



DEUTSCHER STUDIENPREIS 2002



Biologische Invasionen

Der Neophyt *Senecio inaequidens*
als Indikator einer beschleunigten Welt

eingereicht zum dritten Deutschen Studienpreis

zum 31. Oktober 2002

von Christoph Scherber

Zusammenfassung

Biologische Invasionen, das heißt die Verschleppung von Organismen durch den Menschen, sind eine bislang unterschätzte und gegenwärtig in der Öffentlichkeit kaum diskutierte Folge der Globalisierung. Da die Einschleppung von Organismen (Pflanzen, Mikroorganismen, Tiere) generell eng an Transportwege von Waren, Gütern und Menschen gekoppelt ist, kann man biologische Invasionen als direkten Indikator einer beschleunigten Welt ansehen.

Am Beispiel der vor ca. 100 Jahren erstmals aus Südafrika nach Mitteleuropa eingeschleppten neophytischen Pflanzenart *Senecio inaequidens* werden im Rahmen dieser Arbeit experimentelle Untersuchungen durchgeführt, um abzuschätzen, ob von dieser Pflanze eine ökonomische oder ökologische Gefährdung ausgeht, und um das zukünftige Invasionspotential dieser Pflanze zu prognostizieren.

Hierzu werden in faktoriellen und verschachtelten Gewächshaus-, Labor- und Freilandexperimenten, welche am Imperial College in England durchgeführt wurden, die Auswirkungen von Herbivoren (Pflanzenfressern) und Konkurrenzpflanzen auf Wachstum, Reproduktion und Überleben von *Senecio inaequidens* untersucht.

Die Ergebnisse zeigen, dass *Senecio inaequidens* signifikant in seinem Wachstum, seinem Vermehrungspotential und seiner Überlebensrate durch Konkurrenz mit anderen Pflanzen beeinflusst wird. Darüber hinaus haben einige Herbivoren (insbesondere experimentell gezielt eingesetzte Schnecken und Kaninchen) einen signifikanten bis annähernd signifikanten Effekt auf die untersuchten Parameter von *Senecio inaequidens*.

Ein auf eine andere *Senecio*-Art spezialisiertes pflanzenfressendes (phytophages) Insekt, der Blattkäfer *Longitarsus jacobaeae*, akzeptierte *Senecio inaequidens* als Futterquelle und wäre als mögliches Agens für die biologische Kontrolle eingewanderter *Senecio inaequidens*-Populationen geeignet. Eine zweite untersuchte Insekten-Art, die Raupen des Bärenspinners *Tyria jacobaeae*, erwies sich dagegen als ungeeignet.

Aus den Ergebnissen dieser Arbeit kann erstmals abgeschätzt werden, welchen Weg die Invasion von *Senecio inaequidens* in naher Zukunft nehmen wird, und welche möglichen Gegenmaßnahmen hierfür ergriffen werden könnten. Ein präventives Managementprogramm sowie mehrere Aktivitäten auf dem Bereich Öffentlichkeitsarbeit werden entwickelt und sind z.T. bereits eingeleitet worden.

Die Untersuchung von *Senecio inaequidens* liefert damit einen bedeutenden Beitrag zur Erforschung biologischer Invasionen in Mitteleuropa, und hoffentlich auch einen Beitrag zur Entschleunigung eines Vorganges, der eine unmittelbare Folge immer schneller stattfindender Transportprozesse von Personen, Gütern und Waren ist.

Danksagung

Ich möchte sehr herzlich meinen beiden Betreuern, Professor Mick Crawley (Imperial College, England) und Professor Stefan Porembski (Universität Rostock, Deutschland) für die Unterstützung meiner Arbeit sowie viele anregende Diskussionen und Ideen danken.

Ein ganz besonderer Dank gebührt darüber hinaus selbstverständlich meiner Freundin Julia Wolf, sowie meinen Eltern, die mich auf vielfältige Weise unterstützt, gefördert und geprägt haben.

Inhalt

ZUSAMMENFASSUNG	2
DANKSAGUNG	3
INHALT	4
1. EINLEITUNG	6
1.1. Die beschleunigte Welt	6
1.2. Biologische Invasionen als Indikatoren einer beschleunigten Welt	6
1.3. Die wirtschaftliche Signifikanz biologischer Invasionen	8
2. DAS FALLBEISPIEL DES SCHMALBLÄTTRIGEN GREISKRAUTES, <i>SENECIO INAEQUIDENS</i> 9	
2.1. Eine kurze Beschreibung der Pflanze	9
2.2. Was macht <i>Senecio inaequidens</i> so interessant?	9
2.3. Generelle Hypothesen und Definitionen rund um eingeschleppte Pflanzenarten	10
2.4. Fragestellung und Zielsetzungen dieser Arbeit.....	11
3. MATERIAL UND METHODEN	12
3.1. Beschaffung und Herkunft der verwendeten Organismen	12
3.2. Gewächshausversuche	13
3.3. Experimente zur Nahrungspräferenz	15
3.4. Feldexperimente.....	16
3.5. Statistische Analyse	21
4. ERGEBNISSE	22
4.1. Experimente zur Nahrungspräferenz	22
4.2. Gewächshaus-Experimente	23
4.2.1. Statistische Auswertung	23
4.2.2. Ergebnisse.....	25
4.3. Feld-Experimente	26
4.3.3. Statistische Analyse.....	26
4.3.4. Ergebnisse.....	28
4.4. Zusammenfassung der wesentlichsten Ergebnisse.....	35

5.	DISKUSSION	35
5.1.	Experimente zur Nahrungspräferenz	35
5.2.	Gewächshaus-Experimente	36
5.3.	Freiland-Experimente	36
5.4.	Abschließende Diskussion.....	38
6.	LITERATURVERZEICHNIS.....	41

*„Nowadays we live in a very explosive world,
and while we may not know
where or when the next outburst will be,
we might hope to find ways of stopping it
or at any rate damping down its force.“*

Charles S. Elton, 1958¹

1. Einleitung

1.1. Die beschleunigte Welt

Wir leben heute in einer Zeit, die durch rasches Wachstum, beschleunigte Stoffkreisläufe, raschen Austausch von Information und zunehmende Automatisierung von Produktionsprozessen charakterisiert ist (FAW, 1998; Kinzelbach, 1999). Zumindest für die hoch industrialisierten Länder dieser Welt bedeutet dies, dass es früher oder später zu freiwilligen oder unfreiwilligen Änderungen in der Ressourcennutzung kommen muss, seien diese nun quantitativer oder qualitativer Art.

Unbegrenztes wirtschaftliches Wachstum ist allein schon aus energetischen Gründen nicht möglich, und die derzeit existierende „westliche Hochkultur“ wäre nicht die erste, die im Verlaufe der Menschheitsgeschichte durch Übernutzung bestimmter Ressourcen nach einer mehr oder weniger kurzen Blütezeit wieder kollabiert.

Zu den **Indikatoren** dieser beschleunigten Welt zählen direkte wie indirekte, leicht wie auch schwer messbare Größen wie beispielsweise

- a) (Über-)exponentielles **Wachstum** der menschlichen **Bevölkerung** (Bernstein, 2001; Vereinte Nationen, 2001)
- b) Überproportionale **Produktion** an **Nahrungs-** und **Genussmitteln** in Teilen der Welt
- c) Exponentieller Anstieg des globalen **Energie-** und **Ressourcenverbrauches**
- d) Zunehmende **Mobilität** von Teilen der Weltbevölkerung (Schafer & Victor, 1999)
- e) Indirekte Effekte wie zunehmende **Armut** und **Hunger** in wirtschaftlich weniger hoch entwickelten Ländern (Gütschow & Leitzmann, 1997)
- f) Indirekte Effekte wie **Emissionen, Klimaänderungen**, Ausdünnung der **Ozonschicht** (Müller, 1997)
- g) Indirekte Effekte auf **Ökosysteme** und **Organismen**

Zu den besonders schwer messbaren und bisher in der öffentlichen Diskussion unter diesem Gesichtspunkt kaum Beachtung findenden Indikatoren beschleunigter Prozess- und Stoffkreisläufe gehört das Phänomen der **biologischen Invasionen**.

1.2. Biologische Invasionen als Indikatoren einer beschleunigten Welt

¹ Sinngemäß übersetzt: „Wir leben heute in einer sehr explosiven Welt - und obgleich wir nicht wissen, wo und wann der nächste Ausbruch sich ereignen wird, bleibt doch zu hoffen dass wir zumindest einen Weg finden werden, diesen zu unterbinden oder zumindest abzumildern.“

Unter biologischen Invasionen versteht man vereinfacht ausgedrückt die **Verschleppung von Organismen** (Pflanzen, Tiere, Pilze oder Mikroorganismen) durch den **Menschen**. Erst in den letzten Jahren ist diesem Phänomen durch populärwissenschaftliche Veröffentlichungen Rechnung getragen worden (für den deutschsprachigen Raum: Kegel, 1999). Ebenfalls erst seit neuester Zeit existiert auch in Deutschland eine Arbeitsgruppe, die sich mit der wissenschaftlichen Erforschung biologischer Invasionen beschäftigt (Kowarik & Starfinger, 2002).

Warum aber ist die Verschleppung von Organismen so bedeutsam, und was hat all dies mit der „beschleunigten Welt“ zu tun?

Abgesehen von denjenigen Organismen, deren **natürliches Verbreitungsgebiet** weite Teile der Welt umfaßt (**Kosmopoliten**, wie zum Beispiel der Adlerfarn, *Pteridium aquilinum* L.) weist die Mehrzahl zumindest der terrestrisch lebenden Tier- und Pflanzenarten deutliche **Verbreitungsschwerpunkte** auf. **Geographische Barrieren** wie Gebirgszüge, Ozeane oder große Flüsse behindern ebenso wie **klimatische Faktoren** die Ausbreitung von Tieren und Pflanzen. Im Laufe der Jahrtausende haben sich auf diese Weise durch das komplizierte Wechselspiel zwischen Klima, Relief, Kontinentaldrift usw. charakteristische **Vergesellschaftungen von Organismen** ergeben, die typisch für bestimmte Regionen und insbesondere für die einzelnen Kontinente und Klimazonen sind (für eine weitergehende Einführung siehe Walter & Breckle, 1999). Beispielsweise existieren in **Australien** sehr viele Tier- und Pflanzenarten, die man natürlicherweise weltweit nirgendwo anders finden kann (z.B. die Baumgattung *Eucalyptus* oder die Gruppe der Beuteltiere (Marsupialia)).

Auf **Mitteleuropa** bezogen hatten die Eiszeiten einen großen Einfluss auf die Verbreitung von Tier- und Pflanzenarten (siehe zum Beispiel Gerken & Meyer, 1996).

Die im Laufe der Erdgeschichte entstandenen natürlichen Verbreitungsmuster von Tieren und Pflanzen änderten sich mit dem ersten **Auftreten des Menschen** und insbesondere mit dem Beginn ackerbaulicher Nutzung im Jungpaläolithikum (42.000-10.000 Jahre vor heute) und Mesolithikum (10.000-6.000 Jahre vor heute). Der Übergang vom Jäger- und Sammler- Stadium zu **sesshafter Lebensweise** dürfte etwa **10.500 Jahre vor heute** begonnen haben (Diamond, 2002). Damit einhergehend begann der Mensch schrittweise Nahrungsmittel, Güter sowie insbesondere Saatgut über **größere Distanzen** zu verlagern, und zwar bevorzugt entlang der **West-Ost-Achsen** der Kontinente (Diamond, 2002). Dies war zugleich der Ausgangspunkt für die **Bevölkerungsexplosion** sowie für die Serie **technologischer Innovationen**, die seitdem die weitere Geschichte des Menschen geprägt haben.

Wildlebende Tiere und Pflanzen wurden seither im Zuge immer rascher und intensiver stattfindender interkontinentaler **Transportprozesse** auf dem See- oder Luftweg absichtlich oder unabsichtlich über große Distanzen verfrachtet. Auf die Ballastwasserproblematik, die zur Verfrachtung wasserbewohnender Organismen im Tonnenmaßstab führt, soll im weiteren nur am Rande hingewiesen werden (siehe hierzu Rosenthal, 2002).

Unter dem Begriff „**Neobiota**“ fasst man all jene Organismen zusammen, die innerhalb eines betrachteten Gebietes durch **direkte** oder **indirekte Einflussnahme des Menschen** „neu“ aufgetreten sind oder auftreten. **Neobiota** definieren sich dabei wie folgt:

- a) **Biogeographisch**: der betrachtete Organismus (Tier-, Pflanzenart etc.) ist in dem betrachteten Gebiet zuvor noch nie natürlicherweise aufgetreten
- b) **Kulturell**: das Auftreten des betrachteten Organismus ist das Resultat menschlicher Aktivitäten

-
- c) **Evolutionär**: Auch Organismen, die durch Zuchtwahl oder Hybridisierung entstanden sind, werden unter dem Begriff „Neobiota“ zusammengefasst (nach Kowarik, 2002, pers. Komm.)

Da die Verschleppung von Organismen unmittelbar mit der **Mobilität des Menschen** zusammenhängt, kann der Prozess der biologischen Invasion als unmittelbarer **Indikator** für eine „**beschleunigte Welt**“ angesehen werden. Schafer & Victor (1999) schätzen, dass das weltweite **Verkehrsaufkommen** im Zeitraum von 1960 bis 1990 von $6 \cdot 10^{12}$ Personenkilometern auf $28 \cdot 10^{12}$ Personenkilometer zugenommen hat. Dabei existiert generell eine **lineare Korrelation** zwischen pro-Kopf Bruttoinlandsprodukt und pro-Kopf Verkehrsaufkommen. Dies wiederum bedeutet, dass ein Land mit zunehmendem Grad an Industrialisierung auch in zunehmendem Maße auf Hochgeschwindigkeits-Transportprozesse angewiesen sein wird (Scherber 2002a). Das Resultat dieser Transportprozesse ist letztlich der **Zusammenbruch biogeographischer Barrieren**, die sich im Laufe der Evolution in Millionen von Jahren herausgebildet hatten. Immer mehr Organismen werden in Gebiete verfrachtet, in denen sie **natürlicherweise** niemals vorkommen würden.

1.3. Die wirtschaftliche Signifikanz biologischer Invasionen

Mancher Leser mag sich nun fragen: „Na und? Was kümmert es, wenn eine Fliege von Amerika nach Europa eingeschleppt wird?“ – schließlich, so könnte man argumentieren, steigt dadurch ja letzten Endes sogar die Artenvielfalt in Europa; sind biologische Invasionen dann nicht sogar wünschenswert, in einer Zeit, in der allorts der Schwund der globalen Biodiversität beklagt wird? Zahlreiche Autoren, allen voran Elton (1958, Neuauflage 2002) haben anhand eingängiger Beispiele klarzumachen versucht, dass **biologische Invasionen** eine **unterschätzte** und von der breiten Öffentlichkeit meist **ignorierte Gefahr** darstellen. Im Falle von **Mikroorganismen** (Bakterien, Viren, Pilze) ist der Fall klar – wohl niemand wird bestreiten, dass beispielsweise Viren, die durch Reiseverkehr aus dem tropischen Afrika nach Europa eingeschleppt werden, eine ernsthafte Bedrohung für Leib und Leben der Menschen in Mitteleuropa darstellen können. Das derzeit prominenteste Beispiel einer biologischen Invasion durch einen Mikroorganismus dürfte wohl die **Maul- und Klauenseuche** sein, deren Ausbruch Folgekosten von **insgesamt 18 Millionen US-Dollar** verursacht hat (Perrings, 2002).

Doch biologische Invasionen finden zum Großteil **schleichend** und von der Mehrzahl der Bürger **unbemerkt** statt. Unauffällige „Unkräuter“, welche die Gleisanlagen und Autobahnränder in Deutschland besiedeln - zum Beispiel Vertreter der Gattungen *Senecio*, *Conyza* oder *Helianthus*; **Wollhandkrabben** (*Eriocheir sinensis*), die die Deiche von Flüssen aushöhlen und instabilisieren können; **Schiffsbohrmuscheln** (Teredinidae) die Bohlenwerke und Schutzverbauungen an Küsten destabilisieren; der aus Nordamerika nach Europa eingeschleppte Kartoffelkäfer (*Leptinotarsa decemlineata*), der zu riesigen Ernteeinbußen geführt hat; Pilzkrankheiten, die für das Ulmensterben (insbesondere in Nordamerika) verantwortlich sind (*Ceratocystis ulmi* und *C.novo-ulmi*); der Riesen-Bärenklau (*Heracleum mantegazzianum*) aus dem Kaukasus, dessen oberirdische Teile bei Berührung in Verbindung mit Sonnenlicht Verbrennungen dritten Grades hervorrufen können. Und nicht zuletzt eine kleine unscheinbare gelbblühende Pflanze (*Senecio inaequidens*), die auf indirektem Wege Weidevieh, Milch, Brot und Honig vergiften kann. Um diese letztgenannte Pflanze soll es in der vorliegenden Arbeit gehen.

