

Der Beitrag der Populationsbiologie zum Verständnis biologischer Invasionen

Andrea H. Meyer und Bernhard Schmid

Synopsis

The contribution of population biology to the analysis of biological invasions. — Population biology can help to understand the processes that act during biological invasions. We used an experimental demographic approach to determine which stages in the life cycle of the herbaceous perennial *Solidago altissima* L. were most critical for successful establishment and persistence and how they could be targeted by control measures. In spite of a great seed production, the low seed survival on and in the soil and the low germination probability almost completely prevented regeneration by sexual reproduction in the established vegetation. The dynamics of the rhizome population in the soil largely determined the above-ground shoot dynamics. Yearly mowing in late summer negatively affected rhizome production and could therefore, if regularly applied, effectively control *S. altissima*. We recommend that studies such as this should be done if the aim is not only to describe but also to predict invasions, such as for example in nature reserves.

biological invasions, conservation biology, experimental demography, life-cycle analysis, secondary succession, Solidago

1. Einleitung

Mit dem Problem biologischer Invasionen wurde der Mensch erstmals ab 1500 n. Chr. in größerem Maße konfrontiert, obwohl anthropogen bedingte Pflanzenausbreitungen regional (v. a. in Europa) schon früher vorkamen. Bis zu diesem Zeitpunkt verlief die räumliche Ausbreitung von Arten meist lokal begrenzt und über lange Zeiträume. Die verstärkte Reisetätigkeit des Menschen bewirkte eine beschleunigte Einführung neuer Pflanzenarten (Neophyten) über große Distanzen. Biogeographische Barrieren, welche einst die Fernverbreitung von Pflanzen verhinderten, wurden übersprungen (DI CASTRI 1989). Die für eine Kolonisierung neuer Standorte wichtige Ausbreitungsstrategie einer Pflanzenart verlor an Bedeutung. Der Mensch übernahm in zunehmendem Maße die Rolle als Vektor für die Ausbreitung von Arten (BAZZAZ 1986, NOBLE 1989). Die meisten Neophyten konnten nicht, oder nur mit Hilfe des Menschen überleben. Einige wenige jedoch (im Folgenden Invasoren¹ genannt) konnten sich stark vermehren und, wie zahlreiche Beispiele belegen, die Struktur von ganzen Biozönosen nachhaltig verändern (siehe z. B. MAC DONALD & al. 1989, RAMAKRISHNAN & VITOUSEK 1989, sowie darin enthaltene Referenzen). Die von Invasoren angerichteten ökologischen und ökonomischen Schäden sind so groß, daß biologische Invasionen zusammen mit der Umweltverschmutzung und dem CO₂-Problem zu den schwerwiegendsten ökologischen Problemen unserer Zeit gezählt werden müssen. Bisherige Arbeiten auf dem Gebiet biologischer Invasionen beschränkten sich hauptsächlich auf das Erstellen von Invasorenlisten und die Beschreibung der durch Invasoren bewirkten Schäden. Häufig stellt aber die taxonomische Zusammensetzung solcher Listen eine nicht zufällige Stichprobe aus der Grundgesamtheit potentiell möglicher Invasoren dar (CRAWLEY 1987). Auch der Versuch, Invasoren gemeinsame (invasive) Eigenschaften zuzuordnen, stößt auf Probleme. So ist es nach NOBLE (1989) schwierig, invasive Eigenschaften mit "life-history"-Mustern zu korrelieren, da sich unter den Invasoren scheinbar sowohl r- als auch K-Strategen befinden (vgl. aber SCHMID 1989).

¹ Als Invasor wird hier eine Pflanzenart bezeichnet, welche in eine relativ intakte Vegetation eindringt und diese stark dominiert oder sogar verdrängt (BAZZAZ 1986).

Um die Mechanismen zu verstehen, die bei einer biologischen Invasionen ablaufen, bedarf es mehr als nur eines deskriptiven, bzw. korrelativen Ansatzes. Verschiedene Autoren fordern deshalb den vermehrten Einbezug populationsdynamischer (CRAWLEY 1987, SIMBERLOFF 1989) sowie experimenteller Studien (REJMANEK 1989). Denn nur diese Art von Studien erlaubt es, das Verhalten von Invasoren im neuen Habitat abzuschätzen bevor eine Invasion stattgefunden hat (CRAWLEY 1987, NOBLE 1989). HOBBS (1989) konnte in einem Experiment mit Annuellen zeigen, daß Invasoren für eine erfolgreiche Etablierung innerhalb eines neuen Habitats andere Bedingungen benötigen, als für das nachfolgende Wachstum. Dies läßt sich damit erklären, daß Individuen einer Population in verschiedenen Phasen des Lebenszyklus unterschiedliche Ansprüche an ihre Umgebung stellen. Mit den Werkzeugen der Populationsbiologie können solche Lebenszyklen genau studiert und Wachstum, Reproduktion und Überleben von Individuen in Bezug zur ihrer Umwelt gestellt werden. Ziel der vorliegenden Arbeit ist es, die populationsdynamischen Prozesse eines für unser Gebiet typischen Invasoren modellhaft darzustellen. Durch manipulative Eingriffe soll zusätzlich das Reaktionsvermögen dieses Invasoren auf mögliche Umwelteinflüsse untersucht werden. Die aus einem solchen experimentellen Ansatz erhaltenen Erkenntnisse erlauben es schließlich, die kritischen Stadien im Lebenszyklus eines Invasoren zu bestimmen und damit auch mögliche Bekämpfungsmaßnahmen vorzuschlagen.

