



***„Invasive und potenziell invasive Neophyten der
Ostfriesischen Inseln und angrenzender Gebiete“***

Von der Fakultät für Mathematik und Naturwissenschaften der Carl von
Ossietzky Universität Oldenburg zur Erlangung des Grades und Titels eines

Doktor der Naturwissenschaften (Dr. rer. nat.)

angenommene Dissertation

von

Markus Sebastian Prinz

Geboren am 10. September 1987 in Aachen

Februar 2022

Tag der Disputation 24. März 2022

Erstgutachter und Betreuer: PD Dr. Holger Freund

Institut für Chemie und Biologie des Meeres; Arbeitsgruppe Geoökologie

Zweitgutachter: Prof. Dr. Rainer Buchwald

Institut für Biologie und Naturwissenschaften; Arbeitsgruppe Vegetationskunde und Naturschutz

Abstract

With the advance of globalisation, the spread of alien species is continuously increasing due to the removal of dispersal barriers. These alien species can negatively impact and threaten native species and biodiversity. Coastal areas around the globe are the hotspots of invasion. Protected areas play a special role by helping to conserve the endangered biodiversity.

This thesis focuses on the distribution, plant communities and habitat requirements of alien and potentially alien species. The study area includes the East Frisian Islands and the surrounding areas, which mostly belong to the Lower Saxony Wadden Sea National Park.

The invasive species *Crassula helmsii* was first recorded on Norderney in the early 2000s. The species is the only known aquatic invasive alien plant species in the study area. Furthermore, *Senecio inaequidens* has been recorded on all islands in the study area and has rapidly colonised new areas on the mainland in the last decades. The species is one of the fastest spreading alien species of all. The required habitat conditions in coastal areas and the possible effects on the native flora are insufficiently investigated or not investigated for the previously mentioned species. Unlike that, the impact on biodiversity of the third species, *Campylopus introflexus*, has been well studied. There are studies, which indicate a natural decline in covered areas, and it was unknown if this was also the case for the study area. A census of all alien plant species from 2006 serves as data basis for this work.

In the context of the present work, following questions were answered: -How did the populations of *Crassula helmsii*, *Senecio inaequidens* and *Campylopus introflexus* develop since 2001? -In which communities do these species occur? -What are the habitat requirements of the species in coastal environments? -Can the further development of populations be predicted?

First, the distribution of each species was recorded, and secondly vegetation surveys were carried out at selected sites in order to be able to quantify the influence on species composition and species diversity. Based on this, various environmental parameters such as pH value, soil conductivity, grain size distribution or carbon and nitrogen levels were determined at presence and absence sites. These results were transferred into habitat models created by several generalised linear models (GLM) to identify the important environmental parameters for the species on the one hand and to create a tool for predicting the further development of the species on the other.

For *Crassula helmsii* and *Senecio inaequidens*, this methodological approach was successful and endangered species and habitats could be identified. Furthermore, it was possible for the first time to determine the important environmental parameters for both species. It could be shown that both species are not fully exploiting their potential and that further expansion is to be expected.

In the case of *Campylopus introflexus*, it was not possible to create a habitat model, however, by surveying the distribution, it was possible to prove that the species is decreasing in the study area. For the first time, it could be shown that sites where *C. introflexus* has disappeared are hardly distinguishable in their species composition from sites where the species has never been recorded.

The second part of this thesis focuses on the identification of possible new invasive or potentially invasive species on the East Frisian Islands and the naming of import vectors. For this purpose, the census of all alien species on Wangerooge and Mellum was repeated and areas on the mainland were mapped for the first time.

It was found that most alien species recorded are ornamental and cultivated plants and that humans are the most important vector for their introduction. In addition, *Aronia prunifolia*, *Conyza canadensis* and *Lonicera involucrata* were identified as potential problem species already present on the islands.

Kurzfassung

Mit dem Voranschreiten der Globalisierung nimmt durch den Wegfall von Ausbreitungsbarrieren die Ausbreitung von gebietsfremden Arten kontinuierlich zu. Diese Arten können die heimische Artenzusammensetzung und biologische Vielfalt negativ beeinflussen und gefährden. Hotspots des Invasionsgeschehens stellen die Küstengebiete rund um den Globus dar. Schutzgebieten kommt bezüglich des Erhalts ebenjener gefährdeten biologischen Vielfalt eine besondere Rolle zu.

Der Untersuchungsraum der vorliegenden Arbeit erstreckte sich über die Ostfriesischen Inseln und angrenzende Gebiete, dabei gehörte der größte Teil zum im Nationalpark Niedersächsisches Wattenmeer. Seit Beginn der 2000er Jahre sind auf Norderney Vorkommen der invasiven Art *Crassula helmsii* bekannt. Die Art stellt als einzig bekannter aquatischer und invasiver Neophyt im Untersuchungsgebiet eine Besonderheit dar. *Senecio inaequidens* wurde auf allen Inseln im Untersuchungsgebiet nachgewiesen und konnte in den vergangenen Jahrzehnten auf dem Festland rasch neue Areale besiedeln. Die Art gehört zu den sich am schnellsten ausbreitenden Neophyten. Die benötigten Standortbedingungen in Küstenraum sowie die möglichen Auswirkungen auf die heimische Flora sind für beide vorstehend genannten Arten nicht oder nur unzureichend untersucht. Anders stellt sich die Datengrundlage für die dritte genauer betrachtete Art *Campylopus introflexus* dar. Ihre Auswirkungen auf die Biodiversität sind gut untersucht. Einzelne Studien wiesen auf einen Rückgang der Arten hin, ob dies jedoch auf das Untersuchungsgebiet zutrifft, war nicht bekannt. Die Ausgangsdatenlage für diese Arbeit stellt eine Erfassung aller gebietsfremden Pflanzenarten aus dem Jahr 2006 dar.

Im Rahmen der vorliegenden Arbeit wurden folgende Fragen beantwortet: -Wie haben sich die Bestände von *Crassula helmsii*, *Senecio inaequidens* und *Campylopus introflexus* entwickelt? -Wie vergesellschafteten sich diese Arten? -Welche Standortansprüche weisen die Arten in Küstenökosystemen auf? -Lässt sich die weitere Entwicklung der Bestände vorhersagen?

Dafür wurde zunächst die Verbreitung der einzelnen Arten erfasst und an ausgewählten Stellen Vegetationserhebungen durchgeführt, um den Einfluss auf die Artenzusammensetzung und Artenvielfalt quantifizieren zu können. Davon ausgehend wurden an Präsenz- und Absenzstandorten verschiedene Umweltparameter wie beispielsweise der pH-Wert, die Bodenleitfähigkeit, die Korngrößenverteilung oder die Kohlenstoff- und Stickstoffgehalte bestimmt. Diese Ergebnisse wurden in mittels multipler generalisierter linearer Modelle (GLM) erstellte Habitatmodelle überführt, um einerseits die für die Arten wichtigen Umweltparameter

zu identifizieren und andererseits ein Werkzeug zur Vorhersage der weiteren Entwicklung der Arten zu generieren.

Für *Crassula helmsii* und *Senecio inaequidens* zeigte dieser methodische Ansatz Erfolg. Es war möglich die Entwicklung der Bestände über einen längeren Zeitraum zu erfassen und gefährdete Arten und Lebensräume zu identifizieren. Darüber hinaus gelang es erstmals, die wichtigen Umweltparameter für beide Arten zu bestimmen. Es konnte gezeigt werden, dass die Arten beide nicht ihr volles Potenzial ausschöpfen und mit einer weiteren Ausbreitung zu rechnen ist.

Im Fall von *Campylopus introflexus* war es nicht möglich ein Habitatmodell zu erstellen. Durch die Erhebungen der Verbreitung konnte jedoch nachgewiesen werden, dass die Art im Untersuchungsgebiet rückgängig ist. Erstmals wurde gezeigt, dass Standorte an denen *C. introflexus* verschwunden ist in ihrer Artenzusammensetzung kaum von Standorten zu unterscheiden sind, an denen die Art noch nie nachgewiesen wurde.

Der zweite Teil dieser Arbeit konzentriert sich darauf, mögliche neue invasive oder potenziell invasive Arten auf den Ostfriesischen Inseln zu identifizieren und die Einfuhrvektoren auf die Inseln zu benennen. Dafür wurde auf Wangerooge und Mellum die Erfassung aller gebietsfremden Arten wiederholt und erstmals auch Gebiete auf dem Festland untersucht.

Dabei konnte gezeigt werden, dass der Großteil der erfassten gebietsfremden Arten Zier- und Kulturpflanzen sind und dass der Mensch den wichtigsten Vektor zu der Einfuhr auf die Insel darstellt. Außerdem wurden mit *Aronia prunifolia*, *Conyza canadensis* und *Lonicera involucrata* bereits auf den Inseln vorkommende, mögliche Problemarten identifiziert.

Inhaltsverzeichnis

Kapitel 1 : Einleitung	1
Kapitel 2 : Theoretische Grundlagen und Definitionen.....	4
2.1. Was ist ein Neophyt? Und wann ist eine Art invasiv?	4
2.2. Was ist Biodiversität?	5
2.3. Theorie der biologischen Invasion.....	6
2.4. Bestandsaufnahme der Neophytenflora in Deutschland	8
2.5. Untersuchungsgebiete im Allgemeinen	8
Norderney.....	9
Spiekeroog.....	10
Wangerooge	11
Mellum	11
Auf dem Festland.....	11
2.6. Abiotische Faktoren.....	12
Klima auf den Ostfriesischen Inseln	12
Böden.....	13
2.7. Typische Vegetationszusammensetzung und Sukzession im Untersuchungsgebiet auf den Inseln	14
2.8. Artauswahl und Portraits der Zielarten	16
Begründung der Artauswahl.....	16
Artensteckbrief für <i>Crassula helmsii</i> (T. Kirk) Cockayne.....	17
Artensteckbrief für <i>Senecio inaequidens</i> DC.	20
Artensteckbrief für <i>Campylopus introflexus</i> (Hedw.) Brid.	23
Kapitel 3 : Material und Methoden.....	27
3.1. Die Untersuchungsgebiete im Detail.....	27
Begründung Lage der Untersuchungsgebiete	28
3.2. Datengrundlage	28
3.3. Kartierung der Neophytenbestände im Untersuchungsgebiet	29
Vegetationsaufnahmen	30
Ergänzungen	31

Inhaltsverzeichnis

3.4.	Revisionskartierung der Neophyten Flora auf Wangerooge und Mellum.....	32
3.5.	Erfassung der Neophyten Flora auf dem Festland.....	32
3.6.	Präsenz- und Absenzuntersuchungen.....	33
	Bestimmung des Boden pH-Wertes und der Boden-Leitfähigkeit.....	34
	Bestimmung des Glühverlustes	35
3.7.	Arbeiten im GIS	36
3.8.	Statistische Auswertung und Modellierung.....	36
	Weitere statistische Auswertungen.....	37
3.9.	Bestimmung der Salz- und Beschattungstoleranz von <i>Crassula helmsii</i>	38
	Versuchsaufbau.....	38
	Versuchsauswertung.....	39
3.10.	Bestimmung der Salztoleranz von <i>Senecio inaequidens</i> -Samen.....	39
	Versuchsvorbereitung.....	39
	Versuchsaufbau.....	40
	Versuchsauswertung.....	40
Kapitel 4 : Ergebnisse	41
4.1.	Ergebnisse der Untersuchungen zu <i>Crassula helmsii</i>	41
	Verbreitung im Untersuchungsgebiet.....	41
	Vergesellschaftung auf Norderney	43
	Vergleich von Umweltparametern zwischen Präsenz- und Absenzstandorten.....	44
	Experimentelle Bestimmung der Salz- und Beschattungstoleranz	45
	Das Norderneyer Habitatmodell.....	46
	Vorkommenswahrscheinlichkeit in Abhängigkeit des Deckungsgrades.....	48
	Umweltparameter und Vergesellschaftung auf Wangerooge.....	48
	Potenzielle Standorte auf anderen Inseln.....	50
4.2.	Ergebnisse der Untersuchungen zu <i>Senecio inaequidens</i>	51
	Verbreitung im Untersuchungsgebiet.....	51
	Typische Lebensräume nach TMAP und Vergesellschaftung	52
	Umweltparameter	55
	Experimentelle Bestimmung der Salztoleranz.....	56

Spiekerooger Habitatmodell	57
Räumliche Visualisierung des Habitatmodells	59
4.3. Ergebnisse der Untersuchungen zu <i>Campylopus introflexus</i>	61
Verbreitung im Untersuchungsgebiet	61
Vergesellschaftung auf Spiekeroog und Wangerooge	61
Umweltparameter	64
Biodiversität und Evenness	65
Das Spiekerooger-Habitatmodell von <i>Campylopus introflexus</i>	66
4.4. Revisionskartierung auf Wangerooge und Mellum und Erfassung der Neophyten-Flora am Festland	68
Funde auf Mellum	68
Funde auf Wangerooge	69
Erfassung der Neophytenbestände am Festland	69
Kapitel 5 : Diskussion	74
5.1. Verbreitung, Ausbreitungsvektoren, Vergesellschaftung, Umweltparameter, Habitatmodell, Experimentelle Bestimmung der Salztoleranz von <i>Crassula helmsii</i>	74
Verbreitung und Ausbreitungsvektoren.....	74
Vergesellschaftung	77
Standortparameter und Habitatmodell	78
Experimentelle Bestimmung der Salz- und Beschattungstoleranz	80
Standorte auf Wangerooge	81
Naturschutzmaßnahmen und Management der Art.....	83
Zwischenfazit	84
5.2. Verbreitung, Habitatmodell, Umweltparameter, Lebensräume, Vergesellschaftung und Ausbreitungsvektoren von <i>Senecio inaequidens</i>	85
Verbreitung.....	85
Habitatmodell und Umweltparameter.....	86
Weitere Umweltparameter	90
Lebensräume, Vergesellschaftung und Biodiversität.....	91
Ausbreitungsvektoren	94

Inhaltsverzeichnis

Naturschutzmaßnahmen und Management der Art	96
Zwischenfazit	97
5.3. Verbreitung, Vergesellschaftung, Umweltparameter und Habitatmodell von <i>Campylopus introflexus</i>	97
Verbreitung, Vergesellschaftung und Biodiversität.....	97
Umweltparameter und Habitatmodell.....	101
Naturschutzmaßnahmen und Management der Art	103
Zwischenfazit	104
5.4. Revisionskartierung auf Wangerooge und Mellum und die Neophyten an der Festlandsküste	104
Neophyten Funde auf Wangerooge.....	105
Neophyten Funde auf Mellum	107
Neophyten an der Festlandsküste	110
Zwischenfazit	112
5.5. Synthese.....	113
Kapitel 6 : Zusammenfassung	115
Kapitel 7 Verzeichnisse.....	121
7.1. Literaturverzeichnis	121
7.2. Internetquellen	136
7.3. Rechtsgrundlagenverzeichnis	137
7.4. Software	137
7.5. Geodaten	138
Kapitel 8 Danksagung.....	139
Kapitel 9 Eigenständigkeitserklärung und wissenschaftlicher Werdegang	140
Kapitel 10 Anhang.....	II

Abbildungen und Tabellen

ABBILDUNG 1: SCHEMATISCHE UNTERGLIEDERUNG EINES INVASIONSPROZESSES IN STUFEN UND SCHRITTE AUS HEGER (2004).	6
ABBILDUNG 2: LAGE DER UNTERSUCHUNGSGEBIETE IN EUROPA UND IN DER DEUTSCHEN BUCHT.	9
ABBILDUNG 3: KLIMADIAGRAMM VON NORDERNEY, MITTLERE MONATLICHE TEMPERATUR UND NIEDERSCHLAG IM ZEITRAUM VON 1981 BIS 2010 (DATEN: DWD).	13
ABBILDUNG 4: <i>CRASSULA HELMSII</i> A) EINZELPFLANZE MIT BLÜTE UND B) NAHAUFNAHME EINES <i>CRASSULA HELMSII</i> -BESTANDES AUF NORDERNEY AUS PRINZ ET AL. (2019).....	18
ABBILDUNG 5: VERBREITUNG VON <i>CRASSULA HELMSII</i> IM NORDERNEYSER SÜDSTRANDPOLDER IN DEN JAHREN 2001/2002 (HAHN 2006), LUFTBILD: NLPV (2016).....	19
ABBILDUNG 6: <i>SENECIO INAEQUIDENS</i> -BESTAND AUF DER SPIEKEROOGER OSTPLATE.	21
ABBILDUNG 7: VERBREITUNG VON <i>SENECIO INAEQUIDENS</i> AUF SPIEKEROOG UND WANGEROOGE IN DEN JAHREN 2001/2002 (HAHN 2006), LUFTBILDER NLPV (2016).....	23
ABBILDUNG 8: A) NAHAUFNAHME VON <i>CAMPYLOPUS INTROFLEXUS</i> VON MAIKE ISERMANN AUS KLINCK (2009), B) FRAGMENTIERTER <i>CAMPYLOPUS INTROFLEXUS</i> -BESTAND AUF SPIEKEROOG.	24
ABBILDUNG 9: VERBREITUNG VON <i>CAMPYLOPUS INTROFLEXUS</i> AUF SPIEKEROOG UND WANGEROOGE IN DEN JAHREN 2001/2002 (HAHN 2006), QUELLE LUFTBILDER: NLPV (2016).	25
ABBILDUNG 10: UNTERSUCHUNGSGEBIETE AUF A: NORDERNEY; B: SPIEKEROOG; C: WANGEROOGE; D: MELLUM. QUELLE LUFTBILDER NLPV (2016).....	27
ABBILDUNG 11: STANDORTE DER VEGETATIONSKARTIERUNGEN AUF SPIEKEROOG, WANGEROOGE UND NORDERNEY. GELBE KREISE: PRÄSENZ <i>SENECIO INAEQUIDENS</i> , GRÜNE KREISE: ABSENZ <i>SENECIO INAEQUIDENS</i> ; ROTE DREIECKE: PRÄSENZ <i>CAMPYLOPUS INTROFLEXUS</i> , ORANGE DREIECKE ABSENZ <i>CAMPYLOPUS INTROFLEXUS</i> ; BLAUE FÜNFECKE: PRÄSENZ <i>CRASSULA HELMSII</i> . DATENGRUNDLAGE: PRINZ ET AL. (2019), SCHMIDT (2019), SPRÖTGE (2020). LUFTBILDER: NLPV (2016).....	33
ABBILDUNG 12: <i>CRASSULA HELMSII</i> PRÄSENZ- UND ABSENZSTANDORTE AUF NORDERNEY IM SÜDSTRANDPOLDER UND AUF DEN MEIEREI-WIESEN; BLAU = PRÄSENZ, ROSA = ABSENZ. LUFTBILD: NLPV(2016).	34
ABBILDUNG 13: VERSUCHSAUFBAU ZUR BESTIMMUNG DER SALZ- UND BESCHATTUNGSTOLERANZ VON <i>CRASSULA HELMSII</i> . A) VERSUCHSTOPF MIT FILTERKERZE B) VERSUCHSAUFBAU ZUR 30-PROZENTIGEN UND 70-PROZENTIGEN BESCHATTUNG. .	38
ABBILDUNG 14: VERBREITUNG VON <i>CRASSULA HELMSII</i> AUF NORDERNEY. A) SÜDSTRANDPOLDER; B) MEIEREI-WIESEN, C) WEIßE DÜNE, D) GROHDEPOLDER. FUNDJAHRE: GELB 2015, ORANGE 2018, BLAU 2019, VIOLETT 2021.	41
ABBILDUNG 15: A UND B: ARTENARME <i>CRASSULA HELMSII</i> - BESTÄNDE IM SÜDSTRANDPOLDER, C: <i>PHRAGMITES AUSTRALIS</i> -BRUCHSTÜCK MIT <i>CRASSULA HELMSII</i> -BEWUCHS; D: WILDPFAD MIT <i>CRASSULA HELMSII</i> -BEWUCHS; E: GEWÄSSER MIT <i>CRASSULA HELMSII</i> AUF DEN MEIEREI-WIESEN, F: TRITTSIEGEL IM <i>CRASSULA HELMSII</i> -BESTAND.	42
ABBILDUNG 16: UMWELTPARAMETER AN PRÄSENZ UND ABSENZSTADNORTEN VON <i>CRASSULA HELMSII</i> AUF NORDERNEY, N=87. DANTENGRUNDLAGE PRINZ ET AL. (2019).	44
ABBILDUNG 17: BESTIMMUNG DER SALZ- UND BESCHATTUNGSTOLERANZ VON <i>CRASSULA HELMSII</i> ; RELATIVE WACHSTUMSRATE IN ABHÄNGIGKEIT VON DER SALZKONZENTRATION NACH 44 TAGEN VERSUCHSDAUER. DATENGRUNDLAGE MORSCHETT (2019).....	45

ABBILDUNG 18: GRENZWERTOPTIMIERUNGSKURVE DES HABITATMODELLS VON <i>CRASSULA HELMSII</i> SOWIE DES SCHWELLENWERTES P–FAIR.	46
ABBILDUNG 19: VISUALISIERUNG DES HABITATMODELLS VON <i>CRASSULA HELMSII</i> BASIEREND AUF DER LEITFÄHIGKEIT, DER BELEUCHTUNG UND DER KATEGORIALEN VARIABLE UFERKLASSE. AUS PRINZ ET AL. (2019).....	47
ABBILDUNG 20: DIE BERECHNETE VORKOMMENSWAHRSCHEINLICHKEIT VON <i>CRASSULA HELMSII</i> BASIEREND AUF EINEM HABITATMODELL GEGEN DEN DECKUNGSGRAD NACH BRAUN-BLANQUET.....	48
ABBILDUNG 21: VERBREITUNG VON <i>CRASSULA HELMSII</i> AUF WANGEROOGE. FUNDJAHRE: VIOLETTE FLÄCHEN: 2017, ORANGER PUNKT: 2021. DATENGRUNDLAGE RIEDLE (2018) UND MEYER (2022), LUFTBILD: NLPV (2016).	50
ABBILDUNG 22: VERBREITUNG VON <i>SENECIO INAEQUIDENS</i> AUF SPIEKEROOG, WANGEROOGE UND MELLUM IN DEN JAHREN 2018/2019. QUELLE LUFTBILD: NLPV (2016). DATENGRUNDLAGE REIFF (2019), SCHMIDT (2019), WIßMANN (2019); LUFTBILD: NLPV (2016).	51
ABBILDUNG 23: RELATIVE ANZAHL DER FUNDORTE NACH TMAP-TYP VON <i>SENECIO INAEQUIDENS</i> AUF SPIEKEROOG, WANGEROOGE UND MELLUM. DÜNEN UND DÜNENTÄLER: BLAU; SALZ BEEINFLUSSTE LEBENSÄRUME: ROT; ANTHROPOGENE FLÄCHEN: GRAU.	52
ABBILDUNG 24: VERTEILUNG DER VEGETATIONSHÖHE, DES OFFENBODEN UND DER ARTENANZAHL SOWIE DER EVENNESS AN PRÄSENZ- UND ABSENZSTANDORTEN VON <i>SENECIO INAEQUIDENS</i> AUF SPIEKEROOG, AUFGETEILT IN DÜNEN- UND SALZGEPRÄGTE STANDORTE. DATENGRUNDLAGE (SCHMIDT 2019).	53
ABBILDUNG 25: UMWELTPARAMETER AN PRÄSENZ UND ABSENZSTANDORTEN VON <i>SENECIO INAEQUIDENS</i> AUF SPIEKEROOG AUFGETEILT IN DÜNEN UND SALZGEPRÄGTE LEBENSÄRUME. DATENGRUNDLAGE: SCHMIDT (2019).	55
ABBILDUNG 26: BESTIMMUNG DER EXPERIMENTELLEN SALZTOLERANZ VON <i>SENECIO INAEQUIDENS</i> SAMEN NACH 0, 1, 2 UND 4 WOCHEN LAGERUNG IN SALZWASSER AUF UNTERSCHIEDLICH SALZHALTIGEN SUBSTRATEN. DATENGRUNDLAGE: DISSSELHOFF (2021).	57
ABBILDUNG 27: REAKTIONSKURVEN VON <i>SENECIO INAEQUIDENS</i> FÜR DEN PH-WERT SOWIE DIE LEITFÄHIGKEIT. GRUNDLAGE DAFÜR BILDET EIN MULTIVARIATES GENERALISIERTES LINEARES MODELL, N=69.	58
ABBILDUNG 28: RÄUMLICHE VISUALISIERUNG DES HABITATMODELLS BASIEREND AUF DEM PH-WERT UND DER BODENLEITFÄHIGKEIT VON <i>SENECIO INAEQUIDENS</i> UND DIE VERBREITUNG DER ART IM JAHR 2018 AUF SPIEKEROOG. LUFTBILD: NLPV (2016).	59
ABBILDUNG 29: RÄUMLICHE VISUALISIERUNG DES HABITATMODELLS BASIEREND AUF DEM PH-WERT UND DER BODENLEITFÄHIGKEIT VON <i>SENECIO INAEQUIDENS</i> UND DIE VERBREITUNG DER ART IM JAHR 2018 AUF WANGEROOGE. LUFTBILD: NLPV (2016).	60
ABBILDUNG 30: VERBREITUNG VON <i>CAMPYLOPUS INTROFLEXUS</i> AUF NORDERNEY (2021), SPIEKEROOG UND WANGEROOGE (2018). GELB: VERBREITUNG 2018 BZW. 2021; BLAU VERBREITUNG NACH HAHN (2006). DATENGRUNDLAGE REIFF (2019), TEMME (2019) UND MEYER & SCHULZ (2021), LUFTBILDER NLPV (2016).....	62
ABBILDUNG 31: UMWELTPARAMETER AN PRÄSENZ- UND ABSENZ-STANDORTEN VON <i>CAMPYLOPUS INTROFLEXUS</i> AUF SPIEKEROOG. DATENGRUNDLAGE: TEMME (2019), SPRÖTGE (2020).	64
ABBILDUNG 32: ARTENVIELFALT UND EVENNESS AN PRÄSENZ- UND ABSENZSTANDORTEN VON <i>CAMPYLOPUS INTROFLEXUS</i> AUF SPIEKEROOG UND WANGEROOGE. TEILDATENSATZ: SPRÖTGE (2020).	65

Abbildungen und Tabellen

ABBILDUNG 33: REAKTIONSKURVEN EINES UNIVARIATEN GENERALISIERTEN LINEAREN MODELLS (GLM) VON <i>CAMPYLOPUS INTROFLEXUS</i> FÜR DIE UMWELTPARAMETER KOHLENSTOFF-, STICKSTOFFANTEIL, C/N-VERHÄLTNIS SOWIE PH-WERT. ...	67
ABBILDUNG 34: NEOPHYTEN FUNDE AUF MELLUM IM JAHR 2019; ROT= <i>ROSA RUGOSA</i> ; GELB: <i>SENECIO INAEQUIDENS</i> ; ORANGE: <i>OENOTHERA SPEC.</i> ; VIOLETT: <i>CONYZA CANADENSIS</i> ; BLAU: <i>LYCIUM BARBARUM</i> . RINGDEICH = UNTERBROCHENE SCHWARZE LINIE. DATENGRUNDLAGE WIßMANN (2019), LUFTBILD: NLPV (2016).	68
ABBILDUNG 35: VERBREITUNG DER POTENZIELL INVASIVEN UND INVASIVEN NEOPHYTEN AUF WANGEROOGE IM JAHR 2018. DATENGRUNDLAGE REIFF (2019); LUFTBILD NLPV (2016).	70
ABBILDUNG 36: <i>CRASSULA HELMSII</i> -RASEN ENTLANG DES UFRS DER NÖRDLICHSTEN STAUSTUFE IM SÜDSTRANDPOLDER AUF NORDERNEY IM MAI 2021.....	74
ABBILDUNG 37 A: <i>CRASSULA HELMSII</i> -FUND AM NORDERNEYER STRAND NEBEN EINEM PFERDETRITTSIEGEL (FOTO: DR. SIBET RIXINGER) B: DAMWILD BEIM <i>CRASSULA HELMSII</i> FRESSEN IM SÜDSTRANDPOLDER AUF NORDERNEY (FOTO NLPV). ...	75
ABBILDUNG 38: <i>CRASSULA HELMSII</i> -FUNDE IN A: BREMEN, PARK LINKS DER WESER; B: OLDENBURG EVERSTEN. FOTOS: HOLZAPFEL.....	76
ABBILDUNG 39: BEKANNTE VORKOMMEN VON <i>CRASSULA HELMSII</i> IN NORDWESTDEUTSCHLAND. ROTE RAUTEN = FUNDORTE <i>CRASSULA HELMSII</i> . DATENGRUNDLAGE HOLZAPFEL (2022).	82
ABBILDUNG 40: ALTERSDATIERUNG DER DÜNEN NACH SINDOWSKI (1970) AUS POLLMANN ET AL. (2020) ÜBERLAGERT MIT DEN <i>SENECIO INAEQUIDENS</i> FUNDEN AUF SPIEKEROOG. DATENGRUNDLAGE: SCHMIDT (2019), LUFTBILD: NLPV (2016).	89
ABBILDUNG 41: MODELLIERTE SÜßWASSERLINSE AUF HOLT ET AL. (2021) ÜBERLAGERT MIT DEN <i>SENECIO INAEQUIDENS</i> FUNDEN 2018/2019 AUF DER SPIEKEROOGER OSTPLATE. LUFTBILD:NLPV (2016).	89
ABBILDUNG 42: RELATIVE VERTEILUNG DER VON <i>SENECIO INAEQUIDENS</i> BESIEDELTEN LEBENSÄUME AUF SPIEKEROOG, WANGEROOGE UND MELLUM IN DEN JAHREN 2018 UND 2019, BLAU: DÜNENLEBENSÄUME, ROT: SALZ BEEINFLUSSTE LEBENSÄUME, GRAU: ANTHROPOGENE LEBENSÄUME.	93
ABBILDUNG 43: TAGESHÖCHST-WINDGESCHWINDIGKEIT AUF SPIEKEROOG AUS DEM JAHR 2021 UND BLÜHZEITRAUM VON <i>SENECIO INAEQUIDENS</i> . DATENGRUNDLAGE: WETTERSTATION DER AG GEOÖKOLOGIE.....	94
ABBILDUNG 44: INSELGRÖÖE UND ANZAHL DER NEOPHYTEN BEI HAHN (2006). ROTES PUNKT; GEFUNDENE ANZAHL AN NEOPHYTEN; GRÜNER PUNKT VORHERGESAGTE ANZAHL AN NEOPHYTEN.....	109
TABELLE 1: ÜBERSICHT ÜBER AUSGEWÄHLTE KÜSTENLEBENSÄUME NACH POTT (1995) UND PETERSEN, KERS UND STOCK (2014).....	14
TABELLE 2: SCHÄTZSKALA ZUR QUANTITATIVEN KATEGORISIERUNG DER INDIVIDUEN EINES VORKOMMENS (NLWKN).	29
TABELLE 3: VERWENDETE SCHÄTZSKALA ZUR BESTIMMUNG DER ARTMÄCHTIGKEIT IN DEN VEGETATIONSAUFNAHMEN FÜR <i>SENECIO INAEQUIDENS</i> UND <i>CRASSULA HELMSII</i>	30
TABELLE 4: VERWENDETE SCHÄTZSKALA ZUR BESTIMMUNG DER ARTMÄCHTIGKEIT IN DEN VEGETATIONSAUFNAHMEN FÜR <i>CAMPYLOPUS INTROFLEXUS</i> NACH LONDO (1976).	31
TABELLE 5: BESTIMMTE UMWELTPARAMETER AN PRÄSENZ- UND ABENZSTANDORTEN DER ZIELARTEN.....	34

TABELLE 6: TEILTABELLE DER VERGESELLSCHAFTUNG VON <i>CRASSULA HELMSII</i> AUF NORDERNEY; SP= SÜDSTRANDPOLDER, MW= MEIEREI-WIESEN; DANTEGRUNDLAGE PRINZ ET AL. (2019).	43
TABELLE 7: MODELLPARAMETER UND GÜTEMAß DES HABITATMODELLS VON <i>CRASSULA HELMSII</i> , SCHWELLENWERT PFAIR =0,49.	47
TABELLE 8: VERGESELLSCHAFTUNG VON <i>CRASSULA HELMSII</i> AUF WANGEROOGE IM JAHR 2021. DECKUNGSGRAD NACH LONDO (1976). DATENGRUNDLAGE: MEYER (2022).	49
TABELLE 9: HABITATEIGNUNG FÜR <i>CRASSULA HELMSII</i> BASIEREND AUF EINEM HABITATMODELL MIT DEN PARAMETERN, LEITFÄHIGKEIT, BELEUCHTUNG UND DEN UFERKLASSEN FLACH, KANTE UND STEIL AUF BORKUM, JUIST, LANGEOOG UND WANGEROOGE. DATENGRUNDLAGE WANGEROOGE MEYER (2022), BORKUM UND JUIST: (PRINZ 2017), LANGEOOG: (PRINZ 2016)	50
TABELLE 10: TEILTABELLE DER VERGESELLSCHAFTUNG VON <i>SENECIO INAEQUIDENS</i> AUF SPIEKEROOG; 1= <i>SCRIPHO-PHRAGMITETUM</i> ; 2.1=STRANDWIESE DÜNENAUSPRÄGUNG; 2.2= STRANDWIESE SALZWIESENAUSPRÄGUNG; 3= ELYMO-AMMOPHILETUM; 4= JUNCETUM GERARDII; 5= <i>HIPPOPHAO-SAMBUCETUM</i> ; 6= <i>HIERACIO-EMPETRUM TYPICUM</i> ; 7= <i>VIOL-CORYNEPHORETUM KENNARTENLOSE-AUSPRÄGUNG</i> , 8= <i>CAREX-ARENARIA</i> -GESELLSCHAFT, 9= RUDERALISIERTE KÜSTENDÜNE. DATENGRUNDLAGE SCHMIDT (2019).	54
TABELLE 11 UNIVARIATE GENERALISIERTE LINEARE MODELLE (GLM) FÜR <i>SENECIO INAEQUIDENS</i> , N=88.	58
TABELLE 12: MODELLPARAMETER UND GÜTEMAß DES HABITATMODELLS <i>SENECIO INAEQUIDENS</i> . P _{FAIR} = 0,585	59
TABELLE 13: FLÄCHIGE VERBREITUNG VON <i>CAMPYLOPUS INTROFLEXUS</i> AUF NORDERNEY IM JAHR 2021 UND AUF SPIEKEROOG UND WANGEROOGE. VERBREITUNGSDATEN VON 2001/2002 AUS HAHN (2006). DATENGRUNDLAGE 2018: TEMME (2019).	61
TABELLE 14: VERGESELLSCHAFTUNG VON <i>CAMPYLOPUS INTROFLEXUS</i> AUF SPIEKEROOG UND WANGEROOGE IN DEN UNTERGRUPPEN: <i>CLADONIA SP.</i> -AUSPRÄGUNG, <i>HIERACIUM-AMMOPHILA</i> -AUSPRÄGUNG UND <i>RUMEX-CAREX</i> -AUSPRÄGUNG; AUSZUG. TEILDATENSATZ VON SPRÖTGE (2020).	63
TABELLE 15: UNIVARIAT GENERALISIERTE LINEARE MODELLE (GLM) VON <i>CAMPYLOPUS INTROFLEXUS</i> , MIT MODELLPARAMETERN UND GÜTEMAßEN. CCP = ANTEIL KORREKTER PROGNOSEN. DATENGRUNDLAGE: TEMME (2019) UND SPRÖTGE (2020).	66
TABELLE 16: NACHGEWIESENE INVASIVE UND POTENZIELL INVASIVE NEOPHYTEN AUF WANGEROOGE 2019. DATENGRUNDLAGE REIFF (2019).	69
TABELLE 17: NEOPHYTEN-FUNDE IN CAROLINENSIEL, HOOKSIEL UND WILHELMSHAVEN (2020) SOWIE AUF WANGEROOGE (2018) UND MELLUM (2019) IN ALPHABETISCHER REIHENFOLGE UND KLASSIFIZIERUNG NACH NEHRING ET AL. (2013) UND NEHRING ET AL. (2021). DATENGRUNDLAGE: REIFF (2019), WIßMANN (2019), KRÖGER (2020), SCHLÜTER (2021), SINDERMANN (2021). QUELLE BEMERKUNG: JÄGER ET AL. (2017), JÄGER ET AL. (2007).	71

Kapitel 1 : Einleitung

Mit dem Voranschreiten der Globalisierung geht die Ausbreitung von gebietsfremden Arten einher, die die heimische Artenzusammensetzung und biologische Vielfalt beeinflussen. Die negativen Auswirkungen auf die Land- und Forstwirtschaft sowie andere Bereiche der Weltwirtschaft wurden auf jährlich über 250 Milliarden € geschätzt (Pimentel et al. 2000, 2001; Pyšek et al. 2020). Die Anzahl der gemeldeten gebietsfremden Arten nimmt weltweit mit jedem Jahr zu. Im Zeitraum zwischen 1970 und 2014 erfolgten mehr als ein Drittel aller Ersterfassungen, wobei die Zunahmerate weiterhin ansteigt. Ausgehend von diesem Trend wird allein für Europa ein Anstieg der Zahl gebietsfremder Arten um weitere 36 %, bezogen auf die Artenzahl aus dem Jahr 2005, prognostiziert (Dawson et al. 2017; Seebens et al. 2021). Jede neu eingeführte Art birgt das Risiko, sich zu einer invasiven Art zu entwickeln und damit negative Auswirkungen auf die biologische Vielfalt zu verursachen. Neben der Ausbreitungsgeschwindigkeit hat in den letzten Dekaden insbesondere das Risiko einer Einschleppung gebietsfremder Arten zugenommen (Pimentel et al. 2000; Seebens et al. 2021). Dies beruht auf den Aktivitäten der stetig wachsenden Weltbevölkerung. Reisen, Warenverkehr sowie Materialtransport zwischen einzelnen Nationen nehmen weiter zu. Dieser Austausch lässt neue Verbreitungsmöglichkeiten entstehen, wie etwa der Transport von Organismen auf Plastikteilen im Ozean (Bryan 1996; Pimentel et al. 2000; Pyšek et al. 2020). All dies führt zum Wegfall natürlicher Ausbreitungsbarrieren und fördert die beabsichtigte und unbeabsichtigte Ausbreitung von gebietsfremden Pflanzen, Tieren und Mikroorganismen. Das Vorkommen von gebietsfremden Arten ist einer der Hauptgründe für die negativen Veränderungen von Ökosystemen (Pimentel et al. 2000; Pyšek et al. 2020).

Die Hotspots der Invasionsgebiete rund um den Globus sind die Lebensräume der Küsten und Inseln. Hier finden gebietsfremde Arten durch Häfen, touristische Nutzung und eine in der Regel dichte Besiedelung die besten Voraussetzungen für eine erfolgreiche Erstansiedlung (Dawson et al. 2017).

Schutzgebiete stellen hier einen wichtigen Baustein zum Schutz und Erhalt der biologischen Vielfalt dar. Dennoch nehmen weltweit die dokumentierten negativen Auswirkungen, insbesondere durch invasive Pflanzenarten, in diesen Schutzgebieten zu (Shackleton et al. 2020; Pyšek et al. 2020). Das Monitoring und das Management dieser invasiven gebietsfremden Arten und die Verringerung der negativen Auswirkungen ist daher wichtiger denn je. Vielerorts findet der Schutz vor gebietsfremden Arten daher bereits Einzug in Verordnungen und Gesetze (Monaco und Genovesi 2014; Foxcroft et al. 2017; Pyšek et al. 2020).

Die niedersächsische Nordseeküste und die ihr vorgelagerten Inseln unterliegen ebenfalls diesen Entwicklungen. Die erste und gleichzeitig letzte vollständige Erfassung der gebietsfremden Pflanzenarten der Ostfriesischen Inseln und der Wattenmeerinseln erfolgte Anfang der 2000er Jahre (Hahn 2006). Insgesamt wurden auf allen Ostfriesischen Inseln 62 verschiedene neophytische Pflanzenarten dokumentiert. Als invasiv bewertet wurden *Campylopus introflexus*, *Rosa rugosa*, *Fallopia japonica*, *Prunus serotina* und *Crassula helmsii*. Letztere kam nur auf Norderney, alle anderen Arten auf sämtlichen bewohnten Inseln vor (Hahn 2006). Die Invasivitätseinstufung von Hahn (2006) deckt sich mit der Bewertung des Bundesamts für Naturschutz (Nehring et al. 2013; Rabitsch und Nehring 2021). Zudem sind diese fünf Arten auf der Liste der 100 invasivsten Arten Europas aufgeführt (Vilà et al. 2009). Darüber hinaus bewertet Hahn (2006) die „drastische“ Ausbreitung von *Senecio inaequidens* als einzige weitere Art als beunruhigend. Die weitere Entwicklung der Art sollte „sehr aufmerksam verfolgt“ werden (Hahn 2006).

Die von Hahn (2006) untersuchten Gebiete liegen ausschließlich im Nationalpark Niedersächsisches Wattenmeer. Ein Management gebietsfremder Arten erfolgt, falls überhaupt, allenfalls kleinräumig (Westermann and Oheimb 2020), da großflächige Eingriffe gemäß § 6 Abs. 1. NWattNPG nicht zulässig sind. Für *Rosa rugosa*, *Fallopia japonica* und *Prunus serotina* gibt es andernorts erfolgreich angewendete Management-Konzepte (Nehring et al. 2013). Für *Campylopus introflexus* (van der Meulen et al. 1987; Daniëls und Krüger 1996; Ketner-Oostra und Sýkora 2000) und *Crassula helmsii* (Leach und Dawson 2000; van der Loop et al. 2018) ist dies nicht der Fall. Für beide Art sind bisher keine effektiven Bekämpfungsmaßnahmen bekannt. Die erfolgreichste Methode gegen *Campylopus introflexus* ist eine Landnutzungsänderung (van der Meulen et al. 1987), welche auf dem Gebiet des Nationalparks nur schwer umzusetzen ist. Für *Crassula helmsii*, *Campylopus introflexus* und *Senecio inaequidens* fehlt es außerdem an geeigneten Vorhersagemöglichkeiten bezüglich deren maximaler Verbreitung, um ein effektives Management der invasiven bzw. potenziell invasiven Arten zu etablieren (Hahn 2006).

Vor diesem Hintergrund sollen im Rahmen der vorliegenden Arbeit folgende Fragen beantwortet werden:

- Wie haben sich die Bestände von *Crassula helmsii*, *Campylopus introflexus* und *Senecio inaequidens* seit der Kartierung von Hahn (2006) entwickelt?

Einleitung

- Welche Standortansprüche haben *Crassula helmsii*, *Campylopus introflexus* und *Senecio inaequidens* in Küstenökosystemen? Lassen sich Veränderungen von Umweltparametern und Auswirkungen auf die biologische Vielfalt nachweisen?
- Lassen sich plausible Habitatmodelle für *Crassula helmsii*, *Senecio inaequidens* und *Campylopus introflexus* erstellen, um das weitere Ausbreitungsverhalten vorherzusagen?
 - Weist *Crassula helmsii* eine Salz- oder Beschattungstoleranz auf?
 - Besitzen die Samen von *Senecio inaequidens* eine Salztoleranz?
- Welche gebietsfremden Arten sind im Vergleich mit Hahn (2006) neu im Untersuchungsgebiet und welche Arten sind nicht mehr nachzuweisen?
- Welche gebietsfremden Arten befinden sich im Küstenbereich des Festlands und könnten in Zukunft in die Lebensräume der Inseln einwandern?

Um diese Fragen hinreichend zu beantworten, wurden neben den eigenen Arbeiten im Rahmen des Neophyten-Projektes drei Masterarbeiten, zwölf Bachelorarbeiten, drei Forschungsprojekte und drei studentische Praktika betreut. Die Ergebnisse dieser Arbeiten ergänzten die eigenen Messungen sowie Kartierungen und fließen in die Auswertung und Interpretation ein.

Kapitel 2 : Theoretische Grundlagen und Definitionen

2.1. Was ist ein Neophyt? Und wann ist eine Art invasiv?

Um diese Frage zu beantworten, muss zuvor entschieden werden, ob eine Art heimisch oder nicht heimisch ist. Heimische Arten haben ohne Einwirkungen des Menschen ein Gebiet besiedelt oder sind dort entstanden. Den Gegensatz dazu bilden nicht heimische, also gebietsfremde Arten. Diese sind direkt oder indirekt durch den Menschen in ein neues Gebiet gelangt oder aus einer eingeschleppten Art entstanden. Diese Abgrenzung ist universell und gilt für Pflanzen, Tiere, Pilze und Bakterien gleichermaßen. Zusammengefasst werden diese Arten unter dem Begriff „Neobiota“ (Kowarik 2010).

Der griechische Begriff „Neophyten“ hingegen bezieht sich ausschließlich auf gebietsfremde Pflanzenarten und bedeutet „neu gepflanzt“. Ausgeklammert hiervon sind die Archäophyten, deren Erstnachweis vor 1492 erfolgte. Denn mit der Ankunft von Kolumbus in der Karibik in eben jenem Jahr begann der weltweite Transport von Menschen, Tieren, Pflanzen und Gütern. Es fielen Barrieren, die seit dem Tertiär, für mehr als 65 Millionen Jahren, Bestand hatten und zur Differenzierung der unterschiedlichen Arten führte. Das Jahr 1492 symbolisiert somit den Startpunkt der biologischen Globalisierung (Kowarik 2010).

In der Fachsprache geht der Begriff „Neophyt“ auf den Schweizer Botaniker Martin Rikli zurück, welcher ihn Anfang des 20. Jahrhunderts prägte. Seitdem wurde der Begriff an vielen Stellen erweitert, neu definiert und diskutiert (Kowarik 2010). Diese Arbeit folgt der Definition von Schäfer (2012): „Neophyten sind Pflanzenarten, die in historischer Zeit [nach 1492] eingeführt wurden“.

Ist das Aufkommen von Neophyten mit ökologischen, ökonomischen oder gesundheitlichen Beeinträchtigungen oder Schäden verbunden, so werden diese nach Auffassung der Biodiversitätskonvention (CBD 1992) als invasiv bezeichnet. Nicht übersehen werden darf dabei, dass einer auf „Schäden“ beruhenden Betrachtung immer eine anthropozentrische Werterhaltung zu Grunde liegt. Der Begriff „invasiv“ hilft, unproblematische Arten von problematischen Arten zu unterscheiden und sich mit ebenjenen intensiver auseinanderzusetzen. Die Unterscheidung, ob eine Art Probleme verursacht oder nicht, hängt dabei stark von regionalen, ökologischen und nutzungsbezogenen Bedingungen ab. Da nicht jede neophytische Art für jeden Lebensraum

gleichermaßen bedrohlich ist, ist es wichtig auch die nicht invasiven oder potenziell invasiven Arten unter Beobachtung zu stellen, da jede invasive Art eine Vorgeschichte als „nicht invasive Art“ hatte (Richardson et al. 2000; Kowarik 2010).

2.2. Was ist Biodiversität?

In der Biodiversitätskonvention versteht man unter Biodiversität oder auch biologischen Vielfalt, die Variabilität aller lebender Organismen in terrestrischen, marinen und sonstigen aquatischen Ökosystemen. Dazu gehört auch die Diversität innerhalb einer Art, zwischen den Arten und in Ökosystemen (CDB 1992). Biodiversität lässt sich demnach in drei Bereiche gliedern: genetische Vielfalt, Artenvielfalt und die Vielfalt an Ökosystemen.

Der Begriff der Vielfalt ist dabei recht abstrakt und benötigt eine klare Definition, um als Instrument im Naturschutz angewendet werden zu können. Schon in der Mitte des letzten Jahrhunderts wurden für diesen Zweck verschiedene Diversitätsindizes zur Beschreibung der Vielfalt entwickelt. Bis heute findet der „Shannon-Wiener-Index“ breite Anwendung und beschreibt den Zusammenhang zwischen der Artenanzahl und der Abundanz. Da der „Shannon-Wiener-Index“ sich nur schlecht für den Vergleich von unterschiedlichen Beständen mit unterschiedlichen Artenzahlen eignet, wurde von Pielou (1966) die „Evenness“ eingeführt. Dafür wird der „Shannon-Wiener-Index“ erweitert und auf die maximale Diversität „ H_{\max} “ normiert und beschreibt damit die Gleichverteilung und Dominanzverhältnisse von Arten. Die „Evenness“ ist ebenfalls ein sehr weit verbreitetes Instrument zum Beschreiben der Biodiversität. Eine Alternative dazu stellt die *alpha-Diversität* dar, sie beschreibt die Artenvielfalt eines Ökosystems, wobei Abundanzen keine Rolle spielen. Im Gegensatz zur gezählten alpha-Diversität wird die beta-Diversität berechnet und beschreibt die Ähnlichkeit bzw. die Unähnlichkeit in der Artenzusammensetzung (Beierkuhnlein 2003; Townsend et al. 2014).

Im Zusammenhang mit biologischen Invasionen wird oft von einer Reduktion der globalen Diversität (gamma-Diversität) gesprochen, welche als Biodiversitätsverlust interpretiert wird. Ob das Auftreten von Neobiota die Homogenisierung oder Differenzierung des globalen Artenbestandes fördert, ist nicht abschließend geklärt (Kowarik 2010).

2.3. Theorie der biologischen Invasion

Die in dieser Arbeit verwendete theoretische Grundlage der biologischen Invasion folgt dem INVASS-Modell von Heger (2004) und wird im Folgenden kurz dargestellt.

Der Erfolg der Etablierung von Neophyten hängt von den verfügbaren Ausbreitungsvektoren und geeigneten Standorten ab. Dabei ist der gesamte Invasionsprozess eine Verkettung von verschiedenen Invasionsritten und -stufen. Diese bauen aufeinander auf und stellen eine Art vor verschiedene Herausforderungen, sowohl auf individueller Ebene als auch auf Populationsebene (Abbildung 1; Heger 2004).

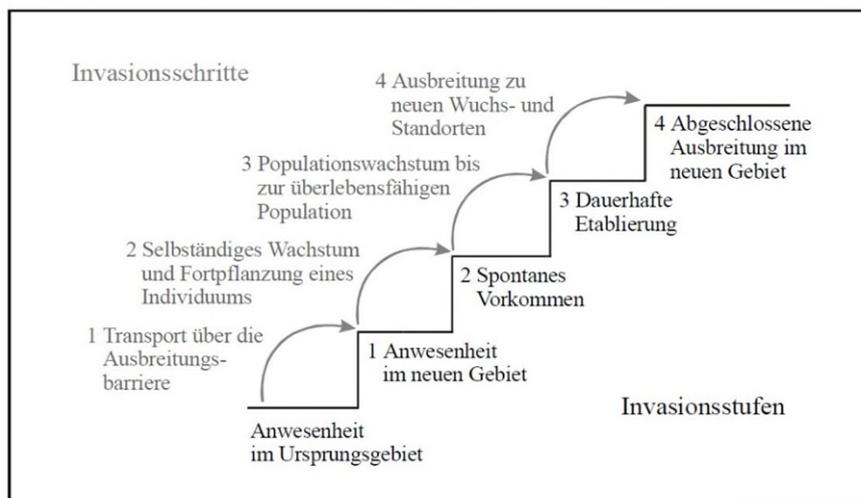


Abbildung 1: Schematische Untergliederung eines Invasionsprozesses in Stufen und Schritte aus Heger (2004).

Zu Beginn einer Invasion steht der Transport von Samen oder Pflanzen bzw. Pflanzenteilen aus dem Ursprungsgebiet in ein neues Gebiet. Dabei werden Ausbreitungsbarrieren in der Regel unabsichtlich oder absichtlich mit Hilfe des Menschen überwunden und die neue Art gilt im neuen Gebiet als anwesend (Heger 2004).

Gelingt dieser Transport, muss für die nächste Stufe der Invasion der zugrundeliegende Prozess getrennt für Kulturpflanzen und Pflanzen ohne Kultivierungsabsicht betrachtet werden. Für gebietsfremde Kulturpflanzen werden abiotische und biotische Bedingungen künstlich verändert. Das Wachstum und die Entwicklung einer Population wird dabei entweder unterbunden oder so weit zugelassen, wie dies gewünscht ist. Für den Erfolg oder Misserfolg der Kultivierung ist das Vermögen des Kultivierenden entscheidender als das Vermögen der Art, mit neuen Umweltbedingungen zurecht zu kommen. Für Pflanzen, die nicht zwecks Kultivierung in ein neues Gebiet eingebracht wurden, ist die Phase gemeint, in der noch keine neue Generation ausgebildet wurde. Ob der Standort für eine Ansiedlung geeignet ist oder nicht, kann zu diesem Zeitpunkt

Theoretische Grundlagen und Definitionen

noch nicht festgestellt werden. Erfüllt der Standort die Ansprüche der Art nicht, scheitert die Invasion nicht an diesem sondern am nächsten Schritt (Heger 2004).

Im Einwanderungsgebiet muss es mindestens einem Individuum gelingen zu keimen, zu wachsen und sich zu reproduzieren. Dabei ist es irrelevant, ob die Reproduktion mittels generativer oder vegetativer Vermehrung erfolgt. Diese Stufe nennt man „spontanes Vorkommen“. Gebietsfremde Kulturpflanzen können zu diesem Zeitpunkt verwildern (Heger 2004).

Die nächste Phase ist die der „dauerhaften Etablierung“. Dafür muss sich im Einwanderungsgebiet mindestens eine überlebensfähige Population entwickelt haben. Nachdem die erste selbständige Fortpflanzung erfolgte, muss für den Erhalt einer Population eine gewisse Größe erreicht werden, um beispielsweise schwankende Umweltbedingungen zu überstehen. Ab diesem Zeitpunkt sind nicht mehr Individuen, sondern Populationen im Fokus der Betrachtung. Ab jetzt können folgende Punkte zum Überleben oder Aussterben der Art beitragen: die genetische Vielfalt, die Dormanz und Keimung der Samen, die Verfügbarkeit von Schutzstellen zur Keimung und zum Aufwachsen der nächsten Generation, die Fähigkeit zu Ausbildung einer Samenbank sowie die interspezifische Konkurrenz. Für das Überleben der Population sind vor allem die demographische Stochastizität (Summe aller Einzelschicksale), die genetische Stochastizität (genetische Drift und Inzucht), die Umweltstochastizität (Reaktion einzelner Individuen auf veränderte Umweltbedingungen) und das Auftreten von Katastrophen (alle Individuen betreffend) entscheidend (Heger 2004).

