Ausbreitung wahrscheinlich, da nasse Samen gut an Oberflächen haften (Ochsmann 1996). Da einige Samen bis weit in den Winter hinein am Karpophor verbleiben, ist eine anemochore Ausbreitung über der Schneeoberfläche hinweg beobachtet worden (Sarka Jahodova mündl.).

⁴⁵ Eine Verschiebung zu einem größeren Anteil männlicher Blüten konnten Jong & Klinkhamer (1989) auch für kleinere Individuen einiger semelparer Pflanzenarten nachweisen.

4.3.3 Lebenszyklus

Heracleum mantegazzianum ist plurienn und weist eine Lebensdauer von mindestens 2 Jahren auf, die je nach standörtlicher Ungunst (Beschattung oder andere Formen der Konkurrenz) mehrere Jahre betragen kann (Ochsmann 1996, Otte & Franke 1998). Pergl (mündl.) konnte eine Lebensdauer von bis zu 11 Jahren in einer Population in der Tschechei feststellen. Im Allgemeinen ist *Heracleum mantegazzianum* semelpar (Otte & Franke 1998, **Glossar**), nur bei Schädigung der Pflanze im Zeitraum vor der Fruchtreife, treibt die Pflanze erneut nach einer Blütenbildung aus. Eine vegetative Vermehrung ist nicht anzunehmen (Otte & Franke 1998).

Samenbank und Keimung

Ochsmann (1996) hat für „größere“ Bestände eine Samenbank von 2500 Merikarprien pro m² berechnet. *Heracleum mantegazzianum*-Samen besitzen nur sehr kleine Embryonen, die eine Periode niedriger Temperaturen von zwei bis drei Monaten zur vollständigen Ausreifung (verbunden mit einer Volumen- und Gewichtszunahme) der Samen brauchen (Ochsmann 1996, Otte & Franke 1998). Dies könnte die äußerst geringe Keimungsrate von Merikarprien in dem Jahr, in dem diese produziert wurden, erklären (Hinweis auf angeborene Keimungsruhe). Nach einer Stratifizierung im Winter wurden laut Ochsmann (1996) vorwiegend im März und April hohe Keimungsraten (ca. 30 bis 50 %) erreicht. Nach einem Jahr war ein Teil der Merikarprien zersetzt. Ochsmann (1996) zeigt jedoch, dass über den Zeitraum der temporären (transient) Samenbank (ein Jahr) hinaus keimfähige Merikarprien eine dauerhafte (persistente) Samenbank aufbauen könnten. Die Angabe von 7 Jahren aus älterer Literatur hält er jedoch unter natürlichen Bedingungen für nicht realistisch. Thiele (2005) zeigte, dass ca. 20 % der eineinhalb Jahre zuvor im Herbst ausgesäten Merikarprien im zweiten Frühjahr keimen. Tiley & Philp (1997) beobachteten eine Keimlingsdichte von 400 Individuen pro m², sodass eine sehr hohe intraspezifische Konkurrenz auftritt, die eine Selbst-Ausdünnung zur Folge hat (Otte & Franke 1998). Ochsmann (1996) konnte die höchsten Keimungsraten auf frischen bis feuchten Standorten mit starker Sonnenstrahlung feststellen.

4.3.4 Toxizität

Die gesamte Pflanze, insbesondere der Saft, enthält phototoxische Substanzen (Drever & Hunter 1970). Nachgewiesen wurde 6, 7-Furanocumarin und, je nach Phänophase, weitere Furanocumarine⁴⁶. Der höchste Gehalt wird von April bis Mai gefunden. Besonders unter Lichteinwirkung (UVA-Strahlung 315- 400 nm, vgl. Otte & Franke 1998) verursachen die toxischen Substanzen eine Phytophotodermatitis (vgl. Caffrey 1994, Ochsmann 1996). Diese ist durch folgende Symptome gekennzeichnet (Informationszentrale gegen Vergiftungen NRW):

Zuerst oder bei nur geringer Resorption kommt es zu einer brennenden und juckenden Rötung der Haut. Teilweise kommt es zu Ödemen. Nach ca. 20-48 h tritt eine scharf begrenzte Entzündung der Haut mit Juckreiz, Rötung und Blasenbildung ("bullöse Wiesengräserdermatitis") auf. Die Hautveränderungen heilen langsam ab (1-2 Wochen) und können eine narbenähnliche Hyperpigmentierung hinterlassen. Zudem besteht der Verdacht auf kanzerogene Wirkung (Ochsmann 1996), da die photoaktiven Substanzen unter UV-Strahlung an die Thyminbasen der DNA binden (Otte & Franke 1998, kovalente DNA-Addukte).

Eine braune Pigmentierung kann über Jahre bestehen bleiben. In einigen Fällen kann eine Photosensibilisierung der Haut auftreten, sodass auch nach Jahren eine Sonnenexposition zu Verbrennungssymptomen führt.

Die Zahl der bekannt gewordenen Verletzungsfälle ist jedoch nicht sehr hoch, was eventuell auch an Unsicherheiten in der Diagnose liegt. So meldete die "Beratungsstelle für Vergiftungserscheinungen, Berlin" für den Zeitraum 1970 - 1991 nur 146 Fälle von Vergiftungen mit *Heracleum* (hier werden *Heracleum mantegazzianum* und *Heracleum sphondylium* zusammen betrachtet), bei denen es in 41 % der Fälle zu Symptomen kam.

Die phototoxischen Reaktionen treten nicht unbedingt bei jedem Kontakt mit der Pflanze auf. Andererseits können nach Kontakt mit Pflanzensaft auch ohne Sonnenexposition Symptome auftreten.

Bei Kontakt mit Pflanzenteilen, insbesondere mit dem Pflanzensaft, sollte die Haut rasch mit Wasser gereinigt und eine Sonnenexposition vermieden werden. Ansonsten wird eine symptomatische Therapie analog zu Verbrennungen

⁴⁶ In der gesamten Pflanze: 8-Methoxyypsoralen, Bergapten, Imperatorin, Isopimpinellin, Fellopterin, Pimpinellin, Psoralene Sphondin, Umbelliferone, Xanthotoxin. In der Frucht treten zusätzlich Biacangemicin, Marmezin, Kolumbianetin und Isobergapten auf (Ähnliche Stoffe sind auch Bestandteil von Bräunungscremes).

empfohlen. Als lokale Therapie werden Antibiotika- und Glukocorticoid-haltigen Salben, Analgetika vorgeschlagen.

Bei einer oralen Aufnahme ist medizinische Kohle zu verabreichen.

Eine allelopathische Wirkung der Inhaltsstoffe auf andere Pflanzen wurde für die Stoffgruppe der Furanocoumarine von Rice (1974 in Andersen 1994) festgestellt.

4.3.5 Standort

In Bezug auf die Bodenreaktionszahl und die Wasserversorgung nach den Zeigerwerten von Ellenberg et al. (1991), ermittelt durch die Pflanzenarten der besiedelten Vegetationstypen, deckt *Heracleum mantegazzianum* ein weites Spektrum ab (Ochsmann 1996, Thiele 2005 pH-Wert Perzentile 10 / 90%: pH 4,9 / pH 6,4, Median pH 5,6). An extrem trockenen oder an Standorten mit Staunässe (Ochsmann 1996) sowie in Boden„-sauren Habitaten“ (Pyšek & Pyšek 1995) kommt die Art jedoch kaum vor. Bezüglich der Lichtversorgung wurden nach Ochsmann (1996, Lichtpflanze) hohe Ansprüche nachgewiesen. Schattige Standorte wie Waldstandorte werden kaum von *Heracleum mantegazzianum* besiedelt (Ochsmann 1996, Pyšek & Pyšek 1995, Thiele 2005). Störung erhöht die Etablierungswahrscheinlichkeit von *Heracleum mantegazzianum* (Pyšek & Pyšek 1995). Laut Pyšek (1998) sind Klima und Siedlungsdichte die Hauptfaktoren, die die Verbreitung von *Heracleum mantegazzianum* in der Tschechischen Republik beeinflussen. So kommt *Heracleum mantegazzianum* seltener in wärmeren (d. h. mit höheren Januar-Isothermen) und dünn besiedelten Regionen vor.

Laut Walter (1974) kommt *Heracleum mantegazzianum* zumeist in niederschlagsreichen Gebieten in Höhen bis 2300 m ü. NN und teilweise auch darüber hinaus vor.

Sofern keine extremen Standortbedingungen vorherrschen, sind die Vegetationsdynamik, besonders bei Aufgabe herkömmlicher Bewirtschaftungsformen, sowie die Konkurrenzbedingungen durch andere Arten für den Etablierungserfolg der Art entscheidender als die abiotischen Standortfaktoren (Thiele 2005).

4.4 Synökologie

4.4.1 Merkmale der *Heracleum mantegazzianum*-Bestände

Ochsmann (1996) fand im durchschnitt 24 Arten in seinen Vegetationsaufnahme­flächen (Flächengröße wurde nicht angegeben). Dabei wurden im Minimum 6 und im Maximum 51 Arten gefunden. Im inneren Bereich von dichten *Heracleum mantegazzianum*-Beständen konnten im Allgemeinen neben *Heracleum mantegazzianum* nur 6 weitere Arten gefunden werden (*Cirsium arvense* (L.) Scop., *Galium aparine* L., *Glechoma hederacea* L., *Poa* spec., *Ranunculus ficaria* L. und *Urtica dioica* L.). Bestände mit über 500 blühenden *Heracleum mantegazzianum*-Pflanzen machen in der Untersuchung von Ochsmann (1996) 2 % der Populationen aus. Dagegen haben fast dreiviertel der Populationen nur bis zu 50 blühende Individuen. In 8 % der untersuchten Populationen trat *Heracleum mantegazzianum* nur vegetativ auf.

Aufgrund von Literaturdaten besitzt ein Bestand im Mittel eine Individuendichte von 6 - 10 einjährigen Individuen pro m² (Tiley & Philp 1997), 5-19 vegetativen Individuen pro m² und 4 - 7 generativen Individuen pro m² (Gibson et al. 1995). Aufgrund der Unterschiede der untersuchten Bestände geben diese Werte jedoch eine sehr hypothetische Altersklassenverteilung wieder.

4.4.2 Merkmale der rezipierenden Vegetation

Die meisten Vorkommen von *Heracleum mantegazzianum*-Populationen befinden sich an Gewässer­ufern, entlang von Transportwegen, auf ruderalen Flächen und auf wenig oder nicht mehr genutzten Wiesen und Weiden. Phytosoziologisch wären folgende Gesellschaften zu nennen: In der Klasse Artemisietea vulgaris (Otte & Franke 1998, nitrophytische Hochstauden und Saumgesellschaften) hat *Heracleum mantegazzianum* den Vorkommens­schwerpunkt innerhalb der Gesellschaften der Unterklasse Galio-Urticenea (Klebkraut-Brenn­essel-Gesellschaft). Zum Teil kommt es auch zu Etablierungen in Molinio-Arrhenatheretea-Gesellschaften (Thiele 2005). Pyšek (1991) konnte feststellen, dass *Heracleum mantegazzianum* in der Tschechischen Republik in einer frühen Ausbreitungsphase zunächst den größeren

Flüssen folgte und in einer späteren Phase eine exponentielle Zunahme von Populationen in anderen Habitaten stattfand. Allgemein etabliert sich *Heracleum mantegazzianum* vorwiegend in Vegetationstypen mit starkem anthropogenen Einfluss, in Ökoton-Bereichen von (Otte & Franke 1998), sowie in Habitaten, die durch Störung gekennzeichnet sind (Pyšek & Pyšek 1995). Zudem weisen die Vegetationstypen, in denen *Heracleum mantegazzianum* häufiger auftritt, oft eine große Biomasse auf (Pyšek & Pyšek 1995). Vegetation, die nur wenig Biomasse produziert, artenreich ist oder von stresstoleranten Arten dominiert wird, bietet nur geringe Etablierungsmöglichkeiten für *Heracleum mantegazzianum* (Pyšek & Pyšek 1995, Tiley et al. 1996).

4.4.3 Auswirkungen auf Habitate

Heracleum mantegazzianum wird von Grime (1979) als „competitive ruderal“ mit einer starken Wettbewerbsfähigkeit klassifiziert. Nach Tappeiner & Cernusca (1990) vermag die Laubschicht von *Heracleum mantegazzianum* bis zu 80 % der einfallenden Lichtstrahlung zu absorbieren.

In den Untersuchungen von Pyšek & Pyšek (1995) besitzt die Vegetation, in der *Heracleum mantegazzianum* vorkommt, eine um 40% niedrigere Gesamtartenzahl gegenüber den umgebenden, nicht von *Heracleum mantegazzianum* besiedelten Vegetation. Die Vegetationstypen, in denen *Heracleum mantegazzianum* vorkommt, weisen jedoch nur einen geringen Anteil an gefährdeten Arten der Roten Liste auf (Korneck et al. 1996; Ochsmann 1996, Thiele 2005).

Aufgrund von Zeigerwerten konnten Pyšek & Pyšek (1995) feststellen, dass in Habitaten, in denen *Heracleum mantegazzianum* vorkommt, höhere Nährstoffgehalte vorherrschen. Dies begründen sie mit der hohen Biomasseproduktion und dem Absterben des oberirdischen Sprosses. Kausale Beziehungen wurden jedoch in dieser Studie nicht untersucht.

Die Möglichkeit der Samenausbreitung mittels Wasser oder Mensch als Vektor war laut Pyšek & Pyšek (1995) der einzige signifikante Prediktor⁴⁷ für die Variabilität der Sättigung der jeweiligen Habitattypen mit *Heracleum mantegazzianum*.

Oft wird darauf hingewiesen, dass Flussufer durch das Vorkommen von *Heracleum mantegazzianum* erosionsgefährdet sind, da besonders in dichten Beständen kein

⁴⁷ Ergebnis einer multiplen Regression anhand von Umweltparametern und der Möglichkeit der Samenausbreitung „possibility of dispersal“.

ausgeprägtes Wurzelsystem vorhanden ist und im Winter die oberirdischen Sprosse absterben.

Heracleum mantegazzianum ist zudem Wirt von *Sclerotinia sclerotina* einem kulturschädigenden Pilz (Williamson & Forbes 1982).

4.5 Nutzung von *Heracleum*

Heracleum sosnowskyi und andere *Heracleum*-Arten wurden laut Zimmermann (1966) in den 1950er Jahren in Russland züchterisch bearbeitet und in Russland (z. B. auf der Halbinsel Kolsk), im Baltikum, in Polen sowie im Osten Deutschlands angebaut. Der Ertrag von *Heracleum sosnowskyi*, der als Silage zur Tierfütterung verwandt wurde, fiel jedoch zu gering aus, sodass die Produktion eingestellt wurde (Zimmermann 1966).

Heracleum mantegazzianum wird im Gegensatz zu *Heracleum sphondylium*, der blutdrucksenkend und verdauungsfördernd wirken soll, in Europa medizinisch nicht genutzt. In einigen orientalischen Ländern (z. B. Ägypten und Indien) wurde *Heracleum mantegazzianum* zur Behandlung von Vitiligo (der Weißfleckenerkrankung der Haut) eingesetzt (Drever & Hunter 1970).

Getrocknete *Heracleum*-Samen (wahrscheinlich auch die von *Heracleum mantegazzianum*) werden in der Iranischen Küche als Gewürz verwandt.

Das als "Golpar" bezeichnete Gewürz wurde im April 1989 auch in Los Angeles in Nahrungsmittelläden vorgefunden.

5 Untersuchungsgebiete

5.1 Frankenberg (Burgwald / Viermünden)

Naturräumlich lassen sich die Untersuchungsgebiete um Frankenberg dem Grenzbereich des Ostsauerländischen Gebirgsrandes (Wittgensteiner Land) des Süderberglandes und des südwestlich angrenzenden Naturraumes Burgwald des Westhessischen Berg- und Senkenlandes zuordnen (Meynen & Schmithüsen 1957).

Die Population Viermünden befindet sich 4 km nordöstlich von Frankenberg im Naturraum Sachsenberger Leimestruth, angrenzend an den Frankenger Grund. Die Population Burgwald, 4,2 km süd-südwestlich von Frankenberg, liegt im Naturraum Nördlicher Burgwald angrenzend an die Wetschaft-Senke.

Das Gebiet um Frankenberg in der Höhenlagen von etwa 300 bis 500 m über NN ist im Vergleich zu den anderen Untersuchungsgebieten durch ein relativ kühles und humides Klima gekennzeichnet. An der Klimastation Frankenberg Eder (270 m ü. NN) wurde [im Untersuchungszeitraum von 28 Jahren zwischen 1951 und 1980, k. A. des genauen Untersuchungszeitraums] ein mittlerer Jahresniederschlag von 767 mm ermittelt (Müller-Westermeier 1990). Die mittlere Jahrestemperatur beträgt 7,6 °C (Müller-Westermeier 1990). Nach Fehn (1960) entspricht der Klimatyp Frankенbergs einem mittleren Verhältnis zwischen dem Binnenlandtyp (Sommerregen) und dem Mittelgebirgstyp (Winterregen).

5.1.1 Viermünden

Der Naturraum bildet den Ostrand des Schiefergebirges, nördlich angrenzend an die Frankenger Bucht. Aus dem anstehenden Tonschiefer entwickelt sich vornehmlich Pseudogley-Braunerde, Parabraunerde oder Braunerde (Meynen & Schmithüsen 1957). Im Vorkommensbereich der *Heracleum mantegazzianum*-Population handelt es sich um Pseudogley-Braunerde mit der Bodenart Lehm (Schönhals & Sabel 1989).

Die untersuchte Population befindet sich in einem 450 m langen Kerb-Seitental (10° Steigung) (Koordinaten: N 8° 49' 41" E 51° 05' 28", Höhe ü. NN: 315 m). Der

Talboden ist nur wenige Meter breit und wird von einem bei längerer Trockenheit versiegenden Bach durchflossen. Die Seitentelhänge sind von einem *Picea abies* Forst (Nordwesthang) sowie von einem *Pinus sylvestris*⁴⁸ reichen Feldgehölz, das aus einer verbuschten Heide mit einigen Wacholder- Sträuchern (*Juniperus communis*) hervorgegangen ist (Südosthang), bestanden. Die untersuchte Population befindet sich in der Mitte des Seitentals auf einer seit einigen Jahren brachliegenden Weide. Der Standort der Population kann als wenig windexponiert und teilweise beschattet bezeichnet werden. Die mit 60 cm relativ hochwüchsige Vegetation dieser Fläche unterliegt einer Sekundärsukzession und hat sich nach dem Brachfallen, mutmaßlich ausgehend von einer Weidelgras-Weißklee-Weide (Lolio-Cynosuretum), zu einer Brennessel-Giersch-Gesellschaft (Urtico-Aegopodietum) mit einer *Aegopodium*-Fazies entwickelt. Häufige Arten sind *Aegopodium podagraria*, *Galium aparine* agg., *Anthriscus sylvestris*, *Urtica dioica*, *Dactylis glomerata*, *Arrhenatherum elatius*, *Elymus repens*, *Heracleum sphondylium*, *Poa trivialis* und *Filipendula ulmaria*. Im unteren Bereich des Tales, in dem *Heracleum mantegazzianum* nicht auftritt, grenzt eine Pferdeweide an. Im oberen Bereich schließt sich eine genutzte Wiese an. Die umgebende Hochfläche wird größtenteils ackerbaulich genutzt. Auf ihr befindet sich in 150 m Entfernung zur untersuchten Population an einer Stelle, an der Haus- und Gartenabfälle entsorgt worden sind, eine wenige Individuen umfassende Subpopulation. Im Haupttal, entlang einer außer Betrieb genommenen Bahntrasse, die parallel zur Eder verläuft, bildet *Heracleum mantegazzianum* eine größere Subpopulation (mehrere hundert Individuen). Am Ufer der Eder und in deren unmittelbarer Nähe kommen kleine Subpopulation oder vereinzelte Individuen vor.

Die untersuchte Population konnte sich abgesehen von einem Schnitt der Dolden im Jahre 2001 über einen Zeitraum von mindestens fünf Jahren ungestört entwickeln, da weder die Weide genutzt werden noch Managementmaßnahmen bezüglich *Heracleum mantegazzianum* durchgeführt worden sind. Die Population besitzt bei einer Ausdehnung von 125 mal 10 bis 25 m eine Fläche von ca. 2000 m². Der Bereich *hoher Individuendichte* beschränkt sich größtenteils auf die Talsohle, daran anschließend folgt der Bereich *geringer Individuendichte*.

In 300 m Entfernung ist eine Wochenendhütte mit Imkerei zu finden.

⁴⁸ Die Nomenklatur der Artnamen richtet sich in diesem Kapitel nach Wisskirchen & Häupler (1998).

5.1.2 Frankenberg-Burgwald

Der Burgwald, aus Bundsandstein (Trias, Mesozoikum) aufgebaut, bildet durch annähernd horizontal lagernde Schichten Plateaus aus (Meynen & Schmithüsen 1957), die sich nach Norden zur Edertalauwe sanft abdachen. Das anstehende Gestein aus dem mittleren Bundsandstein ist sehr grobkörnig, bindemittelarm und wasserdurchlässig (Meynen & Schmithüsen 1957). Die natürliche Bodenentwicklung führt hier zu nährstoffarmem Braunerde Pelosol oder zur Podsol-Braunerde (Schönhals & Sabel 1989). Stark lehmige Sande herrschen als Bodenart vor (Schönhals & Sabel 1989).

Die Population befindet sich am Rande einer häufig gemähten Wiese, die als Truppenübungsplatz (Sportplatz) genutzt wird, und ist umgeben von einem Fichtenforst (Koordinaten: N 8° 45' 03" E 51° 01' 37", Höhe ü. NN: 330 m). Außer im Südosten ist die Population vom Fichtenforst direkt umstanden (nahezu keine Windexposition, starke Beschattung), in dem, abgesehen von einigen Individuen im Saumbereich, keine *Heracleum mantegazzianum* Pflanzen vorkommen. Im Nordosten grenzt die Population an einem Bach. Der Untergrund, auf dem die *Subpopulation hoher Individuendichte* vorkommt, besteht aus Ziegelsteinen und anderem Bauschutt, der zur Verfüllung eines kleinen Weihers diente und ist durch einen Wall vom Wiesenbereich getrennt. Die Vegetation in diesem Bereich lässt sich der Unterklasse Galio-Urticenea der Klasse Artemisietea vulgaris (Beifuß-Gesellschaft) zuordnen. Darüber hinaus erweist sich eine genauere Zuordnung in das pflanzensoziologische System als schwierig. Die größten Übereinstimmungen bestehen mit dem Aegopodion Verband der Ordnung Glechometalia (nitrophytische Saum und Verlichtungsgesellschaften). Häufige Arten sind *Urtica dioica*, *Galium aparine* agg., *Dactylis glomerata*, *Aegopodium podagraria*, *Anthriscus sylvestris*, *Arrhenatherum elatius*, *Elymus repens*, *Heracleum sphondylium*, *Poa trivialis* und *Filipendula ulmaria*.

Die *Subpopulation geringer Individuendichte* tritt am Wiesenrand auf natürlichem entwickeltem Boden auf. Die Vegetation in diesem Bereich, die mit ca. 40 cm nur eine geringe Wuchshöhe aufweist, wird zum einen durch die geringe Strahlungsintensität aufgrund der angrenzenden Fichten (*Picea abies*) bestimmt und weist daher nur eine geringe Deckung auf. Zum anderen ist sie durch die Wiese beeinflusst, die in der Artenzusammensetzung dem Weidelgras-Wegerich-Rasen (Lolio-Plantaginetum) ähnelt, jedoch stärker als dieser durch den Schnitt beeinflusst wird.

Bis auf wenige Individuen konnte ein weiteres Vordringen von *Heracleum mantegazzianum* in den Bereich der regelmäßig geschnittenen Wiese nicht beobachtet werden. Einige Einzelindividuen wachsen entlang von Forstwegrändern und Lichtungen in 350 bis 550 m Entfernung.

Die *Subpopulation hoher Individuendichte* besitzt bei einer Ausdehnung von 30 mal 10 m eine Fläche von ca. 300 m². Die mehr oder weniger isoliert vorkommenden Individuen liegen bis zu 100 m von diesem Bereich entfernt. Bis zum Jahre 2001 wurden die Dolden vor der vollständigen Ausreifung von der Pflanze abgetrennt, aber nicht aus dem Bestand entfernt. Die Untersuchungsflächen der *Subpopulationen geringer Individuendichte* liegen außerhalb des gemähten Bereiches.

Laut Aussagen des zuständigen Försters ist *Heracleum mantegazzianum* als Deckungspflanze angesalbt worden; der Zeitpunkt ließ sich nicht ermitteln.

5.2 Allendorf (Gießen)

Naturräumlich befindet sich das Untersuchungsgebiet im Großenlindener Hügelland welches zum Gießener Becken, dem südlichen Teil des Marburg Gießener Lahntals gehört (Meynen & Schmithüsen 1957). Das Gießener Becken, ein weites, tektonisch angelegtes Becken, ist als Glied der Senkenfolge Westhessens zwischen dem Rheinischen Schiefergebirge (Tonschiefer aus dem Silur / Devon des Archäozoikum) und dem Vogelsberg (Basalt aus dem Neozoikum) eingeschaltet (Meynen & Schmithüsen 1957). Es grenzt westlich an den Gießener Landrücken des vorderen Vogelsberges (Meynen & Schmithüsen 1957).

Klimatisch kommt die relativ tiefe Lage des Gebietes, das den Übergang vom raueren und stark humides Klima des Gladenbacher Berglandes im Nordwesten zur klimatisch begünstigten Wetterau im Süden bildet, zum Tragen (Meynen & Schmithüsen 1957). So wurde im dreißigjährigen Mittel (1951-1980) an der Klimastation Gießen-Liebigshöhe (186 m ü. NN) eine mittlere Jahrestemperatur von 9,0 °C und ein Jahresniederschlag von 609 mm festgestellt (Müller-Westermeier 1990). Nach Fehn (1960) entspricht der Klimatyp Gießens dem Binnenlandtyp mit Sommerregenmaximum.

Die untersuchte Population liegt 1,7 km östlich von Allendorf (a. d. Lahn) (N 8° 38' 09" E 50 ° 33' 01'), nördlich des Zusammenflusses von Kleebach und Lückenbach auf 175 m ü. NN (Lahn: 155 m ü. NN).

Im Bereich der Untersuchungsflächen steht pleistozäner Solifluktionsschutt über Tonschiefer (relativ saures, basenarmes, aber leicht und feinkörnig verwitterbares Substrat) aus dem Kulm (Unterkarbon) an (Kegel 1976). Der Solifluktionsschutt ist von einem Kolluvium aus Lösslehm (oder Sandlöss) (lehmiger Schluff bis schluffiger Lehm) überschichtet (Schrader 1986). Daraus entwickelte sich zum Teil eine 30 bis 60 cm mächtige Braunerde (lehmiger Schluff bis schwach toniger Lehm) (Schrader 1986, Schrader et al. 1986).

Die untersuchte Population befindet sich im Ökotonbereich zwischen einem Feldgehölz (Pappelgehölz und Eichen Koniferen Mischwald) und einer südöstlich angrenzenden Mähweide aus dem Arrhenatherion Verband mit *Arrhenatherum elatius*, *Geranium pratense*, *Campanula patula*, *Trifolium repens*, *Dactylis glomerata*, *Alopecurus pratensis*, *Heracleum sphondylium* u. a.. Im Gehölzbereich verläuft ein von Bäumen bestandener ehemaliger Wirtschaftsweg, der seit mehreren Jahrzehnten nicht mehr genutzt wird. Das Pappelgehölz zeigt eine bezüglich *Heracleum mantegazzianum* recht hohe Individuendichte, wohingegen im Mischwaldbereich *Heracleum mantegazzianum* nur in lichten Bereichen auftritt. Der Bereich der hohen Individuendichte grenzt unmittelbar an den Gehölzrand bzw. an den von Rosaceen bestandenen Mantel (geringe Windexposition, starke Beschattung). Der Randbereich der Mähweide wurde aufgrund der Ausbreitung von *Heracleum mantegazzianum* nicht mehr wirtschaftlich genutzt und diente der Einrichtung der Untersuchungsflächen der Subpopulation geringer Individuendichte. Hier wurde die mittlere Wuchshöhe der Krautschicht auf ca. 50 cm geschätzt. Auf der angrenzenden bewirtschafteten Mähweide treten vereinzelt Individuen auf.

Die gesamte Population wurde bis 2001 regelmäßig durch Abmähen auf einer Höhe von 10 bis 30 cm über der Geländeoberkante gestört. Diese Maßnahme wurde unvorhergesehen im Juni 2002 von einer Privatperson durchgeführt, als die Daueruntersuchungsflächen schon eingerichtet waren. Die Untersuchungen die außerhalb der Daueruntersuchungsflächen durchgeführt wurden waren jedoch schon zu diesem Zeitpunkt abgeschlossen, sodass diese vom Eingriff nicht betroffen waren. Die Population ist 2 bis 15 m breit und 100 m lang (ca. 700 m²).

Laut Aussagen eines Imkers wurde *Heracleum mantegazzianum* von diesem selber als Trachtpflanze vor über 20 Jahren angesalbt.

Der nächste Bestand befindet sich in 500 m Entfernung, durch ein ausgedehntes Feldgehölz von der Untersuchungspopulation getrennt.

5.3 Kassel (Dönche / Druseltal)

Das Untersuchungsgebiet befindet sich am Westrand der Westhessischen Senke im Kasseler Becken, östlich angrenzend an den Habichtswald (Habichtswälder Bergland) (Meynen & Schmithüsen 1957). Beide Teilgebiete liegen südlich der Wilhelmshöhe am Westrand der Stadt Kassel, zwei Kilometer südlich des Schlosses Wilhelmshöhe im Naturschutzgebiet Dönche (290 m ü. NN, N 9° 25' 21.5" E 51° 17' 50"), bzw. 1,5 Kilometer südlich des Schlosses im Tal der Drusel (335 m ü. NN, N 9° 24' 49" E 51° 18' 15").

Das Klima in Kassel (Messstation Kassel-West: 231 m ü. NN) ist mit geringfügig höheren Niederschlägen ebenfalls dem binnenländischen Klimatypus zuzuordnen. Im dreißigjährigen Mittel beträgt der Jahresniederschlag 686 mm und die mittlere Temperatur 8.9 °C.

5.3.1 Dönche

Im Naturschutzgebiet Dönche am Osthang des Brasselberges herrschen Ton, Sand, Kies und Quarzit als gebirgsbildende Gesteine aus dem unteren Miozän (Jungtertiär) vor. Diese werden überlagert von äolischen Ablagerungen (verlehmteter Löss) aus dem Pleistozän (Quatär) (Rösing & Findeisen 1969). Die pleistozänen Sedimente bilden neben den Verwitterungsprodukten der Gesteine aus dem Jungtertiär die Ausgangssubstrate für die Entwicklung von Ranker- oder Pseudogley-Braunerden (Schönhals & Sabel 1989).

Das Untersuchungsgebiet befindet sich in einem teilweise durch Rosaceen verbuschten Magergrünland. Das Gebiet ist leicht nach Osten geneigt (ca. 5°) und nimmt eine Fläche von 80 mal 170 m (ca. 13000 m²) ein. Entlang dem höher gelegenen Spazierweg, der das Untersuchungsgebiet von einer Wohnsiedlung trennt, sind Entsorgungen von Gartenabfällen erfolgt, die auch Auswirkungen auf die Flora des Untersuchungsgebietes haben, wie das Vorkommen von *Lysimachia punctata* L. und einigen anderen Gartenpflanzen zeigt. Die Wasserversorgung des Gebietes ist aufgrund mehrerer kleiner hangentwässernder Abflüsse sehr gut. Die Untersuchungsflächen liegen in der offenen Grünlandbrache oder angrenzend an Rosaceengebüsche, in deren Saumbereich Subpopulationen von *Heracleum mantegazzianum* mit hoher Individuendichte auftreten (sehr hohe Windexposition, sehr geringe Beschattung). Die Vegetation der Dönche ist in Abhängigkeit der unterschiedlichen Bodenverhältnisse sehr uneinheitlich. Neben der Rotschwengel-

Rotstraußgras-Gesellschaft kommen hier Weidelgrasweide und Glatthaferwiese vor. Im Bereich der Daueruntersuchungsflächen herrscht jedoch vor allem *Calamagrostis epigeios* (Land-Reitgras) vor, das als Brachezeiger anzusehen ist. Im Mittel betrug die Wuchshöhe der Krautschicht 65 cm. Der Bereich, in dem sich der *Heracleum mantegazzianum*-Bestand befindet, kann als Sukzessionsfläche bezeichnet werden, lässt sich pflanzensoziologisch jedoch schwer einordnen. Häufig vorkommende Arten neben *Calamagrostis epigeios* sind *Deschampsia cespitosa*, *Phleum pratense*, *Rubus fruticosus* agg., *Rosa* sp., *Cirsium arvense*, *Betula pendula*, *Juncus effusus*, *Angelica sylvestris*, *Urtica dioica*, *Dactylis glomerata* sowie *Phalaris arundinacea* und *Filipendula ulmaria*.

Zur Kontrolle von *Heracleum mantegazzianum* wurden jährlich die Dolden vor der Samenreife abgetrennt, jedoch nicht aus dem Bestand entfernt. Teilweise sind Wurzelausgrabungen unternommen worden, die jedoch nicht den Bereich der Untersuchungsfläche betreffen. Im Sommer 2003 wurde eine Schafbeweidung durchgeführt. Die Untersuchungsflächen waren davon ausgenommen.

5.3.2 Druseltal

Das Untersuchungsgebiet im Tal der Drusel liegt an der Grenze zwischen dem Habichtswälder Bergland und der Westhessischen Senke (Meynen & Schmithüsen 1957). Als anstehendes Gestein liegt hier ein vorwiegend aus Lapilli und Aschentuff bestehender Basalttuff vor. Dieser Basalttuff ist ein basenreiches vulkanisches Gestein des Jungtertiär (Rösing & Findeisen 1969). Die aus diesem Ausgangssubstrat gebildeten Braunerden weisen durch Verbraunung und Verlehmung einen mächtigen Bv-Horizont auf (Schönhals & Sabel 1989).

Die untersuchte Population befindet sich auf einer 50 mal 55 m großen Grünlandbrache (ca. 2.700 m²) im Bereich des Hangfußes des Hunrods-Berges am Rande eines zum Habichtswald gehörenden Buchenwaldes. Im unteren Bereich grenzt die Brache an den von Erlen bestandenen Uferbereich der Drusel an. Die Brache ist weitgehend von hochwüchsigen Dominanzbeständen (ca. 90 cm hohe Krautschicht) aus *Urtica dioica* und *Galium aparine* bedeckt und weist eine sehr geringe Windexposition und eine starke Beschattung auf. Pflanzensoziologisch lässt sich die Vegetation der Klasse Artemisieta vulgaris, Unterklasse Galio-Urticenea zuordnen. Eine genauere Zuordnung der Vegetation in das pflanzensoziologische System ist aufgrund der starken Dominanz von *Urtica dioica* und *Galium aparine* sowie des Vorkommens von *Calystegia sepium* und *Petasites hybridus* nicht möglich.

Hier durchdringen sich die Arten *Dactylis glomerata* und *Heracleum sphondylium* des Aegopodion Verbandes der Ordnung Glechometalia, nitrophytische Saum- und Verlichtungsgesellschaften am mittleren und oberen Hangbereich, in dem sich die Daueruntersuchungsflächen befinden, mit den stärker an Uferbereiche gebundenen Arten wie z. B. *Calystegia sepium* und *Petasites hybridus* aus dem Verband des Calystegietalia (Uferstauden und Schleiergesellschaften).

Es ist nur ein kleiner Bereich vorhanden, der den Kriterien einer *Subpopulation hoher Individuendichte* genügt.

Ein Management zur Kontrolle von *Heracleum mantegazzianum* hat nach den vorliegenden Informationen nicht stattgefunden.

5.4 Klimatische Bedingungen und Witterung

Die untersuchten Gebiete gehören insgesamt zum warm-gemäßigten Regenklima der mittleren Breiten. Mit überwiegend westlichen Winden werden das ganze Jahr über feuchte Luftmassen vom Atlantik herangeführt. Der ozeanische Einfluss, der von Nordwest nach Südost abnimmt, sorgt für milde Winter und nicht zu heiße Sommer (Kalb & Vent-Schmidt 1981).

Hohe Niederschläge und Temperaturen, die nahezu durchgängig über dem langjährigen Mittel lagen, kennzeichneten die Witterung im Jahre 2002. Das Jahr 2003 zeichnete sich in Mitteleuropa durch äußerst hohe Temperaturen im Sommer und extrem geringe Niederschläge aus. Im Jahre 2004 war ein gewöhnlicher Temperaturverlauf und abgesehen von den Monaten März, April und Juni eher überdurchschnittlich hohe Niederschlagswerte bis zum Ende der Untersuchung zu verzeichnen.

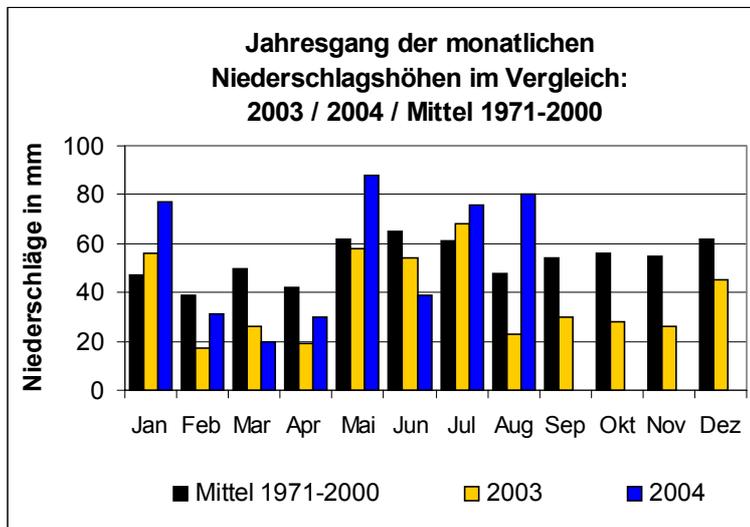


Abbildung 3: Jahresgang der monatlichen Niederschlagshöhen im Jahr 2003, 2004 und im Mittel von 1971 bis 2000.

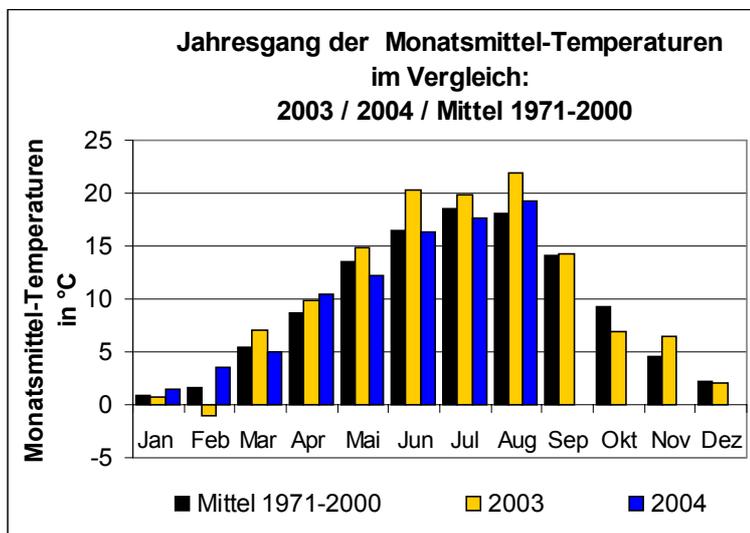


Abbildung 4: Jahresgang der Monatsmitteltemperatur im Jahr 2003, 2004 und im Mittel von 1971 bis 2000.

6 Methoden

6.1 Versuchsdesign

6.1.1 Erfassung demographischer Daten

a Populationen und Daueruntersuchungsflächen

Für die Erfassung von demographischen Daten wurden im Frühsommer 2002 Daueruntersuchungsflächen für einen Untersuchungszeitraum von zwei Jahren eingerichtet. Insgesamt wurden 76 Daueruntersuchungsflächen mit einer Fläche von je 1 mal 2,5 m in 5 Populationen angelegt:

Population A = Allendorf⁴⁹

Population D = Kassel-Druseltal

Population K = Kassel-Dönche

Population F = Frankenberg

Population V = Viermünden

Durch Markierung⁵⁰ der *Heracleum mantegazzianum* Individuen innerhalb jeder Daueruntersuchungsfläche konnten die Lebenszyklusübergänge der einzelnen Individuen verfolgt werden.

Die Population in Allendorf wurde nach der Einrichtung der Daueruntersuchungsfläche durch eine Mahd gestört. Die ermittelten Übergangsdaten (s. u.) aus dieser Population werden daher nur im Rahmen einer weiteren Untersuchung im zweiten Untersuchungsintervall verwendet.

⁴⁹ In Allendorf wurden zusätzlich Daten von 10 0,1 m² Daueruntersuchungsflächen erhoben, die der Abschätzung der Übergangswahrscheinlichkeiten der Individuen dienten, die eine geringere Größe aufwiesen als die Individuen des Entwicklungsstadiums 1 (s. u.).

⁵⁰ Die Markierung der Individuen erfolgte durch Stecketiketten, auf denen die Population, die Untersuchungsfläche und die Individuenummer vermerkt wurde. Um das Auffinden der Individuen und eine erneute Zuordnung bei Verlust einer Markierungsetikette zu erleichtern, wurden zudem die Koordinaten der Individuen bezüglich eines Eckstabes angegeben.

b Versuchsdesign innerhalb einer Population

In jeder Population wurden Daueruntersuchungsflächen innerhalb von *Subpopulationen geringer* und *hoher Individuendichten* eingerichtet. Als *Subpopulation* mit *geringer Individuendichte* wurden die Bereiche einer Population bezeichnet, in denen *Heracleum mantegazzianum* nur vereinzelt zwischen der umgebenden Vegetation auftrat (Deckung ca. 1 bis 10 %). Bei *Subpopulationen hoher Individuendichte* weicht die Vegetation sehr stark von der umgebenden Vegetation ab. Hier ist die Individuendichte zum Zeitpunkt des Zensus so hoch, dass eine Deckung von 100 % und somit eine starke Beschattung der Bodenoberfläche durch *Heracleum mantegazzianum*-Blätter auftritt. Der Anteil an offenem Boden liegt hier zum Zensuszeitpunkt häufig höher als 50 %. Im Jahr 2004 konnten in den *Subpopulationen hoher Individuendichte* während des Zensus eine geringere Deckung durch *Heracleum mantegazzianum*-Blätter sowie ein höherer Deckungsgrad an Gräsern gegenüber den Vorjahren beobachtet werden.

Der Ökotonbereich zwischen diesen Subpopulationen beträgt, wahrscheinlich durch vormalige Landnutzung bedingt, zumeist nur ein bis wenige Meter.

In jeder der untersuchten Subpopulationen wurden - wenn möglich - jeweils acht Daueruntersuchungsflächen angelegt. Diese Anzahl ergab sich durch die limitierte Anzahl der möglichen Daueruntersuchungsflächen in der *Subpopulation geringer Individuendichte*. Im diesem Bereich ist daher durch die Daueruntersuchungsflächen der Großteil der Subpopulationen erfasst worden. Abweichend von der angestrebten Flächenanzahl wurden in der Population Kassel-Dönche zehn Daueruntersuchungsflächen in der *Subpopulation hoher Individuendichte* eingerichtet. In der *Subpopulation hoher Individuendichte* der Population Kassel-Druseltal konnten dagegen aufgrund der geringen Bestandesgröße nur zwei Daueruntersuchungsflächen angelegt werden. Aufgrund der schlechten Begehbarkeit der *Subpopulationen hoher Individuendichte* wurden je zwei Daueruntersuchungsflächen parallel mit einem Abstand von 250 cm angelegt und aus dem Zwischenbereich bearbeitet, um eine Störung durch die Zensusaufnahme möglichst gering zu halten.

c Erfassung der Lebenszyklusübergänge

In den Jahren 2002, 2003 und 2004 erfolgte zum Zensustermin jeweils am Ende der Blühphase der terminalen Hauptdolde im Monat Juli die Erfassung der markierten Individuen der Daueruntersuchungsflächen. Dabei wurden bei jedem Individuum verschiedene morphologische Merkmale gemessen. Anhand der morphologischen Daten wurde nach bestimmten Kriterien der Klasseneinteilung (Kapitel 6.2 Klasseneinteilung der Entwicklungsstadien) jedem Individuum zu jedem Zensustermin ein Entwicklungsstadium (Abbildung 5) zugeordnet. Die Kriterien der Klasseneinteilung blieben dabei während der gesamten Untersuchungszeit konstant. Anhand der Zuordnung wurden die Entwicklungsstadienübergänge, die die Individuen vom ersten Untersuchungszeitintervall (Zensus 2002 bis Zensus 2003) und vom zweiten Untersuchungszeitintervall (Zensus 2003 bis Zensus 2004) vollzogen hatten, ermittelt.

Da Individuen des kleinsten Entwicklungsstadiums (Entwicklungsstadium 0, kleiner als die Individuen der Klasse 1) eine hohe Fluktuation und Individuendichte aufweisen, konnten diese nicht in den oben genannten Daueruntersuchungsfläche berücksichtigt werden. Exemplarisch wurden in der Population Allendorf zehn 0,1 m² große Daueruntersuchungsflächen eingerichtet, um die Lebenszyklusübergänge der Individuen dieses Entwicklungsstadiums zu erfassen (Kapitel 6.4.3 b).

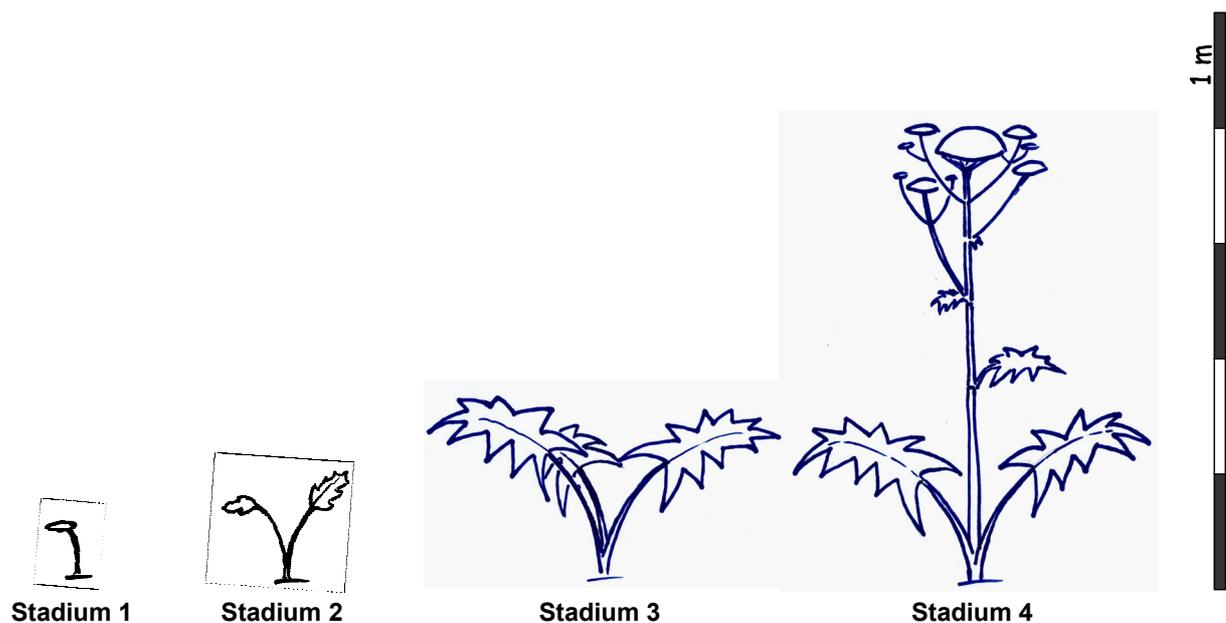


Abbildung 5: Skizzierung der Entwicklungsstadien

6.1.2 Erfassung von Daten zur Ökologie (Nährstoffdaten und morphometrische Daten)

Die Untersuchung von Nährstoffdaten und morphometrischen Daten erfolgte im Jahr 2002 in den Subpopulationen der fünf⁵¹ oben genannten *Heracleum mantegazzianum*-Populationen außerhalb der Daueruntersuchungsflächen.

Bodendaten (pH-Wert, C/N-Verhältnis, P, K, Mg) wurden durch die Analyse von Boden-Flächenmischproben, die nach Subpopulationen getrennt erfolgten, ermittelt.

Die morphologischen Daten wurden während der späten Blühphase der terminalen Hauptdolde gemessen. Nach der Vermessung wurden die Individuen geerntet und deren Blattspreiten hinsichtlich C/N-Verhältnis, P, K, Mg analysiert. Zudem wurden die Anzahl der Blüten bzw. Früchte der generativen Individuen bestimmt. Sofern nicht alle zur Verfügung stehenden Individuen untersucht wurden, erfolgte eine Aufnahme der Individuen im Umkreis mehrerer zufällig bestimmten Punkte, sodass möglichst das komplette Größenspektrum der Individuen erfasst wurde. Teilweise war dies aufgrund der geringen Anzahl entsprechender Individuen außerhalb der Daueruntersuchungsflächen nicht möglich (Tabelle 1). Da zum Zeitpunkt der Ernte noch keine Klasseneinteilungskriterien erarbeitet worden waren, wurden die Individuen erst später auf der Grundlage der unten beschriebenen Klasseneinteilung (Kapitel 6.2) klassifiziert. Die Individuen, die das Entwicklungsstadium 2 nicht erreicht hatten, wurden aufgrund ihrer geringen Biomasse nicht untersucht. Die sich daraus in den einzelnen Entwicklungsstadienklassen ergebene Anzahl an Individuen wurde in der Tabelle 1 zusammengefasst. Die Untersuchungswerte der einzelnen Individuen einer Entwicklungsstadienklasse wurden innerhalb einer Subpopulation gemittelt.

Tabelle 1: Anzahl der untersuchten Individuen differenziert nach Population, Individuendichte und Entwicklungsstadium (Entwicklungsstadium 2: kleine vegetative Individuen; 3: große vegetative Individuen; 4: reproduktive Individuen).

Population:	Hohe Individuendichte			Geringe Individuendichte		
	Entwicklungsstadium			Entwicklungsstadium		
	2	3	4	2	3	4
Allendorf	9	13	10	10	10	10
Kassel-Druseltal	0	0	5	10	10	0
Kassel-Dönche	35	29	15	10	10	10
Frankenberg	11	11	10	11	9	10
Viermünden	12	10	10	11	10	7

6.2 Klasseneinteilung der Entwicklungsstadien

6.2.1 Herleitung der Einteilungskriterien

Die Klasseneinteilung erfolgte anhand der Individuen der Daueruntersuchungsflächen auf der Datengrundlage der erfassten morphologischen Merkmale ([i] maximale Wuchshöhe der Individuen im Bestand, [ii] Anzahl der Rosettenblätter, [iii] Blattstiellänge und [iv] Durchmesser (oberhalb der Blattscheide) des größten Rosettenblattes, [v] Spreitenlänge und [vi] –breite des größten Rosettenblattes). Zunächst wurden die Messwerte aller Individuen bezüglich eines einzelnen Merkmals nach Größe sortiert in einem Diagramm aufgetragen, um Entwicklungssprünge in Form von Steigungsänderungen erkennen zu können.

Da hier keine oder nur statistisch unbedeutende Steigungsänderungen feststellbar waren, wurde eine Ordination über alle gemessenen Merkmale vorgenommen. Die Ordination wurde mit Hilfe einer Hauptkomponentenanalyse (PCA, Abbildung 6) durchgeführt. Bei der ersten Ordination wurden zwei Merkmale zur Klassifizierung genutzt: die generativen Individuen sowie die vegetativen Individuen, die die oberste Blätterschicht der *Heracleum mantegazzianum*-Individuen erreichten (Abbildung 7 Seite 103), um diese Individuen von den übrigen Individuen zu trennen.

