

# Störungsregime, Kohortendynamik und Invasibilität

## zur Komplexität der Vegetationsdynamik im Regenwald Hawaiis

Hans Jürgen BÖHMER

### Zusammenfassung

Die vegetations- und landschaftsökologische Feldforschung steht heute vor dem Problem, dass Ökosysteme kaum noch einer „rein“ natürlichen Dynamik unterliegen. Eine besondere Herausforderung moderner Forschung besteht somit darin, das komplexe Zusammenwirken natürlicher und anthropogener Mechanismen in den aktuell ablaufenden Prozessen aufzudecken, unter anderem um Vorhersagen zur künftigen Dynamik schutzwürdiger

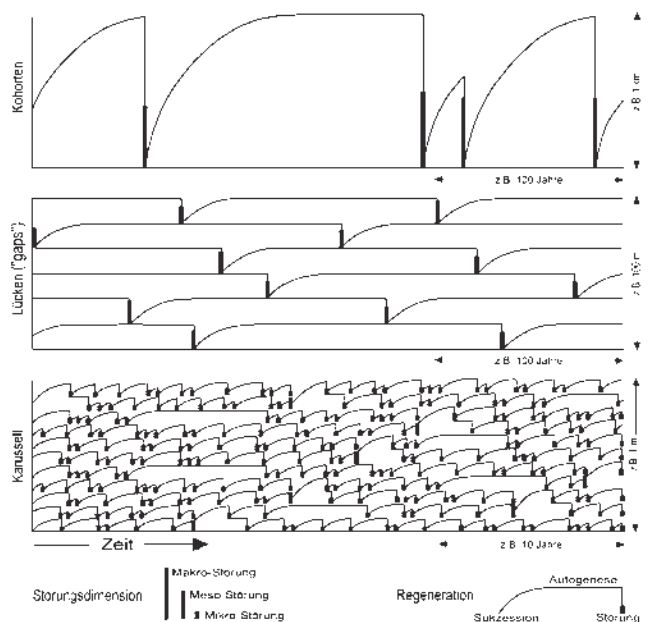
Ökosysteme treffen und Empfehlungen zu ihrer nachhaltigen Sicherung aussprechen zu können. Die nachstehende Betrachtung geht am Beispiel des montanen Regenwaldes auf der Insel Hawaii der Frage nach, ob störungsinduzierte Phasen im natürlichen Sukzessionsverlauf der Schlüsselformation *Metrosideros*-Regenwald die Anfälligkeit dieses Ökosystems für biologische Invasionen erhöhen.

### 1. Störungen und die Invasibilität von Ökosystemen

Demographische Zyklen, Störungsregime und Biologische Invasionen sind Teilaspekte der Vegetations- und Landschaftsökologie, die üblicherweise verschiedenen Forschungsfeldern zugeordnet werden (zum Beispiel VAN DER MAAREL 2005). Dies erschwert das für ein langfristig erfolgreiches Management komplexer Ökosysteme erforderliche Gesamtverständnis. Am Beispiel des montanen Regenwaldes Hawaiis soll im Folgenden eine integrative Sichtweise angeregt werden.

Unter den Mechanismen der Vegetationsdynamik kommt Störungen eine zentrale Bedeutung zu (zum Beispiel WHITE u. PICKETT 1985, GLENN-LEWIN u. VAN DER MAAREL 1992, BÖHMER u. RICHTER 1997, WHITE u. JENTSCH 2001). Aus der Fülle der für den Begriff Störung vorgeschlagenen Definitionen erscheint noch immer die von WHITE u. PICKETT verwendete besonders geeignet: „A disturbance is any relatively discrete event in time that disrupts ecosystem, community, or population structure and changes resources, substrate availability, or the physical environment“ (1985: 7). Für diese Definition spricht, dass eine Störung als abgrenzbares Ereignis aufgefasst wird, was den Charakter vieler als Störungen angesprochener Vorgänge (zum Beispiel Vulkanausbrüche, Bergstürze, extreme Wetterereignisse) treffend beschreibt. Der Begriff „Störungsregime“ bezeichnet die Gesamtheit der räumlichen und zeitlichen Verteilung von Störungen (sowie deren Intensität) an einem bestimmten Standort (JAX 1994; vergleiche Abbildung 1).

