

**Zeitschrift:** Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen = Swiss forestry journal = Journal forestier suisse

**Herausgeber:** Schweizerischer Forstverein

**Band:** 165 (2014)

**Heft:** 6

  

**Artikel:** Wann werden gebietsfremde Gehölze invasiv? : Ein methodologischer Ansatz

**Autor:** Conedera, Marco / Schoenenberger, Nicola

**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-1097574>

### **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

### **Conditions d'utilisation**

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

### **Terms of use**

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

**Download PDF:** 01.05.2026

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>**

# Wann werden gebietsfremde Gehölze invasiv? Ein methodologischer Ansatz

Marco Conedera

Eidgenössische Forschungsanstalt WSL, Forschungsgruppe Insubrische Ökosysteme (CH)\*

Nicola Schoenenberger

Museo Cantonale di Storia Naturale (CH)

## When do non-native species become invasive? A methodological approach

The invasive behavior of non-native species in a new habitat depends on the invasiveness of the species itself on the one hand and on the invasibility of the ecosystems on the other hand. We discuss the mutual relations between the traits that foster the invasiveness of selected woody species and the invasibility of the concerned ecosystems in the light of the leading theories on ecological invasions. As examples we use selected tree species (*Robinia pseudoacacia*, *Ailanthus altissima*, *Prunus serotina*, *Cinnamomum glandulifera*), shrub species (*Prunus laurocerasus*, *Laurus nobilis*, *Elaeagnus pungens*) and a palm species (*Trachycarpus fortunei*) that are already considered to be invasive in the southern foothills of the Swiss Alps.

**Keywords:** invasivity, invasiveness, *Ailanthus altissima*, *Robinia pseudoacacia*, *Prunus serotina*, broadleaved alien evergreens, non-native species

**doi:** 10.3188/szf.2014.0158

\* Via Belsoggiorno 22, CH-6500 Bellinzona, E-Mail marco.conedera@wsl.ch

Die Landschaft und die Vegetation Mitteleuropas sind in den vergangenen Jahrhunderten, ja sogar Jahrtausenden durch den Menschen stark geprägt und immer wieder verändert worden. Dabei spielte auch die gewollte oder ungewollte Einbringung von gebietsfremden Pflanzenarten eine grosse Rolle. Pflanzen, die vor 1492 eingeführt worden sind, werden Archäophyten genannt, Arten, die nach 1492 zu uns kamen, bezeichnet man als Neophyten.

Je nach Definition und Erhebungsmethode spricht man heute in den meisten europäischen Ländern von einem Anteil gebietsfremder Arten von 15% bis fast 50% (Tabelle 1). Viele dieser Arten sind nur gelegentlich verwildert, wenige davon konnten sich dauerhaft etablieren und sind inzwischen eingebürgert, und nur ein kleiner Bruchteil (typischerweise 2 bis 5% der gebietsfremden Arten) ist zu invasivem Verhalten fähig (Tabelle 1; Winter et al 2009). In Anlehnung an Kowarik (2003) verwenden wir in diesem Artikel den Begriff «invasiv» wertneutral. Wir bezeichnen damit lediglich die Eigenschaft nicht einheimischer Arten, sich in einem fremden Gebiet selbstständig massiv zu vermehren und auszubreiten.

Wann und weshalb Neophyten invasiv werden, hängt einerseits vom invasiven Potenzial der

Art (Invasivity, Invasionspotenzial) und andererseits von der Anfälligkeit des Gastökosystems (Invasibility, Invasionsempfindlichkeit; Lonsdale 1999) ab. Die Wechselwirkungen zwischen dem Invasionspotenzial der Art und der Invasionsempfindlichkeit des Ökosystems entscheiden schlussendlich über das effektive Ausbreitungsverhalten einer fremden Art (Alpert et al 2000). Besonders augenfällig wird das Phänomen im Wald, wenn es sich bei den Neophyten um Gehölzarten oder andere strauch- und baumschichtfähige Pflanzenarten (z.B. Palmen) handelt, die zu tragenden Elementen der Waldstruktur werden.

In diesem Beitrag diskutieren wir anhand der gängigen Hypothesen zu biologischen Invasionen (Catford et al 2009) die wichtigen Art- und Ökosystemeigenschaften, welche schlussendlich zur selbstständigen Ausbreitung nicht einheimischer Arten führen. Dabei beschränken wir uns auf Arten der Alpensüdseite der Schweiz, die in der Literatur bereits als Arten mit regional oder lokal invasivem Verhalten erwähnt werden.

## Invasive Neophyten der Alpensüdseite

Tabelle 2 gibt eine Übersicht über die diskutierten Neophyten. Dabei werden diejenigen Eigen-

| Land/Region     | Gesamtflora  | Nicht einheimische Arten |                           | Invasive nicht einheimische Arten |                           |                                         |
|-----------------|--------------|--------------------------|---------------------------|-----------------------------------|---------------------------|-----------------------------------------|
|                 | Anzahl Arten | Anzahl Arten             | Anteil an Gesamtflora (%) | Anzahl Arten                      | Anteil an Gesamtflora (%) | Anteil an nicht einheimischen Arten (%) |
| Schweiz         | 3215         | 634                      | 19.7                      | 25                                | 0.78                      | 3.9                                     |
| Kanton Tessin   | 2400         | 466                      | 19.4                      | 24                                | 1.00                      | 5.2                                     |
| Deutschland     | 5145         | 851                      | 16.5                      | 39                                | 0.76                      | 4.6                                     |
| Österreich      | 4060         | 1110                     | 27.3                      | 27                                | 0.67                      | 2.4                                     |
| Tschechien      | 4399         | 1454                     | 33.1                      | 33 <sup>1)</sup>                  | 0.75                      | 2.3                                     |
| Grossbritannien | 3842         | 1848                     | 48.1                      | 102                               | 2.65                      | 5.5                                     |
| Italien         | 7634         | 1023                     | 13.4                      | 142 <sup>2)</sup>                 | 1.86                      | 13.9                                    |
| Europa          |              | 5789                     |                           | 113 <sup>1)</sup>                 |                           | 2.0                                     |