Die mittlere Höhe der obersten Blätterschicht wurde abgeschätzt anhand des arithmetischen Mittels der Wuchshöhen aller Individuen der jeweiligen Daueruntersuchungsfläche, die größer 50 cm waren. Der Anteil an Individuen, die kleiner 50 cm waren, betrug ca. 50 %. Deren Beitrag zur Blätterschicht ist jedoch sehr gering (Abbildung 7 Seite 103), daher wurden diese Individuen von der Berechnung ausgeschlossen, um eine Herabsetzung der Höhengrenze der obersten Blätterschicht zu vermeiden. Da es sich bei der obersten Blätterschicht um einen Raum handelt und dieser nach Feldbeobachtungen ca. 60 cm beträgt, wurden vom Mittelwert 30 cm subtrahiert, um den unteren Grenzwert des Blätterdaches zu erhalten.

Im Diagramm der Individuen im Merkmalsraum wurden anschließend mögliche und aufgrund der subjektiven Klasseneinteilung im Feld bestehende Gruppierungen von Individuen visualisiert. Die Einteilung der Individuen, die nicht schon aufgrund einer

⁵¹ Die Population Allendorf, die unvorhergesehen im Juni 2002 von einer Privatperson gemäht wurde, konnte für diese Untersuchung vollständig Verwendung finden, da zum Zeitpunkt des unerwünschten Eingriffs die Arbeiten im Bestand außerhalb der Daueruntersuchungsflächen abgeschlossen waren.

eindeutigen populationsbiologischen (Reproduktivität) oder ökologischen (Erreichen der obersten Blätterschicht) Relevanz einer Gruppe zugeordnet waren, konnten aufgrund der geringfügigen Auftrennung nur in maximal zwei weitere Gruppen getrennt werden. Nach dieser graphischen Einteilung wurden alle Individuen einer Gruppe aufgelistet. Es entstanden vier Klassen.

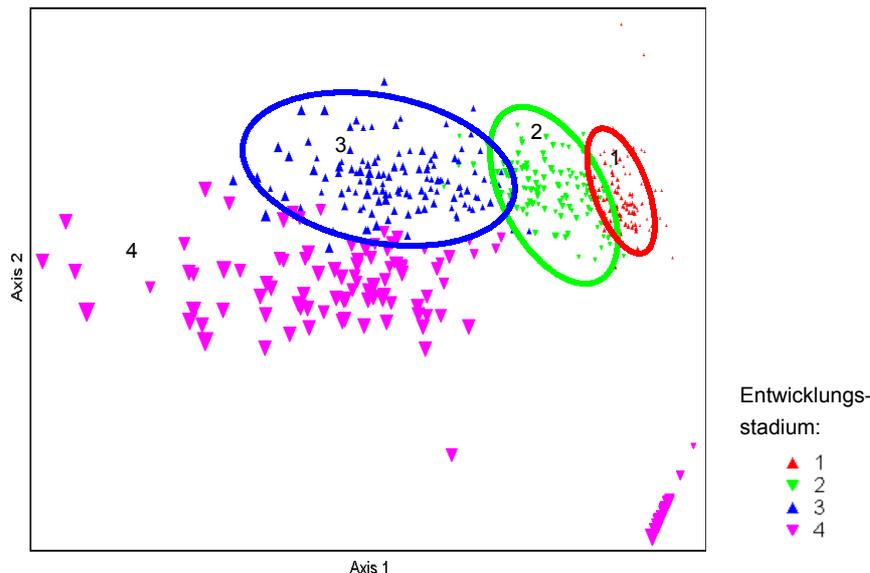


Abbildung 6: Hauptkomponentenanalyse der Individuen im Merkmalsraum unter Verwendung aller verfügbaren Merkmale ($R^2 = 0.768$). Die Größe der Dreiecke gibt die Wuchshöhe wieder. Die generativen Individuen die im unteren rechten Bereich der PCA auftreten wurden aufgrund des Fehlens von Rosettenblättern abgetrennt. Das Diagramm verdeutlicht den Grad der Durchdringung von Individuen verschiedener Klassen.

Diese vorläufigen Klassen wurden genutzt, um aus der Menge der gemessenen Merkmale die Merkmale herauszufiltern, die die größte Klassifizierungskraft besitzen, d. h. innerhalb einer Klasse geringere Streuung aufweisen und deren Mittelwerte bezüglich der anderen Klassen deutlicher getrennt waren. Diese Kriterien wurden von den Merkmalen Rosettenblattanzahl und Blattstiellänge nicht erfüllt, sodass diese für die weitere Klassifikation nicht mehr genutzt wurden. Des Weiteren stellte sich im Verlauf der Klassifizierung heraus, dass Spreitenlänge und –breite nahezu die gleiche klassifizierende Kraft besaßen, sodass nur noch die Spreitenbreite verwendet wurde.

Das charakteristische Merkmal einer Klasse (Klasse 4: Blütenbildung, Klasse 3: Wuchshöhe, Klasse 2 und 1: Spreitenbreite des größten Rosettenblatts) wurde genutzt, um die Klassengrenze zu bestimmen. Hier wurde zunächst das obere bzw. das untere Quantil der charakteristischen Merkmalswerte benutzt und anschließend

eine Feinabstimmung der Klassifizierung anhand zusätzlicher Merkmale durchgeführt. Dabei wurden die Veränderungen beibehalten, die (1.) bei der Kontrolle durch eine PCA eine geringere Überschneidung der Klassen im Diagramm, (2.) eine bessere Deckung der Klassen mit der subjektiven Feldklassifizierung, und / oder (3.) eine ausgeglichene Klassengröße ergaben. Diese Feinabstimmung führte zur Aufnahme zusätzlicher Kriterien (siehe unten) neben den charakteristischen Merkmalen und der Verschiebung der Merkmalsgrenze der charakteristischen Merkmalen.

Die Ordinationen wurden mit Hilfe des Softwareprogramms PC Ord erstellt.

6.2.2 Die Klassen der Entwicklungsstadien

Die vier definierten Klassen werden mit den folgenden Entwicklungsstadien⁵² bezeichnet:

Entwicklungsstadium 1 : Kleine vegetative Individuen

Entwicklungsstadium 2 : Mittlere vegetative Individuen

Entwicklungsstadium 3 : Große vegetative Individuen

Entwicklungsstadium 4 : Reproduktive Individuen

Entwicklungsstadium 4 repräsentiert die Klasse der reproduktiven Individuen.

Die Individuen der Klasse 3 zeichnen sich dadurch aus, dass sie die Höhe der oberen Blätterschicht der Daueruntersuchungsfläche erreicht haben (unter Beachtung einiger Restriktionen, siehe unten).

Die Grenze zwischen Stadium 1 und 2 ist willkürlich im Sinne der ökologischen Relevanz jedoch unter Berücksichtigung einer möglichst geringen Überschneidung der Klassen gewählt worden.

⁵² Die klassifizierten Entwicklungsstadien werden zum Teil im Folgenden verkürzt als Klasse bezeichnet.

6.2.3 Klasseneinteilungsschlüssel

Die Entwicklungsstadien wurden nach folgendem Klasseneinteilungsschlüssel bestimmt (Die Vorgehensweise ist an die Reihenfolge der aufgeführten Klassen gebunden):

Klasse 0: Spreitenbreite bis 3,5 cm

Klasse 1: Spreitenbreite größer 3,5 bis maximal 20 cm; maximale Wuchshöhe 50 cm

Klasse 3: Wuchshöhe erreicht mittlere Wuchshöhe des Plots abzüglich 30 cm (es wurden für die Berechnung der mittleren Wuchshöhen nur Individuen mit einer Höhe von größer 50 cm berücksichtigt).
Oder: der Stieldurchmesser des größten Rosettenblatts beträgt mehr als 1,8 cm.
Jedoch müssen Individuen der Klasse 3 eine Spreitenbreite von mindestens 50 cm aufweisen.

Klasse 4: alle generativen Individuen

Klasse 2: alle übrigen Individuen

6.3 Ökologische Aspekte der Subpopulationen

6.3.1 Grundlagendaten der geernteten Individuen / des Bodens

a Samenproduktion

Zur Berechnung der Samenproduktion wurden je nach Entwicklungsstand der Dolden, Früchte bzw. Blüten 73 der geernteten reproduktiven Individuen gezählt. Dabei wurden je nach Ordnung der Dolde die Früchte bzw. Blüten einer unterschiedlich großen Stichprobenanzahl an Döldchen gezählt. Da die Anzahl der Blüten pro Döldchen relativ kontinuierlich vom Zentrum bis zum Rand der Dolde zunimmt (meistens mehr als verdoppelt), wurden sowohl die Anzahl der Blüten mehrerer Randdöldchen als auch die Blüten mehrere Zentraldöldchen gezählt und daraus das arithmetische Mittel bestimmt.

Bei der terminalen und den axiliaren Hauptdolden wurden die Früchte bzw. Blüten von je fünf Döldchen im äußeren und inneren Bereich der Hauptdolde gezählt. Aufgrund der hohen Anzahl an terminalen und axiliaren Nebendolde erster Ordnung wurden hier die Früchte bzw. Blüten von je zwei Döldchen im äußeren und inneren Bereich der jeweiligen Nebendolde erfasst. Da im Zentrum der Döldchen (der Bereich in dem sich die Blüten zuletzt entwickeln) im Mittel vier Blüten keine Samen ausbilden, wurde diese Anzahl bei den Döldchen, die noch keine Samen ausgebildet hatten, von der Anzahl der Blüten abgezogen.

Die terminalen und axiliaren Nebendolden zweiter Ordnung besitzen einen hohen Anteil an Blüten, die vor Ausreifen des Fruchtknotens absterben⁵³. Zudem stirbt häufig die gesamte Dolde vor Samenreife ab. Daher werden die Blüten dieser Dolden nicht in die Gesamtberechnung der Samenproduktion einbezogen⁵⁴.

Aus der gemittelten Blütenanzahl pro Döldchen und den gezählten Strahlen wurde die Anzahl der Blüten pro Dolde berechnet. Durch die Summierung aller Dolden wurde die geschätzte Gesamtzahl an Blüten ermittelt. Nach Verdopplung der Werte wurde die Anzahl der Merikarprien, die Samenproduktion, erhalten.

⁵³ Diese Blüten werden häufig als „funktionell männliche“ Blüten bezeichnet.

⁵⁴ Mehrere Zählungen ergaben, dass im Mittel ca. 500 für die Reproduktion aus oben genannten Gründen unbedeutende Blüten pro Nebendolden der 2. Ordnung ausgebildet werden.

b Morphometrische Untersuchungen

Folgende morphologische Parameter wurden von den geernteten Individuen erfasst:

- maximale Wuchshöhe der Individuen im Bestand,
- Höhe und Längenausdehnung der Dolde,
- Stängellänge bis zur Dolde und Stängeldurchmesser (ab Bodenoberfläche und bei 50 cm über der Bodenoberfläche),
- Blattstiellänge und Durchmesser (oberhalb der Blattscheide),
- Spreitenlänge und –Breite,
- Anzahl der Stängel und Rosettenblätter,
- Anzahl der Seitendolden (Hauptdolden / Nebendolden),
- Durchmesser der terminalen Hauptdolde,
- Durchmesser der größten terminalen Nebendolde und
- Durchmesser der größten Seitenhauptdolde

c Nährstoffuntersuchungen der Pflanzen

I Probennahme

Die Probenahme des Pflanzenmaterials erfolgte an 244 geernteten Individuen. Dabei wurde der Großteil der getrockneten Rosettenblattspreiten jeder Pflanze zerkleinert, durchmischt und ein Teil davon mit einer Mühle bis zu einer Korngröße von ca. 2 µm gemahlen.

Für die Analyse wurden 0,500 g der gemahlenen Proben bei 500 - 520 °C im Muffelofen mehrere Stunden verascht.

Die Rückstände der veraschten Proben wurden mit 2 ml destilliertem Wasser und 2,5 ml 33 %iger HNO₃ Lösung versetzt und erwärmt. Die erhaltene Probenlösung wurde über ein Weißbandfilter in 50 ml Messkolben überführt und mit destilliertem Wasser auf 50 ml aufgefüllt.

II Probenanalyse⁵⁵

Phosphor (Photometer, nach der Vanadat-gelb-Methode)

Für die quantitative Färbung der Probe wurden 5 ml der Probenlösung entnommen und mit 1,00 ml 33 %iger HNO₃ Lösung sowie 7.5 ml Vanadatreagenz versetzt und mit destilliertem Wasser auf 25ml aufgefüllt.

Bei 450 nm wurde diese Lösung in einer 1 cm Durchflussküvette am Zeiss Spektral-Photometer (PM7 oder PM6) gemessen.

Die Angabe der Messergebnisse erfolgte in mg P pro Gramm Trockensubstanz.

Kalium (Atom-Absorptions-Spektrometer)

Die vorbereitete Probenlösung (Kapitel 4.2.2 I) wurde nach Zusatz von 20 % La/Cs-Lösung nach Schinkel (Merck Nr.1.16755) am Atom-Absorptions-Spektrometer (Varian 220 FS) bei 404,4 nm gemessen.

Die Angabe der Messergebnisse erfolgte in mg Kalium pro Gramm Trockensubstanz.

Kohlenstoff und Stickstoff (Elementaranalysator)

Zur Bestimmung des Kohlenstoff- und Stickstoffgehaltes der Pflanzenproben wurden ca. 200 mg der gemahlten Probe im Analysengerät Vario MAX CNS (Elementar Analysensysteme GmbH, Gerätenummer: 25.20-5002) nach dem Prinzip der katalytischen Rohrverbrennung analysiert. Dabei werden die gewünschten Messkomponenten mit Hilfe spezifischer Adsorptionssäulen von einander getrennt und nacheinander mit einem Wärmeleitfähigkeitsdetektor bestimmt.

Die Angabe der Messergebnisse erfolgte in Massenprozent des untersuchten Elementes.

⁵⁵ Die Bestimmung der Pflanzennährstoffe erfolgte an den Instituten für Pflanzenernährung und Pflanzenökologie.

d Nährstoffuntersuchungen des Bodens

I Probennahme

Die Probenahme erfolgte im November 2002. Es wurden mittels Pürckhauer (3 cm Innendurchmesser) je 5 Bodenproben pro Daueruntersuchungsfläche genommen. Der Abstand der 25 cm tiefen Einstiche zur Daueruntersuchungsfläche betrug 1 bis 1,5 m. Die Humushorizonte wurden vorher entfernt.

Das feuchte Bodenmaterial wurde per Hand zerkleinert, im Trockenschrank bei 40 °C getrocknet und der Feinboden mittels eines 2 mm-Siebes abgetrennt und homogenisiert. Für die Kohlenstoff- und Stickstoffbestimmung wurde der Feinboden zudem gemahlen.

II Probenanalyse⁵⁶

Die Bodenanalysen wurden mit Ausnahme der Elemente C und N nach den Vorschriften des Verbandes Deutscher Landwirtschaftlicher Untersuchungs- und Forschungsanstalten (VDLUFA, Methodenbuch I 1991) vorgenommen. Die Angaben erfolgen für die Elemente P und K und Mg in mg / 100 g Boden, die Elemente C und N wurden in Massenprozent angegeben.

Phosphor und Kalium im Calcium-acetat-lactat-Auszug

Phosphor und Kalium wurden im Calcium-acetat-lactat-Auszug⁵⁷ (CAL-Analysemethode) nach Schüller (1969) gemessen.

Phosphat (Photometer)

Im Zeiss Spektral-Photometer (PM7 oder PM6) wurde die nach Schüller (1969) angefärbte Probenlösung bei 406 nm in einer 1cm Durchflussküvette gemessen. Daraus wurde der Anteil an Phosphor in der Lösung rechnerisch ermittelt.

Kalium (Photometer)

Bei einer Wellenlänge von 769,9 nm wurde Kalium in der Lösung des Calcium-acetat-lactat-Auszugs am Zeiss Spektral-Photometer PM7 oder PM6 quantitativ bestimmt.

⁵⁶ Die Bestimmung der Bodennährstoffe erfolgte an den Instituten für Pflanzenernährung und Pflanzenökologie.

⁵⁷ Zur Herstellung der Probenlösung wurden 5g des Feinbodens mit einem Löffel Aktivkohle und 100 ml Extraktionslösung (0,05 mol l⁻¹ Calciumacetat und -lactat, 0,3 mol l⁻¹ Essigsäure) versetzt. Diese Lösung wurde eine Stunde offen und eine Stunde geschlossen unter Zusatz von einem weiteren Löffel Aktivkohle geschüttelt (E. Bühler Horizontalschüttler, Stufe 3,5 und 4,5).

Magnesium im Calciumchlorid-Auszug (Atom-Absorptions-Spektrometer)

Das „pflanzenverfügbare“ Magnesium wurde nach Schachtschabel (1954)⁵⁸ in einer Calciumchloridlösung ($0,0125 \text{ mol l}^{-1}$) ermittelt.

Die Messung erfolgte am Varian Atom-Absorptions-Spektrometer (220 FS) bei 202,2 nm nach Zusatz der Lösung nach Schinkel (20% La / 1% Cs, Merck Nr.1.16755).

Kohlenstoff und Stickstoff (Elementaranalysator)

Zur Bestimmung des Kohlenstoff- und Stickstoffgehaltes der Pflanzenproben wurden ca. 200 mg der gemahlene Bodenprobe im Elementaranalysator Vario MAX CNS (Gerätenummer: 25.20-5002) der „Elementar Analysensysteme GmbH“ nach dem Prinzip der katalytischen

Rohrverbrennung analysiert. Dabei werden die zu untersuchenden Messkomponenten mithilfe von spezifischen Adsorptionssäulen voneinander getrennt und nacheinander mit einem Wärmeleitfähigkeitsdetektor bestimmt.

pH-Wert

Die H^+ Ionen-Konzentration wurde in einer Calciumchloridlösung ($\text{CaCl}_2 \times 2\text{H}_2\text{O}$ Lösung $0,01 \text{ Mol / l}$) gemessen (VDLUFA MBIA 5.1.1 1991, veränderte Schüttel- und Sedimentierungszeit). Dazu wurden je 10 g Feinboden mit 25 ml Calciumchloridlösung versetzt. Anschließend wurde diese Suspension zwei Stunden lang auf einem Schüttler geschüttelt. Nachdem die Feststoffe eine Stunde lang sedimentieren konnten, wurde der pH-Wert im Überstand mit dem Labor-pH-Meter „325-A / Set 1 (Elektrode SenTix 97T)“ der Firma WTW gemessen. Die Messungengenauigkeit beträgt nach Angaben des Herstellers $\pm 0,01$ Einheiten. Die pH-Werte wurden auf eine Nachkommastelle gerundet.

⁵⁸ Es wurden 5 g Feinboden mit 50 ml $0,0125 \text{ mol l}^{-1}$ CaCl_2 -Lösung zwei Stunden über Kopf geschüttelt und mit Hilfe eines Faltenfilter ($512 \frac{1}{2}$) abfiltriert.

6.3.2 Vergleich der Subpopulationen (t-Test für gepaarte Stichproben)

Um zu testen, ob die beobachteten morphologischen Merkmale und die Analysedaten von Nährstoffen in Boden und Pflanzenmaterial sich zwischen den *Subpopulationen hoher* und *geringer Individuendichte* signifikant unterscheiden, wurde ein t-Test für gepaarte Stichproben durchgeführt. Hierzu wurden die Messwerte eines Merkmals oder Analysenwertes einer jeweiligen Subpopulation gemittelt. Die Daten der morphologischen Merkmale und die Nährstoffanalysedaten des Pflanzenmaterials sind nach Entwicklungsstadien getrennt untersucht worden. Die Population Kassel-Druseltal wurde aufgrund der geringen Individuenzahl und dem damit verbundenen Fehlen mancher Entwicklungsstadien für diese Analyse nicht berücksichtigt. Aus Gründen einer zu geringen Biomasse der Individuen der Entwicklungsstadien 0 und 1 konnten nur für die Entwicklungsstadien 2, 3 und 4 hinreichende Mengen geerntet werden.

Die Berechnung erfolgte mittels des Softwareprogramms STATISTICA® 6.0.

6.3.3 Varianzanalyse der Wuchshöhe, Blattstiellänge und Samenproduktion

Die Merkmale Wuchshöhe, Länge des Rosettenblattstiels und Samenproduktion wurden aufgrund der Signifikanzen im t-Test bzw. der möglichen Bedeutung der Samenproduktion für das Management mit Hilfe einer Varianzanalyse untersucht. Mit dieser Methode kann die Varianz der Messwerte zwischen den Subpopulationen als auch zwischen den Populationen analysiert werden. Als Ausgangsdaten wurden die anhand der geernteten Individuen erlangten Merkmalswerte der einzelnen Individuen verwendet und die Populationen sowie die Individuendichten kodiert (ohne die Daten der Population Kassel-Druseltal). Die Analyse erfolgte nach Entwicklungsstadien getrennt.

Die Varianzanalyse wurde mit dem Softwareprogramm STATISTICA® 6.0 anhand eines „Allgemeinen Linearen Modells“ durchgeführt (ALM, GLM „general linear model“). Dazu wurde zunächst ein Test auf Homogenität der Varianzen mit Hilfe des nicht-parametrischen Testes von Sen und Puri (1968) durchgeführt. Da die Varianzen nicht signifikant unterschiedlich waren, war eine Transformation der Daten nicht erforderlich. Die Berechnung erfolgte daher anhand der erhobenen Merkmalswerte.

6.3.4 Entwicklung zum reproduktiven Individuum (Logistische Regression)

In diesem Kapitel werden zunächst die prozentualen Anteile an generativen Individuen, die sich aus der Gesamtmenge der Individuen verschiedener Entwicklungsstadien des Vorjahres entwickelt haben, berechnet. Dazu wurden anhand der Daten der Daueruntersuchungsflächen, in denen das Entwicklungsschicksal der einzelnen Individuen verfolgt wurde (Demographische Daten Kapitel 6.4 Demographische Analysen), zum einen die vegetativen Individuen des Jahres 2002 hinsichtlich ihrer Entwicklung zu reproduktiven Individuen im Jahre 2003 verfolgt und deren prozentualer Anteil angegeben, als auch die vegetativen Individuen des Jahres 2003 betrachtet und deren Anteil an reproduktiven Individuen im Jahre 2004 berechnet.

In einer zweiten Analyse, die ebenfalls auf die Grundlagendaten der demographischen Analysen (Kapitel 6.4 Übergangsdaten und morphologische Daten) zurückgreift, wurden die morphologischen Daten der Individuen, die im nächsten Jahr in den generativen Zustand übergingen, mit denen der vegetativ gebliebenen verglichen, um mithilfe einer logistischen Regression die Größenausdehnungen verschiedener Pflanzenorgane berechnen zu können, die eine Blütenbildung mit einer bestimmten Wahrscheinlichkeit zur Folge hatten.

Explizit wurden die Größen von morphometrischen Merkmalen festgestellt, bei denen eine Blüh-Wahrscheinlichkeit von 50 bzw. 95 % bestand.

Dazu wurden jeweils die morphometrischen Merkmale Länge und Breite der Blattspreite sowie Stiellänge und Stieldurchmesser des größten Rosettenblatts, die Rosettenblattanzahl und die Wuchshöhe der Individuen eines Zensus (Jahres) mit dem Entwicklungsstadien-Übergang der Blütenbildung des nächsten Jahres verknüpft.

Aufgrund der Vergleichbarkeit der Werte konnten nach dem ungeplanten Eingriff in die Population Allendorf im Jahre 2002 die Daten dieser Population bei der Berechnung nicht berücksichtigt werden. Die Auswertung der Daten erfolgte durch eine logistische Regression, die mittels des Softwareprogramms STATISTICA® 6.0 durchgeführt wurde.

Anhand der durch die logistische Regression generierten Formel wurden die Merkmalswerte erhalten, bei denen eine Entwicklung zum reproduktiven Individuum in der nächsten Vegetationsperiode mit der bestimmten Wahrscheinlichkeit (von 50 bzw. 95 Prozent) anzunehmen ist.

Die Mittelwerte und Konfidenzintervalle morphometrischer Merkmale der Individuengruppe, die im nächsten Jahr das generative Entwicklungsstadium erreichte sowie der Individuengruppe, die im nächsten Jahr vegetativ war, wurde ebenfalls mit Hilfe des Softwareprogramms STATISTICA® 6.0 berechnet. Eine kurze Einführung in die Methode der logistischen Regression bietet Storm (1996) sowie Quinn & Keough (2002). Ausführlich sind die Anwendungsmöglichkeiten dieser Analyse von Hosmer & Lemeshow (2001) beschrieben worden.

6.4 Demographische Analysen

6.4.1 Grundlagendaten der Individuen der Daueruntersuchungsflächen

a Morphometrische Daten

Im Jahr 2002 und 2003 wurde an den Individuen der Daueruntersuchungsflächen Daten folgender morphologischer Merkmale erfasst:

- maximale Wuchshöhe der Individuen im Bestand
- Anzahl der Rosettenblätter
- Blattstiellänge und Durchmesser (oberhalb der Blattscheide) des größten Rosettenblattes
- Spreitenlänge und –breite des größten Rosettenblattes.

Anhand dieser Daten wurden die Kriterien der Klasseneinteilung erarbeitet, eine Zuordnung der Individuen zu Entwicklungsstadien vorgenommen, die logistische Regression berechnet und mithilfe der daraus hervorgehenden Entwicklungsstadienübergänge Log-Linear- und Matrixanalysen durchgeführt.

b Entwicklungsstadienübergänge

Auf der Grundlage der morphometrischen Daten wurde jedem *Heracleum mantegazzianum* Individuum zu den drei Zensustermen ein bestimmtes Entwicklungsstadium nach den Kriterien der Klasseneinteilung zugeordnet.

Anhand der Zuordnung einer Entwicklungsstadienklasse zu jedem Individuum und Zensustern wurden die Entwicklungsstadienübergänge, die die Individuen im ersten und zweiten Untersuchungszeitintervall (2002 bis 2003, und 2003 bis 2004) vollzogen haben, ermittelt.

6.4.2 Einflüsse auf das Entwicklungsschicksal (Log-Linear-Analyse)

Um den Einfluss von (i) Population, (ii) Individuendichte, (iia) Entwicklungsstadien bzw. (iiib) Untersuchungszeitraum (Jahr) sowie deren Interaktionen auf das Entwicklungsschicksal der Individuen hierarchisch zu evaluieren, wurde eine Log-Linear-Analyse (Bishop et al. 1975 in Edwards et al. 1998, Sokal & Rohlf 1995, Caswell 2001, Quinn & Keough 2002, **Glossar**) durchgeführt. Bei der Log-Linear-Analyse werden verschiedene Null-Modelle, die alle Einzelfaktoren und deren Interaktionen untereinander umfassen, mit jeweils einem alternativen Modell verglichen, in dem zusätzlich die Interaktion eines Faktors (Design-Faktor) mit dem Entwicklungsschicksal (abhängiger Faktor) berücksichtigt wurde. Aus der Differenz⁵⁹ ergibt sich der Effekt des einzelnen Faktors bzw. der Interaktion von Faktoren. Für die Ausgangstabelle (Kontingenztafel) wurden die Zählraten (Frequenzen) der Entwicklungsschicksale (Blütenbildung, Wachstum, Stagnation und Regression, Absterben) bezüglich der folgenden Design-Faktoren bzw. deren Kategorien in codierter Form verwendet:

- Populationen (P): Kassel-Dönche, Frankenberg, Viermünden,
- Individuendichte (D): *Subpopulationen hoher und geringer Individuendichte*
- Entwicklungsstadien (E) zu Beginn der Untersuchung: kleine, mittlere und große vegetative Individuen,
- Jahr (J): 2002 -2003 und 2003 -2004.

⁵⁹ Explizit handelt es sich hier um die Differenz der „goodness of fit“ (Anpassungsgüte) -Analysen (Chi-Quadrat-Tests) der betrachteten Modelle.

Die Populationen Allendorf und Kassel-Druseltal wurden aufgrund des Eingriffes bzw. der geringen Individuenzahl nicht in den Log-Linear-Analysen berücksichtigt. Ebenso fand das generative Entwicklungsstadium keine Berücksichtigung, da das Entwicklungsschicksal von reproduktiven Individuen einer semelparen Art unabhängig von den Umweltfaktoren ist.

In der ersten Log-Linear-Analyse wurden die Faktoren Population, Individuendichte, Entwicklungsstadien zu Beginn der Untersuchung bezogen auf die Lebenszyklusübergänge des Untersuchungszeitraums 2003 / 2004 analysiert. Die zweite Log-Linear-Analyse untersucht den Effekt der Population, der Individuendichte und des Jahres auf das Entwicklungsschicksal der Individuen. Die Berechnungen wurden mithilfe von STATISTICA® 6.0 durchgeführt. Dabei wurde die Frequenz der abhängigen Variablen jeweils um 0,5 erhöht (Fingleton 1984 in Kaye et al. 2001). Aufgrund der hohen Anzahl an Zählwerten liegt die mittlere Anzahl an Ereignissen pro Kreuztabellenelement über 5, daher wurde ein weiterer Korrekturterm nicht benötigt. Den Ergebnis-Tabellen sind diejenigen Faktoren zu entnehmen, deren Interaktionen mit der abhängigen Variablen signifikant von der Nullhypothese, in der keine Abhängigkeit zwischen den Faktoren und dem Entwicklungsschicksal vorausgesetzt wird, abweichen. Diese Faktoren weisen einen Einfluss auf das Entwicklungsschicksal und damit auf die Dynamik der Populationsstruktur auf. Dabei ist zu berücksichtigen, dass im Falle signifikanter Interaktionen, Interaktionen auch auf niedriger Ordnung vorhanden sind (Harvell et al. 1990 in Edwards et al. 1998). Die Stärke des Einflusses wird unter Berücksichtigung der Freiheitsgrade anhand der Chi-Quadrat-Werte verdeutlicht, sodass eine hierarchische Einordnung möglich ist.

6.4.3 Matrixberechnungen

Zur Bedeutung und zum allgemeinen Aufbau von Matrixmodellen Kapitel 3.4.

a Erstellen der Matrix

Nachdem die Klasseneinteilungskriterien ausgearbeitet waren und jedem *Heracleum mantegazzianum*-Individuum aufgrund der morphometrischen Daten zu jedem Zensustermin ein entsprechendes Entwicklungsstadium zugewiesen worden war, wurden die Entwicklungsstadienübergänge der Individuen vom ersten und vom zweiten Untersuchungszeitintervall ermittelt. Die sich daran anschließende Auswertung der Übergangsdaten erfolgte getrennt nach den beiden

Beobachtungszeiträumen. Innerhalb einer Population wurden die Daueruntersuchungsflächen getrennt nach den Subpopulationen unterschiedlicher Individuendichte ausgewertet

Die Berechnung der einzelnen Elemente einer Matrix, auch als Parametrisierung der Matrix bezeichnet, wurde folgendermaßen durchgeführt:

Anhand des Datenpools der Entwicklungsstadienübergänge der verschiedenen Populationen wurde, bezogen auf eine bestimmte Individuendichte, der Anteil berechnet, den ein spezieller Übergang, z. B. vom Stadium 1 im Jahre 2002 zum Stadium 2 im Jahre 2003, bezogen auf die Gesamtmenge der Individuen, die sich am Anfang des Untersuchungsintervalls im selben Ausgangsstadium (hier Stadium 1) befanden, besitzt. Der errechnete Wert, der auch als Übergangswahrscheinlichkeit bezeichnet wird, wurde in das entsprechende Element⁶⁰ der Matrix eingetragen (hier Übergang 1 → 2 entspricht Matricelement a_{21}).

Abweichend davon wurden die Elemente der vierten Spalte, die Elemente der Fekundität, die auf der Grundlage der anonymen Reproduktion ermittelt wurden, wie folgt parametrisiert: Die absolute Zahl an neu aufgetretenen Individuen eines Entwicklungsstadiums, die am Ende des entsprechenden Untersuchungsintervalls beobachtet werden konnte, wurde durch die am Anfang des gleichen Intervalls vorhandene Anzahl der reproduktiven Individuen dividiert (gleicher Flächenbezug). Daher handelt es sich bei den Elementen der Fekundität nicht, wie in den sonstigen Elementen, um Anteile die sich innerhalb einer Spalte zusammen mit dem Anteil der abgestorbenen Individuen zu 1 summieren, sondern um absolute Zahlen.

Die drei letzten Zeilen der Matrix (Tabelle 2a Matrixbeispiel Seite 92) gingen nicht in die weiteren Matrix-Berechnungen mit ein. Sie dienen der Information bzw. der Kontrolle:

In der drittletzten Zeile wurde der Anteil der abgestorbenen Individuen an der Gesamtindividuenzahl des vorherigen Zensus angeben. Da sich die Matricelemente in der Spalte der Fekundität auf neue Individuen beziehen, wurde in dieser Spalte keine Mortalität aufgeführt. Die Mortalität der reproduktiven Individuen betrug jeweils 1. In der zweitletzten Zeile wurde die Spaltensumme berechnet. Abweichend davon wurden hier in der Spalte der Fekundität die Summe der Nachkommen pro generativem Individuum des vorherigen Zensus aufgelistet.

⁶⁰ Ein Element a_{ij} einer Matrix ist durch die Indizes i und j gekennzeichnet. Hierbei gibt i die Matrix-Reihe und j die Matrix-Spalte an, in der das entsprechende Element steht.

Die letzte Zeile gibt die Individuenanzahl an, auf der die Berechnungen der Anteile innerhalb einer Spalte beruht. In der letzten Spalte wurden hier die Anzahl der abgestorbenen, vormals reproduktiven Individuen genannt.

In den korrespondierenden Tabellen der Matrizen sind, nach Entwicklungsstadien getrennt, die Individuenzahlen zu Beginn und zum Ende des Untersuchungsintervalls sowie die Anzahl abgestorbener und erstmals beobachteter Individuen aufgeführt.

Tabelle 2a: Matrixbeispiel (t_0 Beginn des Untersuchungsintervalls).

		Entwicklungsstadium 2003			
		1	2	3	4
Entwicklungs- stadium 2004	1	0,25	0,04	0,00	9,77
	2	0,55	0,43	0,01	2,35
	3	0,05	0,44	0,65	0,04
	4	0,00	0,00	0,26	0,00
Mortalität		0,15	0,10	0,08	-
Summe		1	1	1	12,16
Individuenanzahl (t_0)		93	112	101	75

b Individuen des frühesten Entwicklungsstadiums (Klasse 0)

Die meisten Matrizen beziehen sich auf die Entwicklungsstadien 1 bis 4, da die Individuen die kleiner als das Entwicklungsstadium 1 waren (Blattspreitenbreite unter 3,5 cm), hier Entwicklungsstadium 0 genannt, einer sehr starken Dynamik unterliegen. Diese starke Schwankung in der Individuenzahl liegt darin begründet, dass eine sehr starke Abhängigkeit der Keimungs- und Absterberate dieser Individuen von der Witterung, der Konkurrenz, der Abdeckung durch absterbendes (*Heracleum mantegazzianum*-) Laub und anderer zufälligen Ereignisse besteht. Somit bestimmt der Zensustermin innerhalb eines Zeitraums von Tagen in übergebühlichem Maße die Anzahl dieser Individuen, insbesondere zur Blütezeit, da hier ein relativ starker Auf- und Abbau von Rosettenblättern stattfindet. Zudem entwickeln die Individuen dieses Entwicklungsstadiums erst ein Folgeblatt, wenn dem vorhergehenden Blatt die Nährstoffe entzogen wurden⁶¹. In diesem blattlosen

⁶¹ Durch die Verfolgung der „gearing-down strategy“ (Grubb 1998 in Eckstein & Karlsson 2001), nach der nach einer kurzen Lebensdauer der Blätter eine verstärkte Rückführung der Nährstoffe anzunehmen ist, können trotz einer geringen Speicherkapazität der Individuen und einem geringen Nährstoffvorrat kurzfristige Ungunsten überdauert werden, in der teilweise auch auf eine Blattspreite verzichtet werden kann. Die Strategie wurde jedoch für Stresstoleratoren eingeführt.

Zustand können die Individuen auch einen Zeitraum von bis zu mehreren Wochen überdauern (Tiley et al. 1996). Des Weiteren ist der Zensuszeitpunkt, der für die Erfassung der Individuen der Klasse 1 bis 4 besonders geeignet ist, für die Individuen der Klasse 0 ungünstig, da deren Individuenzahl im Frühjahr ein Maximum erfährt. Aufgrund der oben genannten Eigenschaft und der zum Teil sehr hohen Individuendichte ist eine Verfolgung der Entwicklungsschicksale von Individuen der Klasse 0 nicht möglich gewesen⁶². Um eine größere Fehlerquelle auszuschließen, wurde aus den oben genannten Gründen die Klasse 0 in den Matrizen der Hauptuntersuchung (2,5 m²-Daueruntersuchungsflächen) nicht mit einbezogen, jedoch die Dynamik dieser Individuen in einer weiteren Untersuchung in der Population Allendorf analysiert. Dadurch konnte exemplarisch für die Population Allendorf eine Matrix aus unterschiedlichen Versuchsanordnungen parametrisiert werden, um den Effekt dieses Entwicklungsstadiums auf die Populationsparameter, insbesondere die Elastizität abschätzen zu können.

Abschätzung der Übergänge der Klasse 0 Individuen:

In Allendorf wurden im Bereich der *Subpopulation hoher Individuendichte* zusätzlich zu den oben genannten Dauerflächen im Jahre 2003 weitere zehn 0,1 m² große Dauerflächen eingerichtet, die der Beobachtung der Übergänge der Individuen des Entwicklungsstadiums 0 dienten. Hier wurde im April 2003 das Aufkommen und im Jahre 2004 die Entwicklung der Individuen des Entwicklungsstadiums 0 anonym verfolgt. Im Jahre 2004 aufkommende Keimlinge wurden regelmäßig entfernt. Die einmalige Aufnahme der Übergangsdaten im Jahre 2004 erfolgte zeitgleich mit der der 2,5 m² Flächen. Die daraus hervorgehenden Entwicklungsstadienübergänge wurden zur Parametrisierung einer fünf-klassigen Matrix benutzt.

6.4.4 Lebenszyklusdiagramme

Anhand der Übergangswahrscheinlichkeiten der parametrisierten Matrizen wurden mithilfe des Programms PopTools (Hood 2004) Lebenszyklusdiagramme erstellt. Dabei erzeugt jedes Element einer Matrix, dessen Übergangswahrscheinlichkeitswert größer Null ist, einen Pfeil, der den Übergang zwischen den Entwicklungsstadien repräsentiert.

⁶² Die Individuenanzahl wurde in den 2,5 m² Daueruntersuchungsflächen daher nur als Schätzwert aufgenommen.

6.4.5 Beobachtete und intrinsische (potentielle) Populationsparameter

Erläuterungen zur Verwendung der Begriffe „ergodisch“, „intrinsisch“, „finit“, „asymptotisch“ und „Konvergenz an die stabile Stadienverteilung“ befinden sich im **Glossar**.

a Fekundität (F)

Die Fekundität, definiert als beobachtbare Anzahl der Nachkommen pro reproduktivem Individuum, wurde anhand der anonymen Reproduktion errechnet. Die genaue Vorgehensweise der Berechnung wurde im Kapitel 6.4.3 a (Erstellen der Matrix) erläutert. Aufgeführt werden die Fekunditätswerte in der letzten Spalte jeder Matrix.

Es gilt zu beachten dass hier die Klasse 0 der Nachkommenschaft nicht mit berücksichtigt wurde und sich die Fekundität daher nur auf die Entwicklungsstadien 1 bis 3 bezieht. Davon abweichend sind in die fünf-klassige Matrix alle Entwicklungsstadien eingegangen.

b Retrospektive Populationswachstumsrate (λ_{beob})

Die retrospektive Populationswachstumsrate, der beobachtete Individuenzuwachs innerhalb eines Untersuchungsintervalles, wurde anhand der bei den Zensus ermittelten Gesamt-Individuenanzahl berechnet ($\lambda_{\text{beob}} = N_{t+1}/N_t$). Da in dieser Berechnung die Entwicklungsstadien nicht berücksichtigt werden, ist die Aussagekraft dieses Parameters geringer als die der nachfolgenden Parameter.

c Potentielle Populationswachstumsraten (λ , r_m , R_0)

Unter dem Begriff „Potentielle Populationswachstumsraten (engl.: potential rate of population increase) werden die intrinsische (finite) Populationswachstumsrate (λ), die intrinsische Pro-Kopf-Wachstumsrate (r_m) und die Netto-Reproduktionsrate (R_0) zusammengefasst.

I **Intrinsische Populationswachstumsrate (λ) und intrinsische Pro-Kopf-Wachstumsrate (r_m)**

Intrinsische Populationswachstumsrate (λ)

Bei der intrinsischen (finite) Populationswachstumsrate, dem potentiellen Individuenzuwachs innerhalb eines Zeitintervalles, handelt es sich um die Zuwachsrate, die sich unter Voraussetzung des Fortbestandes der Umweltbedingungen nach anfänglichen Schwingungen in einer Population durchsetzen würde (finite rate). Mathematisch wird die intrinsische Populationswachstumsrate einer Population oder Subpopulation anhand des dominanten Eigenwertes (Glossar), dem betragsmäßig größten realen Eigenwert einer Matrix, erhalten. Die Berechnungen wurden mithilfe des Programms PopTools (Hood 2004) durchgeführt.

Um abschätzen zu können ob die Populationswachstumsraten der Subpopulation signifikant unterschiedlich sind, wurde ein Bootstrap-Verfahren zur Einschätzung der Genauigkeit der ermittelten Werte durchgeführt.

Bootstrapping von Lambdawerten:

Im ersten Schritt des Bootstrap-Verfahrens (**Glossar**) wurden mithilfe einer Monte Carlo-Analyse (**Glossar**) 5000 Lambdawerte auf der Basis einer Matrix generiert. Dafür wurden Matrizen verwendet, deren Elemente Übergangswahrscheinlichkeitsfunktionen darstellen. Anhand der Übergangswahrscheinlichkeit und der absoluten Anzahl der Individuen der entsprechenden Klasse zu Beginn des Untersuchungszeitintervalls wurden auf der Grundlage einer Binomialverteilung neue Stichproben für die Elemente der Matrix generiert. Diese absoluten Übergänge wurden anschließend wieder in eine Übergangswahrscheinlichkeit umgewandelt. Abweichend davon wurden die Fekunditäten anhand der absoluten Fekunditätswerte auf der Grundlage einer Exponentialfunktion⁶³ ermittelt. Im Anschluss daran wurde der dominante Eigenwert der Matrix berechnet. In einem weiteren Schritt wurden die Spaltensummen überprüft. Überstieg die Summe einer Matrixspalte, mit Ausnahme der Fekunditätsspalte, die Zahl 1, welches biologisch nicht möglich ist, so wird das Ergebnis der λ -Berechnung als falsch gekennzeichnet und nicht weiter verwendet. Insgesamt wurden mit Hilfe der Monte Carlo-Funktion des Programms PopTools (Hood 2004) mindestens 7000 Berechnungen des λ -Wertes durchgeführt und im

⁶³ Eine Überprüfung der Verteilung zeigte, dass die Fekunditätswerte annähernd eine Exponentialverteilung aufweisen.

Anschluss die als „falsch“ gekennzeichneten Ergebnisse, deren Anteil je nach Matrix 1 bis 70 % betrug, aussortiert. Für die weitere Berechnung der Perzentilen wurden die ersten 5 000 Berechnungen des λ -Wertes, deren Matrizen biologisch möglich sind, verwendet.

Zur Abschätzung der Konfidenzintervalle wurde im Anschluss an die Monte Carlo-Analyse das Verfahren der Percentil-Methode mit korrigiertem systematischen Fehler („bias-corrected percentile method“) nach Caswell (2001) angewendet. Hierbei wird bei Auftreten einer Differenz zwischen dem Mittelwert der beobachteten Messwerte und dem der Bootstrap-Verteilung eine Korrektur des Verteilungsmittelwertes vorgenommen. (Die Abweichung des korrigierten Wertes zum unkorrigierten ist jedoch meist sehr gering.) Um den Einfluss von stark abweichenden Messwerten und / oder langen asymptotischen Bereichen, zu mindern wurde ein „accelerated“ Bootstrap-Verfahren verwendet.

Konfidenzintervalle und Mittelwerte der Lambdawerte wurden anhand dieses Berechnungsverfahrens durch das Programm PopTools (Hood 2004) berechnet.

Bedeutung der Lambdawerte:

$\lambda > 1$	exponentielles Wachstum
$\lambda = 1$	stabile Populationsstruktur (Stagnation)
$0 < \lambda < 1$	exponentielle Regression

Intrinsische Pro-Kopf-Wachstumsrate (r_m)

Die intrinsische Pro-Kopf-Wachstumsrate⁶⁴ (**Glossar**) gibt die Anzahl der Individuen an, die aus einem Individuum zu Beginn des Untersuchungsintervalls im Mittel entstehen oder verloren gehen bezogen auf eine Population, die sich in der stabilen Stadienverteilung befindet. Da in der Literatur sowohl die Lambdawerte als auch die Werte der Pro-Kopf-Wachstumsrate häufig verwendet werden, sollen hier beide Parameter genannt werden. Die intrinsische Pro-Kopf-Wachstumsrate wird hier durch Logarithmierung des dominanten Eigenwertes⁶⁵ unter Zuhilfenahme des Programms PopTools (Hood 2004) erhalten.

⁶⁴ Zum Teil wird auch die intrinsische Populationswachstumsrate als „finite Populationswachstumsrate“ und die intrinsische Pro-Kopf-Wachstumsrate als „intrinsische Populationswachstumsrate“ bezeichnet.

⁶⁵ Alternativ dazu wird r häufig auch anhand der Formel $r = \ln(R_0) / T$ geschätzt. Diese Berechnungsweise führt jedoch zu einem leicht vom Logarithmus von λ abweichenden Ergebnis.

II Netto-Reproduktionsrate (R_0)

Die Netto-Reproduktionsrate (**Glossar**), auch „Wachstumsrate der Generation“ genannt, ist die mittlere Anzahl an Individuen, die am gemittelten Lebensende eines Individuums dieses ersetzen („expected number of replacements“). Die Berechnung erfolgte anhand der R-Matrix (Produkt der Fundamentalmatrix und der Fertilitätsmatrix, **Glossar Netto-Reproduktionsrate**) durch PopTools (Hood 2004). Die Matrizen, auf denen die R-Matrix basiert, wurden ebenfalls von PopTools (Hood 2004) anhand der Übergangswahrscheinlichkeiten berechnet.

d Generationszeit (T)

Bei einer semelparen Art⁶⁶ ist die Generationszeit T die Zeit, die im Mittel von der Keimung eines Individuums bis zu dessen Reproduktion vergeht. Die Generationszeit entspricht dem Zeitraum, in dem eine Population um den Faktor R_0 wächst ($\lambda^T_1 = R_0$, Caswell 2001). In dieser Arbeit bildet die Netto-Reproduktionsrate die Grundlage der Berechnung von T, die mittels PopTools (Hood 2004) anhand der Formel: $T = \ln(R_0) / r$ durchgeführt wurde.

e Stadienverteilung

I Beobachtete Stadienverteilung

Die beobachtete Stadienverteilung, der Anteil an Individuen, die sich bezogen auf die Gesamtindividuenzahl in den verschiedenen Entwicklungsstadien befinden, wurde anhand der in den Bilanzierungstabellen der Tabelle 14 (Seite 123) angegebenen Individuenzahlen berechnet. Für beide Subpopulationen wurde die am Ende jedes Untersuchungsintervalls beobachtete Stadienverteilung bilanziert.

II Stabile Stadienverteilung

Die „stabile Stadienverteilung“ ist eine intrinsische Größe, die auf einem Äquilibriumszustand beruht. Sie ergibt sich durch die Berechnung des rechten Eigenvektors (w) einer Matrix. Der rechte Eigenvektor wurde mittels PopTools (Hood 2004) aus den entsprechenden Matrizen erhalten.

⁶⁶ Bei iteroparen Arten ist dies die Zeit bis zur *ersten* Reproduktion.

III Analyse der Konvergenz von Populationsstruktur und Umwelt

Um die Abweichung der beobachteten von der stabilen Stadienverteilung hinsichtlich deren Signifikanz zu untersuchen, wurden verschiedene Konvergenz-Tests bzw. Berechnungsverfahren durchgeführt. Anhand dieser Tests sollte festgestellt werden, ob die Populationsstruktur den momentan herrschenden Umweltbedingungen entspricht oder, im Falle eines signifikanten Unterschiedes zwischen beobachteter und stabiler Stadienverteilung, eine Angleichung der Struktur an herrschende Umweltbedingungen anzunehmen ist.

Chi-quadrat (χ^2)-Test

Der Chi-quadrat-Test wurde mit dem Programm STATISTICA[®] 6.0 durchgeführt. Dazu wurde die absolute Anzahl (Häufigkeit) der beobachteten Individuen in den Entwicklungsstadien am Ende eines Untersuchungszeitintervalls verglichen mit einer aus dem rechten Eigenvektor und der beobachteten Gesamtindividuenzahl berechneten absoluten Anzahl.

Keyfitz Delta

Keyfitz Delta ist ein Maß für die Distanz zwischen zwei Wahrscheinlichkeitsvektoren. Im Wertebereich von 0 bis 1 verdeutlichen kleine Werte eine geringe Distanz. Die Keyfitz Delta (Keyfitz Δ) Werte wurden anhand der Formel: $\Delta_{(x, w)} = \frac{1}{2} \sum |x_i - w_i|$ (Caswell 2001) berechnet. Hierzu wurden die relativen Anteile der Individuen pro Entwicklungsstadium, die beobachtet (x_i) wurden bzw. die sich aus dem rechten Eigenvektor (w_i) ergeben, verwendet. Aufgrund der vektoriellen Berechnungsweise ist diese Maßzahl sehr geeignet, um Aussagen zur Differenz zwischen den betrachteten Verteilungen zu treffen. Vergleiche der Ergebnisse mit anderen Studien sind jedoch aufgrund der starken Abhängigkeit von der Stadienverteilung und den nicht intrinsischen Werten der beobachteten Stadienverteilung nur bedingt möglich.

„Damping ratio“ und abgeleitete Parameter

Aussagen zur Abweichung der beobachteten Populationsstruktur vom hypothetischen Äquilibriumszustand mit einer stabilen Stadienverteilung können auch aufgrund der „damping ratio (ρ)“ („Dämpfungsrate“), dem Verhältnis des größten und des Betrags des zweitgrößten⁶⁷ intrinsischen Eigenwertes einer Matrix,

⁶⁷ In den Untersuchungen von Rago & Goodyear (1987) wurden alle subdominanten Eigenwerte berücksichtigt.

getroffen werden: $\rho = \lambda_1 / |\lambda_2|$ (λ_1 ist der dominante und λ_2 der größte subdominante Eigenwert.)

Der Wertebereich erstreckt sich von 1 bis unendlich mit zunehmender Oszillation⁶⁸. Die Oszillation wird durch die Abweichung des subdominanten vom dominanten Eigenwert verursacht. Im Falle einer ergodischen Matrix wird im Verlaufe der Zeit der Einfluss des dominanten gegenüber dem subdominanten Eigenwert zunehmen. Die Konvergenz hin zu einer stabilen Stadienverteilung wird dabei durch die Oszillation und somit durch die „damping ratio“ beeinflusst. Die „damping ratio“ ist daher ein Maß für die Geschwindigkeit, mit der sich die beobachtete der stabilen Stadienverteilung angleicht (Konvergenzgeschwindigkeit, Konvergenzrate) (Caswell 2001). Sie lässt Aussagen zur vorübergehenden (kurzzeitigen, „short term“) Dynamik einer Population (Schwankung der Individuenanzahl) zu. Die Berechnung wird daher auch als „transient analysis“ bezeichnet. Je höher der Wert der „damping ratio“ ist (je größer λ_1 gegenüber λ_2), desto schneller kann sich, theoretisch betrachtet, die stabile Stadienverteilung einstellen, desto höher ist die Konvergenzgeschwindigkeit bei vorausgesetzter konstanter Umwelt. Somit wird bei großen „damping ratio“-Werten angenommen, dass sich die Population relativ nah an der stabilen Stadienverteilung befindet.