Häufig wird die Ansicht vertreten, bestimmte Formationen (zum Beispiel Regenwälder) seien in ungestörtem Zustand resistent gegenüber biologischen Invasionen (zum Beispiel ELTON 1958, CRAWLEY



**Abbildung 1:** Zeit- und Raumbezüge von Mikro-, Meso- und Makrostörungen (aus BÖHMER & RICHTER 1997). Störungen sind Ereignisse, deren Raumbezug – im Verhältnis zur Größe der dominanten Pflanzenarten betroffener Ökosysteme – von der Mikro-Ebene (Tod von Individuen, zum Beispiel Einzelbäumen) über eine Meso-Ebene (Gruppensterben, zum Beispiel größere Baumsturzlücken in Wäldern) bis hin zu einer landschaftsprägenden Makro-Ebene reicht (zum Beispiel Kohortensterben). Störflächen im Wald zum Beispiel haben andere Durchschnittsgrößen als solche in einem Magerrasen (Karussell-Dynamik).

1987; REJMÁNEK 1989; LEVINE 2000; SYMSTAD 2000). Als Ursache für eine solche Resistenz wird entweder eine besondere „Reife“ der Biozönose vermutet, ein „Gleichgewichtszustand“, der (in unbestimmter Weise) „immun“ gegen das Eindringen gebietsfremder Arten macht, oder eine besonders hohe Biodiversität (vergleiche ELTON 1958, HEGER 2004). Demgegenüber gelten vergleichsweise artenarme beziehungsweise „ungesättigte“ Insel-Ökosys-

teme als äußerst anfällig für Invasionen (vergleiche ELTON 1958, MACARTHUR u. WILSON 1967). Zahlreiche Beispiele gebietsfremder Arten, die in natürliche Wälder eindringen (zum Beispiel TREPL 1984; PETERS 2001) zeigen allerdings, dass von einer generellen Resistenz reifer oder artenreicher Systeme nicht ausgegangen werden kann. Nach einer anderen Hypothese zur Invasibilität von Ökosystemen (Zugänglichkeit von Ökosystemen für Neophyten; REJMÁNEK 1989) sind Invasionen besonders dort erfolgreich, wo das Klima jenem im Heimatareal der betrachteten Art ähnlich ist (zum Beispiel PANETTA u. MITCHELL 1991).

Die Frage nach der Invasibilität von Ökosystemen lässt sich also ebenso wie die Frage nach der Invasibilität von Arten nicht pauschal und monokausal beantworten. Die Komplexität der den Invasionsprozess einer einzigen Art steuernden anthropogenen, physischen und biotischen Mechanismen ist enorm (zum Beispiel *Senecio inaequidens* in Mitteleuropa; HEGER u. BÖHMER 2005). Weder abiotische Standortfaktoren noch biotische Eigenschaften der indigenen Biozönose genügen, um deren Invasibilität zu bestimmen. Es ist nötig, nach fallspezifischen Ursachen zu fragen: die Invasibilität eines Gebietes ergibt sich aus dem Gesamtzusammenhang der Invasion (BÖHMER et al. 2001, HEGER u. BÖHMER 2005).

Störungen fördern Invasionen zwar im Allgemeinen, sind aber kein essentieller Mechanismus und in Einzelfällen sogar hinderlich für Invasionsprozesse (zum Beispiel MACK 1985, HIGGINS u. RICHARDSON 1998, KOWARIK 2003). Invasive Arten können begünstigt werden, wenn hemmende Wirkungen (zum Beispiel Konkurrenz, Prädation) durch zuvor anwesende autochthone Organismen wegfallen. Da Störungen sehr unterschiedlich sein können, stellt sich die Frage, ob bestimmte Störungstypen und -regime die Invasibilität eines Ökosystems erhöhen. Eine hohe Störungsfrequenz und -intensität etwa fördert nach CRAWLEY (1987) die Invasibilität von Ökosystemen. Dieser Auffassung ist aber einschränkend entgegenzuhalten, dass sehr intensive Störungsregime nur von wenigen, speziell an Extrembedingungen angepassten Arten ertragen werden (BÖHMER 1999).