**Tab 1** Anteil nicht einheimische und invasive nicht einheimische Arten an der Gesamtflora in ausgewählten europäischen Ländern und im Kanton Tessin. 1) nur negative ökologische (ohne sozioökonomische) Auswirkungen berücksichtigt, 2) inklusive traditioneller Ackerunkräuter (zum Teil Archäophyten). Quellen: Celesti-Grapow 2009 und 2010, Conti et al 2005, Essl & Rabitsch 2002, Fitter & Peat 1994, Haeupler & Muer 2007, Lambdon et al 2008, Moser et al 2002, Pyšek et al 2012, Roy et al 2012, www.infoflora.ch (17.4.2014), www.neobiota.de (17.4.2014); für die Schweiz und das Tessin zum Teil eigene Daten.

| Merkmal                               | Merkmal                       | <i>Ailanthus altissima</i> | <i>Prunus serotina</i> | <i>Robinia pseudoacacia</i> | <i>Cinnamomum glanduliferum</i> | <i>Elaeagnus pungens</i> | <i>Laurus nobilis</i> | <i>Prunus laurocerasus</i> | <i>Trachycarpus fortunei</i> |
|---------------------------------------|-------------------------------|----------------------------|------------------------|-----------------------------|---------------------------------|--------------------------|-----------------------|----------------------------|------------------------------|
| Wuchsform und Geschwindigkeit         | Habitus                       | Baum                       | Baum                   | Baum                        | Baum                            | Strauch                  | Baum                  | Baum                       | Palme                        |
|                                       | Blattphänologie <sup>2)</sup> | sg                         | sg                     | sg                          | ig                              | ig                       | ig                    | ig                         | ig                           |
|                                       | Wachstumsgeschwindigkeit      | +++                        | +                      | ++                          | +++                             | +                        | +                     | +                          | +                            |
|                                       | Maximales Alter               | 120                        | ?                      | 300                         | ?                               | ?                        | ?                     | ?                          | ?                            |
| Vegetative Vermehrung                 | Stammausschlag                | +++                        | +                      | ++                          | +++                             | –                        | ++                    | +++                        | –                            |
|                                       | Stockausschlag                | +++                        | +++                    | +++                         | +++                             | –                        | ++                    | +++                        | –                            |
|                                       | Wurzelbrut                    | +++                        | ++                     | +++                         | +++                             | –                        | –                     | –                          | –                            |
| Geschlechtliche Vermehrung            | Geschlechtsreife (Jahre)      | 5–10                       | 5–10                   | ?                           | ?                               | ?                        | ?                     | 15                         | 10                           |
|                                       | Blüte                         | einhäusig oder zwittrig    | zwittrig               | zwittrig                    | zwittrig                        | einhäusig oder zwittrig  | zwittrig              | zwittrig                   | einhäusig                    |
|                                       | Keimfähigkeit (Jahre)         | 2                          | bis 5                  | 20–100                      | ?                               | ?                        | ?                     | ?                          | ?                            |
|                                       | Ausbreitung                   | Wind                       | Tiere                  | Tiere (Wind)                | Wind                            | Tiere                    | Tiere                 | Tiere                      | Tiere                        |
|                                       | Ausbreitungsdistanz (m)       | >400                       | 200                    | ?                           | ?                               | 200                      | 200                   | 200                        | 200                          |
|                                       | Winterfrostsresistenz (°C)    | –35                        | ?                      | ?                           | ?                               | ?                        | –12                   | –17                        | –14                          |
|                                       | Trockenheitsresistenz         | +++                        | ?                      | –                           | ?                               | ?                        | ++                    | ?                          | ?                            |
| Ökologische Zeigerwerte <sup>1)</sup> | L – Licht                     | 4 (II)                     | 2 (I)                  | 3 (I)                       | 3 (II)                          | 3 (II)                   | 2 (I)                 | 2 (I)                      | 3 (I)                        |
|                                       | T – Temperatur                | 4.5 (I)                    | 4.5 (I)                | 4.5 (I)                     | 5 (I)                           | 5 (I)                    | 5 (I)                 | 4.5 (I)                    | 5 (I)                        |
|                                       | K – Kontinentalität           | 3 (II)                     | 4 (I)                  | 3 (I)                       | 1 (I)                           | 2 (I)                    | 2 (I)                 | 2 (I)                      | 1 (I)                        |
|                                       | F – Feuchte                   | 2 (II)                     | 2.5 (I)                | 2.5 (I)                     | 3.5 (I)                         | 2.5 (I)                  | 2 (I)                 | 2.5 (II)                   | 3 (I)                        |
|                                       | R – (Boden-)Reaktion          | 4 (II)                     | 2 (I)                  | 3 (I)                       | 2 (I)                           | 3 (I)                    | 3 (I)                 | 3 (I)                      | 3 (I)                        |
|                                       | N – Stickstoff                | 4 (II)                     | 3 (I)                  | 4 (II)                      | 2 (I)                           | 3 (I)                    | 2 (I)                 | 3 (I)                      | 3 (I)                        |

**Tab 2** Ökologische Haupteigenschaften der berücksichtigten Neophyten. 1) Mittelwert und Variationsbreite (I = kleine, II = grosse Amplitude); 2) ig = immergrün; sg = sommergrün. – bis +++ = Skala von «nicht» bis «sehr stark», ? = keine Information. Quellen: Walther 1999, Kowarik & Säumel 2007, Landolt et al 2010.

schaften beschrieben, die einen Einfluss auf das Invasionspotenzial der Arten haben können.

