

**ARTENKOMBINATION, ETABLIERUNGSSTADIUM UND ANTHROPOGENES
STÖRUNGSREGIME
ALS EINFLUSSFAKTOREN AUF DIE BESTANDSENTWICKLUNG
DER INVASIVEN BRASSICACEAE
BUNIAS ORIENTALIS L. UND *RORIPPA AUSTRIACA* (CRANTZ) BESSER
IN EXPERIMENTELLER VEGETATION**

DISSERTATION ZUR ERLANGUNG DES
NATURWISSENSCHAFTLICHEN DOKTORGRADES
DER BAYERISCHEN JULIUS-MAXIMILIANS-UNIVERSITÄT WÜRZBURG

VORGELEGT VON
MARKUS WOITKE
AUS SCHWÄBISCH-HALL

WÜRZBURG, MAI 2001

Prolog

GENERAL

Understanding ecology is especially timely.

Robert H. May (Preface: in Pickett STA, Kolassa J, Clive J 1994: Ecological Understanding)

IRONIC

Sod's Law of experiment: in a three year study, the important things bound to happen in the fourth year.

Michael J. Crawley (p 619, Plant Ecology 1997)

THE REAL THING

An ecological explosion means the enormous increase in numbers of some kind of living organism - I use the word explosion deliberately, because it means the bursting out from control of forces that were previously held in restraint by other forces.

...

The real thing is that we are living in a period of the world's history when the mingling of thousands of kinds of organisms from different parts of the world is setting up terrific dislocations in nature. We are seeing large changes in the natural population balance of the world.

Charles S. Elton (Ecology of Invasions 1958, p 15)

Ein guter Ökologe ist schätzungsweise 5000 Jahre alt

M. Voitke 1994

Alles geschieht im detail, immer geschieht etwas, das meiste davon im verborgenen, deshalb benötigt man zeit, es sichtbar zu machen.

(Frei nach Ludwig Wittgenstein: Tractatus-logico-philosophicus, Oxford 1921)

1	EINLEITUNG.....	1
2	MATERIAL UND METHODEN	5
2.1	Pflanzenmaterial.....	5
2.2	Feldversuch	9
2.2.1	<i>Versuchsfläche und Versuchsdesign.....</i>	9
2.2.2	<i>Datenerfassung.....</i>	15
2.2.3	<i>Begleitende Maßnahmen während der Versuchsdurchführung.....</i>	18
2.2.4	<i>Edaphische Bedingungen.....</i>	19
2.2.5	<i>Klimatische Bedingungen.....</i>	20
2.2.6	<i>Datenanalyse</i>	21
3	ERGEBNISSE.....	25
3.1	Ausgangsgrößen der Versuchsarten und oberirdische Gesamtbiomasseentwicklung.....	25
3.1.1	<i>Trockenmasse der eingepflanzten Individuen der Versuchsarten.....</i>	25
3.1.2	<i>Oberirdische Gesamtbiomasseentwicklung (Produktivität) der Versuchsplots</i>	25
3.2	Deckungsgradentwicklung und relative oberirdische Größe.....	26
3.2.1	<i>Entwicklung des Gesamtdeckungsgrades</i>	27
3.2.2	<i>Effekte der Etablierungsstadien auf die Entwicklung des Deckungsgrades der Versuchsarten</i>	28
3.2.3	<i>Effekte der unterschiedlichen Störungsregime auf die Entwicklung des Deckungsgrades der Versuchsarten</i>	33
3.3	Performance der Versuchsarten zum Erntezeitpunkt im Juni 1999.....	36
3.3.1	<i>Effekte der Etablierungsstadien.....</i>	37
3.3.2	<i>Effekte der unterschiedlichen Störungsregime</i>	40
3.4	Auswirkungen der Behandlungen auf die sexuelle Reproduktion und Mortalität der Versuchsarten	46
3.4.1	<i>Vegetative und generative Phase.....</i>	46
3.5	Zusätzlich untersuchte Lebenszyklusparameter der invasiven Arten <i>B. orientalis</i> und <i>R. austriaca</i>	51
3.5.1	<i>B. orientalis</i>	51
3.5.2	<i>R. austriaca.....</i>	56
4	DISKUSSION	59
4.1	Methodische Aspekte	59
4.2	Ergebnisse.....	61
5	ZUSAMMENFASSUNG.....	69
6	SUMMARY.....	71
7	ABKÜRZUNGSVERZEICHNIS	73
8	LITERATUR	74
9	ANHANG	80
9.1	Abbildungen und Tabellen.....	80
9.2	Verzeichnisse	83
9.2.1	<i>Abbildungsverzeichnis</i>	83
9.2.2	<i>Tabellenverzeichnis</i>	84

1 Einleitung

„Biologische Invasionen“ werden zunehmend als Begleiterscheinung und Folge globaler Veränderungen diskutiert (Dukes and Mooney 1999a), z.T. sogar als Ursachen weiterer ökologischer Veränderungen: Z.B. veränderte Sukzessionsverläufe bei der Kolonisation vulkanischer Flächen durch *Myrica faya* auf Hawaii (Vitousek 1990), kürzere Feuerzyklen in den durch *Bromus tectorum* besiedelten Prärieflächen des Great Basin (D'Antonio & Vitousek 1992, s.a. Lawton 1994). Neben dem Schwinden von Lebensraum zählt man dieses Phänomen zu den stärksten Bedrohungen der Artenvielfalt in der jüngsten Zeit (Coblentz 1990, s.a. Savidge 1987, Miller 1989, siehe aber auch Edwards 1998). Besonders problematisch ist die Unumkehrbarkeit der meisten dieser Prozesse, die weltweit zur „Homogenisierung“ der Gemeinschaften beiträgt, als eine Art rückwärts gerichtete Evolution (Lodge 1993, Vermeij 1996).

Biologische Invasionen sind daher zu einem bedeutenden Umweltproblem geworden, dem die vergangenem 15 Jahre zunehmend mehr Aufmerksamkeit zuteil wurde (OTA 1993, Luken & Thieret 1997, GISP 1999). Zusehends stärker hat sich auch die ökologische Forschung diesem Thema zugewandt (z.B. Drake *et al.* 1989, Pysek *et al.* 1995, Starfinger *et al.* 1998, Dukes & Mooney 1999, Mooney 1999, Stone 1999, siehe aber auch Elton 1959 oder Thellung 1915), dem 2000 ein neues Journal (Biological Invasions) gewidmet wurde.

Die meist gestellten Fragen in diesem Zusammenhang sind die nach spezifischen Life-history-Eigenschaften, die Arten invasiv werden lassen (u. a. Drake *et al.* 1989, Rejmanek 1995), nach den Umweltbedingungen, die solche Prozesse fördern (u.a. Crawley 1986, Burke and Grime 1996, Lonsdale 1999) und nach der unterschiedlichen Anfälligkeit bestimmter Biomtypen und Lebensgemeinschaften gegenüber Invasionen (Fox and Fox 1986, Crawley 1986, Drake *et al.* 1989, Lonsdale 1999, Alpert 2000). Wichtig ist außerdem die Frage nach der Voraussagbarkeit von Invasionen (Williamson 1996, Wade 1997).

Dabei besteht eine allgemeine Übereinstimmung, daß anthropogene Störung bzw. Habitatstörungen im allgemeinen Invasionen fördern (Crawley 1986, Hobbs 1989, Hobbs & Hueneneke 1992, Burke and Grime 1996, s.a. Pickett & White 1985, Tokeshi 1999). Sie sind Ursache und Voraussetzung der Invasionen durch Xenobioten und werden auch als Grund der Persistenz vieler invasiver Arten diskutiert (Crawley 1986, Hobbs 1989, Hobbs & Hueneneke 1992, Burke and Grime 1996, D'Antonio *et al.* 2000). Diese Beobachtungen und Hypothesen sind vergleichbar dem Modell von Davis *et al.* (2000), die ein mechanistisches und quantifizierbares Modell der Invasibilität von Lebensräumen favorisieren, das auf intermittierender Ressourcenverfügbarkeit aufbaut. Das heißt, dem Zusammentreffen von zuvor nicht verfügbaren Ressourcen (Raum, Nährstoffe etc.) in einem zeitlichen Fenster und dem Vorhandensein der Diasporen invasiver Neobioten. Nur in solchen „Zeitfenstern“ sind Invasionen erfolgreich. Durch anthropogene Störung werden genau solche Prozesse ausgelöst, indem existierende Gefüge in Artengemeinschaften temporär „außer Kraft“ gesetzt sind.

Ausgangspunkt und Grundlage einer solchen Betrachtungsweise sind letztlich Modelle zur Koexistenz von Arten, die auf zeitlicher und räumlicher Heterogenität von Lebensräumen aufbauen (Chesson 1985, vgl. für Überblick Pacala 1996, Tilman & Kareiva 1998).

Für viele invasive Arten ist nicht nur das ‚Ankommen‘ (initiale Störung) im neuen Areal, sondern auch das ‚Bleiben‘ (wiederholte Störungen) ein wesentlicher Faktor (wesentliches Hindernis) bei der dauerhaften Besiedlung eines neuen Lebensraumes (vgl. u.a. Kowarik 1995, Williamson 1996).

Der Blick auf individuelle, artspezifische Invasionsprozesse soll zeigen, daß letztlich lokal stattfindende Prozesse Auslöser für die Besiedlung sind. Es handelt sich mit anderen Worten um zeitabhängige Interaktionen mit den jeweiligen lokal vorherrschenden abiotischen und biotischen Lebensbedingungen (Robinson 1995, Crawley 1997). Dabei entstehen spezifische Muster sekundärer Sukzessionsverläufe, die abhängig sind vom Ausmaß der Störung – Frequenz, Intensität, Art – (u. a. Pickett & White 1985), dem Vorhandensein residenter Arten und lokal auftretender Konkurrenzeffekte (vgl. Huenneke and Vitousek 1990, Woods 1997). Des Weiteren spielen der Zeitpunkt während des Jahres und der Vegetationsentwicklung (Crawley 1985) und die Anzahl und Art verfügbarer Diasporen (Williamson 1996) eine Rolle.

Die vorliegende Arbeit untersuchte die vorangestellte Problematik und die beschriebenen zugrundeliegenden Phänomene im Hinblick auf den Invasionserfolg und die Koexistenz mit residenten, indigenen Arten bei zwei in Mitteleuropa invasiven*¹ Pflanzenarten, *R. austriaca* und *B. orientalis* (Brassicaceae). In der Region treten sie an unterschiedlichen Standorten häufig kodominant mit folgenden Arten auf: *P. hieracioides*, *R. caesius*, *U. dioica*, *A. elatius*.

Der Invasionserfolg dieser zwei Arten wurde inzwischen bereits wiederholt mit anthropogenen Störungen und dafür günstigen Lebensformcharakteristika in Verbindung gebracht (Steinlein *et al.* 1996, Dietz & Ullmann 1997, Dietz & Steinlein 1998, Gädeke 1998, Dietz *et al.* 1999, Dietz *et al.* 2001, in press). Offensichtlich werden aber auch die hochstet vergesellschafteten, indigenen Arten unter ähnlichen Bedingungen gefördert. Beobachtungen in spontanen Beständen zeigten verschiedene Muster. Erstens variierte das Management der Flächen stark, in denen die Arten vergesellschaftet vorkommen. Das Spektrum reichte von längere Zeit ungestörten Flächen (ältere Ruderalbestände) bis hin zu häufiger und stark gestörten Flächen (z.B. entlang von Verkehrswegen). Zweitens traten auffällige Unterschiede in der Abundanz der beteiligten Arten relativ zueinander auf, die standort- und managementabhängig zu sein scheinen; u.a. repräsentierten die Bestände unterschiedliche Sukzessionsstadien und wurden offensichtlich auch z.T. zu unterschiedlichen Zeitpunkten von den verschiedenen Arten kolonisiert.

Weder ist geklärt, wie die oben genannten Prozesse auf lokaler Ebene ablaufen und die diversen Muster beeinflussen und hervorbringen, noch ist bekannt, ob die anthropogenen Störungen die Invasiven in Vergesellschaftung mit den Indigenen tatsächlich fördern.

Aus dem Großteil der zwischenzeitlich bekannten Studien geht hervor, daß die aklonale *B. orientalis* eine konkurrenzwache Art ist (Dietz & Steinlein 1998, Dietz *et al.* 1998). Ihre Lebensform als Halbrosettenpflanze wird unter bestimmten Störungsregimes, vor allem Mahd, als prä-adaptiv diskutiert (i. e. Bazzaz 1983, Grubb 1985, cf. Dietz *et al.* 1999).

¹ Die Definition des Begriffs „invasiv“ wird in der Literatur nicht einheitlich gehandhabt. Dieser Text orientiert sich am Vorschlag von Pyšek *et al.* (1995), nach dem florenfremde Arten, die sich im neuen Areal in Ausbreitung befinden, als invasiv zu bezeichnen sind.

Die inzwischen z.T. gezeigte und hypothetisierte Konkurrenzschwäche der Art stand und steht in starkem Kontrast zu ihrer explosionsartigen Vermehrung in den letzten zwei Jahrzehnten in weiten Teilen der Region (Ullmann *et al.* 1988).

Zu *R. austriaca*, einem klonalen Hemikryptophyten, lagen zu Beginn der eigenen Untersuchungen kaum gesicherte Ergebnisse aus anderen Untersuchungen vor (Ullmann 1997, für einen Überblick siehe Gädeke 1998). Ansonsten wurde die Art in einem ähnlich weiten Spektrum spontaner Bestände beobachtet wie *B. orientalis*, wo sie wie *B. orientalis* nach z.T. massiven Störungen Dominanzbestände entwickeln konnte (Dietz *et al.* 2001, in press).

Der Vergleich der beiden invasiven Arten im Untersuchungssystem erschien sehr vielversprechend zu sein, da die Arten eine ähnliche ökologische Nische besetzen und damit bis zu einem gewissen Grad Replikate invasiver Taxa im Versuch darstellten. Andererseits unterscheiden sich die Arten aber auch in einigen wichtigen Lebenszyklus-Eigenschaften (z.B. Klonalität), was deren Einfluß auf die Bestandsentwicklung der Arten unter den verschiedenen Standortbedingungen analysierbar machte.

Bisher wurden kaum Untersuchungen zu interagierenden Effekten zwischen indigenen und vergesellschafteten invasiven Arten im Hinblick auf die hypothetisierten Ursachen des Erfolgs der Invasiven durchgeführt (Mack 1996, Burke & Grime 1996, Crawley 1997, Davis and Grime 2000, Alpert 2000).

Die Zielsetzungen der vorliegenden Arbeit waren daher zum einen die Klärung der Faktoren des gegenwärtigen Erfolges der invasiven Arten, trotz der beschriebenen und inzwischen auch gesicherten ‚Handicaps‘ (z.B. die Konkurrenzschwäche von *B. orientalis*). Zum anderen sollte ein wesentlicher Beitrag zur Erklärung der mechanistischen und funktionellen Zusammenhänge auf Standortebene geleistet werden, die für die Kolonisation und Persistenz der Arten im beschriebenen System verantwortlich sind.

Dazu wurden folgende Einflüsse auf die Performance der invasiven Arten in einem mehrjährigen Feldversuch in experimenteller Vegetation untersucht:

- a) unterschiedliche Artenkombinationen indigener Arten (funktioneller Ökotypen), die eine bedeutende Rolle für die Persistenz von invasiven Arten spielen können (Huenneke and Vitousek 1990).
- b) der Effekt unterschiedlicher Etablierungsstadien im Hinblick auf die Bestandsentwicklung (Crawley 1986, Hobbs 1989, Crawley 1989).
- c) die Auswirkung anthropogener Störung auf die Bestandsentwicklung in Vergesellschaftung mit typischen indigenen Arten (Drake *et al.* 1989), d.h. Mahd und Bodenabtragung wurden als Störungsregime eingeführt.

Ich bin von folgenden Fragestellungen bzw. *Hypothesen* ausgegangen:

Werden die invasiven Arten relativ zu den indigenen Arten durch Störungsmanagements gefördert?

- *Die invasiven Arten können relativ zu den nativen Arten unter dem Einfluß von Störungsmanagements profitieren, wobei die Unterschiede mit der Zeit stärker werden.*

Unterscheiden sich die verwendeten Störungsregime in ihren Effekten?

- Sowohl *B. orientalis* als auch *R. austriaca* werden gleichermaßen begünstigt, und eine stärkere Störungsintensität fördert die invasiven im Vergleich zu den indigenen Arten relativ stärker.

Welchen Einfluß haben unterschiedliche Etablierungszeitpunkte zu Beginn einer Sekundärsukzession nach der Initialstörung?

- Ein Entwicklungsvorsprung der invasiven gegenüber den indigenen Arten sollte erstere relativ begünstigen. Bei gleichem Etablierungszeitpunkt sollten die invasiven Pflanzen relativ zu den Verhältnissen bei Regeneration adulter Pflanzenfragmente im Vorteil sein, wenn die Entwicklung bei den Juvenilstadien beginnt, da invasive Arten als Kolonisatoren v.a. über rasches Anfangswachstum verfügen sollten.

Kann die Reaktion der Invasiven auf unterschiedliche Störungsregime bzw. unterschiedliche Startbedingungen beim gleichen Entwicklungszustand relativ zu den indigenen Arten durch eine Veränderung des Arten-/Lebensformenspektrums entscheidend beeinflusst werden?

- Es wird keine prinzipielle, aber eine quantitative Änderung der Effekte erwartet.

Können Unterschiede im Lebensformenspektrum erfolgreicher invasiver Arten entscheidend beim Erfolg unter gleichen Störungsbedingungen sein?

- Klonales Wachstum ist nach erfolgter Etablierung die bessere Strategie, sich am gleichen Standort dauerhaft und nachhaltiger zu etablieren.

Ist die unterschiedliche Mortalität indigener und invasiver Arten in Reaktion auf Störungen ein Grund für die verstärkte Invasibilität von Standorten und Lebensgemeinschaften?

- *B. orientalis* und *R. austriaca* sollten im Vergleich zu den indigenen Arten die geringsten Mortalitätsraten aufweisen.

2 Material und Methoden

2.1 Pflanzenmaterial

Auswahl der Versuchsarten

Der Feldversuch wurde mit insgesamt 6 Arten durchgeführt (s. auch Abbildung 2.1): Den Invasiven *Rorippa austriaca* Crantz (österreichische Sumpfkresse) und *Bunias orientalis* L. (orientalisches Zackenschötchen) und den Indigenen *Rubus caesius* L. (gewöhnliche Kratzbeere, Brombeere), *Arrhenatherum elatius* (L.) P.B. ex J. et C. Presl (Glatthafer), *Urtica dioica* L. (Brennnessel) und *Picris hieracioides* ssp. *hieracioides* L. (gewöhnliches Bitterkraut).

Diese Arten wurden ausgewählt, weil neben Vergesellschaftung bzw. Koexistenz (vgl. Einleitung und folgender Text) deutliche Gemeinsamkeiten in deren ökologischer Amplitude vorhanden sind (siehe v. a. Ellenberg *et al.* 1991 und Oberdorfer 1993).

Hervorzuheben sind dabei:

1. **Bevorzugung basenreicher (kalkreicher), lehmiger bis lehmig sandiger Böden mit hohem Nährstoffangebot (Nitrophyten)**
2. **Mittlere bis hohe Licht- und Wärmeansprüche (mit Ausnahme der eher schattoleranten Art *U. dioica*)**
3. **Unterschiedliche Wuchsformen bei einer gemeinsamen hemikryptophytischen, hochwüchsigen Lebensform (*P. hieracioides* ist allerdings kurzlebiger als die anderen Arten, siehe Tabelle 2.1)**
4. **Hohe Wachstumsraten**

Life-history-Charakteristika

In Tabelle 2.1 sind die für den Feldversuch wichtigen Life-history-Charakteristika der Versuchsarten zusammengestellt. Die Angaben zu den indigenen Arten sind, soweit nicht anders angegeben, aus der Literatur bekannt. Allgemeine Angaben zu den Arten sind hauptsächlich aus Hegi (1986), Tutin *et al.* (1964-80), Oberdorfer (1990, 1993) und Sebald *et al.* (1990-1998) übernommen. Zur vegetativen und generativen Reproduktion von *R. caesius* vgl. Abrahamson (1975), Nyboom (1980) und Whitney (1985), zur Morphologie von *U. dioica* vgl. Skrutek and Teckelmann (1998). Angaben zu Wurzeltiefen der Arten stammen u.a. aus Kutschera und Lichtenegger (1992), zur Störungsverträglichkeit der indigenen Arten siehe Grime *et al.* (1988), Oberdorfer (1993) und Sebald *et al.* (1990-1998). Die Angaben zum vegetativen Wachstum der invasiven Arten stammen aus Gädeke (1998) und Dietz *et al.* (2000) - *R. austriaca* - und Dietz & Steinlein (1996, 1998) - *B. orientalis*. Angaben zur Regenerationsfähigkeit und Störungsverträglichkeit der invasiven Arten beruhen v.a. auf Müller (1995), Dietz & Steinlein (1998) sowie Gädeke (1998) und Dietz *et al.* (1999). Zu den Altersangaben bei den invasiven Arten siehe Dietz & Ullmann (1997, 1998). Die Angaben zum Reproduktionsverhalten stammen aus Gädeke (1998), Keil (1999), Dietz *et al.* (2000). Angaben darüber hinaus stammen aus eigenen Beobachtungen und sind als solche gekennzeichnet.

Tabelle 2.1: Life-history-Charakteristika der Versuchsarten. Soweit nicht anders angegeben, sind die Angaben zu den indigenen Arten weitgehend aus der Literatur übernommen (vgl. Text). Informationen zu den Invasiven stammen vor allem aus der Würzburger Arbeitsgruppe, wobei eigene Beobachtungen in Klammern aufgeführt sind, wenn keine anderen Angaben gefunden oder starke Abweichungen von Literaturangaben beobachtet wurden.

¹Wurzeltiefe: Angaben in Klammern sind beobachtete Werte vom Versuchsfeld (VF) 1999 (die nicht gesondert angegeben sind), vgl. auch unterirdische Biomassebestimmung Abschnitt 2.2.4.

²Bezieht sich auf die Regenerationsfähigkeit einzelner Organe der Versuchsarten – i.d.R. Wurzel und Sproß (Blätter) – und deren Fähigkeit, unter natürlichen Bedingungen zu vollständigen pflanzlichen Individuen zu regenerieren.

Life-history-Charakteristika									
Spezies Familie	Lebensdauer [a]	Wuchsform/Klonalität	Höhe [cm]	² Wurzeltiefe [cm]	vegetative / gene- rative Reproduk- tion (Samenbank)	² Regenerations- fähigkeit	Mahdver- träglichkeit		
<i>B. orientalis</i> Brassicaceae	perenn (> 10)	Hemikryptophyt / aklonal	-200	> 100 (VF: < 50)	- / + (ja - persistent)	± gut / Wurzel	gut		
<i>R. austriaca</i> Brassicaceae	perenn (> 10)	Hemikryptophyt / klonal – vorw. durch Wurzelau- läufer, potentiell auch durch Sproßbewurzelung	-140 (-200)	> 200 (VF: > 50)	+ / - (ja – zumindest temporär)	sehr gut / Wurzel ± gut / Sproß (i. Wasser z.T. auch Blattansatzbe- wurzelung)	gut		
<i>U. dioica</i> Urticaceae	perenn (> 10)	Hemikryptophyt / klonal – kriechender Wurzelstock, aber vorwiegend aus krie- chendem Rhizom	-200	-150 (VF: < 50)	+ / + (ja - persistent)	k.A. / Wurzel	schlecht		
<i>A. elatius</i> Poaceae	perenn (> 5)	Hemikryptophyt (Horst- pflanze) / – vegetative Expansion durch Horst- vergrößerung	-200	-150 (VF: < 50)	- / + (zumindest tem- porär)	sehr gering	sehr gut		
<i>R. cuneatus</i> Rosaceae	perenn (> 10)	Phanerophyt (Strauch) / klo- nal, vorw. durch sich bewur- zelnde Sproß- bzw. Blattach- seln, kriechende Sproßachse	< 50 (Kriechsproß, z.T. > 300, vorhandene Vegetation als Wuchsumterlage nutzend)	200 (VF: < 50)	+ / + (ja - persistent)	(Stecklingsver- mehrung mög- lich)	schlecht		
<i>P. hieracioides</i> Asteraceae	winterannuell, 2-jährig, fakultativ perenn (i.d.R. monocarp)	Hemikryptophyt (winter- annuell) / aklonal	-170	-150 (VF: < 50)	+ / + (ja – zumindest temporär)	sehr gering	schlecht		

Standorte und Vergesellschaftung der Arten in der Region

Die Vergesellschaftung der indigenen und invasiven Arten in unterschiedlichen Sukzessionsstadien in spontanen Beständen mit ruderalem Charakter in der Region deuten vor allem auf unterschiedliche Störungsverträglichkeiten der indigenen Arten hin. *A. elatius* und *U. dioica* sind die am häufigsten mit den Invasiven vergesellschafteten Arten (Schug 1990, Dietz *et al.* 1996, Dietz & Steinlein 1998, Gädeke 1998). Beide Arten sind in der Lage, sich sehr schnell zu etablieren und dauerhafte Bestände zu bilden (Grime *et al.* 1988, Campbell and Grime 1989). Von mehreren oder z.T. von allen Arten gemeinsam besiedelte Standorte in der Region liegen vor allem im Auenbereich des Mains, linienhaft entlang von Straßengraben und an Bachläufen und Ruderalstellen. *U. dioica* besiedelt dort eher die feuchteren und *A. elatius* eher die trockenen Stellen mit Tendenzen zu kompetitiver Dominanz im jeweiligen Bereich. Während *P. hieracioides* ein typischer Vertreter früher Sukzessionsstadien ist, findet sich *R. caesius* eher in alten Beständen auf über längere Zeit störungsfreien Standorten sowohl mit *A. elatius* als auch mit *U. dioica*. Die gemeinsam besiedelten Standorte in der Region lassen sich wie folgt grob kategorisieren (für eine ausführliche pflanzensoziologische Charakterisierung siehe Oberdorfer 1993):

1. Mehr oder weniger stark und häufig gestörte Standorte ruderalen Charakters sekundärer Sukzessionsstadien, die instabil sind und oftmals starke zeitliche und räumliche Schwankungen in der Artenzusammensetzung aufweisen.
2. Ungestörte, kaum oder selten oder in größeren Abständen gestörte Standorte sekundärer Sukzessionsstadien, die dauerhafte (über mehrere Jahre) Bestände aufweisen. Dort treten dann verstärkt *U. dioica* (vgl. auch Skrutek and Teckelmann 1998), *R. caesius* neben *A. elatius* und den Invasiven als dominante Arten auf. Zudem weisen die Böden solcher Flächen häufig einen hohen Skelettanteil auf.
3. In die dritte Kategorie fallen die häufig gestörten, aber dennoch von dauerhaften Artenbeständen besiedelten Flächen. Diese finden sich oft linienhaft entlang von Verkehrswegen (u.a. mehrmalige, unregelmäßige Mahd) und in extensiv genutzten Grünlandflächen und sind als solche in Oberdorfer (1993) beschrieben. Flächen dieser Kategorie zeichnen sich durch eine mahdbedingte Dynamik aus (Biomasseentfernung und effektive Störung), in denen auch für Arten wie *P. hieracioides* stets neue, kolonisierbare Lücken entstehen (Klemov and Raynal 1985, Schug 1990, Oberdorfer 1993, Sans *et al.* 1998) und weniger durch ruderalen Charakter.

Herkunft des Versuchspflanzenmaterials

Etablierte Individuen (im folgenden als Adultpflanzen bezeichnet, Abschnitt 2.2.1) von *B. orientalis*, *R. austriaca*, *U. dioica* und *A. elatius* wurden auf einer stark ruderalisierten Fläche des Winzergenossenschaftsgeländes bei Randersacker ausgegraben (6 km südöstlich von Würzburg). Etablierte Pflanzen von *R. caesius* wurden auf einer 1x pro Jahr gemähten Fläche in der Nähe des botanischen Gartens der Universität Würzburg ausgegraben. Adultpflanzen von *P. hieracioides* stammten von zwei brachliegenden Feldern im Maintal zwischen Heidingsfeld und Winterhausen. Alle Pflanzen wurden im Zeitraum vom 15. - 19. 10. 1996 ausgegraben und sofort anschließend auf das Versuchsfeld gepflanzt.

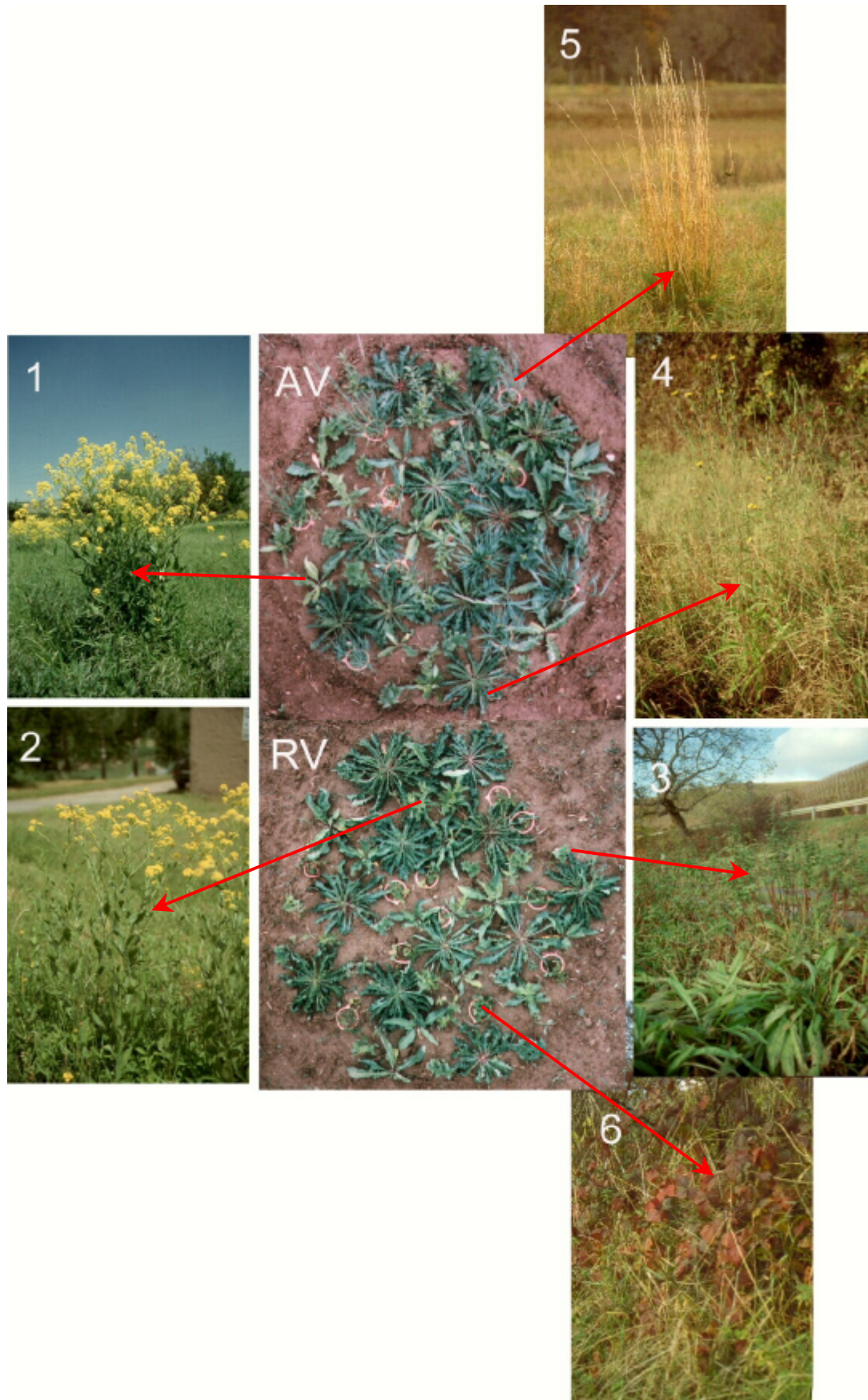


Abbildung 2.1: Die Versuchsarten *B. orientalis* (1), *R. austriaca* (2), *U. dioica* (3, im Vordergrund Rosetten von *B. orientalis*), *P. hieracioides* (4), *A. elatius* (5) und *R. caesius* (6), und zwei Juvenilplots beider Vergesellschaftungen (RV, AV) im Juli 1997.

Juvenilpflanzen (vgl. Abschnitt 2.2.1) von *R. austriaca* wurden aus Wurzelfragmenten (0,5 x 1cm; Länge x Durchmesser) etablierter Pflanzen des bereits oben genannten Standortes regeneriert. Juvenilpflanzen von *B. orientalis* wurden aus der Samenbank eines Bestandes unmittelbar entlang der Bahnlinie am Versuchsfeld angezogen. Die Samen für die Anzucht der *P. hieracioides* Juvenilpflanzen wurden auf den Flächen gesammelt, von denen bereits die etablierten Pflanzen stammten. Für die Anzucht der Juvenilpflanzen von *A. elatius* und *U. dioica* stand kein Samenmaterial aus der Region zur Verfügung, es wurde über den Fachhandel bezogen: Jenes der Art *A. elatius* von der Fa. BayWa (Würzburg, Deutschland), das von *U. dioica* von der Fa. Blauetikett-Bornträger GmbH (Offstein, Deutschland). Die Juvenilpflanzen von *R. caesius* wurden auf der gleichen Fläche wie die etablierten Individuen ausgegraben. Die Juvenilpflanzen wurden im Frühjahr (8. 2. 1997) im Gewächshaus des botanischen Gartens angezogen und 3 Wochen vor der Aussaat, Ende April, ans Freiland adaptiert. Dazu wurden die Pflanzen unter einer Folie (100 cm Abstand zu den Pflanzen) der jahreszeitlichen Witterung ausgesetzt, um sie vor Frostereignissen zu schützen.

2.2 Feldversuch

2.2.1 Versuchsfläche und Versuchsdesign

A) Versuchsfläche

Zur Durchführung des dreijährigen Feldversuches stand eine 6 km ost-südöstlich von Würzburg gelegene und bis 1993 bewirtschaftete Ackerfläche im Maintal zur Verfügung (180 ü. NN, bei 10°00' ö.L. und 49°42' n.B.). Das Versuchsgelände umfaßte insgesamt 5000 m², von denen im nördlichen Bereich 900 m² für den Feldversuch genutzt wurden (Abb. 2.4 A, B, C). Die Fläche weist ein schwaches Gefälle von 1-3 % in nordwestlich-südöstlicher Richtung auf (Röttgermann 1995). Die dominierenden Pflanzenarten vor den versuchsvorbereitenden Maßnahmen waren *Elymus repens* L., *Dactylis glomerata* L., *Poa pratensis* L., *Trifolium pratense* L., *Cirsium arvense* (L.) Scop. und *Epilobium parviflorum* Schreb.. Der Boden des Versuchsfeldes ist eine sandig-lehmige Braunerde (Auenlehm) mit relativ homogenem Bodenprofil bis in 2 m Tiefe (vgl. Röttgermann 1995). Versuchsvorbereitend wurde die gesamte Fläche im August 1996 gemäht und anschließend zweimal tiefgründig (30 cm) gefräst.

B) Behandlungen

a) Experimentelle Artenzusammensetzung in den Plots

In Anlehnung an die Vergesellschaftungen der invasiven mit den indigenen Arten in spontanen Beständen wurden zwei experimentelle Artenzusammensetzungen gewählt:

Pro Plot (siehe unten) wurden *A. elatius* oder *R. caesius* jeweils mit den 4 anderen Arten kombiniert. Die beiden Vergesellschaftungen werden in der Folge als AV (mit *A. elatius*) und RV (mit *R. caesius*) abgekürzt.

<u>AV</u> : <i>A. elatius</i>	+	{	2 Invasive (<i>B. orientalis</i> , <i>R. austriaca</i>)
oder			2 Indigene (<i>P. hieracioides</i> , <i>U. dioica</i>)
<u>RV</u> : <i>R. caesius</i>			

Diese Kategorisierung berücksichtigt sowohl die Unterschiede in spontanen Vergesellschaftungen (siehe 2.1) als auch die unterschiedlichen Wuchsformen: Kompakte Horste bei *A. elatius* versus Kriechsprosse bei *R. caesius*.

b) Kombinationen unterschiedlicher Etablierungsstadien (= Startphasen)

Der Einfluß von Etablierungszeitpunkt, Etablierungsstadium und Ausgangsgröße der Individuen wurde unter Verwendung unterschiedlicher ‚Etablierungsstadien‘ in den Plots verfolgt. Es wurden zwei Etablierungsstadien verwendet, die zu unterschiedlichen Zeiten gepflanzt wurden.

Als „**Adultstadium**“ (im Folgenden als **a** bezeichnet) wurden Individuen gepflanzt, die bereits reproduktiv bzw. potentiell reproduktiv (aufgrund ihrer Größe) und am jeweiligen Herkunftsstandort etabliert waren.

Als „**Juvenilstadium**“ (im Folgenden als **j** bezeichnet) wurden Individuen gepflanzt, die erst zu Versuchsbeginn aus Samen gezogen, als noch nicht reproduktionsfähigen Juvenilstadien ausgegraben oder aus Fragmenten regeneriert wurden. Diese Individuen waren deutlich kleiner als die des Adultstadiums (vgl. 2.1 Herkunft des Versuchspflanzenmaterials und Tab. 3.1).

Die Adultstadien wurden im Herbst 1996 in die Versuchsplots gepflanzt, die Juvenilstadien im April 1997.

Diese beiden Ausgangsstadien wurden in drei unterschiedlichen Kombinationen in den Plots gepflanzt:

1. **Die Individuen aller Versuchsarten wurden in einzelnen Plots im a-Stadium gepflanzt**
2. **Alle Individuen der Versuchsarten *B. orientalis*, *R. austriaca* und *P. hieracioides* wurden in einzelnen Plots im a-Stadium gepflanzt, dazu wurden die Individuen von *U. dioica* und *R. caesius* oder *A. elatius* im j-Stadium gepflanzt - diese Kombination wird im weiteren als juvenil/adult Stadium (abgekürzt ja) bezeichnet**
3. **Alle Individuen der Versuchsarten wurden in einzelnen Plots im j-Stadium gepflanzt**

c) Störungsregime

Die vorherrschenden Störungsregime in spontanen Beständen wurden durch zwei Arten anthropogener Störung im Versuch simuliert: 1.) Biomasseentzug durch Mahd und 2.) Abtrag des Bodens (zu den Zeitpunkten vgl. Tabelle 2.2):

- **Ungestörte Flächen** („**Kontrolle**“, im folgenden als **K** bezeichnet)
- **Mahd 1x jährlich** (im folgenden als **M1** bezeichnet)
- **Mahd 2x jährlich** (im folgenden als **M2** bezeichnet)
- **Mahd + Bodenabtrag 1x jährlich** (im folgenden als **P** bezeichnet)

Gemäht wurde die Vegetation jeweils in einer Höhe von 5 cm über der Bodenoberfläche. Vor der Bodenabtragung wurde die Vegetation auf den entsprechenden Flächen wie in den

M1 und M2 Flächen gemäht (zur Verwendung für die oberirdische Biomassebestimmung). Anschließend wurde auch die verbliebene oberirdische Vegetation inklusive 1-2 cm des Oberbodens vollständig abgetragen (s. auch destruktive Parametererfassung, Abschnitt 2.2.2). Die Behandlungen wurden zu den Zeiten im Jahr durchgeführt (Tabelle 2.3), zu denen auch in der Region häufig gleiche und vergleichbare Maßnahmen entlang der Straßenränder und in extensiv genutzten Flächen als Pflegemaßnahmen durchgeführt werden (Mahd, Abfräsen der Grasnarben entlang von Straßenrändern, Wegen und Gräben). Diese Maßnahmen fallen hauptsächlich in die Reproduktionsphase (Mai-Juli) der Arten.

Tabelle 2.2: Zeitpunkte der Bepflanzung der Versuchsflächen und der eingeführten Störungsregime während des Versuchszeitraumes von 1997-1999.

			April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.
1996	Pflanzung	Adulte							22.-26.
		(a und ja Flächen)							
1997	Pflanzung	Juvenile	16.-						
		(j und ja Flächen)	17.						
	Störung	Mahd				1.-9.		1.-2.	
Bodenabtrag					28.-31.				
1998	Störung	Mahd			22.-25.		24.		
		Bodenabtrag				23.			

c) Versuchsdesign

Als Versuchsdesign wurde ein voll-faktorieller Ansatz gewählt: Aus Artenvergesellschaftung (V), Etablierungsstadien (ES) und Störungsregime (SR) ergaben sich 24 unterschiedliche Faktorenkombinationen (Tabelle 2.3). Jede der 24 Faktorenkombinationen wurde durch drei Plotreplikate repräsentiert ($3 \times 24 = 72$ Plots). Zusätzliche 9 Flächen der Faktorenkombination RVK wurden mit der doppelten Plotzahl angelegt, um auch 1998 eine Biomassebestimmung durchführen zu können. Insgesamt standen somit 81 Plots zur Verfügung.