Veränderungen von Störungsregimen, die die Konkurrenzkraft autochthoner Schlüsselarten schwächen, sind nicht ungewöhnlich (zum Beispiel SHER u. HYATT 1999). Nach DAVIS u. THOMPSON (2000) erhöht jeder Faktor, der die Verfügbarkeit limitierender Ressourcen steigert, die Invasibilität eines Systems. Das kann auf zwei Wegen geschehen: Entweder sind die Pflanzen des autochthonen Systems durch eine Störung so geschwächt oder dezimiert, dass sie die Ressource zumindest vorübergehend nicht im üblichen Maße in Anspruch nehmen, oder aber die Ressourcenverfügbarkeit steigt aufgrund von Umweltveränderungen schneller als die Inanspruchnahme der vormals limitierenden Ressource durch die au-



**Abbildung 2a:** Dieback im montanen Regenwald in ca. 1400 m Höhe zwischen Mauna Kea und Mauna Loa (Foto: J. Pscherer). Die Stämme abgestorbener *Metrosideros*-Bäume stehen auch noch 40 Jahre nach dem Dieback.

tochthonen Arten (BÖHMER im Druck). Hier wird deutlich, dass nicht der Störungstyp, sondern die durch das Störungsereignis oder das Störungsregime verfügbar gemachten Ressourcen für die Invasibilität eines Ökosystems entscheidend sind.

## 2. Eine Fallstudie: Dynamik und Invasibilität des montanen Regenwaldes auf Hawaii

Der montane Regenwald auf der Insel Hawaii ist ein gutes Beispiel, um die Komplexität des Zusammenwirkens von natürlicher und anthropogener Dynamik aufzuzeigen. Zum einen handelt es sich aufgrund der vulkanogenen Landschaftsdynamik um ein natürlicherweise störungsgeprägtes Ökosystem, zum anderen ein von biologischen Invasionen besonders stark betroffenes Ökosystem mit einem infolge des hohen Isolationsgrades (kürzeste Distanz zum nächsten Kontinent: 3750 km) großen Prozentsatz endemischer Arten (COX 1999).

Nach einem großflächigen Baumkronensterben („Dieback“, Abbildung 2a) in den 1970er Jahren kam es auf Hawaii zu einem Verjüngungsschub der im Regenwald dominanten Baumart *Metrosideros polymorpha*. Aus zahlreichen Keimlingen entwickelte sich inzwischen eine neue Kohorte von Bäumen, die eine noch schütterere Kronenschicht in 6-12 m Höhe aufbauen. Das weitere, standortabhängig unterschiedliche Höhen- und Dickenwachstum bis hin zu einer vollständigen Kronenschicht kann aufgrund der überwiegend sehr großen Vitalität der Jungbäume angenommen werden. Die Wahrscheinlichkeit erfolgreichen Wachstums in nicht von Dieback betroffenen Waldabschnitten ist wesentlich geringer (BÖHMER 2005).

Diese Entwicklung bestätigt ein 1987 von MUELLER-DOMBOIS vorgelegtes prognostisches Modell der Populationsdynamik von *Metrosideros polymorpha*. Demnach führt das Absterben einer etablierten, die Kronenschicht des Waldes bildenden *Metrosideros*-Kohorte zu einem Verjüngungsschub, in dessen Ver-



**Abbildung 2b:** Ca. 60 Jahre alter Lavastrom (grobblockige a'a-Lava) mit junger, schütterer *Metrosideros*-Kohorte im Südwesten der Insel Hawaii (Foto: H.J. Böhmer).

lauf sich aus zahlreichen *Metrosideros*-Keimlingen eine Schösslingswelle rekrutiert, die später eine neue Baumkohorte stellt (Kohortendynamik). Geeignete Flächen für die ungefähr gleichzeitige Etablierung einer neuen *Metrosideros*-Kohorte sind auch unmittelbar durch vulkanogene Störungen (Lavaströme, Aschedepositionen, Abbildung 2b) geschaffene Primärstandorte.