### Götterbaum

Der Götterbaum (*Ailanthus altissima*) stammt aus China und Nordkorea. Seine Samen wurden zwischen 1743 und 1751 durch den Jesuiten Pierre d'Incarville erstmals nach Europa gebracht (Collin & Dumas 2009). Der Götterbaum wurde zuerst als Zierbaum in den Städten Frankreichs und Englands ver-

wendet und später in Kombination mit dem *Ailanthus*-Spinner *Samia cynthia* für die Seidengewinnung in verschiedenen europäischen Ländern (Österreich, Frankreich, Italien sowie Südschweiz) angepflanzt, jedoch ohne grossen ökonomischen Erfolg (Galbani 2002, Focarile 2002, Kowarik 2003).

Der Götterbaum weist einen ausgeprägten Pioniercharakter auf. Er produziert in der Jugendphase sowohl im Stamm wie auch in den Wurzeln äusserst viel Biomasse und kann einen extremen Höhenzu-

wachs erreichen (im Schnitt 0.8 bis 1.2 m pro Jahr mit Spitzenleistungen bis zu 2 m; Kowarik & Säumel 2007, Hu 1979). Im Weiteren keimt er gern auf Rohböden, bevorzugt Halb- bis Volllichtverhältnisse, kann innerhalb von fünf bis zehn Jahren geschlechtsreif werden und produziert viele leicht verfrachtbare Samen (Tabelle 2). Er ist jedoch vermutlich sehr kurzlebig. Das bis jetzt auf der Alpensüdseite höchste gemessene Alter beträgt 75 Jahre (Knüsel 2014).

Eine erste spontane Ausbreitung von Götterbaumindividuen im Südtessin (vom Malcantone bis Chiasso) wurde bereits durch Bettelini (1904) erwähnt. Es vergingen aber fast hundert Jahre, bis das invasive Potenzial von *Ailanthus* untersucht und belegt wurde (Arnaboldi et al 2002). Bis heute nehmen Verbreitung und Ausbreitungsrate des Götterbaumes stark zu, vor allem in den unteren Höhenlagen, die vom Wärme liebenden Baum bevorzugt werden. Neben Waldrändern, Blockschutthalden, Trockenwiesen, Stadtgebieten und Transportwegen werden vor allem gestörte Waldflächen (z.B. Schlag- und Brandflächen, Abbildung 1; Maringer et al 2012), aber zum Teil auch lockere oder leicht geschädigte Waldbestände (z.B. mit Dürre- und Gallwespeschäden an Kastanienbäumen; Conedera et al 2011) von *Ailanthus* kolonisiert. Über die ökologischen und vor allem die ökonomischen Konsequenzen einer starken Präsenz dieser Baumart (z.B. Schutzwaldtauglichkeit, Holzeigenschaften) sowie über ihr langfristiges Potenzial als Hauptbaumart und ihre Fähigkeit zur Verjüngung unter Schirm bestehen noch viele Unsicherheiten (Vila et al 2006, Brandner & Schickhofer 2010, Plozza & Schmid 2012).



Abb 1 Invasion von Götterbäumen in einer Brandfläche ob Cugnasco (TI). Acht Jahre nach dem Brand haben zahlreiche Götterbäume und einzelne Paulownien (*Paulownia tomentosa*; blühender Baum links) die Fläche kolonisiert.

### Herbstkirsche

Das natürliche Areal der Herbstkirsche (*Prunus serotina*) erstreckt sich vom östlichen Nordamerika bis nach Zentralamerika. Sie wurde im 17. Jahrhundert in Europa als Zierbaum eingeführt, aber erst ein paar Jahrhunderte später als Waldbaum entdeckt und vor allem auf gut drainierten und mageren Standorten in Deutschland und in den Benelux-Ländern als Bodenverbesserer angepflanzt (Verheyen et al 2007). Im Tessin wurde *P. serotina* vor allem bei Fanganlagen (sogenannte Roccoli), welche für die Anlockung von Vögeln gebaut worden waren, gesetzt (Ceschi 1992).

Im Gegensatz zum Götterbaum und zur Robinie gedeiht und verjüngt sich die Herbstkirsche am besten im Halbschatten. Diese Eigenschaft und die Tatsache, dass die durch Vögel und Säugetiere verbreiteten Samen bis zu fünf Jahre keimfähig bleiben (Tabelle 2), tragen dazu bei, dass diese Art in geschlossenen Wäldern eine reiche «Jungwuchsbank» bildet (Verheyen et al 2007), analog der Samenbank bei krautigen Arten. Dank dieser Vorverjüngung und der grossen Ausschlagfähigkeit kann die Herbstkirsche von allfälligen Öffnungen im Kronendach des Altbestandes profitieren und lokal dominierend werden, wie dies von Ceschi (1992) für einzelne Fälle im Tessin beschrieben wurde.

### Robinie

Die Robinie (*Robinia pseudoacacia*) stammt ursprünglich aus den östlichen Vereinigten Staaten (Appalachen und Ozark-Gebirge). Sie wurde vom französischen Hofgärtner Jean Robin im Jahr 1601 als Zierbaum nach Frankreich eingeführt (Debenne 1987). In den folgenden Jahrhunderten wurde sie in vielen Gebieten Europas als Bodenverbesserer (Stickstoffeintrag), zur Böschungsstabilisierung und vor allem in Osteuropa zur Holzproduktion angebaut – meist als Niederwald mit kurzen Umtriebszeiten (Debenne 1987, Bernetti 1995). Dank ihrer reichlichen Nektarproduktion wird diese Baumart auch für die Honigproduktion sehr geschätzt (Bernetti 1995).

Die Robinie weist einen ausgeprägten Pioniercharakter auf, obwohl sie in den ersten Jahren weniger wuchskräftig ist als andere invasive Baumarten (im Schnitt 0.5 bis 0.8 m Höhenzuwachs pro Jahr). Wegen ihres hohen Anspruchs an Sommerwärme gedeiht sie vor allem in tieferen Lagen, wo sie saure Extremstandorte, Böschungen und Brachflächen kolonisiert. Die Robinie ist sehr lichtbedürftig und wird schnell geschlechtsreif (Tabelle 2), neigt wegen ihres schnellen Wachstums, das bereits mit etwa 20 Jahren kulminiert, aber zu sehr instabilen Beständen (Cavazza 1900). Besonders anfällig ist sie auf Sommerdürre (Bernetti 1995).

