

ZUM PROBLEM DER RESISTENZ VON PFLANZEN- GESELLSCHAFTEN GEGEN BIOLOGISCHE INVASIONEN*

Ludwig Trepl

Zusammenfassung

Es gibt in der Ökologie eine Kontroverse darum, ob/wie weit die unterschiedlichen Anteile von Arten fremder Herkunft am Gesamtartenbestand von Lebensgemeinschaften von einer "Resistenz" dieser Gemeinschaften abhängen oder ob äußere Umstände, insbesondere Einwanderungsbedingungen, entscheidend sind. Die These von der Resistenz wird gestützt von der Theorie der konkurrenzbedingten Nischendifferenzierung, aus der folgt, daß sich Gesellschaften auf einen mit Arten "gesättigten" Gleichgewichtszustand hin entwickeln, so daß weitere Invasionen nicht mehr möglich sind. Diese Theorie ist neuerdings sehr umstritten.

Auf der Grundlage von Untersuchungen zum Eindringen von Pflanzenarten in mehr oder weniger gestörte Gesellschaften vor allem in Ballungsräumen (insbes. Berlin) werden die kontroversen Auffassungen diskutiert. Eine eindeutige Stellungnahme zugunsten einer der beiden Positionen scheint nicht möglich. Vielmehr dürfte es sinnvoll sein, verschiedene Typen des Invasionsgeschehens und von "Resistenz" und "Invasibilität" der Gesellschaften zu unterscheiden.

Summary

There is a controversy in ecology on the relevance of "biotic resistance". The percentage of aliens may depend on the resistance of the invaded community or on external factors, especially conditions of immigration into the region. The hypothesis of resistance rests on the classical competition theory: due to competition followed by niche differentiation, communities develop to an equilibrium point where they are saturated with species. Recently this theory is contested.

On the basis of research on the invasion of plant species in disturbed communities especially in urban areas (particularly Berlin) the different views are discussed. It seems to be impossible to confirm one of them totally. It is suggested to discern different types of invasion processes and of biotic resistance and invasibility of communities.

* Prof. Dr. Herbert Sukopp zum 60. Geburtstag gewidmet

Die Bedeutung der historischen Dimension in der Ökologie

In der Ökologie gibt es einige zentrale Kontroversen. Eine unter ihnen ist die um die Bedeutung der historischen Dimension. Sie hat eine Reihe von Facetten. Hier soll nur diese interessieren: Der Begriff "historisch" impliziert *Irreversibilität* und die Relevanz unvorhersehbarer - also wirklicher - *Ereignisse*, generell des *Singulären*. Sind ökologische Systeme so beschaffen, daß Veränderungen im wesentlichen wiederholbare und aufgrund der Kenntnis von Regeln oder allgemeinen Gesetzen prognostizierbare Prozesse sind (und nach einer heute mitunter "klassisch" genannten Vorstellung haben Sukzessionen diesen Charakter: sie bestehen in einem prinzipiell vorhersehbaren Ablauf von Stadien mehr oder weniger bestimmter Artenzusammensetzung und von Zuständen gewisser Parameter wie Produktivität, Stabilität oder Vielfalt; ausführliche Diskussion z.B. DRURY & NISBET 1973), dann ist die historische Dimension von geringer Bedeutung für die Vorgänge, die sich in ökologischen und nicht in evolutionären Zeiten abspielen. Eine Konsequenz für die Forschung wäre, daß sie sich auf die Entdeckung von Gesetzen konzentrieren könnte, deren Anwendung auf konkrete Fälle lediglich das Messen einer geringen Zahl von Variablen erforderte. Hingegen gewönne umgekehrt, wenn Gesellschaften im wesentlichen durch ihre Entstehungsgeschichte bedingt wären, die Erfassung der "Randbedingungen" an Bedeutung: "Many resource variables must be measured, and many different variables may be important to different species, in different places, at different times" (WIENS 1984). "Relevanz der Entstehungsgeschichte" kann den schwächeren Sinn haben, daß die Ausgangszusammensetzung Resultat eines zufälligen Zusammentreffens (von Arten und Standort und von Arten untereinander) ist, oder den stärkeren, daß auch die nachfolgenden Veränderungen primär durch das Einwanderungsgeschehen bedingt sind, und dieses von äußeren Zufällen, Ereignissen im eigentlichen Sinne abhängt, also "historisch" ist.

Man ist heute im allgemeinen der Auffassung, daß die realen Gesellschaften teils diesem, teils jenem Modell näherstehen (ursprünglich wurde jedes mit einem gewissen Alleinvertretungsanspruch formuliert; das war ein Aspekt der Kontroverse um organismisches und individualistisches Konzept, s. EGERTON 1973, MCINTOSH 1980, TREPL 1988, 1989), und um die relative Bedeutung eines jeden dreht sich immer noch die wohl wichtigste Auseinandersetzung in der Ökologie (s. z.B. DRURY & NISBET 1973, ENGELBERG & BOYARSKY 1979, MCINTOSH 1980, PATTEN & ODUM 1981, RICHARDSON 1980, MARGALEF 1984, SIMBERLOFF 1982, 1983, LEWIN 1983, 1986, CHESSON & CASE 1986, HUBBELL & FOSTER 1986, 1987, SCHOENER 1986a). Dementsprechend herrschen in Gebieten bzw. mit Bezug auf ökologische Systeme, von denen man meint, daß sie dem erstgenannten, unhistorischen Typ nahekommen, aktualistische oder "funktionalistische" Forschungsrichtungen vor. Das gilt z.B. für die tropischen Regenwälder (s. aber als Gegenposition HUBBELL & FOSTER 1986).

und in unserem Gebiet (relativ) für naturnahe Lebensräume und Biozönosen, insbesondere für Wälder. Dem letztgenannten Typ scheinen einerseits Inseln, andererseits gestörte Systeme, wie gewisse Agrarökosysteme und vor allem urban-industrielle, zuzugehören. Daher hatte die Arbeit der mit Inseln befaßten Ökologen meist historisch-biogeographischen Charakter, und allgemeine Theorien, die hier entwickelt wurden, versuchten, der Dominanz des äußeren Zufalls auf stochastische Weise zu begegnen.

Urban-industrielle Lebensgemeinschaften als Ergebnisse von Einwanderungsprozessen

In unserem Gebiet war es vor allem die Ökologie urban-industrieller Systeme, die das Zustandekommen von Lebensgemeinschaften primär als ein Einwanderungs- und Aussterbegeschehen begriff, von den ersten Schritten einer Hafen- und Bahnhof floristik an (vgl. TREPL 1990b, MÜHLENBACH 1979). Auftrieb bekam diese Forschungsrichtung nicht zuletzt durch eine besondere Art der Verbindung von urban-industriellen Ökosystemen und Insellage, nämlich durch die politische Situation von Westberlin, die etwas anderes als "Stadtökologie" kaum zuließ. Hier entstanden vor allem durch H. Sukopp und seine Schüler konzeptionelle Arbeiten, florenstatistische Arbeiten sowie Art- und Gebietsmonographien unter der eben diskutierten Perspektive (AEY 1990, KOWARIK 1983b, 1984, 1985a, 1985b, 1986, 1988, 1989, KOWARIK & BÖCKER 1984, KOWARIK & SUKOPP 1986, KRONENBERG & KOWARIK 1989, KUNICK 1970, SACHSE 1988, SACHSE et al. 1990, STARFINGER 1990, SUKOPP 1962, 1967, 1968, 1970, 1971, 1972, 1976, 1978, 1986, SUKOPP & SCHOLZ 1964, 1965, 1968, SUKOPP & SUKOPP 1988, SUKOPP & TREPL 1987, TREPL 1980, 1984, 1990b; hinzu kommt die besondere Betonung dieses Themas in einer Vielzahl von Arbeiten mit anderem Schwerpunkt.

Diese Arbeiten sind "historisch" auch noch in einem anderen Sinn:

- (a) Sie stehen in einer naturhistorisch-geobotanischen Tradition, der vor allem von THELLUNG (1912, 1918/19) begründeten Adventivfloristik. Die "Naturgeschichte" hat gewisse, vor allem methodologische Beziehungen zur "eigentlichen" Geschichtswissenschaft und damit gewisse Differenzen zur "eigentlichen" Naturwissenschaft, wozu an anderer Stelle Näheres gesagt wurde (TREPL 1987, speziell zur Adventivfloristik TREPL 1990b).
- (b) Sie stehen, bedingt durch ihre institutionelle Einbindung, auch in einem landschaftsplanerischen Kontext, d.h. sie sind i.a. Teile von Landschaftsanalysen.

Eine Folge ist, daß gewisse Fragen von allgemein-ökologischem (biologischem) Interesse, für die das Gebiet der Artwanderungen und Invasionen besonders aufschlußreich ist, nicht in erster Linie untersucht wurden. Im vorlie-

genden Text versuche ich, aus der Perspektive solcher Fragen das Gebiet der Invasionen von Pflanzen nicht nur, aber vor allem in Mitteleuropa zu betrachten und zwar mit besonderer Betonung der Berliner Arbeiten.

Dem Einwand, es sei zumindest ungeschickt, allgemeine (theoretische) Probleme von einem solch historisch-zufälligen Punkt aus anzugehen, statt das Material aufzusuchen, welches vom theoretischen Gesichtspunkt aus das ergiebigste zu sein verspricht, möchte ich entgegenhalten: *Dieses* Material zusammenzutragen und zu ordnen erfordert einen enormen Aufwand - es dürfte sich nicht zuletzt um weltweit vergleichende Erhebungen zum Beispiel des Einwanderungserfolges handeln (vgl. DRAKE et al. 1989) - so daß es auf jeden Fall klug ist, das nicht auf der Grundlage falscher Fragen zu tun. Es sollen darum vor allem den bisher in der einschlägigen Literatur gestellten Fragen einige hinzugefügt und manche auch etwas präzisiert werden, und das auf der Basis eines mir relativ gut bekannten Materials. Dabei ist allerdings ein gewisses Abfallen unvermeidlich, weshalb eine Warnung vorausgeschickt sei: Hochgespannte Erwartungen, die sich nach Lektüre der Darlegung eines weltweiten Diskussionsstandes um zentrale Fragen der Ökologie im ersten Teil dieser Arbeit vielleicht einstellen, werden durch die Auswertung von Arbeiten, die nicht nur regional begrenzt sind, sondern auch gar nicht auf jene Fragen zugeschnitten worden waren, nicht erfüllt werden können

Invasibilität, Gleichgewicht und kokurrenzbedingte Nischendifferenzierung

Als Problem von allgemeinem biologischen Interesse wähle ich - aus dem eingangs angedeuteten Komplex - das folgende:

Die These vom unhistorischen Charakter der Lebensgemeinschaften, damit der geringen Relevanz des Einwanderungsgeschehens (die invasiblen Lebensgemeinschaften füllen "sich" - die ineinandergespaßten, zunächst leeren Nischenräume - mit Arten bis zum Gleichgewicht, dessen Artenzusammensetzung gewissermaßen vorher schon feststeht, weshalb die Geschichte unwichtig wird: "Thus the system 'forgets' previous abundances", CHESSON & CASE 1986) war von Anfang an gebunden an die Auffassung, daß diese Lebensgemeinschaften im wesentlichen Resultate der Beziehungen zwischen den Organismen seien (und nicht etwa der Auslese durch den Standort): Die Arten kommen gemeinsam vor, weil sie einander benötigen, in irgendeiner Weise füreinander und für das durch dieses wechselseitige einander Fördern/Bedingen entstehende Ganze funktional sind. Dieser - eher metaphysische - Hintergrund des alten holistischen organismischen Konzepts und seine Konsequenzen (z.B. die Auffassung vom gesetzmäßigen, innengesteuerten Ablauf der Sukzession) verlor um 1950 rasch an Akzeptanz (s. z.B. WHITTAKER 1953).

Er wurde aber in der Folge aus der konträren, reduktionistischen, von den Individuen und ihren Populationen und nicht vom Systemganzen ausgehenden Perspektive in wesentlichen Zügen reformuliert (HUTCHINSON 1959, u.a., zusammenfassend SCHOENER 1982): Konkurrenz zwischen Arten mit ähnlichen Ansprüchen führt bei limitierenden Ressourcen zu Nischendifferenzierung (vgl. Konkurrenzausschlußprinzip, GAUSE 1934) und damit, unter der Bedingung hohen Alters der Ökosysteme und gleichbleibend günstigen Klimas, zu ständiger koevolutiver Arten-Akkumulation bis zu einem durch die minimale Populationsgröße bedingten Gleichgewicht. Die Nischen sind also wechselseitig genau ineinander eingefügt und sozusagen so dicht gepackt, daß keine weiteren Arten, schon gar nicht solche, die nicht an dem koevolutiven Prozeß teilgenommen haben, dazwischen Platz finden. Insofern sind diese Gesellschaften also gesättigt mit Arten, immun gegen Invasionen und in diesem Sinne stabil. Also stabil, weil artenreich, und artenreich, weil stabil (nun nicht im Sinne von nicht invasibel, sondern von konstanten Umweltverhältnissen, "constancy" sensu ORIAN 1975). Störungen müssen einer solchen Theorie zufolge zu Sukzessionen mit gesetzmäßigem, prinzipiell prognostizierbarem Verlauf führen, bis das Gleichgewicht wiederhergestellt ist, das läßt die Grundfigur des Modells, die wie in einem Puzzle ineinandergesetzten Nischenräume, nicht anders zu. So taucht also der alte holistisch-organismische Gedanke der endogenen, deterministischen Sukzession wieder auf, obwohl die Theorie strikt individualistisch - von Populationen, die paarweise konkurrieren - gestartet war.