Pflanzmuster der Plots

Die 81 Plots wurden als Hexagone angelegt (Abbildung 2.2), wobei jedes Hexagon in 52 Pflanzquadrate unterteilt wurde. Die Individuen wurden versetzt zueinander im Abstand von 20 cm gepflanzt. Das Hexagon war zweifach unterteilt: Die Bepflanzung des äußeren Hexagonringes diente der Minderung des Randeffektes auf die Pflanzen des zentralen Hexagones, diese Pflanzen wurden nicht in die Datenerfassung einbezogen. Das zentrale Hexagon wurde in 6 Flächen (Subplots) unterteilt, denen jeweils ein Individuum jeder Art per Losverfahren zugewiesen wurde. Diese Unterteilung wurde gewählt, um eine geklumpte Verteilung von Individuen einer Art weitgehend zu vermeiden (vgl. Silvertown *et al.* 1992).

Tabelle 2.3: Faktorenkombinationen (Versuchsfaktoren) des Feldversuches. Die zweite Zeile von oben kennzeichnet die möglichen Etablierungsstadienzusammensetzungen (ES: j..juvenil, ja..juvenil/adult, a..adult) im Feldversuch, die zweite Spalte von links die möglichen Störungsregime, die im Verlauf des Experimentes eingeführt wurden (SR: K..ungestört/Kontrolle, M1..einmalige Mahd, M2..zweimalige Mahd, P..Bodenabtrag). Alle Faktorenkombinationen wurden sowohl für *A. elatius* vergesellschaftete Flächen als auch für *R. caesius* vergesellschaftete Flächen gleichermaßen durchgeführt.

		<u>ES</u>		
		j	ja	a
<u>SR</u>	K	j K	ja K	a K
	M1	j M1	ja M1	a M1
	M2	j M2	ja M2	a M2
	P	j P	ja P	a P

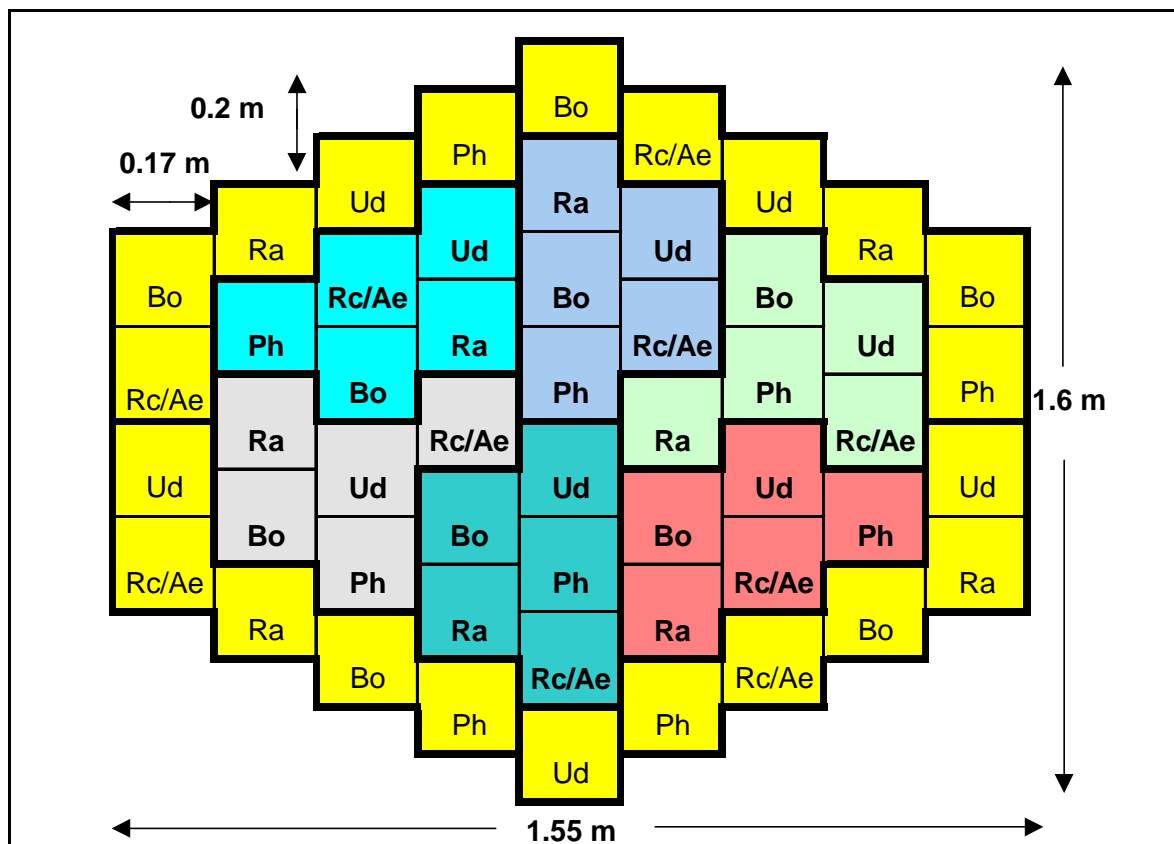


Abbildung 2.2: Schema und Pflanzmuster eines Plots des Versuchsfeldes: 'Exemplarisch' mit den Versuchsarten bepflanzt und farblich abgesetzt der äußere Hexagonring (gelb) mit der Randbepflanzung und die 6 Unterteilungen des zentralen Hexagons, denen jeweils 1 Individuum einer Art zufällig zugeordnet wurde. Rc/Ae symbolisiert die Bepflanzung der beiden Vergesellschaftungen, entweder mit *R. caesius* oder *A. elatius* als 5. Versuchsart.



Abbildung 2.4: Versuchsfeld im Oktober 1997 (A) nach erstem erfolgten Managementzyklus, mit den aspektbildenden Neophyten *B. orientalis* und *R. austriaca* (gelb) während der Hauptblüte im Mai 1998 (B) und im Oktober 1998 (C). In (A) und (B) deutlich zu sehen die unterschiedliche Ausprägung in der Phänologie der unterschiedlich behandelten Plots am Ende der ersten und zweiten Vegetationsperiode.

2.2.2 Datenerfassung

Zur Datenerfassung wurden folgende Verfahren verwendet, die sich in nicht-destruktive und destruktive Erfassungsmethoden unterteilen lassen:

Nicht-destruktive Datenerfassung

a) Vegetationsdeckung

Eine Analyse der Vegetationsdeckung wurde mittels fotografischer Bildauswertung durchgeführt und beruhte vornehmlich auf der von Dietz und Steinlein (1996) beschriebenen Methode. Alle Plots wurden im Jahr 1997 und 1998 mehrmals während der Vegetationsperiode (Tabelle 2.5) aus einer definierten Höhe (2,5 - 3 m) senkrecht zum Plotmittelpunkt fotografiert (Fotoausrüstung: NIKON F 301, Objektiv VIVITAR Series 1A - f 28-105). Die Bildaufnahmen wurden nur bei bedecktem Himmel gemacht, um Schattenfall durch höhere Vegetationsschichten zu vermeiden. Eine quantitative Erfassung von Vegetationsstrukturen ist bei direkter Sonneneinstrahlung nur in unmittelbarer Bodenoberfläche möglich. Schattenwurf durch höhere Vegetationsschichten dunkeln unter solchen Bedingungen die darunter liegenden Schichten bis zur Unkenntlichkeit ab und würden eine quantitative Erfassung mittels Bildanalyseverfahren nicht zulassen. Die Plotfläche wurde jeweils durch einen portablen Holzrahmen markiert, der seinerseits an Flächenmarkierungen ausgerichtet wurde und somit wiederholt die Fotografie desselben Flächenausschnittes ermöglichte.

Die Farbfotografien (Format 15x10) wurden eingescannt und mit dem Bildbearbeitungsprogramm Corel Photopaint 8 (Corel Corporation, Ottawa, Kanada) ausgewertet. Dabei wurde die Gesamtdeckung der Vegetation (lebende und tote Biomasse) bezogen auf Grundfläche und die Anteile der einzelnen Arten bestimmt.

b) Performanceparameter der einzelnen Versuchsarten

Die nicht-destruktiven Performanceparameter der Versuchsarten wurden in Abstimmung mit der Erfassung der Vegetationsdeckung zu möglichst gleichen Zeitpunkten durchgeführt. Dies war nicht immer exakt möglich, da die nicht-destruktive Datenerfassung z.T. mehrere Tage in Anspruch nahm (Tabelle 2.5). Die zu erfassenden Parameter wurden für die Arten je nach Lebensform, Aussagekraft und Handhabbarkeit modifiziert (Tabelle 2.4). Folgende Parameter wurden für alle Arten erfaßt: Individuenstatus (tot/lebend), Sproßzahlen und Sproßlängen (mittlere und kumulierte) sowie generative und vegetative Reproduktion in Form neu erscheinender Rameten oder Geneten individuell. In Abhängigkeit des individuellen Entwicklungsstandes und der Jahreszeit wurde bei der Halbrosettenpflanze *B. orientalis* zusätzlich die Blattzahl, der Rosettendurchmesser und die kumulierte Blattlänge als Parameter erfaßt, der ein gutes Maß für die Größe individueller Pflanzen ist (Dietz *et al.* 1999).

c) Vegetative Reproduktion der Versuchsarten

Die drei Versuchsarten *R. austriaca*, *U. dioica* und *R. caesius* vermehrten sich ausschließlich vegetativ.

Die vegetative Reproduktion (Entwicklung von Tochterrameten bzw. Rameten) von *R. austriaca* wurde quantitativ für den gesamten Versuchszeitraum erfaßt. Als Rameten wur-

den sich neu entwickelnde Sprosse bezeichnet, die sich nicht direkt am Ausgangsindividuum entwickelt hatten (als Maß dafür wurden Abstände > 5 cm vom Ausgangsindividuum gewählt). Diese Entwicklung wurde auf Plotebene und auf der Ebene der individuellen Lokalisation in einzelnen Pflanzquadraten 1997 mehrmals (Juni, August, Oktober) und dann jeweils zu Beginn der Vegetationsperiode (März 1998 und 1999) durchgeführt. Zusätzlich zu dieser Entwicklung wurden im August 1997 die Etablierungsdistanzen von Tochterrameten der ES a in die Freiflächen außerhalb der Plots ermittelt, um eine Größe für maximale Etablierungsdistanzen in anfänglich konkurrenzfreien Flächen zu erhalten.

Tabelle 2.4: Nicht-destruktiv erfaßte Performanceparameter der einzelnen Versuchsarten im Zeitraum von 1997-1999. Abkürzungen: IS.. Individuenstatus (tot, lebend), RD.. Rosettendurchmesser, BLZ.. Blattzahl, kBL.. kumulierte Blattlänge, kSPRL.. kumulierte Sproßlänge, mSPRL.. mittlere Sproßlänge, HD..Horstdurchmesser, HH..mittlere Horsthöhe R/G.. neue Rameten/Geneten.

	nicht destruktiv erfaßte Performanceparameter									
	vegetativ							generativ		
	IS	R	BLZ	kBL	SPRZ	kSPRL	mSPRL	HD	HH	R/G
<i>B. orientalis</i>	x	x	x	x	x	x	x			x
<i>R. austriaca</i>	x				x	x	x			x
<i>U. dioica</i>	x				x	x	x			
<i>A. elatius</i>	x				x	x	x	x	x	x
<i>R. caesius</i>	x				x	x	x			x
<i>P. hieracioides</i>	x				x	x	x			x

Die vegetative Reproduktion bei *U. dioica* und *R. caesius* wurde über die Zunahme der Sproßzahlen bei jeder Parametererfassung automatisch erfaßt. Fand eine Separierung physiologisch integrierter Ausgangsklone statt, wurden die Tochterklone wie bei *R. austriaca* als Rameten behandelt.

d) Generative Reproduktion

Etablierung von Keimlingen: Dieser Parameter wurde nur bei *B. orientalis* kontinuierlich ermittelt. Die anderen Arten waren zwar ebenfalls reproduktiv (sie erzeugten im Anschluß an die Blüte fertile und keimfähige Samen), Juvenilpflanzen konnten sich aber nicht erfolgreich etablieren (mit Ausnahme von *P. hieracioides*). Systematisch und quantitativ erfaßt wurden nur erfolgreich rekrutierte Keimlinge der Art mit 4 und mehr Folgeblättern. Die Datenaufnahme fand jedes Jahr zu Beginn der Vegetationsperiode (März) statt.

Reproduktiver Aufwand: *B. orientalis* war die einzige Versuchsart, deren reproduktiver Aufwand jeweils zum Zeitpunkt der Störung durch Mahd (M1) oder Bodenabtrag (P) 1997, 1998 und 1999 im Zuge der Biomassernte erfaßt wurde. Die Art hatte bereits zum Zeitpunkt der Störungen (M oder P) ausgereifte Früchte und fruchtete kontinuierlich über den Versuchszeitraum (Regeneration und Aufbau von Dominanzbeständen aus der Samenbank gelten nach Störungen als Hauptursache für die Rekrutierung von spontanen Dominanzbeständen (Dietz und Steinlein 1998). Allerdings wurde 1998 jeweils nur ein repräsentatives generatives Individuum pro Plot zur Analyse verwandt. *R. austriaca* fruchtete 1998

und 1999 nur sporadisch in einzelnen Fällen und dabei unabhängig von den zu untersuchenden Versuchsfaktoren – ein erfolgreicher Fruchtansatz war höchstwahrscheinlich individuen- und lokalisationspezifisch. Eine quantitative Analyse des reproduktiven Aufwandes erschien nach einer ersten explorativen Erfassung nicht gerechtfertigt (Werte um $<0,001$ bedeuteten weniger als ein tausendstel Fruchtgewicht der vegetativen Trockenmasse).

Destruktive Datenerfassung

a) Zu den Auspflanzzeiten des Feldversuches im Oktober 1996 und im April 1997 wurde die Größe der gepflanzten Individuen als Trockenmasse anhand von 30 zufällig ausgewählten Individuen pro Art und Etablierungsstadium (j und a) ermittelt.

b) Die oberirdische Biomasse wurde durch Mähen 5 cm oberhalb des Bodens auf folgenden Versuchsflächen jährlich ermittelt:

- auf den M-Plots nach der Behandlung
- auf den P-Plots nach der Behandlung (vgl. Abschnitt 2.2.1)
- Juni 1998 (1. Mahdbehandlung) auf den zusätzlichen RVK-Plots (Abschnitt 2.2.1)
- auf allen 72 Plots 1999 zu Ende des Versuches, im Folgenden als Biomassernte oder Ernte bezeichnet (Tabelle 2.5).

Die oberirdische Biomasse ist im Folgenden immer als Trockenmasse angegeben (nach 48 h Trocknung bei 70°C).

Die Tatsache, daß der oberirdische Biomassevergleich nur ab 5 cm Höhe ermittelt wurde, hatte keine maßgebliche Bedeutung. Zu Versuchsbeginn 1997 und zum großen Teil auch noch 1998 hatten alle Pflanzen zum Zeitpunkt der Mahd und des Bodenabtrages Sprosse, und mehr als 85% der Biomasse befand sich oberhalb einer Höhe von 5 cm. Für vegetative Rosetten und im Falle der Kleinwüchsigkeit bestimmter Arten, die unter starker Störung (P und M2) vermehrt auftraten (v.a. *B. orientalis*, *R. caesius* und *U. dioica*), wurden die Anteile unter einer Höhe von 5 cm (0 - 5 cm/5 - x cm) naturgemäß immer größer, spiegelten aber insgesamt nur die geringeren Biomasseanteile dieser Arten auf den einzelnen Flächen wider. Im Vergleich der Arten zwischen den Faktorstufenkombinationen hatte dies keine Bedeutung (vgl. zu maximalen Anteilen dieser Biomassefraktion in der Unterlage 0 - 5 cm, Tabelle 9.1 im Anhang).

c) Die Regeneration der Versuchsarten nach Mahd, d.h. die erneute Entwicklung oberirdischer Biomasse, wurde unter den spezifischen Bedingungen der zweimaligen Mahd direkt gemessen. Die oberirdische Biomasse der gepflanzten Individuen wurde wie im Falle der einmalig gemähten Flächen ab einer Höhe von 5 cm über der Bodenoberfläche geerntet und anschließend als Trockenmasse bestimmt. Der Zuwachs zwei Monate nach der ersten Mahd wurde als Maß für das Regenerationsvermögen der Arten angesehen.

d) Unterirdische Biomasse: Aufgrund des hohen Zeitaufwandes und der prinzipiellen Schwierigkeiten, unterirdische Biomasse quantitativ zu erfassen, wurde diese Erfassung nur für Plots des juvenilen Etablierungsstadiums vorgenommen. Insgesamt wurden 18 Plots geerntet: Alle Replikate der K- und M1-Plots, und für die P- und M2-Plots jeweils

nur jenes Replikat, das hinsichtlich der oberirdischen Gesamtbiomasseentwicklung das intermediäre der drei Replikate war. Zu einem berechtigt angenommenen Zusammenhang zwischen ober- und unterirdischer Biomasse s. auch Korrelationen in Anhang Abbildung 9.1. Die Plotflächen wurden bis in 0,3 m Tiefe ausgebagert, was einem Bodenvolumen von 0,42 m³ pro Plot entspricht. Die Bodenproben wurden anschließend durchgesiebt (Siebporen 0,5 cm Durchmesser). Das so gewonnene Wurzelmaterial (Grobfraktion) wurde gewaschen und vollständig von Erdmaterial befreit, nach Arten sortiert, 48 h bei 70°C getrocknet und anschließend gewogen.

Tabelle 2.5: Zeitpunkte der destruktiven und nicht-destruktiven Datenerfassung während des Versuchszeitraumes von 1997-1999.

		April	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.
1996	Biomasse adult gepflanzter Individuen						15.-19.
	Performanceparameter		2.-14.				25.10.-5.11.
	Vegetationsdeckung			1.7.			31.10.
1997	Biomasse juvenil gepflanzter Individuen	22.-24.					
	Oberirdische Biomasse			1.-9.		1.-2.	
	Performanceparameter	25.-31.					8.-16.
1998	Vegetationsdeckung	30.		16.			16.
	Oberirdische Biomasse		22.-25.	23.	24.		
	Performanceparameter	29.-31.	24.-30.				
1999	Oberirdische Biomasse		24.-30.				
	Unterirdische Biomasse			2.			

2.2.3 Begleitende Maßnahmen während der Versuchsdurchführung

a) Alle im Herbst 1996 gepflanzten Versuchspflanzen wurden einmal angegossen. Im Zeitraum von Mai - Juni 1997 wurden alle Versuchspflanzen dreimal gegossen (ca. 30 l pro m²), weil in dieser Zeit keine Niederschläge fielen und eine Fehletablierung der Juvenilpflanzen vermieden werden sollte.

b) Spontan auftretende Vegetation wurde während des gesamten Versuchszeitraumes in den Versuchsflächen in regelmäßigen Abständen von 1 - 2 Monaten entfernt. Es wurde darauf geachtet, daß dies möglichst ohne nachhaltige Störung der Versuchspflanzen geschah. Im Frühjahr 1997 wurden die 'Fremdarten' ausgestochen, später nur noch per Hand abgezapft. Die mit indigener Vegetation bestandenen Zwischenräume der Plots wurden 5 – 6 mal pro Jahr gemäht. Ein Rand von ca. 30 cm um die Plots wurde vegetationsfrei gehalten.

c) Um eine gleichmäßige Ausgangssituation für das Wachstum der Pflanzen zu schaffen und mögliche Nährstoffgradienten auszugleichen, wurde während der ersten Vegetations-

periode im September und zu Beginn der zweiten Vegetationsperiode Ende März 1998 auf allen Flächen gedüngt. Zusätzlich sollte einer oberflächlichen Entkalkung des Bodens nach mehrjähriger Brache durch eine Kalkung vorgebeugt werden.

Verwendete Dünger:

- Blaukorn (12% N, 12 % P₂O₅, 17 % K₂O, 2 % MgO, 0,02 % B, 0,01% Zn)
(COMPO GmbH, Münster, Deutschland)
- Hornmehl (12 % organisch gebundener Stickstoff), Hornspäne (8 % organisch gebundener Stickstoff), Fa. Grüne Welle, München, Deutschland

Der organische Dünger in Form von Hornmehl und Hornspänen wurde gewählt, um eine zeitlich verzögerte Mineralisierung des Stickstoffes zu erreichen und die Auswaschung von Nitrat zu minimieren.

Die Düngermenge wurde bekannten Jahresnettomineralisierungsraten vergleichbarer Ruderalbestände angepaßt (Arctium tomentosum-Tanacetum vulgare-Gesellschaft: 40 - 179 kg N *ha⁻¹*a⁻¹ ; Lamium-Urtica-Gesellschaft: 216-307 kg N*ha⁻¹*a⁻¹; s. auch Ellenberg 1977, Amberger 1983).

Auf den Plots, denen im Gegensatz zu den Kontrollflächen regelmäßig Biomasse entzogen wurde, wurde im August 1998 eine Ausgleichsdüngung durchgeführt. Diese Zusatzdüngung orientierte sich am Biomasseentzug, dessen Stickstoffgehalt auf 5% der Trockenmasse geschätzt wurde. Zum Düngen wurde sowohl organischer als auch mineralischer Dünger verwendet.

Tabelle 2.6: Zeitpunkt, Häufigkeit und Art der Düngung der Versuchsfeldflächen während des Versuchszeitraumes.

Jahr	Düngezeitpunkt	Düngeart (anteilmäßig)			Düngegabe [g N/m ²]
		Hornspäne	Hornmehl	Blaukorn	
1997	September	35 %	35 %	30 %	22
1998	März	-	50 %	50 %	22
1998	*August (ED)	-	50 %	50 %	16,7
1998	August (ED)	gelöschter Branntkalk			Kalkgabe [g / m ²]
		100 %			450

*) Ersatzdüngung für Biomasseentzug durch Mahd und Bodenabtrag nur auf diesen Flächen

2.2.4 Edaphische Bedingungen

Zur Überprüfung der Bodenqualität wurden jeweils zu Beginn der Mineralisierungsphase (Ende März) 1997, 1998 und 1999 Bodenproben entnommen. Die Probennahme erfolgte mit Bohrstöcken in 10 bzw. 50 cm Tiefe. Beprobte wurden jeweils drei Zufallsflächen pro Versuchsblock (Blockdesign). Analysevorbereitungen und Analysebeschreibungen der Bodenproben wurden dem Methodenbuch zur Untersuchung von Böden des Verbandes deutscher landwirtschaftlicher Untersuchungs- und Forschungsanstalten VDLUFA (1997) entnommen. Die Analysen des pH-Wertes, des Nitrat-, Phosphat- und Kaliumgehaltes und des Anteils organischer Substanz im Boden wurden in der Landwirtschaftlichen Versuchsanstalt für Garten- und Weinbau in Veitshöchheim im Labor von Dr. Bieler durchgeführt.

Der PH-Wert und die Gehalte an gemessenen pflanzenverfügbaren Ionen blieben über den gesamten Versuchszeitraum weitgehend konstant (Tab. 2.7).

Tabelle 2.7: Gehalte an pflanzenverfügbaren Ionen während dem Versuchszeitraum 1998-1999, sowie der PH-Wert in 10 bzw. 50 cm Bodentiefe (nur 1999 gemessen). Werte (n = 9): MW \pm SD.

Bodentiefe [cm]	Jahr	Pflanzenverfügbare Ionen [mg * 100 g Boden]			pH
		Nitrat	Phosphat	Kalium	
10	1998	0,07 \pm 0,04	16,5 \pm 2,3	25,8 \pm 6,0	5,9 \pm 0,1
50	1998	n.v.	n.v.	n.v.	n.v.
10	1999	0,08 \pm 0,07	22,6 \pm 3,7	29,3 \pm 9,7	6,1 \pm 0,3
50	1999	0,07 \pm 0,05	16,6 \pm 4,8	15,1 \pm 4,6	5,9 \pm 0,5

Während Kalium und Phosphat in optimaler bzw. überoptimaler Menge zur Verfügung standen (Bieler, mündliche Mitteilung, VDLUFA 1997), lagen die Nitratwerte des Bodens im unteren Bereich jener spontaner Bestände von *B. orientalis* und *U. dioica*. Auch der Boden-pH lag etwas unter jenem von spontanen Beständen der Arten *B. orientalis* und *R. austriaca* (dort um pH 7 – Daten nicht gezeigt).

2.2.5 Klimatische Bedingungen

Während des Versuchszeitraumes lagen die Temperaturen im Bereich der langjährigen Mittel für die Region (Abbildung 2.5). Die Niederschlagswerte wiesen größere Schwankungen auf, wobei die Etablierungsphase der Jungpflanzen im Frühjahr 1997 relativ trocken war, ebenso die Vegetationsperiode 1998.

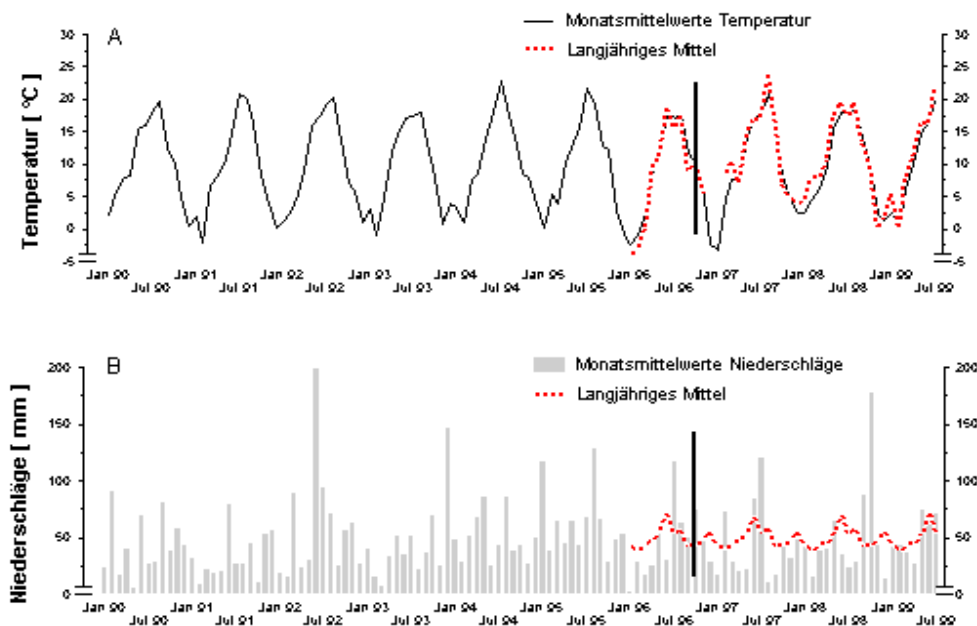


Abbildung 2.5: Klimadaten (Monatsmittel der Temperatur in Abb. A und des Niederschlages Abb. B) von 1990-1999. Die unterbrochenen Linien, Oktober 1996 - Juli 1999, beschreiben die geltenden langjährigen Mittel (1961-1990) der jeweiligen Parameter für den Versuchszeitraum. Der Versuchsbeginn ist durch die beiden schwarzen Linien gekennzeichnet. Die Wetterdaten wurden freundlicherweise von der Wetterwarte Würzburg zur Verfügung gestellt.

2.2.6 Datenanalyse

Für die statistische Auswertung der Daten wurde STATISTICA V5.5 (Statsoft, Tulsa, OK, USA, 1999) und SPSS 9.0 (SPSS Inc. 1999, Chicago, IL.) verwendet. Im allgemeinen wurden Irrtumswahrscheinlichkeiten von $p < 0.05$ als signifikant und von $p < 0.1$ als marginal signifikant bewertet.

a) Vorbereitung der Datensätze

Die Rohdaten wurden vor der Durchführung parametrischer statistischer Tests in den meisten Fällen transformiert, um Heteroskedastizitäten zu reduzieren (welches Verfahren jeweils verwendet wurde, ist bei den jeweiligen Tests besprochen). In vielen Fällen waren auch nach der Datentransformation noch signifikante Abweichungen von der Varianzhomogenität gegeben. Ein bedeutender Einfluß auf die Richtigkeit der präsentierten Signifikanzwerte ist jedoch in der Regel nicht zu erwarten, da der F-Test gegenüber Abweichungen von der Varianzhomogenität recht robust ist (Lindman 1974; Milliken & Johnson 1984). Eine kritische Beeinflussung des F-Werts ist nach den Angaben in den Handbüchern zu STATISTICA jedoch zu erwarten, wenn über die untersuchten Faktorstufenkombinationen hinweg eine klare Korrelation zwischen Mittelwerten und den zugehörigen Standardabweichungen besteht. Dies wurde daher in allen Fällen getestet, konnte aber in fast keinem Fall gefunden werden.

b) Analysen

Die Effekte der Ausgangskonfigurationen – Artenvergesellschaftung (V), Etablierungsstadienzusammensetzungen (ES) bzw. Störungsregime (SR) - auf die Entwicklung der Versuchsarten während des Versuchszeitraumes wurde in unterschiedlichen Verfahren untersucht.

1) Deckungsgrade

Die Effekte der Ausgangskonfigurationen auf die Deckungsgrade – bzw. Deckungsgradentwicklung - wurden für alle Arten für jeden Aufnahmezeitpunkt mit Hilfe von ANOVA getestet.

Die Testreihen wurden getrennt für die Vergesellschaftung unter Beteiligung von *A. elatius* (AV) und unter Beteiligung von *R. caesius* (RV) durchgeführt. Die Deckungsgrade (berechnet auf Plotebene; $n = 3$ replizierte Plots pro Faktorstufenkombination) wurden vor der Analyse log-transformiert. Als ANOVA-Modell wurde ein dreifaktorielles Design mit Haupteffekten und Interaktionen 1. Ordnung verwendet (Typ VI Sums of Squares). Interaktionen höherer Ordnung wurden nicht analysiert. Im Rahmen der dieser Arbeit zugrunde liegenden Fragestellungen interessierten die Haupteffekte, die durch Unterschiede in der Zusammensetzung der Etablierungsstadien und durch die unterschiedlichen Störungsregime bedingt waren sowie deren jeweilige Interaktionen mit dem Faktor Art.

Um die Frage nach der relativen Begünstigung bzw. Benachteiligung der invasiven Arten gegenüber den indigenen Arten in Abhängigkeit der Behandlungen im Einzelnen zu testen wurden a priori lineare Kontraste verwendet. Unter der Voraussetzung, daß die entsprechenden generellen Interaktionseffekte im ANOVA-Modell zumindest marginal signifikant waren, wurden folgende Kontraste getestet:

Invasive Art vs indigene Arten; Kontrolle vs Mahd (M1 und M2 kombiniert)

Invasive Art vs indigene Arten; Kontrolle vs Bodenabtrag

Invasive Art vs indigene Arten; Juvenilgesellschaft vs Juvenil-/Adult-Mischgesellschaft

Invasive Art vs indigene Arten; Juvenilgesellschaft. vs Adultgesellschaft

Diese Kontraste wurden getrennt für *B. orientalis* und *R. austriaca* durchgeführt. Als indigene Arten wurden je nach Assoziation *R. caesius* oder *A. elatius* mit *U. dioica* kombiniert. *P. hieracioides* wurde nicht mit in die Analysen einbezogen, da diese Art ohnehin nur vorübergehend von nennenswerter Bedeutung war.

2) Oberirdische Größe

Aus artspezifisch unterschiedlichen, nicht-destruktiv gewonnenen oberirdischen Performanceparametern wurde ein berechnetes Maß für oberirdische Größe verwendet. Es wurde für die gleichen Zeitpunkte wie für die Deckungsgrade angegeben und in der selben Weise getestet. Aufgrund fehlender Daten konnte diese Analyse jedoch für Juli 1998 nicht durchgeführt werden. Im Fall von *U. dioica*, *R. caesius* und *A. elatius* wurden kumulierte Sproßlängen verwendet, die ein eng mit der oberirdischen Biomasse der betrachteten Art zusammenhängendes Maß (kumulierte Sproßlänge mit je nach Art $\geq 63\%$ erklärter Varianz bei Regressionsanalyse mit oberirdischer Biomasse, bestimmt aus Werten des Erntedatensatzes vom Juni 1999 [s.u.]) darstellten. Im Fall von *B. orientalis* wurden kumulierte Blattlängen und bei *R. austriaca* Sproßzahl als gemessene Parameter verwendet, da kumulierte Sproßzahl für diese Arten nicht über alle Zeitpunkte und Behandlungen hinweg vergleichbar und aussagekräftig waren. Um einen zwischen den Arten vergleichbaren Größenparameter für die Analyse zu erhalten, wurden die gemessenen Parameter jeweils standardisiert indem – getrennt für jeden der vier Zeitpunkte – die Einzelwerte durch den zugehörigen Mittelwert geteilt und der Anschaulichkeit halber mit 50 multipliziert wurden (im Folgenden als ‘Oberirdische Größe’ bezeichnet). Die ‘oberirdische Größe’ wurde vor der Analyse log-transformiert. Für jeden Zeitpunkt wurde eine ANOVA (wie für die Deckungsgradanalyse beschrieben) durchgeführt. Im Fall der ‘oberirdischen Größe’ wurden die einzelnen gepflanzten Individuen als Meßwertträger verwendet ($n = 18$ pro Behandlungsstufenkombination). Um die Aufteilung dieser Individuen in verschiedenen Plots (Blöcken) zu berücksichtigen, wurde der Plotfaktor als zufälliger Faktor zusätzlich in das ANOVA-Modell mit aufgenommen (Typ-III Sums of Squares). Die Durchführung der Analyse war sonst analog zu jener des Deckungsgraddatensatzes.

3) Performance der Versuchsarten zum Erntezeitpunkt im Juni 1999 (Ende des Feldversuches)

Der Einfluß der Faktorstufenkombinationen (V, ES, SR) auf die zum Erntezeitpunkt im Juni 1999 bestimmten Parameter oberirdische und unterirdische Biomasse, mittlere Sproßzahl und mittlere Sproßlänge wurden in einer dreifaktoriellen ANOVA (wie für die ‘oberirdische Größe’ beschrieben) getestet. Durch das ANOVA-Mischmodell, d.h. das gleichzeitige Vorhandensein von festen und zufälligen Faktoren, war eine multivariate Analyse der generellen Haupteffekte und Interaktionen nicht möglich. Für die Bestimmung der drei genannten Parameter wurden neben den Pflanzenteilen, die noch den gepflanzten Individuen

en zuzuordnen waren, auch die (vornehmlich vegetativ entstandenen) Sprosse des gesamten zugehörigen Subplots verwendet. Auch nach der log-Transformation der Werte waren im Fall der mittleren Sproßlänge die Mittelwerte oft mit den zugehörigen Standardabweichungen korreliert, so daß die entsprechenden Statistiken mit Vorsicht zu interpretieren sind. Im Fall der linearen Kontraste konnten zunächst multivariate Ergebnisse analysiert werden, und die getrennte Betrachtung der Testergebnisse für die einzelnen Parameter wurde nur dann durchgeführt, wenn das entsprechende multivariate Testresultat zumindest marginal signifikant war. Die Durchführung der Analyse war sonst analog zu derjenigen des Deckungsgraddatensatzes.

4) Lebenszyklusparameter

Inwieweit waren die Veränderungen in den Deckungs- und Biomasseanteilen der Versucharten auch eine Folge von unterschiedlichen Reproduktionsstrategien und/oder Unterschieden im Überleben der Arten in Abhängigkeit der Störungsregime? Inwieweit war die Entwicklung auf Plotniveau eine Entwicklung auf Individuenniveau? Eine umfassende Performance-Analyse der Arten sollte diese Faktoren berücksichtigen, weil vorangegangene Analysen keine Aussagen auf Individuenniveau zuließen, sondern nur Aufschluß auf Populationsniveau der Faktorstufen gaben.

a) Der Einfluß von V, ES, SR auf die Mortalität („Überleben“) der gepflanzten Individuen der Versucharten wurde mit Hilfe der log-linearen Analyse getestet. Vergleichbar der Varianzanalyse läßt sie die Analyse mehrdimensionaler Häufigkeitstabellen mit nominalskalierten Daten zu (Sokal & Rohlf 1995). Die analysierten Daten wurden jeweils im Oktober des entsprechenden Versuchsjahres erhoben, mit Ausnahme jener von 1999, deren Erfassung bereits im Juni durchgeführt wurde. Die Analyse wurde für alle Versucharten durchgeführt (vgl. Anhang Tabelle 9.2) und in der Hauptanalyse für den Vergleich zwischen invasiven und indigenen Arten (ohne *P. hieracioides*, vgl. Abschnitt 3.2 und Tabelle 3.15). Im vorliegenden Fall einer einfachen mehrfaktoriellen Interaktion wurde direkt getestet, ob die Interaktion der beiden Faktoren zur Verbesserung der Anpassungsgüte des log-linearen Modells an die gefundenen Häufigkeitsverteilungen beitrug und damit eine Abhängigkeit zwischen den betrachteten Variablen bestand.

	ES (RV und AV)	SR (RV und AV)	Versuchsjahr 1997 - 1999
Invasive/Indigene	Inv/Ind x ES x LS	Inv/Ind x SR x LS	Inv/Ind x a x LS

b) Lebensstadienentwicklung und reproduktiver Aufwand bei *B. orientalis*: Die Lebensstadienentwicklung LS (Anteil vegetativer und generativer Individuen) wurde mittels log-linearer Analyse auf Abhängigkeit von Versuchsjahr (a), Etablierungsstadium (ES) und Störungsregime (SR) getestet. Im vorliegenden Fall einer einfachen mehrfaktoriellen Interaktion wurde direkt getestet, ob die Interaktion der Faktoren zur Verbesserung der Anpassungsgüte des log-linearen Modells zu den gefundenen Häufigkeitsverteilungen beitrug und damit eine Abhängigkeit zwischen den betrachteten Variablen bestand.

Analysen:

	ES (RV und AV)	SR (RV und AV)	ES x SR
Lebensstadium	ES x LS	SR x LS	ES x SR x LS
Versuchsjahr x Lebensstadium	a x ES x LS	a x SR x LS	a x ES x SR x LS

c) Reproduktiver Aufwand (reproductive effort, RE): Auf Unterschiede im reproduktiven Aufwand wurde während der ersten Vegetationsperiode zwischen juvenil/adult- und adult-Flächen und zwischen den Daten 1997 und 1999 getestet. Der Erntedatensatz vom Juni 1999 wurde mittels ANOVA und anschließend ‚a priori linearer Kontraste‘ (s. a. Deckungsgradanalyse) analysiert. In diese Analyse wurden nur generative Individuen aufgenommen.

d) Dynamik des klonalen Wachstums und der vegetativen Reproduktion bei *R. austriaca*: Untersucht wurde diese Entwicklung auf der Ebene der Pflanzflächen der eingepflanzten Individuen in den Plots (30 pro Plot, vgl. Abschnitt 2.2.1). Zur Ermittlung unterirdischer Wuchsdistanzen 9 Monate nach Etablierung, die beim klonalen Wachstum durch Wurzel- ausläufer zurückgelegt wurden, wurden die eingepflanzten Randindividuen von *R. austriaca* benutzt (vgl. Abschnitt 2.2.1), da die Kolonisation der Freiflächen zwischen den Plots bis zur ersten Behandlung im Juni 1997 auf diese Individuen der Randbepflanzung der Plotflächen zurückging. Innerhalb der Plotflächen war eine klare Zuordnung der neu entstandenen Rametensprosse zu bestimmten eingepflanzten Individuen unter den Versuchsbedingungen nicht möglich. Zusätzliche Information zur Kolonisierungsdistanz 9 Monate nach Etablierung wurden auf der Versuchsfeldfläche gewonnen, indem in unmittelbarer Nähe der Plots *R. austriaca*-Individuen entsprechend den Versuchsbedingungen im Feldversuch eingepflanzt wurden und z.T. unter konkurrenzfreien Bedingungen und mit aufkommender Vegetation nach 9 Monaten die Anzahl und die Entfernung neu etablierter Rametensprosse erfaßt wurden.

3 Ergebnisse

Performanceparameter

3.1 Ausgangsgrößen der Versuchsarten und oberirdische Gesamtbiomasseentwicklung

3.1.1 Trockenmasse der eingepflanzten Individuen der Versuchsarten

Die Ausgangsgröße der gepflanzten Juvenil (j)- und Adultindividuen (a) der Versuchsarten *U. dioica*, *B. orientalis*, *A. elatius*, *R. caesius*, *P. hieracioides* und *R. austriaca* zu Versuchsbeginn ist in Tabelle 3.1 als Gesamttrockenmasse dargestellt. *B. orientalis* war im Vergleich der Trockenmasse zwischen den Versuchsarten (Wurzel + Sproß) die 'größte' Art zu Versuchsbeginn im adulten Etablierungsstadium. Ihr am nächsten kamen *A. elatius* und *U. dioica*. *R. caesius*-Individuen wogen im Schnitt nur die Hälfte der *B. orientalis*-Individuen, und die Individuen von *P. hieracioides* waren die 'kleinsten'.

Auch im ES j hatte *B. orientalis* zu Versuchsbeginn zusammen mit *R. caesius* die größten Individuen in Bezug auf die Trockenmasse. Alle anderen Versuchsarten waren in etwa nur halb so schwer, *A. elatius* mit 22% der Trockenmasse sogar nur ¼ so schwer (Tabelle 3.1).

Zusätzlich sind in Tabelle 3.1 Angaben über die intraspezifischen Verhältnisse zwischen den Etablierungsstadien der Arten gemacht, die zeigen, daß die Adultstadien immer deutlich schwerer waren als die Juvenilen (4 – 37fach), und die Verhältnisse der Arten zu *B. orientalis* als jeweils schwerster Art zu Versuchsbeginn.