2. Modellbeispiel

2.1 Art

Pflanzliche Invasoren stammen häufig aus Sekundärsukzessionen und vermehren sich erfolgreich durch vegetatives Wachstum (SCHMID 1989). Oft bilden sie dank der Produktion zahlreicher und kurzer Ausläufer dichte Bestände und können einmal besetzte Standorte erfolgreich verteidigen (CRAWLEY 1987). In diese Kategorie gehört auch die hier untersuchte Große Goldrute *Solidago altissima* L., eine perennierende Staude mit einjährigen, unverzweigten Sprossen. Diese Art unterscheidet sich durch eingekrümmte Sprossspitzen (nur in jungem Zustand sichtbar) und einer Reihe quantitativer Merkmale deutlich von *S. canadensis* L. (CROAT 1972, SCHMID & al. 1988). Alle diese Merkmale wurden von E. WEBER bei sämtlichen entlang eines N-S-Transektes von Italien bis Skandinavien untersuchten Populationen gefunden (E. WEBER, pers. Mitt.)². Das primäre Habitat von *S. altissima* sind die nordamerikanischen Prärien (WERNER 1979). Von dort aus breitete sich die Art auf Ruderalstandorte aus und wurde ab dem 17. Jahrhundert bei uns eingeführt, wo sie als Gartenpflanze und Nektarlieferant für Bienen geschätzt wurde und wird. Ab dem 19. Jahrhundert setzte dann der eigentliche ökologische Siegeszug ein, und heute findet man die Art mit breiter Nische an unterschiedlichen Standorten wie Brachland, Ruderalflächen, ehemaligen Baumschulen, aber auch entlang von Gewässern und in Auenwäldern (ZWÖLFER 1976, VOSER 1983). Heute muß die Art als äußerst aggressive Problempflanze bezeichnet werden (ZWÖLFER 1976), deren Auftreten z. B. in Naturschutzgebieten andere Pflanzenarten verdrängt und zu einer Verarmung der Flora und der mit ihr assoziierten Fauna führt. Dichte Goldrutenbestände können sogar die Waldverjüngung verhindern (WERNER & al. 1980).

2.2 Methodik

Wir untersuchen eine größere Population von *S. altissima* auf einer Brachfläche, die bis 1982 als Maisacker bewirtschaftet wurde und seither die typischen Stadien einer Sekundärsukzession durchläuft. Im Sommer 1987 wurde die Untersuchungsfläche in sechs gleiche Teilflächen unterteilt, von denen jeweils drei jährlich im Spätsommer gemäht werden. Innerhalb jeder Teilfläche wurden je 20 *S. altissima*-Klone ausgewählt und zufällig fünf verschiedenen Behandlungen zugeordnet (vier Klone pro Behandlung pro Teilfläche). Im Folgenden gehen wir nur auf eine dieser Behandlungen ein, nämlich das wiederholte Entfernen von Nachbarpflanzen im Umkreis von ca. 65 cm (als 'Abwesenheit von intra- und interspezifischer Konkurrenz' bezeichnet). Tabelle 1 zeigt, welche Größen zur Bestimmung der populationsbiologisch relevanten Parameter (Wachstum, Reproduktion und Überleben) an den *S. altissima*-Klonen bzw. Sprossen gemessen wurden. Die meisten Messungen erfolgten mehrmals pro Jahr, von Herbst 1987–1990. Material und Methoden werden in MEYER (1992) genau beschrieben.

² Einzig die diploiden Chromosomenzahlen der europäischen Populationen sprechen für *S. canadensis*, da das bisher untersuchte Material von *S. altissima*, aus einer relativ begrenzten Region in Nordamerika, ausschliesslich hexaploide Zählungen ergab (auf Nomenklatur, Taxonomie und Karyologie werden wir andernorts ausführlich eingehen [WEBER und SCHMID, in Vorbereitung]).

Tab. 1: An *Solidago altissima* gemessene, populationsbiologisch relevante Größen.

