SABINE RIEWENHERM UND HELMUT LIETH (HRSG.) 1990: VERHANDLUNGEN DER GESELLSCHAFT FÜR ÖKOLOGIE (OSNABRÜCK 1989) BAND XIX/II: 20-29

ZUM INVASIONSPOTENTIAL FLORENFREMDER ARTEN

Reiner Cornelius, Wolfgang Schultka und Gabriele Meyer

ABSTRACT

Perturbations of ecosystems by man are often followed by the invasion of introduced plant species. This invasion is caused by the removal of abiotic or biotic barriers, and the conformity of the species biology with the newly created habitat. This paper will compare the life history and the growth form of two successfull invaders, *Solidago canadensis* and *Tribulus terrestris* with the ecological changes of the colonized habitats. The examples presented have been selected from two completely different geographical regions and habitats: 1. an urbanized landscape in Central Europe, and 2. a heavily grazed savanna in East Africa. Of course, the invasion potential of the successfull species may be explained to a large extent by their particular adaptation to the special climatic conditions and the specific form of land use of the two habitats. However, the increasing impact of man on both sites has favoured alien species which show similarities in their population ecology. These morphological and physiological similarities are related to an unpredictable environment and may characterize the species as being "Jack of all trades but master of none".

keywords: *landuse-changes, thorn savannah, neophytes, metropolitan area, Solidago canadensis, Tribulus terrestris, distribution strategies*

1. EINLEITUNG

Ein kennzeichnendes Element des menschlichen Einflusses auf Flora und Vegetation ist derzeit die Ausbreitung florenfremder Arten (JÄGER 1988). Während sich die Florendurchmischung bisher auf industriell und landwirtschaftlich hochentwickelte Regionen konzentrierte, dringen florenfremde Arten nun vermehrt in entlegene und bisher relativ ursprüngliche Gebiete, wie etwa die ostafrikanischen Savannen vor (CORNELIUS und SCHULTKA 1989). Es stellt sich die Frage, ob trotz unterschiedlicher Klimate und Flächennutzungsformen in den einzelnen Invasionsgebieten dem Vordringen florenfremder Arten auch gemeinsame Ursachen zugrunde liegen. Eine entsprechende Analyse sollte dabei folgenden Gegebenheiten Rechnung tragen:

1. Die Ausbreitung florenfremder Arten ist ein geschichtlicher Vorgang, bei dem der jeweiligen Wirtschaftsweise des Menschen eine hohe Bedeutung zukommt.
2. Die Ausbreitung gebietsfremder Populationen ist an das Vorhandensein freier Nischen gekoppelt. In geschlossene naturnahe Gesellschaften ist eine Invasion aufgrund biotischer Verbeitungsbarrieren meist nicht möglich (SUKOPP 1962).
3. Die Invasion einer Art wird nur dann erfolgreich sein, wenn die an anderer Stelle erworbenen biologischen Merkmale mit der Nischenstruktur der zu erobernden Standorte weitgehend übereinstimmen.
4. Die ursprünglichen biologischen Merkmale der vordringenden Arten können sich im Verlauf eines Invasionsvorgangs durch Selektionsprozesse ändern.

Die Bedeutung von Prinzipien, aber auch von Besonderheiten, läßt sich am besten durch den Vergleich gegensätzlicher Beispiele herausarbeiten. In diesem Sinne wird in der vorliegenden Arbeit das Vordringen florenfremder Arten in einem ostafrikanischen Savannengebiet mit ent

sprechenden Vorgängen in Mitteleuropa verglichen. Schwerpunkte des Vergleichs bilden die biologischen Merkmale der erfolgreichsten Invasoren sowie deren Einpassung in die vorhandene Nischenstruktur.

2. Methode

Der Arbeitsansatz in der vorliegenden Untersuchung orientierte sich an dem in Abbildung 1 dargestellten Schema. Danach gliedert sich die Analyse in einen historisch-naturkundlichen und einen ökologischen Teil. Aufgabe des historischen Teils ist es, den Einfluß des Menschen bei der Beseitigung bestehender Verbreitungsbarrieren zu beschreiben. Dies umfaßt die Ausbreitung der Diasporen durch Handel und Verkehr sowie die Schaffung neuer Nischen durch veränderte Flächennutzungsformen. Dem Analysenweg im ökologischen Teil liegen die Vorstellungen von GRUBB (1985) zugrunde, der die Artenverbreitung durch die Einpassung von Schlüsselmerkmalen in die herrschenden Standortbedingungen erklärt. Die Schlüsselmerkmale können dabei sowohl die Ebene des Individuums als auch der Population betreffen. In (Abb.1) wurden die Artmerkmale in zwei Gruppen zusammengefaßt und der Nischenstruktur der eroberten Standorte gegenübergestellt. Während die Produktionsstrategien mit der Resourcenverfügbarkeit sowie dem Klima der Standorte weitgehend übereinstimmen müssen, erfordert die Standortdynamik bestimmte Merkmale der generativen Ausbreitung, der Konkurrenzkraft und der Organisation des Lebenszyklus.