Dieser "individualistisch reformulierte Holismus" wird nun seit ca. 1 1/2 Jahrzehnten heftig aus einer Perspektive kritisiert, die dem alten individualistischen Konzept sehr ähnlich ist (z.B. DRURY & NISBET 1973, SIMBERLOFF 1982, 1983, CONNELL 1983, WIENS 1984, STRONG 1984, STRONG et al. 1984, PRICE 1984a, 1984b, HUBBELL & FOSTER 1986, Überblick LEWIN 1983). Oft geschieht das unter Betonung anderer Arten von Wechselwirkungen als der Konkurrenz, insbesondere Predation, oft aber werden Wechselwirkungen überhaupt als von geringer Bedeutung eingeschätzt. Der Einfluß speziell der Konkurrenz soll entweder nicht nachweisbar sein ("Nullhypothesen-Kritik", vor allem SIMBERLOFF 1983), oder er soll nachweisbar gering sein (z.B. PRICE 1984b, STRONG 1984), oder die Konkurrenz soll zwar relevant sein, aber andere Wirkungen zeigen als in der klassischen Konkurrenztheorie unterstellt; insbesondere soll sie nicht Ursache von Nischendifferenzierung sein (z.B. HUBBELL & FOSTER 1986; zur Diskussion insgesamt s.a. TREPL 1990a).

Biotische Resistenz und Störung

Die Bedeutung dieser Diskussion für die Frage der Invasionen ist vor allem die folgende: Nach der klassischen Konkurrenztheorie entwickeln sich Gesell-

schaften auf einen Gleichgewichtszustand zu, in dem sie mit Arten gesättigt sind, und das heißt immun gegen Invasionen (zum Verständnis s. o. die Puzzlespiel-Analogie). Daß man im tropischen Regenwald, dem Paradebeispiel der Theorie, kaum fremde Arten findet (s. z.B. HEYWOOD 1989), wird so erklärt (vgl. CHESSON & CASE 1986; s. aber HUBBELL & FOSTER 1986). Der neuen individualistischen Kritik zufolge dürfte es dagegen eine solche Immunität nicht geben. Ich führe nun einige Einwände in der Form an, die ihnen SIMBERLOFF, einer der Exponenten in der Kontroverse, gegeben hat:

Für den höheren Anteil fremder Arten auf Inseln (und in gestörten Gebieten, z.B. Agrargebieten) im Vergleich zu Kontinenten (und ungestörten) wird von den Immunitätstheoretikern die geringere Umweltresistenz, und das heißt vor allem die geringere biotische Resistenz der ersteren verantwortlich gemacht. Sie hat im wesentlichen einen Konkurrenz- und einen Predationsaspekt und ist um so größer, je artenreicher die Gebiete bzw. Lebensgemeinschaften sind (z.B. ELTON 1958, DRAKE 1983, SUGIHARA 1983, GROVES 1989, PIMM 1989). Das heißt, sie ist auf Kontinenten größer als auf Inseln und unter ungestörten Verhältnissen größer als unter von Menschen gestörten und *damit* simplifizierten (so schon eine zentrale These von ELTON 1958, später häufig bestätigt, z.B. DIAMOND & CASE 1986, FOX & FOX 1986).

Wenn diese Theorie richtig ist, muß sich darum Störung positiv auf die Invasibilität auswirken; findet man das, kann es als Bestätigung der Theorie gelten. Wenn die Wechselwirkungen zwischen den Arten nicht zu einer mit der Artenzahl wachsenden Resistenz gegen neue Arten führen würden, so wurde argumentiert, dann müßten ja Invasionen auf Kontinenten und in natürlichen (= ungestörten) Lebensgemeinschaften erfolgreicher sein als sie sind (s. z.B. DIAMOND & CASE 1986). Umgekehrt gehen manche Autoren davon aus, daß die unter Bedingungen intensiver Konkurrenz, das heißt großen Artenreichtums, evoluierten Arten darum konkurrenzkräftiger sind und damit bessere Invasoren (CARLQUIST 1965, zit. n. SIMBERLOFF 1986, vgl. auch SHARPLES 1982). Das entspricht dem ökologischen common sense, den nicht explizit theoriegeleiteten Erklärungen der Feldforscher (DARWIN 1972, HOOKER 1866, WALLACE 1880, nach HARRIS 1962; zur empirischen Kritik s. ebd.).

SIMBERLOFF (1986) setzt dem nun, bezogen auf Insekten, eine Nullhypothese entgegen: "The hypothesis is this: For any species of insect not found at some site (either island or mainland), there is an intrinsic probability that a propagule will initiate establishment, and this probability does not depend on what other species (competitors, predators, etc.) are found at the site. Rather, it depends on the biology of the species and the availability of suitable habitats on the site. Since native insular entomofaunas tend to be small, the introduced species that establish themselves constitute a large fraction of the total entomofauna. However, for the most part the same species would have established

themselves even if the native fauna had been larger" (S. 129). Und bezüglich des Verhältnisses gestörter und ungestörter Gebiete: "Patterns of succesful insect introduction on disturbed and undisturbed sites do not depend primarily on different amounts of biotic resistance. Rather, each potential invader has a probability of successfully colonizing each site, and this probability rests largely on the nature of its habitat requirements and habitat availability at the site, and only secondarily on what other species are present" (S. 136).

Argumente gegen die Immunitäts-These

Zur Unterstützung für seine Hypothese führt er an:

I. Die Eignung eines Gebietes für Invasionen ist zum Teil ein Artefakt (siehe obiges Zitat): wegen der geringeren Gesamtartenzahl auf Inseln ergibt die gleiche absolute Zahl von Eingebürgerten einen höheren Prozentsatz. Wäre die Nullhypothese zutreffend, ergäbe sich genau das beobachtete Muster, zu dessen Erklärung man vermeintlich die biotische Resistenz braucht: Inselfaunen enthalten einen höheren *Anteil* fremder Arten.

II. Daß man von anthropogen stark beeinflussten Gebieten mehr Invasionen kennt, ist ebenfalls z.T. ein Artefakt, wenn auch anderer Art: Wegen des ökonomischen Interesses an diesen Gebieten werden sie intensiver beobachtet.

III. Es gab viel mehr Versuche absichtlicher Einführung von Insekten zum Zwecke biologischer Kontrolle in agrikulturelle Systeme als in naturnahe. Ein wirklicher Test für die Hypothese, gestörte Habitats würden leichter invadiert als ungestörte, bestünde in der Untersuchung von Habitaten, die auf natürliche Weise gestört sind.

IV. Inseln weisen höhere Anteile von eingeführten *Pflanzenarten* auf, was für Insekten Erhöhung der *Habitatvielfalt* bedeutet. Gleiches gilt für agrikulturelle Systeme.

V. In CLAUSENS (1978) umfangreicher Kompilation der weltweit zum Zwecke biologischer Kontrolle von Schadinsekten und Unkräutern eingeführten Parasiten und Predatoren und in anderen Arbeiten zu ähnlichen Themen werden nur sehr wenige Fälle angeführt, in denen Konkurrenz, Predation und Parasitismus als Ursache für das Fehlschlagen einer Einführung angenommen wird. Weitaus häufiger werden Habitatfaktoren, besonders Temperatur und Feuchtigkeit, verantwortlich gemacht.

VI. Aus der klassischen Konkurrenztheorie würde folgen, daß die Erfolgsraten von Einführungen vom Festland zu Inseln hoch, von Festland zu Festland, von Insel zu Insel von mittlerer Größe, und von Insel zu Festland niedrig sein müßten. Eine diesbezügliche statistische Auswertung des bei CLAUSEN (1978) zusammengestellten Materials ergab keine Bestätigung (aber auch keine Wi-

derlegung) dieser These. Das heißt, die oben genannte Nullhypothese ließ sich so nicht widerlegen (die Erfolgsrate Nordamerika --> Hawaii unterschied sich z.B. nicht sehr von der Erfolgsrate Nordamerika --> Australien, obwohl Australien 461 mal größer ist als Hawaii und seine einheimische Insektenfauna 15 mal so groß).

Im folgenden führe ich einige weitere häufiger in der Literatur zu findende Argumente an, die die These, daß es biotische Resistenz (oder Immunität) gegen Invasionen nicht gibt, daß sie von geringer Bedeutung sei oder daß sie sich zur Zeit nicht nachweisen lasse, stützen oder stützen könnten:

- Die Theoriearbeit (d.h. in diesem Zusammenhang im wesentlichen die mathematische Modellierung), die sich mit Invasionen befaßt, hat lediglich hinsichtlich des Teilaspektes der Ausbreitungsraten zu soliden Ergebnissen geführt, während hinsichtlich der in unserem Kontext interessierenden Stadien des Invasionsgeschehens, nämlich des Fußfassens im neuen Gebiet und des Eindringens in die dortigen Gesellschaften sowie deren nachfolgender Veränderungen, die Lücken noch sehr groß sind (ROUGHGARDEN 1986).

- Die mathematischen Modelle, die es zum Thema der Invasibilität von Gesellschaften gibt, sind Gleichgewichtsmodelle. Tatsächlich wären aber die Ungleichgewichtssituationen des Vorgangs von Interesse, sofern nicht ohnehin der gesamte Vorgang aus solchen besteht (vgl. CRAWLEY 1987, REJMANEK 1989).

- Die Hypothese einer Immunität sei deshalb zu verwerfen, weil jede Gesellschaft letztlich Invasionsresultat ist, denn kaum eine Art ist in situ entstanden (vgl. EGLER 1961, SCHROEDER 1972). Zudem dürfte es, wenn es immune (hier gleichbedeutend mit "gesättigte") Gesellschaften gäbe, unter gleichen Umweltbedingungen nicht Gesellschaften unterschiedlicher Artenzahl geben (ORIAN 1986), oder es könnte doch allenfalls die jeweils artenreichste immun sein.

- Hinter der These der Immunität oder der biotischen Resistenz insbesondere in Verbindung mit "reich", "ursprünglich", "natürlich" steht eine konservativ-organizistische Metaphysik, die sich letztlich auf das organismische Konzept (CLEMENTS 1926) zurückführen läßt (vgl. EGLER 1961, SCHROEDER 1972, TREPL 1990b).

- Es besteht nicht nur die *Möglichkeit*, daß die geringere Anzahl von Arten fremder Herkunft in naturnahen oder ungestörten Gesellschaften ein Resultat schlechterer Einwanderungsbedingungen und nicht höherer Resistenz ist. Vielmehr läßt sich in manchen - relevanten - Fällen *zeigen* oder doch wahrscheinlich machen, daß die Einwanderungsbedingungen sich so unterscheiden, daß die Annahme biotischer Resistenz nicht nötig ist. Auch lassen sich manche geographische Verbreitungsmuster, wie der geringe Anteil von Invasoren aus homoklimatischen Gebieten in Ländern mit mediterranem Klima, kaum mit

biotischer Resistenz, wohl aber durch die Einwanderungsgeschichte erklären (di CASTRI 1989, 1990).

Zum spezifischen Problem des Insel-Festland-Verhältnisses läßt sich von den mitteleuropäischen Untersuchungen her natürlich nichts sagen. Wir müssen uns auf die Bedeutung der *Störung* beschränken. Da unsere Untersuchungen *Pflanzen* betreffen, bietet sich die Möglichkeit zu prüfen, ob nicht aus deren anderen ökosystemaren Position sich andere Konsequenzen im Hinblick auf das Verhältnis von Bedeutung des Habitats (des Standorts, der Umwelt, des Biotops) und Bedeutung interspezifischer Beziehungen ergeben als bei Insekten (Tieren).

Die folgenden Anmerkungen - teils Einwände gegen, teils Bestätigungen der genannten Argumente und insbesondere von Simberloffs Thesen - stehen mehr oder weniger unverbunden hintereinander; ich sehe mich nicht in der Lage, sie als kohärentes System darzustellen.

Ist die hohe Invasibilität gestörter Gebiete ein Artefakt?

I. Die Eignung eines Gebietes soll zum Teil ein Artefakt sein, da wegen der geringen Gesamtartenzahl der (vermeintlich) invasiblen Gebiete gleiche *absolute* Anzahl von Invasoren höhere *Anteile* zur Folge hat. Das ist bei SIMBERLOFF (1986) explizit nur auf Inseln bezogen. Da aber die von ihm angegriffene "klassische" Theorie davon ausgeht, daß die Störung *durch* Verringerung der Artenvielfalt die Resistenz beeinträchtigt, wäre das Argument ebenso auf gestörte Gebiete anwendbar. Tatsächlich aber scheint es eher die Regel zu sein, daß die Artenzahl bei *mittleren* Störungsintensitäten am höchsten ist. Zumindest gilt das für höhere Pflanzen und für diejenigen Störungen, die typisch für Städte sind. Da aber diese Störungen vielfältigster Art sind und zudem kleinräumlich wechselnd, dürfte gerade ihre Zusammenfassung zu "Störung überhaupt" gerechtfertigt sein. Abb.1 zeigt die Artenzahlen von Gruppen, die auf der Grundlage ihrer Hemerobiestufen gebildet worden waren, für das ehemalige Westberlin (Hemerobie ist ein integrierendes Maß für die Wirkungen des menschlichen "Kultureinflusses" in Ökosystemen, JALAS 1955, SUKOPP 1972, 1976; "Störung" kann im allgemeinen als ihr parallel gehend angenommen werden). FALINSKI 1971, HAEUPLER 1974, KUNICK 1974 und andere Autoren konnten die Zunahme der Artenzahl in Städten, insbesondere in ihrem Randbereich, gegenüber dem Umland zeigen (ausführl. Diskussion s. KOWARIK 1988, S. 113 ff).