Die für die Berechnung benötigten Eigenwerte wurden durch die Matrixanalyse mittels des Programms PopTools (Hood 2004) erhalten. Die Berechnung der „damping ratio“ wurde mithilfe des Tabellenkalkulationsprogramms Microsoft[®] Excel 2000 durchgeführt.

INTRINSISCHE VERVIELFACHUNGSRATE

Anhand der „damping ratio“ lässt sich der Zeitraum (gemessen in Zeitabschnitten des Untersuchungsintervalls), der zur vielfachen Vergrößerung des Einflusses (x) des dominanten Eigenwertes gegenüber dem zweitgrößten Eigenwert benötigt wird, berechnen ($t_x = \log(x) / \log(\rho)$). Die Höhe des Einflusses (x) wurde je nach Autor willkürlich und häufig sehr unterschiedlich gewählt. So wurden in der Literatur Angaben zur 10-, 20-, 50- und 1000-fachen Vergrößerung des Einflusses des dominanten gegenüber dem subdominanten Eigenwert gefunden. Eine Vergleichbarkeit ist dadurch erschwert. Bei der vorliegenden Untersuchung zeigte sich jedoch, dass die für die Berechnungen verwendeten Funktionen unabhängig von der Wahl des Einflusses (x) jeweils einen gleichen Steigungswert besitzen, der sich

⁶⁸ Eine Oszillation von Populationsparametern (z. B. der Stadienverteilung) tritt auf, wenn der subdominante Eigenwert negativ oder komplex ist.

aus der „damping ratio“ ergibt. Dieser Steigungswert gibt die Veränderung der Zeiträume pro Größenänderung des Einflusses wieder. Vereinfacht kann diese Steigung aus dem Kehrwert der logarithmierten „damping ratio“ erhalten werden. Sie entspricht dem Zeitraum einer 10-fachen Vergrößerung des Einflusses (x) des dominanten Eigenwertes gegenüber dem zweitgrößten Eigenwert ($\log(10) = 1$). Dieses für eine bestimmte „damping ratio“ konstante Zeitintervall wird hier als „intrinsische Vervielfachungsrate“⁶⁹ bezeichnet. Die intrinsische Vervielfachungsrate beinhaltet die Informationen aller möglichen Einfluss-Vervielfachungen und gibt die Zeit gemessen in Zensuszeiträumen an, die benötigt wird, damit der Einfluss des dominanten Eigenwertes gegenüber dem größten subdominanten Eigenwert 10-fach größer ist. Im Allgemeinen sollten sich daher die Angaben auf den 10-Jahres-Wert beschränken.

Je größer die Vervielfachungsraten sind, desto stärker weicht die beobachtete Stadienverteilung von der stabilen Stadienverteilung ab.

Die „damping ratio“ und die davon abgeleitete intrinsische Vervielfachungsrate eignen sich aufgrund der ausschließlichen Verwendung von intrinsischen Werten auch zum Vergleich mit anderen Studien, da diese Maßzahlen durch die Ergodizität weniger stark von der kurzfristigen Dynamik des Systems abhängen.

Beobachtete Populationswachstumsrate

Zudem gibt auch die Differenz der beobachteten Populationswachstumsrate und der intrinsischen Populationswachstumsrate Auskunft darüber, ob die Populationsstruktur den momentan herrschenden Umweltbedingungen entspricht. Die Werte der Lambda-Differenz eignen sich jedoch nur für einen internen Vergleich zwischen den Populationen oder Subpopulationen einer Studie.

f Reproduktiver Wert – Linker Eigenvektor (v)

Der reproduktive Wert gibt den potentiellen Beitrag einer Entwicklungsstadienklasse zur zukünftigen Populationsgröße an. Er setzt sich zusammen aus Überlebenswahrscheinlichkeit und der Reproduktivität eines Entwicklungsstadiums. Mathematisch entspricht er dem dominanten linken Eigenvektor (v) der entsprechenden Matrix. In dieser Arbeit wurde der reproduktive Wert anhand des Programms PopTools (Hood 2004) ermittelt. Die Angabe erfolgte skaliert, sodass das Skalarprodukt des linken und rechten Eigenvektors 1 ergibt ($\langle v, w \rangle = 1$).

⁶⁹ Die intrinsische Vervielfachungsrate ist die Steigung der Funktion des Vervielfachungszeitraums in Abhängigkeit von der Höhe der Vervielfachung, dividiert durch den Logarithmus der Vervielfachung.

6.4.6 Perturbationsanalysen

a Elastizität (e, prospektiv)

Einzelne Entwicklungsstadienübergänge und Entwicklungsstadien liefern unterschiedlich starke Beiträge für das Überleben der Population. Die Elastizität der Populationswachstumsrate gibt die relative Bedeutung jedes einzelnen Überganges für die Populationswachstumsrate an. Elastizitätsanalysen zählen zusammen mit den Sensitivitätsanalysen im engeren Sinne zu den Sensitivitätsberechnungen im weiteren Sinne. Die Sensitivität im engeren Sinne quantifiziert eine absolute Änderung des λ -Wertes durch eine infinitesimale absolute Änderung in der Übergangswahrscheinlichkeit⁷⁰.

Bei der Elastizitätsberechnung (de Kroon et al. 1986, Caswell 2001) wird die Sensitivität im engeren Sinne mit einem Faktor multipliziert. Bei diesem Faktor handelt es sich um die Größe der betrachteten Übergangswahrscheinlichkeit die durch den Lambdawert selbst normiert wird [$e_{ij} = s_{ij} (a_{ij} / \lambda)$]. Es wird daher bei der Elastizität die Auswirkung einer relativen Änderung der Übergangswahrscheinlichkeiten betrachtet. Die Berechnung der Elastizitätswerte birgt gegenüber den Sensitivitätswerten den Vorteil, dass die absoluten Werte insbesondere zwischen der Fekundität und dem Überleben (den übrigen demographischen Raten mit Ausnahme der Mortalität) kompensiert werden und somit die Matrixelemente untereinander und auch zwischen verschiedenen Matrizen vergleichbar sind (Benton & Grant 1999, de Kroon et al. 2000, Caswell 2001).

Übergänge mit hohen Elastizitätswerten führen bei natürlicher oder künstlicher Veränderung der Übergangswahrscheinlichkeit zu einer starken Veränderung in der Populationswachstumsrate. Dabei handelt es sich nicht um starre Arteigenschaften der Entwicklungsstadienübergänge, sondern um die Eigenschaft der Entwicklungsstadienübergänge unter den vorgefundenen Umweltbedingungen des Untersuchungsintervalls⁷¹.

⁷⁰ Die Sensitivität ist somit die partielle Ableitung (die Steigung) des Populationswachstums bezüglich eines einzelnen Übergangs. Sensitivität: $s_{ij} = \partial \lambda / \partial a_{ij} = v_i \cdot w_j / \langle v, w \rangle$

⁷¹ Sensitivität und Elastizität variieren in Raum und Zeit, wobei die Variation im Raum zumeist größer ist als in der Zeit (Horvitz mündl.).

In dieser Studie werden ausschließlich Elastizitätswerte berechnet. Die Berechnung der Elastizitätswerte (e_{ij}) einer Matrix wurde mittels PopTools (Hood 2004) durchgeführt und erfolgte anhand der Formel: $e_{ij} = v_i^* \omega_j^* (\langle v, w \rangle)^{-1} (a_{ij} / \lambda)$
 $v_i^* \omega_j^*$ ist das Produkt des Matrixelementes i des linken Eigenvektors mit dem Matrixelemente j des rechten Eigenvektors (Kreuzprodukt oder auch Vektorprodukt genannt). $\langle v, w \rangle$ ist das Skalarprodukt des linken mal dem rechten Eigenvektor.

b Life tables response experiments (LTRE, retrospektiv)

Bei den Elastizitätsanalysen werden Perturbationen unabhängig von deren biologischen Relevanz bezüglich der in der Natur auftretender Varianzen vorgenommen. In der folgenden Analyse soll geprüft werden ob die festgestellten Elastizitätswerte der einzelnen Übergänge auch bei beobachteten Veränderungen in den Entwicklungsstadienübergängen ähnliche Tendenzen aufweisen. In der vorliegenden Analyse wurden hierzu "Life table response experiments" (LTRE, Horvitz et al. 1997, Ehrlén 1999, Caswell 2001) durchgeführt, die den Beitrag eines Entwicklungsstadienübergangs bzw. eines Entwicklungsstadiums zu einer beobachteten Differenz im Populationswachstum ($\Delta \lambda$) zwischen den unterschiedlichen Subpopulationen quantifizieren. Dabei ergeben auch die nicht signifikanten Differenzen im Populationswachstum Auskunft über diejenigen demographischen Raten die für den Unterschied der Subpopulationen verantwortlich sind (Caswell 1996).

In der LTRE-Analyse wurden Matrizen aus dem jeweiligen Individuenpool benutzt und nach einem „fixed (one way) design“ (Caswell 2001) die entsprechenden LTRE-Werte der einzelnen Elemente einer Matrix anhand folgender Formel ermittelt:

$$LTRE_{ij} = (a_{ij}^{gld} - a_{ij}^{hld}) \times (\delta \lambda / \delta a_{ij}^m) \Big|_{(gld + hld) / 2}$$

Die Formel beschreibt den LTRE-Effekt einer beobachteten Varianz in einem Lebenszyklusübergang (Matrixelement) zwischen den *Subpopulationen geringer* (gld) und *hoher Individuendichte* (hld), gewichtet durch die Sensitivität Lambdas gegenüber Änderungen von Übergangswahrscheinlichkeiten einer mittleren Matrix (a_{ij}^m). Die Elemente der mittleren Matrix (a_{ij}^m) bilden das arithmetische Mittel $(gld + hld) / 2$ der beiden Ausgangsmatrizen. Die einzelnen Parameter, die für die Berechnung benötigt wurden, wurden den Matrixberechnungen, die mit Hilfe des Programms PopTools (Hood 2004) durchgeführt wurden, entnommen.

7 Ergebnisse

7.1 Ökologische Aspekte der Subpopulationen

7.1.1 Vertikalstruktur der Population

Die Vertikalstruktur der *Subpopulation hoher Individuendichte* in Viermünden (Abbildung 7) zeigte eine oberste Blattschicht von 75 cm bis 175 cm mit einem Flächenmaximum der *Heracleum mantegazzianum* Blätter in einer Schicht von 125 cm bis 150 cm Höhe. Der Raum unterhalb von 75 cm wies nur eine geringere Blattflächensumme aufgrund einer geringeren Spreitenfläche der Individuen auf. In der *Subpopulation geringer Individuendichte* ist die oberste Blattschicht geringmächtiger (50 cm bis 125 cm). Ca. 60 % der Blattflächen befinden sich in der Schicht von 75 cm bis 100 cm. In der *Subpopulation geringer Individuendichte* wies der Raum unterhalb von 50 cm kaum Blattflächen auf.

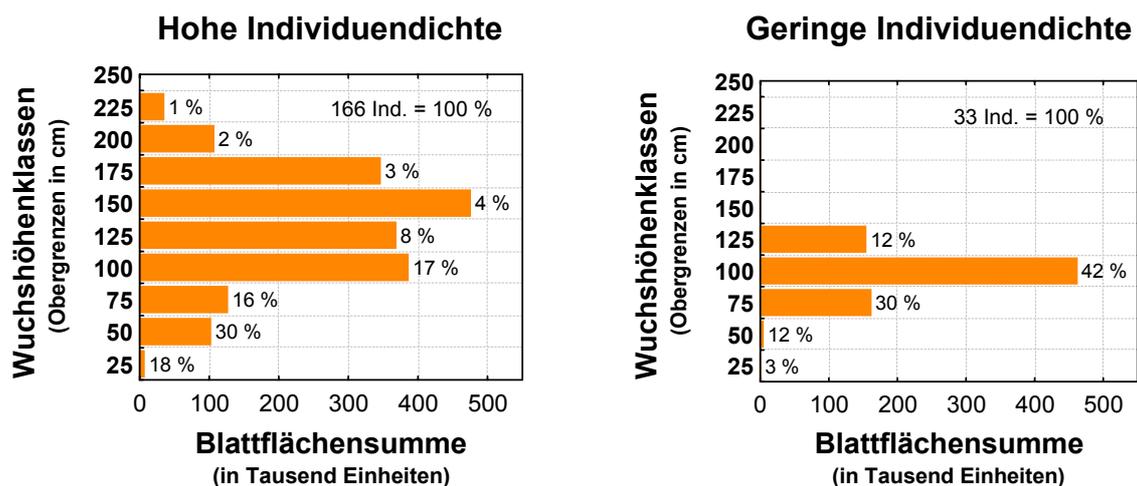


Abbildung 7: Verteilung der Blattflächen vegetativer Individuen (Ind.) bezogen auf die Höhe. Dargestellt für die Subpopulation hoher ($n = 166$ Ind.; auf 20 m^2) und geringer ($n = 33$ Ind.; auf 20 m^2) Individuendichte in Viermünden im Jahre 2002. Die Prozentwerte geben den Anteil der Individuen an, die die Blattflächensumme bildeten. Die Abschätzung der Blattflächen der Individuen erfolgte durch die Multiplikation der Spreitenlängen (in cm) mit den Spreitenbreiten (in cm) des größten Rosettenblattes multipliziert mit der Anzahl der Rosettenblätter. Innerhalb einer Wuchshöhenklasse wurden die Blattflächen der Individuen summiert.

7.1.2 Samenproduktion (Potenziell ausreifende Samenanlagen)

Es konnten keine signifikanten Unterschiede in der Samenproduktion pro Individuum im Bezug zur Individuendichte festgestellt werden (Kapitel 7.2.3). Daher werden im Folgenden die Daten aller geernteten reproduktiven Individuen zusammengefasst dargestellt.

Im Mittel wurden bei den 73 untersuchten Individuen ca. 40 000 Samen bzw. potenziell ausreifende Samenanlagen festgestellt (Abbildung 8). Die Spannweite reichte dabei von 6 200 bis 84 400 Samen (Tabelle 2b). Bei einer mittleren Anzahl von ca. 0,85 reproduktiven Individuen pro m² in den *Subpopulationen hoher Individuendichte* entspricht dies einer Samenschüttung von ca. 34.000 Samen pro m². Dieser hohe Wert wird jedoch nur in großen Subpopulationen erreicht, in denen der Anteil der Samen, die über die Bestandesgrenze verbreitet werden, relativ gering ist. In den *Subpopulationen geringer Individuendichte*, in denen die Verteilung von reproduktiven Individuen (ca. 0,1 pro m²) und Samenschüttung sehr inhomogen ist, lässt sich eine hypothetische Samenschüttung von ca. 4.000 Samen pro m² errechnen.

Tabelle 2b: Anzahl der Samen bzw. potenziell ausreifende Samenanlagen pro Individuum

	Mittelwert	Minimum	Maximum	Standard- abweichung	Konfidenz- intervall -95	Konfidenz- intervall +95	n
Samenanzahl	38.838	6.200	84.400	19.469	34.296	43.381	73

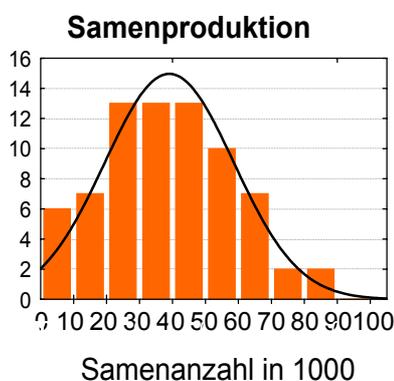


Abbildung 8: Häufigkeitsverteilung (Frequenz) der Individuen in den verschiedenen Klassen der Samenproduktion.

7.1.3 Vergleich der Subpopulationen (t-Test für gepaarte Stichproben)

Die gemittelten Messwerte der morphologischen Merkmale (Tabelle 3 und 4 Seite 107) und die der Nährstoffanalysedaten (Tabelle 5 Pflanzennährstoffe Seite 108 und Tabelle 6 Bodennährstoffe Seite 108) sind in den unten folgenden Tabellen nach Populationen, Individuendichten und sofern es möglich war nach Entwicklungsstadien getrennt aufgeführt (Tabelle 3 bis 5 Seite 107-108). Die t- und die p-Werte des gepaarten t-Tests sind der Tabelle 7 (Seite 109) zu entnehmen. Weitere Daten des gepaarten t-Tests sind im Anhang in der Tabelle A 1 (Seite 192) aufgeführt.

Der t-Test der morphologischen Merkmale zeigte, dass die Wuchshöhe der Individuen sich deutlich zwischen den *Subpopulationen geringer* und *hoher Individuendichte* unterschied. Im Mittel waren die mittleren und großen vegetativen sowie die reproduktiven Individuen in den *Subpopulationen hoher Individuendichte* um 41 % (20 cm), 60 % (58 cm) und 47 % (105 cm) größer gegenüber den Individuen der entsprechenden Entwicklungsstadien in den *Subpopulationen geringer Individuendichte*.

Auch bei den Rosettenblattstiellängen bestand ein signifikanter Unterschied zwischen den Subpopulationen unterschiedlicher Individuendichte. Individuen der *Subpopulationen hoher Individuendichte* wiesen einen längeren Rosettenblattstiel auf.

Dagegen zeigten die Spreitenbreiten und -längen der Rosettenblätter keine signifikanten Unterschiede zwischen den *Subpopulationen hoher* und *geringer Individuendichte*.

Bei den Stängelblättern konnte ebenfalls eine Signifikanz bei den Stiellängen festgestellt werden. Anders als bei den Rosettenblättern ist bei den Stängelblättern die Spreitenlänge signifikant.

Bei der Anzahl an Rosetten- und Stängelblättern konnte, abgesehen von einer etwas höheren Anzahl an Blättern der mittleren vegetativen Individuen in den *Subpopulationen geringer Dichte*, kein signifikanter Unterschied zwischen den verschiedenen Individuendichten festgestellt werden.

Auch die Anzahl und Größen der Dolden sowie deren Samenanzahl zeigten keine signifikanten Unterschiede (Tabelle 4 Seite 107, Tabelle 7 Seite 109).

Die Unterschiede in den Nährstoffgehalten der Individuen zwischen den verschiedenen Individuendichten nahmen mit steigender Entwicklungsstadienklasse ab. Bei den reproduktiven Individuen waren keine signifikanten Unterschiede feststellbar. Besonders deutlich bestand eine Differenz im niedrigsten untersuchten Entwicklungsstadium bei den mittleren vegetativen Individuen, insbesondere bei den Elementen Stickstoff und Phosphor. Hier traten die höheren Werte in den *Subpopulationen hoher Individuendichte* auf.

Mit der Entwicklung zum reproduktiven Entwicklungsstadium sank bei den Individuen beider Individuendichten erwartungsgemäß der Anteil an Stickstoff und Phosphor im Pflanzenmaterial der Blattspreiten. Dementsprechend stieg der Wert des C / N-Verhältnisses (Tabelle 5 Seite 108).

Das N / P Verhältnis lag mit ca. 5,5 bis 9,5 (Tabelle 5 Seite 108) unterhalb des Grenzbereichs von 14 bis 16, sodass nach Koerselman & Meuleman (1996) eine Stickstofflimitierung in der Nährstoffversorgung vorlag.

In Kassel wurden im Vergleich zu den anderen Standorten geringere Stickstoff- und Phosphoranteile in der Blattspreite festgestellt. Die Bodenanalysewerte für Kassel zeigten zwar eine verminderte Konzentration an Phosphor, jedoch keine verminderte Konzentration an Stickstoff (Tabelle 6 Seite 108).

Im Vergleich der Bodenanalysewerte zwischen den *Subpopulationen hoher* und *geringer Individuendichte* zeigte sich, dass ein deutlicher pH-Wertunterschied bestand. Die *Subpopulationen hoher Individuendichte* wiesen einen höheren pH-Wert auf (5,5 gegenüber 4,9). Für die als gering bis mittelmäßig einzustufenden Nährstoffgehalte an Phosphor, Kalium und Magnesium konnten keine signifikanten Unterschiede zwischen den verschiedenen Individuendichten festgestellt werden. Jedoch traten signifikante Unterschiede in den Kohlenstoff- und Stickstoffgehalten auf, die zum Teil als relativ hoch eingestuft werden können. In den *Subpopulationen hoher Individuendichte* waren die Gehalte höher.

Von den untersuchten Populationen besaß Allendorf den höchsten Phosphatwert (3,9 mg / 100 g TM), der jedoch nur im Bereich der *Subpopulation hoher Individuendichte* (Bereich eines ehemaligen aufgeschütteten Weges) in dieser Höhe auftrat. Bezogen auf die Nährstoffe Stickstoff (0,35 %) und Kohlenstoff (3,3 %) war die Population Viermünden am nährstoffreichsten.

Tabelle 3: Mittelwerte (Mittelw.), Stichprobenanzahl (n) und Standardabweichung (Stdabw.) der morphologischen Merkmale (Pop. Population, Ind. Individuen, Entw. Entwicklungsstadien, R-BI Rosettenblatt, Populationen: A Allendorf, K Kassel-Dönche, F Frankenberg, V Viermünden).

Ind.- Dichte	Entw.- Klasse	Pop.	Wuchshöhe			Rosettenblattanzahl			R.-Bl.-Spreiten-LÄNGE			R.-Bl.-Spreiten-BREITE			R.-Bl.-Stiellänge		
			Mittelw.	Stdabw.	n	Mittelw.	Stdabw.	n	Mittelw.	Stdabw.	n	Mittelw.	Stdabw.	n	Mittelw.	Stdabw.	n
geringe Individuendichte	2	A	48	13,0	10	1,85	0,82	10	26	9,6	10	26	9,9	10	40	12,3	10
		F	43	13,6	11	1,68	0,72	11	20	11,9	10	22	12,3	10	32	7,6	10
		K	51	11,8	10	1,50	0,53	10	19	4,7	10	19	4,2	10	40	9,2	10
		V	55	11,2	11	1,82	0,81	11	22	6,5	11	24	7,3	11	46	12,1	11
	3	A	73	12,4	10	3,35	0,75	10	71	7,0	10	75	7,2	10	52	12,7	10
		F	118	13,0	9	3,17	1,06	9	101	18,1	9	107	21,9	9	87	13,7	9
		K	87	9,8	10	3,30	0,63	10	67	10,1	10	71	10,0	10	61	4,8	10
		V	110	27,6	10	4,25	0,79	10	84	20,2	10	94	28,7	10	82	19,4	10
	4	A	223	39,5	10	1,10	0,74	10	74	11,9	8	78	14,1	8	56	17,4	8
		F	175	101,6	10	1,20	1,14	10	53	32,4	6	50	37,7	6	46	29,7	6
		K	227	24,6	10	2,40	1,05	10	78	24,1	10	72	26,9	10	52	9,8	10
		V	270	33,7	7	2,00	1,41	7	117	21,4	5	127	21,5	5	88	7,9	5
hohe Individuendichte	2	A	78	20,0	9	1,00	0,00	9	36	15,9	9	33	12,5	9	61	11,5	9
		F	60	11,4	11	1,00	0,00	11	21	6,9	11	22	6,3	11	51	9,6	11
		K	79	25,6	35	1,20	0,42	35	32	11,8	35	31	10,1	35	66	19,1	35
		V	61	20,0	12	1,00	0,00	12	19	8,9	12	20	8,9	12	55	18,6	12
	3	A	146	20,4	13	2,65	0,99	13	103	26,2	13	106	32,1	13	115	14,3	13
		F	161	14,5	11	3,23	0,52	11	90	10,9	11	92	11,8	11	123	19,1	11
		K	148	17,5	29	2,60	0,84	29	82	19,2	29	79	20,1	29	112	13,5	29
		V	166	16,8	10	3,40	0,77	10	107	17,1	10	108	16,5	10	135	17,7	10
	4	A	356	29,3	10	1,60	0,97	10	110	22,3	8	127	29,8	8	113	12,5	8
		F	327	27,4	10	1,85	1,00	10	95	12,4	9	98	14,9	9	116	16,8	9
		K	303	44,1	15	2,43	1,05	15	116	16,7	15	120	15,8	15	98	10,7	15
		V	329	50,7	10	2,05	1,36	10	112	23,7	8	114	18,1	8	125	11,4	8

Tabelle 4: Mittelwerte (Mittelw.), Stichprobenanzahl (n) und Standardabweichung (Stdabw.) der Samen bzw. potentiell ausreifende Samen (Pop. Population, Ind. Individuen, Entw. Entwicklungsstadien; Populationen: A Allendorf, K Kassel-Dönche, F Frankenberg, V Viermünden).

Ind.- Dichte	Entw.- Klasse	Pop.	pot. ausreifende Samen		
			Mittelw.	Stdabw.	n
gering	4	A	26 667	17 637	9
		F	28 700	5 844	4
		K	38 086	16 187	7
		V	50 800	15 761	6
hoch	4	A	38 667	19 561	9
		F	20 140	11 052	10
		K	49 000	11 358	14
		V	41 100	23 673	10

Tabelle 5: Mittelwerte (Mittelw.), Stichprobenanzahl (n) und Standardabweichung (Stdabw.) der untersuchten Pflanzeninhaltsstoffe (Pop. Population, Ind. Individuen, Entw. Entwicklungsstadien, M % Masseprozent, TS Trockenmasse; Populationen: A Allendorf, K Kassel-Dönche, F Frankenberg, V Viernüden).

Ind.- Dichte	Entw.- Klasse	Pop.	N mg / g TS			P mg / g TS			K mg / g TS			N / P-Verhältnis			C / N-Verhältnis		
			Mittelw.	Stdabw.	n	Mittelw.	Stdabw.	n	Mittelw.	Stdabw.	n	Mittelw.	Stdabw.	n	Mittelw.	Stdabw.	n
geringe Individuendichte	2	A	27,6	3,6	9	4,75	0,41	10	18,5	5,3	10	5,70	0,50	9	15,0	1,9	9
		F	27,7	4,1	6	4,80	2,09	6	35,3	10,4	6	7,13	4,09	6	14,7	1,7	6
		K	16,6	1,8	6	2,48	0,73	6	24,9	9,5	6	7,08	1,69	6	24,3	2,1	6
		V	27,9	4,2	5	3,38	0,56	5	30,7	3,9	5	8,28	0,71	5	15,1	2,4	5
	3	A	24,6	2,3	6	3,91	0,54	10	17,4	5,1	10	6,31	1,14	6	16,5	1,4	6
		F	27,4	3,4	7	3,56	0,66	7	36,3	8,4	7	7,91	1,70	7	15,0	2,0	7
		K	19,4	2,7	8	2,44	0,41	8	18,7	5,7	8	8,03	0,82	8	21,6	3,5	8
		V	26,2	3,8	7	2,97	0,55	7	17,9	5,3	7	9,09	2,09	7	15,9	2,4	7
	4	A	19,0	4,9	6	3,78	0,93	10	18,7	11,8	10	5,23	1,75	6	21,5	4,5	6
		F	16,4	1,7	4	3,62	1,52	4	23,5	14,4	4	5,37	2,92	4	23,6	2,5	4
		K	14,7	3,8	7	2,00	0,69	7	16,0	4,6	7	7,79	1,85	7	29,8	7,4	7
		V	17,8	4,1	4	2,05	0,28	4	13,4	5,6	4	8,88	2,70	4	22,1	4,8	4
hohe Individuendichte	2	A	33,3	3,9	7	5,27	0,53	6	47,3	3,4	6	6,47	0,96	6	12,2	1,3	7
		F	34,1	6,5	8	5,51	1,91	8	46,0	13,8	8	6,53	1,30	8	11,9	2,6	8
		K	28,1	6,3	19	3,54	1,44	19	37,2	8,1	19	8,34	1,30	19	14,8	3,2	19
		V	36,5	7,9	9	4,31	1,43	9	35,4	8,5	9	8,84	1,45	9	11,6	3,0	9
	3	A	27,1	3,6	13	4,15	0,81	13	38,0	11,4	13	6,80	1,70	13	15,1	1,8	13
		F	29,1	4,0	11	4,06	0,52	11	38,0	11,8	11	7,18	0,75	11	14,0	2,2	11
		K	26,9	4,5	16	2,98	0,46	16	18,1	7,5	16	9,06	1,09	16	15,5	2,3	16
		V	32,6	6,9	9	3,45	0,56	9	24,8	6,5	9	9,42	1,25	9	13,1	3,1	9
	4	A	19,4	2,8	10	3,51	0,81	10	26,7	7,6	10	5,74	1,25	10	20,7	2,5	10
		F	19,1	5,9	10	3,27	1,19	10	29,1	13,9	10	6,06	1,35	10	22,6	7,5	10
		K	19,4	4,8	14	2,27	0,62	14	14,8	5,5	14	8,68	1,07	14	21,9	4,5	14
		V	27,6	10,9	10	3,35	2,08	10	23,1	9,5	10	9,07	2,35	10	16,3	6,8	10

Tabelle 6: Mittelwerte (Mittelw.), Stichprobenanzahl (n) und Standardabweichung (Stdabw.) der untersuchten Bodennährstoffe (Pop. Population, Ind. Individuen; Populationen: A Allendorf, K Kassel-Dönche, F Frankenberg, V Viernüden).

Ind.- Dichte	Pop.	n	pH-Wert (CaCl ₂)		P mg / 100 g TS		K mg / 100 g TS		Mg mg / 100 g TS		N Masse%		C Masse%		C/N-Verhältnis	
			Mittelw.	Stdabw.	Mittelw.	Stdabw.	Mittelw.	Stdabw.	Mittelw.	Stdabw.	Mittelw.	Stdabw.	Mittelw.	Stdabw.	Mittelw.	Stdabw.
gering	A	8	4,90	0,27	0,86	0,52	4,54	0,53	13,70	2,05	0,20	0,02	1,78	0,14	8,80	0,17
	F	8	4,98	0,71	1,19	0,35	11,53	4,08	9,43	4,10	0,21	0,04	2,23	0,55	10,78	1,16
	K	8	4,98	0,39	0,47	0,29	7,61	1,76	27,81	4,08	0,27	0,07	2,97	0,81	11,16	0,38
	V	8	4,68	0,42	1,25	0,22	8,30	2,52	19,05	9,37	0,34	0,07	3,25	0,93	9,46	0,70
hoch	A	8	5,77	0,44	3,91	3,16	15,63	5,93	18,13	5,59	0,24	0,04	2,49	0,51	10,33	0,82
	F	8	5,57	0,78	1,86	1,03	17,47	5,83	10,39	2,08	0,22	0,02	2,67	0,55	11,80	1,55
	K	10	5,21	0,28	0,90	0,41	13,14	4,17	36,06	7,22	0,32	0,04	3,40	0,51	10,63	0,50
	V	8	5,47	0,64	1,20	0,24	9,61	2,98	28,10	4,03	0,36	0,04	3,39	0,55	9,34	0,39

Tabelle 7: Ergebnisse des t-Tests für gepaarte Stichproben der morphometrischen Werte sowie der Nährstoffanalysenwerte (Freiheitsgrade 3, KI Entwicklungsstadienklassen, t-Testwert der Prüfstatistik t, p Irrtumswahrscheinlichkeitswert)

Morphologische Merkmale	KI	t	p	Nährstoff-Merkmale	KI	t	p
				Blattspreite			
Wuchshöhe	2	-3,50	0,039	N	2	-6,22	0,008
	3	-9,84	0,002		3	-3,15	0,051
	4	-4,72	0,018		4	-2,21	0,115
Rosettenblattanzahl	2	5,25	0,013	P	2	-6,71	0,007
	3	2,66	0,076		3	-6,54	0,007
	4	-1,96	0,144		4	-0,63	0,573
Rosettenblattspreitenlänge	2	-1,46	0,240	K	2	-2,73	0,072
	3	-1,55	0,219		3	-1,49	0,232
	4	-2,49	0,088		4	-2,31	0,104
Rosettenblattspreitenbreite	2	-1,12	0,343	N / P	2	-1,27	0,295
	3	-1,00	0,391		3	-0,75	0,506
	4	-2,16	0,119		4	-3,90	0,030
Rosettenblatt-Stiellänge	2	-5,56	0,011	C / N Verhältnis	2	2,87	0,064
	3	-9,08	0,003		3	2,42	0,095
	4	-7,13	0,006		4	2,19	0,117
Reproduktive Ind.				Boden			
Stängelblattanzahl	4	-1,25	0,301	pH (CaCl₂)		-4,35	0,022
Stängelblattspreitenlänge	4	-3,95	0,029	P		-1,48	0,235
Stängelblattspreitenbreite	4	-2,09	0,127	K		-2,98	0,059
Stängelblatt-Stiellänge	4	-6,36	0,008	Mg		-3,04	0,056
Durchmesser terminale Hauptdolde (HD)	4	-1,66	0,196	N		-4,28	0,023
Anzahl der Nebendolden term. HD	4	-2,15	0,121	C		-3,73	0,034
Durchmesser größte Nebendol. term. HD	4	-1,18	0,322	C/N-		-0,99	0,396
Anzahl der Seitendolden (Stängel)	4	0,17	0,877				
Durchmesser der größten Seitendolde	4	-1,21	0,313				
Stängeldurchmesser (auf Bodenhöhe)	4	-2,72	0,073				
Ausreifende Samen	4	-0,20	0,857				

7.1.4 Varianzanalyse der Wuchshöhe, Blattstiellänge und Samenproduktion

In dieser Analyse werden Unterschiede der Wuchshöhen, Längen der Rosettenblattstiele und Samenproduktionen zwischen Populationen und den verschiedenen Individuendichten analysiert. Die Varianzanalyse (Tabelle 8 und 9 Seite 112) bestätigte weitestgehend die nach Populationen undifferenzierten Ergebnisse des gepaarten t-Tests.

Eine differenzierte Betrachtung der einzelnen Populationen zeigt, dass sich innerhalb einer Individuendichte die Wuchshöhen der mittleren vegetativen Individuen nicht signifikant zwischen den verschiedenen Populationen unterscheiden. Dagegen zeigten die großen vegetativen Individuen zwischen den verschiedenen Populationen insbesondere in den *Subpopulationen geringer Individuendichte* einen signifikanten Unterschied in ihrer Wuchshöhe. Die größten Wuchshöhen der großen vegetativen Individuen wiesen die Populationen Frankenberg und Viermünden auf.

Beim Merkmal Wuchshöhe konnte bei den generativen Individuen ein Interaktionseffekt zwischen der Population und der Individuendichte festgestellt werden. Die Differenz in den Wuchshöhen zwischen den verschiedenen Individuendichten kann daher nicht als unabhängig von der Populationszugehörigkeit bezeichnet werden. Es zeigt sich, dass in der Population Frankenberg ein sehr großer und in der Population Viermünden ein sehr geringer Wuchshöhen-Unterschied zwischen den Subpopulationen bestand.

Die Längen der Rosettenblattstiele zeigten ein ähnliches Muster. Auch hier wiesen die Individuen der Entwicklungsstadienklasse 3 und 4 deutliche Differenzen zwischen den Populationen auf. Bei der Entwicklungsstadienklasse 2 waren diese Differenzen geringfügiger, jedoch im Gegensatz zur Wuchshöhe auch hier signifikant.

Vergleicht man die Mittelwerte der Merkmale Blattstiellänge und Wuchshöhe miteinander (Abbildung 9 a und b Seite 111 Tabelle 8 Seite 112), so ist deutlich der Zusammenhang von Blattstiellänge und Wuchshöhe zu erkennen.

Bei der Samenproduktion (Abbildung 9 c Seite 111, Tabelle 9 Seite 112) ist ein signifikanter Unterschied zwischen den Populationen, nicht jedoch zwischen den verschiedenen Subpopulationen feststellbar. Die geringste Samenanzahl wird von den Individuen der Populationen Allendorf und insbesondere Frankenberg gebildet.

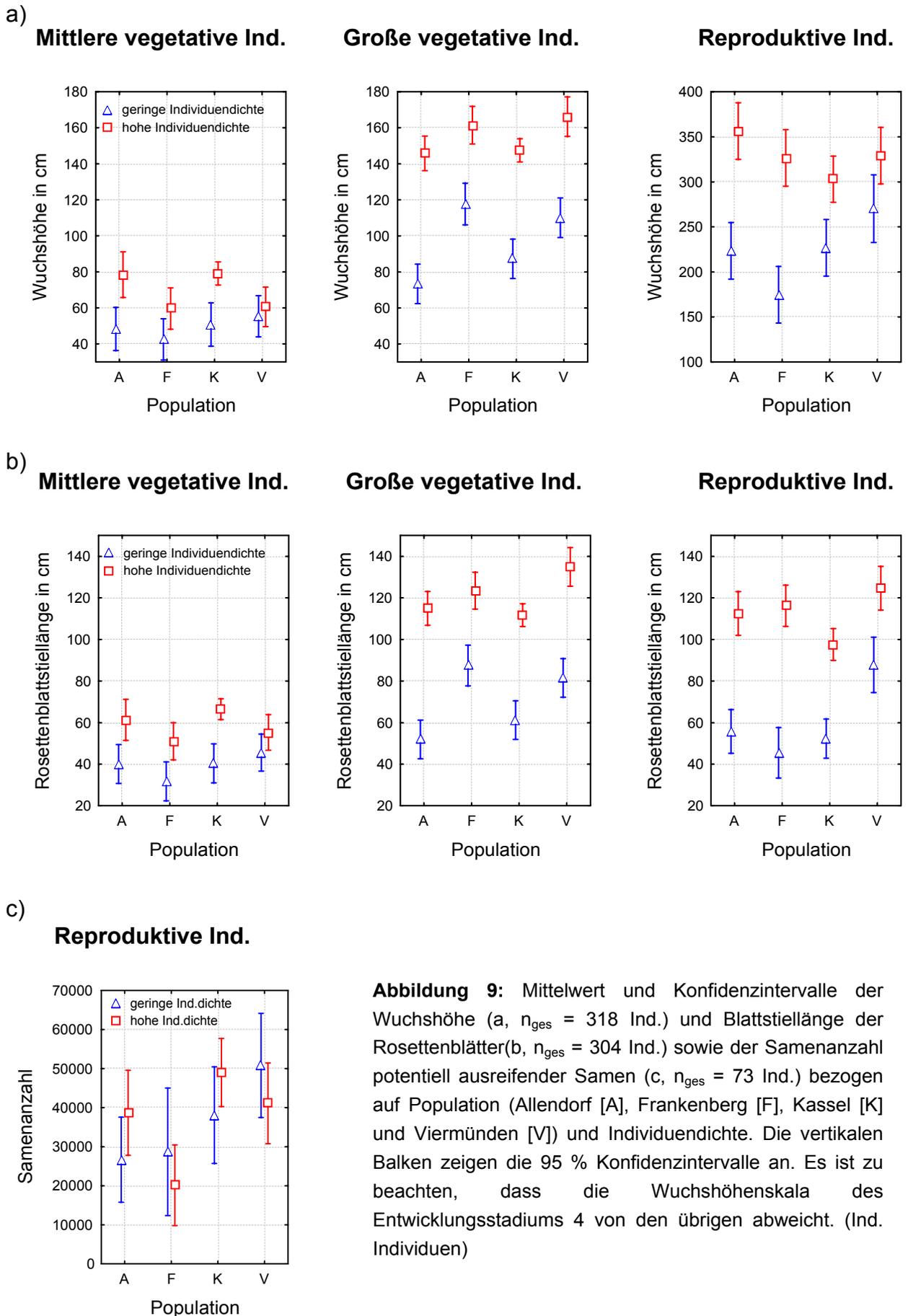


Tabelle 8: Varianzanalyse von Wuchshöhe ($n_{\text{ges}} = 318$) und Blattstiellänge ($n_{\text{ges}} = 304$) bezogen auf Population und Individuendichte (nach Entwicklungsstadien getrennt analysiert). (MQ Meansquare [Varianz], FG Freiheitsgrade, p Irrtumswahrscheinlichkeitswert)

Entwicklungs- stadium		Wuchshöhe			R-BI-Stiellänge		
		MQ	FG	p	MQ	FG	p
2	Konstante	323964	1	0,000	217776	1	0,000
	Pop	937	3	0,060	639	3	0,040
	Ind Dichte	9370	1	0,000	8259	1	0,000
	Pop*Ind Dichte	772	3	0,104	300	3	0,264
	Fehler	367	101		223	100	
3	Konstante	1428402	1	0,000	824622	1	0,000
	Pop	4904	3	0,000	3612	3	0,000
	Ind Dichte	75803	1	0,000	57718	1	0,000
	Pop*Ind Dichte	740	3	0,070	653	3	0,035
	Fehler	305	94		218	94	
4	Konstante	6035406	1	0,000	470134	1	0,000
	Pop	9608	3	0,013	2726	3	0,000
	Ind Dichte	217921	1	0,000	43093	1	0,000
	Pop*Ind Dichte	9544	3	0,013	777	3	0,020
	Fehler	2486	74		221	61	

Tabelle 9: Varianzanalyse der Samenproduktion ($n = 73$) bezogen auf Population und Individuendichte (MQ: Meansquare [Varianz], FG: Freiheitsgrade, p: Irrtumswahrscheinlichkeitswert)

	Samenanzahl		
	MQ	FG	p
Konstante	81 603 019 045	1	0,000
Pop	1 376 098 703	3	0,003
Ind Dichte	20 568 646	1	0,782
Pop*Ind Dichte	547 597 108	3	0,116
Fehler	266 987 091	61	

7.1.5 Entwicklung zum reproduktiven Individuum (Logistische Regression)

Die Tabelle der Entwicklungsschicksale (Tabelle 10 Seite 114) verdeutlicht, dass reproduktive Individuen sich nahezu ausschließlich aus den Individuen der Klasse 3 des Vorjahres entwickelten (zu 100 % im Jahr 2004 bzw. 98 % im Jahr 2003). Neben den Individuen des Entwicklungsstadiums 3 sind im Jahr 2002 auch Individuen der Klasse 2 im folgenden Jahr in das generative Entwicklungsstadium übergegangen (Tabelle 10 Seite 114). Kleine vegetative Individuen zeigten diesen Übergang jedoch nicht.

Im Jahre 2003 sind über die Hälfte der großen vegetativen Individuen des Vorjahres reproduktiv geworden. Dagegen kam im Jahr 2004 nur noch ca. ein Viertel der großen vegetativen Individuen des Jahre 2003 zur Blüte.

Die logistische Regression zeigte, dass die Blattspreitenbreite und der Stieldurchmesser der Rosettenblätter im Gegensatz zur Wuchshöhe sehr gut mit dem Entwicklungsschicksal Reproduktion korrelieren.

Die P50 und P95 Werte der logistischen Regression (Tabelle 11 Seite 115) verdeutlichen, dass die reproduktiven Individuen des Jahres 2004 im Mittel aus größeren Individuen des Vorjahres hervor gingen als die reproduktiven Individuen des Jahres 2003. Dennoch lagen die Minimalgrößen der Blattspreitenbreite, ab denen ein Individuum in der nächsten Vegetationsperiode reproduktiv werden konnte, in beiden Untersuchungsintervallen bei ca 50 cm (Blattspreitenlänge 52 cm).

Bezüglich der Wuchshöhen wiesen die Individuen in beiden Untersuchungsintervallen eine hohe Variabilität auf. Dies galt sowohl für die Individuen, die im nächsten Jahr vegetativ blieben, als auch für die Individuen, die reproduktiv wurden. Daher besitzen die Wahrscheinlichkeitswerte der Wuchshöhen eine geringere Genauigkeit.

Die Längen der Rosettenblattstiele zeigten im Vergleich zur Wuchshöhe eine noch stärkere Streuung, was auch die hohen Werte der Verlustfunktion der Maximum-Likelihood-Endwerte widerspiegeln. Aufgrund dieser Streuung lagen die P50-Werte der Stiellängen in beiden Untersuchungsintervallen so hoch, dass sie nur von wenigen Individuen tatsächlich erreicht wurden. Die P95-Werte lagen über der beobachteten Maximallänge. Auch wenn in diesem Fall die Wahrscheinlichkeitswerte keine größere Aussagekraft haben, so ist das Modell aufgrund der deutlich getrennten Mittelwerte signifikant.

Die Betrachtung der Mittelwerte (Abbildung 10 Seite 116) verdeutlicht eine im Mittel relativ konstante Länge der Rosettenblattstiele der beiden Individuengruppen über die Untersuchungszeitintervalle hinweg. Die Angaben der P-Werte verdeutlichen jedoch eine geringfügige Verschiebung der Stiellängen zu höheren Werten im Jahre 2003 analog zu den anderen gemessenen Längenmerkmalen.

Tabelle 10: Anzahl und prozentuale Anteile der reproduktiven Individuen (rep. Ind.), im Jahre 2003 (a) und 2004 (b) die sich aus der Gesamtzahl der Individuen einer Klasse des Vorjahres entwickelt haben. (Anzahl: n)

a)

Entwicklungsstadium 2002	n_{ges} 2002	n_{rep} 2003	% rep. Ind. 2003
1	108	0	0
2	183	2	1
3	208	110	53

b)

Entwicklungsstadium 2003	n_{ges} 2003	n_{rep} 2004	% rep. Ind. 2004
1	96	0	0
2	120	0	0
3	133	32	24

Tabelle 11: Ergebnisse der logistischen Regression. Die Freiheitsgrade betragen jeweils 1. Alle Modelle zeigten einen signifikanten Unterschied ($p < 0,001$) zwischen den untersuchten Individuengruppen. Die Individuengruppe, die im folgenden Jahr vegetativ blieb, wurde mit V abgekürzt, die Gruppe, die reproduktiv wurde, mit R abgekürzt. „V.fkt.“ gibt die Verlustfunktion, den Maximum-Likelihood-Endwert an. Je geringer die Verlustfunktion, desto besser die Anpassung des Modells.

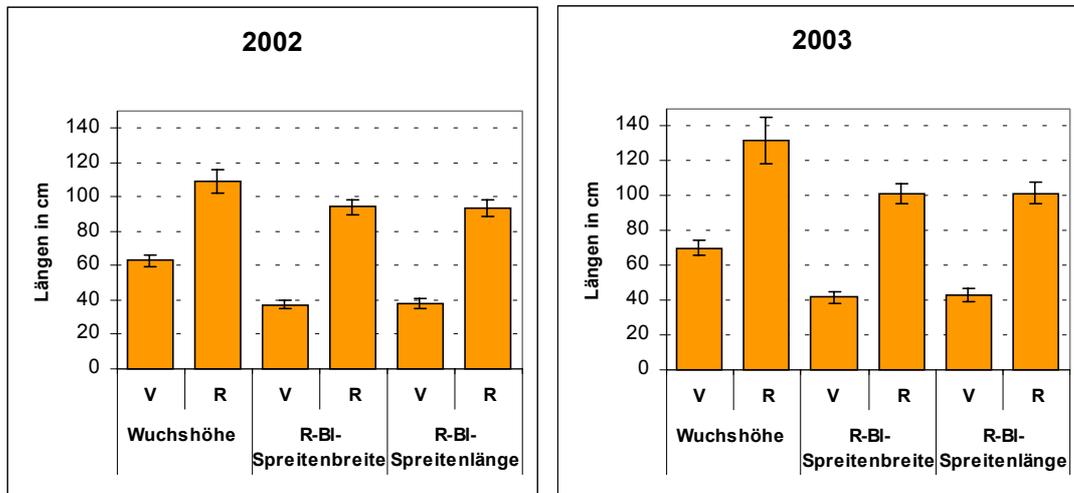
a) Morphologische Werte der untersuchten Individuen im Jahr 2002

	Schicksal	Mittelwert	Konfidenzintervall -0,95 0,95		V.fkt.	Chi ² -Wert	P 50-Wert	P 95-Wert
Wuchshöhe	V	63	60	67	210	112	125	221
	R	109	102	116				
Rosettenblattanzahl	V	2,1	2,0	2,2	151	231	4,2	6,23
	R	4,6	4,3	4,9				
Größtes Rosettenblatt:								
Spreitenbreite	V	37	35	40	140	254	83	126
	R	94	89	99				
Spreitenlänge	V	38	35	41	151	232	86	134
	R	94	89	98				
Stiellänge	V	63	59	66	214	104	123	215
	R	104	98	110				
Stieldurchmesser	V	1,2	1,1	1,3	155	224	2,70	4,25
	R	2,9	2,8	3,1				

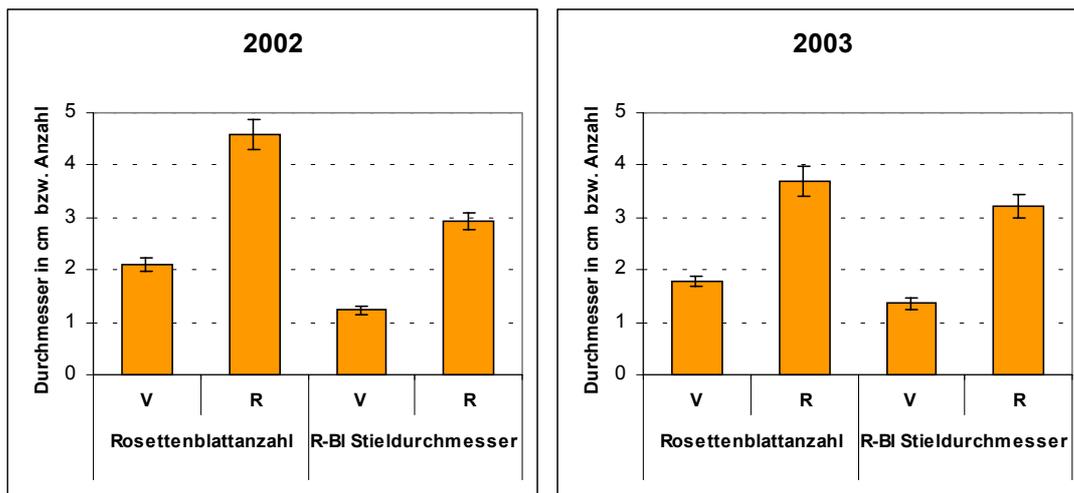
b) Morphologische Werte der untersuchten Individuen im Jahr 2003

	Schicksal	Mittelwert	Konfidenzintervall -0,95 0,95		V.fkt.	Chi ² -Wert	P 50-Wert	P 95-Wert
Wuchshöhe	V	70	66	74	80	54	171	262
	R	132	118	145				
Rosettenblattanzahl	V	1,8	1,7	1,9	56	102	3,7	5,0
	R	3,7	3,4	4,0				
Größtes Rosettenblatt:								
Spreitenbreite	V	42	38	45	55	104	104	139
	R	102	96	107				
Spreitenlänge	V	43	40	46	62	90	110	152
	R	102	96	108				
Stiellänge	V	64	60	68	90	34	161	258
	R	105	94	116				
Stieldurchmesser	V	1,4	1,3	1,5	56	102	3,3	4,4
	R	3,2	3,0	3,4				

a) Wuchshöhe, Breite und Länge der Rosettenblattspreiten



b) Rosettenblattanzahl und -stieldurchmesser



c) Längen der Rosettenblattstiele

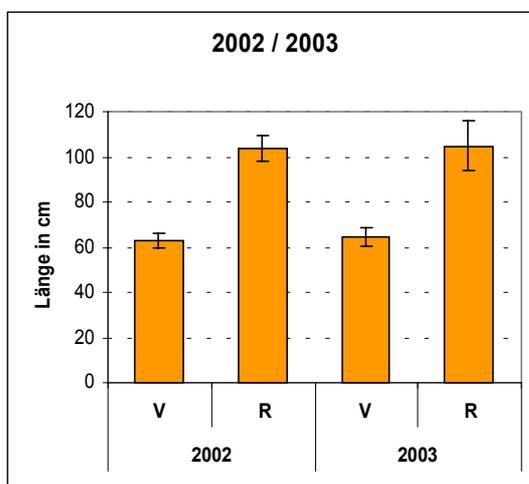


Abbildung 10: Mittelwerte und 95 %-Konfidenzintervalle der für die logistische Regression verwendeten Merkmale jeweils nach vegetativen (V) und reproduktiven (R) Individuengruppen getrennt. (Rosettenblatt R-BI).

7.2 Demographische Analysen

7.2.1 Einflüsse auf das Entwicklungsschicksal (Log-Linear-Analyse)

Die Ergebnisse der Log-Linear-Analyse sind in den Tabellen 12 (Seite 120) und 13 (Seite 121) zusammengefasst.