Tabelle 3.1: Gesamttrockenmasse (Tg) der Versuchsarten zum Zeitpunkt ihrer Pflanzung: Etablierungsstadien (adult, juvenil, ± S.E.) und deren Verhältnis zueinander sowie das Verhältnis der Gesamttrockenmassen der Einzelarten zur Trockenmasse von *B. orientalis* (Bo) im jeweiligen Etablierungsstadium. *B. orientalis*, Bo; *R. austriaca*, Ra; *U. dioica*, Ud; *P. hieracioides*, Ph; *A. elatius*, Ae; *R. caesius*, Rc.

Art	Tg [q]		[Tg adult/ Tg juvenil]	[Tg Art / Tg Bo]	
	adult	juvenil		adult	juvenil
Bo	9,60 ± 2,18	0,92 ± 0,11	10,4	1,00	1,00
Ra	6,10 ± 1,25	0,51 ± 0,09	12,0	0,64	0,55
Ud	7,50 ± 1,19	0,42 ± 0,06	18,0	0,78	0,45
Ph	3,28 ± 0,46	0,64 ± 0,11	5,1	0,34	0,69
Ae	7,42 ± 1,09	0,20 ± 0,09	36,8	0,77	0,22
Rc	4,49 ± 1,13	0,96 ± 0,22	4,7	0,47	1,04

3.1.2 Oberirdische Gesamtbiomasseentwicklung (Produktivität) der Versuchsplots

Unabhängig von der Entwicklung der einzelnen Arten ist die Biomasse (standing crop) ein wichtiger populationsbiologischer Faktor, der Hinweise auf die Produktivität des Standortes mit einem entsprechendem Arteninventar gibt. Die Entwicklung der oberirdischen Biomasse der Plots läßt sich in zwei Kategorien einteilen (Abb. 3.1): Eine Etablierungsphase 1997, auf die nach sprunghaft angestiegenen oberirdischen Biomassen (Tg 869 g*m⁻²) in den Plots bereits 1998 eine Phase relativ gleichbleibender Produktivität folgte.

Die durchschnittliche weitere Erhöhung der oberirdischen Biomasse bis zum Versuchsjahr 1999 betrug nur 5% (auf Tg $915 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ - Tabelle 3.2). Im Vergleich dazu nahm die Produktivität um durchschnittlich 400% von 1997/98 in der ES a und $> 1000\%$ in den ES j zu (Anhang, Abb. 9.2). Das Erreichen einer Sättigung der oberirdischen Biomasseproduktivität zeigte sich ebenfalls in einer Abnahme des Variationskoeffizienten (Abb. 3.1).

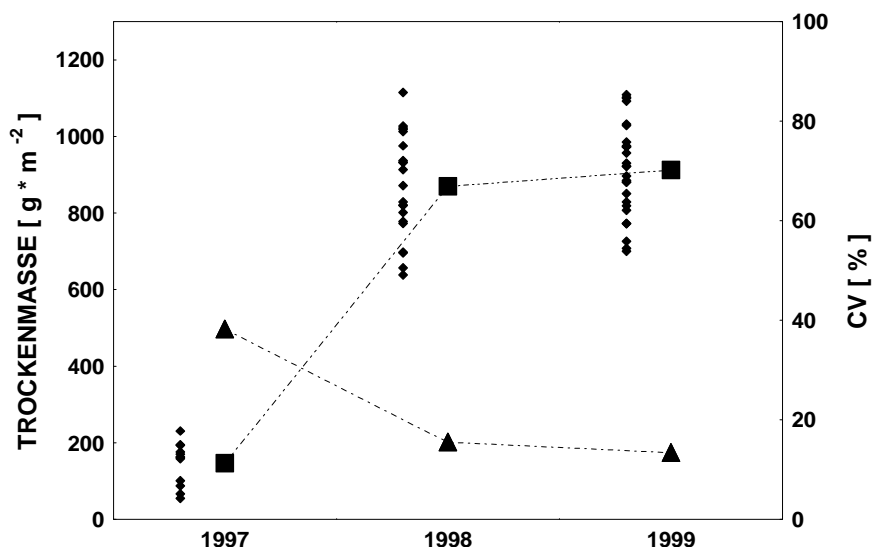


Abb.3.1: Entwicklung der oberirdischen Gesamtbiomasse in den Versuchsplots (gefüllte Rauten) und deren Mittelwerte (gefüllte Quadrate) der Versuchsjahre 1997-1999. Als weiteres Maß der Entwicklung der oberirdischen Biomasse ist die Gesamtvariabilität mittels Variationskoeffizient CV (gefüllte Dreiecke) angegeben. Statistik: n = 36(1997), n = 63(1998), n=81(1999).

Eine weitere, bemerkenswerte Entwicklung im Versuchsverlauf war der konsistente Unterschied in der oberirdischen Biomasseentwicklung zwischen den RV- und AV-Plots. Die AV-Plots hatten nach dem Etablierungsjahr 1997 durchschnittlich geringere oberirdische Biomassen als die RV-Plots (Tabelle 3.2; t-Test: 1997 p NS, 1998 p *, 1999 p ***; P: Signifikanzniveau. NS: nicht signifikant; m: marginal signifikant; *: $P < 0,05$, **: $P < 0,01$, ***: $P < 0,001$ – siehe auch Anhang, Abb. 9.2). In absoluten Zahlen bedeutete das im Schnitt eine um 11 bzw. 12% geringere Gesamtbiomasse der AV-Plots.

Tabelle 3.2: Die oberirdische Biomasseentwicklung im Verlauf des Feldversuches von 1997-1999 in den RV- (*R. caesius* vergesellschaftet) und AV-Plots (*A. elatius* vergesellschaftet). Zahlenangaben: MW \pm SD.

Vergesellschaftung	Oberirdische Biomasse Tg [g * m ⁻²]			Verhältnisse	
	1997	1998	1999	97/98	98/99
RV	145 \pm 50	911 \pm 177	964 \pm 132	0.16	0.94
AV	147 \pm 70	814 \pm 168	846 \pm 161	0.18	0.96
AV / RV	1,01	0,89	0,88		

3.2 Deckungsgradentwicklung und relative oberirdische Größe

Die Deckungsgradentwicklung im Zeitraum von Juli 1997 bis Oktober 1998 war zwischen den untersuchten Arten stark unterschiedlich und wurde, ebenso wie die Oberirdi-

sche Größe, deutlich von der Artzusammensetzung, den Unterschieden im Etablierungsstadium und den Unterschieden im Störungsregime beeinflusst (Abb. 3.4 –3.6).

3.2.1 Entwicklung des Gesamtdeckungsgrades

Die Entwicklung des Deckungsgrades der Vegetation in den Plotflächen kann, unabhängig von den Anteilen der einzelnen Arten (vgl. Abschnitt 3.1.2 und insbesondere 3.2.1) als indirektes Maß für die sich entwickelnde inter- und intraspezifische (Licht-) Konkurrenz während dem Versuchszeitraum der ersten beiden Versuchsjahre gelten. In Abbildung 3.2 ist diese Entwicklung in Abhängigkeit von Vergesellschaftung (RV, AV), Etablierungsstadium (ES) und Störungsregime (SR) dargestellt.

Die Grundtendenz der Entwicklung in den ersten zwei Versuchsjahren in allen Plots war eine Zunahme des Deckungsgrades, auch zwischen den vergleichbaren Monaten der Jahre 1997 und 1998. Die Deckungsgradentwicklungen im Vergleich der Vergesellschaftungen waren sehr ähnlich und lagen im Oktober 1998 in Abhängigkeit von den Etablierungsstadien im Durchschnitt bei 83% Deckung durch ‚grüne Biomasse‘, in Abhängigkeit vom Störungsregime bei etwas über 90%, mit Ausnahme der K-Plots, die zu diesem Zeitpunkt in beiden Vergesellschaftungen deutlich geringere Deckungsgrade hatten (RV: 51, AV 63%).

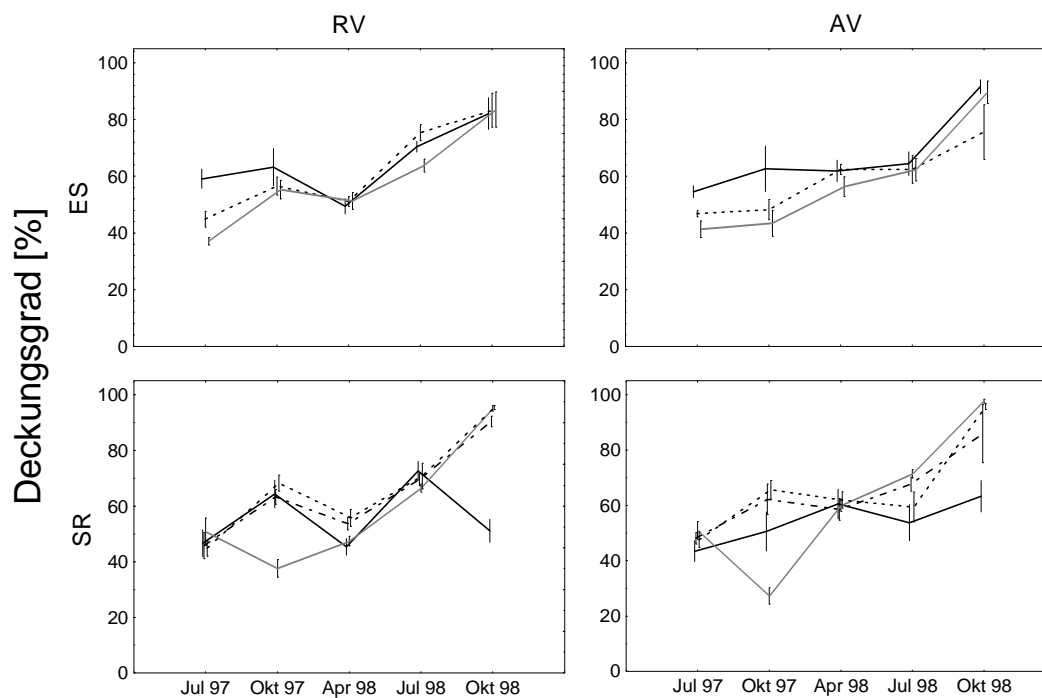


Abbildung 3.2: Gesamtdeckungsgradentwicklung in Abhängigkeit von Vergesellschaftung (RV, AV), Etablierungsstadium (ES) und Störungsregime (SR) im Zeitraum zwischen Juli 1997 und Oktober 1998. ES: J, durchgezogene Linie; ja, weit gestrichelte Linie; a, eng gestrichelte Linie. SR: K, durchgezogene Linie; M1, weit gestrichelte Linie; M2 gestrichelte Linie; P, punktierte Linie. Dargestellt sind Mittelwerte \pm S.E.

3.2.2 Effekte der Etablierungsstadien auf die Entwicklung des Deckungsgrades der Versuchsarten

Der Einfluß des Etablierungsstadiums (ES x Art in Tabelle 3.3) war meist höchst signifikant, wobei die Effektstärke jedoch über die Zeit stark abnahm. Im Oktober 1998 war dieser Interaktionsfaktor für die Deckungsgrade nicht mehr signifikant. Für die Oberirdische Größe war der Einfluß des Etablierungsstadiums gegenüber früheren Zeitpunkten stark reduziert (Tabelle 3.3).

Tabelle 3.3: ANOVA der Deckungsgrade bzw. der Oberirdischen Größe der untersuchten Arten zu verschiedenen Zeitpunkten 1997 und 1998 in Abhängigkeit von der Vergesellschaftung (RV, AV). In der linken Spalte kennzeichnen ES und SR die Haupteffekte 'Etablierungsstadien' bzw. 'Störungsregime' und ES x Art und SR x Art die entsprechenden Interaktionen mit dem Faktor Art. SS: Quadratsumme; df: Anzahl der Freiheitsgrade; F: F-Statistik. P: Signifikanzniveau. NS: nicht signifikant; m: marginal signifikant; *: $p < 0.05$, **: $p < 0.01$, ***: $p < 0.001$.

	Deckungsgrad								Oberirdische Größe							
	RV				AV				RV				AV			
	SS	df	F	p	SS	df	F	p	SS	df	F	p	SS	df	F	p
Juli 1997																
ES	4,1	2	25,9	***	4	2	23,6	***	72,7	2	150	***	33,8	2	87,5	***
SR	0,2	3	0,8	NS	0,1	3	0,6	NS	1,2	3	1,6	NS	2,9	3	5	***
ES x Art	9,8	8	15,2	***	34,8	8	51,8	***	68,2	6	46,8	***	208	6	180	***
SR x Art	1,9	12	1,9	*	1,7	12	1,7	m	4,7	9	2,2	*	7,0	9	4	***
Fehler	11,5	144			12,1	144			181	746			136	707		
Oktober 1997																
ES	1,1	2	2,1	NS	0,4	2	0,8	NS	12,1	2	13	***	9,0	2	11,4	***
SR	8,8	3	10,6	***	23,4	3	34,4	***	49,9	3	35,7	***	14,3	3	12,1	***
ES x Art	38,5	8	17,5	***	47,9	8	26,5	***	41,5	6	14,9	***	95	6	40,2	***
SR x Art	28,3	12	8,6	***	22,1	12	8,1	***	110	9	26,3	***	64,6	9	18,2	***
Fehler	39,8	144			32,6	144			379	814			316	801		
April 1998																
ES	0,3	2	1	NS	1,6	2	2,1	NS	36,9	3	24,3	***	1,1	2	1,2	NS
SR	2	3	4,4	**	2,9	3	2,6	m	188	3	124	***	10,8	3	8,0	***
ES x Art	6,1	8	5	***	13,6	8	4,5	***	60,4	6	19,9	***	74,7	6	27,8	***
SR x Art	6,6	12	3,6	***	17,8	12	3,9	***	58,5	9	12,9	***	25,8	9	6,4	***
Fehler	22	144			55	144			396	785			359	800		
Oktober 1998																
ES	0,5	2	0,6	NS	4,7	2	5,5	**	15,1	3	14,6	***	1,2	2	1,9	NS
SR	3,5	3	2,8	*	2,2	3	1,7	NS	180	3	174	***	59,2	3	62,0	***
ES x Art	3,1	8	0,9	NS	6,2	8	1,8	m	35,1	6	17	***	20,6	6	10,8	***
SR x Art	62,2	12	12,3	***	47,5	12	9,3	***	344	9	111	***	75,0	9	26,2	***
Fehler	60,4	144			61,5	144			265	770			236	741		

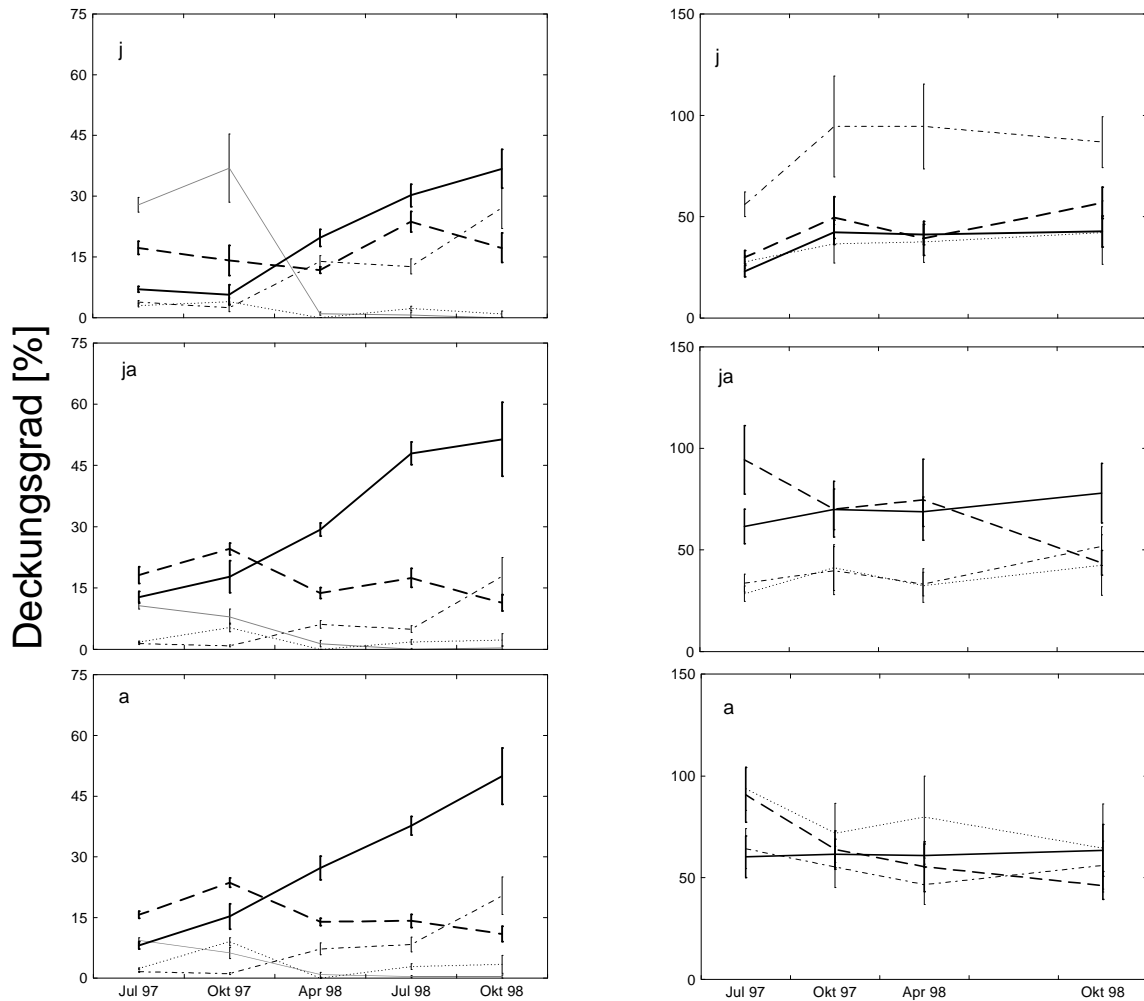


Abbildung 3.3: Deckungsgradentwicklung (links) bzw. relative Oberirdische Größe (rechts) der untersuchten Arten zwischen Juli 1997 und Oktober 1998 in den RV-Plots in Abhängigkeit vom Etablierungsstadium. J, juvenil; ja, juvenil/adult; a, adult. Durchgezogene Linie, *R. austriaca*; fett strichlierte Linie, *B. orientalis*; dünne Strichpunkte, *U. dioica*; eng punktierte Linie, *R. caesius*; weit punktierte Linie, *P. hieracioides* (nur für die Deckungsgradentwicklung angegeben). Dargestellt sind Mittelwerte \pm S.E.

Besonders stark wich die Deckungsgradentwicklung von *P. hieracioides* von derjenigen der anderen Arten ab. Bei Mittelwerten von - je nach Behandlung - $< 20\%$ im Juli 1997 oder bis zu $>30\%$ im Oktober 1997 (j) gingen die Deckungsgrade in der Folgezeit stark, bis auf (nahe) 0 zurück (Abb. 3.3 – 3.6). Diese Art wird daher in die folgende, vergleichende Analyse zwischen den indigenen und den invasiven Arten nicht mit einbezogen.

RV-Plots

In den RV-Plots war die Deckungsgradentwicklung von *B. orientalis* uneinheitlich und ohne klare Tendenz mit Werten im Bereich von meist 15 - 20% in allen Etablierungsstadien (Abb. 3.3). Dagegen stieg der Deckungsgrad von *R. austriaca* kontinuierlich an und erreichte in j im Oktober 1998 fast 40%, in ja und a sogar rund 50%. Unter den indigenen Arten zeigte *U. dioica* zwar ähnlich wie *R. austriaca* kontinuierlich steigende Deckungsgrade, diese erreichten im Oktober 1998 jedoch nur vergleichsweise geringe Werte von ca.

20 - 30%. Im Gegensatz zu *R. austriaca* erreichte *U. dioica* ihre höchsten Deckungsgrade in j. *R. caesius* entwickelte in allen Etablierungsstadien nur geringe Deckungsgrade von <10%.

Der Deckungsgradunterschied zwischen *B. orientalis* und den indigenen Arten war von Juli 1997 bis April 1998 in ja und a (marginal) signifikant höher als in j (Tabelle 3.4), da v.a. *B. orientalis* in diesem Zeitraum in j einen meist niedrigeren, *U. dioica* dagegen einen höheren Deckungsgrad hatte als in ja und a (Abb. 3.3). Im Oktober 1998 gab es jedoch keine entsprechenden Unterschiede mehr. Ähnlich, aber noch deutlicher sind die Ergebnisse für *R. austriaca*: Der Deckungsgrad dieser Art war in j weit niedriger als in ja und a. In diesem Fall sind auch die Deckungsgradunterschiede von Oktober 1998 in ja und a höher, was aber aufgrund der fehlenden Signifikanz der allgemeinen Interaktion ES x Art für diesen Zeitpunkt nicht getestet wurde.

Die Oberirdische Größe der verschiedenen Arten zeigt eine ähnliche Abhängigkeit von den Etablierungsstadien (Abb. 3.3, Tabelle 3.4). Beide invasiven Arten hatten in j meist eine im Vergleich zu a und v.a. zu ja deutlich reduzierte Oberirdische Größe. Unter den indigenen Arten profitierte *U. dioica* jedoch vornehmlich von den Bedingungen in j, während *R. caesius* in a die höchste Oberirdische Größe erreichte (Abb. 3.3). In Bezug auf die Oberirdische Größe profitierten *B. orientalis* und *R. austriaca* relativ zu den indigenen Arten und im Vergleich zu j daher höchst signifikant in ja und in geringerem Masse meist auch in a (Tabelle 3.4). Da die Oberirdische Größe von *B. orientalis* im Oktober 1998 zwischen den verschiedenen Etablierungsstadien kaum mehr verschieden war, sind die entsprechenden Unterschiede zu den indigenen Arten für diesen Monat jedoch meist nicht mehr signifikant.

AV-Plots

In den AV-Plots erwies sich *A. elatius* als starker Konkurrent, wodurch die Deckungsgrade der anderen Arten meist deutlich niedriger waren als in den RV-Plots. Entsprechend lagen auch die Oberirdischen Größen von *B. orientalis*, *R. austriaca* und *U. dioica* über alle Etablierungsstadien hinweg in den RV-Plots über und in den AV-Plots unter dem Gesamtmittelwert von 50 (Abb. 3.4).

Die Deckungsgrade von *B. orientalis* lagen meistens unter 15%; nur in ja waren sie mit zunächst rund 20% ähnlich hoch wie in den entsprechenden RV-Plots. Im Gegensatz zu den RV-Plots zeigte *R. austriaca* nur schwach ansteigende Deckungsgrade, die mit ca. 20% im Oktober 1998 entsprechend weit unter den Werten in den RV-Plots lagen (vgl. Abb.3.3). Auch die Deckungsgrade von *U. dioica* nahmen nur leicht von Werten <5% im Juli 1997 bis auf 7 - 15% (j) zu. *A. elatius* entwickelte sich dagegen in allen Etablierungsstadien kräftig und erreichte im Oktober 1998 Deckungsgrade von 45% (ja) bzw. ≥50% (j und a).

Trotz der stark reduzierten Deckungsgrade von *B. orientalis* und *U. dioica* in den AV-Plots im Vergleich zu den RV-Plots wiederholt sich das Muster: Auch in diesem Fall war der Deckungsgradunterschied zwischen *B. orientalis* und den indigenen Arten von Juli 1997 bis April 1998 zumindest in ja durchweg signifikant höher als in j (Tabelle 3.4), da *B. orientalis* in diesem Zeitraum in j wiederum einen niedrigeren, *U. dioica* und *A. elatius* dagegen einen höheren Deckungsgrad hatten als in ja (Abb. 3.4). Im Vergleich zwischen j

und a sind die Unterschiede zwischen *B. orientalis* und den indigenen Arten jedoch nur gering, da *A. elatius* in a höhere Deckungsgrade aufwies als in j und ja. Im Oktober 1998 waren die Deckungsgradunterschiede zwischen *B. orientalis* und den indigenen Arten im Vergleich zwischen den verschiedenen Etablierungsstadien nicht deutlich. Die entsprechenden Ergebnisse für *R. austriaca* sind ähnlich, aber noch etwas ausgeprägter.

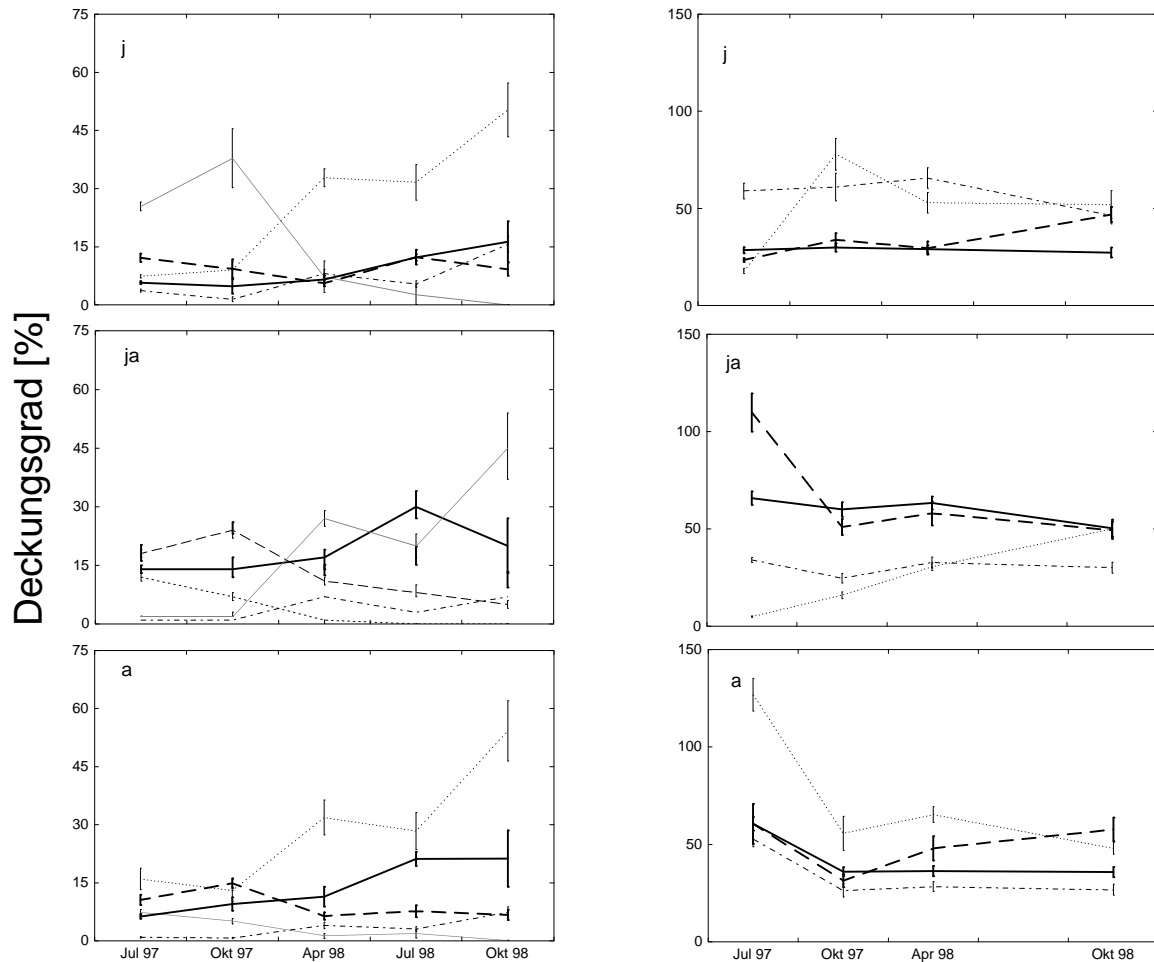


Abbildung 3.4: Deckungsgradentwicklung (links) bzw. relative Oberirdische Größe (rechts) der untersuchten Arten zwischen Juli 1997 und Oktober 1998 in den AV-Plots in Abhängigkeit vom Etablierungsstadium. Punktierte Linie, *A. elatius*. Alle weiteren Parameter wie in Abbildung 3.3.

Die Ergebnisse für die Oberirdische Größe sind vergleichbar. Jedoch war im Fall von *B. orientalis* die Oberirdische Größe in a und bei *R. austriaca* in ja und a auch im Oktober 1998 höher als in j, wodurch die beiden Arten auch zu diesem späten Zeitpunkt relativ zu den indigenen Arten signifikant von der Juvenil-/Adultzusammensetzung bzw. von der Adultzusammensetzung profitierten (Abb. 3.4, Tabelle 3.4).

Auffallend ist der im Vergleich zu den anderen Etablierungsstadien in den ersten Monaten bestehende hohe Größenvorteil von *B. orientalis* in ja und von *A. elatius* in a bzw. die besonders geringe Größe von *A. elatius* in ja. Am Verlauf der entsprechenden Linienzüge in Abb. 3.4 wird jedoch deutlich, daß sich diese anfänglich z.T. stark unterschiedlichen Größen im Zeitverlauf mehr oder weniger rasch angeglichen hatten.

Tabelle 3.4: A priori lineare Kontraste zur ANOVA der Deckungsgrade bzw. der Oberirdischen Größe (vgl. Tabelle 3.3). Getestet wurde jeweils, ob sich die Parameterunterschiede zwischen *B. orientalis* und den indigenen Arten (Bo) bzw. zwischen *R. austriaca* und den indigenen Arten (Ra) zwischen kontrastierenden Behandlungen unterschieden. Plots mit Juvenilpflanzen (j) wurden mit denjenigen mit Juvenil-/Adultzusammensetzung (ja) bzw. mit Adultpflanzen-Plots (a) kontrastiert. Kontrollplots (K) wurden mit gemähten Plots (M: M1 und M2 kombiniert) bzw. mit Plots mit Bodenabtrag (P) kontrastiert. Die Anzahl der Freiheitsgrade ist in allen Fällen 1. Lineare Kontraste zur Behandlung 'Etablierungsstadien' sind für die Deckungsgrade für Oktober 1998 nicht berechnet, da die zugehörige generelle Interaktion nicht signifikant war (siehe Tabelle 3.3). Das gleiche gilt für die linearen Kontraste der Behandlung Störungsregime für Juli 1997 im Fall der Artenvergesellschaftung AV. Grau unterlegte Asterisken kennzeichnen signifikante Interaktionen entsprechend der Ausgangshypothesen, normal gedruckte Asterisken signifikante Interaktionen entgegen den Ausgangshypothesen. SS: Quadratsumme; df: Anzahl der Freiheitsgrade; F: F-Statistik. p: Signifikanzniveau Zu sonstigen Erläuterungen, vgl. Tabelle 3.3 und Abschnitt 2.2.8.

	Deckungsgrad						Oberirdische Größe					
	RV			AV			RV			AV		
	SS	F	p	SS	F	p	SS	F	p	SS	F	p
Juli 1997												
Bo x j vs ja	1,1	13,5	***	7,3	87,0	***	26,0	107,1	***	42,2	218,6	***
Bo x j vs a	0,4	5,0	*	0,0	0,0	NS	3,4	14,0	***	0,0	0,0	NS
Ra x j vs ja	4,6	57,5	***	12	142,6	***	29,5	121,7	***	48,2	249,9	***
Ra x j vs a	1,1	13,1	***	0,2	2,1	NS	1,2	4,9	*	0,4	1,9	NS
Bo x K vs M	0,8	10,6	**				0,2	1,0	NS	0,1	0,4	NS
Bo x K vs P	0,4	5,1	*				0	0,2	NS	0,2	0,8	NS
Ra x K vs M	0,2	2,5	NS				0,2	0,8	NS	0,8	3,9	*
Ra x K vs P	0,1	1,6	NS				0,1	0,2	NS	0	0	NS
Oktober 1997												
Bo x j vs ja	3,0	11,0	**	12,5	55,3	***	11,9	25,6	***	43,2	109,7	***
Bo x j vs a	1,0	3,8	m	1,2	5,1	*	0,5	1,1	NS	4,2	10,8	**
Ra x j vs ja	7,0	25,5	***	12,8	56,7	***	18,8	40,4	***	62,5	158,7	***
Ra x j vs a	2,5	9,1	**	2	9	**	1,4	3	NS	12,5	31,6	***
Bo x K vs M	0,5	1,8	NS	1,3	5,5	*	14,9	32,1	***	7,9	20,2	***
Bo x K vs P	0,6	2,2	NS	0,2	0,7	NS	41,7	89,6	***	14,4	36,5	***
Ra x K vs M	1,8	6,5	*	1,1	4,8	*	13,9	29,9	***	11,5	29,3	***
Ra x K vs P	2,5	9,1	**	0,2	1,0	NS	22,2	47,6	***	12,6	31,9	***
April 1998												
Bo x j vs ja	1,1	7,0	**	3,8	10,1	**	18,6	36,9	***	25,5	56,8	***
Bo x j vs a	1,1	7,4	**	1,6	4,1	*	2,2	4,3	*	9,1	20,3	***
Ra x j vs ja	2,7	17,8	***	5,4	14,2	***	24,3	48,1	***	41,3	92,1	***
Ra x j vs a	1,9	12,2	***	3,2	8,4	**	4,4	8,7	**	5,7	12,7	***
Bo x K vs M	0,0	0,0	NS	0,4	1,1	NS	0	0	NS	0,1	0,2	NS
Bo x K vs P	0,0	0,0	NS	2,2	5,8	*	0,1	0,3	NS	1,5	3,3	m
Ra x K vs M	0,2	1,2	NS	0,1	0,2	NS	1,6	3,2	m	0,1	0,1	NS
Ra x K vs P	0,3	1,9	NS	3,4	8,9	**	9,3	18,5	***	7,7	17,2	***

	Deckungsgrad						Oberirdische Größe					
	RV			AV			RV			AV		
	SS	F	p	SS	F	p	SS	F	p	SS	F	p
Oktober 1998												
Bo x j vs ja							0,2	0,6	NS	0,4	1,4	NS
Bo x j vs a							0,4	1,1	NS	2,6	8,3	**
Ra x j vs ja							21,9	63,6	***	10,4	32,7	***
Ra x j vs a							5,1	14,9	***	4,8	15,1	***
Bo x K vs M	28	66,8	***	0,3	0,7	NS	25,7	74,7	***	11,4	35,8	***
Bo x K vs P	27,5	65,5	***	8,7	20,5	***	58,8	170,8	***	2,2	6,9	**
Ra x K vs M	20,2	48,1	***	3,1	7,2	**	91,5	265,8	***	9,5	29,8	***
Ra x K vs P	28,8	68,7	***	14,4	33,7	***	252,7	734,2	***	44,3	139,1	***

3.2.3 Effekte der unterschiedlichen Störungsregime auf die Entwicklung des Deckungsgrades der Versuchsarten

Erwartungsgemäß nahm die Effektstärke der Störungsbehandlungen (SR x Art in Tabelle 3.3) mit der Zeit zu, wobei die anfängliche (marginale) Signifikanz des Interaktionseffektes (im Juni 1997) nur durch einen Zufallseffekt erklärt werden kann, da zum Zeitpunkt der Datenaufnahme noch keine Behandlung durchgeführt worden war. Die entsprechende 'Effektstärke' war im Juni im Vergleich zu den späteren Zeitpunkten aber gering.

Innerhalb einer Art wurden die Unterschiede in der Deckungsgradentwicklung und in der Oberirdischen Größe über den Versuchszeitraum zwischen den verschiedenen Behandlungen des Störungsregimes meist stärker als zwischen den verschiedenen Behandlungen der Etablierungsstadien. Besonders deutlich wurde diese Veränderung in der Effektstärke zwischen den zwei Behandlungsfaktoren im Oktober 1998 (Abbildung 3.3 – 3.6).

RV-Plots

Auch in den RV-Plots verlief die Deckungsgradentwicklung von *B. orientalis* zunächst ohne klare Tendenz bei Werten zwischen meist 15 - 20% (Abb. 3.5). Im Gegensatz zu den gestörten Plots ging der Deckungsgrad in den Kontrollplots im Oktober 1998 jedoch stark bis auf weniger als 5% zurück. Der Deckungsgrad von *R. austriaca* entwickelte sich im Laufe des Versuchszeitraums um so stärker positiv, je intensiver die Störungsbehandlung war. Während in den K-Plots im Oktober weniger als 20% Deckung erreicht wurde, stieg der Deckungsgrad zu diesem Zeitpunkt in M1 und M2 auf 46 bzw. 54% und infolge von Bodenabtrag sogar auf 68% (Abb. 3.5). *U. dioica* zeigte über alle Behandlungen einen gleichförmigen Anstieg des Deckungsgrades von Werten <5% im Juli 1997 auf >20% (bzw. 12% im Fall von P) im Oktober 1998. Infolge von Mahd entwickelte die Art jedoch meist etwas höhere Deckungsgrade als in K oder P. Während der niedrige Deckungsgrad von *R. caesioides* in allen Behandlungen im Oktober 1998 auf nahezu 0 zurückging, hatte die Art in K zu diesem Zeitpunkt einen Deckungsgrad von 9%.

Abgesehen von den anfänglichen, im Rahmen des Versuchsaufbaus nicht erklärbaren Unterschieden im Juli 1997, waren die Deckungsgradunterschiede zwischen *B. orientalis* und den indigenen Arten zwischen den K-Plots und den Störungsbehandlungen zunächst

nicht signifikant verschieden (Tabelle 3.4). Durch die zum Oktober 1998 stark gegenläufige Entwicklung der Deckungsgrade in K bei *B. orientalis* auf der einen und *U. dioica* und *R. caesius* auf der anderen Seite waren die Deckungsgrade der indigenen Arten relativ zu dem von *B. orientalis* zu diesem Zeitpunkt aber höchst signifikant höher als in den gestörten Plots. Auch im Fall von *R. austriaca* wurden die Deckungsgradunterschiede zu den indigenen Arten im Zeitraum von Juli 1997 bis April 1998 - wenn überhaupt - nur schwach von den Störungsbehandlungen beeinflusst. Wie bei *B. orientalis* führte die gegenläufige Deckungsgradentwicklung in K zum Oktober 1998 im Vergleich der Behandlungen jedoch zu höchst signifikanten relativen Unterschieden zwischen der invasiven Art und den beiden indigenen Spezies. Im Unterschied zu *B. orientalis* ist der entsprechende Kontrast zwischen der Kontroll- und der Bodenabtragsbehandlung bei *R. austriaca* jedoch stärker als der zwischen der Kontroll- und der Mahdbehandlung.

Wie bei den Deckungsgraden war die Oberirdische Größe von *B. orientalis* und *U. dioica* im Vergleich zu den beiden anderen Arten meist relativ indifferent gegenüber Unterschieden im Störungsregime (Abb. 3.5). Trotzdem profitierte *B. orientalis* in P letztlich gegenüber *U. dioica*, während die Art in K relativ benachteiligt war. Viel stärker kontrastierende Reaktionen zeigten *R. austriaca* und *R. caesius*. Während erstere infolge von Bodenabtrag im Versuchsverlauf eine wesentlich höhere Oberirdische Größe entwickelte als in den anderen Behandlungen, litt *R. caesius* stark unter den Bedingungen der intensiv gestörten Plots (P und M2). Beide Arten zeigten in K ein entsprechend gegensätzliches Verhalten.

Im Gegensatz zu den Deckungsgraden gab es bei der Oberirdischen Größe im Juli 1997 keinen signifikanten Unterschied zwischen den invasiven und den indigenen Arten beim Vergleich zwischen den unterschiedlichen Behandlungsstufen (Tabelle 3.4). Relativ zu den indigenen Arten zeigten beide invasive Arten in den gestörten Plots im Oktober 1997 und Oktober 1998 einen höchst signifikanten Anstieg der Oberirdischen Größe, der im ersten Fall auf einen im Vergleich zu K starken Einbruch der oberirdischen Größe von *U. dioica* und *R. caesius* nach den Störungsbehandlungen in M2 und P zurückgeführt werden kann (Abb. 3.5, Tabelle 3.4). Auffälliger noch als bei den Deckungsgraden und bis auf Juli 1997 höchst signifikant ist die gegenüber den indigenen Arten starke Begünstigung von *R. austriaca* durch Bodenabtrag.

AV-Plots

In den AV-Plots war der Deckungsgrad von *B. orientalis* in K zwischen Juli 1997 und Oktober 1998 mit 3 - 12% fast durchweg geringer als in den gestörten Plots (6 - 21%) und zeigte im Vergleich zu den RV-Plots eine über den Versuchszeitraum insgesamt deutlicher abnehmende Tendenz (Abb. 3.6). Dagegen war die Deckungsgradentwicklung von *R. austriaca* in K, M1 und M2 ohne eindeutige Tendenz, in P jedoch klar positiv. Infolge von Bodenabtrag erreichte die Art 54% Deckung im Oktober 1998, während die Deckungsgrade in allen anderen Behandlungen zwischen 1% und 22% schwankten. Die Deckungsgradentwicklung von *U. dioica* zeigte wiederum einen leicht ansteigenden Verlauf mit etwas geringeren Werten in den intensiv gestörten Behandlungen M2 und P. Die Deckungsgrade von *A. elatius* entwickelten sich gegenläufig zu denen von *R. austriaca*: erstere Art erreichte im Oktober 1998 hohe Werte von 40% (K) bis zu 76% (M2), während die Deckungsgrade infolge von Bodenabtrag stark reduziert waren (22% im Oktober 1998).