Sie beziehen sich aber auf *Gebiete* und nicht auf *Gesellschaften*. Die am Stadtrand störungsbedingt hohen Artenzahlen sind primär ein Resultat des Ersatzes großräumig einheitlicher Gesellschaften durch ein Mosaik aus einer Vielzahl kleinflächiger. Die Behauptungen von der störungsbedingten Abnahme

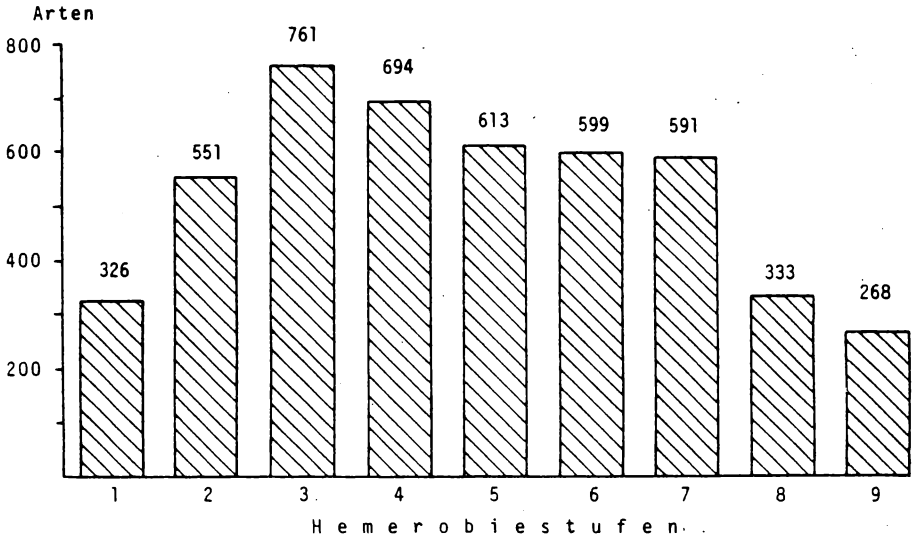


Abb. 1: Anzahl der in Berlin in der Vegetation der Hemerobiestufen 1 bis 9 vorkommenden Farn- und Blütenpflanzen (der menschliche Einfluß nimmt von 1 nach 9 zu; aus KOWARIK 1988).

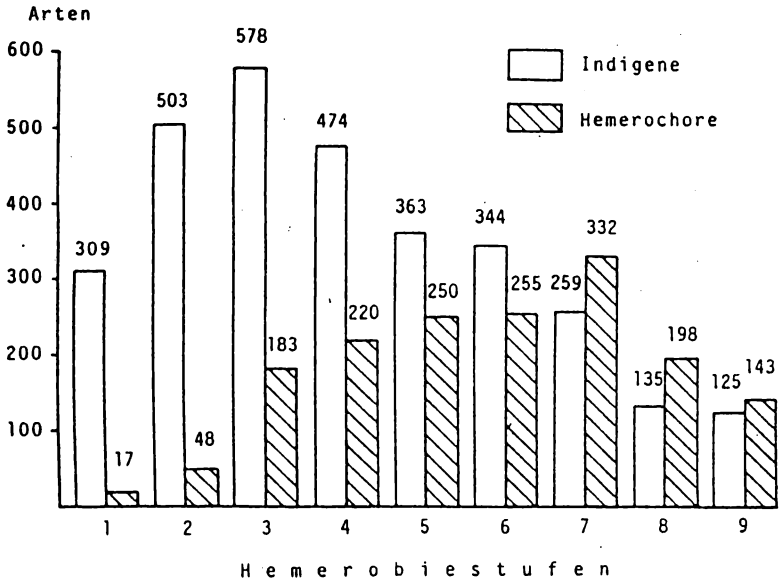


Abb. 4: Anzahl der in Berlin in der Vegetation der Hemerobiestufen 1 bis 9 vorkommenden indigenen sowie hemerochoren Farn- und Blütenpflanzen (der menschliche Einfluß nimmt von 1 nach 9 zu; aus KOWARIK 1988).

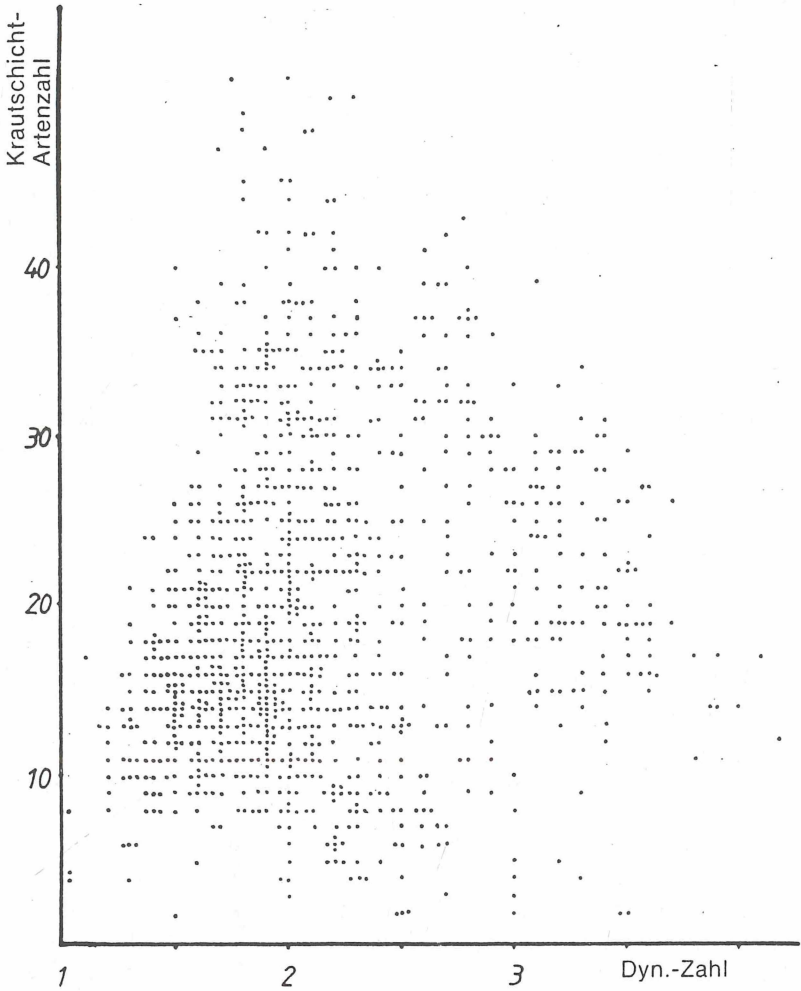


Abb. 2: Beziehungen zwischen der durchschnittlichen Dynamikzahl und der Artenzahl der Krautschicht mitteleuropäischer (Norddeutschland, Böhmen) Wälder. Jeder Punkt bedeutet eine Vegetationsaufnahme (aus TREPL 1983).

der Artenvielfalt beziehen sich aber meines Erachtens alle implizit auf Gesellschaften (auch wenn sie sich mit gebietsbezogenen Daten zu stützen versuchen). Andererseits ist aber klar, daß insbesondere für mobile Tiere die Artenvielfalt auch der Gebiete im Hinblick auf unsere Frage nicht belanglos ist. Man erkennt, daß vor allem eine Differenzierung und Präzisierung der benutzten Begriffe vonnöten ist, wenn man hier weiterkommen will: Die bisher vorliegenden Daten beziehen sich möglicherweise auf Einheiten, die zum Teil aufgelöst und anders gefaßt werden müßten.

Allerdings scheint auch auf Gesellschaftsebene die genannte Beziehung - höchste Artenzahlen bei mittlerer Störungsintensität - zu gelten (vgl. z.B. CONNELL 1978, zit. bei SIMBERLOFF 1989, van der MAAREL 1984, KIKKAWA 1986). Abb. 2 zeigt das für die Krautschicht mitteleuropäischer Laubmischwälder. Störung wird durch die durchschnittliche "Dynamikzahl" der Arten jeder Aufnahme, die ihnen nach ihrer schwerpunktmäßigen Verteilung auf Gesellschaften unterschiedlicher Umweltdynamik - das heißt Wechsel günstiger und ungünstiger Bedingungen (WESTHOFF 1976) - zugewiesen wurde, indiziert.

Was die zur Diskussion stehende Frage angeht, so scheint das Ergebnis jede der beiden konträren Positionen partiell zu bestätigen und ihr partiell zu widersprechen. Erstens spricht es gegen die Immunitätstheoretiker: Störung reduziert wohl im allgemeinen die Artenvielfalt gar nicht, sondern erhöht sie (zunächst). Zweitens spricht es gegen ihre Kritiker: Anders als bei Inseln ist im Hinblick auf gestörte Gesellschaften/Gebiete die durch die höheren Anteile an Hemerochoren nahegelegte Annahme, sie seien weniger resistent gegen diese, nicht durch den Hinweis zu entkräften, das könnte wegen niedrigerer Gesamtartenzahl ein Artefakt sein, denn die Gesamtartenzahl ist gar nicht niedriger.

II. Die anthropogen beeinflussten, gestörten Gebiete seien wegen der ökonomischen Interessen an ihnen intensiver beobachtet worden, deshalb habe man hier lediglich mehr biologische Invasionen *entdeckt*. - Für das Verhältnis von Agrargebieten und relativ unberührten Gebieten außerhalb Europas mag das zutreffen. Für das Verhältnis urban-industrieller und ländlicher Gebiete in Europa gilt es nicht, denn Städte erweckten erst spät die Aufmerksamkeit der Ökologen (und werden auch jetzt noch vergleichsweise wenig beachtet). Die oben genannte Beziehung zwischen Artenzahl und stadtspezifischen Störungseinflüssen, die einer lange Zeit für selbstverständlich gehaltene Auffassung widerspricht und doch (für Pflanzen) leicht zu ermitteln ist, wurde dementsprechend erst in jüngerer Zeit erkannt.

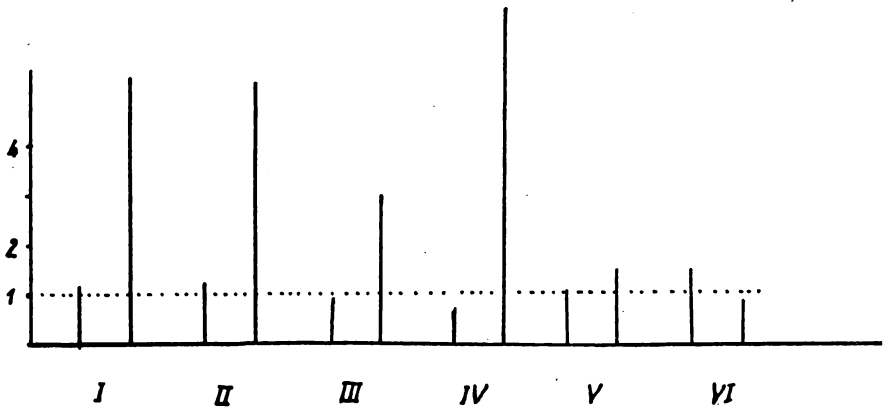


Abb. 3: Verhältnis der Zahl der Gesellschaften mit höherer zu der mit geringerer Stetigkeit der Wald- (Querco-Fagetea, Quercion robori-petraeae, 1. Säule) bzw. Ruderalarten (Artemisietea-KC, Arction, Chenopodietea, Plantaginetea, 2. Säule) in Aufnahmen mit *Impatiens parviflora* (Mitteleuropäische Waldgesellschaften: I bodensaure Eichenmischwälder, II ärmere Buchenwälder, III reichere Buchenwälder, IV Eichen-Hainbuchenwälder, V Erlen-Edellaubholz-Auenwälder, VI Weiden-Auengehölze; nach TREPL 1984).

Täuschen stärkere Einführung und Einschleppung höhere Invasibilität gestörter Systeme vor?

III. Es gebe viel mehr absichtliche Einführungen (von Insekten) in Agrarsysteme (= gestörte Systeme), so daß die höhere Zahl von Invasionen in gestörten Systemen keine Folge störungsbedingter Invasibilitätserhöhung sein müßte. Der Test bestünde in der Untersuchung natürlich gestörter Habitate.

Man kann hinzufügen, daß das auch für Pflanzen ebenso gilt, auch für gestörte nicht-agrarische Systeme, und auch im Hinblick auf unabsichtliche Einschleppungen.

Außer der Untersuchung natürlich gestörter Habitate wäre auch die Untersuchung anthropogen unterschiedlich stark gestörter Gebiete möglich, in denen die Ausbreitung der hemerochoren Arten bereits so weit vorangeschritten ist, daß Flächen, die von ihnen noch frei sind, dies mit einiger Wahrscheinlichkeit nicht dem Ausbreitungszufall verdanken. Dies wurde (in TREPL 1984) bei der Auswertung des pflanzensoziologischen Aufnahmемaterials im Hinblick auf die *Impatiens parviflora*-Einbürgerung explizit berücksichtigt (s.u.). In den meisten Gesellschaften ergab sich ein durch das stärkere Hervortreten gewisser Artengruppen (z.B. Ruderalarten, s. Abb. 3) angezeigter stärkerer Störungseinfluß in den Beständen, die *Impatiens* enthalten. Daß die Anzahl der Hemerochoren und insbesondere der Neophyten an den stärker anthropogen beeinflussten Standorten höher ist (Abb. 4), wird sicher auch dann noch gelten, wenn diejenigen Arten abgezogen werden, die aus ausbreitungsgeschichtlichen Gründen die Standorte geringerer Hemerobie noch nicht erreicht haben. Da die Daten, auf denen die Abbildung beruht, aus einer einzigen Stadt stammen, dürfte sich die Differenz ohnehin in Grenzen halten.