Insbesondere in Australien und Nordamerika werden durch eingeschleppte Tier- und Pflanzenarten jährlich wirtschaftliche Schäden in Höhe mehrerer Millionen US-Dollar verursacht. Im Jahre 1993 schätzte die amerikanische OTA den **Schaden**, welcher durch 79 als besonders gefährlich **eingeschleppte** Tier- und Pflanzenarten verursacht wurde, auf 97 Millionen US-Dollar. Wenige

Jahre später bereits wurden die Kosten auf **137 Millionen US-Dollar pro Jahr** veranschlagt, Tendenz steigend (Perrings, 2002).

Biologische Invasionen sind eine direkte Folge gesteigerter Mobilität des Menschen und seiner Waren und Güter. Sie sind in ihren Wirkungen wirtschaftlich nicht mehr vernachlässigbar und es bedarf der flächendeckenden Aufklärung der Bevölkerung. Internationale Konventionen wie das Internationale Pflanzenschutzrecht (IPPC) wie auch das Bundesnaturschutzgesetz sollten konsequent angewendet und an die aktuelle Situation angeglichen werden.

2. Das Fallbeispiel des Schmalblättrigen Greiskrautes, *Senecio inaequidens*

2.1. Eine kurze Beschreibung der Pflanze

Wie kaum eine andere eingeschleppte Pflanzenart ist das ursprünglich aus **Südafrika** stammende **Schmalblättrige Greiskraut** (*Senecio inaequidens* DC., Asteraceae) geeignet, den **Zusammenhang** zwischen **Mobilität** des Menschen und **biologischen Invasionen** aufzuzeigen. Die Ausbreitung dieser Pflanze erfolgte **seit 1896** –ausgehend von großen Hafen- und Bahnanlagen in Mazamet (Südfrankreich), Calais (Nordfrankreich), Verona (Italien), Liege (Belgien) und Bremen (Deutschland) entlang von **Autobahnen** und **Bahngleisen**. Die von Radkowitzsch (1997) veröffentlichten Verbreitungskarten zeigen eine eindeutige **Korrelation** zwischen der **Verbreitung** dieser Pflanze in Deutschland, und der **Dichte des Verkehrsnetzes**. Demnach liegen Verbreitungsschwerpunkte insbesondere im Ruhrgebiet.

Detaillierte Beschreibungen der Art, ihrer Einwanderungsgeschichte und Biologie finden sich in Scherber (2002a), Böhmer et al. (2001), Ernst (1998) und Kubbier (1977).

2.2. Was macht *Senecio inaequidens* so interessant?

Senecio inaequidens ist aus folgenden Gründen besonders gut als Modellorganismus zum Studium biologischer Invasionen geeignet:

- (1) Seine **Ausbreitungsgeschwindigkeit** ist **außergewöhnlich hoch** (Böhmer et al., 2001)
- (2) Es enthält **giftige Substanzen** (sogenannte **Pyrrolizidin-Alkaloide**); als „**Problemunkraut**“ auf Viehweiden und in Getreidefeldern *könnte* es zu großen wirtschaftlichen Schäden führen und die **Gesundheit von Menschen und Nutztieren** gefährden; dies ist bereits mehrfach für Vertreter der Gattung *Senecio* belegt worden (Rubiolo et al., 1992; Stewart & Steenkamp, 2001; Prakash et al., 1999)
- (3) Es ist **fast nichts** über die **Biologie** und **Ökologie** dieser Pflanze bekannt, insbesondere existieren **keine experimentellen Studien**, die eine Zukunftsprognose über das mögliche Gefahrenpotential ermöglichen würden, welches von *Senecio inaequidens* ausgehen könnte
- (4) Es existieren **keine gesicherten Daten** dazu, ob *Senecio inaequidens* in Graslandschaften oder Viehweiden einwandern kann
- (5) Ohne solche Daten aber ist es unmöglich, zu entscheiden, ob und in welchem Umfang **ökologische oder ökonomische Risiken** mit der Invasion von *Senecio inaequidens* verbunden sind.

2.3. Generelle Hypothesen und Definitionen rund um eingeschleppte Pflanzenarten

Biologische Invasionen finden, wie eben bereits ausgeführt, schleichend statt und ihre Konsequenzen sind meist **schwer vorhersagbar**. Dies hängt mit der Tatsache zusammen, dass es noch immer keine gesicherte und allgemeingültige Theorie gibt, die erklären könnte, warum ein bestimmter eingeschleppter Organismus sich in einem bestimmten Gebiet dauerhaft etablieren und ausbreiten kann.

Jede Pflanzenart und jede Tierart, welche den oben formulierten Kriterien für „Neobiota“ genügt, muss also **für sich gesehen** betrachtet werden; denn für Pflanzen und Tiere gelten jeweils ganz unterschiedliche Faktoren, welche die Wahrscheinlichkeit der Einwanderung, Etablierung und Ausbreitung beeinflussen. Und für jede einzelne **Art**, möglicherweise sogar für einzelne **Ökotypen**, sind diese Wahrscheinlichkeiten jeweils unterschiedlich.

Nachfolgend werden daher zwei Einschränkungen vorgenommen, nämlich

- (1) Es soll eine eingeschleppte Pflanzenart – ein sogenannter **Neophyt**, näher untersucht werden und
- (2) *Senecio inaequidens* soll dabei als Modellorganismus dienen

Für **Neophyten** gelten besondere **Definitionen** und **Konzepte**, denn sie sind eine Teilmenge der als Neobiota zusammengefassten Organismen. Insbesondere gibt es zahlreiche konkurrierende Theorien, die versuchen, den **Ausbreitungserfolg** eingeschleppter Pflanzen zu erklären.

Generell unterscheidet man zunächst einmal mindestens **drei Phasen** der anthropogen bedingten Einwanderung von Pflanzen in ein Gebiet (nach Richardson et al., 2000):

- a) Einfuhr und Einbürgerung, Kultivierung
- b) Besiedlung und kontinuierliche Reproduktion
- c) Ausbreitung

Zwischen den einzelnen Stadien existieren manchmal Zeitverzögerungen, sogenannte 'time lags', d.h. es können mehrere Jahrzehnte, teilweise sogar mehr als hundert Jahre vergehen, bis eine Pflanze von der Einbürgerung oder Kultivierung in die Ausbreitungsphase übergeht (Kowarik, 1995).

Hypothesen, die zur Erklärung des Ausbreitungserfolges (engl.: **invasiveness**) von Neophyten aufgestellt werden, sind zum Beispiel

- (1) Die Wahrscheinlichkeit des **Ausbreitungserfolges** steigt mit zunehmender Größe der **Ausgangspopulation** (Gründerpopulation), und mit der Zahl der **Einbürgerungsversuche** (Rejmanek, 2000)
- (2) Die größere **Abundanz** (d.h. Populationsgröße, Individuendichte) von Neophyten **außerhalb** ihres natürlichen Verbreitungsgebietes ist auf das weitgehende **Fehlen natürlicher Feinde** (insbesondere Herbivoren, d.h. Pflanzenfresser) zurückzuführen (**enemy release hypothesis**; Keane & Crawley, 2002; Sax & Brown, 2002)
- (3) Pflanzengesellschaften mit großer Artenvielfalt (**Biodiversität**) sind weniger anfällig gegenüber der Einwanderung von Neophyten (**diversity resistance hypothesis**; Kennedy et al., 2002)
- (4) Ein kleines Genom, kleine Samen oder Diasporen (Ausbreitungseinheiten) sowie eine hohe relative Wachstumsrate von Keimlingen sind mit Ausbreitungserfolg positiv korreliert.
- (5) Die Größe des natürlichen Verbreitungsgebietes bedingt den Ausbreitungserfolg (Keane, 2002, pers. Mitt.)
- (6) Neophyten, die einer im Ausbreitungsgebiet nicht anzutreffenden Gattung angehören, haben mehr Ausbreitungserfolg als solche, die nah verwandte Arten im Ausbreitungsgebiet

aufweisen; Ausbreitungsgebiet soll hier dasjenige Gebiet sein, in welches die Pflanze eingeschleppt wurde.

2.4. Fragestellung und Zielsetzungen dieser Arbeit

Es dürfte bereits klar geworden sein, dass biologische Invasionen nicht einfach kausal zu erklären sind, und dass jeder Fall einzeln betrachtet werden muss. In jeder wissenschaftlichen Arbeit, welche sich die Erforschung eines bestimmten eingeschleppten Organismus zum Ziel gesetzt hat, sollten folgende Fragen im Mittelpunkt stehen:

- (1) Welche Lebensräume kann der Organismus potentiell besiedeln?
- (2) Welche ökologischen, ökonomischen oder sozialen Konsequenzen können sich daraus ergeben (z.B. Gefährdung von schutzwürdigen Biotopen; Auftreten als Ackerunkraut; Gefährdung der menschlichen Gesundheit)
- (3) Wie kann man diesen Problemen am besten begegnen?

Ausgehend von den oben formulierten Hypothesen, und ausgehend von der Tatsache, dass bisher über die Biologie und Ökologie der hier betrachteten Pflanze *Senecio inaequidens* praktisch keine experimentellen Untersuchungen durchgeführt worden sind, erschien eine Konzentration auf folgende **Themenkomplexe** sinnvoll:

- a) Welche Faktoren begünstigen die Ausbreitung von *Senecio inaequidens*?
- b) Welche Faktoren wären geeignet, die Ausbreitung von *Senecio inaequidens* einzudämmen?
- c) Geht eine ökologische oder ökonomische Gefahr von *Senecio inaequidens* aus?
- d) Welche Langzeitprognosen hinsichtlich der zukünftigen Ausbreitung von *Senecio inaequidens* sind denkbar?
- e) Wie könnte man den prognostizierten Entwicklungen begegnen?

Wie oben bereits erwähnt, stellen pflanzenfressende Tiere (nachfolgend als **Herbivoren** bezeichnet) möglicherweise einen wesentlichen Faktor dar, der die Ausbreitung eines Neophyten begrenzen – beziehungsweise, im Falle ihres Fehlens, begünstigen – könnte (**enemy release hypothesis**). Prinzipiell kann man zwei Typen von Herbivoren unterscheiden:

- a) **Generalisten** – das sind Tiere, deren Nahrungsspektrum breit ist
- b) **Spezialisten** – das sind Tiere, die nur Pflanzen einer Gattung fressen

Die **'enemy release hypothesis'** nun konstatiert, dass **Neophyten** (zum Beispiel aufgrund besonderer chemischer Schutzstoffe) im Ausbreitungsgebiet **nicht** von **Generalisten** gefressen werden, und dass **Spezialisten** mehr oder weniger vollständig **fehlen**. Dies würde bedeuten, dass eingeschleppte Pflanzen einen großen **Wettbewerbsvorteil** gegenüber benachbart wachsenden einheimischen Pflanzen hätten – sie würden also indirekt durch die Anwesenheit von Herbivoren begünstigt werden, da die umliegende Vegetation „kurz gehalten“ wird, sie selbst aber dem Beweidungsdruck entrinnen können.

Des Weiteren ist aus der Grundlagenforschung in der Pflanzenökologie bekannt, dass **Konkurrenz um Ressourcen** (Licht, Wasser, Nährstoffe) für das Wachstum und die Vermehrung von Pflanzen begrenzend wirken kann. Insbesondere die Konkurrenz mit anderen Pflanzenarten (**interspezifische Konkurrenz**) ist hierbei von Bedeutung.

Ausgehend von diesen beiden Überlegungen wurde entschieden, die Untersuchungen an *Senecio inaequidens* auf folgende Teilbereiche zu konzentrieren:

- (1) **Herbivorie** und
- (2) **Interspezifische Konkurrenz**.

Durch Konzentration auf diese beiden Faktoren kann, bei geschickt gewähltem Versuchsdesign, eine **Prognose** darüber gewagt werden, inwiefern *Senecio inaequidens* in bewirtschaftete Felder, Viehweiden etc. einwandern kann; wie bereits skizziert, enthält *Senecio inaequidens* Pyrrolizidin-Alkaloide, es ist also eine **Giftpflanze**, und falls sie in bewirtschaftete Flächen einwandern könnte, wären unter Umständen hohe **ökonomische Kosten** zu befürchten (Tod von Weidevieh, Kontamination von Milch, Mehl und Getreideprodukten sowie Honig); demnach kann durch geeignetes Design von Experimenten entschieden werden

- (1) ob von *Senecio inaequidens* eine potentielle ökonomische Gefahr ausgeht und
- (2) ob Grasland-Ökosysteme prinzipiell geeignete Habitats für *Senecio inaequidens* darstellen.

Zu Beginn der Untersuchungen wurden folgende **vier Hypothesen** aufgestellt:

- (1) **Senecio inaequidens** kann in **Grasland-Ökosysteme** einwandern
- (2) **Herbivoren** und **interspezifische Konkurrenz** beeinflussen Wachstum und Reproduktion von *Senecio inaequidens*
- (3) Auf eine verwandte, einheimische *Senecio*-Art (*Senecio jacobaea* L.) **spezialisierte Herbivoren** können einen **Wirtspflanzenwechsel** durchführen, und akzeptieren *Senecio inaequidens* als Futter- und Wirtspflanze (indirekter Test der 'enemy release hypothesis')
- (4) **Generalistische Herbivoren** (Wirbeltiere) fressen **nicht** an *Senecio inaequidens*

3. Material und Methoden

Die nachfolgend beschriebenen Untersuchungen wurden am **Imperial College**, Silwood Park, etwa dreißig Kilometer westlich von London in **Großbritannien** durchgeführt. Dort sind ideale Bedingungen für derartige Experimente gegeben (Verfügbarkeit von computergesteuerten Gewächshäusern, Freilandflächen, Labors, jahrzehntelange Erfahrung auf dem Gebiet der experimentellen Ökologie in Graslandökosystemen).

3.1. Beschaffung und Herkunft der verwendeten Organismen

Eine genaue Ausführung hierzu findet sich in Scherber (2002a). **Saatgut** von *Senecio inaequidens* stammte von verschiedenen Botanischen Gärten in Mitteleuropa, sowie aus eigenen Aufsammlungen in Deutschland und von Standorten in Montpellier (Südfrankreich). Es ist hervorzuheben, dass *Senecio inaequidens* bereits auf den Britischen Inseln und insbesondere auch bereits im Bezirk Berkshire Populationen aufgebaut hat, so dass es sich bei allen durchgeführten Experimenten nicht um eine gezielte Einbürgerung gehandelt hat; Alles Pflanzenmaterial, insbesondere Saatgut aus den Gewächshausexperimenten, wurde nach Abschluss der Experimente als klinischer Abfall gesondert entsorgt, um eine weitere Ausbreitung der Pflanze im Untersuchungsgebiet zu unterbinden.

Für Gewächshausexperimente wurde eine Konkurrenzpflanze verwendet (*Festuca rubra* L. ssp. *rubra*, Familie Süßgräser – Poaceae); das Saatgut hierfür wurde von einem kommerziellen Saatgutlieferanten (Herbiseed, UK) bezogen.

Die beiden verwendeten **spezialisierten Herbivoren** waren ein **Blattkäfer** (*Longitarsus jacobaeae* Waterhouse, Familie Chrysomelidae), sowie eine **Schmetterlingsraupe** aus der Familie der Bärenspinner (*Tyria jacobaeae* L., Familie Arctiidae). Diese beiden Insekten wurden gewählt, da sie vor

Ort in großer Abundanz vorkommen und auf eine verwandte *Senecio* Art (das Jakobs-Greiskraut, *Senecio jacobaea* L.) spezialisiert sind.

Zwei **generalistische Herbivoren** fanden Verwendung: **Kaninchen** (*Oryctolagus cuniculus* L., Mammalia: Lagomorpha), sowie **Schnecken** (Mollusca, hauptsächlich Arionidae und *Cepaea* sp).

Alle verwendeten Herbivoren waren vor Ort vorhanden; *Tyria jacobaea* wurde zusätzlich aus vor Ort gesammelten Eiern unter standardisierten Laborbedingungen herangezogen.

Insekten und Mollusken wurden durch entsprechende Insektizid- und/-oder Molluskizidbehandlung von bestimmten Versuchspartzen ausgeschlossen (siehe unten). Kaninchen (und andere Wirbeltier-Herbivoren) wurden mit Hilfe spezieller Kaninchenzäune von Versuchspartzen ausgeschlossen (**Exklusionstechnik**).

3.2. Gewächshausversuche

Unter **kontrollierten Gewächshausbedingungen** wurde ein Experiment zur Auswirkung von **interspezifischer Konkurrenz** und **Herbivorie** mit *Senecio inaequidens* durchgeführt. Sechs computergesteuerte Gewächshauskammern fanden Verwendung. Sie waren mit automatischen Fensterhebern, thermostatgesteuerter Heizung, 400 Watt Quecksilber- und Natriumdampf-Hochdruckbeleuchtung und Luftfeuchtmessgerät ausgestattet. Die durchschnittliche Tagestemperatur betrug 22°C, die Nachttemperatur 15°C. Zusatzlicht wurde von 8 Uhr bis 22 Uhr gegeben, sofern die natürlich einfallende Strahlung am Gewächshausdach nicht über 700 W/m² lag. Die Belüftung wurde bei Temperaturen über 25°C geöffnet.