Das großflächige Absterben der *Metrosideros*-Kronen hat seine Ursache vermutlich in einem Faktorenkomplex, der bereits von MUELLER-DOMBOIS

(1993) ausführlich diskutiert wurde. Von zentraler Bedeutung ist dabei ein demographischer Aspekt: Am Beginn der Kohortendynamik steht eine großflächige Störung, die erst die Etablierung ungefähr gleichaltriger, genetisch und physiologisch ähnlicher *Metrosideros*-Individuen auf der Störfläche ermöglicht. Damit ist aber bereits auch die Anfälligkeit des Bestandes für ein späteres großflächiges Dieback vorprogrammiert, die Kohorte ist sozusagen für ein Kohortensterben prädisponiert (MUELLER-DOMBOIS 1987). Der Bestandszusammenbruch kann dann allmählich, abrupt oder stufenweise erfolgen, je nach Vitalität beziehungsweise Alter der Kohorte und nach Häufigkeit und Fluktuation eines wirkenden Umweltstresses. Hierzu werden vor allem rasche Abfolgen klimatischer Extreme (zum Beispiel hohe Einstrahlung – Extremniederschlag – hohe Einstrahlung) im Zuge von Klima-anomalien gezählt (MUELLER-DOMBOIS 1987, AUCLAIR 1993). Eine besondere Häufung solcher Wechsel konnte mit Hilfe der Klimadaten zwischen den 1960er und 1980er Jahren nachgewiesen werden (BÖHMER 2005). Es ist anzunehmen, dass ältere (und damit meist auch größere) Bäume weniger gut in der Lage sind, physiologische Folgen der genannten Stressfaktoren (insbesondere Kavitation) zu verkraften. Ob diese Annahme stimmt, ist nur durch langfristige physiologische Untersuchungen an *Metrosideros polymorpha* zu klären.



**Abbildung 3:** Typisches, relativ offenes Kronendach mono-dominanter *Metrosideros*-Bestände (Foto: H.J. Böhmer)



**Abbildung 4:** Dichter natürlicher Unterwuchs des *Metrosideros*-Regenwaldes, unter anderem mit Baumfarnen (*Cibotium glaucum*) (Foto: H.J. Böhmer)



**Abbildung 5:** Dichte Populationen der Farne *Dicranopteris linearis*, *Sticherus owbyhensis* und *Diplopterygium pinnatum* (hier abgebildet) können ebenfalls relevante Steuergrößen der Verjüngungsdynamik verkörpern (Foto: H.J. Böhmer). Sie stellen aus Sicht der *Metrosideros*-Verjüngung allerdings Sukzessionshemmer da (BÖHMER 2005).

Der fehlende Kronenschluss der Dieback-Bestände hat den Regenwald für eine relativ große Zahl vor allem heliophiler gebietsfremder Arten invasibel gemacht. Gleichzeitig ist die Invasibilität aber auch von der Dichte der *Cibotium*-Populationen abhängig; lokal können zudem Dominanzbestände der autochthonen Farnarten *Dicranopteris linearis*, *Sticherus owbyhensis* und *Diplopterygium pinnatum* die Invasibilität des Regenwaldes herabsetzen (Abbildungen 3 und 4; BÖHMER 2005).

Mit fortschreitender Entwicklung der neuen *Metrosideros*-Kohorte und zunehmendem Kronenschluss ist die Anzahl der invasiven Arten wieder zurückgegangen, nicht aber ihre Abundanz. Hauptverantwortlich dafür ist die mit *Metrosideros polymorpha* verwandte, aus Brasilien eingeführte invasive Baumart Erdbeer-Guave (*Psidium cattleianum*), deren Einwanderung zeitlich mit der Abwesenheit vitaler *Metrosideros*-Kohorten zusammenfällt. Wo diese Art bereits in den 1970er Jahren in Einzelexemplaren vorkam, konnten sich nach dem Absterben der *Metrosideros*-Kohorten dichte *Psidium*-Kohorten etablieren; die erwarteten jungen *Metrosideros*-Kohorten blieben dagegen aus (Abbildungen 5 und 6; BÖHMER 2005). Hier ist ausschlaggebend, dass die Guave aufgrund



**Abbildung 6:** Schösslinge der invasiven gebietsfremden Baumart Erdbeer-Guave (*Psidium cattleianum*) etablieren sich in Massenbeständen auf Flächen mit absterbenden *Metrosideros*-Bäumen (Foto: H.J. Böhmer).

ihres raschen Wachses die von *Metrosideros*-Jungwuchs beanspruchte Nische schneller besetzen und vollkommen ausfüllen kann. So ergibt sich der dauerhafte Erfolg aus einem kurzen störungsbedingten Zeitfenster, in dem der Invasor die autochthone Art ersetzen kann.