Die Rolle des Habitats und die Rolle biotischer Interferenzen

IV. Auf Inseln und in Agrargebieten gebe es mehr eingeführte Pflanzenarten als auf Kontinenten und in naturnahen Gebieten, was für Insekten eine Erhöhung der Habitatvielfalt bedeute. Es sei also nicht fehlende Konkurrenz, Predation oder Parasitismus, also fehlende biotische Resistenz, was den fremden Arten die Ansiedlung erlaubt, sondern ein Hinzufügen neuer Ressourcen. - Es ist zum einen fraglich, ob Störung, insofern sie Ursache von Invasibilitätserhöhung sein soll, etwas anderes überhaupt meinen kann (vgl. HOBBS 1989), als daß durch Beseitigung von Konkurrenten oder durch Hinzufügung neuer Elemente Ressourcen (oder Raum) verfügbar werden (s.u.). Zum anderen verweist dieser Einwand Simberloffs wieder auf eine begriffliche Unzulänglichkeit der gesamten Debatte: Der Einwand zielt ja darauf zu zeigen, daß es nicht auf die biologischen Interferenzen und speziell auf die Konkurrenz ankomme, sondern auf das Habitat. Dieses kann aber, da aus Pflanzen bestehend, selbst wieder ein

Resultat von Einwanderungsprozessen sein. (Auch wenn nur von eingeführten Kulturpflanzen die Rede ist: auch die Anzahl der eingeschleppten und dann verwilderten Pflanzen ist auf Inseln, in Agrargebieten und anderen anthropogen stärker beeinflussten Gebieten höher). Darum stellt sich erneut die Frage des Verhältnisses der Wirkung von Habitat und biotischen Interferenzen. Das heißt, man verschiebt das Problem nur. Tatsächlich hat die Frage nach jenem Verhältnis nur Sinn, wenn man sie auf die Biozönose bezieht statt auf Artengruppen in dieser (noch dazu auf taxonomische wie Insekten). Dann wäre es aber wohl besser, statt von Habitat von abiotischer Umwelt ("Standort") zu sprechen und ihr *alle* biotischen Interaktionen (auch die zwischen Insekten und Pflanzen) gegenüberzustellen. - Für Pflanzen ist es unvergleichlich viel sicherer als für Tiere, daß die Rolle der Konkurrenz für das Zustandekommen von Artenverbindungen von herausragender Bedeutung ist. Das wird im folgenden Punkt behandelt.

Sind biotische Interferenzen für den Erfolg von Pflanzen-Invasionen nebensächlich?

V. Konkurrenz, Predation und Parasitismus seien für das Fehlschlagen von Invasionen (bei Insekten) selten ursächlich.

In welchem Maße Predation und Parasitismus für das Fehlschlagen von Pflanzen-Invasionen ursächlich sind, läßt sich wohl zur Zeit nicht sagen. Mir ist kein Fall bekannt, in dem ein Einbürgerungsmißerfolg nachweislich diesen Faktoren geschuldet wäre. *Daß* sie jedoch eine *Rolle* spielen, steht außer Zweifel. Nahegelegt wird das durch die völlige oder weitgehende Freiheit neophytischer Pflanzenarten von Insekten, die auf ihnen leben (KOWARIK 1986), während die gleichen Pflanzen in ihrer Heimat einer Vielzahl von Insekten Nahrung bieten, z.B. *Ginkgo biloba*, *Platanus hybridus*, *Solidago spp.* (RÜDENAUER, RÜDENAUER & SEYBOLD 1974, ZWÖLFER 1973, KOWARIK 1986). Ähnlich unterschiedlich ist die Eignung einheimischer und nichteinheimischer Gehölze als Nahrungsgrundlage für Vögel (Tab. 1 und 2 in KOWARIK 1986).

Solche Befunde sagen aber noch nichts darüber aus, ob die dadurch bedingte Vitalitätsdifferenz der Pflanzen (oder, beim Reduzieren der Samen beispielsweise durch Vögel, die Differenz in der populationsbezogenen Konkurrenzkraft) in irgendeiner relevanten Beziehung zum Invasionserfolg steht. Doch zeigen die Ergebnisse biologischer Kontrolle, daß Predation und Parasitismus tatsächlich in der Tat in der Lage sind, die Ausbreitung fremder Pflanzenarten zu behindern und damit im Prinzip, daß sie, zu einem frühen Zeitpunkt wirkend, die Invasion auch verhindern könnten. 25-40% diesbezüglicher Prognosen erwiesen sich als Erfolge (JULIEN 1982, zit. n. GROVES 1989; über den Erfolg

wurde im wesentlichen nach ökonomischen Kriterien geurteilt). Bekannte Beispiele sind das Zurückdrängen von *Opuntia* spp. durch *Cactoblastis cactorum* in Australien und Südafrika und von *Hypericum perforatum* durch *Chrysolina quadrigemina* in Australien, West-Nordamerika, Chile und Südafrika (GROVES 1989).

Über die Bedeutung der fraglichen Mechanismen für Erfolg und Mißerfolg von realen Invasionen sagen aber auch diese Befunde nichts aus. Es handelt sich um absichtliche Einführungen von eigens ausgewählten Parasiten und Freßfeinden aus der Heimat der bekämpften Arten. Hinzu kommen Beispiele, wo auf unbeabsichtigte Weise Parasiten und Predatoren den Pflanzen in die neue Heimat folgten. (Die Uridinee *Puccinia komarowii* folgte ein Jahrhundert nach der Ersteinführung von *Impatiens parviflora* nach Mitteleuropa ihrer Wirtspflanze nach und breitete sich dann im Verlaufe von zwei Jahrzehnten über den größten Teil von deren synanthropischem Areal aus, RAHAULA 1951, TREPL 1984. Ob dies allerdings einen Einfluß auf den Invasionserfolg von *Impatiens* hat, ist ungewiß. Beobachtet wurde ein Befall von 10-40 % der Individuen des Bestandes, die allerdings zum großen Teil daran nicht sterben, s. ebd. *Bromus tectorum* ist im westlichen Nordamerika überaus erfolgreich, obwohl bis zu 48 % eines Jahrgangs durch Befall mit einem Rostpilz sterben, MACK & PYKE 1983, 1984. Weitere Beispiele in KLAUSNITZER 1987). Zur Debatte steht aber primär, ob Parasiten und Predatoren in den Ökosystemen der neuen Heimat bereits *anwesend* sind, die diesen biotische Resistenz verleihen. Gezeigt ist jedoch nur, daß in manchen Fällen das *Hinzufügen* von Arten die Resistenz gegen die Invasion von Arten erhöht. Es handelt sich zudem um die Wirkung *bestimmter* Arten auf *bestimmte* andere. Auf einen *generellen* Zusammenhang zwischen Artenvielfalt und Resistenz lassen die genannten Beobachtungen keine Schlüsse zu.

Diese These allerdings gründet sich auf einen vermuteten Zusammenhang zwischen Konkurrenz und Nischendifferenzierung, und der Nachweis einer großen Bedeutung anderer Interaktionen, insbesondere Predation und Parasitismus, dürfte eher gegen sie sprechen (vgl. Beiträge in STRONG et al. 1984). Es gäbe dann (gegen SIMBERLOFFs Intention, gewissermaßen als schwächere Variante der von ihm bekämpften Auffassung) zwar biotische Resistenz, aber sie könnte, anders als die starke Variante der Resistenz-Theorie behauptet, ohne jede Beziehung zur Artenzahl sein. Hingewiesen sei auch darauf, daß im mathematischen Modell unter bestimmten Bedingungen ganz kontraintuitiv sich eine *positive* Beziehung zwischen Zahl der Predatoren und Invasibilität ergibt (PIMM 1989).

Hinzuweisen ist schließlich darauf, daß die Unterscheidung zwischen Predation und Konkurrenz bei Pflanzen erheblich problematischer ist als bei Tieren: Sie werden in der Regel nicht gefressen, sondern befressen mit dem Resultat

der Verringerung ihrer Konkurrenzkraft, und die Entscheidung über den Invasionserfolg spielte sich letzten Endes dann doch auf dem Felde der Konkurrenz zwischen Pflanzen ab. Auch hier zeigt sich wieder die Notwendigkeit einer problemadäquateren Fassung der Begriffe.

Zur Rolle der Konkurrenz

Was ist nun die Rolle der *Konkurrenz* im Kontext der Resistenzfrage? Die Vorbehalte SIMBERLOFFs stützen sich auf eine seit 1 1/2 Jahrzehnten wachsende generelle Kritik an der Theorie der konkurrenzbedingten Nischendifferenzierung (s.o.). Diese Kritik hat aber in der Pflanzenökologie eine andere Tendenz als in der Tierökologie:

Während es in dieser fraglich geworden ist, ob in vielen oder den meisten Tiergesellschaften Konkurrenz *überhaupt* eine wichtige Rolle spielt (s. z.B. WIENS 1984, PRICE 1984b), steht für die Pflanzengesellschaften die überraschende Bedeutung der Konkurrenz in den allermeisten Gesellschaften außer Zweifel. Die elementarsten Tatsachen der Pflanzenverbreitung und -vergesellschaftung, insbesondere die Differenz zwischen physiologischer und ökologischer Amplitude, blieben sonst ein Rätsel (vgl. ELLENBERG 1982). Auch zahlreiche Phänomene, die im Zusammenhang mit der Invasion von Pflanzen stehen, zeigen ihre Bedeutung. Beispielsweise die Tatsache, daß es in vielen Fällen gelingt, gezielt konkurrierende Pflanzen zur Kontrolle landwirtschaftlich schädlicher Neophyten einzusetzen, wie *Pennisetum clandestinum* gegen *Eupatorium*-Arten in australischem Weideland (AULD & MARTIN 1975, zit. n. GROVES 1989). Abb. 5 und 6 zeigen die Wirkung der Konkurrenz der Krautschichtarten und der Baumwurzelkonkurrenz auf verschiedene Stadien der Entwicklung des Neophyten *Impatiens parviflora* in einem naturnahen Laubwald und in einem Fichtenforst. Es konnte also experimentell nachgewiesen werden, daß das Scheitern der Einbürgerung in einem Bestand (Abb. 6) konkurrenzbedingt ist. Auch für das Zurücktreten einheimischer Arten in Beständen mit Massenaufreten gewisser Invasoren ist außer der Konkurrenz keine Ursache erkennbar. Abb. 7 zeigt den Rückgang der Krautschicht-Artenzahl mit der Zunahme der Deckung des Neophyten *Prunus serotina*. Dichter Jungwuchs dieser Art kann die Naturverjüngung der Bäume erheblich behindern (STARFINGER 1990). Verwilderte Hochstauden amerikanischen oder ostasiatischen Ursprungs wie *Aster spp.*, *Rejnoutria japonica*, *Impatiens glandulifera*, *Solidago spp.*, *Rudbeckia laciniata* und insbesondere *Helianthus tuberosus* verursachen bei Massenaufreten an Flußufern oft ein nahezu völliges Verschwinden der einheimischen Pflanzenarten (LOHMEYER 1969, 1971, KOWARIK & SUKOPP 1986).

Wenn also auch die Bedeutung der Konkurrenz im allgemeinen und bezüglich des Invasionsgeschehens im besonderen bei Pflanzen nicht zu bezweifeln

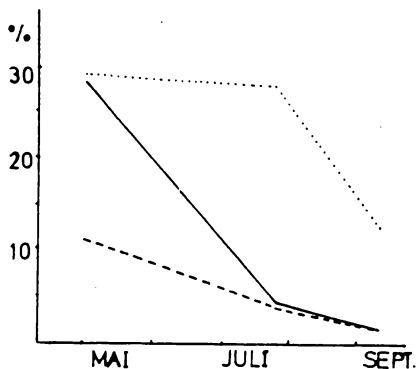


Abb. 5: Aussaatversuche im Laubwald (Kottenforst, Bonn). *Impatiens parviflora*-Pflanzen in % der ausgesäten Samen (Aussaat Herbst 1975; aus TREPL 1980).

auf unbehandeltem Boden (2640 Samen)

auf gelockertem Boden (100 Samen)

auf Flächen mit durchtrennten Baumwurzeln (100 Samen)

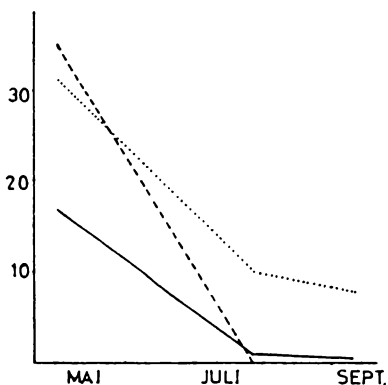


Abb. 6: Aussaatversuche im Fichtenforst (Kottenforst, Bonn). *Impatiens parviflora*-Pflanzen in % der ausgesäten Samen (Aussaat Herbst 1975; aus TREPL 1980).

auf unbehandeltem Boden (400 Samen)

auf gelockertem Boden (100 Samen)

auf Flächen mit durchtrennten Baumwurzeln (100 Samen)

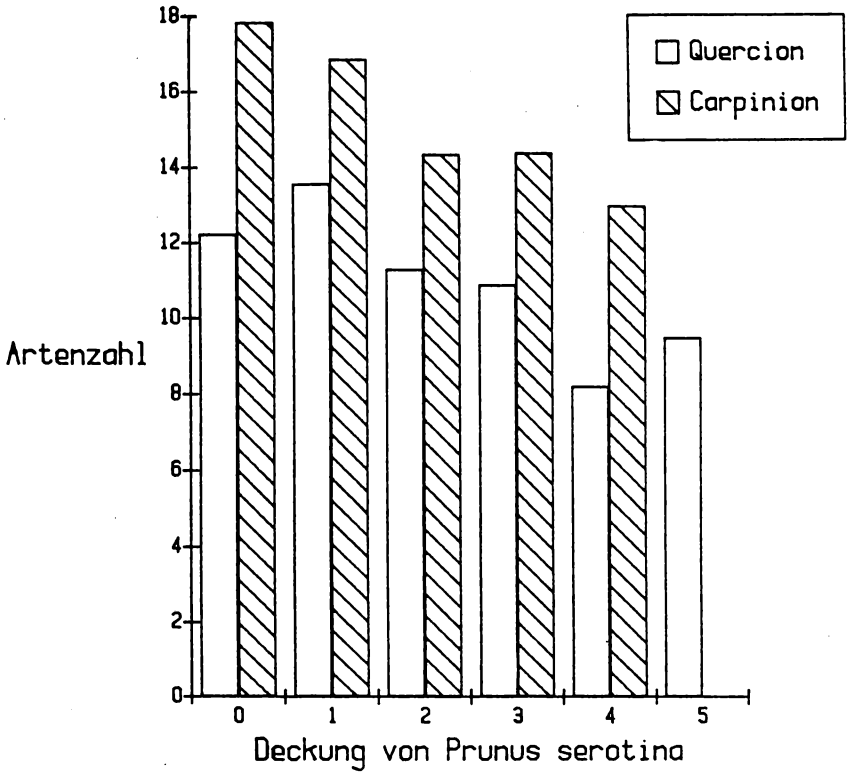


Abb. 7: Artenzahl der Krautschicht in Beziehung zur Deckung von *Prunus serotina* in der Baum- und Strauchschicht (342 Aufnahmen; aus STARFINGER 1990).