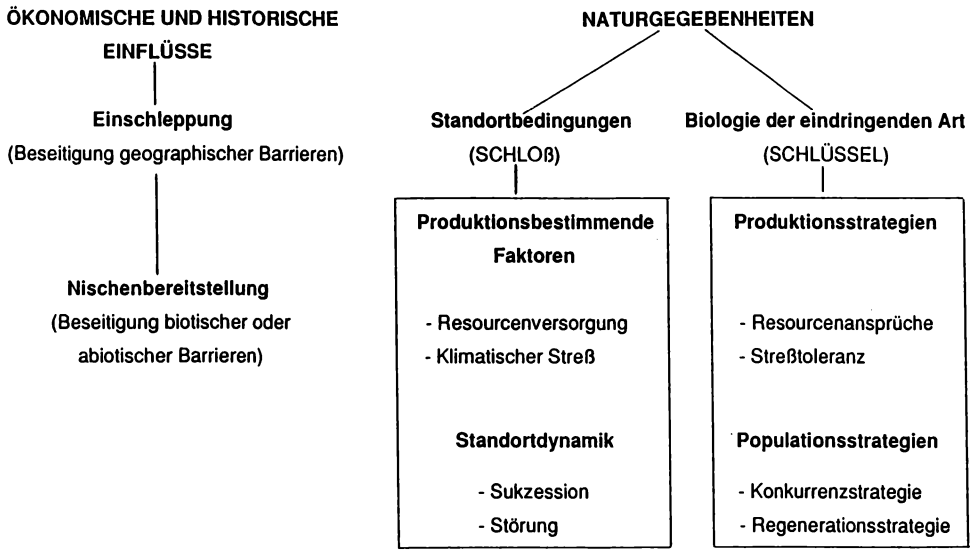

Abb. 1: Schema zur Methodik der Ausbreitungsanalyse von Neophyten (Schlüssel-Schloß-Modell).

Nach diesem als Schlüssel-Schloß-Modell zu bezeichnendem Schema sind die Ausbreitungsvorgänge vornehmlich als Einpassungen und weniger als Anpassungen zu verstehen. Dem liegt die Auffassung zugrunde, daß eine Evolution grundlegender biologischer Merkmale - der groben Zähne des Schlüssels - dem raschen Wandel von Flächennutzungsänderungen nicht Schritt halten kann. Selektive Anpassungen sind nur in nachgeordneten Merkmalsbereichen - den feineren Zähnen des Schlüssels - denkbar und auch beschrieben.

3. Untersuchungsgebiete und Artenauswahl

Die Beispielregion der afrikanischen Savanne befindet sich im Norden Kenias im District Isiolo. Die Äquatornähe und die Höhenlage von 1.000-1.200 m bedingen hier ein semiarides tropisches Höhenklima mit jährlich zwei Regenzeiten und zwei Dürrezeiten. Auf dem etwa 100 km^2 großen Untersuchungsgebiet herrschten bis vor kurzem traditionelle Formen der Weidenutzung vor. Gemischte Herden, bestehend aus Ziegen, Schafen, Rindern und Kamelen nutzten die verschiedenen Kompartimente der Dornbuschsavanne optimal und nachhaltig. Im Verlauf der letzten 10 Jahre erfolgte jedoch eine langsame Umstellung auf intensivere Beweidungsformen, die vor allem durch übergroße Rinderherden charakterisiert sind. Rinder decken ihren Nahrungsbedarf vorwiegend durch Gräser und Kräuter und belasten damit das Gebiet zunehmend durch Tritt, Verbiß und Fäkalien. Seit diesem Wechsel der Nutzungsform ist eine deutliche Ausbreitung florenfremder Arten zu beobachten.
Die Vegetation des Gebietes wurde 1986-1988 in Form von 35 Aufnahmeserien mit zumeist 30 Einzelaufnahmen kartiert (SCHULTKA und CORNELIUS, in Vorb.). Fünf für das Gebiet repräsentative Aufnahmeserien wurden 1989 von den Autoren der vorliegenden Arbeit wiederholt, wodurch eine Beurteilung der Ausbreitungstendenz von Neophyten möglich wurde. Für die Auswertung der vorliegenden Untersuchung wurden die erfolgreichsten florenfremden Arten in Form eines Stufenplans mit steigender Ausführlichkeit der Artenbeschreibung und des Ausbreitungserfolges berücksichtigt.