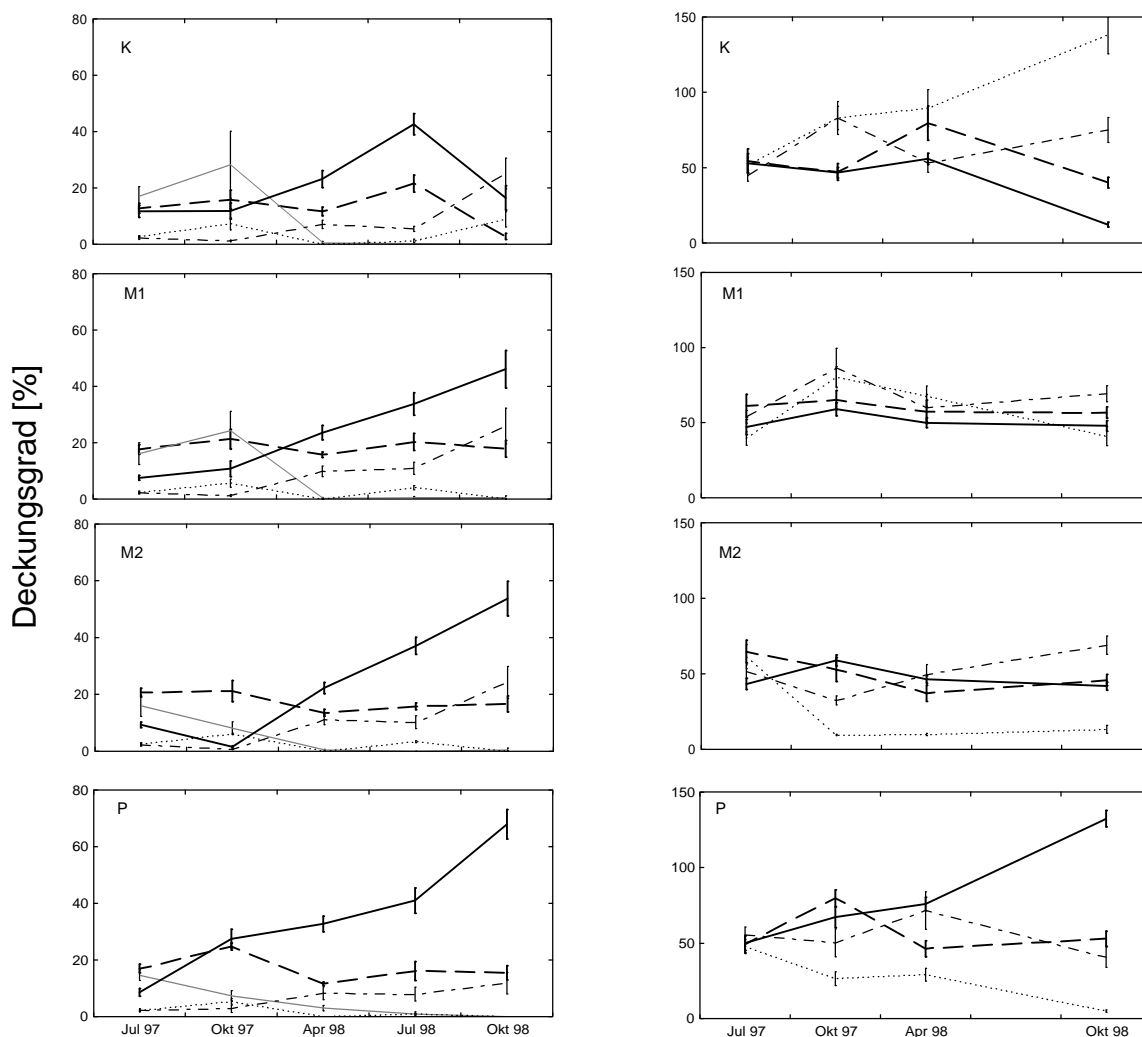


Abbildung 3.5: Deckungsgradentwicklung (links) bzw. relative Oberirdische Größe (rechts) der untersuchten Arten zwischen Juli 1997 und Oktober 1998 in den RV-Plots in Abhängigkeit von der Störungsbehandlung. K, Kontrollbehandlung; M1, einschürige Mahd; M2 zweischürige Mahd; P Bodenabtrag. Alle weiteren Parameter wie in Abbildung 3.3.

Die Deckungsgradunterschiede zwischen den invasiven und den indigenen Arten zwischen K und den Störungsbehandlungen waren nur teilweise signifikant (Tabelle 3.4). So konnte *B. orientalis* in Bezug auf den Deckungsgrad im Oktober 1997 von der Mahd und ab April 1998 vom Bodenabtrag im Vergleich zu den indigenen Arten signifikant profitieren. Vor allem durch die starke Entwicklung von *A. elatius* und die schwache Entwicklung von *R. austriaca* in den Mahdbehandlungen war die Deckungsgradentwicklung der invasiven Art relativ zu jener der indigenen Arten im Vergleich zur Kontrollbehandlung im Oktober 1997 und 1998 signifikant reduziert, während die umgekehrte Situation in P ab April 1998 zu einer signifikanten relativen Verstärkung der Deckungsgradentwicklung von *R. austriaca* im Vergleich zu K führte.

Im Vergleich zu den RV-Plots waren die Unterschiede in der Oberirdischen Größe zwischen den Störungsbehandlungen und der Kontrollbehandlung innerhalb der Arten in den AV-Plots insgesamt geringer. Die Muster sind dennoch denjenigen in den RV-Plots sehr ähnlich (Abb. 3.6, Tabelle 3.4). *B. orientalis* konnte in den AV-Plots letztlich jedoch im

Vergleich zu *U. dioica* stärker von Mahd profitieren. Außerdem reagierte *A. elatius* anders auf die Störungsbehandlungen als *R. caesius*: die Art hatte in K nur im Oktober 1997 einen Größenvorteil und profitierte letztlich am meisten von der zweifachen Mahd in M2.

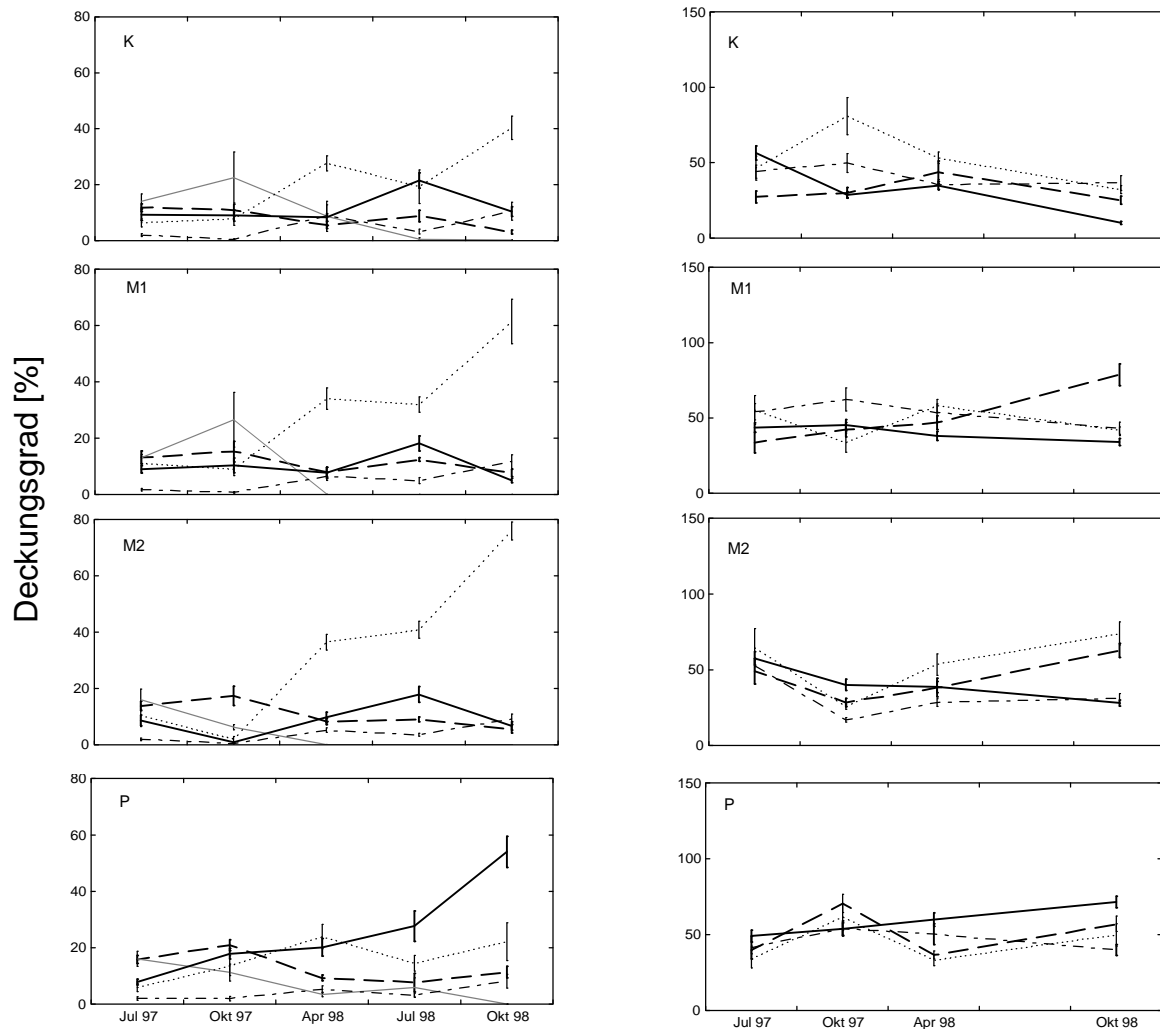


Abbildung 3.6: Deckungsgradentwicklung (links) bzw. relative Oberirdische Größe (rechts) der untersuchten Arten zwischen Juli 1997 und Oktober 1998 in den AV-Plots in Abhängigkeit von der Störungsbehandlung. Alle weiteren Parameter wie in Abbildung 3.3 bzw. Abbildung 3.5.

3.3 Performance der Versuchsarten zum Erntezeitpunkt im Juni 1999

Die Parameter Sproßzahl, mittlere Sproßlänge und Biomasse der einzelnen Arten waren zum Erntezeitpunkt sehr stark von den Etablierungsstadien und Störungsregime beeinflusst (Abb. 3.7 – 3.12, Tabelle 3.5 und Tabelle 3.7).

3.3.1 Effekte der Etablierungsstadien

Obwohl der Einfluß des Etablierungsstadiums nach den Ergebnissen zur Entwicklung der Deckungsgrade bzw. der Oberirdischen Größe über den Versuchszeitraum abnahm (vgl. Abschn. 3.2), hatte dieser Faktor auch im dritten Versuchsjahr noch einen durchgehend signifikanten Einfluß auf die interspezifischen Unterschiede in Biomasse, Sproßzahl und mittlerer Sproßlänge (ES x Art in Tabelle 3.5 und 3.7).

RV-Plots

In den RV-Plots erreichte *R. austriaca* mit z.T. >100 g pro Subplot die mit Abstand größte oberirdische Biomasse (Trockenmasse), gefolgt von *U. dioica* und *B. orientalis* (ca. 15 - 35 g) und *R. caesius* (5 - 10 g, Abb. 3.7). Eine ähnliche Abstufung ergibt sich bei Betrachtung der Sproßzahl. Die Unterschiede in der mittleren Sproßlänge waren demgegenüber zwischen den Arten nur relativ gering.

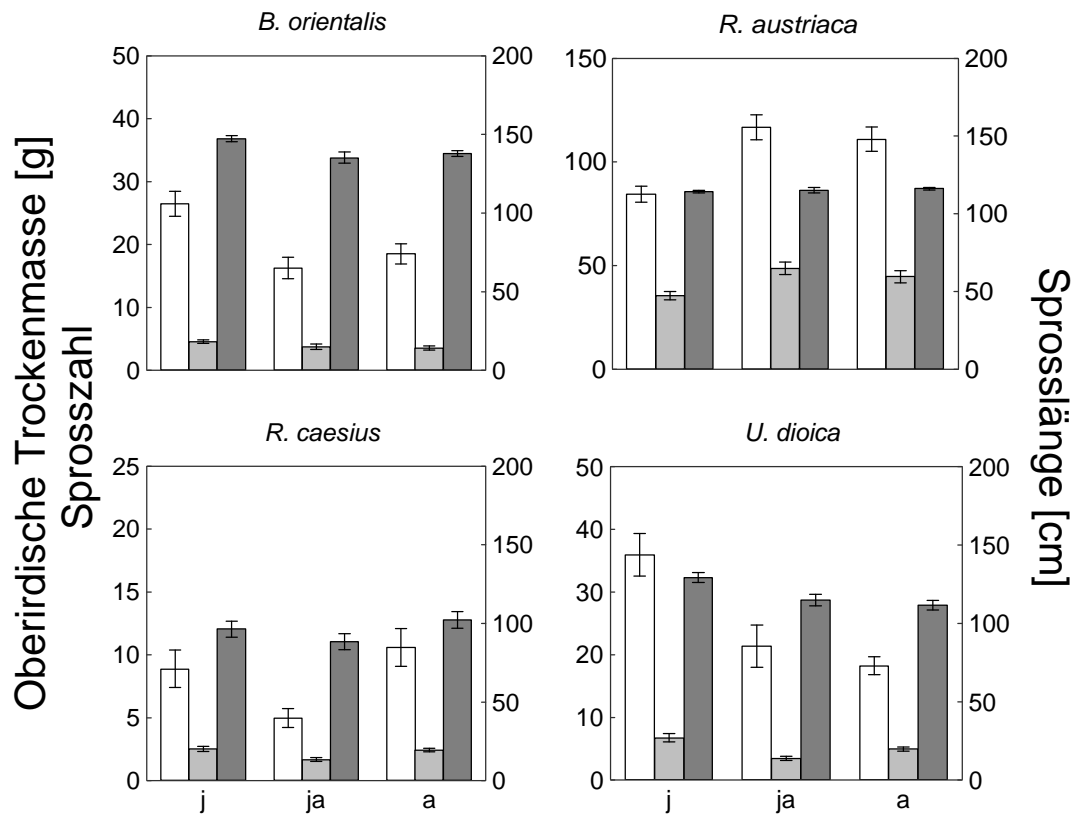


Abbildung 3.7: Performance der untersuchten Arten zum Erntezeitpunkt im Juni 1999 in den RV-Plots in Abhängigkeit vom Etablierungsstadium. Dargestellt sind Oberirdische Biomasse (Trockenmasse, offene Säulen), mittlere Sproßzahl (schraffierte Säulen) und mittlere Sproßlänge (gefüllte Säulen). J, juvenil; ja, juvenil/adult; a, adult. Die Fehlerspannen kennzeichnen \pm S.E.

Während *B. orientalis* und *U. dioica* in j eine höhere Performance hatten als in den beiden anderen Etablierungsstadien, war die Performance von *R. austriaca* in j reduziert. *R. caesius* war dagegen in ja benachteiligt (Abb. 3.7). Die Performance der indigenen Arten war in ja im Vergleich zu j jedoch signifikant stärker reduziert als bei *B. orientalis*; vor

allem konnte aber *R. austriaca* in ja relativ profitieren (vgl. Tabelle 3.7). Beim Vergleich zwischen j und a gab es zwischen *B. orientalis* und den indigenen Arten keine deutlichen Unterschiede, wohingegen *R. austriaca* auch in diesem Fall in a relativ zu den indigenen Arten eine deutliche und signifikant höhere Performance hatte.

Tabelle 3.5. ANOVA der oberirdischen Biomasse, Sproßzahl und mittleren Sproßlänge der untersuchten Arten zum Erntezeitpunkt im Juni 1999 (RV-Plots). In der linken Spalte kennzeichnen ES 'Etablierungsstadium' und SR 'Störungsregime' die Haupteffekte bzw. ES x Art und SR x Art die entsprechenden Interaktionen mit dem Faktor Art. SS: Quadratsumme; df: Anzahl der Freiheitsgrade; F: F-Statistik; p: Signifikanzniveau. NS: nicht signifikant; m: marginal signifikant; *: $p < 0.05$, **: $p < 0.01$, ***: $p < 0.001$.

	Oberirdische Biomasse				Sproßzahl				Sproßlänge			
	SS	df	F	p	SS	df	F	p	SS	df	F	p
.Juni												
ES	14,7	2	19,4	***	4,3	2	13,4	***	0,7	2	5,1	**
SR	20,2	3	17,8	***	2,2	3	4,6	**	4,7	3	22,1	***
ES x Art	27,9	6	12,3	***	15,1	6	15,9	***	1,1	6	2,6	*
SR x Art	77,3	9	22,7	***	37,1	9	25,9	***	6,8	9	10,6	***
Fehler	279,2	739			117,5	739			52,6	739		

Tabelle 3.6. A priori lineare Kontraste zur ANOVA der oberirdischen Biomasse, Sproßzahl und mittleren Sproßlänge der untersuchten Arten zum Erntezeitpunkt im Juni 1999 (RV-Plots). Getestet wurde jeweils, ob sich die Parameterunterschiede zwischen *B. orientalis* und den indigenen Arten (Bo) bzw. zwischen *R. austriaca* und den indigenen Arten (Ra) zwischen kontrastierenden Behandlungen unterschieden. Plots mit Juvenilpflanzen (j) wurden mit jenen der Juvenil-/Adultzusammensetzung (ja) bzw. mit Adultpflanzen-Plots (a) kontrastiert. Kontrollbehandlungsplots (K) wurden mit gemähten Plots (M1 und M2) bzw. mit Plots mit Bodenabtrag (P) kontrastiert. Multivariate Statistiken sind links, die univariaten Statistiken der drei untersuchten Parameter rechts in der Tabelle wiedergegeben. Die univariaten Statistiken sind nur bei signifikantem Ergebnis des multivariaten Tests angegeben. Im Fall der univariaten Statistiken kennzeichnen grau unterlegte Asterisken signifikante Interaktionen entsprechend den Ausgangshypothesen, normal gedruckte Asterisken signifikante Interaktionen entgegen den Ausgangshypothesen. W λ : Wilks λ ; df: Anzahl Effekt-Freiheitsgrade; df Er: Anzahl Fehler-Freiheitsgrade, t: t-Statistik. Weitere Erläuterungen siehe Tabelle 3.5.

	Multivariate Statistiken					OI Biomasse		Sproßzahl		Sproßlänge	
	W λ	F	df	df Er	p	t	p	t	p	t	p
Juni 1999											
Bo x j vs ja	0,94	14,7	3	737	***	-5,7	***	-6,3	***	-2,2	*
Bo x j vs a	0,99	2,2	3	737	m	1,1	NS	2,4	*	0,3	NS
Ra x j vs ja	0,91	24,6	3	737	***	-6,9	***	-8,4	***	-2	*
Ra x j vs a	0,98	4,5	3	737	**	-3,5	***	-3,2	**	-1,2	NS
Bo x K vs M1	0,94	14,6	3	737	***	-6,1	***	-5,9	***	-2,9	**
Bo x K vs M2	0,91	22,9	3	737	***	-7,5	***	-7,5	***	-3,5	***
Bo x K vs P	0,91	24,5	3	737	***	-8,3	***	-4,2	***	-6	***
Ra x K vs M1	0,99	3,3	3	737	*	-2,5	*	-3,1	**	-0,7	NS
Ra x K vs M2	0,95	12	3	737	***	-5,3	***	-5,6	***	-2,1	*
Ra x K vs P	0,83	48,9	3	737	***	-9,6	***	-11,6	***	-4,5	***

AV-Plots

In den AV-Plots war die Performance von *R. austriaca* durch die Anwesenheit des starken Konkurrenten *A. elatius* im Vergleich zu den RV-Plots relativ stark reduziert, und die oberirdische Biomasse lag nur noch im Bereich zwischen 50 und 91g pro Subplot (Klon). Die oberirdische Performance von *B. orientalis* und *U. dioica* war demgegenüber im Vergleich zu den RV-Plots nur wenig verändert (Abb.3.8). *A. elatius* hatte mit ca. 50g oberirdischer Biomasse pro Subplot (Horst) meist ähnlich hohe Werte wie *R. austriaca*. Wie in den RV-Plots waren die Unterschiede in der oberirdischen Biomasse und in der Sproßzahl zwischen den Arten und zwischen den Behandlungsstufen sehr ähnlich, wogegen die mittleren Sproßlängen nur wenig zwischen den Arten und, mit Ausnahme von *U. dioica*, zwischen den Behandlungsstufen variierten.

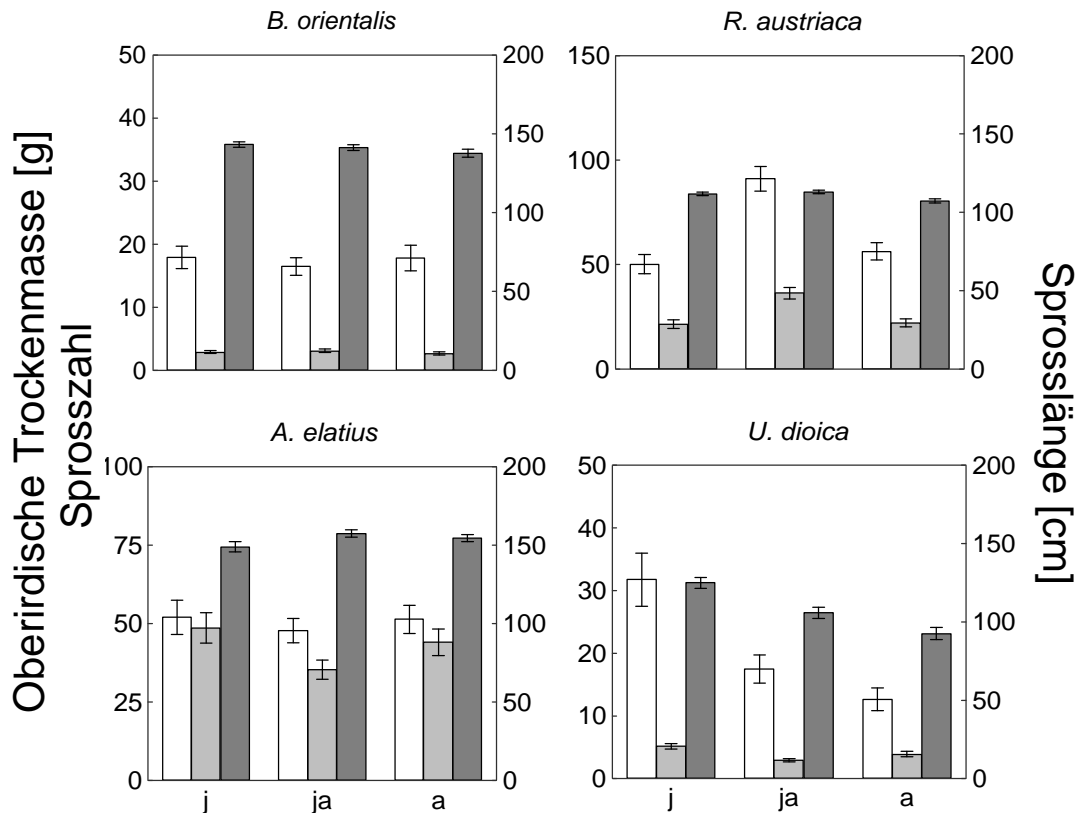


Abb. 3.8: Performance der untersuchten Arten zum Erntezeitpunkt im Juni 1999 in den AV-Plots in Abhängigkeit von der Entwicklungsstadienzusammensetzung. Sonstige Parameter wie in Abb. 3.7.

B. orientalis zeigte im Gegensatz zu den RV-Plots keine nennenswerten Performance-Unterschiede zwischen den Etablierungsstadien, während *R. austriaca* auch in diesem Fall klar von den Verhältnissen in ja profitierte (Abb. 3.8). Unter den indigenen Arten verhielt sich *A. elatius* relativ indifferent gegenüber Unterschieden in den Etablierungsstadien wogegen *U. dioica* wiederum in j deutlich die größte Performance erreichte. Wie in den RV-Plots profitierten im Vergleich zu j beide invasiven Arten (*B. orientalis* jedoch nur schwach) in ja relativ zu den beiden indigenen Arten signifikant von der zusammenge-

nommen schwächeren Performance von *A. elatius* und *U. dioica* in den Juvenil-/Adultmischgesellschaften (Tabelle 3.8). Eine ähnliche Tendenz ist beim Vergleich von a und j gegeben, allerdings ist diese nur im Falle von oberirdischer Biomasse beim Vergleich zwischen *R. austriaca* und den indigenen Arten signifikant.

Tabelle 3.7: ANOVA der oberirdischen Größe, Sproßzahl und mittleren Sproßlänge der untersuchten Arten zum Erntezeitpunkt im Juni 1999 (AV-Plots). Weitere Parameter wie in Tabelle 3.5.

	Oberirdische Biomasse				Sproßzahl				Sproßlänge			
	SS	df	F	p	SS	df	F	p	SS	df	F	p
Juni 1999												
ES	6,2	2	6,1	**	0,5	2	0,8	NS	0,9	2	13,2	***
SR	9,7	3	6,3	***	3,8	3	4,3	**	0,8	3	7,3	***
ES x Art	34,8	6	11,3	***	20,2	6	11,5	***	2,2	6	10,1	***
SR x Art	63,5	9	13,7	***	73,1	9	27,6	***	1,8	9	5,7	***
Fehler	345,1	672			197,7	672			24	672		

Tabelle 3.8. A priori lineare Kontraste zur ANOVA der oberirdischen Größe, Sproßzahl und mittleren Sproßlänge der untersuchten Arten zum Erntezeitpunkt im Juni 1999 (AV-Plots). Weitere Parameter wie in Tabelle 3.6.

	Multivariate Statistiken					OI Biomasse		Sproßzahl		Sproßlänge	
	W λ	F	df Ef	df Er	p	t	p	t	p	t	p
Juni 1999											
Bo x j vs ja	0,99	3	3	670	*	1,5	NS	2,5	*	1,5	NS
Bo x j vs a	0,99	2,2	3	670	m	1,8	m	0,2	NS	1,9	m
Ra x j vs ja	0,92	19,3	3	670	***	6	***	7,6	***	2,2	*
Ra x j vs a	0,98	4	3	670	**	3,2	**	1,6	NS	2,1	*
Bo x K vs M1	1,00	0,9	3	670	NS	0,2	NS	1,2	NS	-0,2	NS
Bo x K vs M2	0,99	1,3	3	670	NS	0,8	NS	1,8	m	0	NS
Bo x K vs P	1,00	0,4	3	670	NS	-1	NS	-1	NS	-0,3	NS
Ra x K vs M1	0,99	2,9	3	670	*	1,3	NS	2,7	**	-0,2	NS
Ra x K vs M2	0,97	7,5	3	670	***	1,4	NS	4,1	***	-0,5	NS
Ra x K vs P	0,93	18	3	670	***	-5,5	***	-7,3	***	-0,9	NS

3.3.2 Effekte der unterschiedlichen Störungsregime

Entsprechend der sich schon 1997 und 1998 abzeichnenden Tendenzen war der Einfluß der Störungsbehandlungen auf Performanceunterschiede innerhalb und zwischen den untersuchten Arten im Juni 1999 insgesamt stärker als derjenige der Etablierungsstadien (Abb.3.9 und 3.11, Tabelle 3.5 und 3.7).

RV-Plots

Während *B. orientalis* in allen Störungsbehandlungen mit >20 g pro Subplot (Individuum) bzw. einer mittleren Sproßzahl von $\geq 3,9$ eine deutlich höhere Performance hatte als in den Kontrollplots (14g bzw. 2,6 Sprosse pro Subplot), zeigte *R. austriaca* keine deutlichen Performanceunterschiede im Vergleich zwischen K und M1 bzw. M2. Allerdings profitierte die Art sehr stark von Bodenabtrag und entwickelte eine um ca. 50% größere Biomasse bzw. sogar eine Verdopplung der Sproßzahl im Vergleich zu den anderen Behandlungen (Abb. 3.9). Die indigenen Arten waren dagegen in den gestörten Plots im Vergleich zur Kontrollbehandlung meist benachteiligt. Unter einmaliger Mahd hatte *U. dioica* zwar noch eine ähnliche, sogar etwas höhere Performance als in den Kontrollplots, mit steigender Störungsintensität (M2 und P) war die Performance der Art jedoch deutlich reduziert. Besonders stark litt *R. caesius* unter den Störungsbehandlungen. Gegenüber der Kontrollbehandlung mit einer oberirdischen Biomasse von 19 g pro Subplot (Individuum) bzw. einer mittleren Sproßzahl von 3,3 fiel die Performance der Art in M1 auf 7 g pro Subplot und eine mittlere Sproßzahl von 1,8, und in den beiden am stärksten gestörten Behandlungen M2 und P fiel die oberirdische Biomasse sogar auf nur 3 g pro Subplot bei wenig veränderter mittlerer Sproßzahl (Abb. 3.9).

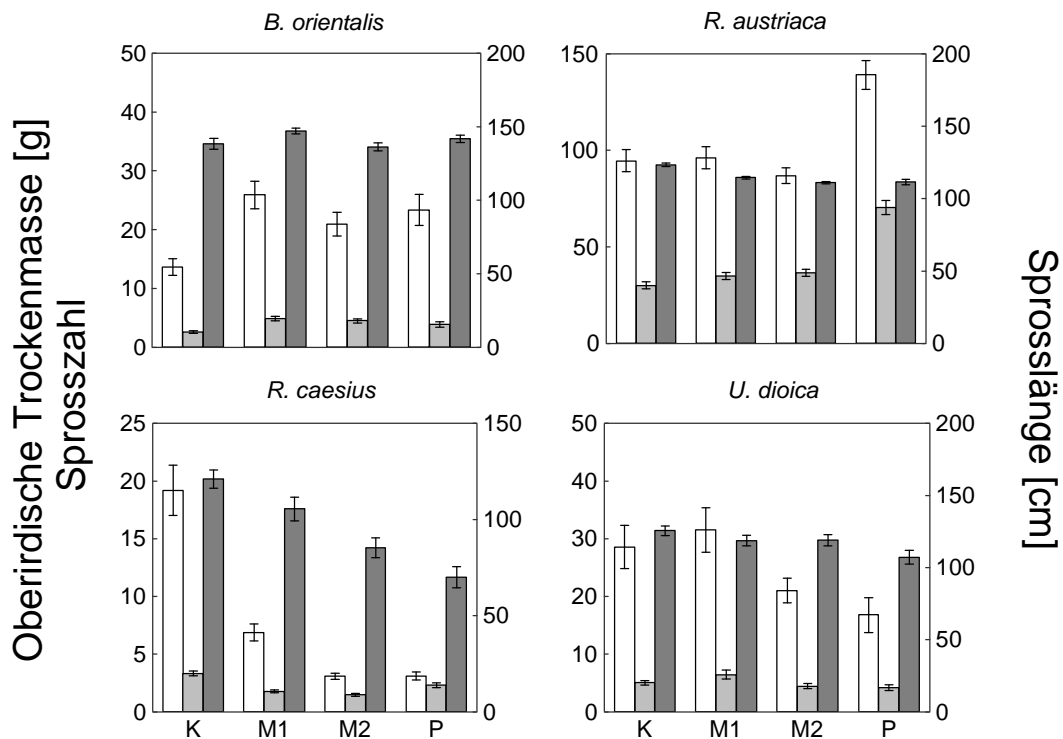


Abbildung 3.9: Performance der untersuchten Arten zum Erntezeitpunkt im Juni 1999 in den RV-Plots in Abhängigkeit von den unterschiedlichen Störungsbehandlungen. K, Kontrollbehandlung; M1, einfache Mahd; M2, zweifache Mahd; P, Bodenabtrag. Weitere Parameter wie in Abb. 3.7.

Diesen Verhältnissen entsprechend ist die Performance der beiden invasiven Arten relativ zu den beiden indigenen Arten in den gestörten Plots ausnahmslos signifikant höher als in den Kontrollplots (Tabelle 3.6). Lediglich die mittleren Sproßlängen waren wiederum nur relativ schwach beeinflusst. Wie bei der Entwicklung von Deckungsgrad bzw. der O-

berirdischen Größe 1997 und 1998 (vgl. Abschn. 3.2) war der Kontrast zwischen *R. austriaca* und den indigenen Arten im Vergleich zwischen den Kontrollplots und den Plots mit Bodenabtrag besonders groß.

Die unterirdische Biomasse der untersuchten Arten zeigte in j in den RV-Plots beim Vergleich innerhalb und zwischen den Arten über die verschiedenen Störungsbehandlungen hinweg das gleiche Muster wie die oberirdische Biomasse (Abb. 3.10). Die Amplitude der Unterschiede in der unterirdischen Biomasse zwischen den Behandlungsstufen war bei *B. orientalis* und *R. caesius* jedoch z.T. deutlich geringer als bei der oberirdischen Biomasse. Dadurch ergaben sich im Gegensatz zur oberirdischen Biomasse bei der unterirdischen Biomasse keine signifikanten Unterschiede zwischen den invasiven und den indigenen Arten beim Vergleich zwischen K und den gestörten Plots (Tabelle 3.9 und 3.10), wenn auch das Ergebnis insgesamt mit dem für die oberirdische Biomasse unter Berücksichtigung aller Etablierungsstadien vergleichbar ist (vgl. Abschn. 3.2).

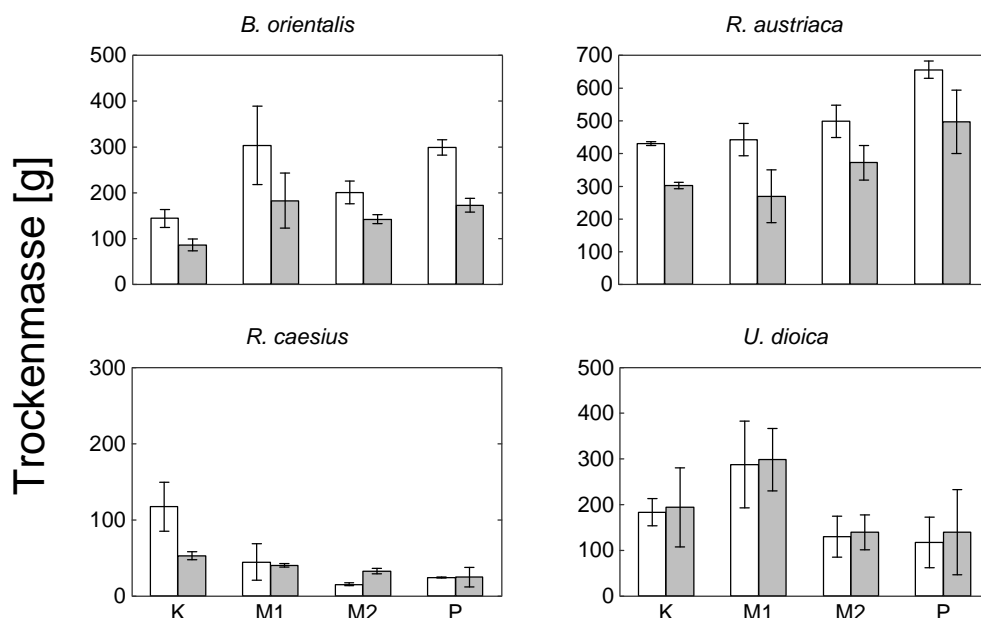


Abbildung 3.10: Oberirdische (offene Säulen) und unterirdische (gefüllte Säulen) Biomasse der untersuchten Arten zum Erntezeitpunkt im Juni 1999 in den RV-Plots in Abhängigkeit von den unterschiedlichen Störungsbehandlungen (nur juveniles Etablierungsstadium). K, Kontrollbehandlung; M1, einfache Mahd; M2, zweifache Mahd; P, Bodenabtrag. Die Fehlerspannen kennzeichnen $MW \pm S.E.$

Es ist bei der Bewertung der Ergebnisse zu berücksichtigen, daß durch die Analyse auf Plotebene und die Beschränkung auf die Plots mit Juvenilgesellschaft der Stichprobenumfang und damit die Teststärke im Vergleich zur Analyse der Effekte der Störungsbehandlungen auf Subplotebene und über alle Etablierungsstadien hinweg (vgl. Abschn. 2.2.8) deutlich reduziert ist.

Tabelle 3.9: MANOVA der oberirdischen und unterirdischen Biomasse der untersuchten Arten zum Erntezeitpunkt im Juni 1999 in den RV-Plots in Abhängigkeit von den unterschiedlichen Störungsbehandlungen (juveniles Etablierungsstadium). Multivariate Statistiken sind links, die univariaten Statistiken der drei untersuchten Parameter rechts in der Tabelle wiedergegeben. W λ : Wilks λ ; df Ef: Anzahl Effekt-Freiheitsgrade; df Er: Anzahl Fehler-Freiheitsgrade, t: t-Statistik. Weitere Erläuterungen, siehe Tabelle 3.5.

	Multivariate Statistiken						OI Biomasse				UI Biomasse			
	W λ	F	df Ef	df Er	p	SS	df	F	p	SS	df	F	p	
Juni 1999														
SR	0,65	2,4	6	60	*	2	3	2,3	m	0,9	3	0,4	NS	
SR x Art	0,32	2,5	18	60	**	8,4	9	3,3	**	8,9	9	1,4	NS	
Fehler						8,7	31			22,4	31			

Tabelle 3.10: A priori lineare Kontraste zur MANOVA der oberirdischen und unterirdischen Biomasse der untersuchten Arten zum Erntezeitpunkt im Juni 1999 in den RV-Plots in Abhängigkeit von den unterschiedlichen Störungsbehandlungen (juveniles Etablierungsstadium). Kontrastiert wurden jeweils die Parameterunterschiede zwischen *B. orientalis* und den indigenen Arten (Bo) bzw. zwischen *R. austriaca* und den indigenen Arten (Ra) zwischen den Kontrollplots (K) und den gemähten Plots (M1 und M2 kombiniert) bzw. den Plots mit Bodenabtrag (P). Multivariate Statistiken sind links, die univariaten Statistiken der zwei untersuchten Parameter rechts in der Tabelle wiedergegeben. Die univariaten Statistiken sind nur bei signifikantem Ergebnis des generellen Interaktionsterms (vgl. Tabelle 3.9) bzw. bei (marginal) signifikantem Ergebnis der multivariaten Kontraste angegeben. Weitere Erläuterungen siehe Tabelle 3.5 und Tabelle 3.6.

	Multivariate Statistiken						O. Biomasse		U. Biomasse	
	W λ	F	df Ef	df Er	p	t	p	t	p	
Juni 1999										
Bo x K vs M	0,70	6,4	2	30	**	-2,9	**			
Bo x K vs P	0,67	7,4	2	30	**	-3,6	**			
Ra x K vs M	0,77	4,5	2	30	*	-1,9	m			
Ra x K vs P	0,75	5,1	2	30	*	-3,0	**			

AV-Plots

Die bereits bei der Deckungsgradentwicklung bzw. bei der Oberirdischen Größe gefundenen Unterschiede zwischen den RV-Plots und den AV-Plots in den Effekten bzw. der Stärke der Effekte der Störungsbehandlungen (vgl. Abschn. 3.2) treten beim Erntedatensatz noch deutlicher zutage. Im Gegensatz zu den RV-Plots konnte *B. orientalis* im Vergleich zur Kontrollbehandlung nicht von den Störungsbehandlungen profitieren, sondern zeigte im Gegenteil in den gestörten Plots bei der Biomasse sogar reduzierte Werte (Abb. 3.11). Dies gilt auch für *R. austriaca* im Fall der Mahdbehandlungen. Diese Art erreichte auch in den AV-Plots in P die mit Abstand höchste Performance: sowohl die oberirdische Biomasse als auch die Sproßzahl pro Subplot war gegenüber M1 und M2 mehr als verdoppelt. Während die Performance von *U. dioica* in den AV-Plots im Gegensatz zu den Verhältnissen in den RV-Plots infolge von Störungsbehandlung allgemein stark reduziert war, konnte *A. elatius* im Vergleich zur Kontrollbehandlung von Mahd profitieren und entwi-

ckelte in M1 mit 50 g oberirdischer Biomasse bzw. einer mittleren Sproßzahl von 42 pro Subplot und v.a. in M2 mit 67 g oberirdischer Biomasse bzw. einer mittleren Sproßzahl von 62 pro Subplot deutlich höhere Werte als in K (36 g bzw. 25 Sprosse pro Subplot) (Abb. 3.11).

Insgesamt waren die Performanceunterschiede zwischen *B. orientalis* und den indigenen Arten in den AV-Plots damit nicht signifikant von den Störungsbehandlungen beeinflusst (Tabelle 3.8). Im Fall von *R. austriaca* in den AV-Plots ist beim Vergleich von Kontrollplots und gemähten Plots die Performance der invasiven Art relativ zu jener der beiden indigenen Arten infolge von Störung sogar (zumindest beim Parameter Sproßzahl) signifikant reduziert, was im Gegensatz zum Ergebnis bei den RV-Plots steht. Umgekehrt profitierte *R. austriaca* auch in den AV-Plots höchst signifikant vom Bodenabtrag.