Auf der Alpensüdseite hat sich die Robinie vor allem in Zusammenhang mit der Brachlegung marginaler Landwirtschaftsflächen nach dem Zweiten



**Abb 2** Robinienreinbestand mit üppiger, sekundärer Kolonisierung durch exotische Immergrüne in Cavigliano (TI).

Weltkrieg spontan und invasiv ausgebreitet (Ceschi 2006). Ihren invasiven und tendenziell exklusiven Charakter (vor allem bei Erstbesiedelung lässt sie aufgrund ihrer dichten Verjüngung andere Baumarten nur begrenzt zu) verliert die Robinie aber, wenn die Bestände älter (mehr als 20 Jahre) sind und nicht aktiv durch Niederwaldschläge verjüngt werden (Motta et al 2009, Pividori & Grieco 2003; Abbildung 2). Auf mageren Standorten sind – mit Ausnahme des Götterbaums – andere Gehölzarten jedoch kaum konkurrenzfähig. Diese Standorte vermag die Robinie dank Stickstofffixierung mit der Zeit zu verbessern (Debenne 1987), was unter Umständen als eine Gefährdung ökologisch wertvoller Standorte aufgefasst werden kann (Kleinbauer et al 2010). Je nach Gebiet und Nutzung wird die Robinie demzufolge als sehr nützlich oder sehr schädlich angesehen, was sie zu einer in der Forstwirtschaft kontrovers diskutierten Art macht (Mühletaler 2010).

#### **Nicht einheimische immergrüne Palmen- und Gehölzarten**

Wir erwähnen hier die Hanfpalme (*Trachycarpus fortunei*) und die Gehölze Kirschlorbeer (*Prunus laurocerasus*), echter Lorbeer (*Laurus nobilis*), Ölweide (*Elaeagnus pungens*) und Falscher Kampferbaum (*Cinnamomum glanduliferum*). Bis auf den echten Lorbeer (aus dem Mittelmeergebiet) und den Kirschlorbeer (aus Südosteuropa und dem Nahen Osten) stammen alle diese Arten aus dem Fernen Osten (China und Japan). Sie wurden in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts als Folge des steigenden touristischen Be-

dürfnisses nach einer exotischer Garten- und Landschaftsgestaltung in den Seengebieten der Südalpen eingeführt (Voser 1999, Ferrata 2007). Diese immergrünen Arten werden meist durch Vögel und andere Tiere verbreitet (Tabelle 2). Ihre spontane Ausbreitung in angrenzende Waldflächen (sowohl ehemalige Kastanienniederwälder, -selven oder Laubmischwälder als auch aufgegebene Weinberge) wurde zum ersten Mal von Gianoni et al (1988) beschrieben. Sie wird dem kumulativen Effekt verschiedener Einflussfaktoren zugeschrieben: der Klimaerwärmung (Walther 2000 und 2002), der Entstehung einer unbesetzten ökologischen Nische in den vormals ungestörten Altbeständen (Gianoni et al 1988, Grund et al 2005) und der massiven Zunahme des Samendruckes aus den Gärten der immer grösser werdenden Siedlungsgebiete (Carraro et al 1999, Küttel 2001).

Die beschriebenen Arten sind nur einige Vertreter aus einer Gruppe von rund 30 immer- und halbbimmergrünen Bäumen und Sträuchern, welche in den Schweizer Südalpen bereits eingebürgert oder verwildert sind und die in Zukunft auch invasiv werden könnten (Walther et al 2002).

#### **Invasionsökologie**

##### **Hauptthesen zur Invasionsökologie**

Verschiedene Aspekte der Invasionsökologie wurden in den letzten Jahrzehnten erforscht. Dementsprechend viele Hypothesen wurden zur Erklärung einer erfolgreichen biologischen Invasion auf-

| Bezug                                       | Hypothese nach Catford et al (2009) <sup>1)</sup> | Eigenschaften der invasiven Art beziehungsweise des Ökosystems                                                 | <i>Ailanthus altissima</i>                                                                                                                                                                                | <i>Prunus serotina</i> | <i>Robinia pseudo-acacia</i> | Immergrüne Exoten |     |
|---------------------------------------------|---------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------------------|------------------------------|-------------------|-----|
| Invasionspotenzial der Art                  | a                                                 | Pioniercharakter (ideal weed)                                                                                  | Art besitzt Eigenschaften, die eine schnelle Ausbreitung begünstigen (leichte Samen, Anspruchslosigkeit, schnelles Wachstum, frühe Geschlechtsreife) und der Pflanze einen Konkurrenzvorteil verschaffen. | –                      | +++                          | ++/+++            | --- |
|                                             | b                                                 | Exklusive Eigenschaften (limiting similarity/adaptation)                                                       | Art besitzt gegenüber einheimischen Arten einen Konkurrenzvorteil dank Eigenschaften, die in der einheimischen Flora fehlen.                                                                              | ++                     | ++                           | ++                | ++  |
|                                             | c                                                 | Fehlen oder vermindertes Vorkommen von natürlichen Feinden (enemy release or reduction)                        | Art besitzt gegenüber einheimischen Arten einen Konkurrenzvorteil dank dem Fehlen oder verminderten Vorkommen von natürlichen Feinden.                                                                    | +                      | +++                          | ++                | ++  |
|                                             | d                                                 | Förderung natürlicher Feinde (enemy of my enemy)                                                               | Art fördert die natürlichen Feinde der konkurrierenden einheimischen Arten.                                                                                                                               | ---                    | ---                          | ---               | --- |
|                                             | e                                                 | Hemmende Effekte auf einheimische Arten (novel weapons)                                                        | Art hemmt aktiv das Gedeihen oder das Wachstum der konkurrierenden einheimischen Arten (z.B. durch das Ausscheiden von allopathischen Stoffen).                                                           | ++                     | +++                          | +++               | --- |
|                                             | f                                                 | Genetischer Engpass (increased susceptibility)                                                                 | Art ist genetisch arm und kann sich nicht an die neuen Umweltbedingungen und Feinde anpassen (genetischer Flaschenhals).                                                                                  | --                     | ---                          | ---               | --- |
|                                             | g                                                 | Menschliche Ausbreitung und Samendruck (propagule pressure, naturalization)                                    | Art profitiert von der Samenproduktion reifer Individuen, die von Menschen gefördert wurden (z.B. in Hausgärten).                                                                                         | +                      | ++                           | +++               | ++  |
| Invasionsempfindlichkeit des Gastökosystems | h                                                 | Neue und reiche ökologische Nische (empty ecological niche, increased or fluctuating resource availability)    | Im Ökosystem ist für die invasive Art eine ökologische Nische frei mit Ressourcen, die für einheimische Arten nicht oder nur schwer nutzbar sind.                                                         | +                      | +++                          | ++                | +++ |
|                                             | i                                                 | Vorübergehende günstige ökologische Nische (niche opportunity/opportunity window/disturbance/reckless invader) | Im Ökosystem ist für die invasive Art vorübergehend eine ökologische Nische frei, die durch Störungen oder auch einen Mangel an Störungen entstanden ist.                                                 | +                      | +++                          | +++               | ++  |
|                                             | j                                                 | Dominoeffekt (biotic indirect effects, invasional meltdown, facilitation)                                      | Durch die Kolonisierung einer ersten invasiven Art werden im Ökosystem günstige Bedingungen für die Invasion anderer Arten geschaffen.                                                                    | --                     | ---                          | --                | +   |