Parameter	Durchgeführte Arbeiten	Lebensstadien
Wachstum (oberirdisch)	Höhe, oberirdische Biomasse einzelner Organe ¹ , Phänologie, Blattzählungen	Ke, Ju, Ad
Wachstum (unterirdisch)	Länge und Winkel von Rhizomen	Ad
Überleben (oberirdisch)	Keimraten, Keimlingsetablierung, Überlebensraten von Jungpflanzen und adulten Klonen	Sa, Ke, Ju, Ad
Überleben (unterirdisch)	Zählen von Rhizomen und Rhizomknospen	Ad
Sexuelle Reproduktion	Samenproduktion, -verbreitung, -niederschlag	Ad

Bemerkung: Sa = Samen, Ke = Keimlinge, Ju = Jungpflanzen, Ad = adulte Klone.
¹ nur für adulte Klone

2.3 Lebenszyklus

Beim Lebenszyklus von *S. altissima* kann man zwischen reproduktiver und vegetativer Phase unterscheiden (Abb. 1). Die reproduktive Phase ist gekennzeichnet durch die Bildung zahlreicher Achänen, welche im Spätherbst reifen und ab November ausgebreitet werden. Die vegetative Phase beginnt jeweils im Spätsommer durch die Bildung von einem bis mehreren Rhizomen an der Basis der diesjährigen Sprosse. Diese Rhizome wachsen im folgenden Frühjahr zu neuen Sprossen aus. Da Rhizomverbindungen über mehrere Jahre hinweg intakt bleiben, finden sich auch größere, aus über 20 Sprossen bestehende Klone. Im Folgenden sollen die verschiedenen Phasen im Lebenszyklus von *S. altissima* besprochen werden.

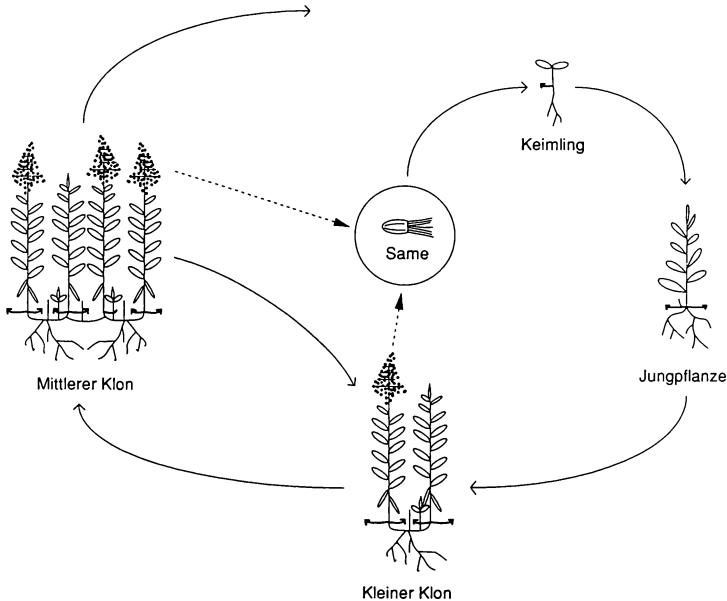


Abb. 1: Lebenszyklus von *Solidago altissima*. Die einzelnen Lebensstadien sind so gezeichnet, wie sie sich im Spätsommer präsentieren. Ausgezogene Pfeile bezeichnen vegetatives Wachstum oder Fragmentierung in mehrere kleine Klone, kurz gestrichelte Pfeile bezeichnen sexuelle Reproduktion.

2.3.1 Samenphase

Die meisten Achänen wurden im Herbst, manche aber auch bis in den März des folgenden Jahres hinein ausgebreitet. Für das Studium der Samendemographie streuten wir Achänen in einer Dichte von ca. 400'000/m² auf definierte Bodenquadrate aus. Aus diesen und zusätzlichen Kontrollquadraten entnahmen wir periodisch Bodenproben, durchsuchten sie im Labor nach überlebenden Samen und bestimmten deren Keimfähigkeit in Keimversuchen im Klimaschrank. Das Überleben wie auch die Abnahme der Keimfähigkeit der Samen kann in zwei Phasen unterteilt werden. In einer ersten Phase von Ende Oktober 1987 bis Anfang Dezember 1987, in der die Samen in den Oberboden inkorporiert wurden, waren die Überlebensraten sehr tief (Halbwertszeit 2 Wochen) und die Keimraten der überlebenden Samen nahm rasch ab (Halbwertszeit 5 Wochen). Anschließend nahmen die Zahl der Überlebenden bzw. deren Keimraten deutlich langsamer ab (Halbwertszeiten 25 bzw. 30 Wochen). Im Mai des folgenden Jahres, als aufgrund der genügend hohen Temperaturen eine Keimung erstmals möglich war, blieben somit nur noch ca. 3% keimfähige Samen übrig. Natürliche Keimung im Bestand fand praktisch nicht statt, wurden doch keine Keimlinge in Kontrollquadraten gefunden. Eine Verjüngung des Bestandes konnte nur an Stellen erfolgen, wo durch Umgraben vegetationsfreie Flächen geschaffen wurden. Ähnliche Beobachtungen machten auch GOLDBERG & WERNER (1983) in Nordamerika.