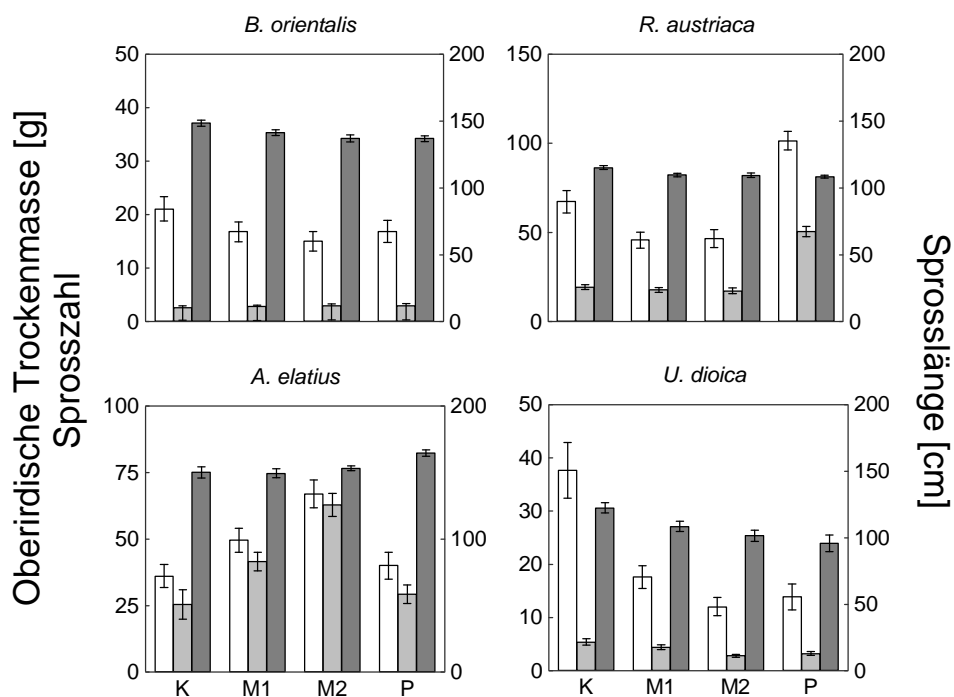


Abbildung 3.11: Performance der untersuchten Arten zum Erntezeitpunkt im Juni 1999 in den AV-Plots in Abhängigkeit von den unterschiedlichen Störungsbehandlungen. Weitere Parameter wie in Tabelle 3.6 und Tabelle 3.8.

In den AV-Plots in j war das Muster der unterirdischen Biomasse beim Vergleich innerhalb und zwischen den Arten über die verschiedenen Störungsbehandlungen hinweg demjenigen der oberirdischen Biomasse bzw. dem allgemeinen Muster (vgl. Abschn. 3.2) wiederum sehr ähnlich (Abb. 3.12). Obwohl der allgemeine Interaktionsterm SR x Art in den AV-Plots im Gegensatz zu den RV-Plots sowohl für die oberirdische Biomasse als auch für die unterirdische Biomasse signifikant ist (Tabelle 3.11), war nur der positive Effekt der Bodenabtragsbehandlung auf *R. austriaca* stark genug für einen (marginal) signifikanten Unterschied zwischen invasiver Art und den indigenen Arten im Vergleich zur Kontrollbehandlung (Tabelle 3.12).

Tabelle 3.11: MANOVA der oberirdischen und unterirdischen Biomasse der untersuchten Arten zum Erntezeitpunkt im Juni 1999 in den AV-Plots in Abhängigkeit von den unterschiedlichen Störungsbehandlungen (Juvenilgesellschaft). Weitere Erläuterungen siehe Tabelle 3.5 und Tabelle 3.9.

	Multivariate Statistiken						OI Biomasse				UI Biomasse				
	W λ	F	df	Ef	df	Er	p	SS	df	F	p	SS	df	F	p
Juni 1999															
SR	0,69	2,0	6	60	m		0,21	3	0,2	NS	0,5	3	0,7	NS	
SR x Art	0,35	2,3	18	60	**		9,9	9	2,9	*	9,92	9	4,5	***	
Fehler							11,9	31			7,6	31			

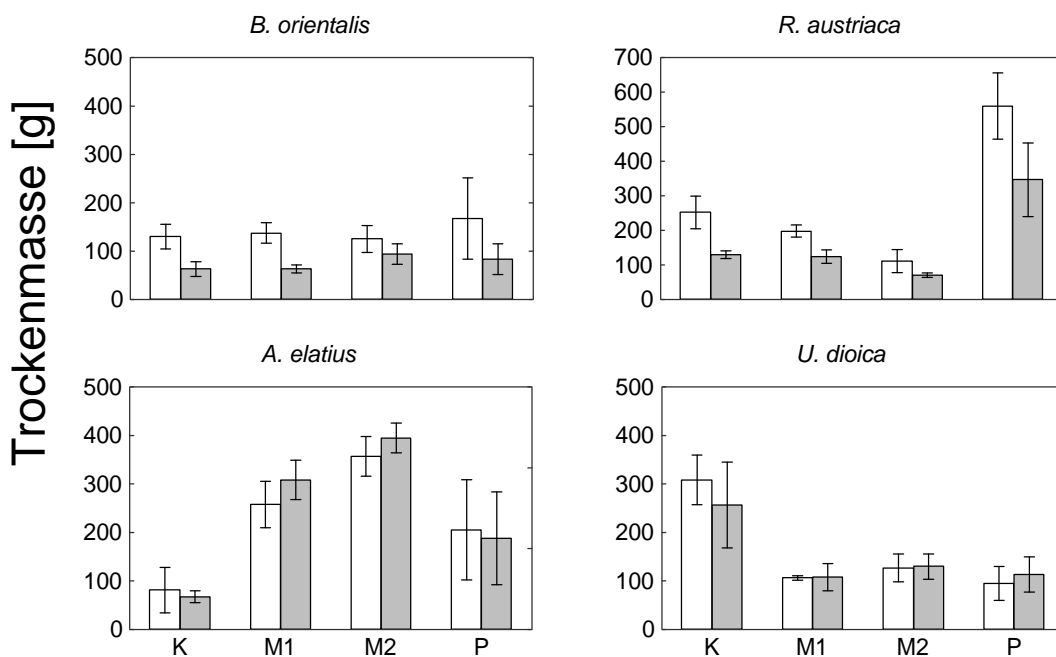


Abbildung 3.12: Oberirdische (offene Säulen) und unterirdische (gefüllte Säulen) Biomasse der untersuchten Arten zum Erntezeitpunkt im Juni 1999 in den AV-Plots in Abhängigkeit von den unterschiedlichen Störungsbehandlungen (juveniles Etablierungsstadium). Weitere Angaben wie in Abb. 3.11.

Tabelle 3.12: A priori lineare Kontraste zur MANOVA der oberirdischen und unterirdischen Biomasse der untersuchten Arten zum Erntezeitpunkt im Juni 1999 in den AV-Plots in Abhängigkeit von den unterschiedlichen Störungsbehandlungen (juveniles Etablierungsstadium). Weitere Parameter wie in den Tabellen 3.5, 3.6 und 3.10.

	Multivariate Statistiken						OI Biomasse		UI Biomasse	
	W λ	F	df	Ef	df	Er	p	t	p	
Juni 1999										
Bo x K vs M	0,96	0,7	2	30	NS					
Bo x K vs P	0,93	1,2	2	30	NS					
Ra x K vs M	0,86	2,3	2	30	NS					
Ra x K vs P	0,84	2,8	2	30	m	-2,4	*	-1,8	m	

Lebenszyklusparameter

3.4 Auswirkungen der Behandlungen auf die sexuelle Reproduktion und Mortalität der Versuchsarten

Die vegetative und generative Reproduktion sowie die Mortalität der Versuchsarten als bedeutende Prozesse in deren Lebenszyklus waren in Abhängigkeit von den Versuchsfaktoren und den Life-History Charakteristika der Versuchsarten enorm unterschiedlich (vgl. auch Tab. 2.1).

3.4.1 Vegetative und generative Phase

1. Generative Reproduktion

a) Die Plots der Kontrollbehandlung (K)

B. orientalis war während des gesamten Versuchszeitraumes reproduktiv, wobei sich Individuen des juvenilen Etablierungsstadiums aus artspezifischen Gründen erst ab der zweiten Vegetationsperiode 1998 sexuell fortpflanzten (Tabelle 3.13). Die Adultstadien von *R. austriaca* waren ebenfalls während des gesamten Versuchszeitraumes generativ (entwickelten Blüten), fruchteten aber 1997 nicht, 1998 mit einem Anteil von 0,6% aller Individuen. Der überwiegende Anteil sich entwickelnder Schötchen trocknete vor der Fruchtreife ab. 1999 hatte der generative Anteil zwar zugenommen (13%), im Vergleich zur vegetativen Reproduktion waren die Investitionen der eingepflanzten Individuen in generative Fortpflanzung gering. Als Maß für die Investition in generative Fortpflanzung wird häufig der reproduktive Aufwand (RE) herangezogen. Dieser war bezogen auf die einzelnen Individuen von *R. austriaca* marginal ($< 0,001$ % der vegetativen Biomasse). Die Juvenilstadien aus den Wurzelregeneraten fruchteten erstmals 1999.

Die indigene Art *U. dioica* fruchtete erst 1998. Dies galt sowohl für die adulten als auch für die juvenilen Stadien. *R. caesius* und *A. elatius* waren bereits 1997 im adulten Stadium reproduktiv, im juvenilen Stadium erst 1998. *P. hieracioides* war nur 1997 reproduktiv. Zusammenfassung hierzu siehe Tab. 3.13.

Tabelle 3.13: Reproduktives Verhalten der Versuchsarten in Abhängigkeit der Etablierungsstadien (ES) adult (a) und juvenil (j) während des Versuchszeitraumes 1997-1999. Bo..*B. orientalis*; Ra.. *R. austriaca* ; Ph..*P. hieracioides* ; Ud..*U. dioica* ; Ae..*A. elatius* ; Rc..*R. caesius* .

ES	Bo			Ra			Ph			Ud			Ae			Rc		
	97	98	99	97	98	99	97	98	99	97	98	99	97	98	99	97	98	99
a	+	+	+	-	+	+	+	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+
j	-	+	+	-	-	+	+	-	-	-	+	+	-	+	+	-	+	+

b) Abhängigkeit von den Behandlungen

Alle Störungsregime (M1, M2, P) verhinderten 1998 und 1999 das Ausreifen und den Fruchtfall bei *B. orientalis* und *R. austriaca*. Die Biomasseentnahme in den M- und P-Plots fand jeweils zu einem Zeitpunkt statt, zu dem in der Regel noch kein Fruchtfall eingesetzt hatte, mit Ausnahme von 1997 bei *B. orientalis*: Während der ersten Vegetationsperiode war die Fruchtreife bei den Adultstadien bereits soweit fortgeschritten, daß in den M-Plots z.T. und in den P-Plots vor und während der Störung Fruchtfall auftrat.

A. elatius war die einzige indigene Art, die schon vor den Störungsereignissen die Samenbildung (inklusive Samenfall) abgeschlossen hatte. Eine erfolgreiche Fruchtbildung bei *U. dioica* und *R. caesius* wurde durch die Störungsregime (M1, M2, P) vollständig verhindert. Bei *P. hieracioides* war das Muster etwas komplizierter: Die Art war in der Lage, nach einmaliger Mahd vollständig zu regenerieren und erfolgreich zu fruchten. Vor dem Zeitpunkt des Bodenabtrages war teilweise schon Samenfall aufgetreten, und im Falle der zweimaligen Mahd konnten sich fertile Pflanzen mit einsetzendem Fruchtfall im Zeitraum zwischen den Mahdereignissen entwickeln und in wenigen Fällen auch nach der zweiten Mahd im Spätherbst noch fruchten.

c) Etablierung von Geneten

Nur die Arten *B. orientalis* und *P. hieracioides* rekrutierten neue Individuen erfolgreich aus Samen. In Tabelle 3.14 und 3.15 ist die Abhängigkeit von den Versuchsfaktoren dargestellt und mittels ANOVA und anschließenden paarweisen Vergleichen für das Versuchsjahr 1999 analysiert. Insgesamt war die erfolgreiche Etablierung von neuen Individuen (Geneten) sehr gering. Hohes anfängliches Keimlingsaufkommen bei *P. hieracioides* 1997 (K- und M1-Plots, 300 - 1500 pro m² und 10 - 150 pro m² in den M2- und P-Plots) resultierte 1999 in durchschnittlich maximal 20 neuen Individuen in den M2-Plots der RV. *B. orientalis* rekrutierte durchschnittlich höchstens 4 neue Individuen pro Plot, überwiegend in RV ja.

Obwohl die Rekrutierungszahlen bei *B. orientalis* sehr gering waren, zeigte sich hier ein höchstsignifikanter Einfluß des Etablierungsstadiums auf die erfolgreiche Rekrutierung von Geneten in den RV-Plots. Während es in den j-Plots zu keinen Rekrutierungen kam, etablierten sich in ES ja 4 Geneten (Median) bzw. in ES a 1-2 Geneten pro Plot. In den AV-Plots war der Einfluß des ES ebenfalls signifikant und war dort auf die alleinige Rekrutierung von neuen *B. orientalis* Individuen in den a-Plots zurückzuführen. Nicht nachweisbar war ein Einfluß der Störungsregime im Falle der RV-Plots. In allen vier Behandlungen hatten sich am häufigsten 2 Individuen neu etablieren können. Marginale Signifikanz zeigte der Einfluß des Störungsregime in den AV-Plots (Tabelle 3.14), allerdings konnten sich bis 1999 nur unter den Bedingungen der zweimaligen Mahd erfolgreich bis zu 2 neue Individuen pro Plot etablieren. Im paarweisen Vergleich zeigte sich, daß der Effekt der ES ursächlich auf höchstsignifikante Unterschiede in der Rekrutierung zwischen den j- und ja-Plots und weniger auf die marginal signifikanten Unterschiede zwischen j- und a-Plots zurückzuführen war (Tabelle 3.14).

Tabelle 3.14: Kruskal-Wallis Anova etablierter Geneten von *B. orientalis* (Bo) und *P. hieracioides* (Ph) im April 1999 in Abhängigkeit von Etablierungsstadium (ES) und Störungsregime (SR). H: H-Test; P: Signifikanzniveau.

Art	RV				AV			
	ES		SR		ES		SR	
	H	P	H	P	H	P	H	P
Bo	22,8	***	0,5	NS	8,6	*	6,4	M
Ph	3,3	NS	62,4	***	0,6	NS	53,8	***

Gegenteilig dazu verhielt sich die Art *P. hieracioides*: Die ES hatten keinen Einfluß auf den vorhandenen Rekrutierungs- und Etablierungserfolg - am häufigsten wurden 6 - 12 neu etablierte Geneten in den RV-Plots und 2 - 6 in den AV-Plots beobachtet, unabhängig vom Etablierungsstadium. In beiden Vergesellschaftungen waren es die Effekte der Störungsregime, die jeweils höchstsignifikanten Einfluß auf die Etablierung und Rekrutierung von *P. hieracioides* Geneten hatten (Tab. 3.13). Im paarweisen Vergleich mit den K-Plots zeigte sich, daß der Einfluß von Mahd in den RV-Plots am vorteilhaftesten (***) für die Rekrutierung und anschließende Etablierung war (24 Individuen in den M2-Plots, 18 in den M1-Plots, Median). Unvorteilhafter als die Kontrollbehandlung (4 - 8 Individuen) wirkte sich der Bodenabtrag auf die Etablierung neuer Individuen bei *P. hieracioides* aus: Nach zweimaliger Störung 1997 und 1998 war keine Etablierung neuer Individuen festzustellen. In den AV-Plots verlagerten sich die Vorteile zu intensiverer Störung, dort waren die Effekte einmaliger Mahd schwach (marginal signifikant), die zweimaliger Mahd am stärksten (p ***) und die des Bodenabtrages im Vergleich zu den RV-Plots höchstsignifikant. In den K-Plots konnte keine erfolgreiche Etablierung festgestellt werden. In den M2-Plots konnten sich 6 - 10 im Vergleich zu höchstens 2-4 Individuen in den M1- und P-Plots etablieren.

Tabelle 3.15: Mann-Whitney U-Tests zur Kruskal-Wallis Anova der Genetenetablierung (Tabelle 3.14) bei *P. hieracioides* (Ph) und *B. orientalis* (Bo). Getestet wurde auf Unterschiede der Anzahl von etablierten Geneten in Abhängigkeit von Vergesellschaftung (RV, AV), Etablierungsstadium (ES) und Störungsregime (SR). Im paarweisen Vergleich wurden nur signifikante Ergebnisse aus Tabelle 3.14 getestet. U: U-Test; p: Signifikanzniveau.

Spezies	Behandlung	RV			AV		
		U	N	p	U	N	p
	ES						
Bo	j vs ja	1635	72	***	2379	72	NS
Bo	j vs a	2246	72	m	2093	72	**
	SR						
Ph	K vs M1	897	54	***	1145	54	m
Ph	K vs M2	705	54	***	527	54	***
Ph	K vs P	1157	54	m	936	54	**

2. Mortalität der gepflanzten Individuen

Die Lebens- (Überlebens-) dauer bzw. Mortalität perenner pflanzlicher Individuen ist ein entscheidender Faktor zukünftiger Reproduktion ('reproductive value') und potentieller Kolonisation von neuen Standorten. Vergleicht man vor diesem Hintergrund die invasiven Versuchsarten *B. orientalis* und *R. austriaca* mit den nativen Arten beider Artenvergesellschaftungen (RV und AV), zeigten sich unterschiedlich ausgeprägte Abhängigkeiten von den Versuchsfaktoren (Abbildung 3.13 und Tabelle 3.16) im Hinblick auf die Mortalität der eingepflanzten Individuen des Feldversuches.

Der Vergleich der Mortalität zwischen invasiven und indigenen Arten unabhängig von den Behandlungsfaktoren und dem Versuchszeitraum zeigte einen höchstsignifikanten Unterschied zwischen beiden Gruppen. Dieser Unterschied war klar zugunsten der invasiven Arten verschoben, die deutlich geringere Mortalitäten aufwiesen (Tabelle 3.16, Inv/Ind x

Mor). Von allen invasiven eingepflanzten Individuen starben während des Versuchszeitraumes bis 1999 lediglich 0,9% in der Vergesellschaftung mit *R. caesius*, 5,5% waren es im Unterschied dazu in Vergesellschaftung mit *A. elatius*. In den AV-Plots war der Unterschied stärker ausgeprägt als in den RV-Plots. Bei den indigenen Arten *U. dioica* und *R. caesius* in den RV-Plots lag der Anteil toter Individuen 1999 immerhin bei 14,8%, bei *U. dioica* und *A. elatius* in den AV-Plots bereits bei 33,3% (Tabelle 3.17). Theoretisch waren die Ursachen für diesen klaren Unterschied im Versuchszeitraum, dem Etablierungsstadium und/oder dem Störungsregime zu suchen. Der Versuchszeitraum (a x Inv/Ind x Mor) als Variable hatte keinen signifikanten Einfluß auf eine unterschiedliche Mortalität beider Gruppen. Das heißt, wenn ein Einfluß der Zeit gegeben war, wirkte dieser auf beide Gruppen gleich, was aus Abbildung 3.13 ersichtlich wird. In beiden Gruppen war eine Zunahme toter eingepflanzter Individuen während des Versuchszeitraumes ein allgemein erkennbares Muster über alle Arten hinweg (Tabelle 3.17 und Abbildung 3.13). Sprunghafte Änderungen in der Mortalitätsrate traten in Vergesellschaftung mit *R. caesius* nicht auf, weder in Abhängigkeit der ES noch der SR. In Vergesellschaftung mit *A. elatius* war eine überdurchschnittliche Mortalität in den K-Plots zwischen 1998 und 1999 aufgetreten (vgl. dazu weiter unten).

Tabelle 3.16: Log-lineare Analyse (Tests auf alle marginalen und partiellen Assoziationsmodelle) der Mortalität (Mor) der invasiven (Inv) versus die indigenen (Ind) Arten in Abhängigkeit von folgenden Versuchsfaktoren: Versuchszeitraum 1997-1999 (a), Etablierungsstadium (ES), Störungsregime (SR). Dargestellt sind nur die Ergebnisse der Tests auf partielle Assoziation (siehe Methoden). χ^2 der partiellen Assoziation. p: Signifikanzniveau.

Faktorstufenkombination	RV			AV		
	df	χ^2	p	df	χ^2	p
Inv/Ind x Mor	1	57,6	***	1	90,3	***
a x Inv/Ind x Mor	2	0,7	NS	2	1,9	NS
ES x Inv/Ind x Mor	2	1,1	NS	2	0,1	NS
SR x Inv/Ind x Mor	3	12,3	**	3	32,6	***

Tabelle 3.17: Additive Mortalität eingepflanzter Individuen der Versuchsarten in Abhängigkeit des Versuchszeitraumes (1997-1999). (*P. hieracioides* wird hier der Vollständigkeit halber angegeben, in der log-linearen Analyse Invasiver versus Indigener wurde die Art nicht aufgenommen).

Art	Mortalität eingepflanzter Individuen [%]					
	RV			AV		
	1997	1998	1999	1997	1998	1999
Ra	0,0	0,0	0,0	0,0	0,9	3,2
Bo	0,5	0,5	0,5	0,5	2,3	2,3
Ud	6,5	9,3	12,0	3,7	16,2	16,2
Ae				3,2	7,4	17,1
Rc	1,4	2,8	2,8			
Ph*	86,1	95,8	100,0	80,1	98,1	100,0

Wie der Versuchszeitraum hatte auch das Etablierungsstadium keinen Einfluß auf die Mortalität der eingepflanzten Individuen, vergleicht man die invasiven mit den indigenen Arten (Tabelle 3.16, ES x Inv/Ind x Mor). Gesondert betrachtet, zeigten sich weder bei *B. orientalis* noch bei *R. austriaca* klare Unterschiede zwischen den Etablierungsstadien. Bei *R. austriaca* war 1999 eine Tendenz zu höherer Mortalität in Vergesellschaftung mit *A. elatius* zu erkennen (Abbildung 3.13). Bei den indigenen Arten fiel vor allem eine erhöhte Mortalität juveniler *U. dioica*-Pflanzen in den Etablierungsstadien juvenil und juvenil/adult in der Vergesellschaftung mit *R. caesius* auf (abnehmende Tendenz). *R. caesius* zeigte sich invariant gegenüber den unterschiedlichen Ausgangspositionen durch die Etablierungsstadien. *A. elatius* wies einen Trend in Richtung erhöhter Mortalität in den juvenilen Etablierungsstadien auf, der aber erst 1999 auffällig wird.

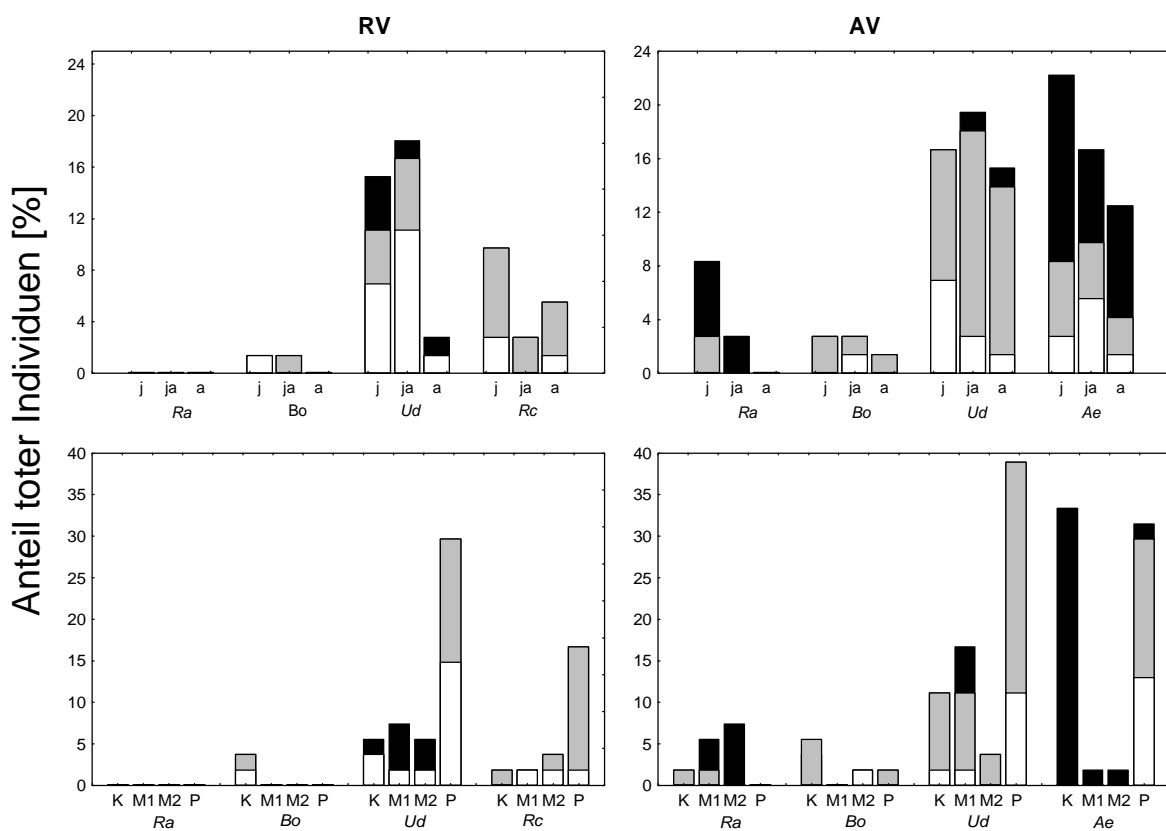


Abbildung 3.13: Anteil toter Individuen der Versuchsarten (mit Ausnahme von *P. hieracioides*) im Versuchszeitraum 1997-99 in Abhängigkeit von Artenvergesellschaftung (RV, AV), Etablierungsstadium (ES) und Störungsregime (SR). Offene Säulen 1997, graue Säulen 1998 und schwarze Säulen 1999.

Den stärksten Effekt auf die Sterblichkeit der 1996 und 1997 eingepflanzten Individuen hatte das Störungsregime. Im Falle der RV-Plots war dieser Effekt hochsignifikant, im Falle der AV-Plots sogar höchstsignifikant (Tabelle 3.16, SR x Inv/Ind x Mor). Das entscheidende Störungsregime in dieser Hinsicht war Bodenabtrag. Unter seinem Einfluß überlebten zwar nahezu alle gepflanzten Individuen der invasiven Arten (lediglich 1,9% tote bei *B. orientalis*). Bei *U. dioica* hingegen lag die Sterblichkeit bei 29,6% (RV-Plots) und bei 38,9% (AV-Plots). Bei *R. caesius* zeigte sich eine Mortalitätsrate von 16,7%, und bei

A. elatius starben 31,5% ab. Die Mortalität war, wie bereits erwähnt, in den AV-Plots insgesamt höher.

Die anderen Störungsregime hatten einen deutlich geringeren Einfluß auf die Mortalität der eingepflanzten Individuen der indigenen Arten. Mit Ausnahme des hohen Anteils toter Individuen der Art *A. elatius* auf den ungestörten Flächen 1999 waren die Mortalitätsraten bei *U. dioica* und *R. caesius* nicht unterscheidbar. Ein anderes Bild zeigte sich bei den invasiven Arten unter diesem Störungsregime. Trotz insgesamt geringer Anteile toter Individuen beider Arten hatte *R. austriaca* den größten Anteil toter Individuen auf den gemähten Flächen mit steigender Tendenz bis 1999 (M1 und M2 zusammen 13%) zu verzeichnen. *B. orientalis* zeigte dahingegen wie in Vergesellschaftung mit *R. caesius* (3,7%) auch auf den *A. elatius* Plots den größten Anteil toter Individuen auf den ungestörten K-Flächen (5,6%).

3.5 Zusätzlich untersuchte Lebenszyklusparameter der invasiven Arten *B. orientalis* und *R. austriaca*

3.5.1 *B. orientalis*

a) Lebensstadienanalyse

Die Ausbildung generativer oder vegetativer Lebensstadien von *B. orientalis* war während des Versuchszeitraumes von den Ausgangsbedingungen des Versuches – Artenkombination und Etablierungsstadium - und dem Management jeweils in unterschiedlicher Weise stark beeinflusst (Abbildung 3.14, Tabelle 3.18).

Effekte der Etablierungsstadien (ES)

Tabelle 3.18: Log-lineare Analyse der Lebensstadien von *B. orientalis* in Abhängigkeit von Artenvergesellschaftung (RV, AV), Etablierungsstadium (ES) und Störungsregime (SR) zu den Zeitpunkten vor der ersten Mahd der jeweiligen Vegetationsperioden (1997-1999). In der linken Spalte kennzeichnet in der Analyse einer einfachen Interaktion Lebensstadium (LS) x Etablierungsstadium (ES) oder Lebensstadium (LS) x Störungsregime (SR) die Abhängigkeit der Ausprägung vegetativer oder generativer Lebensstadien von diesen Faktoren, in der zweidimensionalen Analyse wurde der Versuchszeitraum als weitere Faktorstufe in die Analyse mit aufgenommen und der Interaktionseffekt ES x SR x LS analysiert. Df: Anzahl Freiheitsgrade. χ^2 der partiellen Assoziation. p: Signifikanzniveaus.

	df	RV		AV	
		χ^2	p	χ^2	p
ES X LS 97	2	211,3	***	226,6	***
SR X LS 97	3	1,8	NS	0,4	NS
ES X LS 98	2	7,3	*	5,5	m
SR X LS 98	3	43,3	***	6,9	m
ES X LS 99	2	15,4	***	14,1	**
SR X LS 99	3	15,7	**	2,4	NS
97-99 x LS	2	15,0	**	37,3	***
ES x LS	2	37,7	***	38,4	***
SR x LS	3	3,2	NS	35,3	***
97-99 x ES x LS	4	208,1	***	178,0	***
97-99 x SR x LS	6	4,8	NS	9,1	NS
ES x SR x LS	6	3,8	NS	4,1	NS

Die Auswirkungen der Etablierungsstadien 1997 waren zu Beginn vor allem deshalb höchstsignifikant unterschiedlich (Tabelle 3.18.-ES x Mor 97), weil *B. orientalis* Individuen im ersten Wachstumsjahr nach Keimung in den j-Plots im Gegensatz zu den ja- und a-Plots unabhängig von der Artenvergesellschaftung nicht generativ waren.

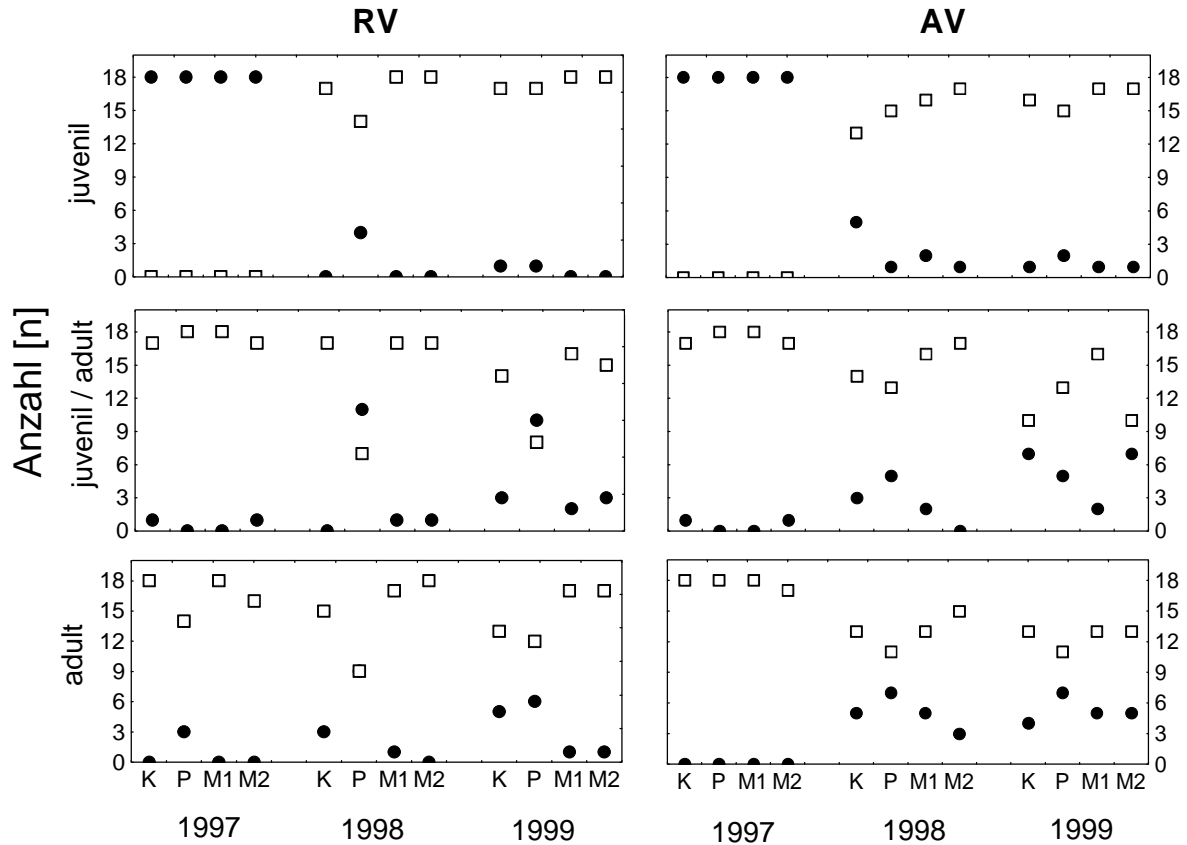


Abbildung 3.14: Anzahl vegetativer (gefüllte Kreise) und generativer (offene Quadrate) Individuen von *B. orientalis* in Abhängigkeit von Artenvergesellschaftung (RV, AV), Etablierungsstadium (ES: j, ja, a) und Störungsregime (SR: K, M1, M2, P) im Versuchszeitraum von 1997-1999. Anzahl Individuen bezieht sich auf $n = 18$ Individuen der jeweiligen Behandlungsstufen (vgl. Abschnitt 2.2.1).

Abbildung 3.14 zeigt, daß die Entwicklung der Lebensstadien zwei Tendenzen folgte: Einerseits wurden in den RV-Plots die Individuen der juvenil-Plots in der zweiten Vegetationsperiode 1998 nahezu vollständig generativ (Abbildung 3.14). Dies steht im Gegensatz zu den ja und a-Plots, wo ein geringerer Teil der Individuen generativ wurden. Diese Entwicklung setzte sich in der dritten Vegetationsperiode fort, indem sich die Unterschiede vor allem zwischen den bereits genannten Plots (j vs ja und a) noch verstärkten. Zu diesem Zeitpunkt waren die Unterschiede höchstsignifikant. Während in den juvenil-Plots mit Ausnahme von zwei Individuen jeweils alle 18 Pflanzen der einzelnen Behandlungsstufen generativ waren, nahm die Anzahl generativer Individuen in den juvenil/adult- und adult-Plots gleichzeitig ab (Abbildung 3.14).

AV-Plots: Die gefundenen Muster waren in Vergesellschaftung mit *A. elatius* ähnlich denen der RV-Plots. Allerdings war die Abnahme generativer und die Zunahme vegetativer Individuen in den juvenil/adult und adult-Plots ausgeprägter und die sprunghafte Zu-

nahme von den anfangs vegetativen zu generativen Individuen in den juvenil-Plots war deutlich geringer. Eine klare Abstufung in Abhängigkeit des Etablierungsstadium zeigte sich in der Abnahme generativer Pflanzen in der Reihenfolge $j > ja > a$. Dies war in den RV-Plots nicht in dieser Form ausgeprägt, so daß nirgends alle Individuen generativ wurden und letztlich auch die Unterschiede zwischen den Etablierungsstadien 1999 zwar hochsignifikant waren, aber geringer als dies in den RV-Plots der Fall war (ES x LS 99).

Die Effekte der Störungsregime (SR)

Zum Zeitpunkt der ersten Erfassung im Juni 1997 hatte noch kein Management auf den Plots stattgefunden. Zwischen den unterschiedlichen Störungsbehandlungen zu diesem Zeitpunkt waren zunächst keine Unterschiede vorhanden (Tabelle 3.18, SR x LS 97).

In der zweiten Vegetationsperiode 1998 zeigte *B. orientalis* infolge der Störungsbehandlung eine deutliche Abhängigkeit vor allem von der Bodenstörung, abgeschwächt reagierte die Art auch in den ungestörten und einmalig gemähten Plots mit einer relativen Zunahme vegetativer Individuen.

RV-Plots: Die Anzahl generativer Pflanzen nach erfolgter erster Störung 1997 war in den P-Plots am geringsten. Der Unterschied zu den anderen Behandlungen war höchstsignifikant. Die Entwicklungstendenz war ein höherer Anteil generativer Individuen in folgender Abhängigkeit vom Störungsregime: $M2 \text{ u. } M1 > K > P$. Dieses Muster war auch 1999 das prägende, mit einer geringen durchschnittlichen Abnahme in allen Behandlungen, außer in den P-Plots, in denen eine leichte Zunahme generativer Individuen zu verzeichnen war. Deutlich erkennbar war, daß nur unter den Bedingungen der Bodenstörung der Anteil an vegetativen Individuen z.T. den an generativen übertraf (am stärksten ausgeprägt in den ja-Plots), unter allen anderen Bedingungen war der Anteil generativer Individuen weiterhin deutlich höher.

AV-Plots: 1998 war eine marginal signifikante Störungsregimeabhängigkeit in den AV-Plots zu beobachten. Wie in den RV-Plots war der Anteil generativer Individuen in den M1- und M2-Plots am höchsten (die höchsten Anteile in den M2-Plots). In den RV-Plots war jedoch die Gesamtentwicklung viel deutlicher als in den AV-Plots und in der Tendenz unabhängig vom Etablierungsstadium. 1999 waren diese Unterschiede nicht mehr signifikant. In den M1-, K- und P-Plots war der Anteil an generativen Individuen nahezu gleichgeblieben, nun aber unter M1 Bedingungen am höchsten. In den M2-Plots war die relativ stärkste Abnahme im Vergleich zum Vorjahr zu verzeichnen, die wiederum in den ja-Plots am stärksten war (Abbildung 3.14). Im Vergleich zu den RV-Plots war die Ausbildung vegetativer Individuen stärker fortgeschritten und zwischen den Behandlungen gleichmäßiger verteilt und in den P-Flächen nicht in dem beschriebenen Masse verstärkt.

b) Reproduktiver Aufwand

Im ersten Versuchsjahr fruchteten nur die 1996 eingepflanzten Individuen der Etablierungsstadien adult und juvenil/adult. Unter den Etablierungsbedingungen bis zur ersten Blüte entwickelte sich kein Unterschied zwischen diesen beiden Stadien (U-Test, Daten nicht gezeigt). Die Artenvergesellschaftungen waren bis zu diesem Zeitpunkt ebenfalls nicht unterschiedlich. Der reproduktive Aufwand lag zu diesem Zeitpunkt zwischen 0,89 (RV) und 0,86 (AV) und war damit relativ hoch (Abbildung 3.15). Vergleicht man die

Auswirkungen der 2 Perioden Management und Konkurrenz auf den reproduktiven Aufwand der Art für die unterschiedlichen Vergesellschaftungen (RV und AV) von 1997 mit den durchschnittlichen Werten für 1999, waren sie in beiden Fällen 1999 höchstsignifikant geringer (Abbildung 3.15; Mann Whitney U-Test: 1997 versus 1999; $Z = 11,26$ p^{***}).

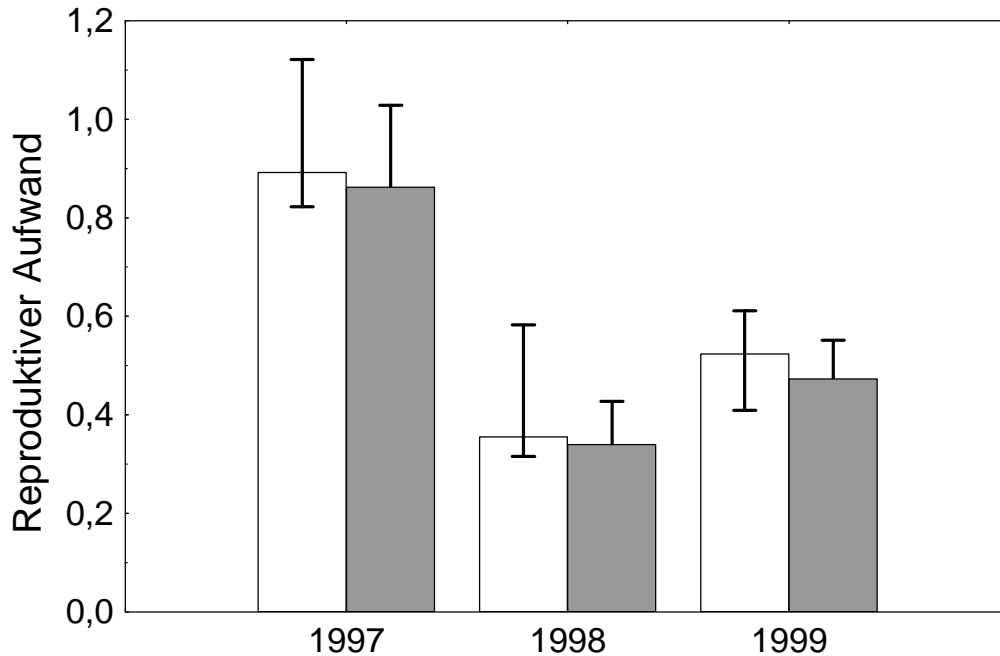


Abbildung 3.15: Reproduktiver Aufwand von *B. orientalis* (1997 – 1999). RV, weiße Säulen; AV gestreifte Säulen. Dargestellt sind die Mediane, Fehlerspannen bezeichnen Interquartilsabstände.