In Mitteleuropa stellt das Stadtgebiet von Berlin hinsichtlich Florenzusammensetzung und Florenveränderungen die am besten untersuchte Region dar. Neben zahlreichen floristischen und vegetationskundlichen Kartierungen, die KOWARIK (1988) zusammenfassend ausgewertet hat, liegen Arbeiten zur Ökologie von Brachflächen und von dominanten Ruderalarten vor (BORNKAMM und HENNIG 1982; BORNKAMM 1984; BORNKAMM und MEYER 1985; CORNELIUS 1985, 1989). Für den Vergleich mit den biologischen Merkmalen der Invasoren der ostafrikanischen Savannengebiete wurden auch hier in Form eines Stufenplans diejenigen Neophyten ausgewählt, die bei der floristischen Kartierung von KUNICK (1974) einen hohen Häufigkeitswert aufwiesen. Da die Größe seiner Bezugsflächen bei der floristischen Kartierung 2,5 ha betrug, können seine Häufigkeitsangaben nicht direkt mit den Stetigkeitsangaben pflanzensoziologischer Analysen verglichen werden. Sie stellen jedoch ein brauchbares Relativmaß für den Ausbreitungserfolg von Arten innerhalb eines größeren Gebietes dar.

4. Ergebnisse und Diskussion

Die Dauer bis zur ersten Fruchtbildung und die Häufigkeit des Fruchtens im Lebensverlauf stellen eine grundlegende Anpassung an die Standortdynamik dar. Im ersten Schritt des Vergleichs wurden daher Organisationsmerkmale des Lebenszyklus erfolgreicher Neophyten gegenübergestellt. Der Vergleich zeigt, daß unter den Neophyten Berlins Arten mit sehr unterschiedlicher Lebensgeschichte erfolgreich sind, während in das untersuchte Savannengebiet bisher nur Arten mit therophytischer oder allenfalls kurzperenner Lebensweise vordringen konnten (Tab. 1 und 2). Eine der Ursachen für den Erfolg unterschiedlicher Organisationstypen in dem mitteleuropäischen Ballungsraum ist sicher in der dort herrschenden Vielfalt von Störungsformen begründet. Im Gegensatz hierzu ist in den Savannengebieten das Störungsspektrum aufgrund der starken Beweidung zu höheren Frequenzen verschoben. Entsprechend handelt es sich bei den erfolgreichen Neophyten der Savanne fast auschließlich um Arten mit monocyclischer Lebensweise. Der hohe Beweidungsdruck führte jedoch nicht generell zu einem Ausschluß perenner Arten. So umfaßte das Lebensformspektrum im unmittelbaren Umfeld einer Viehtränke (Tab. 3) bei indigenen Arten auch perenne Lebensformen, wie die sich vegetativ ausbreitende Poacee *Cynodon plectostachyus*, die geophytische Cyperacee *Cyperus blysmoides* oder die bultförmige Poacee *Sporobolus nervosus*. Neben der mechanischen Störung müssen demnach noch weitere Faktoren wirksam sein, die zur Begünstigung der therophytischen Lebensform unter den Neophyten führen. Eine wichtige Rolle spielen hier die Dürreperioden, die mit Hilfe der therophytischen Lebensweise überdauert werden können. Dürreperioden können aber auch mit einer auf Streßtoleranz ausgerichteten Strategie überwunden werden. Ein großer Teil der indigenen Arten des Untersuchungsgebietes wie laubwerfende

Tab. 1: Liste der florenfremden Arten im Untersuchungsgebiet Ngare Ndare (Kenia) mit einer Stetigkeit von >1% auf der Basis von 1005 Aufnahmen. kpp = kurzlebige polycarpische Perenne, mc = monocyclische Arten (Lebenszyklus während einer Regenzeit abgeschlossen).

	Florenfremde Arten	Stetigkeit	Lebensgeschichte
1.	*Bothriocline somalense*	1,1	kpp
2.	*Heliotropum somalense*	1,1	mc
3.	*Gynandropsis gynandra*	1,4	mc
4.	*Eragrostis aspera*	1,8	mc
5.	*Leptothrium senegalense*	2,0	mc,kpp
6.	*Cleome monophylla*	2,3	mc
7.	*Urochloa panicoides*	2,4	mc
8.	*Rhynchelytrum repens*	2,6	mc
9.	*Chloris virgata*	3,5	mc
10.	*Portulaca oleracea*	3,9	mc
11.	*Acalypha indica*	4,4	mc
12.	*Erucastrum arabicum*	4,9	mc
13.	*Brachiaria deflexa*	5,2	mc
14.	*Commelina benghalensis*	5,8	mc
15.	*Setaria verticillata*	7,3	mc
16.	*Pupalia lappacea*	7,9	mc
17.	*Ocimum basilicum*	9,7	mc
18.	*Oxygonum sinuatum*	10,0	mc
19.	*Achyranthes aspera*	11,3	mc
20.	*Dactyloctenium aegyptium*	15,0	mc
21	*Digitaria velutina*	19,6	mc
22.	*Aristida adscensionis*	20,5	mc
23.	*Tragus berteronianus*	32,4	mc
24.	*Tribulus terrestris*	33,1	mc
25.	*Tetrapogon cenchriformis*	45,7	mc