Die Tabellen verdeutlichen, dass die meisten Ergebnisse signifikant, die Effekte einzelner Faktoren sogar hoch signifikant vom Null-Modell abwichen. Einen sehr starken Einfluss auf das Entwicklungsschicksal zeigte der Faktor Untersuchungszeitintervall (Jahr). Einen starken Einfluss hatte die Individuendichte und erwartungsgemäß das Ausgangs-Entwicklungsstadium. Dagegen besaßen die Standorteigenschaften der Populationen, im Folgenden kurz „Population“ genannt, einen deutlich geringeren Einfluss.

Bei dieser Untersuchung zeigte sich, dass in *Subpopulationen hoher Individuendichte* Stagnation / Regression und Absterbeereignisse häufiger auftraten als Wachstum und Blütenbildung. In den *Subpopulationen geringer Individuendichte* wurde ein umgekehrtes Verhältnis festgestellt. Im Einzelnen konnten folgende Ergebnisse festgestellt werden:

In der ersten Analyse (Tabelle 12 Seite 120), in der die Faktoren⁷² Population, Individuendichte und Entwicklungsstadien untersucht wurden, zeigte die Dreifach-Interaktion und die Interaktion Individuendichte × Ausgangs-Entwicklungsstadium (Tabelle 12 Seite 120: Effekt der Interaktion D & P & E) keine signifikante Abweichung vom Nullmodell. Diese Interaktionen sind daher für das Entwicklungsschicksal unbedeutend. Der Interaktionseffekt Entwicklungsstadium × Population (Tabelle 12 Seite 120: Effekt der Interaktion E & P) wies nur eine geringe Signifikanz auf. Demgegenüber war der Interaktionseffekt Individuendichte × Population (Tabelle 12: Effekt der Interaktion D & P) hoch signifikant. Die Abhängigkeit des Effektes der Individuendichte von der Population (Tabelle 12) zeigte, dass die Frequenz der Entwicklungsschicksale in den verschiedenen Individuendichten zwischen den Populationen relativ stark variierte. Daher soll das über alle Populationen gemittelte Ergebnis (Tabelle 12: Effekt der Individuendichte),

dass in den *Subpopulationen hoher Individuendichte* Stagnation / Regression und Absterbeereignisse gegenüber Wachstum und Blütenbildung dominierten wohingegen in den *Subpopulationen geringer Individuendichte* ein gegenläufiges Verhältnis der Schicksale zu beobachten war, im Folgenden näher betrachtet werden. Es ist festzustellen, dass in der *Subpopulation geringer Individuendichte* der Population Viermünden die Dominanz von Wachstum und Blütenbildung gegenüber Stagnation / Regression und Absterbeereignissen überdurchschnittlich stark ausgeprägt war. In der Population Kassel dagegen konnte diese starke Differenz nicht gefunden werden.

In den *Subpopulationen hoher Individuendichte* lag der Anteil an Stagnation / Regression in Frankenberg (54 % gegenüber ca. 36 % in K & V), an Wachstum in Kassel (25 % gegenüber 12 % in F & V) und an abgestorbenen Individuen in Viermünden (38 % gegenüber ca. 16 % in F & K) höher als bei den jeweils übrigen Populationen.

Die Berechnung der Effekte unter Berücksichtigung der Auswirkung eines oder zweier anderer Faktoren auf das Entwicklungsschicksal zeigte, dass Interaktionen nur von geringer Bedeutung waren.

Von allen Haupteffekten hatte das Ausgangs-Entwicklungsstadium erwartungsgemäß den größten Einfluss auf das Entwicklungsschicksal. So haben sich fast ausschließlich große vegetative Individuen zu generativen Individuen entwickelt. Zudem nahm die Mortalität mit der Höhe des Entwicklungsstadiums ab (kleine, mittlere, große vegetative Individuen: 43 %, 23 %, 13 %). Es trat eine geringere Sterblichkeit in den *Subpopulationen mit geringer Individuendichte* auf.

Den zweitgrößten Effekt auf das Entwicklungsschicksal zeigte die Individuendichte (Tabelle 12 Seite 120: Effekt der Individuendichte). Hier wurde die Dominanz von Wachstum (32 %) und Blütenbildung (42 %) gegenüber Stagnation / Regression (13 %) und Mortalität (13 %) in den *Subpopulationen geringer Individuendichte* deutlich. Demgegenüber lagen in den *Subpopulationen hoher Individuendichte* Stagnation / Regression (44 %) und Absterbeereignisse (25 %) über den Raten von Wachstum (14 %) und Blütenbildung (17 %).

Der Effekt der Population war relativ klein.

In der zweiten Analyse (Tabelle 13 Seite 121), in der die Faktoren Population, Individuendichte und Untersuchungszeitintervall (Jahr) untersucht wurden, wies die

⁷² Sofern im Folgenden zu den einzelnen Modellen keine weiteren Angaben zu den Faktoren und Faktorinteraktionen, die darin enthalten sind, gegeben werden, wurden in den entsprechenden Modellen nur die im Text genannten Hauptfaktoren berücksichtigt.

Dreifach-Interaktion der Faktoren nur eine sehr geringe Signifikanz auf (Tabelle 13 Seite 121: Effekt der Interaktion D & P & J).

Die Zweifach-Interaktionen Population \times Jahr sowie Population \times Individuendichte waren nicht bzw. nur geringfügig signifikant (Tabelle 13 Seite 121: Effekt der Interaktion J & P und Effekt der Interaktion D & P). Dagegen wies der Zweifach-Interaktionseffekt Individuendichte \times Jahr eine sehr hohe Signifikanz auf (Tabelle 13: Effekt der Interaktion D & J). Dies verdeutlicht, dass das Schicksal der Individuen in den Subpopulationen verschiedener Individuendichte unterschiedlich stark vom Jahr (Untersuchungszeitintervall) beeinflusst wurde. In *Subpopulationen hoher Individuendichte* traten zwischen den Untersuchungszeitintervallen weniger starke Veränderungen ein.

Anders zeigte sich die Situation in den *Subpopulationen geringerer Individuendichte*. Hier waren unabhängig von den Populationen im ersten Untersuchungsintervall mehr Individuen in das generative Entwicklungsstadium übergegangen (42 % der Individuen im ersten Untersuchungsintervall gegenüber 12 % im zweiten Untersuchungsintervall) und auch die Absterberate war höher (13 % gegenüber 2 %). Dagegen wiesen diese Subpopulationen einen geringeren Anteil an Stagnation / Regression im ersten Untersuchungsintervall auf (13 % gegenüber 64 %).

Auch in dieser Analyse deuteten die nur geringfügigen Änderungen der Chi-Quadrat-Werte im Falle der Berücksichtigung des Einflusses eines oder zweier weiterer Faktoren auf das Entwicklungsschicksal der Individuen auf eine nur geringe Bedeutung der Interaktionen hin.

Bei den direkten Effekten der einzelnen Faktoren zeigte sich, dass sich der Effekt des Jahres ungefähr doppelt so stark auf die Entwicklungsschicksale der Individuen auswirkte wie der Effekt der Population oder der Individuendichte. Die einzelnen Anteile verdeutlichten einen Rückgang der Sterberate (23 % auf 10 %) sowie der Rate der generativen Individuen (21 % auf 9 %) im zweiten Untersuchungszeitintervall. Der Anteil an Individuen, die im zweiten Untersuchungszeitintervall eine höhere Entwicklungsstadienklasse erreicht haben, war deutlich gestiegen (17 % auf 33 %).

Der Effekt der Populationen auf das Entwicklungsschicksal war relativ gering. Er begründete sich hauptsächlich in einem höheren Anteil an stagnierenden / regressiven Individuen (54 % in Frankenberg gegenüber ca. 35 % in Kassel und Viernüden) und einer geringeren Absterberate (12 % in Frankenberg gegenüber ca. 20 % in Kassel und 23 % in Viernüden) in der Population Frankenberg.

Noch etwas geringer fiel in der zweiten Analyse der Effekt der Individuendichte aus.

Tabelle 12: Log-linear Analyse zum Effekt der Population (P: Kassel-Dönche, Frankenberg, Viermünden), der Individuendichte (D: *hohe / geringe Dichte*) und der Entwicklungsstadien zu Beginn der Untersuchung im Jahr 2002 (E: kleine, mittlere und große vegetative Individuen) auf die Frequenz der Entwicklungsschicksale (S: Blühen, Wachstum, Stagnation und Regression, Absterben) im Jahre 2003. Der Term PD umfasst alle Effekte der einzelnen Faktoren sowie deren Interaktionen (D, P, PD). Der Effekt der in Klammern stehenden Faktoren wurde in den jeweiligen Modellen schon berücksichtigt.

Effekte auf das Entwicklungsschicksal	Modell	χ^2	DF	<i>p</i>
Effekt der Population	PDE, S	369	51	0.00063
	PDE, PS	345	45	
	Differenz (Effekt)	24	6	
Effekt der Individuendichte	PDE, S	369	51	0.00000
	PDE, DS	323	48	
	Differenz (Effekt)	45	3	
Effekt des Entwicklungsstadiums	PDE, S	369	51	0.00000
	PDE, ES	135	45	
	Differenz (Effekt)	233	6	
Effekt der Population (E)	PDE, ES	135	45	0.00013
	PDE, ES, PS	108	39	
	Differenz (Effekt)	27	6	
Effekt der Individuendichte (P)	PDE, PS	345	45	0.00000
	PDE, PS, DS	303	42	
	Differenz (Effekt)	42	3	
Effekt des Entwicklungsstadiums (P)	PDE, PS	345	45	0.00000
	PDE, PS, ES	108	39	
	Differenz (Effekt)	237	6	
Effekt der Population (D)	PDE, DS	323	48	0.00230
	PDE, DS, PS	303	42	
	Differenz (Effekt)	20	6	
Effekt der Individuendichte (E)	PDE, ES	135	45	0.00000
	PDE, ES, DS	92	42	
	Differenz (Effekt)	43	3	
Effekt des Entwicklungsstadiums (D)	PDE, DS	323	48	0.00000
	PDE, DS, ES	92	42	
	Differenz (Effekt)	231	6	
Effekt der Population (D & E)	PDE, DS, ES	92	42	0.00080
	PDE, PS, DS, ES	69	36	
	Differenz (Effekt)	23	6	
Effekt der Individuendichte (E & P)	PDE, PS, ES	108	39	0.00000
	PDE, PS, DS, ES	69	36	
	Differenz (Effekt)	38	3	
Effekt der Entwicklungsstadiums (D & P)	PDE, PS, DS	303	42	0.00000
	PDE, PS, DS, ES	69	36	
	Differenz (Effekt)	233	6	
Effekt der Interaktion D & P (D & P)	PDE, PS, DS	303	42	0.00029
	PDE, PDS	277	36	
	Differenz (Effekt)	25	6	
Effekt der Interaktion E & P (E & P)	PDE, PS, ES	108	39	0.01668
	PDE, PES	83	27	
	Differenz (Effekt)	25	12	
Effekt der Interaktion D & E (D & E)	PDE, DS, ES	92	42	0.37162
	PDE, DES	86	36	
	Differenz (Effekt)	6	6	
Effekt der Interaktion D & P & E (D & E & P)	PDE, PDS, PES, DES	14	12	0.29374
	PDES	0	0	
	Differenz (Effekt)	14	12	

Tabelle 13: Log-linear Analyse zum Effekt der Population (P: Kassel-Dönche, Frankenberg, Viernüden), der Individuendichte (D: *hohe / geringe Dichte*) und des Untersuchungszeitraumes (J: Jahr 2002 bis 2003 sowie 2003 bis 2004) auf die Frequenz der Entwicklungsschicksale (S: Blütenbildung, Wachstum, Stagnation und Regression, Absterben). Der Term PD umfasst alle Effekte der einzelnen Faktoren sowie deren Interaktionen (D, P, PD). Der Effekt der in Klammern stehenden Faktoren wurde in den jeweiligen Modellen schon berücksichtigt.

Effekte auf das Entwicklungsschicksal	Modell	χ^2	DF	<i>p</i>
Effekt der Population	PDJ, S	193	33	0.00000
	PDJ, PS	157	27	
	Differenz (Effekt)	36	6	
Effekt der Individuendichte	PDJ, S	193	33	0.00001
	PDJ, DS	166	30	
	Differenz (Effekt)	27	3	
Effekt des Jahres	PDJ, S	193	33	0.00000
	PDJ, JS	132	30	
	Differenz (Effekt)	61	3	
Effekt der Population (J)	PDJ, JS	132	30	0.00000
	PDJ, JS, PS	96	24	
	Differenz (Effekt)	36	6	
Effekt der Individuendichte (P)	PDJ, PS	157	27	0.00001
	PDJ, PS, DS	131	24	
	Differenz (Effekt)	26	3	
Effekt des Jahres (P)	PDJ, PS	157	27	0.00000
	PDJ, PS, JS	96	24	
	Differenz (Effekt)	61	3	
Effekt der Population (D)	PDJ, DS	166	30	0.00001
	PDJ, DS, PS	131	24	
	Differenz (Effekt)	34	6	
Effekt der Individuendichte (J)	PDJ, JS	132	30	0.00001
	PDJ, JS, DS	105	27	
	Differenz (Effekt)	34	6	
Effekt des Jahres (D)	PDJ, DS	166	30	0.00000
	PDJ, DS, JS	105	27	
	Differenz (Effekt)	60	3	
Effekt der Population (D & J)	PDJ, DS, JS	105	27	0.00001
	PDJ, PS, DS, JS	71	21	
	Differenz (Effekt)	34	6	
Effekt der Individuendichte (J & P)	PDJ, PS, JS	96	24	0.00002
	PDJ, PS, DS, JS	71	21	
	Differenz (Effekt)	25	3	
Effekt der Jahres (D & P)	PDJ, PS, DS	131	24	0.00000
	PDJ, PS, DS, JS	71	21	
	Differenz (Effekt)	60	3	
Effekt der Interaktion P & D (D & P)	PDJ, PS, DS	131	24	0.01430
	PDJ, PDS	115	18	
	Differenz (Effekt)	16	6	
Effekt der Interaktion P & J (J & P)	PDJ, PS, JS	96	24	0.08038
	PDJ, PJS	85	18	
	Differenz (Effekt)	11	6	
Effekt der Interaktion D & J (D & J)	PDJ, DS, JS	105	27	0.00001
	PDJ, DJS	78	24	
	Differenz (Effekt)	27	3	
Effekt der Interaktion P & D & J (D & J & P)	PDJ, PDS, PJS, DJS	13	6	0.03724
	PDJS	0	0	
	Differenz (Effekt)	13	6	

7.2.2 Matrixberechnungen

a Übergangs-Matrizen (Entwicklungsstadien 1 bis 4)

Die berechneten Matrizen sowie die Informationen zu den Anzahlen der beobachteten Individuen sind der Tabelle 14 (Seite 123) zu entnehmen. Bei der Bilanzierungstabelle gilt es zu beachten, dass neben der Mortalität und dem Aufkommen neuer Individuen auch die Entwicklungsstadienübergänge die Anzahl der Individuen in einem Entwicklungsstadium bestimmen. (Weitere Erläuterungen zum Aufbau der dargestellten Matrix-Tabellen sind unter Kapitel 6.4.3 a „Erstellen der Matrix“ zu finden.)

Im ersten Untersuchungszeitintervall konnte eine höhere Mortalität und (insbesondere in den *Subpopulationen geringer Individuendichte*) eine stärkere Entwicklung zum reproduktiven Entwicklungsstadium verzeichnet werden. Dagegen wurde im zweiten Untersuchungszeitintervall ein stärkeres Wachstum, eine höhere Fekundität sowie eine stärkere Stagnation festgestellt. In den *Subpopulationen hoher Individuendichte* konnten in beiden Untersuchungszeitintervallen höhere Anteile an Stagnation, Regression und Mortalität beobachtet werden. Dagegen zeichneten sich die *Subpopulationen geringer Individuendichte* durch ein stärkeres Wachstum und im ersten Untersuchungszeitintervall auch eine stärkere Entwicklung zum reproduktiven Individuum aus. Bei beiden Individuendichten nahm die Mortalität mit der Höhe des Entwicklungsstadiums ab.

Die Anzahl der Individuen in den *Subpopulationen hoher Individuendichte* hat vom Jahr 2002 bis zum Jahr 2003 von 488 auf 381 Individuen abgenommen. Beim nächsten Zensus im Jahre 2004 hatte sie sich mit einer Individuenanzahl von 1185 mehr als verdreifacht. Dies war hauptsächlich auf eine starke Zunahme der kleinen vegetativen Individuen zurückzuführen. Auch war die Absterberate von 174 Individuen im ersten Untersuchungszeitintervall auf eine Rate von 108 im zweiten Intervall zurückgegangen. Ein ähnlicher Verlauf der Individuenanzahl konnte auch in den *Subpopulationen geringer Individuendichte* festgestellt werden. Hier ging zunächst die Individuenanzahl vom Jahr 2002 zum Jahr 2003 von 97 auf 80 Individuen zurück und stieg dann trotz einer höheren Anzahl abgestorbener Individuen (2002 - 2003: 25, 2003 - 2004: 38 Individuen) im darauf folgenden Jahr auf 211 an. Von diesen 211 Individuen waren 147 Individuen im Entwicklungsstadium 1.

Tabelle 14: Matrizen und Bilanzierungstabellen der beiden Untersuchungsintervalle und Individuendichten. (Bei der Fekundität muss beachtet werden, dass es sich um gerundete Werte handelt.)a Entwicklungsstadienübergänge 2002 – 2003, *hohe Individuendichte*

		Entwicklungsstadium 2002			
		1	2	3	4
Entwicklungs- stadium 2003	1	0,32	0,14	0,01	0,51
	2	0,19	0,40	0,04	0,33
	3	0,06	0,21	0,35	0,08
	4	0,00	0,01	0,46	0,00
Mortalität		0,43	0,23	0,14	-
Summe		1	1	1	0,92
Individuenanzahl (t_0)		100	154	161	73

Entwicklungs- stadium	Individuen 2003		Individuenanzahl 2002	Abgestorben 2002 - 2003	Neue Individuen 2003
	absolut	relativ			
1	93	0,24	100	43	37
2	112	0,29	154	36	24
3	101	0,27	161	22	6
4	75	0,20	73	73	0
Summe	381	1	488	174	67

b Entwicklungsstadienübergänge 2002 – 2003, *geringe Individuendichte*

		Entwicklungsstadium 2002			
		1	2	3	4
Entwicklungs- stadium 2003	1	0,13	0,00	0,00	0,15
	2	0,38	0,07	0,00	0,23
	3	0,13	0,69	0,17	0,23
	4	0,00	0,03	0,77	0,00
Mortalität		0,38	0,21	0,06	-
Summe		1	1	1	0,62
Individuenanzahl (t_0)		8	29	47	13

Entwicklungs- stadium	Individuen 2003		Individuenanzahl 2002	Abgestorben 2002 - 2003	Neue Individuen 2003
	absolut	relativ			
1	3	0,04	8	3	2
2	8	0,10	29	6	3
3	32	0,40	47	3	3
4	37	0,46	13	13	0
Summe	80	1	97	25	8

c Entwicklungsstadienübergänge 2003 – 2004, *hohe Individuendichte*

		Entwicklungsstadium 2003			
		1	2	3	4
Entwicklungs- stadium 2004	1	0,25	0,04	0,00	9,77
	2	0,55	0,43	0,01	2,35
	3	0,05	0,44	0,65	0,04
	4	0,00	0,00	0,26	0,00
Mortalität		0,15	0,10	0,08	-
Summe		1	1	1	12,16
Individuenanzahl (t_0)		93	112	101	75

Entwicklungs- stadium	Individuen 2004		Individuenanzahl 2003	Abgestorben 2003 - 2004	Neue Individuen 2004
	absolut	relativ			
1	760	0,64	93	14	733
2	276	0,23	112	11	176
3	123	0,10	101	8	3
4	26	0,02	75	75	0
Summe	1185	1	381	108	912

d Entwicklungsstadienübergänge 2003 – 2004, *geringe Individuendichte*

		Entwicklungsstadium 2003			
		1	2	3	4
Entwicklungs- stadium 2004	1	0,00	0,00	0,00	3,97
	2	0,67	0,25	0,03	0,59
	3	0,33	0,75	0,75	0,00
	4	0,00	0,00	0,19	0,00
Mortalität		0	0	0,03	-
Summe		1	1	1	4,57
Individuenanzahl (t_0)		3	8	32	37

Entwicklungs- stadium	Individuen 2004		Individuenanzahl 2003	Abgestorben 2003 - 2004	Neue Individuen 2004
	absolut	relativ			
1	147	0,70	3	0	147
2	27	0,13	8	0	22
3	31	0,15	32	1	0
4	6	0,03	37	37	0
Summe	211	1	80	38	169

b Parametrisierung einer fünf-klassigen Matrix unter Berücksichtigung des Entwicklungsstadiums 0

Die Abschätzung der Entwicklung der Individuen des Entwicklungsstadiums 0 in Allendorf (Tabelle 15) ist mit Vorbehalt zu interpretieren, da nur wenige Individuen untersucht wurde und durch die Entfernung der Keimlinge im zweiten Untersuchungsjahr eine geringere intraspezifische Konkurrenz bestand.

Aus den 504 Individuen der Klasse 0 im Jahr 2003 entwickelte sich im Jahr 2004 1 Individuum (0,2 %) der Klasse 0, 4 Individuen (0,8 %) der Klasse 1 und 1 Individuum (0,2 %) der Klasse 2. Übergänge in höhere Entwicklungsstadien wurden nicht beobachtet. Diese durch die zusätzliche Untersuchung gewonnenen Übergangswahrscheinlichkeiten gingen ein in die erste Spalte der fünf-klassigen Matrix (Tabelle 16 Seite 126), die die Übergänge der Klasse 0-Individuen darstellt.

Der Übergang vom reproduktiven Individuum zum Entwicklungsstadium 0 (erstes Element der letzten Spalte) wurde parametrisiert, indem die geschätzte Anzahl an Individuen der Klasse 0 der 2,5 m² Daueruntersuchungsflächen in Allendorf durch die Anzahl der reproduktiven Individuen des Vorjahres dividiert wurde. Die Regression eines Entwicklungsstadiums in die Klasse 0 wurde in Allendorf nicht festgestellt, daher enthalten die mittleren Elemente der ersten Reihe nur den Wert 0.

Tabelle 15: Anzahl der Individuen der Klasse 0 am 23.04.2003 und die sich daraus entwickelten Individuen im folgendem Jahr. Übergänge in höhere Entwicklungsstadien wurden nicht beobachtet.

	Daueruntersuchungsfläche Nr.										Summe (Auf 1 m ²)	Prozentwert
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10		
Klasse 0 Ind. 2003	17	77	18	59	120	92	40	19	47	15	504	100 %
Individuen 2004												
Klasse 0				1							1	0,20 %
Klasse 1			1	2		1					4	0,79 %
Klasse 2									1		1	0,20 %

Tabelle 16: Matrizen und Bilanzierungstabellen der Entwicklungsstadienübergänge 2003 – 2004, der Population Allendorf (*hohe Individuendichte*) ohne (a) bzw. unter (b) Berücksichtigung der Klasse 0. (Bei der Fekundität muss beachtet werden, dass es sich um gerundete Werte handelt.)

a Ohne Berücksichtigung des frühesten Entwicklungsstadiums

		Entwicklungsstadium 2003			
		1	2	3	4
Entwicklungs- stadium 2004	1	0,25	0,00	0,00	2,90
	2	0,00	0,13	0,00	0,21
	3	0,25	0,87	0,75	0,00
	4	0,00	0,00	0,22	0,00
Mortalität		0,5	0	0,03	-
Summe		1	1	1	3,12
Individuenanzahl (to)		4	15	32	42

Entwicklungs- stadium	Individuen 2004		Individuenanzahl 2003	Abgestorben 2003 - 2004	Neue Individuen 2004
	absolut	relativ			
1	123	0,69	4	2	122
2	11	0,06	15	0	9
3	38	0,21	32	1	0
4	7	0,04	42	37	0
Summe	179	1	93	40	131

b Unter Berücksichtigung des frühesten Entwicklungsstadiums

		Entwicklungsstadium 2003				
		0	1	2	3	4
Entwicklungs- stadium 2004	0	0,002	0,00	0,00	0,00	9,17
	1	0,008	0,25	0,00	0,00	2,90
	2	0,002	0,00	0,13	0,00	0,21
	3	0,000	0,25	0,87	0,75	0,00
	4	0,000	0,00	0,00	0,22	0,00
Mortalität		0,988	0,5	0	0,03	-
Summe		1	1	1	1	12,29
Individuenanzahl (to)		43	4	15	32	42

Entwicklungs- stadium	Individuen 2004		Individuenanzahl 2003	Abgestorben 2003 - 2004	Neue Individuen 2004
	absolut	relativ			
0	385	0,68	43	43	385
1	123	0,22	4	2	122
2	11	0,02	15	0	9
3	38	0,07	32	1	0
4	7	0,01	42	37	0
Summe	564	1	136	83	516

7.2.3 Lebenszyklusdiagramme

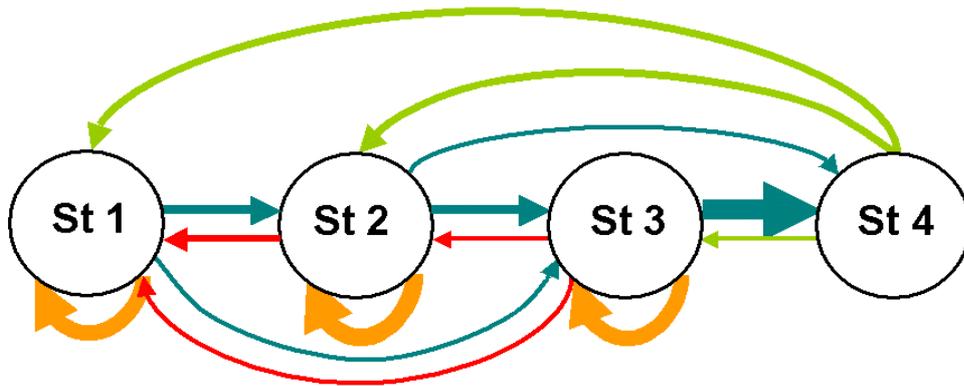
Die Entwicklungsstadienübergänge, repräsentiert durch die Matrixelemente, werden hier anhand von Lebenszyklusdiagrammen verdeutlicht (Abbildung 11 Seite 128). Das Lebenszyklusdiagramm der *hohen Individuendichte* (Abbildung 11 a Seite 128) korrespondiert mit der Matrix der Tabelle 14 a (Seite 123), das Diagramm der *geringen Individuendichte* (Abbildung 11 b Seite 128) mit der Tabelle 14 b (Seite 123).

Die Lebenszyklusdiagramme, in denen die reproduktiven Individuen nur generative Vermehrung zeigen, jedoch kein Verbleib der Individuen im reproduktiven Entwicklungsstadium (keine Stagnation) oder eine Entwicklung zum vegetativen Individuum (keine Regression) auftrat, verdeutlichen, dass es sich bei *Heracleum mantegazzianum* um eine semelpare Art handelt. Sehr schnelles Wachstum, das zum Überspringen eines Entwicklungsstadiums führte, trat selten auf. Die häufigsten Übergänge sind die Entwicklungen zum nächst höheren Entwicklungsstadium (Wachstum) und der Verbleib in einem Entwicklungsstadium (Stagnation). Die Entwicklung innerhalb eines Untersuchungsintervalls vom Samen zu einem großen vegetativen Individuum konnte nur selten beobachtet werden.

Die bedeutsamsten Unterschiede im Lebenszyklus zwischen den unterschiedlichen Individuendichten sind zum einen der in den *Subpopulationen geringer Individuendichte* viel kleinere Anteil an Übergängen der Stagnation sowie die nicht beobachteten regressiven Übergänge. Bei der Regression muss jedoch beachtet werden, dass auch in den *Subpopulationen hoher Individuendichte* diese Übergänge selten auftreten und somit in den *Subpopulationen geringer Individuendichte* aufgrund der sehr viel geringen Gesamtindividuenzahl eine Beobachtung unwahrscheinlich ist.

In den *Subpopulationen geringer Individuendichte* zeigten die vegetativen Individuen ein stärkeres Wachstum zum nächst höheren Entwicklungsstadium als gleichartige Individuen in den *Subpopulationen hoher Individuendichte*.

a *Hohe Individuendichte*



b *Geringe Individuendichte*

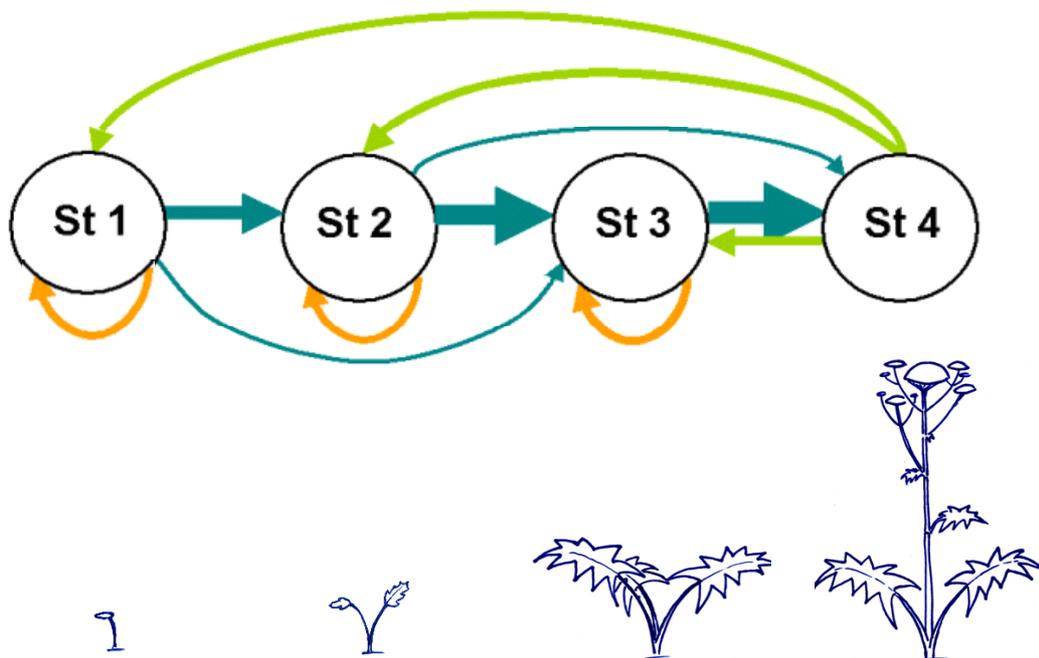


Abbildung 11: Lebenszyklusdiagramm der unterschiedlichen Individuendichten.

Die Pfeilstärke gibt die Höhe der Übergangswahrscheinlichkeit wieder. Die Skizzen sind senkrecht zum jeweiligen Entwicklungsstadium (St) angeordnet.

7.2.4 Beobachtete und intrinsische Populationsparameter

Eine Übersicht aller in diesem Kapitel behandelten Parameter bietet Tabelle A 5 (Seite 195) im Anhang.

a Fekundität (F)

Die Werte der Fekundität werden in den jeweiligen Matrizen (Kapitel 7.3.2 a Tabelle 14 Seite 123) angegeben. Hier kann eine mittlere Fekundität, betrachtet über alle untersuchten Entwicklungsstadien, dem Element der Summen-Zeile der letzten Spalte sowie die Fekundität der generativen Pflanzen bezüglich eines Nachkommen-Entwicklungsstadiums dem entsprechenden Matrixelement der letzten Spalte entnommen werden.

Im ersten Untersuchungszeitintervall war die Fekundität mit 0,6 Individuen für die *Subpopulationen geringer Individuendichte* und 0,9 Individuen für die *Subpopulationen hoher Individuendichte* relativ niedrig. Demgegenüber wurde im darauf folgenden Untersuchungszeitintervall in den *Subpopulationen geringer Individuendichte* eine Fekundität von 4,6 und in den *Subpopulationen hoher Individuendichte* eine Fekundität von 12,2 Individuen pro vorjährigem reproduktiven Individuum beobachtet.

b Retrospektive Populationswachstumsrate (λ_{beob})

Die beobachteten retrospektiven Populationswachstumsraten sind der Tabelle 17 (Seite 131) zu entnehmen. Im ersten Untersuchungszeitintervall zeigten die Populationswachstumsraten eine annähernd gleiche, regressive Entwicklung der beiden Subpopulation an (*hohe Individuendichte*: 0,78; *geringe Individuendichte*: 0,82). Im folgenden Jahr konnte ein starker Individuenzuwachs beobachtet werden (*hohe Individuendichte*: 3,11; *geringe Individuendichte*: 2,64).

c Potentielle Populationswachstumsraten (λ , r , R_0)

I Intrinsische Populationswachstumsrate (λ) und intrinsische Pro-Kopfwachstumsrate (r)

Intrinsische Populationswachstumsrate (λ)

Die Ergebnisse der Berechnungen verschiedener Populationswachstumsraten sind in der Tabelle 17 (Seite 131) aufgeführt. Die durch das Bootstrapping erhaltene intrinsische Populationswachstumsrate zeigte für das Untersuchungsintervall 2002 – 2003, dass das Populationswachstum signifikant regressiv war. Weder zwischen den intrinsischen Populationswachstumsraten der Subpopulationen verschiedener Individuendichte noch zwischen den intrinsischen Populationswachstumsraten und den beobachteten Populationswachstumsraten konnten signifikante Unterschiede festgestellt werden (Abbildung 12): in beiden Subpopulationen kann im ersten Untersuchungsintervall ein Rückgang der Population mit einer Wachstumsrate von ca. 0,8 verzeichnet werden. Im Untersuchungszeitintervall 2003 - 2004 trat insbesondere in den *Subpopulationen hoher Individuendichte* ein starkes Populationswachstum auf. Hier wich die intrinsische Populationswachstumsrate (Bootstrap-Werte) mit 1,3 jedoch stark von der beobachteten Populationswachstumsrate mit Werten von 3,1 ab. Ähnliches konnte in den *Subpopulationen geringer Individuendichte* festgestellt werden

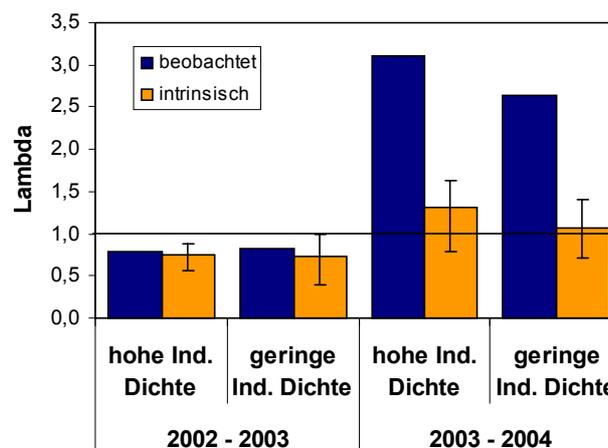


Abbildung 12: Beobachtete und intrinsische Populationswachstumsraten der verschiedenen Subpopulationen und Untersuchungsintervalle. Bei den intrinsischen Werten zeigen die durch das Bootstrap-Verfahren erhaltenen Konfidenzintervalle den Vertrauensbereich an. (Ind. Individuen)

Intrinsische Pro-Kopf-Wachstumsrate (r_m)

Die Pro-Kopf-Wachstumsraten verhalten sich aufgrund ihrer Berechnungsweise entsprechend den dominanten Eigenwerten. Sie können der Tabelle 17 entnommen werden.

Tabelle 17: Werte der potentiellen Populationswachstumsraten sowie der Generationszeit der verschiedenen Subpopulationen und Untersuchungsintervalle.

		2002 - 2003		2003 - 2004	
		hohe Ind. Dichte	geringe Ind. Dichte	hohe Ind. Dichte	geringe Ind. Dichte
Lambda	beobachtet:	0,78	0,82	3,11	2,64
	intrinsisch:				
	dom. Eigenwert	0,76	0,76	1,38	1,24
	Bootstrap (5000):				
	Mittelwert	0,74	0,73	1,31	1,07
	$p_{0,05}$	0,48	0,47	0,49	0,45
	unteres 95% Konvi.	0,56	0,39	0,79	0,72
oberes 95% Konvi.	0,87	0,99	1,63	1,40	
Pro-Kopfwachstumsrate (r)		-0,28	-0,27	0,32	0,22
Netto-Reproduktionsrate (R₀)		0,24	0,45	6,37	3,92
Generationszeit (T)		5,15	2,99	5,78	6,25

II Netto-Reproduktionsrate (R_0)

Die Netto-Reproduktionsrate ist im Untersuchungsintervall 2003-2004 gegenüber 2002-2003 stark angestiegen (Tabelle 17 Seite 131). Lag sie im ersten Untersuchungsintervall mit 0,24 bei den *Subpopulationen hoher Individuendichte* und 0,45 bei *geringer Individuendichte* noch weit unter 1, was einem starken Populationsrückgang entspricht, so wies sie im darauf folgenden Zeitintervall sehr hohe Werte auf.

Die im ersten Untersuchungsintervall berechnete höhere Rate in den *Subpopulationen geringer Individuendichte*, steht einer höheren Rate in den *Subpopulationen hoher Individuendichte* im zweiten Intervall gegenüber.

d Generationszeit (T)

Die Generationszeit dauerte in den *Subpopulationen hoher Individuendichte* mit 5,2 Jahren⁷³ mehr als 2 Jahre länger als in den *Subpopulationen geringer Individuendichte* (Tabelle 17 Seite 131). Diese Angaben gelten für das erste Untersuchungsintervall, sie lassen sich jedoch nicht auf das zweiten Untersuchungsintervall übertragen. Hier übertraf die Generationszeit der Individuen der *Subpopulationen geringer Individuendichte* die der *hohen Dichte*.

e Stadienverteilung

Die Verteilung der Entwicklungsstadien in der Ausgangssituation der Studie im Jahre 2002 zeigt in den *Subpopulationen hoher Individuendichte* einen flachen unimodalen Verlauf (Abbildung 13 Seite 134). Dagegen liegt in den *Subpopulationen geringer Individuendichte* ein geringer Anteil an reproduktiven Individuen (rechtssteil) sowie für die vegetativen Individuen ein nahezu linearer Anstieg der Anteile von der Entwicklungsstadium 1 zum Entwicklungsstadium 3 vor (linksschief). Dies führt zu einem geringeren Anteil an kleinen jedoch zu einem größeren Anteil an großen vegetativen Individuen gegenüber den *Subpopulationen hoher Individuendichte*.

Im Jahr 2003 war in den *Subpopulationen hoher Individuendichte* eine dem Jahre 2002 ähnliche relativ gleichmäßige Stadienverteilung feststellbar. Der Anteil an kleinen vegetativen und reproduktiven Individuen war jedoch etwas höher. In den *Subpopulationen geringer Individuendichte* wurde im Vergleich zum Jahr 2002 ein starker Anstieg des Anteils an reproduktiven Individuen sowie ein geringerer Anteil an Individuen der Entwicklungsstadiums 2 und 3 festgestellt. Die stabile Stadienverteilung ähnelte im Jahr 2003 der beobachteten Stadienverteilung.

Die beobachtete Stadienverteilung des Jahres 2004 weicht sehr stark von den beobachteten Stadienverteilungen der beiden Vorjahre ab. Diese Abweichung ist gekennzeichnet durch eine um ein vielfaches höheren Anteil an kleinen vegetativen Individuen und in den *Subpopulationen hoher Individuendichte* auch an mittleren vegetativen Individuen sowie einen geringeren Anteil an reproduktiven Individuen. Die stabile Stadienverteilung ähnelt jedoch tendenziell stärker der der vorhergehenden Jahre und weicht daher stark von der beobachteten Stadienverteilung ab.

⁷³ Da der Zeitraum zwischen den Zensus ein Jahr beträgt können die Angaben für die Generationszeit als Jahre aufgefasst werden.

Konvergenz der Populationsstruktur an die Umwelt (Äquilibriumszustand)

Betrachtet man Keyfitz Delta, „damping ratio“⁷⁴ oder die intrinsische Vervielfachungsrate (Zeitraum der 10-fachen Vergrößerung des Einflusses des dominanten Eigenwertes gegenüber dem größten subdominanten Eigenwertes) so befanden sich die *Subpopulationen hoher Individuendichte* im Jahr 2003 relativ nah an der stabilen Stadienverteilung. Die *Subpopulationen mit geringer Individuendichte* wiesen im Jahr 2003 eine größere Differenz zur stabilen Stadienverteilung auf. Gegenüber dieser relativ geringfügigen Differenz konnten im Jahr 2004 bei beiden Subpopulationen sehr starke Abweichungen von der stabilen Stadienverteilung festgestellt werden (Tabelle 18 Seite 135).

Im Jahre 2004 war die Differenz zur stabilen Stadienverteilung aufgrund des Keyfitz Delta-Wertes bei den *Subpopulationen geringer Individuendichte* auf hohem Niveau ebenfalls größer als bei den *Subpopulationen hoher Individuendichte*. Dagegen zeigen die Werte der Lambda-Differenz, das „damping ratio“ und der intrinsische Vervielfachungszeitraum tendenziell eine geringere Differenz der *Subpopulationen geringer Individuendichte* gegenüber der stabilen Stadienverteilung, sodass bezüglich des zweiten Untersuchungsintervalls keine Aussage zum Vergleich der beiden Subpopulationen getroffen werden können.

Die Ergebnisse des Chi-Quadrat-Tests zeigen im ersten Untersuchungsintervall im Vergleich zu den oben genannten Verfahren ein gegenläufiges Verhalten. Im zweiten Untersuchungsintervall, in dem die Individuenanzahl stark zugenommen hat, konnten hoch signifikante Unterschiede in beiden Individuendichten festgestellt werden⁷⁵.

⁷⁴ Das „damping ratio“ wurde in dieser Arbeit als Zustandsbeschreibung der Populationen verwendet, um mithilfe der Konvergenz Aussagen über die Differenz zwischen beobachteter und stabiler Stadienverteilung treffen zu können.

⁷⁵ Im Falle der niedrigsten Individuenanzahl in den Subpopulationen geringer Dichte im Jahre 2003 entspricht die Häufigkeit der Individuen des Entwicklungsstadiums 1 mit 3 Nennungen nicht der geforderte Mindestanzahl von 5 (Stockhausen 1987). Der p-Wert von 0,076 verdeutlicht auch, dass das Signifikanzniveau von 0,05 nur geringfügig überschritten wurde und somit die Wahrscheinlichkeit, dass die Verteilung nur zufällig von einander abweicht, nicht besonders hoch ist. Das Chi-quadrat-Test-Verfahren ist aufgrund der geringen Trennschärfe bei niedriger Individuenanzahl und der sehr hohen Trennschärfe bei hoher Individuenanzahl ungeeignet.

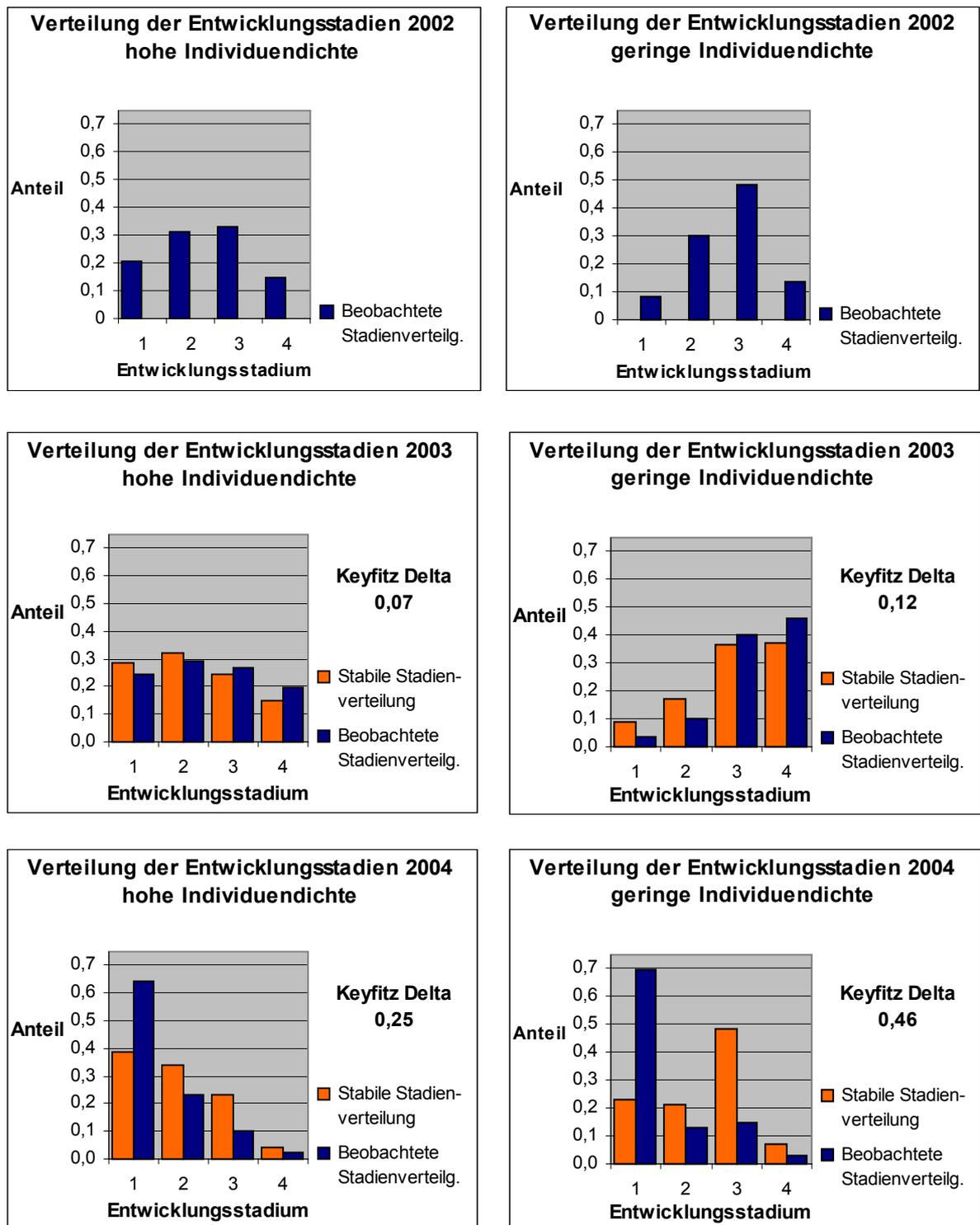


Abbildung 13: Vergleich der beobachteten mit der stabilen Stadienverteilung bezüglich der verschiedenen Individuendichten und Untersuchungsjahre. Zu Beginn der Studie im Jahr 2002 ist keine Berechnung der stabilen Stadienverteilung möglich.

Tabelle 18: Zusammenfassung der Parameter zur Konvergenz der Populationsstruktur an die Umwelt.

	2002 - 2003		2003 - 2004	
	hohe Ind. Dichte	geringe Ind. Dichte	hohe Ind. Dichte	geringe Ind. Dichte
Lambda beobachtet	0,78	0,82	3,11	2,64
Lambda intrinsisch	<u>0,74</u>	<u>0,73</u>	<u>1,31</u>	<u>1,07</u>
Lambda-Differenz	0,04	0,09	1,80	1,57
Damping Ratio	3,18	2,17	1,57	1,66
Intrins. Vervielfachungszeitraum	1,99	2,96	5,08	4,52
Keyfitz delta	0,07	0,12	0,25	0,46
Chi ² (FG = 3)	9,92	6,86	330,74	258,71
p <	0,019	0,076	0,000	0,000

f Reproduktiver Wert – Linker Eigenvektor (λ)

Allgemein betrachtet weisen die kleinen vegetativen Individuen die eine hohe Absterberate besitzen einen geringeren reproduktiven Wert auf (Tabelle 19). Zumeist steigt der Wert bis zu den großen vegetativen Individuen an. Die reproduktiven Werte der Individuen des Entwicklungsstadiums 4 unterscheiden sich in den verschiedenen Untersuchungsintervallen sehr stark von einander.

Im zweiten Untersuchungsintervall war eine Verschiebung der Maxima der reproduktiven Werte hin zu Individuen der Klasse 3 und besonders hin zu den reproduktiven Individuen zu beobachten. Dabei blieb die stärkere Bedeutung der Klasse 3 und 4 in den *Subpopulationen hoher Individuendichte* im Vergleich zur *geringen Dichte* bestehen.

Tabelle 19: Zusammenfassung der Reproduktionsparameter

		2002 - 2003		2003 - 2004	
		hohe Ind. Dichte	geringe Ind. Dichte	hohe Ind. Dichte	geringe Ind. Dichte
Fekundität		0,92	0,62	12,16	4,57
Netto-Reproduktionsrate (R ₀)		0,24	0,45	6,37	3,92
Reproduktiver Wert	KI 1	0,65	0,89	0,45	0,69
	KI 2	1,07	1,14	0,76	0,77
	KI 3	1,30	1,11	1,61	1,02
	KI 4	1,04	0,86	4,50	2,56

7.2.5 Perturbationsanalysen

a Elastizität (prospektiv)

Die Sensitivität der Populationswachstumsrate gegenüber Veränderungen in den Entwicklungsstadienübergängen, hier ermittelt anhand der Elastizitätswerten, gibt die relative Bedeutung jedes einzelnen Überganges für die Wachstumsrate der Population an. Zunächst sollen hier die Elastizitätswerte der Entwicklungsstadienübergänge eines jeweiligen Entwicklungsstadiums als Summenwert betrachtet werden, um die Bedeutung der einzelnen Entwicklungsstadien für die Population erkennbar werden zu lassen.

Diese Betrachtung (Abbildung 14) verdeutlicht den geringen Einfluss der kleinen vegetativen Individuen, insbesondere in den *Subpopulationen geringer Individuendichte*, auf die Populationswachstumsrate. Auch der Beitrag der generativen Individuen ist gering mit Ausnahme derer in den *Subpopulationen geringer Individuendichte* im Übergang 2002 – 2003. Während im Übergang 2002 – 2003 die Elastizitätswerte der *Subpopulationen hoher Individuendichte* bei den großen und vor allem den mittleren vegetativen Individuen hohe Werte einnahmen, zeigte sich in den *Subpopulationen geringer Individuendichte* eine Verlagerung der höchsten Werte hin zu den höheren Stadien (große vegetative und reproduktive Individuen, 3 und 4).

Im zweiten Untersuchungsintervall nimmt der Beitrag der großen gegenüber den mittleren vegetativen Individuen zu. Insgesamt kann eine tendenzielle Angleichung der Elastizitätswerte der *Subpopulationen hoher Individuendichte* des zweiten Untersuchungsintervalls an die Elastizitätswerte der *Subpopulationen geringer Individuendichte* beobachtet werden.