Die Höhe des reproduktiven Aufwandes der Art war 1998 und 1999 nicht mehr unabhängig von der Art des Störungsregime und des Etablierungsstadiums (Tabelle 3.19 und Abbildung 3.16 – Abbildung und Analyse nur von 1999-Daten). Beide Faktoren hatten einen signifikanten Einfluß, der für den einzelnen Faktor in Vergesellschaftung mit *A. elatius* deutlicher war, im Falle der RV-Plots lag dahingegen eine signifikante Interaktion beider Faktoren vor (ES x SR). Die Werte lagen bei 0,37 bis 0,58, in etwa nur noch 50% des reproduktiven Aufwandes der meisten Individuen von 1997. In den RV-Plots war der reproduktive Aufwand in Abhängigkeit des Etablierungsstadiums in den juvenil-Plots am höchsten (0,52), im direkten Vergleich waren aber nur die juvenil/adult- von den juvenil-Plots signifikant verschieden. Die adult- und juvenil-Plots waren nicht unterschiedlich (Tabelle 3.19, vgl. Abschn.2.2.6). In entgegengesetzter Tendenz nahm der reproduktive Aufwand in den *A. elatius* Plots von adult- über juvenil/adult- zu den juvenil-Plots ab: Die höchsten Werte (0,52) in den *R. caesius*-Plots waren in den *A. elatius*-Plots die niedrigsten (0,41). Zwischen den juvenil-Plots beider Vergesellschaftungen war der Reproduktive Aufwand unterschiedlich, zwischen den anderen Etablierungsstadien nicht.

Tabelle 3.19: Anova zum reproduktiven Aufwand (RE) bei *B. orientalis* und a priori lineare Kontraste für Juni 1999. Getrennt für *A. elatius* und RV-Plots. Zur weiteren Erläuterung der Tabelle vgl. Abschn. 3.2.

Reproduktiver Aufwand								
	RV				AV			
	SS	df	F	p	SS	df	F	p
ES	0,1	2	2,8	m	0,3	2	7,7	**
SR	0,3	3	4,2	**	0,8	3	13,7	***
ES x SR	0,4	6	2,8	*	0,2	6	1,7	NS
Fehler	4,0	158			2,7	145		
a priori lineare Kontraste								
K vs M	24,6	1	981,9	***	0	1	10,7	**
K vs P	0,0	1	0,8	NS	0	1	16,1	***
j vs a	0,0	1	0,0	NS	0,3	1	15,3	***
j vs ja	0,1	1	4,9	*	0,0	1	1,8	NS

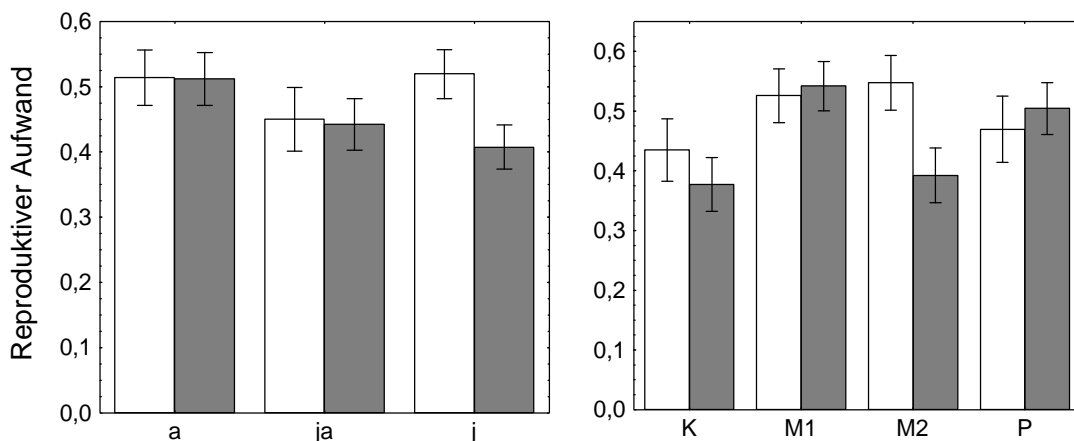


Abbildung 3.16: Reproduktiver Aufwand von *B. orientalis* im Juni 1999 in Abhängigkeit von dem Etablierungsstadium (ES: j, ja, a) und Störungsregime (SR: K, M1, M2, P). Weiße Säulen, RV; schwarze Säulen, AV. Dargestellt sind Mittelwerte \pm SD.

Im Hinblick auf den Einfluß der Störungsregime zeigte sich für den reproduktiven Aufwand im verallgemeinernden Vergleich eine tendenzielle Zunahme von $K < P < M$. In den RV-Plots waren die M-Plots (0,54) höchstsignifikant von den K-Plots (0,42) verschieden, während ein Unterschied zwischen K- und P-Plots statistisch nicht nachweisbar war. In Vergesellschaftung mit *A. elatius* existierte im Vergleich zu den RV-Plots nur zwischen den M1- und P-Plots ein großer Unterschied, die Individuen der M2-Plots (0,39) hatten den K-Plots (0,38) vergleichbare Werte des RE. Die Kontrastanalyse ergab für den Vergleich Mahd versus Kontrollbehandlung trotzdem einen signifikanten Unterschied. Im Vergleich zwischen K und P Plots waren die Auswirkungen auf den reproduktiven Aufwand höchstsignifikant und mit Werten von 0,5 (P) im Vergleich zu 0,38 (K) deutlich höher (Abbildung 3.16).

3.5.2 *R. austriaca*

Charakteristika der Rametenentwicklung

Die klonale Entwicklung (vegetative Reproduktion) bei *R. austriaca* durch Wurzelaufläuer und anschließend erfolgreicher Sproßentwicklung gehörte zu den auffälligsten Erscheinungen des Feldversuches. Um eine Vorstellung davon zu bekommen, ist die Rametenentwicklung in absoluten Zahlen (Abbildung 3.17) und das Muster der Rametenentwicklung in den einzelnen Pflanzflächen (Abbildung 3.18, vgl. Abschnitt 2.2.1) in den 72 Plots gezeigt.

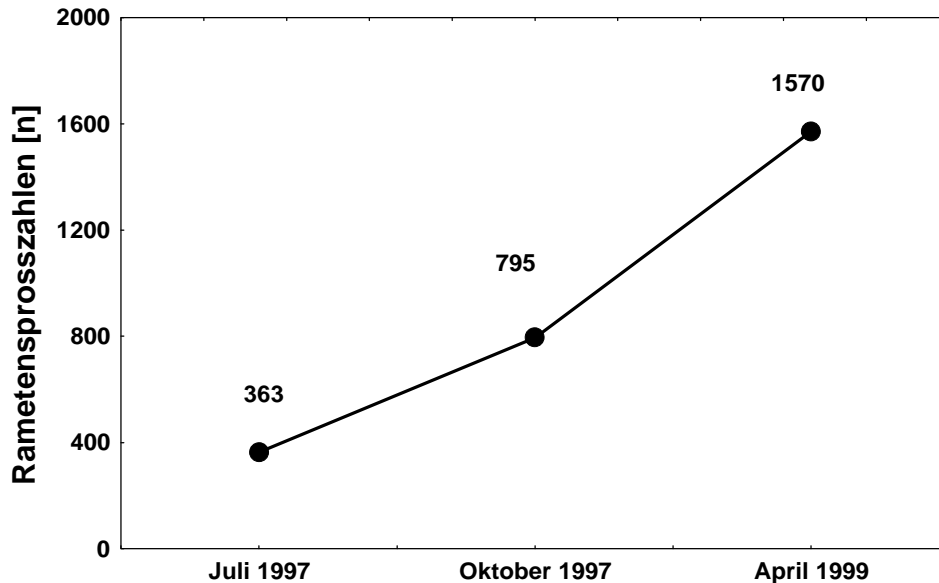


Abbildung 3.17: Rametenentwicklung von *R. austriaca* (Juli 1997 bis April 1999 - absolute Werte).

Kolonisation der Pflanzflächen in den Plots (allgemein)

Wie in Abschnitt 2.2 B und Abbildung 2.2 gezeigt, waren die Plots in 52 Pflanzflächen unterteilt. Im zentralen Hexagon befanden sich 30 Pflanzflächen in 6 Subflächen mit den ausgepflanzten Individuen, die zur Parametererfassung herangezogen wurden. Die Pflanzflächen der im zentralen Hexagon in den Versuchsfeldern gelegenen 30 eingepflanzten Individuen stellten mit einer Größe von 400 cm² bei dieser Untersuchung jeweils ‚eine‘ theoretisch kolonisierbare Fläche durch Wurzelaufläuer und Etablierung durch Rameten von *R. austriaca* dar. Das entspricht einer Gesamtzahl von 2160 kolonisierbaren Pflanzflächen bei 72 Plots. In einer ersten Phase der Entwicklung vor Einsetzen des Störungsmanagements in den Plots im Juli 1997 waren 363 (16,8%) dieser Pflanzflächen besiedelt, im Oktober des selben Jahres waren es bereits 795 (36,8%, Abbildung 3.17). Zu diesem Zeitpunkt war das Management der ersten Vegetationsperiode bereits abgeschlossen.

Zum Zeitpunkt des letzten Zensus 1999 zu Beginn der Vegetationsperiode (April) waren insgesamt 1570 (72,7%) der Pflanzflächen wenigstens durch einen Ramet von *R. austriaca* besiedelt. Insgesamt war die Zahl an Rameten deutlich höher (1999 wurden zum Zensus insgesamt 5273 gezählt). Dies war auf die Mehrfachbesiedlung einzelner Pflanzflächen durch Rameten zurückzuführen (Abbildung 3.18). Das heißt, parallel zur fortschreitenden Kolonisation hatte eine Zunahme der Rameten auf bereits kolonisierten Pflanzflächen stattgefunden.

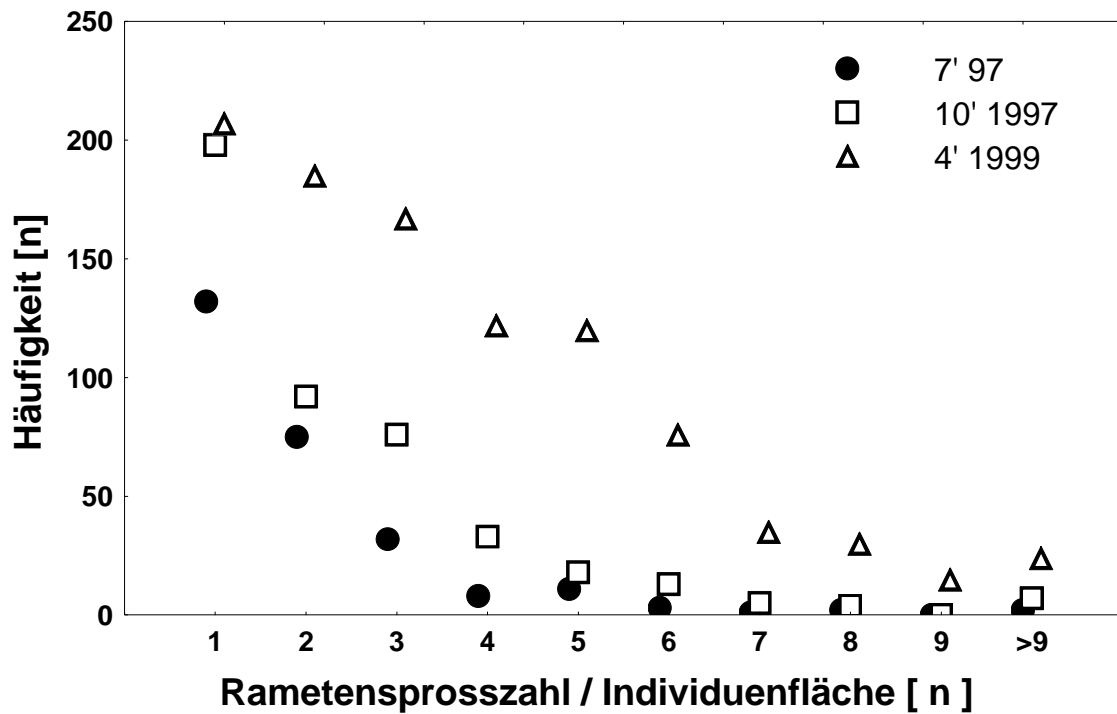


Abbildung 3.18: Rametenzahlen von *R. austriaca* im Zeitraum von Juli 1997 bis April 1999 in den individuellen Pflanzflächen der Plots und deren Häufigkeiten. Gefüllte Kreise, Juli 1997; offene Quadrate, Oktober 1997; offene Dreiecke, April 2000.

Tabelle 3.20: Besiedlungsdynamik durch Rameten nach der Erfassung im Oktober 1997 bis zur Erfassung im April 1999. Die Dynamik wurde auf der Ebene der Individuenpflanzflächen untersucht (siehe Versuchsdesign Abschnitt 2.2.1). Zum Zeitpunkt der ersten Erfassung waren 363 Pflanzflächen kolonisiert (vgl. Abbildung 3.17).

Besiedlungsdynamik aller theoretisch besiedelbarer Flächen von Okt. 1997- Juni 1999 [%]					
zunehmend	neu besiedelt	gleichbleibend	nie besiedelt	abnehmend	wieder fehlend
21,6	41,0	5,4	22,2	4,7	5,1

Die Dynamik dieser Entwicklung ist zusammenfassend in Tabelle 3.20 dargestellt. Die Rametenentwicklung war hauptsächlich geprägt durch die Neubesiedlung von Pflanzflächen (41%), ausgehend vom Oktoberzensus 1997. 22,2% potentiell besiedelbarer Pflanzflächen wurden nie kolonisiert, auf etwa dem selben Anteil von Pflanzflächen (21,6%) nahm die Anzahl von Rametenzahlen während des Versuchszeitraumes zu. Eine Abnahme, ein vollständiges Verschwinden oder ein Konstantbleiben der Rametenzahlen fand auf jeweils ~5% der Pflanzflächen statt.

Ein weiterer Bestandteil dieser Dynamik betraf die Wuchsdistanzen, die unterirdisch bei der Kolonisation der Pflanzflächen mittels Wurzeläusläufer zurückgelegt wurden. Da in den Versuchsflächen ohne invasive Eingriffe nicht nachvollziehbar gewesen wäre, welche Rameten auf welche eingepflanzten Individuen zurückgehen, wurden die Wuchs- bzw. Kolonisierungsdistanzen auf zweierlei Arten ermittelt:

- 1) Durchschnittliche Wuchsdistanzen von den eingepflanzten *R. austriaca*-Individuen der Randbepflanzung auf die ungestörten und vegetationsfreien Flächen zwischen den Plots bis zur ersten Störung (nach neun Monaten).
- 2) Wuchsdistanzen in vegetationsfreie und vegetationsbestandene Plots durch *R. austriaca*-Individuen derselben Ausgangsgröße wie jener der Versuchsflächenindividuen (auf Sukzessionsflächen in unmittelbarer Nähe der Plots des Versuchsfeldes).

Im ersten Fall etablierten sich die neu gebildeten Rameten in einer durchschnittlichen Entfernung von $49,7 \pm 13,3$ cm (Min-Max: 15 - 80), gewählt wurde dabei immer die Entfernung zum nächstgelegenen eingepflanzten Individuum. Darüber hinaus war zu beobachten, daß sich neue Rameten ausschließlich in die Freiflächen außerhalb der Plots entwickelt hatten, in die Versuchsflächen hinein hatte offensichtlich keine Rekrutierung stattgefunden. Zumindest waren die innerhalb der Versuchsflächen entstandenen Rameten nicht eindeutig den Randindividuen zuzuordnen.

Im zweiten Fall waren grundsätzliche Unterschiede vorhanden, was die Kolonisierungsdistanz rekrutierter Rameten in den vegetationsbestandenen und den vegetationsfreien Flächen zu den Mutterpflanzen betraf (Mann-Whitney U-Test: $Z = -7,8$ p^{***} [$n = 97$ und 99]). In den vegetationsbestandenen Flächen war sie durchschnittlich 20 cm kürzer, hinzu kommt, daß die Anzahl rekrutierter Rameten durchschnittlich viermal geringer war als in auf den Flächen ohne Vegetation (Mann-Whitney U-Test: $Z = -2,5$ p^*).

Dieses Potential an vegetativer Vermehrungsfähigkeit und der Kolonisation von 'Freiflächen' spiegelte sich auch im Parameter oberirdische Biomasse wider. Für eine zufällige Auswahl ($n = 9$) der durch die eingepflanzten Randindividuen rekrutierten Rameten in die Freiflächen um die Versuchsplots wurde die oberirdische Biomasse ermittelt (zum Zeitpunkt der Messung der Entfernung der Rameten zu den eingepflanzten Individuen nach 9 Monaten) und ein durchschnittlicher Wert von 357 ± 94 g Trockensubstanz pro Fläche gefunden. Es ist davon auszugehen, daß sich diese Rameten ausschließlich von den Randindividuen (4 pro Plot) ableiteten. Trockenmassen in dieser Größenordnung traten unter Konkurrenzbedingungen innerhalb der Einzelversuchsflächen erst 1998 auf, also ein ganzes Jahr später. Auch zu diesem Zeitpunkt waren vergleichbare Daten nur in bestimmten RV-Plots des Störungsregime P zu finden.

4 Diskussion

4.1 Methodische Aspekte

Pflanzenmaterial

Das Versuchsdesign sah den Vergleich der Arten mit Individuen der Arten aus gleichen Populationen vor. Aus den Ergebnissen geht hervor, daß sich das juvenile Etablierungsstadium (ES j und ja) von *U. dioica* im Vergleich zum adulten besser entwickelte (vgl. Deckungsgradentwicklung und Biomasseentwicklung). Inwieweit das auf die genetische Herkunft des unterschiedlichen Ausgangsmaterials zurückgeführt werden kann (vgl. 2.3), kann nicht explizit gesagt werden. Beobachtungen der Etablierung der juvenilen und adulten Stadien lassen aber den Schluß zu, daß sich die Art nach schwerwiegender Störung – wie es das Ausgraben und Umpflanzen der Adultindividuen zu Versuchsbeginn darstellte – nur sehr langsam regeneriert (keine Speicherwurzeln, Verlust eines Großteils der unterirdischen Biomasse).

Im Hinblick auf die Behandlungen während des Versuchszeitraumes zeigten die Individuen unabhängig von ihrer genetischen Herkunft dieselben Reaktionen, offensichtliche anatomisch-morphologische Differenzen konnten nicht festgestellt werden (vgl. Škrutek & Teckelmann 1998). Im Gegensatz zum negativen Einfluß auf die Biomasseentwicklung war die Mortalität von Individuen des adulten nicht größer als die des juvenilen Etablierungsstadiums (vgl. Abschnitt 3.4). Insofern ist ein maßgeblicher Einfluß der genetischen Herkunft auf die Hauptfragestellung für den Versuchszeitraum unwahrscheinlich. Vielmehr muß der Unterschied in der Performance in den unterschiedlichen Ausgangsbedingungen zu Versuchsbeginn gesucht werden.

Die Unterschiede im Anteil an Deckung und Biomasse waren zwischen den Individuen der *A. elatius* -Etablierungsstadien (a vs ja und j) 1997 sehr groß, hatten sich aber bereits 1998 angeglichen (vgl. Abschnitt 3.2 und 3.3). Die Effekte der Störungsregime auf die unterschiedlichen Etablierungsstadien waren im Verlauf des Versuchszeitraumes dadurch nicht betroffen, die Etablierungsstadien entwickelten sich ähnlich zwischen den einzelnen Behandlungen. Wie bei *U. dioica* konnten keine auffälligen morphologisch-anatomischen Unterschiede zwischen den Populationen beobachtet werden.

Datenerfassung

Die Analyse des Deckungsgrades mittels fotografischer Erfassung und anschließender Bildauswertung weist Schwächen durch die Projektion dreidimensionaler Strukturen auf eine zweidimensionale Ebene auf (vgl. dazu Dietz & Steinlein 1996). Die fotografische Erfassung zu verschiedenen Zeitpunkten während der Vegetationsperiode, das Vorkommen derselben Artenkombination in den Plots und in derselben Vegetationsschicht während der Reproduktion sowie die parallele Erfassung des Parameters oberirdische Größe und oberirdische Biomasse, ermöglichten unter den Versuchsbedingungen trotzdem eine relativ feine und verlässliche Bestimmung existierender Muster und charakterisieren diese Methode auch unter den methodisch erschwerten Bedingungen als gutes Werkzeug.

Die Bearbeitungszeit der Flächen mittels Bildanalyse ist zweifellos eine limitierende Größe dieser Analysemethode bei zunehmender Komplexität des Vegetationsmusters (Mehrartensysteme) in Abhängigkeit der Höhe und der auftretenden vegetativen und generativen pflanzlichen Strukturen. Für komplexe Mehrartensysteme wäre deshalb die Analyse vor allem zu Beginn der Vegetationsperiode sinnvoll, um jene Veränderungen zu ver-

folgen, die als Ausgangsbedingungen mit der maximalen Biomasseentwicklung korrelieren.

Störfaktoren des Feldversuchs

Herbivorie und Parasitenbefall

Während des Versuchszeitraumes war vor allem die Freß- und Grabtätigkeit von Feldmäusen und zum Teil von Wühlmäusen ein auffälliges Phänomen in den Versuchsflächen, das Beobachtungen zufolge die Arten *R. austriaca* und *A. elatius* beeinflusste.

Die Wurzeln von *R. austriaca* wurden von den Nagern bevorzugt als Nahrungsquelle genutzt. Eingänge zu ihren Höhlensystemen wurden häufig unmittelbar an der Hauptwurzel von *R. austriaca*-Wurzeln gegraben. Dort waren die Fraßschäden gut zu erkennen. Der Einfluß der Nager führte zum Teil zum Absterben einzelner Individuen - die dann nachgepflanzt wurden - und hätte insgesamt sicherlich einen negativen Effekt auf die Performance dieser dominanten Versuchsart gehabt. Anlage von Nestern der Kleinsäuger wurden zum Teil unter *A. elatius* -Horsten beobachtet. Die Wurzelsysteme dieser Individuen waren dann komplett zerstört. Auch diese Individuen wurden durch entsprechende Neupflanzen derselben Größe ersetzt.

Die Mäusearten wurden aus diesem Grund während des gesamten Versuchszeitraumes durch Auslage von Giftködern erfolgreich bekämpft, die entstandenen Schäden hatten keinen maßgeblichen Einfluß auf die Entwicklung der Pflanzen und der Konkurrenzsituation im Versuch.

R. austriaca betreffend ist der Einfluß der Herbivorie durch Kleinsäuger auf ihre Performance in spontanen Beständen sicherlich ein Faktor, der in stabileren, weniger stark gestörten Graslandgemeinschaften eine Rolle spielt und die Art vergleichsweise zu anderen Arten stärker beeinträchtigt.

Anderweitig auftretender auffälliger Befall durch Parasiten – ein Rostpilz bei *A. elatius* – wurden nicht bekämpft, sondern nur im Hinblick auf verändertes Wachstum und erhöhte Mortalität befallener Individuen untersucht (keine negativen Ergebnisse).

Randeffekte

Die zu erwartenden Randeffekte auf die Versuchspflanzen waren vor allem bei *R. austriaca* und *B. orientalis* sehr ausgeprägt. Zwischen Individuen der Randbepflanzung (nicht gemessen) und den Individuen, die der Parametererfassung dienten (zentrales Hexagon, vgl. Abschnitt 2.2, Abb. 2.2), waren während der Vegetationsperiode optisch deutliche Größenunterschiede zu erkennen (außen größer, innen kleiner; bei folgenden Parametern waren die Unterschiede am deutlichsten: Rosettengröße und Blattzahl bei *B. orientalis* und Sproßzahl bei *R. austriaca*).

Eine nochmalige Unterteilung des zentralen Hexagons in einen ‚äußeren‘ (14 Pflanzen) und ‚inneren‘ (16 Pflanzen) Ring und ein Test auf Gleichverteilung, ob größte und kleinste Individuen der Invasiven in diesem Bereich gleich verteilt waren (1999, χ^2 , jeweils die nach oberirdischer Trockenmasse 50 größten und die 50 kleinsten Individuen beider Arten), ergab folgendes Ergebnis: *B. orientalis*-Individuen zeigten keine klare Tendenz, sowohl die kleinsten als auch die größten Individuen wuchsen etwas häufiger im äußeren Ring des zentralen Hexagons ($df(4)$, $\chi^2 = 3,13$ NS). Das bedeutet, der Randeffekt wirkte

sich auf die erfaßten Individuen dieser Art innerhalb der Randbepflanzung nicht mehr aus. Bei *R. austriaca* hingegen wuchsen selbst innerhalb der Randbepflanzung die größten Individuen signifikant häufiger außen und die kleinsten signifikant häufiger innen (df (4), $\text{Chi}^2 = 37.48$ ***). Das galt für RV und AV gleichermaßen.

Eine vorsichtige Interpretation könnte lauten, daß die Bedingungen für *B. orientalis* innerhalb des Bereiches der Randbepflanzung relativ homogen waren (Konkurrenz, Lichtverhältnisse), *R. austriaca* hingegen reagierte wesentlich plastischer auf den Gradienten von außen nach innen, was ihre Konkurrenzschwäche und ein sehr plastisches Reaktionsvermögen auf äußere Einflüsse bestätigt (vgl. auch Dietz *et al.* 2001, in press). Die Indigenen zeigten sich gegenüber ‚außen‘ und ‚innen‘ sehr viel stärker invariant (vgl. auch Biomasseentwicklung).

4.2 Ergebnisse

Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit demonstrieren die Bedeutung von interspezifischen Unterschieden in der Zusammensetzung von Artengemeinschaften, die Auswirkungen unterschiedlicher Etablierungsstadien zu Beginn einer Bestandsentwicklung und vor allem die Bedeutung von anthropogenen Störungsregimes für Bestandsentwicklung bzw. lokale Ausbreitungsfähigkeit von invasiven Arten in Vergesellschaftung mit den indigenen Arten im betrachteten System.

Obwohl die Ergebnisse insgesamt generelle Aussagen zulassen, z.B. daß ein Etablierungsvorsprung die invasiven relativ zu den indigenen Arten ebenso begünstigt hat wie anthropogene Störung, werden die Verhältnisse unter Einbeziehung bzw. beim Vergleich der auf unterschiedliche Art gemessenen Parameter, der unterschiedlichen Vergesellschaftungen und der verschiedenen Zeitpunkte während des Versuchszeitraumes recht komplex.

Die relative Förderung der beiden invasiven Arten durch anthropogene Störungen ist eine Bestätigung dieses immer wieder als Ursache von Invasionen angeführten Beispiels (ein Großteil aller invasiven Arten ist ja - zumindest anfänglich - auf das Vorhandensein gestörter Habitate angewiesen, vgl. dazu Drake *et al.* 1989, Hobbs & Huenneke 1992, Davis *et al.* 2000). Meine Ergebnisse unterstützen weiterhin die Vorstellung, daß *B. orientalis* und *R. austriaca* wiederholte Störungen benötigen, um über die Zeit Dominanzbestände ausbilden zu können, wenn sie initial nach Störung in Mixtur mit Begleitarten vorhanden sind bzw. um als solche zu persistieren, selbst wenn Dominanzbestände durch hohe Diasporendichte spontan ausgebildet wurden.

Die Abhängigkeit von wiederholten Störungen steht im Gegensatz zu invasiven Pflanzen, die Störungen nur initial benötigen und deren Bestände sich dann auch ohne weitere Störungen positiv entwickeln (z.B. *Solidago canadensis*, *Reynoutria japonica*). *Solidago canadensis* ist wie *B. orientalis* ebenfalls auf initiale Störungen angewiesen (vgl. Schmidt 1981, Weber & Schmid 1993), infolge der Etablierung sind aber keine weiteren Störungen für die Persistenz ihrer Bestände bedeutend – sie werden dann z.B. durch Mahd in bestimmten Phasen ihrer Entwicklung eher beeinträchtigt. Zudem hat diese Art sowohl die Möglichkeit zur Fernausbreitung als auch zum klonalen Wachstum (Meyer & Schmid 1999 a, b). Der ‚colonization-competition trade off‘ ist nicht in dem Masse limitierend wie bei *B. orientalis*.

Auf der anderen Seite ist auch der Vergleich der klonalen Art *Reynoutria japonica* mit *R. austriaca* aufschlussreich: Beides sind klonale Arten, die sich im neuen Areal ausschließlich vegetativ vermehren (de Waal 1995, Alberternst 1998, wobei der tatsächliche Anteil generativer Rekrutierung bei der Besiedlung neuer Standorte und der Etablierung von Populationen bei *R. austriaca* im neuen Areal noch geklärt werden muß). Beide Arten sind auf initiale Störungen angewiesen (*R. japonica* ist im ursprünglichen Areal u.a. Primärsiedler vulkanischer Flächen, Details Alberternst 1998), allerdings sind die Bestände von *R. japonica* nach Etablierung ohne weitere Störung persistent, da sie nach erfolgter Etablierung alle bekannten indigenen Konkurrenten verdrängen. Zum Teil sind von der Art besiedelte Standorte entlang von Gewässern aufgrund der monotypischen Bestände, die sich dort ausbilden, sogar anfälliger für weitere Störungen (vgl. Alberternst 1998, s. a. Einleitung).

Im Vergleich und Gegensatz zu den genannten Neophyten sind es vor allem intermittierende (zyklische und azyklische) Störungsereignisse in kürzeren Abständen, die *B. orientalis* und *R. austriaca* fördern. Diese können durchaus in Stärke und Art variieren, grundsätzlich fördern stärkere Störungen nachhaltig die Invasiven auch stärker, weil die Mortalität nach starken Eingriffen geringer ist als bei vielen kompetitiv überlegenen indigenen Arten. Die rasche Rosettenregeneration von *B. orientalis* (vgl. auch Dietz & Ullmann 1997) fördert diese Art eher nach Mahd, während das extrem hohe Regenerationspotential von *R. austriaca* (siehe Gädeke 1998, Dietz *et al.* 2000) und deren klonale Wuchsstrategie mit lateralen Wurzeln stärker die Regeneration nach Bodenstörung fördern.

B. orientalis ist in der Lage, über Jahre Dominanzbestände zu entwickeln, wenn initial eine hohe Diasporendichte vorhanden ist, kaum Konkurrenz durch Fremdarten, und wenn die Bestände durchschnittlich einmal jährlich gemäht werden (eigene Daten an anderer Stelle, vgl. auch Dietz *et al.* 1999). Solche Bestände sind aus Gründen des raumfüllenden Wachstums der Rosetten schwer von anderen Arten zu invadieren und bieten vor allem aklonalen Konkurrenten einen hohen Etablierungswiderstand.

R. austriaca zeigt zum Beispiel in den Auwiesen der Untersuchungsregion eine Ausdünnung anfänglich dichter Bestände, während die Art nach Bodenstörung und im Extremfall in intensiv bewirtschafteten Weinbergflächen monotypische Dominanzbestände ausbilden kann. Das Ausdünnen der Bestände ist eine Folge stagnierender vegetativer Rekrutierung von Rameten um sogenannte 'Gründerindividuen', die häufig anhand ihrer Größe (Sproßzahl und Wurzeldurchmesser) und ihres Alters (vgl. Dietz & Ullmann 1998) als älteste Individuen oder Teile eines Klones identifizierbar waren (eigene Daten an anderer Stelle). Die Stagnation der Rametenrekrutierung ist wiederum die Folge auftretender Konkurrenz.

Ein Entwicklungsvorsprung zum Zeitpunkt der Etablierung ist für die invasiven Arten wichtig (konkurrenzschwach). In der Tat kommen die Invasiven nach Störungen oft schneller an bzw. regenerieren schneller aus vorhandenen Diasporen. Natürlicherweise sind die beiden Invasiven nicht durch spezifische Anpassungen schneller an bestimmten Standorten (keine Fernausbreiter!), aber die Landnutzungsformen und die Tatsache, daß beide Arten auf wiederholte Störungen angewiesen sind, prädestinieren sie als Begleiter von Störungsereignissen entlang von Störungskorridoren nach solchen Ereignissen, Erst-

ankömmlinge zu sein (*B. orientalis* – Straßenränder, *R. austriaca* – verbaute Flußufer). Das sind zum Teil selbstverstärkende Prozesse: Die Arten sind nur an gestörten Standorten zu finden und kolonisieren ebenfalls durch dieselben Störungen neue Standorte (i.e. Translokation von Mahdgut und Boden, vgl. Drake *et al.* 1989, Moloney and Levin 1996, Bastl *et al.* 1997, Dietz *et al.* 2001 (in press), Davis *et al.* 2000).

Unter diesem Aspekt betrachtet fallen beide Arten unter die von Crawley (1997) formulierte 100-m-Regel, die besagt, daß beide Arten in der Region außerhalb des menschlichen Einflusses nicht persistent sind bzw. naturnahe, ungestörte Standorte im neuen Areal nicht kolonisieren können.

Vor allem die Rekrutierung aus den juvenilen Stadien gibt einen Hinweis auf die Bedeutung des ‘First comes! First serves!’: Obwohl invasive Arten (Kolonisatoren) im juvenilen Zustand nach Störung durch rascheres Wachstum und schnellere Ressourcenausschöpfung gegenüber Arten späterer Sukzessionsstadien im gleichen Etablierungsstadium im Vorteil sein sollten (relativ zu ‘Adultstadium-Startbedingungen’, Bazzaz 1983, Grime 1977), war das im Versuch nicht der Fall. Das deutet darauf hin, daß beide Arten von der Regenerationsstrategie relativ stärker profitieren und im Falle von *R. austriaca* bei der Verbreitung außerhalb der Mainau (Flußauen?) wahrscheinlich sogar auf verschlepptes Pflanzenmaterial angewiesen sind.

Im direkten Vergleich von *B. orientalis* und *R. austriaca* profitierte letztere Art deutlich stärker von einem Entwicklungsvorsprung als *B. orientalis*, weil die Art aufgrund ihres rein klonalen Wachstums in der Lage war, Rameten sehr schnell (vgl. Abschnitt 3.5.2) innerhalb der Plots erfolgreich zu etablieren und somit zusätzlichen Raum und Ressourcen zu erschließen (vgl. dazu Schmid & Bazzaz 1992, de Kroon & Groenendaal 1997, Pysek 1997, Sachs and Novoplansky 1997). Zudem ermöglicht die ‘Guerillastrategie’ klonalen Wachstums eine flexiblere Kolonisation von Freiräumen in sich etablierenden Beständen. Im Gegensatz dazu kann *B. orientalis* frühestens im Folgejahr nach erfolgter Etablierung Juvenilpflanzen aus erfolgreicher generativer Reproduktion rekrutieren, was unter den Bedingungen sich schnell etablierender Bestände ein limitierender Faktor der Bestandsentwicklung ist. Ersichtlich wird das vor allem in der mehr oder weniger steten Zunahme des Deckungsgradanteils durch *R. austriaca* bis im Juli 1998. Ist die Vegetation zu Beginn der Etablierung nur lückig genug, werden innerhalb kürzester Zeit sämtliche verfügbaren Freiräume besetzt. Das führte unter anderem dazu, daß in den Plots mit Bodenabtrag am schnellsten die höchsten Biomassewerte erreicht wurden – optimalere Raumausnutzung durch klonales Fouragieren. In den P-Plots waren Sproßzahlen (> 200 pro m^2) keine Ausnahme und der Anteil an der Trockenmasse z.T. größer als 80% (Abb.4.2). Je stärker die Konkurrenz, desto lückiger das Muster der Besiedlung durch Rameten und desto höher der Anteil der eingepflanzten Individuen an der Gesamtbiomasse im Verhältnis zu den Rameten.

Desweiteren ist aus der Untersuchung der Reproduktion und generativen/vegetativen Rekrutierung im Feldversuch klar, daß die untersuchten Arten prinzipiell schneller reagieren als die Indigenen und daß auch die Rekrutierung nach Etablierung effektiver ist als die der Indigenen. Auch wenn die generative Rekrutierung bei *B. orientalis* versuchsbedingt stark eingeschränkt war, und man von *P. hieracioides* absieht, die als ‘Annuelle’ im Arten-

set einen Sonderstatus bei der Rekrutierung von neuen Individuen einnimmt, ist offensichtlich, daß sich die Art selbst unter sehr nachteiligen Bedingungen aus Samen besser und schneller rekrutiert. Hierzu liegen bereits einzelne Beobachtungen aus Dietz & Steinlein 1998 vor. Daraus kann durchaus abgeleitet werden, daß zumindest *B. orientalis* bei der Rekrutierung aus Samen einen Vorteil gegenüber den Indigenen des Versuches in spontanen Beständen hat (Größe der Samen und zeitliches Fenster der Keimung) und bei der Distanzausbreitung außerhalb der Mainau im Vergleich zu *R. austriaca* ebenfalls bevorteilt ist. Die Art ist in der Region weiter verbreitet als *R. austriaca*. Sie weist größere Populationen und größere Anzahl von Standorten, vor allem entlang von Straßen (Mahdgutverschleppung durch moderne Mahdmethoden – Mährichtung der Mähfahrzeuge immer gleich; wahrscheinlich Trigger für die Expansion im Zuge des Straßenausbaus!?).

Allerdings sollte die Möglichkeit generativer Rekrutierung bei der Fernwanderung entlang der Flüsse, die *R. austriaca* offensichtlich als Korridore nutzt (vgl. Gädeke 1998), nicht unterschätzt werden. Einerseits bringt die Art keimfähige Samen hervor (eigene Untersuchungen aus einem Auenbestand bei Sommerhausen), andererseits entdeckte ich 1999 am selben Standort auf Schwemmsand neu etablierte Juvenilpflanzen, die sicherlich nicht aus vegetativen Fragmenten stammten.

Aus der vorliegenden Arbeit wird deutlich, daß die initiale Mixtur der vergesellschafteten Arten eine wesentliche Bedeutung für die Performance von beiden Invasiven haben kann. Etwas entgegen der Erwartung modifizierte die (20%ige) Änderung der Artenzusammensetzung die besprochenen Effekte stärker als vermutet. Das ist darauf zurückzuführen, daß im einen Fall *R. caesius* generell kaum von Störungen profitiert hat, sondern in der Regel benachteiligt war, während *A. elatius* neben insgesamt deutlich stärkerer Präsenz von Mahd profitieren konnte. *A. elatius* zeigte im Gegensatz zu *R. caesius* insgesamt eine Tendenz, weniger durch Störungsbehandlungen beeinträchtigt zu sein, ja teilweise sogar relativ zur Kontrolle von ihnen zu profitieren. Das erklärt auch die durchgehend geringeren Effektstärken bei den Behandlungen (K vs M und K vs P) im Vergleich zwischen RV und AV (Tab. 3.4).

Klar wird auch, daß die indigenen Arten konkurrenzstärker sind als die invasiven und die lokale Ausbreitung sowie die Muster lokaler Performance von dieser Tatsache geprägt sind. Selbst förderliche Umstände wie Mahd können eine starke Abnahme der Vitalität eines Bestandes von *B. orientalis* zur Folge haben, wenn die Art in Vergesellschaftung mit *A. elatius* wächst, aber den erwarteten Effekt und eine Zunahme in Vergesellschaftung mit *R. caesius*. Das sind seinerseits wichtige Erkenntnisse für den angewandten Bereich, wie die Art durch gezielte Förderung von Konkurrenten geschwächt werden kann.

In seiner Gesamtheit zeigt das Experiment, daß zur Einschätzung der Effekte von anthropogenen Störungen auf invasive Pflanzen sowohl diese als auch die Reaktionen der wichtigen Arten in der typischen Begleitvegetation betrachtet werden müssen (vgl. weiter oben und Tabelle 4.1 und 4.2).

Die Entwicklung (Deckung, Oberirdische Größe, Biomasse) verweist bei *R. austriaca* eindeutig auf ihren Charakter, sich schnell und selbstverstärkend durch ein enormes vegetatives Reproduktionspotential zu etablieren und andererseits auf eine Abhängigkeit von rezent gestörten Flächen wie in ES ja. Wenn dann zusätzlich wiederholte Störungen mit

langfristig nachhaltiger Wirkung auf die konkurrierenden vergesellschafteten indigenen Arten wie in P hinzukommen, entwickeln sich nahezu monotypische Bestände, wie z.B. in Weinbergen der Region zu beobachten ist, die intensivster Nutzung (= intensivster Störung) unterliegen.

B. orientalis zeigt auf den ersten Blick genau gegenläufige Entwicklungen. Die Art wird stärker von Mahd gefördert (mit der Tendenz stärkerer Förderung durch einschürige Mahd) als von Bodenstörung. Der Rosettenwuchs nach der generativen Phase im Mai - Juni prädestiniert die Art als potentielle Nutznießerin oberirdischer Biomassedestruktion, selbst im Falle von Bodenabtragung und vollständiger Entfernung der oberirdischen Biomasse (Dietz & Steinlein 1998). Da aber 2 der 3 indigenen Arten (sowohl *U. dioica* als auch *A. elatius* im Gegensatz zu *R. caesius*) ebenfalls von Mahd profitieren, nicht jedoch von Bodenstörung, profitiert *B. orientalis* relativ zu den Indigenen von Bodenstörung (zunächst) eher mehr als von der Mahd. Dieses Verhalten wird beim Erntedatensatz bestätigt (RV) und entspricht dort dem hypothetisierten Störungseffektgradienten: $P > M2 > M1 > K$.