Gelingt es der Population, einen Überschuss an Samen zu produzieren und sich räumlich auszubreiten, wird sie dies bis zum Auftreten neuer Ausbreitungsbarrieren tun. Innerhalb eines Gebietes wird sich ein Gleichgewicht aus lokalen Aussterbe- und Wiederbesiedlungsereignissen, wie auch bei heimischen Arten, einstellen. Die Art hat nun die letzte Stufe der Invasion erreicht, die „abgeschlossene Ausbreitung“ im neuen Gebiet. Besonders in diesem letzten, aber auch in den beiden vorangegangenen Schritten, kann es zur Zurückdrängung heimischer Individuen oder Arten sowie zu Veränderungen an Ökosystemen kommen (Heger 2004).

Im Unterschied zu Heger (2004) ist die Differenzierung zwischen Neophyten und invasiven Neophyten wichtig und sinnvoll. Zwar ist die Frage, ob eine Art einen positiven oder negativen Einfluss auf ein Ökosystem ausübt, aus ökologischer Sicht nicht zielführend, für den angewandten Naturschutz aber von entscheidender Bedeutung. Mit der Definition des Begriffes „invasive gebietsfremde Art“ in Artikel 3 Nummer 2 der EU-Verordnung zu invasiven Arten (Nr. 1143/2014) wurde die normative Grundlage für eine Bewertung geschaffen. Die rein neutrale Beschreibung der Ökologie einer Art liefert die Grundlage für eine Bewertung (Eser und Potthast 1997; Auge et al. 2001; Kowarik 2003).

2.4. Bestandsaufnahme der Neophytenflora in Deutschland

In Deutschland sind 2.432 unbeständige und beständige gebietsfremde Arten bekannt. Als unbeständig wird eine Art bezeichnet, wenn sie nur sehr lokal und vereinzelt vorkommt. Von den 2.432 gebietsfremden Arten kommen 432 Arten dauerhaft vor, erfüllen die Kriterien einer erfolgreichen Invasion und gelten daher als etabliert. Von den etablierten Arten sind 38 höhere Pflanzenarten als invasiv klassifiziert. Außerdem wurden vier invasive Moosarten beschrieben. Das Bundesamt für Naturschutz nutzt zur Invasivitätsbewertung eine einheitliche Bewertungsgrundlage und überführt die Bewertungsergebnisse in ein Listensystem, welches eine Strategie aus Vorsorge, Sofortmaßnahmen und Kontrolle beinhaltet. Die „Weiße Liste“ enthält alle Arten, von denen keine Gefährdung der Biodiversität ausgeht. Die „Schwarze Liste“ enthält alle Arten, durch die eine Gefährdung belegt ist, eben jene 38 invasive Arten. Für diese Arten werden Managementmaßnahmen vorgeschlagen. Um verdächtige Arten zu kategorisieren, gibt es die „Graue Liste“. Diese enthält aktuell 42 potenziell invasive Arten, wie beispielsweise *Senecio inaequidens*. Bei diesen Arten ist die Datenlage bisher unzureichend für eine Einstufung als invasive Art (Nehring et al. 2013; Rabitsch und Nehring 2021).

2.5. Untersuchungsgebiete im Allgemeinen

Die in dieser Studie betrachteten Areale und Flächen liegen in Nordwestdeutschland auf den Ostfriesischen Inseln Norderney, Spiekeroog und Wangerooge sowie auf der Wattenmeerinsel Mellum und an der niedersächsischen Nordseeküste in den Gemeinden Carolinensiel, Harlesiel (beide Landkreis Wittmund), Hooksiel (Landkreis Wangerland) und der Stadt Wilhelmshaven (Abbildung 2).

Die Inseln haben in den letzten Jahrhunderten ihre Form und Lage verändert und ihr heutiges Aussehen ist auf die getroffenen Küstenschutzmaßnahmen zurückzuführen. Eine ausführliche Beschreibung der Inselgenese ist bei Streif (1990) zu finden.

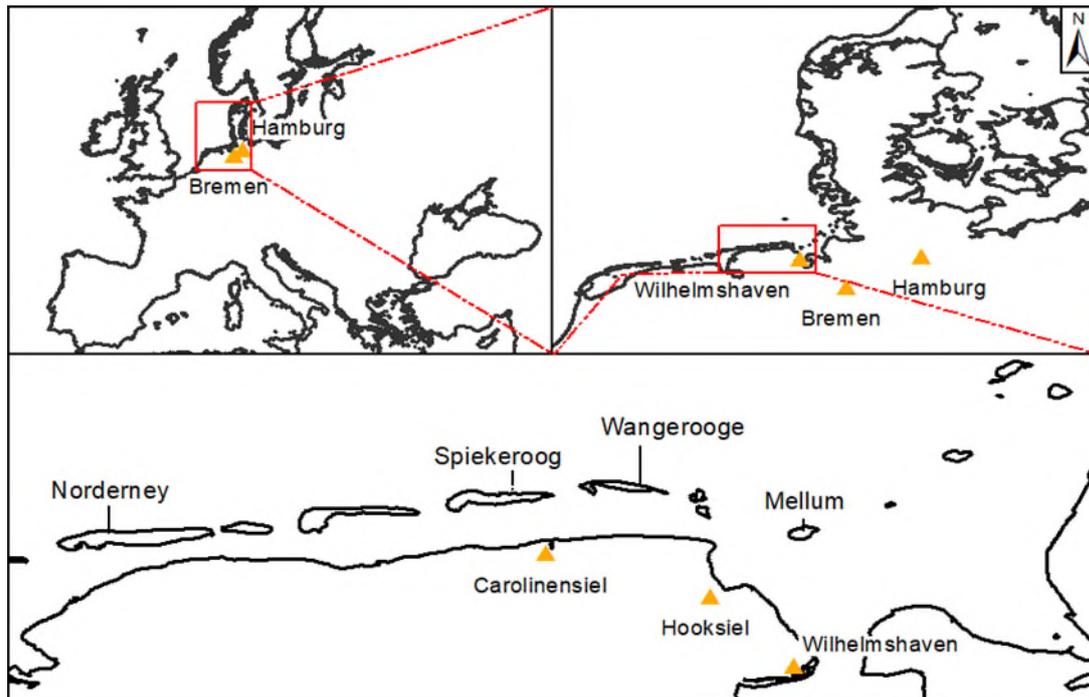


Abbildung 2: Lage der Untersuchungsgebiete in Europa und in der deutschen Bucht.

Norderney

Norderney ist mit einer Fläche von ca. 27 km² die zweitgrößte der Ostfriesischen Inseln und mit nur 3 km Abstand zum Festland die küstennächste Insel. Die Südseite ist zur Hälfte von Deichen begrenzt, zudem finden sich dort der Grohdepolder und der Südstrandpolder. Bei Letzterem handelt es sich um ein ca. 140 ha großes Areal welches ursprünglich als Wasserflugplatz geplant, aber nie als solcher genutzt wurde. Das Areal wurde sich selbst überlassen und es entwickelte sich ein sehr vielfältiges Mosaik aus verschiedenen Lebensräumen. Insbesondere die entstandenen Feuchtgebiete sind wertvoll für Rast- und Brutvögel. Das Gebiet wurde 1961 unter Naturschutz gestellt. 1987/88 wurden großflächige Teiche mit naturnahen Ufern und Flachwasserzonen angelegt, um einer Verlandung und Verbuschung entgegenzuwirken. Heute befinden sich dort ausgedehnte Schilf-Röhrichte und Feuchtgebüsche, wobei der Schilf-Röhricht in einigen Bereichen rückläufig ist und offene Wasserflächen zurückbleiben (Petersen und Pott 2005; Niedringhaus et al. 2008).

Darüber hinaus existieren auf der Insel insgesamt 50 leicht bis mittelbrackige und 15 stark brackige Stillgewässer. Diese Gewässer liegen hauptsächlich auf den Meierei-Wiesen sowie im Grohdepolder. Außerdem befinden sich im Südstrandpolder mehrere große, miteinander verbundene, leicht bis stark brackige Gewässer (Niedringhaus et al. 2008).

Die Dünen im mittleren Teil der Insel wurden durch äolische Prozesse wiederholt ver- und umgelagert. Die heutigen Meierei-Wiesen entstanden aus alten Dünentälern und Ausblasungswannen und werden seit Ende des 19. Jahrhunderts als Grünland bewirtschaftet (Pott 1995). Typisch für die Graudünenkomplexe auf Norderney sind die offenen, vegetationsfreien Stellen und die Windanrisse. Die hohe Kaninchenpopulation dürfte ebenfalls zu dem sich bietenden Bild beitragen. Im östlichen Drittel der Insel erfolgte keine Eindeichung und die natürlichen geomorphologischen Prozesse konnten und können hier ungestört ablaufen. Hier ist eine typische Abfolge von Primär-, Sekundär- und Tertiärdünen zu erkennen, welche in ausgedehnte Salzwiesen übergehen (Niedringhaus et al. 2008).

Spiekeroog

Spiekeroog liegt ungefähr 6,5 km von der Küste entfernt und ist mit 18,5 km² die viertgrößte Ostfriesische Insel (Streif 1990; Niedringhaus et al. 2008). Die Insel lässt sich morphologisch in zwei Bereiche gliedern. Auf der westlichen, älteren Seite finden sich unterschiedliche Stadien der Dünenentwicklung. Dominant ist hier ein alter Dünenkern mit bis zu 25 m hohen Dünen (Streif 1990). Dieser Kern umgibt das Inseldorf halbkreisförmig (Streif 1990) und weist einen typischen Bewuchs aus Gras- und Flechtenfluren an südexponierten Hängen und Zwergstrauchheiden an nordexponierten Hängen auf (Eggers et al. 2008). Die ältesten Dünen nördlich des Dorfes sind ungefähr 370 Jahre alt (Sindowski 1970; Pollmann et al. 2020), während die östlichen Dünenzüge des Dorfes maximal 279 ± 26 Jahre alt sind (Pollmann et al. 2020).

Im Kontrast dazu ist der östliche Teil der Insel sehr jung und entstand in den letzten 90 Jahren. In dieser Zeit bildete sich ein breiter Wall aus Vor-, Weiß- und Graudünen aus welcher ein Mosaik diverser Lebensräume beherbergt (Eggers et al. 2008).

Den Übergang von der westlichen Hälfte zur östlichen Hälfte stellt die Leegde dar. Dies ist ein offener Durchbruch zwischen dem Dünenzug der Ostplate und dem alten westlichen Dünenkern (Abbildung 10), der bei Sturmfluten regelmäßig überschwemmt wird und eine Verbindung zwischen dem Rückseitenwatt und der offenen Nordsee darstellt (Streif 1990; Niedringhaus et al. 2008). Eine Besonderheit für Spiekeroog ist das Fehlen von feuchten Dünentälern. Durch die sehr dichten und sich zum Teil überlagernden Graudünenkämme wurden diese nie ausgebildet (Streif 1990).

Wangerooge

Wangerooge ist mit einer Fläche von 9,5 km² die zweitkleinste und gleichzeitig die östlichste der bewohnten Ostfriesischen Inseln. Die Entfernung zum Festland beträgt, ähnlich wie Spiekeroog 6,5 km. Die Dünenlebensräume nehmen auf Wangerooge, im Vergleich zu den anderen Inseln, nur einen geringen Flächenanteil ein und zusätzlich wird der zentrale Dünenkomplex zur Hälfte vom Inseldorf bedeckt. Die westlich vom Dorf gelegenen Dünenkomplexe sind nahezu vollständig von Krähenbeeren-Heiden oder Kartoffelrosengebüschen bedeckt (Niedringhaus et al. 2008). Während der Geländearbeiten wurde beobachtet, dass ein natürliches Grau- bzw. Braundünen-Mosaik nur sehr kleinräumig ausgeprägt war.

Durch einen verheerenden Bombenangriff während des Zweiten Weltkrieges wurde auf Wangerooge ein einzigartiges Gewässersystem geschaffen. In den vielen, zum Teil sehr tiefen Kratern entwickelten sich eine Vielzahl von Süß- und Brackwasserbiotopen. Diese zum Teil nur wenige Quadratmeter großen Lebensräume haben ihre eigene faunistische und floristische Zusammensetzung und sind deshalb besonders schützenswert. Durch Verlandung, Verfüllung und Bebauung sind von den anfänglich über 500 Gewässern heute noch ungefähr 200 bis 250 Gewässer vorhanden. Eine weitere Besonderheit sind der West- und Ost-Innengroden, welche zusammen ca. 150 ha Grünland tragen (Niedringhaus et al. 2008).

Mellum

Mellum liegt am östlichen Rand der niedersächsischen Inselkette in der Nordsee und ist unbewohnt. In den 1930er und 1940er Jahren wurde die Insel militärisch genutzt und der noch heute vorhandene Ringdeich errichtet. In diesem befindet sich die Naturschutzstation welche die Naturschutzwarte und Gastforscher beherbergt. Die Insel ist insgesamt in den letzten 130 Jahren entstanden und bis heute auf eine Größe von ca. 500 ha angewachsen. Mellum liegt ca. 6 km vom Festland und ca. 11 km von der nächsten größeren Insel Wangerooge entfernt. Die Vegetation Mellums besteht größtenteils aus oberer und unterer Salzwiese sowie Primär- und Sekundärdünen. Die Lebensräume der Grau- und Braundünen sind noch nicht oder nur sehr spärlich ausgebildet (Niedringhaus et al. 2008).

Auf dem Festland

An der niedersächsischen Nordseeküste umfassten die Untersuchungsgebiete die Orte Carolinensiel, Hooksiel und die Stadt Wilhelmshaven. Carolinensiel bildet gemeinsam mit Harlesiel

einen Ortsteil der Stadt Wittmund und liegt teilweise direkt an der Küste mit eigenem Hafen. Der Landkreis Wittmund ist mit 87,4 Einwohnern pro km² dünn besiedelt und sehr ländlich geprägt. Der Großteil der Fläche des Landkreises wird landwirtschaftlich genutzt, darauf folgen flächenmäßig Siedlungsflächen (LSN 2021). Im Hafen von Harlesiel besteht die Fähranbindung nach Wangerooge, unweit des Ortes gibt es einen Flugplatz, ebenfalls mit einer Anbindung nach Wangerooge.

Der Ort Hooksiel befindet sich im Landkreis Friesland nördlich von Wilhelmshaven direkt an der niedersächsischen Nordseeküste. Der Landkreis Friesland ist im Vergleich zum Landkreis Wittmund mit 162,4 Einwohnern pro km² zwar dichter, aber dennoch dünn besiedelt. Die flächenmäßige Nutzung wird ebenfalls von der Landwirtschaft dominiert, gefolgt von Siedlungsflächen (LSN 2021). Hooksiel selbst besitzt einen großen Campingplatz und das Freizeitgelände „Hooksmeer“.

Die Hafenstadt Wilhelmshaven liegt am Jadebusen und ist als Oberzentrum der Region an der Küste der einzige „urbane Raum“ in der Nähe der Untersuchungsgebiete. Mit knapp 700 Einwohnern pro km² ist die Stadt der dicht besiedelteste Raum in der Küstenregion zwischen Dollart und Jade. Die Landnutzung außerhalb der besiedelten Bereiche unterscheidet sich nur geringfügig von den umliegenden Landkreisen (LSN 2021). Wilhelmshaven besitzt zudem den einzigen Tiefwasserhafen in Deutschland.

2.6. Abiotische Faktoren

Klima auf den Ostfriesischen Inseln

Das Klima auf den Ostfriesischen Inseln ist kühl-gemäßigt. Durch den ausgleichenden Einfluss des Meeres sind die durchschnittlichen Temperaturen im Sommer kühler und im Winter milder als auf dem Festland. Die Jahresmitteltemperatur liegt im 30-jährigen Mittel (1980-2010) bei 9,6°C die jährliche Niederschlagsmenge liegt bei ungefähr 750 mm. Die Temperatur liegt in den kältesten Monaten Dezember bis Februar über dem Gefrierpunkt und die Anzahl der Frosttage liegt unter 40 Tagen pro Jahr. Die wärmsten Monate sind Juli und August mit durchschnittlich fast 18°C (Abbildung 3; DWD 2021a). Daneben herrschen im Untersuchungsraum hauptsächlich Westwinde, wobei die mittlere Windgeschwindigkeit auf Norderney in 10 m Höhe ungefähr 7 m/s beträgt (DWD 2021b).

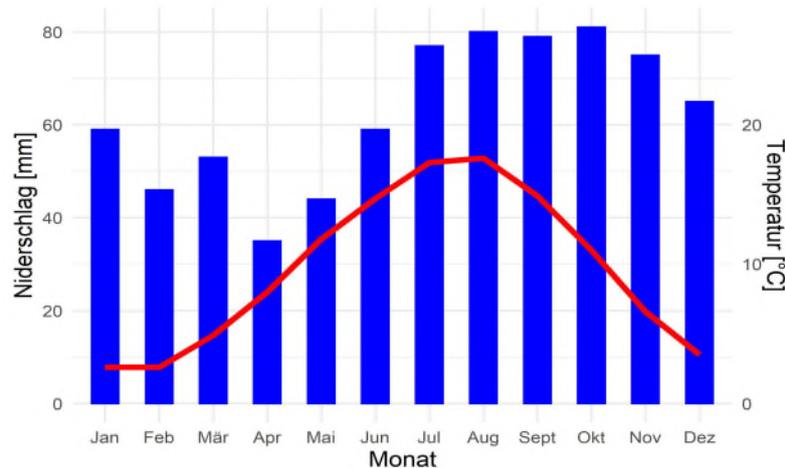


Abbildung 3: Klimadiagramm von Norderney, mittlere monatliche Temperatur und Niederschlag im Zeitraum von 1981 bis 2010 (Daten: DWD).

Böden

Die Veränderung der Vegetation ist eng mit der Bodenentwicklung verknüpft. Die Anreicherung von Nährstoffen und in den Dünenökosystemen insbesondere von Stickstoff stellen einen Hauptunterschied zwischen den einzelnen Lebensräumen dar. Die Stickstoffmineralisierungsrate liegt beispielsweise bei 30 – 100 kg N pro Jahr in Weißdünen und bei 50 – 80 kg N pro Jahr in Graudünen. Die Akkumulation der Nährstoffe und die sehr niedrige Humusbildung erfolgt während der Sukzession von einer Primärdüne zur Braundüne nicht kontinuierlich. Insgesamt können die Dünenlebensräume als nährstoffarm bezeichnet werden (Ellenberg and Leuschner 2010). Mit der Anreicherung von Nährstoffen erfolgt auch die Entkalkung und damit die Versauerung des Bodens. Das Ausgangssubstrat hat nur eine geringe Säurepufferkapazität in Form von Muschelschalen. Primär- und Weißdünen haben einen pH-Wert zwischen 7,5 und 8,5 aufgrund des basenreichen Meerwassers und des geringen Alters. Erst mit dem abgeschlossenen Übergang zur Graudüne nimmt der pH-Wert deutlich ab, da ein Eintrag von frischem Strandsand und Muschelschill fehlt. Der pH-Wert in den Graudünen liegt je nach Alter bei 6,7 bis 4,5 (Biermann und Daniëls 2001; Isermann 2005; Leuschner und Ellenberg 2017). Die Nordhänge der Braundünen haben meistens einen pH-Wert < 5, die Südhänge sind in der Regel leicht basischer. Außerdem kann die Stickstoffdeposition aus der Atmosphäre, je nach Ausgangslage, einen Einfluss auf die Geschwindigkeit der Bodenentwicklung haben (Ellenberg und Leuschner 2010).

2.7. Typische Vegetationszusammensetzung und Sukzession im Untersuchungsgebiet auf den Inseln

Im Folgenden werden kurz die typischen Vegetationsgesellschaften der Inseln vorgestellt. Benannt wurden sie nach (Rennwald 2000) und klassifiziert nach dem Schlüssel Typology of Coastal Vegetation in the Wadden Sea Area (TMAP) (Petersen et al. 2014).

Die sich stark unterscheidenden Umweltbedingungen im Bereich der Strände, Dünen, Dünentäler und Salzwiesen an der Nordseeküste führen zu einer großen Lebensraumvielfalt in einem kleinen Gebiet (Tabelle 1). Insgesamt zeichnet sich der Lebensraum Küste durch eine hohe Dynamik aus, was wiederum zu einer sehr kleinräumigen mosaikartigen Differenzierung mit unterschiedlichen Sukzessionsstadien der Dünen, Dünentäler und Salzwiesen führt (Pott 1995a).

Tabelle 1: Übersicht über ausgewählte Küstenlebensräume nach Pott (1995) und Petersen, Kers und Stock (2014).

Dünenlebensräume (Xeroserie)	Vegetationsgesellschaft nach Pott (1995)	TMAP-Typ nach Petersen, Kers und Stock (2014)
Primärdünen	<i>Agropyretum juncei</i>	<i>Elymus farctus</i> -Typ
Weißdünen	<i>Elymo-Ammophiletum</i>	<i>Ammophila arenaria</i> -Typ
Graudüne	<i>Violo-Corynephorum</i>	<i>Corynephorus canescens</i> -Typ
Graudüne	<i>Carex arenaria</i> -Gesellschaft	<i>Crarex arenaria</i> -Typ
Braundüne	<i>Hieracio-Empetretum</i>	<i>Empetrum nigrum</i> -Typ
Dünetäler (Hygroserie)		
Primäres Dünenal	<i>Centaurio littoralis-Sagnietum nodosae</i>	<i>Centaurium littorale</i> -Typ
Sekundäres Dünenal	<i>Samolo-Littorelletum</i>	<i>Littorella uniflora</i> -Typ
Salz-beeinflusste Lebensräume (Haloserie)		
Strandwiesen		
Obere Salzwiese	<i>Agropyretum litoralis</i>	<i>Elymus athericus</i> -Typ
Untere Salzwiese	<i>Plantagini-Limonietum</i>	<i>Limonium vulgare</i> - <i>Juncus gerardi</i> -Typ
Obere Salzwiese	<i>Ononido spinosae-Caricetum distantis</i>	<i>Ononis spinosa</i> - <i>Carex distans</i> Typ
Obere Salzwiese	<i>Juncetum gerardii</i>	<i>Juncus gerardii</i> Typ

Das Initialstadium der Dünenbildung beginnt am Strand mit den Primärdünen und wird von *Elymus junceiformis* gebildet. Zusammen mit *Leymus arenarius* bilden diese salztoleranten Arten die artenarme Gesellschaft des *Agropyretum juncei* bzw. den *Elymus farctus*-Typ nach TMAP. Durch die Windberuhigung aufgrund der Pflanzen kommt es in der näheren Umgebung zur

Sandakkumulation, was wiederum zum Entstehen bzw. zum Anwachsen der Embryonaldüne führt. Mit dem Aufkommen von *Leymus arenarius* beginnt der Übergang von der Primär- zur Weißdüne, welche mit dem Aufkommen von *Ammophila arenaria* abgeschlossen ist und das Elymo-Ammophiletum bzw. den *Ammophila arenaria*-Typ bildet. Der Name Weißdüne leitet sich vom hellen Sand ab, der noch nicht durch organisches Material dunkel gefärbt wurde und wegen der nicht geschlossenen Vegetationsdecke sichtbar ist. Nur wenige weitere Arten können sich in diesem unstablen Sand ansiedeln. Mit dem Aufkommen von stabileren Standorten, an denen weniger Sandumlagerung stattfindet, findet man mit *Oenothera parviflora* oder *Senecio inaequidens* auch die ersten Neophyten der Küstenlebensräume. Insgesamt sind die Weißdünen aber sehr artenarm. Hinter dem höchsten Punkt der Sandakkumulation, oft auf der Lee-Seite, ändert sich das Mikroklima stark und die Sandverwehungen werden aufgrund der sich schließenden Vegetationsdecke immer weniger. In diesem Bereich vollzieht sich der Übergang von einer Weiß- zu einer Graudüne. Die Arten des Elymo-Ammophiletum verschwinden dabei nicht, sondern es treten mehr und mehr Arten wie beispielsweise *Carex arenaria*, *Festuca rubra* oder *Corynephorus canescens* auf und bilden das artenreichere Elymo-Ammophiletum festucetosum arenariae bzw. ebenfalls den *Ammophila arenaria*-Typ. Mit der einsetzenden Bodenbildung ändert sich die Farbe des Sandes von weiß zu grau, da immer mehr organisches Material akkumuliert wird. Durch die mehr oder weniger geschlossene Vegetationsdecke und das sukzessive Verschwinden der Arten des Elymo-Ammophiletums ist die Sukzession von der Weiß- zur Graudüne abgeschlossen und die Landschaft hat sich in eine offene, trockene Graslandschaft verwandelt. Im Übergang von Weiß- zur Graudüne können sich alternativ auch sandfangende Strauchgesellschaften des Salici-Hippohaëtum rhamnoides bzw. der *Hippophaë rhamnoides*-Typ aus *Hippophaë rhamnoides*, *Salix repens* und *Sambucus nigra* ausbilden. Unabhängig davon, wie der Übergang zu den Graudünen gestaltet ist, enthalten die Graudünen selbst eine Vielzahl von nährstoffarmen und an saure, sandige Standorte angepassten Pflanzengesellschaften. Diese gehören in die Klasse der Koelerio-Coryneophoretea bzw. zum Dune grassland-Typ. Die verbreitetste Gesellschaft ist das Violo-Corynephoretum canescentis, welches eine spärliche Pioniervegetation aufweist und moos- und flechtenreiche Stadien ausbildet. Die typischen Arten sind *Corynephorus canescens* und *Carex arenaria*. Außerdem sind die *Carex arenaria*-Bestände und *Campylopus introflexus*-Bestände, mit eben jenen dominanten Arten als Namensgeber, weit verbreitet. Im Laufe der weiteren Sukzession spielen verschiedene Moosarten wie beispielsweise *Tortula ruralis* oder *Racomitrium canescens* eine entscheidende Rolle bei der Humusbildung. Sind Dünen für lange Zeit sehr stabil, verläuft die Sukzession von einer Grau- in eine Braundüne. Hierbei kommt es im Boden zu einer Anreicherung von Eisen(III)-hydroxid, welches den Boden braun

erscheinen lässt. Auf den Nordhängen der Dünen entsteht aus dem *Violo-Corynephorretum* das *Hieracio-Empetretum* bzw. der *Empetrum nigrum*-Typ. Diese Gesellschaft wird dominiert vom Halbstrauch *Empetrum nigrum* und wird begleitet von vielen Arten des *Violo-Corynephorretum*, wie beispielsweise *Carex arenaria*, *Polypodium vulgare*, *Salix repens*. Bei weiter fortschreitender Sukzession können auch Heide-Gebiete entstehen. Der Bereich der Braundünen wird in Richtung Süden von einem Übergang zu den Lebensräumen der Salzwiesen begrenzt.

Durch das Zusammenwachsen der Dünenzüge entstehen zwischen diesen die primären Dünentäler, welche nasse bis feuchte Pionierstandorte mit meist lückiger Vegetation darstellen. Daneben existieren sekundären Dünentäler, welche durch Windausblasungen entstehen und je nach Tiefe, Kalkgehalt und Vernässung unterschiedliche Röhrichte, Feuchtheiden oder Binsen-Seggen-Sümpfe und sogar kleine Tümpel beinhalten. Insgesamt sind diese schützenswerten Pioniergesellschaften in der Regel nur kleinflächig verbreitet und beherbergen eine Vielzahl von geschützten Arten wie beispielsweise *Samolus valerandi*, *Littorella uniflora*, *Sagina nodosa* oder *Lycopodiella inundata*.

Die Vegetationszonierung innerhalb der Salzwiesen wird stark durch den Salzgehalt im Boden und die Überflutungstoleranz der Pflanzen gesteuert. Die ausgebildeten Umweltgradienten werden von der Überflutungshäufigkeit und -dauer gesteuert. In diesen Lebensräumen kommen nur Arten vor, die eine gewisse Salzverträglichkeit aufweisen oder sogar hohe Salzkonzentrationen zum Überleben benötigen. Die Salzwiesen lassen sich in eine obere Salzwiese mit typischen Arten *Elymus repens*, *Elymus athericus*, *Festuca rubra* oder *Armeria maritima*, und in eine untere Salzwiese mit typischen Arten wie *Atriplex portulacoides*, *Puccinellia maritima*, *Tripolium pannonicum* oder *Limonium vulgare* einteilen (Pott 1995a, b; Petersen und Pott 2005; Ellenberg und Leuschner 2010).

Einen weit umfassenderen und weitreichenderen Überblick in die Lebensräume der Küste findet man in Pott (1995a) und Pott (1995b).

2.8. Artauswahl und Portraits der Zielarten

Begründung der Artauswahl

Mit *Crassula helmsii* wurde erstmals ein aquatischer und zeitgleich invasiver Neophyt auf den Ostfriesischen Inseln nachgewiesen. Da keine hinreichenden Informationen zu Habitatpräferenzen vorliegen, können die Auswirkungen der Art auf die verschiedenen Ökosysteme nur schwer abgeschätzt werden. Deshalb können keine potenziellen

Verbreitungsschwerpunkte vorhergesagt und keine möglichen negativen Folgen für geschützte Lebensräume und Arten durch *Crassula helmsii* prognostiziert werden.

Als zweite der zu untersuchenden Zielarten wurde *Senecio inaequidens* ausgewählt, weil bei dieser Art auf dem Festland in der Vergangenheit eine extrem schnelle Ausbreitung und die Bildung von Massenbeständen beobachtet werden konnte. Das Einwandern in einzelne Dünenlebensräume wurde ebenfalls in der Vergangenheit dokumentiert aber nicht weitergehend beobachtet. Die Auswirkungen auf die Artenzusammensetzungen und die Umweltbedingungen durch die Art sind darüber hinaus nicht hinreichend untersucht, um eine abschließende Klassifizierung als invasive Art oder nicht invasive Art vorzunehmen.

Die Auswirkungen auf die Biodiversität und die Habitatpräferenzen sind für die dritte Zielart dem weit verbreiteten neophytischen Moos *Campylopus introflexus* gut untersucht. Jedoch beschrieben einzelne Studien den Rückgang der *Campylopus introflexus*-Bestände. Ein Vergleich der Artenzusammensetzung und der Umweltparameter zwischen aktuell vorhandenen Beständen, verschwundenen Beständen und potenziellen Standorten soll es ermöglichen, den Langzeiteinfluss des Moores auf die betroffenen Lebensräume zu beschreiben.

Alle drei Arten haben gemeinsam, dass ein Artmanagement entweder nicht oder nur sehr schwer möglich ist, sofern es überhaupt untersucht wurde. Dies gilt nicht für die bereits in der Einleitung erwähnten anderen bekannten invasiven Neophyten auf den Ostfriesischen Inseln, deren Betrachtung erst im zweiten Teil der Arbeit erfolgt. Auch fokussiert sich diese Arbeit auf Neophyten in den terrestrischen und aquatischen Lebensräumen, wohl wissend das mit *Spartina anglica* auch ein invasiver Neophyt in den marinen Bereichen des Untersuchungsgebietes vorkommt.

Artensteckbrief für *Crassula helmsii* (T. Kirk) Cockayne

Crassula helmsii (T. Kirk) Cockayne, auch Nadelkraut genannt, ist eine semi-aquatische, mehrjährige Sukkulente, welche ursprünglich nur in Ozeanien verbreitet war (Webb et al. 1988; de Lange 2008). Eine einzelne Pflanze von *C. helmsii* ist recht unscheinbar (Abbildung 5a), ihre Stärke liegt in der Ausbildung von großen Dominanzbeständen (Abbildung 5b) die wie immergrüne Teppiche wachsen. Die gegenständigen, hellgrünen Blätter sind an der Basis verwachsen (Dawson und Warman 1987), die Blätter selbst sind linealisch-lanzettlich bis eiförmig-lanzettlich, 0,5 - 2mm breit und 4 - 24 mm lang. Die Blüten sind vierzählig, 3 – 4 mm klein und weiß bis blassrosa (Dawson und Warman 1987; Jäger 2017).



Abbildung 4: *Crassula helmsii* a) Einzelpflanze mit Blüte und b) Nahaufnahme eines *Crassula helmsii*-Bestandes auf Norderney aus Prinz et al. (2019).

Die ökologischen Ansprüche von *C. helmsii* sind sehr variabel (van der Loop et al. 2018, 2020a). Die Art bildet verschiedene Ökotypen aus, welche sich durch Variationen der Länge des Internodiums, der Anzahl der Verzweigungen und der Wuchshöhe auszeichnen. Dabei kann man einen terrestrischen, einen emersen und submersen Typ unterscheiden (Dawson und Warman 1987; Hussner 2007). An den Nodien selbst kann *C. helmsii* Adventivwurzeln ausbilden. Die Blühphase in Europa ist von Juli bis September. Die Samenbildung wurde für verschiedene Populationen in England, den Niederlanden, Belgien und Deutschland bereits nachgewiesen und liegt bei ungefähr 16.000 - 700.000 Samen pro Quadratmeter. Eine persistente Samenbank konnte ebenfalls dokumentiert werden. In Experimenten konnte dennoch gezeigt werden, dass die Samen grundsätzlich keimungsfähig sind, die Keimungsrate lag allerdings bei unter 10 % (EPPO 2007; Denys et al. 2014a; D'hondt et al. 2016).

Die eigentliche Herkunft von *C. helmsii* ist nicht eindeutig bestimmbar, da sie sowohl in Australien als auch in Neuseeland vorkommt und die Angaben in der Literatur dazu widersprüchlich sind. Die in Australien und Neuseeland besiedelten Lebensräume sind zudem sehr unterschiedlich und unterstreichen somit die große Anpassungsfähigkeit der Art. In Neuseeland ist *C. helmsii* vor allem an steinigen Stränden, Klippen und in teils brackigen Verhältnissen zu finden (Allen 1962 in Dawson und Warman 1987; Johnson und Brooke 1989, Hussner 2007). In Australien hingegen findet man die Art an Ufern von Still- und Fließgewässern sowie Sümpfen (Dawson und Warman 1987; Sainty und Jacobs in Hussner 2007). Dawson und (Warman 1987) nennen Australien als möglichen Ursprung, wohingegen de Lange (2008) *C. helmsii* als ursprünglich endemisch in Neuseeland beschreibt. Auch sprachlich ist die Herkunft nicht eindeutig, im englischen Raum sind

Theoretische Grundlagen und Definitionen

als Trivialnamen sowohl „Australian swamp stonecrop“ als auch „New Zealand pygmyweed“ geläufig und verbreitet.

Eingeführt wurde *C. helmsii* nach Europa Anfang des 20. Jahrhunderts als Garten- und Aquarienpflanze, außerdem erfolgte die Kultivierung in Botanischen Gärten (Dawson und Warman



Abbildung 5: Verbreitung von *Crassula helmsii* im Norderneyer Südstrandpolder in den Jahren 2001/2002 (Hahn 2006), Luftbild: NLPV (2016).

1987; Leach und Dawson 2000; Nehring et al. 2013). Seit den 1950er Jahren ist die Art in natürlichen, naturnahen und anthropogen geprägten Lebensräumen zu finden und verbreitet sich rasant und großflächig. Der erste Nachweis für das europäische Festland erfolgte 1981 in Deutschland im Pfälzer Wald (Lang 1981). Zu den besiedelten Standorten gehören Gewässerränder von Still- und Fließgewässern aller Größen und feuchte Senken (Dawson und Warman 1987; Nicol et al. 2003; Denys et al. 2014a; Prinz und Freund 2018; Prinz et al. 2019) und sind damit den australischen Standorten ähnlich (Dawson und Warman 1987). Die Ausbreitung erfolgt vegetativ ab einer Bruchstückgröße von ungefähr 5 mm (Leach and Dawson 2000), per Wurzelaufläufel (Dawson und Warman 1987; Hussner 2007) oder als Frucht, welche sogar schwimmfähig ist (D'hondt et al. 2016).

Die Art hat eine enorme Wachstums- und Reproduktionsfähigkeit und kann rasch sehr große Bestände ausbilden (Dawson und Warman 1987; Hussner 2007). Die klimatischen Bedingungen in Mitteleuropa ähneln außerdem denen des ursprünglichen Verbreitungsgebiets in Australien und Neuseeland, eine Etablierung ist daher überall möglich (Robert und Roseline 2013) DWD 2016).

Das Vorkommen von *Crassula helmsii* wirkt sich negativ auf die Biodiversität von höheren Pflanzen, Algen, Amphibien, Invertebraten und Vögeln aus. Die Massenbestände wirken sich direkt oder indirekt auf diese Gruppen aus und führen im schlimmsten Fall zum kompletten Lebensraumverlust (Langdon et al. 2004; EPPO 2007; Hussner 2009; Robert und Roseline 2013).

Zur Bekämpfung wurden bislang verschiedene Methoden, wie die mechanische oder manuelle Entfernung, Applikation von Chemikalien wie beispielsweise Glyphosat (Dawson 1996), heißer organischer Schaum (Bridge 2005), Ausdunkeln (Wilton-Jones 2005), und der Einsatz herbivorer Fische (Dawson und Warman 1987) versucht. Keine dieser Methoden war langfristig erfolgreich. Ob eine Bekämpfung erfolgreich verlaufen kann, hängt stark von den lokalen Standortfaktoren ab (Leach und Dawson 2000; van der Loop et al. 2018, 2022).

Im Untersuchungsgebiet kam *Crassula helmsii* 2001/2002 nur auf Norderney im Südstrandpolder vor. Bewachsen waren der zentral gelegene See und die Uferbereiche südlich davon (Abbildung 5). Der Erstnachweis für die Ostfriesischen Inseln erfolgte im Anfang der 2000er Jahre ebendort (Feder 2003). Auf Wangerooge wurde das Nadelkraut 2017 in einem der Eisteiche westlich vom Inselort entdeckt (Prinz und Freund 2018). Im Sommer 2021 konnte in einem benachbarten Gewässer ein Bewuchs mit dem Nadelkraut festgestellt werden (Abbildung 21).

Artensteckbrief für *Senecio inaequidens* DC.

Senecio inaequidens DC., auch Schmalblättriges Greiskraut genannt, ist ein gelbblühender Halbstrauch aus der Familie der Asteraceae (Abbildung 6). Die Blätter sind 1 - 4 mm breit, linealisch bis schmal-lanzettlich und an den Rändern fein gesägt bis gelappt und am Grund halb stängelumfassend. Die Köpfe sind zwischen 1,8 - 2,5 cm im Durchmesser und reichlich vorhanden (Jäger 2017). Die an der Basis verholzenden Pflanzen stammen ursprünglich aus Südafrika und kommen dort vom Flachland bis zu einer Höhe von 2.850 m über NN vor (Heger und Böhmer 2005; Lachmuth et al. 2018). Häufig ist das Greiskraut in konkurrenzarmen, natürlichen sowie anthropogen gestörten Habitaten wie felsigen Steilhängen, Kiesbetten von Flüssen, trockenen Weiden oder an Straßenrändern zu finden (Lachmuth et al. 2018).

Die Einfuhr von *S. inaequidens* ist eng mit der Wollindustrie verbunden und erfolgte über Samen, die mit Wollimporten zwischen dem Ende des 19. und Anfang des 20. Jahrhunderts nach Europa gelangten. Einer der ersten Funde war 1896 in der Umgebung einer Wollwäscherei in der Nähe des Bremer Überseehafens. In Hannover-Döhren wurde im Jahr 1889 eine unbekannte Greiskrautart an einer Wollkämmerei gefunden, welche sich später als *S. inaequidens*

Theoretische Grundlagen und Definitionen

herausstellte (Kuhbier 1977). In anderen Ländern stammen die Erstdnachweise ebenfalls aus Gegenden, die für ihre wollverarbeitende Industrie bekannt waren, wie 1928 im schottischen Edinburgh oder 1922 im belgischen Liège. Nicht immer gelang es den nach Europa importierten Samen, überlebensfähige Pflanzen hervorzubringen, die mit den lokalen Umweltbedingungen zurechtkamen. So konnte *S. inaequidens* zwar 1939 im niederländischen Tilburg gefunden werden, jedoch konnte sich die Art dort nicht etablieren (Ernst 1998). Zunächst blieben die Pflanzen lokal in der Umgebung der wollverarbeitenden Betriebe. Seit 1950 allerdings ist eine Ausbreitung in Süd-, West- und Mitteleuropa entlang von Verkehrswegen zu beobachten (Radkowotsch 1997; Ernst 1998; Lachmuth et al. 2011).



Abbildung 6: *Senecio inaequidens*-Bestand auf der Spiekerooger Ostplate.

Diese Ausbreitung verlief zunächst langsam, veränderte sich aber nach dem Ende einer Lag-Phase in den 1970er und 1980er Jahren so drastisch, dass erste Massenvorkommen beschrieben wurden (Kuhbier 1977; Ernst 1998). Werner et al. (1991) kamen zu dem Schluss, dass eine solche schnelle und massenhafte Ausbreitung noch bei keiner anderen Art beobachtet werden konnte. Die beiden Ausbreitungszentren in Deutschland lagen in Nordrhein-Westfalen und Bremen (Bornkamm 2002), bis heute kommt die Art in fast ganz Deutschland vor (BfN 2013). *Senecio inaequidens* konnte bisher in einer Vielzahl von Lebensräumen mit einer breiten Amplitude von Substrateigenschaften (Werner et al. 1991) und diversen klimatischen Bedingungen (Vacchiano et al. 2013) nachgewiesen werden. Zu den Lebensräumen gehören Ruderalstandorte wie Bahnanlagen, Brachflächen, Abraumhalden und Baustellen (Böhmer 2001), landwirtschaftliche Nutzflächen (López-García und Maillet 2005), gestörte Wiesen (Bornkamm 2002) sowie naturnahe Standorte wie Windwurfflächen in Wäldern (Werner et al. 1991) oder natürliche Standorte an Flussufern (Vacchiano et al. 2013), auf Flussschotterbänken (Schmitz und Werner 2000), Felsen und Küstendünen (Heger und Böhmer 2005).

Für die schnelle und massenhafte Ausbreitung können mehrere Faktoren eine Rolle gespielt haben. Die Ausbreitung erfolgt hauptsächlich anemochor entlang von Straßen und Schienen. Die Luftverwirbelungen von Kraftfahrzeugen und Zügen transportieren die Früchte über große Distanzen (Radkowotsch 1997). Ob die Ausbreitung der letzten Jahrzehnte durch die zeitgleiche beobachtete Klimaerwärmung (IPCC 2015) hervorgerufen wurde ist unklar. Mehrere Autoren sehen einen Zusammenhang zwischen der Zunahme von Fundorten und einer Serie von warmen, trockenen Sommern und milden Wintern (vgl. Büscher und Loos 1993; Griese 1996; Ernst 1998; Heger und Böhmer 2005). Die Wintertemperaturen in Europa galten als kritische Schwelle im Lebenszyklus von *S. inaequidens* und als Ausbreitungsbarriere ins kontinentale Europa, da die Art empfindlich auf lange Winter und strenge Fröste reagiert (Ernst 1998). Die beobachtete Ausbreitung vom subatlantischen Westeuropa ins subkontinentale Mitteleuropa wurde deshalb als Folge der milder werdenden Winter gedeutet (Griese 1996). Die Rekonstruktion der Einwanderungswege ergab aber, dass die heutigen mitteleuropäischen Populationen von Individuen abstammen, die an ihren Einführungsstellen mildere Wintertemperaturen als in den Ursprungsregionen in Südafrika vorfanden. Demnach ist eine Ausbreitung in Richtung Mitteleuropa eher als eine Annäherung an die Klimabedingungen der Herkunftsregion zu werten (Lachmuth et al. 2010). Unabhängig davon hat sich der Blühzeitpunkt in Europa verschoben. In Afrika blüht *S. inaequidens* von August bis Oktober. Die ersten Blüten hierzulande können bereits im Mai gefunden werden und die Art blüht bis in den Dezember hinein. In Europa können sogar zwei auffällige Blühphasen, eine Hauptblühphase im Juli und eine schwächere im September und November, beobachtet werden (Kuhbier 1996; Ernst 1998; Lachmuth et al. 2010). Ernst (1998) erklärt die Verlängerung der Blütezeit bis in den Dezember als Anpassung an das atlantische Klima. Dabei kann jedes Individuum innerhalb einer Blühzeit zwischen 10.000 (López-García und Maillet 2005) und 280.000 (Lachmuth et al. 2018) Achänen erzeugen. Diese wiederum können noch in derselben Vegetationsperiode den gesamten Reproduktionszyklus aus Keimung, Blütenbildung, Bestäubung und Fruchtbildung durchlaufen oder 30 - 40 Jahre keimfähig bleiben (Heger und Böhmer 2005). Mit diesem enormen Reproduktions- und Ausbreitungspotenzial sowie der Fähigkeit, große Dominanzbestände zu bilden, stellt *Senecio inaequidens* eine mögliche Bedrohung für einheimische Arten und wertvolle Biotope dar (Heger und Böhmer 2005; López-García und Maillet 2005; Lachmuth et al. 2010). In Deutschland wird die Art deshalb auf der Beobachtungsliste potenzieller invasiver Arten geführt (Nehring et al. 2013).

Nach Bröring et al. (1993) konnte die Art im Untersuchungsgebiet bis 1993 nicht nachgewiesen werden. Im Jahr 1996 gilt sie aber auf allen Ostfriesischen Inseln als etabliert (Kuhbier and Weber 2003). Im Jahr 2001/2002 konnten auf Spiekeroog 21, auf Wangerooge sechs (Abbildung 7) und

auf Mellum ein Vorkommen gefunden werden. Damit kommt *S. inaequidens* zwar auf allen betrachteten Inseln vor, die Individuenanzahl wird aber als gering eingeschätzt.



Abbildung 7: Verbreitung von *Senecio inaequidens* auf Spiekeroog und Wangerooge in den Jahren 2001/2002 (Hahn 2006), Luftbilder NLPV (2016).

Artensteckbrief für *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid.

Campylopus introflexus (Hedw.) Brid., auch Kaktusmoos genannt, ist ein gelbliches bis olive-grünes Moos, welches zur Familie der Dicranaceae gehört. Die Blätter sind 4 - 6 mm lang, lanzettlich und an den Enden mit für die Art typischen Glashaaren ausgestattet, welche in der Regel um 90° abgeknickt sind (Abbildung 8a). Die Seta ist 7 - 12 mm hoch und gelblich bis bräunlich. Die gebildeten Sporenkapseln sind braun, 1,5 mm groß und leicht asymmetrisch nachdem die Sporen entlassen wurden. Die Pflanzen werden 0,5 - 10 cm hoch und bilden häufig dichte Matten aus (Frahm und Frey 2004; Klinck 2010). Ursprünglich war *C. introflexus* auf der südlichen Hemisphäre im südlichen Teil von Südamerika, Südafrika, Australien und auf diversen Inseln im pazifischen Ozean verbreitet (Gradstein und Sipmann 1978; Klinck 2010).

Der Erstnachweis außerhalb des Herkunftsgebietes erfolgte 1941 in England (Richards 1963). Die ersten beiden Funde auf dem europäischen Festland wurden in Frankreich im Jahr 1954 gemacht. Nach Stormer (1958) aus Frahm (1972) erfolgte der Erstnachweis in Menez-Hom in der Bretagne, während Hahn (2006) den Erstnachweis in Fontainebleau in der Nähe von Paris sieht. Seit den Funden in Frankreich konnte sich das Moos nach Island, von Norwegen bis in die baltischen

Staaten, sowie von dort bis in die Türkei und nach Italien und die mediterranen Inseln bis nach Portugal ausbreiten. Ebenfalls sind Funde auf den Azoren, den Kanarischen Inseln und in Nordamerika bekannt (Frahm 1970; Sérgio und Séneca 1997; Klinck 2010; Jukonienè et al. 2015).



Abbildung 8: a) Nahaufnahme von *Campylopus introflexus* von Maike Isermann aus Klinck (2009), b) Fragmentierter *Campylopus introflexus*-Bestand auf Spiekerroog.

Die Lebensräume, welche *C. introflexus* in Europa besiedelt, sind den Habitaten in den Herkunftsgebieten sehr ähnlich. An der Nordseeküste sind besonders trockene, gestörte und ungestörte Graudünen mit einem pH-Wert zwischen 4 und 6 und einer leichten organischen Auflage betroffen (Klinck 2010). Der pH-Wert spielt eine entscheidende Rolle bei der Ausbildung von Dominanzbeständen. Für die Küstenlebensräume sind Dominanzbestände im pH-Bereich von 3,5 - 4,5 dokumentiert. Bei höheren pH-Werten nimmt die Deckung von *C. introflexus* ab, es wurden Standorte bis pH 8,2 nachgewiesen (Hobohm 1993; Biermann und Daniëls 1997). Nach Berg (1985) ist das Vorhandensein von offenen Stellen für eine erfolgreiche Besiedlung entscheidend. Das Kaktusmoos ist eine photophile Art welche in der Regel auf voll besonnten Standorten vorkommt (Berg 1985). Es verträgt die Beschattung von Bäumen besser als die von krautigen Arten oder Gräsern. Die Beschattung von niedrigen Gehölzen, wie sie *im Hiercio-Empetrum* auf den Nordhängen von Graudünen vorherrscht, wird gemieden (Hahn 2006). In Laborversuchen konnte gezeigt werden, dass das Kaktusmoos über eine Salztoleranz verfügt und die Bedeckung mit Sand nicht verträgt (Moore und Scott 1979), wobei eine Übersandung mit 2 mm Sand über vier Monate nicht ausreicht, um das Moos dauerhaft zu schädigen, da es eine sehr hohe Regenerationsfähigkeit besitzt (Hasse 2005). Neben der Verbreitung auf sauren Sanden wurden auch Standorte auf Torf, Kies, Totholz, Hausdächern und in der Nähe von aktiven Vulkanen gefunden (van der Meulen et al. 1987; Klinck 2010; Żarnowiec et al. 2019).

Theoretische Grundlagen und Definitionen

Die Ausbreitung und Reproduktion erfolgt leicht mittels Pflanzenfragmenten oder per Sporen, diese wiederum sind mit 10 -14 µm sehr klein (Söderström 1992). Durch das Abbrechen von Pflanzenteilen und durch Windverfrachtung kann unter günstigen Ausgangsbedingungen eine lokale exponentielle Ausbreitung erfolgen (Biermann 1997). Es wurden auch langsamere, dafür stetige Zunahmen im Bewuchs beobachtet (Daniëls und Krüger 1996). Durch sehr trockene Sommer bzw. Winter zerbricht der Moosteppich in Fragmente (Abbildung 8b), welche wiederum leicht mit dem Wind verteilt werden können (Equihua und Usher 1993). Die Sporen haben hingegen für die großräumige Verbreitung, über mehrere hundert Kilometer ein enormes Potenzial. Die Ausbreitungsdynamik und Erfolg können bei sehr ähnlichen Standorten durchaus unterschiedlich verlaufen (Daniëls und Krüger 1996). Mit der Zeit ist *C. introflexus* in der Lage, in den betroffenen Gebieten eine fast vollständige Bedeckung zu erreichen. An einigen Standorten konnte dagegen ein Rückgang des Bewuchses beobachtet werden (Daniëls et al. 2008). Das Besondere ist, dass alte *C. introflexus*-Bestände von Flechten besiedelt und dominiert werden. Ob diese Bestände einen stabilen Zustand darstellen oder eine Sukzession in ein *Violo-Corynephorretum* verläuft, ist nicht bekannt (Hasse und Daniëls 2006; Daniëls et al. 2008).

Der negative Einfluss von *C. introflexus* lässt sich besonders durch die Abnahme der Artenvielfalt und der Evenness feststellen. Durch eine dem Lebensraum untypische Humusakkumulation wird das Mikroklima verändert, was sich wiederum negativ auf die Entomofauna des Bodens auswirkt.



Abbildung 9: Verbreitung von *Campylopus introflexus* auf Spiekeroog und Wangeroog in den Jahren 2001/2002 (Hahn 2006), Quelle Luftbilder: NLPV (2016).

Durch die Verringerung der Strukturvielfalt und des Nahrungsangebotes wandern typische Käfer-, Spinnen- und Heuschreckenarten in angrenzende Lebensräume ab (Vogels et al. 2005; Schirmel 2011; Schirmel et al. 2011; Schirmel und Buchholz 2013; Pehle und Schirmel 2015).

Im Untersuchungsgebiet wurde 1970 *Campylopus introflexus* erstmals auf Langeoog, 1976 auf Spiekeroog, 1977 auf Norderney und erst 1980 auf Wangerooge nachgewiesen (Klinger 1980; Koppe 1971; Gradstein und Sipmann 1978). Seit den Erstnachweisen und den Kartierungen 2001/2002 (Hahn 2006, Abbildung 9) ist dem Moos eine großflächige Ausbreitung gelungen, welche sich in der Einstufung als invasiver Neophyt widerspiegelt.

Kapitel 3 : Material und Methoden

3.1. Die Untersuchungsgebiete im Detail

Die Untersuchungsgebiete lagen auf den Ostfriesischen Inseln Norderney, Spiekeroog und Wangerooge sowie auf der Nordseeinsel Mellum in Nationalpark Niedersächsisches Wattenmeer (Abbildung 10).