**Tab 3** Wichtigste Hypothesen zur Invasionsökologie. 1) In Klammern sind jeweils die originalen englischen Bezeichnungen angegeben. --- bis +++ = Skala von «überhaupt nicht» bis «sehr stark».

gestellt. Das Zusammenspiel von Einzelhypothesen vermag den Erfolg einer invasiven Art in einem bestimmten Ausmass und unter bestimmten Voraussetzungen zu erklären. Die verschiedenen Hypothesen zur Erklärung einer Invasion können in Kategorien zusammengefasst werden (Catford et al 2009). Die hier behandelten Hypothesen werden in zwei Kategorien unterteilt (Tabelle 3):

- Invasionspotenzial, d.h. biologische und ökologische Eigenschaften der invasiven Art, inklusive Samen- und Knospendruck (propagule pressure)
- Invasionsempfindlichkeit, d.h. abiotische und biotische Eigenschaften des Gastökosystems

Das Invasionspotenzial einer Art steigt, wenn diese durch Menschen konsequent gefördert wird oder schon reichlich in einem Gebiet vertreten ist

(Tabelle 3, Hypothese g) oder wenn sie einen ausgeprägten Pioniercharakter aufweist, d.h., wenn sie in kurzer Zeit viele leicht verfrachtbare Samen produziert, die auch auf rohen und gestörten Böden eine hohe Keimungsrate aufweisen (a). Weiter hat eine invasive Art Konkurrenzvorteile, wenn sie exklusive Eigenschaften aufweist, d.h., wenn sie Eigenschaften oder Anpassungsfähigkeiten besitzt, die bei der einheimischen Flora nicht vorhanden sind (b). Weitere Faktoren, die das Invasionspotenzial einer Art steigern können, sind das Fehlen von natürlichen Feinden im neuen Gebiet (c), die Einführung neuer Feinde für die einheimische Flora mit der invasiven Art (d) und die aktive Hemmung des Wachstums von einheimischen Arten durch die invasive Art, zum Beispiel durch allopathische Stoffe (e). Andererseits

kann sich die genetische Vielfalt einer eingeführten Art als zu gering erweisen, als dass sie sich den neuen Bedingungen anpassen könnte (f).

Die Invasionsempfindlichkeit eines Ökosystems hängt davon ab, ob in diesem für die neue Art eine Nische frei ist (h). Sie kann auch durch eine vorübergehende Störung beeinflusst werden. Schliesslich kann in gewissen Fällen eine Erstkolonisierung durch eine invasive Art das Ökosystem für sekundäre Invasionen anfälliger machen (j).

Im folgenden Kapitel analysieren und diskutieren wir diese Hypothesen am Beispiel der beschriebenen invasiven Gehölzarten.

### Eigenschaften der invasiven Arten

Aufgrund seines ausgeprägten Pioniercharakters scheint der Götterbaum die mit Abstand erfolgreichste invasive Art zu sein. Er hat auf der Alpensüdseite die führende Rolle als invasiver Pionierbaum von der Robinie übernommen (Arnaboldi et al 2002, Maringer et al 2012, Plozza & Schmid 2012). Der Götterbaum scheint auch aufgrund des Fehlens von spezifischen natürlichen Feinden einen gewissen Vorteil zu haben. Zumindest bisher wird er von Herbivoren (Insekten, Wild) kaum beachtet, was in etwas geringerem Ausmass auch für die immergrünen Exoten zutrifft. Ebenso scheint vor allem für den Götterbaum die Hypothese eines hemmenden Effektes auf einheimische oder konkurrierende Arten durch allopathische Stoffe zuzutreffen (Heisey 1990), obwohl bis jetzt keine Studie die tatsächliche Tragweite dieser Wirkung gegenüber anderen Baumarten belegen konnte. Aufgrund ihrer Verbreitungsgeschichte und ihres Samendrucks haben die Robinie und der Götterbaum einen eindeutigen Vorsprung auf die Herbstkirsche, die sich nach einer punktuellen

Einführung kaum ausgebreitet hat, und auf die immergrünen Exoten, die wegen der begrenzten Samenausbreitung durch Tiere Distanzen von höchstens 200 bis 300 m pro Generation zurücklegen (Küttel 2001). Irrelevant für das invasive Verhalten der analysierten Arten scheint auf der Alpensüdseite die Hypothese bezüglich der Förderung der natürlichen Feinde zu sein. Wegen mangelnder Daten kann die Frage des genetischen Flaschenhalses nicht beantwortet werden.