Eine 'Profit'-Matrix, nur unter Betrachtung der beiden Invasiven (absolute Effekte), hätte zur Folge, daß die Störungseinflüsse im Hinblick auf die Bestandsentwicklung der Invasiven z.T. überbewertet (vgl. Tabelle 4.1), andere, wie zum Beispiel die Bodenabtragung im Falle von *B. orientalis*, unterschätzt würden.

Tabelle 4.1: Die Reaktion der invasiven Versuchsarten auf die Störungsregime des Feldexperimentes und die Folgen für die Bestandsentwicklung ohne die vergesellschafteten indigenen Arten in einer 'Profit-Matrix'.

	Mahd	Bodenabtragung
<i>B. orientalis</i>	positiv	neutral
<i>R. austriaca</i>	neutral-positiv	positiv

Der relativierende Einfluß der vergesellschafteten Arten wird in Tabelle 4.2 klar: Bestimmte Störungsregime gewinnen an zusätzlicher positiver Bedeutung für die Invasiven (Bodenabtragung), andere verlieren artspezifisch an positiver Bedeutung (Mahd).

Tabelle 4.2: Die Reaktion der invasiven Versuchsarten auf die Störungsregime des Feldexperimentes und die Folgen für die Bestandsentwicklung unter Einbeziehung der jeweils vergesellschafteten 2 indigenen Arten in einer 'Profit-Matrix'.

	Mahd	Bodenabtragung
<i>B. orientalis</i>	neutral-positiv	neutral-positiv
<i>R. austriaca</i>	(zunächst) negativ	stark positiv

Die Arbeit zeigt die Bedeutung des Zeitfaktors und der verwendeten Methoden bei der Ausprägung der Ergebnisse und damit für die Aussagen/Interpretationen:

Auswirkungen von unterschiedlichen Etablierungsstadienzusammensetzungen könnten überschätzt werden, wenn die Bestandsentwicklung nur über eine kurze Zeit erfolgt. Auf der anderen Seite deutet die Deckungsgradanalyse (saisonal im Oktober erhoben und im 2. Versuchsjahr) auf ein Verschwinden der Unterschiede hin, was aber im Frühsommer 1999 durch die Biomasseerhebung widerlegt wird (Unterschätzung).

Im Fall der Störungsregime könnten die positiven Effekte (wenn zu früh analysiert) als vernachlässigbar eingestuft werden (z.B. Mahd RV), obwohl sie sich im Verlauf der Versuchsdauer als positiv für die Art *R. austriaca* entwickelten. Aber auch hier deuten Schwankungen in der Effektstärke auf saisonale Effekte hin, welche die Deutlichkeit von Unterschieden offensichtlich stark beeinflussen können.

Deshalb ist es so bedeutend, Studien zu invasiven Arten über einen längeren Zeitraum (zeitliche Variabilität, saisonale Effekte) durchzuführen und möglichst viele der bedeutenden Faktoren (Störungsregime, biotisches Umfeld, spezifische Habitateigenschaften) gleichzeitig und in Interaktion zu untersuchen (Mack 1996, Crawley 1997, Parker *et al.* 1999).

Die Interpretationsmöglichkeiten der Verhältnisse in spontanen Beständen und die Vorhersage der Entwicklung an diesen Standorten profitiert in hohem Maße von den gewonnenen Ergebnissen. Die Versuchsergebnisse und Langzeitbeobachtungen zeigen, daß existierende spontane Bestände mit *B. orientalis* und *A. elatius* (Daten an anderer Stelle) folgendes gemeinsam haben und sehr stabil sind, weil

- a) das Lebensformspektrum der dominanten Arten sehr ähnlich ist, was einerseits maximale Konkurrenz bedeutet, andererseits aber Koexistenz gemäß der Hypothese 'Je ähnlicher sich Arten sind, desto eher koexistieren sie' (vgl. Keddy 1989),
- b) die räumliche Ausdehnung einzelner Individuen begrenzt ist und sich dadurch räumliche Muster ergeben, die eher saisonal durch unterschiedliche Größenausdehnungen der Individuen zu erklären sind als auf Abundanzunterschiede zurückgehen
- c) *A. elatius* in existierenden Beständen in seiner Rekrutierung eher stärker limitiert ist als *B. orientalis*,
- d) ein hoher Prozentsatz dieser Standorte tatsächlich azyklischen, variierenden Störungsregimen unterworfen ist (Mahd in unregelmäßigen Abständen), tatsächlich sehr häufig eine Bodenabtragung stattfindet) mit wechselweiser Förderung der beteiligten Arten,
- e) *B. orientalis* in allen mir bekannten Fällen tatsächlich als Erstbesiedler bei der Kolonisation der Standorte vorhanden war,
- f) in Folge variierender Störungszyklen wiederholt generative Rekrutierung von *B. orientalis* möglich war und deshalb die 'Persistenzbestände' eine Populationsstruktur mit gemischter Altersstruktur aufweisen (eigene, nicht gezeigte Daten aus spontanen Beständen bestätigen das).

Im Unterschied dazu ist *B. orientalis* in Beständen mit *U. dioica* als kodominanter, vergesellschafteter Art

- a) auf stärkere und/oder häufigere Störungen angewiesen, weil *U. dioica* als klonale und konkurrenzstärkere Art per se ein höheres Potential besitzt, *B. orientalis* erfolgreich auszukonkurrieren. Sehr deutlich ist das in Übergangsgesellschaften entlang von Straßen zu beobachten - von *A. elatius/B. orientalis* zu *B. orientalis/U. dioica* dominierten Beständen: *B. orientalis* dominiert die Bereiche in unmittelbarer Nähe der gestörten Flächen (vergleichbar der Bodenabtragung und der zweischürigen Mahd im Feldexperiment), dann folgt der Übergangsbereich mit *A. elatius*, *B. orientalis* und *U. dioica* (vergleichbar der einschürigen Mahd im Feldexperiment) und mit zunehmender Distanz zur Straße bis in den mehr oder weniger ungestörten Be-

reich nimmt *B. orientalis* ab und verschwindet schließlich ganz. Dieser Störungsgradient ist z.T. nicht mehr als 1.5 m lang. Nach jahrelanger wiederholter Störung entwickelt sich so unter den beschriebenen Umständen ein ‘metastabiles’ System (‘Vergesellschaftung’) mit außerordentlich klaren störungsfrequenz- und störungsintensitätsabhängigen Mustern,

- b) in spontanen ungestörten Flächen (K) mit *U. dioica* ist *B. orientalis* trotz hoher Dichte und vorhandener Fruchtbank nicht in der Lage, zu persistieren. *U. dioica* besitzt neben der Klonalität im Vergleich zu *A. elatius* folgenden Vorteil in Konkurrenz mit *B. orientalis*: Die Art entwickelt und behält über das ganze Jahr Blatt- sowie Sproßpopulationen (vgl. Skrutek 1992), die *B. orientalis* auch in Bezug auf Lichtkonkurrenz stärker benachteiligen als in Vergesellschaftung mit *A. elatius*.

An beiden Rändern der beschriebenen Managementextreme – ungestört (K) bis Bodenabtragung (P) – sind dann *P. hieracioides* (P) und *R. caesius* (K) bedeutende Mitkonkurrenten, die bei der Etablierung von Beständen (*P. hieracioides*) großen Einfluß auf die invasiven Arten haben können oder zur Degeneration etablierter Bestände beitragen (*R. caesius*).

Im Unterschied zu typischen ‘vorhersagbaren’ spontanen Standorten von *B. orientalis* sind jene von *R. austriaca* räumlich heterogener und erreichen nicht die beschriebenen linienhaften Ausdehnungen. Der Grund dafür liegt vermutlich im Unterschied der Verbreitungsmöglichkeiten, die bei *R. austriaca* außerhalb der Auen nur durch Bodentranslokation möglich scheint. Das bedeutet sowohl einen geringeren Propagulendruck, was die Anzahl der Verbreitungseinheiten im Vergleich zu Samenmaterial betrifft, als auch die Häufigkeit des Transportes von Verbreitungseinheiten. Das sind zwei am stärksten limitierende Komponenten bei Invasionsprozessen, die ansonsten sehr schwer zu untersuchen sind (Williamson 1996, Crawley 1997).

Außer in den zyklisch extrem stark gestörten Beständen (Weinberge, Streuobstwiesen in der Mainau) besitzt *R. austriaca* eine zentrifugale Populationsstruktur um das Klonzentrum, von der das klonale Wachstum in der Regel ausgeht. Untersuchungen in spontanen Beständen ergaben, daß der Besiedlungszeitpunkt (Erstbesiedlung) durch *R. austriaca* mit rezent stattgefundenen Störungsereignissen, die aus Bodentranslokationen bestanden, korrelieren: Die ältesten Individuen sind jeweils im Jahr der Störung am Standort ‘vorhanden’ gewesen bzw. zum erstenmal aufgetreten, was sich durch Jahrringanalysen zeigen läßt (Dietz & Ullmann 1998, Daten an anderer Stelle). Am besten erhalten bleiben diese Populationsstrukturen in Flächen, die nach der Besiedlung ungestört blieben. Das manifestiert sich in abnehmender Rametendichte um das Klonzentrum. Ebenfalls gut erhalten sind solche Strukturen in großflächig gestörten Flächen im Mainuferbereich. Zonierungen, wie sie oben für *B. orientalis* beschrieben wurden, sind seltener, treten aber entlang von Verkehrswegen auf und spiegeln dort die Muster im Feldversuch wieder. Die Art ist dominant in den Bereichen der Straßenbankette (oberflächiger Bodenabtrag und wiederholte Mahd, 2 – 4-schürig während der Vegetationsperiode) und in den Randbereichen zu den gemähten Flächen der 1 – 2-schürigen und ungestörten Flächen, dünnt aber in den völlig ungestörten oder selten gemähten Flächen mit nur noch vereinzelt etablierten Rameten sehr stark aus. Die Vergesellschaftung mit Grünlandarten ist dabei vorherrschend, möglicherweise ist auch hier die Klonalität ein Vorteil. Beobachtungen zeigen, daß die im Feldversuch im

Wurzelraum angedeutete Einnischung auch in spontanen Beständen realisiert ist. Die Art treibt auch unter für Gräser ungünstigen Trockenheitsbedingungen in den Sommermonaten neue Sproß- und Blattpopulationen, weil sie offensichtlich tiefer wurzelt und infolgedessen länger Zugang zu Wasserressourcen hat.

Die Vorhersage von Invasionsprozessen, wie sich ein neue Art in einer Artengemeinschaft verhält, ist in vielerlei Hinsicht wünschenswert und kann von großer Bedeutung sein, stößt aber i. d. R. auf prinzipielle Schwierigkeiten (vgl. Gilpin 1990, Crawley 1997, Higgins, Richardson 1998 und Suding & Goldberg 2001, in press). Das heißt, daß gemäß der ‚Unlike Invader Hypothesis‘ (Darwin 1859, zit. in Alpert 2000) die Eigenschaften der invadierenden Art nicht vorhersagbar sind, geschweige denn die Reaktion der Gemeinschaft, auf welche die neue Art trifft.

Suding und Goldberg finden zum Beispiel z.T. deutliche Unterschiede bei ein und demselben Störungseffekt auf Veränderungen der Konkurrenzhierarchie in Abhängigkeit von unterschiedlich strukturierter Vegetation bei drei untersuchten krautigen Präriearten (Nash Suding and Goldberg, unpublished).

Im vorangehend beschriebenen Experiment liegt ebenfalls das Muster einer signifikanten Matrixart x Störungseffekt-Interaktion vor. Eine weitergehende Schlußfolgerung wäre dann: Falls funktionell-morphologisch deutlich unterschiedlich zusammengesetzte Vegetationstypen existieren, so könnte die betrachtete invasive Art, die typischerweise in ihnen vorkommt, je nach Vegetationstyp relativ unterschiedlich auf dieselbe Art von Störung reagieren. Unter Einbeziehung von Häufigkeiten der respektiven Vegetationstypen könnten somit prädiktive Aussagen zur Bestandsentwicklung der invasiven Art auf Landschaftsebene möglich sein. Es könnte sich so voraussagen lassen, wann sich ein Gleichgewicht zwischen kolonisierten und kolonisierbaren Flächen einstellt (vgl. Levin & Moloney 1996). Die Ergebnisse zeigen, daß die Zusammensetzung der Matrixvegetation wichtig sein kann für generalisierende Aussagen, wie sich eine Art X in Vergesellschaftung mit Art Y und/oder Z unter bestimmten Voraussetzungen verhält, nicht in der Theorie, sondern aus Beobachtungen natürlicher Prozesse, die in einem Modellsystem quantifizierbar waren (vgl. dazu Weiner 1995).

5 Zusammenfassung

Einerseits werden anthropogene Störungen oft genannt, um erfolgreiche Invasionen von invasiven Organismen in ihren neuen Arealen zu erklären. Andererseits sind gängige Theorien pflanzlicher Invasionen häufig für ihren limitierten erklärenden und voraussagenden Wert kritisiert worden, hauptsächlich aus Gründen der ökologisch komplexen Zusammenhänge, die Invasionen zu Grunde liegen. Die ökologische Komplexität eines andauernden Invasionsprozesses zweier invasiver Brassicaceen berücksichtigend, wurde diese Studie durchgeführt, um experimentell die wichtigsten Faktoren zu bestimmen, die den an Feldstandorten zu beobachtenden variablen Dominanz-Mustern der Arten im Vergleich zu vergesellschafteten indigenen Arten zugrunde liegen. Das Vorkommen, die relative Häufigkeit und die Dynamik der genannten Arten in spontanen Beständen stand daher im Zentrum dieser Arbeit. Ziel der Arbeit war es, auf der Basis des erlangten Verständnisses der funktionellen Ökologie der Kodominanzgesellschaften Vorhersagen zum gegenwärtig fortschreitenden Invasionsprozeß zu machen.

Die Bestandsentwicklung (Wachstum und Fitneß) der zwei invasiven Arten wurde in Abhängigkeit unterschiedlicher Artenkombination, Etablierungsstadium und anthropogenem Störungsregime in experimenteller Vegetation untersucht. Diese Untersuchungen sind von unmittelbarer Bedeutung für das untersuchte System, weil eine möglichst ‚naturgetreue‘ Artenvergesellschaftung an einem geeigneten Standort gewählt wurde. Darüber hinaus sollte durch die Dauer des Experiments (3 volle Vegetationsperioden) vermieden werden, daß es zu Fehleinschätzungen von Bestandsentwicklungsdynamiken kommt, die aus zu kurzen Beobachtungszeiträumen resultieren können und für prädiktive Aussagen bedeutungslos sind.

Die dieser Arbeit zugrunde liegenden Fragen und Hypothesen waren:

- Werden die invasiven relativ zu den indigenen Arten durch Störungsmanagements gefördert? Führt wiederholte Störung zu einer Verstärkung der Effekte über die Zeit?
 - **Hypothese:** Die invasiven können relativ zu den indigenen Arten unter dem Einfluß von Störungsmanagements profitieren, wobei die Unterschiede mit der Zeit stärker werden.
 - Die Hypothese wird durch die Ergebnisse bestätigt. Kumulative, durch wiederholte Störungen verursachte Effekte, fördern die Invasiven relativ zu den Indigenen.
- Unterscheiden sich die unterschiedlichen Störungsregime in ihren Effekten voneinander?
 - **Hypothese:** Beide invasive Arten reagieren in ähnlicher Weise. Eine zunehmende Störungsintensität ($P > M2 > M1 > K$) verstärkt die Effekte.
 - Diese Hypothese wird durch die Ergebnisse teilweise bestätigt. Insgesamt gesehen werden die Invasiven durch eine zunehmende Intensität der Störung stärker gefördert. Allerdings unterscheiden sich die beiden Arten in ihrer Reaktion auf unterschiedliche Störungen erheblich. *B. orientalis* profitierte nur mäßig, sowohl von

Mahd als auch von Bodenabtragung. *R. austriaca* dagegen wurde von Mahd eher beeinträchtigt und profitierte sehr stark von Bodenabtragung.

- Wie wirken sich Variationen in der Zusammensetzung von Etablierungsstadien zu Beginn einer Bestandsentwicklung aus?
 - **Hypothese:** Ein Entwicklungsvorsprung, i.a. ein weiter fortgeschrittenes Etablierungsstadium im Vergleich zu den vergesellschafteten Indigenen, sollte für die Invasiven von Vorteil sein. Im Falle, daß beide Gruppen durch gleiche Etablierungsstadien vertreten sind, sollte die Etablierung aus juvenilen Stadien vorteilhafter sein als jene aus adultem Pflanzenmaterial, weil angenommen wird, daß invasive Arten hohe anfängliche Wachstumsraten juveniler Stadien aufweisen.
 - Auch diese Hypothese kann durch die Ergebnisse nur teilweise bestätigt werden. Ein Etablierungsvorsprung ist für die Invasiven nur zu Beginn der Bestandsentwicklung bedeutend. Darüber hinaus profitiert *R. austriaca* relativ stärker von der Regeneration aus adultem Pflanzenmaterial. Zurückzuführen ist das auf das enorme Potential dieser Art, aus fragmentierten Pflanzen erfolgreich zu regenerieren.
- Haben unterschiedliche Artenkombinationen einen Einfluß auf die Reaktion der Invasiven auf die unterschiedlichen Störungsregime und Etablierungsstadien?
 - **Hypothese:** Ein Unterschied in der Reaktion wird erwartet, aber keine Veränderung der wesentlichen Muster.
 - Der Austausch einer Art (funktioneller Ökotyp) der fünf (sechs) vergesellschafteten Arten in experimenteller Vegetation hatte einen stärkeren Effekt auf die Ergebnisse als erwartet. Es zeigt sich, daß die An- oder Abwesenheit eines funktionellen Ökotyps dafür verantwortlich ist, ob die invasive Art in ihrer Bestandsentwicklung prosperiert oder beeinträchtigt wird.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß die Invasiven schwache Konkurrenten sind, aber von anthropogener Störung opportun profitieren.

Ihre Entwicklung in den weit verbreiteten ‚Co-Dominanzgesellschaften‘, welche Betrachtungsgegenstand dieser Untersuchung waren, hängt eindeutig mit allen vier untersuchten Faktoren zusammen und ist von diesen abhängig: Artidentität, Art der Störung, Etablierungsstadium und Artkombination.

Die Effekte dieser Faktoren interagieren in komplexer Art und Weise. Zieht man die gegenwärtige Art der Landnutzung in der Region in Betracht, muß davon ausgegangen werden, daß beide Arten in mäßig bis stark gestörten krautigen Gesellschaften mit ausreichender Nährstoffversorgung weiter zunehmen werden. Der Invasionserfolg von *R. austriaca* wird stärker von Bodenstörung und Bodentranslokation abhängen, während für *B. orientalis* zu erwarten ist, daß sie vor allem an gemähten Standorten mit nicht zu dichtem Bestand an Gräsern weiter expandieren wird.

6 Summary

On the one hand anthropogenic disturbance is often addressed explaining successful invasions of non-indigenous species in their new locations. On the other hand current theories of plant invasion have been criticized for their limited heuristic and predictive value for different reasons referring to their ecological complexity. Including the ecological complexity of an ongoing invasion process of two invasive Brassicaceae, the purpose of this study was to analyse experimentally the most important factors that determine the varied dominance patterns of the invasives as compared to the co-occurring indigenous species that can be observed in the field. Therefore, this study focused on the occurrence, the relative abundance and dynamics of the species in spontaneous stands. The main objective was to predict the further invasion process of the neophytes based on an understanding of the functional ecology of the surveyed co-dominance stands.

The development of the stands (growth and fitness) of the two invasives, *B. orientalis* and *R. austriaca*, was examined in experimental vegetation in dependence on species association, life stage composition and anthropogenic disturbance regime. These investigations are directly relevant for evaluating the processes in spontaneous field stands that are composed of the same species. The experiment was run over a period of 3 years to avoid misinterpretations by premature results.

The underlying questions and hypotheses of this study and the corresponding results were:

- Do the invasive species profit from anthropogenic disturbance regimes relative to the indigenous species? Do repeated disturbances add up in their effects (cumulative effects)?
 - **Hypothesis:** *the invasive species do profit from disturbances relative to the indigenous species and the differences between the groups will increase if disturbances are repeated.*
 - This hypothesis is confirmed by the results. Cumulative effects by repeated disturbances promote the invasives relative to the indigenous.
- Do the different disturbance regimes differ from each other in their effects?
 - **Hypotheses:** *both invasive species will benefit in a similar way. A higher disturbance intensity ($P > M2 > M1 > K$) will strengthen the effects.*
 - These hypotheses are only partly confirmed by the results. On the whole, increased disturbance intensity had a stronger beneficial effect on the invasives. Still, the two species differed strikingly with respect to their response to the various treatments. Whereas *B. orientalis* profited only moderately by both mowing and soil disruption, *R. austriaca* rather suffered from mowing but was greatly benefitted by soil disruption.
- What is the effect of variations in the composition of life stages at the beginning of stand development?

- **Hypotheses:** *a head start, i.e. an advanced life stage relative to the co-occurring indigenous, should be advantageous for the invasive species. In case both groups co-occur in the same life stage, stand initiation by juveniles should favour the invasives over stand initiation by regeneration of adult plant material because invasive species are supposed to have rapid initial growth.*
- Again, these hypotheses are only partly confirmed by the results. A head start is important for the development of the invasive species, at least initially. However, at least *R. austriaca* appears to profit relatively more from regeneration by adult plant material. This is due to the enormous regeneration Potential of fragmented plants.
- Are the responses of the invasive species to the different disturbance regimes and life stage compositions dependent on the association of co-occurring indigenous species?
- **Hypothesis:** *the responses may vary somewhat but there will be no changes in the major patterns.*
- An exchange of one species (functional type) out of the five (six) species mixed in the experimental stands had a more pronounced effect on the outcome of the results than expected. It appears that the presence or absence of just one functional type (species) in a stand can determine whether the invasive species can thrive under the given site conditions or whether it will be impaired in its development.

In sum, the results show that the two invasive species are weak competitors but profit opportunistically from anthropogenic disturbance.

Their development in the widespread ‘co-dominance stands’ that were in the focus of this study is clearly related to and dependent on all four investigated factors, species identity, type of disturbance, life stage composition and species association.

The effects of these factors may interact in a complex way. In general, given the present situation of land use in the region, the results suggest that both species will further advance their presence in moderately to intensively disturbed forb communities at sites with sufficient nutrient availability. Invasion success of *R. austriaca* will be more dependent on soil disruption, transport and deposition while *B. orientalis* is expected to particularly expand at mown sites that do not have dense cover by meadow grasses.

7 Abkürzungsverzeichnis

V	_____	Vergesellschaftung
RV, AV	_____	Vergesellschaftung mit <i>R. caesius</i> (RV), mit <i>A. elatius</i> (AV)
ES	_____	Etablierungsstadium (j, ja, a)
SR	_____	Störungsregime (K, M1, M2, P)
a	_____	Etablierungsstadium: ‚Adult‘
ja	_____	Etablierungsstadium: ‚Juvenil-Adult‘
j	_____	Etablierungsstadium: ‚Juvenil‘
K	_____	Kontrollbehandlung: Versuchsflächen die sich unbeeinflusst von Störung entwickeln konnten
M1	_____	Mahd 1: Versuchsflächen die einmal pro Vegetationsperiode gemäht wurden (jeweils Juni)
M2	_____	Mahd 2: Versuchsflächen die zweimal pro Vegetationsperiode gemäht wurden (jeweils Juni und September)
P	_____	Bodenabtrag: Versuchsflächen auf denen die oberirdische Biomasse inklusive der obersten Bodenschicht einmal pro Vegetationsperiode vollständig abgetragen wurde
Mor	_____	Mortalität
Ind	_____	Indigene
Inv	_____	Invasive
LS	_____	Lebensstadium (vegetativ, generativ, juvenil, adult etc.)
RE	_____	Reproduktiver Aufwand (reproductive effort): $RE = Tg \text{ Früchte} / Tg \text{ OI ohne Früchte}$
OI	_____	oberirdische Biomasse
UI	_____	unterirdische Biomasse

Versuchsarten

Bo	_____	<i>Bunias orientalis</i>
Ra	_____	<i>Rorippa austriaca</i>
Ph	_____	<i>Picris hieracioides</i>
Ud	_____	<i>Urtica dioica</i>
Rc	_____	<i>Rubus caesius</i>
Ae	_____	<i>Arrhenatherum elatius</i>

In Abbildungen verwendete Symbole

p	_____	Signifikanzniveau
NS	_____	nicht signifikant ($p > 0,1$)
ms	_____	marginal signifikant ($p < 0,1$)
*	_____	signifikant ($p < 0,05$)
**	_____	hochsignifikant ($p < 0,01$)
***	_____	höchstsignifikant ($p < 0,001$)

8 Literatur

- Abrahamson WG 1975: Reproductive strategies in dewberries. *Ecology* 56, 721-726.
- Alberternst B 1998: Biologie, Ökologie und Kontrolle von *Reynoutria*-Sippen in Baden-Württemberg. *Culterra* 23, Schriftenreihe des Instituts für Landespflege der Albert Ludwigs-Universität, Freiburg.
- Alpert P, Stuefer J 1997: Division of labour in clonal plants. Pp 109-136. In: De Kroon H & Groenendaal J (eds), *The ecology and evolution of clonal plants*. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands.
- Alpert-Peter, Bone-Elizabeth, Holzapfel-Claus. 2000: Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, Vol. 3, no. 1, 52-66.
- Amberger A. 1983: *Pflanzenernährung*. 2. Auflage, Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- Bastl M, Kocar P, Prach K and Pysek P 1997: The effect of successional age and disturbance on the establishment of alien plants in man-made sites: An experimental approach. In: Brock JH, Wade M, Pysek P, Green D, *Plant invasions*. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands.
- Bazzaz FA 1983: Characteristics of populations in relation to disturbance in natural and man-modified ecosystems, pp 259-275. In: Mooney HA & Gordon M (eds.) *Disturbance and Ecosystems*. Springer, Berlin, Germany.
- Bazzaz FA 1986: Life history of colonizing plants: Some demographic, genetic, and physiological features, pp 259-275. In: Mooney HA & Drake JA, *Biological invasions of North America and Hawaii*, Springer, New York
- Burke MJW and Grime JP 1996: An experimental study of plant community invasibility. *Ecology* 77, 776-790.
- Campbell BD and Grime JP 1989. A comparative study of plant responsiveness to the duration of episodes of mineral nutrient enrichment. *New Phytologist* 112, 261-267.
- Chesson PL 1985: Coexistence of competitors in spatially and temporally varying environments: a look at the combined effects of different sorts of variability. *Theoretical Population Biology* 28, 263-287.
- Crawley MJ 1986: What makes a community invisable? Pp 429-453. In: Gray AJ, Crawley MJ and Edwards PJ (eds.): *Colonization, succession and stability*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Crawley MJ 1996: *Plant ecology*. Blackwell Scientific Press, London, UK.
- Crawley MJ 1997: Comparative ecology of the native and alien floras of the British Isles, pp 36-53. In: Silvertown J, Franco M and Harper JL (eds), *Plant life histories*. The Royal Society, Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- D'Antonio CM, Dudley TL & Mack M 2000: Disturbance and biological invasions: direct effects and feedbacks. In: *Ecosystems on disturbed ground* (ed Walker LH), Elsevier, New York.

- Davis MA, Grime JP and Thompson K 2000: Fluctuating Resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology* 88, 528-534.
- De Kroon H & Groenendaal J (eds) 1997: The ecology and evolution of clonal plants. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands.
- De Waal LC 1995: Treatment of *Fallopia japonica* near water – a case study. In: Pysek P, Prach K, Rejmanek and Wade M (eds.) 1995: Plant invasions – General aspects and special problems. S 3-14. SPB Academic Publishing, Amsterdam.
- Dietz H & Steinlein T 1998: The impact of anthropogenic disturbance on life stage transitions and stand regeneration of the invasive alien plant *Bunias orientalis* L. Pp 169-184. In: Starfinger U, Edwards K, Kowarik I and Williamson M (eds.) 1998: Plant invasions. Ecological mechanism and human responses. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands.
- Dietz H & Ullmann I 1997: Phenological shifts of the alien colonizer *Bunias orientalis*: Image-based analysis of temporal niche-separation. *Journal of Vegetation Science* 8: 839-846.
- Dietz H 1996: Etablierung und Bestandsentwicklung des Nicht-klonalen Neophyten *Bunias orientalis* L. (Brassicaceae). Dissertation, Universität Würzburg, Germany.
- Dietz H, Fischer M, Schmid B 1999: Demographic and genetic invasion history of a nine-year-old roadside population of *Bunias orientalis* L. (Brassicaceae). *Oecologia* 122 (2), 225-234.
- Dietz H and Ullmann I 1997: Age-determination of dicotyledonous herbaceous perennials by means of annual rings: exception or rule? *Annals of Botany* 80, 377-379.
- Dietz H and Ullmann I 1998: Ecological application of ‚Herbchronology‘: Comparative stand age structure analyses of the invasive plant *Bunias orientalis* L. *Annals of Botany* 82: 471-480.
- Dietz H und Steinlein T 1996. Determination of plant species cover by means of image analysis. *J. Veg. Sci* 7:131-137.
- Dietz H, Köhler A and Ullmann I 2001: Regeneration growth of the invasive clonal forb *Rorippa austriaca* (Brassicaceae) in relation to fertilization and interspecific competition. *Plant Ecology* 2001, in press.
- Dietz H, Steinlein T, Ullmann I 1998: The role of growth form and correlated traits in competitive ranking of six perennial ruderal plant species grown in unbalanced mixtures. *Acta Oecologia* 19 (1), 25-36.
- Drake JA, Mooney HA, Groves RH, Kruger FJ, Rejmanek M & Williamson M (eds.) 1989: Biological invasions: a global perspective. *Scope* 37. John Wiley & Sons, Chichester.
- Dukes JS and Mooney HA 1999: Does global change increase the success of biological invaders? *TREE* 14: 135-139.
- Ellenberg H, Weber HE, Düll R, Wirth W, Paulissen W u. D 1991: Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica* 18, Erich Goltze Verlag, Göttingen, BRD.

- Elton CS 1958: The ecology of invasions by animals and plants. Chapman&Hall, London.
- Gädeke M 1998: Klonale Struktur und Expansion des Neophyten *Rorippa austriaca*. Diplomarbeit, Universität Würzburg.
- Gilpin M 1990: Ecological prediction (Book Review – Drake *et al.* 1989: Biological invasions. A global perspective) Science 248, 88-89.
- Grime JP, Hodgson JG, Hunt R 1988: Comparative plant ecology. UNWIN HYMAN, London, UK.
- Grubb PJ 1985: Plant populations and vegetation in relation to habitat, disturbance and competition: problems of generalizations, pp 595-621. In: White J (ed), Handbook of vegetation science. Bd. 3, Dr. W Junk Publishers, Dordrecht, Netherlands.
- Harper JL 1977: Population biology of plants. Academic Press, London, UK.
- Hegi G 1986: Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Bd. 4, Teil 1. 3.Auflage, Paul Parey, Berlin
- Higgins SI, Richardson DM 1998: Pine invasions in the southern hemisphere: modelling interactions between organism, environment and disturbance. Plant Ecology 135 (1):79-93.
- Hobbs RJ & Huenneke LF 1992: Disturbance, diversity, and invasion: implications for conservation. Conservation Biology 9: 761-770.
- Hobbs RJ 1989: The nature and effects of disturbance relative to invasions. 389-405. In: Drake JA, Mooney HA, Di Castri F, Groves RH, Kruger FJ, Rejmanek M & Williamson M (eds.) 1989. Biological invasions: a global perspective. Scope 37. John Wiley & Sons, Chichester.
- Huenneke LF and Vitousek PM 1990: Seedling and clonal recruitment of the invasive tree *Psidium cattleianum*: implications for the management of native Hawaiian forests. Biol. Conservation 53: 199-211.
- Keddy PA 1989: Competition. Chapman & Hall, London, UK.
- Keil P 1999: Ökologie der gewässerbegleitenden Agriophyten *Angelica archangelica ssp. litoralis*, *Bidens frondosa* und *Rorippa austriaca* im Ruhrgebiet. Dissertationes botanicae, Volume 321. J. Cramer, Berlin.
- Klemov KM and Raynal DJ 1985. Demography of two facultative biennial plant species in an unproductive habitat. J Ecol 73, 147-167.
- Köhler A 1999: Die Wuchsstrategien der Österreichischen Sumpfkresse *Rorippa austriaca* (Crantz) Besser (Brassicaceae) – Kolonisation durch Wurzelfragmentregeneration. Diplomarbeit, Universität Würzburg.
- Kowarik I 1995: Time lags in biological invasions with regard to the success and failure of alien species. Pp 15-38. In: Pysek P, Prach K, Rejmanek and Wade M (eds.) 1995: Plant invasions – General aspects and special problems. SPB Academic Publishing, Amsterdam.

- Kutschera L, Lichtenegger E 1992: Wurzelatlas mitteleuropäischer Grünlandpflanzen. Bd.2. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, Jena, New York.
- Luken JO and Thieret JW 1997: : Assessment and management of plant invasions. Springer Verlag, Berlin Deutschland
- Mack MC and D'Antonio CM 1998: Impacts of biological invasions on disturbance regimes. *TREE* 13, 195-198.
- Mack RN 1996: Predicting the identity and fate of plant invaders: emergent and emerging approaches. *Biological Conservation* 78, 107-121.
- Meyer AH & Schmid B 1999: Experimental demography of the old-field perennial *Solidago altissima*: the dynamics of the shoot population. *Journal of Ecology* 87, 17-27.
- Meyer AH & Schmid B 1999: Seed dynamics and seedling establishment in the invading perennial *Solidago altissima* under different experimental treatments. *Journal of Ecology* 8, 28-41.
- Mooney HA 1999: „Species without frontiers.“ *Nature* 397: 665-666.
- Müller M 1997: Der Einfluß unterschiedlicher Mahdbehandlungen auf das Wachstum von *B. orientalis* L. Staatsexamensarbeit. Universität Würzburg.
- Nash Suding K and Goldberg DE (unpublished): Do disturbance alter competitive hierarchies? Separating mechanisms of species compositional change.
- Nyboom H 1980: Germination in Swedish blackberries (*Rubus* L. subgen. *Rubus*). *Bot. Notiser* 133, 619-631.
- Oberdorfer E 1990: Pflanzensoziologische Exkursionsflora. 6. Aufl. Ulmer Verlag, Stuttgart.
- Oberdorfer E: Süddeutsche Pflanzengesellschaften. Teil III: Wirtschaftswiesen und Unkrautgesellschaften. 3.Auflage, Gustav Fischer Verlag, Jena, BRD, 1993.
- OTA (Office of Technology Assessment) U.S.Congress 1993: Harmful non-indigenous species in the United States, OTA-F-565. U.S.Government Printing Office, Washington D.C., USA.
- Pacala SW 1996: Dynamics of plant communities. Pp 532-555. In: Crawley MJ: Plant ecology. Blackwell Scientific Press, London, UK.
- Parker IM, Simberloff D, Lonsdale WM, Goodell K, Wonham M, Kareiva PM, Williamson MH, Von Holle B, Moyle PB, Byers JE & Goldwasser L 1999: Impact: toward a framework for understanding the ecological effects of invaders. *Biological invasions* 1: 3-19.
- Pickett S.T.A., Collins S.I., Armesto J.J. 1987: A hierarchical consideration of causes and mechanisms of succession. *Vegetatio* 69, 109-114.
- Pickett S.T.A., Kolasa J, Armesto and Collins SL 1989: The ecological concept of disturbance and its expressions at various hierarchical levels. *OIKOS* 54, 129-136.

- Pysek P 1995: On the terminology used in plant invasion studies. Pp 71-81. In: Pysek P, Prach K, Rejmanek M and Wade M (eds.) 1995: Plant invasions. SPB Academic Publishing, Amsterdam, The Netherlands.
- Pysek P 1997: Clonality and plant invasions: can a trait make a difference? pp. 405-427. In: de Kroon H & Groenendaal J (eds), The ecology and evolution of clonal plants. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands.
- Robinson GR, Quinn JF, and Stanton ML 1995: Invasibility of experimental habitat islands in a California winter annual grassland. *Ecology* 76, 786-794.
- Röttgermann M 1995. Etablierung von *Bunias orientalis* in einem kontrollierten Freilandexperiment - Untersuchungen an Keimlingen und unterschiedlichen Diasporen. Diplomarbeit. Universität Würzburg.
- Sachs T and Novoplansky A 1997: What does a clonal organization suggest concerning clonal plants? Pp 55-77. In: De Kroon H & Groenendaal J (eds), The ecology and evolution of clonal plants. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands.
- Sans FX, Escarre J & Lepart J 1998. Persistence of *Picris hieracioides* populations in old fields: an example of facilitation. *Oikos* 83, 283-292.
- Schmid B & Bazzaz FA 1992: Growth responses of rhizomatous plants to fertilizer application and interference. *OIKOS* 65, 13-24.
- Schmidt W 1981: Über das Konkurrenzverhalten von *Solidago canadensis* und *Urtica dioica*. *Verh. Ges. f. Ökologie* 9, 173-188.
- Schug B 1990: Verbreitung und Gesellschaftsanschluß bestandesbildender Neophyten (*Bunias orientalis* L., *Rumex thyrsoiflorus* Fingerh.) an Straßenrändern in Nordbayern. Staatsexamensarbeit, Universität Würzburg.
- Sebald O, Seybold S und Philippi G (1990-1998): Die Farn- und Blütenpflanzen Baden-Württembergs. 8 Bände. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- Silvertown J and Lovett Doust J (1993): Plant Population Biology. Blackwell Scientific Publications, London.
- Silvertown J, Holtier S, Johnson J and Dale P 1992: Cellular automaton models of interspecific competition for space - the effect of pattern on process. *J. Ecol.* 80: 527-534.
- Skrutek M and Teckelmann M 1998: Review of biology and ecology of *U. dioica*. *Preslia*, Praha 70: 1-19.
- Sokal RR and Rohlf FJ 1995: Biometry. 3. Aufl. Freeman, New York, USA.
- Starfinger U, Edwards K, Kowarik I and Williamson M (eds.) 1998: Plant invasions. Ecological mechanism and human responses. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands.
- Steinlein T, Dietz H and Ullmann I 1996: Growth patterns of *Bunias orientalis* (Brassicaceae) underlying its rising dominance in some native plant assemblages. *Vegetatio* 125: 73-82.

- Stone R, Stokstad E, Kaiser J, Finkel E, Malakoff D 1999: Biological invaders sweep in. *Science* 285, 1834-1843.
- Thellung A 1915: Pflanzenwanderungen unter dem Einfluß des Menschen. *Bot. Jb., Pfl.gesch. u. Pfl.geogr.* 52, Beibl. 116: 37-66.
- Thompson K, Hodgson, JG, Rich, TCG 1995: Indigene and alien invasive plants: More of the same? *Ecography* 18(4), 4390-4402.
- Tilman D & Kareiva P 1997: *Spatial ecology. Monographs in Population Biology* 30. Princeton University Press, Princeton, USA.
- Tutin TG, Heywood VH, Burges, NA, Moore DM, Valentine DM, Walters SM & Webb DA (1964-1980) *Flora Europaea. 5 Volumes.* Cambridge University Press, Cambridge, UK
- Ullmann I 1977: Die Vegetation des südlichen Main-Dreiecks. *Hoppea, Denkschr. Regensb. Bot. Ges.* 36, 5-190.
- Ullmann I, Heindl B, Fleckenstein M und Mengling I 1998: Die straßenbegleitende Vegetation des Mainfränkischen Wärmegebietes. *Berichte der ANL* 12: 141-187.
- VDLUFA-Verlag (1997): *Methodenbuch Band I. Die Untersuchung von Böden. 2. Auflage,* VDLUFA-Verlag, Darmstadt.
- Vitousek PM, D'Antonio CM, Lope LL, Westbrooks R 1996: Biological Invasions as global environmental change. *Am Scientist* 84, 468-478.
- Vitousek PM, Mooney HA, Lubchenko L, and Melillo JM 1997: Human domination of the earth's ecosystems. *Science* 277, 294-299.
- Weiner J 1995: On the practice of ecology. *Journal of Ecology* 83, 153-158.
- Whitney, G. G. (1985): The reproductive biology of raspberries and the plant-pollinator community structure. *American Journal of botany*, 71, 434-441.
- Williamson M 1996: *Biological invasions.* Chapman & Hall, London, UK.
- Woods KE 1997: Community response to plant invasion. In: Luken JO and Thieret JW (eds), *Assessment and management of plant invasions.* Springer Verlag Berlin, Deutschland.

9 Anhang

9.1 Abbildungen und Tabellen

Tabelle 9.1: Anteile oberirdischer Biomasse (OI) in der Vegetationsschicht zwischen 0-5 cm und >5 cm über der Bodenoberfläche und deren Verhältnis zueinander. Die Plots der Faktorstufenkombination AV aM1 dienen der Bestimmung bei *A. elatius*, die der Faktorenstufenkombination RV aP der Bestimmung der Anteile der anderen Arten ($n = 18$). Die 1999 ermittelten Werte des Verhältnisses sind relativ hoch, da die Individuengröße bei *A. elatius* und *B. orientalis* abgenommen hatte, die Unterlage in den P-Plots ohnehin im Verhältnis zu den anderen Störungsregime die größten Anteile an der Gesamttrockenmasse hatte (m. Ausnahme von *R. austriaca*).