Die Pflanzen wurden in großen 50 Liter-Containern auf Einheitserde herangezogen. Vierzig Töpfe mit jeweils 50 cm maximalem Innendurchmesser wurden randomisiert aus einer Population von 55 Töpfen gezogen und erhielten die folgenden **Faktorenkombinationen**:

Faktorenkombination	Untersuchte Effekte	Zahl der Wiederholungen
<i>Senecio inaequidens</i> (4 Individuen pro Topf)	(Kontrolle)	(n=10)
<i>S. inaequidens</i> + <i>Festuca rubra</i>	Konkurrenz	(n=10)
<i>S. inaequidens</i> + <i>Tyria jacobaea</i>	Herbivorie	(n=10)
<i>S. inaequidens</i> + <i>Festuca rubra</i> + <i>Tyria jacobaea</i>	Konkurrenz*Herbivorie	(n=10)

Das heißt zusammengefasst:

Jungpflanzen von *Senecio inaequidens* wurden unter kontrollierten und standardisierten Bedingungen herangezogen; sie wurden dann in zufallsmäßig ausgewählte Töpfe **verpflanzt**, die **entweder nur Erde** enthielten, oder in denen bereits eine **geschlossene Grasdecke** (*Festuca rubra*) vorhanden war. Auf diese Weise wurde die Auswirkung von **interspezifischer Konkurrenz** auf *Senecio inaequidens* untersucht

Später, nachdem die *Senecio inaequidens*-Pflanzen bereits Blüten angesetzt hatten, wurden dann die Raupen zugegeben – abermals zu zufallsmäßig ausgewählten Töpfen.

Die *Tyria*-Raupen wurden durch spezielle durchsichtige Kunststoffmanschetten von etwa einem Meter Höhe in den Töpfen gehalten, so dass nur die jeweils gesondert zufallsmäßig ausgewählten Töpfe Raupen erhielten. Aus Gründen der Standardisierung erhielt jeder Topf eine derartige Kunststoffmanschette, egal, ob er später mit Raupen bestückt werden sollte oder nicht. 300 Raupen wurden im dritten, vierten oder fünften Stadium im Freiland gesammelt, entsprechend der Stadien in Größenklassen eingeteilt und randomisiert unter Beachtung der Größenklassenverhältnisse den Töpfen zugegeben

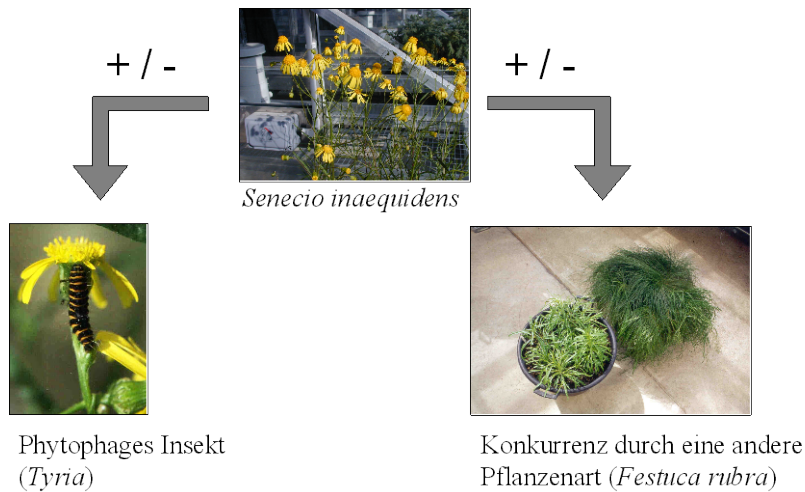


Abbildung 1:

Schema des in den **Gewächshaus-Experimenten** angewendeten experimentellen Designs. Der Zielorganismus (*Senecio inaequidens*) wurde mehrere Monate unter standardisierten Bedingungen herangezogen. Dann werden jeweils vier Individuen von *Senecio inaequidens* in große Pflanzkübel pikiert, die entweder nur Erde oder eine von dem Konkurrenten *Festuca rubra* gebildete geschlossene Vegetationsdecke aufweisen. Nachdem die *Senecio inaequidens*-Pflanzen zur Blüte gekommen sind, werden zu zufallsmäßig ausgewählten Töpfen Raupen der Gattung *Tyria* gegeben. Auf diese Weise werden in einem sogenannten **faktoriellen Design** die Faktoren **Herbivorie** und **Konkurrenz** im Hinblick ihrer Auswirkungen auf *Senecio inaequidens* untersucht.

Die Anordnung der Containertöpfe im Gewächshaus ist aus folgender Abbildung ersichtlich:

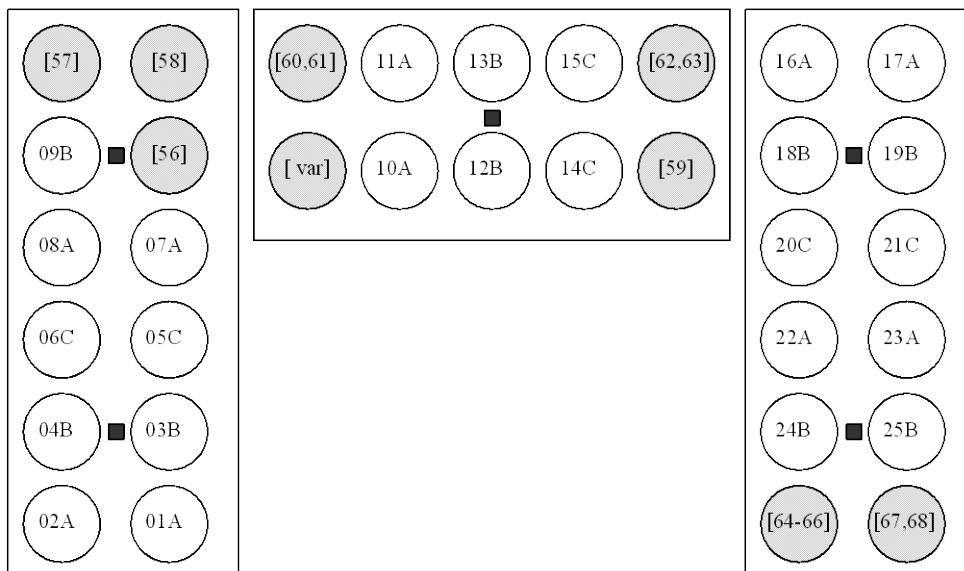


Abbildung 2:

Anordnung der Container in einem der Gewächshauskompartimente. Das Kompartiment umfasste zwei große Gewächshausbänke mit Platz für 12 Töpfe, sowie eine kleinere mit Platz für zehn Töpfe (jeder der Töpfe mit ½ Meter Durchmesser). Die Töpfe wurden durchlaufend nummeriert und erhielten je nach Position relativ zu den durch schwarze ausgefüllte Vierecke symbolisierten Lichtquellen die Bezeichnung „A“, „B“ oder „C“; Töpfe mit variabler Belegung sind mit „var“ gekennzeichnet. Töpfe, die für Aussaaten verwendet wurden, sind durch graue ausgefüllte Kreise gekennzeichnet.

Um die Auswirkungen von Herbivorie und Konkurrenz auf *Senecio inaequidens* in den Gewächshaus-Experimenten quantifizieren zu können, wurden folgende abhängige Variablen gemessen:

Maximale Wuchshöhe der Pflanzen, Zahl der Blütenköpfe, Zahl der Blätter, basaler Stammdurchmesser, Zahl der Verzweigungen.

3.3. Experimente zur Nahrungspräferenz

Um heraus zu finden, inwiefern die beiden verwendeten spezialisierten Herbivoren eine Nahrungspräferenz für die einheimische *Senecio*-Art (*Senecio jacobaea*) oder für die eingeschleppte *Senecio*-Art (*Senecio inaequidens*) zeigten, wurden im Labor **standardisierte Tests** mit Futterpflanzenteilen (Blütenköpfe, herausgestanzte Blattstücke mit definierter Fläche) durchgeführt. Zu unterscheiden ist zwischen so genannten 'no choice'-Tests, in denen die verwendeten Insekten ausschließlich *Senecio inaequidens* vorgelegt bekommen, und so genannten 'multiple choice'-Tests, in denen eine Wahl zwischen zwei oder mehr verschiedenen Pflanzenarten ermöglicht wird. Alle Tests wurden im Labor unter standardisierten Kunstlichtbedingungen und konstanter Raumtemperatur in mit feuchtem Filterpapier ausgelegten Petrischalen durchgeführt. Den Raupen wurden in einer Versuchsserie ganze Blütenköpfe und in einer zweiten Versuchsreihe standardisierte Blattstückchen angeboten, den adulten Käfern ausschließlich Blattstücke. Die Blattstücke wurden unter Verwendung eines Büro-Lochers aus den Blättern herausgestanzt; dabei wurde darauf geachtet, dass Blattstücke einer Pflanzenart immer mit dem gleichen Locher herausgestanzt wurden, um eine Kontamination mit den Blatinhaltsstoffen der jeweils anderen Pflanzenarten zu vermeiden; die Wahrnehmung von Futterpflanzen erfolgt bei herbivoren Insekten nämlich in erster Linie chemisch-olfaktorisch und nicht visuell.

In den 'multiple choice'-Tests wurden die Blattstückchen jeweils zufallsmäßig auf einem Kreis auf feuchtem Filterpapier angeordnet; die Position und Identität der Stückchen wurde getrennt vermerkt, um eine Beeinflussung des Experiments durch den Beobachter zu vermeiden (Doppelblind-Strategie). Es wurden jeweils $n=24$ Wiederholungen durchgeführt. Die zum Zeitpunkt t_{50} konsumierte Blattfläche wurde mit Hilfe von Millimeterpapier bestimmt, wobei t_{50} als der Zeitpunkt definiert wurde, an dem eines der in einer Petrischale angebotenen Blattstückchen zu 50% konsumiert worden war. Da die Blattstückchen innerhalb einer Petrischale nicht als statistisch unabhängig angesehen werden können, wurden zur Auswertung t-Tests für Differenzen (t-tests on differences) berechnet.

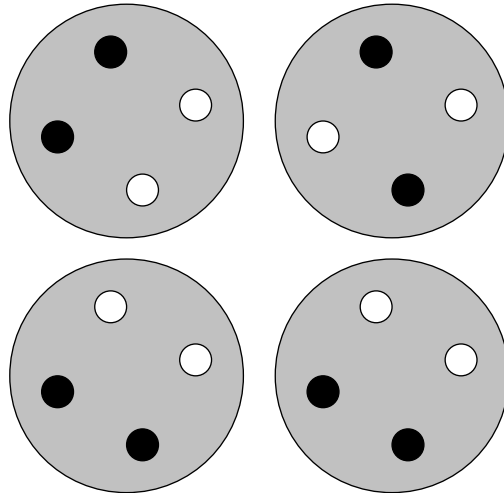


Abbildung 3:

Design eines typischen Experiments zur Nahrungspräferenz. Zu sehen sind vier (von insgesamt 24) Petrischalen, in denen kreisrunde Blattstückchen zweier verschiedener Pflanzenarten zufallsmäßig angeordnet sind. Die Insekten, deren Nahrungspräferenzen untersucht werden sollen, werden jeweils einzeln in die Mitte der Petrischalen gesetzt. Nachdem mindestens eines der angebotenen Blattstückchen zu 50% konsumiert worden ist, wird das Experiment beendet und die pro Blattstückchen konsumierte Blattfläche mit Hilfe untergelegten Millimeterpapiers bestimmt.

3.4. Feldexperimente

Die aufwändigsten und zugleich aussagekräftigsten Experimente wurden im Freiland durchgeführt. Auch hier wurden **Herbivorie** und **Konkurrenz** untersucht; die Feldexperimente sollten zeigen, ob die im Gewächshaus gewonnenen Erkenntnisse auf reale Bedingungen übertragbar sind.

Folgende **Fragen** sollten in den Freilandexperimenten geklärt werden:

- a) Wie beeinflussen **interspezifische Konkurrenz** und **Herbivorie** das Wachstum und die Vermehrung von *Senecio inaequidens*?
- b) Akzeptieren **Wirbeltier-Herbivoren** (Kaninchen) *Senecio inaequidens*, und, falls dies der Fall sein sollte – wie beeinflussen sie Wachstum und Vermehrung von *Senecio inaequidens*?
- c) Akzeptieren **spezialisierte Insekten-Herbivoren** *Senecio inaequidens* unter Freilandbedingungen?

Es wurden **zwei große Versuchspartellen** auf dem Forschungsgelände in Silwood Park angelegt; jede der Flächen umfasste eine Fläche von 16 x 24 Metern. Die Koordinaten von Silwood Park im Gradnetz der Erde sind 0°35' West und 51°25' Nord, die britischen National Grid Location-Koordinaten sind 41/944691. Die jährliche Niederschlagsmenge im Gebiet beträgt 653 mm, wobei nur geringe jahreszeitliche Schwankungen existieren (Edwards et al., 2000). Die Tages-Durchschnittstemperatur im Gebiet beträgt 6,2-15,3°C. Der dominierende Bodentyp ist sandiger, an Stickstoff, Phosphor und Basen verarmter Boden (pH 5). Die Vegetationsdecke wird in der britischen Literatur als „acidic mesic grassland“ bezeichnet und ist dominiert von den Gras-Arten *Agrostis capillaris* L., *Holcus lanatus* L., *Anthoxanthum odoratum* L. und *Festuca rubra* L., sowie von *Rumex acetosella* L., *Galium saxatile* L., *Lotus corniculatus* L., *Trifolium repens* L., *Centaurea nigra* L., *Stellaria graminea* L., *Senecio jacobaea* L. und *Cirsium arvense* (L.) Scop. (eigene Untersuchungen).

Das verwendete **experimentelle Design** war verschachtelt (**split-plot Design**). Der Vorteil eines derartigen experimentellen Designs ist, dass eine große Anzahl verschiedener Faktoren miteinander kombiniert werden können, ohne dass eine hohe Zahl unabhängiger Wiederholungen nötig wäre (geringerer Bedarf an Platz und Arbeitszeit).

Die beiden gewählten Flächen wurden wie folgt gewählt:

- (1) die generelle **Physiognomie** der Vegetationsdecke sollte ähnlich sein
- (2) beide Flächen sollten eine vernachlässigbare **Hangneigung** aufweisen
- (3) die **Exposition** (Ausrichtung nach den Himmelsrichtungen) sollte ähnlich sein
- (4) keine starken umweltbedingten **Gradienten** sollten erkennbar sein (zum Beispiel Licht-Schatten-Gradient, Gradient in der Bodenfeuchte etc.)
- (5) die Ausgangs-Intensität der **Kaninchenbeweidung** sollte auf beiden ähnlich sein

Eine der Versuchspartzellen (nachfolgend als **Block 1** bezeichnet) lag im sogenannten Nursery Field (Silwood Park); die Fläche erstreckte sich in West-Ost-Richtung und wurde an ihrem Südende von einem Waldrand begrenzt. Die zweite Versuchspartzelle (**Block 2**) lag etwa 200 Meter nördlich von Block 1 und grenzte an der Nordflanke an einen Waldrand. Auch Block 2 erstreckte sich in West-Ost-Richtung. Beide Blöcke wurden voneinander durch einen kleinen Fahrweg getrennt, der von Silwood Farm in Richtung Nordwesten zum Nordwest-Eingang von Silwood Park führte. Block 2 hatte eine Inklination von 0, während Block 1 sehr leicht in Richtung Südwesten geneigt war. In Plot 2 existierten leichte Störstellen, die durch die Tätigkeit von Maulwürfen hervorgerufen worden waren.

Die verwendeten *Senecio inaequidens*-Pflanzen stammten von **drei verschiedenen Lokalitäten** (Konstanz, Rostock und Montpellier – Frankreich). Die Herkunft wurde vermerkt, und die entsprechenden Pflanzen wurden als unterschiedliche **Ökotypen** angesehen.

Alle für das Experiment verwendeten *Senecio inaequidens*-Pflanzen waren **unter konstanten standardisierten Bedingungen** im Gewächshaus herangezogen worden und wurden im Alter von drei Monaten ins Freiland verpflanzt (**Transplantations-Technik**).