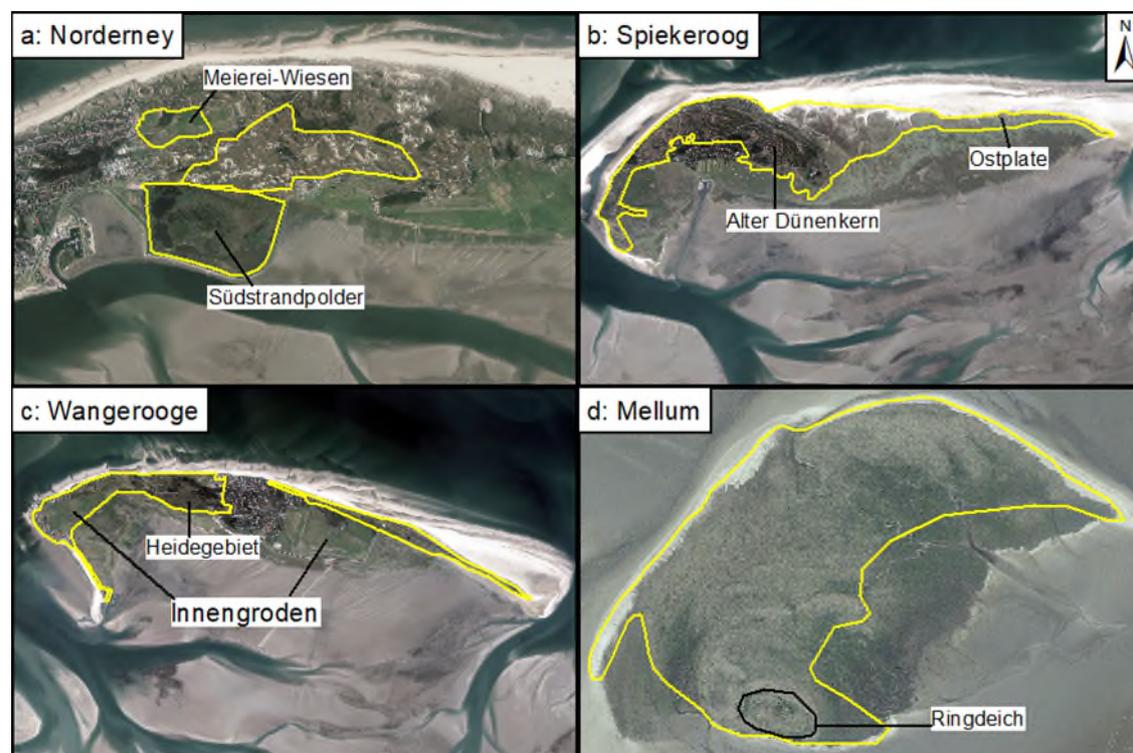


Abbildung 10: Untersuchungsgebiete auf a: Norderney; b: Spiekeroog; c: Wangerooge; d: Mellum. Quelle Luftbilder NLPV (2016).

Das Untersuchungsgebiet auf Norderney umfasste den Südstrandpolder und die nördlich davon gelegenen Grau- und Braundünenzüge sowie die nördlich davon gelegenen Meierei-Wiesen (Abbildung 10a). Auf Spiekeroog umfasste das Untersuchungsgebiet die alten Dünenzüge um den Inselort und die im Osten gelegenen Dünen und höheren Bereiche der oberen Salzwiese auf der Ostplate (Abbildung 10b). Auf Wangerooge wurden die Dünen westlich und östlich vom Inselort untersucht (Abbildung 10c). Auf Mellum wurden neben dem südlich gelegenen Ringdeich weite Teile der oberen Salzwiese und die den Strand umgebenden Dünenzüge untersucht (Abbildung 10d).

Begründung Lage der Untersuchungsgebiete

Die flächenmäßig größte und damit auch die wahrscheinlich individuenreichste Verbreitung von *Senecio inaequidens* und *Campylopus introflexus* fand Hahn (2006) auf Spiekeroog. Einhergehend damit ist das Ausbreitungspotenzial dort besonders hoch. Sollte es seit der Kartierung 2001/2002 nur zu kleinen Veränderungen innerhalb der Standorte gekommen sein, lässt sich eine Entwicklung am besten dort nachweisen, wo ausreichend Individuen vorhanden waren und sind. Zudem sind die Ziellebensräume der Grau- und Braundünen auf Spiekeroog besonders weitläufig ausgeprägt und lassen genügend Raum für eine mögliche Ausbreitung der Arten. Um beurteilen zu können, ob diese mögliche Ausbreitung einen generellen Trend darstellt oder inselspezifisch ist, wurde die Insel Wangerooge mit gleichen Methoden untersucht. Der Bestand von *S. inaequidens* und *C. introflexus* war auf Wangerooge vergleichbar mit der Verbreitung auf Langeoog oder Juist und steht in dieser Arbeit stellvertretend für die Inseln mit einem geringen Vorkommen dieser beiden Arten. Wangerooge ist zudem wegen seiner Vielzahl von Kleinstgewässern ein potenzielles Verbreitungsgebiet für *Crassula helmsii* und eine Risikoanalyse dieser Gewässer wäre hilfreich für ein eventuell notwendig werdendes Management. Die Untersuchungen der Umweltparameter zu *Crassula helmsii* wurden, bedingt durch die einzig bekannten Vorkommen zu Beginn dieser Arbeit, auf Norderney durchgeführt. Außerdem sollte in einem Teilgebiet der Grau- und Braundünenbereiche auf Norderney die Verbreitung von *Campylopus introflexus* aufgenommen werden, denn im Gegensatz zu Spiekeroog und Wangerooge weist Norderney einen hohen Kaninchenbesatz in diesem Teilgebiet auf. Mellum wurde als Untersuchungsgebiet ausgewählt, um die Entwicklung der Neophytenbestände auf einer unbewohnten Insel aufzuzeigen. Mellum repräsentiert einen Ort, der historisch weder durch Landnutzung noch durch Tourismus geprägt wurde, außerdem sind Mellums Genese und Alter mit denen der westlichen Inselteile von Spiekeroog und Wangerooge vergleichbar.

3.2. Datengrundlage

Neben den eigenen Arbeiten wurden von Riedle (2019), Reiff (2019), Temme (2019), Schmidt (2019), Wißmann (2019), Schulz und Meyer (2021) Kartierungen auf Norderney, Spiekeroog, Wangerooge sowie auf Mellum durchgeführt. Zusätzlich wurden von Schmidt (2019), Sprötge (2020), Schulz and Meyer 2021) und (Meyer 2022) Vegetationsaufnahmen auf Spiekeroog und Wangerooge erhoben. Die Umweltparameter wurden durch Messungen von Temme (2019), Schmidt (2019), Sprötge (2020), Kroth (2021) und (Schulz 2021) ergänzt. Am Festland wurden Kartierungen und Messungen von (Holzapfel 2022) zur *Crassula helmsii* durchgeführt. Die

Laborversuche zu *Crassula helmsii* wurden von und (Morschett 2019) und zu *Senecio inaequidens* von Disselhoff (2021) durchgeführt. Am Festland wurden die Kartierungen von (Kröger 2020), Schlüter (2021) und Sindermann (2021) durchgeführt. Die hier aufgeführten Arbeiten wurden im Rahmen dieser Arbeit mit konzipiert, betreut sowie bei der Erhebung und Auswertung der Daten unterstützt. Darüber hinaus wurde ein Teil der Untersuchungsergebnisse zu *Crassula helmsii* bereits in Prinz et al. (2019) veröffentlicht.

3.3. Kartierung der Neophytenbestände im Untersuchungsgebiet

Die Erfassung der aktuellen Verbreitung von *Senecio inaequidens* und *Campylopus introflexus* fand in den Jahren 2018 und 2019 auf Spiekeroog und Wangerooge statt. Dafür wurden die Untersuchungsgebiete der Inseln zwischen Juni und September systematisch abgelaufen und jeder Fund der Zielarten dokumentiert. Zusätzlich wurden im Jahr 2021 die Vorkommen von *Campylopus introflexus* auf Norderney und im Jahr 2015 die Verbreitung von *Crassula helmsii* auf Norderney kartiert. Die Bestände der Zielarten wurden, je nach Größe und Wuchsform, entweder als Punkt- oder Flächenvorkommen aufgenommen.

Zum Erfassen der Funde wurden Karten mit Luftbild (Maßstab 1:2.500 oder 1:5.000) oder GPS-Gerät (Mobile Mapper, Genauigkeit 0,8 bis 2 m, bei *Crassula helmsii* D-GPS, Genauigkeit 2 cm) genutzt. Für jedes Punktvorkommen wurde die Individuenanzahl kategorisiert (Tabelle 2).

Tabelle 2: Schätzskala zur quantitativen Kategorisierung der Individuen eines Vorkommens (NLWKN).

Kategorie	Individuenanzahl
1	1
2	2-5
3	6-25
4	26-50
5	51-100
6	>100
7	>1000
8	>10.000

Für die Kartierung von *Campylopus introflexus* wurde von dieser Methodik abgewichen. Vorkommen von unter einem Quadratmeter wurden als Punktvorkommen aufgenommen. Bei größeren Vorkommen wurden die Flächen in den Karten markiert oder die Fläche mittels GPS als Polygon aufgenommen. Zusätzlich wurden, wie bei Hahn (2006), die Flächen ab einer

Artmächtigkeit von 75 % als „dominant“ und bei einer Artmächtigkeit von unter 75 % als „nicht dominant“ klassifiziert.

Vegetationsaufnahmen

Um die Vergesellschaftung der Zielarten zu erfassen, wurden klassische Vegetationsaufnahmen durchgeführt (Dierschke 1994). Die Standorte wurden dafür präferenziell gewählt und sollten neben einer möglichst hohen Diversität in der Artenmächtigkeit auch eine möglichst große Anzahl an verschiedenen Lebensräumen abdecken (Abbildung 11). Die Aufnahmen für *Senecio inaequidens* wurden 2018 auf Spiekeroog, für *Campylopus introflexus* 2019 und 2021 auf Spiekeroog und 2021 auf Wangerooge und für *Crassula helmsii* 2015 auf Norderney erhoben.

Dafür wurden alle höheren Pflanzen auf einer ca. 4 m² großen Aufnahme­fläche nach Möglichkeit bis zum Art­niveau bestimmt und nach der Nomenklatur von (Jäger 2017) benannt. Die Artmächtigkeit wurde bei den Aufnahmen innerhalb der *Crassula helmsii*- und *Senecio inaequidens*-Bestände nach den erweiterten Skalen von (Braun-Blanquet 1964) abgeschätzt (Tabelle 3).

Tabelle 3: Verwendete Schätzskala zur Bestimmung der Artmächtigkeit in den Vegetationsaufnahmen für *Senecio inaequidens* und *Crassula helmsii*.

Artmächtigkeitsklasse	Individuenanzahl bzw. Deckungsgrad (nach Braun-Blanquet (1928) und Barkmann et al. (1964))	Mittlerer prozentualer Deckungsgrad (Dierschke 1994)
r	1 Individuum	0,1 %
+	2-5 Individuen, mit weniger als 5 % Deckung	0,5 %
1	6-50 Individuen, mit weniger als 5 % Deckung	2,5 %
2	Individuenzahl beliebig, 5-25 % Deckung	15,0%
3	Individuenzahl beliebig, 26-50 % Deckung	37,5 %
4	Individuenzahl beliebig, 51-75 % Deckung	62,5 %
5	Individuenzahl beliebig, 76-100 % Deckung	87,5 %

Für diese Vegetationsaufnahmen von *Senecio inaequidens* und *Crassula helmsii* wurden Kryptogamen (mit der Ausnahme von *Polypodium vulgare*) nicht bis zur Art oder Gattung bestimmt, sondern lediglich in Moose und Flechten differenziert.

Für die Untersuchungen von *Campylopus introflexus* wäre dies nicht ausreichend gewesen, um eine Veränderung in der floristischen Zusammensetzung der Bestände aufzuzeigen. Auch wäre eine Vergleichbarkeit mit anderen Studien problematisch. Moose und Flechten wurden in diesen Vegetationsaufnahmen daher, wenn möglich, bis zur Art bestimmt und nach der Nomenklatur von (Frahm and Frey 2004) benannt. Die Artmächtigkeit wurde mittels der Schätzskala nach (Londo

Material und Methoden

1976) bestimmt (Tabelle 4). Zusätzlich wurde auf allen Flächen die minimale, durchschnittliche und maximale Vegetationshöhe aufgenommen.

Tabelle 4: Verwendete Schätzskala zur Bestimmung der Artmächtigkeit in den Vegetationsaufnahmen für *Campylopus introflexus* nach Londo (1976).

Artmächtigkeitsklasse	Intervall (%)
.1	<1
.2	1-3
.4	3-5
1	5-15
2	16-25
3	26-25
4	36-45
5	46-55
6	56-65
7	66-75
8	76-85
9	86-95
10	95-100

Für *S. inaequidens* wurden auf Spiekeroog wurden 36 Standorte mit und 33 Standorte ohne und für *C. introflexus* auf Spiekeroog und Wangerooge 63 Standorte mit und 47 Standorte ohne untersucht. Auf Norderney 24 Standorte mit *C. helmsii* untersucht (Abbildung 11).

Ergänzungen

Die Vegetationsaufnahmen für *Senecio inaequidens* wurden um folgende Vitalitätsparameter ergänzt: Anzahl der *S. inaequidens*-Individuen, Anzahl der Blütenstängel von *S. inaequidens* und die maximale Wuchshöhe. Die Flächenauswahl erfolgte präferenziell im Gelände.

Die Aufnahmestandorte von *Campylopus introflexus* wurden zudem feiner in die Kategorien „Standorte 2002 & 2018“ und „Standorte 2018“ unterteilt. So konnte die Vegetation in unterschiedlich alten *Campylopus introflexus*-Stadien erfasst werden. Außerdem wurden die Absenzflächen in „Verschwunden“ und in „Absenz“ untergliedert. An den „verschwundenen“ Standorten war *C. introflexus* in der Kartierung von Hahn (2006) noch zu finden, im Jahr 2018 nicht mehr. Auf den als „Absenz“ klassifizierten Standorten, konnten auf Grundlage der vorliegenden Daten, bisher kein Bewuchs durch *C. introflexus* festgestellt werden. Diese Standorte stellen den potenziell natürlichen Bewuchs dar und dienen als Referenzfläche für die Vergleiche. Die Stichprobengröße war in allen Gruppen ähnlich. Die Auswahl der Flächen im Gelände erfolgte präferenziell.

3.4. Revisionskartierung der Neophyten Flora auf Wangerooge und Mellum

Die systematische Erfassung der gesamten Neophyten-Flora erfolgte im Sommer 2019 auf Wangerooge und Mellum in den Untersuchungsgebieten aus Abbildung 10c und Abbildung 10d. Auf Wangerooge wurden die Primär-, Weiß-, Grau- und Braundünen sowie die Heidegebiete und die beiden Innengroden kartiert. Außerdem wurden im Inselort Funde in der straßenbegleitenden Flora, nicht aber in Gärten und Parks dokumentiert. Auf Mellum wurde die Erhebung auf die Bereiche Strand, Primär-, Weiß- und Graudüne, die Übergänge zur oberen Salzwiese sowie den Bereich innerhalb des Ringdeiches und auf den Ringdeich selbst beschränkt.

3.5. Erfassung der Neophyten Flora auf dem Festland

Die Erfassung der Neophytenflora auf dem Festland erfolgte im Sommer 2020 in den Orten Carolinensiel, Hooksiel und der Stadt Wilhelmshaven. Um dieses sehr große und diverse Untersuchungsgebiet in seiner Gesamtheit erfassen zu können, wurde ein gemischter Ansatz aus zufälligen und präferenziellen Untersuchungstransekten gewählt. Die Grundlage für die Verteilung der Transekte bildete die Einteilung der Landnutzung in folgende Kategorien: Landwirtschaft, Tourismus und Verkehr, Siedlung und Gewerbe sowie Industrie und Gewerbe. Die Probepunkte wurden anteilig auf die Gesamtfläche der verschiedenen Landnutzungskategorien aufgeteilt und zur Hälfte zufällig und zur anderen Hälfte präferenziell gewählt. In Carolinensiel wurden so 157 Standorte, in Hooksiel 188 Standorte und in Wilhelmshaven 400 Standorte erfasst. Jeder Standort bestand aus einem 100 m langen Transekt, welches unter Dokumentation jedes Neophytenfundes abgelaufen wurde. Eine ausführliche Beschreibung der Methode findet sich in (Sindermann 2021).

3.6. Präsenz- und Absenzuntersuchungen

Für die detaillierte Betrachtung der Umweltparameter aller Zielarten wurden an den Präsenz- und Absenzstandorten relevant erscheinende Umweltparameter untersucht (Tabelle 5). Für *Senecio inaequidens* und *Campylopus introflexus* wurden die Probennahmen auf Spiekeroog in den Jahren 2018 und 2019 durchgeführt und entsprachen den Standorten für die Vegetationsuntersuchung (Abbildung 11). Für *Crassula helmsii* wurden 2015 auf Norderney und 2018 und 2021 auf Wangerooge Standorte genauer untersucht. Auf Norderney wurden 54 Präsenz- und 50 Absenzstandorte mit dem Sample Design Tool in ArcMap von Buja (2016) mittels einer geschichteten Zufallsstichprobe festgelegt (Abbildung 12). Dafür wurde das größere Gewässer im Südstrandpolder in mehrere Abschnitte unterteilt, kleinere Gewässer bildeten einen eigenen Abschnitt. Die Anzahl der Probepunkte wurde basierend auf der relativen Verteilung aller Präsenzpunkte verteilt, pro Abschnitt musste nach Möglichkeit ein Präsenz- und Absenzpunkt

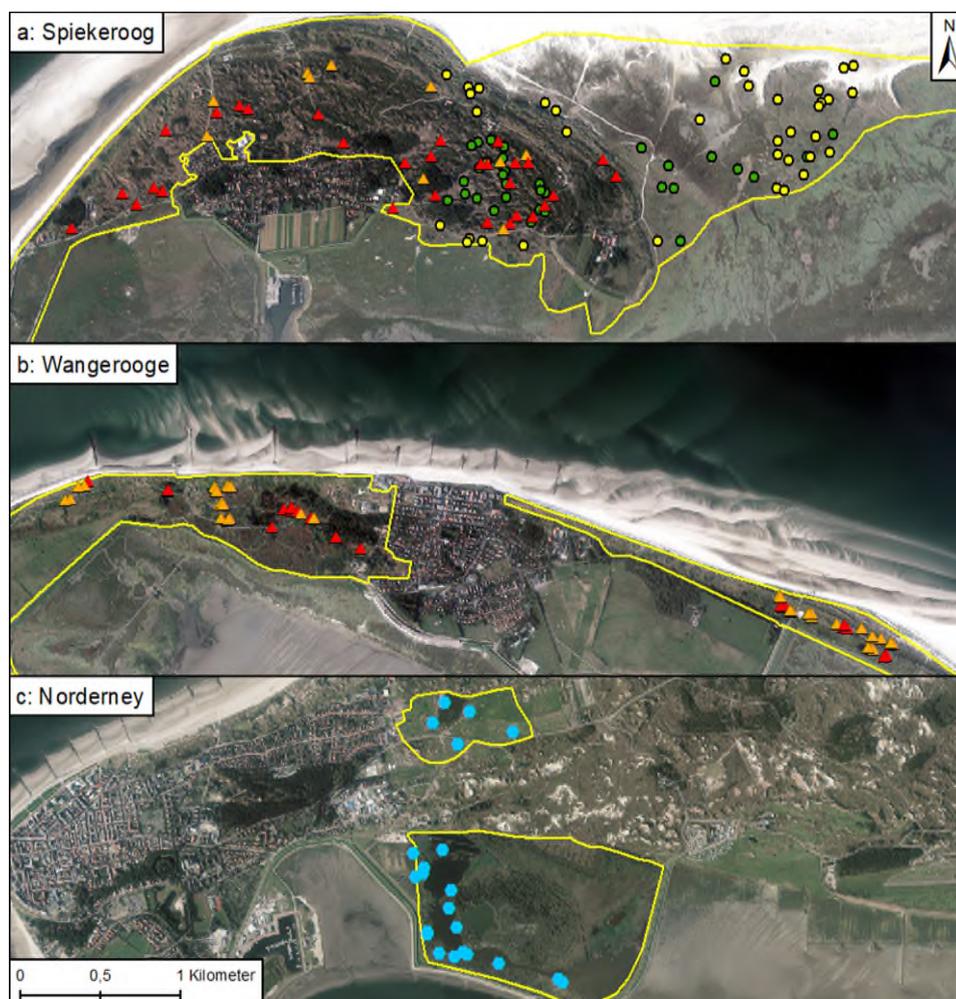


Abbildung 11: Standorte der Vegetationskartierungen auf Spiekeroog, Wangerooge und Norderney. Gelbe Kreise: Präsenz *Senecio inaequidens*, grüne Kreise: Absenz *Senecio inaequidens*; rote Dreiecke: Präsenz *Campylopus introflexus*, orange Dreiecke Absenz *Campylopus introflexus*; blaue Fünfecke: Präsenz *Crassula helmsii*. Datengrundlage: Prinz et al. (2019), Schmidt (2019), Sprötge (2020). Luftbilder: NLPV (2016).

liegen. Bei den Gewässern auf den Meierei-Wiesen war es nicht immer möglich einen Abzensepunkt zu finden.

Tabelle 5: Bestimmte Umweltparameter an Präsenz- und Abzensestandorten der Zielarten.

Zielart	Bestimmte Umweltparameter
<i>Crassula helmsii</i>	Bodenleitfähigkeit, Boden-pH-Wert, Korngrößenverteilung, Glühverlust, Beleuchtung, Im Gewässer: Nitrat-, Nitrit- und Phosphatgehalt, pH-Wert und Leitfähigkeit
<i>Senecio inaequidens</i>	pH-Wert, Bodenleitfähigkeit, Kohlenstoff- und Stickstoffgehalte, Korngrößenverteilung
<i>Campylopus introflexus</i>	pH-Wert, Bodenleitfähigkeit, Kohlenstoff- und Stickstoffgehalte

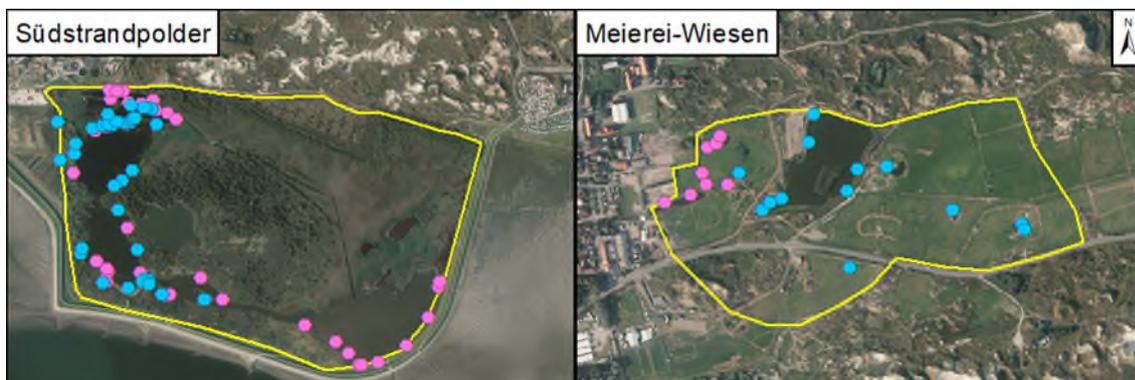


Abbildung 12: *Crassula helmsii* Präsenz- und Abzensestandorte auf Norderney im Südstrandpolder und auf den Meierei-Wiesen; blau = präzens, rosa = absenz. Luftbild: NLPV(2016).

Nach einem *Crassula helmsii*-Fund 2017 in einem der Eisteiche auf Wangerooge (Prinz und Freund 2018) wurden im Sommer 2018 der Eisteich und die angrenzenden Gewässer genauer untersucht. Diese Untersuchungen wurden 2021 wiederholt und um zusätzliche Gewässer erweitert.

Bestimmung des Boden pH-Wertes und der Boden-Leitfähigkeit

Zur Messung des pH-Wertes und der Leitfähigkeit im Boden wurden 20 ml vollentsalztes Wasser in einem Probengefäß vorgelegt und mit 20 ml Probe aus den oberen Zentimetern des Bodens versetzt und gut geschüttelt. Anschließend wurden die beiden Parameter mit einem temperaturkompensierenden pH- und Leitfähigkeitsmessgerät (bis 2019 mit dem pH/Cond 340i, Firma WTW, ab 2019 mit dem Seven Duo Pro, Firma Mettler Toledo und den Sonden: InLab 738-ISM, InLabExpert Pro-ISM) gemessen. Die Leitfähigkeit wurde in einem gut durchmischten Zustand bestimmt, während der pH-Wert nach dem Trennen der festen und wässrigen Phase in der Flüssigkeit gemessen wurde.

Bestimmung des Glühverlustes

Für die Bestimmung des Glühverlustes wurden die Oberbodenproben zunächst bei 90°C bis zur Gewichtskonstanz getrocknet. Anschließend wurde die Probe homogenisiert und auf fünf Replikate mittels Feinwaage auf jeweils 5 g aufgeteilt. Darauffolgend wurden die Teilproben für fünf Stunden bei 525°C verglüht. Aus dem Gewichtsunterschied zwischen dem Ausgangsgewicht und dem Rückstand nach dem Verglühen wurde der Glühverlust bestimmt. Er gibt Hinweise auf den Gehalt an organischer Substanz einer Probe, da diese im Zuge des Verglühens in Kohlenstoffdioxid umgesetzt wird und ausgast. Zu beachten ist, dass bei solch hohen Temperaturen Kristallwasser aus eventuell vorhandenen Tonmineralen entweicht und somit das Ergebnis leicht verfälscht wird (Schlichting et al. 1995).

Bestimmung der der Korngrößenverteilung

Die Korngrößenzusammensetzung des Bodens wurde mittels Nassmessung in einem Laser-Streulichtspektrometer (LA-950, Firma HORIBA) bestimmt. Die Proben wurden zunächst von allen Wurzelresten befreit und über einem 2 mm Sieb gesiebt, um ggf. größere Muschelschalenstücke zu entfernen. Organische Bestandteile, die die Messung verfälscht hätten, wurden durch Zugabe von 30-prozentigem Wasserstoffperoxid aufoxidiert (Einwirken ggf. mehrere Stunden und anschließendes Erwärmen). Es wurde so lange Wasserstoffperoxid hinzugefügt, bis keine Gasbildung mehr zu beobachten war. Im Anschluss wurden die Proben mit destilliertem Wasser in Plastikröhrchen überführt und bis zur Messung darin aufbewahrt. Zum Entfernen der überschüssigen Flüssigkeit wurde eine Zentrifuge verwendet. Um eventuelle Tonagglomerate aufzulösen wurden die Proben in einer 2-prozentigen Natriumpolyphosphatlösung für zwei Stunden überkopfgeschüttelt. Für die eigentliche Messung wurde eine Suspension aus der vorbehandelten Probe und vollentsalztem Wasser hergestellt. Für wenige Proben musste zum Herstellen der Suspension zur Messung der Korngrößenverteilung auf Probenmaterial aus der Bestimmung des Glühverlustes zurückgegriffen werden.

Bestimmung der Kohlenstoff und Stickstoffgehalte

Das C/N-Verhältnis ist ein Maß, um die biologische Aktivität eines Bodens zu beschreiben, denn der Gehalt an organischem Kohlenstoff und organischem Stickstoff liefert Hinweise auf die Bodenqualität und damit auf die Bodenfruchtbarkeit (Kuntze et al. 1994). Bis zu ihrer Verarbeitung wurden die Proben tiefgefroren. Zur Vorbereitung des Messverfahrens wurden sie sehr fein

gemörsert und anschließend über Nacht bei 105°C getrocknet. Die Bestimmung des Gesamtkohlenstoff- und Stickstoffgehaltes erfolgte an 2 – 3 mg Probenmaterial in einem nach der Verbrennungsmethode arbeitenden Analysator (FlashEA 1112 Series NC Soil Naalyzer, Firma Thermo Fisher Scientific). Für die Bestimmung des organisch gebundenen Kohlen- und Stickstoffes wurde eine Teilprobe vom ca. 50 mg mit Salzsäure versetzt und erneut mit dem Analysator gemessen. Aus der Division der beiden Gehalte ergibt sich das C/N-Verhältnis.

3.7. Arbeiten im GIS

Die für Darstellung der Ergebnisse wurden die Abbildungen und Karten mit ArcMap in der Version 10.8 g erstellt (ESRI 2021). Zur zufälligen Probepunkt Auswahl wurde das Sample Design Tool in der von Buja (2016) genutzt.

Außerdem wurden die für die Umweltparameter: Exposition, Höhe über NN und Hangneigung aus digitalen Höhenmodellen (DGM oder DHM) mit der Auflösung 1x1 m mit den entsprechenden Werkzeugen bestimmt und an den Probepunkten extrahiert. Die digitalen Höhenmodelle wie auch die Luftbilder wurden von der Nationalparkverwaltung Niedersächsisches Wattenmeer zur Nutzung im Rahmen dieser Arbeit zur Verfügung gestellt. (NLPV 2016a, b, c, d).

3.8. Statistische Auswertung und Modellierung

Für die statistische Auswertung wurde die Software R in Version 4.1.2 (R-core Team 2021) sowie die Pakete BiodiversityR (Kindt und Coe 2005), pROC (Robin et al. 2011), PresenceAbsence (Freeman und Moisen 2008) und vegan (Oskanen et al. 2020) sowie zur Erstellung der Grafiken ggplot2 (Wickham 2016), treemapify (Wilkins 2021) und ggpubr (Kassambara 2020) genutzt.

Der erste Schritt bei der Erstellung eines Habitatmodells ist die einzelne Betrachtung der Umweltparameter. Dafür wird zunächst mit einem logistischen Regressionsmodell (generalisiertes lineares Model, GLM, mit logit Linkfunktion) den Einfluss der Umweltvariable auf das Vorkommen der Zielart überprüft. Um diesen Einfluss beschreiben zu können, wurde das R^2 nach Nagelkerke (1991) bestimmt. Im darauffolgenden Schritt wurden die einflussreichen Umweltvariablen (Likelihood-Ratio-Test; $\alpha \leq 0,1$) in einem multiplen Modell zusammengefasst. Dieses Vorgehen modelliert die ökologische Nische auf Grundlage der Präsenz-Absenz-Daten. Als Ergebnis liefert das Habitatmodell eine Vorkommenswahrscheinlichkeit für die Art zwischen 0 und 1. Ob ein Standort nun vom Modell als geeignet klassifiziert wird, ist abhängig vom Schwellenwert.

Material und Methoden

Die Auswahl der Umweltvariablen für das geeignetste Habitatmodell erfolgte über eine rückwärts durchgeführte, schrittweise Variablenauswahl unter Verwendung des Bayes'schen Informationskriteriums (BIC) (Hosmer und Lemeshow 2000). Zuvor mussten Interaktionen zwischen den Umweltparametern ausgeschlossen und die Variablen auf Multikollinearität getestet werden, beides ist wichtig, um die Interpretierbarkeit des Modells zu gewährleisten (Zuur et al. 2007). Das Verfahren für die Modellbildung wurde in Anlehnung Hosmer und Lemeshow (2000) durchgeführt und wird ebendort ausführlich beschrieben.

Um die Modellgüte zu quantifizieren, wurde die Fläche unter der Kurve (AUC) bestimmt (Hanley und McNeil 1982). Die Klassifizierung folgt (Hosmer und Lemeshow 2000), wobei AUC-Werte $\geq 0,7$ als akzeptabel, $\geq 0,8$ als exzellent und $\geq 0,9$ als überragend klassifiziert wurden. Als probabilistisches Gütemaß zur Beschreibung von Vorkommen und Nicht-Vorkommen wurde Cohens Kappa (κ) bestimmt. Die Bewertung erfolgt Landis und Koch (1977): $< 0,0$ keine; $0,001-0,20$ kleine; $0,21-0,40$ ausreichende; $0,41-0,60$ angemessene; $0,61-0,80$ erhebliche oder $0,81-0,99$ fast perfekte Übereinstimmung. Ebenfalls wurde der Anteil korrekter Prognosen (PCC) ermittelt.

Durch das Verwenden aller Datenpunkte zur Modellerstellung werden zu optimistische Gütemaße berechnet (Verbyla and Litvaitis 1989). Um diese Überschätzung zu bewerten, wurde eine interne Validierung mit einem bootstrap-Verfahren mit insgesamt 2.000 Wiederholungen durchgeführt. Mit diesem Verfahren lassen sich der AUC-Wert, das Bestimmtheitsmaß (R^2), Cohens Kappa und der maximale Gesamtfehler (Emax) bestimmt.

Zur Visualisierung der Habitatmodelle wurden die Reaktionskurven je nach Möglichkeit in 2d oder 3d dargestellt. Für eine räumliche Visualisierung wurden, die zuvor im GIS mittels Kriging-Interpolation flächig berechneten Umweltparameter in R mit dem aufgestellten Modell berechnet und anschließend dargestellt.

Weitere statistische Auswertungen

Für die Untersuchungen zu *Campylopus introflexus* wurden die untersuchten Umweltparameter mittels diagnostischer Plots auf Normalverteilung und Varianzhomogenität überprüft. Anschließend wurde eine Varianzanalyse (ANOVA) mit anschließendem Post-hoc-Test durchgeführt und das Ergebnis innerhalb der Boxplots visualisiert.

Außerdem wurde für die Beziehung zwischen dem Deckungsgrad nach Londo und dem pH-Wert für einen Teildatensatz untersucht. Dafür wurde die Normalverteilung und Varianzhomogenität

mittels diagnostischer Plots überprüft. Da beides nicht vorlag, wurde der Rangkorrelationskoeffizient nach Spearman bestimmt.

3.9. Bestimmung der Salz- und Beschattungstoleranz von *Crassula helmsii*

Versuchsaufbau

Die für den Versuch benötigten Pflanzen wurden im Mai 2018 aus einem Bestand im Südstrandpolder auf Norderney entnommen und für vier Wochen im Labor akklimatisiert. Anschließend wurden in jeden zu $\frac{3}{4}$ mit Sand gefüllten Versuchstopf 12 Pflanzen eingesetzt. In jedem Versuchstopf befand sich eine Filterkerze, welche die Messung des Salzgehaltes während des Versuches und einen Wechsel des Wassers erlaubte (Abbildung 13a). Die Pflanzen wurden nach dem Umsetzen mit 0,1prozentiger Lösung des Flüssigdüngers Wuxal gedüngt. Anschließend wurden die Versuchstöpfe für zwei weitere Wochen in das Gewächshaus auf dem Gelände des Institutes für Chemie und Biologie des Meeres in Wilhelmshaven gestellt. Um eine möglichst effiziente Maßnahme zu erproben, wurden die beiden Umweltparameter im Versuch kombiniert und je ein Drittel nicht, zu 30 % und zu 70 % beschattet (Abbildung 13b).

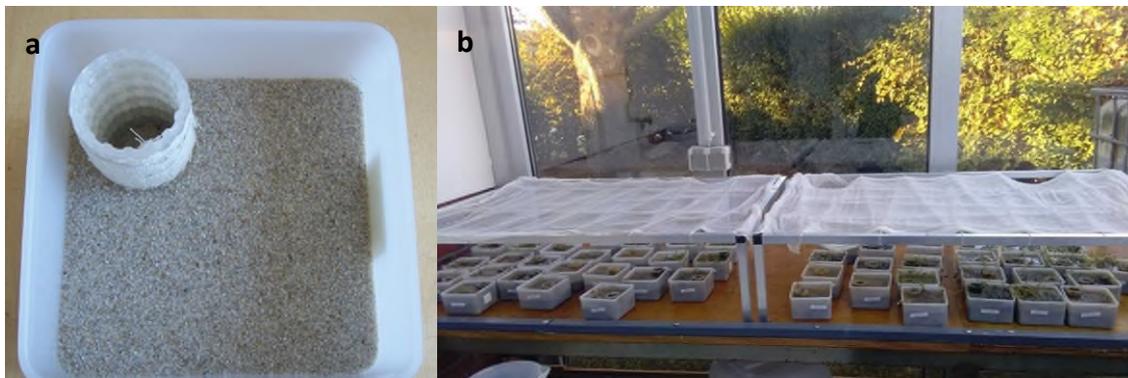


Abbildung 13: Versuchsaufbau zur Bestimmung der Salz- und Beschattungstoleranz von *Crassula helmsii*. a) Versuchstopf mit Filterkerze b) Versuchsaufbau zur 30-prozentigen und 70-prozentigen Beschattung.

Mit Beginn des Versuches wurden folgende Salzkonzentrationen zu je drei Replikaten in den Versuchstöpfen eingestellt: Kontrolle (Leitungswasser; 250 $\mu\text{S}/\text{cm}$), 2000 $\mu\text{S}/\text{cm}$, 4000 $\mu\text{S}/\text{cm}$, 6000 $\mu\text{S}/\text{cm}$, 8000 $\mu\text{S}/\text{cm}$, 10.000 $\mu\text{S}/\text{cm}$, 15.000 $\mu\text{S}/\text{cm}$ und 30.000 $\mu\text{S}/\text{cm}$. Das Salzwasser zum Herstellen der Salzlösung wurde direkt aus der Nordsee in Wilhelmshaven entnommen und lag bei 38.000 $\mu\text{S}/\text{cm}$. Die Salzkonzentrationen in den Töpfen wurden zweimal in der Woche kontrolliert und gewechselt, damit die Salzkonzentration über den Versuch durchgehend konstant blieb. Zweimal die Woche wurden alle Töpfe im Uhrzeigersinn verstellt, damit Randeffekte bei den beschatteten Töpfen ausgeschlossen werden konnten. Die Lichtintensität wurde mittels Hobo

Material und Methoden

Pendant Daten Loggern (Firma Onset) überwacht. Die Versuchsdauer betrug 44 Tage. Nach 7, 14, 28 und 44 Tagen wurden aus jedem Topf drei Pflanzen entnommen, um die relative Wachstumsrate zu bestimmen. An Tag 0 wurde aus 10 Pflanzen das Startgewicht für den Versuch ermittelt. Anschließend wurden die Pflanzenteile für 24 Stunden bei 90°C im Trockenschrank getrocknet und erneut gewogen. Die relative Wachstumsrate wurde wie in Gleichung (1) bestimmt.

$$W = \frac{\ln(W_2) - \ln(W_1)}{(t_2 - t_1)} \quad (1)$$

Dabei ist W_1 das Startgewicht am Tag 1 des Versuches, W_2 das Trockengewicht zur Probenahme t_2 , t_2 Anzahl der Tage seit Versuchsbeginn.

Versuchsauswertung

Der Auswertung liegt folgende Annahme zugrunde; je höher die Salzkonzentration oder die Beschattung ist, desto niedriger ist die relative Wachstumsrate W . Diesen Zusammenhang kann man mittels linearer Regression untersuchen und darstellen. Dafür wurden zunächst die Residuen auf Normalverteilung mittels diagnostischer Plots und Varianzhomogenität mittels Bratlet-Tests überprüft. In jedem untersuchten Fall lag eine Varianzhomogenität vor und da die Annahme der Normalverteilung für die Gruppen Beschattung 30 % und Beschattung 70 % lediglich leicht verletzt wurden, wurde anschließend ein lineares Modell zur Überprüfung des Zusammenhangs zwischen Wachstumsrate und Salzkonzentration berechnet. Um diesen Zusammenhang zu quantifizieren, wurde das R^2 bestimmt.

3.10. Bestimmung der Salztoleranz von *Senecio inaequidens*-Samen

Versuchsvorbereitung

Die für den Versuch benötigten Samen wurden im Sommer 2019 auf Langeoog und Spiekeroog in den Dünenkomplexen beider Inseln gesammelt und bis zum Beginn des Versuches im Sommer 2020 in Papiertüten trocken gelagert.

Für den Versuch wurden je 700 Samen für eine, zwei und vier Wochen in 150 ml Nordseewasser bei einer Leitfähigkeit von 46.000 $\mu\text{S}/\text{cm}$ und unter Lichtausschluss bei Raumtemperatur im Labor gelagert. *Senecio inaequidens* gilt als Lichtkeimer (Lachmuth et al. 2018) und Vorversuche zeigten, dass die Samen unter Lichtausschluss ein deutlich gehemmtes Keimungsverhalten hatten. So konnte sichergestellt werden, dass die Samen aus der Vorbehandlung und der Kontrolle gleich viel

Licht ausgesetzt wurden. Durch die Verwendung von vollentwickelten Samen war eine Behandlung mit einem Fungizid oder Desinfektionsmittel nicht notwendig (Baskin und Baskin 2014).

Versuchsaufbau

Zu Beginn des Versuches wurden die sechs, mit einem analog zum Hauptversuch durchgeführten Vorversuch bestimmten, Konzentrationen 46.000 $\mu\text{S}/\text{cm}$, 35.000 $\mu\text{S}/\text{cm}$, 24.000 $\mu\text{S}/\text{cm}$, 20.000 $\mu\text{S}/\text{cm}$, 16.000 $\mu\text{S}/\text{cm}$ und 12.000 $\mu\text{S}/\text{cm}$ durch eine Verdünnungsreihe aus Nordseewasser und destilliertem Wasser sowie der Kontrolle mit 300 $\mu\text{S}/\text{cm}$ hergestellt.

Für den Versuch wurden die drei Vorbehandlungsgruppen um eine Gruppe ohne Vorbehandlung ergänzt und für jede der vier Gruppen wurden 70 Petrischalen mit je einem Wattepad aus 100 % Baumwolle ausgelegt und entsprechend den Konzentrationen gleichmäßig befeuchtet. Für jede Konzentration wurden 10 Wiederholungen mit je 10 Samen pro Petrischale befüllt. Die Petrischalen wurden anschließend in Stapeln zu jeweils fünf in einem Klimaschrank der Marke „Plant Growth Chamber E-36L“ der Firma Percival Scientific Inc. bei 19°C und 5.000 Lux für vier Wochen gelagert. Die Lagerung erfolgte zufällig verteilt und die Stapel wurden täglich sowohl horizontal als auch vertikal durchmischt.

Die Keimung wurde in den ersten Wochen täglich und in den letzten beiden Wochen alle zwei Tage dokumentiert. Als gekeimt wurden alle Samen betrachtet, die eine Keimwurzel ausgebildet hatten. Samen die während des Versuchs eine Schimmelbildung zeigten, wurden entfernt.

Versuchsauswertung

Der Auswertung liegt die Annahme zugrunde; dass je höher die Salzkonzentration ist und je länger die Vorbehandlungsdauer ist, desto niedriger ist Keimungsrate. Dieser Zusammenhang kann mittels linearer Regression untersucht und dargestellt werden. Dafür wurden zunächst die Residuen auf Normalverteilung und Varianzhomogenität mittels diagnostischer Plots überprüft. Da diese beiden Voraussetzungen in keinem Fall erfüllt waren, wurde zur Überprüfung des Zusammenhangs zwischen Keimungsrate und Salzkonzentration anstelle eines parametrischen Verfahrens der Rangkorrelationskoeffizient Kendall-Tau bestimmt.

Kapitel 4 : Ergebnisse

4.1. Ergebnisse der Untersuchungen zu *Crassula helmsii*

Verbreitung im Untersuchungsgebiet

Crassula helmsii konnte im Untersuchungszeitraum zwischen 2015 und 2021 auf Norderney und in den Jahren 2017 und 2021 auf Wangerooge nachgewiesen werden. Im Jahr 2015 war das Nadelkraut an den Ufern des zentralen, großen Gewässers im Südstrandpolder auf Norderney weit verbreitet, außerdem konnte die Art in den angrenzenden Stillgewässern nachgewiesen werden. Über das eigentliche Untersuchungsgebiet hinaus konnte eine stetige Ausbreitung in Richtung Norden und Osten beobachtet werden (Abbildung 14b - d). Zwischen 2015 und 2021 erreichte *C. helmsii* den nördlichen Bereich des Südstrandpolders und bildete dort einen fast geschlossenen Rasen entlang des Ufers aus. Die Bestände waren zwischen wenigen Quadratzentimetern und über 400 m² groß und in der Regel artenarm (Abbildung 15a und b). Im Gewässer selbst konnten schwimmende Einzelpflanzen oder *Phragmites australis*-Bruchstücke mit *Crassula helmsii* Bewuchs beobachtet werden (Abbildung 15c). Zudem wurde entlang



Abbildung 14: Verbreitung von *Crassula helmsii* auf Norderney. a) Südstrandpolder; b) Meierei-Wiesen, c) Weiße Düne, d) Grohdepolder. Fundjahre: gelb 2015, orange 2018, blau 2019, violett 2021.

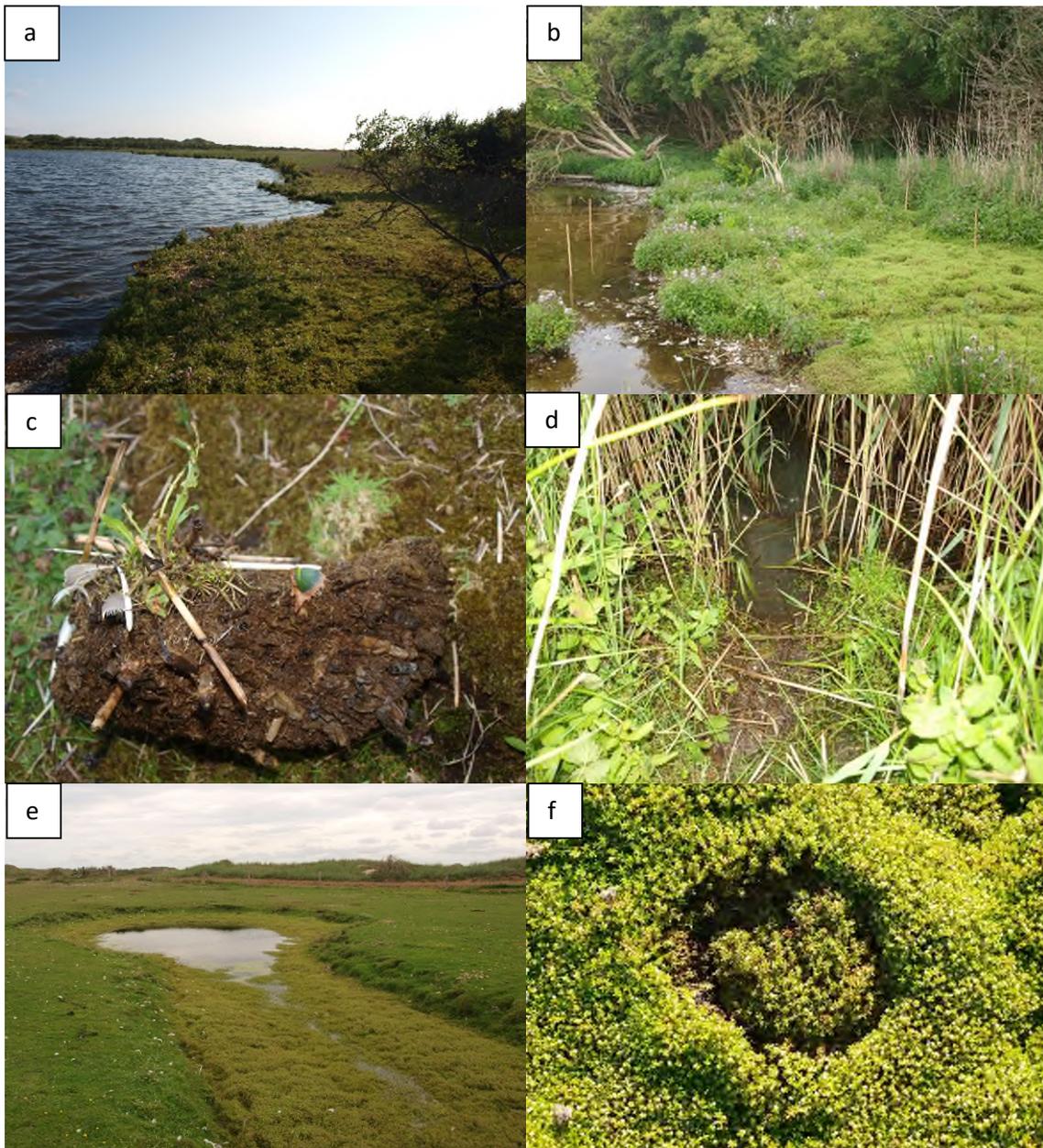


Abbildung 15: a und b: artenarme *Crassula helmsii*- Bestände im Südstrandpolder, c: *Phragmites australis*-Bruchstück mit *Crassula helmsii*-Bewuchs; d: Wildpfad mit *Crassula helmsii*-Bewuchs; e: Gewässer mit *Crassula helmsii* auf den Meierei-Wiesen, f: Trittsiegel im *Crassula helmsii*-Bestand.

mehrerer Wildpfade *Crassula helmsii* entdeckt (Abbildung 15d). Kleinere Stillgewässer auf den Meierei-Wiesen und mehrere im Südstrandpolder waren teilweise komplett mit Nadelkraut zugewachsen, so dass keine oder nur eine sehr kleine offene Wasserfläche zu erkennen war (Abbildung 15e). Darüber hinaus konnten verschiedenste Trittsiegel in *C. helmsii*-Beständen oder Trittsiegel mit verschleppten Einzelpflanzen gefunden werden (Abbildung 15f). Einige Standorte auf den Weideflächen der Meierei-Wiesen waren lokal begrenzte, kleine Depressionen bzw. Kühlen, außerhalb von Gewässern. Auf den Flächen im Südstrandpolder selbst konnte eine Vielzahl von Vögeln wie Graugänse, Eiderenten oder Kormorane beobachtet werden.

Ergebnisse

Vergesellschaftung auf Norderney

Beruhend auf 22 Vegetationsaufnahmen konnten die *Crassula helmsii*-Bestände auf Norderney in drei Unterausprägungen eingeteilt werden: die *Mentha aquatica*-Ausprägung, die *Rubus caesius*-Ausprägung und eine kennartenlose Ausprägung (Tabelle 6). Die *Mentha aquatica*-Ausprägung war die artenreichste und auch häufigste der drei Ausprägungen. Die kennartenlose Ausprägung hingegen besteht nur aus *Crassula helmsii* und einzelnen Begleitarten und ist die artenärmste der drei Ausprägungen. Hohe Deckungsgrade von *C. helmsii* wurden in diesen beiden Ausprägungen gefunden, wohingegen in der *Rubus caesius*-Ausprägung eher niedrige Deckungsgrade vorherrschten. Neben den eigentlichen Aufnahmen konnte im Südstrandpolder im Jahr 2015 ein Individuum der Rote Liste-Art *Littorella uniflora* und mehrere Dutzend Individuen der Rote Liste-Art *Samolus valerandi* gefunden werden.

Tabelle 6: Teiltabelle der Vergesellschaftung von *Crassula helmsii* auf Norderney; SP= Südstrandpolder, MW= Meierei-Wiesen; Dantengrundlage Prinz et al. (2019).

Fortlaufende Nummer	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
Probenpunkt	K1	J1	S1	O1	F1	L1	N1	M1	H1	G1	R1	Q1	I1	D1	A1	B1	P1	T1	C1	X1	W1	E1
Untersuchungsgebiet	SP	MW	MW	MW	SP	SP	MW	SP	SP	MW												
Kontaktges. 1	SP	rD	HS	HS	rD	HS	Sc	MA	HS	HS	HS	HS	rD	SP	SP	MA						
Kontaktges. 2					SP			Ma	HB					Rf					Rf			
Artenzahl	4	4	3	6	9	8	9	5	7	8	5	4	6	2	5	1	1	3	2	2	3	3
<i>Crassula helmsii</i>	4	5	5	1	3	1	2	2	5	4	2	+	+	5	5	5	3	4	5	2	3	5
D1:																						
<i>Phragmites australis</i>	3	+	1	.	+	1
<i>Mentha aquatica</i>	+	r		1	.	4	3	2	1	3	+
<i>Myosotis scorpioides</i>	4	.	2	3	1	1
<i>Rumex conglomeratus</i>	+	2	r	1	r
<i>Scutellaria galericulata</i>	r	1
D2:																						
<i>Rubus caesius</i>	.	.	.	r	r	2	4	r
<i>Urtica dioica</i>	r	+	4	2
<i>Agrostis stolonifera</i>	1	1	.	r

Vergleich von Umweltparametern zwischen Präsenz- und Absenzstandorten

Die meisten Umweltparameter unterscheiden sich zwischen Präsenz- und Absenzstandorten nicht (Abbildung 16). Signifikante Unterschiede konnten für die Beleuchtung, die Bodenleitfähigkeit und die Leitfähigkeit im Gewässer festgestellt werden. Die beiden Leitfähigkeitswerte waren an den Präsenzstandorten niedriger als an den Absenzstandorten. Die Beleuchtungsstärke hingegen war

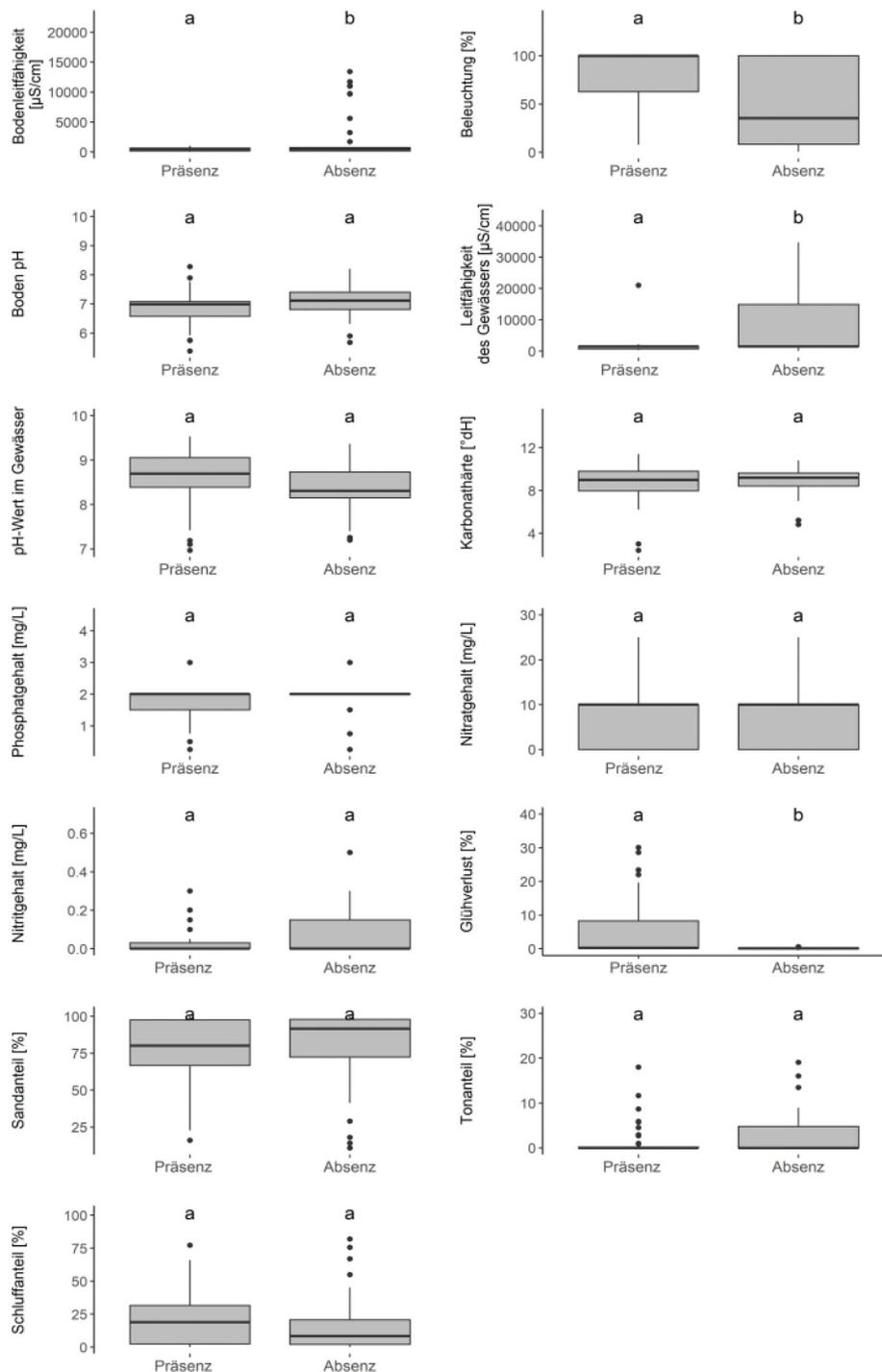


Abbildung 16: Umweltparameter an Präsenz und Absenzstandorten von *Crassula helmsii* auf Norderney, N=87. Datengrundlage Prinz et al. (2019).