Gehölze und Sukkulenten, gehören diesem Strategietyp an. Als Ursachen für den alleinigen Ausbreitungserfolg therophytischer Neophyten kommen folgende Möglichkeiten in Frage:

1. Die Kombination von ungünstigen klimatischen Bedingungen und hohem Störungsdruck.
2. Die Änderung der Beweidungsform liegt erst wenige Jahre zurück, so daß perenne Neophyten aus historischen Gründen noch nicht Fuß fassen konnten.
3. Die perenne Lebensweise in ariden Gebieten erfordert ein hohes Maß an Spezialisierung, die kosmopolitische Allerweltsarten im Gegensatz zu den indigenen Arten nicht aufweisen.

Die Organisation des Lebenszyklus ist ein wichtiges, aber noch kein hinreichendes Merkmal der Anpassung an die Standortdynamik. Eine weiter differenzierte Auswahl von Merkmalen muß zwei unterschiedlichen Komponenten der Dynamik Rechnung tragen: zum einen den Störungen durch Außenfaktoren wie Tritt, Verbiß oder Feuer, und zum anderen der Eigendynamik, die sich in der Änderung der Artenzusammensetzung und der Zunahme von Konkurrenzbedingungen nach Störungsereignissen äußert. Die entsprechenden Schlüsselmerkmale wurden für diejenigen Neophyten erhoben, die in dem Savannengebiet über 10 % Stetigkeit aufwiesen und die im Berliner Raum in mehr als 50 % der Aufnahmeflächen KUNICKs vorkamen. Es wurden damit nur Arten verglichen, die ihr Optimum bei hohen bis mittleren Störungsfrequenzen haben.

Zur Charakterisierung der Konkurrenzkraft wurden für das seitliche Ausbreitungsvermögen, für das Höhenwachstum der beblätterten Sproßteile und für die Fähigkeit zur vegetativen Vermehrung Klassen gebildet (Tab. 4). Dabei steigt mit dem Klassenwert das Wettbewerbsvermögen. Der Vergleich zwischen den Konkurrenzmerkmalen der Berliner und der nordkeniani-

Tab 2: Liste der florenfremden Arten in Berlin mit einer Häufigkeit >25 % in den Teilflächen von KUNICK (1974). pp = polycarpische Perenne, mp = monocarpische Perenne, bi = Bienne, as = Sommeranuelle, asw = Vorkomen als Sommer- oder Winterannuelle (Angaben nach ROTHMALER 1983). Häuf = Häufigkeit, 3 = in 26-50 % der Teilflächen, 4 = in 51-75 % der Teilflächen.

	Neophyten	Häufigkeit	Lebensgeschichte
1.	*Acer negundo*	3	pp
2.	*Aesculus hippocastanum*	3	pp
3.	*Arrhenaterum elatius*	3	pp
4.	*Bidens frondosa*	3	as
5.	*Diplotaxis muralis*	3	as, bi
6.	*Epilobium adenocaulon*	3	pp
7.	*Eragrostis minor*	3	as
8.	*Erigeron annuus*	3	bi
9.	*Euphorbia cyparissias*	3	pp
10.	*Galinsoga ciliata*	3	as
11.	*Prunus serotina*	3	as
12.	*Quercus rubra*	3	pp
13.	*Robinia pseudacacia*	3	pp
14.	*Sisymbrium altissimum*	3	asw
15.	*Galinsoga parviflora*	4	as
16.	*Impatiens parviflora*	4	as
17.	*Matricaria discoidea*	4	as
18.	*Conyza canadensis*	4	asw
19.	*Oenothera biennis agg.*	4	bi, mp
20.	*Oxalis fontana*	4	pp
21.	*Poa compressa*	4	pp
22.	*Rumex thyrsiflorus*	4	pp
23.	*Sisymbrium loeselii*	4	asw
24.	*Solidago canadensis*	4	pp