### Empfindlichkeit der Ökosysteme

Was die Empfindlichkeit der Ökosysteme betrifft, scheinen auf der Alpensüdseite zahlreiche günstige ökologische Bedingungen für biologische Invasionen zu existieren. Manche bestehen auf Dauer wie zum Beispiel bei Magerwiesen oder verlassenen Kastanienwäldern, manche nur vorübergehend wie bei Waldbrand- und Schlagflächen. Interessanterweise haben diese Situationen zum Teil exklusiven Charakter für einzelne Arten. Beispielsweise werden Störungsflächen, die für den Götterbaum oder die Robinie ideale Nischen darstellen, von den immergrünen Exoten kaum besiedelt. Hingegen werden ungestörte, strauch- und krautarme, verlassene Kastanien- und Laubmischbestände von den immergrünen Exoten bevorzugt kolonisiert (Abbildung 3), bis diese Standorte durch Störungen wie beispielsweise wiederholtes Feuer zerstört werden (Grund et al 2005).

Anzeichen von Dominoeffekten (Ketteninvasionen) durch nicht einheimische Arten sind bisher kaum zu erkennen. Allenfalls führt das Aufkommen der Robinie zu einer Begünstigung von schattentoleranten, immergrünen Exoten (Abbildung 2), wonach sich während einer gewissen Zeit, bis die entsprechende Nische gesättigt ist, weitere immergrüne Exoten ansiedeln können.

### Schlussfolgerungen

In diesem Beitrag haben wir einen methodischen Ansatz vorgestellt, um das Ausbreitungspotenzial einer gebietsfremden Art möglichst sachlich, wertneutral und umfassend zu analysieren. Wichtig bei einer Evaluation ist, eine möglichst langfristige Perspektive einzunehmen, zum Beispiel im Hinblick auf zukünftige sozioökonomische und klimatische Entwicklungen. Ein derartiges gedankliches Bezugssystem ist nicht nur für die Abschätzung des Invasionspotenzials einer Art in einem bestimmten Gebiet hilfreich, sondern auch für die Identifizierung der spezifischen Faktoren, welche eine solche Entwicklung ermöglichen. Dabei helfen die zahlreichen Hypothesen aus der Invasionsbiologie, die in der Literatur zwar beschrieben sind, in der Praxis bisher aber wenig Beachtung gefunden haben.



**Abb 3** Kolonisierung von gebietsfremden Immergrünen in einem geschlossenen sommergrünen Laubholz-Altbestand am Monte Caslano (TI).

Für die Alpensüdseite der Schweiz können aus den durchgeführten Analysen zwei Aspekte besonders hervorgehoben werden:

1) Wegen der breiten Palette nicht einheimischer Gehölzarten, die sich bereits etabliert haben, sind die Wälder der unteren Höhenstufen (d.h. unterhalb von 1000 bis 1200 m ü. M.) besonders anfällig für biologische Invasionen. Die Tatsache, dass unter den potenziellen invasiven Arten sowohl Pionier- als auch Schattengehölzarten anzutreffen sind, bringt es mit sich, dass alle Waldökosysteme der tiefen Lagen einem grossen Invasionsdruck ausgesetzt sind – unabhängig davon, ob sie rezent gestört sind oder bewirtschaftet werden oder ob sie seit Längerem einer natürlichen, ungestörten Bestandesentwicklung unterliegen.

2) Von den analysierten Gehölz- und Palmenarten scheint der Götterbaum momentan das grösste Invasionspotenzial zu haben. Laufende Forschungsarbeiten haben gezeigt, dass dieser sich trotz ausgeprägtem Pioniercharakter auch im Halbschatten (sexuell) zu verjüngen vermag und dass er eine hohe Toleranz gegenüber Sommerdürre aufweist (Knüsel 2014, de Boni 2014).

Das Beispiel des Götterbaums zeigt, dass es sehr wichtig ist, das Ausbreitungspotenzial einer Art und die sich daraus ergebenden ökologischen und wirtschaftlichen Auswirkungen laufend zu evaluieren. Es ist auch wichtig, die Evaluation möglichst wertneutral durchzuführen und sowohl die negativen als auch die positiven potenziellen Folgen bezüglich der langfristigen Auswirkungen der Ausbreitung von Gehölz-Neophyten zu berücksichtigen. Dabei ist zu bedenken, dass sich aufgrund der Klimaveränderung und artspezifischer Anpassungen (Evolution) das Invasionspotenzial der Arten, aber auch die Invasionsempfindlichkeit der Ökosysteme künftig stark verändern können.

Insbesondere dürften sich in Zukunft auch die bisher nicht betroffenen Gebiete nördlich der Alpen mit einer unerwünschten Ausbreitung von gebietsfremden Gehölzarten konfrontiert sehen (Kleinbauer et al 2010). Mit der Zeit wird sich zudem die Liste der Arten mit invasivem Potenzial erweitern. Ein Kandidat dazu ist auf der Alpensüdseite *Paulownia tomentosa* (Abbildung 1), andere Arten wie *Aca-cia dealbata*, *Actinidia chinensis*, *Akebia quinata*, *Broussonetia papyrifera*, *Mahonia bealei*, *Ligustrum lucidum*, *Phyllostachys aurea* oder *Quercus rubra* werden womöglich bald folgen. ■

Eingereicht: 15. Oktober 2013, akzeptiert (mit Review): 6. April 2014

## Literatur

ALPERT P, BONE E, HOLZAPFEL C (2000) Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. *Perspect Plant Ecol Evol Syst* 3: 52–66.