ist, so stellt sich doch die Frage nach der Art ihres Wirkens. Die generelle Kritik an der klassischen Konkurrenztheorie richtet sich, bezogen auf Pflanzen, auf die Behauptung, Konkurrenz hätte Nischendifferenzierung zur Folge. Deren Folge sei das Ansteigen der Artenzahl bis zu einem Gleichgewichtszustand, in dem die Gesellschaft dann *wegen* ihrer zahlreichen, quasi dicht gepackten und mit ihren Nischen genau ineinandergefügten Arten (s.o. die Puzzle-Analogie) immun gegen das Eindringen weiterer Arten ist. Die Kritik (HUBBELL & FOSTER 1986, s.a. TREPL 1990a) läuft darauf hinaus, daß die Wirkung der Konkurrenz nicht differenzierend sei, sondern im Gegenteil zu Anpassung an Durchschnittsbedingungen und damit in Richtung einander immer ähnlicher werdender Arten tendiere. Für die Annahme einer Immunität artenreicher Gesellschaften, insbesondere tropischer Regenwälder, gibt es nach dieser Theorie keinen Grund. Das (weitgehende) Fehlen von Invasionen wird im wesentlichen als durch die extreme Langsamkeit der Invasions- und Aussterbeprozesse vorgetäuscht erklärt.

Erklärt ist damit aber nicht der Unterschied zwischen diesen Waldgesellschaften und z.B. gewissen Flußufergesellschaften: In dem einen Fall laufen die Invasionen unmerklich langsam ab, in dem anderen werden die Gesellschaften innerhalb weniger Jahre durch Neophyten völlig umgewandelt. Nehmen wir an, die Theorie der konkurrenzbedingten Nischendifferenzierung bis hin zu artenreichen, gesättigten, immunen Gesellschaften im Gleichgewicht erwiese sich tatsächlich als unzutreffend (bei Pflanzengesellschaften!) und alle Gesellschaften wären prinzipiell invasibel: Jener Zeitunterschied wiese darauf hin, daß der Begriff unterschiedlicher biotischer Resistenz dennoch durchaus sinnvoll sein kann (falls unterschiedliche Einwanderungsraten und abiotische Umweltverhältnisse ausscheiden).

Sättigung und Ressourcenteilung

Eine Theorie hätte wohl zunächst folgende Unterscheidungen zu treffen:

1. Die Gesellschaft kann

- (a) mit Individuen oder *Biomasse* "gefüllt" sein, oder aber
- (b) mit *Arten* "gesättigt" (vgl. PIMM 1989).

2. Ressourcen können

- (a) *uniform* und damit qualitativ nicht unterteilbar sein (z.B. die Bodenoberfläche als "Ressource" für die Keimung), oder sie sind (b) qualitativ *teilbar* (z.B. Pflanzen, deren verschiedene Teile verschiedenen Tierarten als Nahrung dienen können) (SCHOENER 1986b).

Der Fall 1a/2a im folgenden "Typ a") dürfte bei Pflanzengesellschaften verglichen mit Tiergesellschaften weit überwiegen. Pflanzen eines Bestandes

(oder zumindest einer Synusie) haben relativ gleichartige Bedürfnisse an Licht, Wasser und Nährstoffe, und das sind im genannten Sinn uniforme, qualitativ nicht teilbare Ressourcen.² Offenheit für Invasoren hängt dann nicht von der Zahl der Arten ab - eine einzige konkurrenzkräftige Art kann den Platz, von dem aus die Ressourcen genutzt werden können, ebensogut besetzen - sondern allenfalls von der Zahl der Individuen, auf jeden Fall aber von Deckungsgrad und Biomasse. Diese, und nicht die Zahl der Arten oder deren Kombination, sind nach REJMANEK (1989) der beste Index für die Resistenz, und offener Raum ist "the only real factor". Es müßte sich zeigen lassen, daß ein Typ von Störung, der nicht Arten aus einer Gesellschaft entfernt sondern Individuen (oder sie zumindest schwächt), so daß gegebenenfalls aufgrund der Brechung der Dominanzwirkung sich die Artenzahl *erhöht*, die Invasion erleichtert. D.h. die *artenreicheren* Bestände einer Gesellschaft wären die weniger resistenten. Allerdings wäre nicht die höhere Artenzahl die Ursache der Invasibilität (wie sie in der klassischen Theorie die Ursache der Resistenz ist). Vielmehr ist die Artenzahl hoch, weil die Gesellschaft *durch* die Störung aufnahmefähig für Arten wird, ohne daß sie vorher Arten verloren haben müßte. (In der klassischen Theorie wird sie ebenfalls durch Störung invasibler, aber nur, weil sie durch die Störung Arten verliert. Sie muß erst arm an Arten werden, um dann - falls sie zur Verfügung stehen - neue aufnehmen zu können.)

Der Test bestünde darin, Gesellschaften unter gleichen Umweltbedingungen mit unterschiedlicher Artenzusammensetzung und Artenzahl (bedingt z.B. durch die Forstwirtschaft oder durch die Dynamik der Vegetation selbst) auf ihren Widerstand gegen fremde Arten zu prüfen, z.B. durch Einsaat. Man kann wohl voraussagen, daß bei geschlossenen Beständen die Unterschiede gering sein werden.³ Allerdings wäre damit noch nichts über langfristige Prozesse gesagt, wie sie sich z.B. beim Eindringen der Buche in mitteleuropäische Wälder abspielten.

Daß der auf die Schaffung offenen Raumes gerichtete Störungstyp relevant für das Eindringen von Hemerochoren ist, steht außer Frage; es ist durch eine Vielzahl von Beobachtungen bestätigt. Gerade die meisten der überaus zahlreichen Neophyten urban-industrieller Ökosysteme, aber auch die meisten Archäophyten wären natürlich ohne die anthropogene Entstehung offenen Bodens nicht in der Lage gewesen, sich in ihrem neuen Heimatgebiet anzusiedeln. Das gilt nicht nur für die zahlreichen Neophyten, die an Gesellschaften gebunden

2) Dies ist der Hauptgrund für die bei Pflanzen anders als bei vielen Tiergesellschaften entscheidende Rolle der Konkurrenz, s.o.; Richardson 1980, Crawley 1987.

3) Sofern sich plausibel machen ließe, daß sich die Einwanderungsraten nicht unterscheiden - etwa bei eng benachbarten Beständen unterschiedlicher Artenzusammensetzung - ließe sich der Test auch ohne experimentellen Eingriff, nur durch Beobachtung, durchführen.

sind, welche allein unter der Bedingung starker anthropogener Störung existenzfähig sind, z.B. *Sisymbrium*. Auch manche, die in Gesellschaften eindringen, die Teil der potentiellen natürlichen Vegetation sind (Agriophyten), sind auf die (im allgemeinen anthropogene) Entstehung offenen Bodens angewiesen. *Rumex trianguilivalvis* z.B., Agriophyt insofern, als er vor allem im Agropyro-Rumicion vorkommt, siedelt in Berlin fast nur an kanalisierten Ufern, bevorzugt an neu angelegten Böschungen, in Hamburg vor allem auf Sandinseln, meist aus Baggergut (SUKOPP & SCHOLZ 1965).

Die Vermutung größerer Invasibilität artenreicher Bestände einer Gesellschaft (wobei, es sei noch einmal betont, der Artenreichtum nicht die Ursache der Invasibilität ist), deckt sich mit folgendem Befund:

848 Vegetationsaufnahmen mitteleuropäischer Laubmischwälder aus Gebieten, in denen *Impatiens parviflora* seit längerem eingebürgert und weit verbreitet ist (also kaum mehr aus Gründen des Ausbreitungszufalls manchen Beständen fehlt), wurden 63 verschiedenen Pflanzengesellschaften zugeordnet. In jeder dieser Gesellschaften kommt der Neophyt in einigen Aufnahmen vor, in einigen nicht. Die Diversität nach SHANNON war in 42 Gesellschaften in den Aufnahmen höher, die *Impatiens* enthielten; nur in 21 Gesellschaften war sie in den Aufnahmen ohne diese Art höher (TREPL 1984).

CRAWLEY (1987) schreibt, daß Botaniker mit "leerer Nische", die Invasoren besetzen könnten, leeren Raum meinen, Zoologen hingegen ungenutzte Ressourcen. Etwas präziser (denn der leere Raum ist ja für die Pflanzen nur deshalb von Nutzen, weil sie dort ungenutzte Ressourcen finden) könnte man sagen: Im Hinblick auf Gesellschaften vom Typ 1b/2b (im folgenden "Typ b"), der offenbar unter Tiergesellschaften häufiger ist, bezieht sich "leere Nische" auf etwas Abstraktes: In dem multidimensionalen Hyperraum, als den man die ökologische Nische beschrieben hat (HUTCHINSON 1959), ist ein Platz frei. Im Hinblick auf Gesellschaften vom Typ a, der offenbar unter Pflanzen häufiger ist, bezieht sich "leere Nische" auf etwas Räumlich-Konkretes: An bestimmten Stellen im Raum sind Ressourcen verfügbar, die, allgemein gesehen, in der betreffenden Gesellschaft durchaus genutzt werden (nämlich an anderen Stellen), weshalb die Nische "an sich" besetzt ist.

Invasion und leere Nischen

Spielt Typ b - qualitativ teilbare Ressourcen - bei Pflanzen überhaupt eine nennenswerte Rolle? Wäre es so, hieße das in der Konsequenz: Erstens würden geeignet spezialisierte Invasoren aus dem Verschwinden einheimischer Arten prinzipiell einen Vorteil ziehen, denn anders als bei Typ a könnte die entste-

hende Lücke von den bereits anwesenden Arten nicht oder nur schlecht genutzt werden. Zweitens kann es von vornherein leere Nischen geben.⁴

Es scheint bei Pflanzengesellschaften zwei häufige Fälle dieses Typs b zu geben:

1. Gesellschaften, deren abiotische Umwelt einen Gradienten oder ein Mikromosaik darstellt, insbesondere die als *limes divergens* oder *ecoclimate* beschriebenen Grenzsituationen (van LEEUWEN 1966). Hier sind die Ressourcen in einem Teil des Gradienten oder Mosaiks nicht prinzipiell von allen anwesenden Arten nutzbar. Das Eliminieren einer Art würde im "Nischen-Hyperraum" eine Lücke hinterlassen. Artenreichtum, soweit er ein der Umwelt-Heterogenität entsprechender ist, müßte die Resistenz erhöhen.⁵

2. Durch die räumliche Struktur schaffen sich Pflanzenbestände (insbesondere mehrschichtige) selbst qualitativ teilbare Ressourcen. Denn wenn auch z.B. um den Faktor Licht alle Pflanzen konkurrieren, so ist es doch im Wald nicht uniform und qualitativ unteilbar, wie für Typ a gefordert; die diesbezügliche Nische der Waldbodenpflanzen ist eine andere als die der Bäume. Weit uniformer ist die Ressource Wasser bzw. sind die Ansprüche an sie (es gibt kaum trockenheitsliebende Pflanzen). Doch bedingt z.B. die unterschiedliche Wurzelmorphologie, daß Wasser in verschiedener Bodentiefe für verschiedene Arten unterschiedlich verfügbar ist, so daß die Ressource Wasser doch qualitativ teilbar wird. Auf diese Weise erklären sich Fälle, wo Neophyten in Pflanzengesellschaften eindringen, ohne daß vorher durch Störung "Platz geschaffen" worden wäre (Störung erhöht die Invasibilität durch Erhöhung der Verfügbarkeit einer limitierenden Ressource, HOBBS 1989), und ohne daß sie mit den vorher anwesenden Arten konkurrieren. Unter der Bedingung genereller Uniformität und qualitativer Unteilbarkeit der Ressourcen wäre das nicht möglich. Bei *Impatiens parviflora* ist das ein häufiger Fall, z.B. in Buchenwäldern auf flachgründigen Böden mit im Sommer oft angespannten Wasserverhältnissen. Hier schließt die Wurzelkonkurrenz der Buche die tieferwurzelnden Krautschichtarten aus. Die einheimische Flora weist keine für diesen Standort geeigneten flachwurzelnden Arten auf und nur für *Impatiens* steht in den obersten, nicht von den Bäumen durchwurzelten Bodenschichten genügend Wasser zur Verfügung. Entsprechend verhält es sich in manchen Fichtenforsten (TREPL 1980). Ähnliches gilt für den Archäophyten *Poa bulbosa*, der oft in

4) Der für den Typ (a) bezeichnende Mechanismus der Erhöhung der Invasibilität durch Schaffung von freiem Raum spielt natürlich auch hier eine Rolle, nur das Umgekehrte gilt nicht.

5) Der Artenreichtum entsteht hier (primär) nicht auf die Weise, die die Modelle der klassischen Nischendifferenzierungs-Konkurrenz-Theorie beschreiben. Er ist ein Effekt der Umwelt-Heterogenität.