2.3.2 Keimlinge und Jungpflanzen

Um das Wachstum und Überleben von Keimlingen und Jungpflanzen studieren zu können, verpflanzten wir mangels natürlich vorhandener Keimlinge mehrere hundert selbst gezogener Keimlinge bzw. Jungpflanzen in den Bestand. Diese Individuen hatten wir in unmittelbar neben der Untersuchungsfläche eingerichteten Saatflächen unter kontrollierten Bedingungen aufgezogen. Die Verpflanzungen erfolgten nach 3, 12, 15 und 23 Monaten. Eine Gruppe von Individuen markierten wir in den Saatflächen und beließen sie dort, und je eine zusätzliche Gruppe verpflanzten wir zu jedem Zeitpunkt innerhalb der Saatflächen, um später den Effekt eines möglichen Verpflanzungsschocks abschätzen zu können. Frühe Stadien wuchsen nach einer Verpflanzung langsamer als spätere Stadien nach einer Verpflanzung (Abb. 2, oben). Ähnlich verhielt es sich mit den Überlebensraten: Je später die Verpflanzung in den Bestand erfolgte, desto höher waren die Überlebensraten (Abb. 2, unten). Somit hatten Individuen, die sich nicht früh genug im Sukzessionsprozeß eingefunden hatten, keine Etablierungsmöglichkeiten mehr. Von den innerhalb der Untersuchungsfläche vorhandenen Jungpflanzen kamen keine zur Blüte.

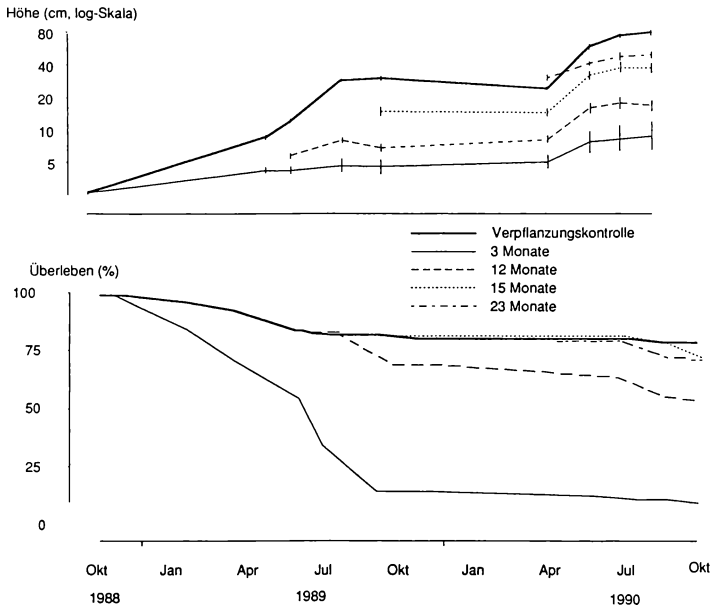


Abb. 2: Wachstums- und Überlebenskurven von Keimlingen und Jungpflanzen von *Solidago altissima* im Bestand. Die Höhenangaben beziehen sich auf den längsten Sproß einer Pflanze. Die Monatsangaben geben das Alter zum Zeitpunkt der Verpflanzung an. Vertikale Linien bedeuten ± 1 Standardfehler.

2.3.3 Adulte Klone

Zur Erfassung des Wachstums der oberirdischen Organe von *S. altissima*-Klonen wurden sämtliche Sprosse, die im Untersuchungszeitraum erschienen, markiert und ihre Phänologie, Höhe und weitere Parameter gemessen (vgl. auch Tab. 1). Das oberirdisch feststellbare klonale Wachstum ist anhand der Sproßzahlen pro Klon in Abbildung 3 dargestellt. Ein beträchtlicher Teil der Sprosse, welche im Frühjahr erschienen, überlebte bis in den Herbst hinein (56% über die Jahre gemittelt). Saisonale Klimaschwankungen (z. B. eine Trockenperiode im Mai und Juni 1989) konnten diese Überlebenswahrscheinlichkeiten von Sprossen deutlich beeinflussen, nicht aber jene ganzer Klone, starben doch keine der untersuchten Kontrollklone während der gesamten Untersuchungsperiode ab. Die Sproßproduktion nahm über die Jahre hinweg zu, ein Indiz für den Erfolg der Art am untersuchten Standort (gestrichelte Linie in Abb. 3). Eine mechanistische Erklärung dieses Erfolgs erhalten wir, wenn wir zusätzlich die Rhizomdemographie berücksichtigen. Zu diesem Zweck legten wir jährlich im März das Rhizomsystem jedes vierten Klons frei und kartierten es in situ. Aus diesen Rhizomkarten konnten wir dann alle für die Populationsdynamik von Rhizomen relevanten Parameter gewinnen (vgl. auch Tab. 1). Die Anzahl produzierter Rhizome pro Klon blieb über die Jahre hinweg etwa gleich, jedoch nahm die Überlebenswahrscheinlichkeit der Rhizome zu (Abb. 4). Eine Regulation der Sproßpopulation erfolgte somit schon relativ früh auf der Rhizomstufe.