Im Gegensatz dazu kann die aus dem Himalaya stammende Zierpflanze *Hedychium gardnerianum* auch ohne Dieback großflächige Massenbestände im Waldinneren bilden (Abbildungen 7 und 8). Es gibt in der autochthonen Flora des montanen Regenwaldes keine mit *Hedychium gardnerianum* vergleichbare Lebensform. Diese invasive Art füllt offensichtlich eine bislang unbesetzte Nische. Dabei ist jedoch zu bedenken, dass der Verbreitungsschwerpunkt der Massenbestände im von der Eruption des Vulkans Kilauea im Jahre 1790 betroffenen Areal liegt, hier also kein alter, struktur- und artenreicher Wald ausgebildet ist.

*Psidium cattleianum* und *Hedychium gardnerianum*, ferner wahrscheinlich auch die noch nicht näher untersuchten invasiven Arten *Setaria palmifolia* (Abbildung 9) und *Rubus ellipticus* haben das Potenzial, die Dynamik des montanen Regenwaldes langfristig zu verändern. Rasch einwandernde *Psidium*-Kohorten und dichte *Hedychium gardnerianum*-Bestände unterbinden die Verjüngung von *Metrosideros poly-*



**Abbildung 7:** Raschwüchsige Kohorten von *Psidium cattleianum* ersetzen die nach dem Dieback erwarteten Kohorten von *Metrosideros polymorpha* (Foto: H.J. Böhmer).



**Abbildung 8:** Die aus dem Himalaya in den 1940er Jahren eingebrachte Zierstaude Kahili Ginger (*Hedychium gardnerianum*) bildet auch im geschlossenen montanen Regenwald flächendeckende Massenbestände (Foto: H.J. Böhmer).



**Abbildung 9:** Die Bekämpfung von *Hedychium gardnerianum* ist sehr aufwändig. Die Stauden werden zunächst von Hand abgeschlagen. Auf die Stümpfe wird später das Pestizid Glyphosat („Round up“) aufgetragen (Foto: H.J. Böhmer).



**Abbildung 10:** Das exotische Palmgras (*Setaria palmifolia*) ist ebenfalls in der Lage, die Verjüngung autochthoner Arten des montanen Regenwaldes weitgehend zu unterbinden (Foto: H.J. Böhmer).

*morpha* praktisch vollständig (BÖHMER 2005; MINDEN et al. 2010). Da in der langfristigen Perspektive unter dem Einfluss dieser Invasoren keine erfolgreiche Verjüngung einheimischer Arten mehr zu erwarten ist, scheint ein relativ kleinwüchsiger, von *Psidium cattleianum* dominierter Regenwald mit dichtem *Hedychium gardnerianum*-Unterwuchs anstelle des autochthonen montanen Regenwaldes ein plausibles Szenario zu sein, zumal Synergieeffekte den Erfolg beider Arten zusätzlich befördern (Abbildung 10; BÖHMER u. NIEMAND 2009, MINDEN et al. 2010).

Aus diesen Erkenntnissen ist für das Nationalparkmanagement die Empfehlung abzuleiten, beide Arten konsequent zu bekämpfen, das heißt nach den Erstmaßnahmen (unmittelbare Entfernung etablierter Individuen) fortdauernd mindestens jährliche Kontrollen im gesamten Gebiet durchzuführen und den mit Sicherheit über mehrere Jahre noch auftretenden Jungwuchs zu entfernen. Dies sollte gelten, solange der montane *Metrosideros*-Regenwald als ökologisches und touristisches Potenzial der Insel Hawaii wahrgenommen wird. Letztendlich wird man jedoch akzeptieren müssen, dass diese Arten fester Bestandteil dieses Ökosystems geworden sind und auch bleiben werden.

### Ausblick

Das Beispiel montaner *Metrosideros*-Regenwald zeigt, dass es störungsinduzierte Phasen im natürlichen Sukzessionsverlauf der Schlüsselformationen störungsgeprägter Naturräume geben kann, die die Anfälligkeit dieser Formationen für biologische Invasionen erhöhen. Ähnliche Prozesse sind für den ganzen Pazifikraum von Galapagos bis nach Japan und Neuseeland zu erwarten, zunächst dort, wo großflächige Dieback-Phänomene die strukturprägenden Baumarten von Waldökosystemen auf Inseln vorübergehend schwächen. Wenngleich vermutlich alle

diese Ökosysteme auch bei einem weiteren Anstieg der Frequenz klimatogener Störungen ein ausreichendes natürliches Regenerationspotenzial besitzen, genügt – wie gezeigt – schon ein relativ kurzes Zeitfenster, um ihre Invasibilität entscheidend zu erhöhen und langfristige Veränderungen der Vegetationsdynamik zu ermöglichen.