Reinbeständen unter Bäumen wächst, wo der Boden nach dem Einziehen von *Poa* im Frühsommer völlig vegetationsfrei bleibt (SUKOPP & SCHOLZ 1968).

Störungen verhindern Invasionen

Die Annahme diskreter Nischen, qualitativ teilbaren Ressourcen zugeordnet, ist auch nötig zur Erklärung von Fällen, in denen Störung Invasionen *verhindert* (MOONEY & DRAKE 1989, HOBBS 1989). Abb. 3 zeigt, daß in Waldgesellschaften unter von Natur aus wenig dynamischen Umweltverhältnissen (= geringe natürliche Störung) die *Impatiens parviflora* enthaltenden Bestände reich an Ruderalarten sind, was als Hinweis auf Störung zu interpretieren ist. In Weidenauen, die von Natur aus stärkerer Störung unterworfen sind, treten hingegen die Ruderalarten in den *Impatiens* enthaltenden Aufnahmen relativ zurück, wohingegen die weniger störungsresistenten Waldarten zunehmen. Wie es scheint, liegen die am stärksten gestörten Standorte in den Weidenauwäldern außerhalb der Nische (Realnische!) von *Impatiens*, zu deren Bestimmung das Ausmaß an Störung gehört (d.h. die zeitliche Variabilität in der Verfügbarkeit von Ressourcen).

Im Sinne einer Verhinderung von Invasionen durch Störung können auch die zahlreichen Fälle interpretiert werden, in denen hemerochrome Arten in Gesellschaften geringeren anthropogenen Einflusses ihren Schwerpunkt haben (In den Tab. 26 und 27 in KOWARIK (1988) sind die Hemerobieamplituden Westberliner Archäophyten und Neophyten aufgelistet; *Allium paradoxum* z.B. kommt nur in den Stufen 1-5 vor und meidet die stark beeinflussten und im allgemeinen auch stark gestörten Stufen 6-9).

Zusammenfassung: Zwei Typen von Resistenz

Es gibt also bei Pflanzengesellschaften sowohl einen Typ der biotischen Resistenz (Typ a), bei dem die Invasibilität unabhängig von der Artenzahl sein dürfte, und einen anderen (Typ b), bei dem Invasion in der Besetzung diskreter Nischen aus einem in der Gesellschaft vorhandenen Spektrum besteht und bei dem darum eine Abhängigkeit der Resistenz von der Artenzahl gegeben sein müßte. Oder, vorsichtiger ausgedrückt, da es sich bei beiden Typen ja nur um Grenzfälle handelt und zudem andere Mechanismen als die hier angesprochenen auch noch von Bedeutung sind (s.u.): Die Pflanzengesellschaften zeigen Züge beider Typen, wobei relativ zu Tiergesellschaften dem Typ a eine viel größere Bedeutung zukommt. Ob er *innerhalb* der Pflanzengesellschaften wirklich überwiegt, läßt sich meines Erachtens zur Zeit nicht sagen; es ist ja auch unklar, wie man das messen sollte. BAKERS (1965) Eigenschaften idealer Kolonisatoren korrespondieren mehr oder weniger dem Typ a: Sie begünstigen vor

allein die rasche Besiedlung von "Raum-Nischen" und ihre kraftvolle Verteidigung resp. die Expansion. NEWSOME & NOBLE (1986) widersprechen BAKER und behaupten, die meisten Invasoren seien Spezialisten, was dem Typ b entsprechen würde. Wie kompliziert der Fall im Einzelnen ist, zeigt das nun schon mehrmals angeführte Beispiel von *Impatiens parviflora*: Sie wird, je nach Umständen, durch Störung gefördert oder behindert, besetzt leere Nischen oder verdrängt indigene Arten (z.B. *Impatiens noli tangere*). In TREPL (1984) sind noch weitere Fälle angeführt, wo das Verhalten der Art (in Abhängigkeit insbesondere von der Gesellschaft, in die sie eindringt), bereits als "Gesetze" der biologischen Invasion aufgestellte Sätze sowohl bestätigt als auch widerlegt. Das weist auf den geringen Wert allgemeiner, also nicht maßgeschneiderter Prognosen auf diesem Gebiet hin.

"Aggressivität"

VI. Artenarme Gebiete sollen geringe biotische Resistenz besitzen, artenreiche und darum resistente sollen gute Invasoren (gewissermaßen "trainierte Arten") hervorbringen. Die aufgrund dieser These zu erwartenden Unterschiede in den Invasionserfolgen Kontinent --> Insel, Insel --> Insel, Insel --> Kontinent und Kontinent --> Kontinent lassen sich (für Insekten) aber nicht bestätigen.

Hier geht es primär nicht um die Resistenz von Gesellschaften, sondern um die Fähigkeit von Arten, sie zu brechen, um ihre "Aggressivität".

Man könnte nun versuchen, eine entsprechende Untersuchung, wie sie SIMBERLOFF für das Verhältnis von Kontinenten und ozeanischen Inseln anstellte, für das Verhältnis von ungestörten und gestörten (oder auch artenreichen und artenarmen) Gebieten bzw. Gesellschaften durchzuführen. Der Einwand, anders als für Insekten, wo das umfangreiche Material der absichtlichen Einführungen zum Zwecke der biotischen Kontrolle zur Verfügung steht, fehlten bei Pflanzen die Daten, wäre wohl zu entkräften. Es liegen durchaus für manche Länder Angaben über die Anzahl eingeführter Pflanzenarten und über die Anzahl der Einbürgerungen vor (für Mitteleuropa s. SUKOPP 1976). Von einem Großteil dieser Arten kann man prinzipiell wissen, ob sie von gestörten oder ungestörten Standorten stammen. Es lassen sich aber einige Einwände dahingehend formulieren, daß sich die Frage durch statistische Untersuchungen der hier diskutierten Art gar nicht entscheiden läßt.

Sind Einwanderungs- oder Einbürgerungsbedingungen entscheidend?

Das Problem liegt darin, daß die Einführung/Einschleppung in ein Gebiet sehr wenig bedeutet im Hinblick auf *Gesellschaften*. SCHROEDER (1972) hat ge-

zeigt, daß nordamerikanische Waldbodenpflanzen die für sie geeigneten Standorte in mitteleuropäischen Laubmischwäldern so selten erreichen, daß für ihr Fehlen in diesen keine biotische Resistenz angenommen werden muß. Auch wenn sie in europäischen Gärten gezogen werden, ist doch aufgrund ihrer natürlichen und anthropogenen Ausbreitungsmöglichkeiten kaum eine in der Lage, an die Orte vorzudringen, wo sie sich ohne menschliche Hilfe auf Dauer halten könnte (vgl. auch WILLIAMS 1964, ORIANS 1986). Die Bedeutung dieses Umstands zeigt sich auch darin, daß manche Arten lange Zeit in Kultur verbleiben, um erst später zu verwildern bzw. um von ihren ersten Einbürgerungsstellen in und in der Nähe ihrer Anpflanzungsorte in entlegenere oder naturnähere Gebiete bzw. Pflanzengesellschaften vorzudringen, wo, nachdem dort einmal gewisse Populationsgrößen überschritten worden sind, oft explosionsartige Ausbreitung zu beobachten ist. Man hätte sie vorher zu den "fehlgeschlagenen Einbürgerungsversuchen" zählen müssen.

Ein Beispiel ist *Impatiens parviflora* (Abb.8; genetische Veränderungen kann man als relevante Ursachen hier ausschließen). Ein anderes ist *Prunus serotina*, die nach 250 Jahren, in denen sie in Europa im wesentlichen nur angepflanzt vorkam, "explodierte", nachdem sie zur Bodenverbesserung in größerer Menge in für sie geeignete Waldgebiete eingebracht worden war (KOWARIK & SUKOPP 1986, STARFINGER 1990).

Generell kann man vermuten, daß die geringe Anzahl fremder Arten in Spezialisten-Gesellschaften mit extremen Standortfaktoren und enger Amplitude derselben (wie Gesellschaften von Felsstandorten und oligotrophe Moore, manche Trockenrasen; SUKOPP 1962) weniger auf biotische Resistenz dieser Gesellschaften zurückzuführen ist als darauf, daß die geeignet spezialisierten Arten die passenden Gesellschaften nicht "finden". Denn diese sind zum einen ohnehin selten und zum anderen verschwinden sie unter der Bedingung anthropogener Störung rasch und in größerem Umfang als Gesellschaften mit mittleren Ansprüchen. Anthropogener Einfluß ist aber entscheidend für die Ausbreitungschancen.

Es könnte sich also um einen Effekt der Einwanderungsbedingungen und nicht der Resistenz (Einbürgerungsbedingungen) handeln. Den spezialisierten (stenöken) Arten muß darum auch nicht geringere "Aggressivität" zugeschrieben werden. Dies zudem deshalb nicht, weil offenbar dieser Begriff ohne Bezug auf eine bestimmte Gesellschaft gar keinen Sinn gibt: Unter speziellen, extremen Bedingungen sind euryöke Generalisten (wie BAKERs ideal weed) natürlich gar nicht aggressiv; *Impatiens parviflora*, die in 7 Klassen mit 20 Verbänden, welche zum großen Teil zu den verbreitetsten gehören, des BRAUN-BLANQUETschen Systems vorkommt, wirkt tautologischerweise außerhalb dieser Vegetationseinheiten ausgesprochen unaggressiv, wohingegen die auf Mauerfu-

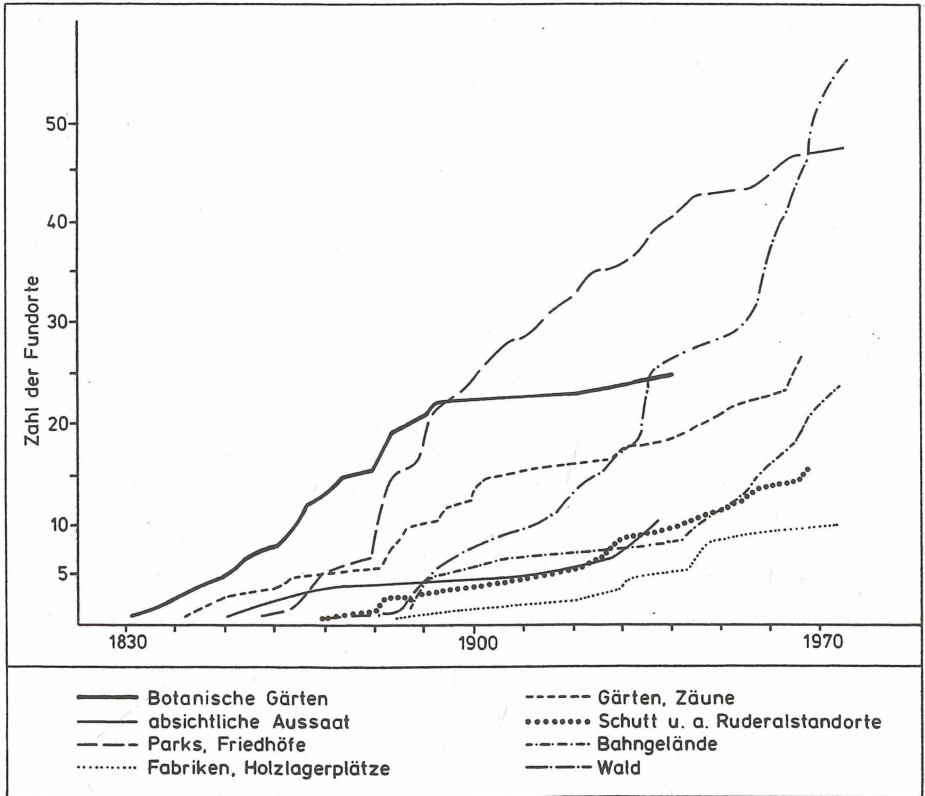


Abb. 8: Karriere von *Impatiens parviflora* vom Gartenunkraut zur Waldbodenpflanze, dargestellt anhand der Fundortmitteilungen in der floristisch-vegetationskundlichen Literatur (nach TREPL 1984).

gen und Felsspalten beschränkte *Cymbalaria muralis* hier - wenn schon - als durchaus angriffslustig bezeichnet werden könnte.

Das Problem scheint also (wieder einmal) darin zu liegen, daß die geeigneten Begriffe fehlen bzw. man falsche, weil essentialistische benutzt: Weder "sind" Arten, sozusagen von ihrem "Wesen" her, aggressiv, noch sind Gesellschaften in diesem Sinne resistent, sondern das ist eine Frage der Relation zwischen beiden.

Unklar ist auch der Sinn der Redeweise, eine Art sei "eingeführt" worden, wenn sie sich auf das Problem des Einbürgerungserfolges bezieht. Für die eine Art kann die Anpflanzung in einer Siedlung diesbezüglich biologisch etwas ganz anderes bedeuten als für ein andere, je nach (unter anderem) Umfang der Anpflanzung, Nähe geeigneter Gesellschaften/Standorte, natürlicher Ausbreitungsfähigkeit, Menge der zum Ansiedlungserfolg erforderlichen Samenproduktion (nach REJMANEK 1989 werden etwa 100000 Samen benötigt, um einen neuen fruchtenden Baum zu erzeugen; bei *Impatiens parviflora* liegt dieses Verhältnis in manchen Gesellschaften bei weniger als 10:1 (TREPL 1984).

Man müßte also von der Ebene großräumiger Statistiken zu detaillierteren Studien übergehen, wie sie etwa KRONENBERG & KOWARIK 1989 zur Naturverjüngung kultivierter Pflanzenarten in Gärten durchgeführt haben; jede nicht verwilderte Kulturpflanze ist ein Beispiel für einen Einführungsfehlschlag (wovüber es ja angeblich keine Informationen gibt, wie immer wieder geklagt wird, z.B. MOONEY & DRAKE 1989, u.v.a.).