Folgende Faktoren und deren Kombinationen wurden untersucht:

Faktor	Zahl der Niveaus	Beschreibung der Niveaus	Größe des Blocks	Anzahl der Wiederholungen im größten Block
Block ²	2	(1) Block 1 (2) Block 2	24 m x 16 m	-
Kaninchenbeweidung	2	(0) Keine Beweidung (eingezäunt) (1) Beweidung (nicht eingezäunt)	24 m x 8 m	1
Interspezifische Konkurrenz	2	(0) Mit Konkurrenz (Boden unbearbeitet) (1) Ohne Konkurrenz (Boden vollständig umgepflügt)	8 m x 4 m	3
Subplot	3	(1) – (3)	8 m x 8 m	6
Ökotyp ³	3	(a) Rostock (Germany, 1.11.01) (b) Montpellier (France), (c) Konstanz (Germany)	24 m x 1 m	4
Pestizidbehandlung	4	(w) Wasser (Kontrolle) (x) Insektizid (Dursban ⁴) (y) Molluskizid (Metaldehyd) (z) Insektizid & Molluskizid	Pro Individuum zugegeben	Im eingezäunten Teil: (w) 36 (x-z) 24

Zusätzlich wurden die folgenden zwei Faktorenkombinationen definiert:

<i>Tyria</i> – Herbivorie	2	(1) mit <i>Tyria</i> (innerhalb einer Umzäunung) (2) ohne <i>Tyria</i> (außerhalb einer Umzäunung)	8 m x 5 m	2 im eingezäunten Teil
<i>Longitarsus</i> – Herbivorie	2	(2) mit <i>Longitarsus</i> (kein Insektizid) (3) ohne <i>Longitarsus</i> (mit Insektizid)	Pro Individuum zugegeben	24 im eingezäunten Teil

Ein so genanntes ‘split plot’ - Design, so wie es hier verwendet wurde, zeichnet sich dadurch aus, dass **unterschiedliche Parzellengrößen** ineinander **verschachtelt** sind. Das heißt, eine **große Versuchsparzelle** (hier: Block 1 bzw. Block 2) wird **sukzessive in kleinere Einheiten** (Subplots) unterteilt. Im hier besprochenen Fall bedeutet dies:

- (1) die **größten Parzellen** sind **Block 1** und **Block 2**; für diese ist also die Zahl der Wiederholungen $n=2$; die Wiederholungen werden durchgeführt, um eventuelle ortsspezifische Unterschiede zu eliminieren.
- (2) Die **zweitgrößten** Parzellen sind die **eingezäunten** bzw. **nicht eingezäunten** Flächen innerhalb der einzelnen Blöcke. Die Zäune dienen dem **Ausschluss von Kaninchen** und anderen großen Wirbeltier-Herbivoren
- (3) Die **nächstkleinere** Parzellengröße ist „mit /ohne Konkurrenz“; hierzu wurden **Streifen** innerhalb der umzäunten bzw. nicht umzäunten Flächen angelegt, die entweder vollständig

² Ein sogenannter ‘random effect’, d.h. die Ursache der Varianz ist unbekannt (sensu Crawley 2002)

³ ein ‘random effect’, ebenso wie “Block”; es wurden drei verschiedene Ökotypen von *Senecio inaequidens* untersucht

⁴ 0,0-Diethyl 0-(3,5,6-Trichlor-2-Pyridinyl)-Phosphorothioat (C₉H₁₁Cl₃NO₃PS), M=350.6 g/mol; ein Breitband-chloriertes Organophosphat-Insektizid, Akarizid und Nematizid, welches die Acetylcholin-Esterase hemmt. Dow AgroSciences LLC; direkt in flüssiger Form (verdünnt mit Leitungswasser) zu einzelnen Pflanzen zugegeben;

umgepflügt worden waren (vollständige Entfernung der Vegetationsdecke, d.h. „ohne Konkurrenz“), oder in ihrem natürlichen Ausgangszustand belassen wurden („mit Konkurrenz“, d.h. ungestörte Vegetationsdecke mit der oben beschriebenen Artenzusammensetzung)

- (4) Da es von den Konkurrenzstreifen pro Block jeweils drei gab, wurde ein „Subplot“ definiert, von denen jeder einzelne schließlich weiter unterteilt wurde
- (5) Der Faktor „Ökotyp“ umfasste drei Niveaus (Ökotyp 1,2 und 3); die **drei verschiedenen Ökotypen** von *Senecio inaequidens* wurden in 24 Meter langen Längsreihen gepflanzt, die zufällig zugeordnet worden waren
- (6) Die **kleinste Parzellengröße** schließlich war die **individuelle Pflanze**; hier wurden Insektizid, Molluskizid bzw. Wasser randomisiert zugegeben.

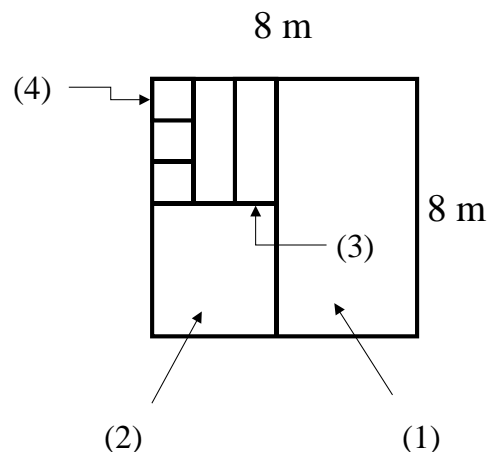


Abbildung 4:

Schema eines typischen 'split-plot'-Designs, wie es im Rahmen dieser Arbeit eingesetzt wurde. Eine insgesamt 8x8 Meter große Fläche wird sukzessive in kleinere Felder unterteilt (1,2,3,4). (1) Eine der beiden Hälften wird mit einem Kaninchenzaun versehen, die andere bleibt uneingezäunt; (2) Jede dieser Hälften wird abermals unterteilt und die Vegetationsdecke entweder natürlich belassen oder umgepflügt; (3) Drei verschiedene Ökotypen von *Senecio inaequidens* werden in Längsreihen gepflanzt und (4) jede einzelne Pflanze einer Insektizid/Molluskizid- oder (zur Kontrolle) Wasser-Behandlung unterzogen.

Die beiden oben zuletzt genannten Faktoren (*Tyria*- bzw. *Longitarsus*-Herbivorie) wurden nicht in spätere Analysen mit einbezogen. Zur Untersuchung der *Tyria*-Herbivorie wurden spezielle Raupenkäfige von 5x8 Metern Größe errichtet. Diese bestanden aus durchsichtiger 125 µm dicker Polyethylen-Plastikfolie und waren nach oben offen und an den Rändern ca. 40 cm hoch. Die Raupen wurden zu einzelnen Pflanzen zugegeben, konnten sich aber innerhalb der errichteten Inklusionen frei bewegen und ihre Futterpflanzen frei wählen. Um eine Erschöpfung der ursprünglichen Futterquelle (*Senecio jacobaea*) zu simulieren, waren alle Individuen die auf den Versuchspartellen benachbart zu *Senecio inaequidens* wuchsen, vor Versuchsbeginn bis auf die Grundrosetten zurückgeschnitten worden. Insgesamt wurden ca. 200 Raupen zu den Pflanzen in den Versuchspartellen zugegeben.

Um die **Auswirkungen von Herbivorie und Konkurrenz** auf *Senecio inaequidens* quantifizieren zu können, wurden in Abständen von zwei Wochen folgende **Variablen** gemessen:

Gesamthöhe der Pflanzen, Stammdurchmesser, Zahl der Verzweigungen, Zahl der Blätter, Zahl der durch Longitarsus-Herbivorie hervorgerufenen Fraßlöcher, Zahl der von Mollusken gefressenen Blätter, Zahl der Blütenköpfe, Anwesenheit von Herbivoren.

Insgesamt wurden im Verlaufe des Freiland-Experimentes **mehr als 30.000 Messungen** an den Einzelpflanzen von *Senecio inaequidens* durchgeführt.

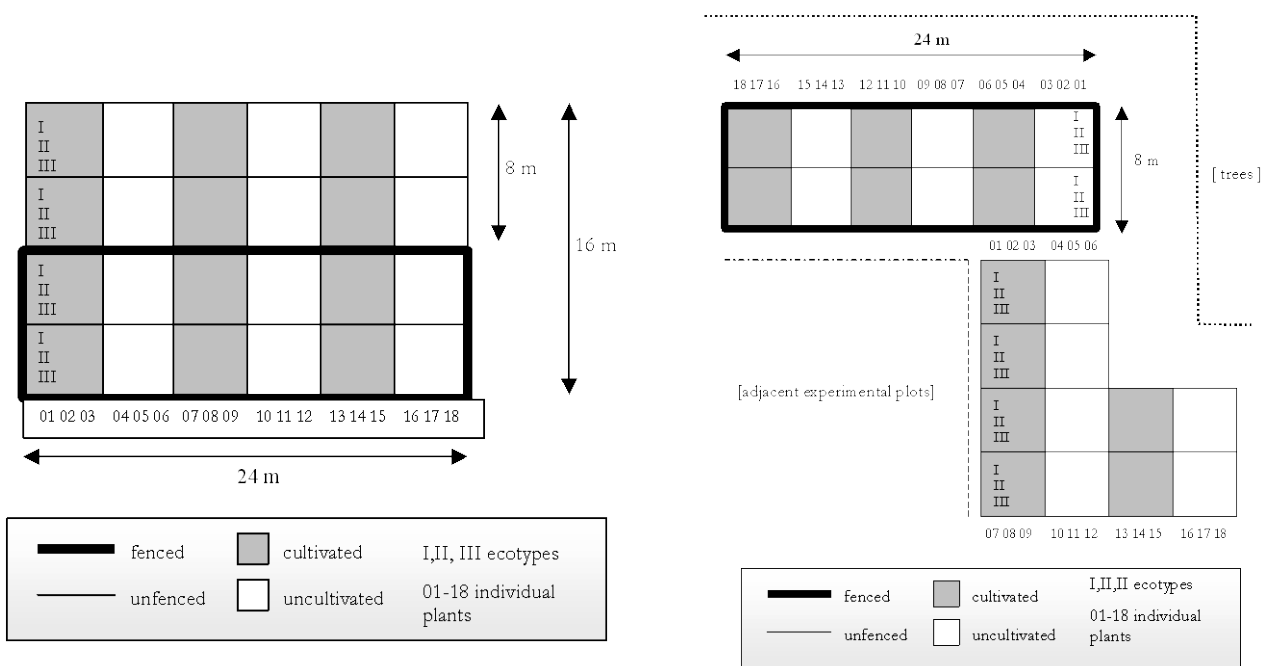


Abbildung 5a:

Design des Feldexperimentes in Block 1. Jedes der kleinen Quadrate umfasst 4x4 Meter. Die Gesamtfläche beträgt 16x24 Meter. Ein Zaun zum Ausschluss von Kaninchen wurde auf einer Fläche von 8 x 24 Metern errichtet. Die Ökotypen von *Senecio inaequidens* sind mit römischen Ziffern (I,II,III) gekennzeichnet; einzelne Pflanzen innerhalb jeder Reihe sind von 01-18 durchnummeriert. Die Anordnung der Ökotypen war randomisiert, und einzelne Pflanzen wurden vor dem Verpflanzen zufällig aus der Ausgangspopulation ausgewählt.

Abbildung 5b:

Block 2; das Design entspricht der linken Abbildung; aus Platzgründen ist ein Teil der nicht eingezäunten Fläche L-förmig und nicht rechteckig.

Legende:

- „(un)fenced“ = (nicht) eingezäunt;
- „(un)cultivated“ = (nicht) umgepflügt
- „ecotypes“ = Ökotypen
- „individual plants“ = Einzelpflanzen

3.5. Statistische Analyse

Die gesammelten Daten wurden mit Hilfe des Software-Paketes **S-Plus 2000** (Release 3, © 1988-2000 MathSoft, Inc.) durchgeführt. Sofern nicht anders vermerkt, fanden folgende Transformationen der abhängigen Variablen Verwendung:

- a) Quadratwurzeltransformation : $x' = \sqrt{x + 0.5}$
- b) Logarithmische Transformation: $x' = \ln(x + 1)$

Nur **signifikante** Ergebnisse werden nachfolgend diskutiert; nicht-signifikante Resultate werden präsentiert, sofern sie von allgemeinem Interesse sind, jedoch werden sie nicht weiter diskutiert.

Soweit nicht anders vermerkt, wird 1 s.e. (**Standardfehler des Mittelwertes**) als

Reliabilitätskriterium angegeben. Der Standardfehler s.e. wird nach der Formel $s_{\mu} = \sqrt{\frac{s^2}{n}}$ berechnet, wobei s^2 die Varianz, μ der Mittelwert einer Population von Messwerten und n die Stichprobengröße ist.

Für das Testen von Hypothesen wird allgemein angenommen, dass die Wahrscheinlichkeit p , einen Fehler erster Art zu begehen, kleiner als 0.05 sein sollte, um signifikante von nicht signifikanten Effekten zu trennen.

Signifikanz wird nachfolgend wie folgt vermerkt:

n.s.	Nicht signifikant	$p > 0.05$
*	Signifikant	$p < 0.05$
**	Signifikant	$p < 0.01$
***	Hoch signifikant	$p < 0.001$

In Boxdiagrammen wird die zentrale Tendenz der Messwerte durch den Median angegeben (dieser unterteilt die Box in zwei Hälften); ober- und unterhalb sind die 25% bzw. 75%-Quantile angegeben; Messwerte, die außerhalb dieser Grenzen liegen („Ausreißer“) sind durch schwarze horizontale Linien kenntlich gemacht.

Da die Grafiken mit einem speziellen Softwareprogramm in England erstellt worden sind, sind die Achsenbeschriftungen jeweils noch in englischer Sprache; hierfür bitte ich um Entschuldigung. Die entsprechenden Erläuterungen finden sich dann in der jeweiligen Bildunterschrift.

4. Ergebnisse

4.1. Experimente zur Nahrungspräferenz

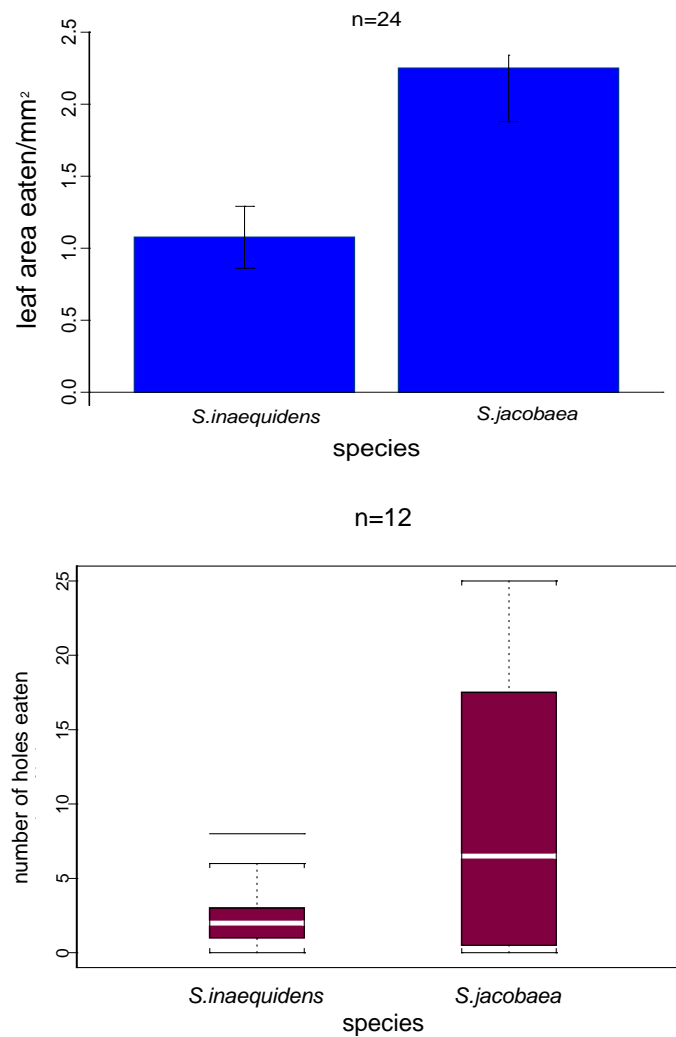


Abbildung 6:

Nahrungspräferenzen von *Longitarsus jacobaea*. (a) Zweifacher Wahltest mit Blattstückchen von *Senecio inaequidens* und *S. jacobaea*. Aufgetragen ist die konsumierte Blattfläche in mm² innerhalb von t=25 Stunden am 13. August 2002 (Gesamt-Blattfläche pro Stückchen: 7 mm²). t-Test für Differenzen: $t_{1,23}=3,88$; $p=0,0008^{***}$, $x_{\text{diff}}=1.29$ mm². Fehlerbalken zeigen den Mittelwert ± 1 s.e. (b) Anzahl der durch *Longitarsus* hervorgerufenen Fraßlöcher in einem fünffachen Wahltest mit rechteckigen Blattstückchen von drei Kontroll-Arten, sowie *S. inaequidens* und *S. jacobaea* (t=22 Stunden, 11. August 2002). Die Käfer fraßen nur an den beiden *Senecio*-Arten; t-Test für Differenzen (unabhängige Variable quadratwurzeltransformiert): $t_{1,11}=2,71$; $p=0,02^*$, $x_{\text{diff}} \approx 7$ Fraßlöcher.