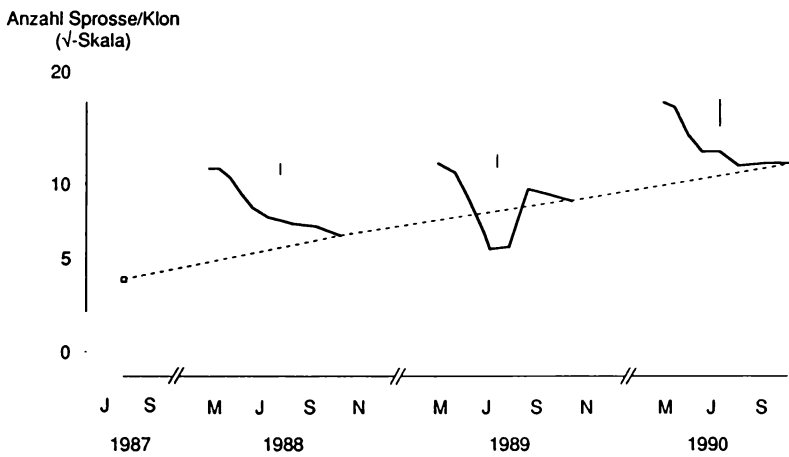


Abb. 3: Anzahl Sprosse pro Klon von Oktober 1987–September 1990 bei *Solidago altissima*. Vertikale Linien bedeuten ± 1 Standardfehler (für die Mittel verschiedener Jahre separat berechnet). Von 1987 liegt nur ein Messwert vor. Die gestrichelte Linie verbindet die Klongrößen jeden Jahres am Ende der Vegetationsperiode.

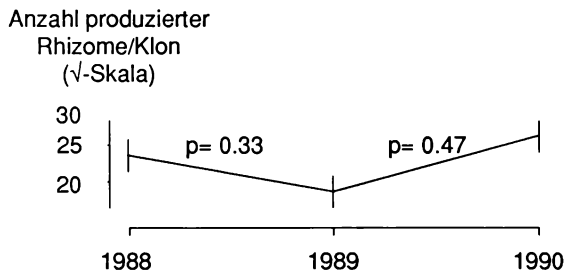


Abb. 4: Anzahl produzierter Rhizome pro Klon in den Jahren 1988 bis 1990. Mit p ist die Überlebenswahrscheinlichkeit der Rhizome in den Jahren 1988 und 1989 angegeben.

2.3.4 Sexuelle Reproduktion

Durchschnittlich 68% aller Sprosse, die jeweils im Herbst noch am Leben waren, blühten und fruchteten (gemittelt über alle Jahre). Ein fruchtender Sproß produzierte dabei ca. 15'000 Achänen, von denen ein konstanter Anteil von ca. 62% keimfähig waren. Große Sprosse produzierten mehr Achänen als kleine.

2.3.5 Flußdiagramm des Lebenszyklus

Die erhaltenen Resultate können nun in einem Flußdiagramm des Lebenszyklus zusammengefaßt werden (Abb. 5). Dazu werden die Individuen nach ihrem Entwicklungsstand in Klassen eingeteilt. Aus dem Flußdiagramm können die Anzahl Individuen in jeder Klasse sowie die Wahrscheinlichkeiten der möglichen jährlichen Übergänge zwischen den Klassen herausgelesen werden. Besonders auffällig für diese Population, wie auch für viele andere Populationen mehrjähriger Pflanzen ist, daß trotz großer Samenbank aber wegen der sehr geringen Keimrate, im Bestand sehr wenig Keimlinge gefunden werden können (vgl. z. B. HARPER 1977). Dies bedeutet, daß die hohe Achänenproduktion kaum zur Erhaltung der Population beiträgt. Hingegen hat eine *S. altissima*-Pflanze, welche das adulte Stadium erreicht hat, sehr hohe Überlebenschancen und vegetative Wachstumsraten.