Ergebnisse

an den Präsenzstandorten höher. Die Nährstoffverfügbarkeit in den Gewässern unterschied sich nicht, ebenso die Korngrößenverteilung. Bei den Bodenparametern unterschied sich nur der Glühverlust, welcher an Präsenzstandorten höher lag als an den Absenzstandorten.

Experimentelle Bestimmung der Salz- und Beschattungstoleranz

Die Auswertung zeigte einen signifikanten Zusammenhang zwischen der relativen Wachstumsrate und der Leitfähigkeit im nur für die Gruppe 0 % Beschattung nach 44 Tagen Versuchsdauer. Für die Gruppen 30 % und 70 % Beschattung lag der p-Wert über $\alpha > 0,05$. Der Schnittpunkt mit der X-Achse und damit der Übergang von einem positiven zu einem negativen Wachstum, lag in der Gruppe 0% Beschattung bei 13.700 $\mu\text{S}/\text{cm}$, in der Gruppe 30 % Beschattung bei 11.000 $\mu\text{S}/\text{cm}$ und bei der Gruppe 70 % Beschattung bei 500 $\mu\text{S}/\text{cm}$ (Abbildung 17). Nach Beendigung des Versuchs wurden die Töpfe wieder mit Leitungswasser ausgesüßt und nach 8 Wochen hatten sich die Pflanzen in allen Konzentrationen erholt.

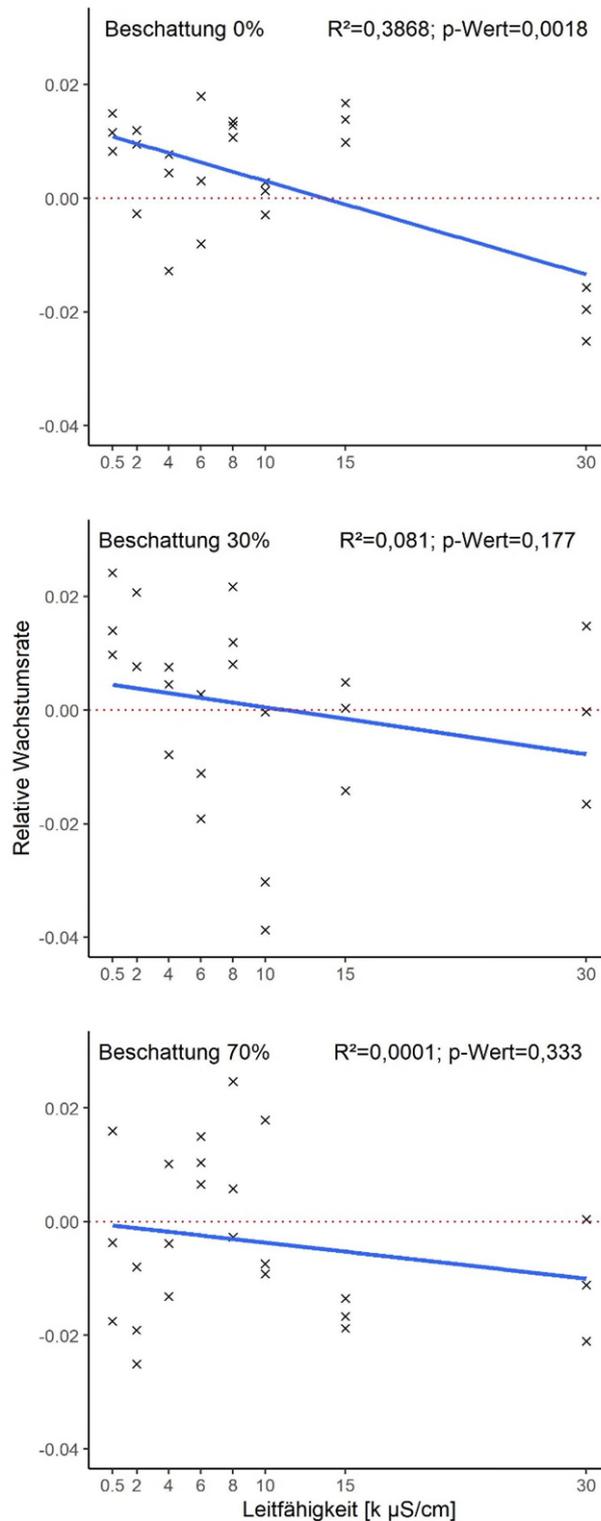


Abbildung 17: Bestimmung der Salz- und Beschattungstoleranz von *Crassula helmsii*; relative Wachstumsrate in Abhängigkeit von der Salzkonzentration nach 44 Tagen Versuchsdauer. Datengrundlage Morschett (2019).

Das Norderneyer Habitatmodell

Das Modell mit der besten Anpassung und dem höchsten Erklärwert enthielt die Parameter Leitfähigkeit des Gewässers, die Uferklasse und die Beleuchtung. Mit einer AUC = 0,83 und einem $\kappa = 0,52$ konnte das Modell als exzellent bzw. angemessen klassifiziert werden (Tabelle 7). Die übrigen Gütemaße (Tabelle 7) zeigten, dass sich das Modell zur Vorhersage von potenziellen Standorten eignet. Der Schwellenwert p_{fair} lag bei $p=0,49$ (Abbildung 18). Der maximale Schwellenwert für eine Sensitivität von 1 lag bei $p=0,12$.

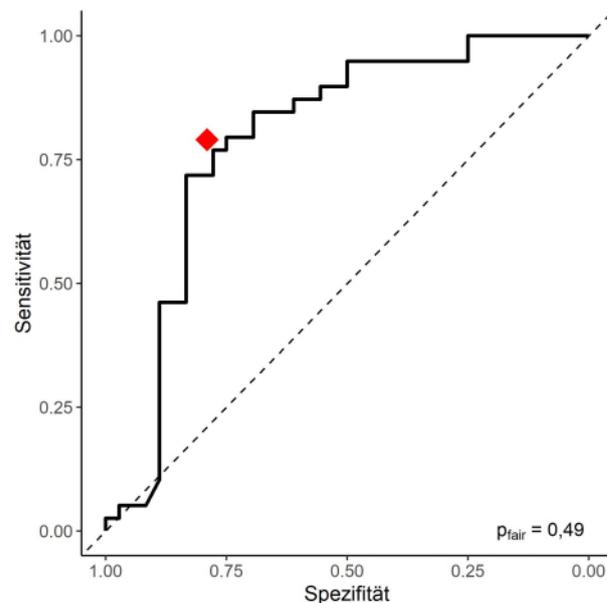


Abbildung 18: Grenzwertoptimierungskurve des Habitatmodells von *Crassula helmsii* sowie des Schwellenwertes p_{fair} .

Das Modell sowie Abbildung 19 zeigen, dass Vorkommen von *C. helmsii* bei niedriger Leitfähigkeit, einer hohen Beleuchtung und einer flachen Uferform wahrscheinlich sind. Bei niedrigen Leitfähigkeitswerten von unter $2500 \mu\text{S}/\text{cm}$ war bei jeder Beleuchtungsstärke der Schwellenwert des Modells überschritten. Mit steigender Leitfähigkeit wird Beschattung weniger toleriert. Ab einer Leitfähigkeit von über $8.000 \mu\text{S}/\text{cm}$ sank die Vorkommenswahrscheinlichkeit unter den benötigten Schwellenwert (Abbildung 19a). Bei der Uferform Kante war eine Beleuchtung von über 90 % und eine niedrige Leitfähigkeit unter $3.000 \mu\text{S}/\text{cm}$ notwendig, um im Modell eine ausreichend hohe Vorkommenswahrscheinlichkeit über dem Schwellenwert zu erreichen. Bei niedrigen Werten lag die Vorkommenswahrscheinlichkeit unterhalb des Schwellenwertes (Abbildung 19b). Innerhalb der Uferklasse Steil erreichte keine Parameterkombination den benötigten Schwellenwert (Abbildung 19c).

Ergebnisse

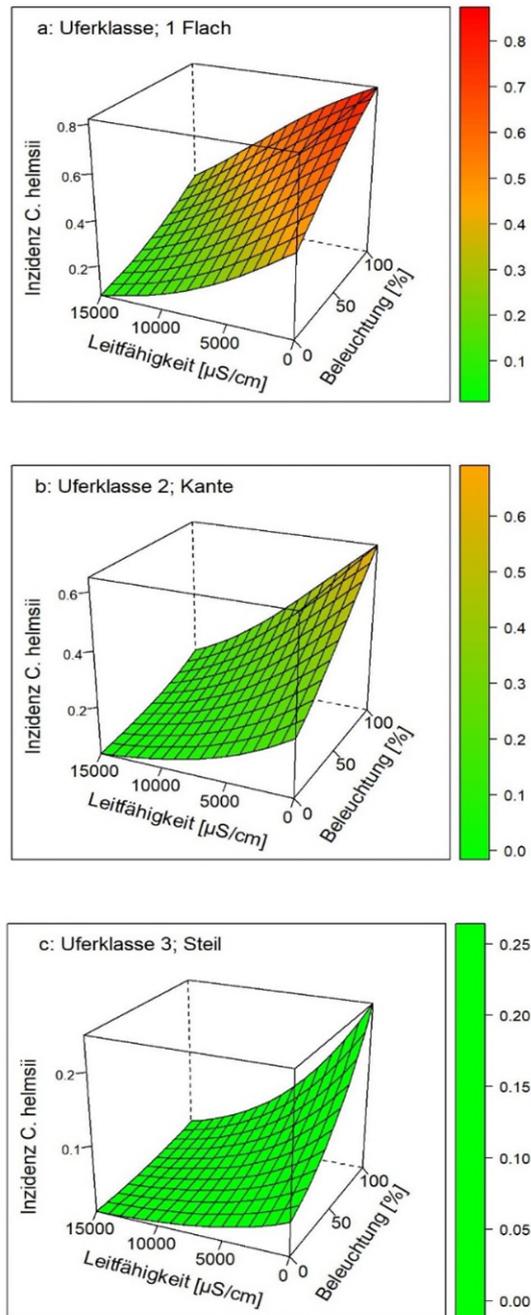


Abbildung 19: Visualisierung des Habitatmodells von *Crassula helmsii* basierend auf der Leitfähigkeit, der Beleuchtung und der kategorialen Variable Uferklasse. Aus Prinz et al. (2019).

Tabelle 7: Modellparameter und Gütemaße des Habitatmodells von *Crassula helmsii*, Schwellenwert $p_{fair} = 0,49$.

Modellparameter	Regressions- koeffizienten	Standardfehler	p-Wert			
Leitfähigkeit	-0,0001	$5,5158 \cdot 10^{-5}$	0,00342	R²	AUC	κ
Beleuchtung	0,0177	$6,935 \cdot 10^{-3}$	0,01040			
Uferklasse „Kante“	-0,9111	0,06194	0,14093	0,761	0,790	0,90
Uferklasse „Steil“	-2,6342	0,09545	0,00578	E_{max}	0,655	
Uferklasse „Flach“	0,2560	0,07357	0,72789			

Vorkommenswahrscheinlichkeit in Abhängigkeit des Deckungsgrades

Trägt man den Deckungsgrad nach Braun-Blanquet gegen die berechnete Vorkommenswahrscheinlichkeit von *Crassula helmsii* im Habitatmodell auf, so ergibt sich ein positiver Zusammenhang zwischen beiden Parametern (Abbildung 20). Die berechnete Rangkorrelation nach Spearman lag bei $\rho=0,61$.

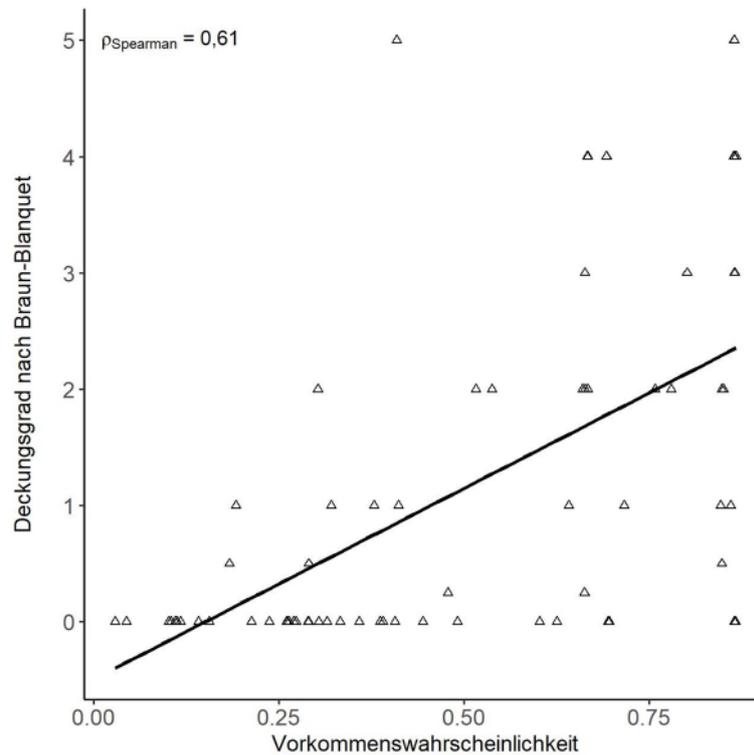


Abbildung 20: Die berechnete Vorkommenswahrscheinlichkeit von *Crassula helmsii* basierend auf einem Habitatmodell gegen den Deckungsgrad nach Braun-Blanquet.

Umweltparameter und Vergesellschaftung auf Wangerooge

Das gefundene Vorkommen aus dem Herbst 2017 wurde im Sommer 2018 untersucht. Zu diesem Zeitpunkt war eine Fläche von ca. 135 m², was 22 % der Gesamtfläche des Gewässers entspricht, mit *Crassula helmsii* bewachsen (Abbildung 21). Das Ufer des Eisteiches war zum Teil sehr steil, wies aber auch flache Bereiche auf. Die Leitfähigkeit lag zwischen 762 und 903 μS/cm. Die Beleuchtung schwankte zwischen 10 und 100 %. Der Glühverlust lag zwischen 3 und 95 %.

Das im Jahr 2021 gefundene Vorkommen war 15 m² groß. Das Ufer war flach, die Beschattung lag bei 9,5 % und die Leitfähigkeit bei 729 μS/cm. Die Wassertiefe betrug 5cm und der Glühverlust lag bei 41 %. Es wurde eine Vegetationsaufnahme in dem Gewässer durchgeführt (Tabelle 8).

Ergebnisse

Tabelle 8: Vergesellschaftung von *Crassula helmsii* auf Wangerooge im Jahr 2021. Deckungsgrade nach Londo (1976). Datengrundlage: Meyer (2022).

fortl. Nr.	44a/26
Artenanzahl	30
TMAP	H.4.1
<i>Crassula helmsii</i>	.1
<i>Phragmites australis</i>	3
<i>Juncus articulatus</i>	1
<i>Eleocharis palustris</i> agg.	1
<i>Hydrocotyle vulgaris</i>	1
<i>Myosotis scorpioides</i>	.4
<i>Lemna minor</i>	.4
<i>Alisma plantago-aquatica</i>	.4
<i>Peplis portula</i>	.4
<i>Ranunculus peltatus</i> ssp. <i>baudotii</i>	.4
<i>Galium palustre</i>	.2
<i>Carex nigra</i>	.2
<i>Veronica anagallis-aquatica</i>	.2
<i>Myriophyllum spicatum</i>	.2
<i>Ranunculus flammula</i>	.2
<i>Potamogeton natans</i>	.1
<i>Salix repens</i>	.1
<i>Rubus fruticosus</i> agg.	.1
<i>Solanum dulcamara</i>	.1
<i>Agrostis capillaris</i>	.1
<i>Agrostis stolonifera</i>	.1
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	.1
<i>Carex acutiformis</i>	.1
<i>Carex arenaria</i>	.1
<i>Epilobium angustifolium</i>	.1
<i>Epilobium palustre</i>	.1
<i>Rorippa palustris</i>	.1
<i>Rumex maritimus</i>	.1
<i>Salix cinerea</i>	.1
<i>Sphagnum spec</i>	.1



Abbildung 21: Verbreitung von *Crassula helmsii* auf Wangerooge. Fundjahre: violette Flächen: 2017, oranger Punkt: 2021. Datengrundlage Riedle (2018) und Meyer (2022), Luftbild: NLPV (2016).

Potenzielle Standorte auf anderen Inseln

Auf Borkum, Juist, Langeoog und Wangerooge wurden zwischen 2015 und 2021 insgesamt drei Gewässer begutachtet und mit dem vorgestellten Habitatmodell (S.46) auf eine Habitataignung für *C. helmsii* überprüft (Tabelle 9, Anhang A6).

Tabelle 9: Habitataignung für *Crassula helmsii* basierend auf einem Habitatmodell mit den Parametern, Leitfähigkeit, Beleuchtung und den Uferklassen flach, kante und steil auf Borkum, Juist, Langeoog und Wangerooge. Datengrundlage Wangerooge Meyer (2022), Borkum und Juist: (Prinz 2017), Langeoog: (Prinz 2016).

Insel	Gewässer	Leitfähigkeit [$\mu\text{S}/\text{cm}$]	Beleuchtung [l]	Uferklasse	Eignung
Borkum	Tüskendörsee & Sielanbindung	7.450-13.450	100	Steil	Nein
	Kleinst Gewässer in der Nähe vom Tüskendörsee	375-500	100	Flach	Ja
	Kolke	650-730		Flach-Kante	Teilweise
	Fischerreiteich	1.100	50-100	Kante	Nein
Juist	Muschelfeld	305	100	Flach	Ja
	Hammersee	450-500	100-35	Flach	
Langeoog	Schloppsee	30.600-30.800	67,01-100	Steil	Nein
	Gewässer östlich vom Schloppsee	16.050-16.550	100	Kante	Nein
Wangerooge	69	1.432	1	Flach	Ja
	77	945	54	Flach	Ja
	44a	729	10	Flach	Ja
	79	704	58	Flach	Ja
	72	671	60	Flach	Ja
	83	641	92	Flach	Ja
	28_A	613	8	Flach	Ja
	36e	506	78	Flach	Ja
	74	474	30	Flach	Ja
	36	470	62	Flach	Ja
	21	448	30	Kante	Nein
	49	423	5	Flach	Ja
	9	415	55	Flach	Ja
	50a	294	100	Flach	Ja

Ergebnisse

Insel	Gewässer	Leitfähigkeit [$\mu\text{S}/\text{cm}$]	Beleuchtung [%]	Uferklasse	Eignung
Wangerooge	34	287	68	Flach	Ja
	15	279	100	Flach	Ja
	26	274	4	Kante	Ja
	31a	259	2	Kante	Nein
	51	257	100	Flach	Nein
	36f	213	14	Flach	Ja
	52	206	19	Flach	Ja
	27	197	1	Kante	Nein
	31	163	15	Kante	Nein

4.2. Ergebnisse der Untersuchungen zu *Senecio inaequidens*

Verbreitung im Untersuchungsgebiet

In den Jahren 2018 und 2019 konnten insgesamt 4.790 Wuchsorte mit *Senecio inaequidens* auf Spiekeroog, Wangerooge und Mellum gefunden werden (Abbildung 22). Auf Spiekeroog entfielen davon 4.550 Standorte, davon lagen allein 3.500 auf der Ostplate im Osten der Insel. Auf Wangerooge wurden 195 und auf Mellum 45 Standorte gefunden. Die Anzahl der Individuen

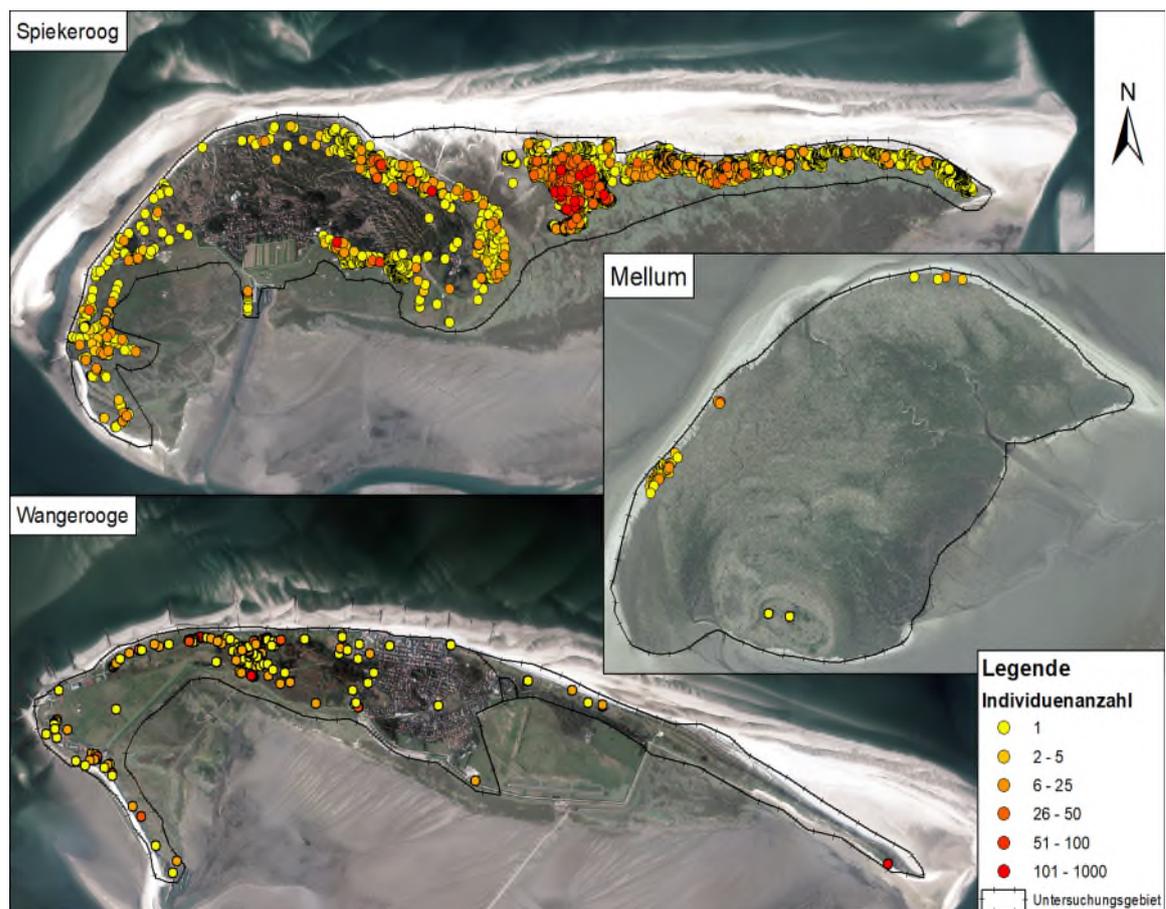


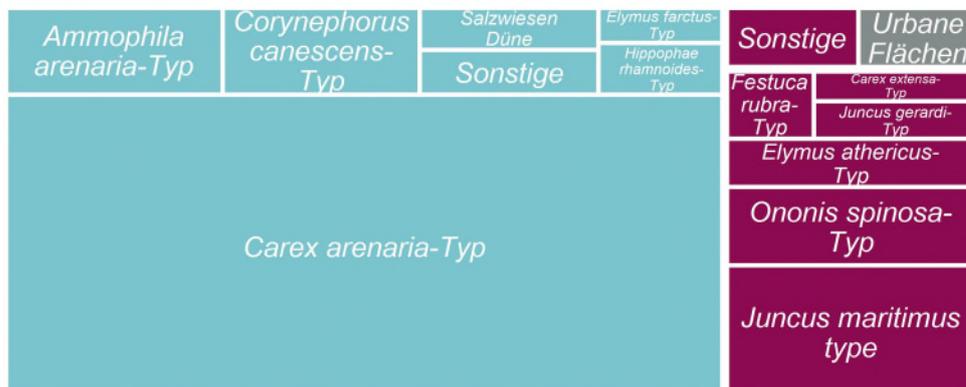
Abbildung 22: Verbreitung von *Senecio inaequidens* auf Spiekeroog, Wangerooge und Mellum in den Jahren 2018/2019. Quelle Luftbild: NLPV (2016). Datengrundlage Reiff (2019), Schmidt (2019), Wißmann (2019); Luftbild: NLPV (2016).

schwankte pro Standort zwischen 1 und 300, insgesamt wurden auf allen drei Inseln über 24.000 Individuen gefunden.

Typische Lebensräume nach TMAP und Vergesellschaftung

Senecio inaequidens konnte insgesamt in 34 verschiedenen Lebensräumen nach TMAP nachgewiesen werden, diese gehörten zu den Lebensräumen der Dünen, Dünentälern und Salzwiesen (Abbildung 23). Mit insgesamt 2.476 Fundorten lagen die häufigsten Standorte im *Carex arenaria*-Typ. Dies war der einzige gemeinsame Lebensraum, in dem auf allen drei Inseln *Senecio inaequidens* gefunden wurde. Mit 379 Funden im *Juncus maritimus*-Typ und 223 Funden

Spiekeroog (n=4450):



Wangerooge (n=195):



Mellum (n=48):

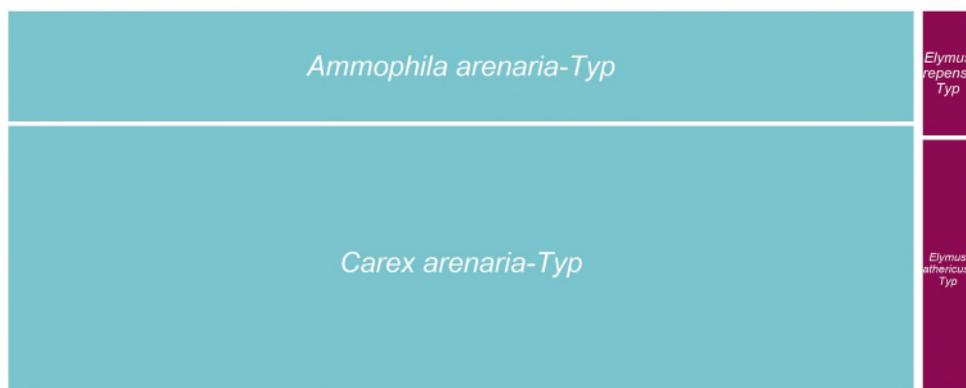


Abbildung 23: Relative Anzahl der Fundorte nach TMAP-Typ von *Senecio inaequidens* auf Spiekeroog, Wangerooge und Mellum. Dünen und Dünentäler: blau; Salz beeinflusste Lebensräume: rot; anthropogene Flächen: grau.

Ergebnisse

im *Ononis spinosa*-Typ gehörten die zweit- und dritt- häufigsten Funde zum Lebensraum der Salzwiesen. Ähnlich verbreitet mit 220 Funden waren Standorte im *Ammophila arenaria*-Typ in den Weißdünen. Auf Spiekeroog lag rund ein Drittel der Fundorte in salzgeprägten Lebensräumen. Auf Mellum konnten ebenfalls Vorkommen in salzgeprägten Lebensräumen gefunden werden (Abbildung 23).

Die insgesamt 34 Vegetationsaufnahmen an *S. inaequidens*-Standorten auf Spiekeroog ließen sich neun verschiedenen Pflanzengesellschaften bzw. Beständen zuordnen (Tabelle 10). Dazu gehörten unter anderem das *Violo-Corynephoretum* und die *Carex-arenaria*-Gesellschaft, welche zu den Lebensräumen der Dünen gehören. Ebenfalls wurde *S. inaequidens* in salzgeprägten Lebensräumen wie dem *Juncetum gerardii* oder den Strandwiesen nachgewiesen. Die Strandwiesen konnten in eine dünenartige Ausprägung und in eine salzwiesenartige Ausprägung unterteilt werden. Als naturnahe Standorte konnten ruderalisierte Küstendünen identifiziert werden.

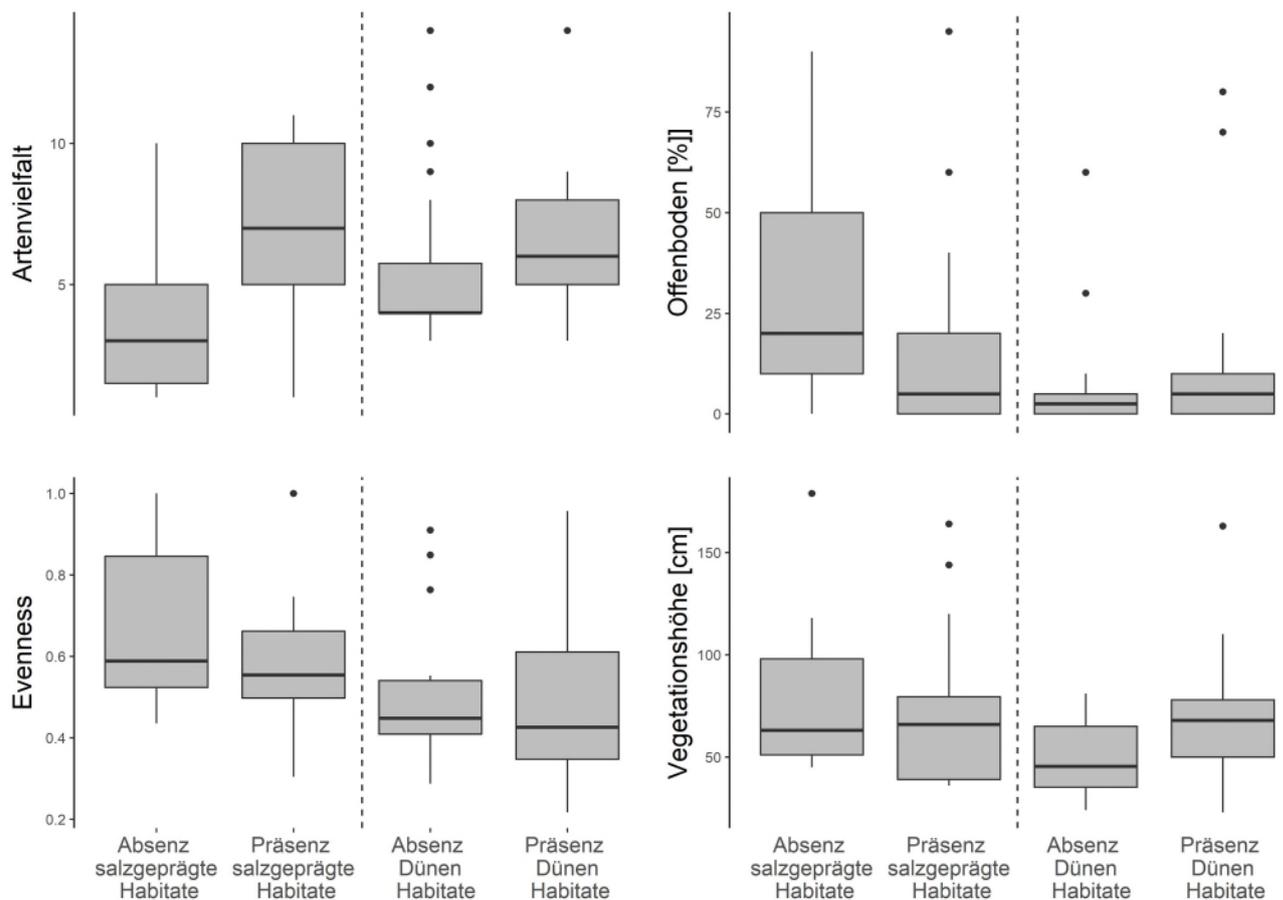


Abbildung 24: Verteilung der Vegetationshöhe, des Offenboden und der Artenanzahl sowie der Evenness an Präsenz- und Absenzstandorten von *Senecio inaequidens* auf Spiekeroog, aufgeteilt in Dünen- und salzgeprägte Standorte. Datengrundlage (Schmidt 2019).

Ergebnisse

Umweltparameter

Aufgrund der in Kapitel 2 dargestellten unterschiedlichen Umweltbedingungen wurden die Vorkommen in Dünenlebensräume und in salzgeprägte Lebensräume differenziert. (Abbildung 24 und Abbildung 25). Im Vergleich konnte nachgewiesen werden, dass die Artenanzahl an

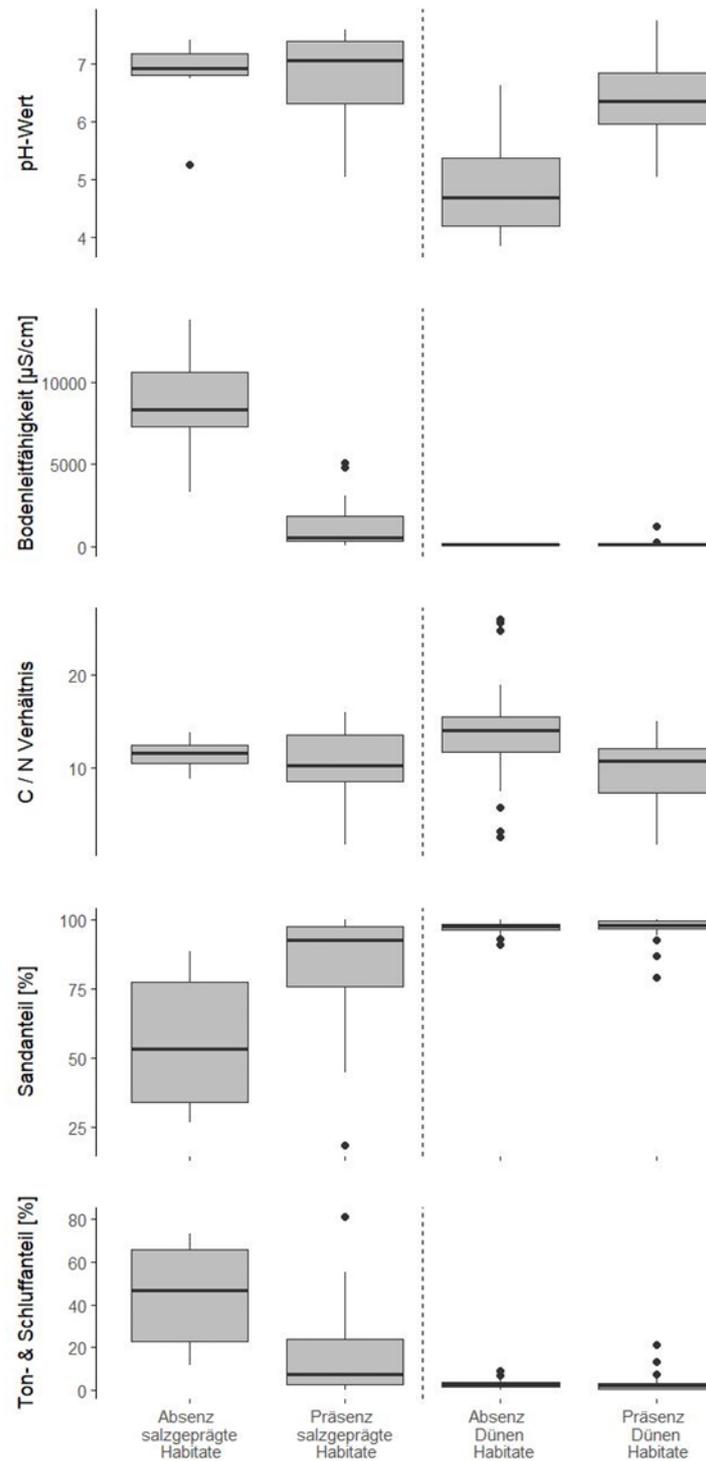


Abbildung 25: Umweltparameter an Präsenz und Absenzstandorten von *Senecio inaequidens* auf Spiekeroog aufgeteilt in Dünen und salzgeprägte Lebensräume. Datengrundlage: Schmidt (2019).

Präsenzstandorten höher war als an Absenzstandorten. Dies galt sowohl für salzgeprägte Lebensräume als auch für Dünenlebensräume. Die Evenness hingegen unterschied sich zwischen beiden Gruppen nicht. Der Offenbodenanteil war bei den salzgeprägten Lebensräumen in den Absenzstandorten höher als bei den Präsenzstandorten (Abbildung 24). Die Korngrößenverteilung in den Dünenlebensräumen unterschied sich nicht zwischen Präsenz- und Absenzstandorten. In den salzgeprägten Lebensräumen konnte an Absenzstandorten im Vergleich zu den Präsenzstandorten des Schmalblättrigen Greiskrautes weniger Sand und dafür mehr Ton und Schluff gefunden werden. Die Nährstoffverteilung, sowohl für den Kohlenstoff- als auch für den Stickstoffgehalt sowie für das C/N-Verhältnis, waren sehr ähnlich. Der pH-Wert in den Dünenlebensräumen war auf Präsenzstandorten höher. Hingegen war die Bodenleitfähigkeit in salzgeprägten Lebensräumen an Absenzstandorten höher (Abbildung 25).

Die Anzahl der Blütenstände schwankte im Untersuchungszeitraum zwischen 1 und maximal 29 Blütenständen pro Pflanze, dabei lag im Mittel die Anzahl der Blütenstände pro Pflanze bei $6,61 \pm 6,75$.

Experimentelle Bestimmung der Salztoleranz

Die experimentelle Bestimmung der Salztoleranz ergab, dass die Samen von *Senecio inaequidens* ohne Vorbehandlung und bei Leitungswasser im Mittel zu 50 % keimten. Mit steigender Leitfähigkeit nahm die Keimungsrate ab und in den beiden höchsten Konzentrationen wurde kein Keimling dokumentiert. In der Gruppe, in welcher die Samen eine Woche mit Salzwasser vorbehandelt wurden, nahm die Keimungsrate um 50 % ab. Die Rangkorrelation nach Spearman zeigte für diese beiden Gruppen einen starken negativen Zusammenhang zwischen der Keimungsrate und der Leitfähigkeit des Substrates auf. In der Gruppe mit zwei Wochen Vorbehandlung keimten nur in der Kontrollgruppe einige wenige Samen und in den höheren Konzentrationen wurde kein Keimling beobachtet. In der vierwöchigen Vorbehandlungsgruppe keimte kein Samen (Abbildung 26).

Ergebnisse

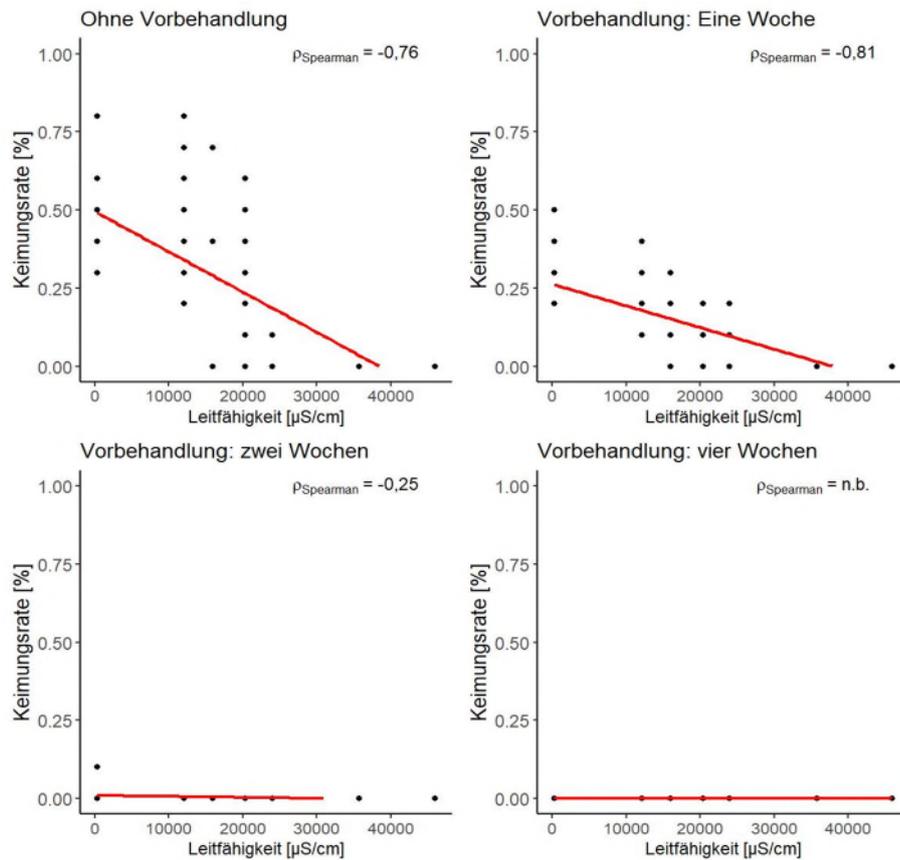


Abbildung 26: Bestimmung der experimentellen Salztoleranz von *Senecio inaequidens* Samen nach 0, 1, 2 und 4 Wochen Lagerung in Salzwasser auf unterschiedlich salzhaltigen Substraten. Datengrundlage: Disselhoff (2021).

Spiekerooger Habitatmodell

Für die Erstellung des Habitatmodells wurden alle 69 Standorte, unabhängig von der Zuordnung in Dünenlebensräume und salzgeprägte Lebensräume, berücksichtigt.

Zunächst wurden die Umweltparameter im univariaten Fall betrachtet. Dabei konnte ein signifikanter Zusammenhang zwischen dem Vorkommen von *Senecio inaequidens* und den Umweltparametern Bodenleitfähigkeit, pH-Wert sowie extrahierten Werten für die Geländehöhe über NN und der Hangneigung aus dem digitalen Höhenmodell gefunden werden (Tabelle 11).

Diese vier Parameter wurden anschließend in einem multivariaten Modell zusammengeführt und betrachtet. Als Resultat der schrittweise rückwärts gerichteten Variablenauswahl verblieben nur die Parameter Bodenleitfähigkeit und pH-Wert im Modell. Der Schwellenwert für p_{fair} (Sensitivität gleich der Spezifität) lag bei 0,585. Die Reaktionskurven beider Umweltparameter wurden unimodal dargestellt. Ein Vorkommen von *Senecio inaequidens* war im Modell ab einem pH-Wert von 5,6 und höher sowie bei einer Bodenleitfähigkeit zwischen 200 und 5.600 $\mu\text{S}/\text{cm}$ möglich (Abbildung 27). Interaktionen zwischen den beiden Parametern konnten nicht gefunden werden.

Mit einer AUC = 0,911 und $\kappa = 0,622$ kann das Modell als überragend bzw. angemessen bezeichnet werden. Der Anteil der korrekten Prognosen lag bei 81 % (Tabelle 12).

Tabelle 11 Univariate generalisierte lineare Modelle (GLM) für *Senecio inaequidens*, n=88.

Parameter	Erklärwert für <i>Senecio inaequidens</i> R_N^2	p-Wert
pH-Wert	0.43	< 0.001
Bodenleitfähigkeit	0.24	< 0.001
Kohlenstoffgehalt	0.008	0.504
Stickstoffgehalt	<0.001	0.986
Sandanteil	0.003	0.670
Ton- & Schluffanteil	0.003	0.676
Exposition	0.034	0.180
Höhe über NN	0.243	0.002
Hangneigung	0.192	0.001

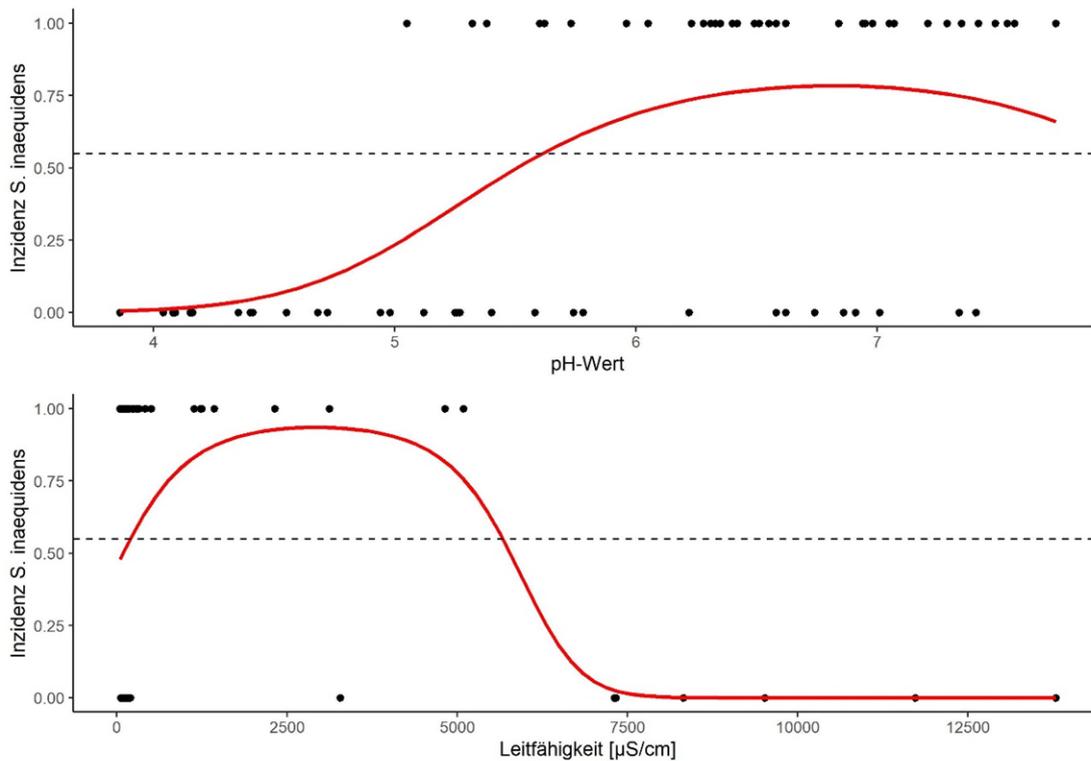


Abbildung 27: Reaktionskurven von *Senecio inaequidens* für den pH-Wert sowie die Leitfähigkeit. Grundlage dafür bildet ein multivariates generalisiertes lineares Modell, n=69.

Ergebnisse

Tabelle 12: Modellparameter und Gütemaße des Habitatmodells *Senecio inaequidens*. $p_{\text{fair}} = 0,585$

Modellparameter und Regressionskoeffizienten	X	X ²
pH-Wert	7,981	-5,257
Bodenleitfähigkeit	1,388	-2,557
Achsenabschnitt	-2,8184	
Modell Güte		
AUC	0,911	
Kappa (κ)	0,622	
Sensitivität & Spezifität	0,81 & 0,805	
Anteil korrekter Prognosen (CCP)	0,811	

Räumliche Visualisierung des Habitatmodells

Die Grundlage für die räumliche Visualisierung bildeten die erstellten pH-Wert- und Bodenleitfähigkeitskarten. Diese basierten auf je 169 Messpunkten und wurden mittels Kriging-Interpolation erstellt (Anhang A3.1, A.3.3). Laut Habitatmodell stellten die zentralen Bereiche des alten Dünenkerns kein geeignetes Habitat für *Senecio inaequidens* dar. Die randlichen Bereiche um den alten Dünenkern hingegen eigneten sich als Wuchsort, ebenso die Bereiche auf der Ostplate und in der dazwischenliegenden Leegde. Die Vorkommen und die prognostizierten geeigneten Flächen überlagerten sich nahezu deckungsgleich (Abbildung 28).

Auf Wangerooge wurde das Habitatmodell analog zu dem Verfahren, welches auf Spiekeroog angewandt wurde, ebenfalls räumlich berechnet und visualisiert (Abbildung 29). Dafür wurden aus 107 Messpunkten ebenso wie auf Spiekeroog pH-Wert und Bodenleitfähigkeitskarten mittels Kriging-Interpolation erstellt (Anhang A3.2.1, A3.4.1, A3.4.2). Auf Wangerooge waren die zentralen Bereiche ungeeignete und die randlichen Dünenbereiche geeignete Habitate für *S.*

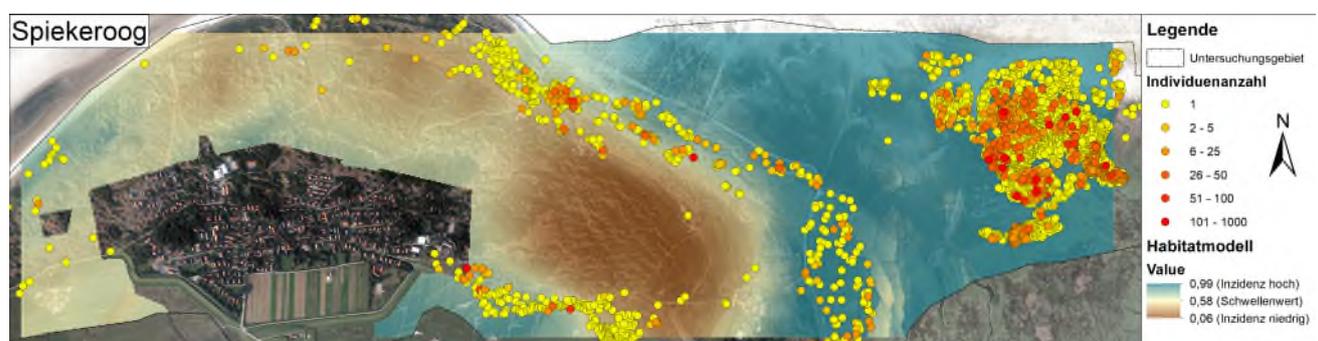


Abbildung 28: Räumliche Visualisierung des Habitatmodells basierend auf dem pH-Wert und der Bodenleitfähigkeit von *Senecio inaequidens* und die Verbreitung der Art im Jahr 2018 auf Spiekeroog. Luftbild: NLPV (2016).

inaequidens. Die als geeigneten prognostizierten Flächen und die tatsächlichen Vorkommen überlagerten sich teilweise (Abbildung 29).

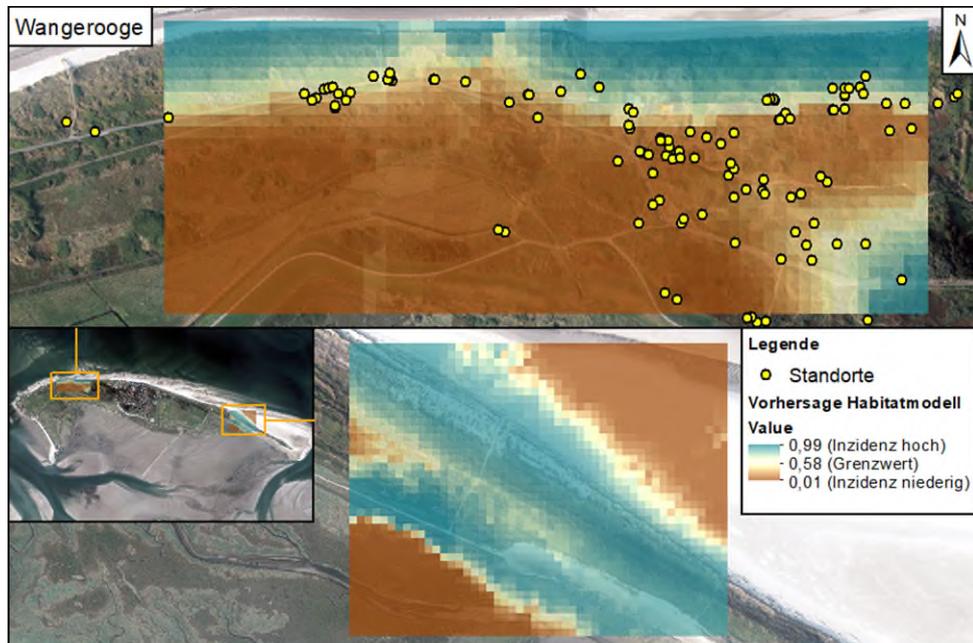


Abbildung 29: Räumliche Visualisierung des Habitatmodells basierend auf dem pH-Wert und der Bodenleitfähigkeit von *Senecio inaequidens* und die Verbreitung der Art im Jahr 2018 auf Wangerooge. Luftbild: NLPV (2016).

4.3. Ergebnisse der Untersuchungen zu *Campylopus introflexus*

Verbreitung im Untersuchungsgebiet

Das Kaktusmoos konnte sowohl im Jahr 2018 in den Untersuchungsgebieten auf Spiekeroog und Wangerooge als auch im Jahr 2021 im Untersuchungsgebiet auf Norderney nachgewiesen werden (Abbildung 30, Anhang A1.1.1). Im Vergleich mit Hahn (2006) konnte in allen untersuchten Bereichen insgesamt ein Rückgang des flächigen Bewuchses mit *C. introflexus* beobachtet werden. Zeitgleich wurden neue Standorte auf allen Inseln besiedelt. Auf Spiekeroog lagen die meisten neuen Standorte im alten Dünengürtel in Richtung Norden und Nordosten. Auf Wangerooge und Norderney lagen diese in der Umgebung der Vorkommen von 2001/2002. Die Überschneidung zwischen den beiden Kartierungen lag zwischen 9 % auf Wangerooge und 28 % auf Norderney (Tabelle 13).

Tabelle 13: Flächige Verbreitung von *Campylopus introflexus* auf Norderney im Jahr 2021 und auf Spiekeroog und Wangerooge. Verbreitungsdaten von 2001/2002 aus Hahn (2006). Datengrundlage 2018: Temme (2019).