schen Neophyten (Tab. 5) zeigt, daß erfolgreiche Eindringlinge im gemäßigten Klimabereich eine höhere Konkurrenzkraft besitzen als im tropisch-semiariden Bereich. Auch unter alleiniger Berücksichtigung der annuellen Neophyten in Berlin ergibt sich für die Savanneninvasoren eine schwächere Ausprägung der Konkurrenzattribute. Ausnahmen unter den afrikanischen Neophyten bilden in gewissem Umfang *Achyranthes aspera* und *Tribulus terrestris*. Beide Arten besitzen die Potenz zu wesentlich stärkerem Wachstum als es in dem Savanengebiet im Verlauf normaler Regenperioden realisiert wird. Sie können damit ihre Wettbewerbsfähigkeit der Ergiebigkeit der Regenfälle anpassen. Bei *Achyranthes aspera*, die aus den humiden tropischen Höhenlagen stammt, bezieht sich dies vor allem auf das Höhenwachstum. *Tribulus terrestris* zeichnet sich dagegen durch eine sehr variable Wuchsform aus und kann je nach Beweidungsdruck mehr plagiotroph oder eher aufrecht wachsen. In besonders günstigen Regenperioden erreicht Tribulus daher selbst auf hochgestörten Weideplätzen Deckungsgrade von über 70 % (Tab. 3).

Die Fähigkeit zur Störungsbewältigung kann durch die pro Pflanze oder Ramet gebildete Samenzahl, durch das Samengewicht und durch die Spezialisierung der Diasporen auf ein bestimmtes Verbreitungsmedium charakterisiert werden. Hohe Samenzahlen auf der einen Seite und hohe Samengewichte andererseits sind als Ergebnis gegenläufiger Selektionsrichtungen zu werten: Eine hohe Samenproduktion pro Zeiteinheit stellt ein Kriterium der Störungsbewältigung dar, während hohe Samengewichte der raschen Etablierung des Keimlings dienen und somit u.a. als ein Merkmal der Konkurrenzkraft angesehen werden können. Entsprechend ergibt sich im Hinblick auf Störungsbewältigung für diese beiden Größen ein gegenläufiges Klassifizierungsschema (Tab. 6). Kriterium für die Klasseneinteilung bei der Verbreitungsform

war der Spezialisierungsgrad auf Fernverbreitung. Anemochorie und Epizoochorie wurden gleich bewertet. Während in der Savanne Epizoochorie das entscheidende Mittel zur Fernverbreitung darstellt, kommt hierfür in den Ballungsräumen Mitteleuropas eher der Anemochorie die größere Bedeutung zu. Der Vergleich der Attribute zur Störungsbewältigung (Tab. 7) ergibt insgesamt für die Arten beider Standorte keine wesentlichen Unterschiede. Auffälig ist jedoch die stärkere Merkmalsdifferenzierung der Neophten in Berlin, was vor allem auf die extrem geringen Samengewichte von *Solidago canadensis* und *Conyza canadensis* zurückzuführen ist.

Ausgehend von den erhobenen Merkmalen kann festgestellt werden, daß die Nischenstruktur der recht unterschiedlichen Standorte für eindringende Neophyten etwa gleich hohe Anforderung an die Fähigkeit zur Störungsbewältigung erfordert. Erhebliche Unterschiede bestehen dagegen in den Anforderungen an die Konkurrenzkraft. Dies wird durch das wesentlich produktivere Klima im humiden Mitteleuropa erklärt.

Sowohl bei den Berliner als auch bei den nordkenianischen Neophyten tritt jeweils eine Art in besonderer Weise hervor: *Solidago canadensis* und *Tribulus terrestris*. Beide sind nach den bisher diskutierten Merkmalen durch die größte Konkurrenzkraft gekennzeichnet. Während *Solidago canadensis* auch bei den Merkmalen zur Störungsbewältigung an erster Stelle steht, ist *Tribulus terrestris* hier nur im Mittelfeld angesiedelt. Dabei ist allerdings zu beachten, daß *Tribulus terrestris* mit seiner äußerst effizienten Ausbreitungsform, der Trampelklette, zur Eroberung neuer Standorte besonders befähigt ist. Dem wird in der Merkmalsbewertung nicht vollständig Rechnung getragen, da Epizoochorie und Anemochorie unabhängig von ihrer Effizienz der gleichen Bewertungsstufe zugeordnet wurden. Tribulus und Solidago verfügen demnach über eine auf Konkurrenzkraft und auf Störungsbewältigung ausgerichtet Doppelstrategie. Der Besitz dieser Doppelstrategie muß als ein bestimmender Faktor für den überragenden Ausbreitungserfolg der beiden Arten angesehen werden. *Solidago canadensis* tritt nicht nur mit hoher Stetigkeit auf, sondern erreicht gleichzeitig auch sehr hohe Deckungsgrade. Entsprechendes trifft für *Tribulus terrestris* zu (Tab. 3). Tribulus befindet sich zudem noch in einer rasanten Phase der Ausbreitung, wie die Zunahme seiner Stetigkeit im Verlauf von drei Jahren (Abb. 2) verdeutlicht.