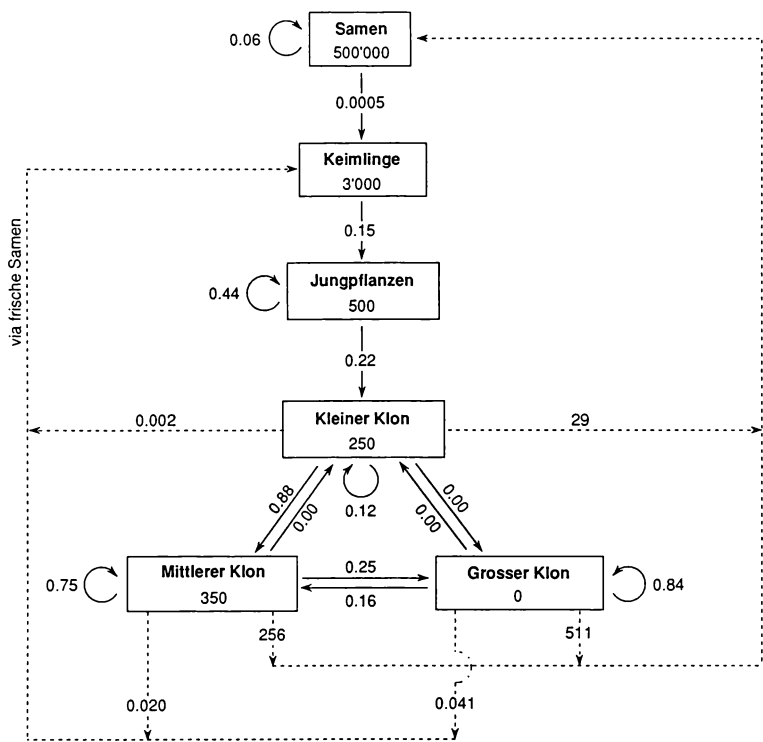


Abb. 5: Flußdiagramm des Lebenszyklus von *Solidago altissima* (Kontrollpflanzen) für den Übergang 1987-1988. Die Zahlen innerhalb der Rechtecke geben die Anzahl Individuen in jeder Klasse Ende Oktober 1987 an und wurden entweder beobachtet oder geschätzt. Ausgezogene Pfeile bedeuten Wachstums- bzw. Überlebensschritte, gestrichelte Pfeile bezeichnen sexuelle Reproduktion. Die Zahlen neben den Pfeilen geben die Übergangswahrscheinlichkeiten oder Vermehrungsraten (Reproduktion) zwischen den Klassen an.

Tab. 2: Durch experimentelle Eingriffe bewirkte prozentuale Abweichungen ausgewählter populationsdynamischer Parameter von den Kontrollwerten.

Populationsdynamischer Parameter	Jährliche Mahd			Ohne Konkurrenz		
	%	(n)	Signif.	%	(n)	Signif.
Anzahl gefundener Samen ¹	- 15	(4)	n.s.	3		
Relativer Anteil keimfähiger Samen ¹	- 4	(4)	n.s.	3		
Mittlere Höhe der Jungpflanzen Anfang August 1990 ²	- 17	(2)	n.s.	3		
Prozentsatz überlebender Jungpflanzen pro Jahr ²	+ 11	(77)	n.s.	3		
Wahrscheinlichkeit von Sprossen, bis ans Ende der Wachstumsperiode zu überleben ¹	+ 7	(2)	n.s.	+ 9	(19)	**
Mittlere Anzahl Sprosse pro Klon im September 1990	- 71	(2)	*	+ 86	(21)	(*)
Überlebenswahrscheinlichkeit adulter Klone von Oktober 1987–1989	- 8	4	**	0	4	n.s.
Mittlere Anzahl Rhizome pro Klon ¹	- 40	(4)	*	+ 27	(20)	n.s.
Überlebenswahrscheinlichkeit von Rhizomen ¹	- 20	(4)	n.s.	+ 22	(4)	(*)
Blühwahrscheinlichkeit von Sprossen ¹	- 59	(2)	(*)	+ 9	(9)	n.s.
Anzahl gebildeter Blütenköpfchen pro Sproß für 1989	- 71	(1)	*	+ 23	(38)	n.s.
Bemerkungen: Alle statistischen Tests wurden mittels 'general linear models' (MCCULLAGH & NELDER 1989) durchgeführt. % = prozentuale Abweichung im Vergleich zu den Kontrollwerten; (n) = Anzahl Freiheitsgrade im Nenner, gegen die der jeweilige Effekt (mit Freiheitsgrad eins im Zähler) getestet wurde; Signif. = Signifikanzniveau für den statistischen Vergleich zwischen der jeweiligen Behandlung und der Kontrolle (n.s. P > .1, (*) P < .1, * P < .05, ** P < .01).						
¹ Gemittelt über alle Beobachtungszeitpunkte bzw. Jahre						
² Gemittelt über alle Verpflanzungsstadien						
³ Nicht gemessen						
⁴ χ^2 -Test						