Invasionen und Präadaptation

Das Phänomen, daß Kontinente "aggressivere" Arten zu "erzeugen" scheinen, wird aber im allgemeinen doch weniger einfach interpretiert. Nicht die Vielfalt der Arten als solche ist die selektierende Kraft, die "aggressive" Arten ausliest, sondern *spezifische* Mechanismen, insbesondere (bestimmte) Störungen. Auch hier findet man die zwei eben genannten Argumentationsrichtungen, die "essentialistische" und die "relationale":

a) Es *gibt* aggressive Arten, wenn auch nicht, wie gesagt, als Resultat der Evolution in artenreichen Gesellschaften, sondern im wesentlichen von Evolution unter jahrtausendelangem Störungsregime (s. z.B. MACK 1989, LOOPE & MUELLER-DOMBOIS 1989, di CASTRI 1989, dort auch zusätzliche Mechanismen, die den Invasionserfolg der eurasischen Arten zu erklären helfen). Das scheint belegt durch das Vorherrschen gewisser, den Durchsetzungs- oder Ausbreitungserfolg offenbar begünstigender Eigenschaften unter den Neophyten (vgl. BAKER 1965). So bilden etwa die wichtigsten britischen Neophyten alle dichte Bestände, sind also sehr konkurrenzkräftig (CRAWLEY 1987, s.a. GRIME 1979).

b) Entscheidend ist *Präadaption* an bestimmte Bedingungen (*unter anderem* an Störungen). Darum sei es besser, statt generelle Kolonisatoren-Eigenschaften ermitteln zu wollen (BAKER 1965, GRIME 1979, MACARTHUR & WILSON 1967), Gruppen (Syndrome, funktionelle Gruppen) zusammenzustellen, die jeweils unter bestimmten Bedingungen (Gesellschaften) erfolgreich sind (vgl. NEWSOME & NOBLE 1986, NOBLE 1989).

Unter Störung evoluierte (im wesentlichen eurasische) Arten sind erfolgreiche Invasoren nicht generell sondern genau dort, wo in jüngerer Zeit ein ähnliches Störungsregime entstand (ähnlich schon die Kritik von HARRIS und EGLER an den älteren Aggressivitäts-Thesen von HOOKER etc., s.o.). Ein eindrucksvolles Beispiel für die Rolle der Präadaption sind die Adventivarten-Anteile kalifornischer künstlicher Rasen verglichen mit jenen kalifornischer Reisfelder: in ersteren über 70 %, in letzteren weniger als 20 %. Der Grund ist, daß es zu den Rasen keine Entsprechung (sommergrüne terrestrische Gesellschaften) in Kalifornien gibt und darum auch keine präadaptierten einheimischen Arten (BAKER 1986).

Zusammenfassend: Es wohl sinnvoll, statt *den* idealen Kolonisator oder *die* invasible Gesellschaft zu suchen, mehrere Typen auf der Seite der Arten wie auf der Seite der Gesellschaften zu unterscheiden und sie aufeinander zu beziehen, so daß sich gewisse Gruppen ergeben. Eine noch sehr wenig differenzierte Aufteilung könnte die folgende sein:

1. Kompetitiv überlegene Arten; sie können - das ist nichts weiter als eine Tautologie - in jede Gesellschaft eindringen, ob diese nun in Bezug auf den Raum "gefüllt" oder in Bezug auf Nischen "gesättigt" ist oder nicht. (Daß damit zahlreiche Probleme erst aufgeworfen werden, steht außer Frage; man bedenke nur, daß die Konkurrenzüberlegenheit sich im Lebenszyklus ändert und daß das Konsequenzen für die Frage der Bedeutung von "Raum-Nischen" hat). Beispiele sind *Helianthus tuberosus*, *Reynoutria japonica* und andere Flußufer besiedelnde Hochstauden im Cuscto-Convolvuletum (KOWARIK & SUKOPP 1986, SUKOPP & SUKOPP 1989) oder *Impatiens parviflora* in manchen Ausbildungen des Lapsano-Geranion (KOPECKY & HEJNY 1973, TREPL 1984).

2. Arten mit Eigenschaften, die es ihnen erlauben, Vorteile aus Störungen zu ziehen. Diese Eigenschaften können sehr verschiedener Art sein, dürften alles in allem aber zu denen von GRIMES (1979) Ruderal- und Konkurrenz-Strategen gehören. Hinsichtlich der Nutzung von Störungswirkungen sind vor allem zwei Typen zu unterscheiden:

a) Nutzung von "Raum-Nischen". Beispiele: *Helianthus tuberosus* u.a. Flußufer besiedelnde Hochstauden in Bodenansrissen, die durch Hochwasser entstehen (KOWARIK & SUKOPP 1986), *Impatiens parviflora* in gestörten ausdauernden Saumgesellschaften des Aegopodion (TREPL 1984), *Sisymbrium*-Arten, z.B.

Chenopodium botrys, auf offenen Böden, die durch Erdarbeiten entstehen (SUKOPP 1971).

b) Entstehung von neuen Nischen infolge störungsbedingter Verschiebung des Ressourcenspektrums (hier ist ein weiterer Störungsbegriff zugrunde zu legen als der allein mechanische Eingriffe betreffende von GRIME, vgl. TREPL 1983). Zum Beispiel: *Chenopodium botrys* (SUKOPP 1971) und *Ailanthus altissima* (KOWARIK & BÖCKER 1984), die sich infolge der Erwärmung von Städten in diesen ausbreiten; *Impatiens parviflora* auf Standorten des Pino-Quercetum infolge einer u.a. immissionsbedingten Verbesserung des N-Angebots (TREPL 1984).

3. Arten, die (unabhängig von Störungen bestehende) leere Nischen besetzen. Solche Arten sind Spezialisten (relativ zu den Arten, auf die sie treffen!), die Gesellschaften ungesättigt (relativ zu den jeweils eindringenden Arten!). Beispiel: *Impatiens parviflora* in manchen Waldgesellschaften mit angespanntem Wasserregime im Oberboden (TREPL 1984).

Daß manche Arten in mehreren Gruppen auftauchen (*Impatiens parviflora* in allen), zeigt, wie schwierig es ist, von Arten bzw. Populationen und von Gesellschaften ausgehende Betrachtungsweisen zu integrieren. Da aber, wie sich gezeigt hat, die These von der biotischen Resistenz der *Gesellschaften* nicht von der Hand zu weisen ist, wohl aber im allgemeinen das Ausbreitungsgeschehen und die unterschiedlichen Fähigkeiten der *Arten* in diesem Zusammenhang unterschätzt werden, müssen weiterhin beide Seiten beachtet werden, auch wenn die Integrationsversuche und Schematisierungen - wie der obige und viele ähnliche - unbefriedigend bleiben werden.

Literatur

- Aey, W. 1990: Historical approaches to urban ecology. Methods and first results from a case study (Lübeck, West-Germany). In: Sukopp, H., Hejny, S. & Kowarik I. (Hg.): Urban Ecology. Plants and Plant Communities in Urban Environments. Den Haag, S. 113-130
- Baker, H.G. 1965: Characteristics and modes of origin of weeds. In: Baker, H.G. & Stebbins, G.L. (Hg.) 1965: The genetics of colonizing species. New York, London, S. 149-169
- Baker, H.G. 1986: Patterns of plant invasion in North America. In: Mooney & Drake (Hg.), S. 44-57
- Chesson, P.L. & Case, T.J. 1986: Overview: nonequilibrium community theories: chance, variability, history and coexistence. In: Diamond, J. & Case, T.J. (Hg.): Community ecology. New York, S. 333-343
- Clausen, C.P. 1978: Introduced parasites and predators of arthropod pests and weeds: a world review. Agriculture Handbook 480, US Dep. of Agriculture, Washington DC
- Clements, F.E. 1936: Nature and structure of the climax. J. Ecol. 24: 252-284

- Connell, J.H. 1978: Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199: 1302-1310
- Connell, J.H. 1983: On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. *Am. Nat.* 122: 661-696
- Crawley, M.J. 1987: What makes a community invisable? In: Gray et al. (Hg.), S. 429-454
- Di Castri, F. 1989: History of biological invasions with special emphasis on the old world. In: Drake et al. (Hg.), S. 2-29
- Di Castri, F. 1990: On invading species and invaded ecosystems: the interplay of historical chance and biological necessity. In: Di Castri, F., Hansen, A.J. & Debussche, M. (Hg.): *Biological invasions in Europe and the Mediterranean Basin*. Dordrecht, S. 3-16
- Diamond, J. & Case, T.J. 1986: Overview: Introductions, extinctions, exterminations, and invasions. In: Diamond, J. & Case, T.J. (Hg.): *Community ecology*. New York, S. 65-79
- Drake, J.A. 1983: Invasibility in Lotka-Volterra interaction webs. In: DeAngelis, D., Post, W.M., & Sugihara, G. (Hg.): *Current trends in food web theory*. Oak Ridge National Lab.
- Drake, J.A., Mooney, H.A., di Castri, F., Groves, R.H., Kruger, F.J., Rejmánek, M., Williamson, M. (Hg.) 1989: *Biological Invasions: a Global Perspective*. Chichester, New York, Brisbane, Toronto, Singapur
- Drury, W.H. & Nisbet, I.C.T. 1973: Succession. *Arnold Arbor. J.* 54 (3): 331-368
- Egerton, F.N. 1973: Changing concepts of the balance of nature. *Quart. Rev. Biol.* 48: 322-350
- Egler, F.E. 1942: Indigene versus alien in the development of arid Hawaiian vegetation. *Ecology* 23: 14-23
- Egler, F.E. 1961: The nature of naturalization. *Recent advances in Botany*. Univ. of Toronto Press, Toronto, S. 1341-1345
- Ellenberg, H. 1982: *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht*. 3. Aufl., Stuttgart
- Elton, C.S. 1958: *The ecology of invasions by animals and plants*. London
- Engelberg, J. & Boyarsky, L.L. 1979: The noncybernetic nature of ecosystems. *Am. Nat.* 114: 317-324
- Falinski, B. (Hg.) 1971: Synanthropisation of plant cover II: Synanthropic flora and vegetation of towns connected with their natural conditions, history and function. (Poln., engl. summary). *Mater. Zakl. Fitosoc. Stos. U.W. Warszawa-Białowieża* 27: 1-317
- Fox, M.D. & Fox, B.J. 1986: The susceptibility of natural communities to invasion. In: Groves & Burdon (Hg.), S. 57-66
- Gause, G.F. 1934: *The struggle for existence*. New York
- Gray, A.J., Crawley, M.J. & Edwards, P.J. (Hg.) 1987: Colonization, succession and stability. The 26th Symposium of the British Ecological Society held with the Linnean Society of London. Oxford etc.
- Grime, J.P. 1979: *Plant strategies and vegetation processes*. Chichester, New York, Brisbane, Toronto
- Groves, R.H. 1989: Ecological control of invasive terrestrial plants. In: Drake et al. (Hg.), S. 437-461
- Groves, R.H. & Burdon, J.J. (Hg.) 1986: *Ecology of biological invasions: an Australian perspective*. Canberra
- Haeupler, H. 1974: Statistische Auswertung von Punktrasterkarten der Gefäßpflanzenflora Süd-Niedersachsens. *Scripta Geobotanica* 8: 1-141

- Harris, D.R. 1962: The invasion of oceanic islands by alien plants: an example from the Leeward Islands, West Indies. *The Inst. of Brit. Geographers Publ.* 31: 67-82
- Heywood, V.H. 1989: Patterns, extents and modes of invasions by terrestrial plants. In: Drake et al. (Hg.), S. 31-59
- Hobbs, R.J. 1989: The nature and effects of disturbance relative to invasions. In: Drake et al (Hg.), S. 389-405
- Hubbell, S.P. & Foster, R.B. 1986: Biology, chance, and history and the structure of tropical rain forest tree communities. In Diamond, J. & Case, T.J. (Hg.): *Community ecology*. New York, S. 314-329
- Hubbell, S.P. & Foster, R.B. 1987: The spatial context of regeneration in a neotropical forest. In: Gray et al. (Hg.), S. 395-412
- Hutchinson, G.E. 1959: Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? *Am. Nat.* 93: 137-159
- Jalas, J. 1955: Hemerobie und hemerochore Pflanzenarten. Ein terminologischer Reformversuch. *Acta Soc. Faun. Flor. Fenn.* 72(11): 11-15
- Kikkawa, J. 1986: Complexity, diversity and stability. In: Kikkawa, J. & Anderson, D.J. (Hg.) 1986: *Community ecology: pattern and process*. Melbourne, Oxford, London, Edinburgh, Boston, Palo Alto
- Klausnitzer, B. 1987: *Ökologie der Großstadtfäuna*. Jena
- Köhler, A. & Sukopp, H. 1964: Über die soziologische Struktur einiger Robinienbestände im Stadtgebiet von Berlin. *Sber. Ges. Naturf. Freunde (N.F.)* 4 (2): 74-88
- Kopecky, K. & Hejny, S. 1973: Neue syntaxonomische Auffassung der Gesellschaften ein- bis zweijähriger Pflanzen der Galio-Urticetea in Böhmen. *Folia Geobot. Phytotax.* 8: 49-66
- Kowarik, I. 1983: Zur Einbürgerung und zum pflanzengeographischen Verhalten des Götterbaumes (*Ailanthus altissima* (Mill.)Swingle) im französischen Mittelmeergebiet (Bas-Languedoc). *Phytocoenologia* 11 (3): 389-405
- Kowarik, I. 1984: *Platanus hybrida* Brot. und andere adventive Gehölze auf städtischen Standorten in Berlin (West). *Göttinger Florist. Rundbr.* 18 (1/2): 7-17
- Kowarik, I. 1985a: Die Zerreiche (*Quercus cerris* L.) und andere wärmeliebende Gehölze auf Berliner Bahnanlagen. *Berliner Naturschutzbl.* 29 (3): 71-75
- Kowarik, I. 1985b: Zum Begriff Wildpflanzen und zu den Bedingungen und Auswirkungen der Einbürgerung hemerochorer Arten. *Publ. Natuurhist. Gen. Limburg* 35 (3/4): 8-25
- Kowarik, I. 1986: Ökosystemorientierte Gehölzartenwahl für Grünflächen. *Das Gartenamt* 35: 524-532
- Kowarik I. 1988: Zum menschlichen Einfluß auf Flora und Vegetation. Theoretische Konzepte und ein Quantifizierungsansatz am Beispiel von Berlin (West). *Landwirtschaftsentwicklung und Umweltforschung* 56: 1-280
- Kowarik, I. 1989: Einheimisch oder nichteinheimisch?. Einige Gedanken zur Gehölzverwendung zwischen Ökologie und Ökologismus. *Garten + Landschaft* 5/89: 15-18
- Kowarik, I. & Böcker, R. 1984: Zur Verbreitung, Vergesellschaftung und Einbürgerung des Götterbaumes (*Ailanthus altissima* (Mill.)Swingle) in Mitteleuropa. *Tuexenia* 4: 9-29
- Kowarik, I. & Sukopp, H. 1986: Ökologische Folgen der Einführung neuer Pflanzenarten. *Gentechnologie* 10: 111-135
- Kronenberg, B. & Kowarik, I. 1989: Naturverjüngung kultivierter Pflanzenarten in Gärten. *Berh. Berl. Bot. Ver.* 7: 3-30