Um fundierte Empfehlungen für das Management von Ökosystemen in störungsgeprägten Naturräumen abgeben zu können, ist eine sehr weit gehende Grundlagenforschung nötig. Hinsichtlich der natürlichen Vegetationsdynamik ist dabei zunächst zu klären, wie sie – auf längere Sicht – im Detail verläuft und inwiefern sie im jeweiligen Naturraum tatsächlich mit dem Einfluss natürlicher Störungen erklärt werden kann. Hinsichtlich der Invasibilität von Ökosystemen ist zu untersuchen, ob natürlicherweise gestörte Abschnitte anfälliger für biologische Invasionen sind als andere. Weiterführendes Ziel solcher Untersuchungen ist die Abschätzung der Wahrscheinlichkeit der dauerhaften Ansiedlung invasiver Arten. Wenn der langfristige Sukzessionsverlauf, gegebenenfalls auch unter Beteiligung eingebürgerter gebietsfremder Arten, auf empirischer Grundlage transparent wird, können sachlich begründete Empfehlungen für ein langfristig erfolgreiches Management des jeweiligen Ökosystems beziehungsweise problematischer Arten ausgesprochen werden.

### Literatur

- AUCLAIR, A. N. D. (1993): Extreme climatic fluctuations as a cause of forest dieback in the Pacific rim. *Water Air & Soil Pollution* 66: 207-229.
- BÖHMER, Hans Jürgen (1999): Vegetationsdynamik im Hochgebirge unter dem Einfluß natürlicher Störungen. *Dissertationes Botanicae* 311. Berlin.
- BÖHMER, Hans Jürgen (2005): Dynamik und Invasibilität des montanen Regenwaldes auf der Insel Hawaii. Unveröff. Habilitationsschrift, TU München, Department für Ökologie.
- BÖHMER, Hans Jürgen (im Druck): Vulnerability of tropical montane rain forest ecosystems due to climate change. In: BRAUCH, Hans Günter; OSWALD SPRING, Ursula; GRIN, John; MESJASZ, Czeslaw; KAMERI-MBOTE, Patricia; BEHERA, Navnita Chadha; CHOUROU, Béchir; KRUMMENACHER, Heinz (Hrsg.): Facing Global Environmental Change: Environmental, Human, Energy, Food, Health and Water Security Concepts. Hexagon Series on Human and Environmental Security and Peace, vol. 4. Berlin – Heidelberg – New York: Springer-Verlag.
- BÖHMER, Hans Jürgen u. RICHTER, Michael (1997): Regeneration of plant communities – an attempt to establish a typology and zonal system. *Plant Research and Development* 45: 74-88.
- BÖHMER, Hans Jürgen, HEGER, Tina u. TREPL, Ludwig (2001): Case studies on alien species in Germany. UBA-Texte 13/01, Berlin.