Insel	Verbreitung 2001/2002 [m ²]	Verbreitung 2018/2021 [m ²]	Überschneidung [m ²]	Überschneidung [%]	Rückgang [%]
Norderney	572.489	277.743	161.538	28,21	51,48
Spiekeroog	537.500	176.200	92.771	17,25	67,21
Wangerooge	34.618	9.139	3.400	9,82	73,35

Vergesellschaftung auf Spiekeroog und Wangerooge

Die *Campylopus introflexus*-Bestände konnten in eine *Cladonia sp.*-Ausprägung, eine *Hieracium-Ammophila*-Ausprägung und in eine *Rumex*-Ausprägung eingeteilt werden. An den Standorten der *Cladonia sp.*-Ausprägung wurde *C. introflexus* hauptsächlich von Flechten und einigen krautigen Arten begleitet. An den Standorten mit *Rumex-Carex*-Ausprägung wurden mit *Cladonia cervicornus* und *Cladonia portentosa* zwei Flechten gefunden, die nicht in der *Cladonia sp.*-Ausprägung vorkamen. In der *Hieracium-Ammophila*-Ausprägung wurden ebenfalls die Flechten aus der *Cladonia sp.* Ausprägung gefunden, daneben konnten zusätzlich Grasartige wie *Luzula campestris* oder *Holcus mollis* und einige krautige Arten gefunden werden (Tabelle 14, Anhang A2.2).

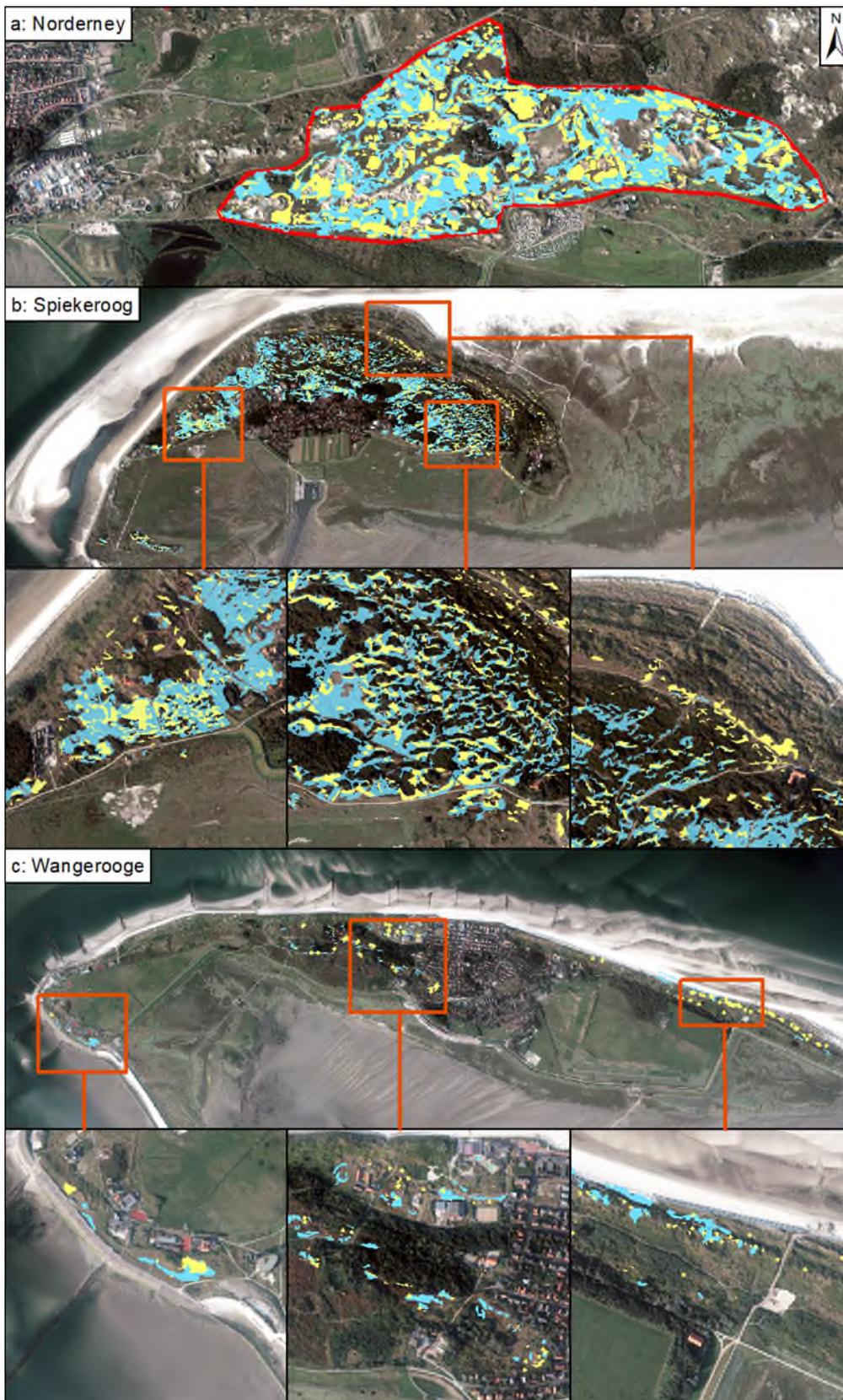


Abbildung 30: Verbreitung von *Campylopus introflexus* auf Norderney (2021), Spiekeroog und Wangerooge (2018). Gelb: Verbreitung 2018 bzw. 2021; blau Verbreitung nach Hahn (2006). Datengrundlage Reiff (2019), Temme (2019) und Meyer & Schulz (2021), Luftbilder NLPV (2016).

Ergebnisse

Tabelle 14: Vergesellschaftung von *Campylopus introflexus* auf Spiekeroog und Wangerooge in den Untergruppen: *Cladonia* sp.-Ausprägung, *Hieracium-Ammophila*-Ausprägung und *Rumex-Carex*-Ausprägung; Auszug, Teildatensatz von Sprötge (2020).

Fortlaufende Nummer	1	2	3	9	10	11	23	24	26	27	28	29	30	31	36	44	45	46	47	48	49
Geländenummer	46_HS_5	68_S_10	47_HS_6	33_S_2	55_S_8	29_HS_1	51_S_6	77_HS_11	40_S_4	5-3-R	1-1-R	25-7-H- R	12-4-R	28-7-H- R	13-4-H- R	10	27_2	28_1	30_2	27_5	05_4
Kategorie	Alt	Neu	Alt	Neu	Neu	Alt	Neu	Alt	Neu	Neu	Neu	Alt	Neu	Alt	Alt	Neu	Alt	Alt	Alt	Alt	Alt
Ausprägung	Cladonia sp.-Ausprägung									Poa-Luzula-Ausprägung						Aira-Carex-Ausprägung					
Artanzahl	6	5	8	8	7	8	12	12	9	14	10	17	14	12	12	12	5	6	3	5	5
<i>Campylopus introflexus</i>	9	8	8	7	7	6	4	3	2	8	6	5	5	4	3	4	10	10	9	10	9
<i>Corynephorus canescens</i>	1	.4	.4	.2	1	.4	-	.2	-	-	-	-	-	-	-	-	.1	-	-	.1	.1
<i>Cladonia glauca</i>	.1	.1	.1	.1	.1	.1	.2	.2	-	.1	.1	-	.1	.1	.1	.1	-	-	-	-	-
<i>Cladonia gracilis</i>	.1	.4	.1	.1	1	-	.2	4	.4	-	.1	.1	-	.1	.4	3	-	-	-	-	-
<i>Cladonia pyxidata</i> cf.	1	.1	.4	1	.4	-	-	1	.4	.4	1	1	.4	.4	1	.2	-	-	-	-	-
<i>Cladonia fimbriata</i>	-	-	-	-	-	.1	.1	-	-	-	-	-	-	.1	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cladonia</i> spp.	.1	-	.1	.1	.4	-	.2	.2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cladonia macilenta</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	.1	-	.1	.2	-	.2	.1	-	-	-	-	-
<i>Ammophila arenaria</i>	-	-	-	.2	.2	.1	.2	.4	.4	.1	1	.1	.1	.1	.1	-	-	-	-	-	-
<i>Dicranum scoparium</i>	-	-	-	-	-	1	2	.4	3	.2	-	3	.1	2	-	.1	-	-	-	-	-
<i>Digitalis purpurea</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	.2	1	.1	-	.4	1	1	-	-	-	-	-
<i>Hieracium umbellatum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	.1	-	.2	1	-	-	.1	-	-	-	-	-
<i>Luzula campestris</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	.2	-	.2	2	2	1	.2	-	-	-	-	-
<i>Poa pratensis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	.4	.4	.2	.1	.2	.2	.2	-	-	-	-	-
<i>Holcus mollis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	.2	.2	-	1	-	-	-	-	-	-
<i>Armeria maritima</i>	-	-	-	-	-	.1	2	-	2	-	.1	.1	.1	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Aira praecox</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	.1	.1	.1	.1
<i>Carex arenaria</i>	-	-	-	-	-	.1	-	-	-	-	-	-	.1	-	-	-	-	.1	.1	.1	-
<i>Cladonia cervicornus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	.1	.1	-	-	-
<i>Cladonia portentosa</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	.1	-	.1	.2
<i>Cladonia grayi</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	.1	-	-	-	-
<i>Rumex acetosella</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	.1	-	-	-	-	-	-	-	.2	.1	-	-	.1

Umweltparameter

Bei den Geländearbeiten konnte an einigen Aufnahme- und Messstandorten ein Übergang von einem *Campylopus introflexus* Bestand zu einem Bewuchs mit dem *Empetrum nigrum*-Typ festgestellt werden. Um diese Beobachtung genauer betrachten zu können, wurden diese Standorte in einer entsprechenden fünften Kategorie berücksichtigt (Abbildung 31).

Im Vergleich unterschied sich der Kohlenstoff- und Stickstoffgehalt zwischen den *Empetrum nigrum*-Typ-Standorten und allen anderen Standorten signifikant voneinander. Der Stickstoff- und Kohlenstoffgehalt an den 2001-Präsenz /2018-Absenz Standorten war leicht höher als an den 2001/2018-Absenz und 2001/2018-Präsenz Standorten, aber nicht signifikant. Das C/N-Verhältnis

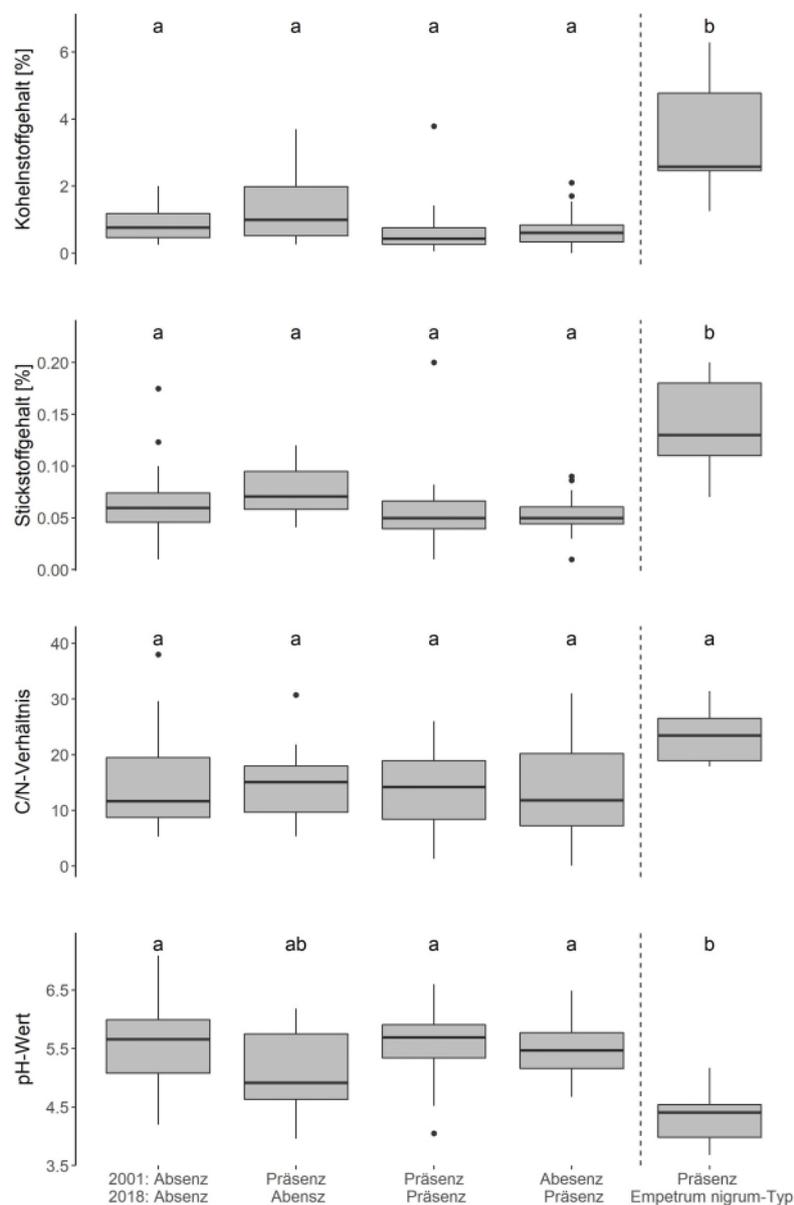


Abbildung 31: Umweltparameter an Präsenz- und Absenz-Standorten von *Campylopus introflexus* auf Spiekeroog. Datengrundlage: Temme (2019), Sprötge (2020).

Ergebnisse

unterschied sich zwischen den Gruppen nicht. Der pH-Wert unterschied sich zwischen den 2001/2018-Absenz-, 2001/2018-Präsenz- und 2001-Absenz/2018-Präsenz-Standorten nicht. Bei dem 2001-Präsenz/2018-Absenz- und *Empetrum nigrum*-Typ-Standorten war der pH-Wert im Vergleich niedriger.

Die bestimmte Rangkorrelation nach Spearman zwischen dem Deckungsgrad nach Londo (1976) und dem pH-Wert lag bei $\rho = -0,32$ und der p-Wert lag bei $p = 0,05$.

Biodiversität und Evenness

Die Artenvielfalt schwankte zwischen den einzelnen Gruppen und war am höchsten in der Gruppe 2001/2018-Absenz und am niedrigsten an den Standorten des *Empetrum nigrum*-Typs (Abbildung 32). Die Evenness war in der Gruppe des *Empetrum nigrum*-Typs am höchsten. Die 2001/2018-Absenz-Standorte unterschieden sich signifikant von den 2001/2018-Präsenz- und 2001-Absenz/2018-Präsenz-Standorten (Abbildung 32).

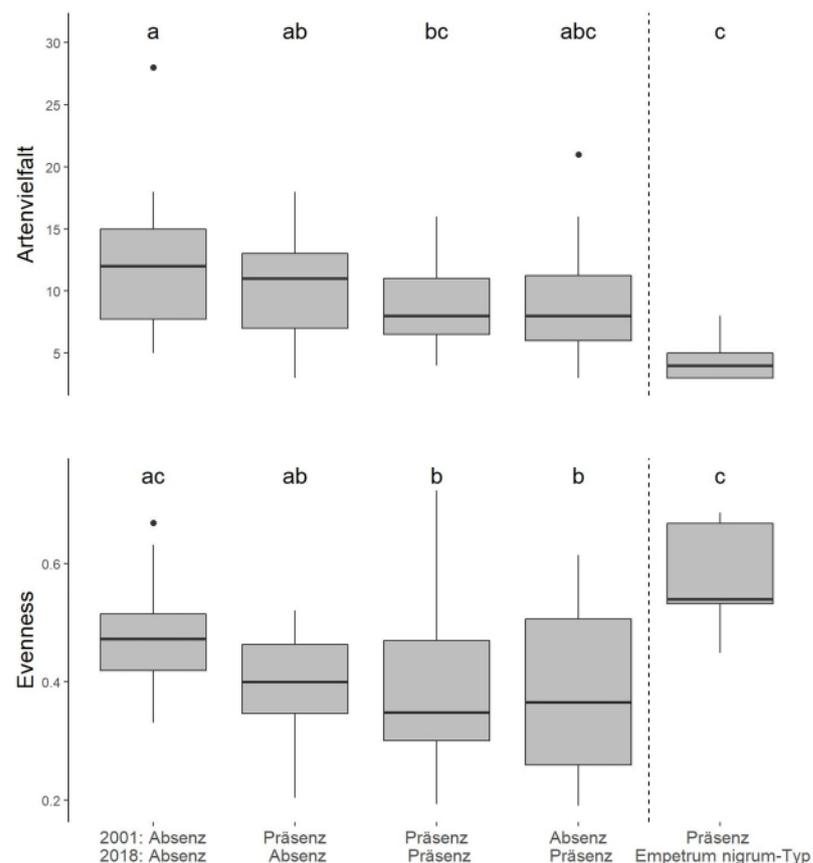


Abbildung 32: Artenvielfalt und Evenness an Präsenz- und Absenzstandorten von *Campylopus introflexus* auf Spiekeroog und Wangerooge. Teildatensatz: Sprötge (2020).

Das Spiekerooger-Habitatmodell von *Campylopus introflexus*

Für die Erstellung des Habitatmodells wurden 50 Absenz- und 50 Präsenz-Standorte unabhängig von ihrer bisherigen feineren Klassifizierung berücksichtigt. Zunächst wurden die Umweltparameter im univariaten Fall betrachtet. Alle Parameter wurden über eine unimodale Funktion (mit X und X^2 -Term) abgebildet. Für jeden Umweltparameter konnte ein signifikanter Zusammenhang zwischen dem Vorkommen und Nicht-Vorkommen nachgewiesen werden. Der Anteil der erklärten Varianz, ausgedrückt durch das Bestimmtheitsmaß nach Nagelkerke lag zwischen 3 und 16,2 % (Tabelle 15).

Tabelle 15: Univariat generalisierte lineare Modelle (GLM) von *Campylopus introflexus*, mit Modellparametern und Gütemaßen. CCP = Anteil korrekter Prognosen. Datengrundlage: Temme (2019) und Sprötge (2020).

Umweltparameter	p- Wert	Nagelkerke- R ²	AUC	Schwellenwert P _{fair}	Kappa	CPP	Sensitivität/ Spezifität
Kohlenstoffgehalt	0,0015	0,162	0,69	0,55	0,2	0,6	0,6/0,6
Stickstoffgehalt	0,0025	0,149	0,69	0,56	0,28	0,6	0,64/0,64
pH-Wert	0,015	0,106	0,62	0,56	0,14	0,57	0,58/0,56
C/N -Verhältnis	0,002	0,034	0,56	0,49	0,06	0,64	0,64/0,64

Anschließend wurden die Umweltparameter in einem multivariaten Modell zusammengeführt und betrachtet. Als Resultat der schrittweise rückwärts gerichteten Variablenauswahl verblieb nur der Kohlenstoffgehalt im Modell. Deshalb erfolgte eine Visualisierung der einzelnen Umweltparameter in Form der Reaktionskurven der univariaten Modelle (Abbildung 33). Dabei galt bei den bestimmten Schwellenwerten (Tabelle 15: Univariat generalisierte lineare Modelle (GLM) von *Campylopus introflexus*, mit Modellparametern und Gütemaßen. CCP = Anteil korrekter Prognosen. Datengrundlage: Temme (2019) und Sprötge (2020). Tabelle 15) für das Verhältnis von Kohlenstoff und Stickstoff sowie für den Kohlenstoff- und Stickstoffanteil, das ein Vorkommen nur bei niedrigen Werten wahrscheinlich war. Ein Vorkommen von *Campylopus introflexus* wurde für den pH-Wert im Bereich 5,2 – 6,3 modelliert (Abbildung 33).

Ergebnisse

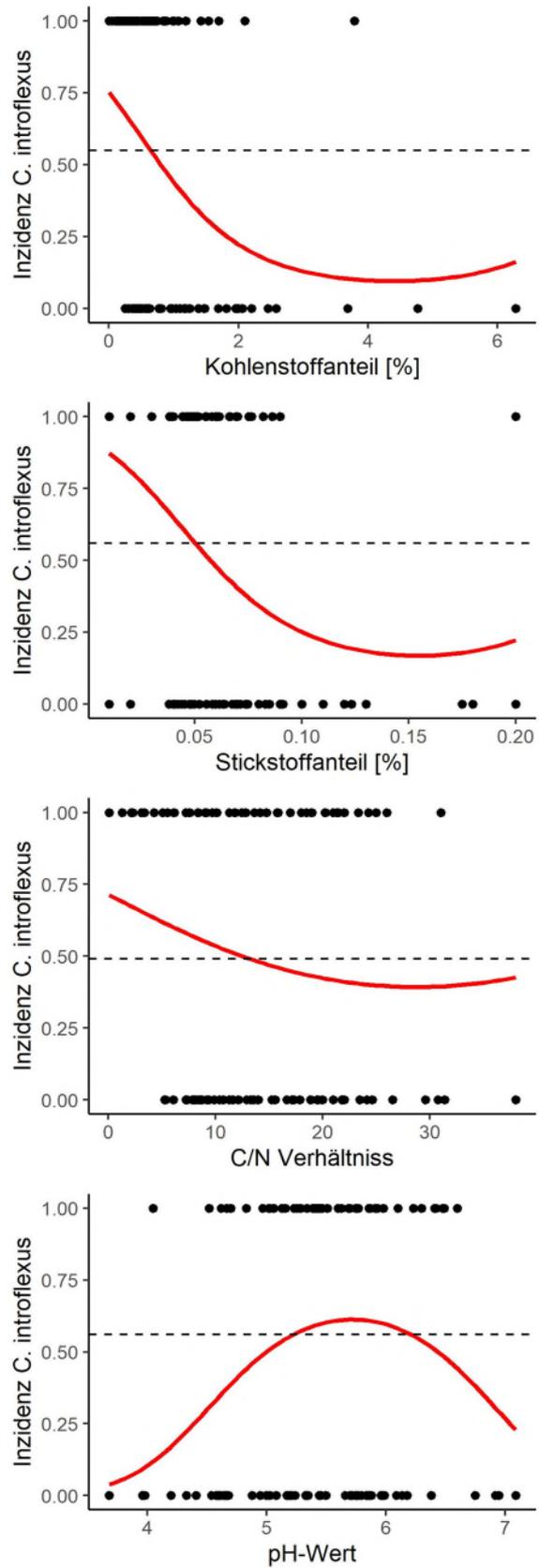


Abbildung 33: Reaktionskurven eines univariaten generalisierten linearen Modells (GLM) von *Campylopus introflexus* für die Umweltparameter Kohlenstoff-, Stickstoffanteil, C/N-Verhältnis sowie pH-Wert.

4.4. Revisionskartierung auf Wangerooge und Mellum und Erfassung der Neophyten-Flora am Festland

Funde auf Mellum

Auf Mellum wurde im Jahr 2019 das komplette neophytische Arteninventar erfasst. Mit *Senecio inaequidens* und *Rosa rugosa* wurden eine potenziell invasive und eine invasive Art außerhalb des Ringdeiches erfasst. Die flächenmäßig größten Vorkommen von *Rosa rugosa* lagen hingegen innerhalb des Ringdeichs oder angrenzend an diesen. Kleinere Vorkommen wurden in den westlichen und nördlichen Dünenkomplexen gefunden. Die *Senecio inaequidens*-Funde wurden bereits beschrieben (S. 51). Mit *Lycium barbarum* kam eine weitere potenziell invasive Art ausschließlich in der Nähe der Naturschutzstation mit einem dichten Bestand von ca. 156 m² vor.

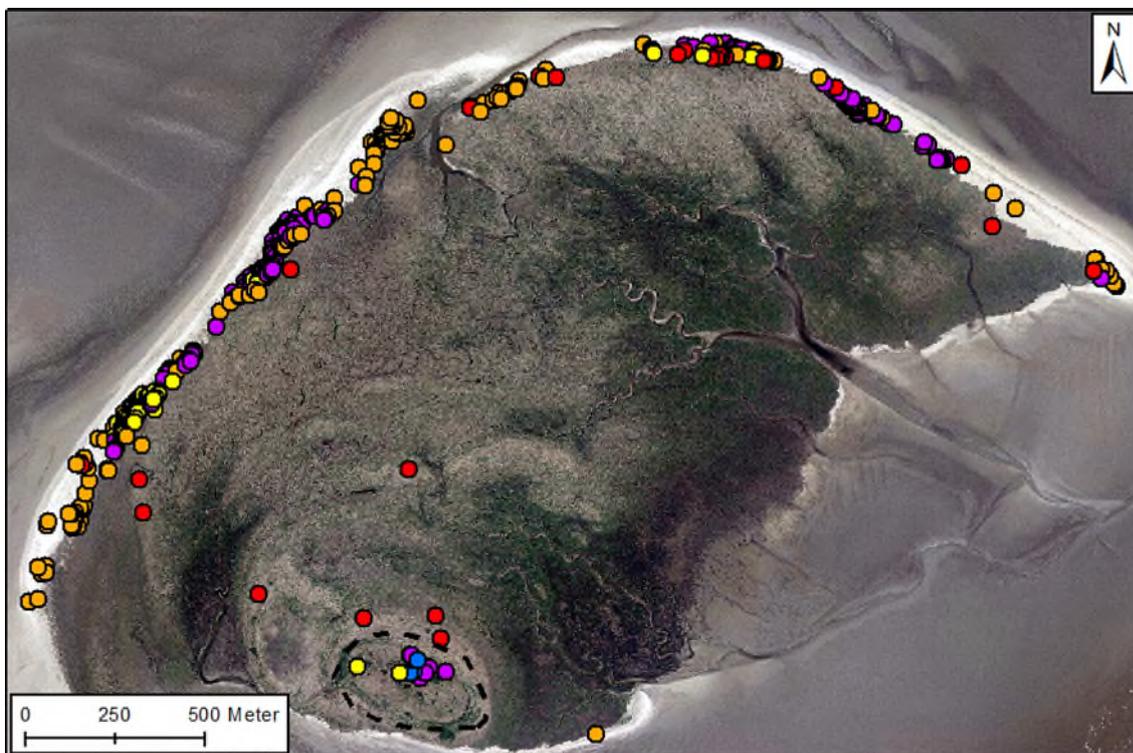


Abbildung 34: Neophyten Funde auf Mellum im Jahr 2019; rot= *Rosa rugosa*; gelb: *Senecio inaequidens*; orange: *Oenothera spec.*; violett: *Conyza canadensis*; blau: *Lycium barbarum*. Ringdeich = unterbrochene schwarze Linie. Datengrundlage Wißmann (2019), Luftbild: NLPV (2016).

Dazu kommen außerhalb des Ringdeiches mit *Conyza canadensis* und *Oenothera spec.* zwei weitere neophytische Arten mit hoher Individuendichte vor (Abbildung 34). Außerdem konnten innerhalb des Ringdeiches 11 neophytische Kulturpflanze im Gemüsebeet oder im Kompost der Naturschutzstation wie beispielsweise *Allium cepa* oder *Rosmarinus officinalis* gefunden werden, welche in dieser Arbeit nicht weiter betrachtet werden, aber vollständigkeithalber aufgenommen wurden (Anhang A4).

Funde auf Wangerooge

Auf Wangerooge wurde im Jahr 2018 das komplette neophytische Arteninventar erfasst und insgesamt 36 neophytische Arten (Anhang A5), davon 11 invasive und potenziell invasive Arten gefunden (Tabelle 16 und Abbildung 35). Neu unter diesen Arten waren die beiden invasiven Arten *Quercus rubra* und *Crassula helmsii*. Die Vorkommen von *Heracleum mantegazzianum* konnten während der Kartierung nicht wiedergefunden werden. Ebenfalls konnten folgende Arten nicht mehr nachgewiesen werden: *Claytonia perfoliata*, *Diplotaxis tenuifolia*, *Forsythia viridissima*, *Lysimachia punctata*, *Medicago sativa* und *Oenothera ammophila*. Wohingegen *Alcea rosea*, *Aronia prunifolia*, *Crataegus persimilis*, *Diplotaxis muralis*, *Fallopia baldschuanica*, *Gaillardia aristata*, *Galinsoga quadriradiata*, *Juncus tenuis*, *Lathyrus latifolius*, *Lonicera involucrata*, *Lunaria annua*, *Medicago x varia*, *Oenothera biennis*, *Oenothera glazioviana* und *Papaver somniferum* neu auf Wangerooge beschrieben wurden (Tabelle 17).

Tabelle 16: Nachgewiesene invasive und potenziell invasive Neophyten auf Wangerooge 2019. Datengrundlage Reiff (2019).

Artnamen	Invasiv und potenziell invasiv nach Nehring et al. (2013)	Invasiv nach Hahn (2006)	Anzahl Fundorte/m ² 2001/2002 (Hahn 2006)	Anzahl Fundorte 2018
<i>Campylopus introflexus</i>	invasiv	invasiv	34.618 m ²	9.139 m ²
<i>Crassula helmsii</i>	invasiv	invasiv	0	1
<i>Quercus rubra</i>	invasiv		0	7
<i>Rosa rugosa</i>	invasiv	invasiv	348.344 m ²	355.850 m ²
<i>Senecio inaequidens</i>	potenziell invasiv		6	194
<i>Solidago gigantea</i>	invasiv		27	2
<i>Prunus serotina</i>	invasiv	invasiv	10	155
<i>Fallopia japonica</i>	invasiv	invasiv	2.000 m ²	2.716
<i>Lycium barbarum</i>	potenziell invasiv		25	14
<i>Helianthus tuberosus</i>	potenziell invasiv		6	4
<i>Impatiens glandulifera</i>	potenziell invasiv		2	6
<i>Aronia prunifolia</i>	-		0	50
<i>Lonicera involucrata</i>	-		0	1.602 m ²

Erfassung der Neophytenbestände am Festland

In den Untersuchungsgebieten am Festland wurden im Jahr 2020 insgesamt 66 verschiedene Neophyten nachgewiesen. Davon wurden in Carolinensiel 43, in Hooksiel 14 und in Wilhelmshaven 48 Arten gefunden. Zu den häufigsten Arten gehörten *Rubus armeniacus* mit 168, *Senecio inaequidens* mit 114 und *Conyza canadensis* mit 318 Fundorten. In allen drei Untersuchungsgebieten konnten folgende Arten nachgewiesen werden: *Fallopia baldschuanica*, *Helianthus tuberosus*, *Rosa rugosa* und *Senecio inaequidens*. Von den gefundenen Arten sind nach Nehring et al. (2013) 12 Arten als invasiv und 10 Arten als potenziell invasiv eingestuft (Tabelle 17).

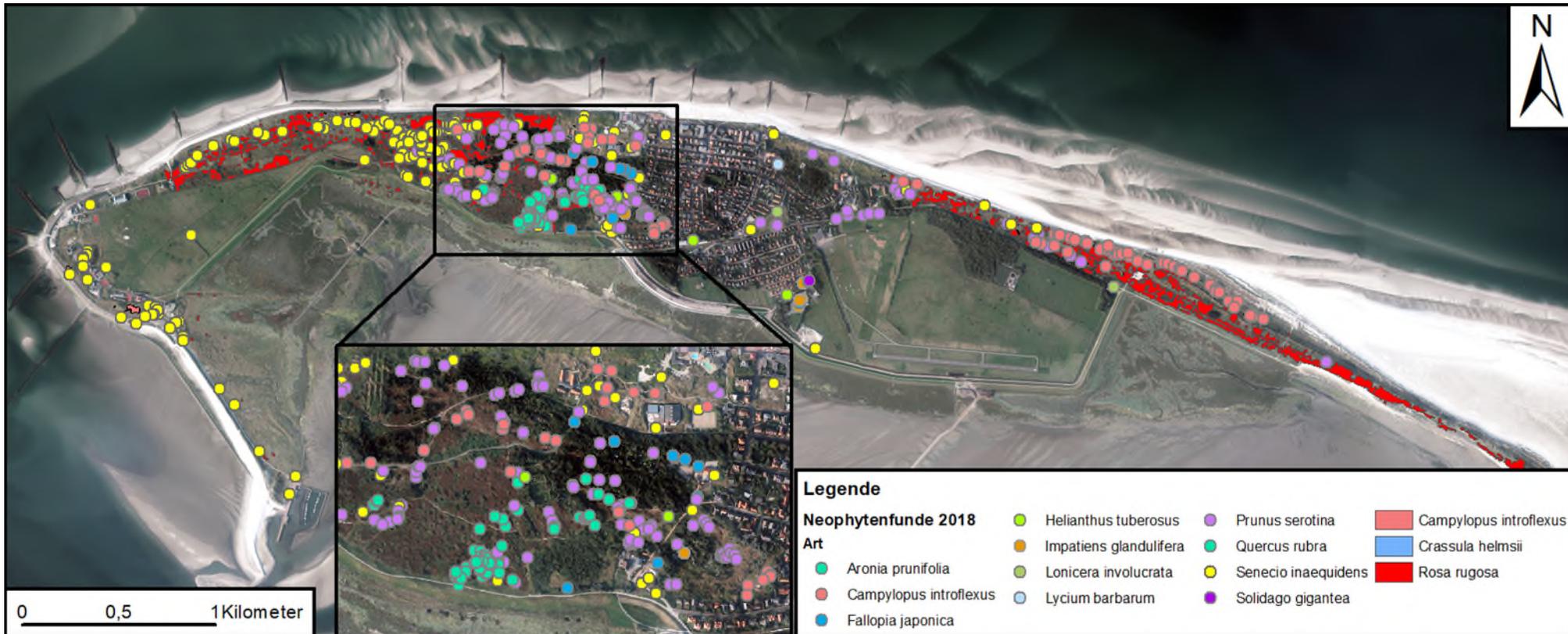


Abbildung 35: Verbreitung der potenziell invasiven und invasiven Neophyten auf Wangerooge im Jahr 2018. Datengrundlage Reiff (2019); Luftbild NLPV (2016).

Ergebnisse

Tabelle 17: Neophyten-Funde in Carolinensiel, Hooksiel und Wilhelmshaven (2020) sowie auf Wangerooge (2018) und Mellum (2019) in alphabetischer Reihenfolge und Klassifizierung nach Nehring et al. (2013) und Nehring et al. (2021). Datengrundlage: Reiff (2019), Wißmann (2019), Kröger (2020), Schlüter (2021), Sindermann (2021). Quelle Bemerkung: Jäger et al. (2017), Jäger et al. (2007).

Artname	Klassifizierung	Carolinensiel	Hooksiel	Wilhelmshaven	Wangerooge	Mellum	Bemerkung
<i>Acer tataricum</i>		x					Zierpflanze
<i>Aesculus hippocastanum</i>		x		x	x		Zierpflanze
<i>Alcea rosea</i>		x		x	x		Zierpflanze
<i>Alchemilla mollis</i>		x		x			Zierpflanze
<i>Alianthus altissima</i>	invasiv			x			Zierpflanze
<i>Ambrosia artemisiifolia</i>	potenziell invasiv		x				trockene, sandige Ruderalflächen
<i>Armoracia rusticana</i>					x		Kulturpflanze
<i>Aronia prunifolia</i>					x		Kulturpflanze
<i>Arum italicum</i>				x			Zierpflanze
<i>Buddleija davidii</i>	potenziell invasiv		x	x			Zierpflanze
<i>Calendula officinalis</i>		x					Kulturpflanze
<i>Campylopus introflexus</i>	invasiv				x		
<i>Centranthus ruber</i>		x					Zierpflanze
<i>Conyza canadensis</i>		x		x	x	x	trockene Ruderalflächen, Wegränder,
<i>Cornus sericea</i>				x			Zierpflanze
<i>Cotoneaster spp.</i>				x			Kulturpflanze
<i>Crassula helmsii</i>	invasiv				x		
<i>Crataegus x persimilis</i>					x		Zierpflanze
<i>Dasiphora fruticosa</i>		x					Zierpflanze
<i>Diplotaxis muralis</i>					x		trockene Ruderalflächen, basenhold
<i>Epilobium ciliatum</i>				x			Frische bis feuchte Standorte
<i>Erigeron annuus</i>		x		x			Frische bis feuchte Standorte
<i>Fallopia baldschuanica</i>			x	x	x		Zierpflanze
<i>Fallopia japonica</i>	invasiv	x		x	x		
<i>Fallopia sachalinensis</i>	invasiv			x			frische bis nasse Flussufer
<i>Gaillardia aristata</i>					x		Zierpflanze
<i>Galeobdolon argentatum</i>			x	x			Zierpflanze
<i>Galinsoga parviflora</i>				x	x		Sandig bis lehmige Standorte, stickstoffreiche Äcker, Wegränder
<i>Galinsoga quadriradiata</i>		x	x	x	x		Sandig bis lehmige Standorte, stickstoffreiche Äcker, Wegränder
<i>Helenium autumnale</i>		x					Zierpflanze
<i>Helianthus annuus</i>		x					Nutzpflanze

<i>Helianthus tuberosus</i>	potenziell invasiv	x	x	x	x		Nährstoffanspruchsvoll
<i>Hordeum murinum</i>				x			Wegränder
<i>Hydrangea macrophylla</i>		x					Zierpflanze
<i>Impatiens balsamina</i>				x			Nährstoffreich
<i>Impatiens glandulifera</i>	potenziell invasiv			x	x		Nährstoffanspruchsvoll, feuchte bis nasse Standorte
<i>Impatiens parviflora</i>	potenziell invasiv			x			Nährstoffanspruchsvoll, feuchte bis nasse Standorte
<i>Junucis tenuis</i>					x		Kalkmeidend
<i>Lathyrus latifolius</i>				x	x		Zierpflanze
<i>Lavendula angustifolia</i>		x					Zierpflanze
<i>Lilium spec.</i>					x		Zierpflanze
<i>Lobularia maritima</i>		x		x			Zierpflanze
<i>Lonicera involucrata</i>			x		x		Zierpflanze
<i>Lonicera tatarica</i>				x			Zierpflanze
<i>Lunaria annua</i>					x		Zierpflanze
<i>Lupinus polyphyllus</i>	invasiv	x					Nutzpflanze, kalkmeidend
<i>Lycium barbarum</i>	potenziell invasiv				x	x	
<i>Lysimachia punctata</i>			x	x			Frische bis feuchte ruderal Standorte
<i>Mahonia aquifolium</i>				x			Zierpflanze, basendhold
<i>Matricaria discoidea</i>		x		x	x		frische und stickstoffreiche Ruderalfluren Kulturpflanze,
<i>Medicago sativa</i>			x	x			Nährstoffreiche Böden Kulturpflanze,
<i>Medicago x varia</i>		x			x		halbtrockenrasen
<i>Nigella damascena</i>		x					Zierpflanze
<i>Oenothera spp.</i>		x	x	x	x	x	
<i>Oenothera glazioviana</i>					x		
<i>Papaver somniferum</i>					x		Zierpflanze, frische Ruderalstandorte
<i>Parthenocissus inserta</i>					x		Zierpflanze
<i>Petunia x hybrida</i>		x					Zierpflanze
<i>Phacelia tanacetifolia</i>		x					Zier und Kulturpflanze
<i>Phedimus spurius</i>				x			sandige Ruderalflächen
<i>Pinus nigra</i>	potenziell invasiv			x	x		Kulturpflanze
<i>Prunus cerasifera</i>		x					Kulturpflanze
<i>Prunus laurocerasus</i>				x			Zierpflanze
<i>Prunus serotina</i>	invasiv			x	x		
<i>Prunus serrulata</i>		x					Zierpflanze
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	invasiv			x			Zierpflanze
<i>Quercus rubra</i>	invasiv			x	x		Zierpflanze
<i>Rhus typhina</i>	potenziell invasiv			x			Zierpflanze
<i>Ribes sanguineum</i>		x					Zierpflanze
<i>Robinia pseudoacacia</i>				x			frische bis trockene Standorte
<i>Rosa multiflora</i>		x		x			Zierpflanze
<i>Rosa rugosa</i>	invasiv	x	x	x	x	x	

Ergebnisse

Artname	Klassifizierung	Carolinensiel	Hooksiel	Wilhelmshaven	Wangerooge	Mellum	Bemerkung
<i>Rubus armeniacus</i>			x	x			Wärmeliebend, nährstoffreiche Böden
<i>Rudbeckia hirta</i>		x		x			Zierpflanze
<i>Senecio inaequidens</i>	potenziell invasiv	x	x	x	x	x	
<i>Sisymbrium altissimum</i>					x		Mäßig trockene, sandige Standorte
<i>Solidago gigantea agg.</i>	invasiv			x	x		frische bis feuchte, nährstoffanspruchsvolle Standorte
<i>Spartina anglica</i>	invasiv			x	x		
<i>Symphoricarpos albus</i>	potenziell invasiv	x					frische bis feuchte, nährstoffanspruchsvolle Standorte
<i>Syringa vulgaris</i>		x					Zierpflanze
<i>Toxicodendron radicans</i>		x					
<i>Trifolium resupinatum</i>		x					Kulturpflanze
<i>Verbena bonariensis</i>		x					feuchte Wälder
<i>Veronica persica</i>		x					Nährstoffreiche lehmmige Äcker und frische Ruderalflächen
<i>Weigela florida</i>		x					Zierpflanze

Kapitel 5 : Diskussion

5.1. Verbreitung, Ausbreitungsvektoren, Vergesellschaftung, Umweltparameter, Habitatmodell, Experimentelle Bestimmung der Salztoleranz von *Crassula helmsii*

Verbreitung und Ausbreitungsvektoren

Das Nadelkraut konnte sich in den letzten zwei Jahrzehnten deutlich ausbreiten und zahlreiche neue Lebensräume besiedeln. Die Vorkommen beschränkten sich bei Hahn (2006) auf den zentralen See im Südstrandpolder und die südlich davon liegenden Uferbereiche des größten Gewässers (Abbildung 5). Heute findet man *C. helmsii* nahezu im gesamten Südstrandpolder. Alle Vorkommen bei Hahn (2006) lagen in der niedrigsten der insgesamt fünf Staustufen. 2015 konnte auf der zweiten, dritten und vierten Staustufe eine Vielzahl von Standorten festgestellt werden. Im Jahr 2019 erreichte *C. helmsii* die letzte Staustufe (pers. Mitteilung Gerlach, NLPV 2021), diese Vorkommen bildeten 2021 bereits einen dichten Rasen entlang beider Uferseiten der nördlichsten Staustufe. Dieser Rasen war sehr artenarm und mit der beschriebenen kennartenlosen-Ausprägung (S.43) vergleichbar (Abbildung 36). Die Ausbreitung im zentralen und größten Gewässer des Südstrandpolders musste also mehrere Male gegen die Strömung erfolgen, hierfür brauchte



Abbildung 36: *Crassula helmsii*-Rasen entlang des Ufers der nördlichsten Staustufe im Südstrandpolder auf Norderney im Mai 2021.

Diskussion

C. helmsii Transportunterstützung. Hieran wird deutlich, wie schnell die Art neue Lebensräume einnehmen und umwandeln kann.

Das Vorkommen in den Dünen zwischen dem Südstrandpolder und den Meierei-Wiesen (Abbildung 14b, S.41, oranger Punkt) lässt den Schluss zu, dass anthropogenes Einwirken nicht zwingend die treibende Kraft hinter der beobachteten Ausbreitung ist. Das Betreten des Südstrandpolders ist auf Grund seiner Lage in der Kernzone des Nationalparks nur einem überschaubaren Personenkreis gestattet. Ein Betreten der Dünen ist ebenfalls nicht gestattet. Damit ist ein unbeabsichtigtes Verschleppen durch den Menschen zwar nicht komplett ausgeschlossen, aber sehr unwahrscheinlich.

Auch wenn der Mensch die Ausbreitung nicht aktiv vorantreibt, unterstützt er diese indirekt, da neben der Verbreitung durch wilde Tiere auch die Ausbreitung durch Pferde eine wichtige Rolle in der beobachteten Ausbreitung der Art spielen könnte. In einem Nationalpark in England konnte diese Ausbreitung durch Ponys bereits beobachtet werden (Dawson und Warman 1987). Auch sind Funde von Pflanzenteilen im Fell von Wildschweinen dokumentiert (Denys et al. 2014b). Ein Beleg dafür, dass diese Form der Ausbreitung, auch über größere Distanzen, auf Norderney stattfindet, ist ein *Crassula helmsii*-Fund in einem Pferdetrittsiegel am Norderneyer Strand (Abbildung 37a). Ebenso wäre ein Transport über die Darmpassage möglich (Abbildung 37b).

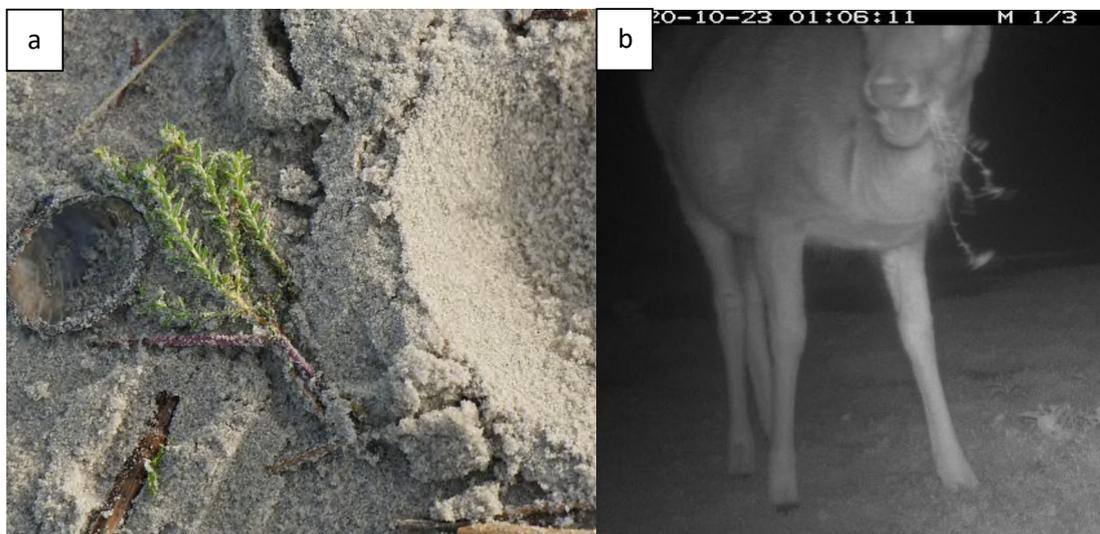


Abbildung 37 a: *Crassula helmsii*-Fund am Norderneyer Strand neben einem Pferdetrittsiegel (Foto: Dr. Sibet Rixinger) b: Damwild beim *Crassula helmsii* fressen im Südstrandpolder auf Norderney (Foto NLPV).

Die Ausbreitung in den Osten von Norderney ist besorgniserregend, da sich dort viele Gewässer sowie feuchte Dünentäler befinden, welche als potenzielle Standorte für *C. helmsii* in Frage kommen. Der ebenfalls im Osten liegende Grohdepolder wird von einem Deichsicherungsgraben

umschlossen und im Polder selbst befinden sich eine Vielzahl von kleineren Gewässern. In der Nähe befinden sich zudem ein 2 km langes und ungefähr 300m breites, feuchtes Anmoor-Dünental (Eggers et al. 2008). Ein Einwandern des Nadelkrautes in diese Lebensräume hätte weitreichende Negativfolgen für die dort vorkommenden Tier- und Pflanzenarten. Im Südstrandpolder und auf den Meierei-Wiesen hat die Art bereits gezeigt, dass sie in der Lage ist Gewässer vollständig zu durchwachsen und dass sie an ausreichend feuchten Stellen vorkommen kann (Abbildung 15e). Standorte wie die in der Nähe der Weißdüne und im Grohdepolder hätten ohne einen Transportvektor wie Pferde oder Wildtiere nicht erreicht werden können.

Bei der Betrachtung der Ausbreitungsvektoren darf der Wasserkörper an sich nicht außer Acht gelassen werden. Innerhalb von Fließgewässern ist über die sehr hohe Samenproduktion von bis zu 700.000 Samen pro Quadratmeter das Ausbreitungsvermögen sehr hoch. Hinzukommt, dass *C. helmsii* ein so enormes Reproduktionsvermögen besitzt, dass es bereits aus kleinsten Pflanzenfragmenten von 5mm neue Pflanzen hervorbringen kann (Leach und Dawson 2000; Denys et al. 2014a; D'hondt et al. 2016). So werden Grabensysteme schnell komplett durchwachsen, wie Funde aus einem betreuten Forschungsprojekt in Oldenburg und Bremen zeigten (Holzapfel 2022).



Abbildung 38: *Crassula helmsii*-Funde in a: Bremen, Park Links der Weser; b: Oldenburg Eversten. Fotos: Holzapfel

Auf Norderney im Südstrandpolder besiedelt *C. helmsii* freigewordene Flächen innerhalb der sich im Rückgang befindlichen Schilfröhrichte (Petersen und Pott 2005). In diesen Bereichen entstehen schwimmfähige *Phragmites australis*-Bruchstücke, die über die Strömung und den Wind eine Art Transporthilfe für *C. helmsii* darstellen und die Verbreitung der Art fördern (Abbildung 14c, S.41). Allein das Betreten von Nadelkrautflächen von Vögeln oder Damwild, welches im Gelände beobachtet werden konnte, reicht aus, um kleinste Fragmente abzubrechen, die dann von den Tieren selbst oder vom Wind ins Gewässer eingebracht und anschließend verbreitet werden können. Für die unzähligen kleinen flachen Buchten innerhalb des Südstrandpolders heißt dies,

Diskussion

dass eine Besiedlung durch *C. helmsii* nur eine Frage der Zeit ist und eine weitere Ausbreitung somit sehr wahrscheinlich ist.

Des Weiteren halten sich auf den mit *Crassula helmsii* bewachsenen Flächen Vogelarten wie beispielsweise die Graugans (*Anser anser*) auf, welche größere Distanzen zurücklegen. Dies ist nicht nur ein möglicher Eintragsvektor, sondern zeitgleich ein möglicher Verbreitungsvektor auf die anderen Inseln und ans Festland.

Vergesellschaftung

Bisher wurden Nadelkraut-Bestände noch keiner Pflanzengesellschaft zugeordnet. Eine genaue syntaxonomische Zuordnung der Art ist aufgrund der wenigen und aussageschwachen Begleitarten sehr schwierig. Die auf Norderney gefundene *Mentha aquatica*-Ausprägung könnte zu den *Phragmitetea* und die *Rubus caesius*-Ausprägungen zu den *Galio-Urticetea* zugeordnet werden. Eine Zuordnung kann, wenn überhaupt, höchstens auf Klassenebene erfolgen. Diese beiden Ausprägungen sind sehr wahrscheinlich aus den Gesellschaften der *Phragmitetea* oder *Galio-Urticetea* hervorgegangen. *Crassula helmsii* wandert in aufgelichtete Röhrichte oder Ruderalfluren ein und verdrängt mit der Zeit andere Arten, so dass diese letztlich in die kennartenlose Ausprägung übergehen. Alternativ besiedelt das Nadelkraut Pionierstandorte und verhindert dort von vornherein das Aufkommen anderer Arten. Für Arten wie *Samolus valerandi* oder *Litorella uniflora*, welche beide im Südstrandpolder auf Norderney oder letztere auch in den Gewässern auf Wangerooge vorkommt, ist eine so wüchsige Art wie *Crassula helmsii* eine ernsthafte Bedrohung. Auch würde ein Einwandern in feuchte Dünentäler diese stark gefährden, gegen eine so schnell wachsende Art haben Arten wie *Lycopodiella inundata* oder *Sagina nodosa* das Nachsehen. Insgesamt bedroht das Nadelkraut nicht nur geschützte Arten und Lebensräume, sondern die Flora und Fauna in den betroffenen Gewässern in Gänze. Im äußersten Fall kann das Durchwachsen von Gewässern zu einem vollständigen Lebensraumverlust für andere Arten führen.

Dass *Crassula helmsii* direkt am Ufer und darüber hinauswächst, hat zur Folge, dass sowohl die terrestrischen als auch die aquatischen Lebensräume in ihrer Struktur verändert werden. Diese Veränderung führt zu einer Strukturarmut und wirkt sich negativ auf die Artenvielfalt aus. Diese direkten und indirekten negativen Auswirkungen durch die Anwesenheit von *C. helmsii* auf Algen, Amphibien, Invertebraten und Vögel sind bereits in der Literatur beschrieben (Langdon et al. 2004; Hussner 2009; Robert und Roseline 2013). Die hohen Deckungsgrade von bis zu 100 % in den Nadelkraut-Beständen und die beobachtete geringe Anzahl der Begleitarten sind ein direkter

Beleg für die negative Auswirkung auf die floristische Diversität. Weiter kann insgesamt von einer Bedrohung der Biodiversität an allen Standorten ausgegangen werden. Ohne ein Eingreifen und nachhaltig wirksamen Naturschutzmaßnahmen werden die betroffenen Lebensräume im Laufe der Zeit stark verändert und stellen zeitgleich eine Bedrohung für alle anderen potenziellen Standorte dar. Eine Ausbreitung der Art sollte daher verhindert werden.

Standortparameter und Habitatmodell

Crassula helmsii zeigte, typisch für invasive Neophyten, eine hohe Variabilität in den untersuchten Umweltparametern. Es war dennoch möglich für *C. helmsii* entscheidende Umweltparameter zu identifizieren. Dazu gehören unter anderem die Leitfähigkeit im Gewässer bzw. im Boden, die Beleuchtung, der Gehalt an organischer Substanz des Bodens und die Ufermorphologie.

Zu den Umweltparametern, welche keinen Einfluss auf das Vorkommen von *C. helmsii* zeigten, gehörte unter anderem die Korngrößenverteilung. Die Sand-, Schluff- und Tonfraktionen in allen Bodenproben waren insgesamt so variabel, dass keine Präferenz für eine bestimmte Korngrößenzusammensetzung von *C. helmsii* nachgewiesen werden konnte. In den Ursprungsgebieten kommt das Nadelkraut in Kiesbetten und an steinigen Felsküsten vor (de Lange 2008). Die Standorte auf Norderney sind damit nicht zu vergleichen und sollten als Beleg für die hohe Anpassungsfähigkeit der Art gewertet werden.