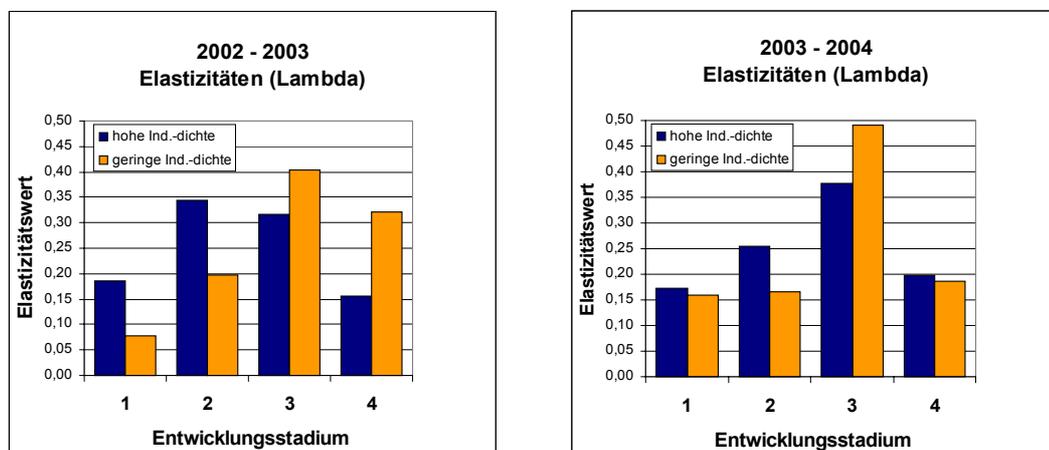


Abbildung 14: Elastizitätswerte der Entwicklungsstadien

Betrachtet man die Entwicklungsstadienübergänge im Einzelnen (Abbildung 15 Seite 138, Werte in der Tabelle A 2 im Anhang Seite 194) so wird deutlich, dass Lambda in den *Subpopulationen geringer Individuendichte* gegenüber den Entwicklungsstadienübergängen, die Wachstum in das nächst höhere Entwicklungsstadium repräsentieren, besonders sensitiv war. Stagnation und Regression⁷⁶ leisten jedoch auch als Alternative zum Absterben nur einen geringen oder keinen Beitrag zum Fortbestand der Population. Anders verhält es sich in den *Subpopulationen hoher Individuendichte*. Hier führt eine Erhöhung der Übergänge der Stagnation - dem Verbleib in einer Klasse – durch Absenkung der Mortalitätsrate zu einer starken Erhöhung der Populationswachstumsrate. Neben der Stagnation trägt auch das Wachstum in das nächst höhere Entwicklungsstadium stark zum Wachstum der Population bei. Die Fekundität war vergleichsweise gering. Nur in den *Subpopulationen geringer Individuendichte* war im ersten Untersuchungsintervall der Elastizitätswert (0,32) der Fekundität bedeutsamer.

Im zweiten Untersuchungsintervall (Tabelle 20) wurde eine starke Zunahme in der Elastizität der Übergänge, die Stagnation repräsentieren, sowie eine Verringerung der Wachstumswerte in den *Subpopulationen geringer Dichte* festgestellt.

Die Zunahme der Werte für Stagnation liegt in der starken Zunahme des Elastizitätswertes für den Übergang 3 → 3 begründet (Abbildung 16 Seite 138), der gleichzeitig auch für das geringere Wachstum verantwortlich ist, da die sehr hohen Wachstumswerte der großen vegetativen Individuen hin zu reproduktiven Individuen annähernd halbiert wurden. In den *Subpopulationen hoher Individuendichte* zeigte sich ein sehr hoher Elastizitätswert im Bereich Wachstum (der Übergang 1 → 2 hat an Bedeutung stark zugenommen). Dagegen nahm der Wert für die demographische Rate Stagnation ab. Dies trat sehr deutlich bei den mittleren vegetativen Individuen auf, deren Stagnations-Werte zugunsten des Wachstums verschoben waren.

Als Einzelübergang zeigte im zweiten Untersuchungsintervall der Fekunditäts-Übergang zu kleinen vegetativen Individuen mit ca. 0,15 einen relativ hohen Elastizitätswert.

Zusammenfassend betrachtet sind die großen vegetativen Individuen im Allgemeinen sowie Wachstum in den Subpopulationen geringer und Stagnation und Wachstum in den Subpopulationen hoher Individuendichte für das Populationswachstum von starker Bedeutung. Im zweiten Untersuchungsintervall fand eine Angleichung der hohen Individuendichte an die Elastizitätswerte der geringen Individuendichte statt.

⁷⁶ Es gilt zu beachten, dass im ersten Untersuchungsintervall kein Regressionsübergang beobachtet wurde.

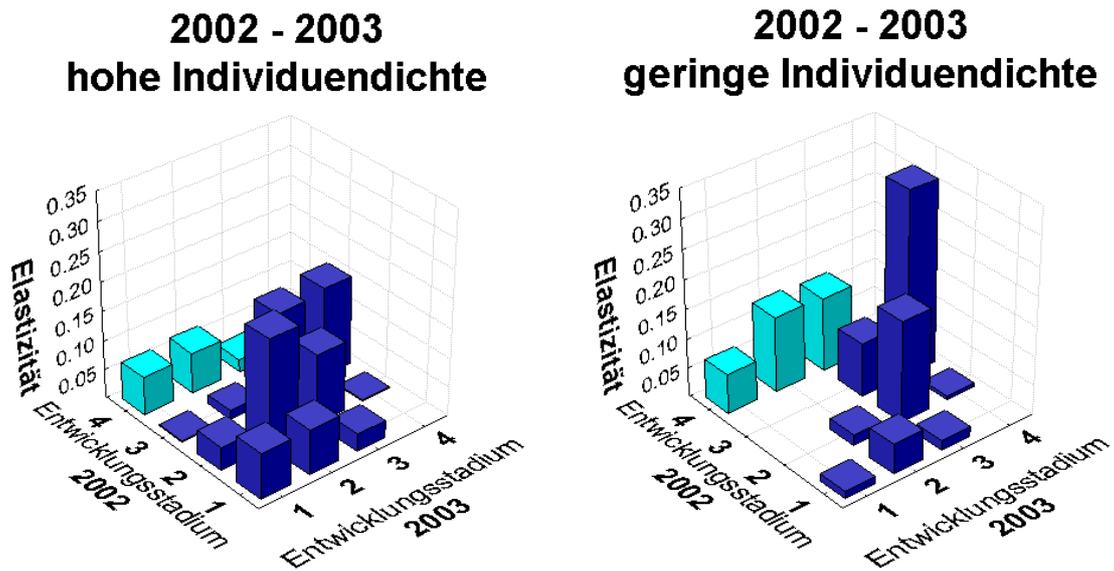


Abbildung 15: Elastizitätswerte der Populationswachstumsrate des ersten Untersuchungsintervalls in Subpopulationen hoher und geringer Individuendichte. (Die Werte sind im Anhang in der Tabelle A 2 Seite 194 aufgeführt.)

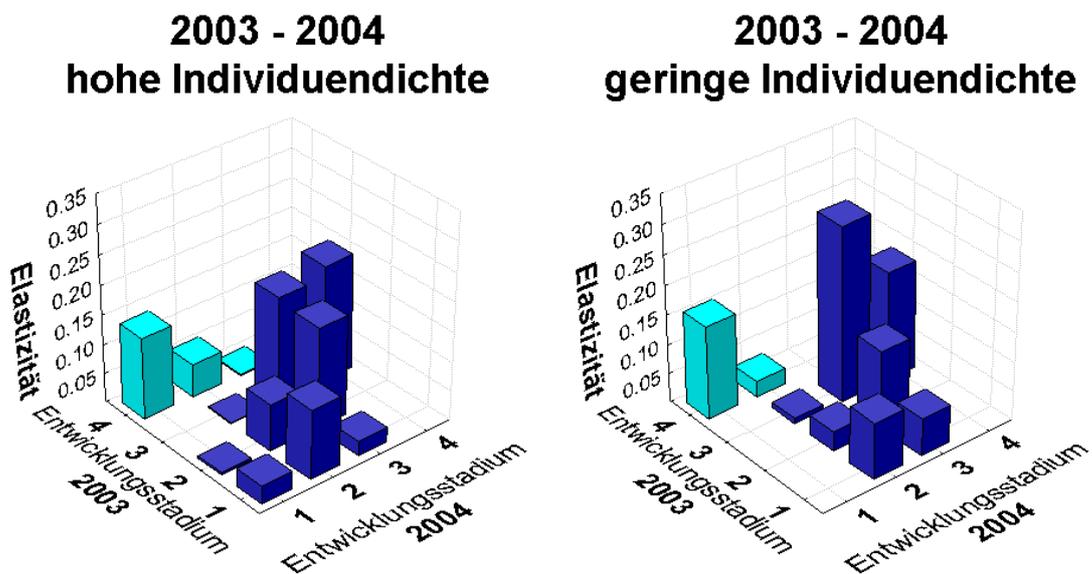


Abbildung 16: Elastizitätswerte der Populationswachstumsrate des zweiten Untersuchungsintervalls in Subpopulationen hoher und geringer Individuendichte. (Die Werte sind im Anhang in der Tabelle A 3 Seite 194 aufgeführt.)

Tabelle 20: Elastizitätswerte (von λ) der unterschiedlichen demographischen Raten.

Individuendichte:	2003		2004	
	gering	hoch	gering	hoch
Regression	0,00	0,06	0,01	0,01
Stagnation	0,12	0,41	0,33	0,29
Wachstum	0,56	0,38	0,48	0,51
Fekundität	0,32	0,16	0,19	0,20
Summe	1	1	1	1

b Life tables response experiments (LTRE, retrospektiv)

Mit der LTRE-Analyse (Abbildung 17 Seite 141) soll die beobachtete Differenz in den Populationswachstumsraten zwischen den verschiedenen Subpopulationen untersucht werden, um festzustellen, durch welche Übergänge bzw. demographischen Raten die Differenzen in dem betrachteten retrospektiven Zeitraum verursacht werden.⁷⁷

Nach der LTRE-Analyse des ersten Untersuchungsintervalls sind mit Ausnahme der Fekundität alle Entwicklungsstadienübergänge einer demographischen Rate einheitlich entweder für die *Subpopulationen hoher Individuendichte* oder für die *Subpopulationen geringer Individuendichte* bedeutsamer. Dabei trägt die demographische Rate Wachstum, besonders das Wachstum in ein nächst höheres Entwicklungsstadium (vor allem bei den mittleren und großen vegetativen Individuen) in den *Subpopulationen geringer Individuendichte* (positive Werte) zum Unterschied in der Populationswachstumsrate bei. Die Übergänge der Stagnation (insbesondere der mittleren und großen vegetativen Individuen) und im geringeren Maße auch die der Regression sind für die *Subpopulationen geringer Individuendichte* bedeutsamer. Die Übergänge der Fekundität tragen sowohl auf Seiten der *hohen Individuendichte*

als auch auf Seiten der *geringen Individuendichte* zum Unterschied in der Populationswachstumsrate bei. In den *Subpopulationen geringer Individuendichte* ist die Fekundität vor allem durch die schnelle Entwicklung zu größeren Individuen gekennzeichnet. Trotz einer nahezu gleichen Wachstumsrate im ersten Untersuchungsintervall⁷⁸ auf der Ebene der Subpopulationen kann auf der Ebene der demographischen Raten und der Entwicklungsstadienübergänge festgestellt werden, dass die unterschiedlichen Umweltbedingungen der Subpopulationen unterschiedliche negative und positive Effekte auf die Entwicklungsstadienübergänge und somit auch auf die demographischen Raten ausüben. Dieser Effekt gleicht sich jedoch aus, sodass kein signifikanter Unterschied auf der Subpopulationsebene entsteht.

Im zweiten Untersuchungsintervall liegt tendenziell ein ähnliches Muster vor. Hier sind jedoch nicht alle Übergänge des Wachstums für die *Subpopulationen geringer Individuendichte* von Bedeutung. Es zeigt sich im Gegensatz zum Vorjahr, dass der Übergang der großen vegetativen Individuen zu reproduktiven Individuen für die *Subpopulationen hoher Individuendichte* bedeutsamer ist. Gleichzeitig leisten die großen vegetativen Individuen, die in diesem Entwicklungsstadium stagnieren, in den *Subpopulationen geringer Individuendichte* einen größeren Beitrag zu Differenz der Populationswachstumsraten.

Die LTRE-Analyse verdeutlicht, dass bei den Entwicklungsstadienübergängen, die eine hohe Elastizität aufweisen, auch eine Variabilität der Übergänge zu beobachten ist. So bestimmen die sehr elastischen demographischen Raten Wachstum in den *Subpopulationen geringer Individuendichte* und Stagnation und Fekundität in den *Subpopulationen hoher Individuendichte* die Varianz der Lebenszyklen.

⁷⁷ Bei der Elastizitätsberechnung werden Perturbationen der Übergangswahrscheinlichkeiten durchgeführt, bei denen die tatsächliche Variabilität von Übergängen nicht berücksichtigt wird.

⁷⁸ Lambda der *Subpopulationen hoher Individuendichte* betrug 0,74, Lambda der *Subpopulationen geringer Individuendichte* betrug 0,73.

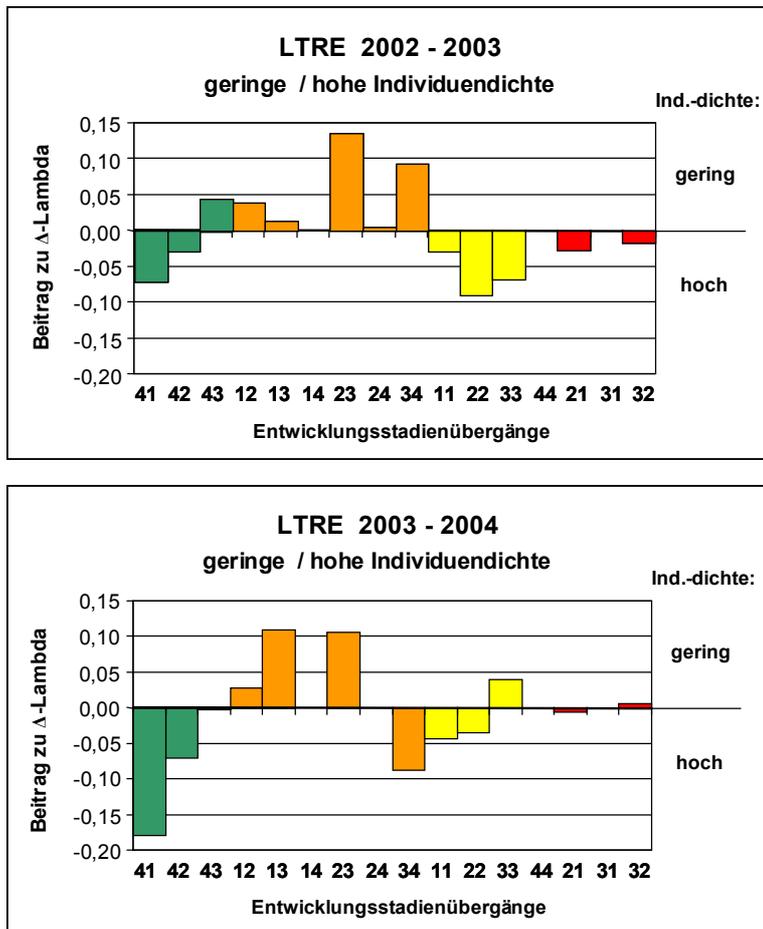


Abbildung 17: LTRE-Analyse des Beitrages der Übergänge zur Differenz von Lambda

7.2.6 Ergebnisse der fünf-klassigen Matrix

Individuen der Klasse 0 weisen eine Mortalität von ca. 99 % auf (Abbildung 18 Seite 142). Die Berücksichtigung dieser Klasse zeigt deutlich, dass die meisten intrinsischen Parameter (Lambda, Vervielfachungszeitraum, „damping ratio“⁷⁹ Pro-Kopfwachstumsrate, Netto-Reproduktionsrate, Generationszeit) nahezu vollständig identisch sind mit denen einer vier-klassigen Matrix (Tabelle 21 Seite 143). Dagegen ist der beobachtete Lambdawert gegenüber dem intrinsischen stark erhöht. Ebenso weichen die Werte die mit der Fekundität im Zusammenhang stehen von denen einer vier-klassigen Matrix ab. Dies ist bedingt durch die sehr starke Zunahme der

⁷⁹ Die für diese Untersuchung verwendete Matrix der Population Allendorf weist einen positiven realen subdominanten Eigenwert auf (0,16). Daher findet mathematisch gesehen keine Oszillation um das stabile Stadienverhältnis sondern eine gedämpfte langsame Annäherung an dieses Verhältnis statt.

Fekundität, bei Berücksichtigung der Klasse 0-Individuen. Dadurch kommt es nahezu zu einer Verdopplung der reproduktiven Werte. Deren Verhältnis zwischen den Entwicklungsstadien bleibt jedoch annähernd konstant. Da die Stadienverteilung in relativen Werten angegeben wird, war auch hier eine deutliche Veränderung gegenüber eines vier-klassigen Systems aufgrund des hohen Anteils (beobachtet 68 , intrinsisch 48 %) der Klasse 0-Individuen an der Gesamtindividuenanzahl festzustellen. Das Verhältnis der Individuenanteile von Individuen der Klasse 1 bis 4 bleibt davon jedoch unbeeinflusst, sodass ein Vergleich unter vier-klassigen Matrizen uneingeschränkt möglich ist. Ein Vergleich der Keyfitz Delta-Werte verdeutlicht die direkte Abhängigkeit dieses Parameters von der Stadienverteilung und damit den starken Einfluss der Anzahl an (berücksichtigten) Klassen. Die Elastizitätsanalyse (Abbildung 19 Seite 143) zeigt, dass die Übergänge der Individuen der Klasse 0 keine großen Elastizitätswerte aufweisen. Allenfalls ist der Übergang vom reproduktiven Individuum hin zum Individuum der Klasse 0 von geringer Bedeutung. Zusammenfassend lässt sich aufgrund der Ergebnisse die durch die Abschätzung des frühesten Entwicklungsstadiums erhalten wurden feststellen, dass die intrinsischen Werte gegenüber denen aus der direkten Beobachtung erhaltenen Werten verlässlichere Parameter liefern, um Aussagen zu Populationen zu treffen. Das früheste Entwicklungsstadium im Lebenszyklus von *Heracleum mantegazzianum* hat keine oder nur geringe Bedeutung für die Interpretation der (intrinsischen) populationsbiologischen Parameter.

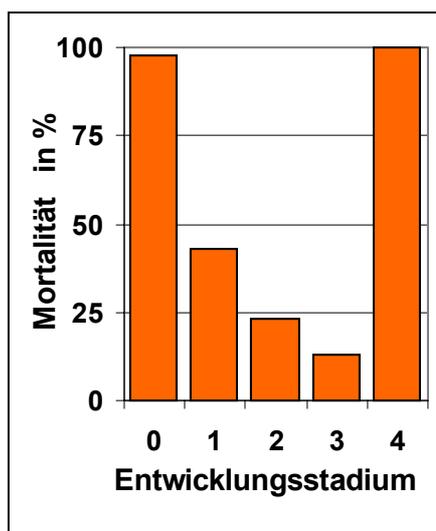
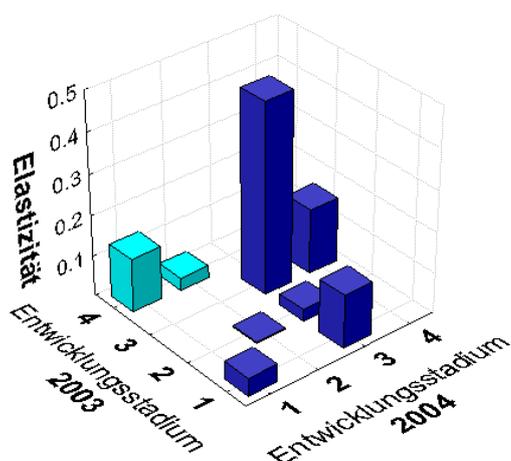
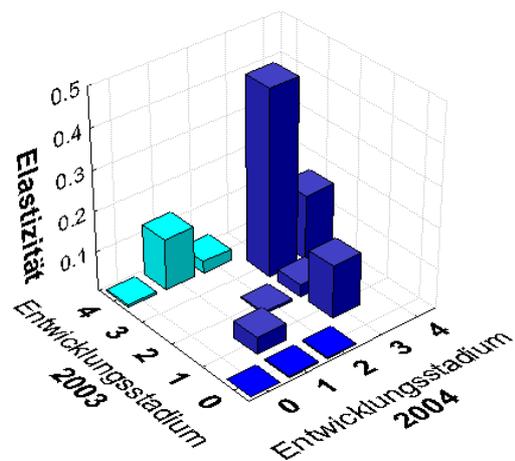


Abbildung 18: Mortalität der Entwicklungsstadien (Daten der hohen Individuendichte, Klasse 1 bis 4: gepoolte Individuen der Untersuchungsflächen der hohen Dichte im ersten Untersuchungsintervall, Tabelle 14 Matrix a Seite 123)

Tabelle 21: Vergleich der Ergebnisse einer fünf-klassigen Matrix mit denen der vier-klassigen.

		Hohe Individuendichte 2003 - 2004		
		Gesamt ohne Alldf. ohne Klasse 0	Allendorf ohne Klasse 0	Allendorf mit Klasse 0
Fekundität		12,16	3,12	12,29
Lambda	beobachtet:	3,11	1,92	4,15
	intrinsisch:	1,38	1,01	1,01
Damping Ratio		1,57	6,36	6,17
Intrins. Vervielfachungszeitraum		5,08	1,24	1,27
Pro-Kopfwachstumsrate (r)		0,32	0,01	0,01
Netto-Reproduktionsrate (Ro)		6,37	1,03	1,07
Generationszeit (T)		5,78	6,27	6,27
<hr/>				
Beob. Stadienverteilung Ende des Zeitintervalls	KI 0	-	-	0,68
	KI 1	0,64	0,69	0,22
	KI 2	0,23	0,06	0,02
	KI 3	0,10	0,21	0,07
	KI 4	0,02	0,04	0,01
Stabile Stadienverteilung	KI 0	-	-	0,48
	KI 1	0,39	0,40	0,21
	KI 2	0,33	0,03	0,01
	KI 3	0,23	0,47	0,24
	KI 4	0,04	0,10	0,05
Keyfitz Delta		0,25	0,40	0,22
Reproduktiver Wert	KI 0	-	-	0,01
	KI 1	0,45	0,44	0,84
	KI 2	0,76	1,32	2,52
	KI 3	1,61	1,33	2,55
	KI 4	4,50	1,55	3,04

**Allendorf 2003 - 2004
ohne Klasse 0****Allendorf 2003 - 2004
mit Klasse 0****Abbildung 19:** Elastizität der Populationswachstumsrate der Population Allendorf (ohne und mit Klasse 0-Individuen). Die Werte sind im Anhang in der Tabelle A 4 (Seite 195) aufgeführt.

8 Diskussion

Ausgangsfrage 1:

- **Gibt es Variationen im Lebenszyklus der Subpopulationen hoher und geringer Individuendichte? -**

Ausgangsfrage 2:

- **Wie unterscheiden sich die Lebenszyklen zwischen den Subpopulation? -**

8.1 Differenzierende Merkmale

Innerhalb von Populationen werden Unterschiede in der Umwelt und der Individuendichte durch unterschiedliche demographische Parameter widergespiegelt (Harper 1977). Unterschiedliche demographische Parameter zeugen wiederum von Variationen im Lebenszyklus.

In der vorliegenden Studie konnte anhand von Log-Linear-Analysen (Kapitel 7.3.1) und Lebenszyklusdiagrammen (Kapitel 7.3.3) festgestellt werden, dass die Entwicklungsschicksale von *Heracleum mantegazzianum*-Individuen zwischen den Subpopulationen *hoher* und *geringer Individuendichte* variieren und somit unterschiedliche demographische Parameter die verschiedenen Individuendichten kennzeichnen.

Dabei hat die Individuendichte zum einen einen direkten Effekt auf das Entwicklungsschicksal und könnte zudem Ausdruck unterschiedlicher Umweltbedingungen und / oder Besiedlungsdauer sein.

Wie sich die demografischen Parameter auf der Ebene der Subpopulationen bzw. der Entwicklungsstadien unterscheiden wird in folgenden Unterkapiteln erläutert⁸⁰:

⁸⁰ Die Aussagen in den Kapiteln der Diskussion beziehen sich vorwiegend auf die Ergebnisse des ersten Untersuchungsintervalls (zur Begründung siehe Kapitel 8.4 Unterschiede zwischen den Untersuchungsintervallen).

8.1.1 Unterschiede auf der Ebene der Subpopulationen

Die *Subpopulationen hoher Individuendichte* sind durch Stagnation und in geringerem Maße auch durch Regression gekennzeichnet (Kapitel 7.3.5 LTRE-Analyse).

Dagegen ist in den *Subpopulationen geringer Individuendichte* Wachstum, insbesondere Wachstum in das nächst höhere Entwicklungsstadium, von großer Bedeutung (Kapitel 7.3.5 LTRE-Analyse). Individuen in den *Subpopulationen geringer Individuendichte* durchlaufen also eine schnellere Entwicklung und gehen mit höherer Wahrscheinlichkeit in ein höheres Stadium über als Individuen in *Subpopulationen hoher Dichte*. Dies wird auch durch die längere Generationszeit in den *Subpopulationen hoher Individuendichte* mit über 5 Jahren gegenüber 3 Jahren in den *Subpopulationen geringer Individuendichte* deutlich. Dass viele auch oft als zweijährig bezeichnete semelpare Arten eine längere Generationszeit von 3 bis 5 Jahren, insbesondere bei höherer Individuendichte haben, konnte auch in den Arbeiten von Werner (1975 in Bender et al. 2000), Baskin & Baskin (1979), Gross (1981) und Lacey (1986) festgestellt werden. Nach Mylius & Diekmann (1995) führt die kürzere Generationszeit in den *Subpopulationen geringer Individuendichte* zu einer erhöhten Fitness der Individuen, da diese Subpopulationen nicht dichtereguliert sind (siehe unten).

In den *Subpopulationen geringer Individuendichte* leistet eine schnelle Keimlingsentwicklung einen entscheidenden Beitrag für das Populationswachstum (Kapitel 7.3.5 LTRE-Analyse). Daneben differenzieren eine geringere Fekundität sowie eine aufgrund der geringeren Mortalität höhere Netto-Reproduktion in den *Subpopulationen geringer Individuendichte* die verschiedenen Individuendichten.

Im Allgemeinen muss jede Art einen Kompromiss („trade off“) zwischen den oben genannten demographischen Raten wie Fekundität, Wachstum, Stagnation und Regression eingehen, da ihr nur begrenzt Ressourcen zur Verfügung stehen.

Die daraus resultierenden Lebenszyklen werden häufig als relativ starre artspezifische Kennzeichen verstanden. Innerhalb eines artspezifischen Rahmens können jedoch starke Varianzen auftreten, wie die oben genannten Unterschiede zwischen *hoher* und *geringer Individuendichte* und eine daraus resultierende Einordnung von *Heracleum mantegazzianum* in das demographische Dreieck von Silvertown et al. (1993) belegen (Abbildung 20 Seite 146).

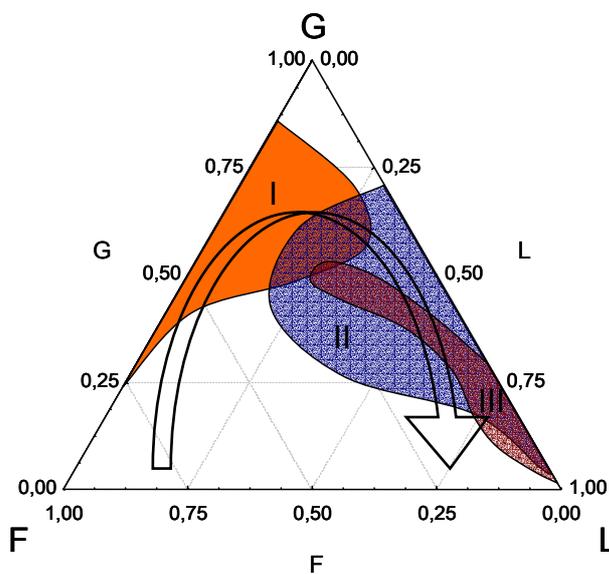
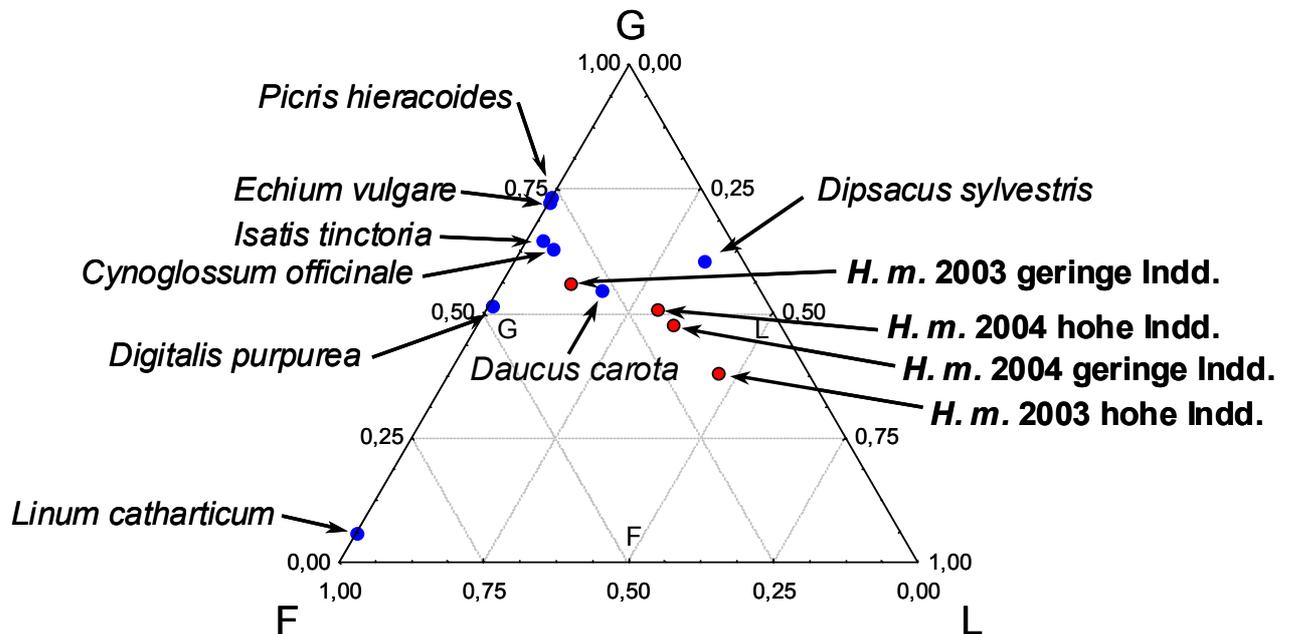


Abbildung 20: oben:

Vergleich von *H. m.* mit anderen semelparen Arten im demographischen Dreieck von Silvertown et al. (1993). Die Schenkel G, L und F quantifizieren den Elastizitätswert der demographischen Raten Wachstum (G), „Überleben“ (L, Regression und Stagnation) und Fekundität (F) einer jeden Art.

Links: Allgemeiner Aufbau des demographischen Dreiecks (I semelpare Kräuter, II iteropare Kräuter, III verholzte Pflanzen, Sträucher [obere Hälfte] und Bäume [untere Hälfte]). Der Pfeil gibt die hypothetische Beziehung der funktionellen Pflanzengruppen bezüglich der Sukzession an (verändert nach Silvertown et al. 1996).

Heracleum mantegazzianum liegt wie auch die anderen aufgeführten semelparen Arten in dem Segment des demographischen Dreiecks, in dem Wachstum (G) bedeutsamer ist als Fekundität (F) und so genanntes „Überleben“ (L, Übergänge der Regression und Stagnation). Bezüglich des Wachstums zeigt *Heracleum mantegazzianum* im Vergleich zu einigen anderen semelparen Arten etwas geringere Elastizitätswerte. Ein deutlicher Unterschied besteht jedoch in der Elastizität der „Überlebens“-Übergänge. Diese Übergänge weisen bei *Heracleum mantegazzianum*

im Vergleich zu semelparen Arten relativ hohe Werte auf und ähneln damit iteroparen Kräutern (Silvertown et al. 1996). Nur die semelparen Arten *Daucus carota* (Wilde Möhre) - wie *Heracleum mantegazzianum* ebenfalls eine Apiaceae - und *Dipsacus sylvestris* (Wilde Karde) weisen annähernd hohe Werte auf. Besonders in den *Subpopulationen hoher Individuendichte* und im Jahre 2004 ist die Elastizität der zusammengefassten Größen Stagnation und Regression besonders hoch, sodass die Einordnung in das Ordinationsdiagramm in dem Bereich erfolgt, in dem iteropare Kräuter und auch Sträucher auftreten⁸¹.

Die verschiedenen Lebensformtypen sind im demographischen Dreieck entlang eines Bogens (siehe Pfeil in Abbildung 20 Seite 146) angeordnet, an dem die Lebensdauer, das Alter bei der ersten Reproduktion und die Generationszeit (in Pfeilrichtung) ansteigt, die „damping ratio“ jedoch sinkt und die Netto-Reproduktionsrate (R_0) im Zentrum ihr Maximum erreicht (Silvertown et al. 1996, Franco & Silvertown 2004). Da dieser Verlauf auch die Veränderungen in den Lebensformtypen widerspiegelt, die in Sukzessionsreihen von Pioniergesellschaften zu „Klimax“-Gesellschaften zu beobachten sind (Franco & Silvertown 2004), kann *Heracleum mantegazzianum* nach diesem Konzept einer Phase der iteroparen Arten oder sogar einer Phase, die typischerweise durch Sträucher dominiert wird, zugeordnet werden. Dies gilt insbesondere für die *Subpopulationen hoher Individuendichte*.

Bei dieser Untersuchung wird jedoch auch deutlich, dass die Variation der Elastizitätswerte zwischen *hoher* und *geringer Individuendichte* sehr groß ist und zudem stark von den Witterungsverhältnissen abhängt (Kapitel 8.4 Unterschied zwischen den Untersuchungsintervallen). Derartig gravierende Variationen, wie sie zwischen den verschiedenen Individuendichten im ersten Untersuchungsintervall beobachtet wurden, wurden bei semelparen Arten bislang kaum festgestellt. Eine Ausnahme bildet ein Extremwert bei *Cirsium vulgare*-Populationen (Adventivart in Nordamerika) in den Untersuchungen von Bullock et al. (1994 in Silvertown et al. 1996).

Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit schränken daher die Anwendungsmöglichkeiten von prognostizierten Elastizitätsverhalten aufgrund von Arteigenschaften wie Semelparität, Iteroparität und weiteren Lebensformtypen, wie sie von Silvertown et al. 1993 vorgeschlagen wurde, ein. Daher sollte insbesondere bei der Entwicklung von Managementmethoden die Veränderlichkeit der

⁸¹ Eine Einschränkung erfährt die Einordnung, da sich die Population nicht im Äquilibrium befindet und die demographischen Raten nicht weiter in verschiedene Beiträge aufgetrennt werden.

Elastizitätswerte berücksichtigt werden, um zu verhindern, dass Managementmethoden in Umweltbedingungen angewendet werden, in denen die Populationen „arttypische“ bzw., „lebensformtypische“ Eigenschaften nicht aufweisen.

Als weiteres differenzierendes Merkmal der Subpopulationen zeigte sich, dass die *Subpopulationen hoher Individuendichte* im Jahr 2003 weitestgehend im Gleichgewicht mit den herrschenden Umweltbedingungen waren. Dies verdeutlicht die Analyse der Entwicklungsstadienverteilung (Abbildung 13 Seite 134, Keyfitz Delta-Wert und intrinsischer Vervielfachungszeitraum). Bei der Populationsstruktur der *Subpopulationen geringer Individuendichte* war im oben genannten Jahr eine Abweichung von diesem Gleichgewicht feststellbar. Diese Unterschiede könnten zum einen darin begründet liegen, dass die in den *Subpopulationen hoher Individuendichte* herrschenden Umweltbedingungen durch *Heracleum mantegazzianum* beeinflusst wurden. Zum anderen hat die Population einen Gleichgewichtszustand erreicht, bei dem es nur noch zu einem Ausgleich von abgestorbenen Individuen kommt. In diesem Gleichgewichtszustand stellt sich aufgrund des Lebenszyklusses sowie anderen Arteigenschaften von *Heracleum mantegazzianum* (z. B. sehr starke Samenschüttung) eine Populationsstruktur ein, die für die *Subpopulationen hoher Individuendichte* charakteristisch ist. An die von *Heracleum mantegazzianum* im dichten Bestand beeinflussten Umweltbedingungen sind die Individuen dieser Art gut angepasst. Darauf deuten die Beobachtungen von sehr dauerhaften *Subpopulationen hoher Individuendichte* hin (Thiele 2005). In dichten Beständen liegen demnach für *Heracleum mantegazzianum* so günstige abiotische und biotische Umweltbedingungen vor, dass Schwankungen der Populationsstruktur hier in engeren Grenzen auftreten dürften als in den *Subpopulationen geringer Individuendichte*. In einigen *Subpopulationen geringer Individuendichte* waren vor der Untersuchung die Umweltbedingungen für *Heracleum mantegazzianum* durch landwirtschaftliche Nutzung beeinträchtigt worden. Die Nutzung (Beweidung bzw. Mahd) verhinderte, dass sich eine *Subpopulation hoher Individuendichte* entwickeln konnte und bewirkte somit eine Individuendichte, die der eines frühen Besiedlungsstadiums gleicht. Nach Beendigung der Nutzung zu Beginn der Untersuchung lagen in den verschiedenen Individuendichten daher Situationen vor, die auch für eine unterschiedliche Besiedlungsdauer typisch sind. In den *Subpopulationen geringer Individuendichte* traten durch das Aussetzen von Nutzung und Managementmaßnahmen verstärkt Veränderungsprozesse (Kapitel 8.2 Wettbewerbsstrategie) auf. Diese Veränderungsprozesse könnten der Grund für die stärkere Abweichung der beobachteten von der stabilen Stadienverteilung in den

Subpopulationen geringer Individuendichte sein, da während eines Veränderungsprozesses im Allgemeinen eine Abweichung zu erwarten ist. Eine standörtliche Ungunst abiotischer Faktoren als Ursache der unterschiedlichen Individuendichten und eines damit einhergehenden unterschiedlichen Konvergenzverhaltens wird aufgrund der gemessenen Standortparameter als weniger wahrscheinlich erachtet. Die leicht erhöhten Nährstoffwerte in den *Subpopulationen hoher Individuendichte* sind wahrscheinlich eher Folge als Ursache der hohen Individuendichte (Pyšek & Pyšek 1995). Auch die Möglichkeit, dass die geringe Individuendichte vor Beginn der Untersuchung auf die geringe Besiedlungsdauer (das geringe Alter der Subpopulation) zurückzuführen ist, wird für die meisten Populationen gegenüber der anthropogenen Störung als weniger bedeutsam eingeschätzt.

8.1.2 Unterschiede der Subpopulationen auf der Ebene der Entwicklungsstadien

Die Log-Linear-Analyse (Kapitel 7.3.1) verdeutlichte, dass das Entwicklungsstadium im Vergleich zur Individuendichte und zu den Standorteigenschaften der Populationen einen äußerst starken Einfluss auf die Entwicklungsschicksale der Individuen besitzt.

Daraus lässt sich die Frage ableiten, inwieweit die einzelnen Entwicklungsstadien zur Differenzierung der Subpopulationen unterschiedlicher Individuendichte beitragen.

Die Verteilung der Entwicklungsstadien zeigte in den *Subpopulationen geringer Individuendichte* gegenüber denen *hoher Individuendichte* einen größeren Anteil an **höheren Entwicklungsstadien**, insbesondere dem Entwicklungsstadium 3, den großen vegetativen Individuen. Dies ergibt sich aus der schnellen Entwicklung der kleineren Entwicklungsstadien sowie aus der relativ langen Verweildauer und der geringen Mortalität der mittleren vegetativen Individuen.

In den *Subpopulationen hoher Individuendichte* sind relativ hohe Anteile an kleinen und zum Teil auch mittleren vegetativen Individuen festzustellen, hier wird die hohe Sterblichkeit dieser Entwicklungsstadien (die Mortalität nimmt mit der Höhe des Entwicklungsstadiums ab, Kapitel 7.3.1 Log Linear-Analyse und Abbildung 18 Mortalität Seite 142) durch einen sehr hohen Eintrag an Samen kompensiert.

Die Elastizitätsanalyse der Entwicklungsstadien zeigte im Gegensatz zu den Untersuchungen von Parker (2000, *Cytisus scoparius*) und den auf Modellen basierenden Untersuchungen von Childs et al. (2003, *Carlina*

vulgaris), dass die jüngeren Entwicklungsstadien trotz ihres hohen Anteils in der stabilen Stadienverteilung nur geringfügig zur Wachstumsrate beitragen, was wahrscheinlich ebenfalls auf die Entwicklungsstadien-abhängige Mortalität zurückzuführen ist (Abbildung 18 Mortalität der Entwicklungsstadien Seite 142).

Mit abnehmender Sterblichkeit steigt der reproduktive Wert (Kapitel 7.3.4 f Reproduktiver Wert) von kleinen vegetativen Individuen bis zu den großen vegetativen Individuen an.

Betrachtet man die **reproduktiven Individuen**, so kann bei der Samenproduktion anders als bei den meisten anderen oben genannten Merkmalen keine signifikante Abhängigkeit von der Individuendichte festgestellt werden. Dass das frühzeitigere Erreichen des reproduktiven Entwicklungsstadiums in den *Subpopulationen geringer Individuendichte* mit einer Verminderung an Quantität und Qualität der Samen einhergeht (Bell 1980), konnte für *Heracleum mantegazzianum* nicht nachgewiesen werden. Hier treten wahrscheinlich regulierende Mechanismen auf, die sicherstellen, dass die akkumulierten Assimilate und die Umweltbedingungen bei Initiierung der Blühperiode hinreichend sind und die somit die Samenproduktion unter verschiedenen Umweltbedingungen nivellieren.

Die Initiierung der Blühperiode⁸² ist besonders für semelpare Arten von sehr entscheidender Bedeutung, da sie mit der Einleitung des Absterbeprozesses verbunden ist. Daher ist bei dieser Artengruppe der Übergang in die reproduktive Phase von vielen Autoren populationsbiologisch⁸³ untersucht worden. Hier zeigte sich, dass die Initiierung der Blütenbildung zwischen den semelparen Arten und auch innerhalb dieser Arten sehr variabel ist, obwohl viele andere demographische Parameter relativ einheitlich sind (Rees et al. 2000, Wesselingh et al. 1993).

In der vorliegenden Arbeit wurde die Initiierung in Abhängigkeit von verschiedenen Größenmerkmalen⁸⁴ untersucht. Hierbei zeigte sich, dass die Blattspreitenbreite sehr gut mit der Initiierung korreliert, die Wuchshöhe jedoch ein schlechter Prediktor ist (Logistische Regression).

⁸² Bei *Arabidopsis thaliana* konnten Simpson & Dean (2002) ca. 80 Gene bzw. Loci für die Steuerung dieses Prozesses lokalisieren. Durch Experimente konnte eine Beeinflussung der Initiierung durch Vernalisation, Photoperiode und Lichtqualität festgestellt werden (Simpson & Dean 2002). Die Abhängigkeit von der Größe, dem Alter oder der Temperatur wurde jedoch nicht untersucht. Auch konnten genetische Variationen im Größenschwellenwert innerhalb von Populationen festgestellt werden (z. B. Metcalf et al. 2003).

⁸³ Der optimale Zeitpunkt der Reproduktion liegt für iteropare Arten an dem Punkt, an dem das Produkt aus Überleben $l(x)$ und Fekundität $m(x)$, die Netto-Reproduktionsrate R_0 , maximal ist.

⁸⁴ Dass die Blühwahrscheinlichkeit eine Funktion der Größe⁸⁴ ist, wurde von vielen Autoren belegt (z. B. Werner 1975, Baskin and Baskin 1979, Gross 1981 Kawano 1985, Méndez & Obeso 1993). Jedoch wurden hier zumeist die Wuchshöhen von Individuen untersucht.

Bei der Steuerung des Eintritts in die reproduktive Phase konnte von einigen Autoren bei semelparen Arten ein Größen-Schwellenwert nachgewiesen werden (Obeso 2002, Méndez & Karlsson 2004 *Pinguicula vulgaris*), unter dem keine Reproduktion auftritt. Ein solcher Schwellenwert wurde auch in den untersuchten *Heracleum mantegazzianum*-Populationen festgestellt. Da dieser Wert bei einer Spreitenbreite von 50 cm liegt, erklärt dies auch, dass nahezu ausschließlich große vegetative Individuen im nächsten Jahr in die reproduktive Phase übergehen konnten, da die Spreitenbreite von 50 cm ein Ausschlusskriterium bei der Klasseneinteilung dieser Individuen war. Jedoch gehen nur ein Viertel bis die Hälfte der Individuen, die diesen Schwellenwert überschritten haben, im nächsten Jahr in die reproduktive Phase über. Eine arttypische, fixe Kennzahl, die unabhängig von den Standortbedingungen ist, kann hiermit jedoch nicht bewiesen werden. So konnten einige Untersuchungen zu Größen-Schwellenwerten der Reproduktion bei unterschiedlichen Arten zeigen, dass geographische Variationen (Wesselingh et al. 1993) sowie Variationen in unterschiedlichen Habitaten (Wesselingh et al. 1997) und unter unterschiedlichen Umweltbedingungen (Méndez & Karlsson 2004) auftreten. Auch konnten Klinkhamer et al. (1991) in *Carlina vulgaris*-Populationen bei der Kontrolle der Reproduktionsinitiierung eine komplexe Interaktion zwischen Kälte-Exposition, Tageslänge und Größe vor und nach dem Winter (nicht jedoch den Zeitpunkt der Initiierung) feststellen. Bei *Cynoglossum officinale* jedoch wurde von Wesselingh et al. (1993) ein sehr enger Grenzbereich des Schwellenwertes nachgewiesen. Und auch das Ergebnis der vorliegenden Arbeit verdeutlicht zumindest, dass für die untersuchten Populationen ein sehr enger Grenzbereich von 1 bis 2 cm (Messungenauigkeit) vorhanden ist, der auch trotz der extremen Unterschiede in den Witterungsverhältnissen Bestand hatte.

Aufgrund des Initiierungszeitpunktes, der Monate vor der Blütenbildung liegt, nehmen Childs et al. (2003) an, dass die Variation des Größenschwellenwertes keinen direkten Angriffspunkt für Selektionsprozesse bietet. Zumal diese meist auf oberirdische Größenmerkmale bezogenen Werte nur indirekt mit der Initiierung korrelieren und wohl die Wurzelgröße bzw. die gespeicherten Assimilate für die Steuerung der Initiierung verantwortlich sind.

Nach Sheppard (1991) ist die Wurzelgröße ausschlaggebend für die Initiierung der reproduktiven Phase bei *Heracleum sphondylium*⁸⁵.

⁸⁵ Tiley et al. (1996) geben für *Heracleum mantegazzianum* einen Wurzeldurchmesser von bis zu 15 cm bei Eintritt in die reproduktive Phase an.

Ein Indiz für die Hypothese des Reservestoffspeicher-Schwellenwertes bei *Heracleum mantegazzianum* liefert die logistische Regression (Kapitel 7.2.5 Entwicklung zum reproduktiven Individuum). Sie zeigt, dass im Gegensatz zur Wuchshöhe besonders deutliche Unterschiede der Spreitengrößen zwischen den im nächsten Jahr vegetativ bleibenden und den reproduktiv werdenden Individuen bestehen. Da eine starke Vergrößerung der Spreite erst bei höheren Entwicklungsstadien auftritt, ist die Spreitengröße stärker ein Maß für das Potential an Reservestoffen als die Wuchshöhe bzw. die Stiellänge, da diese relativ variabel auch mit nur wenig Biomasse (Kapitel 8.2 Wettbewerbsstrategie) erhöht werden können (Kapitel 7.2.5 Entwicklung zum reproduktiven Individuum).

Der Absterbeprozess wird bei semelparen Arten während der Blühperiode ausgelöst (z. B. durch Seneszenzfaktoren, Strasburger 1998) und ist daher nach Strasburger (1998) keine Folge der Ausschöpfung von Reservestoffen⁸⁶. Von Interesse wäre eine physiologische experimentelle Studie (vorzugsweise an Klonen), die die Regulierung des Eintritts in die reproduktive Phase sowie die Regulierung des Absterbeprozesses bei *Heracleum mantegazzianum* untersucht.

Die **sehr kleinen, kleinen und mittleren Individuen** (Entwicklungsstadien 0, 1 und 2), die sich aus den ca. 40 000 Samen⁸⁷, die ein reproduktives Individuum im Mittel produziert, entwickeln, besitzen eine hohe Mortalität (Abbildung 18 Mortalität Seite 142), insbesondere in Bereichen hoher Samendichte. Da die Etablierungswahrscheinlichkeit eines Keimlings mit der ansteigenden Dichte der Samen sinkt, ist die Anzahl an etablierten *Heracleum mantegazzianum*-Keimlingen weitgehend unabhängig von der Samenproduktion, was auch bei anderen Arten in der Studie von Kachi (1983 in Rees & Rose 2002), Rees et al. (2000) festgestellt wurde.

Die Abschätzung der Mortalität der sehr kleinen vegetativen Individuen (Entwicklungsstadium 0) anhand der Untersuchung in Allendorf ergab eine Mortalität von ca. 99 % der Individuen dieser Klasse in der *Subpopulation hoher Individuendichte* (Kapitel 7.3.6 Ergebnisse der fünf-klassigen Matrix). In einer Untersuchung von Pergl (mündl.) konnte eine ähnlich hohe Sterberate festgestellt werden. Für die *Subpopulationen geringer Individuendichte* lassen sich Werte aus der Literatur anführen, die in vergleichbaren Umweltbedingungen erzielt worden sind.

⁸⁶ Dies ist z. B. beim Absterben der männlichen Spinatpflanze (*Spinacia oleracea*) nach der Blüte der Fall.

⁸⁷ Nach Grime et al. (1988) könnte die große Verbreitungsmöglichkeit der Art durch die hohe Anzahl an Samen ein Grund für die semelpare Lebensform sein. Derartige Korrelationen zwischen Lebensspanne und Verbreitungsmöglichkeit werden jedoch sehr kontrovers diskutiert.

So konnte Thiele (2005) feststellen, dass die 135 sehr kleinen Individuen, die aus 1200 Merikarpnien, die in eine ungenutzte Grünlandfläche eingesät wurden, hervorgingen, eine Mortalität von 100% besaßen. Diese Ergebnisse unterstützen die Aussage von Hegi (1926 in Dierschke 1984), nach der *Heracleum mantegazzianum*-Keimlinge gegenüber den Begleitpflanzen recht konkurrenzschwach sind.

Auch die Mortalität der kleinen vegetativen und zum Teil auch der mittleren vegetativen Individuen erreicht besonders in den *Subpopulationen hoher Individuendichte* relativ hohe Werte. Die hohe Mortalität der drei kleinsten Entwicklungsstadien (0 und 1, tlw. auch 2) ist wahrscheinlich nicht unwesentlich durch die Selbstausdünnung aufgrund intraspezifischer Konkurrenz bedingt (Tilley et al. 1996, siehe Individuenanzahl Tabelle 14 Seite 123). Dass der Prozess der Selbstausdünnung sich am stärksten auf sehr kleine Individuen (Kachi & Hirose 1985) bzw. bei der Etablierung der Keimlinge (Rees & Rose 2002) auswirkt, kann hier bestätigt werden. Als Ruderalart mit starker Kompetitor-(Wettbewerber-) Eigenschaft weist *Heracleum mantegazzianum* eine nur geringe Stresstoleranz z. B. gegenüber Licht auf. Pyšek & Pyšek (1995) zeigen, dass die Abundanz von *Heracleum mantegazzianum*-Individuen positiv mit der Ellenberg Lichtzahl der umgebenden Vegetation assoziiert ist. Für die Individuen der frühen Entwicklungsstadien dürfte neben der Konkurrenz durch die Individuen der Kohorte daher die starke Strahlungsabsorption durch die adulten Individuen (Ellenberg 1996, Larcher 2001) einen bedeutsamen Einfluss auf die Überlebenswahrscheinlichkeit besitzen. Zusammen mit abiotischen Faktoren, z. B. Trockenheit und zufälligen Ereignissen wie Laubfall der adulten Individuen, kommt es zu einer hohen Mortalität und starken Schwankungen in der Individuenzahl des sehr kleinen, kleinen und zum Teil auch des mittleren vegetativen Entwicklungsstadiums. Mit der Höhe des Entwicklungsstadiums schwächen sich die Auswirkungen dieser Faktoren jedoch ab. Diese verringerte Mortalität resultiert nach Mylius & Diekmann (1995) zwangsläufig in einer höheren Fitness der größeren Entwicklungsstadien. Bei größeren Individuen wirkt sich die intraspezifische Konkurrenz stärker auf das Wachstum als auf die Mortalität aus, was auch von Rees & Rose (2002) festgestellt wurde.