- BÖHMER, Hans Jürgen u. NIEMAND, Corina (2009): Die neue Dynamik pazifischer Wälder. Wie Klimaextreme und biologische Invasionen Inselökosysteme verändern. – Geographische Rundschau 61: 32-37.
- COX, GEORGE W. (1999): Alien Species in North America and Hawaii. Impacts On Natural Ecosystems. Washington. Covelo.
- CRAWLEY, Michael J. (1987): What makes a community invulnerable? In: GRAY, A.J., CRAWLEY, M.J. u. K.R. EDWARDS (Hrsg.), Colonization, Succession and Stability, 429-453. Oxford.
- DAVIS, Mark A. u. THOMPSON, Ken (2000): Eight ways to be a colonizer; two ways to be an invader: a proposed nomenclature scheme for invasion ecology. Bulletin of the Ecological Society of America 82: 206.
- DAVIS, Mark A.; GRIME, J. Philip u. THOMPSON, Ken (2000): Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. Journal of Ecology 88: 528-543.
- ELTON, Charles S. (1958): The ecology of invasions by animals and plants. London.
- GLENN-LEWIN, DAVID C. u. VAN DER MAAREL, Eddy (1992): Patterns and processes of vegetation dynamics. In: GLENN-LEWIN, David C., PEET, Robert K. u. VEBLEN Thomas T. (Hrsg.), Plant succession. Theory and prediction. 1-59. London.
- HEGER, Tina (2004): Zur Vorhersagbarkeit biologischer Invasionen. Entwicklung und Anwendung eines Modells zur Analyse der Invasion gebietsfremder Pflanzen. Berlin.
- HEGER, Tina u. BÖHMER, Hans Jürgen (2005): The invasion of Central Europe by *Senecio inaequidens* DC. – a complex biogeographical problem. – Erdkunde 59: 34-49.
- HIGGINS, Steven I. u. RICHARDSON, DAVID M. (1998): Pine invasions in the southern hemisphere: modelling interactions between organism, environment and disturbance. Plant Ecology 135: 79-93.
- JAX, Kurt (1994): Renaturierung kleiner Fließgewässer. Möglichkeiten und Probleme einer Einbeziehung des Konzepts der natürlichen Störungen. In: GRÜNEWALD, U. (Hrsg.), Wasserwirtschaft und Ökologie, 118-126. Taunusstein.
- KOWARIK, Ingo (2003): Biologische Invasionen: Neophyten und Neozoen in Mitteleuropa. Stuttgart.
- LEVINE, Jonathan M. (2000): Species diversity and biological invasions: relating local process to community pattern. Science 288: 852-854.
- MACARTHUR, Robert H. u. WILSON, Edward O. (1967): The Theory of Island Biogeography. Princeton.
- MACK, Richard N. (1985): Invading plants: their potential contribution to population biology. In: White, J. (ed.): Studies in Plant Demography: A Festschrift for John L. Harper, 127-141. London.
- MINDEN, Vanessa; JACOBI, James D., POREMBSKI, Stefan u. BÖHMER, Hans Jürgen (2010): Effects of invasive alien kahili ginger (*Hedychium gardnerianum*) on native plant species regeneration in a Hawaiian rainforest. – Applied Vegetation Science 13 (1): 5-14.
- MUELLER-DOMBOIS, Dieter (1987): Natural Dieback in Forests. BioScience 37 (8): 575-583.
- MUELLER-DOMBOIS, Dieter (1993): Forest decline in the Hawaiian Islands: A brief summary. In: HUETTL, Reinhard F. u. MUELLER-DOMBOIS, Dieter (Hrsg.), Forest decline in the Atlantic and Pacific regions, 366. Berlin/Heidelberg.
- PANETTA, F. D. u. MITCHELL, N. D. (1991): Bioclimatic prediction of the potential distribution of some weed species prohibited entry to New Zealand. New Zealand Journal of Agriculture Research 34: 341-350.
- PETERS, Halton A. (2001): *Clidemia hirta* invasion at the Pasoh Forest Reserve: An unexpected plant invasion in an undisturbed tropical forest. Biotropica 33 (1): 60-68.
- REJMÁNEK, Marcel (1989): Invasibility of plant communities. In: DRAKE, J. A., MOONEY, H. A., DI CASTRI, F., GROVES, R. H., KRUGER, F. J., REJMÁNEK, M. u. WILLIAMSON, M. (Hrsg.): Biological Invasions: a Global Perspective, 369-388. Chichester.
- SHER, Anna A. u. HYATT, Laura A. (1999): The disturbed resource-flux invasions matrix: a framework for patterns of plant invasion. Biological Invasions 1 (2-3): 107-114.
- SYMSTAD, Amy J. (2000): A test of the effects of functional group richness and composition on grassland invasibility. Ecology 81 (1): 99-109.
- TREPL, Ludwig (1984): Über *Impatiens parviflora* DC. als Agriophyt in Mitteleuropa. Vaduz.
- VAN DER MAAREL, Eddy (2005): Vegetation Ecology. Blackwell Publishing, Malden, USA.
- WHITE, Peter S. u. PICKETT, Stuart T. A. (1985): Natural Disturbance and Patch Dynamics: An Introduction. In: PICKETT, Stuart T. A. u. WHITE, Peter S. (Hrsg.), The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics, 3-13. San Diego, CA.
- WHITE, Peter S. u. JENTSCH, Anke (2001): The Search for Generality in Studies of Disturbance and Ecosystem Dynamics. In: ESSER, K., LÜTTGE, U., KADEREIT, J. W. u. BEYSCHLAG, W. (Hrsg.), Progress in Botany, 399-449. Berlin . Heidelberg.