2.4 Experimentelle Eingriffe

Tabelle 2 faßt zusammen, wie sich die Abwesenheit von intra- und interspezifischer Konkurrenz sowie die jährliche Mahd auf die oben beschriebenen populationsdynamischen Parameter ausgewirkt haben. Die Überlebens- und Keimraten von Samen wurden nicht signifikant beeinflusst durch die jährliche Mahd. Gleiches gilt für Wachstum und Überleben der Keimlinge bzw. Jungpflanzen. Hingegen wurde das klonale Wachstum durch beide Faktoren in verschiedener Hinsicht beeinflusst. So wirkte sich die Mahd vor allem auf das Überleben sowie die Größe (ober- und unterirdisch) der adulten Klone signifikant negativ aus. Ebenfalls produzierten die durch die Mahd geschwächten Klone signifikant weniger Blütenköpfchen. Abwesenheit von Konkurrenz erhöhte dagegen die Klongröße sowie das Überleben von Sprossen und Rhizomen signifikant.

3. Anwendungsmöglichkeiten

Im Folgenden soll das prinzipielle Vorgehen beim Studium eines pflanzlichen Invasoren aus populationsbiologischer Sicht kurz skizziert werden. Dabei muß je nach dem auch die Stellung der untersuchten Art im Sukzessionsprozeß mitberücksichtigt werden.

- 1) Umfassende Analyse des Lebenszyklus: Bestimmung aller Lebensstadien (Klassen) und deren relevanter populationsbiologischer Parameter (Wachstum, Reproduktion, Überleben, Immigration, Emigration). Die Studien sollten wenn möglich über mehrere Jahre erfolgen, um Einwirkungen allfälliger Umweltschwankungen und evtl. der Vegetationsentwicklung (Sukzessionsstadien) einzubeziehen.
- 2) Aufstellen eines Populationsmodells in Form eines Flußdiagramms, welches die wesentlichen populationsdynamischen Parameter zusammenfaßt.
- 3) Aus 2) können Matrixmodelle abgeleitet werden (siehe z. B. CASWELL 1989). Sie dienen einerseits der Projektion der Population und geben Auskunft über deren Momentanzustand bzw. deren Weiterentwicklung bei gleichbleibenden Parameterwerten. Andererseits können aus Matrixmodellen die kritischen Lebensphasen mittels Sensitivitäts- bzw. Elastizitätsanalysen berechnet werden. So lassen sich z. B. durch Variation der Matrixparameter jene Parameterkombinationen bestimmen, die für die Entwicklung der Invasorenpopulation am Standort am ungünstigsten sind. Somit können möglichst wirksame Kontrollmaßnahmen

men geplant werden. Experimentelle Eingriffe decken einerseits die Mechanismen der sich abspielenden populationsdynamischen Prozesse auf, andererseits legen sie den Bereich fest, den die oben beschriebenen Parameter einnehmen können.

In der vorliegenden Arbeit sind wir nur auf die Punkte 1 und 2 eingegangen. Folgende Kontrollmaßnahmen können (unter Einbezug von Punkt 3, siehe MEYER & SCHMID 1991, MEYER 1992) im vorliegenden Fall vorgeschlagen werden:

- *S. altissima* sollte möglichst früh am Erscheinungsort bekämpft werden. Noch besser wäre es, eine Invasion zu unterbinden, indem keine vegetationsfreien Flächen "angeboten" werden. Umgekehrt ist in Habitaten, die lückenlose Bestände aufweisen, nicht mit einer Invasion durch *S. altissima* zu rechnen.
- Kontrollmaßnahmen, welche nur auf eine Verminderung der Achänenproduktion abzielen, können eine bestehende Population kaum dezimieren. Im Gegenteil könnten die Pflanzen durch vermehrtes vegetatives Wachstum reagieren.
- Jährliches Mähen im Spätsommer kann bei regelmässiger Anwendung eine Population wirksam dezimieren. Die Klone werden kleiner und anfälliger auf extreme abiotische Ereignisse wie z. B. Trockenheit. Die Folge davon ist erhöhte Mortalität auf dem Sproß- und Klonniveau.
- Die Einführung von Herbivoren oder Pathogenen, welche die Rhizome von *S. altissima* angreifen, sollte geprüft werden, da eine wirksame Kontrolle des klonalen Wachstums für eine biologische Bekämpfung besonders vielversprechend wäre.

Danksagung

Wir danken den zahlreichen Studenten, die uns bei der Datenaufnahme im Feld behilflich waren und zwei Begutachtern für wertvolle Hinweise zum Manuskript.