Somit verhält sich *Heracleum mantegazzianum* bezüglich der Fitness im Verlaufe einer Lebenspanne ähnlich der Arten *Cirsium vulgare* und *Cynoglossum officinale*, bei denen de Jong et al. (1989) feststellen konnten, dass die Fitness rapide mit der Größe ansteigt und langsam bis zum Schwellenwert der Reproduktion bei diesen semelparen Arten abfällt. Bei *Carlina vulgaris*, ebenfalls eine semelpare Art, wurde von Childs et al. (2003) ein davon stark abweichender, stärker ausgeglichenerer Verlauf festgestellt.

Ein weiteres Merkmal des sehr kleinen, kleinen und mittleren Entwicklungsstadiums ist die relativ hohe Stagnationsrate in den *Subpopulationen hoher Individuendichte*. Die Stagnationsraten, die den Matrizen zu entnehmen sind (Tabelle 14 Matrizen und Bilanzierungstabellen Seite 123), zeigen, dass bei den kleinen und mittleren vegetativen Individuen in *Subpopulationen hoher Individuendichte* der Verbleib in den entsprechenden Klassen gegenüber Wachstums-Übergängen stark überwiegt und erst die großen vegetativen Individuen einen stärkeren Anteil an Wachstum gegenüber der Stagnation aufweisen.

Auch die intrinsische Verweildauer als ein weiteres Maß für die Stagnation der Individuen in einem Stadium verdeutlicht, dass kleine und mittlere vegetative Individuen in *Subpopulationen hoher Individuendichte* jeweils ca 1,6 bzw. 1,8 Jahre in dem jeweiligen Stadium verweilen. Diese Verweildauer ist dreifach länger als die Verweildauer im Entwicklungsstadium 3 (große vegetative Individuen).

Aufgrund der gegenüber den Wachstumsraten hohen Stagnationsrate und der hohen Individuendichte werden hier die sehr kleinen, kleinen und mittleren vegetativen Individuen einer Jungpflanzenbank zugeordnet. Die Jungpflanzenbank zeichnet sich zudem durch eine hohe Mortalität⁸⁸ aus, die jedoch durch die sehr starke Samenschüttung kompensiert wird.

Auch wenn die mittleren vegetativen Individuen in den *Subpopulationen hoher Individuendichte* zur Jungpflanzenbank gezählt werden, so wird durch die Elastizitätsanalyse deutlich, dass diesen Individuen trotzdem eine hohe Bedeutung für die Population zukommt. Für die *Subpopulationen hoher Individuendichte* waren die mittleren und großen vegetativen Individuen diejenigen, die den höchsten Beitrag für das Wachstum der Population leisteten. Der starke Einfluss der mittleren vegetativen Individuen auf das Populationswachstum in den *Subpopulationen hoher Individuendichte* könnte darin begründet liegen, dass diese Individuen nach dem Entstehen von Bestandeslücken diese sehr schnell schließen können und daraufhin in kurzer Zeit in das nächste Entwicklungsstadium (Klasse 3) übergehen.

Unterstützt wird dies auch durch das zweite Untersuchungsintervall, in dem als Folge der Witterung im Jahre 2003 eine geringere Konkurrenz (Kapitel 8.4 Unterschied zwischen den Untersuchungsintervallen) vorherrschte (Übergang 2 → 3 betrug 44 % im zweiten Untersuchungsintervall gegenüber 21 % im Vorjahr, Tabelle 14 Matrizen und Bilanzierungstabellen a und c Seite 123). Diese Strategie wurde unter anderem auch bei den Studien von Kobe et al. (1995) und Batista et al. (1998) festgestellt.

⁸⁸ Allerdings konnte auch in den *Subpopulationen geringer Individuendichte* eine hohe Mortalität der kleineren und mittleren Entwicklungsstadien (Entwicklungsstadien 0, 1 und 2) festgestellt werden.

In den *Subpopulationen geringer Individuendichte* ist im Vergleich zur *hohen Individuendichte* eine schnelle Keimlingsentwicklung wichtiger für das Populationswachstum (Kapitel 7.3.5 LTRE-Analyse). Auch ist der Lebenszyklus in diesen Subpopulationen gekennzeichnet durch eine im Vergleich mit der Stagnationsrate höhere Wachstumsrate bei den kleinen, mittleren und auch den großen vegetativen Individuen (Kapitel 7.3.3 Lebenszyklusdiagramme).

Hier können nur die sehr kleinen vegetativen Individuen und eventuell auch die kleineren Individuen des Entwicklungsstadiums 1 zur Jungpflanzenbank gezählt werden, da nur die kleinen vegetativen Individuen eine längere Verweildauer im Ausgangs-Entwicklungsstadium gegenüber dem Wachstum in das nächst höhere Entwicklungsstadium aufweisen.

Der Aufbau von Wurzelmasse und eine damit verbundene Möglichkeit der Einlagerung von Speicherstoffen ist für die Individuen der Jungpflanzenbank sehr bedeutsam. In den *Subpopulationen hoher Individuendichte*, in denen viele kleinere und zum Teil auch die mittleren vegetativen Individuen nur ein Blatt aufweisen, konnte in einer Untersuchung von Tiley et al. (1996) eine im Mittel kleinere Wurzelmasse und ein größerer Anteil an vertikalen im Vergleich zu lateralen Wurzeln festgestellt werden.

Die Entwicklung der Pol-Wurzeln verläuft in den *Subpopulationen hoher Individuendichte* wahrscheinlich sehr langsam, da aufgrund der starken Beschattung und der intraspezifischen Nährstoffkonkurrenz der Kohorte die Anreicherung von Assimilaten nur bedingt möglich ist. (Allein die Stagnation in einem Stadium verbraucht Assimilate.) Darauf deuten auch die Ergebnisse der Nährstoffanalysen hin:

Vegetative Individuen, insbesondere kleine vegetative Individuen, zeigen signifikant höhere Nährstoffgehalte in den Blättern in den *Subpopulationen hoher Individuendichte*. Die stärkere Abhängigkeit der Nährstoffgehalte im Gewebe kleinerer Individuen von der Individuendichte könnte durch das geringe Wachstum der Individuen in der Jungpflanzenbank der *hohen Individuendichte* und die Verfügbarkeit der Nährstoffe im Boden begründet sein (geringere Wurzelkonkurrenz durch Gräser). Individuen höherer Entwicklungsstadien, insbesondere die reproduktiven Individuen, können dagegen auf eine größere Nährstoffreserve in den Wurzeln zurückgreifen. Sie sind in der Lage, einen größeren Teil an Nährstoffen durch ein großes Wurzelsystem auch gegenüber der Wurzelkonkurrenz durch Gräser und andere *Heracleum mantegazzianum*-Individuen zu erschließen, was eine Nivellierung der Pflanzennährstoffgehalte dieser Individuen bezogen auf die verschiedenen Individuendichten erklären würde. Offener Boden, eine stark

verringerte Konkurrenz durch Gräser und die höhere Nährstoffverfügbarkeit durch die schnelle Zersetzung der *Heracleum mantegazzianum* Blätter (Pyšek & Pyšek 1995) könnten einen höheren Stickstoffgehalt im Boden der *Subpopulationen hoher Individuendichte* zur Zeit der Probenahme im Spätherbst verursacht haben. Ob der signifikante Unterschied des pH-Wertes (höherer pH-Wertes im Bereich der *Subpopulationen hoher Individuendichte*) auf die landwirtschaftliche Nutzung oder auf Exsudate (siehe auch Callaway & Aschehoug 2000) von *Heracleum mantegazzianum* zurückzuführen ist, lässt sich hier nicht klären.

Ausgangsfrage 3:

-Wie kommt es zu den Unterschieden der Lebenszyklen zwischen den Subpopulation? -

8.2 Wettbewerbsstrategie

Für den Etablierungserfolg und das Populationswachstum (Phase 2 des Ausbreitungsprozesses, Kapitel 2.3 Ausbreitungsprozess), von *Heracleum mantegazzianum* ist das Aneignungsvermögen der Ressource Licht entscheidend. Hier besitzt *Heracleum mantegazzianum* gegenüber der umgebenden Vegetation zwei bedeutende Vorteile: das frühe Austreiben und schnelle Wachstum im zeitigen Frühjahr sowie die so genannte „Emergenten-Strategie“ (siehe unten), die in den *Subpopulationen geringer Individuendichte* im weiteren Verlauf des Jahres einen Konkurrenzvorteil bedeutet.

Die frühe Ausbreitung der Blattspreite im Vergleich zu den anderen Arten der umgebenden Vegetation sowie das schnelle Wachstum im Vorfrühling, was wahrscheinlich Adaptationen an die kurze Vegetationsperiode der Höhenlagen im Kaukasus sind, bestimmen die Lichtverfügbarkeit für die Individuen zu Beginn der Vegetationsperiode (Caffrey 1994, Ochsmann 1996). So halten Tiley et al. (1996) den Wettbewerb um das verfügbare Licht insbesondere in der frühen Vegetationsperiode sogar für den die Individuendichte bestimmenden Faktor. Die Möglichkeit, eine große Blattmasse zu einem Zeitpunkt aufzubauen, an dem Lichteinstrahlung und

Temperatur suboptimal sind, wird jedoch auch durch die vorhandenen Speicherstoffe in der Wurzel und damit durch die vorjährigen Entwicklungsstadien bedingt. Die Assimilateinlagerung in den Wurzeln während der gesamten Vegetationsperiode ist wiederum stark von der Strahlungsbilanz des ganzen Jahres und damit wiederum von der Individuendichte abhängig.

Die Vertikalstrukturen der Subpopulationen (Kapitel 7.2.1 Abbildung 7 Verteilung der Blattflächen Seite 103) verdeutlichen das Vorhandensein einer oberen Blattschicht, die in den *Subpopulationen hoher Individuendichte* geschlossen ist, sodass diese hier als Laubdach bezeichnet werden kann. Eine ähnliche Vertikalstruktur konnte von Tappeiner & Cernusa (1996) für *Heracleum sosnowskyi* im Kaukasus gefunden werden. Tappeiner & Cernusa (1996) beschreiben eine horizontale Ausrichtung der Blattspreiten und eine sehr dichte Blattanordnung, was auch für *Heracleum mantegazzianum* zutreffend ist. Als Folge dieser Bestandesstruktur konnten sie einen höheren Verwertungsgrad der einfallenden Lichtstrahlung sowie eine höhere Photosyntheserate der obersten Blattschicht der Lebensgemeinschaft feststellen. Auch bei *Heracleum mantegazzianum* befindet sich in der obersten Blattschicht der Hauptteil der Spreitenfläche. Diese Schicht wird in den *Subpopulationen hoher Individuendichte* nur von einem geringeren Anteil an Individuen gebildet. Unterhalb der oberen Blattschicht befindet sich ein stark beschatteter Raum, in dem nur eine geringe Blattflächensumme vorhanden ist (Abbildung 7 Verteilung der Blattflächen Seite 103). Dies ist auf eine geringere Spreitenfläche und eine geringe Anzahl an Rosettenblättern pro Individuum zurückzuführen.

Vergleicht man die Höhe der oberen Blattschicht zwischen den unterschiedlichen Individuendichten so wird deutlich, dass sich die Blattschicht in den *Subpopulationen geringer Individuendichte* auf einem niedrigeren Niveau als in den *Subpopulationen hoher Individuendichte* befindet (Abbildung 7 Verteilung der Blattflächen Seite 103 und Kapitel 7.2.4 Varianzanalyse der Wuchshöhe, Blattstiellänge und Samenproduktion). Dies wird auch deutlich durch die Wuchshöhe der großen vegetativen Individuen, die per Definition der Klasse maßgeblich die Bestandeshöhe bestimmen. Diese ist in den *Subpopulationen hoher Individuendichte* im Mittel um ca. 60 % höher (Kapitel 7.2.3 Vergleich der Subpopulationen - t-Test für gepaarte Stichproben). Der Unterschied in der Wuchshöhe beruht hauptsächlich auf einer signifikant größeren Rosettenblattstiellänge, nicht jedoch auf einer Vergrößerung der Spreite (Tabelle 7: Ergebnisse des t-Tests für gepaarte Stichproben der morphometrischen Werte Seite 109). Die auch durch die Varianzanalyse bestätigten signifikant unterschiedlichen Wuchshöhen und Rosettenblattstiellängen zwischen den Subpopulationen verschiedener Individuendichten zeigen im Vergleich der

Populationen, dass die Längen der Rosettenblattstiele mit zunehmender Wuchshöhe zunehmen.

Die Wuchshöhe der mittleren vegetativen Individuen liegt in den *Subpopulationen geringer Individuendichte* im oder direkt über dem Wuchshöhenniveau der Krautschicht der umgebenden Vegetation, auch wenn diese sehr unterschiedliche Wuchshöhen erreicht (Kapitel 5 Untersuchungsgebiete und Kapitel 7.2.3 Vergleich der Subpopulationen Tabelle 3 Mittelwerte der morphologischen Merkmale Seite 107). Die mittleren vegetativen Individuen, die in den *Subpopulationen hoher Individuendichte* im beschatteten Raum unterhalb der obersten Blattschicht aufwuchsen, besaßen im Mittel eine größere Wuchshöhe gegenüber den Individuen gleicher Klasse der *Subpopulationen geringer Individuendichte*. Daraus lässt sich ableiten, dass *Heracleum mantegazzianum* in den *Subpopulationen geringer Individuendichte* aufgrund einer sehr variablen Rosettenblattstiellänge die Wuchshöhe dahingehend kontrolliert, dass durch die Ausbildung eines sehr langen Blattstiels in einem relativ frühen Entwicklungsstadium die Wuchshöhe der umgebenden Vegetation geringfügig übertroffen wird. Aufgrund der geringen Anzahl an Blättern, die jedoch eine relativ große Spreitenfläche besitzen, ist *Heracleum mantegazzianum* somit in der Lage, mit einem relativ geringen energetischen Aufwand und einem relativ geringen Einsatz an Biomasse durch die Verlängerung eines einzelnen Blattstiels eine große photosynthetisch aktive Fläche in geringem Abstand über das Niveau der umgebenden Vegetation zu heben. Dies könnte ein entscheidender Vorteil von *Heracleum mantegazzianum* sein, der für seine starke Konkurrenzkraft verantwortlich ist. Aufgrund dieser Strategie können Individuen in den *Subpopulationen geringer Individuendichte* in einem relativ frühen Entwicklungsstadium hohe Strahlungswerte nutzen und durch Beschattung Konkurrenz auf die umgebende Vegetation ausüben.

Diese Strategie, hier als „Emergenten-Strategie“⁸⁹ (Überhälter-Strategie) bezeichnet, könnte eine Anpassung an die Hochstaudenfluren sein, in denen *Heracleum mantegazzianum* im Kaukasus häufig vorkommt. Hierbei gilt es zu beachten, dass diese Strategie nur bei interspezifischer Konkurrenz vorteilhaft ist und daher im wesentlichen in den *Subpopulationen geringer Individuendichte* von Bedeutung ist, da hier eine Beschattung der umgebenden Vegetation durch *Heracleum*

⁸⁹ „Emergenten“ werden hier in Anlehnung an Emergenten des tropischen Regenwaldes - auch Überhälter genannt - als „auftauchende“ Individuen verstanden, die den photosynthetisch aktiven Bereich über dem Niveau der umgebenden Vegetation ausbreiten.

Die Verwendung des Begriffs nimmt keinen Bezug auf Emergenz im Sinne von emergenten - aufgrund der Einzelelemente nicht vorhersehbaren - Eigenschaften eines Gesamtsystems.

mantegazzianum-Individuen auftritt. Die Beschattung der umgebenden Vegetation wird auch von Pyšek (1994) und Ochsmann (1996) als der entscheidende Konkurrenzvorteil von *Heracleum mantegazzianum* angegeben. Bei einer starken Beschattung der *Heracleum mantegazzianum*-Individuen durch ein relativ hoch liegendes Blätterdach, so wie sie in den *Subpopulationen hoher Individuendichte* auftritt, kommt diese Strategie aufgrund der begrenzten Nährstoffressourcen nicht mehr zum Tragen. Zwar erreichen hier kleine und mittlere vegetative Individuen eine höhere Wuchshöhe (Kapitel 7.2.3 Tab 3 F Mittelwerte der morphologischen Merkmale), sie dringen jedoch nicht bis in die obere Blätterschicht vor. Die variable Positionierungsmöglichkeit der Blätter der großen vegetativen und reproduktiven Individuen in der oberen Vegetationsschicht ermöglicht jedoch die beobachtete hohe Dichte an adulten und reproduktiven Individuen.

Die Variation des Lebenszyklus zwischen den Subpopulationen unterschiedlicher Individuendichte, die sich in einer geringeren Generationszeit und einer schnelleren Entwicklung in den *Subpopulationen geringer Individuendichte* äußert, könnte auf die Emergenten-Strategie von *Heracleum mantegazzianum* zurückzuführen sein. Das Vermögen, mit geringem Aufwand an Biomasse und Energie das Niveau der oberen Blattschicht zu erreichen, ermöglicht es den mittleren vegetativen Individuen und zum Teil auch schon den kleineren Individuen in den *Subpopulationen geringer Individuendichte*, in denen ein niedrigeres Niveau der Vegetationshöhe vorherrscht, die oberste Vegetationsschicht zu erreichen. Daher ist es schon den kleinen und mittleren vegetativen Individuen möglich, durch eine höhere Absorption an Lichtstrahlung einen stärkeren Überschuss an Reservestoffen zu produzieren, was einen relativ frühzeitigen Eintritt in das reproduktive Entwicklungsstadium ermöglicht. Wohingegen die mittleren und kleineren vegetativen Individuen in der Jungpflanzenbank der *Subpopulationen hoher Individuendichte* aufgrund der starken intraspezifischen Konkurrenz neben Nährstoffen und Raum vor allem um die Ressource Licht konkurrieren. Durch die starke Lichtabsorption des geschlossenen Blätterdachs der Mutterpflanzen ist nur eine eingeschränkte Assimilation möglich. Dadurch sind geringfügige Einlagerungen von Reserve- und Nährstoffen sowie negative Reservestoffbilanzen über kürzere Zeitspannen wahrscheinlich, was zu einer höheren Mortalität, einem langsameren Wachstum und einer längeren Lebensspanne führt.

8.3 *Heracleum mantegazzianum* als Transformer und Ökosystem-Ingenieur („ecosystem engineer“)

Die Ausbildung eines sehr langen Blattstiels, die die Überdeckung der umgebenden Vegetation mit einer großen Spreitenfläche ermöglicht (Emergenten-Strategie), ist ein Konkurrenzvorteil von *Heracleum mantegazzianum*. Die umgebende Vegetation ist strukturell nicht in der Lage, dieser Konkurrenz durch eine noch stärkere Verlagerung der photosynthetisch aktiven Flächen in größere Höhen entgegenzuwirken. So kommt es zu einer starken Beschattung der Vegetation. Der dadurch ausgeübte Stress führt zu einer hohen Mortalität unter den Arten der umgebenden Vegetation, da diese Arten zumeist an hohe Strahlungswerte angepasst sind (Pyšek & Pyšek 1995). Die mit der Übersichtung der umgebenden Vegetation durch *Heracleum mantegazzianum* Blätter begonnene Strukturveränderung setzt sich mit zunehmender Abundanz weiter fort, sodass es durch verstärkte Beschattung zu einer starken Verminderung der Arten und Individuen der umgebenden Vegetation kommt. Im Falle der Ausbildung einer Population hoher Individuendichte resultiert dies in einem nahezu vollständigen Ausfall der unteren Krautschicht, welche nur sehr geringfügig durch *Heracleum mantegazzianum* Individuen ersetzt wird (Abbildung 7 Verteilung der Blattflächen Seite 103).

Mit dieser sehr starken Strukturveränderung geht auch eine Veränderung der abiotischen Umweltbedingungen, insbesondere des Strahlungshaushalts, einher. In den *Subpopulationen hoher Individuendichte* herrschen von *Heracleum mantegazzianum* selbst geschaffene Umweltbedingungen vor. Der Prozess der Strukturumwandlung kann nach Kolbek et al. (1994) innerhalb weniger Jahre ablaufen.

Anhand dieser Eigenschaften zählen Dierschke (1984) und Kolbek et al. (1994) *Heracleum mantegazzianum* zu den Adventivarten, die durch ihre große Konkurrenzkraft die Vegetationsstruktur verändern. Wells et al. (1986 in Richardson et al. 2000b⁹⁰) prägen den Begriff des „transformer“. „Transformer“ sind demnach Adventivarten, die den Charakter, den Zustand, die Form oder die Natur von Ökosystemen innerhalb eines bestimmten Gebietes ändern. Aufgrund der Veränderungen von Struktur, Artenzusammensetzung und abiotischen

⁹⁰Richardson et al. (2000a) sehen in dem Begriff des „transformers“ eine Steigerungsform des Begriffes Pest, dem wird hier nicht gefolgt.

Umweltbedingungen kann *Heracleum mantegazzianum* als „transformer“ bezeichnet werden.

Heracleum mantegazzianum kann zudem aufgrund seiner Eigenschaft, die Lichtaufnahme anderer Arten einzuschränken, als „ecosystem engineer“ bezeichnet werden. „Ecosystem engineers“ sind nach Jones et al. (1994) Arten, die auf direkte oder indirekte Weise die Verfügbarkeit von Ressourcen für andere Arten verändern, wodurch eine Veränderung, Fortführung oder Neubildung eines Habitats erfolgt.

8.4 Unterschiede zwischen den Untersuchungsintervallen

Der Effekt des Untersuchungsjahres zeigt im Vergleich zur Individuendichte und zu den Standorteigenschaften der Population einen ungefähr doppelt so starken Einfluss auf die Entwicklungsschicksale (Log Linear). Dieser so deutlich ausfallende Effekt zwischen den beiden Untersuchungszeiträumen könnte auf die trockenen und sehr warmen Witterungsverhältnisse im Jahr 2003 zurückzuführen sein. Dieser wärmste Sommer der zurückliegenden 100 Jahre betraf das Ende des ersten und den Beginn des zweiten Untersuchungsintervalls. Dabei wurden die beiden Untersuchungsintervalle unterschiedlich stark von diesen Witterungsverhältnissen beeinflusst. Im ersten Untersuchungsintervall, in dem der Zensus zum Zeitpunkt einer sehr hohen Trockenheit erfolgte, wurde eine sehr hohe Mortalität bei allen Entwicklungsstadien festgestellt. Im zweiten Untersuchungsintervall, in dem die Bestände lichter waren und nach einem Frühling und Frühsommer mit mittleren bis trockenen Witterungsverhältnissen der Zensus zu einem Zeitpunkt erfolgte, an dem eher feuchtere Witterungsverhältnisse vorlagen, konnte eine starke Zunahme der Individuenzahl, insbesondere der sehr kleinen und kleinen vegetativen Individuen, beobachtet werden. Auch war der Anteil wachsender Individuen besonders bei der Entwicklung der mittleren vegetativen Individuen zu großen vegetativen Individuen größer. Die starke Zunahme der kleineren vegetativen Individuen und der höhere Anteil wachsender Individuen könnte neben der günstigen Witterung im zweiten Untersuchungsintervall auch auf eine geringere Konkurrenz aufgrund der hohen Mortalität der vegetativen Individuen im Jahr 2003 zurückzuführen sein. Auch der hohe Anteil an reproduktiven Individuen im ersten Untersuchungsintervall (Abbil-

dung 13 Stadienverteilung Seite 134) trug zu einer geringeren intraspezifischen Konkurrenz im zweiten Untersuchungsintervall bei, da die Individuen nach der Reproduktion absterben. Die dadurch im zweiten Untersuchungsintervall entstandenen Bestandeslücken führten zu günstigeren Lichtverhältnissen, was auch durch eine höhere Deckung durch Gräser im Vergleich zum ersten Intervall deutlich wurde. Die Bestandeslücken können vornehmlich durch das Wachstum der mittleren vegetativen Individuen zu großen vegetativen Individuen geschlossen werden. Dies hatte eine geringere Mortalität sowie eine höhere Wachstumsrate der Individuen dieser Entwicklungsstadien zur Folge. Die hohe Mortalitätsrate im ersten Untersuchungsintervall ist zudem in starkem Maße für die niedrige Populationswachstumsrate in diesem Zeitintervall verantwortlich. Aufgrund der starken Individuenzunahme, die hauptsächlich auf kleinen vegetativen Individuen beruhte, konnte im zweiten Untersuchungsintervall ein sehr starkes Wachstum verzeichnet werden. Dies zeigt die starke Dynamik der *Heracleum mantegazzianum*-Populationen, die Merkmale von r-Strategen aufweisen.

Reproduktive Individuen des Jahres 2004 gingen im Mittel aus größeren Individuen des Vorjahres hervor als die reproduktiven Individuen des Jahres 2003. Nach Young (1985) und nach Lacey (1986) beeinflusst die relative Wachstumsrate vor Induzierung der Blütenbildung die Blühwahrscheinlichkeit: langsam wachsende Individuen besitzen eine höhere Wahrscheinlichkeit in die reproduktive Phase überzugehen. Dies wird auch durch die vorliegende Studie bestätigt. Individuen, die aufgrund der Trockenheit im Frühling 2003 nur ein geringes Wachstum aufwiesen, besaßen schon bei einer geringeren Wuchshöhe eine höhere Blühwahrscheinlichkeit als die Individuen des Folgejahres.

In den *Subpopulationen geringer Individuendichte* traten zwischen den Untersuchungszeitintervallen die stärksten Veränderungen ein (Kapitel 7.3.1 Log Linear-Analyse).

Betrachtet man die Ergebnisse der Elastizitätsanalyse im zweiten Untersuchungsintervall, so lässt sich feststellen, dass eine leichte Angleichung der Subpopulationen auftritt (Abbildung 20 demographisches Dreieck Seite 146). In diesem Untersuchungsintervall nahm in den *Subpopulationen geringer Dichte* die Stagnation gegenüber dem Wachstum insbesondere in das reproduktive Entwicklungsstadium an Bedeutung zu (2002 - 2003 stagnierten 17 % der großen vegetativen Individuen; 2003 - 2004 waren es 75 %). In *Subpopulationen hoher Individuendichte* konnten höhere Elastizitätswerte für das Wachstum (der Übergang 1-2 hat an Bedeutung stark zugenommen) verzeichnet werden. Diese höheren Werte

sind wahrscheinlich auf die veränderte Konkurrenzsituation zurückzuführen und bewirkten eine Abnahme der Bedeutung der Stagnation. Dies trat sehr deutlich bei den mittleren vegetativen Individuen auf. Die Verweildauer zeigt, dass die Individuen des Entwicklungsstadiums 2 länger im höheren Entwicklungsstadium verweilen als im Stadium 2, sodass diese Individuen im zweiten Untersuchungsintervall nicht zu der Jungpflanzenbank gezählt werden können.

Während im Jahr 2003 insbesondere in den *Subpopulationen hoher Individuendichte* die Populationsstrukturen weitestgehend mit den Umweltbedingungen im Gleichgewicht waren, wichen diese im Jahr 2004 stark davon ab. Dieses Ergebnis macht zusammen mit der Erkenntnis, dass die beobachtete Stadienverteilung im Jahre 2003 der des Jahres 2002 sehr ähnelt, die beobachtete Stadienverteilung des Jahres 2004 aber stark von beiden vorherigen Verteilungen abweicht, deutlich, dass sich die extreme Witterung des Jahres 2003 im zweiten Intervall wesentlich gravierender auswirkte. Aus diesem Grunde beziehen sich die Aussagen in den vorherigen Kapiteln der Diskussion vorwiegend auf die Ergebnisse des ersten Untersuchungsintervalls.

Es wird deutlich, dass die Witterung einen hohen Einfluss auf die Populationsstruktur besitzt und die Demographie der Populationen im Verlauf der Zeit starken, auch sukzessionsunabhängigen Veränderungen unterliegen kann.

8.5 *Heracleum mantegazzianum* als Adventivart

Der Ausbreitungsprozess von (Adventiv-) Arten kann in zwei Phasen unterteilt werden (Kapitel 2.3 Ausbreitungsprozess).

In der ersten Phase, die die Einführung von Diasporen und deren Entwicklung zu reproduktiven Individuen umfasst, sind die Autökologie und abiotische Faktoren von besonderer Bedeutung. Auch Wechselwirkungen mit der biotischen Umwelt sind Bestandteil dieser Phase. Für *Heracleum mantegazzianum* sind die anthropogene Verbreitung entlang von Transportwegen sowie die hydrochore Verbreitung der Samen die Hauptverbreitungsfaktoren. Daher kommen *Heracleum mantegazzianum*-Populationen häufig in naturräumlichen Grenzbereichen vor. Diese Bereiche sind nahezu immer durch Fluss- oder Bachläufe gekennzeichnet und dienen oft der Trassenführung von Verkehrswegen. Sie weisen daher eine sehr hohe

Einwohnerzahl pro Quadratkilometer und somit gute Verbreitungsmöglichkeiten von Diasporen auf.

Nach der Einbringung von Samen ist in der rezipierenden Vegetation ein hohes Nährstoffangebot und eine gute Wasserversorgung (jedoch keine Staunässe) für den Etablierungserfolg bedeutsam. In dieser Phase ist die schnelle Nährstoffaufnahme und die im Jahresverlauf sehr früh beginnende Keimperiode eine Arteigenschaft, die bei erhöhter Ressourcenverfügbarkeit sehr von Nutzen ist. Dies gilt insbesondere, wenn Störungsereignisse auftreten wie die Verletzung der Vegetationsdecke durch Landmaschinen oder andere Fahrzeuge oder durch Ablagerung von Abfällen oder Bauschutt und dies aufgrund von Strukturveränderungen und anderen Funktionen (siehe auch Noss 1990) in der Lebensgemeinschaft zu einer zeitweiligen Verminderung von Konkurrenz führt.

Dies gilt auch für produktive Lebensgemeinschaften, in denen im Allgemeinen eine intensive Konkurrenz vorherrscht („fluctuating resource availability“, Davis et al. 2000). Die aufgrund von Störungsereignissen verminderte Konkurrenz führt zu einer erhöhten Ressourcenverfügbarkeit („community disturbance hypothesis“, „fluctuating resource availability“), die die Etablierungswahrscheinlichkeit von *Heracleum mantegazzianum* erhöht (Thiele 2005). Auch eine direkte Erhöhung der Ressourcenversorgung wie z. B. bei starker Düngung oder Lagerung von nährstoffreichen Materialien kann nach der „fluctuating resource availability“ (Davis et al. 2000) die Etablierung begünstigen. Doch scheint die Etablierungswahrscheinlichkeit von *Heracleum mantegazzianum* auf einer größeren räumlichen Ebene stärker mit der Veränderung von Störungsregimen wie z. B. bei Aufgabe von Landnutzung als mit dem absoluten Maß an Störung zu korrelieren. Dies wird durch eine geringe Etablierungswahrscheinlichkeit von *Heracleum mantegazzianum* in regelmäßig genutzten Landwirtschaftsflächen bestätigt (Thiele 2005). Diese Anpassung an Störungen bzw. Veränderungen von Störungsregimen (z. B. bei der Änderung oder Aufgabe von Landnutzung), die *Heracleum mantegazzianum* als Adventivart in Mittel- und Nordeuropa und auch als gebietsheimische Art im Kaukasus zeigt, ist für den Etablierungserfolg in der ersten Phase daher ein bedeutsames Merkmal.

In der zweiten Phase sind die im Allgemeinen für Populationen bedeutsamen Prozesse (Demökologie) für die weitere Ausbreitung entscheidender. Hier kommen die Wettbewerbsstrategien von *Heracleum mantegazzianum* zum Tragen. Das frühe Austreiben und schnelle Wachstum im frühen Frühjahr, die starke Samenproduktion und die Emergenten-Strategie, die zu einer Veränderung der Vegetationsstruktur führt, („transformer“, Wells et al. 1986 in Richardson et al. 2000b) wären hier zu

nennen. Der Ausbreitungserfolg von *Heracleum mantegazzianum* begründet sich in dem Vermögen, die Ressource Licht sehr gut zu erschließen und andere Arten an deren Aufnahme zu hindern (siehe oben „Emergenten-Strategie“, „ecosystem engineer“ Jones et al. 1994). Begünstigt wurde dies durch die folgenden Arteigenschaften:

großes Vermögen lokale Ressourcen zu erschließen, große Wuchshöhe, schnelles Wachstum, große phänotypische Plastizität, ausgeprägtere Plastizität, besonders bezüglich Störungen, Nährstoff- und Wasserversorgung, zwittrige selbstkompatible Blüten, lange Blühperiode, starke Samenproduktion, Samenverbreitung über große Distanzen, kurze juvenile Phase sowie geringes Alter der ersten Reproduktion, kurze Lebensspanne (vgl. Alpert et al. 2000, Milbau et al. 2003).

Ein stärkerer Konkurrenzvorteil durch fehlende Herbivoren der Kaukasus-Region, wie sie die Enemy release hypothesis formuliert, wird auf der Grundlage einer Untersuchung von Cock (mündl., Arbeitsgruppe des EU-Projektes „Giant Alien“) nicht angenommen. Gestützt wird dies dadurch, dass bislang keine spezialisierten Herbivoren in der Herkunftsregion festgestellt werden konnten. Auch eine erhöhte Vitalität aufgrund eines genetisch fixierten Verlustes von Abwehrmechanismen, der zu einer effektiveren Nutzung von Ressourcen führt (EICA Theorie), wird nicht als sehr wahrscheinlich erachtet, da keine Vitalitätsunterschiede zwischen den Individuen des Herkunftsareals und denen des Adventivarten-Areals beobachtet werden konnte. Zur endgültigen Beantwortung dieser Frage müssten vergleichende Studien durchgeführt werden.

8.6 Ableitung von Managementmethoden

Für die Entwicklung von Managementmethoden sind die Ergebnisse der Elastizitätsanalyse hilfreich. Sie geben Hinweise auf Entwicklungsstadienübergänge, die für die Population bedeutsamer sind als andere und somit die „Achillesfersen“ im Lebenszyklus einer Art darstellen. Die Empfehlungen, die aus den Elastizitätsanalysen abgeleitet werden, bedürfen jedoch einer Überprüfung in der Praxis.

Ähnlich den Untersuchungen von Parker (2000), in denen für *Cytisus scoparius* (Adventivart in Nordamerika und Neuseeland) nicht ein einzelnes Entwicklungsstadium als „Achillesferse“ festgestellt werden konnte, erwiesen sich in

dieser Studie die großen und mittleren vegetativen Individuen in den *Subpopulationen hoher Individuendichte* und die großen sowie teilweise auch die reproduktiven Individuen in den *Subpopulationen geringer Individuendichte* als bedeutsamste Entwicklungsstadien (Abbildung 14 Elastizitätswerte der Entwicklungsstadien Seite 136). Die kleinen vegetativen Individuen besitzen die geringste Bedeutung und sind daher als Ansatzpunkt eines Managements ungeeignet. Das Management einzelner Pflanzen ist jedoch oft unpraktikabel oder arbeitsaufwändiger als eine Bearbeitung der Flächen, auf denen die Populationen anzutreffen sind. Für die Flächenbearbeitung sind die Elastizitätswerte der demographischen Raten sehr hilfreich. Sie geben Auskunft über den Effekt, den diese Eingriffe auf die Prozesse Wachstum, Stagnation, Regression und Fekundität haben. Dies kann nach Entwicklungsstadien oder auf höherer Ebene nach Subpopulationen differenziert betrachtet werden.

Die Elastizitätsanalyse zeigte hier, dass die Reproduktion nicht die größte Elastizität besitzt und daher andere Entwicklungsstadienübergänge als Ansatzpunkt eines Managements geeigneter scheinen. Dies gilt insbesondere für *Subpopulationen hoher Individuendichte*, in denen eine starke Überproduktion an Samen vorliegt. Ein geeigneterer Ansatzpunkt für das Management ist das Wachstum, insbesondere in den *Subpopulationen geringer Individuendichte*. Wachstum in ein höheres Entwicklungsstadium wird durch Störungen wie Mahd oder Beweidung eingeschränkt, sodass die Individuen nach der Störung das vorherige oder ein kleineres Entwicklungsstadium erreichen bzw. absterben.

Da in den *Subpopulationen hoher Individuendichte* der Verbleib in einem Stadium für den Fortbestand der Population bedeutsam ist und die Entwicklung der Individuen der Jungpflanzenbank durch entstehende Lücken gefördert wird, haben Managementmaßnahmen dort zunächst einen geringeren Effekt. Daher sollte der Bereich der *geringen Individuendichte* vorrangig bearbeitet werden. Bei Mangel an Arbeitskräften kann sogar zunächst der Bereich der *hohen Individuendichte* von der Mahd ausgenommen werden und dort durch einen Schnitt der Dolden nur die weitere Ausbreitung unterbunden werden.

Des Weiteren kann die starke Abhängigkeit der Art von hohen Lichtstrahlungsintensitäten für das Management von *Heracleum mantegazzianum* verwendet werden, indem Bestände durch Baumpflanzungen beschattet werden. Allgemeine Managementempfehlungen sind dem Anhang zu entnehmen.

9 Zusammenfassung

Das Ziel dieser Studie war die Aufklärung der erfolgreichen Wettbewerbsstrategie von *Heracleum mantegazzianum*. In der vergleichenden Studie wurde die Morphologie von Individuen sowie die Demographie von Populationen in verschiedenen Individuendichten untersucht. Dazu wurden in 5 Populationen in Hessen die Entwicklungsschicksale von *H. mantegazzianum*-Individuen in *Subpopulationen hoher* und *geringer Individuendichte* in Daueruntersuchungsflächen verfolgt. Hierbei können die *Subpopulationen geringer Individuendichte* als frühe, die *Subpopulationen hoher Individuendichte* als späte Besiedlungsstadien aufgefasst werden. Die Untersuchung erfolgte in zwei Untersuchungsintervallen von 2002 bis 2003 und 2003 bis 2004.

Im ersten Untersuchungsintervall, dessen Ende durch den extrem warmen und teilweise sehr trockenen Sommer 2003 bestimmt war, waren die Populationen durch eine hohe Mortalitätsrate aller Entwicklungsstadien sowie einen hohen Anteil an reproduktiven Individuen gekennzeichnet. Die entstandenen Bestandeslücken bedingten im folgenden Jahr eine große Anzahl kleiner Individuen sowie eine starke Entwicklung von mittelgroßen zu großen vegetativen Individuen. Dadurch wurde nach dem Rückgang der Populationen im ersten Untersuchungsintervall im zweiten Untersuchungsintervall ein sehr starkes Populationswachstum beobachtet. Dies führte zu einer Populationsstruktur, die nicht im Gleichgewicht mit den herrschenden Umweltbedingungen war. Aus diesem Grunde wurden für den Vergleich der Subpopulationen unterschiedlicher Dichte vorwiegend die Daten des ersten Untersuchungsintervalls verwendet.

Obwohl *H. mantegazzianum* im Mittel 40.000 Samen produziert, zeigte sich im Vergleich der Subpopulationen, dass aufgrund der sehr hohen Mortalität, insbesondere in der Jungpflanzenbank in den *Subpopulationen hoher Dichte*, die Reproduktion nicht der bedeutsamste Entwicklungsprozess ist. In *Subpopulationen hoher Individuendichte* sind vor allem der Verbleib in einem Stadium (d. h. Stagnation) und in *Subpopulationen geringer Individuendichte* Wachstum von großer Bedeutung. Diese Unterschiede in der Entwicklung führen zu einer verringerten Generationszeit von 3 Jahren in *Subpopulationen geringer Individuendichte* gegenüber mehr als 5 Jahren bei *hoher Dichte*.

Diese deutlichen Unterschiede konnten nach der Auswertung der morphologischen Daten durch folgende Wettbewerbsstrategie erklärt werden:

Die Konkurrenzstärke von *H. mantegazzianum* ergibt sich aus dem Wettbewerb um die Ressource Licht. Mit einem relativ geringen Einsatz an Biomasse kann *H. mantegazzianum* in einem relativ frühen Entwicklungsstadium durch die Verlängerung eines einzelnen Blattstiels eine große photosynthetisch aktive Fläche in geringem Abstand über das Niveau der umgebenden Vegetation ausbreiten und somit deren Lichtaufnahme einschränken („Emergenten-Strategie“). Durch seine Wirkung auf die Ressource Licht wirkt *H. mantegazzianum* hier als „ecosystem engineer“. Aufgrund der Beschattung durch diese zusätzliche Vegetationsschicht kommt es zur Strukturveränderung der Vegetation, die in den *Subpopulationen hoher Individuendichte*, in denen es zur Ausbildung eines Blätterdaches durch *H. mantegazzianum* kommt, mit dem Fehlen der unteren Krautschicht einhergeht. Die „Emergenten-Strategie“ begünstigt in den *Subpopulationen geringer Dichte* schon relativ frühe Entwicklungsstadien durch eine hohe Lichtabsorption, die zur Einlagerung von Reservestoffen führt, so dass hier im Vergleich zur *hohen Dichte*, bei der diese Stadien aufgrund der Lichtkonkurrenz mit adulten Individuen in der Entwicklung stagnieren, eine verkürzte Generationszeit beobachtet wird.

10 Summary

The objective of the present study was the analysis of the successful competition strategy of *Heracleum mantegazzianum*. In this comparative study, morphology of individuals and demography of populations was investigated in stands (in the following called subpopulations) of different density of individuals using matrix models (elasticity, LTRE, ...), log-linear analysis and logistic regression. We described differences in vegetation structure between open and dense subpopulations and tried to answer the following questions: (i) are there life-cycle differences between dense and open stands, and (ii) what are the reasons for possible life cycle variation.

To this end, permanent plots (of 1.0 × 2.5 m size) were established in five populations in Hessen in order to follow the fate of *H. mantegazzianum* individuals. In each population, these permanent plots covered subpopulations of high and low density.

Populations of low densities can be interpreted as early stages of colonisation whereas subpopulations of high density represent later stages.

Investigations were carried out during the summer of three consecutive seasons, 2002 through 2004, and thus covered two population transitions, i.e. from 2002 to 2003 and from 2003 to 2004. In the first period, which was affected by hot and dry weather conditions in summer 2003, populations were characterised by high mortality rates of all life-cycle stages as well as high proportions of reproductive individuals. In the following season, gaps left by the dead flowering individuals of 2003 led to high numbers and proportions of small individuals and to accelerated development of medium-size individuals into large vegetative individuals. This resulted in a pronounced population growth during the second period (transition) in contrast to the regression of populations during the first one. As a consequence, population structure in 2004 was not at equilibrium with environmental conditions. Therefore, data of the first observation period were primarily used for comparing subpopulations of different individual density.

Although *H. mantegazzianum*-individuals on average produce 40,000 seeds the comparison of subpopulations showed, that reproduction is not the most important developmental process of the life cycle, which may be due to high offspring mortality, especially in the seedling bank in areas of high density. In subpopulations of high density of individuals, stasis (i.e. remaining in the same stage during an observation

period) is most important, whereas in subpopulations of low density growth of individuals into a higher stage has the strongest effect on population growth. Consequently, subpopulations of low density had a shortened generation time of three years as compared to more than five years in subpopulations of high density. After analysis of morphological data, these differences in the life-cycle between subpopulations of different densities could be explained by the following competition strategy:

The great competitiveness of *H. mantegazzianum* results from its superiority in the competition for light, which is achieved by the species' "emergence strategy". Already in relatively early developmental stages *H. mantegazzianum* can lift a large photosynthetically active surface just above the surrounding (resident) vegetation. This is achieved with only moderate investment of biomass by extension of its leaf stalks.

Through its effect on the availability of light to other plants *H. mantegazzianum* may thus act as an ecosystem engineer. The light consumption of this additional *H. mantegazzianum* leaf layer may result in changes in the structure of the overtopped vegetation. In subpopulations of high density, which form a closed canopy of *H. mantegazzianum* leaves shading results in a substantial decline or even complete loss of the lower herb layers.

The "emergence strategy" is especially beneficial to *H. mantegazzianum* individuals in subpopulations of low density where it enables younger developmental stages to absorb copious light resulting in an early storage of assimilates. In contrast, in dense subpopulations earlier/younger developmental stages experience strong competition by conspecific adults retarding their development and leading to longer generation times as compared to subpopulations of low density.

11 Literatur

- Adolphi, K. (1995): Neophytische Kultur- und Anbaupflanzen als Kulturflüchtlinge des Rheinlandes. Martina Galunder-Verlag, Wiehl.
- Agrawal, A.A. & Kotanen, P.M. (2003): Herbivores and the success of exotic plants: a phylogenetically controlled experiment. *Ecology Letters*, 6, 712-715.
- Allee, W.C., Emerson, A.E., Park, O., & Schmidt, K.P. (1949): Principles of animal ecology. W. B. Sanders, Philadelphia.
- Allendorf, F.W. & Lundquist, L.L. (2003): Introduction: Population biology, evolution, and control of invasive species. *Conservation Biology*, 17, 24-30.
- Alpert, P., Bone, E., & Holzapfel, C. (2000): Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 3, 52 -66.
- Andersen, U.V. (1994): Sheep grazing as a method of controlling *Heracleum mantegazzianum*. In *Ecology and management of invasive riverside plants* (Hrsg. L.C. de Waal, L. Child, P.M. Wade & J.H. Brock), S. 77-91. Wiley & Sons, Chichester.
- Andrewartha, H.G. & Birch, L.C. (1984): The ecological web. University of Chicago Press, Chicago.
- Armstrong, R.A. & McGehee, R. (1976): Coexistence of species competing for shared resources. *Theoretical Population Biology*, 9, 317-328.
- Baker, H.G. (1965): Characteristics and Modes of Origins of Weeds. In *The Genetics of Colonizing Species* (Hrsg. H.G. Baker & G.L. Stebbins), S. 141-172. Academic Press, London.
- Baker, H.G. (1974): The evolution of weeds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 5.
- Baker, H.G. (1986): Patterns of plant invasion in North America. In *Ecology of Biological Invasions of North America and Hawaii* (Hrsg. H.A. Mooney & J.A. Drake), S. 44-57. Springer, New York.
- Baruch, Z. & Goldstein, G. (1999): Leaf construction cost, nutrient concentration, and net CO₂ assimilation of native and invasive species in Hawaii. *Oecologia*, 121, 183-192.
- Baskin, J.M. & Baskin, C.C. (1979): Studies on the autecology and population biology of the weedy monocarpic perennial *Pastinaca sativa*. *Journal of Ecology*, 67, 601-610.
- Batista, W.B., Platt, W.J., & Macchiavelli, R.E. (1998): Demography of a shade-tolerant tree (*Fagus grandifolia*) in a hurricane-disturbed forest. *Ecology*, 79, 38-53.
- Bazzaz, F.A., Chiariello, N.R., Coley, P.D., & Pitelka, L.F. (1987): Allocating resources to reproduction and defence. *Bioscience*, 37, 58-67.
- Beer, G. (1999): Eine Idee von der Geographie der Pflanzen - oder "Im Schatten Alexander von Humboldts". Dr. med. Friedrich Stromeyer und seine Briefe aus Frankreich 1801-1802 an seine Familie in Göttingen. In *Museumsbrief*, Bd. Nr. 18, 1999. Museum der Göttinger Chemie, Göttingen.
- Begon, M., Harper, J.L., & Townsend, C.R. (1990): *Ecology: individuals, populations, and communities*. Blackwell Scientific, Oxford.
- Beissinger, S.R. & Mccullough, D.R., Hrsg. (2002): *Population viability analysis* 577 S. University of Chicago Press, Chicago.

- Beissinger, S.R. & Westphal, M.I. (1998): On the use of demographic models of population viability in endangered species management. *Journal of Wildlife Management*, 62, 821-841.
- Beklemishev, V.N. (1960): Spatial and Functional Structure of Populations. *Bull. MOIP, sect. Biol.*, 65, 41-50.
- Bell, G. (1980): The costs of reproduction and their consequences. *American Naturalist*, 116, 45-76.
- Bender, M.H., Baskin, J.M., & Baskin, C.C. (2000): Ecological life history of *Polymnia canadensis*, a monocarpic species of the North American Temperate Deciduous Forest: Demography. *Plant Ecology*, 147, 117-136.
- Benton, T.G. & Grant, A. (1999): Elasticity analysis as an important tool in evolutionary and population ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 14, 467-471.
- Berryman, A.A. (2002): Population: a central concept for ecology? *Oikos*, 97, 439-442.
- Binggeli, P. (1996): A taxonomic, biogeographical and ecological overview of invasive woody plants. *Journal of Vegetation Science*, 7, 121-124.
- Binggeli, P., Hall, J.B., & Healy, J.R. (1998): Overview of invasive woody plants in the tropics, University of Wales, Bangor.
- Bishop, Y.M.M., Fienberg, S.E., & Holland, P.W. (1975): *Discrete Multivariate Analyses: Theory and Practice*. MIT Press, Cambridge.
- Blossey, B. & Nötzold, R. (1995): Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants: a hypothesis. *Journal of Ecology*, 83, 887-889.
- BMU (1998): Bericht der Bundesregierung nach dem Übereinkommen über die biologische Vielfalt. Nationalbericht biologische Vielfalt. Bundesministerium für Umwelt, Naturschutz und Reaktorsicherheit, Ref. Öffentlichkeitsarbeit, Bonn.
- Böcker, R., Gebhardt, H., Konold, W., & Schmidt-Fischer, S., Hrsg. (1995): *Gebietsfremde Pflanzenarten: Auswirkungen auf einheimische Arten, Lebensgemeinschaften und Biotope - Kontrollmöglichkeiten und Management*. Ecomed, Landsberg.
- Botkin, D.B. (2001): The naturalness of biological invasions. *Western North American Naturalist*, 61, 261-266.
- Boucher, D.H. (1997): General patterns of age-by-stage distributions. *Journal of Ecology*, 85, 235-240.
- Boyce, M. (1992): Population viability analysis. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 23, 481-506.
- Brault, S. & Caswell, H. (1993): Pod-specific demography of killer whales (*Orcinus orca*). *Ecology*, 74, 1444-1454.
- Brothers, T.S. & Spingarn, A. (1992): Forest fragmentation and alien plant invasion of central Indiana old-growth forests. *Conservation Biology*, 6, 91-100.
- Bullock, J.M., Clear Hill, B., & Silvertown, J. (1994): Demography of *Cirsium vulgare* in a grazing experiment. *Journal of Ecology*, 82, 101-111.
- Burgman, M.A., Ferson, S., & Akçakaya, H.R. (1993): *Risk assessment in conservation biology*. Chapman & Hall, London.
- Burke, M.J.W. & Grime, J.P. (1996): An experimental study of plant community invasibility. *Ecology*, 77, 776-790.
- Burki, C. & Nentwig, W. (1997): Comparison of herbivore insect communities of *Heracleum sphondylium* and *H. mantegazzianum* in Switzerland (Spermatophyta: Apiaceae). *Entomologia Generalis*, 22, 147-155.