#### Anschriften des Verfassers:

PD Dr. Hans Jürgen Böhmer  
 Interdisziplinäres Lateinamerikazentrum (ILZ)  
 Universität Bonn  
 Walter-Flex-Straße 3  
 D-53113 Bonn  
 e-mail: hj.boehmer@uni-bonn.de

Technische Universität München  
 Department of Ecology and Ecosystem Management  
 Landscape Ecology (LOEK)  
 Emil-Ramann-Strasse 6  
 D-85350 Freising-Weißenstephan

## Laufener Spezialbeiträge 2011

### Landschaftsökologie.

### Grundlagen, Methoden, Anwendungen

ISSN 1863-6446 – ISBN 978-3-931175-94-8

Verkaufspreis 10,- €

#### Herausgeber und Verlag:

Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege

Seethalerstraße 6, 83410 Laufen (ANL)

Internet: [www.anl.bayern.de](http://www.anl.bayern.de)

E-Mail: [poststelle@anl.bayern.de](mailto:poststelle@anl.bayern.de)

Satz: Hans Bleicher, Grafik · Layout · Bildbearbeitung

Druck: OH Druck GmbH, Laufen

Stand: Januar 2011

© ANL, alle Rechte vorbehalten

Gedruckt auf Papier aus 100 % Altpapier

#### Schriftleitung:

Ursula Schuster, ANL

Tel.: 08682/8963-53

Fax: 08682/8963-16

[Ursula.Schuster@anl.bayern.de](mailto:Ursula.Schuster@anl.bayern.de)

Für die Einzelbeiträge zeichnen die jeweiligen Autoren verantwortlich. Die mit dem Verfasseramen gekennzeichneten Beiträge geben nicht in jedem Fall die Meinung der Schriftleiterin wieder.

#### Redaktion für das vorliegende Heft:

Sylvia Haider, Tina Heger und Ursula Schuster.

**Wissenschaftlicher Beirat:** Prof. em. Dr. Dr. h. c. Ulrich Ammer, Prof. Dr. Bernhard Gill, Prof. em. Dr. Dr. h. c. Wolfgang Haber, Prof. Dr. Klaus Hackländer, Prof. Dr. Ulrich Hampicke, Prof. Dr. Dr. h. c. Alois Heißenhuber, Prof. Dr. Kurt Jax, Prof. Dr. Werner Konold, Prof. Dr. Ingo Kowarik, Prof. Dr. Stefan Körner, Prof. Dr. Hans-Walter Louis, Dr. Jörg Müller, Prof. Dr. Konrad Ott, Prof. Dr. Jörg Pfadenhauer, Prof. Dr. Ulrike Pröbstl, Prof. Dr. Werner Rieß, Prof. Dr. Michael Suda, Prof. Dr. Ludwig Trepl.

#### Erscheinungsweise:

unregelmäßig (ca. 2 Hefte pro Jahr).

#### Urheber- und Verlagsrecht:

Das Heft und alle in ihr enthaltenen einzelnen Beiträge, Abbildungen und weiteren Bestandteile sind urheberrechtlich geschützt.

Jede Verwendung außerhalb der engen Grenzen des Urheberrechtsgesetzes ist ohne Zustimmung der ANL und der AutorInnen unzulässig.

#### Bezugsbedingungen/Preise:

Über Preise und Bezugsbedingungen im einzelnen: siehe Publikationsliste am Ende des Heftes.

Bestellungen über: [bestellung@anl.bayern.de](mailto:bestellung@anl.bayern.de) oder über den Internetshop [www.bestellen.bayern.de](http://www.bestellen.bayern.de)

Auskünfte über Bestellung und Versand:

[Annemarie.Maier@anl.bayern.de](mailto:Annemarie.Maier@anl.bayern.de)

#### Zusendungen und Mitteilungen:

Manuskripte, Rezensionsexemplare, Pressemitteilungen, Veranstaltungsankündigungen und -berichte sowie Informationsmaterial bitte nur an die Schriftleiterin senden.

Für unverlangt Eingereichtes wird keine Haftung übernommen und es besteht kein Anspruch auf Rücksendung.

Wertsendungen (Bildmaterial) bitte nur nach vorheriger Absprache mit der Schriftleiterin schicken.