ARNABOLDI F, CONEDERA M, MASPOLI G (2002) Distribuzione e potenziale invasivo di *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle nel Ticino Centrale. *Boll Soc Tic Scie Nat* 90: 93–101.

BERNETTI G (1995) *Selvicoltura speciale*. Torino: UTET. 415 p.

BETTELINI A (1904) *La flora legnosa del Sottoceneri* (Cantone Ticino meridionale). Bellinzona: Tipografia e Litografia cantonale. 213 p.

BRANDNER R, SCHICKHOFER G (2010) Tree-of-Heaven (*Ailanthus altissima*): enormous and wide potential neglected by the Western civilization. In: Proc «World Conference on timber engineering», 20–24 June 2010, Riva del Garda, Italy, pp. 1–7.

CARRARO G, GIANONI P, MOSSI R (1999) Climatic influence on vegetation changes: a verification on regional scale of the Laurophyllisation. In: Klötzli F, Walther GR, editors. Conference on recent shifts in vegetation boundaries of deciduous forests, especially due to general global warming. Basel: Birkhäuser. pp. 31–51.

CATFORD JA, JANSSON R, NILSSON C (2009) Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypotheses into a single theoretical framework. *Divers Distrib* 15: 22–40.

CAVAZZA D (1900) *Importanti servizi della Robinia*. *Agricoltura Ticinese* 32: 346–349, 365–368.

CELESTI-GRAPPO L, ALESSANDRINI A, ARRIGONI PV, BANFI E, BERNARDO L ET AL (2009) Inventory of the non-native flora of Italy. *Plant Biosyst* 143: 386–430.

CELESTI-GRAPPO L, ALESSANDRINI A, ARRIGONI PV, ASSINI S, BANFI E ET AL (2010) Non-native flora of Italy: Species distribution and threats. *Plant Biosyst* 144:12–28.

CESCHI I (1992) La diffusione del prugnolo tardivo (*Prunus serotina* Ehrh. 1787/92) nel Ticino. *Boll Soc Tic Scie Natur* 80: 97–105.

CESCHI I (2006) *Il bosco nel Canton Ticino*. Locarno: Armando Dadò Editore. 407 p.

COLLIN P, DUMAS Y (2009) Que savons-nous de l'Ailante (*Ailanthus altissima* [Mill.] Swingle)? *Rev for fr* 61: 117–130.

CONEDERA M, BARTHOLD F, SPINEDI F, FERRARIO F, PEZZATTI GB (2011) Siccità estiva e castagno. Un'ulteriore minaccia dagli estremi climatici? *Sherwood* 178: 16–21.

CONTI F, ABBATE G, ALESSANDRINI A, BLASI C (2005) An annotated checklist of the Italian vascular flora. Roma: Palombi Editori. 420 p.

DE BONI A (2014) *Analisi del comportamento della rinnovazione di ailanto (*Ailanthus altissima* [Mill.] Swingle) in funzione della luce*. Zollikofen: Hochschule Agrar Forst Lebensmittelwiss, Bachelor Thesis. 60 p.

DEBENNE J-N (1987) Le robinier: une essence à révolution courte, utile dans le milieu rural. *Forêt Entreprise* 46: 46–51.

ESSL F, RABITSCH W (2002) Neobiota in Österreich. Wien: Umweltbundesamt. 432 p.

FERRATA C (2007) *La Fabrication du paysage dans la région des lacs du Sud des Alpes*. *Le Globe* 147: 28–47.

FITTER AH, PEAT HJ (1994) The ecological flora database. *J Ecol* 82: 415–425.

FOCARILE A (2002) *La storia della Cinzia e dell'Ailanto*. *Azione* 65 (24): 12–13.

GALBANI A (2002) *La bachicoltura lombarda e il seme-bachi giapponese nella crisi della prebina*. *Pianura* 14: 75–82.

GIANONI P, CARRARO G, KLÖTZLI F (1988) Thermophile, an laurophyllen Pflanzenarten reiche Waldgesellschaften im hyperinsubrischen Seengebiet des Tessins. Zürich: Eidgenöss. Tech Hochsch, Ber Geobot Inst Stift Rübel 54: 164–180.

GRUND K, CONEDERA M, SCHRÖDER H, WALTHER GR (2005) The role of fire in the invasion process of evergreen broad-leaved species. *Basic Appl Ecol* 6: 47–56.

HAEUPLER H, MUER T (2007) *Bildatlas der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands*. Stuttgart: Ulmer, 2 ed. 789 p.

HEISEY RM (1990) Evidence for allelopathy by tree-of-heaven (*Ailanthus altissima*). *J Chem Ecol* 16: 2039–2055.

HU SY (1979) *Ailanthus*. *Arnoldia* 39 (2): 29–50.