	Tg [gr]	Tg [gr]	Verhältnis
Art	(1) OI > 5 cm	(2) OI 0-5 cm	(2) / (1)
<i>Bo</i>	26,5 ± 10,6	7,2 ± 1	0,30 ± 0,08
<i>Ra</i>	93,5 ± 30,9	11,8 ± 2,7	0,13 ± 0,03
<i>Ud</i>	21,1 ± 7,6	6,8 ± 1,2	0,35 ± 0,09
<i>Ae</i>	74,0 ± 44	17,3 ± 6,2	0,29 ± 0,18
<i>Rc</i>	14,6 ± 2,6	5,8 ± 0,5	0,41 ± 0,05

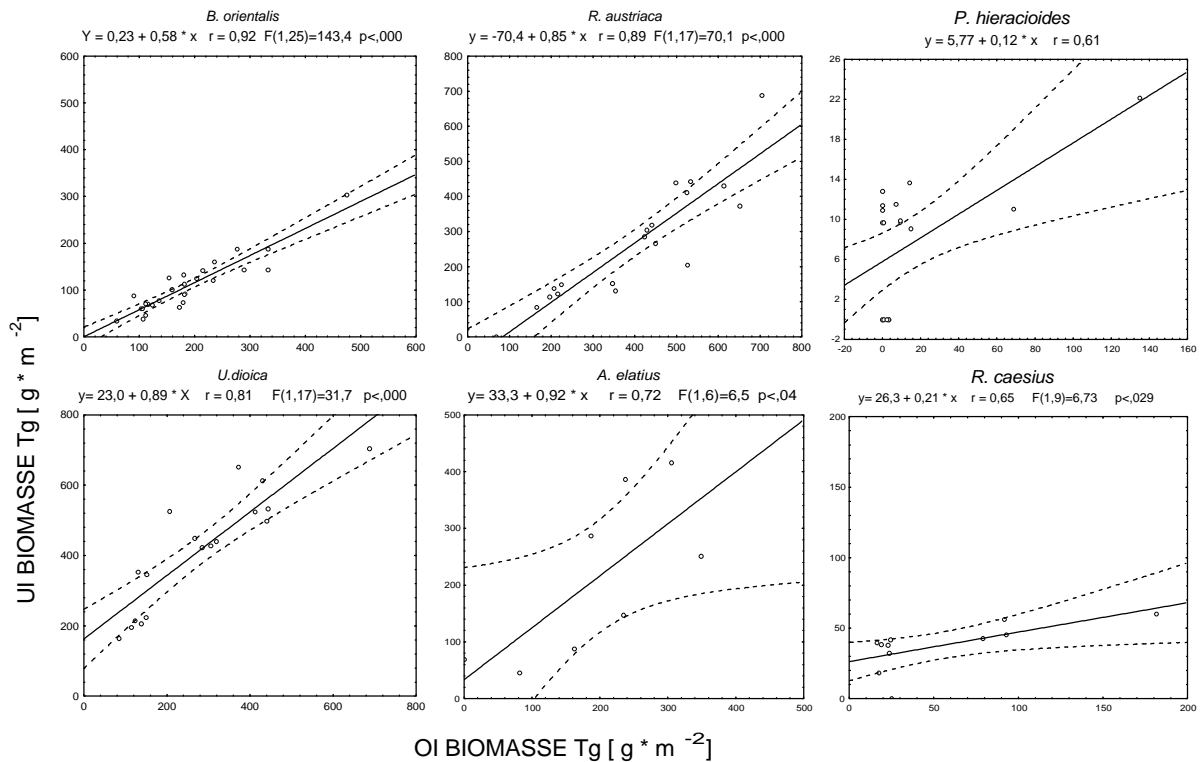


Abbildung 9.1: Regressionen unterirdischer auf oberirdische Biomasse. Punktierte Linien: Konfidenzbereich 95%.

Tabelle 9.2: Log-lineare Analyse der Mortalität der eingepflanzten Individuen der Versuchsarten in Abhängigkeit von Etablierungsstadium, Störungsregime und Versuchszeitraum (1997-1999).

		RV			AV		
		df	χ	p	df	χ	p
Ra	a x Mor	2	0,0	NS	2	2,9	NS
	a x EZ x Mor	4	0	NS	4	1,0	NS
	a x SR x Mor	6	0	NS	6	1,87	NS
Bo	a x Mor	2	0,1	NS	2	3,1	NS
	a x EZ x Mor	4	0,4	NS	4	0,1	NS
	a x SR x Mor	6	0,1	NS	6	1,3	NS
Ud	a x Mor	2	3,5	NS	2	30,2	***
	a x EZ x Mor	4	0,4	NS	4	3,3	NS
	a x SR x Mor	6	4,7	NS	6	4,5	NS
Ph	a x Mor	2	21,8	***	2	44,9	***
	a x EZ x Mor	2	0,9	NS	2	1,1	NS
	a x SR x Mor	3	8,2	*	3	1,1	NS
Rc / Ae	a x Mor	2	4,1	NS	2	22,5	***
	a x EZ x Mor	2	2,7	NS	4	0,6	NS
	a x SR x Mor	3	6,5	NS	6	16,4	*

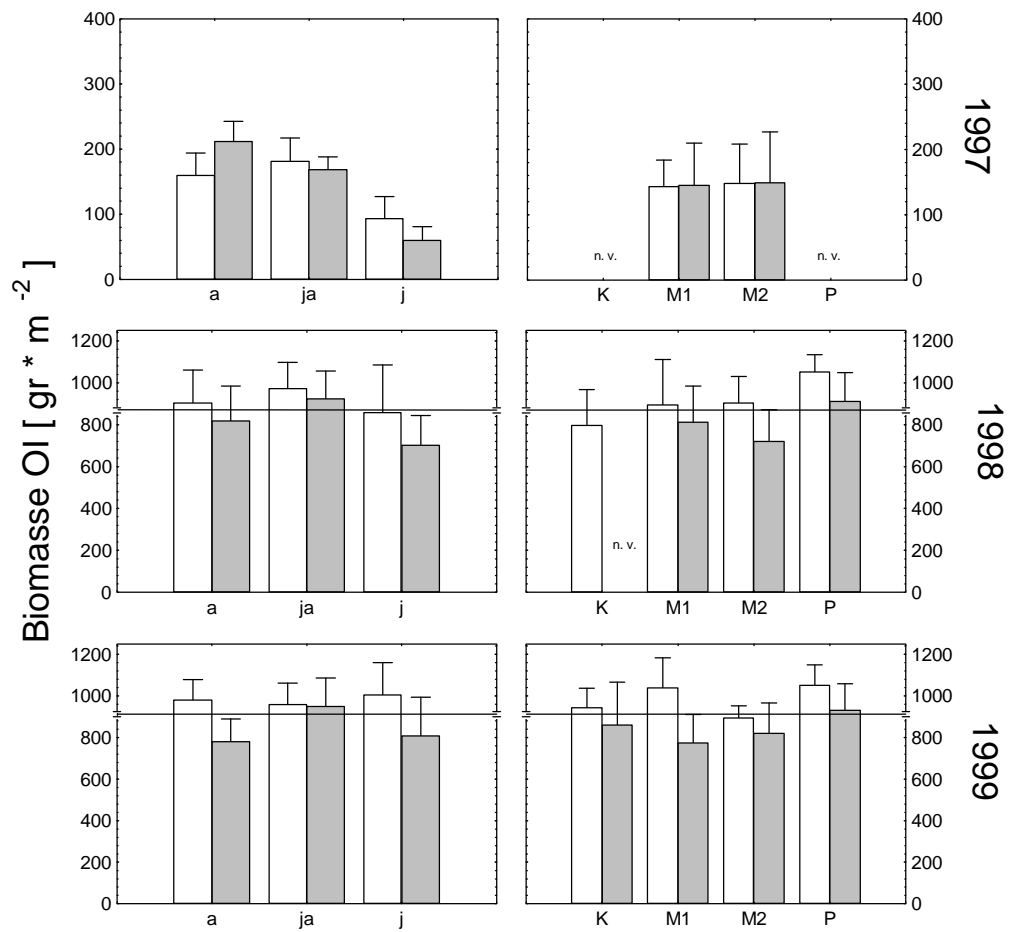


Abbildung 9.2: Entwicklung der oberirdischen Gesamtbiomasse während des Versuchszeitraums (1997-1999) in Abhängigkeit von Etablierungsstadium (Graphen links) und Störungsregime (Graphen rechts). Weiße Säulen bezeichnen RV, graue Säulen AV. Die horizontalen Linien in den Graphen von 1998 und 1999 kennzeichnen jeweils den Mittelwert der oberirdischen Biomasse aller Flächen zusammen. Statistik: $n = 9$; Fehlerbalken, \pm SD.

9.2 Verzeichnisse

9.2.1 Abbildungsverzeichnis

Abbildung 2.1: Die Versuchsarten <i>B. orientalis</i> (1), <i>R. austriaca</i> (2), <i>U. dioica</i> (3, im Vordergrund Rosetten von <i>B. orientalis</i>), <i>P. hieracioides</i> (4), <i>A. elatius</i> (5) und <i>R. caesius</i> , und zwei Juvenilplots beider Vergesellschaftungen (RV, AV) im Juli 1997.....	8
Abbildung 2.2: Schema und Pflanzmuster eines Plots des Versuchsfeldes: 'Exemplarisch' mit den Versuchsarten bepflanzt und farblich abgesetzt der äußere Hexagonring (gelb) mit der Randbepflanzung und die 6 Unterteilungen des zentralen Hexagons, denen jeweils 1 Individuum einer Art zufällig zugeordnet wurde. Rc/Ae symbolisiert die Bepflanzung der beiden Vergesellschaftungen, entweder mit <i>R. caesius</i> oder <i>A. elatius</i> als 5. Versuchsart.	12
Abbildung 2.3: Blockdesign des Versuchsfeldes (schematisch). Dargestellt sind in der linken Spalte die Blöcke (A, B, C) und in der oberen Zeile die Vergesellschaftungen mit <i>R. caesius</i> (RV – gelbe Spalten) oder <i>A. elatius</i> (AV – graue Spalten).....	13
Abbildung 2.4: Versuchsfeld im Oktober 1997 (A) nach erstem erfolgten Managementzyklus, mit den aspektbildenden Neophyten <i>B. orientalis</i> und <i>R. austriaca</i> (gelb) während der Hauptblüte im Mai 1998 (B) und im Oktober 1998 (C). In (A) und (B) deutlich zu sehen die unterschiedliche Ausprägung in der Phänologie der unterschiedlich behandelten Plots am Ende der ersten und zweiten Vegetationsperiode.....	14
Abbildung 2.5: Klimadaten (Monatsmittel der Temperatur in Abb. A und des Niederschlages Abb. B) von 1990-1999. Die unterbrochenen Linien, Oktober 1996 - Juli 1999, beschreiben die geltenden langjährigen Mittel (1961-1990) der jeweiligen Parameter für den Versuchszeitraum. Der Versuchsbeginn ist durch die beiden schwarzen Linien gekennzeichnet. Die Wetterdaten wurden freundlicherweise von der Wetterwarte Würzburg zur Verfügung gestellt.	20
Abb.3.1: Entwicklung der oberirdischen Gesamtbiomasse in den Versuchsplots (gefüllte Rauten) und deren Mittelwerte (gefüllte Quadrate) der Versuchsjahre 1997-1999. Als weiteres Maß der Entwicklung der oberirdischen Biomasse ist die Gesamtvariabilität mittels Variationskoeffizient CV (gefüllte Dreiecke) angegeben. Statistik: n = 36(1997), n = 63(1998), n=81(1999).....	26
Abbildung 3.2: Gesamtdeckungsgradentwicklung in Abhängigkeit von Vergesellschaftung (RV, AV), Etablierungsstadium (ES) und Störungsregime (SR) im Zeitraum zwischen Juli 1997 und Oktober 1998. ES: J, durchgezogene Linie; ja, weit gestrichelte Linie; a, eng gestrichelte Linie. SR: K, durchgezogene Linie; M1, weit gestrichelte Linie; M2 gestrichelte Linie; P, punktierte Linie. Dargestellt sind Mittelwerte \pm S.E.....	27
Abbildung 3.3: Deckungsgradentwicklung (links) bzw. relative Oberirdische Größe (rechts) der untersuchten Arten zwischen Juli 1997 und Oktober 1998 in den RV-Plots in Abhängigkeit vom Etablierungsstadium. J, juvenil; ja, juvenil/adult; a, adult. Durchgezogene Linie, <i>R. austriaca</i> ; fett strichlierte Linie, <i>B. orientalis</i> ; dünne Strichpunkte, <i>U. dioica</i> ; eng punktierte Linie, <i>R. caesius</i> ; weit punktierte Linie, <i>P. hieracioides</i> (nur für die Deckungsgradentwicklung angegeben). Dargestellt sind Mittelwerte \pm S.E.	29
Abbildung 3.4: Deckungsgradentwicklung (links) bzw. relative Oberirdische Größe (rechts) der untersuchten Arten zwischen Juli 1997 und Oktober 1998 in den AV-Plots in Abhängigkeit vom Etablierungsstadium. Punktierte Linie, <i>A. elatius</i> . Alle weiteren Parameter wie in Abbildung 3.3. ...	31
Abbildung 3.5: Deckungsgradentwicklung (links) bzw. relative Oberirdische Größe (rechts) der untersuchten Arten zwischen Juli 1997 und Oktober 1998 in den RV-Plots in Abhängigkeit von der Störungsbehandlung. K, Kontrollbehandlung; M1, einschürige Mahd; M2 zweischürige Mahd; P Bodenabtrag. Alle weiteren Parameter wie in Abbildung 3.3.	35
Abbildung 3.6: Deckungsgradentwicklung (links) bzw. relative Oberirdische Größe (rechts) der untersuchten Arten zwischen Juli 1997 und Oktober 1998 in den AV-Plots in Abhängigkeit von der Störungsbehandlung. Alle weiteren Parameter wie in Abbildung 3.3 bzw. Abbildung 3.5.	36
Abbildung 3.7: Performance der untersuchten Arten zum Erntezeitpunkt im Juni 1999 in den RV-Plots in Abhängigkeit vom Etablierungsstadium. Dargestellt sind Oberirdische Biomasse (Trockenmasse, offene Säulen), mittlere Sproßzahl (schraffierte Säulen) und mittlere Sproßlänge (gefüllte Säulen). J, juvenil; ja, juvenil/adult; a, adult. Die Fehlerspannen kennzeichnen \pm S.E.	37
Abb. 3.8: Performance der untersuchten Arten zum Erntezeitpunkt im Juni 1999 in den AV-Plots in Abhängigkeit von der Entwicklungsstadienzusammensetzung. Sonstige Parameter wie in Abb. 3.7.	39
Abbildung 3.9: Performance der untersuchten Arten zum Erntezeitpunkt im Juni 1999 in den RV-Plots in Abhängigkeit von den unterschiedlichen Störungsbehandlungen. K, Kontrollbehandlung; M1, einfache Mahd; M2, zweifache Mahd; P, Bodenabtrag. Weitere Parameter wie in Abb. 3.7.....	41

Abbildung 3.10: Oberirdische (offene Säulen) und unterirdische (gefüllte Säulen) Biomasse der untersuchten Arten zum Erntezeitpunkt im Juni 1999 in den RV-Plots in Abhängigkeit von den unterschiedlichen Störungsbehandlungen (nur juveniles Etablierungsstadium). K, Kontrollbehandlung; M1, einfache Mahd; M2, zweifache Mahd; P, Bodenabtrag. Die Fehlerspannen kennzeichnen $MW \pm S.E.$	42
Abbildung 3.11: Performance der untersuchten Arten zum Erntezeitpunkt im Juni 1999 in den AV-Plots in Abhängigkeit von den unterschiedlichen Störungsbehandlungen. Weitere Parameter wie in Tabelle 3.6 und Tabelle 3.8.	44
Abbildung 3.12: Oberirdische (offene Säulen) und unterirdische (gefüllte Säulen) Biomasse der untersuchten Arten zum Erntezeitpunkt im Juni 1999 in den AV-Plots in Abhängigkeit von den unterschiedlichen Störungsbehandlungen (juveniles Etablierungsstadium). Weitere Angaben wie in Abb. 3.11.	45
Abbildung 3.13: Anteil toter Individuen der Versuchsarten (mit Ausnahme von <i>P. hieracioides</i>) im Versuchszeitraum 1997-99 in Abhängigkeit von Artenvergesellschaftung (RV, AV), Etablierungsstadium (ES) und Störungsregime (SR). Offene Säulen 1997, graue Säulen 1998 und schwarze Säulen 1999.	50
Abbildung 3.14: Anzahl vegetativer (gefüllte Kreise) und generativer (offene Quadrate) Individuen von <i>B. orientalis</i> in Abhängigkeit von Artenvergesellschaftung (RV, AV), Etablierungsstadium (ES: j, ja, a) und Störungsregime (SR: K, M1, M2, P) im Versuchszeitraum von 1997-1999. Anzahl Individuen bezieht sich auf $n = 18$ Individuen der jeweiligen Behandlungsstufen (vgl. Abschnitt 2.2.1).	52
Abbildung 3.15: Reproduktiver Aufwand von <i>B. orientalis</i> (1997 – 1999). RV, weiße Säulen; AV gestreifte Säulen. Dargestellt sind die Mediane, Fehlerspannen bezeichnen Interquartilsabstände.	54
Abbildung 3.16: Reproduktiver Aufwand von <i>B. orientalis</i> im Juni 1999 in Abhängigkeit von dem Etablierungsstadium (ES: j, ja, a) und Störungsregime (SR: K, M1, M2, P). Weiße Säulen, RV; schwarze Säulen, AV. Dargestellt sind Mittelwerte \pm SD.	55
Abbildung 3.17: Rametenentwicklung von <i>R. austriaca</i> (Juli 1997 bis April 1999 - absolute Werte).	56
Abbildung 3.18: Rametenzahlen von <i>R. austriaca</i> im Zeitraum von Juli 1997 bis April 1999 in den individuellen Pflanzflächen der Plots und deren Häufigkeiten. Gefüllte Kreise, Juli 1997; offene Quadrate, Oktober 1997; offene Dreiecke, April 2000.	57
Abbildung 9.1: Regressionen unterirdischer auf oberirdische Biomasse. Punktierte Linien: Konfidenzbereich 95%.	80
Abbildung 9.2: Entwicklung der oberirdischen Gesamtbiomasse während des Versuchszeitraums (1997-1999) in Abhängigkeit von Etablierungsstadium (Graphen links) und Störungsregime (Graphen rechts). Weiße Säulen bezeichnen RV, graue Säulen AV. Die horizontalen Linien in den Graphen von 1998 und 1999 kennzeichnen jeweils den Mittelwert der oberirdischen Biomasse aller Flächen zusammen. Statistik: $n = 9$; Fehlerbalken, \pm SD.	82

9.2.2 Tabellenverzeichnis

Tabelle 2.1: Life-history-Charakteristika der Versuchsarten. Soweit nicht anders angegeben, sind die Angaben zu den indigenen Arten weitgehend aus der Literatur übernommen (vgl. Text). Informationen zu den Invasiven stammen vor allem aus der Würzburger Arbeitsgruppe, wobei eigene Beobachtungen in Klammern aufgeführt sind, wenn keine anderen Angaben gefunden oder starke Abweichungen von Literaturangaben beobachtet wurden.	6
¹ Wurzeltiefe: Angaben in Klammern sind beobachtete Werte vom Versuchsfeld (VF) 1999 (die nicht gesondert angegeben sind), vgl. auch unterirdische Biomassebestimmung Abschnitt 2.2.4.	6
² Bezieht sich auf die Regenerationsfähigkeit einzelner Organe der Versuchsarten – i.d.R. Wurzel und Sproß (Blätter) – und deren Fähigkeit, unter natürlichen Bedingungen zu vollständigen pflanzlichen Individuen zu regenerieren.	6
Tabelle 2.2: Zeitpunkte der Bepflanzung der Versuchsflächen und der eingeführten Störungsregime während des Versuchszeitraumes von 1997-1999.	11
Tabelle 2.3: Faktorenkombinationen (Versuchsfaktoren) des Feldversuches. Die zweite Zeile von oben kennzeichnet die möglichen Etablierungsstadienzusammensetzungen (ES: j..juvenil, ja..juvenil/adult, a..adult) im Feldversuch, die zweite Spalte von links die möglichen Störungsregime, die im Verlauf des Experimentes eingeführt wurden (SR: K..ungestört/Kontrolle, M1..einmalige Mahd, M2..zweimalige Mahd, P..Bodenabtrag). Alle Faktorenkombinationen wurden	

sowohl für <i>A. elatius</i> vergesellschaftete Flächen als auch für <i>R. caesius</i> vergesellschaftete Flächen gleichermaßen durchgeführt.....	12
Tabelle 2.4: Nicht-destruktiv erfaßte Performanceparameter der einzelnen Versuchsarten im Zeitraum von 1997-1999. Abkürzungen: IS.. Individuenstatus (tot, lebend), RD.. Rosettendurchmesser, BLZ.. Blattzahl, kBL.. kumulierte Blattlänge, kSPRL.. kumulierte Sproßlänge, mSPRL.. mittlere Sproßlänge, HD..Horstdurchmesser, HH..mittlere Horsthöhe R/G.. neue Rameten/Geneten.....	16
Tabelle 2.5: Zeitpunkte der destruktiven und nicht-destruktiven Datenerfassung während des Versuchszeitraumes von 1997-1999.	18
Tabelle 2.6: Zeitpunkt, Häufigkeit und Art der Düngung der Versuchsfeldflächen während des Versuchszeitraumes.	19
Tabelle 2.7: Gehalte an pflanzenverfügbaren Ionen während dem Versuchszeitraum 1998-1999, sowie der PH-Wert in 10 bzw. 50 cm Bodentiefe (nur 1999 gemessen). Werte (n = 9): MW ± SD.20	20
Tabelle 3.1: Gesamttrockenmasse (Tg) der Versuchsarten zum Zeitpunkt ihrer Pflanzung: Etablierungsstadien (adult, juvenil, ± S.E.) und deren Verhältnis zueinander sowie das Verhältnis der Gesamttrockenmassen der Einzelarten zur Trockenmasse von <i>B. orientalis</i> (Bo) im jeweiligen Etablierungsstadium. <i>B. orientalis</i> , Bo; <i>R. austriaca</i> , Ra; <i>U. dioica</i> , Ud; <i>P. hieracioides</i> , Ph; <i>A. elatius</i> , Ae; <i>R. caesius</i> , Rc.....	25
Tabelle 3.2: Die oberirdische Biomasseentwicklung im Verlauf des Feldversuches von 1997-1999 in den RV- (<i>R. caesius</i> vergesellschaftet) und AV-Plots (<i>A. elatius</i> vergesellschaftet). Zahlenangaben: MW ± SD.....	26
Tabelle 3.3: ANOVA der Deckungsgrade bzw. der Oberirdischen Größe der untersuchten Arten zu verschiedenen Zeitpunkten 1997 und 1998 in Abhängigkeit von der Vergesellschaftung (RV, AV). In der linken Spalte kennzeichnen ES und SR die Haupteffekte 'Etablierungsstadien' bzw. 'Störungsregime' und ES x Art und SR x Art die entsprechenden Interaktionen mit dem Faktor Art. SS: Quadratsumme; df: Anzahl der Freiheitsgrade; F: F-Statistik. P: Signifikanzniveau. NS: nicht signifikant; m: marginal signifikant; *: p<0.05, **: p<0.01, ***: p<0.001.....	28
Tabelle 3.4: A priori lineare Kontraste zur ANOVA der Deckungsgrade bzw. der Oberirdischen Größe (vgl. Tabelle 3.3). Getestet wurde jeweils, ob sich die Parameterunterschiede zwischen <i>B. orientalis</i> und den indigenen Arten (Bo) bzw. zwischen <i>R. austriaca</i> und den indigenen Arten (Ra) zwischen kontrastierenden Behandlungen unterschieden. Plots mit Juvenilpflanzen (j) wurden mit denjenigen mit Juvenil-/Adultzusammensetzung (ja) bzw. mit Adultpflanzen-Plots (a) kontrastiert. Kontrollplots (K) wurden mit gemähten Plots (M: M1 und M2 kombiniert) bzw. mit Plots mit Bodenabtrag (P) kontrastiert. Die Anzahl der Freiheitsgrade ist in allen Fällen 1. Lineare Kontraste zur Behandlung 'Etablierungsstadien' sind für die Deckungsgrade für Oktober 1998 nicht berechnet, da die zugehörige generelle Interaktion nicht signifikant war (siehe Tabelle 3.3). Das gleiche gilt für die linearen Kontraste der Behandlung Störungsregime für Juli 1997 im Fall der Artenvergesellschaftung AV. Grau unterlegte Asterisken kennzeichnen signifikante Interaktionen entsprechend der Ausgangshypothesen, normal gedruckte Asterisken signifikante Interaktionen entgegen den Ausgangshypothesen. SS: Quadratsumme; df: Anzahl der Freiheitsgrade; F: F-Statistik. p: Signifikanzniveau Zu sonstigen Erläuterungen, vgl. Tabelle 3.3 und Abschnitt 2.2.8. ...	32
Tabelle 3.5. ANOVA der oberirdischen Biomasse, Sproßzahl und mittleren Sproßlänge der untersuchten Arten zum Erntezeitpunkt im Juni 1999 (RV-Plots). In der linken Spalte kennzeichnen ES 'Etablierungsstadium' und SR 'Störungsregime' die Haupteffekte bzw. ES x Art und SR x Art die entsprechenden Interaktionen mit dem Faktor Art. SS: Quadratsumme; df: Anzahl der Freiheitsgrade; F: F-Statistik; p: Signifikanzniveau. NS: nicht signifikant; m: marginal signifikant; *: p<0.05, **: p<0.01, ***: p<0.001.....	38
Tabelle 3.6. A priori lineare Kontraste zur ANOVA der oberirdischen Biomasse, Sproßzahl und mittleren Sproßlänge der untersuchten Arten zum Erntezeitpunkt im Juni 1999 (RV-Plots). Getestet wurde jeweils, ob sich die Parameterunterschiede zwischen <i>B. orientalis</i> und den indigenen Arten (Bo) bzw. zwischen <i>R. austriaca</i> und den indigenen Arten (Ra) zwischen kontrastierenden Behandlungen unterschieden. Plots mit Juvenilpflanzen (j) wurden mit jenen der Juvenil-/Adultzusammensetzung (ja) bzw. mit Adultpflanzen-Plots (a) kontrastiert. Kontrollbehandlungsplots (K) wurden mit gemähten Plots (M1 und M2) bzw. mit Plots mit Bodenabtrag (P) kontrastiert. Multivariate Statistiken sind links, die univariaten Statistiken der drei untersuchten Parameter rechts in der Tabelle wiedergegeben. Die univariaten Statistiken sind nur bei signifikantem Ergebnis des multivariaten Tests angegeben. Im Fall der univariaten Statistiken kennzeichnen grau unterlegte Asterisken signifikante Interaktionen entsprechend den Ausgangshypothesen, normal gedruckte Asterisken signifikante Interaktionen entgegen den Ausgangshypothesen. W λ: Wilks λ; df: Anzahl Effekt-Freiheitsgrade; df Er: Anzahl Fehler-Freiheitsgrade, t: t-Statistik. Weitere Erläuterungen siehe Tabelle 3.5.	38

Tabelle 3.7: ANOVA der oberirdischen Größe, Sproßzahl und mittleren Sproßlänge der untersuchten Arten zum Erntezeitpunkt im Juni 1999 (AV-Plots). Weitere Parameter wie in Tabelle 3.5.	40
Tabelle 3.8: A priori lineare Kontraste zur ANOVA der oberirdischen Größe, Sproßzahl und mittleren Sproßlänge der untersuchten Arten zum Erntezeitpunkt im Juni 1999 (AV-Plots). Weitere Parameter wie in Tabelle 3.6.	40
Tabelle 3.9: MANOVA der oberirdischen und unterirdischen Biomasse der untersuchten Arten zum Erntezeitpunkt im Juni 1999 in den RV-Plots in Abhängigkeit von den unterschiedlichen Störungsbehandlungen (juveniles Etablierungsstadium). Multivariate Statistiken sind links, die univariaten Statistiken der drei untersuchten Parameter rechts in der Tabelle wiedergegeben. W λ : Wilks λ ; df Ef: Anzahl Effekt-Freiheitsgrade; df Er: Anzahl Fehler-Freiheitsgrade, t: t-Statistik. Weitere Erläuterungen, siehe Tabelle 3.5.	43
Tabelle 3.10: A priori lineare Kontraste zur MANOVA der oberirdischen und unterirdischen Biomasse der untersuchten Arten zum Erntezeitpunkt im Juni 1999 in den RV-Plots in Abhängigkeit von den unterschiedlichen Störungsbehandlungen (juveniles Etablierungsstadium). Kontrastiert wurden jeweils die Parameterunterschiede zwischen <i>B. orientalis</i> und den indigenen Arten (Bo) bzw. zwischen <i>R. austriaca</i> und den indigenen Arten (Ra) zwischen den Kontrollplots (K) und den gemähten Plots (M1 und M2 kombiniert) bzw. den Plots mit Bodenabtrag (P). Multivariate Statistiken sind links, die univariaten Statistiken der zwei untersuchten Parameter rechts in der Tabelle wiedergegeben. Die univariaten Statistiken sind nur bei signifikantem Ergebnis des generellen Interaktionsterms (vgl. Tabelle 3.9) bzw. bei (marginal) signifikantem Ergebnis der multivariaten Kontraste angegeben. Weitere Erläuterungen siehe Tabelle 3.5 und Tabelle 3.6.	43
Tabelle 3.11: MANOVA der oberirdischen und unterirdischen Biomasse der untersuchten Arten zum Erntezeitpunkt im Juni 1999 in den AV-Plots in Abhängigkeit von den unterschiedlichen Störungsbehandlungen (Juvenilgesellschaft). Weitere Erläuterungen siehe Tabelle 3.5 und Tabelle 3.9.	45
Tabelle 3.12: A priori lineare Kontraste zur MANOVA der oberirdischen und unterirdischen Biomasse der untersuchten Arten zum Erntezeitpunkt im Juni 1999 in den AV-Plots in Abhängigkeit von den unterschiedlichen Störungsbehandlungen (juveniles Etablierungsstadium). Weitere Parameter wie in den Tabellen 3.5, 3.6 und 3.10.	45
Tabelle 3.13: Reproduktives Verhalten der Versuchsarten in Abhängigkeit der Etablierungsstadien (ES) adult (a) und juvenil (j) während des Versuchszeitraumes 1997-1999. Bo.. <i>B. orientalis</i> ; Ra.. <i>R. austriaca</i> ; Ph.. <i>P. hieracioides</i> ; Ud.. <i>U. dioica</i> ; Ae.. <i>A. elatius</i> ; Rc.. <i>R. caesius</i>	46
Tabelle 3.14: Kruskal-Wallis Anova etablierter Geneten von <i>B. orientalis</i> (Bo) und <i>P. hieracioides</i> (Ph) im April 1999 in Abhängigkeit von Etablierungsstadium (ES) und Störungsregime (SR). H: H-Test; P: Signifikanzniveau.....	47
Tabelle 3.15: Mann-Whitney U-Tests zur Kruskal-Wallis Anova der Genetenetablierung (Tabelle 3.14) bei <i>P. hieracioides</i> (Ph) und <i>B. orientalis</i> (Bo). Getestet wurde auf Unterschiede der Anzahl von etablierten Geneten in Abhängigkeit von Vergesellschaftung (RV, AV), Etablierungsstadium (ES) und Störungsregime (SR). Im paarweisen Vergleich wurden nur signifikante Ergebnisse aus Tabelle 3.14 getestet. U: U-Test; p: Signifikanzniveau.....	48
Tabelle 3.16: Log-lineare Analyse (Tests auf alle marginalen und partiellen Assoziationsmodelle) der Mortalität (Mor) der invasiven (Inv) versus die indigenen (Ind) Arten in Abhängigkeit von folgenden Versuchsfaktoren: Versuchszeitraum 1997-1999 (a), Etablierungsstadium (ES), Störungsregime (SR). Dargestellt sind nur die Ergebnisse der Tests auf partielle Assoziation (siehe Methoden). χ^2 der partiellen Assoziation. p: Signifikanzniveau.....	49
Tabelle 3.17: Additive Mortalität eingepflanzter Individuen der Versuchsarten in Abhängigkeit des Versuchszeitraumes (1997-1999). (<i>P. hieracioides</i> wird hier der Vollständigkeit halber angegeben, in der log-linearen Analyse Invasiver versus Indigener wurde die Art nicht aufgenommen).....	49
Tabelle 3.18: Log-lineare Analyse der Lebensstadien von <i>B. orientalis</i> in Abhängigkeit von Artenvergesellschaftung (RV, AV), Etablierungsstadium (ES) und Störungsregime (SR) zu den Zeitpunkten vor der ersten Mahd der jeweiligen Vegetationsperioden (1997-1999). In der linken Spalte kennzeichnet in der Analyse einer einfachen Interaktion Lebensstadium (LS) x Etablierungsstadium (ES) oder Lebensstadium (LS) x Störungsregime (SR) die Abhängigkeit der Ausprägung vegetativer oder generativer Lebensstadien von diesen Faktoren, in der zweidimensionalen Analyse wurde der Versuchszeitraum als weitere Faktorstufe in die Analyse mit aufgenommen und der Interaktionseffekt ES x SR x LS analysiert. Df: Anzahl Freiheitsgrade. χ^2 der partiellen Assoziation. p: Signifikanzniveau.....	51

Tabelle 3.19: Anova zum reproduktiven Aufwand (RE) bei <i>B. orientalis</i> und a priori lineare Kontraste für Juni 1999. Getrennt für <i>A. elatius</i> und RV-Plots. Zur weiteren Erläuterung der Tabelle vgl. Abschn. 3.2.	55
Tabelle 3.20: Besiedlungsdynamik durch Rameten nach der Erfassung im Oktober 1997 bis zur Erfassung im April 1999. Die Dynamik wurde auf der Ebene der Individuenpflanzflächen untersucht (siehe Versuchsdesign Abschnitt 2.2.1). Zum Zeitpunkt der ersten Erfassung waren 363 Pflanzflächen kolonisiert (vgl. Abbildung 3.17).....	57
Tabelle 4.1: Die Reaktion der invasiven Versuchsarten auf die Störungsregime des Feldexperimentes und die Folgen für die Bestandsentwicklung ohne die vergesellschafteten indigenen Arten in einer 'Profit-Matrix'.....	65
Tabelle 4.2: Die Reaktion der invasiven Versuchsarten auf die Störungsregime des Feldexperimentes und die Folgen für die Bestandsentwicklung unter Einbeziehung der jeweils vergesellschafteten 2 indigenen Arten in einer 'Profit-Matrix'.....	65
Tabelle 9.1: Anteile oberirdischer Biomasse (OI) in der Vegetationsschichtzwischen 0-5 cm und >5 cm über der Bodenoberfläche und deren Verhältnis zueinander. Die Plots der Faktorstufenkombination AV aM1 dienten der Bestimmung bei <i>A. elatius</i> , die der Faktorstufenkombination RV aP der Bestimmung der Anteile der anderen Arten (n = 18). Die 1999 ermittelten Werte des Verhältnisses sind relativ hoch, da die Individuengröße bei <i>A. elatius</i> und <i>B. orientalis</i> abgenommen hatte, die Unterlage in den P-Plots ohnehin im Verhältnis zu den anderen Störungsregime die größten Anteile an der Gesamttrockenmasse hatte (m. Ausnahme von <i>R. austriaca</i>).	80
Tabelle 9.2: Log-lineare Analyse der Mortalität der eingepflanzten Individuen der Versuchsarten in Abhängigkeit von Etablierungsstadium, Störungsregime und Versuchszeitraum (1997-1999).	81

Publikationen

Büdel B, Schultz M, Lakatos M, Woitke M 1998: Ökologie lithophytischer Cyanobakterien und Cyanobakterien-Flechten des Guyana Hochlands und des Orinoco Tieflands (Venezuela), S. 209 - 217. In: Ergebnisse weltweiter ökologischer Forschung (Eds. Breckle S-W, Schweizer B, Arndt U), Verlag Günter Heimbach, Hohenheim, Deutschland.

Zotz G, Franke M and Woitke M 2000: Leaf phenology and seasonal carbon gain in the invasive plant, *Bunias orientalis* L. *Plant Biology* 2, 653-658.

Woitke M, Degenhardt B, Gade B and Gimmler H 2001: Content and internal distribution of heavy metals in roots of plants grown at alkaline pH on slag from municipal solid waste incineration. *Journal of Applied Botany* (in press).

Lebenslauf

Persönliche Daten

Name: Woitke, Markus

Geburtsort: Schwäbisch-Hall

Geburtsdatum: 20.11.1966

Familienstand: verheiratet, 2 Kinder

Staatsangehörigkeit: deutsch

Schulausbildung

1972 – 1976 Grundschule Rosengarten

1976 – 1986 Gymnasium bei St. Michael, Schwäbisch-Hall

1986 Abitur

Hochschulausbildung

1989 - 1996 Studium der Biologie Würzburg

davon 1994/1995 2 Erziehungsfreisemester

1996 Abschluß Diplom

Diplomarbeit: ‚Lichtabhängigkeit der Pigmentgehalte eines aus der Flechte *Peltigera rufescens* isolierten Cyanobakteriums der Gattung Nostoc‘ bei Prof. Dr. Wolfgang Bilger (Aas, Norwegen)

1996 – 1999 Promotionsstudium bei Prof. Dr. Isolde Ullmann am Lehrstuhl Botanik II in Würzburg

seit Februar 2000 wissenschaftlicher Mitarbeiter am Lehrstuhl für Botanik I in Würzburg in der Arbeitsgruppe von Prof. Dr. H. Gimmler

Arbeitsverhältnisse

1986 – 1988 Zivildienst in Schwäbisch-Hall und Vellberg (Individuelle Schwerstbehindertenbetreuung und Altenpflege)

1988 Ökologischer Gemüsebau in Breidenbach (Praktikum)

1988-1989 Firma Wolf & Mögle (Heizungsanlagenbau und Installation) in Stuttgart

1996 Anstellung als Diplom-Biologe an der Universität Rostock im Rahmen eines Forschungsprojektes in Venezuela

Würzburg, den 9. Mai 2001

Markus Woitke

Erklärung

Hiermit erkläre ich, dass ich die vorliegende Dissertation in allen Teilen selbstständig angefertigt und keine anderen als die genannten Quellen und Hilfsmittel verwendet habe.

Weiterhin erkläre ich, dass die vorliegende Dissertation weder in gleicher noch in ähnlicher Form einer anderen Universität mit dem Ziel vorgelegt worden ist, einen akademischen Titel zu erwerben.

Hiermit bewerbe ich mich erstmals um den Doktorgrad der Naturwissenschaften der Bayerischen Julius-Maximilians-Universität Würzburg.

Würzburg, den 9. Mai 2001

Markus Voitke

Danksagung

Mein Dank gilt:

Frau Prof. Dr. Isolde Ullmann für Ihre Betreuung, Unterstützung, Begleitung, Haltung und Klarheit in der Auseinandersetzung mit der Thematik sowie das Vertrauen und die Geduld, die Sie investierte.

Dr. Hansjörg Dietz, der einen wesentlichen Anteil am Gelingen der Arbeit hat und meinen Mut zur Auseinandersetzung mit komplexen Dingen förderte, für die unterhaltsame Zeit von 1996 – 1999.

Herrn Prof. Hartmut Gimmler für seine beispiellose Großzügigkeit.

Besonders großen Dank schulde ich Hennes Schott für seine Bereitschaft und Unterstützung bei der ‚Feldbestellung‘ in den drei Jahren Freilandarbeit,

allen anderen Gärtnern des Botanischen Gartens, die mir halfen, danke ich ebenfalls sehr,

sowie den Mitarbeitern der Bot II, allen voran Wilma Firmschild, Monika Noak, Dr. Hans Zellner und Gerhard Radermacher.

Harald Seit danke ich für seine Hilfe bei meinen ‚Basteleien‘.

Ferner danke ich Prof. Dr. Markus Riederer, u. a. für seine Unterstützung bei der Nutzung des Inventars des Botanischen Gartens.

Dr. Bieler von der Landesanstalt für Garten- und Weinbau in Veitshöchheim für seine Unterstützung und Freundlichkeit bei den Bodenanalysen.

Alle Leute die mich bei der Datenerfassung tatkräftig unterstützten, möchte ich ebenfalls erwähnen: Ruth Schwarz, Maria Kunzelmann, Sibille Pirner, Natascha Bracke, Minnatthalla Boutros, Gerti Schorr, Moritz Weinbeer, Ephraim Hofmann, Birgit Baumann.

Den Externen aus Heimberg, Frau Schwarz und Andy, für Logistik und wertvolle Unterstützung.

Den KorrektorInnen – Evi Woitke und Astrid Boots.

Der Geliebten Evi,
meinen Familien,
den Geliebten.