Unter Laborbedingungen bevorzugten Adulttiere des Blattkäfers *Longitarsus jacobaeae* Blattstückchen der Pflanzenart *Senecio jacobaea* signifikant gegenüber *Senecio inaequidens*. *Senecio inaequidens* wurde allerdings prinzipiell als Futterpflanze angenommen.

Die Raupen von *Tyria jacobaeae* akzeptierten weder Blattstückchen noch Blütenköpfe von *Senecio inaequidens*; lediglich in 'no choice' - Tests mit Raupen, die an *Senecio inaequidens* großgezogen worden waren, fraßen sie an *Senecio inaequidens*. Auch in den Gewächshaus-Experimenten, in denen Raupen direkt in Acryl-Plastikkäfige zu *Senecio inaequidens*-Pflanzen zugegeben worden waren, überlebte keine der 300 Raupen über längere Zeit.

Unter Freilandbedingungen zeigte sich ein ähnliches Bild: *Tyria jacobaeae* kolonisierte *Senecio inaequidens* nicht, selbst wenn die Raupen direkt zu einzelnen Pflanzen innerhalb der Inklusionskäfige zugegeben worden waren.

Der Blattkäfer hingegen besiedelte *Senecio inaequidens* unter Freilandbedingungen von selbst, obwohl seine „angestammte“ Futterpflanze *Senecio jacobaea* in direkter Nachbarschaft wuchs. Dies ist ein völlig unerwartetes Ergebnis und soll weiter unten diskutiert werden.

4.2. Gewächshaus-Experimente

4.2.1. Statistische Auswertung

Die Gewächshaus-Experimente wurden mit Hilfe **beidseitiger t-Tests** statistisch analysiert (Faktoren⁵: (1) mit/ohne Konkurrenz, (2) Gewächshaus-Kompartiment 1 bzw. 2). Da **Varianzen** und **Mittelwerte** der pro Pflanze gemessenen Parameter **innerhalb einzelner Töpfe** miteinander **korreliert** sind⁶, wurde für jede Messgröße für alle vier Pflanzen eines Topfes der Mittelwert berechnet; die t-Tests wurden dann mit den Mittelwerten gerechnet.

Beispiel:

In Topf 52A befanden sich vier *Senecio inaequidens* Pflanzen, von denen die Anzahl der Blütenköpfe bestimmt wurde. Folgende Messwerte wurden notiert:

Pflanze 1: 52

Pflanze 2: 105

Pflanze 3: 550

Pflanze 4: 400 Blütenköpfe

Da es sich um *ganzzahlige* Messwerte handelt, ist vor der weiteren Analyse eine **Datentransformation** nötig. Der Mittelwert wurde deshalb erst nach Quadratwurzel-Transformation ($x' = \sqrt{x+0.5}$) bestimmt.

Die transformierten Messwerte sind:

Pflanze 1: 7,25

⁵ der Faktor „Herbivorie“ konnte nicht analysiert werden, da die eingesetzten Raupen die Pflanze nicht als Futterquelle akzeptiert hatten – siehe unten.

⁶ es handelt sich nicht um unabhängig gewonnene Stichproben, die Messwerte sind vielmehr **räumlich autokorreliert**, z.B. durch Effekte wie intraspezifische Konkurrenz innerhalb der Töpfe.

Pflanze 2: 10,27
Pflanze 3: 23,46
Pflanze 4: 20,01

Das arithmetische Mittel dieser Werte ist dann (gerundet) 15,25. Für jeden untersuchten *Faktor* (siehe oben) wurde nun ein **Gesamtmittelwert** berechnet. Die Unterschiede zwischen den Gesamtmittelwerten für jeden Faktor wurden dann mit Hilfe **beidseitiger t-Tests** für die entsprechende Zahl an Freiheitsgraden auf statistische Signifikanz überprüft.

4.2.2. Ergebnisse

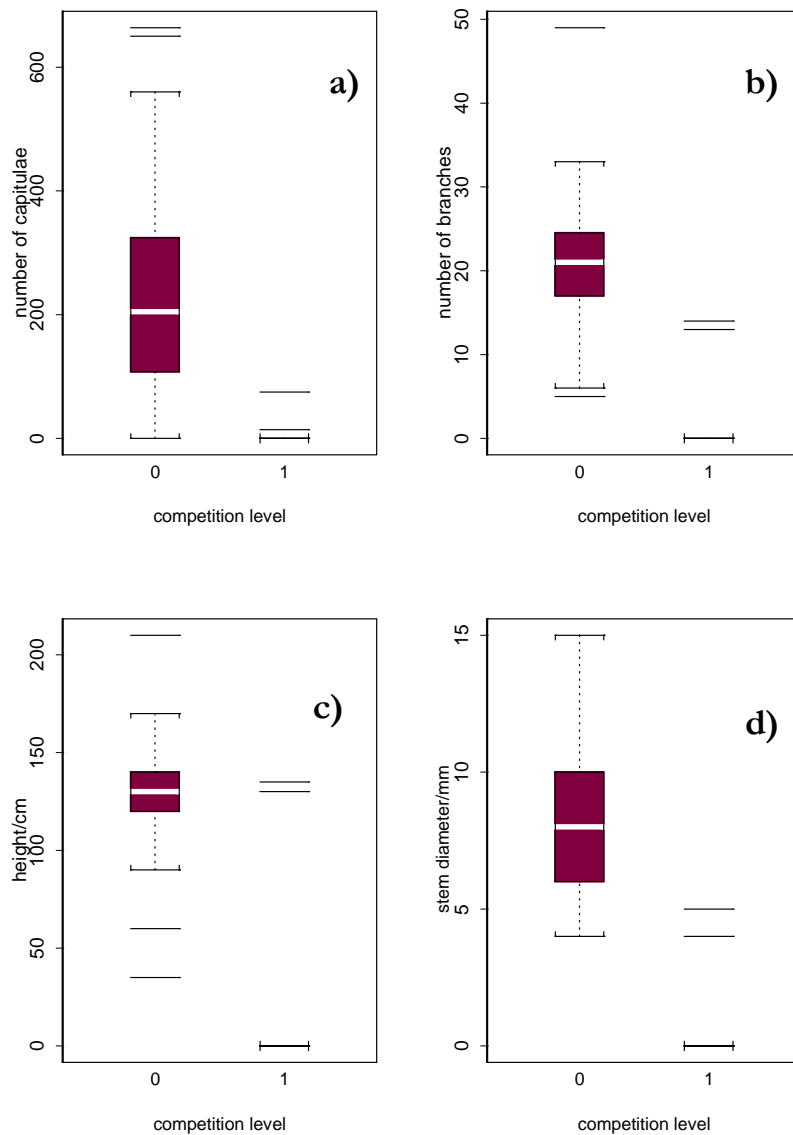


Abbildung 7:

Gewächshaus-Experiment. Auswirkungen von interspezifischer Konkurrenz auf verschiedene morphologische Parameter von *Senecio inaequidens* (03. September 2002); 0=ohne, 1=mit Konkurrenz; (a)-(d) Analyse erfolgte mit Hilfe von t-Tests für die Mittelwerte der Töpfe; Transformation in (a) und (b) : $\sqrt{x + 0.5}$; (a) Auswirkungen auf die Zahl der Blütenköpfe; $t_{2,38}=23,79$; $p<0.0001^{***}$, rücktransformierte Mittelwerte: 199 und 0,2 Blütenköpfe pro Topf (b) Auswirkungen auf die Zahl der Verzweigungen erster Ordnung; $t_{2,38}=35,62$; $p<0.0001^{***}$, rücktransformierte Mittelwerte: 20 und 0,1 Verzweigungen pro Topf (c) Auswirkungen auf die Wuchshöhe/cm; $t_{2,38}=32,74$, $p<0.0001^{***}$, Mittelwerte pro Topf: 130,5 cm und 3,31 cm (d) Auswirkungen auf den Stammdurchmesser/mm; $t_{2,38}=28,43$, $p<0.0001^{***}$; Mittelwerte: 8,3 mm und 0,11 mm.

Die dreihundert im Experiment eingesetzten **Raupen** akzeptierten *Senecio inaequidens* **nicht** als Futterpflanze. Daher konnte nachfolgend nur der Faktor „**Konkurrenz**“ in die weitere Auswertung mit eingehen.

Konkurrenz mit dem Gras *Festuca rubra* führte innerhalb von nur zwei Wochen nach dem Verpflanzen zum **Absterben** von 38 der 40 *Senecio inaequidens*-Pflanzen. Allerdings **überlebten zwei Individuen** bis zum Ende des Versuches unter der in den Töpfen entstandenen geschlossenen Grasdecke. Diese beiden Individuen kamen sogar zu Blüte und Fruchtreife.

Insgesamt gesehen hatte **interspezifische Konkurrenz** einen **hoch signifikanten** Effekt auf

- Wachstum
- Reproduktion und
- Überleben

von *Senecio inaequidens*.

Es existierten keine signifikanten Unterschiede zwischen den Gewächshaus-Kompartimenten. Falls dies der Fall gewesen wäre, hätte man das Experiment als split-plot Experiment auswerten müssen (Näheres zu diesem Verfahren: siehe Feld-Experimente).

4.3. Feld-Experimente

4.3.3. Statistische Analyse

Die Feld-Experimente wurden – bedingt durch das verschachtelte Versuchsdesign – mit Hilfe eines speziellen Auswertungsverfahrens, der sogenannten **split-plot ANOVA** (Crawley 2002) statistisch analysiert. Hierbei wurde durch geeignete Datentransformation eine annähernde Normalverteilung der Fehler erreicht; für jeden untersuchten Faktor wurden die Residuen gegen die theoretischen Werte (fitted values) aufgetragen und der Grad der Übereinstimmung mit einer entsprechenden Regressionsgerade bestimmt (sogenannte ‘diagnostic plots’ im Statistikpaket S-PLUS 2000).

Für jede Blockgröße (‘plot size’) erhält man bei der split-plot ANOVA eine separate ANOVA-Tabelle. An einem Beispiel soll die Vorgehensweise bei einer solchen split-plot ANOVA näher erläutert werden.

Angenommen, die untersuchte abhängige Variable sei die **maximale Wuchshöhe** von *Senecio inaequidens* (in Zentimetern), und es soll herausgefunden werden, wie und ob **Kaninchenbeweidung, Konkurrenz** und **Ökotyp** einen Einfluss auf die Wuchshöhe von *Senecio inaequidens* haben. Hierzu wird in S-PLUS ein entsprechendes Modell aufgestellt, welches die Verschachtelung der plot-Größen berücksichtigt. Bekanntlich hat ja ‘Block’ die größte Fläche, dann folgen die eingezäunten bzw. nicht eingezäunten Flächen (Faktor: Kaninchenbeweidung), und schließlich folgt der ‘Subplot’ mit dem Faktor ‘Konkurrenz’ (innerhalb jedes großen Blockes gibt es ja drei Wiederholungen dieser ‘subplots’, die in Form umgepflügter bzw. nicht umgepflügter Streifen angelegt sind).

Das entsprechende Modell in S-PLUS sieht dann so aus:

Höhe ~ Kaninchen*Konkurrenz*Ökotyp + Fehler (Block/Kaninchen/Subplot)

Mit 'Fehler' wird die – durch die Verschachtelung bedingte – Fehlerstruktur angegeben, und zwar entsprechend den von links nach rechts kleiner werdenden plot-Größen. Das '*' bedeutet, dass auch die Wechselwirkungen zwischen den betrachteten Faktoren mit in die Analyse einbezogen werden sollen. Die Tilde, '~', bedeutet, dass 'Höhe' im Hinblick auf die nachfolgenden Faktoren als abhängige Variable dienen soll – das heißt, es soll analysiert werden, inwiefern Kaninchenbeweidung, Konkurrenz und Ökotyp unter der gegebenen Fehlerstruktur einen signifikanten Effekt auf die Wuchshöhe haben.

Die entsprechenden ANOVA-Tabellen sehen dann wie folgt aus:

Tabelle:

Beispiel für eine split-plot ANOVA. Interaktionen zwischen Faktoren sind durch einen Doppelpunkt, ':', angegeben; **FG**=Zahl der Freiheitsgrade; **SQ**=Summe der Quadrate; **MQ**=Mittlere Quadrate.

Fehler: Block

Variationsursache	FG	SQ	MQ	F-Wert	p-Wert
Residuen	1	94,4537	94,4537		

Fehler: Kaninchen innerhalb von Block

Variationsursache	FG	SQ	MQ	F-Wert	p-Wert
Kaninchen	1	56672,93	56672,93	109,8944	0,06054528
Residuen	1	515,70	515,70		

Fehler: subplot innerhalb von (Block/Kaninchen)

Variationsursache	FG	SQ	MQ	F-Wert	p-Wert
Residuen	4	276,0741	69,01852		

Fehler: Innerhalb der Gruppen

Variationsursache	FG	SQ	MQ	F-Wert	p-Wert
Konkurrenz	1	6271,56	6271,565	96,24859	0,0000000***
Ökotyp	2	58,50	29,250	0,44889	0,6386437
Kaninchen : Konkurrenz	1	2542,37	2542,370	39,01731	0,0000000***
Kaninchen : Ökotyp	2	44,52	22,259	0,34161	0,7108262
Konkurrenz : Ökotyp	2	157,63	78,815	1,20956	0,2993814
Kaninchen: Konkurrenz: Ökotyp	2	177,91	88,954	1,36516	0,2564876
Residuen	414	26976,27	65,160		

Die Mittleren Quadrate (MQ) werden berechnet, indem man jeden der Werte in der "SQ"-Spalte durch die entsprechende Zahl an Freiheitsgraden (FG) in der Spalte links daneben dividiert.

Beispiel: $6271,56/1=6271,56$.

Die F-Werte werden dann berechnet, indem man die durch einen bestimmten Faktor hervorgerufene Varianz (MQ) durch die residuale Varianz (residuale mittlere Quadrate) auf Ebene der betrachteten plot-Größe dividiert.

Beispiel:

Der Faktor „Konkurrenz“, der in der kleinsten plot-Größe auftritt (unterste der drei Teiltabellen) soll hinsichtlich seiner Signifikanz untersucht werden.

$6271,56/65,160=96,24859$.

Der erhaltene F-Wert (92,24859) wird mit dem entsprechenden Tabellenwert in einem statistischen Tafelwerk verglichen, in diesem Falle $F_{0,05}(1,\infty)=3,84$ – hierbei sind die faktoriellen Freiheitsgrade (hier: 1) im Zähler, und die residualen Freiheitsgrade (hier: im Nenner des Bruches. 0,05 gibt hierbei die Wahrscheinlichkeit an, einen Fehler erster Art zu begehen.

Die p-Werte in der rechten Spalte schließlich geben an, wie hoch die Wahrscheinlichkeit ist, dass die erhaltenen F-Werte allein durch Zufall erhalten hätten werden können.

In der betrachteten Tabelle finden sich lediglich zwei signifikante p-Werte (gekennzeichnet durch ***). Aus der dargestellten Analyse lässt sich folgern:

- (1) Konkurrenz mit anderen Pflanzen hatte einen signifikanten Effekt auf das Wachstum von *Senecio inaequidens*
- (2) Kaninchenbeweidung hatte nur in Kombination mit interspezifischer Konkurrenz einen Effekt auf das Wachstum von *Senecio inaequidens*

4.3.4. Ergebnisse

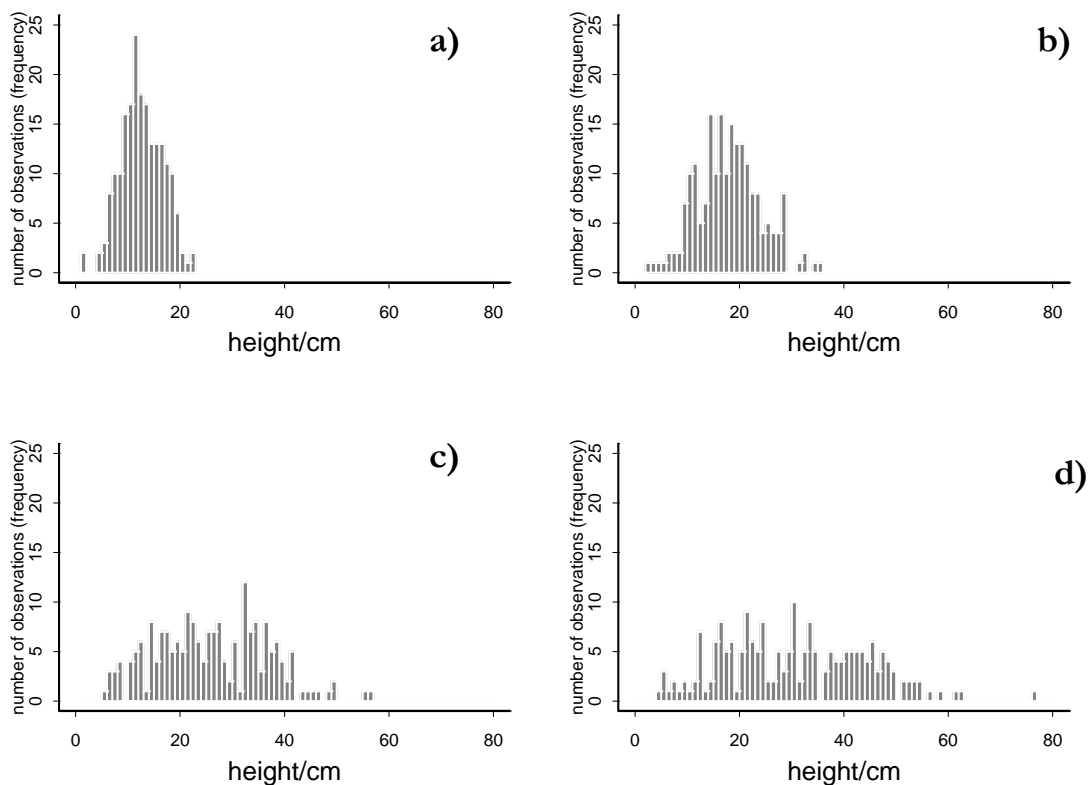


Abbildung 8:

Feld-Experiment. Histogramme für die Häufigkeitsverteilung maximaler Wuchshöhen/cm von *Senecio inaequidens*, wie sie an vier verschiedenen Meßzeitpunkten gemessen wurde. (a) 18. Juli 2002; (b) 1. August 2002; (c) 16. August 2002 und (d) 28. August 2002.