Der Boden-pH-Wert lag zwischen 5,5 und 8,3 wies damit ebenfalls eine hohe Spannweite auf und schränkte die Art nicht ein. Da *Crassula helmsii* auch in Mooren nachgewiesen wurde, wo der pH-Wert noch niedriger sein kann, deckt die vorliegende Untersuchung nicht die volle physiologische Nische der Art ab (EPPO 2007), ein Einwandern in anmoorige Lebensräume ist somit durchaus möglich.

Die Nährstoffverfügbarkeiten in Form von Nitrat-, Nitrit- und Phosphatgehalten im Gewässer waren ebenfalls unauffällig. Die Nährstoffverfügbarkeit hat nur anfänglich einen Einfluss auf die Konkurrenzkraft an einem neuen Standort. Das Ausbilden der Dominanzbestände dauert in diesen Fällen nur länger (van der Loop et al. 2020b).

Der Gehalt an organischer Substanz (Glühverlust) war an Präsenzstandorten höher und unterschied sich signifikant zwischen den untersuchten Präsenz- und Absenzstandorten. Dies ist aber sehr wahrscheinlich ein Resultat des mattenartigen *Crassula helmsii*-Bewuchses und der daraus resultierenden Akkumulation von organischem Material in den Beständen. Ähnlich wie bei Torfmoosen, sterben die unteren Pflanzenteile ab und der obere Teil wächst weiter. *Crassula*

helmsii kann an jedem Sprossknoten Adventivwurzeln ausbilden. Das Nadelkraut bevorzugt also keine Standorte mit höherem organischem Anteil. Dies wird auch daran deutlich, dass die Art an Pionierstandorten, welche in der Regel frei von organischen Auflagen sind, sehr gut wächst (Dawson und Warman 1987; EPPO 2007; van der Loop et al. 2020a).

Im gebildeten Habitatmodell wurden die Leitfähigkeit im Gewässer, die Beleuchtungsintensität und die Gewässermorphologie berücksichtigt. Die Gütemaße des Modells sind ausreichend gut, um das Vorkommen bzw. das Nichtvorkommen der Art zu erklären, der AUC-Wert unterstützt dies. Die interne Validierung ergab, dass die Modellparameter nur gering überschätzt wurden.

Das Nadelkraut zeigt klare Präferenzen für flache Ufer, wenig Beschattung und geringe Leitfähigkeiten. Die Uferform ist bei der Ausbreitung entscheidend, denn an flachen Ufern können Pflanzenbruchstücke oder Samen leicht angespült werden und dort weiterwachsen. Dies deckt sich mit Angaben in der Literatur (Dawson und Warman 1987). An flachen Ufern konnten zudem keine oder nur sehr geringe Wasserbewegungen beobachtet werden, was eine Deposition von Pflanzenmaterial begünstigt. Steilere Uferformen sind im Untersuchungsgebiet vermutlich erosionsbedingt entstanden und die hohen Fließgeschwindigkeiten verhindern ein Anspülen von Pflanzenmaterial. An kantigen Ufern könnten die höheren Fließgeschwindigkeiten und der höhere Wellenschlag das begrenzte Wachstum der *C. helmsii*-Matten in das Gewässer erklären.

Neben der Uferform war die Beleuchtung ein weiterer entscheidender Parameter. Im Ursprungshabitat kommt die Art auf beschatteten Standorten vor (de Lange 2008). Dies ist laut Modell nur bei einer niedrigen Leitfähigkeit möglich. Je höher die Beleuchtung ist, desto höher darf gleichzeitig auch die Leitfähigkeit am Standort sein. Dieses Ergebnis widerspricht Hussner (2009), nach dem *C. helmsii* keine direkte und hohe Sonneneinstrahlung verträgt. Im Modell wurde genau unter diesen Bedingungen aber die höchste Vorkommenswahrscheinlichkeit berechnet. Unter der Berücksichtigung, dass die Vorkommenswahrscheinlichkeit mit dem Deckungsgrad nach Braun-Blanquet positiv korreliert zeigt, dass eben jene Standorte mit einer niedrigen Beschattung sogar einen sehr guten geeigneten Standort darstellen.

Die Leitfähigkeit war der zweite entscheidende Parameter. Die von Hill et al. (1999) bestimmte Salzzahl nach Ellenberg wird mit dem Wert 0 angegeben, wonach die Art keine Salztoleranz aufweisen sollte. Dies deckt sich nicht mit den beobachteten Standorten im Brackwasser mit einer Leitfähigkeit von über 10.000 $\mu\text{S}/\text{cm}$. Nach Dean et al. (2013) liegt die experimentell bestimmte Salztoleranz von *C. helmsii* zwischen 6.500 -12.500 $\mu\text{S}/\text{cm}$, dies widerspricht aber der Salzzahl von Hill (1999).

Die Uferform, die Beleuchtung und die Leitfähigkeit stellen Ausbreitungsbarrieren für *Crassula helmsii* dar. Die Modellgüte ist ausreichend gut, um damit potenzielle Standorte auf eine Eignung zu prüfen. Die abiotischen Parameter Beleuchtungsstärke und Leitfähigkeit stellen Größen dar, die im Rahmen eines gezielten Managements genutzt werden können, um die Art zu bekämpfen. Dafür sollte zunächst die Salz- und Beschattungstoleranz experimentell überprüft und die Langzeitwirksamkeit der Methoden erprobt werden. Wie die Analyse von van der Loop et al. (2018) zeigt, sind die bisher angewandten Methoden meistens auf lange Sicht nicht erfolgreich.

Experimentelle Bestimmung der Salz- und Beschattungstoleranz

Mit dem durchgeführten Experiment konnte gezeigt werden, dass die gezielte Erhöhung der Leitfähigkeit (Versalzung) oder Beschattung von *Crassula helmsii*-Beständen jeweils einen möglichen Ansatz für ein Management der Art darstellt (Abbildung 17). Eine Beschattung von 70 % reichte im Versuch aus, um eine negative relative Wachstumsrate zu erreichen. Eine negative Wachstumsrate ist die Voraussetzung dafür, dass eine Pflanze die Behandlung nicht überlebt (Dean et al. 2013). Vergleicht man die relativen Wachstumsraten der drei Gruppen 0 %-, 30 %- und 70 %-Beschattung mit der jeweiligen Kontrolle und den Leitfähigkeiten über 6.000 $\mu\text{S}/\text{cm}$, fällt auf, dass die relative Wachstumsrate in den Gruppen 30 % und 70 % höher war als die in der Gruppe mit 0 % Beschattung. Die Beschattung sorgte im Experiment also dafür, dass die relative Wachstumsrate über oder um den Wert null lag. Es ist davon auszugehen, dass die Pflanzen durch die Beschattung eine geringere Transpirationsleistung zum aufwiesen und daher weniger zellschädigendes Salzwasser aufnehmen mussten als die Pflanzen in der Gruppe mit 0 %-Beschattung. Außerdem konnte in den Gruppen 30 %- und 70 %-Beschattung kein signifikanter Zusammenhang zwischen der Leitfähigkeit und der relativen Wachstumsrate festgestellt werden.

Um eine möglichst effektive Maßnahme aus dem Versuch abzuleiten, sollten die beiden Ansätze der Beschattung und Versalzung nicht kombiniert werden. Betrachtet man die Streuung der einzelnen Messwerte der Gruppen 30 %- und 70 %-Beschattung, so zeigt sich, dass die einzelnen Pflanzen sehr unterschiedlich auf den Stress reagierten. In der Gruppe 0 %-Beschattung hingegen war die Streuung geringer und erst die 30.000 $\mu\text{S}/\text{cm}$ Behandlung wies eine durchgehende negative Wachstumsrate auf. In der Gruppe 0 %-Beschattung konnte zudem ein signifikanter Zusammenhang zwischen der Leitfähigkeit und der relativen Wachstumsrate festgestellt werden. Das zeigt auf, dass ein Versalzen von mit *Crassula helmsii*-bewachsenen Gewässern erfolgreich sein kann. Im Habitatmodell lag der Toleranzbereich für die Leitfähigkeit zwischen 0 und

Diskussion

12.500 $\mu\text{S}/\text{cm}$ und im Versuch lag dieser etwas höher bei 13.700 $\mu\text{S}/\text{cm}$. In einem sehr ähnlichen Experiment bei Dean et al. (2013) lag die bestimmte Salztoleranz zwischen 6.500 - 12.500 $\mu\text{S}/\text{cm}$. Diese beiden experimentell bestimmten Salztoleranzen widersprechen wie bereits erwähnt der von (Hill et al. 1999) beschriebenen Salzzahl nach Ellenberg.

Die Experimente bestätigen, dass ein Schädigen der Pflanzen mit Salzwasser möglich ist. Jedoch reicht die Dauer von 44 Tagen Salzwasser-Behandlung nicht für eine nachhaltige Schädigung aus, da die Pflanzen sich nach dem Versuch komplett erholen konnten. In England wurde ein Gebiet für sechs Monate großflächig mit Salzwasser überstaut und dort konnte *Crassula helmsii* erfolgreich verdrängen (Charlton et al. 2010; Gardiner und Charlton 2012). Aus diesem Grund sollten mögliche Bekämpfungsmaßnahmen bis zum Vorliegen weiterer Versuchsergebnisse mindestens sechs Monate andauern.

Standorte auf Wangerooge

Das im Jahr 2017 auf Wangerooge entdeckte Vorkommen von *Crassula helmsii* wurde im Sommer 2018 näher untersucht (Prinz und Freund 2018). Die Messwerte für die Beleuchtungsstärke und Leitfähigkeit an den verschiedenen Standorten des betroffenen Eisteichs lagen im Vorkommensbereich des Habitatmodells (S. 47). In den umliegenden Gewässern konnten keine weiteren Nadelkraut-Funde nachgewiesen werden. Im Herbst 2019 wurde der Eisteich im Zuge einer Pflegemaßnahme mit Sand verfüllt (Hecker 2019). Seitdem wurde dort kein *Crassula helmsii* mehr gefunden. Das Verfüllen des Gewässers war notwendig, da eine Folienabdeckung aufgrund der Geländemorphologie und Größe der Vorkommen nicht möglich war. Ebenso war ein Versalzen des Gewässers ungeeignet, da der Wasserstand aufgrund der geringen Niederschläge 2019 zu niedrig war und nicht alle Vorkommen zu erreichen gewesen wären. Doch selbst bei hohem Wasserstand wäre keine Salzzugabe in Frage gekommen, da die Gefahr bestanden hätte, dass die Süßwasserline nachhaltig beeinträchtigt würde, da wegen der Gewässergröße eine zu große Salzmenge hätte eingesetzt werden müssen, um die Leitfähigkeit ausreichend anzuheben.

Das Verfüllen des Gewässers stellt einen dauerhaften Eingriff in das Landschaftsbild und einen Lebensraumverlust dar. Bei dem Ausbreitungspotenzial der Art und der Vielzahl an umliegenden Gewässern wäre es aber nur eine Frage der Zeit gewesen, bis *Crassula helmsii* auch dort nachweisbar gewesen wäre. Ein Durchwachen des kompletten Eisteiches mit *Crassula helmsii*, wie es auf Norderney schon beobachtet werden konnte, war daher absehbar. Als Ausgleichsmaßnahme wurde ein neues Gewässer geschaffen

Da für weitere Potenzialabschätzungen die Wasserstände in den Gewässern auf Wangerooge zu niedrig waren, wurde die Erhebung der Gewässer im Sommer 2021 wiederholt. Dabei wurde in einem Gewässer ein ca. 15 m² großes Vorkommen von *Crassula helmsii* südwestlich des Eisteiches entdeckt. Dieses und weitere Gewässer wurden einer Potenzialabschätzung unterzogen (Tabelle 9). Dabei konnte festgestellt werden, dass die meisten der Gewässer auf Wangerooge ein potenzielles Habitat für *Crassula helmsii* darstellen. Durch den schnellen Wuchs von *C. helmsii* und aufgrund der geringen Ausdehnung des Vorkommens im Sommer 2021 ist davon auszugehen, dass die Art in diesem Gewässer noch nicht sehr lange wächst. Da keine weiteren Vorkommen von *C. helmsii* in anderen Gewässern gefunden wurden, wächst die Art entweder an einer ausreichend feuchten Stelle, wie kleinen Kühlen im Heidegebiet oder dem Innengroden, alternativ wäre auch ein Transport vom Festland oder einem anderen Vorkommen von einer Insel in der Inselkette nach Wangerooge möglich. Eine Einschleppung ist nicht nur von Norderney möglich, es sind auch Vorkommen auf den Westfriesischen Inseln (van der Loop et al. 2022), in Niedersachsen (Abbildung 39) und in Schleswig-Holstein bekannt (mündliche Mitteilung, Ruhmann, Landesamt für Umwelt Schleswig-Holstein).

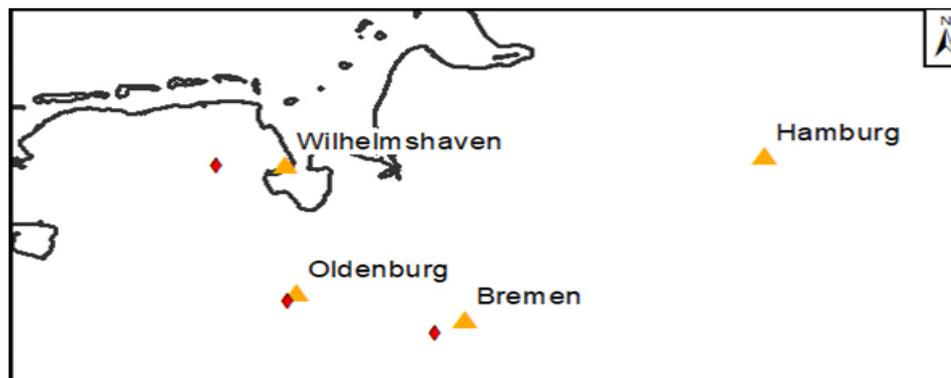


Abbildung 39: Bekannte Vorkommen von *Crassula helmsii* in Nordwestdeutschland. Rote Rauten = Fundorte *Crassula helmsii*. Datengrundlage Holzapfel (2022).

Beide Möglichkeiten sind nicht zu überprüfen und erschweren das Management der Art. Es liegen keine Verbreitungsdaten für *Crassula helmsii* vom Festland vor. Zudem ist es nicht möglich, die Bewegung aller potenziell vorkommenden Vogelarten zu rekonstruieren, um Rückschlüsse auf eine Verschleppung durch diese zu ziehen. Der Fund aus dem Sommer 2021 und die Potenzialabschätzung verdeutlichen, wie wichtig ein regelmäßiges Monitoring der Gewässer zum Schutz dieser Lebensräume ist.

Das 2021 untersuchte Vorkommen auf Wangerooge unterscheidet sich in seiner Vergesellschaftung deutlich von den Vorkommen auf Norderney. Im Vergleich war die

Artenanzahl mit 30 Arten sehr hoch. Die Aufnahme gehört in die Klasse der Phragmitetea und würde sehr wahrscheinlich bei einer weiteren Ausdehnung von *C. helmsii* in die Kennartenlose-Ausprägung übergehen.

Naturschutzmaßnahmen und Management der Art

Die durchgeführte Habitateignungsanalyse für Borkum, Juist, Langeoog und Wangerooge zeigt, dass viele der vorhandenen Gewässer als Standort für das Nadelkraut geeignet sind. Die geeigneten Gewässer sollten im Rahmen eines Monitorings regelmäßig beobachtet werden. Ein frühzeitiges Entdecken kleinflächig ausgeprägter Vorkommen erleichtert das Management, da diese einfacher zu bekämpfen sind als große Dominanzbestände. Ein Management sollte aufgrund der zu erwartenden negativen Auswirkungen auf die Biodiversität in jedem Fall durchgeführt werden. Auch zeigen die erwähnten Funde in den Niederlanden, Schleswig-Holstein und anderen Teilen von Niedersachsen, dass das Nadelkraut keinesfalls nur ein lokales Problem darstellt und Managementstrategien über Nationalparkgrenzen hinweg gedacht werden sollten. In den Niederlanden wird bereits ein Artmanagement erprobt und der Handel mit *Crassula helmsii* ist dort ebenfalls verboten (van der Loop et al. 2020a, 2022). In Deutschland ist dieser erlaubt, die Verbreitungsdaten sind veraltet. Dies mag unter anderem daran liegen, dass die Art selbst unter Naturschützer:innen und Mitarbeiter:innen der Naturschutzbehörden nicht sonderlich bekannt ist.

Die Managementansätze zum Bekämpfen des Nadelkrauts sind vielseitig, jedoch war keine dieser Methoden nachweislich langfristig erfolgreich (van der Loop et al. 2018). Das liegt unter anderem daran, dass in allen in der Literatur beschriebenen Experimenten oder Maßnahmen lediglich ein Absterben oder Entfernen der oberirdischen Biomasse dokumentiert wird (van der Loop et al. 2018). Aufgrund der hohen Regenerationsfähigkeit der Art, sollte ein Versuch nicht das Absterben der oberirdischen Biomasse, sondern das nicht erneute Austreiben der Art belegen. Selbst in dem Experiment für diese Arbeit konnte dies nicht belegt werden. Nur wenn das nicht Wiederaustreiben experimentell belegt werden kann, ist ein nachhaltiges Management von *C. helmsii* möglich. Andernfalls wird lediglich die oberirdische Biomasse für eine gewisse Zeit reduziert.

Ein zweiter und nicht zu vernachlässigender Faktor im Management des Nadelkrauts ist die Samenbank im Boden (Nicol und Ward 2010; D'hondt et al. 2016). Die Keimungsrate liegt zwar nur bei 20 %, aber bei einer Samenproduktion von bis zu 700.000 Samen pro Quadratmeter, reicht

dies für eine schnelle Wiederbesiedelung aus. Erst eine Bodenaufgabe von mehreren Dezimetern beeinträchtigt die Keimungsrate bereits erheblich (Denys et al. 2014a; D'hondt et al. 2016).

Die bisher im Nationalpark angewendeten und nachhaltig wirksamen Managementansätze umfassen das schon erwähnte Überstauen mit Salzwasser (Charlton et al. 2010) und das Verfüllen des betroffenen Gewässers (Hecker 2019). Beide Vorgehensweisen sind mit einem Eingriff in das Landschaftsbild und den Naturhaushalt verbunden und müssen sorgfältig abgewogen werden. Die vom Bundesamt für Naturschutz empfohlenen Maßnahmen der mechanischen Entfernung und die chemische bzw. biologische Bekämpfung sind aus den schon genannten Gründen nicht zu empfehlen. Entgegen der Ansicht des Bundesamtes für Naturschutz besteht ein hoher Forschungsbedarf zum Nadelkraut, um in Zukunft eine nachhaltig wirksame Methode mit einem möglichst geringen Eingriff in den Naturhaushalt zu etablieren.

Da Tiere einen möglichen Ausbreitungsvektor darstellen, sollte ein Management daher Reitwege und Wildpfade berücksichtigen. Auch Aufklärungsarbeit in der lokalen Bevölkerung und bei Touristen muss geleistet werden, um über die Gefahren, die vom Nadelkraut ausgehen, zu informieren. Das Einzäunen betroffener Gewässer und Flächen könnte ebenfalls dazu beitragen das lokale Potenzial für eine weitere Verbreitung zu reduzieren, da einige Tiere am Betreten der Fläche gehindert werden.

Zwischenfazit

Das Nadelkraut konnte sich in den letzten zwei Jahrzehnten nicht nur massiv auf Norderney, sondern auch nach Wangerooge ausbreiten. Auf beiden Inseln sind besonders die kleineren Gewässer durch eine Besiedlung gefährdet, da in diesen ein kompletter Lebensraumverlust zu erwarten ist. Die Standorte auf Norderney waren insgesamt sehr artenarm. Das Habitatmodell zeigt, dass für das Vorkommen von *Crassula helmsii* ist eine Leitfähigkeit unter 12.500 $\mu\text{S}/\text{cm}$ und eine möglichst geringe Beschattung sowie eine flache Ufermorphologie wichtig sind. Insgesamt gefährdet *Crassula helmsii* Rote Liste-Arten und Lebensräume. Da auf allen Ostfriesischen Inseln potenzielle Standorte vorhanden sind, muss mit einer weiteren Ausbreitung gerechnet werden.

5.2. Verbreitung, Habitatmodell, Umweltparameter, Lebensräume, Vergesellschaftung und Ausbreitungsvektoren von *Senecio inaequidens*

Verbreitung

Ein Vergleich der Verbreitungsdaten aus den Jahren 2018/2019 mit den Daten aus 2001/2002 verdeutlicht eine starke Arealvergrößerung des Schmalblättrigen Greiskrauts im Untersuchungsgebiet. Wurden 2006 auf den Inseln Spiekeroog, Wangerooge und Mellum 28 Fundorte erhoben, wurde *Senecio inaequidens* 2018 und 2019 auf den Inseln an insgesamt 4.790 Standorten nachgewiesen. Es liegen keine Angaben zu Individuenzahlen aus dem Jahr 2006 vor, jedoch ist hier aufgrund der Ausbreitung ebenfalls ein deutlicher Zuwachs anzunehmen. 2018/2019 wurden über 24.000 Individuen im Untersuchungsgebiet gezählt.

Der Zuwachs konnte im gesamten Untersuchungsgebiet beobachtet werden, so dass von einem allgemeinen Trend ausgegangen werden kann. Auch auf den nicht untersuchten Inseln ist ebenfalls eine weitere Verbreitung anzunehmen. Die Ausbreitung verlief dabei lokal unterschiedlich, wobei sie auf Spiekeroog heraussticht. Betrachtet man das Verbreitungsmuster von *Senecio inaequidens*, so sind zahlreiche Vorkommen im direkten Umfeld von Wegen, Reitpfaden oder anthropogen genutzten Grünflächen auf den westlichen Inselbereichen von Spiekeroog und Wangerooge gelegen. Laut Literatur profitiert die Art von regelmäßigen und wiederkehrenden Störungsereignissen (Werner et al. 1991; Heger und Böhmer 2005; Lachmuth et al. 2018). Durch das unerlaubte Verlassen der befestigten Wege oder durch die Reitsportnutzung können Lücken in der Vegetation entstehen, die sich für die Etablierung von *Senecio* eignen. Auch Trittsiegel von Wildtieren bieten möglicherweise Potenzial für eine Besiedlung durch *Senecio*, sind aber im Bereich intensiver anthropogener Nutzung nachrangig. Die erfassten Vorkommen nehmen mit zunehmender Entfernung zum Wegenetz ab. Es ist denkbar, dass die vorherrschenden Westwinde an den Westköpfen der Inseln die Früchte auf ungeeignete Standorte beispielsweise in die nahen Salzwiesen tragen. Es ist dabei zu beachten, dass die Samen möglicherweise 30 bis 40 Jahre im Boden keimungsfähig bleiben (Heger und Böhmer 2006). Aus der im Boden entstehenden Samenbank können bei entsprechender Entwicklung der Habitats zu günstigeren Bedingungen zukünftig neue *Senecio*-Vorkommen aufwachsen, auch wenn die Standorte aus derzeitiger Sicht für die Art ungeeignet sind.

Auf Wangerooge lagen zusätzlich Standorte im Heidegebiet und der Siedlung, diese befanden sich ebenfalls ausschließlich in der Nähe des Wegenetzes. Auch hier kann davon ausgegangen werden,

dass ein anthropogen bedingtes Störungsregime die Ausbreitung ermöglicht und fördert. Fundorte innerhalb der Dünen wurden lediglich östlich des Ortes verzeichnet. Vergleicht man die heutigen Vorkommen mit der Kartierung von Hahn (2006), konnte der östlichste Standort der hahnschen Kartierung nicht wiedergefunden werden. Für eine flächige Ausbreitung in diesem Bereich der Insel fehlte es entweder an Samen, an geeigneten Standorten oder beidem. In dem Gebiet östlich des Ortes ist mit *Rosa rugosa* ein anderer Neophyt weitverbreitet und nimmt einen Großteil der Fläche ein (NLPV 2018c). Hierdurch wird das Potenzial für eine Besiedlung durch *S. inaequidens* als Lichtkeimer deutlich eingeschränkt (Lachmuth et al. 2018). Weiterhin könnten die *Rosa rugosa*-Gebüsche als eine Art mechanische Ausbreitungsbarriere darstellen. So wurden die höchsten Individuendichten im Zuge der vorliegenden Arten unter anderem in der Nähe von *Hippophaë rhamnoides*-Gebüsch gefunden. Diese wirken wie eine Art Kamm, fangen die Samen aus der Luft und häufen diese in der Umgebung an (vgl. Hahn 2006). Ähnliches wäre auch für *Rosa rugosa*-Gebüsche denkbar, mit dem Unterschied, dass für *S. inaequidens* unter diesen keine geeigneten Umweltbedingungen zum Keimen und Aufwachsen vorliegen. Sollte *S. inaequidens* sich auf Grund dieser Barrieren östlich des Ortes nicht dauerhaft etabliert haben, wäre eine Ausbreitung ausgehend von den Standorten im Heidegebiet westlich des Inselortes nur über einen Umweg durch den Inselort selbst möglich. Diese Distanz von rd. 2 km kann von der Art innerhalb einer Vegetationsperiode nicht zurückgelegt werden. Möglich wäre, dass sich die Art zukünftig auf diesem Weg weiter ausbreitet, um potenzielle Standorte im Osten der Insel zu besiedeln.

Auf Spiekeroog findet man zusätzlich zu den Standorten am Westkopf nördlich und östlich vom Inselort ein auffälliges räumliches Verbreitungsmuster. Neben der unmittelbaren Umgebung um das Wegenetz findet man hier auch Standorte innerhalb der Dünenvegetation. Diese Vorkommen umschließen den alten Dünenkern vollständig. In den zentral gelegenen Bereichen wurden hingegen keine Individuen des Schmalblättrigen Greiskrauts gefunden. Weiter östlich, in der Leegde wurden nur einige wenige Individuen auf erhöhten Standorten gefunden. Die Ostplate war mit über 3.500 Standorten teilweise besonders dicht besiedelt. Insgesamt erfolgten 95 % aller *Senecio inaequidens* Funde 2018/2019 auf Spiekeroog. Die Insel bietet anscheinend sehr gute Wachstumsbedingungen. Wegen dieser Eignung erfolgten die weiteren Analysen dort.

Habitatmodell und Umweltparameter

Betrachtet man das räumliche Verteilungsmuster von *Senecio inaequidens* auf Spiekeroog, erscheint es zunächst willkürlich. Die Analyse der Bodenparameter und die darauf basierende Habitatmodellierung lieferten eine Erklärung für diese Verteilung. Das Habitatmodell wurde durch

die beiden erklärenden Parameter pH-Wert und Leitfähigkeit im Boden beschrieben (Abbildung 27, S.58). Diese beiden Parameter sind entscheidend für die räumliche Verteilung der Art und bilden vom Strand über die Dünen bis in die Salzwiesen einen Umweltgradienten, der diese Lebensräume charakterisiert und differenziert. Der pH-Wert nimmt aufgrund der geringen Pufferkapazität des Sandbodens mit dem Dünenalter natürlicherweise ab. In der Nähe des Strandes ist zunächst noch ein ausreichender Nachschub von Calciumcarbonat in Form von Muschelschill vorhanden, welcher die Pufferkapazität aufrecht hält. Spätestens aber mit dem Übergang von der Weiß- zur Graudüne beginnt die Bodenversauerung und damit das Absinken des pH-Wertes. Auf den Salzwiesen sinkt der pH-Wert aufgrund des Einflusses basenreichen Meerwassers nicht unter einen Wert von 8. Der pH-Wert ist der limitierende Faktor für die Verbreitung von *S. inaequidens* in den Dünenlebensräumen. Die Bodenleitfähigkeit hingegen ist in den Dünenlebensräumen, wie die Messwerte zeigten, gering und nicht entscheidend. Die gemessenen Bodenleitfähigkeiten in den Dünen unterscheiden sich deutlich von den gemessenen Werten in den Lebensräumen Salz- und Strandwiese, die der Einfachheit halber als salzgeprägte Lebensräume zusammengefasst wurden. Die Höhe der Leitfähigkeit ist dort abhängig von der Überflutungsdauer und Häufigkeit. Ganz allgemein gilt; höher gelegene Standorte werden weniger häufig und kürzer überflutet als niedriger gelegene und haben deshalb eine geringere Bodenleitfähigkeit (Pott 1995a; Leuschner und Ellenberg 2017). In diesen Lebensräumen bildet die Leitfähigkeit somit den limitierenden Faktor. Die Vorkommen von *S. inaequidens* sind somit nur auf die oberen Bereiche der Salzwiesen und nicht regelmäßig überspülte Standorte der Strandwiesen beschränkt. Andere Standorte in diesen Lebensräumen können aufgrund der hohen Leitfähigkeit im Boden nicht besiedelt werden.

Betrachtet man die beide erläuterten Faktoren gemeinsam, erklärt sich das räumliche Verteilungsmuster vollständig. In den zentralen Bereichen des alten Dünenkerns ist der pH-Wert unter die benötigten 5,7 gesunken und Vorkommen der Art ist nur auf den neutraleren pH-Werten in den randlichen Bereichen des alten Dünenkerns möglich. Gleichzeitig erklärt dies auch, warum Störungsereignisse in der Nähe der Wege so wichtig sind. Durch die Verlagerung von Bodenmaterial werden neben geeigneten Safe Sites für die Keimung werden auch tiefere, weniger entkalkte Bodenschichten zugänglich. Durch die pH-Wert Abhängigkeit ist, der für die Verbreitung der Art notwendige Wuchsraum begrenzt. Nördlich des Inselortes ist dieser Raum auf Grund der Ausdehnung der alten Dünenkerne besonders limitiert. Es ist davon auszugehen, dass sich diese Limitation auch in der Ausbreitungsgeschwindigkeit niederschlägt, weil die meisten Samen auf nicht geeigneten Standorten laden.

Die Ostplate ist erst in den letzten 60 Jahren entstanden und dort hat die Bodenversauerung zwar schon begonnen, ist aber noch nicht fortgeschritten genug (Sindowski 1973). Die sich Ausdehnenden Dünenzüge sind deshalb ausgesprochen gut geeignete Standorte für *Senecio inaequidens*, was sich unter anderem an der Anzahl der Fundorte, aber auch an der Anzahl der dort gefundenen Individuen feststellen lässt. Im Weiteren wird der potenzielle Wuchsbereich auf den Strandwiesen und den Salzwiesen nur von der Bodenleitfähigkeit eingeschränkt.

Da zur Modellierung des Habitatmodells alle verfügbaren Daten genutzt wurden, bleibt zur Überprüfung des Modells in der Regel nur die interne Validierung. Alternativ wäre die Nutzung eines zweiten Datensatzes zur Überprüfung möglich (Hosmer und Lemeshow 2000; Zuur et al. 2007). Dafür wurden auf Wangerooge in zwei Gebieten in einem Raster die Bodenleitfähigkeit und der pH-Wert gemessen und das Habitatmodell für diese Bereiche berechnet (Abbildung 29, S.60). Problematisch ist an diesem Ansatz, dass die Ausbreitung von *S. inaequidens* auf Wangerooge noch nicht ähnlich weit wie auf Spiekeroog fortgeschritten ist und sich noch kein Gleichgewicht zwischen lokalen Neubesiedlungen und Aussterbeereignissen der Art eingestellt hat. So lassen sich zwar potenzielle Wuchsorte vorhersagen, nicht aber die Gültigkeit des Modells überprüfen. Dies ist kein Problem dieser Untersuchung, sondern ein generelles Problem für die Habitatmodellierung von Neobiota und macht diese Art der Analyse besonders vielschichtig und herausfordernd (Venette et al. 2010; Capinha et al. 2018).

Die Visualisierung des Habitatmodells auf Wangerooge bestätigt also nur die schon vorher angestellte Vermutung, dass *S. inaequidens* auf Wangerooge noch nicht alle potenziellen Standorte besiedelt hat. Darüber hinaus zeigte die Visualisierung des Habitatmodells, dass selbst auf Spiekeroog noch nicht alle potenziellen Standorte besiedelt wurden (Abbildung 28 und Abbildung 29, S.60)

Zur Bestätigung des Zusammenhangs zwischen der Umweltvariablen und dem Vorkommen des Schmalblättrigen Greiskrauts mussten andere unabhängige Daten herangezogen werden. Hierzu erfolgte eine Überlagerung der *Senecio*-Funde mit den Daten von Pollmann et al. (2020), welche eine Altersdatierung der einzelnen Dünenzüge nach Sindowski (1970) durchführten. Das Alter einer Düne korreliert, wie bereits erklärt, mit den pH-Wert. Überlagert man die Dünenzüge nach Sindowski (1970) mit den Altersdaten von Pollmann et al. (2020) und den *Senecio inaequidens*-Funden so wird der Zusammenhang zwischen dem Dünenalter und dem Vorkommen der Art sichtbar.

Im nördlichen Teil der alten Dünenzüge ist ein Vorkommen bis zu einem Alter von ca. 160 Jahren möglich. Auf den älteren Bereichen findet man hingegen keine Vorkommen. Im südlichen Bereich

Diskussion

liegen die Fundorte im Übergangsbereich zwischen Dünen und Salzwiesen. Hier lagen die pH-Messwerte zwischen 5,8 und 6,2, es davon auszugehen, dass diese Standorte bei besonders hohen Sturmfluten in den letzten 370 Jahren mehrmals überflutet wurden und der pH-Wert in diesem Bereich deshalb höher ist. In diesem Bereich gibt es eine Fläche, welche von *Senecio inaequidens* Individuen umschlossen ist, dort lag der pH-Wert zwischen 4,3 und 5,3. Zusammenfassend lässt

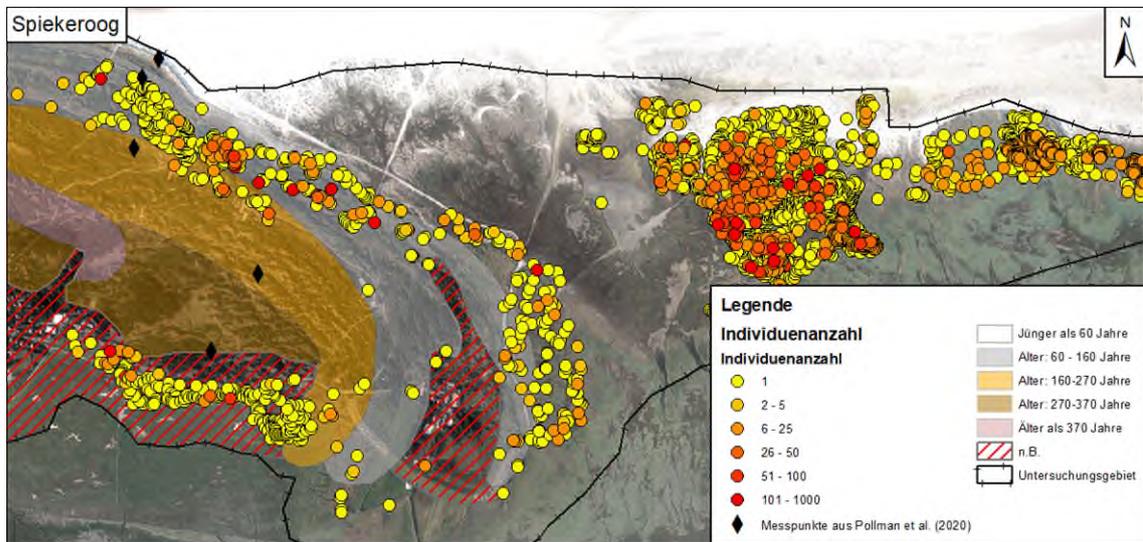


Abbildung 40: Altersdatierung der Dünen nach Sindowski (1970) aus Pollmann et al. (2020) überlagert mit den *Senecio inaequidens* Funden auf Spiekeroog. Datengrundlage: Schmidt (2019), Luftbild: NLPV (2016).

sich feststellen, dass der pH-Wert das Vorkommen in den Dünen limitiert und dass die Dünen für ungefähr 160 Jahre als Standort für *S. inaequidens* geeignet sind. *Senecio inaequidens* ist also nur ein Gast auf Zeit (Abbildung 40).

Die zweite Umweltvariable im Habitatmodell war die Leitfähigkeit im Boden im Wertebereich zwischen 200 und 5.500 $\mu\text{S}/\text{cm}$. Holt et al. (2021) haben die Süßwasserlinse auf der Spiekerooger Ostplate modelliert. Überlagert man diese Süßwasserlinse und der 3,5 m über NN Höhenlinie mit den Vorkommen von *Senecio inaequidens* so liegen diese zum größten Teil innerhalb der Süßwasserlinse und damit im modellierten Wertebereich. Die Fundorte außerhalb liegen alle über 2 m über der Mittleren-Tide-Hochwasserlinie (MThw) von 1,47 m (BSH 2021). Seitdem letzten

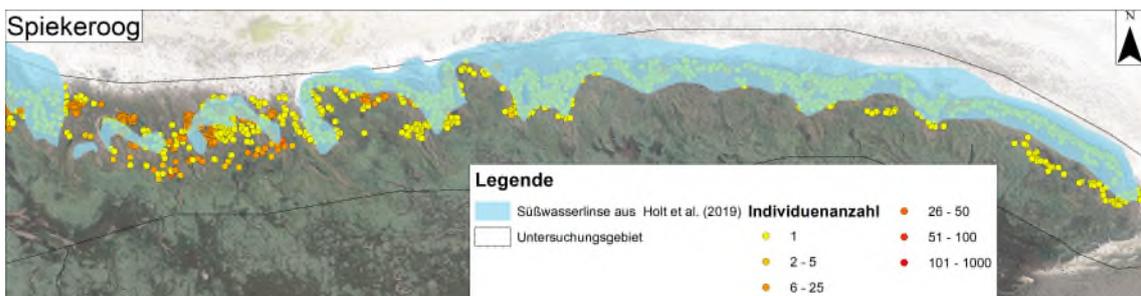


Abbildung 41: Modellierter Süßwasserlinse auf Holt et al. (2021) überlagert mit den *Senecio inaequidens* Funden 2018/2019 auf der Spiekerooger Ostplate. Luftbild: NLPV (2016).

hohe Sturmflut konnten diese Bereiche aussüßen und liegen nun innerhalb des Toleranzbereiches von *Senecio inaequidens*.

Insgesamt ist das Erstellen der pH-Wert und Leitfähigkeitskarten, welche die Grundlage für die räumliche Berechnung des Habitatmodells sind, sehr aufwendig. Um die nördlichen Bereiche der Dünenzüge, die umliegenden Flächen um das Wegenetz und die in der jüngeren Geschichte entstandenen Areale als potenzielle Standorte zu identifizieren muss diese Art der räumlichen Modellierung nicht wiederholt werden. Ein Übertragen des Habitatmodells auf andere Inseln ist, wie gezeigt, prinzipiell möglich. Die zugrundeliegenden Umweltparameter sind auf allen Inseln ähnlich verteilt und es kann auf die recht aufwendigen Messungen verzichtet werden. Für den Fall, das lokal einzelne Areale für eine naturschutzfachliche Bewertung untersucht werden sollen eignet sich das Habitatmodell für eine genauere Betrachtung und Modellierung durchaus.

Weitere Umweltparameter

Neben der Bodenleitfähigkeit, und dem pH-Wert wurden die Korngrößenverteilung, die Nährstoffverfügbarkeit und der Glühverlust im Labor ermittelt. Die Bodenfeuchte wurde direkt im Gelände während der Kartierung gemessen

Neben der Bodenleitfähigkeit wäre auch die Korngrößenzusammensetzung, zumindest auf den Salzwiesen eine mögliche Ausbreitungsbarriere. Auf den Absenzflächen in den salzgeprägten Habitaten lag der Sandanteil deutlich niedriger als an den Präsenzflächen. Genau umgekehrt war es beim Anteil von Ton und Schluff. Diese feineren Fraktionen waren auf den Absenzflächen deutlich ausgeprägter vorhanden. Als mögliche Standorte für *S. inaequidens* werden Kiesbetten, trockene Weiden oder anthropogene Flächen beschrieben (Lachmuth et al. 2010, 2018). Durch den erhöhten Anteil von feinerem Material im Boden auf den Salzwiesen können die Wurzeln möglicherweise nicht oder nur unzureichend tief in den Boden eindringen und so ein Aufwachsen in den Salzwiesen verhindert werden. Dazu passt, dass Keimlinge von *Senecio inaequidens* als konkurrenzwach beschrieben werden (Heger und Böhmer 2005, 2006).

Die Bodenfeuchte war in den salzgeprägten Lebensräumen ohne *Senecio inaequidens* höher als auf den Präsenzflächen. Dies ist wenig verwunderlich und sollte als ein Resultat der hydrologischen Bedingungen in den Salzwiesen gewertet werden. Hinsichtlich der Bodenfeuchte waren Absenz- und Präsenzpunkte innerhalb der Dünen ähnlich trocken. Durch das ausgedehnte Wurzelsystem adulter Pflanzen, sollten diese einzelnen Individuen einen moderaten Wassermangel überstehen können (Kuhbier 1996).

Die Nährstoffverfügbarkeit in Form des Stickstoff- und Kohlenstoffgehaltes war ebenso unauffällig wie das Verhältnis der beiden Umweltparameter zueinander. Ausnahmen bildeten hier innerhalb der Absenzflächen in den Dünen einerseits die nährstoffreichen Flächen des *Hippophao-Sambucetum* sowie die nährstoffarmen Flächen des Elymo-Ammophiletum. Letztere stellen einen potenziellen Standort für *Senecio inaequidens* dar, welche teilweise auch besiedelt wurden. Der Glühverlust war ebenfalls unauffällig, Die Ausreiser in den Dünenlebensräumen stellen die *Hieracio-Empetretum*-Flächen dar. Insgesamt sind die Umweltparameter, wie für viele Neobiota typisch, sehr variabel (Kowarik 2010). Es konnten keine Anzeichen entdeckt werden, dass die Anwesenheit von *Senecio inaequidens* die Umweltparameter beeinflusst.

Lebensräume, Vergesellschaftung und Biodiversität

Die 34 Vegetationsaufnahmen konnten neun verschiedenen Vegetationseinheiten zugeordnet werden (Anhang A2.1). *Senecio inaequidens* ordnet sich als Begleitart in diese Bestände ein und formte keine eigenen Bestände. Die Deckungsgrade überschreiten in vielen Fällen die 5 %-Marke nicht, lediglich in einer Aufnahme im *Hippophao-Sambucetum* wies das Schmalblättrige Greiskraut einen Deckungsgrad von über 75 % auf. Die gefundenen Charakter- und Begleitarten sind nach Pott (1995b) und (Petersen et al. 2014) mit Ausnahme der Kennarten des *Violo-Corynephorretum* alle lebensraumtypisch ausgeprägt. Dies deckt sich mit der Vermutung, dass sich *Senecio inaequidens* in die bestehende Vegetation eingliedert und eine bisher ungenutzte Nische in den Küstenökosystemen ausnutzt (Heger und Böhmer 2005). Durch Größe der Aufnahmeflächen von 4 m² um die *Senecio inaequidens*-Individuen ließen sich nicht immer homogene und für den Lebensraum charakteristische Flächen finden. Dies hatte zur Folge, dass die Kennarten des *Violo-Corynephorretum* teilweise nicht erfasst werden konnten, obwohl diese in der Umgebung vorhanden waren. Normalerweise werden homogene und charakteristische Flächen zum Beschreiben einer Vegetationseinheit in einer Vegetationsaufnahme genutzt, dafür wird in der Regel wird, wie auch in der vorliegenden Arbeit, auf Erfahrungswerte aus der Literatur, zurückgegriffen. Das Fehlen der Kennarten ist ein methodischer Fehler und nicht auf die Anwesenheit des Schmalblättrigen Greiskrauts zurückzuführen. Um solche methodischen Fehler in Zukunft zu vermeiden, sollte das Minimumareal für ähnliche Untersuchungen von Neophyten in der Zukunft verdoppelt werden. Ein Vergleich mit (Kuhbier und Weber 2003), welche ebenfalls die Vergesellschaftung auf Spiekeroog beschreiben, ist nicht oder nur bedingt möglich. Die Aufnahmen im *Elymo-ammophiletum arenariae* und des *Hippophao-Sambucetum* sind ähnlich. Alle anderen gefundenen Vegetationseinheiten sind neu und bisher nicht als Wuchsorte für *S. inaequidens* beschrieben.

Um mögliche negativen Auswirkungen auf die Biodiversität zu betrachten, wurde die Evenness der einzelnen Standorte berechnet (Abbildung 24, S.53). Zunächst ist aufgefallen, dass die Artenanzahl an den Präsenzstandorten höher liegt als an den betrachteten Absenzstandorten. Eine mögliche Interpretation wäre, dass diese Standorte grundsätzlich eine höhere Biodiversität aufweisen. Die berechnete Evenness ist aber an allen Standorten ähnlich hoch. Eine negative oder positive Auswirkung auf die Biodiversität konnte demnach nicht gefunden werden. Da *Senecio inaequidens* ein Störungsanzeiger ist, sollte davon ausgegangen werden, dass die Störung gemäß der intermediate disturbance hypothesis die Ursache für die erhöhte Artenanzahl ist (Fox 1979).

Dennoch sollte das Einwandern von *Senecio inaequidens* besonders in artenarme Lebensräume wie der *Ammophiletæ arenariae* bzw. des *Ammophila arenaria*-Typs sehr kritisch gesehen werden. Gerade in Lebensräumen, in denen natürlicherweise nur wenige Arten vorkommen, sind diese Arten in der Regel besonders konkurrenzschwach und würden gegen eine so gut wüchsige und sich schnell reproduzierende Art wie *Senecio inaequidens* das Nachsehen haben. Auch sollte diskutiert werden, ob das Erhöhen der Biodiversität je nach Lebensraum und dessen Schutzstatus in Kombination mit dem Ausbreitungsverhalten einer Art geeignete Anhaltspunkte sind, eine einwandernde Art als „invasiv“ zu klassifizieren. *Senecio inaequidens* wäre dafür ein geeigneter Kandidat. Das sehr potente und Ausbreitungsverhalten wurden schon in den 1980er Jahren mit beschrieben (Asmus 1988).

(Kuhbier and Weber 2003) beschreiben, fast zeitgleich zu Hahn (2006), das Schmalblättrige Greiskraut als Art, hauptsächlich in Weißdünen und Graudünengebüschen vorkommt. Dieses Bild hat sich in der vorliegenden Arbeit grundlegend verändert. Die Hauptverbreitung liegt heutzutage in den *Carex-arenaria*-Beständen. Die Standorte in den Weißdünen im *Ammophila arenaria*-Typ sowie in den Graudünen im *Hippophae rhamnoides*-Typ nehmen nur einen kleinen Anteil der aktuellen Verbreitung ein (Abbildung 42, vgl. Kuhbier und Weber 2003). Dabei wurden die *Carex arenaria*-Bestände weder von (Kuhbier und Weber 2003) noch von Hahn (2006) als Standorte beschrieben. Seit der letzten Kartierung konnte *Senecio inaequidens* so in insgesamt 24 neue Lebensräume einwandern (Abbildung 42). In der Literatur gibt es außerdem keine Erwähnung, dass salzgeprägte Lebensräume durch eine Einwanderung von *Senecio inaequidens* betroffen sind oder sein könnten. Schon bei Hahn (2006) lagen dort Funde und heutzutage liegt sogar ungefähr ein Drittel aller Funde in eben jenen salzgeprägten Lebensräumen (Abbildung 42). Es ist davon auszugehen, dass Anzahl der Funde in den salzgeprägten Lebensräumen noch höher wäre, wenn die Strand- und Salzwiesen auf Wangerooge ebenfalls untersucht worden wären.

Diskussion

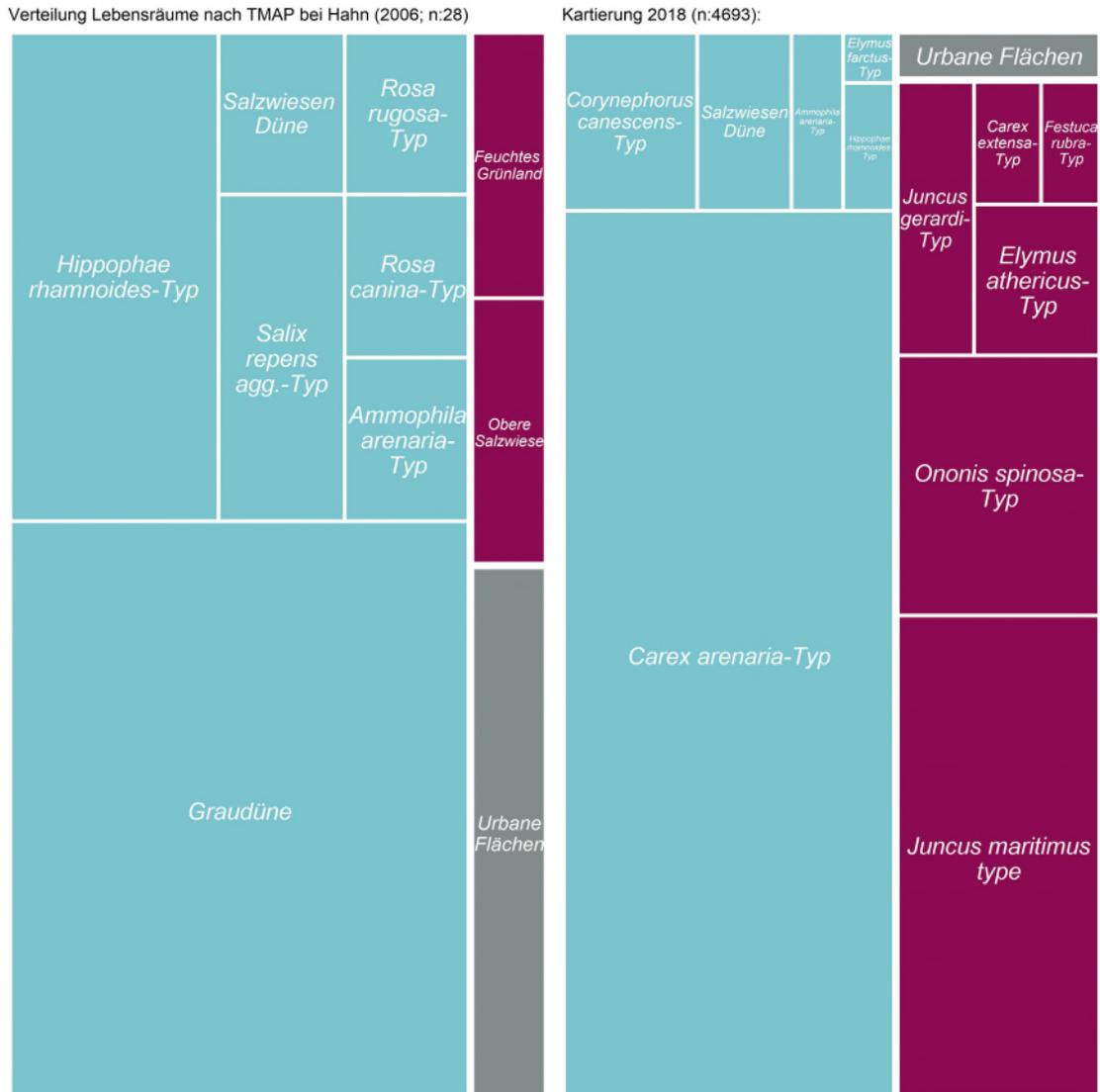


Abbildung 42: Relative Verteilung der von *Senecio inaequidens* besiedelten Lebensräume auf Spiekeroog, Wangerooge und Mellum in den Jahren 2018 und 2019, blau: Dünenlebensräume, rot: salz beeinflusste Lebensräume, grau: anthropogene Lebensräume.

Insgesamt sollte diese Beobachtung als Beleg dafür gewertet werden, dass der Invasionsprozess von *Senecio inaequidens* in Küstenökosystemen keinesfalls abgeschlossen ist. Mehr noch, es sollte damit gerechnet werden, dass der Ausbreitungsdruck auf bisher von *Senecio inaequidens* unbesiedelte Lebensräume zunehmen wird. Es ist anzunehmen, dass die produzierte Samenmenge in der Vergangenheit unter ihrem potenziellen Niveau geblieben ist, da für die erfolgreiche Befruchtung der einzelnen Individuen innerhalb der Populationen vermutlich nicht genügend Pollen zur Verfügung standen. López-García und Maillet (2005) sowie Vanparys et al. (2011) konnten zeigen, dass die Bestäubung der einzelnen Blüten mit Pollen des gleichen Individuums weniger Samen hervorbringt als mit Fremdpollen. Mittlerweile hat sich aber die Individuenzahl stark erhöht und es sollte insgesamt mehr Pollen zur Verfügung stehen. Bei großen Populationen lag die Samenproduktion zwischen 10.000 bis 280.000 Samen pro

Individuum (López-García und Maillet 2005; Lachmuth et al. 2018). Im Ganzen sollte sich dieser Umstand in einer höheren oder steigenden Samenproduktion widerspiegeln und damit den Ausbreitungsdruck erhöhen. Schon heute ist eine Veränderung im Landschaftsbild durch dies ab dem Sommer auffällig gelb und langanhaltend blühende Art erkennbar.

Ausbreitungsvektoren

Wie viele Vertreter der Familie der Asteraceae bildet auch *Senecio inaequidens* einen Pappus aus und verbreitet sich über den Wind sehr gut (Radkowotsch 1997; Ernst 1998; Lachmuth et al. 2011). Neben der Verbreitung mit dem Wind ist das Anhaften von Früchten an Kleidung bzw. Schuhwerk oder im Fell bzw. Gefieder möglich (Kowarik 2010). Windkanal. Experimente zeigten außerdem, dass zwei Drittel der Früchte nicht weiter als 10 m und 99 % nicht weiter als 100 m entfernt von der Elternpflanze landen (Monty et al. 2008). Den Experimenten lag lediglich eine Windgeschwindigkeit von 5 m/s zugrunde und im Untersuchungsraum liegt diese hingegen bei 7 m/s und in der Spitze sogar deutlich höher (Abbildung 43).