- Byers, D.L. & Waller, D.M. (1999): Do plant populations purge their genetic load? Effects of population size and mating history on inbreeding depression. *Annual Reviews in Ecology and Systematics*, 30, 479-513.
- Caffrey, J.M. (1994): Spread and management of *Heracleum mantegazzianum* (Giant Hogweed) along Irish river corridors. In *Ecology and management of invasive riverside plants* (Hrsg. L.C.d. Waal, L.E. Child, P.M. Wade & J.H. Brock), S. 67-76. Wiley & Sons, Chichester.
- Cain, S.A. (1944): *Foundations of plant geography*. Harper & Brothers, New York.
- Callaway, R.M. & Aschehoug, E.T. (2000): Invasive plants versus their new and old neighbors: a mechanism for exotic invasion. *Science*, 290, 521-523.
- Calzada, J.P.V., Crane, C.F., & Stelly, D.M. (1996): Botanyapomixis: the asexual revolution. *Science*, 274, 1322-1323.
- Case, T.J. (1990): Invasion resistance arises in strongly interacting species-rich model competition communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences (PNAS)*, 87, 9610-9614.
- Case, T.J. (1991): Invasion resistance, species build-up and community collapse in metapopulation models with interspecies competition. *Biological Journal of the Linnean Society*, 42, 239-266.
- Caswell, H. (1978): A general formula for the sensitivity of population growth rate to changes in life history parameters. *Theoretical Population Biology*, 14, 215-230.
- Caswell, H. (1989): *Matrix population models: construction, analysis, and interpretation*. Sinauer, Sunderland.
- Caswell, H. (1996): Second derivatives of population growth rate: calculation and applications. *Ecology*, 77, 870-879.
- Caswell, H. (2001): *Matrix population models: construction, analysis, and interpretation*. 2. Aufl. Sinauer Associates, Sunderland.
- Caughley, G. (1977): *Analysis of vertebrate populations*. Wiley, New York.
- Caughley, G. & Gunn, A. (1996): *Conservation biology in theory and practice*. Blackwell Science, Cambridge.
- Chesson, P. (1991): A need for niches? *Trends in Ecology & Evolution*, 6, 26-28.
- Childs, D.Z., Rees, M., Rose, K.E., Grubb, P.J., & Ellner, S.P. (2003): Evolution of complex flowering strategies: an age and size-structured integral projection model approach. *Proceedings of the Royal Society*, 270, 1829-1838.
- Clay, K. (2003): Parasites lost. *Nature*, 421, 585-586.
- Coblentz, B.E. (1978): The effects of feral goats (*Capra hircus*) on island ecosystems. *Biological Conservation*, 13, 279-286.
- Colautti, R.I. & Macisaac, H.J. (2004): A neutral terminology to define 'invasive' species. *Diversity and Distributions*, 10, 135-141.
- Cole, L.C. (1957): Sketches of general and comparative demography. In *Population Regulation* (Hrsg. R.H. Tamarin). Dowden, Hutching & Ross, New York.
- Coley, P.D., Bryant, J.P., & Chapin, F.S. (1985): Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science*, 230, 895-899.
- Connell, J.H. (1978): Diversity in Tropical Rain Forests and Coral Reefs. *Science*, 199, 1302-1310.
- Cornell, H.V. & Karlson, R.H. (1997): Local and regional processes as controls of species richness. In *Spatial ecology the role of space in population dynamics and*

- interspecific interactions (Hrsg. D. Tilman & P. Kareiva), S. 250–268. Princeton University Press, Princeton.
- Cousens, R. & Mortimer, M. (1995): Dynamics of weed populations. Cambridge University Press, Cambridge.
- Cousens, R. & Mortimer, M. (1995): Dynamics of weed populations. University Press, Cambridge.
- Crawley, M.J. (1987): What makes a community invasible? In Colonization, succession and stability. The 26th Symposium of the British Ecological Society held with the Linnean Society of London (Hrsg. A.J. Gray, M.J. Crawley & P.J. Edwards), S. 429-454, Oxford.
- Crawley, M.J., Hrsg. (1997): Plant ecology. Blackwell Scientific.
- Crawley, M.J., Brown, S.L., Heard, N.S., & Edwards, G.R. (1999): Invasion-resistance in experimental grassland communities: species richness or species identity? *Ecological Letters*, 2, 140–148.
- Crawley, M.J., Edwards, P.J., & Gray, A.J., Hrsg. (1987): Colonization, succession and stability. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Crawley, M.J., Harvey, P.H., & Purvis, A. (1996): Comparative ecology of the native and alien floras of the British Isles. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B : Biological Sciences (Biol. Trans. R. Soc. B)*, 351, 1251 –1259.
- Cronk, Q.B. & Fuller, J.L. (1995): Plant invaders. Chapman and Hall, London.
- Crooks, J.A. (2002): Characterizing ecosystem-level consequences of biological invasions: the role of ecosystem engineers. *Oikos*, 97, 153-166.
- Crouse, D.T., Crowder, L.B., & Caswell, H. (1987): A stage-based population model for loggerhead sea turtles and implications for conservation. *Ecology*, 68, 1412-1423.
- Cushing, J.M. & Yicang, Z. (1994): The net reproductive value and stability in structured population models. *Natural Resource Modeling* 8, 4, 1-37.
- Daehler, C.C. (1998): The taxonomic distribution of invasive angiosperm plants, ecological insights and comparison to agricultural weeds. *Biological conservation*, 84, 167–180.
- Daehler, C.C. (2001): Two ways to be an invader, but one is more suitable for ecology. *ESA Bulletin*, 8, 101-102.
- Daehler, C.C. & Strong, D.R. (1997): Reduced herbivore resistance in introduced smooth cordgrass (*Spartina alterniflora*) after a century of herbivore-free growth. *Oecologia*, 110, 99–108.
- D'Antonio, C.M. & Vitousek, P.M. (1992): Biological invasions by exotic grasses, the grass/fire cycle and global change. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 23, 63-87.
- Darwin, C. (1859): The origin of species by means of natural selection. Murray, London.
- Darwin, C. & Wallace, A. (1858): On the tendency of species to form varieties; and on the perpetuation of varieties and species by natural means of selection. *Journal of the Proceedings of the Linnean Society, Zoology* 3, 45-62.
- Davis, M.A., Grime, J.P., & Thompson, K. (2000): Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology*, 88, 528-534.
- Davis, M.A. & Thompson, K. (2000): Eight ways to be a colonizer; two ways to be an invader. *Bulletin of the Ecological Society of America*, 81, 226-230.
- Davis, M.A., Thompson, K., & Grime, J.P. (2001): Charles S. Elton and the dissociation of invasion ecology from the rest of ecology. *Diversity and Distribution*, 7, 97-102.

- De Candolle, A.P. (1820): Essai Élémentaire de Géographie Botanique. F.G. Levrault. Strasbourg.
- De Candolle, A.P. (1855): Géographie botanique. Masson, Paris.
- De Jong, T.J. & Klinkhamer, P.G.L. (1989): Size-dependency of sex-allocation in hermaphroditic, monocarpic plants. *Functional Ecology*, 3, 201-206.
- De Jong, T.J., Klinkhamer, P.G.L., Geritz, S.A.H., & Van Der Meijden, E. (1989): Why biennials delay flowering: an optimization model and field data on *Cirsium vulgare* and *Cynoglossum officinale*. *Acta Botanica Neerlandica*, 38, 41–55.
- De Kroon, H., Plaisier, A., Van Groenendael, J., & Caswell, H. (1986): Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology*, 67, 1427-1431.
- De Kroon, H., Van Groenendael, J., & Ehrlén, J. (2000): Elasticities: A review of methods and models limitation. *Ecology*, 81, 607-618.
- De Matos, M.B. & Silva Matos, D.M. (1998): Mathematical constraints on transition matrix elasticity analysis. *Journal of Ecology*, 86, 706-708.
- DeFerrari, C.M. & Naiman, R.J. (1994): A multi-scale assessment of the occurrence of exotic plants on the Olympic Peninsula, Washington. *Journal of Vegetation Science*, 5, 247-258.
- Deutschewitz, K., Lausch, A., Kühn, I., & Klotz, S. (2003): Native and alien plant species richness in relation to spatial heterogeneity on a regional scale in Germany. *Global Ecology & Biogeography*, 12, 299–311.
- Di Castri, F. (1989): History of biological invasions with special emphasis on the Old World. In *Biological Invasions: a Global Perspective* (Hrsg. J.A. Drake, H.A. Mooney, F. di Castri, R.H. Groves, F.J. Kruger, M. Rejmánek & M. Williamson). Wiley, Chichester.
- Di Castri, F. (1990): Biological invasions in Europe and the Mediterranean Basin. In (Hrsg. F. di Castri, A.J. Hansen & M. Debussche), Bd. 65, S. 3-16. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Dierschke, H. (1984): Ein *Heracleum mantegazzianum*-Bestand im NSG "Heiliger Hain" bei Gifhorn (Nordwestdeutschland). *Tuexenia*, 4, 251-254.
- Doyle, U. (1998): Gebietsfremde Organismen in Deutschland – Ergebnisse eines Arbeitsgesprächs des Umweltbundesamtes im März 1998. In *Gebietsfremde Organismen in Deutschland*, Bd. 55/99, S. 5-16. Umweltbundesamt, Berlin.
- Drake, J.A. (1990): The mechanics of community assembly and succession. *Journal of Theoretical Biology*, 147, 213–233.
- Drake, J.A., Mooney, H.A., Di Castri, F., Groves, R.H., Kruger, F.J., Rejmánek, M., & Williamson, M., Hrsg. (1989): *Biological invasions. A global perspective*. Bd. 37 *Scope*, 525 S. John Wiley & Sons, Chichester, New York, Brisbane, Toronto, Singapore.
- Drayton, B. & Primack, R.B. (1999): Experimental extinction of garlic mustard (*Allaria petiolata*) populations: implications for weed science and conservation biology. *Biological Invasions*, 1, 159-167.
- Drever, J.C. & Hunter, J.A. (1970): Giant Hogweed dermatitis. *Scottish Medical Journal*, 15, 315-319.
- Dukes, J.S. (2001): Biodiversity and invasibility in grassland microcosms. *Oecologia*, 126, 563-568.
- Dukes, J.S. & Mooney, H.A. (1999): Does global change increase the success of biological invaders? *Trends in Ecology & Evolution*, 14, 135-139.

- Ebert, T.A. (1999): Plant and animal populations: methods in demography. Academic Press, San Diego.
- Eckstein, R.L. & Karlsson, P.S. (2001): The effects of reproduction on nitrogen use-efficiency of three species of the carnivorous genus *Pinguicula*. *Journal of Ecology*, 89, 798–806.
- Edgar, C.C. (1971): Papyrus Cairo Zenon 59 236. Bd.II.
- Edwards, K.R., Adams, M.S., & Kvet, J. (1998): Differences between European native and American invasive populations of *Lythrum salicaria*. *Applied Vegetation Science*, 1, 267-280.
- Ehrlén, J. (1999): Modelling and measuring plant life histories. In *Life history evolution in plants* (Hrsg. T.O. Vuorisalo & P.K. Mutikainen), S. 27-61. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Ehrlén, J. (2000): The dynamics of plant populations: does the history of individuals matter? *Ecology*, 81, 1675-1684.
- Ellenberg, H. (1996): *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht*. Ulmer, Stuttgart.
- Ellenberg, H., Weber, H.E., Düll, R., Wirth, V., Werner, W., & Paulißen, D. (1991): Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica*, 18, 1–248.
- Ellstrand, N.C. & Schierenbeck, K.A. (2000): Hybridization as a stimulus for the evolution of invasiveness in plants? *Proceedings of the National Academy of Sciences (PNAS)*, 97, 7043-7050.
- Elton, C.S. (1958): *The ecology of invasions by animals and plants*. London.
- Enright, N.J., Franco, M., & Silvertown, J. (1995): Comparing plant life histories using elasticity analysis: the importance of life span and the number of life-cycle stages. *Oecologia*, 104, 79-84.
- Enright, N.J. & Ogden, J. (1979): Application of transition matrix models in forest dynamics: *Araucaria* in Papua New Guinea and *Nothofagus* in New Zealand. *Australian Journal of Ecology*, 4, 3-23.
- Fehn, H., Hrsg. (1960): *Das Land und seine Natur*. Deutscher Planungsatlas Bd. 5 Bayern. Selbstverlag Akademie für Raumforschung und Landesplanung, Hannover.
- Fingleton, B. (1984): *Models of category counts*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Fox, M.D. & Fox, B.J. (1986): The susceptibility of natural communities to invasion. In *Ecology of Biological Invasions: An Australian Perspective* (Hrsg. R.H. Groves & J.J. Burdon), S. 57-66. Australian Academy of Science, Canberra.
- Franco, M. & Silvertown, J. (2004): A comparative demography of plants based upon elasticities of vital rates. *Ecology*, 85, 531–538.
- Frankham, R. & Ralls, K. (1998): Conservation biology: inbreeding leads to extinction. *Nature*, 392, 441-442.
- Gagnidze, R.I. (1974): Botaniko-geograficheskiy analiz florotsenoticheskogo kompleksa subalpiyskogo visokotravja Kavkasa. Metsnierba, Tbilisi.
- Gams, H. (1960): Problems of taxonomy and distribution in the European flora. *Feddes Repert*, 63, 226.
- Gause, G.F. (1937): Experimental populations of microscopic organisms. *Ecology*, 18, 173–179.
- Gibson, S.W., Tiley, G.E.D., & Philp, B. (1995): The impact of invasive weeds on riverine flora in Scotland: a preliminary report. Report to Scottish Natural Heritage, Edinburgh.

- Ginzburg, L., Slobodkin, K., Johnson, K., & Bindman, A.G. (1982): Quasiextinction probabilities as a measure of impact on population growth. *Risk Analysis*, 2, 171-181.
- Glowka, L., Burhenne-Guilimin, F., & Syngé, H. (1994): A guide to the convention on biological diversity. IUCN, Gland.
- Golubov, J., Mandujano, M.C., Franco, M., Montaña, C., Eguiarte, L.E., & López-Portillo, J. (1999): Demography of the invasive woody perennial *Prosopis glandulosa* (honey mesquite). *Journal of Ecology*, 87, 955-962.
- Grace, J. & Nelson, M. (1981): Insects and their pollen loads at a hybrid *Heracleum* site. *New Phytologist*, 87, 413-423.
- Grime, J.P. (1973): Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature*, 242, 344-347.
- Grime, J.P. (1977): Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist*, 111, 1169-1194.
- Grime, J.P. (1979): Plant strategies and vegetation processes. Wiley, New York.
- Grime, J.P. (2001): Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties. Wiley, Chichester.
- Grime, J.P., Hodgson, J.G., & Hunt, R. (1988): Comparative plant ecology. Unwin Hyman Ltd, London.
- Grinnell, J. (1917): The Niche-Relationships of the California Thrasher. *The Auk*, 43, 427-433.
- Gross, K.L. (1981): Predictions of fate from rosette size in four 'biennial' plant species: *Verbascum thapsus*, *Oenothera biennis*, *Daucus carota* and *Tragopogon dubius*. *Oecologia*, 48, 209-213.
- Grossheim, A.A. (1967): Flora Kavkasa. Nauka, Leningrad.
- Grotkopp, E.M., Rejmánek, M., & Rost, T.L. (2002): Toward a causal explanation of plant invasiveness: seedling growth and life-history strategies of 29 pine (*Pinus*) species. *The American Naturalist*, 159, 396-419.
- Groves, R.H. & Burdon, J.J., Hrsg. (1986): Ecology of biological invasions: An Australian perspective. Australian Academy of Sciences, Canberra.
- Groves, R.H. & Castri, F.D., Hrsg. (1991): Biogeography of Mediterranean invasions. Cambridge University Press, Cambridge.
- Grubb, P.J. (1977): The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews*, 52, 107-145.
- Grubb, P.J. (1998): A reassessment of the strategies of plants which cope with the shortages of resources. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 1, 3-31.
- Guppy, H.B. (1917): Plants, seeds and currents in the West Indies and the Azores. Williams & Norgate, London.
- Haeupler, H. & Schönfelder, P. (1988): Atlas der Farn- und Blütenpflanzen der Bundesrepublik Deutschland. Eugen Ulmer, Stuttgart.
- Hanski (1999): Metapopulation Ecology. Oxford University Press, Oxford.
- Hanski, I. (1996): Metapopulation ecology. In *Population dynamics in ecological space and time*. (Hrsg. O.E. Rhodes, R.K. Chesser & M.H. Smith), S. 13-43. University Chicago Press, Chicago.
- Hanski, I. & Gilpin, M. (1991): Metapopulation dynamics: Brief history and conceptual domain. *Biological Journal of the Linnean Society*, 42.
- Hardin, G. (1960): The competitive exclusion principle. *Science*, 131, 1292-1297.

- Harper, J.L. (1977): The population biology of plants. Academic Press, London.
- Harrison, S. (1999): Local and regional diversity in a patchy landscape: native, alien, and endemic herbs on serpentine. *Ecology*, 80.
- Hartmann, H. (1957): Studien über die vegetative Fortpflanzung in den Hochalpen. *Jahresbericht der Naturforschenden Gesellschaft Graubündens*, 86, 3-3.
- Harvell, C.D., Caswell, H., & Simpson, P. (1990): Density effects in a colonial monoculture: Experimental studies with a marine bryozoan (*Membranipora membranacea* L.). *Oecologia*, 82, 227-237.
- Heger, T. (2000): Biologische Invasionen als komplexe Prozesse: Konsequenzen für den Naturschutz. *Natur und Landschaft*, 75, 250-255.
- Hegi, G. (1926): *Illustrierte Flora Von Mitteleuropa*. Lehmanns, München.
- Hengeveld, R. (1989): *Dynamics of biological invasions*. Chapman & Hall, London.
- Heppell, S.S., Crowder, L.B., & Caswell, H. (2000): Life histories and elasticity patterns: perturbation analysis for species with minimal demographic data. *Ecology*, 81, 654-665.
- Herms, D.A. & Mattson, W.J. (1992): The dilemma of plants: to grow or defend. *Quarterly Review of Biology*, 67, 283-335.
- Higgins, S. & Richardson, D.M. (1998): Pine invasions in the southern hemisphere: modeling interactions between organisms, environment and disturbance. *Plant Ecology*, 135.
- Higgins, S.I., Richardson, D.M., Cowling, R.M., & Trinder-Smith, T.H. (1999): Predicting the landscape-scale distribution of alien plants and their threat to plant diversity. *Conservation Biology*, 13, 303-313.
- Hobbs, R.J. & Huenneke, L.F. (1992): Disturbance, diversity, and invasion: Implications for conservation. *Conservation Biology*, 6, 324-337.
- Hobbs, R.J. & Humphries, S.E. (1995): *An Integrated Approach to the Ecology and Management of Plant Invasions*. *Conservation Biology*, 9, 761-770.
- Hobbs, R.J. & Mooney, H.A. (1985): Community and population dynamics of serpentine grassland annuals in relation to gopher disturbances. *Oecologia*, 67, 342-351.
- Hoffmann, A.A. & Parsons, P.A. (1991): *Evolutionary genetics and environmental stress*. Oxford University Press, New York.
- Hoffmann, W.A. (1999): Fire and population dynamics of woody plants in a neotropical savanna: matrix model projections. *Ecology*, 80, 1354-1369.
- Hood, G. (2004): PopTools.Version 2.6, build 2. www.cse.csiro.au/poptools/index.htm, letzte Bearbeitung: 25. 02. 2004. geladen am: 27. 03. 2004
- Horvitz, C., Schemske, D.W., & Caswell, H. (1997): The relative "importance" of life-history stages to population growth: prospective and retrospective analyses. In *Structured-population models in marine, terrestrial, and freshwater systems* (Hrsg. S. Tuljapurkar & H. Caswell), S. 247-271. Chapman & Hall, New York.
- Horvitz, C.C., Pacarella, J.B., Mcmann, S., Freedman, A., & Hofstetter, R.H. (1998): Functional roles of invasive non-indigenous plants in hurricane-affected subtropical hardwood forests. *Ecological Applications*, 8, 947-974.
- Hosmer, D.W. & Lemeshow, S. (2001): *Applied logistic regression*. Textbook and solutions manual. 2. Aufl. John Wiley and Sons, New York.
- Huenneke, L.F., Hamburg, S.P., Koide, R., Mooney, H.A., & Vitousek, P.M. (1990): Effects of soil resources on plant invasion and community structure in Californian serpentine grassland. *Ecology*, 71, 478-491.

- Huffaker, C., Berryman, A., & Turchin, P. (1999): Dynamics and regulation of insect populations. In Ecological entomology (Hrsg. C.B. Huffaker & A.P. Gutierrez), S. 269-312. John Wiley & Sons, New York.
- Humboldt, A.V. (1817): Ideen zu einer Geographie der Pflanzen nebst einem Naturgemaelde der Tropenlaender. In A. von Humboldt und Aime Bonpland's Reise. 1. Abt., Bd. I. Tübingen.
- Husband, B.C. & Schemske, D.W. (1996): Evolution of the magnitude and timing of inbreeding depression in plants. *Evolution*, 50, 54-70.
- Huston, M.A. (1979): A general hypothesis of species diversity. *American Naturalist*, 113, 81-101.
- Hutchinson, G.E. (1950): Survey of contemporary knowledge of biogeochemistry. 3. The biogeochemistry of vertebrate excretion. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 96, 1-554.
- Hutchinson, G.E. (1957): Concluding Remarks, Population Studies: Animal Ecology and Demography. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22, 415-427.
- Hutchinson, G.E. (1959): Homage to Santa Rosalia; or, why are there so many kinds of animals? *The American Naturalist*, 93, 145-59.
- Hutchinson, G.E. (1961): The Paradox of the Plankton. *The American Naturalist*, 95, 137-145.
- Jackson, J.B., Buss, L.W., & Cook, R.E. (1985): Population biology and evolution in clonal organisms. Yale University Press, New Haven.
- Jones, C.G., Lawton, J.H., & Shachak, M. (1994): Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, 69, 373-386.
- Kachi, N. (1983): Population dynamics and life-history strategy of *Oenothera erythrosepala* in a sand dune system, University of Tokyo, Tokyo.
- Kachi, N. & Hirose, T. (1985): Population dynamics of *Oenothera glazioviana* in a sand-dune system with special reference to the adaptive significance of size-dependent reproduction. *Journal of Ecology*, 73, 887-901.
- Kalb, M. & Vent-Schmidt, V. (1981): Das Klima von Hessen. Hessisches Landesamt für Ernährung, Landwirtschaft und Landentwicklung, Wiesbaden.
- Kamysev (1959): A contribution to the classification of anthropochores [russ]. *Bot. Zurn.*, 44, 1613-1616.
- Kawano, S., Hiratsuka, A., & Hayashi, K. (1982): The productive and reproductive biology of flowering plants. V. Life history characteristics and survivorship of *Erythronium japonicum*. *Oikos*, 38, 129-149.
- Kaye, T.N., Pendergrass, K.L., Finley, K., & Kauffman, J.B. (2001): The effect of fire on the population viability of an endangered prairie plant. *Ecological Applications*, 11, 1366-1380.
- Keane, R.M. & Crawley, M.J. (2002): Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology & Evolution*, 17, 164-170.
- Kegel, W. (1976): Geologische Karte von Hessen 1 : 25 000, Bl. 5417 Wetzlar. Hessisches Landesamt für Bodenforschung, Wiesbaden.
- Klinkhamer, P.G.L., De Jong, T.J., & Meelis, E. (1991): The control of flowering in the monocarpic perennial *Carlina vulgaris*. *Oikos*, 61, 88-95.
- Kobe, R.K., Pacala, S.W., & Silander, J.A. (1995): Juvenile tree survivorship as a component of shade tolerance. *Ecological Application*, 96, 517-532.

- Koerselman, W. & Meuleman, A.F.M. (1996): The vegetation N: P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation. *Journal of Applied Ecology*, 33, 1441-1450.
- Kolar, C.S. & Lodge, D.M. (2001): Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends in Ecology & Evolution*, 16, 199-204.
- Kolbek, J., Lecjaksová, S., & Härtel, H. (1994): The integration of *Heracleum mantegazzianum* into the vegetation - an example from central Bohemia. *Biologia*, 49, 41-51.
- Kornberg, H. & Williamson, M.H. (1986): Quantitative aspects of the ecology of biological invasions. London.
- Korneck, D., Schnittler, M., & Vollmer, I. (1996): Rote Liste der Farn- und Blütenpflanzen (Pteridophyta et Spermatophyta) Deutschlands. In Heft 28: Schriftenreihe für Vegetationskunde, S. 21-187. Bundesamt für Naturschutz (BfN), Bonn-Bad Godesberg.
- Kotanen, P.M., Bergelson, J., & Hazlett, D.L. (1998): Habitats of native and exotic plants in Colorado short-grass steppe: a comparative approach. *Canadian Journal of Botany*, 76, 664-672.
- Kowarik, I. (1988): Zum menschlichen Einfluß auf Flora und Vegetation. *Landschaftsentwicklung und Umweltforschung*, 56, 1-280.
- Kowarik, I. (1995): Time lags in biological invasions with regard to the success and failure of alien species. In *Plant invasions - General aspects and special problems* (Hrsg. P. Pysek, K. Prach, M. Rejmánek & M. Wade), S. 15-38. SPB Academic Publishing, Amsterdam.
- Kowarik, I. (1999): Neophyten in Deutschland: quantitativer Überblick, Einführungs- und Verbreitungswege, ökologische Folgen und offene Fragen. In *Gebietsfremde Organismen in Deutschland. Ergebnisse eines Arbeitsgespräches am 5. und 6. März 1998*, S. 17-43. Umweltbundesamt, Berlin.
- Kowarik, I. (2002): Biologische Invasionen in Deutschland: zur Rolle nichteinheimischer Pflanzen. In *Neobiota*, Bd. 1, S. 5-24.
- Kowarik, I. (2003): *Biologische Invasionen: Neophyten und Neozoen in Mitteleuropa*. Ulmer, Stuttgart.
- Krätz, O. (1997): *Alexander von Humboldt*. D. W. Callway, München.
- Lacey, E.P. (1986): The genetic and environmental control of reproductive timing in a short-lived monocarpic species *Daucus carota* (Umbelliferae). *Journal of Ecology*, 74, 73-86.
- Lacy, R.C. & Ballou, J.D. (1998): Effectiveness of selection in reducing the genetic load in populations of *Peromyscus polionotus* during generations of inbreeding. *Evolution*, 52, 900-909.
- Lacy, R.C., Hughes, K.A., & Miller, P.S. (1995): *VORTEX: a stochastic simulation of the extinction process. Version 7 user's manual*. IUCN/SSC Conservation Breeding Specialist Group, Apple Valley.
- Landsberg, J., Lavorel, S., & Stol, J. (1999): Grazing response groups among understory plants in arid rangelands. *Journal of Vegetation Science*, 10, 683-696.
- Larcher, W. (2001): *Ökophysiologie der Pflanzen: Leben, Leistung und Streßbewältigung der Pflanzen in ihrer Umwelt*. Ulmer, Stuttgart.
- Lawton, J.H. (1999): Are there general laws in ecology. *Oikos*, 84, 177-192.
- Lefkovich, L.P. (1965): The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrics*, 21.

- Leibold, M.A. (1995): The niche concept revisited: mechanistic models and community context. *Ecology*, 76, 1371-1382.
- Leslie, P.H. (1945): On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika*, 33, 183-212.
- Levin, L.A., Caswell, H., Bridges, T., Di Bacco, C., & Plaia, G. (1996): Demographic responses of estuarine polychaetes to pollutants: life-table response experiments. *Ecological Application*, 6, 1295-1313.
- Levine, J.M. (2000): Species diversity and biological invasions: Relating local process to community pattern. *Science*, 288, 852-854.
- Levine, J.M. & D'antonio, C.M. (1999): Elton revisited: A review of evidence linking diversity and invasibility. *Oikos*, 87, 15-26.
- Levine, S.H. (1976): Competitive interactions in ecosystems. *The American Naturalist*, 110, 903-910.
- Levins, R. (1970): Extinction. In *Some mathematical questions in biology* (Hrsg. M. Gerstenhaber), S. 75-108. American Mathematical Society, Providence.
- Levins, R. (1979): Coexistence in a variable environment. *The American Naturalist*, 114, 765-783.
- Liddell, H.G. & Scott, R. (1968): *A Greek-English Lexicon*. 9. Aufl., Oxford.
- Lindenmayer, D.B., Clark, T.W., Lacy, R.C., & Thomas, V.C. (1993): Population viability analysis as a tool in wildlife conservation policy: With reference to Australia. *Environmental Management*, 17, 745-758.
- Lockwood, J.L., Powell, R.D., Nott, M.P., & Pimm, S.L. (1997): Assembling ecological communities in time and space. *Oikos*, 80, 549-553.
- Lodge, D.M. (1993): Biological invasions: Lessons for ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 8, 133-137.
- Lohmeyer, W. & Sukopp, H. (1992): *Agriophyten in der Vegetation Mitteleuropas*.
- Lonsdale, W.M. (1999): Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology*, 80, 1522-1536.
- Lotka, A.J. (1925): *Elements of physical biology*. Williams and Wilkins, Baltimore.
- Ludwig, D. (1996): Uncertainty and the assessment of extinction probabilities. *Ecological Application*, 6, 1067-1076.
- Ludwig, D. (1999): Is it meaningful to estimate a probability of extinction? *Ecology*, 16, 298-310.
- Luh, H.-K. & Pimm, S.L. (1993): The assembly of ecological communities: a minimalist approach. *Journal of Animal Ecology*, 62, 749-765.
- MacArthur, R.H. (1955): Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. *Ecology*, 36, 533-536.
- MacArthur, R.H. (1970): Species packing and competitive equilibrium for many species. *Theoretical Population Biology*, 1, 1-11.
- MacArthur, R.H. (1972): *Geographical ecology*. Harper & Row, New York.
- MacArthur, R.H. & Levins, R. (1967): The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. *The American Naturalist*, 101, 377-385.
- MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. (1967): *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Mack, R.N. (1996): Predicting the identity and fate of plant invaders: emergent and emerging approaches. *Biological Conservation*, 78, 107-142.

- Mack, R.N., Simberloff, D., Lonsdale, W.M., Evans, H., Clout, M., & Bazzaz, F.A. (2000): Biotic invasions: Causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications*, 10, 689-710.
- Mandenova, I.P. (1950): Kavkazskie vidi roda *Heracleum* [Species of the genus *Heracleum* from the Caucasus]. AN Gruzinskoy, Tbilisi.
- Maron, J.L. & Vila, M. (2001): When do herbivores affect plant invasion? Evidence for the natural enemies and biotic resistance hypotheses. *Oikos*, 95, 361-373.
- May, R.M. (1973): *Stability and complexity in model ecosystems*. Princeton University Press, Princeton.
- McClintock, D. (1975): *Heracleum*. In: Hybridisation and the Flora of the British Isles. In (Hrsg. C.A. Stace), S. 270. Academic Press, London.
- McGrady-Steed, J., Harris, P.M., & Morin, P.J. (1997): Biodiversity regulates ecosystem predictability. *Nature*, 390, 162-165.
- McIntyre, S. & Lavorel, S. (1994): Predicting richness of native, rare, and exotic plants in response to habitat and disturbance variables across a variegated landscape. *Conservation Biology*, 8, 521-531.
- McKay, J.K. & Latta, R.G. (2002): Adaptive population divergence: markers, QTL and traits. *Trends in Ecology & Evolution*, 17, 285-291.
- Méndez, M. & Karlsson, P.S. (2004): Between-population variation in size-dependent reproduction and reproductive allocation in *Pinguicula vulgaris* (Lentibulariaceae) and its environmental correlates. *Oikos*, 104, 59-70.
- Méndez, M. & Obeso, J.R. (1993): Size-dependent reproductive and vegetative allocation in *Arum italicum* (Araceae). *Canadian Journal of Botany*, 71, 309-314.
- Menges, E.S. (2000): Population viability analyses in plants: challenges and opportunities. *Trends in Ecology & Evolution*, 15, 51-56.
- Metcalf, J.C., Rose, K.E., & Rees, M. (2003): Gambling on an uncertain existence: evolutionary demography of monocarpic perennials. *Trends in Ecology & Evolution*, 18, 471-480.
- Meusel, H. (1943): *Vergleichende Arealkunde*. Berlin-Zehlendorf, Berlin.
- Meynen, E. & Schmithüsen, J. (1957): *Handbuch der naturräumlichen Gliederung Deutschlands*. Remagen.
- Milbau, A., Nijs, I., Van Peer, L., Reheul, D., & De Cauwer, B. (2003): Disentangling invasiveness and invasibility during invasion in synthesized grassland communities. *New Phytologist*, 159, 657-667.
- Milchunas, D.G., Lauenroth, W.K., Chapman, P.L., & Kazempour, M.K. (1989): Effects of grazing, topography, and precipitation on the structure of a semiarid grassland. *Vegetatio*, 80, 11-23.
- Mills, L.S., Doak, D.F., & Wisdom, M.J. (1999): Reliability of conservation actions based on elasticity analysis of matrix models. *Biological Conservation*, 13, 815-829.
- Mitchell, C.E. & Power, A.G. (2003): Release of invasive plants from fungal and viral pathogens. *Nature*, 421, 625-627.
- Mooney, H.A. & Drake, J.A. (1986): *Ecology of biological invasions of North America and Hawaii*. Springer, New York.
- Moore, J.L., Mouquet, N., Lawton, J.H., & Loreau, M. (2001): Coexistence, saturation and invasion resistance in simulated plant assemblages. *Oikos*, 94, 303-314.
- Morris, W.F. & Doak, D.F. (2002): *Quantitative conservation biology: theory and practice of population viability analysis*. Sinauer Associates, Sunderland.

- Morrison, M.L., Marcot, B.G., & Mannan, R.W. (1998): Wildlife-habitat relationship – concepts and applications. The University of Wisconsin Press, Madison.
- Muhlenbach, V. (1979): Contributions to the Synanthropic (Adventive) Flora of the Railroads in St. Louis, Missouri, U.S.A. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 66, 1-108.
- Müller-Schärer, H. & Steinger, T. (2004): Predicting evolutionary change in invasive, exotic plants and its consequences for plant-herbivore interactions. In *Genetics, Evolution and Biological Control* (Hrsg. L.E. Ehler, R. Sforza & T. Mateille). CABI Publishing, Wallingford.
- Müller-Westermeier, G. (1990): Klimadaten der Bundesrepublik Deutschland Zeitraum 1951-1980 (Temperatur, Luftfeuchte, Niederschlag, Sonnenschein, Bewölkung). Selbstverlag des Deutschen Wetterdienstes, Offenbach.
- Mylius, S.D. & Diekmann, O. (1995): On evolutionarily stable life-histories, optimization and the need to be specific about density-dependence. *Oikos*, 74, 218–224.
- Naeem, S., Knops, J.M.H., Tilman, D., Howe, K.M., Kennedy, T., & Gale, S. (2000): Plant diversity increases resistance to invasion in the absence of covarying extrinsic factors. *Oikos*, 91, 97-108.
- Nakhutsrishvili, G. (1999): The vegetation of Georgia (Caucasus). *Braun-Blanquetia*, 15, 5-74.
- Neubert, M.G. & Caswell, H. (2000): Demography and dispersal: calculation and sensitivity analysis of invasion speed for structured populations. *Ecology*, 81, 1613-1628.
- Newsome, A.E. & Noble, I.R. (1986): Ecological and physiological characters of invading species. In *Ecology of biological invasions: an Australian perspective* (Hrsg. R.H. Groves & J.J. Burden), S. 1-20. Australian Academy of Sciences, Canberra.
- Noble, I.R. (1989): Attributes of invaders and the invading process: terrestrial and vascular plants. In *Biological invasions: a global perspective* (Hrsg. J.A. Drake, H.A. Mooney, F. di Castri, R.H. Groves, F.J. Kruger, M. Rejmánek & M. Williamson), S. 301-313. John Wiley and Sons, Chichester.
- Noss, R.F. (1990): Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. *Conservation Biology*, 4, 355-364.
- Obeso, J.R. (2002): The cost of reproduction in plants. *New Phytologist*, 155, 321-348.
- Ochsmann, J. (1996): *Heracleum mantegazzianum* SOMMIER & LEVIER (Apiaceae) in Deutschland - Untersuchungen zur Biologie, Verbreitung, Morphologie und Taxonomie. *Feddes Repertorium*, 107, 557-595.
- Orzack, S.H. (1993): Life history evolution and population dynamics in variable environments: Some insights from stochastic demography. In *Adaptation in Stochastic Environments, Lecture Notes in Biomathematics* (Hrsg. J. Yoshimura & C. Clark), Bd. 98, S. 63-104. Springer, Berlin New York.
- Otte, A. & Franke, R. (1998): The ecology of the Caucasian herbaceous perennial *Heracleum mantegazzianum* Somm. et Lev. (Giant Hogweed) in cultural ecosystems of Central Europe. *Phytocoenologia*, 28, 205-232.
- Otte, A. & Mattonet, B. (2002): Die Bedeutung von Archäophyten in der heutigen Vegetation ländlicher Siedlungen in Deutschland. In *Adventivpflanzen - Beiträge zu Biologie, Vorkommen und Ausbreitungsdynamik von gebietsfremden Pflanzenarten in Mitteleuropa* (Hrsg. D. Brandes), S. 221 - 247. Braunschweiger Geobotanische Arbeiten 8, Universitätsbibliothek Braunschweig.

- Palmer, M.W. & Maurer, T.A. (1997): Does diversity beget diversity? A case study of crops and weeds. *Journal of Vegetation Science*, 8, 235-240.
- Parker, I.M. (2000): Invasion dynamics of *Cytisus scoparius*: A matrix model approach. *Ecological Applications*, 10, 726-743.
- Pattison, R.R., Goldstein, G., & Ares, A. (1998): Growth, biomass allocation and photosynthesis of invasive and native Hawaiian rainforest species. *Oecologia*, 117, 449-459.
- Petraitis, P.S., Latham, R.E., & Niesenbaum, R.A. (1989): The maintenance of species diversity by disturbance. *The Quarterly Review of Biology*, 64, 393-418.
- Pickett, S.T.A. & White, P.J. (1985): *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, New York.
- Pimentel, D. (2002): *Biological Invasions: Economic and Environmental Costs of Alien Plant, Animal, and Microbe Species*. CRC Press, Florida.
- Pimentel, D., Lach, L., Zuniga, R., & Morrison, D. (2000): Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States. *Bioscience*, 50, 53-65.
- Pimm, S.L. (1991): *The balance of nature?* University of Chicago Press, Chicago.
- Planty-Tabacchi, A.-M., Tabacchi, E., Naiman, R.J., Deferrari, C., & De'Camps, H. (1996): Invasibility of species-rich communities in riparian zones. *Conservation Biology*, 10, 598-607.
- Prach, K. & Pyšek, P. (1999): How do species dominating in succession differ from others? *Journal of Vegetation Science*, 10, 383-392.
- Prieur-Richard, A.H. & Lavorel, S. (2000): Invasions: the perspective of diverse plant communities. *Austral Ecology*, 25, 1-7.
- Pritchard, T. (1960): Race formation in weedy species with special reference to *Euphorbia cyparissias* L. & *Hypericum perforatum* L. In *The Biology of Weeds: a Symposium of the British Ecological Society* Hrsg. J.L. Harper), S. 61-66. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Pyle, L.E. (1995): Effects of Disturbance on Herbaceous Exotic Plant Species on the Floodplain of the Potomac River. *American Midland Naturalist*, 134, 244-253.
- Pyšek, P. (1991): *Heracleum mantegazzianum* in the Czech Republic: the dynamics of spreading from the historical perspective. *Folia Geobotanica, Phytotaxonomia*, 26, 439-454.
- Pyšek, P. (1994): Ecological aspects of invasion by *Heracleum mantegazzianum* in the Czech Republic. In *Ecology and management of invasive riverside plants* (Hrsg. L.C. de Waal, L. Child, M. Wade & J.H. Brock), S. 45-54. Wiley & Sons, Chichester.
- Pyšek, P. (1995a): On the terminology used in plant invasion studies. In *Plant invasions - General aspects and special problems* (Hrsg. P. Pyšek, K. Prach, M. Rejmánek & M. Wade), S. 71-81. SPB Academic Publishing, Amsterdam.
- Pyšek, P. (1995b): Recent trends in studies on plant invasions (1974-1993). In *Plant invasions - General aspects and special problems* (Hrsg. P. Pyšek, K. Prach, M. Rejmánek & M. Wade), S. 223-236. SPB Academic Publishing, Amsterdam.
- Pyšek, P. (1998): Is there a taxonomic pattern to plant invasions? *Oikos*, 82, 282-294.
- Pyšek, P., Kopecky, M., Jarosik, V., & Kotoková, P. (1998): The role of human density and climate in the spread of *Heracleum mantegazzianum* in the Central European landscape. *Biodiversity Letters*, 4, 9-16.

- Pyšek, P. & Prach, K. (1994): How important are rivers for supporting plant invasions? In Ecology and management of invasive riverside plants (Hrsg. L.C. de Waal, L.E. Child, P.M. Wade & J.H. Brock), S. 19-26. Wiley & Sons, Chichester.
- Pyšek, P. & Prach, K. (1993): Plant invasion and the role of riparian habitats: a comparison of four species alien to Europe. *Journal of Biogeography*, 20, 123-130.
- Pyšek, P., Prach, K., Rejmánek, M., & Wade, M., Hrsg. (1995): Plant invasions - General aspects and special problems. SPB Academic Publishing, Amsterdam.
- Pyšek, P. & Pyšek, A. (1995): Invasion by *Heracleum mantegazzianum* in different habitats in the Czech Republic. *Journal of Vegetation Science*, 6, 711-718.
- Quinn, G.P. & Keough, M.J. (2002): *Experimental Design and Data Analysis for Biologists*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Rago, P.J. & Goodyear, C.P. (1987): Recruitment mechanisms of striped bass and Atlantic salmon: comparative liabilities of alternative life histories. *American Fisheries Society Symposium*, 1, 402-416.
- Real, L.A. & Levin, S.A. (1991): Stalking the wild epsilon: the role of theory in the rise of modern ecology. In *Foundations of Ecology - Classic Papers with Commentaries*, S. 177-191. The University of Chicago Press, Chicago.
- Rees, M., Mangel, M., Turnbull, L.A., Sheppard, A., & Briese, D. (2000): The effects of heterogeneity on dispersal and colonisation in plants. In *Ecological consequences of environmental heterogeneity* (Hrsg. M. J. Hutchings, E.A. John & F. A. J. A. Stewart), S. 237-265. Blackwell, Oxford.
- Rees, M. & Rose, K.E. (2002): Evolution of flowering strategies in *Oenothera glazioviana*: an integral projection model approach. *Proceedings of the Royal Society*, 269, 1509-1515.
- Reichard, S.H. (1994): Assessing the potential of invasiveness in woody plants introduced in North America. University of Washington, Seattle.
- Reichard, S.H. & Hamilton, C.W. (1997): Predicting invasions of woody plants introduced into North America. *Conservation Biology*, 11, 193-203.
- Reinhardt, F., Herle, M., Bastiansen, F., & Streit, B. (2003): *Ökonomische Folgen der Ausbreitung von Neobiota*. Umweltbundesamt, UBA, Berlin.
- Rejmánek, M. (1989): Invasibility of plant communities. In *Biological invasions: a global perspective* (Hrsg. J. Drake, H.A. Mooney, F. di Castri, R.H. Groves, F.J. Kruger, M. Rejmánek & M. Williamson), S. 369-388. Wiley, Chichester.
- Rejmánek, M. (1996): A theory of seed plant invasiveness: the first sketch. *Biological Conservation*, 78, 171-181.
- Rejmánek, M. (2000): Invasive plants: approaches and predictions. *Austral Ecology*, 25, 497-506.
- Rejmánek, M. & Richardson, D.M. (1996): What attributes make some plant species more invasive? *Ecology*, 77, 1655-1661.
- Rice, E.L. (1974): *Allelopathy*. Academic Press, London.
- Richardson, D.M., Allsopp, N., D'antonio, C.M., Milton, S.J., & Rejmánek, M. (2000a): Plant invasion - the role of mutualism. *Biological Reviews*, 75, 65-93.
- Richardson, D.M., Cowling, R.M., & Le Maitre, D.C. (1990): Assessing the risk of invasive success in *Pinus* and *Banksia* in South African mountain fynbos. *Journal of Vegetation Science*, 1, 629-642.

- Richardson, D.M., Pyšek, P., Rejmánek, M., Barbour, M.G., Panetta, F.D., & West, C.J. (2000b): Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distribution*, 6, 93-107.
- Richardson, D.M., Williams, P.A., & Hobbs, R.J. (1994): Pine invasions in the Southern Hemisphere: determinants of spread and invasibility. *Journal of Biogeography*, 21, 511–527.
- Richerson, P., Armstrong, R., & Goldman, C.R. (1970): Contemporaneous disequilibrium, a new hypothesis to explain the paradox of the plankton. *Proceedings of the National Academy of Sciences (PNAS)*, 67, 1710-1714.
- Ricklefs, R.E. (1990): *Ecology*. 3. Aufl. Freeman, New York.
- Ridley, H.N. (1930): *The dispersal of plants throughout the world*. Reeve, Ashford.
- Rikli, M. (1903 / 1904): Die Anthropochoren und der Formenkreis des *Nasturtium palustre* DC. *Ber. Zürcherich. Bot. Ges.*, 8, 71-82.
- Robinson, J.V. & Dickerson, J.J.E. (1984): Testing the invulnerability of laboratory island communities to invasion. *Oecologia*, 61, 169–174.
- Robinson, J.V. & Edgemon, M.A. (1988): An experimental evaluation of the effect of invasion history on community structure. *Ecology*, 69, 1410–1417.
- Robinson, S.K., Thompson, F.R., Donovan, T.M., Whitehead, D.R., & Faaborg, J. (1995): Regional forest fragmentation and the nesting success of migratory birds. *Science*, 267, 1987-1990.
- Rose, K.E., Rees, M., & Grubb, P.J. (2002): Evolution in the real world: stochastic variation and the determinants of fitness in *Carlina vulgaris*. *Evolution*, 56, 1416-1430.
- Rosenzweig, M.L. (2001): The four questions: What does the introduction of exotic species do to diversity? *Evolutionary Ecology Research*, 3, 361-367.
- Rösing, F. & Findeisen, H.-K. (1969): *Geologische Karte von Hessen 1 : 25 000*, Bl. 4622 Kassel West. Hessisches Landesamt für Bodenforschung, Wiesbaden.
- Roughgarden, J., May, R.M., & Levin, S.A., Hrsg. (1989): *Perspectives in Ecological Theory*. Princeton University Press, Princeton.
- Rydgren, K. & Økland, R.H. (2002): Life-cycle graphs and matrix modelling of bryophyte populations. *Lindbergia*, 27, 81-89.
- Sæther, B.-E. & Bakke, Ø. (2000): Avian life history variation and contribution of demographic traits to the population growth rate. *Ecology*, 81, 642-653.
- Sakai, A.K., Allendorf, F.W., Holt, J.S., Lodge, D.M., Molofsky, J., With, K.A., Baughman, S., Cabin, R.J., Cohen, J.E., Ellstrand, N.C., Mccauley, D.E., O'neil, P., Parker, I.M., Thompson, J.N., & Weller, S.G. (2001): The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 32, 305-332.
- Salisbury, E. (1961): *Weeds and Aliens*. Collins, London.
- Sandlund, O., Schei, P., & Viken, A. (1999): *Invasive species and biodiversity management*. Kluwer, Dordrecht.
- Savidge, J.A. (1987): Extinction of an island forest avifauna by an introduced snake. *Ecology*, 68, 660-668.
- Sax, D.F. (2002): Equal diversity in disparate species assemblages: a comparison of native and exotic woodlands in California. *Global Ecology and Biogeography*, 11, 49-57.
- Sax, D.F. & Brown, J.H. (2000): The paradox of invasion. *Global Ecology and Biogeography*, 9, 363-371.
- Schachtschabel, P. (1954): Das pflanzenverfügbare Magnesium im Boden und seine Bestimmung. *Zeitschrift für Pflanzenernährung, Düngung und Bodenkunde*, 67, 9-23.

- Schepker, H. (1998): Wahrnehmung, Ausbreitung und Bewertung von Neophyten - Eine Analyse der problematischen nichteinheimischen Pflanzenarten in Niedersachsen, Universität Hannover, Stuttgart.
- Schönhals, E. & Sabel, K.-J. (1989): Bodenübersichtskarte von Hessen 1 : 500 000. Hessisches Landesamt für Bodenforschung, Wiesbaden.
- Schrader, L. (1986): Bodenkarte von Hessen 1 : 25 000, Bl. 5417 Wetzlar. Hessisches Landesamt für Bodenforschung, Wiesbaden.
- Schrader, L., Asthalter, K., Hentschel, G., Meisel, S., Müller, K.-H., & Thielicke, G. (1986): Erläuterungen zur Bodenkarte von Hessen 1 : 25 000 Bl. 5417 Wetzlar. Hessisches Landesamt für Bodenforschung, Wiesbaden.
- Schroeder, F. (1969): Zur Klassifizierung der Anthropochoren. *Vegetatio*, 16, 225-238.
- Schuldes, H. & Kübler, R. (1990): Ökologie und Vergesellschaftung von *Solidago canadensis* et *gigantea*, *Reynoutria japonica* et *sachaliensis*, *Impatiens glandulifera*, *Helianthus tuberosus*, *Heracleum mantegazzianum*. Ihre Verbreitung in Baden-Württemberg sowie Notwendigkeit und Möglichkeit ihrer Bekämpfung. Ministerium für Umwelt Baden-Württemberg, Stuttgart.
- Schüller, H. (1969): Die CAL-Methode, eine neue Methode zur Bestimmung des pflanzenverfügbaren Phosphates in Böden. *Zeitschrift für Pflanzenernährung, Düngung und Bodenkunde*, 123, 48-63.
- Scott, J.K. & Panetta, F.D. (1993): Predicting the Australian weed status of southern African plants. *Journal of Biogeography*, 20, 87-93.
- Sen, P.K. & Puri, M.L. (1968): On a class of multivariate multisample rank order tests, II: Test for homogeneity of dispersion matrices. *Sankhya*, 30, 1-22.
- Sharov, A. (1997): Quantitative Population Ecology. Dept. of Entomology, Virginia Tech, Blacksburg. letzte Bearbeitung: 03.02.1997. geladen am: 24.03.2004. <http://www.ento.vt.edu/~sharov/PopEcol/lec5/exp.html>.
- Shea, K. & Chesson, P. (2002): Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, 17, 170-176.
- Sheppard, A.W. (1991): Biological flora of the British Isles: *Heracleum sphondylium* L. *Journal of Ecology*, 97, 235-258.
- Siemann, E. & Rogers, W.E. (2003): Reduced resistance of invasive varieties of the alien tree *Sapium sebiferum* to a generalist herbivore. *Oecologia*, 135, 451-457.
- Silvertown, J. (1987): Introduction to plant population ecology. Longman Scientific & Technical, Essex.
- Silvertown, J., Franco, M., & Menges, E.S. (1996): Interpretation of elasticity matrices as an aid to the management of plant populations for conservation. *Conservation Biology*, 10, 591-597.
- Silvertown, J., Franco, M., Pisanty, I., & Mendoza, A. (1993): Comparative plant demography: relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *Journal of Ecology*, 81, 465-476.
- Simberloff, D. (1986): Island biogeographic theory and integrated pest management. In *Ecological Theory and Integrated Pest Management Practice* (Hrsg. M. Kogan), S. 19-35. Wiley, New York.
- Simberloff, D. (1989): Which insect introductions succeed and which fail? In *Biological invasions: a global perspective*. SCOPE 37 (Hrsg. J.A. Drake, H.A. Mooney, F.D. Castri, R.H. Groves, F.J. Kruger, M. Rejmanek & M. Williamson), S. 61-75. John Wiley, Chichester.