Da in den Feld-Experimenten sehr viele unterschiedliche Faktoren zugleich hinsichtlich ihrer Auswirkungen auf Wachstum, Reproduktion und Überleben von *Senecio inaequidens* untersucht wurden, soll nachfolgend jeder Faktor getrennt analysiert werden. Nicht-signifikante Einflussgrößen werden in aller Regel nicht präsentiert.

4.3.4.1. Größenverteilung von *Senecio inaequidens*

Aus entsprechenden Histogrammen ist ersichtlich, wie das Größenspektrum der *Senecio inaequidens*-Pflanzen sich generell im Laufe der Zeit geändert hat.

Zu Beginn der Freilandversuche zeigten die transplantierten Keimlinge ein einheitliches, annähernd normalverteiltes Größenspektrum. Im Laufe der Zeit nahm die Verteilung eine zunehmend abgeplattete, d.h. platykurtotische⁷, Form an. Gegen Ende der Untersuchungsperiode zeigte das Größenspektrum eine typisch rechts-schiefe Verteilung, d.h. es existierten mehr kleinere als größere Pflanzen.

4.3.4.2. Unterschiede zwischen Block 1 und Block 2

Weder die maximale Wuchshöhe, noch die Zahl der produzierten Blütenköpfe zeigten signifikante Unterschiede innerhalb der beiden großen Feldplots. Dagegen waren die Zahl der Verzweigungen, sowie die Zahl der von Schnecken gefressenen Blätter zwischen beiden Plots signifikant verschieden.

Die Pflanzen in Block 2 waren generell weniger stark verzweigt und wurden von Mollusken (Schnecken) stärker beschädigt als die Pflanzen in Block 1.

4.3.4.3. Unterschiede zwischen einzelnen Ökotypen von *Senecio inaequidens*

Während die maximale Wuchshöhe und die Anzahl der Verzweigungen aller untersuchten *Senecio inaequidens*-Ökotypen sich nicht signifikant voneinander unterschieden, gab es signifikante Unterschiede hinsichtlich der Zahl der Blütenköpfe sowie hinsichtlich des Stammdurchmessers. Ökotyp b, d.h. die Pflanzen, welche aus Saatgut von Südfrankreich herangezogen worden waren, produzierten signifikant weniger Blütenköpfe, hatten aber einen signifikant höheren Stammdurchmesser als die beiden anderen Ökotypen a und c, welche aus Deutschland stammten.

Darüber hinaus wurden die südfranzösischen Pflanzen im Vergleich zu den deutschen signifikant stärker von Mollusken (Schnecken) und von *Longitarsus*-Käfern befallen.

4.3.4.4. Auswirkungen der eingesetzten Pestizide

Wachstum, Reproduktion und Überleben von *Senecio inaequidens* änderten sich nicht bei Zugabe entsprechender Pestizide (d.h. experimenteller Manipulation von Herbivoren), und auch der Schaden, der durch verschiedene Herbivoren angerichtet wurde, änderte sich nicht signifikant durch Zugabe von Insektizid, Molluskizid oder einer Kombination aus beiden. Trotzdem zeigte

⁷ Kurtosis ist eine dimensionslose Größe, welche den Grad der Abplattung einer Verteilungsfunktion angibt; nähere Erläuterungen und Definitionen finden sich in Crawley 2002.

sich die Tendenz, dass die Zahl der durch *Longitarsus*-Käfer hervorgerufenen Fraßlöcher durch Insektizid und eine Kombination aus Insektizid und Molluskizid reduziert wurde. Die Zahl der von Schnecken gefressenen Blätter änderte sich nur bei Zugabe einer Kombination von Insektizid und Molluskizid, nicht aber durch einzeln zugegebenes Molluskizid.

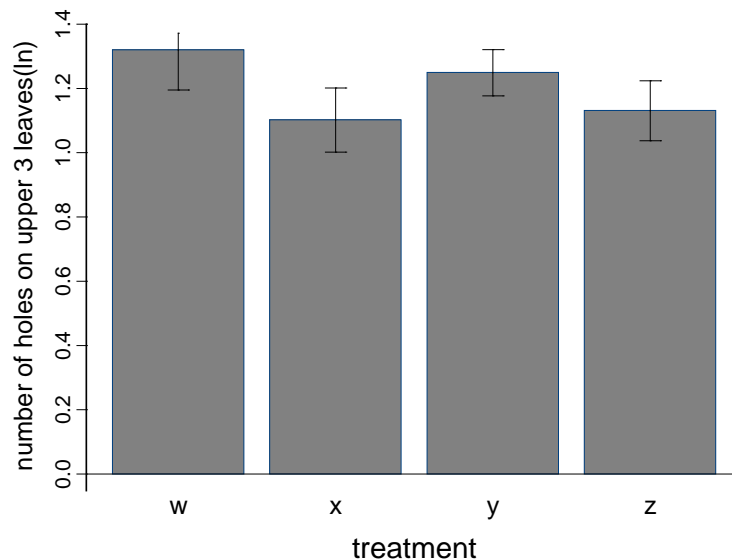


Abbildung 9:

Feld-Experiment (28.8.2002). Durch *Longitarsus* hervorgerufene Fraßlöcher auf den obersten drei Blättern von *Senecio inaequidens* in Abhängigkeit verschiedener experimenteller Treatments; Unterschiede in der Anzahl der Fraßlöcher sind aufgetragen (Transformation: $\ln(x+1)$; $p=0,4$ (n.s.), $F_{3,174}=0,97$ (analysiert als split-plot ANOVA mit logarithmischer Transformation). Treatments: w=Wasser, x=Insektizid, y= Molluscizid, z=Insektizid+Molluscizid. Die Fehlerbalken zeigen den Mittelwert ± 1 s.e.

4.3.4.5. Direkte Auswirkungen von Konkurrenz

Konkurrenz (d.h. Anwesenheit einer geschlossenen Vegetationsdecke hatte einen signifikanten Effekt auf Wachstum, Reproduktion und Überleben von *Senecio inaequidens*. Alle an *Senecio inaequidens* gemessenen morphologischen Parameter wurden hoch signifikant durch den Faktor Konkurrenz beeinflusst.

Die Unterschiede in der maximalen Wuchshöhe und der Anzahl der produzierten Blütenköpfe zwischen Pflanzen, die mit bzw. ohne Konkurrenz gewachsen waren, wurden im Laufe der Zeit immer größer.

4.3.4.6. Direkte Auswirkungen von Herbivorie

Die durch Kaninchen hervorgerufenen Fraßschäden waren sehr deutlich sichtbar, allerdings nicht signifikant. Kaninchenherbivorie führte zum direkten Absterben von 182 der insgesamt 216 Pflanzen auf den beweideten Teilflächen.

Sowohl die Wuchshöhe, als auch die Anzahl der produzierten Blütenköpfe wurde dementsprechend stark durch Kaninchen-Herbivorie beeinflusst, jedoch nicht signifikant im strengen Sinne.

Nicht-Wirbeltiere (Schnecken, sowie die beiden untersuchten Insektenarten) zeigen generell wenig deutliche und im Allgemeinen nicht signifikante Effekte auf *Senecio inaequidens*. Es existierte eine exponentielle negative Korrelation zwischen der Anzahl der von Schnecken gefressenen Blätter, und der Anzahl der produzierten Blütenköpfe – das heißt: Je mehr Fraßschäden durch Schnecken an den Pflanzen zu beobachten waren, desto weniger Blütenköpfe wurden produziert. Ein ähnlicher Zusammenhang konnte auch mit der Anzahl der Verzweigungen beobachtet werden – je mehr Fraßschäden durch Schnecken, desto weniger Verzweigungen wiesen die Pflanzen auf.

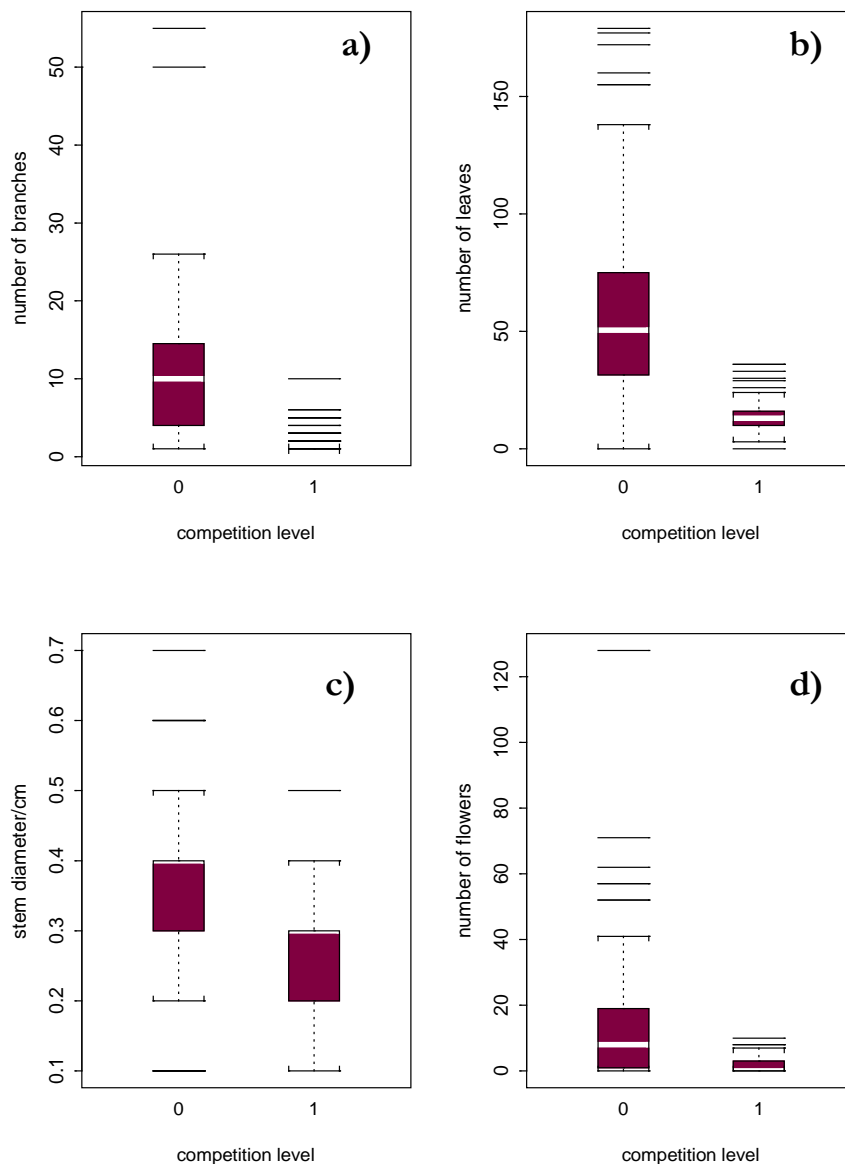


Abbildung 10:

Feld-Experiment. Auswirkungen von Konkurrenz auf *Senecio inaequidens* am 28. August 2002; 0=umgepflügt (ohne Konkurrenz), 1= mit Konkurrenz (geschlossene Vegetationsdecke); (a) Auswirkungen auf die Zahl der Verzweigungen erster Ordnung; $F_{1,108}=227,00$, $p<0,0001^{***}$; (b) Auswirkungen auf die Zahl der Blätter; $F_{1,208}=105,41$, $p<0,0001^{***}$; (c) Auswirkungen auf den basalen Stammdurchmesser/cm; $F_{1,208}=51,29$, $p<0,0001^{***}$; (d) Auswirkungen auf die Zahl der Blütenköpfe; $F_{1,208}=84,18$, $p<0,0001^{***}$; (a)-(d) analysiert als split-plot ANOVA; (a), (b) und (d) Transformation: $\ln(x+1)$.

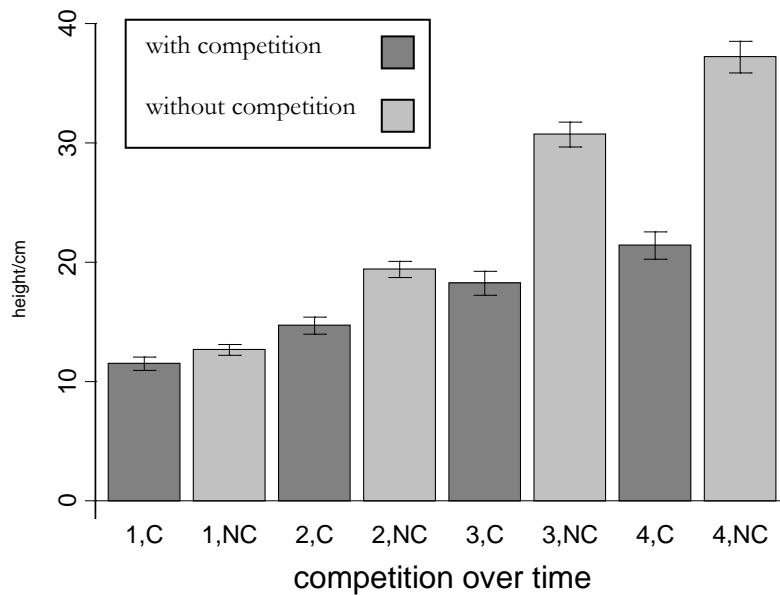


Abbildung 11: Feld-Experiment. Die Auswirkungen von Konkurrenz auf das Wachstum von *Senecio inaequidens* an vier unterschiedlichen Untersuchungszeitpunkten. Hellgraue Balken: ohne Konkurrenz; dunkelgrau: mit Konkurrenz; Auf der x-Achse: „1“=18.Juli, „2“=1.August, „3“=16. August und „4“=18. August 2002. Niveaus der Treatments: C = mit Konkurrenz, NC = ohne Konkurrenz. Abhängige Variable: Wuchshöhe/cm. Zum Zeitpunkt 4 (=4,NC) war die Wuchshöhe bei Pflanzen, die bis dahin unter Konkurrenz gewachsen waren, signifikant niedriger, als bei denen, die ohne Konkurrenz gewachsen waren (28. August: $F_{1,208}=81,50$, $p<0,0001^{***}$, split-plot ANOVA für die „4,C“ and „4,NC“-Meßpunkte)

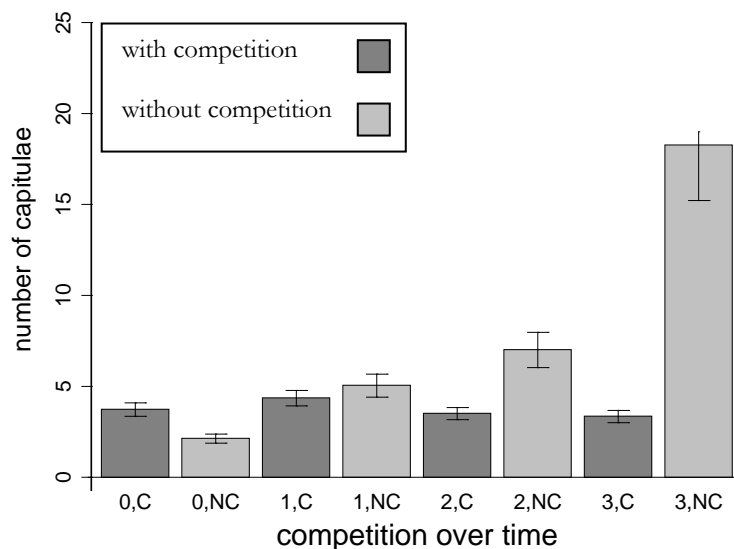


Abbildung 12: Feld-Experiment. Die Auswirkungen von Konkurrenz auf die Reproduktion von *Senecio inaequidens* an vier unterschiedlichen Untersuchungszeitpunkten. Hellgraue Balken: ohne Konkurrenz; dunkelgrau: mit Konkurrenz; Auf der x-Achse: „0“= 18.Juli, „1“=7. August, „2“=16. August, „3“=28. August 2002. Niveaus der Treatments: C = mit Konkurrenz, NC = ohne Konkurrenz. Abhängige Variable: Anzahl der produzierten Blütenköpfe. Zum Zeitpunkt 3 (=3,NC) war die Zahl der Blütenköpfe bei Pflanzen, die bis dahin unter Konkurrenz gewachsen waren,

signifikant niedriger, als bei denen, die ohne Konkurrenz gewachsen waren (28. August: $F_{1,208}=84,18$, $p<0,0001^{***}$, split-plot ANOVA für die "3,C" and "3,NC"-Meßpunkte)

4.3.4.7. Wechselwirkungen zwischen Herbivorie und Konkurrenz

Eine Kombination aus den Faktoren Kaninchen-Herbivorie und interspezifischer Konkurrenz führte zu einer signifikanten Änderung morphologischer Parameter von *Senecio inaequidens*. Das heißt: Wenn eine von Kaninchen beweidete geschlossene Vegetationsdecke vorhanden war, wuchsen die *Senecio inaequidens*-Pflanzen niedriger, produzierten weniger Blütenköpfe, waren weniger stark verzweigt, hatten weniger Blätter, usw.