- Kunick, W. 1970: Der Schmetterlingsstrauch (*Buddleia davidii* Franch.) in Berlin. Berliner Naturschutzbl. 14 (49): 407-410
- Kunick, W. 1974: Veränderungen von Flora und Vegetation einer Großstadt, dargestellt am Beispiel von Berlin (West). Diss. FB 14 TU Berlin
- Leeuwen, C. van 1966: A relational theoretical approach to pattern and process in vegetation. *Wentia* 15
- Lewin, R. 1983: Santa Rosalia was a goat. *Science* 221: 636-639
- Lewin, R. 1986: Damage to tropical rain forest, or why were there so many kinds of animals? *Science* 234: 149-150
- Lohmeyer, W. 1969: Über einige bach- und flußbegleitende nitrophile Stauden und Staudengesellschaften in Westdeutschland und ihre Bedeutung für den Umweltschutz. *Natur u. Landschaft* 44 (10): 271-273
- Lohmeyer, W. 1971: Über einige Neophyten als Bestandsglieder der bach- und flußbegleitenden nitrophilen Staudenfluren in Westdeutschland. *Natur u. Landschaft* 46(10): 166-168
- Loope, L.L. & Mueller-Dombois, D. 1989: Characteristics of invaded Islands, with special reference to Hawaii. In: Drake et al. (Hg.), S. 257-280
- Maarel, E. van der 1984: Vegetation science in the 1980s. In: Cooley, J.H. & Golley, F.B. (Hg.) 1984: Trends in ecological research for the 1980s. NATO conference series I: Ecology, S. 89-110
- Mac Arthur, R.H. & Wilson, E.O. 1967: The theory of islands biogeography. Princeton
- Mack, R.N. & Pyke, D.A. 1983: The demography of *Bromus tectorum*: variation in time and space. *J. Ecol.* 71: 69-93
- Mack, R.N. & Pyke, D.A. 1984: The demography of *Bromus tectorum*: the role of microclimate, grazing and disease. *J. Ecol.* 72: 731-748
- Mack, R.N. 1989: Temperate grasslands vulnerable to plant invasions: characteristics and consequences. In: Drake et al (Hg.), S. 155-179
- Margalef, R. 1984: Simple facts about life and the environment not to forget in preparing schoolbooks for our grandchildren. In: Cooley, J.H. & Golley, F.B. (Hg.) 1984: Trends in ecological research for the 1980s. NATO conference series I: Ecology, S. 299-319
- McIntosh, R.P. 1980: The background and some current problems of theoretical ecology. *Synthese* 43: 195-255
- Mooney, H.A. & Drake, J.A. (Hg.) 1986: Ecology of biological invasions of North America and Hawaii. New York, Berlin, Heidelberg, London, Paris, Tokio
- Mooney, H.A. & Drake, J.A. 1989: Biological invasions: a SCOPE Program overview. In: Drake et al. (Hg.), S. 491-506
- Mühlenbach, V., 1979: Ein Beitrag zur Frühgeschichte der deutschen und österreichischen Eisenbahnfloristik. *Bot. Jb. Syst.* 100 (3): 437-446.
- Newsome, E.A. & Noble, I.R. 1986: Ecological and physiological characters of invading species. In: Groves & Burdon (Hg.), S. 1-20
- Noble, I.R. 1989: Attributes of invaders and the invading process: terrestrial and vascular plants. In: Drake et al. (Hg.), S. 301-313
- Orians, G.H. 1975: Diversity, stability and maturity in natural ecosystems. In: Dobben, W.H. van, & Lowe-McConnell, R.H. (Hg.): Unifying concepts of ecology. Den Haag
- Orians, G.H. 1986: Site characteristics favoring invasions. In: Mooney & Drake (Hg.), S. 133-148

- Patten, B.C. & Odum, E.P. 1981: The cybernetic nature of ecosystems. *Am. Nat.* 118: 886-95
- Pimm, S.L. 1989: Theories of predicting success and impact of introduced species. In: Drake et al (Hg.), S. 351-388
- Price, P.W. 1984a: Research questions in ecology relating to community ecology, plant-herbivore interactions, and insect ecology in general. In: Cooley, J.H. & Golley, F.B. (Hg.) 1984: Trends in ecological research for the 1980s. NATO conference series I: Ecology, S. 75-87
- Price, P.W. 1984b: Communities of specialists: vacant niches in ecological and evolutionary time. In: Strong et al. (Hg.), S. 510-523
- Rahaula, A. 1951: Puccinia komarowi Tranzsch. in Finnland gefunden. - *Arch. soz.-zool.-bot. fenn.* "Vanamo" 6
- Rejmánek, M. 1989: Invasibility of plant communities. In: Drake et al. (Hg.), S. 369-388
- Richardson, J.L. 1980: The organismic concept: Resilience of an embattled ecological concept. *BioScience* 30 (7): 465-471
- Roughgarden, J. 1986: Predicting invasions and rates of spread. In: Mooney & Drake (Hg.), S. 179-188
- Rüdenauer, B., Rüdenauer, K. & Seybold, S. 1974: Über die Ausbreitung von Helianthus- und Solidago-Arten in Württemberg. *Jh. Ges. Naturkde. Württemberg* 129: 65-77
- Sachse, U., Starfinger, U. & Kowarik, I. 1990: Synanthropic woody species in the urban area of Berlin (West). In: Sukopp, H., Hejny S. & Kowarik I. (Hg.) 1990: Urban Ecology. Plants and Plant Communities in Urban Environments. Den Haag, S. 233-244
- Schoener, T.W. 1982: The controversy over interspecific competition. *Am. Sci.* 70: 586-595
- Schoener, T.W. 1986a: Mechanistic approaches to community ecology: a new reductionism? *Am. Zool.* 26: 81-106
- Schoener, T.W. 1986b: Overview: Kinds of ecological communities - ecology becomes pluralistic. In: Diamond, J. u. Case, T.J. (Hg.) Community ecology. New York, S. 467-479
- Schroeder, F.-G. 1972: Amelanchier-Arten als Neophyten in Europa. *Abh. Naturw. Ver. Bremen* 37(3): 287-419
- Sharples, F.E. 1982: Spread of organisms with novel genotypes: Thoughts from an ecological perspective. Oak Ridge National Laboratory, Environ. Sciences Division Publ. No. 2040: 1-50
- Simberloff, D. 1982: Succession of paradigms in ecology. In: Saarinen, E. (Hg.): Conceptual issues in ecology. Dordrecht, Boston, London
- Simberloff, D. 1983: Competition theory, hypothesis testing, and their community-ecological buzzwords. *Am. Nat.* 122: 626-635
- Simberloff, D. 1986: Introduced insects: a biogeographic and systematic perspective. In: Mooney & Drake (Hg.), S. 3-26
- Simberloff, D. 1989: Which insect introductions succeed and which fail? In: Drake et al. (Hg.), S. 61-83
- Starfinger, U. 1990: Die Einbürgerung der Spätblühenden Traubenkirsche (*Prunus serotina* Ehrh.) in Mitteleuropa. *Landschaftsentwicklung und Umweltforschung* 69: 1-118
- Strong, D.R. 1984: Exorcising the ghost of competition past: phytophagous insects. In: Strong et al. (Hg.), S. 28-41

- Strong, D.R., Simberloff, D., Abele, L.G., & Thistle, A.B. (Hg.) 1984: Ecological Communities: Conceptual issues and the evidence. Princeton, New Jersey
- Sugihara, G. 1983: Holes in niche space: a derived assembly rule and its relation to intervality. In: DeAngelis, D., Post, W.M., & Sugihara, G. (Hg.): Current trends in food web theory. Oak Ridge National Lab.
- Sukopp, H. 1962: Neophyten in natürlichen Pflanzengesellschaften Mitteleuropas. Ber. Dt. Bot. Ges. 75: 193-205
- Sukopp, H. 1969: Der Einfluß des Menschen auf die Vegetation. Vegetatio 17: 360-371
- Sukopp, H. 1970: *Sagittaria latifolia* Willd. - ein Agriophyt der Berliner Havelgewässer. Berliner Naturschutzbl. Sonderh., S. 8-12
- Sukopp, H. 1971: Beiträge zur Ökologie von *Chenopodium botrys* L. I. Verbreitung und Vergesellschaftung. Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenburg 108: 2-25
- Sukopp, H. 1972: Wandel von Flora und Vegetation unter dem Einfluß des Menschen. Ber. Landwirtschaft. 50: 112-139
- Sukopp, H. 1976: Dynamik und Konstanz in der Flora der Bundesrepublik Deutschland. Schr.R. Vegetationskd. 10: 9-27
- Sukopp, H. 1978: Gehölzarten und -vegetation Berlins. Mitt. Deutsch. Dendrol. Ges. 70: 7-21
- Sukopp, H. & Scholz, H. 1964: *Parietaria pensylvanica* Mühlenb. ex Willd. in Berlin. Ber. Dt. Bot. Ges. 77: 419-426
- Sukopp, H. & Scholz, H. 1965: Neue Untersuchungen über *Rumex triangulivalvis* (Dancer) Rech. f. in Deutschland. Ber. Dt. Bot. Ges. 78 (10): 455-465
- Sukopp, H. & Scholz, H. 1968: *Poa bulbosa* L., ein Archäophyt der Flora Mitteleuropas. Flora, Abt. B 157: 494-526
- Sukopp, H. & Sukopp, U. 1989: *Reynoutria japonica* Houtt. in Japan und Europa. Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel 98: 354-372
- Sukopp, H. & Trepl, L. 1987: Extinction and naturalization of plant species as related to ecosystem structure and function. Ecological Studies 61: 245-276
- Thellung, A. 1912: La flore adventice de Montpellier. Mém. Soc. Sci. Nat. Cherbourg 38: 622-647
- Thellung, A. 1918-19: Zur Terminologie der Adventiv- und Ruderalfloristik. Allg. Bot. Zeitschr. 24/25 (9-12): 36-42
- Trepl, L. 1980: Über die kleinstandörtliche Verteilung von *Impatiens parviflora* in einem Eichen-Hainbuchenwald und einem standörtlich entsprechenden Fichtenforst. Decheniana 133: 6-22
- Trepl, L. 1983: Zum Gebrauch von Pflanzenarten als Indikatoren der Umweltdynamik. Sber. Ges. Naturforsch. Freunde Berlin, N.F. 23: 151-171
- Trepl, L. 1984: Über *Impatiens parviflora* DC. als Agriophyt in Mitteleuropa. Dissertationes Botanicae 73: 1-400
- Trepl, L. 1987: Geschichte der Ökologie. Vom 17. Jahrhundert bis zur Gegenwart. Zehn Vorlesungen. Frankfurt/M.
- Trepl, L. 1988: Gibt es Ökosysteme? Landschaft + Stadt 20 (4): 176-185
- Trepl, L. 1989: Die Lebensgemeinschaft als Superorganismus - Geschichte des Ökosystemansatzes, ideologische Implikationen, Alternativen. In: Calließ, J., Rüsen, J. & Striegnitz, M. (Hg.) Mensch und Umwelt in der Geschichte. Pfaffenweiler, S. 109-118
- Trepl, L. 1990a: Bemerkungen zur Holismus-Reduktionismus-Kontroverse in der Ökologie, Vortrags-Mskr. Tagung "Theoretische Ökologie in der Ökosystemforschung Wattenmeer", Universität Oldenburg, 22.6.1990

- Trepl, L. 1990b: Research on the anthropogenic migration of plants and naturalization. Its history and current state of development. In: Sukopp, H., Hejny, S. & Kowarik I. (Hg.): Urban Ecology. Plants and plant communities in urban environments. Den Haag, S. 75-97
- Westhoff, V. 1976: Die Verarmung der Niederländischen Gefäßpflanzenflora in den letzten 50 Jahren und ihre teilweise Erhaltung in Naturresevaten. Sch.R. Vegetationskunde 10: 63-73
- Whittaker, R.H. 1953: A consideration of climax theory: The climax as a population and pattern. Ecol. Monogr. 23: 41-78
- Wiens, J.A. 1984: On understanding a non-equilibrium world: myth and reality in community patterns and processes. In: Strong et al. (Hg.), S. 439-457
- Williams, C.B. 1964: Patterns in the balance of nature. London
- Zwölfer, H. 1973: Possibilities and limitations in biological control of weeds. OEP/EPPO Bull. 3(3): 19-30

Anschrift des Verfassers:

Priv.-Doz. Dr. Ludwig Trepl
 Reichsstraße 52
 D-1000 Berlin 19