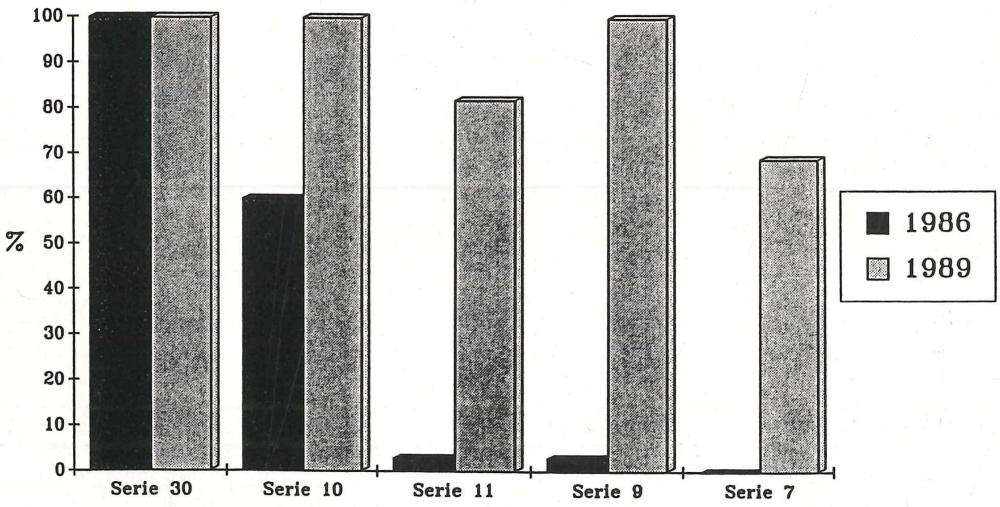

Abb. 2: Entwicklung der Stetigkeit und des Deckungsgrades von Tribulus terrestris auf Weideflächen in der Savanne im Verlauf von drei Jahren. Den Aufnahmeserien liegen 30 bis 50 Einzelaufnahmen zugrunde.

Tab. 3: Lebensformen, Deckungsrade (Deck.) und Stetigkeiten (Stet.) von Savannenarten in ummittelbarer Nähe einer Tränke. mc = monocyclische Lebensform. Angaben von Deckungsgrad und Stetigkeit in %. Mittelwerte von 35 Aufnahmen.

Pflanzenart	Lebensform	Deck.	Stet.
Tribulus terrestris	mc	73	100
Eragrostis porosa	mc	3	93
Zaleya pentandra	mc	2	100
Cynodon plectostachyus	perenn	2	87
Cyperus blysmoides	Geophyt	2	77
Dactyloctenium aegyptium	mc	1	83
Cuscuta hyalina	mc	2	43
Sporobulus nervosus	perenn	2	40
Digitaria velutina	mc	2	30
Tragus beteronianus	mc	1	43
Portulaca oleracea	mc	1	33
Boerhavia repens	mc	1	17
Amaranthus spaganiocephalus	mc	1	17
Indigofera spinosa	Halbstrauch	1	17
Heliotropum somalense	mc	1	7
Gynadropsis gynandra	mc	1	7
Achyrantes aspera	mc	1	3
Ipomea plebeia	mc	1	3
Cucumis prophetarium	mc	1	3
Leucas urticifolia	mc	1	3
Pavonia arabica	Halbstrauch	1	3

Tab. 4: Klassifizierungsschema vegetativer Merkmale der Konkurrenzkraft.

Klassen	seitliche Ausbreitung	Höhe des Blätterdachs	Formen vegetativer Vermehrung
0	-	-	nicht vorhanden
I	< 29	< 9	Wurzelstock
II	30- 89	10- 29	Rhizome
III	90-210	30- 59	-
IV	> 210	60- 99	-
V	-	> 100	-

Bis hierher wurden hinsichtlich Konkurrenz und Störungsbewältigung die gröbsten Zähne der Schlüsselmerkmale dargestellt. Für eine hinreichende Analyse des Ausbreitungserfolges müssen jedoch nicht nur die bisher beschriebenen Merkmalskomplexe weiter differenziert werden, sondern es muß gemäß Abbildung 1 zusätzlich der Bereich der Resourcenansprüche mit in die Untersuchungen einbezogen werden. Neben den in Tabelle 5 aufgeführten Wuchsformmerkmalen kommt der Entwicklungs- und Wachstumsgeschwindigkeit während unterschiedlicher Phasen des Lebenszyklus eine hohe Bedeutung zu. *Tribulus terrestris* ist zu einer sehr frühzeitigen Keimung und einer raschen Keimlingsentwicklung befähigt. Bereits 4-6 Wochen nach der Keimung sind die ersten Früchte reif. Blüte und Fruchtbildung dauern ununterbrochen an, bis aufgrund der einsetztenden Dürreperiode das Wachstum insgesamt eingestellt wird. Die frühe Keimung bringt Konkurrenzvorteile, birgt aber auch Risiken. Bleiben Folgeregenfälle über einen gewissen Zeitraum aus, so besteht die Gefahr, daß die Keimlinge vertrocknen. Dieses Risiko wird jedoch durch zwei Faktoren abgefangen. Zum einen besteht innerhalb der Samen-