Interspezifische Konkurrenz hatte zudem einen signifikanten Effekt auf die Anzahl der von Mollusken gefressenen Blätter - Pflanzen, die unter Konkurrenz wuchsen, zeigten signifikant mehr Fraßschäden durch Schnecken an den Blättern als solche, die ohne Konkurrenz wuchsen.

4.3.4.8. Erneuerungswachstum und Kompensation

Pflanzen, die unter Konkurrenz wuchsen und von Kaninchen beweidet worden waren, starben in aller Regel ab; dagegen zeigten diejenigen *Senecio inaequidens*-Pflanzen, die auf vegetationslosem, umgepflügtem Boden wuchsen und von Kaninchen beweidet worden waren, die Fähigkeit, nach erfolgter Dekapitation wieder auszutreiben (Erneuerungswachstum). Die neuen Austriebe wurden anschließend von den Kaninchen nicht mehr gefressen, und die Pflanzen gelangten auf diese Weise noch in derselben Vegetationsperiode zur Blüte und Fruchtreife.

Das heißt: Pflanzen, die auf offenen, gestörten Flächen wuchsen, konnten die Kaninchenherbivorie durch Erneuerungswachstum ausgleichen (kompensieren), während Pflanzen, die in geschlossener Vegetationsdecke wuchsen, dies nicht vermochten und statt dessen durch die kombinierte Einwirkung von Kaninchenherbivorie und Konkurrenz stark in ihrem Wachstum und reproduktiven Potential eingeschränkt wurden.

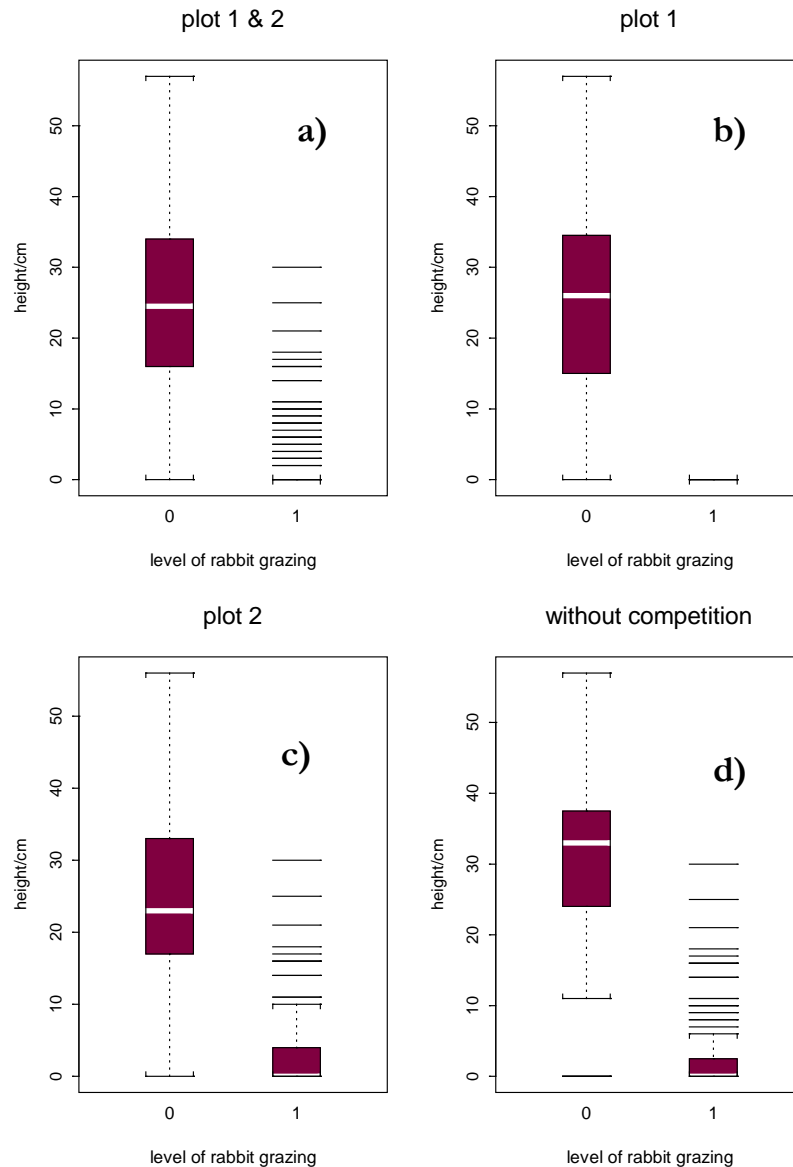


Abbildung 13:

Feld-Experiment. Auswirkungen der Kaninchenbeweidung auf die maximale Wuchshöhe/cm von *Senecio inaequidens* (16. August 2002); 0=eingezäunter, 1=nicht eingezäunter Teil der Feldplots (a) ohne Unterscheidung zwischen Block 1 und 2; $F_{1,1}=109,829$, $p=0,06$ (n.s.); (b) für Block 1; keine Überlebenden im nicht-eingezäunten Teil; (c) für Block 2; einige Pflanzen zeigen Regenerationswachstum (d) in den umgepflügten Streifen ist die Überlebenswahrscheinlichkeit der Pflanzen höher als in denjenigen mit einer geschlossenen Vegetationsdecke (nicht gezeigt); $F_{1,410}=101,42$, $p<0,0001$ *** (a)-(d) analysiert als split-plot ANOVA ohne Transformation.

4.3.4.9. Besiedlung durch *Longitarsus*-Käfer

Eines der erstaunlichsten Ergebnisse der Feld-Experimente war, dass *Longitarsus*-Käfer *Senecio inaequidens* von selbst besiedelten. Das ist deswegen bedeutsam, da *Senecio inaequidens* ja als Neophyt im Untersuchungsgebiet noch nie aufgetreten war, und die Käfer eigentlich als Spezialisten ausschließlich an einer anderen *Senecio*-Art (*Senecio jacobaea*) fressen sollten. Die Tatsache, dass ein einheimisches spezialisiertes phytophages Insekt einen Wirtspflanzen-Wechsel auf eine eingeschleppte Pflanze durchführen kann ist bisher aus der Literatur kaum belegt und

widerspricht gängigen Hypothesen (herbivore release hypothesis) – doch hierzu mehr in der Diskussion.

Die Besiedlung setzte bereits weniger als fünf Tage nach dem Auspflanzen der *Senecio inaequidens*-Keimlinge ein. Sogar Pflanzen, die frisch von Kaninchen bis auf eine Höhe von weniger als zwei Zentimetern heruntergestutzt worden waren, wurden noch von den Käfern gefunden und als Futterpflanze aufgesucht.

4.4. Zusammenfassung der wesentlichsten Ergebnisse

- **Wachstum, Reproduktion und Überlebensrate** von *Senecio inaequidens* wurden signifikant beeinflusst durch:
 - b) **Konkurrenz** mit anderen Pflanzenarten
 - c) Eine Kombination aus **Konkurrenz** und **Kaninchenbeweidung**
- **Invertebrate Herbivoren** (Schnecken, Insekten) zeigten nur wenig signifikante Effekte
- *Tyria jacobaeae*, ein einheimisches spezialisiertes phytophages Insekt, akzeptierte *Senecio inaequidens* **nicht** als Futterpflanze
- *Longitarsus jacobaeae*, ein einheimisches spezialisiertes phytophages Insekt, führte einen **Wirtspflanzen-Wechsel** durch und besiedelte *Senecio inaequidens* von allein

5. Diskussion

5.1. Experimente zur Nahrungspräferenz

Die Experimente zeigten zweierlei sehr klar:

- a) *Tyria jacobaeae* akzeptiert *Senecio inaequidens* nicht als Futterpflanze und
- b) *Longitarsus jacobaeae* akzeptiert *Senecio inaequidens* als Futterpflanze, jedoch wird *Senecio jacobaea* gegenüber *Senecio inaequidens* signifikant bevorzugt

Es kann also einerseits geschlussfolgert werden, dass die *Tyria*-Raupen nicht befähigt sind, einen Wirtspflanzenwechsel von *Senecio jacobaea* auf *Senecio inaequidens* durchzuführen. Andererseits sollte man – im Falle des Blattkäfers *Longitarsus* – mit der Interpretation der Ergebnisse vorsichtig sein. Denn die gemessene Variable „konsumierte Blattfläche in Millimetern“ ermöglicht weder eine Aussage darüber, welche langfristigen Auswirkungen Herbivorie auf *Senecio inaequidens* haben wird, noch lässt sie Rückschlüsse auf tatsächliche Konsumptions- und Verwertungsraten des betrachteten Insekts zu. Es kann nämlich sehr wohl sein, dass die Insekten zwar weniger Blattfläche von *Senecio inaequidens* gefressen haben, dass aber trotzdem die gleiche Masse an Pflanzengewebe aufgenommen wurde; denn Unterschiede in Wassergehalt, Textur und Gehalt an Festigungsgeweben zwischen beiden angebotenen *Senecio*-Arten sind nicht unwahrscheinlich. Auch könnte der Gehalt an bedeutenden Nährstoffe, allen voran organischem Stickstoff, zwischen beiden Pflanzen unterschiedlich gewesen sein, und die auf den ersten Blick unterschiedlichen Mengen an gefressenem Gewebe erklären – Stickstoff ist eine der bedeutendsten Determinanten der Fitness herbivorer Insekten und ist bereits häufig als Steuerungsfaktor der Nahrungsaufnahme identifiziert worden (Crawley, 2002, pers. Komm).

In zukünftigen Fraßtests sollten derartige Parameter durch Auswiegen der Blattstückchen, und durch zusätzliche Experimente mit pflanzensaftgetränkten Filterpapierstückchen genauer untersucht werden.

Die im Freiland gewonnenen Ergebnisse (siehe unten) zeigen, dass darüber hinaus die hier in Laborversuchen erzielten Resultate nur eingeschränkt auf die Realität übertragbar sind.

5.2. Gewächshaus-Experimente

Die Gewächshaus-Experimente haben zweierlei sehr klar gezeigt:

- a) wiederum haben die *Tyria* Raupen – diesmal sogar in hoher Zahl von ca. 300 Tieren – *Senecio inaequidens* nicht als Futterpflanze angenommen und
- b) Konkurrenz mit dem Gras *Festuca rubra* hatte hoch signifikante Effekte auf Wachstum, Reproduktion und Überleben von *Senecio inaequidens*.

Diese Ergebnisse sind auch konsistent mit den im Freiland (siehe unten) erzielten Resultaten. Es besteht also genügend Veranlassung, die Nullhypothese „*Senecio inaequidens* wird nicht durch Konkurrenz beeinflusst“ zu verwerfen.

Da interspezifische Konkurrenz sowohl unter künstlichen Gewächshausbedingungen mit nur einem einzigen Artenpaar (*Festuca rubra* – *Senecio inaequidens*), als auch unter komplexen Freilandbedingungen in Multispecies-Vergesellschaftungen einen signifikanten Effekt auf Wachstum, Reproduktion und Überleben von *Senecio inaequidens* hatte, kann man die Hypothese aufstellen, dass Dichte und nicht Identität der konkurrierenden Pflanzenarten die Auswirkungen von Konkurrenz auf *Senecio inaequidens* determinieren. Diese Folgerung widerspricht den Beobachtungen von Troussel 1998 (Montpellier, Südfrankreich), der postuliert hatte, dass die Identität der Konkurrenzpflanzen eine Rolle für das Ergebnis der antagonistischen Wechselwirkungen spiele.

Insgesamt gesehen wäre es interessant gewesen, die Dichte von *Festuca rubra* über ein breiteres Spektrum hinweg zu verändern, um den genauen Punkt zu bestimmen, ab dem Konkurrenzausschluß stattfindet. Das Gesamtergebnis jedoch wäre durch derartige Verfeinerungen des experimentellen Designs unverändert geblieben.

Bleibt noch anzumerken, dass selbstverständlich die Zeit ein wesentlicher Faktor war, der den Ausgang des Konkurrenzexperimentes mitbestimmt hat; denn wenn *Festuca rubra* nicht bereits einen zeitlichen Vorsprung gegenüber *Senecio inaequidens* gehabt hätte – immerhin hatte das Gras ja bereits vor Transplantation der *Senecio inaequidens*-Keimlinge eine geschlossene Grasdecke herausgebildet – dann hätte das Ergebnis des Experimentes durchaus anders aussehen können. In einem solchen Falle wäre beispielsweise auch stabile Koexistenz beider Arten denkbar gewesen. Da jedoch alle Experimente dazu dienen sollten, zu testen, ob *Senecio inaequidens* in bereits existierende intakte Grasland-Ökosysteme einzuwandern vermag, repräsentiert das gewählte Design die realen Umweltbedingungen besser.

5.3. Freiland-Experimente

Die Freiland-Experimente führten in drei Punkten zu ähnlichen Ergebnissen wie die Gewächshaus- bzw. Laborexperimente:

- a) Konkurrenz hatte einen signifikanten Effekt auf alle morphologischen Parameter von *Senecio inaequidens*,

-
- b) Die zugegebenen 200 *Tyria*-Raupen akzeptierten *Senecio inaequidens* nicht als Futterpflanze und
 - c) Die *Longitarsus*-Käfer hingegen nahmen *Senecio inaequidens* als Futterquelle an.

Die beobachteten Unterschiede zwischen den beiden experimentellen Plots sind vermutlich durch mikroklimatische Differenzen erklärbar – einer der beiden Plots zeichnete sich durch eine stärker ausgeprägte Moosschicht aus, und auch die Abundanzen wichtiger Herbivoren waren vermutlich verschieden. Eine Überprüfung der Herbivorendichten war jedoch aus praktischen Gründen nicht möglich – allein schon die Kaninchendichte wird bereits auf mehrere tausend Individuen pro Hektar geschätzt, und die Aktivität von Mollusken ist darüber hinaus stark witterungsabhängig – eine eingehende Untersuchung würde mehrere Jahre genauestes Populationsmonitoring erfordern.

Die Unterschiede zwischen einzelnen Ökotypen von *Senecio inaequidens* sind mit hoher Wahrscheinlichkeit genetisch fixiert, denn alle Pflanzen waren unter gleichen Ausgangsbedingungen herangezogen worden, und das Saatgut zu ähnlichen Zeitpunkten geerntet und unter gleichen und konstanten Bedingungen gelagert worden.

Bemerkenswerter Weise waren es darüber hinaus die Pflanzen aus Südfrankreich, welche sich signifikant von denjenigen aus Rostock bzw. Konstanz (Deutschland) hinsichtlich einiger Parameter unterschieden. Die einzig plausible weitere Erklärung wäre, dass es minimale Unterschiede in den Keimungsbedingungen zu Beginn des Experiments gegeben haben könnte – unterschiedliche Keimraten könnten beispielsweise durch Unterschiede in den Klimabedingungen (Frost/kein Frost) in den Ursprungsgebieten zu erklären sein. Um künftig derartige Varianzursachen ausschließen zu können, sollte mit vor Ort standardisiert geerntetem Saatgut gearbeitet werden.

Dass interspezifische Konkurrenz der dominierende Faktor war, welcher Wachstum, Überleben und Reproduktion von *Senecio inaequidens* signifikant beeinflusste, war bereits von Ernst (1998) vorgeschlagen (jedoch nicht experimentell überprüft) worden.

Ein Zusammenwirken von Herbivorie und Konkurrenz, wie es in der vorliegenden Arbeit beobachtet worden ist, ist in der Literatur für andere Pflanzenarten bereits gut belegt (siehe zum Beispiel Case & Crawley, 2000; Crawley, 1997; Bonser & Reader, 1995).