- KLEINBAUER I, DULLINGER S, PETERSEIL J, ESSL F (2010) Climate change might drive the invasive tree *Robinia pseudoacacia* into nature reserves and endangered habitats. *Biol Conserv* 141: 382–390.
- KNÜSEL S (2014) Dendroecological analysis of two non native tree species *Ailanthus altissima* and *Cinnamomum glanduliferum* in southern Switzerland. Zürich: Eid Techn Hochschule, Umweltsystemwissenschaften, Master Thesis. 65 p.
- KOWARIK I (2003) Biologische Invasionen: Neophyten und Neozoen in Mitteleuropa. Stuttgart: Ulmer. 380 p.
- KOWARIK I, SÄUMEL I (2007) Biological flora of Central Europe: *Ailanthus altissima* (Mill.) Schwingl. *Perspect Plant Ecol Evol Syst* 8: 207–237.
- KÜTTTEL KY (2001) Vegetationskundliche Untersuchungen zur Ausbreitung immergrüner exotischer Gehölze im Luganese. Zürich: Universität Zürich, Geograph Inst. 74 p.
- LAMBDOON PW, PYŠEK P, BASNOU C, HEJDA M, ARIANOUTSOU M ET AL (2008) Alien flora of Europe: species diversity, patterns and research needs. *Preslia* 80: 101–149.
- LANDOLT E, BÄUMLER B, ERHARDT A, HEGG O, KLÖTZLI F ET AL (2010) Ökologische Zeigerwerte und biologische Kennzeichen zur Flora der Schweiz und der Alpen. Bern: Haupt. 378 p.
- LONSDALE WM (1999) Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology* 80: 1522–1536.
- MARINGER J, WOHLGEMUTH T, NEFF C, PEZZATTI GB, CONEDERA M (2012) Post-fire spread of alien plant species in a mixed broad-leaved forest of the Insubric region. *Flora* 207: 19–29.
- MOSER DM, GYGAX A, BÄUMLER B, WYLER N, PALESE R (2002) Rote Liste der gefährdeten Farn- und Blütenpflanzen der Schweiz. Bern: Bundesamt Umwelt Wald Landschaft. 120 p.
- MOTTA R, NOLA P, BERRETTI R (2009) The rise and fall of the black locust (*Robinia pseudoacacia* L.) in the «Siro Negri» Forest Reserve (Lombardy, Italy): lessons learned and future uncertainties. *Ann For Sci* 66: 410–419.
- MÜHLEHALER U (2010) Mit Robinie in die Zukunft oder den Neophyten bekämpfen? *Wald und Holz* 91 (6): 35–38.
- PIVIDORI M, GRIECO C (2003) Evoluzione strutturale di popolamenti cedui di robinia (*Robinia pseudoacacia* L.) nel Canavese (Torino – Italia). *Schweiz Z Forstwes* 154: 1–7. doi: 10.3188/szf.2003.0001
- PLOZZA L, SCHMID L (2012) Der Götterbaum im Misox – Problematik im Schutzwald. *Bündnerwald* 65 (3): 37–40.
- PYŠEK P, DANIHELKAL J, SÁDLO J, CHRTEK J, CHYTRÝ M ET AL (2012) Catalogue of alien plants of the Czech Republic (2nd edition): checklist update, taxonomic diversity and invasion patterns. *Preslia* 84: 155–255.
- ROY HE, BACON J, BECKMANN B, HARROWER CA, HILL MO ET AL (2012) Non-native Species in Great Britain: Establishment, detection and reporting to inform effective decision making. Wallingford (Oxfordshire): Centre for Ecology & Hydrology. 110 p.
- VERHEYEN K, VANHELLEMONT M, STOCK T, HERMY M (2007) Predicting patterns of invasion by black cherry (*Prunus serotina* Ehrh.) and its impact on the forest understory community. *Divers Distrib* 13: 487–497.
- VILA M, TESSIER M, SUEHS CM, BRUNDU G, CARTA L ET AL (2006) Local and regional assessments of the impacts of plant invaders on vegetation structure and soil properties of Mediterranean islands. *J Biogeogr* 33: 853–861.
- VOSER P (1999) Causes of shifts in vegetation in the past and present. In: Klötzli F und Walther GR, editors. Conference on recent shifts in vegetation boundaries of deciduous forests, especially due to general global warming. Basel: Birkhäuser. pp. 53–60.
- WALTHER GR (1999) Distribution and limits of evergreen broad-leaved (laurophyllous) species in Switzerland. *Bot Helv* 109: 153–167.
- WALTHER GR (2000) Climatic forcing on the dispersal of exotic species. *Phytocoenologia*, 30: 409–430.
- WALTHER GR (2002) Weakening of climatic constraints with global warming and its consequences for evergreen broad-leaved species. *Folia Geobot Phytotaxon* 37: 129–139.
- WALTHER GR, POST E, CONVEY P, MENZEL A, PARMESAN C ET AL (2002) Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416: 389–395.
- WINTER S, WALENTOWSKI H, FISCHER A (2009) Neophyten im Wirtschaftswald. Freising: Bayer Landesanstalt Wald Forstwirtschaft, LWF aktuell 73: 8–11.

## Wann werden gebietsfremde Gehölze invasiv? Ein methodologischer Ansatz

Das Ausbreitungsverhalten einer gebietsfremden Art hängt einerseits von ihrem invasiven Potenzial, andererseits von der Invasionsempfindlichkeit der zu kolonisierenden Ökosysteme ab. In diesem Beitrag werden die Wechselwirkungen zwischen dem Invasionspotenzial auserwählter Gehölzarten und der Invasionsanfälligkeit der betroffenen Ökosysteme aufgezeigt und in Bezug zu den gängigen Hypothesen zu biologischen Invasionen diskutiert. Als Beispiele dazu benutzen wir einige auf der Alpensüdseite der Schweiz bereits als invasiv geltende gebietsfremde Baumarten (*Robinia pseudoacacia*, *Ailanthus altissima*, *Prunus serotina*, *Cinnamomum glandulifera*), Straucharten (*Prunus laurocerasus*, *Laurus nobilis*, *Elaeagnus pungens*) und eine Palmenart (*Trachycarpus fortunei*).

## Quand les espèces ligneuses exotiques deviennent-elles envahissantes? Une approche méthodologique

Le comportement envahissant des espèces exotiques dans un nouvel habitat dépend de la capacité d'invasion des espèces mêmes d'une part et de la vulnérabilité de l'écosystème aux invasions biologiques d'autre part. Nous évoquons ici les principaux traits de l'invasivité d'une sélection d'espèces ligneuses ainsi que de la vulnérabilité des écosystèmes concernés à la lumière des théories majeures en écologie des invasions. On utilise par exemple une série d'espèces d'arbres (*Robinia pseudoacacia*, *Ailanthus altissima*, *Prunus serotina*, *Cinnamomum glandulifera*), d'arbustes (*Prunus laurocerasus*, *Laurus nobilis*, *Elaeagnus pungens*) et de palmiers (*Trachycarpus fortunei*), déjà considérées comme envahissantes dans les régions de basse et haute colline du sud des Alpes suisses.