Literatur

- BAZZAZ, F. A., 1986: Life history of colonizing plants. In: MOONEY, H. & DRAKE, J. A. (ed.): Ecology of Biological Invasions of North America and Hawaii. Springer, New York: 96-110.
- CASWELL, H., 1989: Matrix population models. Sinauer Ass. Inc., Sunderland (Mass.), 328 S.
- CROAT, T. B., 1972: *Solidago canadensis* complex in the great plains. Brittonia 24: 317-326.
- CRAWLEY, M. J., 1987: What makes a community invisable? In: GRAY, A. J., CRAWLEY, M. J. & EDWARDS, P. J. (ed.): Colonizing, Succession and Stability. Blackwell Scientific Publications, Oxford: 429-453.
- DI CASTRI, F., 1989: History of biological invasions with special emphasis on the Old World. In: DRAKE, J. A., MOONEY, H. A., DI CASTRI, F. & R. GROVES (ed.): Biological Invasions. John Wiley, Chichester: 1-30.
- GOLDBERG, D. E. & P. A. WERNER, 1983: The effects of size of opening in vegetation and litter cover on seedling establishment of golden rods (*Solidago* sp.). Oecologia (Berlin) 60: 149-155.
- HARPER, J. L., 1977: Population biology of plants. Academic Press, London, 892 S.
- HOBBS, R. J., 1989: The nature and effects of disturbance relative to invasions. In: DRAKE, J. A., MOONEY, H. A., DI CASTRI, F. & R. GROVES (ed.): Biological Invasions. John Wiley, Chichester: 389-405.
- MAC DONALD, I. A. W., LOOPE, L. L., USHER, M. B. & O. HAMANN, 1989: WILDLIFE conservation and the invasion of nature reserves by introduced species: a global perspective. In: DRAKE, J. A., MOONEY, H. A., DI CASTRI, F. & R. GROVES (ed.): Biological Invasions. John Wiley, Chichester: 215-255.
- MCCULLAGH, P. & J. A. NELDER, 1989: Generalized Linear Models, 2. Aufl. Chapman & Hall, London.
- MEYER, A. H. & B. SCHMID, 1991: Experimentelle Demographie von Pflanzen: *Solidago canadensis*. In: SCHMID, B. & J. STÖCKLIN, (Hrsg.), Populationsbiologie der Pflanzen. Birkhäuser Verlag, Basel: 123-146.
- MEYER, A. H., 1992: The Experimental Demography of Clonal Plants: A case study of the invading species *Solidago altissima* L. Dissertation Univ. Basel, Basel 159 S.
- NOBLE, I. R., 1989: Attributes of invaders and the invading process: terrestrial and vascular plants. In: DRAKE, J. A., MOONEY, H. A., DI CASTRI, F. & R. GROVES (ed.): Biological Invasions. John Wiley, Chichester: 301-313.
- RAMAKRISHNAN, P. S. & P. M. VITOUSEK, 1989: Ecosystem-level processes and the consequences of biological invasions. In: DRAKE, J. A., MOONEY, H. A., DI CASTRI, F. & R. GROVES (ed.): Biological Invasions. John Wiley, Chichester: 281-300.
- REJMANEK, M., 1989: Invasibility of plant communities. In: DRAKE, J. A., MOONEY, H. A., DI CASTRI, F. & R. GROVES (ed.): Biological Invasions. John Wiley, Chichester: 369-388.
- SCHMID, B., 1989: Exotische Pflanzen: Droht eine Invasion? Schweizer Naturschutz 6/89: 9-11.

- SCHMID, B., PUTTICK, G. M., BURGESS, K. H. & F. A. BAZZAZ, 1988: Correlations between genet architecture and some life history features in three species of *Solidago*. *Oecologia* (Berlin) 75: 459-464.
- SIMBERLOFF, D., 1989: Which insect introductions succeed and which fail? In: DRAKE, J. A., MOONEY, H. A., DI CASTRI, F. & R. GROVES (ed.): *Biological Invasions*. John Wiley, Chichester: 61-75.
- VOSER, M. L., 1983: Studien an eingebürgerten Arten der Gattung *Solidago* L. *Dissertationes Botanicae* 68. Cramer, Vaduz.
- WERNER, P. A., 1979: Competition and coexistence of similar species. In: SOLBRIG, O. T., SUBODH, J., JOHN-SON, G. B. & P. H. RAVEN (ed.): *Topics in Plant Population Biology*. Columbia University Press: 287-310.
- WERNER, P. A., BRADBURY, I. K. & R. S. GROSS, 1980: The biology of Canadian weeds. 45. *Solidago canadensis* L. *Can. J. Plant. Sci.* 60: 1393-1409.
- ZWÖLFER, H., 1976: The goldenrod problem: possibilities for a biological weed control project in Europe. *Plant Health Newsletter*, EPPO Publ., ser. B 81: 9-18.

Adresse

Andrea H. Meyer
Bernhard Schmid
Botanisches Institut
Universität Basel
Schönbeinstr. 6

CH-4056 Basel Schweiz

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie](#)

Jahr/Year: 1992

Band/Volume: [21_1992](#)

Autor(en)/Author(s): Schmid Bernhard, Meyer Andrea H.

Artikel/Article: [Der Beitrag der Populationsbiologie zum Verständnis biologischer Invasionen 285-293](#)