Die Tatsache, dass Kaninchenbeweidung allein nicht signifikant war, ist damit zu erklären, dass bei den Feldexperimenten nur zwei große Plots angelegt worden waren; dies wiederum bedeutet, dass die Zahl der residualen Freiheitsgrade nur 1 beträgt, und dementsprechend ein hoher F-Wert benötigt wird, um die Wahrscheinlichkeit p , einen Fehler erster Art zu begehen, zu minimieren. Wenn mehr als zwei Versuchsflächen angelegt worden wären, wären die Effekte der Kaninchenbeweidung mit Sicherheit signifikant gewesen; dies war jedoch zu Beginn des Versuchs nicht absehbar.

Nicht-Wirbeltiere (Schnecken, Insekten) hatten generell einen vernachlässigbaren und zumeist nicht signifikanten Effekt auf *Senecio inaequidens*; auch diese Tatsache ist bereits an anderen Pflanzenarten häufig in der Literatur beschrieben (z.B. Crawley 1997).

Die Tatsache, dass *Longitarsus jacobaeae* einen Wirtspflanzen-Wechsel durchführen konnte, ist aus folgenden Gründen bemerkenswert:

- a) die 'herbivore release hypothesis' konstatiert, dass Neophyten generell nicht oder nur kaum von spezialisierten einheimischen Herbivoren angegriffen werden – die fehlende Regulation durch Herbivoren soll angeblich erst das Vordringen des entsprechenden Neophyten begünstigen und
- b) man hielt *Longitarsus jacobaeae* bisher für mehr oder weniger spezifisch an *Senecio jacobaea* angepasst; dass der Käfer nun eine neophytische *Senecio*-Art angreift, und dies auch noch ohne Zutun eines Experimentators, ist ungewöhnlich und bisher in der Literatur noch nicht berichtet worden

Die 'herbivore release hypothesis' sollte möglicherweise noch einmal überdacht werden – denn vielleicht wurden bisher die Komponenten Raum und Zeit nicht ausreichend berücksichtigt. Statt dessen könnte man folgende neue Hypothese aufstellen:

Eine neue Hypothese zur Besiedlung von Neophyten durch oligophage Herbivoren

Die Besiedlung ist unter folgenden Bedingungen begünstigt:

1. Verwandte der Pflanze kommen im regionalen Arteninventar vor (z.B. gleiche Gattung)
2. Auf die entsprechende Gattung spezialisierte Herbivoren kommen in der Nähe vor
3. Die betrachteten Herbivoren haben die Fähigkeit, einen Wirtspflanzenwechsel durchzuführen

5.4. Abschließende Diskussion

Zur Erinnerung seien hier noch einmal die zentralen Punkte aufgeführt, die mit den beschriebenen Versuchen im Rahmen dieser Arbeit experimentell überprüft werden sollten. Im Zusammenhang mit biologischen Invasionen waren folgende Anforderungen an wissenschaftliche Arbeiten auf diesem Gebiet gestellt worden:

- (1) Welche Lebensräume kann der Organismus potentiell besiedeln?
- (2) Welche ökologischen, ökonomischen oder sozialen Konsequenzen können sich daraus ergeben (z.B. Gefährdung von schutzwürdigen Biotopen; Auftreten als Ackerunkraut; Gefährdung der menschlichen Gesundheit)
- (3) Wie kann man diesen Problemen am besten begegnen?

Und im Zusammenhang mit dem hier behandelten Neophyten *Senecio inaequidens* sollten nach Möglichkeit die folgenden Fragenkomplexe aufgeklärt werden:

- a) Welche Faktoren begünstigen die Ausbreitung von *Senecio inaequidens*?
- b) Welche Faktoren wären geeignet, die Ausbreitung von *Senecio inaequidens* einzudämmen?
- c) Geht eine ökologische oder ökonomische Gefahr von *Senecio inaequidens* aus?
- d) Welche Langzeitprognosen hinsichtlich der zukünftigen Ausbreitung von *Senecio inaequidens* sind denkbar?
- e) Wie könnte man den prognostizierten Entwicklungen begegnen?

Die Ergebnisse dieser Arbeit ermöglichen es, die meisten dieser zentralen Punkte zu klären, denn es ist nun möglich, folgendes festzuhalten:

- (1) Die Ausbreitung von *Senecio inaequidens* ist begünstigt, wenn wenig Konkurrenz durch Begleitvegetation vorhanden ist; das heißt: vegetationslose, -arme oder gestörte Vegetationsflächen ermöglichen gute Bedingungen für Wachstum, Vermehrung und Überleben von *Senecio inaequidens*
- (2) Konkurrenz durch eine dichte Vegetationsdecke, aber auch eine Kombination zwischen Konkurrenz und verschiedenen Herbivoren könnte die Verbreitung von *Senecio inaequidens* begrenzen; eine weitere Ausbreitung könnte durch spezialisierte einheimische Herbivoren, wie zum Beispiel den Käfer *Longitarsus jacobaeae*, erreicht werden – hierzu

sind in den folgenden Jahren Untersuchungen zu den Auswirkungen der wurzelfressenden Larvalstadien von *Longitarsus* dringend nötig.

- (3) Eine direkte ökologische und ökonomische Gefahr könnte von *Senecio inaequidens* ausgehen, falls die Pflanze es schaffen sollte, in beweidete Ökosysteme einzudringen. Eine derartige Besiedlung stark beweideter, gestörter Ökosysteme erscheint sehr wahrscheinlich, denn eine Kombination aus fehlender Vegetationsdecke und Kaninchen-Herbivorie hat in den Experimenten zu verstärktem Kompensationswachstum geführt, und die Erneuerungstriebe wurden von den Kaninchen schließlich nicht mehr gefressen. *Senecio inaequidens* wird also indirekt durch starke Beweidung gefördert, und ein Eindringen der Art in beweidete Ökosysteme oder Äcker wäre aufgrund der giftigen Inhaltsstoffe mit möglicherweise nicht unbeträchtlichen wirtschaftlichen Folgekosten verbunden
- (4) Auf lange Zeit hinweg gesehen wird *Senecio inaequidens* in Grünlandökosysteme eindringen, denn die Art vermag auch unter hoher Konkurrenz mit Gräsern (Gewächshausexperiment) noch zur Blüte und Fruchtreife zu gelangen; ein Schwerpunkt der Ausbreitung wird in beweideten Ökosystemen liegen. Wie aktuelle Beispiele aus Australien und Kolumbien sowie aus Gebirgsregionen in Mitteleuropa zeigen, ist *Senecio inaequidens* bereits auf dem Weg, von einem „harmlosen Gleis-Unkraut“ zu einem „Weideunkraut“ zu werden.
- (5) Diesen prognostizierten Entwicklungen kann man nur mit einem präventiven Managementprogramm begegnen.

Ein solches präventives Managementprogramm sollte folgende Komponenten enthalten:

- a) Breite Information der Öffentlichkeit und verantwortlicher Stellen
- b) Generell: Die Problematik biologischer Invasionen sollte ins Bewusstsein der Öffentlichkeit gerückt werden
- c) Verstärkte Forschung an möglichen weiteren spezialisierten Herbivoren, die für die biologische Kontrolle von *Senecio inaequidens* eingesetzt werden könnten
- d) Gezielte Versuche mit *Longitarsus*, insbesondere mit den Larven, hinsichtlich ihrer möglichen Eignung als biologisches Kontrollagens gegen eingeschleppte Populationen von *Senecio inaequidens*.

Der Autor hat bereits zu verschiedenen Anlässen die mit *Senecio inaequidens* verbundene Problematik an die Öffentlichkeit gebracht – einerseits durch einen Text hierzu in dem Internetmagazin www.sciencegarden.de, andererseits auf einer deutschsprachigen Tagung zum Thema „Biologische Invasionen“ (Scherber, 2002b). Weitere Veröffentlichungen werden folgen:

- Neozoen-Newsletter der Universität Rostock, geplant für März 2002
- NEOBIOTA-Schriftensammlung, herausgegeben von I.Kowarik und U.Starfinger (vergleiche Kowarik & Starfinger 2002), geplant für Dezember 2002
- Publikation in einem Sonderheft der Zeitschrift „Diversity and Distributions“
- Veröffentlichung eines Artikels in einer bundesdeutschen Tages- oder Wochenzeitung (geplant)

Darüber hinaus werden weitere Experimente am Imperial College, Silwood Park, vom Autor im Jahre 2003 durchgeführt werden, um die Larvalherbivorie durch *Longitarsus*-Käfer zu messen. Auf lange Zeit gesehen ist eine Bündelung mehrerer Arbeitsgruppen angestrebt, die sich derzeit mit *Senecio inaequidens* befassen, aber bisher nur unzureichend oder gar nicht miteinander kommunizieren.

Biologische Invasionen sind eine aktuelle und bisher in der Öffentlichkeit zu wenig beachtete Konsequenz der Globalisierung, und zugleich eine Konsequenz verstärkten Waren-, Güter- und Personenverkehrs zwischen Kontinenten und über biogeographische Barrieren hinweg. Am Fallbeispiel *Senecio inaequidens* sollte aufgezeigt werden, welche Faktoren den Invasionsprozess beeinflussen und möglicherweise stoppen können.

Bleibt zu hoffen, dass diese Arbeit zumindest einen kleinen Beitrag zur Entschleunigung dieser Welt liefern können. Dazu allerdings ist beschleunigtes Arbeiten nötig, denn biologische Invasionen finden Tag für Tag aufs neue statt – hoffentlich nicht mehr so unbemerkt wie zuvor.

6. Literaturverzeichnis

- Bernstein, S. (2001) *Weltbevölkerungsbericht 2001. Bevölkerung und Umwelt.* Deutsche Stiftung Weltbevölkerung (DSW), Hannover, Germany.
- Böhmer, H.J., Heger, T. & Trepl, L. (2001) *Fallstudien zu gebietsfremden Arten in Deutschland [Case Studies on Alien Species in Germany].* Umweltbundesamt, Germany, Berlin.
- Bonser, S.P. & Reader, R.J. (1995) Plant competition and herbivory in relation to vegetation biomass. *Ecology* **76** (7): 2176-2183.
- Case, C.M. & Crawley, M.J. (2000) Effect of interspecific competition and herbivory on the recruitment of an invasive alien plant: *Conyza sumatrensis*. *Biological Invasions* **2**: 103-110.
- Crawley, M.J. (1997) Plant-Herbivore Dynamics. In: *Plant Ecology, 2nd edition* (Ed. M.J. Crawley). Blackwell Science Ltd., Oxford.
- Crawley, M.J. (2002) *Statistical Computing. An Introduction to Data Analysis using S-Plus.* John Wiley & Sons, Ltd., Chichester, West Sussex, UK.
- Diamond, J. (2002) Evolution, consequences and future of plant and animal domestication. *Nature* **418**: 700-707.
- Edwards, G.R., Bourdot, G.W. & Crawley, M.J. (2000) Influence of herbivory, competition and soil fertility on the abundance of *Cirsium arvense* in acid grassland. *Journal of Applied Ecology* **37**: 321-334.
- Elton, C. S. (1958) *The ecology of invasions by animals and plants.* Methuen & Co. Ltd., reprint 1966, London.
- Ernst, W.H.O. (1998) Invasion, dispersal and ecology of the South African neophyte *Senecio inaequidens* in The Netherlands: from wool alien to railway and road alien. *Acta Botanica Neerlandica* **47** (1): 131-151.
- FAW (Forschungsinstitut für anwendungsorientierte Wissensverarbeitung) (1998) *Herausforderungen 2025. Auf dem Weg in eine weltweite nachhaltige Informationsgesellschaft,* Ulm.
- Gerken, B. & C. Meyer (Hrsg.) (1996) *Wo lebten Pflanzen und Tiere in der Naturlandschaft und der frühen Kulturlandschaft Europas? Referate der gleichnamigen Tagung am 22. und 23. März 1995 in Neuhaus im Solling.* Universität-Gesamthochschule Paderborn, Höxter.
- Gütschow, K. & C. Leitzmann (1997) *Die Ernährungslage in Entwicklungsländern.* Spektrum der Wissenschaft Dossier Welternährung. Spektrum der Wissenschaft Verlagsgesellschaft mbH, Heidelberg.
- Keane, R.M. & Crawley, M.J. (2002) Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology & Evolution* **17** (4): 164-170.
- Kegel, B. (1999) *Die Ameise als Tramp. Von biologischen Invasionen.* Amann Verlag, Zürich.
- Kennedy, T.A., Naeem, S., Howe, K.M., Knops, J.M.H., Tilman, D. & **417**: 636-638.

-
- Reich, P. (2002)
- Kinzelbach, R. (1999) *Das Aufbrechen der ökologischen Frage*. In: Korff, Wilhelm et al. (1999): „Handbuch der Wirtschaftsethik“, Band 1, Gütersloher Verlagshaus, Gütersloh.
- Kowarik, I. & U. Starfinger (Hrsg.) (2002) Biologische Invasionen: Herausforderung zum Handeln? *NEOBIOTA* **1**, Berlin.
- Kowarik, I. (1995) Time lags in biological invasions with regard to the success and failure of alien species. In: *Plant Invasions - General Aspects and Special Problems* (Eds. P. Pysek, K. Prach, M. Rejmanek *et al.*), pp. 15-38. SPB Academic Publishing, Amsterdam, The Netherlands.
- Kuhbier, H. (1977) *Senecio inaequidens* DC.- ein Neubürger der nordwestdeutschen Flora. *Abhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins zu Bremen* **38** (21): 383-396.
- Müller, B. (1997) *Umweltsoziologie* (Reihe: Weiterbildendes Fernstudium Umweltschutz). Universität Rostock, Institut für Medizinische Psychologie, Rostock.
- Perrings, C. (2002) *The Economics of Alien Invasive Species*. In: Klotz, Stefan & Ingolf Kühn (Eds.): *Biological Invasions: Challenges for Science*. UFZ Bericht Nr. **14/2002**, UFZ Centre for Environmental Research Leipzig-Halle, Halle, Germany
- Prakash, A.S., Pereira, T.N., Reilly, P.E.B. & Seawright, A.A. (1999) Pyrrolizidine alkaloids in human diet. *Mutation Research* **443**: 53-67.
- Radkowitzsch, A. (1997) *Senecio inaequidens* DC. - ein Beitrag zur Verbreitung in Deutschland unter besonderer Berücksichtigung von Bayern. *Hoppea, Denkschriften der Regensburger Botanischen Gesellschaft* **58**: 389-404.
- Rejmanek, M. (2000) Invasive plants: approaches and predictions. *Austral Ecology* **25**: 497-506.
- Richardson, D.M., Pysek, P., Rejmanek, M., Barbour, M.G., Panetta, F.D. & West, C.J. (2000) Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions* **6**: 93-107.
- Rosenthal, H. (2002) *Introduction and spread of aquatic organisms through shipping and aquaculture: Case histories from coastal and marine habitats*. In: Klotz, Stefan & Ingolf Kühn (Eds.): *Biological Invasions: Challenges for Science*. UFZ Bericht Nr. **14/2002**, UFZ Centre for Environmental Research Leipzig-Halle, Halle, Germany.
- Rubiolo, P., Pieters, L., Calomme, M., Bicchi, C., Vlietinck, A. & Vanden Berghe, D. (1992) Mutagenicity of pyrrolizidine alkaloids in the *Salmonella typhimurium* / mammalian microsome system. *Mutation Research* **281**: 143-147.
- Sax, D.F. & Brown, J.H. (2000) The paradox of invasion. *Global Ecology and Biogeography* **9**: 363-371.
-

-
- Schafer, A. & Victor, D.G. (1999) Global passenger travel: implications for carbon dioxide emissions. *Energy* **24**: 657-679.
- Scherber, C. (2002a) *The effects of herbivory and competition on Senecio inaequidens DC. (Asteraceae), an invasive alien plant.* Diplomarbeit, Fachbereich Biologie, Allgemeine & Spezielle Botanik, Universität Rostock.
- Scherber, C. (2002b) The effects of herbivory and competition on *Senecio inaequidens* DC. (Asteraceae), an invasive alien plant. In: Klotz, S. & I.Kühn (Eds.): *Biological Invasions: Challenges for Science*. Proceedings of the NEOBIOTA Conference in Halle, Oct 10th-12th, 2002.
- Stewart, M.J. & Steenkamp, V. (2001) Pyrrolizidine Poisoning: A Neglected Area in Human Toxicology. *Therapeutic Drug Monitoring* **23**: 698-708.
- Troussel, R. (1998) Caractérisation de la résistance des communautés végétales à l'invasion par *Senecio inaequidens*. Diplôme d'études approfondies (DEA), Université Montpellier II Sciences et Techniques du Languedoc - École Nationale Supérieure Agronomique Montpellier, Montpellier, France.
- Vereinte Nationen (United Nations) (2001) *World Population Monitoring 2001. Population, environment and development*. United Nations, Department of Economic and Social Affairs, Population Division, New York.
- Walter, H. & S.-W. Breckle (1999) *Vegetation und Klimazonen*. 7. Auflage, Ulmer Verlag, Stuttgart.