bank eine hohe Variabilität der Keimungsansprüche, so daß hohe Keimlingsmortalitäten nach wieder auftretenden Regenfällen durch neue Keimungswellen ausgeglichen werden können (CORNELIUS und SCHULTKA 1989). Zum anderen besitzt *Tribulus* eine breite physiologische Amplitude gegenüber der Wasserversorgung (CORNELIUS und SCHULTKA 1989). Dies befähigt ihn, Trockenphasen über längere Zeiträume zu ertragen und sämtliche Standorttypen innerhalb des Untersuchungsgebietes zu besiedeln, eine wichtige Voraussetzung für Ausbreitungserfolge in Gebieten mit großen räumlichen und zeitlichen Standortunsicherheiten. Zusammenfassend kann festgestellt werden, daß der Ausbreitungserfolg durch eine hohe Spezialisierung der Samenausbreitung, eine geringe Spezialisierung der Resourcenansprüche sowie eine hohen Flexibilität der Wuchsform und der Populationsparameter erklärt werden kann.

Tab. 5: Vergleich vegetativer Merkmale der erfolgreichsten Neophyten des afrikanischen und des mitteleuropäischen Untersuchungsgebietes. Klassifizierung gemäß Tabelle 3.

Art	vegetative Merkmale			
	lat. Ausbr.	Höhe	veg. Exp.	Summe
a) Savanne				
Digitaria velutina	I	I	0	II
Tetrapogon cenchriformis	I	I	0	II
Tragus berteronianus	I	I	0	II
Oxygonum sinuatum	I	II	0	III
Dactyloctenium aegyptium	I	II	0	III
Aristida adscensionis	I	II	0	III
Achyranthes aspera	I	III	0	IV
Tribulus terrestris	II	III	0	V
b) Berlin				
Matricaria discoidea	I	II	0	III
Impatiens parviflora	I	III	0	IV
Galinsoga parviflora	II	III	0	V
Sisymbrium loeselii	II	IV	0	VI
Conyza canadensis	II	IV	0	VI
Oenothera biennis	II	V	0	VII
Oxalis fontana	II	III	II	VII
Poa compressa	II	III	II	VII
Rumex thyrsiflorus	II	IV	I	VII
Solidago canadensis	III	V	II	X

Tab. 6: Klassifizierungsschema für reproduktive Merkmale in Hinblick auf Störungsbewältigung

Klassen	Samenzahl/ Pflanze/Ramet	Samengewicht in mg	Spezialisierung der Ausbreitungsform
0	-	-	unspezialisiert
I	0-99	999-100	autochor
II	100-999	99,9-10,0	anemochor/epizoochor
III	1000-9999	9,99-1,00	-
IV	10000-99999	0,99-0,10	-
V	100000-999999	0,09-0,01	-

Tab. 7: Vergleich reproduktiver Merkmale der erfolgreichsten Neophyten des afrikanischen und des mitteleuropäischen Untersuchungsgebietes. Klassifizierung gemäß Tabelle 4.

Art	Reproduktionsmerkmale			
	SZ	SG.	Verbr.	Summe
a) Savanne				
Dactyloctenium aegyptium	III	IV	0	VII
Tetrapogon cenchriformis	II	III	II(ane.)	VII
Digitaria velutina	II	IV	II(ane.)	VIII
Achyranthes aspera	II	IV	II(epi.)	VIII
Oxygonum sinuatum	II	IV	II(epi.)	VIII
Tribulus terrestris	III	III	II(epi.)	VIII
Tragus berteronianus	III	IV	II(epi.)	IX
Aristida adcensionis	III	IV	II(epi.)	IX
b) Berlin				
Poa compressa	II	IV	0	VI
Impatiens parviflora	III	III	I(auto.)	VII
Matricaria discoidea	III	IV	0	VII
Rumex thyrsiflorus	III	IV	0	VII
Galinsoga parviflora	IV	IV	0	VIII
Oenothera biennis	IV	IV	0	VIII
Oxalis fontana	III	IV	I(auto.)	VIII
Sisymbrium loeselii	IV	V	0	IX
Conyza canadensis	IV	V	II(ane.)	XI
Solidago canadensis	IV	V	II(ane.)	XI