Der Transport von Samen über eine größere Distanz ist somit denkbar und konnte auf dem

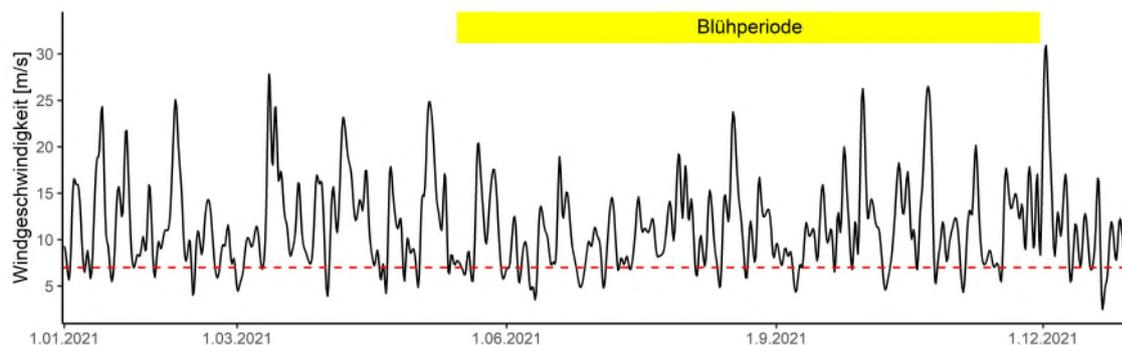


Abbildung 43: Tageshöchst-Windgeschwindigkeit auf Spiekeroog aus dem Jahr 2021 und Blühzeitraum von *Senecio inaequidens*. Datengrundlage: Wetterstation der AG Geoökologie.

Festland entlang von Autobahnen und Eisenbahnschienen beobachtet werden, wo Samen durch den Fahrtwind über weite Strecken transportiert werden können (Radkowotsch 1997; Ernst 1998). Da die Blühperiode zwischen Mai und Dezember liegt und da die ersten Samen im Jahr wiederum selbst neue Pflanzen und diese wiederum im gleichen Jahr noch Samen produzieren können, sollten über die gesamte Blühperiode genügend Früchte zur Verdriftung sowohl am Festland als auch auf den Inseln vorkommen (Heger und Böhmer 2005; Lachmuth et al. 2018). In diesem Zusammenhang wäre es denkbar das die heutigen Individuen auf Mellum nicht unbedingt die Nachkommen des einzigen Individuums aus den Jahr 2001/2002 sind, sondern dass die Samen mit dem Wind Mellum erreichten.

Auf Spiekeroog und Wangerooge ist der anthropogene Einfluss auf die Ausbreitung wie beschrieben zu erkennen. Auf Mellum hingegen gibt es keine befestigten Wege und die Insel ist mit Ausnahme der Naturschutzwarte unbewohnt. Hinzu kommt, dass auf Mellum bedingt durch die Lage in der Kernzone des Nationalparks ein allgemeines, ganzjähriges Betretungsverbot für die Allgemeinheit herrscht. Der Einfluss des Menschen auf die Verbreitung des Schmalblättrigen Greiskrauts auf Mellum ist deshalb wahrscheinlich vernachlässigbar gering. Durch die Lage des Fundes 2001/2002 an der Naturschutzstation und den vorherrschenden Westwinden ist eine Ausbreitung nach Norden nur unter den richtigen Voraussetzungen möglich. Außerdem kann davon ausgegangen werden, dass ein sehr kleiner Anteil von Früchten über eine sehr große Distanz transportiert wird. Mit einer Entfernung von 6 km zum Festland und 11 km zur nächstgelegenen Insel Wangerooge ist ein Samentransport über den Wind zur Insel Mellum sehr unwahrscheinlich, kann aber letztendlich nicht komplett ausgeschlossen werden. Wahrscheinlicher ist es, dass die Früchte zwar weiter als die von (Monty et al. 2008) prognostizierten 100 m fliegen, letzten Endes in der Nordsee landen und dort mit der Strömung weiter transportiert werden. Die Funde in den Quecken-Beständen auf Mellum könnten ein Hinweis auf diese Art der Ausbreitung sein. *Senecio inaequidens* produziert bis in den Dezember Früchte und im Herbst, wenn wie gezeigt die Windgeschwindigkeiten hoch und eine Überflutung der oberen Salzwiese wahrscheinlich ist, kommen zwei notwendige Bedingungen zusammen, damit Samen dort landen können. Die Ausbreitung über den Wind erfolgt nicht zielgerichtet und für eine erfolgreiche Etablierung ist es erforderlich, dass die Samen an für die Besiedlung geeigneten Standorten landen (Alpert und Holzapfel 2000; Grime 2002; Monty et al. 2008, 2010). Wie der Versuch zur Bestimmung der Salztoleranz der Samen des Schmalblättrigen Greiskrauts gezeigt hat, sind die Samen nach 7 Tagen im Salzwasser immer noch keimungsfähig. Die Keimungsrate nimmt zwar deutlich im Vergleich zur Kontrolle und auch mit steigendem Salzgehalt im Substrat ab, eine Keimung aber dennoch möglich. Demzufolge ist eine Ausbreitung von *Senecio inaequidens* über den Seeweg nicht ausgeschlossen. Ob unter den salzhaltigen Bedingungen aus den Keimlingen auch adulte Pflanzen werden können, müsste in zukünftigen Experimenten überprüft werden. Samen können neben dem Seeweg auch aus den nahegelegenen Dünen in die Salzwiesen gelangen. Wie die Kontrolle im Versuch zeigte, ist ein Keimen auf Substraten mit hohem Salzgehalt ohne weiteres möglich. Dies bedeutet, dass die Salzwiesen im Ganzen als mögliches Habitat in Frage kommen. Ob, wie schon erwähnt, die Korngrößenzusammensetzung einen möglichen Einfluss auf das Wachstum innerhalb der Salzwiesen hat, sollte ebenfalls experimentell überprüft werden.

Generell ist ein Transport von Früchten oder Samen im Fell bzw. im Gefieder von Tieren über weite Strecken möglich und kann nicht ausgeschlossen werden (Alpert und Holzappel 2000). Die Kartierungen am Festland zeigten, dass *Senecio inaequidens* ebenfalls an der Festlandsküste weit und zum Teil individuenreich verbreitet ist und von dort aus sowohl in der Nordsee als auch in Gefiedern oder dem Fell von Tieren landen könnte, was die mögliche Fernausbreitung unberechenbar macht.

Naturschutzmaßnahmen und Management der Art

Das Bundesamt für Naturschutz empfiehlt eine Entfernung von *Senecio inaequidens*, wenn die Art Massenbestände ausbildet oder in offene Graudünenbereiche eindringt. Ebenfalls wird in Anlage 5 zum § 2 Abs. 2 Satz 2 und Abs. 3 Satz 3 im Unterpunkt IV 6. im Gesetz über den Nationalpark Niedersächsisches Wattenmeer (NWattNPG) das Erhaltungsziel formuliert, dass in den FFH-Lebensraumtypen *Strandhafer-Weißdünen* (LRT 2120) und *Graudünen-Rasen* (LRT 2130) kein oder nur ein geringer Anteil an Neophyten vorkommen soll. Informationen oder Erfahrungen für eine artspezifische Bekämpfung liegen bislang nicht vor (BSH 2010; NLWKN 2011).

Schon heute scheint ein Management langwierig und schwer umsetzbar zu sein. Im Jahr 2018 konnten über 22.000 Individuen auf der Spiekerooger Ostplate nachgewiesen werden. Nimmt man an, dass die Samenproduktion pro Pflanze bei 10.000 Samen pro Jahr liegt, sind dies schon vermutlich über 200 Millionen Samen allein im Jahr 2018. Nimmt man die Zahlen von Lachmuth et al. (2010) an, welche die Samenproduktion sogar auf über 280.000 Samen pro Pflanze im Jahr einschätzen, liegt die Samenproduktion noch um ein Vielfaches höher. Die Keimungsfähigkeit der Samen wird auf 30 - 40 Jahre geschätzt und die Lebensdauer der einzelnen Individuen beträgt 5 -10 Jahre (Heger und Böhmer 2005). Selbst wenn in Zukunft die Invasivität von *Senecio inaequidens* belegt werden kann, wird ein Management der Art aufgrund der zu erwartenden Ausbreitung und der wahrscheinlich bereits bestehenden und noch weiter anwachsenden Samenbank sehr schwierig und langwierig werden. Auf der anderen Seite reicht der Verdacht, dass *S. inaequidens* möglicherweise invasiv ist, nicht aus, um die Art gezielt zu bekämpfen. Es sollte überprüft werden, ob das Schmalblättrige Greiskraut nicht auch positive Effekte auf beispielsweise die Insekten-Fauna als Futterpflanze und Eiablagepflanze hat. Im trockenen Sommer 2018 wurde auf Norderney beispielsweise die Rostbinde (*Hipparchia semele*) auf *Senecio inaequidens* beobachtet. Während der Geländearbeiten konnten in den trockenen Sommern der letzten Jahre auf Spiekeroog ähnliche Beobachtungen in Form von diversen Käfern, Fliegen und anderen flugfähigen Insekten auf den Blütenköpfen gemacht werden. *Senecio*

inaequidens könnte einen wertvollen Beitrag als Futterpflanze liefern, während andere Arten unter den trockenen Bedingungen keine oder nur wenige Blüten ausbildeten (Büll 2019). Ob das Greiskraut positive oder negative Auswirkungen auf faunistische Vielfalt hat, ist Gegenstand von Untersuchungen von Dr. Rolf Niedringhaus (Institut für Biologie und Umweltwissenschaften, Universität Oldenburg) auf Wangerooge.

Zwischenfazit

Senecio inaequidens hat sich in den letzten zwei Dekaden massiv auf Spiekeroog und moderat auf Wangerooge und Mellum ausgebreitet. Die Art konnte dabei eine Vielzahl von neuen Lebensräumen besiedeln, diese liegen in den Dünen, Strand- und Salzwiesen. Strand und Salzwiesen wurden beide bisher noch nicht als mögliche Lebensräume beschrieben. Die modellierte ökologische Nische der Art liegt bei einem pH-Wert über 5,7 und einer Bodenleitfähigkeit zwischen 200 und 5.500 $\mu\text{S}/\text{cm}$. Es konnten keine Veränderungen von Umweltparametern oder Auswirkungen auf die Biodiversität durch die Anwesenheit des Schmalblättrigen Greiskrauts festgestellt werden. Aufgrund der zu erwartenden hohen Samenproduktion ist eine weitere Ausbreitung in neue Lebensräume und eine Zunahme in der Individuendichte sehr wahrscheinlich und damit einhergehend die Veränderung des Landschaftsbildes. Die Frage der Invasivität konnte für *Senecio inaequidens* nicht abschließend geklärt werden. Mögliche positive Effekte auf die Fauna sind Gegenstand aktueller Untersuchungen.

5.3. Verbreitung, Vergesellschaftung, Umweltparameter und Habitatmodell von *Campylopus introflexus*

Verbreitung, Vergesellschaftung und Biodiversität

Im Gegensatz zu *Crassula helmsii* und *Senecio inaequidens* nahm die Verbreitung von *Campylopus introflexus* nicht zu, sondern ab. Auf Spiekeroog lag der Rückgang bei fast 68 %, auf Wangerooge bei 74 % und auf Norderney bei knapp über 50 % im Vergleich zur Verbreitung 2001/2002 bei Hahn (2006). Immer noch konnten monodominante *C. introflexus*-Bestände mit sehr wenigen Begleitarten nachgewiesen werden. Diese Bestände sind zudem deutlicher zurückgegangen und nicht komplett deckungsgleich mit den dominanten Standorten von Hahn (2006). An einigen der

ehemaligen Dominanzbeständen findet man teilweise heute noch *Campylopus introflexus*-Bestände mit geringen Deckungsgraden andere sind wiederum komplett verschwunden. Der beobachtete Rückgang und die geringe Überschneidung mit den 2001/2002 Flächen von Hahn (2006) lässt den Schluss zu, dass den *Campylopus introflexus*-Beständen eine höhere Dynamik zugrunde liegt, als bisher vermutet wurde. In anderen Studien wurde schon ein Teilrückgang, nicht aber ein kompletter Rückgang beobachtet (Daniëls et al. 2008). Das von Pott (1995b) beschriebene „Leichtentuch“ in Form der monodominanten Bestände ist, insofern vorhanden, nicht überall von Dauer.

Aufgrund dieser hohen Dynamik war eine exakte syntaxonomische Zuordnung der einzelnen Bestände aufgrund der fehlenden diagnostischen Arten nicht möglich. Eine Zuordnung kann höchstens auf Verbandsebene der *Corynephorion canescentis* erfolgen. Pott (1995b) schlägt hierfür auf Assoziationsebene die *Campylopus introflexus*-Gesellschaft ohne feine Unterteilung vor. Ähnlich sieht dies auch Hahn (2006), welcher in der eignen Vegetationstabelle keine spezifischen Artblöcke finden und die Bestände des Kaktusmooses nicht feiner unterteilen konnte. In der vorliegenden Arbeit war dies möglich, dazu gehören eine *Cladonia*-Ausprägung, welche eine Vielzahl von Arten der Gattung *Cladonia* beherbergt und recht häufig im Untersuchungsgebiet vorhanden war. Außerdem konnte eine *Luzula-Poa*-Ausprägung, welche die höchste Artenvielfalt aufwies und eine *Aira-Carex*-Ausprägung, welche die höchsten Deckungsgrade von *C. introflexus* beherbergte, beschrieben werden.

In der *Cladonia*-Ausprägung war neben einer Vielzahl von Arten der Gattung *Cladonia* mit hohen Deckungsgraden noch *Ammophila arenaria* häufig in den Aufnahmen vorhanden. Mit fortschreitendem Alter der Kaktusmoos-Bestände sterben Teile des Moosteppichs ab, wodurch Windanrisse und offene Sandstellen entstehen, welche dann zum Teil von *Ammophila arenaria* genutzt werden (Hahn 2006). Das Vorkommen von *A. arenaria*, einem schwachen Säurezeiger (Reaktionszahl nach Ellenberg, R=7), lässt sich nur mit Störungsereignissen erklären, welche tiefere und noch nicht stark versauerte Schichten zugänglich gemacht haben. In den gleichen Aufnahmen kommen mit *Luzula campestris* (R=3) oder *Holcus mollis* (R=2) Säurezeiger vor, was eher für Ältere ungestörte und damit auch bodensaure Standorte spricht (Ellenberg et al. 2001). Dieses flechtenreiche Stadium deckt sich unter anderem mit den von (Biermann und Daniëls 1997) beschriebenen *Campylopus introflexus*-Beständen aus den Niederlanden. Der Deckungsgrad des Kaktusmooses war innerhalb dieser Ausprägung sehr variabel und lag zwischen 16 und 95 %. Neben der *Cladonia*-Ausprägung konnte eine *Poa-Luzula*-Ausprägung beobachtet werden. Diese ist insgesamt artenreicher als die *Cladonia*-Ausprägung und umfasst die gleichen Arten sowie zusätzlich zu den Arten der *Cladonia*-Ausprägung krautige Arten, Moose und Flechten. Da auch in

dieser Ausprägung häufig *A. arenaria* gefunden wurde, ist auch hier von einem Störungsregime auszugehen. Einige der Aufnahmestandorte lagen in jüngeren Graudünen, wo ein Vorkommen aus dem Sukzessionsgeschehen resultiert. Die Deckungsgrade des Kaktusmooses lagen zwischen 3 und 85 %. Hahn (2006) beschreibt das Fehlen von Flächen mit mittleren Deckungsgraden, diese Artmächtigkeiten kommen heute in den beiden zuvor genannten Ausprägungen vor. In beiden Ausprägungen waren einige Aufnahmeflächen in ehemals dominanten Kaktusmoosflächen und in Flächen, welche erst nach 2001/2002 von Kaktusmoos besiedelt wurden. Dies zeigt, dass der negative Einfluss auf die floristische Diversität nicht von Dauer und reversibel ist.

Offen bleibt die Frage, ob die faunistische Artenvielfalt ebenfalls wieder zunahm. Der Bewuchs mit *Campylopus introflexus* führt nachweislich zum Rückgang der Artenvielfalt von beispielsweise Käfern, Spinnen oder Heuschrecken. Als ursächlich wird die verringerte Strukturvielfalt und das veränderte Nahrungsangebot in den Moosbeständen vermutet (Schmitz und Werner 2000; Schirmel 2011). Auf Wangerooge wurden 2021 diesbezüglich Untersuchungen von Dr. Rolf Niedringhaus (IBU, Universität Oldenburg) durchgeführt.

Förderlich für *Campylopus* wirken sich unter anderem die Aktivitäten grabender Tierarten aus. Nach Fromke (1997) sind Wildkaninchen ein entscheidender Faktor bei der Verbreitung von *Campylopus introflexus*. Hahn (2006) konnte zudem Fraßspuren an fast allen typischen Arten der Graudünen wie beispielsweise *Luzula campestris*, *Jasione montana* oder *Hieracium umbellatum* auf Norderney innerhalb der Kaktusmoosbestände finden. Nur *Rumex acetosella* verschmähten die Kaninchen.

Die *Aira-Carex*-Ausprägung war die artenärmste Ausprägung welche gleichzeitig die höchsten Deckungsgrade des Kaktusmooses von bis zu 100 % aufwies. Hierbei handelt es sich um die in der Literatur beschriebenen, mehr oder weniger monodominanten *Campylopus introflexus*-Bestände. Innerhalb dieser Ausprägung befinden sich Standorte die laut Hahn (2006) und 2018 bereits dominant waren. Damit bestätigt sich die Existenz lagestabiler und dauerhaft negativ beeinflusster Bestände.

Im Folgenden werden die unterschiedlichen Aufnahmekategorien miteinander verglichen. Zur Gewährleistung der Lesbarkeit wird dabei folgende Terminologie für die Bestände verwendet:

- 2001-Präsenz/2018-Präsenz = Altbestände
- 2001-Absenz/2018-Präsenz = Neubestände
- 2001-Absenz/2018-Absenz = Absenzflächen
- 2001-Präsenz/2018-Absenz = verschwundene Bestände

Dass der negative Einfluss von *Campylopus introflexus* auf die Artenvielfalt nicht überall von Dauer ist, wird beim Vergleich der Aufnahmen von den verschwundenen Beständen mit den Aufnahmen der Absenzflächen deutlich. An den verschwundenen Beständen wurde *Campylopus introflexus* seit der Kartierung von Hahn (2006) nicht erneut nachgewiesen. Die Artenzahl sowie die Evenness unterscheiden sich nicht signifikant von den Standorten an denen *Campylopus introflexus* noch nie nachgewiesen werden konnte (Abbildung 32, S.65). Ob die Artenvielfalt und die Evenness insgesamt ein ähnliches Niveau wie vor der Besiedelung durch *C. introflexus* aufweisen wird, kann zu diesem Zeitpunkt nicht sicher vorhergesagt werden. Die für den Lebensraum typischen Arten sind im Untersuchungsraum und auch in den Aufnahmen noch vorhanden, eine Rekolonisierung und eine Erhöhung der Artenvielfalt auf ein ähnliches Niveau erscheint möglich. Schon Biermann und Daniëls (1997) vermutete, dass eine solche Rekolonisierung in Zukunft stattfinden könnte. Dabei ist zu bedenken, dass die räumliche Ausbreitung der Arten natürlichen temporären Schwankungen unterliegt und daher nicht jede Art zur gleichen Zeit innerhalb einer Aufnahme zu finden sein muss. Eine Wiederbesiedlung mit *Campylopus introflexus* ist nicht für alle Standorte auszuschließen. Ob die Kaktusmoosbestände zyklisch in ihrer Ausdehnung schwanken oder ob die von Hahn (2006) gefundene Verbreitung bereits die maximale Ausdehnung darstellten und sich das Ökosystem nun in einer Phase der Regeneration befindet, lässt sich nur durch weitere Beobachtung und Kartierungen klären.

Vergleicht man die Aufnahmen von Spiekeroog mit denen von Wangerooge, so fällt zusätzlich auf, das monodominante Vorkommen bzw. die *Aira-Carex*-Ausprägung nur auf Spiekeroog vorkommt und die Aufnahmen von Wangerooge insgesamt artenreicher sind. Dies gilt sowohl für die Präsenz- als auch für die Absenzflächen. Unter anderem ist dies auf den Aufnahmezeitpunkt zurückzuführen, denn ein Teil der Spiekerooger Daten wurde 2019 Ende August aufgenommen, die 2021er Daten hingegen Ende Mai. Hinzukommt, dass durch den sehr heißen und trockenen Sommer 2019 einige der anuellen Arten bereits verschwunden waren oder nicht mehr identifizierbar waren, da die Vegetation im besagten Sommer sehr verdorrt und Arten schwierig zu bestimmen war. Auch wenn die Artenanzahl deshalb in dieser Gruppe insgesamt leicht höher liegen könnte, ändert dies nichts hinsichtlich der aufgezeigten Zusammenhänge. sollte sich dennoch nicht viel ändern.

Außerdem konnte auf Spiekeroog im zentralen Dünenkern an einigen Stellen der Übergang von einem Bewuchs mit *Campylopus introflexus* zum *Hieracio-Empetretum* typicum nachgewiesen werden. Die Untersuchungsflächen lagen im Übergangsbereich vom Nord- zum Südhang. Auf eben jenen Nordhängen von älteren Graudünen und Braundünen sind die Assoziationen das *Hieracio-Empetretum* die typischen Vegetationseinheiten. Insgesamt kann von einer Ausdehnung der

Krähenbeeren-Gesellschaft ausgegangen werden. Da die Krähenbeerenheiden-Gesellschaften das letzte Stadium der Dünensukzession darstellen und die Bodenparameter sich signifikant von den Standorten mit *Campylopus introflexus* unterscheiden (Abbildung 31, S64), ist eine Wiederbesiedelung durch das neophytische Moos nahezu ausgeschlossen (Pott 1995b).

Auf Norderney fiel der Rückgang von *Campylopus introflexus* im Vergleich zu Spiekeroog und Wangerooge deutlich niedriger aus. Auf Norderney sind die Flächen insgesamt lagestabiler (Tabelle 13, S.61). Eine mögliche Ursache stellen die auf Norderney vorkommenden Kaninchen dar, welche auf Spiekeroog und Wangerooge fehlen. Auf Norderney stellte sich gemäß Hahn (2006) die mittlere Artenanzahl von krautigen Pflanzenniedriger als auf vergleichbaren Flächen auf Inseln ohne Kaninchen dar. Auch wiesen die reinen Moosteppeiche auf Norderney die höchsten Dichten auf (Hahn 2006). Die artenarmen, ausgedehnten Moosteppeiche mit *Rumex acetosella* konnten auch 2021 noch beobachtet werden. Die Kaninchen hindern durch Fraß die heimischen Arten an der Rekolonisierung, die entstehenden Lücken werden von *Campylopus introflexus* wieder geschlossen. Die Wühlaktivität der Kaninchen liefert hierfür das benötigte Material. Heimische Moose und krautige Arten werden erfolgreich an einer Rekolonisierung gehindert und der negative Einfluss des Moooses ist auf Norderney weitreichender und langfristiger als auf den anderen untersuchten Inseln.

Umweltparameter und Habiatmodell

Betrachtet man die untersuchten Umweltparameter (Abbildung 31, S.64), so fällt besonders die Gruppe mit den Standorten des *Hieracio-Empetretum typicum* auf. Im Kohlenstoff- und Stickstoffgehalt liegt diese Gruppe signifikant höher als alle anderen Gruppen. Ebenso ist der pH-Wert signifikant niedriger als auf den *Campylopus introflexus*-Präsenzflächen. Lediglich die verschwundenen Bestände unterschieden sich nicht signifikant von den *Hieracio-Empetretum typicum*-Flächen. Die in diesen Beständen gemessenen niedrigen pH-Werte, sowie der erhöhte Stickstoff- und Kohlenstoffgehalt sind nach (Pott 1995b) typisch. Sollte in der Vergangenheit *Campylopus introflexus* von *Empetrum nigrum* überwuchert worden sein, konnte sich das Kaktusmoos auf Grund seiner hohen Lichtbedürftigkeit (Lichtzahl; L=7) nicht in den Beständen halten (Berg 1985; Düll und Düll-Wunder 2008). Eine erneute Ansiedlung an diesen Standorten ist, wie schon erwähnt, nahezu ausgeschlossen.

Bei der Betrachtung der anderen vier Gruppen konnte die durchgeführte Varianzanalyse mit anschließendem Post-hoc-Test keine signifikanten Unterschiede zwischen den verbleibenden Gruppen nachweisen. Trotzdem ist auffällig, dass an den 2001-Präsenz/2018-Absenz Standorten

der Kohlenstoff- und der Stickstoffgehalt höher und der pH-Wert leicht niedriger war als in den anderen Gruppen. Das Verschwinden bei einer leichten Zunahme der Bodenreife ist dabei nicht nachvollziehbar. Düll und Düll-Wunder (2008) geben als typische Standorte für *Campylopus introflexus* nährstoffarme, humose Sande an. Alle untersuchten Standorte sind nach wie vor nährstoffarm und können als humose Sande beschrieben werden. In Mitteleuropa werden als weitere Lebensräume nasse oder torfige Sande beschrieben, eine Besiedlung von Böden mit höherem Stickstoff- oder Kohlenstoffgehalt ist für das Kaktusmoos möglich. In verschiedenen Studien aus den Niederlanden wurden Standorte mit vergleichbaren Kohlenstoff- und Stickstoffgehalten und *Campylopus introflexus* Bewuchs beschrieben (Frahm 1972; Daniëls und Krüger 1996; Ketner-Oostra und Sýkora 2000). Neben den erhöhten Kohlenstoff- und Stickstoffgehalten war der pH-Wert der verschwundenen Standorte leicht niedriger als an den reinen Absenz- und Präsenzstandorten. Das Kaktusmoos wird von verschiedenen Autoren als Säurezeiger bezeichnet (vgl. Frahm 1972; Berg 1985; Düll und Düll-Wunder 2008). Auf dem Festland wurden pH-Werte an Standorte mit *Campylopus introflexus* in Mecklenburg-Vorpommern zwischen 3,5 – 4,5 (Frahm 1972) und in Schleswig-Holstein und Dänemark um einen pH-Wert von 4 nachgewiesen (Berg 1985). Biermann (1996) bestätigt diese Werte für den Küstenraum für dominante *Campylopus introflexus*-Bestände. In nicht-dominanten Dünenbeständen kann der pH-Wert nach Biermann (1997) auch höher sein. In den Niederlanden wurden auf Küsten- und Binnendünen Werte zwischen einem pH-Wert von 4 und 6 gemessen (van der Meulen et al. 1987). Dies deckt sich mit den Ergebnissen in dieser Studie, die Werte zwischen pH 4,05 und 6,60 nachwies. Betrachtet man nur die Ergebnisse der Studien aus dem Küstenraum, so wäre eine Einteilung als Säurezeiger nicht gerechtfertigt. Auf Norderney wurden sogar Werte bis zu einem Wert von 8,2 gemessen (Hobohm 1993). Bei einer so breiten physiologischen Amplitude sollte die Klassifizierung als Säurezeiger überdacht werden. Weiterhin konnte in dieser Studie kein Zusammenhang zwischen dem Deckungsgrad und dem pH-Wert nachgewiesen werden. Da sowohl Standorte mit vergleichbar hohen Stickstoff- und Kohlenstoffgehalten sowie pH-Werten für *Campylopus introflexus* nachgewiesen werden konnten, ist davon auszugehen, dass dies nicht die Hauptgründe für den beobachteten Rückgang sind. Eventuell ist die interspezifische Konkurrenzfähigkeit von *Campylopus introflexus* in diesen Fällen nicht hoch genug, um die Populationen dauerhaft aufrecht zu erhalten. So könnte das Moos von heimischen Arten verdrängt und ein nahezu natürlicher Zustand wiederhergestellt werden.

Die Erstellung eines Habitatmodells war nicht erfolgreich. Weder die erstellten univariaten Modelle noch ein multivariates Modell waren ausreichend gut, um die Unterschiede zwischen

Präsenz- und Absenzstandorten im ausreichenden Maß widerzuspiegeln und daraus Vorhersagen abzuleiten. Die Cohens Kappa Werte, welche zwischen 0,06 und 0,28 lagen, bestätigen dies. Auch erklären die gemessenen Umweltparameter nur einen kleinen Teil der natürlichen Variabilität, ausgedrückt durch die niedrigen Werte des Pseudo-Bestimmtheitsmaß nach Nagelkerke. Die Gruppen der Präsenz- und Absenzstandorte unterscheiden sich zwar signifikant voneinander, können jedoch weder einzeln noch in Kombination die räumliche Verteilung ausreichend gut erklären. Eine mögliche Erklärung hierfür wäre die große physiologische Amplitude von *Campylopus introflexus*, wie sie für viele Neobiota beschrieben wird. Deshalb ist keine ausreichende Abgrenzung zwischen Präsenz- und Absenzstandorten möglich. Die dafür benötigten Umweltgradienten sind möglicherweise entweder innerhalb der Messungen nicht ausgeprägt genug vorhanden oder sie sind schlichtweg nicht von Bedeutung für das Artvorkommen. Hier spiegelt sich besonders das bereits erwähnte generellen Problem der Habitatmodellierung für Neobiota wider (Venette et al. 2010; Capinha et al. 2018). Durch die schwer zu modellierende ökologische Nische des Kaktusmooses kann keine Aussage über die maximale oder zukünftige Verbreitung der Art getroffen werden. Eine regelmäßige Erfassung der *Campylopus introflexus*-Bestände sollte in Zukunft erfolgen. Eine Möglichkeit hierzu stellt die Erfassung per Fernerkundungsmethode wie von Skowronek et al. (2017) vorgeschlagen dar. Alternativ oder zusätzlich wird die Erweiterung der TMAP-Klassifizierung in der Gruppe „Dune Grasland X.5“ um einen *Campylopus introflexus*-Typ vorgeschlagen. Beide Methoden eignen sich, um die zukünftige Entwicklung der Bestände an der gesamten Nordseeküste zu verfolgen, da der TMAP-Schlüssel in den Niederlanden, Deutschland und Dänemark angewandt wird (Petersen et al. 2014).

Naturschutzmaßnahmen und Management der Art

Der Vergleich von Spiekeroog und Wangerooge mit Norderney zeigt, dass unterstützend zur natürlichen Sukzession der Kaktusmoosbestände zu unterstützen, ist eine Reduktion der Kaninchenpopulation sinnvoll ist. Erwartungsgemäß sollte dadurch die Verbreitung von *C. introflexus* noch weiter zurückgehen und eine Rekolonisierung durch heimische Arten auf den frei gewordenen Flächen ermöglichen. Dadurch ergeben sich jedoch möglicherweise weitere Wechselwirkungen zwischen Arten, die nicht unmittelbar auf der Hand liegen. Eine Reduktion der Kaninchenpopulation auf Norderney würde in absehbarer Zeit zu negativen Auswirkungen auf die Population des Steinschmätzers (*Oenanthe oenanthe*) führen. Dieser nutzt verlassene Kaninchenbauten als Bruthöhlen und wäre somit ebenfalls betroffen (Kämpfer und Fartmann 2019). Ob der Steinschmätzer die Kaktusmoos-Bestände zum Jagen und Aufziehen seiner Jungen

nutzt, ist Gegenstand einer im Rahmen dieser Arbeit betreuten Abschlussarbeit. Die Ergebnisse lagen zum Zeitpunkt der Fertigstellung dieser Arbeit jedoch noch nicht vor. Eine Reduktion der Kaninchenpopulation sollte gut abgewogen werden, da ein Erhalt des Brutgebietes und eine weitere Reduktion der *C. introflexus*-Bestände in den gleichen Gebieten sich gegenseitig ausschließen. Eine Möglichkeit wäre, außerhalb der Brutgebiete des Steinschmätzers Kaninchen am Betreten der *Campylopus introflexus*-Bestände zu hindern und so eine Regeneration in Gang zu setzen.

Als unterstützende Maßnahme könnten einige Millimeter Sand aufgetragen werden (van Boxel et al. 1997). zeigten, dass dies zum vollständigen Verschwinden von *Campylopus introflexus* führt. Dies wiederum würde sich positiv auf die Fauna auswirken (Schirmel 2011; Schirmel et al. 2011; Schirmel und Buchholz 2013; Pehle und Schirmel 2015).

Zwischenfazit

Der negative Einfluss von *Campylopus introflexus* auf die Biodiversität konnte auch in dieser Studie nachgewiesen werden. Dieser ist jedoch nicht von Dauer. Innerhalb von 20 Jahren kann sich aus einem ehemals dominanten Kaktusmoosbestand ein typischer und scheinbar unbeeinflusster Dünenstandort entwickeln. Es wurde auf allen untersuchten Inseln ein deutlicher Rückgang in der Verbreitung des Mooses beobachtet. Es kann davon ausgegangen werden, dass dies auch auf die übrigen Inseln zutrifft. Dennoch sind einige Standorte sehr lagestabil und ob diese Standorte sich in Zukunft ebenfalls rückläufig entwickeln oder die Kaktusmoosbestände sich insgesamt wieder ausdehnen werden, wird sich nur durch zukünftige Kartierungen klären lassen. Eine Modellierung der ökologischen Nische der Art ist auf Grund der sehr weiten physiologischen Amplitude der Art nicht möglich. Damit einhergehend war keine Vorhersage über eine potenzielle Entwicklung der Bestände möglich.

5.4. Revisionskartierung auf Wangerooge und Mellum und die Neophyten an der Festlandsküste

Im Folgenden soll diskutiert werden, wie sich die Neophytenbestände auf Wangerooge und Mellum in den vergangenen 20 Jahren entwickelten. Ziel ist die Identifikation von Neophyten, welche in Zukunft negative Auswirkungen auf die Lebensräume im Untersuchungsgebiet hervorrufen könnten. Außerdem soll die Betrachtung um die Festlandküsten-Region erweitert

werden, um dort bereits vorkommende neophytische Arten, welchen bisher noch keine Besiedlung der Inseln noch gelungen ist, zu identifizieren und deren Besiedlungspotenzial abzuschätzen. Darüber hinaus sollen die für die Besiedelung entscheidenden Vektoren und Prozesse benannt werden.

Neophytische Arten, welche die vierte und letzte Stufe der Invasion erreicht haben, haben gleichzeitig auch die meisten ihrer potenziellen Standorte besiedelt, deshalb ist hier keine oder nur eine kleineräumige Veränderung in der Verbreitung nachzuweisen. Dabei geht es nicht um die exakte räumliche, sondern die absolute Verbreitung, da es durch lokale Aussterbe- und Besiedelungsereignisse durchaus zu einer Verschiebung der Bestände kommen kann (vgl. Heger 2004)

Neophyten Funde auf Wangerooge

Ein im Vergleich zu Hahn (2006) nahezu identisches Verbreitungsgebiet wies als einzige Art *Rosa rugosa* auf. Die Art hat weite Areale westlich und östlich des Ortes besiedelt und ist dort ein landschaftsprägendes Element, welches nicht ohne weiteres entfernt werden kann. Da die Art über sehr effektive Fernausbreitungsmechanismen verfügt, wäre selbst bei vollständiger Entfernung auf Wangerooge eine Wiederbesiedlung sehr wahrscheinlich (Bruun 2005; Isermann 2008; Jörgensen und Kollmann 2009).

Bei *Campylopus introflexus*, *Lycium barbarum*, *Solidago gigantea*, *Oenothera spec.* und *Helianthus tuberosus* hingegen konnte ein Rückgang in der Verbreitung festgestellt werden. Bis auf die Vorkommen von *Campylopus introflexus* und *Oenothera spec.* handelte es sich um Standorte, welche in der Nähe von anthropogen genutzten Flächen standen. Dies lässt schlussfolgern, dass eine bewusste Entfernung durch den Menschen die wahrscheinlichste Ursache für den Rückgang ist. Im Falle von *Heracleum mantegazzianum* ist dies sogar nachweislich der Fall, das Management erfolgte durch den NLWKN in Abstimmung mit Personen vor Ort. Die hahnschen Standorte konnten 2018 nicht wieder gefunden werden (Reiff 2019). Dafür wurden seit 2019 andere Standorte mit *Heracleum mantegazzianum* entdeckt und bekämpft (mündliche Mitteilung, Mathias Heckroth, Mellumrat). Dies zeigt, wie wichtig eine regelmäßige Erfassung der gesamten Neophytenbestände ist.

Eine Häufung von invasiven und potenziell invasiven Arten war im Bereich der Heidegebiete zu finden (Abbildung 35, S.70). Die häufigsten dort zu findenden Arten stellten *Prunus serotina* und *Aronia prunifolia* dar. *Prunus serotina* ist kalkmeidend und findet im Heidegebiet ausreichend

geeignete Wuchsorte. *Aronia prunifolia* wächst dort an einem Deichhang und an dessen Fuß in einer Senke. *Aronia prunifolia* kommt sowohl auf anthropogen genutzten Flächen als auch in oligotrophen Mooren vor. Bei einer so breiten Standortamplitude ist von einer weiteren Ausbreitung der Art auszugehen (Jäger 2017). Besorgniserregend sind die teilweise meterlangen Ausläufer, welche sehr dichte Bestände ausbilden. Nach (Wiegers 1984) schaden solch dichte Bestände von *A. prunifolia* den darunter wachsenden Moos- und Krautschichten und senken die Biodiversität. In anderen Ländern wird *Aronia prunifolia* bereits als invasiv klassifiziert (Priede 2010). In Deutschland wurde die Art bisher nur in der Nähe von Bremen gefunden. Eine Einstufung als potenziell invasive Art ist auf Grundlage der Literatur und des beobachteten Ausbreitungsverhaltens gerechtfertigt. Daher sollte die Art näher untersucht und in Zukunft beobachtet und ggf. entfernt werden.

Außerdem wurden die Erstnachweise für *Crassula helmsii*, *Quercus rubra* sowie *Lonicera involucrata* erbracht. Letztere ist wie *A. prunifolia* zwar nach Nehring et al. (2013) keine potenziell invasive oder invasive Art, konnte aber seit der Kartierung von Hahn (2006) eine Fläche von 1,6 ha und beachtliche Individuendichte aufbauen. *Lonicera involucrata* verträgt pH-Werte zwischen 5 und 8 und kann auf sandigen, schluffigen oder Tonböden mit und ohne Gezeiteneinfluss vorkommen (Darris 2011). Mit einer Ausbreitung, auch in die Feuchtbiotope, ist zu rechnen und eine Beobachtung der Bestände sollte deshalb in Betracht gezogen werden.

Quercus rubra wird allgemein als Forst-, Straßen- oder Parkbaum angepflanzt und eine mögliche Ausbreitungsquelle innerhalb des Ortes ist die wahrscheinlichste Ursache für die Funde am Ortsrand. Die Verbreitung der Art innerhalb des Ortes ist leider unbekannt, weil Gärten und Parks in dieser Arbeit nicht untersucht wurden. Da private Gärten und öffentlichen Parkanlagen aber als mögliche Neophytenstandorte infrage kommen, sollten zukünftige Untersuchungen zumindest alle dort sichtbaren Arten dokumentieren. Im Fall von *Quercus rubra* ist eine weitere Ausbreitung in Richtung Heidegebiet möglich und sollte verhindert werden (Jäger et al. 2007; Nehring et al. 2013).

Die Bedeutung des Menschen für die Ausbreitung von Neophyten lässt sich auch unter Anderem an *Fallopia japonica* aufzeigen. Laut Kowarik und Schepker (1997) sind in Niedersachsen gut ein Fünftel aller dokumentierten Neufunde des Japanknöterichs aus dem Jahr 1997 auf wild entsorgte Gartenabfälle zurückzuführen. Bedingt durch die Standortansprüche von *Fallopia japonica* ist ein Einwandern in die Dünenlebensräume zwar sehr unwahrscheinlich, eine Ausbreitung in Siedlungsnähe oder auf anthropogen genutzten oder Brachflächen hingegen ist möglich (Jäger et al. 2007). Zudem konnte *Fallopia japonica* trotz der vorgefundenen Managementmaßnahmen auf

Diskussion

Wangerooge einen Flächenzuwachs von 2 ha auf 2,7 ha seit der Kartierung von Hahn (2006) erreichen. Dies zeigt, wie wichtig es ist, die lokale Bevölkerung für den richtigen Umgang mit diesen Arten zu sensibilisieren.

Mit *Alcea rosea*, *Crataegus persimilis*, *Fallopia baldschuanica*, *Gaillardia aristata*, *Lathyrus latifolius*, *Lonicera involucrate*, *Lunaria annua* und *Medicago x varia* konnten außerdem weitere als Zier- bzw. Kulturpflanzen genutzte Arten erstmals auf Wangerooge nachgewiesen werden. Die hohen Ansprüche an die Stickstoff- und Basenversorgung der Arten machen die Besiedlung von Dünenlebensräumen zwar unwahrscheinlich, eine Verwilderung im Siedlungsbereich und am Ortsrand wie bei *Quercus rubra* oder *Fallopia japonica* beobachtet ist hingegen möglich (Jäger et al. 2007). Wie im Fall von *Fallopia japonica* beschrieben ist der beste Schutz vor einer möglichen Verwilderung dieser und weiterer Arten die Aufklärung der Bevölkerung. Fast die Hälfte aller gefundenen Neophyten auf Wangerooge sind Zier- oder Kulturpflanzen und damit aller Wahrscheinlichkeit nach direkt auf Anpflanzungen oder Verschleppungen durch den Menschen zurückzuführen.

Neophyten Funde auf Mellum

Neben dem bereits diskutierten Schmalblättrigen Greiskraut (S.51) kamen auf Mellum *Rosa rugosa*, *Conyza canadensis*, *Oenothera spec.* außerhalb und *Lycium barbarum* sowie *Medicago x varia* innerhalb des Ringdeiches vor.

Das von Kuhbier 1975 nachgewiesene *Sisymbrium altissimum* wurde wie bereits von Hahn (2006) nicht gefunden und gilt damit als verschwunden (Prins et al. 1983 aus Hahn 2006). Auf Wangerooge konnte die Art 2018 noch nachgewiesen werden, aufgrund fehlender Fernausbreitungsmechanismen ist eine Wiederbesiedlung als unwahrscheinlich anzunehmen.

Im Gegenzug zu *Sisymbrium altissimum* war *Conyza canadensis* in den Dünenkomplexen weit verbreitet, die Art wurde bereits 1975 von Kuhbier, aber nicht von Hahn (2006) nachgewiesen. Zwar bleiben die meisten Samen im Umkreis von 500 m um die Mutterpflanze, ein kleiner Teil legt jedoch größere Distanzen zurück. Bei einer Samenproduktion von bis zu 200.000 Samen pro Individuum ist somit genügend Samenmaterial für eine Fernausbreitung vorhanden (Bhowmik und Bekech 1993; Dauer et al. 2006). Nach (Liu et al. 2018) können Samen bei einer Windgeschwindigkeit von 5-7 m/s, wie sie im Untersuchungsgebiet vorkommt, bis zu 165 km weit fliegen. Es ist also denkbar, dass Früchte vom Festland oder Wangerooge, wo die Art ebenfalls nachgewiesen wurde, auf Mellum landen. Eine Rekolonisierung und anschließende Ausbreitung

nach der Kartierung 2001/2002 von Hahn ist also durchaus möglich. Es ist jedoch nicht ausgeschlossen, dass der Blühaspekt der Art zum Zeitpunkt der Geländeaufnahmen von Hahn noch nicht ausreichend ausgeprägt oder bereits verblüht war, so dass die Art innerhalb der Weißdünen nicht identifiziert werden konnte. *Conyza canadensis* blüht von Juni bis Oktober (Jäger 2017). Kartierungen in den Weißdünen sind aufgrund der trittsensitiven Art *Ammophila arenaria* generell schwierig und werden in der Regel aus der Entfernung durchgeführt. Unabhängig davon, ob die Art bei Hahn (2006) auf Mellum vorkam oder nicht, die heutige Verbreitung mit einer teilweise hohen Individuendichte in den Dünenlebensräumen auf Mellum sollte weiterhin beobachtet werden. Ähnlich wie bei *Senecio inaequidens* ist das Einwandern eines Neophyten, ob invasiv oder nicht, in die artenarmen Bestände der Ammophetalia als kritisch einzustufen. Das gleiche gilt für die *Oenothera*-Arten, welche zum Aufwachsen lediglich viel Licht benötigen und selbst unter suboptimalen Bedingungen eine hohe Anzahl von Samen produzieren. Die *Oenothera*-Arten besitzen Samenkapseln welche in der Regel durch die Bewegung der Mutterpflanze geöffnet und über den Wind verbreitet werden. Auf Mellum ist die Art sehr erfolgreich und mit einer weiteren Zunahme der Individuendichte ist in Zukunft zu rechnen (Mihulka et al. 2003).

Unter Anderem konnten die beiden Kulturpflanzen *Medicago x varia* und *Lycium barbarum* auf Mellum nachgewiesen werden. Hahn (2006) berichtet zwar nur von einem Vorkommen von *Medicago x varia*, die vorgefundene Verbreitung stimmt aber mit der Verbreitung in einem früheren Bericht von (Kuhbier 1975) überein. *Lycium barbarum* wurde erstmals 1946 auf Mellum nachgewiesen (Tabken 1954) und seit der hahnschen Kartierung ist es zu keiner Ausbreitung der Art gekommen. Dennoch sollte eine Entfernung dieser potenziell invasiven Art zum Schutz der Weißdünen in Betracht gezogen werden. Weeda (2010) beschreibt Vorkommen in Weißdünen und Dünengebüschen, welche auf Mellum bestehen oder sich in der Entstehung befinden. Bei einer Besiedlung dieser Lebensräume durch die Art würden mit *Senecio inaequidens*, *Conyza canadensis* und *Lycium barbarum* stellenweise ebenso viele neophytische wie heimische Arte vorkommen.

Die auf Mellum außerhalb des Ringdeiches gefundenen Neophyten sind alle keine Zier- oder Nutzpflanzen und besitzen bis auf *Oenothera spec.* beschriebene Fernausbreitungsmechanismen. Die beiden Neophyten innerhalb des Ringdeiches sind wie schon erwähnt Kulturpflanzen. Auf Wangerooge beträgt der Anteil der als Zier- und Kulturpflanzen genutzten Arten knapp 50 %. Mellum und Wangerooge sind aufgrund ihrer unterschiedlichen Größen und Lebensraumdiversität nicht direkt miteinander vergleichbar, denn je größer eine Insel ist, desto diverser sind die Lebensräume desto größer ist der Artenreichtum (Begon et al. 2006; Nentwig et

al. 2012). Dawson et al. 2017) zeigten, dass dieses Muster auch für Neobiota gilt. Baltrum hat eine vergleichbare Größe wie Mellum, jedoch kommen auf Baltrum 3,6-mal mehr Neophyten vor als auf Mellum (Abbildung 44). Nimmt man die Ausgleichsgerade aus Abbildung 44 als Grundlage für

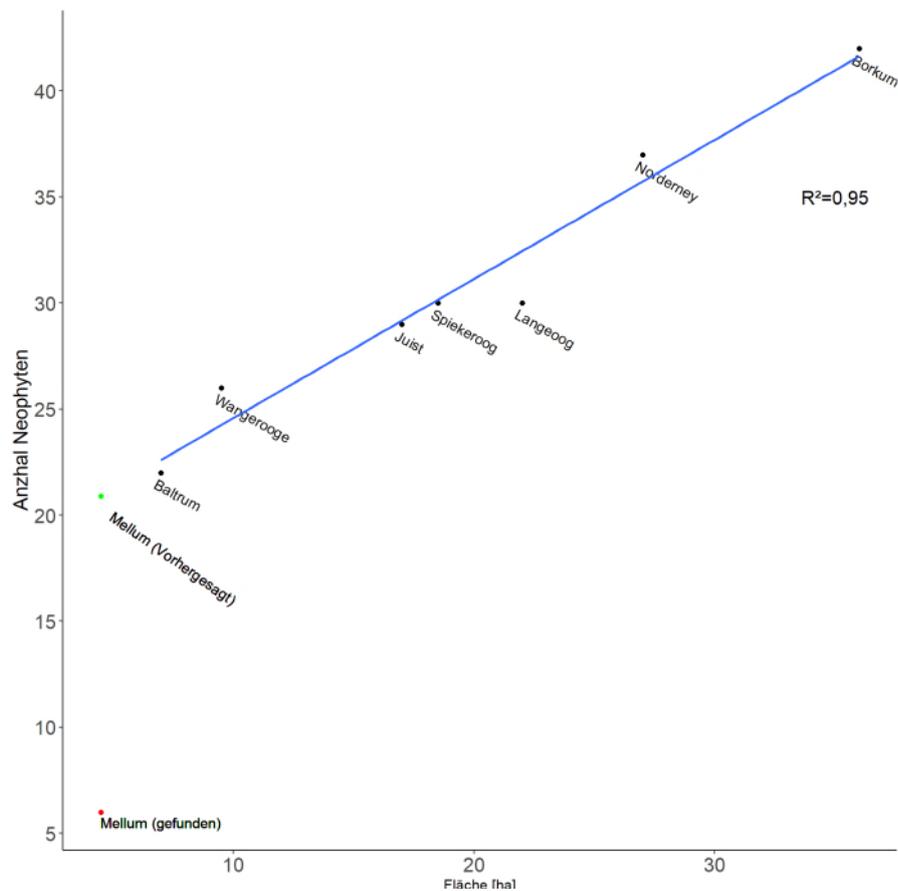


Abbildung 44: Inselgröße und Anzahl der Neophyten bei Hahn (2006). Roter Punkt; gefundene Anzahl an Neophyten; grüner Punkt vorhergesagte Anzahl an Neophyten.

die zu erwartende Anzahl an Neophyten, so wären auf Mellum, statt den beobachteten sieben Arten 20 oder 21 Arten zu erwarten. Was Baltrum und Mellum deutlich voneinander unterscheidet, sind die anthropogenen Einflüsse. Baltrum ist besiedelt und wird das ganze Jahr über touristisch genutzt, was auf Mellum nicht zutrifft. Dies sollte als Beleg dafür gewertet werden, dass die Anthropochorie wichtiger und entscheidender bei der Verbreitung der Neophyten ist als die Anemochorie, Hydrochorie und Zoochorie zusammen.

Die Revisionskartierungen auf Mellum und Wangerooge zeigen, dass das neophytische Arteninventar keinesfalls stabil ist und einem gewissen zeitlichen Wandel unterliegt. Ob eine Art sich ausbreitet, wie *Conyza canadensis* oder recht ortstreu wie *Lycium barbarum* bleibt, ist für jede Art aufgrund der sehr kleinräumigen Verbreitung und Nicht-Ausschöpfung der physiologischen Nische nur schwer abzuschätzen und vorherzusagen. Um rechtzeitig potenziell gefährliche neophytische Arten für die schützenswerten Lebensräume identifizieren zu können, ist eine regelmäßig Erfassung aller Neophyten notwendig und sinnvoll. *Aronia prunifolia* ist ein

gutes Beispiel dafür, dass jeder Neophyt zu einer potenziell invasiven oder sogar invasiven Art werden kann. Der Mensch hat dabei den direktesten Einfluss auf das neophytische Arteninventar auf diesen Inseln. Im Gegensatz zur Ausbreitung per Wind, Wasser oder Tieren ist dieser Ausbreitungsweg besser zu kontrollieren und reglementieren.

Neophyten an der Festlandsküste

In den Untersuchungsgebieten auf dem Festland konnten im Jahr 2020 insgesamt 66 Arten (Tabelle 17, S.71) festgestellt werden, von welchen 14 Arten bereits auf Wangerooge und vier auf Mellum nachgewiesen wurden.

Arten wie *Acer tataricum*, *Aesculus hippocastanum*, *Crataegus x persimilis*, *Pinus nigra*, *Pseudotsuga menziesii*, *Prunus cerasifera*, *Prunus serrulata*, *Mahonia aquifolium* oder *Buddleja davidii* sind Ziergehölze und werden meist in Gärten oder Parks angepflanzt. Da es auf allen Ostfriesischen Inseln Parkanlagen und private Gärten gibt, ist eine Anpflanzung dieser Ziergehölze in Zukunft weiterhin denkbar. Ein Einwandern in die natürlichen Lebensräume ist auf Grundlage der Standorteigenschaften dieser Arten, welche eher hohe Nährstoffkonzentrationen und feuchtere Standorte bevorzugen, jedoch sehr unwahrscheinlich. Ebenso sind *Alcea rosea*, *Calendula officinalis*, *Trifolium resupinatum*, *Syringa vulgaris*, *Lavendula angustifolia*, *Galeobdolon argentatum* oder *Ribes sanguineum* krautige Zierarten und werden vom Menschen angepflanzt. Auch für diese Arten sind hohe Nährstoffansprüche sowie mäßig frische bis feuchte Standorte beschrieben. Selbst wenn diese Arten also angepflanzt werden, ist eine Verwilderung äußerst unwahrscheinlich, da sie auf die Pflege durch den Menschen angewiesen sind (Pott 1995a; Jäger et al. 2007; Jäger 2017).

Anders sieht es für die Standortansprüche von *Verbena bonariensis*, *Matricaria discoidea*, *Erigeron annuus*, *Lysimachia punctata* oder *Epilobium ciliatum* aus. Diese Arten sind häufig in frischen bis feuchten Ruderalfluren oder auf Brachflächen zu finden. Die trockenen Dünenlebensräume sind demnach zwar keine geeigneten Standorte., wohl aber halbruderalen Fluren wie sie entlang von Wegrändern vorkommen. Auch auf ausreichend feuchten Brachflächen könnten die Arten zeitweise geeignete Standorte vorfinden. In den sekundären feuchten Dünentälern ist ein Vorkommen aufgrund der hohen Wasserstandsschwankungen über das Jahr hinweg eher unwahrscheinlich (Jäger 2017). Zudem bräuchten die Arten geeignete Fernausbreitungsmechanismen. In der Literatur konnten diese selbst für die zu der Familie der Asteraceae gehörenden Arten *Matricaria discoidea* und *Erigeron annuus* nicht gefunden werden (Cain et al. 2000).

Phedimus spurius kommt auf sandigen Ruderalflächen und verwildert auf Trockenrasen vor und wäre damit ein geeigneter Kandidat, um sich zukünftig auch in den Dünen auszubreiten. Ursprünglich kommt diese Art aus dem Kaukasus und wächst in Höhenlagen zwischen 1.250 und 3.000 m. Da die Art das Wilhelmshavener Stadtklima verträgt, wäre eine Verbreitung in die Trockenrasen der Grau- und Braundünen denkbar (Jäger et al. 2007).