- Simberloff, D. (2000): The ecology of invasions by animals and plants. University of Chicago Press, Chicago.
- Simons, A.M. (2003): Invasive aliens and sampling bias. *Ecology Letters*, 6, 278-280.
- Simpson, G.G. (1961): Principles of animal taxonomy. Columbia University Press, New York.
- Simpson, G.G. & Dean, C. (2002): Arabidopsis, the Rosetta Stone of flowering time? *Science*, 296, 285–289.
- Slobodkin, L.B. (2001): The good, the bad, and the reified. *Evolutionary Ecology Research*, 3, 1-13.
- Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. (1995): Biometry. W.H. Freeman, San Francisco.
- Starfinger, U. (1993): Nicht-einheimische Pflanzenarten als Problem für den Artenschutz. In Arten- und Biotopschutzforschung für Deutschland (Hrsg. K. Henle & G. Kaule), Bd. 4, S. 225-233. Berichte aus der ökologischen Forschung.
- Stockhausen, M. (1987): Mathematische Behandlung naturwissenschaftlicher Probleme. Steinkopff, Darmstadt.
- Stohlgren, T.J., Binkley, D., Chong, G.W., Kalkhan, M.A., Schell, L.D., Bull, K.A., Otsuki, Y., Newman, G., Bashkin, M., & Son, Y. (1999): Exotic plant species invade hot spots of native plant diversity. *Ecological Monographs*, 69, 25-46.
- Stone, L. & Roberts, A. (1991): Conditions for a species to gain advantage from the presence of competitors. *Ecology*, 72, 1964-1972.
- Storm, C. (1996): Analyse der Beziehungen zwischen Standort und Vegetation mit der logistischen Regression. Eine Studie in Nadelwäldern des Schwarzwaldes. *Phytocoenologia*, 26, 273–412.
- Strasburger, E. (1998): Lehrbuch der Botanik. 34. Aufl. Fischer, Stuttgart.
- Stromeyer, F. (1801): Les plantes ne sont pas jettées au hasard sur la terre. Göttingischen Anzeigen von gelehrten Sachen, 170, 1690.
- Sukopp, H. (1995): Neophytie und Neophytismus. In Gebietsfremde Pflanzenarten. Auswirkungen auf einheimische Arten, Lebensgemeinschaften und Biotope - Kontrollmöglichkeiten und Management (Hrsg. R. Böcker, H. Gebhardt, W. Konold & S. Schmidt-Fischer), S. 3-32. ecomed, Landsberg.
- Sukopp, H. (2001): Neophyten. *Bauhinia*, 15, 19 -37.
- Svensson, B.M., Carlsson, B.A., Karlsson, P.S., & Nordell, K.O. (1993): Comparative long-term demography of three species of *Pinguicula*. *Journal of Ecology*, 81, 635-645.
- Symstad, A.J. (2000): A test of the effects of functional group richness and composition on grassland invasibility. *Ecology*, 81, 99-109.
- Tamarin, R.H., Hrsg. (1978): Population regulation. Dowden, Hutchinson and Ross, Stroudsburg.
- Tappeiner, U. & Cernusca, A. (1990): Charakterisierung subalpiner Pflanzenbestände im Zentralkaukasus anhand von Bestandsstruktur und Strahlungsabsorption. Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie, 19, 768-778.
- Tappeiner, U. & Cernusca, A. (1996): Microclimate and fluxes of water vapour, sensible heat and carbon dioxide in structurally differing subalpine plant communities in the Central Caucasus. *Plant Cell and Environment*, 19, 403-417.
- Thebaud, C. & Simberloff, D. (2001): Are plants really larger in their introduced ranges? *The American Naturalist*, 157, 231–236.
- Thellung, A. (1912): La flore adventice de Montpellier. *Mem Soc Nation Sci Nat Math*, 38, 57 –728.

- Thellung, A. (1918/19): Zur Terminologie der Adventiv- und Ruderalfloristik. Allgemeine Botanische Gesellschaft Zürich, 24/25, 36-42.
- Thiele, J. (in Vorbereitung).
- Thompson, J.D. (1991): The biology of an invasive plant. *BioScience*, 41, 393-401.
- Thompson, J.N. (1998): Rapid evolution as an ecological process. *Trends in Ecology & Evolution*, 13, 329-332.
- Thompson, K., Hodgson, J.G., & Rich, T.C.G. (1995): Native and alien invasive plants: More of the same? *Ecography*, 18, 390-402.
- Tiley, G.E.D., Dodd, F.S., & Wade, P.M. (1996): *Heracleum mantegazzianum* SOMMIER & LEVIER. *Journal of Ecology*, 84, 297-319.
- Tiley, G.E.D. & Philp, B. (1997): Observations on flowering and seed production in *Heracleum mantegazzianum* in relation to control. In *Plant Invasions: Studies from North America and Europe* (Hrsg. J. Brock, M. Wade, P. Pysek & D. Green), S. 123-138. Backhuys Publishers, Leiden.
- Tilman, D. (1982): *Resource Competition and Community Structure*. Monographs in Population Biology. Princeton University Press, Princeton.
- Tilman, D. (1997): Community invasibility, recruitment limitation, and grassland biodiversity. *Ecology*, 78, 81-92.
- Tilman, D. & Downing, J.A. (1994): Biodiversity and stability in grasslands. *Nature*, 367, 363-365.
- Tilman, D., Knops, J., Wedin, D.A., Reich, P., Ritchie, M., & Siemann, E. (1997a): The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, 277, 1300-1302.
- Tilman, D., Lehman, C., & Thomson, K. (1997b): Plant diversity and ecosystem functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences (PNAS)*, 94, 1857-1861.
- Torchin, M.E., Lafferty, K.D., Dobson, A.P., Mckenzie, V.J., & Kuris, A.M. (2003): Introduced species and their missing parasites. *Nature*, 421, 628-630.
- Trepl, L. (1984): Über *Impatiens parviflora* DC. als Agriophyt in Mitteleuropa. *Dissertation Botanica*, 73, 400.
- Trepl, L. (1990): Zum Problem der Resistenz von Pflanzengesellschaften gegen biologische Invasionen. *Verh. Berl. Bot. Ver. [Verhandlungen des Botanischen Vereins von Berlin und Brandenburg]*, 8, 195-230.
- Tsutsui, N.D., Suarez, A.V., Holway, D.A., & Case, T.J. (2000): Reduced genetic variation and the success of an invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 97, 5948-5953.
- Tuljapurkar, S. (1990): *Population dynamics in variable environments, lecture notes in biomathematics 85*. Springer, New York.
- Tuljapurkar, S. & Caswell, H. (1997): *Structured-population models in marine, terrestrial and freshwater systems*. New York.
- Tuljapurkar, S.D. (1982): *Population dynamics in variable environments. Theoretical Population Biology*, 21.
- Tuomi, J. & Vuorisalo, T. (1989): What are the units of selection in modular organisms? *Oikos*, 54, 227-233.
- Turner, M.G., Gardner, R.H., & O'Neill, R.V. (2001): *Landscape Ecology in Theory & Practice: Pattern & Process*. 9. Aufl. Springer, New York.
- Urbanska, K.M. (1985): Some life history strategies and population structure in asexually reproducing plants. *Botanica Helvetica*, 95, 87-97.

- Urbanska, K.M. (1989): Reproductive effort or reproductive offer? A revised approach to reproductive strategies of flowering plants. *Botanica Helvetica*, 99, 49-63.
- Urbanska, K.M. (1992): *Populationsbiologie der Pflanzen*. G. Fischer Verlag, Stuttgart/Jena.
- Van Der Putten, W.H. (2002): How to be invasive. *Nature*, 417, 32-33.
- Van Groenendael, J.M., De Kroon, H., & Caswell, H. (1988): Projection matrices in population biology. *Trends in Ecology and Evolution*, 3, 264-269.
- Vitousek, P.M., D'antonio, C.M., Loope, L.L., Rejmánek, M., & Westbrooks, R. (1997): Introduced species: A significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology*, 21, 1-16.
- Vitousek, P.M., Walker, L.R., Whiteaker, L.D., & Al., E. (1987): Biological invasion by *Myrica faya* alters ecosystem development in Hawaii. *Science*, 238, 802-804.
- Volterra, V. (1926): Fluctuations in the Abundance of a Species Considered Mathematically. *Nature*, 118, 558-60.
- Volz, H. (2003): Ursachen und Auswirkungen der Ausbreitung von *Lupinus polyphyllus* Lindl. im Bergwiesenökosystem der Rhön und Maßnahmen zu seiner Regulierung. Dissertation, Justus-Liebig-Universität, Gießen.
- Wadsworth, R.A., Collingham, Y.C., Willis, S.G., Huntley, B., & Hulme, P.E. (2000): Simulating the spread and management of alien riparian weeds: are they out of control? *Journal of Applied Ecology*, 37, 28-38.
- Walker, N.F. (2000): Population genetic analysis of two species of non-indigenous riparian weeds in northeast England in the context of their spatial ecology. PhD, University of Durham, Durham.
- Walker, N.F., Hulme, P.E., & Hoelzel, A.R. (2003): Population genetics of an invasive species, *Heracleum mantegazzianum*: implications for the role of life history, demographics and independent introductions. *Molecular Ecology*, 12, 1747 -1756.
- Wallace, A. (1855): On the Law which has regulated the Introduction of New Species. *Annals and Magazine of Natural History*, 2, 184-196.
- Wallace, A. (1858): On the tendency of varieties to depart indefinitely from the original type, Brief an C. Darwin geschrieben in Ternate im Februar 1858, in Darwin & Wallace 1858.
- Walter, H. (1974): *Die Vegetation Osteuropas, Nord- und Zentralasiens*. G. Fischer, Stuttgart.
- Webb, D.A. (1985): What are the criteria for presuming native status? *Watsonia*, 15, 231-236.
- Weimark, G., Stewart, F., & Grace, J. (1979): Morphometric and chromatographic variation and male meiosis in the hybrid *Heracleum mantegazzianum* (*H. sphondylium*, Apiaceae) and its parents. *Hereditas*, 91, 117-127.
- Wells, M.J., Poynton, R.J., Balsinhas, A.A., Musil, C.F., Joffe, H., Van Hoepen, E., & Abbott, S.K. (1986): The history of introduction of invasive alien plants to southern Africa. In *The Ecology and Management of Biological Invasions in Southern Africa* (Hrsg. I.A.W. Macdonald, F.J. Kruger & A.A. Ferrar), S. 21-35. Oxford, University Press, Cape Town.
- Werner, P.A. (1975): Predictions of fate from rosette size in teasel (*Dipsacus fullonum* L.). *Oecologia*, 20.
- Wesselingh, R.A., De Jong, T.J., & Klinkhamer, P.G.L. (1993): Geographical variation in threshold size for flowering in *Cynoglossum officinale*. *Acta Botanica Neerlandica*, 42, 81-91.

- Wesselingh, R.A., Klinkhamer, P.G.L., De Jong, T.J., & Boorman, L.A. (1997): Threshold size for flowering in different habitats: effects of size-dependent growth and survival. *Ecology*, 78, 2118–2132.
- Whisenant, S.G. (1999): Repairing damaged wildlands: A process-orientated, landscape-scale approach. Cambridge University press, Cambridge.
- White, J. (1979): The plant as a metapopulation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 10, 109-145.
- Wiens, J.A. (1977): On competition and variable environments. *American Scientist*. 65, 590-597.
- Williamson, J.A. & Forbes, J.C. (1982): Giant Hogweed *Heracleum mantegazzianum*: its spread and control with glyphosate in amenity areas. *British Crop Protection Conference Weeds*, 3, 967–972.
- Williamson, M. (1996): Biological invasions. Chapman & Hall.
- Williamson, M. (1999): Invasions. *Ecography*, 22, 5-12.
- Williamson, M. & Brown, K.C. (1986): The analysis and modelling of British invasions. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 314, 505-522.
- Williamson, M.H. & Fitter, A. (1996): The characters of successful invaders. *Biological Conservation*, 78, 163-170.
- Willis, A.J., Memmott, J., & Forrester, R.I. (2000): Is there evidence for the post-invasion evolution of increased size among invasive plant species? *Ecology Letters*, 3, 275.
- Wisdom, M.J., Mills, L.S., & Doak, D.F. (2000): Life stage simulation analysis: estimating vital-rate effects on population growth for conservation. *Ecology*, 81, 628-641.
- Wiser, S.K., Allen, R.B., Clinton, P.W., & Platt, K.H. (1998): Community structure and forest invasion by an exotic herb over 23 years. *Ecology*, 79, 2071-2081.
- Wisskirchen, R. & Haeupler, H. (1998): Die Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands. Bd.1. Standardliste der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands. Ulmer, Stuttgart.
- Woitas, B. (2001): Ausbreitung nicht-autochthoner Pflanzen am Beispiel des Ökologisch-Botanischen Gartens Bayreuth. Diplomarbeit, Universität Bayreuth, Bayreuth.
- Wolfe, L.M. (2002): Why Alien Invaders Succeed: Support for the Escape-from-Enemy Hypothesis. *The American Naturalist*, 160, 705-711.
- Wyse Jackson, M. (1989): Observations on the Irish distribution of a plant with serious public health implications: giant hogweed (*Heracleum mantegazzianum* Sommier and Levier). *Bull. Ir. Biogeogr. Soc.*, 12, 94-112.
- Young, T.P. (1985): *Lobelia telekii* herbivory, mortality, and size at reproduction - variation with growth-rate. *Ecology*, 66, 1879-1883.
- Zander, E. (1930): Die Bienenweide. Ihre heutige Verfassung und die Möglichkeiten ihrer Verbesserung. Ulmer, Stuttgart.
- Zimmermann, H. (1966): Der Anbau von Bärenklau (*Heracleum sosnowski*) als Futterpflanze. *Wissenschaftliche Zeitschrift der Humboldt-Universität zu Berlin - Mathematisch-Naturwissenschaftliche Reihe*, 15.
- Zuidema, P.A. (2000): Demography of exploited tree species in the Bolivian Amazon. PhD, University of Utrecht, Utrecht.

12 Anhang

Tabelle A 1: Ergebnisse des t-Tests für gepaarte Stichproben der morphometrischen Werte sowie der Nährstoffanalysenwerte (Freiheitsgrade 3, n beträgt 4, Entwicklungsstadienklassen KI, Individuendichte Di, t-Testwert der Prüfstatistik t, Irrtumswahrscheinlichkeitswert p)

Morpho- logische Merkmale	KI	Di	Mittl. Std. -wert abw.		t	p	Nährstoff- Merkmale	KI	Di	Mittl. Std. -wert abw.		t	p					
Längen in cm							Blattspreite											
Wuchshöhe	2	g	49.3	5.3	-3.50	0.039	N	2	g	2.5	0.6	-6.22	0.008					
		h	69.4	10.8					h	3.3	0.4							
			<u>-20.2</u>	11.5						<u>-0.8</u>	0.3							
	3	g	97.1	20.4				-9.84	0.002	3	g			2.4	0.4	-3.15	0.051	
		h	155.3	10.1							h			2.9	0.3			
			<u>-58.1</u>	11.8										<u>-0.4</u>	0.3			
	4	g	223.8	39.1	-4.72	0.018	4			g	1.7	0.2	-2.21	0.115				
		h	328.8	21.9						h	2.1	0.4						
			<u>-105.0</u>	44.5						<u>-0.4</u>	0.4							
	Rosettenblatt -anzahl	2	g	1.7			0.2	5.25	0.013	P	2	g			3.9	1.1	-6.71	0.007
			h	1.1			0.1					h			4.7	0.9		
				<u>0.7</u>			0.3								<u>-0.8</u>	0.2		
3		g	3.5	0.5	2.66	0.076	3				g	3.2	0.6	-6.54	0.007			
		h	3.0	0.4							h	3.7	0.5					
		<u>0.5</u>	0.4				<u>-0.4</u>				0.1							
4	g	1.7	0.6	-1.96			0.144	4	g	2.9	1.0	-0.63	0.573					
	h	2.0	0.4						h	3.1	0.6							
		<u>-0.3</u>	0.3							<u>-0.2</u>	0.8							
Rosettenblatt Spreiten- Länge	2	g	21.7		2.9	-1.46		0.240	K	2	g			27.3	7.3	-2.73	0.072	
		h	26.9		8.1						h			41.5	6.1			
			<u>-5.2</u>		7.2									<u>-14.1</u>	10.4			
	3	g	80.5	15.7	-1.55		0.219			3	g	22.6	9.2	-1.49	0.232			
		h	95.3	11.7							h	29.7	9.9					
			<u>-14.8</u>	19.0								<u>-7.1</u>	9.5					
4	g	80.4	26.9	-2.49		0.088		4	g	17.9	4.3	-2.31	0.104					
	h	107.9	9.0						h	23.4	6.2							
		<u>-27.6</u>	22.1							<u>-5.5</u>	4.8							

Morpho- logische Merkmale	KI	Di	Mittl. Std. -wert abw.		t	p	Nährstoff- Merkmale	KI	Di	Mittl. Std. -wert abw.		t	p			
Rosettenblatt Spreiten- Breite	2	g	22.8	3.1	-1.12	0.343	N / P Verhältnis	2	g	7.0	1.1	-1.27	0.295			
		h	26.7	6.3					h	7.5	1.2					
			-3.8	6.9						h	-0.5			0.8		
	3	g	86.6	17.1				-1.00	0.391	3	g			7.8	1.1	
		h	96.3	13.7							h			8.1	1.3	
			-9.8	19.6										h	-0.3	0.7
4	g	81.8	32.3	-2.16	0.119	4	g			6.8	1.8					
	h	114.6	12.3				h			7.4	1.7					
		-32.8	30.3							h	-0.6	0.3				
Rosettenblatt Stiellänge	2	g	39.4			5.7	-5.56	0.011	C / N Verhältnis	2	g	17.3	4.7	2.87	0.064	
		h	58.5			6.8					h	12.6	1.5			
			-19.1			6.9						h	4.7			3.3
	3	g	70.5	16.7	-9.08	0.003				3	g	17.3	3.0			
		h	121.2	10.4							h	14.4	1.1			
			-50.7	11.2								h	2.8			2.3
4	g	60.3	18.8	-7.13			0.006	4	g	24.2	3.8					
	h	112.7	11.3						h	20.4	2.8					
		-52.4	14.7							h	3.9	3.5				
Stängelblatt- anzahl	4	g	3.5		0.4	-1.25		0.301	pH (CaCl ₂)	g	4.9	0.1	-4.35	0.022		
		h	3.8		0.3						h	5.5			0.2	
			-0.3		0.4							h			-0.6	0.3
	4	g	76.4	17.6	-3.95		0.029			P	g	0.9			0.4	
		h	104.9	10.1								h			2.0	1.4
			-28.5	14.4								h			-1.0	1.4
Stängelblatt - Spreiten Länge	4	g	86.2	22.6		-2.09		0.127	K	g	8.0	2.9	-2.98	0.059		
		h	110.6	14.0							h	14.0			3.4	
		-24.4	23.3						h	-6.0	4.0					
Stängelblatt Spreiten Breite	4	g	37.3	11.5	-6.36		0.008		Mg	g	17.5	7.9			-3.04	0.056
		h	77.2	9.6							h	23.2				
		-39.8	12.5						h	-5.7	3.7					
Durchmesser terminale Hauptdolde	4	g	42.4	10.8		-1.66		0.196	N	g	0.253	0.064	-4.28	0.023		
		h	48.9	3.2							h	0.287				
		-6.5	7.8						h	-0.033	0.016					
Anzahl der Nebendolden term. Hpt.Dol.	4	g	4.0	1.1	-2.15		0.121		C	g	2.6	0.7			-3.73	0.034
		h	4.5	1.0							h	3.0				
		-0.5	0.5						h	-0.4	0.2					
Durchmesser gr. Nebendol. term. Hpt.Dol	4	g	26.2	8.7		-1.18		0.322	C/N- Verhältnis	g	10.1	1.1	-0.99	0.396		
		h	29.7	3.6							h	10.5				
		-3.5	5.9						h	-0.5	1.0					

Morpho- logische Merkmale	KI Di	Mittl. Std.		t	p
		-wert	abw.		
Anzahl der Seitendolden (am Stängel)	4 g	1.8	0.7	0.17	0.877
	h	1.8	0.5		
		0.1	0.7		
Durchmesser der größten Seitendolde	4 g	25.6	5.7	-1.21	0.313
	h	27.9	4.2		
		-2.4	3.9		
Stängel- durchmesser (auf Bodenhöh.)	4 g	3.8	1.4	-2.72	0.073
	h	5.0	0.6		
		-1.2	0.9		
Ausreifende Samen	4 g	36063	11011	-0.20	0.857
	h	37226	12215		
		-1163	11903		

Tabelle A 2: Elastizitätswerte der Populationswachstumsrate des ersten Untersuchungsintervalls (hohe Individuendichte und geringe Individuendichte).

		Elastizität (λ) hohe Individuendichte			
		Entwicklungsstadium 2002			
Entwicklungs- stadium 2003		1	2	3	4
	1	0,08	0,04	0,00	0,06
	2	0,08	0,18	0,01	0,07
	3	0,03	0,12	0,14	0,02
	4	0,00	0,00	0,15	0,00

		Elastizität (λ) geringe Individuendichte			
		Entwicklungsstadium 2002			
Entwicklungs- stadium 2003		1	2	3	4
	1	0,01	0,00	0,00	0,07
	2	0,05	0,02	0,00	0,13
	3	0,02	0,17	0,09	0,12
	4	0,00	0,01	0,31	0,00

Tabelle A 3: Elastizitätswerte der Populationswachstumsrate des zweiten Untersuchungsintervalls (hohe Individuendichte und geringe Individuendichte).

		Elastizität (λ) hohe Individuendichte			
		Entwicklungsstadium 2003			
Entwicklungs- stadium 2004		1	2	3	4
	1	0,03	0,00	0,00	0,14
	2	0,12	0,08	0,00	0,06
	3	0,02	0,17	0,18	0,00
	4	0,00	0,00	0,20	0,00

		Elastizität (λ) geringe Individuendichte			
		Entwicklungsstadium 2003			
Entwicklungs- stadium 2004		1	2	3	4
	1	0,00	0,00	0,00	0,16
	2	0,10	0,03	0,01	0,03
	3	0,06	0,13	0,30	0,00
	4	0,00	0,00	0,19	0,00

Tabelle A 4: Elastizitätswerte der Populationswachstumsrate in der Population Allendorf mit und ohne Verwendung der Klasse 0 Individuen (hohe Individuendichte).

		Elastizität (λ)			
		Allendorf ohne Klasse 0			
		Entwicklungsstadium 2003			
Entwicklungs- stadium 2004		1	2	3	4
	1	0,04	0,00	0,00	0,13
	2	0,00	0,00	0,00	0,03
	3	0,13	0,03	0,47	0,00
	4	0,00	0,00	0,16	0,00

		Elastizität (λ)				
		Allendorf mit Klasse 0				
		Entwicklungsstadium 2003				
Entwicklungs- stadium 2004		0	1	2	3	4
	0	0,0000	0,00	0,00	0,00	0,01
	1	0,0031	0,04	0,00	0,00	0,13
	2	0,0024	0,00	0,00	0,00	0,03
	3	0,0000	0,13	0,03	0,46	0,00
	4	0,0000	0,00	0,00	0,16	0,00

Tabelle A 5: Übersicht der Populationsparameter.

		2002 - 2003		2003 - 2004	
		hohe Ind. Dichte	geringe Ind. Dichte	hohe Ind. Dichte	geringe Ind. Dichte
Fekundität		0,92	0,62	12,16	4,57
Lambda	beobachtet:	0,78	0,82	3,11	2,64
	intrinsisch:				
	dom. Eigenwert	0,76	0,76	1,38	1,24
	Bootstrap (5000):				
	Mittelwert	0,74	0,73	1,31	1,07
	$p_{0,05}$	0,48	0,47	0,49	0,45
	unteres 95% Konvi.	0,56	0,39	0,79	0,72
	oberes 95% Konvi.	0,87	0,99	1,63	1,40
Damping Ratio		3,18	2,17	1,57	1,66
Intrins. Vervielfachungszeitraum		1,99	2,96	5,08	4,52
Pro-Kopfwachstumsrate (r)		-0,28	-0,27	0,32	0,22
Netto-Reproduktionsrate (Ro)		0,24	0,45	6,37	3,92
Generationszeit (T)		5,15	2,99	5,78	6,25
Beob. Stadienverteilung					
Ende des Zeitintervalls	KI 1	0,24	0,04	0,64	0,70
	KI 2	0,29	0,10	0,23	0,13
	KI 3	0,27	0,40	0,10	0,15
	KI 4	0,20	0,46	0,02	0,03
Stabile Stadienverteilung					
	KI 1	0,29	0,09	0,39	0,23
	KI 2	0,32	0,17	0,33	0,21
	KI 3	0,24	0,36	0,23	0,48
	KI 4	0,15	0,37	0,04	0,07
Keyfitz Delta		0,07	0,12	0,25	0,46
Chi ² (FG = 3)		9,92	6,86	330,74	258,71
	p <	0,019	0,076	0,000	0,000
Reproduktiver Wert	KI 1	0,65	0,89	0,45	0,69
	KI 2	1,07	1,14	0,76	0,77
	KI 3	1,30	1,11	1,61	1,02
	KI 4	1,04	0,86	4,50	2,56

Tabelle A 6: **Konzepte zur Adventivarten-Thematik**

Bezeichnung	Vertreter	Beschreibung
Teil 1: Einfluss von Anzahl und Zeitraum auf die Etablierungswahrscheinlichkeit		
Propagule pressure	Williamson & Fitter 1996 Newsome & Noble 1986 Simberloff 1989	Eine hohe Einführungsrate von Adventivarten kann eine hohe Sterberate ausgleichen und erhöht die genetische Diversität sowie die Wahrscheinlichkeit der Etablierung aufgrund günstiger Zufallsereignisse.
Zehner-Regel	Williamson & Brown 1986 Williamson & Fitter 1996	10 % der importierten Arten bauen Populationen auf, die sich jedoch nicht selbst erhalten können. 1 % etabliert sich dauerhaft und 0,1 % wird zu „Schädlingen“.
„Lag“ Phase	Scott & Panetta 1993 Kowarik 1995	Verzögerungsphasen zwischen Einführung und exponentieller Ausbreitung können durch das spätere Auftreten von günstigen Umweltbedingungen, ein hohes Alter bei der ersten Reproduktion oder eine genotypische Adaption eintreten.
Teil 2: Einfluss von Artmerkmalen auf die Etablierungswahrscheinlichkeit		
Artmerkmale des ideal Weed	Baker 1965 MacArthur & Wilson 1967	Bestimmte Artmerkmale, z. B. die der typischen r-Strategen, begünstigen Adventivarten.
EICA (post-invasion evolution of increased competitive ability)	Blossey & Nötzold 1995	Eine erhöhte Vitalität und größere „Erfolge“ von Adventivarten aufgrund eines genetisch fixierten Verlustes von Abwehrmechanismen, der zu einer effektiveren Nutzung von Ressourcen führt. (Evolutiv entstanden durch die Abwesenheit von Schadorganismen)
Teil 3: Einfluss der rezipierenden Umwelt auf die Etablierungswahrscheinlichkeit		
Enemy release	Keane & Crawley 2002 ...	Adventivarten sind ohne ihre Schadorganismen eingeführt worden und werden in der neuen Umwelt weniger von Schadorganismen beeinträchtigt.

Biotic resistance (Syn.: ecological resistance)	Darwin 1859 Elton 1958,	Es findet eine Einschränkung der Adventivarten durch Herbivoren und Pathogene sowie durch Konkurrenz in der neuen Umwelt statt.
„Resistenz durch Biodiversität“	MacArthur 1955 Elton 1958 Tilman et al. 1997b Lonsdale 1999 (Contra: Wiser et al. 1998 Stohlgren et al. 1999 Levine & D'Antonio 1999)	Die Diversität von Lebensgemeinschaften, insbesondere der Artenreichtum, verringert die Etablierungswahrscheinlichkeit von Adventivarten, da sie eine bessere Ressourcenausnutzung sowie einen stärkeren Wettbewerb und daher wenige freie Nischen aufweisen. In Systemen mit mehr (Funktions-) Verbindungen treten weniger Fluktuationen bei Verlust einer Verbindung auf. Contra: Im Allgemeinen fördern die Faktoren, die den Artenreichtum positiv beeinflussen, auch die Etablierung von Adventivarten. Die Hypothese kann zumeist nur auf einer kleinen Skalenebene bestätigt werden.
Empty Niche hypothesis	Grinnell 1917 Hutchinson 1957 Elton 1958	Lebensgemeinschaften müssen freie Nischen aufweisen, um von daran angepassten (Adventiv-) Arten besiedelt werden zu können. Hier wird Wettbewerb als der entscheidende Faktor angesehen.
Niche opportunity	Shea & Chesson 2002	Interaktionen zwischen den Faktoren Ressourcen, natürlichen Feinden und der abiotischen Umwelt sowie deren Variation in Raum und Zeit werden in diesem Konzept berücksichtigt, um potentiell die Verfügbarkeit freier Nischen einer Lebensgemeinschaft zu definieren.
Community disturbance hypothesis	Crawley 1987 Burke & Grime 1996 Wiser et al. 1998 Priour-Richard & Lavorel 2000	Das Auftreten von Störungsereignissen führt zu einer zeitweiligen Verminderung von Konkurrenz und Erhöhung der Ressourcenverfügbarkeit, welches die Etablierungswahrscheinlichkeit von Adventivarten erhöht.
Fluctuating resource availability	Davis et al. 2000	Erhöhung der Etablierungswahrscheinlichkeit von Adventivarten durch kurzfristige Nährstoffüberschüsse aufgrund sinkenden Ressourcenverbrauchs nach Störung und / oder der Erhöhung der Ressourcenversorgung.

Managementempfehlungen

Die Managementempfehlungen, die an dieser Stelle ausgesprochen werden, beruhen auf den Ergebnissen dieser Arbeit sowie auf Informationen aus der Literatur und aus Gesprächen mit Praktikern.

Es ergeben sich folgende Empfehlungen:

Bei einer geringen Anzahl an Individuen sollten diese mit der ca. 20 cm langen Hauptwurzel einzeln ausgegraben werden. Dabei ist zu beachten, dass Teile der Hauptwurzel (Polwurzel) Adventivknospen bilden und erneut einen Spross austreiben können.

Sofern die Anzahl der Individuen zu groß ist und ein mechanisches Management angestrebt wird, ist eine Schädigung der Pflanzen durch dauernde oder mehrfache Beweidung oder jährlich mehrfache Mahd dem Entfernen der Dolden unbedingt vorzuziehen. Das Entfernen der Dolden ist aufgrund der Ausbildung von Notblüten mit zum Teil sehr hoher Zahl an Samen pro Pflanze sowie der Sicherung des Bestandes durch wenige übersehene (Neben-) Dolden häufig nicht sehr erfolgreich.

Eine permanente Beweidung während der Vegetationsperiode durch Galloways, Highlandrinder, Heckrinder, Pferde oder Schafe, tlw. auch durch die in Mitteleuropa üblichen Hausrinder, war in den meisten geschilderten Fällen sehr erfolgreich. Aufgrund von mündlichen Mitteilungen scheinen Unterschiede zwischen den Rassen zu bestehen. Auch eine jährlich mehrfache Beweidung durch Schaf-Hute ist effektiv.

Ebenfalls erfolgreich war eine jährlich mehrfache Mahd. Bei Mangel an Arbeitskräften sollte der Bereich der *geringen Individuendichte* vorrangig bearbeitet werden. Es kann sogar zunächst der Bereich der *hohen Individuendichte* von der Mahd ausgenommen werden. Dort sollte die weitere Ausbreitung dann durch einen Schnitt der Dolden unterbunden werden. Bei der Mahd müssen die entsprechenden Vorsichtsmaßnahmen, vor allem Gesichtsschutz (zumindest Augenschutz) und der Schutz der Haut, beachtet werden. Normale Straßenkleidung bietet beim Schneiden der Pflanzen keinen ausreichenden Schutz. Ein zusätzlicher Arbeitsanzug und Regenkleidung ist zu empfehlen. Bei Kontakt mit dem Pflanzensaft oder mit Teilen der Pflanze ist sofortiges Spülen mit Wasser über einige Minuten nötig (ähnlich der Behandlung einer Verbrennung, Kapitel 4.3.4 Toxizität).

Beweidung und Mahd sind ebenfalls als Prävention zu empfehlen.

Die Beschattung z. B. durch Erlen (jedoch nicht durch Pappeln) ist als Management-Maßnahme ebenfalls geeignet, sofern der Standort geeignet ist (Flussufer, bachbegleitend oder Auen).

Wenn die Durchführung der oben genannten Methoden nicht möglich ist und ein Doldenschnitt durchgeführt wird, müssen die Dolden nach dem Abtrennen zumindest aus dem Bereich *geringer Individuendichte* entfernt werden, da die Samen wahrscheinlich sehr früh (wenige Tage nach dem Abfallen der Blütenblätter) durch Nachreifung keimfähig werden. Wenn die Dolden lediglich abgetrennt, nicht aber aus dem Bestand entfernt werden, hat dies keinen oder nur einen sehr geringen Effekt. Sofern die Samen nicht aus dem Bestand gespült werden, können diese im dichten Bestand auch zurückgelassen oder dort an einer Stelle vergraben werden, da die Keimlinge im Bereich der *hohen Dichte* aufgrund der Selbstausdünnung kaum einen Beitrag für das Populationswachstum leisten.

Ein recht früher Schnitt der Dolden zu Beginn der Blüte führt zur verstärkten Ausbildung von „Notdolden“ am Grund des Pflanzensprosses, sodass durch mehrfache Kontrolle und Schnitt die Samenbildung der bodennahen „Notdolden“ verhindert werden muss. Daher ist ein späterer Schnitt der Dolden zu bevorzugen. Ein späterer Schnitt wäre gegeben, wenn der Schnitt zu einem Zeitpunkt erfolgt, an dem die meisten Samen der Nebendolde (diese überragen zu diesem Zeitpunkt meist die Hauptdolde) deutlich ausgebildet sind, die Samen der Hauptdolde jedoch noch keine Trocknungserscheinungen aufweisen. (Dies ist in der Regel Mitte Juli der Fall.) Hier könnte eine einmalige Nachkontrolle, die ca. ein bis zwei Wochen nach der ersten Managementmaßnahme erfolgen sollte, ausreichend sein.

13 Glossar

Bootstrapping von Lambdawerten

Das „bootstrap“-Verfahren wurde verwendet, da pro Untersuchungszeitintervall nur eine intrinsische Populationswachstumsrate vorliegt und weder die Varianz noch die Verteilung der Entwicklungsstadienübergänge bekannt ist. Mit Hilfe dieses Verfahrens lassen sich der systematische Fehler, die Varianz als auch die Konfidenzintervallgrenzen anhand numerischer Berechnungen abschätzen. Durch die Abschätzung von Konfidenzintervallen soll hier geklärt werden, ob sich die unterschiedlichen Populationswachstumsraten zwischen (Sub-)Populationen signifikant unterscheiden.

Eigenvektoren, linke und rechte

Die Bezeichnungen „rechter“ ($Aw = \lambda w$) und „linker“ ($vA = \lambda v$) Eigenvektor leiten sich aus den angegebenen Formeln ab.

Eigenwerte

Eigenwerte werden anhand einer Matrix mit Hilfe der charakteristischen Gleichung ($Ax - \lambda x = 0$, aus $Ax = \lambda x$) berechnet. λ ist der Wert der bei der Gleichrichtung aller Vektoren als Skalar aus den Vektorelementen ausgeklammert werden kann. Der dominante Eigenwert ist immer real und positiv. Wenn der subdominante Eigenwert ebenfalls real und positiv ist, tritt keine Oszillation auf. In der Regel ist der subdominante Eigenwert jedoch komplex oder negativ, sodass eine Oszillation bis zum Erreichen der Konvergenz stattfindet.

Folgende Synonyme werden im englischen Sprachraum für den dominanten Eigenwert verwendet:

“Asymptotic rate of growth”

“Finite rate of (population) increase”

“Finite multiplication rate”

“Instantaneous rate of growth”

“Instantaneous rate of natural increase”

“Intrinsic rate of (population or natural) increase”⁹¹

⁹¹ Von Alexei Sharov vorgeschlagene Ausweitung des Begriffs “intrinsic” auf die “finite growth rate” in Quantitative Population Ecology, by A. Sharov, Dept. of Entomology, Virginia Tech, Blacksburg, USA (<http://www.ento.vt.edu/~sharov/PopEcol/lec5/exp.html>, 03.02.1997 gelesen 24.03.2004).

Ergodizität eines Modells

Bestimmte Populationsparameter wie Wachstumsrate und Stadienverteilung nähern sich, unabhängig von Ausgangsbedingungen, nach vielfacher Projektion einem für die Matrix konstanten, intrinsischen Wert.

Fitness

Unter Fitness wird der Beitrag eines Genotyps zur nächsten Generation im Vergleich zu den anderen Genotypen innerhalb einer Population (individuelle Fitness), der anderen Arten (relative Fitness) oder beiden Möglichkeiten („inclusive fitness“) verstanden.

Gleichgewichtszustand (Äquilibrium)

Gleichgewicht im ökologischen Kontext bedeutet, dass eine Population oder mehrere Populationen von Organismen, deren Populationsgröße ein bestimmtes Niveau in einem Ökosystem aufweist, tendenziell dieses Populationsniveau halten und nach geringfügigen Abweichungen zu diesem Niveau zurückkehren (Begon et al. 1990).

Habitat

Der von Linné geprägte Begriff wurde zunächst im autökologischen Sinne verwandt, heute jedoch, besonders im englischen Sprachraum synökologisch zumeist mit Populations-Bezug als Synonym zu Biotop benutzt. Ein Habitat wird nach Caughley & Gunn (1996) und Morrison et al. (1998) als ein Gebiet bezeichnet das den Anforderungen an Ressourcen und biotische und abiotische Umweltbedingungen einer Population gerecht wird indem es die Anwesenheit, Überleben und Reproduktion der Population ermöglicht.

Ein Habitat kann einzelne homogene Topen (landschaftsökologische Grundeinheit) aber auch ganze Choren (Ökotypkombinationen), die aus Topen zusammengesetzt sind, umfassen.

„intrinsisch“ (innewohnend), „asymptotisch“ und „finit“

Bei den berechneten Populationsparametern muss deutlich unterschieden werden zwischen denen, die sich direkt auf den beobachteten, momentanen Zustand der Population beziehen und den Parametern, die anhand der Übergänge für einen hypothetischen Äquilibriumszustand der Population⁹² berechnet worden sind. Dieser

⁹² Einige Matrixparameter (z. B. Stadienverteilung) zeigen auch nach vielfacher Projektion keinen Äquilibriumszustand (chaotischer Zustand oder dauerhafte Oszillation ($\lambda_2 = -1$) der Stadienverteilung).

Zustand tritt nach einer hypothetisch asymptotischen Näherung an die stabile Stadienverteilung ein. Die letzteren Parameter, die der Population innewohnen und sich nach vielfacher Projektion letztendlich (finit) aufgrund der Ergodizität einstellen würden - eine konstante Umwelt vorausgesetzt – werden als „intrinsisch“ bezeichnet. Sie eignen sich besonders, vergleichende Aussagen zum Zustand von Populationen zu treffen.

Der Zustand eines Äquillibriums wird hier nur als Hilfsmittel der Populationsanalyse verwendet. Es wird hier nicht davon ausgegangen, dass dieser Zustand sich wirklich einstellen wird, zumal bei den veränderten Umweltbedingungen folgender Jahre eine Veränderung der Populationsparameter anzunehmen ist. Daher werden die Werte der Populationsparameter nicht als Prognose verstanden.

intrinsische Pro-Kopf-Wachstumsrate

In der englischsprachigen Literatur werden verschiedene Begriffe synonym zur intrinsische Pro-Kopf-Wachstumsrate („ r_m “ oder „ r_0 “) verwendet: „per capita rate of change“, „intrinsic capacity for increase“, „exponential growth rate“, „intrinsic rate of (natural) increase“, „Malthusian parameter“. Die intrinsische Pro-Kopf-Wachstumsrate wird im Falle des kontinuierlichen Wachstums⁹³ durch Logarithmierung des dominanten Eigenwertes erhalten: $\lambda = e^{r_m}$ (entspricht $\ln \lambda = r_m =$ Geburtenrate (b) – Sterberate (d) oder Geburtenrate (b) + Überlebensrate (s, „survival rate“).

Bedeutung der Werte der Pro-Kopfwachstumsrate:

$r > 0$	exponentielles Wachstum
$r = 0$	stabile Populationsstruktur (Stagnation)
$r < 0$	exponentielle Regression

Konkurrenz

Grime (1979): Die Tendenz benachbarter Pflanzen, das gleiche Quantum Licht, das gleiche Ion eines Nährstoffs, das gleiche Wassermolekül sowie das gleiche Raumvolumen zu gebrauchen.

Konkurrenz-Ausschluss-Prinzip („competitive exclusion“)

Konkurrenz um eine limitierende Ressource führt zur Selektion des stärksten Konkurrenten und zum Ausschluss aller weniger konkurrenzstarken Organismen.

⁹³ Im Gegensatz zum diskontinuierlichen Wachstum ($\lambda = 1 + r$) beim „birth-pulse“-Populationsmodell, Caughley (1977).

Konvergenz (an die stabile Stadienverteilung)

Eine Population die sich (nahezu) in der stabilen Stadienverteilung befindet und deren beobachteten Parameter sich daher nicht von den intrinsischen unterscheiden (subdominate Eigenwerte betragen nahezu 0), spiegelt die momentan herrschenden Umweltbedingungen wider. Liegt in der untersuchten Population keine stabile Stadienverteilung vor, so entspricht die Stadienverteilung der Population im geringeren Maße den momentan herrschenden Umweltbedingungen, sodass die Umweltbedingungen eine Veränderung der Populationsstruktur erzwingen würden.

Lebenstafel

Als Lebenstafel („life table“) werden Auflistungen von demographischen Raten, die auf einer Stichprobe aus einer Population zu einem bestimmten Zeitpunkt beruhen (stationäre, vertikale oder zeitspezifische Lebenstafel) oder auf der Beobachtung einer im selben Zeitraum geborenen Individuen-Kohorte bis zum Tod des letzten Individuums basieren (Kohorten-, horizontale oder dynamische Lebenstafel). Als Kohorte wird eine Individuengruppe bezeichnet, die in einem bestimmten Zeitraum geboren wurde oder allgemein nach Ebert (1999) gleiche Merkmalen besitzt.

Alters- oder stadien-basierte Kohorten-Lebenstafeln beziehen in der Populationsbiologie in der weiteren Definition nach Ebert (1999) neben Überleben auch die Fekundität und teilweise auch Größenangaben einer beobachteten Kohorte mit ein.

Log-Linear-Analyse

Die Log-Linear-Analyse, auch Korrespondenzanalyse oder Kontingenzanalyse genannt, ist ein multivariates Verfahren der explorativen Datenanalyse von nominalskalierten kategorischen Variablen („state“ und „response“ Variablen sind diskret). Es handelt sich bei dieser Analyse um einen Test auf den Grad der Abhängigkeit einer abhängigen Variablen von anderen Variablen (sowie deren Interaktionen). Dieses Verfahren beruht auf der Berechnung von erwarteten Häufigkeiten anhand von Randhäufigkeiten mehrdimensionaler Kontingenztafeln (Häufigkeitstabellen, Kreuztabellen). Durch den Vergleich der erwarteten Häufigkeiten bei Unabhängigkeit der Faktoren (Nullhypothese) mit den beobachteten Häufigkeiten werden additive und interaktive Abhängigkeiten erkannt. Die Haupteffekte und Interaktionen werden dabei durch ein „iterative proportional fitting“-Verfahren (Literatur siehe Edwards et al. 1998) logarithmisch transformiert und als Linear-Kombination dargestellt, sodass die Log-Linear-Funktion die beobachtete Häufigkeitstabelle zu erzeugen vermag (Bishop et al. 1975 in Edwards et al. 1998).

Monte Carlo-Methode

Bei der Monte Carlo-Methode wird eine Vielzahl an Stichproben randomisiert generiert, um dadurch eine simulierte Stichprobenverteilung zu erhalten. Dieses Verfahren wird eingesetzt, wenn aufgrund der Untersuchung keine Stichprobenverteilung verfügbar ist.

Netto-Reproduktionsrate

Im Falle einer kontinuierlichen Betrachtungsweise des Entwicklungsverlaufs einer Population berechnet sich die Netto-Reproduktionsrate aus dem Produkt von Überlebensrate (l_x) mit den Fekunditätswerten (m_x) eines entsprechenden Alters, die über die Zeit summiert werden ($R_0 = \int l_x m_x dx$). Ausgehend davon wird für die Netto-Reproduktionsrate bei diskreter Einteilung der Entwicklung (Entwicklungsstadien) abgeleitet, dass diese dem dominanten Eigenvektor (aufgrund des ergodischen Theorems, Caswell 2001) der so genannten R-Matrix (Cushing & Yicang 1994 in Caswell 2001), dem Produkt aus der Fundamentalmatrix⁹⁴ (N-Matrix) und den Einträgen der Fertilitätsmatrix⁹⁵ [$\Phi(x)$], entspricht.

Die Netto-Reproduktionsrate steht über der Generationszeit T in Relation zum dominanten Eigenvektor der Matrix, der intrinsischen Populationswachstumsrate:

$$R_0 = e^{rT} \text{ (vgl. } \lambda = e^r \text{)}.$$

Folgende Synonyme werden im englischen Sprachraum für die Netto-Reproduktionsrate verwendet:

“rate of Increase”

“net reproductive rate”

“net reproductive rate of increase“

“expected number of replacements”

Nische

Eine Nische kann nach Hutchinson (1950) als ein n-dimensionales Hypervolumen aus den Kombinationen aller biotischen und abiotischen Anforderungen, die eine Art an ihre Umwelt stellt, dargestellt werden unter Berücksichtigung von Raum und Zeit. Hierbei handelt es sich um die Fundamental-Nische. Die Fundamental-Nische wird

⁹⁴ Die Fundamentalmatrix gibt die Zeit an in der ein Individuum eines bestimmten Ausgangs-Entwicklungsstadiums in einem Entwicklungsstadium (entsprechendem Matrixelement) verweilt. (Verweildauer der Individuen innerhalb einer Klasse bezogen auf ein Entwicklungsstadium.)

⁹⁵ Die Elemente der Fertilitätsmatrix geben die Anzahl der Nachkommen an, die die Individuen dieser Elemente produzieren.

von der bei biotischen Interaktionen (Konkurrenz) in einem konkreten Ökosystem „realisierten Nische“ unterschieden.

Real & Levin (1991 in Leibold 1995): „ ... most [ecologists] would agree that niche is a central concept of ecology, even though we do not know exactly what it means“

Parametrisierung von Matrixmodellen

Die Parametrisierung einer Matrix erfolgt durch das Einsetzen von proportionalen Übergängen einer Ausgangsklasse in das entsprechende Matrixelement.

phänotypische Plastizität

Als phänotypische Plastizität wird die Reaktion von Genotypen auf Umweltbedingungen bezeichnet. Dabei wird zwischen diskontinuierlichen Heteromorphismus und kontinuierlicher Reaktionsnorm unterschieden.

Regenerationsnische (Grubb 1977 „regeneration niche“)

Zusammenfassung der Bedingungen, die die erneute Etablierung einer Population in einer Lebensgemeinschaft ermöglichen. Nach Grime (2001) fördern verschiedene regenerative Strategien innerhalb einer Phytozönose die Koexistenz. Auch bei sehr ähnlichen Nischen adulter Individuen verschiedener Arten kann es daher aufgrund der Nischenaufteilung früherer Lebenszyklusstadien zur Koexistenz kommen.

„resource ratio model“

Tilman (1982) und andere Ökologen nahmen an, dass bestimmte Anpassungsmerkmale mit Kosten verbunden sind und daher einem Organismus nur unter bestimmten Bedingungen oder in einer bestimmten Umwelt einen Wettbewerbsvorteil verleihen. Demgegenüber haben Grime (1977) und andere argumentiert, dass bestimmte Merkmale, besonders solche, die zu hohe Wachstumsraten unter vorteilhaften Bedingungen führen, immer mit Wettbewerbsüberlegenheit verbunden sind. In einer günstigen Umwelt werden diese Arten immer dominieren, wohingegen durch harsche oder durch Störung gekennzeichnete Habitate andere Merkmale als die „Wettbewerbsüberlegenheit“ die Dominanz der Arten und deren Persistenz bestimmen.

semelpar

semelpar = unipar, Pflanzen die sich in ihrer Lebenspanne nur einmal fortpflanzen; lat.: semel = einmal, par = gebären (Gegensatz iteropar = multipar).

Ähnliche Begriffe, die homonym verwendet werden:

monokarp: Pflanzen, die nur eine Fruchtreife durchführen (Gegensatz polykarp).

hapaxanth: ein oder mehrjährige Pflanzen, die nach einmaliger Fruchtreife absterben (Gegensatz pollakanth).

Störung

Nach Grime (2001) wird eine teilweise oder vollständige Destruktion von Biomasse als Störung bezeichnet. Pyle (1995) beschreibt Störung als ein Ereignis, das die Struktur und die Zusammensetzung von Lebensgemeinschaften und Ökosystemen durch eine Veränderung der physischen Umwelt und / oder der Ressourcenverfügbarkeit verändern kann (z. B. durch Überflutungen, Rutschungen, Mahd, Beweidung oder Düngung) ("event that can change community and ecosystem structure and composition by changing the physical environment and/or resource availability").

Stress

Grime (2001): Als Stress bezeichnet man die äußeren Einflüsse, die die Produktionsrate von abgestorbenem Material der gesamten Vegetation oder einem Teilbereich davon begrenzen "... the external constraints which limit the rate of dry matter production of all or part of the vegetation."

Überleben

Unter Überleben werden hier die demographischen Raten Wachstum, Stagnation und Regression verstanden. Manche Autoren bezeichnen nur die Übergänge der Stasis als Überleben.

Danksagung

Mein Dank gilt meiner Betreuerin Frau Prof. Dr. Dr. Annette Otte, die mir die Bearbeitung dieses interessanten Themas ermöglichte und mich auf vielfältige Weise unterstützte.

Für die zahlreichen guten Diskussionen über das Versuchsdesign und die Auswertungsmethoden möchte ich Dr. Lutz Eckstein herzlich danken. Sein Fachwissen, seine unermüdliche Diskussionsbereitschaft sowie seine kritische Durchsicht des Manuskripts haben wesentlich zum Erfolg der Arbeit beigetragen.

Jan Thiele möchte ich für das freundschaftliche Verhältnis, das hervorragende Arbeitsklima, die sehr gute Zusammenarbeit im Projekt und seine ständige Bereitschaft zur Diskussion sowie die Unterstützung bei statistischen Fragen danken. Ein besonderer Dank gilt Josef Scholz vom Hofe. Mit seiner engagierten Arbeitsweise und seiner Praxiserfahrung ermöglichte er die Durchführung der umfangreichen Feldarbeiten in dem gebotenen Zeitrahmen und sorgte als guter Gesprächspartner immer für ein sehr angenehmes Arbeitsklima.

Den Projektteilnehmern des EU Projektes „Giant Alien“, in dessen Forschungsrahmen diese Arbeit eingebunden war, danke ich für ihre Unterstützung. Dr. Patrik Schubert möchte ich für die Beteiligung an der Projektbeantragung meinen Dank aussprechen. Mein Dank gilt auch den Doktoranden sowie Dr. Norbert Hölzel als Mitarbeiter der Professur für Landschaftsökologie für die vielen netten Gespräche und die fachliche Unterstützung.

Prof. Dr. Carol Horvitz und Prof. Dr. Brita Svensson danke ich für die Anregungen zum Versuchsdesign und zu den Auswertungsmethoden.

Frank Seumer vom Frankenberger Naturschutzhaus danke ich für die Hilfe beim Auffinden von *Heracleum mantegazzianum*-Beständen und die ausführliche Darlegung der Managementmethoden.

Herrn Ahrend und Herrn Gruber vom Forstamt Kassel sowie Herrn Weißhaar vom Forst Kassel-Schaubach danke ich für die gute Zusammenarbeit und für die Genehmigung, die Untersuchungen in der Dönche und der Umgebung durchführen zu können.

Familie Norsch danke ich für die Bereitstellung der Untersuchungsfläche Allendorf, Familie Maier für die Bereitstellung der Untersuchungsfläche in Viermünden.

Der Kommandantur der Burgwaldkaserne und Herrn Künstler vom Bundesforst Bonn danke ich für die Erlaubnis der Untersuchung in Burgwald.

Bei der Familie Elsebach möchte ich mich für die Übernachtungsmöglichkeiten in Frankenberg sowie bei Frau vom Hofe für die Übernachtungsmöglichkeiten in Kassel herzlich bedanken.

Ganz besonders möchte ich meiner Partnerin Ulla Frie danken, die mit ihrer Unterstützung zum Gelingen dieser Arbeit wesentlich beigetragen hat.

Die Untersuchungen, die im Rahmen dieser Dissertation durchgeführt wurden, wurden vom EU Projekt "Giant Hogweed (*Heracleum mantegazzianum*) a pernicious invasive weed: Developing a sustainable strategy for alien invasive plant management in Europe" (Acronym: „Giant Alien“, 5. Rahmenprogramm) finanziert.

Während dieser Arbeit habe ich die freiwillige Unterstützung vieler Menschen erfahren, ihnen allen sei an dieser Stelle herzlich gedankt.