Trotz unterschiedlicher Schwerpunkte bei der Konkurrenzkraft können bei *Solidago canadensis* vergleichbare Merkmalszüge beobachtet werden. *Solidago* verfügt über einen hohen Spezialisierungsgrad bei der Ausbreitung. Dies tifft sowohl für die Samenausbreitung als auch für die vegetativen Expansion durch das Rhizomsystem zu. Vergleichbar zu Tribulus sind die populationsbiologisch entscheidenden Parameter mit dem Resourcenbereich gekoppelt. Die Rhizome ermöglichen nicht nur vegetative Vermehrung und eine hohe Konkurrenzkraft der Art, sondern bilden darüber hinaus die Basis für ihren ausgesprochen internen Stickstoffkreislauf (WERNER 1983). Weiterhin zeichnet sich *Solidago* durch den Besitz einer breiten Amplitude gegenüber der Nährstoff- und der Wasserversorgung aus (CORNELIUS 1990), kann also ähnlich wie Tribulus innerhalb eines großen Bereichs von Standorttypen zur Entwicklung kommen. Schließlich besitzt Solidago aufgrund der vegetativen und der generativen Vermehrungsmöglichkeit eine hohe Flexibilität bei der Steuerung der Populationsparamter.

Der Vergleich der biologischen Merkmale zeigt also, daß keine direkt zu beobachtenden gemeinsamen Schlüsselmerkmale existieren, die den Ausbreitungserfolg von Neophyten erklären. Die Merkmale müssen vielmehr jeweils zu der herschenden Nischenstruktur, im Sinne des Schlüssel-Schloß-Modells, in Beziehung gesetzt werden. Dagegen bestehen jedoch Gemeinsamkeiten im Bereich der Populationsstrategien, die den Einzelmerkmalen übergeordnet sind.

LITERATUR

BORNKAMM R., HENNIG U., 1982: Experimentell-ökologische Untersuchungen zur Sukzession von ruderalen Pflanzengesellschaften auf unterschiedlichen Böden. I Zusammensetzung der Vegetation. - Flora 172: 267-316.

BORNKAMM R., 1984: Experimentell-ökologische Untersuchungen zur Sukzession von ruderalen Pflanzengesellschaften. II Quantität und Qulität der Biomasse. - Flora 175: 45-74.

BORNKAMM R., MEYER G., 1985: Die Wirkung chemischer Belastungen auf die Stadtvegetation. - Spezielle Berichte der Kernforschungsanlage Jülich 296: 130-145.
CORNELIUS R., 1985: Der Einfluß von Cadmium auf die Sukzession einer ruderalen Pflanezngemeinschaft. - Verh. Ges. Ökologie XIII: 627-630.
CORNELIUS R., 1990: The strategies of *Solidago canandesis* in relation to urban habitats. I Resource requirements. - Acta OEcologia 11 (1): 13-34.
CORNELIUS R., SCHULTKA W., 1989: Verbreitungsstrategien und Weidenutzung in einer Dornsavanne Nordkenias. - Verh. Ges. Ökologie XVIII: 761-768.
GRUBB P.J., 1985: Plant populations and vegetation in relation to habitat, disturbance and competition: Problems of generalisation. - In: White, J. (ed.): The population structure of vegetation, Dordrecht: 595-621.
JÄGER E.J., 1988: Möglichkeiten der Prognose synantropher Pflanzenausbreitungen. - Flora 180: 101-131.
KOWARIK I., 1988: Zum menschlichen Einfluß auf Flora und Vegetation. - Schriftenreihe des Fachbereichs Landschaftsentwicklung der TU Berlin, 56.
KUNICK W., 1974: Veränderungen von Flora und Vegetation einer Großstadt dargestellt am Beispiel von Berlin (West). - Diss. Techn. Univ. Berlin.
ROTHMALER W., 1983: Exkursionsflora Bd. III: Atlas der Gefäßpflanzen.
SCHULTKA W., CORNELIUS R., (in Vorb.): Vegetationsveränderungen in einer Dornsavanne durch Weidenutzungen.
SUKOPP H., 1962: Neophyten in natürlichen Pflanzengesellschaften Mitteleuropas. - Ber. dt. Bot. Ges. 75: 193-205.
WERNER W., 1983: Untersuchungen zum Stickstoffhaushalt einiger Pflanzenbestände. - Scripta Geobotanica 16, Göttingen.

ADRESSE

PD Dr. R. Cornelius
Dr. G. Meyer
Institut für Ökologie
Rothenburgstr. 12
D-W-1000 Berlin 41

Dr. W. Schultka
Institut für Botanik
Senckenbergstr. 17
D-W-6300 Gießen

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie

Jahr/Year: 1990

Band/Volume: 19_2_1990

Autor(en)/Author(s): Schultka Wolfgang, Meyer Gabriele, Cornelius Reiner

Artikel/Article: Zum Invasionspotential florenfremder Arten 20-29