Ebenso wäre dies für *Galinsoga parviflora* und *Galinsoga quadriradiata* denkbar, beide Arten bevorzugen sandige bis lehmige Böden und bei ausreichender Nährstoffverfügbarkeit ist ein Vorkommen zumindest an Stellen mit hoher Stickstoffverfügbarkeit denkbar. Bezüglich der Fernausbreitung ist *G. quadriradiata* im Vorteil, da die Zungenblüten einen gut ausgebildeten Pappus besitzen, bei der Schwesternart ist dies nicht der Fall (Jäger et al. 2007).

Medicago x varia ist eine basenholde Halbtrockenrasen-Art und die Vorkommen auf Mellum belegen, dass die Art in Dünenlebensräumen zurechtkommt. Auf Mellum hat in den letzten 50 Jahren jedoch keine nennenswerte Ausbreitung stattgefunden. Ob die Art insgesamt nur kleinräumig verbreitet bleibt oder sich in einer so genannten lag-Phase befindet, lässt sich nicht abschließend klären und sollte daher beobachtet werden. Auf Wangerooge konnte sich die Art hingegen nicht halten. In Estland konnte durch genetische Analysen bei dort heimischen Arten der Gattung *Medicago* eine genetische Verarmung durch Gentransfer von *Medicago x varia* auf diese Arten festgestellt werden (Kaljund und Leht 2010). Würde dies auch bei heimischen Arten beobachtet werden, würde daraus eine Einstufung als invasive Art resultieren, da die genetische Vielfalt einen Bestandteil der Biodiversität darstellt.

Als potenziell invasive Arte wurde *Symphoricarpos albus* nachgewiesen, welche als Ziergehölz weit verbreitet ist und keine besonderen Ansprüche an den Boden und das Klima stellt. Literaturangaben diesbezüglich sind jedoch teilweise widersprüchlich. In der verwilderten Form, besonders auf Sandböden, ist zudem ein verstärktes Ausläuferwachstum zu beobachten, welches dichte Bestände ermöglicht. Als mögliche Ausbreitungsvektoren werden Tiere vermutet, für Vögel sind die Beeren aufgrund der Farbe jedoch unattraktiv und verbleiben meist an der Pflanze. Somit verbleibt als möglicher Ausbreitungsvektor erneut der Mensch. Ein Anpflanzen der Art sollte möglichst vermieden werden (Gilbert 1995; Schütt und Lang 2014)

Außerdem wurden der invasiven Neophyten *Pseudotsuga menziesii* und *Ailanthus altissima* nachgewiesen. *Pseudotsuga menziesii* ist eine Art der lichten Eichen-Birken-Wälder und kalkmeidend. Da die Art normalerweise in Parks angepflanzt wird und die Fernausbreitung der Samen bei 1-2 km liegt, ist eine Ausbreitung auf die Barriereinseln sehr unwahrscheinlich. Die Samen von *Ailanthus altissima* verbreiten sich mit dem Wind gut 100 m. Die Art ist sehr

anspruchlos und wächst im Stadtklima besonders gut, wie die Funde in Wilhelmshaven zeigen. Ein Vorkommen der Art auf Ostfriesischen Inseln wird auf Grundlage der Reaktionszahl von 7 und einer Nährstoffzahl von 8 nach Ellenberg dennoch als sehr unwahrscheinlich angesehen (Ellenberg et al. 2001; Jäger et al. 2007).

Die Funde am Festland lassen sich in drei Gruppen einteilen. Zum einen sind die Zier- und Kulturpflanzen zu nennen, deren Ausbreitung direkt vom Menschen abhängig sind, andererseits die Arten wie *Diplotaxis muralis*, *Matricaria discoidea*, oder *Lysimachia punctata* welche auf frischen bis feuchten Standorten mit hohen Nährstoffkonzentrationen vorkommen und auf den unter anthropogener Nutzung stehenden Marschböden am Festland die besten Voraussetzungen vorfinden. Nur sehr wenige der gefundenen Neophyten gehören in die dritte Gruppe, welche auf trockene Böden und mit wenigen Nährstoffen angewiesen ist. Die Arten dieser Gruppe wurden auf anthropogen genutzten Flächen gefunden. Die Sandböden in den Dünen unterscheiden sich sowohl in der Korngrößenzusammensetzung als auch in der Nährstoff- und der Wasserverfügbarkeit von den Marschböden. Die weitverbreiteten Marschböden am Festland wirken wie eine Art Schutzschild gegen potenziell auf die Insel einwandernde Arten. Eine unbeabsichtigte Verschleppung wird somit deutlich reduziert. Somit bleibt, wie schon beschrieben, die aktive Einbringung von Neophyten vom Festland auf die Ostfriesischen Inseln der wahrscheinlichste Ausbreitungsvektor.

Zwischenfazit

Die Ergebnisse dieser Arbeit zeigen, dass das Neophyteninventar unabhängig von der Klassifizierung in invasive und nicht invasive Neophyten nicht konstant ist und einer gewissen Variabilität unterliegt. Arten wie *Rosa rugosa*, *Conyza canadensis*, *Oenothera spec.* und *Senecio inaequidens* sind weit verbreitet. Trotzdem unterscheiden sich die Vorkommen neophytischer Arten auf den einzelnen Inseln und dem Festland. Die meisten am Festland gefundenen Arten sind Ziergehölze oder krautige Zierarten. Als Arten, welche zukünftig gesondert beobachtet werden sollten, wurden *Aronia prunifolia* und *Conyza canadensis* identifiziert. Den größten Einfluss auf das Neophyteninventar hat jedoch der Mensch.

5.5. Synthese

In der vorliegenden Arbeit konnten die Beispiele von *Crassula helmsii* und *Senecio inaequidens* zeigen, dass die Habitatmodellierung eine geeignete Methode sein kann, um die wichtigen Standortparameter einer Art zu bestimmen. Gleichzeitig stellen diese Modelle ein Werkzeug für den Naturschutz dar, welches es ermöglicht, die potenzielle Gefährdung eines Standortes durch invasive oder potenziell invasive Neophyten zu identifizieren. Diese Erkenntnisse können unmittelbar in ein Artmanagement integriert werden, indem sie die Priorisierung von Standorten ermöglichen. Es konnte jedoch, wie die Untersuchungen zu *Campylopus introflexus* belegen, auch gezeigt werden, dass dieser methodische Ansatz nicht immer erfolgreich sein muss.

Crassula helmsii stellt mit seiner Salzverträglichkeit und dem schnellen Aufbau monodominanter Bestände eine erhebliche Bedrohung für die Gewässer auf den Ostfriesischen Inseln sowie für feuchtere Bereiche in der Landschaft, wie etwa die feuchten Dünentäler, dar. Die Ausbreitung in den letzten zwei Jahrzehnten belegt dies. Das Habitatmodell zeigt, dass für das Vorkommen von *Crassula helmsii* eine Leitfähigkeit von unter $12.500 \mu\text{S}/\text{cm}$ sowie eine möglichst geringe Beschattung und eine flache Ufermorphologie maßgeblich sind. Die Experimente zeigten, dass ein Versalzen oder Beschatten der Bestände mögliche Maßnahmen gegen den Bewuchs darstellen. Durch die Anwendung des Modells konnte gezeigt werden, dass auf fast allen Inseln potenzielle Standorte für die Art vorhanden sind und somit von einer weiteren Ausbreitung auszugehen ist.

Senecio inaequidens ist bisher als potenziell invasiver Neophyt klassifiziert. Das beobachtete Ausbreitungsverhalten in den letzten zwei Dekaden stellte sich variabel dar. Auf Spiekeroog war der Zuwachs an Standorten und Individuen enorm hoch, wohingegen der Zuwachs auf Wangerooge und Mellum moderat ausfiel. Dabei existieren auf allen Inseln zahlreiche potenzielle, bisher unbesiedelte Standorte, wie die Habitatmodellierung belegt. Ideale Standorte für das Greiskraut weisen einen pH-Wert von über 5,7 und eine Bodenleitfähigkeit zwischen 200 und $5.500 \mu\text{S}/\text{cm}$ auf. Die Standortdiversität nahm deutlich zu und der Literatur widersprechend wurden ein Drittel aller Funde in salzgeprägten Lebensräumen gemacht. *Senecio inaequidens* ist damit nicht nur eine potenzielle Bedrohung für die Dünenlebensräume, sondern auch für die Lebensräume der Strand- und Salzwiesen. Das Einwandern in die zum Teil artenarmenbestände ist sehr kritisch zu sehen. Unterschiede zwischen den untersuchten Umweltparametern an Präsenz- und Absenzstandorten wurden nicht gefunden. Mit einer weiteren Ausbreitung der Art ist zu rechnen, die dabei entstehenden Massenbestände können in Zukunft negative Auswirkungen auf die verschiedenen Lebensräume haben. Schon heute ist eine Veränderung des Landschaftsbildes zu beobachten.

Die Habitatmodellierung von *Campylopus introflexus* war nicht erfolgreich, da hierfür die physiologische Amplitude der Art zu groß ist. Es konnte jedoch gezeigt werden, dass der negative Einfluss auf die Biodiversität nicht von Dauer ist. Innerhalb von 20 Jahren kann sich ein ehemaliger dominanter Kaktusmoosbestand in einen scheinbar unbeeinflussten Dünenstandort verwandeln. Daneben existieren sehr lagestabile Standorte. Ob sich dort zukünftig ebenfalls Bestandsrückgänge zeigen oder die Bestände sich zyklisch ausdehnen, wird sich nur durch weitergehende Beobachtungen klären lassen.

Die Revisionskartierungen auf Mellum und Wangerooge zeigten, dass das neophytische Arteninventar einer Variabilität unterliegt. Weiterhin zeigte der Vergleich der beiden Inseln und der Historie der Neophyten, dass die meisten Arten durch den Menschen auf die Inseln gelangt sein müssen. Zur Vermeidung von weiteren Ausbreitungen neuer invasiver oder potenziell invasiver Arten ist die Einbindung und die Aufklärung der lokalen Bevölkerung ein wichtiges Instrument. Im Vergleich zu Anemochorie, Hydrochorie oder Zoochorie stellt der Vektor Mensch den noch am ehesten zu kontrollierenden Ausbreitungsfaktor dar. Die Küstenregion am Festland stellte aufgrund der doch sehr unterschiedlichen Standortbedingungen im Vergleich zu den Dünenlebensräumen eine natürliche Barriere dar. Mit *Aronia prunifolia*, *Lonicera involucrata* und *Conyza canadensis* sind allerdings möglicherweise neue potenziell invasive oder sogar invasive Neophyten auf den Ostfriesischen Inseln vorhanden. Diese Arten, sowie *Senecio inaequidens* und auch *Campylopus introflexus* zeigen, wie wichtig es ist, jede neophytische Art lokal zu bewerten. Nicht immer ist die von einem Neophyten ausgehende Gefahr, so eindeutig wie im Fall von *Crassula helmsii* und nicht immer sind die negativen Auswirkungen der invasiven Arten von Dauer

Kapitel 6 : Zusammenfassung

Die Globalisierung fördert das Verschwinden von Ausbreitungsbarrieren und Arten können so neue, zu vor unerreichbare, Lebensräume erreichen und besiedeln. Die Zahl der weltweit gemeldeten gebietsfremden Arten hat in den letzten Jahrzehnten deutlich zugenommen. Dabei birgt jede neue eingeführte Art das Risiko sich zu einer Invasiven Art zu entwickeln. Damit einhergehend sind negative Auswirkungen auf die Lebensräume selbst oder die biologische Vielfalt verbunden. Die Hotspots dieser global zu beobachtenden Prozesse sind die Lebensräume der Küsten und Inseln und sollten deshalb besonders gut beobachtet werden. Schutzgebiete spielen eine entscheidende Rolle beim Erhalt der biologischen Vielfalt, so wie der in dieser Studie betrachtete Nationalpark Niedersächsisches Wattenmeer. In vorangegangenen Studien wurden für die Lebensräume auf den Ostfriesischen Inseln als invasive Neophyten: *Rosa rugosa*, *Prunus serotina*, *Fallopia japonica*, *Crassula helmsii*, *Campylopus introflexus* und als potenziell invasiver Neophyt *Senecio inaequidens* bewertet. Für *R. rugosa*, *P. serotina* und *F. japonica* existieren funktionierende Managementkonzepte, welche nur umgesetzt werden müssen. Deshalb konzentrierte sich diese Studie auf die anderen genannten Arten. Ziel dieser Studie war es die Veränderung der Bestände von *Crassula helmsii*, *Campylopus introflexus* und *Senecio inaequidens* seit 2001/2002 aufzuzeigen, Veränderungen von Umweltparametern sowie mögliche negative Auswirkungen auf die Biodiversität zu erkennen. Darüber hinaus war ein wichtiger Bestandteil dieser Arbeit, die für diese Arten wichtigen Umweltparameter zu bestimmen und daraus Habitatmodelle zu entwickeln, mit denen sich die zukünftige Entwicklung der Bestände voraussagen lässt. Außerdem sollten neue potenzielle invasive Arten im Untersuchungsgebiet identifiziert werden. Dafür wurden Kartierungen auf Norderney, Spiekeroog, Wangerooge und Mellum durchgeführt und Bodenproben auf Umweltparameter wie beispielsweise Boden-pH-Wert, Leitfähigkeit, Korngrößenverteilung, Glühverlust oder auf den Kohlenstoff- und Stickstoffgehalt untersucht und anschließend ausgewertet.

Eine der Zielarten war *Crassula helmsii*, auch Nadelkraut genannt. Diese ursprünglich aus Australien und Neuseeland stammende semi-aquatische Sukkulente besitzt eine hohe vegetative Regenerationskraft und vermag es aus kleinsten Wurzel- oder Stängelresten neue Pflanzen zu bilden. Zudem liegt die Samenproduktion bei mehreren 100.000 Samen pro Quadratmeter. Die negativen Auswirkungen auf die Biodiversität sind gut untersucht und im schlimmsten Fall, führt eine Besiedlung durch das Nadelkraut in betroffenen Gewässern zum kompletten Lebensraumverlust für die Fauna und Flora.

Auf Norderney konnte das Nadelkraut erstmals zu Beginn der 2000er Jahre nachgewiesen werden. Dort konnte vor allem die Ausbreitung innerhalb des Südstrandpolders, aber auch in den angrenzenden Süßwasser führenden Gewässern beobachtet werden. Heute ist *Crassula helmsii* nahezu im gesamten Südstrandpolder zu finden. Darüber hinaus konnten Standorte auf den Meierei-Weisen, in mehreren Dünentälern und im Grohdepolder nachgewiesen werden. Ohne ein gezieltes Management wird sich die Art weiter über die Insel ausbreiten. Als Vektoren für diese Ausbreitung kommen neben Pferden auch andere Wildtiere wie Damwild oder Gänse in Frage. Auf Wangerooge wurden in den Jahren 2017 und 2021 mit *Crassula helmsii* bewachsene Gewässer nachgewiesen. Durch Zuschütten des betroffenen Gewässers wurde das 2017 entdeckte Vorkommen erfolgreich beseitigt. Ob dieses Vorkommen die Quellpopulation für das 2021 gefundene Vorkommen war, lässt sich nicht ausschließen.

Als für das Vorkommen wichtige Umweltparameter wurden die Beleuchtungsstärke, die Leitfähigkeit im Gewässer und die Ufermorphologie identifiziert und in einem Habitatmodell verknüpft. Besonders geeignete Standorte weisen eine flache Uferbeschaffenheit, eine Leitfähigkeit niedriger als $7.500 \mu\text{S}/\text{cm}$ sowie eine geringe Beschattung auf. Ungeeignete Standorte haben entweder eine steile Ufermorphologie oder sie haben eine Leitfähigkeit von über $12.500 \mu\text{S}/\text{cm}$ und werden beschattet. Bei Leitfähigkeiten von unter $2.000 \mu\text{S}/\text{cm}$ ist die Beleuchtung vernachlässigbar und ein Vorkommen in fast jedem Gewässer möglich. Eine Übertragung des Norderneyer-Modells auf andere Gewässer auf anderen Inseln zeigte, dass auf den Ostfriesischen Inseln eine Vielzahl von Gewässern als potenzielle Standorte in Frage kommen. Für ein erfolgreiches Management der Art ist ein enges zeitliches Monitoring von potenziellen Standorten unabdingbar. Aus dem Habitatmodell ließen sich außerdem zwei mögliche Maßnahmen zur Bekämpfung des Nadelkrauts ableiten. Zum einen die gezielte Versalzung zum anderen die Beschattung der Bestände. In Laborversuchen konnte gezeigt werden, dass es so potenziell möglich ist, die Art dauerhaft zu entfernen. Eine Kombination der beiden Parameter setzt die Wirksamkeit der Maßnahme herab und sollte daher nicht angewendet werden. Darüber hinaus ist die Dauer der Maßnahme von entscheidender Bedeutung für den Erfolg. Die Versalzung der Standorte könnte außerdem eine mögliche Samenbank vernichten.

Die negative Auswirkung von *Crassula helmsii* auf die floristische Artenvielfalt konnte in dieser Studie ebenfalls untermauert werden. Die Bestände bedrohen außerdem seltene Arten wie *Littorella uniflora* oder *Samolus valerandi*. Wird nichts gegen die bestehenden Vorkommen unternommen, ist mit einem kompletten Lebensraumverlust für Fauna und Flora in den betroffenen Gewässern und einer Ausbreitung in neue Gewässer zu rechnen.

Das aus Südafrika stammende *Senecio inaequidens* (Schmalblättriges Greiskraut), war eine weitere Zielarten dieser Studie. Nach Europa wurde *Senecio inaequidens* mit Wollimporten bereits im 19. Jahrhundert eingeführt und breitet sich aber erst seit den 1950er Jahren rasant in Mitteleuropa aus. Die Art ist dabei an einer Vielzahl von anthropogen beeinflussten Standorten, aber auch auf natürlichen Standorten zu finden. Auf Grund der sehr hohen Ausbreitungsgeschwindigkeit und der Fähigkeit der Art schnell Bestände mit einer hohen Individuendichte hervorzubringen, wird sie vom Bundesamt für Naturschutz als potenziell invasive Art bewertet, welche in Dünenlebensräumen erhebliche Schäden anrichten könnte.

Ausgehend von einer Kartierung im Jahr 2001/2002 konnte eine Zunahme von Beständen und Individuen im gesamten Untersuchungsgebiet festgestellt werden. Anders als dies bisher in der Literatur beschrieben ist, erfolgte ungefähr ein Drittel aller Funde in den salzgeprägten Lebensräumen der Strand- und Salzwiesen. In den letzten 20 Jahren hat sich die Anzahl an betroffenen Lebensräumen insgesamt mehr als verdoppelt. Dabei ist das Einwandern des Schmalblättrigen Greiskrauts in die artenarmen Lebensräume der Weißdünen aus naturschutzfachlicher Sicht als sehr kritisch einzustufen. Nur ein sehr kleiner Anteil der Pflanzen wurde hingegen auf anthropogen geprägten Flächen gefunden.

Negative Auswirkungen auf die Biodiversität, wie sie für die meisten invasiven Arten typisch sind, konnte für das Schmalblättrige Greiskraut nicht festgestellt werden. Im Gegenteil, die Standorte an denen *Senecio inaequidens* vorkam, waren in der Regel artenreicher als vergleichbare Standorte ohne diese Art. Auch konnten keine signifikanten Unterschiede bei den untersuchten Umweltparameter gefunden werden, die Art verändert keine Standorteigenschaften aktiv.

Als für das Schmalblättrige Greiskraut wichtige Umweltparameter konnten der pH-Wert und die Bodenleitfähigkeit bestimmt werden. Dem Habitatmodell nach sind Standorte mit einem pH-Wert über 5,6 geeignet. Die Bodenleitfähigkeit sollte zwischen 200 und 5.600 $\mu\text{S}/\text{cm}$ liegen und bei höheren oder niedrigeren Werten wäre ein Standort nicht mehr für die Art geeignet. Beide Umweltparameter stellen eine Ausbreitungsbarrieren in den Küstenlebensräumen dar. Der pH-Wert ist der limitierende Faktor in den Dünensystemen. In diesen Lebensräumen nimmt der pH-Wert mit dem Alter natürlicherweise ab. Diese pH Abhängigkeit erklärt unter anderem die räumliche Verteilung der Art und es konnte gezeigt werden, dass ungestörte 160 Jahre alte Standorte soweit entkalkt sind, dass in Zukunft ein Bewuchs von *Senecio inaequidens* sehr unwahrscheinlich ist. In den salzgeprägten Lebensräumen übernimmt die Funktion der Ausbreitungsbarriere die Bodenleitfähigkeit. Besonders gut ist dies an der Ausdehnung der

Süßwasserlinse und den Vorkommen auf der Spiekerooger Ostplate zu erkennen, welche beinahe deckungsgleich waren. Eine zusätzliche Ausbreitungsbarriere innerhalb der Salzwiesen ist die Korngrößenzusammensetzung. Mit einem höheren Anteil der Ton- und Schluff-Fraktion nimmt auch das Vorkommen von *S. inaequidens* ab. Hier ist das Durchwurzelungsvermögen im Vergleich zu den sandigen Böden der Dünen oder Strandwiesen deutlich geringer und ein Aufwachsen der Art wird verhindert.

Das Habitatmodell zeigte zudem, dass auf Spiekeroog noch nicht alle potenziellen Standorte besiedelt sind. Bei einer Übertragung des Habitatmodell auf Teile von Wangerooge ergab sich ein ähnliches Bild. Dies sollte als Indiz dafür gewertet werden, dass der Invasionsprozess noch nicht abgeschlossen ist. Es ist mit einer weiteren Ausbreitung der Art zu rechnen. Diese Ausbreitung wird ein potenzielles Management bei einer so individuenreichen Verbreitung und einer Samenbank im Boden erschweren.

Nach aktueller Definition kann das Schmalblättrige Greiskraut nicht als invasiver Neophyt klassifiziert werden. Ob die massenhafte Ausbreitung sowie eine Veränderung des Landschaftsbildes als Grundlage für eine Klassifizierung als invasiver Neophyt ausreichen, ist nicht abschließend geklärt. Die weitere Entwicklung der Art sollte deshalb aufmerksam beobachtet werden,

Als dritte Zielart wurde *Campylopus introflexus*, auch Kaktusmoos genannt, genauer untersucht. Das von der Südhalbkugel stammende Moos breitet sich seit Mitte des letzten Jahrhunderts in Europa aus. Die negativen Auswirkungen auf die Biodiversität sind gut untersucht und konnten in einer Vielzahl von Studien nachgewiesen werden. Auf den untersuchten Inseln Norderney, Spiekeroog und Wangerooge konnte ein Rückgang zwischen 51 und 74 % in der Ausdehnung der Bestände festgestellt werden. Auf Mellum konnte die Art nicht nachgewiesen werden. Von den heute noch bewachsenen Flächen war nur ein geringer Teil deckungsgleich mit der Kartierung von 2001/2002. Das Hauptverbreitungsgebiet von *C. introflexus* lag in den Graudünen genauer gesagt im *Violo-Corynephorum*. Die Vegetationsaufnahmen und die anschließende Analyse zeigten deutlich, dass die Artenvielfalt nach dem Verschwinden des Kaktusmooses ähnlich hoch ist, wie an Standorten, an denen die Art noch nicht nachgewiesen wurden. Mit diesen Ergebnissen wird dem in der Literatur beschriebenen allgemeingültigem „Leichtentuch-Charakter“ dieser invasiven Art widersprochen. Der negative Einfluss auf die Artenvielfalt ist zwar vorhanden, aber nicht überall von Dauer. Zudem haben die Bestände eine höhere Dynamik als bisher angenommen wurde. Ob die häufig gefundenen flechtenreichen Stadien wieder in einen Silbergrasrasen ohne

Flechtendominanz übergehen oder ein stabiles Stadium bilden, bleibt zu beobachten. Alternativ sind auch wandernde und mit der Zeit in Größe und Lage variierende *C. introflexus*-Bestände denkbar, die sich als typischer Bestandteil in das Ökosystem Graudüne einfügen. Der Vergleichsweise „geringe“ Rückgang von nur 51 % auf Norderney könnte am Kaninchenbesatz der Insel liegen, welches ein Aufkommen der heimischen Flora auf von *Campylopus introflexus* freigewordenen Flächen verhindern.

Es war nicht möglich über Analyse der Umweltparameter für die Art wichtige Umweltparameter zu identifizieren. Deshalb war es ebenfalls nicht möglich ein Habitatmodell zu erstellen und dieses zur Vorhersage geeigneter Standorte zu nutzen. Dies zeigt und bestätigt die sehr weite physiologische Amplitude von *C. introflexus*. In der Literatur wird das Kaktusmoos als Säurezeiger gewertet, dies konnte in den Messungen in dieser Arbeit nur teilweise bestätigt werden, da viele Vorkommen auf mäßig bis schwach sauren Böden nachgewiesen wurden.

Das *Campylopus introflexus* nicht nur negative Auswirkungen auf floristische sondern auch auf die faunistische Diversität hat, konnte in anderen Studien aufgezeigt werden. Aber auch das Management der Art könnte ungewollte Auswirkungen auf die Diversität haben, wie am Beispiel des Steinschmätzers gezeigt werden konnte.

Neben den Untersuchungen zu den bereits erwähnten Zielarten wurde außerdem eine Revisionskartierung auf Wangerooge und Mellum durchgeführt. Mit dem Ziel, seit 2001/2002 eingewanderte invasive und potenziell Invasive Arten im Untersuchungsgebiet zu identifizieren und gleichzeitig die allgemeine Entwicklung der Neophytenbestände zu dokumentieren. Auf Wangerooge wurden im Jahr 2018 33 und auf Mellum im Jahr 2019 vier neophytische Arten nachgewiesen. Bei diesen vier Arten handelte es sich um *Conyza canadensis*, *Oenothera spec.*, *Rosa rugosa* und *Senecio inaequidens*, welche entweder auf der Schwarzen oder Grauen Liste des Bundesamts für Naturschutz zu finden sind. Auf Wangerooge sind in den letzten zwei Dekaden acht Arten ausgestorben. Dazu gehörten unter anderem *Heracleum mantegazzianum*, *Lysimachia punctata* oder *Medicago sativa*. Erstnachweise auf Wangerooge erfolgten hingegen für *Aronia prunifolia*, *Crassula helmsii*, *Lonicera involucrata* und *Quercus rubra*. *Crassula helmsii* und *A. prunifolia* zeigten zum Zeitpunkt der Erfassung bereits starke Ausbreitungstendenzen. Dies zeigt, dass das neophytische Arteninventar keinesfalls stabil ist und eine rechtzeitige Erfassung dieser problematischen Arten zum Schutz dieser hochsensiblen Lebensräume beiträgt.

Um mögliche Neophyten identifizieren zu können, welche potenziell in die Lebensräume auf den Inseln einwandern könnten, wurden am Festland in den Orten Carolinensiel, Hooksiel sowie der Stadt Wilhelmshaven die Neophytenflora teilerfasst. Dabei wurden in Carolinensiel 43, in Hooksiel 14 und in Wilhelmshaven 45 verschiedene Neophyten und zusätzlich drei Archäophyten in Wilhelmshaven nachgewiesen. Insgesamt sind die Vorkommen der Neophyten relativ heterogen verteilt und nur *Galinsoga quadriradiata*, *Medicago sativa*, *Rosa rugosa* und *S. inaequidens* kommen in allen Untersuchungsgebieten am Festland vor. Als weitere invasive Arten, die noch nicht auf den Ostfriesischen Inseln nachgewiesen wurden, wurden *Ailanthus altissima*, *Galeobdolon argentatum*, *Phedimus spurius*, *Rubus armeniacus*, sowie die potenziell invasive Art *Helianthus annuus* gefunden. Bis auf *Rubus armeniacus* schließen die Standorteigenschaften der Dünenökosysteme einen Bewuchs dieser Arten aus. Jedoch sollte eine Kultivierung dieser Pflanzen vermieden werden. Eine Art, die in Zukunft beobachtet werden sollte, ist *Conyza canadensis*, welche auf Mellum und am Festland bereits weit verbreitet ist, große Bestände bildet und über eine sehr weite Fernausbreitung verfügt.

Die vorliegende Arbeit zeigt, dass nicht jede als invasive oder potenziell invasiv klassifizierte Art dauerhaft negative Auswirkungen auf ein Ökosystem ausübt. Es wurde auch aufgezeigt, dass eine regelmäßige Erfassung der Neophytenbestände wichtig ist, um die sensiblen und schützenswerte Lebensräume im Nationalpark Niedersächsisches Wattenmeer vor dem Einfluss dieser Arten zu schützen. Dabei darf nicht vergessen werden, dass viele Neophyten sich problemlos in die bestehende heimische Flora einfügen und heute zum Landschaftsbild dazugehören. Ob dies in Zukunft auch für die in dieser Arbeit betrachteten Arten gelten wird, wird sich zeigen.

Kapitel 7 Verzeichnisse

7.1. Literaturverzeichnis

- Alpert P., Holzapfel C. (2000) *Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants*. Plant Strategies, Vegetation Processes, 3:52–66
- Asmus U. (1988) *Das Eindringen von Neophyten in anthropogen geschaffene Standorte und ihre Vergesellschaftung am Beispiel von Senecio inaequidens DC.* Flora 180: 133-138
- Auge H., Klotz S., Prati D., Brandl R. (2001) *Die Dynamik von Pflanzeninvasionen: ein Spiegel grundlegender ökologischer und evolutionsbiologischer Prozesse*. In: Bayerische Akademie der Wissenschaften (ed) *Gebietsfremde Arten, die Ökologie und der Naturschutz*. Verlag Dr. Freidrich Pfeil, München, pp 41–58
- Baskin C., Baskin J. (2014) *Seeds - Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*. Elsevier, Amsterdam
- Begon M., Townsend C.R., Harper J.L. (2006) *Ecology : from individuals to ecosystems*. Blackwell Pub
- Beierkuhnlein C. (2003) *Der Begriff Biodiversität*. Nova Acta Iropoldina NF 87:51–71
- Berg C. (1985) *Zur Ökologie der neophytischen Laubmoosart Campylopus introflexus (HEDW.) BRID in Mecklenburg*. Archiv der Freunde der Naturgeschichte in Mecklenburg XXV:117–126
- Bhowmik P.C., Bekech M.M. (1993) *Horseweed (Conyza canadensis) Seed Production, Emergence and Distribution in No-Tillage and Conventional-Tillage Corn (Zea mays)*. Agronomy 1:67–71
- Biermann R. (1996) *Campylopus introflexus (HEDW.) BRID. in Silbergrasfluren ostfriesischer Inseln*. Berichte der Reinhard-Tüxen-Gesellschaft 8:61–68
- Biermann R. (1997) *Changes in a lichen-rich dry sand grassland vegetation with special reference to lichen synusiae and Campylopus introflexus*. Phytocoenologia 27:257–273.
<https://doi.org/10.1127/phyto/27/1997/257>
- Biermann R., Daniëls F. (2001) *Vegetationsdynamik im Spergulo-Corynephorum unter besonderer Berücksichtigung des neophytischen Laubmooses Campylopus introflexus*. In: *Adventivpflanzen. Beiträge zu Biologie, Vorkommen und Ausbreitungsdynamik von Archäophyten und Neophyten in Mitteleuropa*. Braunschweiger Kolloquiums, Braunschweig, pp 27–37

- Biermann R., Daniëls F. (1997) *Changes in a lichen-rich dry sand grassland vegetation with special reference to lichen synusiae and Campylopus introflexus*. *phyto* 27:257–273
- Böhmer H.J. (2001) *Das Schmalblättrige Greiskraut (Senecio inaequidens DC. 1837) in Deutschland - Eine aktuelle Bestandsaufnahme*. *Floristische Rundbriefe* 35:47–54
- Bornkamm R. (2002) *On the phytosociological affiliations of an invasive species Senecio inaequidens in Berlin*. *Preslia* 74:395–407
- Braun-Blanquet J. (1964) *Pflanzensoziologie*. Springer Vienna, Wien
- Bridge T. (2005) *Controlling New Zealand pygmyweed Crassula helmsii using hot foam, herbicide and by burying at Old Moor RSPB Reserve, South Yorkshire, England*. *Conservation Evidence* 2:33–34
- Bröring U., Dahmen R., Haesler V., et al (1993) *Dokumentation der Daten zur Flora und Fauna terrestrischer Systeme im Niedersächsischen Wattenmeer*. *Berichte aus der Ökosystemforschung Wattenmeer* 2:207
- Bruun H. (2005) *Rosa rugosa Thunb. ex Murray*. *Journal of Ecology* 93:441–470
- Bryan R.T. (1996) *Alien Species and Emerging Infectious Diseases: Past Lessons and Future Applications*. In: Samdöim GT, Schel PJ, Viken A (eds). *UN Conference on Alien Species, Trondheim*, pp 74–80
- BSH (2010) *2130 - FFH-LRT Festliegende Dünen mit krautiger Vegetation (Graudünen)*. Hamburg
- Büll M.A. (2019) *Habitatbindung der Rostbinde (Hipparchia semele) und Vorkommen des Kommafalters (Hesperia comma) in Dünen der Ostfriesischen Inseln am Beispiel der Insel Norderney*. Carl von Ossietzky Universität Oldenburg, Institut für Chemie und Biologie des Meeres, Arbeitsgruppe Geoökologie, Unveröffentlichte Masterarbeit
- Büscher D., Loos G.H. (1993) *Neue Beobachtungen zur Ausbreitung von Senecio inaequidens DC. in Westfalen*. *Floristische Rundbriefe* 27:41–49
- Cain M.L., Milligan B.G., Strand A.E. (2000) *Long-distance seed dispersal in plant populations*. *American Journal of Botany* 87:1217–1227. <https://doi.org/10.2307/2656714>
- Capinha C., Essl F., Seebens H., et al (2018) *Models of alien species richness show moderate predictive accuracy and poor transferability*. *NeoBiota* 38:77–96. <https://doi.org/10.3897/neobiota.38.23518>

- Charlton P.E., Gurney M., Lyons G. (2010) *Large-scale eradication of New Zealand pygmy weed Crassula helmsii from grazing marsh by inundation with seawater, Old Hall Marshes RSPB reserve, Essex, England*. Conservation Evidence 7:130–133
- Daniëls F., Krüger O. (1996) *Veranderingen in droge stuifzandbegroeiingen bij Kootwijk na kappen en verwijderen van Grove dennen*. Stratiotes 13:37–56
- Daniëls F., Minarski A., Lepping O. (2008) *Long-term changes in the pattern of a Corynephorion grassland in the inland of the Netherlands Vegetation of Greenland View project Vegetation of Europe View project*. Annali di Botanica 8:
- Darris D. (2011) *Plant fact sheet for twinberry honeysuckle (Lonicera involucrata)*. Corvallis
- Dauer J.T., Mortensen D.A., Humston R. (2006) *Controlled experiments to predict horseweed (Conyza canadensis) dispersal distances*. Weed Science 54:484–489. <https://doi.org/10.1614/WS-05-017R3.1>
- Dawson F.H. (1996) *Crassula helmsii: attempts at elimination using herbicides*. Hydrobiologia 340:241–245
- Dawson F.H.H., Warman E. (1987) *Crassula helmsii (T. Kirk) cockayne: Is it an aggressive alien aquatic plant in Britain?*. Biological Conservation 42:247–272. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(87\)90071-1](https://doi.org/10.1016/0006-3207(87)90071-1)
- Dawson W., Moser D., van Kleunen M., et al (2017) *Global hotspots and correlates of alien species richness across taxonomic groups*. Nature Ecology and Evolution 1:. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0186>
- de Lange P. (2008) *Fact sheet prepared for NZPCN about Crassula helmsii*. NZPCN
- Dean C., Day J., Gozlan R.E., et al (2013) *Estimating the minimum salinity level for the control of New Zealand Pygmyweed Crassula helmsii in brackish water habitats*. Conservation Evidence 10:89–92
- Denys L., Packet J., Jambon W., Scheers K. (2014a) *Dispersal of the non-native invasive species Crassula helmsii (Crassulaceae) may involve seeds and endozoochorous transport by birds*. New Journal of Botany 4:104–106. <https://doi.org/10.1179/2042349714Y.0000000046>
- Denys L., Valkenburg J. v., Packet J. (2014b) *Attempts to control aquatic Crassula helmsii at Huister Heide (Tilburg, The Netherlands), with special reference to dye treatment*. Poster

- D'hondt B., Denys L., Jambon W., et al. (2016) *Reproduction of Crassula helmsii by seed in western Europe*. *Aquatic Invasions* 11:125–130. <https://doi.org/10.3391/ai.2016.11.2.02>
- Dierschke H. (1994) *Pflanzensoziologie: Grundlagen und Methoden*. Stuttgart, Ulmer Verlag
- Disselhoff L. (2021) *Die Salztoleranz von Senecio inaequidens DC.- Ist Hydrochorie ein Verbreitungsweg für die Samen im Nationalpark Niedersächsisches Wattenmeer*. Carl von Ossietzky Universität Oldenburg, Institut für Chemie und Biologie des Meeres, Arbeitsgruppe Geoökologie, Unveröffentlichte Bachelorarbeit
- Düll R., Düll-Wunder B. (2008) *Moose einfach und sicher bestimmen*. Quelle & Meyer Verlag, Wibelsheim
- Eggers P., Heine K., Niedringhaus R. (2008) *Die Biotoptypen und Vegetation der Ostfriesischen Inseln*. In: Niedringhaus R., Haeseler V., Janiesch P. (Hrsg.) *Die Flora und Fauna der Ostfriesischen Inseln*. Nationalpark Verwaltung Niedersächsisches Wattenmeer, Wilhelmshaven, p 470
- Ellenberg H., Weber H., Düll R., et al. (2001) *Zeigerwerte der Pflanzen in Mitteleuropa*. Auflage 3. Goltze, Göttingen
- Ellenberg H., Leuschner C. (2010) *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen: in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht*. UTB, Stuttgart
- EPPO (2007) *Crassula helmsii*. Bulletin OEPP/EPPO 225–229
- Equihua M., Usher M.B. (1993) *Impact of carpets of the invasive moss Campylopus introflexus on Calluna vulgaris regeneration*. *Journal of Ecology* 81:359–365
- 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* 47:131–151
- Eser U., Potthast T. (1997) *Bewertungsprobleme und Normbegriff in Ökologie und Naturschutz aus wissenschaftsethischer Perspektive*. *Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz* 6:181–189
- Feder J. (2003) *Massenbestände vom Zurückgekrümmten Dickblatt 2003 auf Norderney*. *Beiträge zur Vogel und Insektenwelt Ostfrieslands* 208:30
- Fox J.F. (1979) *Intermediate-disturbance hypothesis*. *Science* 204:1344–1345. <https://doi.org/10.1126/science.204.4399.1344>

- Foxcroft L.C., Pyšek P., Richardson D.M., et al. (2017) *Plant invasion science in protected areas: progress and priorities*. *Biological Invasions* 19:1353–1378
- Frahm J.P. (1972) *Die Ausbreitung von C. introflexus (Hedw.) Brid. in Mitteleuropa*. *Herzogia* 2:317–330
- Frahm J.P. (1970) *Campylopus introflexus, eine für Schleswig-Holstein neue Laubmoosart*. *Kieler Notizen zur Pflanzenkunde in Schleswig-Holstein und Hamburg* 2:9–11
- Frahm J.P., Frey W. (2004) *Moosflora*, 4. Auflage. UTB, Stuttgart
- Fromke A. (1997) *Vergleichende geobotanische Untersuchungen der Ostfriesischen Inseln Baltrum und Langeoog im Nationalpark „Niedersächsisches Wattenmeer“*. Universität Hannover, Institut für Geobotanik, Dissertation
- Gardiner T., Charlton P. (2012) *Effects of seawater flooding on Orthoptera and the yellow meadow ant Lasius flavus during New Zealand pygmy weed Crassula helmsii eradication at Old Hall Marshes, Essex, England*. *Conservation Evidence* 9:50-53
- Gilbert O. (1995) *Symphoricarpus albus (L.) S.F. BLAKE (S. rivularis SUKSD., S. racemosus MICHAUX)* *Biological Flora of the British Isles No. 184*. *Journal of Ecology* 83:159–166
- Gradstein S., Sipmann H. J. M. (1978) *Taxonomy and World Distribution of Campylopus introflexus and C. pilifer (= C. polytrichoides): a New Synthesis*. *The Bryologist* 81:114–121
- Griese D. (1996) *Zur Ausbreitung von Senecio inaequidens DC. an Autobahnen in Nordostdeutschland*. *Braunschweiger Naturkundliche Schriften* 5:193–204
- Grime J.P. (2002) *Plant Strategies, Vegetation Processes*. John Wiley & Sons, Ltd., Chichester
- Hahn D. (2006) *Neophyten der Ostfriesischen Inseln*. Auflage 1. Nationalparkverwaltung Niedersächsisches Wattenmeer, Wilhelmshaven
- Hanley J.A., McNeil B.J. (1982) *The meaning and use of the area under a receiver operating characteristic (ROC) curve*. *Radiology* 143:29–36. <https://doi.org/10.1148/radiology.143.1.7063747>
- Hasse T. (2005) *Charakterisierung der Sukzessionsstadien im Spergulo-Corynephoretum (Silbergrasfluren) unter besonderer Berücksichtigung der Flechten*. *Tuexenia* 25:407–424
- Hasse T., Daniëls F. (2006) *Kleinräumige Vegetationsdynamik in Silbergrasfluren und ihre Bedeutung für ein Pflegemanagement auf Landschaftsebene*. In: BÜLTMANN, H., FARTMANN, T. & T. HASSE (Herg.): *Trockenrasen auf unterschiedlichen Betrachtungsebenen*.-Münster. S.15–26

- Hecker N. (2019) *Schutzmaßnahmen für Eisteiche und Kleingewässer auf Wangerooge*. *Natur und Umweltschutz* 18:29–30
- Heger T. (2004) *Zur Vorhersagbarkeit biologischer Invasionen. Entwicklung und Anwendung eines Modells zur Analyse der Invasion gebietsfremder Pflanzen*. *Neobiota* 4:
- Heger T., Böhmer H.J. (2005) *The invasion of central Europe by *Senecio inaequidens* DC. a complex biogeographical problem*. *Erdkunde* 59:34–49
- Heger T., Böhmer H.J. (2006) *NOBANIS-Invasive Alien Species Fact Sheet *Senecio inaequidens* Species description*. Online Database of the European Network on Invasive Alien Species – NOBANIS
- Hill M., Mountford J.O., Roy D.B., Bunce R.G.H. (1999) *Ellenberg's indicator values for British plants: Technical Annex, 2. Auflage*. Institute of Terrestrial Ecology, Huntingdon
- Hobohm M. (1993) *Die Pflanzengesellschaften von Norderney*. Arbeiten aus der Forschungsstelle Küste 12. Niedersächsisches Landesamt für Ökologie, Hannover
- Holt T., Greskowiak J., Sültenfuß J., Massmann G. (2021) *Groundwater age distribution in a highly dynamic coastal aquifer*. *Advances in Water Resources* 149:.. <https://doi.org/10.1016/j.advwatres.2021.103850>
- Holzappel S. (2022) *Invasive Neophyten im Raum Niedersachsen/Bremen - Eine Standortanalyse von *Crassula helmsii* (Nadelkraut)*. Carl von Ossietzky Universität Oldenburg, Institut für Chemie und Biologie des Meeres, Arbeitsgruppe Geoökologie, Unveröffentlichte Praktikumsbericht
- Hosmer D.W., Lemeshow S. (2000) *Applied Logistic Regression, 2 Auflage*. John Wiley & Sons, New York
- Hussner A. (2007) *Zur Biologie von *Crassula helmsii* (Crassulaceae) in Nordrhein-Westfalen*. *Acta Biologica Benrodis* 14:77–88
- Hussner A. (2009) *Growth and photosynthesis of four invasive aquatic plant species in Europe*. *Weed Research* 49:506–515. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.2009.00721.x>
- IPCC (2015) *Climate Change 2014 - Synthesis Report: Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Genf
- Isermann M. (2005) *Soil pH and species diversity in coastal dunes*. *Plant Ecology* 178:111–120
- Isermann M. (2008) *Expansion of *Rosa rugosa* and *Hippophaë rhamnoides* in coastal grey dunes: Effects at different spatial scales*. *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 203:273–280. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2007.03.009>

- Jäger E. (2017) *Rothmaler - Exkursionsflora von Deutschland. Gefäßpflanzen: Grundband*. 17. Auflage Springer Spektrum, Berlin
- Jäger E.J., Ebel F., Hanelt P., Müller G.K. (2007) *Rothmaler - Exkursionsflora von Deutschland, Band 5, Krautige Zier- und Nutzpflanzen*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg
- Johnson P., Brooke P. (1989) *Wetland plants in New Zealand*. Dept. of Scientific and Industrial Research
- Jørgensen R.H., Kollmann J. (2009) *Invasion of coastal dunes by the alien shrub *Rosa rugosa* is associated with roads, tracks and houses*. *Flora* 204:289–297
- Jukonienė I., Dobravolskaitė R., Sendzikaite J., Repeckienė J. (2015) *Disturbed peatlands as a habitat of an invasive moss *Campylopus introflexus* in Lithuania*. *Boreal Environment Research* 20:724–734
- Kaljud K., Leht M. (2010) *Medicago falcata L. in Estonia: chromosomal and morphological variability, distribution and vulnerability of taxa*. *Acta Biologica* 2:107–119
- Kämpfer S., Fartmann T. (2019) *Breeding populations of a declining farmland bird are dependent on a burrowing, herbivorous ecosystem engineer*. *Ecological Engineering* .
- Ketner-Oostra R., Sýkora K.V. (2000) *Vegetation succession and lichen diversity on dry coastal calcium-poor dunes and the impact of management experiments*. *Journal of Coastal Conservation* 6:191–206
- Klinck J. (2010) *NOBANIS-Invasive Alien Species Fact Sheet *Campylopus introflexus**. NOBANIS
- Klinger G.U. (1980) *Zur Verbreitung und Ausbreitung der Moose auf den Ostfriesischen Inseln*. *Drosera* 80:1–12
- Klinger G.U. (1976) *Vier Neufunde von *Campylopus introflexus* (HEDW.) BRID. im Weser-Ems-Gebiet (Bryophyta)*. *Drosera* 6–9
- Koppe F. (1971) *Bryofloristische Beobachtungen auf der Insel Langeoog*. *Natur und Heimat* 31:113–134
- Kowarik I. (2010) *Biologische Invasionen; Neophyten und Neozoen in Mitteleuropa*, 2. Auflage. Eugen Ulmer Verlag, Stuttgart
- Kowarik I. (2003) *Human agency in biological invasions: secondary releases foster naturalisation and population expansion of alien plant species*. *Biological Invasions* 293–312

- Kowarik I., Schepker H. (1997) *Risiken der Ausbreitung neophytischer Pflanzenarten in Niedersachsen*. Bericht zum Forschungsvorhaben. Hannover
- Kröger A. (2020) *Kartierung von Neophyten im Ortsteil Hooksiel der Gemeinde Wangerland-ein Vergleich verschiedener Erfassungsmethoden*. Carl von Ossietzky Universität Oldenburg, Institut für Chemie und Biologie des Meeres, Arbeitsgruppe Geoökologie, Unveröffentlichte Bachelorarbeit
- Kroth F. (2021) *Prediction of the future distribution of neophyte Senecio inaequidens on the East Frisian Island of Wangerooge*. Carl von Ossietzky Universität Oldenburg, Institut für Chemie und Biologie des Meeres, Arbeitsgruppe Geoökologie, Unveröffentlichter Forschungspraktikumsbericht
- Kuhbier H. (1977) *Senecio inaequidens DC. ein Neubürger der nordwestdeutschen Flora*. Abhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins zu Bremen 38:383–396
- Kuhbier H. (1996) *100 Jahre Senecio inaequidens in Bremen*. Abhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins zu Bremen 43:531–536
- Kuhbier H. (1975) *Das Pflanzenkleid der Insel Mellum*. In: Blaszyk H (ed) *Naturschutzgebiete im Oldenburger Land: Mellum, Oldeog, Wangerooge, Sager Meer, Dümmer*. Oldenburg
- Kuhbier H., Weber E. (2003) *Senecio inaequidens DC. als Bestandteil der natürlichen Dünenvegetation auf den Ostfriesischen Inseln*. Tuexenia 23:367–371
- Kuntze H., Röschmann G., Schwerdtfeger G. (1994) *Bodenkunde*. Eugen Ulmer Verlag, Stuttgart
- Lachmuth S., Durka W., Schurr F.M. (2011) *Differentiation of reproductive and competitive ability in the invaded range of Senecio inaequidens: the role of genetic Allee effects, adaptive and nonadaptive evolution*. New Phytologist 192:529–541
- Lachmuth S., Durka W., Schurr F.M. (2010) *The making of a rapid plant invader: genetic diversity and differentiation in the native and invaded range of Senecio inaequidens*. Molecular Ecology 19:3952–3967
- Lachmuth S., Horn C., Pagel J., Schurr F.M. (2018) *Neighbourhood effects on plant reproduction: An experimental-analytical framework and its application to the invasive Senecio inaequidens*. Journal of Ecology 106:761–773
- Landis J.R., Koch G.G. (1977) *The Measurement of Observer Agreement for Categorical Data*. Biometrics 33:159. <https://doi.org/10.2307/2529310>

- Lang W. (1981) *Crassula recurva* (Hook) Ostenf., eine neue adventivie Art in der Bundesrepublik Deutschland. Göttinger Floristische Rundbriefe 15:41–44
- Langdon S.J., Marrs R.H., Hosie C.A., et al. (2004) *Crassula helmsii* in U.K. ponds: Effects on plant biodiversity and implications for newt conservation. Weed Technology 18:1249–1352. [https://doi.org/10.1614/0890-037X\(2004\)018\[1349:CHIUPE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1614/0890-037X(2004)018[1349:CHIUPE]2.0.CO;2)
- Leach J., Dawson H. (2000) Is Resistance Futile?: The Battle Against *Crassula helmsii*. Journal of Paractical Ecology and Conservazion 4:7–17
- Leuschner C., Ellenberg H. (2017) *Ecology of Central European Non-Forest Vegetation: Coastal to Alpine, Natural to Man-Made Habitats*. Springer International Publishing, Cham
- Liu J., Qi M., Wang J. (2018) Long-distance and dynamic seed dispersal from horseweed (*Conyza canadensis*). Écoscience 25:271–285. <https://doi.org/10.1080/11956860.2018.1455371>
- Londo G. (1976) The decimal scale for Relevés of permanent quadrats. Vegetatio 33:61–64
- López-García M.C., Maillet J. (2005) Biological characteristics of an invasive south African species. Biological Invasions 7:181–194
- Meyer L (2022) Ist *Crassula helmsii* eine Bedrohung für die Gewässer auf Wangerooge? (Arbeitstitel). Carl von Ossietzky Universität Oldenburg, Institut für Chemie und Biologie des Meeres, Arbeitsgruppe Geoökologie, Unveröffentlichte Bachelorarbeit
- Mihulka S., Pyšek P., Martínková J. (2003) Invasiveness of *Oenothera congeners* in Europe related to seed characteristics. In: Child L.E., Brock J.H., Brundu G. et al. (Hrg.) Plant Invasions: Ecological Threats and Management Solutions. Backhuys Publishers, Leiden, pp 213–225
- Monaco A., Genovesi P. (2014) *European Guidelines on protected Areas and invasive Species*. Council of Europe, Strasbourg, Regional Parks Agency – Lazio Region, Rome
- Monty A., Maurice S., Mahy G. (2010) A Phenotypic traits variation among native diploid, native tetraploid and invasive tetraploid *Senecio inaequidens* DC. (Asteraceae). Oikos 119:1563-1570
- Monty A., Stainier C., Lebeau F. et al. (2008) Seed rain pattern of the invasive weed *Senecio inaequidens* (Asteraceae). Belgian Journal of Botany 141:51–63
- Moore C.J., Scott G.A.M. (1979) The ecology of mosses on a sand dune in Victoria. Journal of Bryology 10:291–311

- Morschett K. (2019) *Experimentelle Bestimmung der Salztoleranz von Crassula helmsii (T.Kirk) Cockayne*. Carl von Ossietzky Universität Oldenburg, Institut für Chemie und Biologie des Meeres, Arbeitsgruppe Geoökologie, Unveröffentlichte Bachelorarbeit
- Nagelkerke N.J.D. (1991) *A Note on a General Definition of the Coefficient of Determination*. *Biometrika* 78:691–692
- Nehring S., Kowarik I., Rabitsch W., Essl F. (2013) *Naturschutzfachliche Invasivitätsbewertungen für in Deutschland wild lebende gebietsfremde Gefäßpflanzen*. Bundesamt für Naturschutz, Bonn
- Nentwig W., Bacher S., Brandl R. (2012) *Ökologie kompakt*. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg
- Nicol J., Ward R. (2010) *Seed bank assessment of Dunn's and Shadow's Lagoons*. Adelaide. ARDI Publication Number F2010/000594-1 SARDI Research Report Series No. 472
- Nicol J.M., Ganf G.G., Pelton G.A. (2003) *Seed Banks of a Southern Australian Wetland : The Influence of Water Regime on the Final Floristic Composition*. *Plant Ecology* 168:191–205. <https://doi.org/10.1023/A:1024430919811>
- Niedringhaus R., Haeseler V., Janiesch P. (2008) *Die Flora und Fauna der Ostfriesischen Inseln : Artenverzeichnisse und Auswertungen zur Biodiversität, 2 Auflage*. Nationalparkverwaltung Niedersächsisches Wattenmeer, Wilhelmshaven
- NLWKN (2011) *Vollzugshinweise zum Schutz der FFH-Lebensraumtypen sowie weiterer Biotoptypen mit landesweiter Bedeutung in Niedersachsen*.
- Pehle A., Schirmel J. (2015) *Moss invasion in a dune ecosystem influences ground-dwelling arthropod community structure and reduces soil biological activity*. *Biological Invasions* 17:3467–3477. <https://doi.org/10.1007/s10530-015-0971-7>
- Petersen J., Kers B., Stock M. (2014) *TMAP-Typology of Coastal Vegetation in the Wadden Sea Area*. Common Wadden Sea Secretariat, Wilhelmshaven
- Petersen J., Pott R. (2005) *Ostfriesische Inseln: Landschaft und Vegetation im Wandel, Band 1*. Schlüter Verlag
- Pielou E.C. (1966) *The masurement of diversity in different types of biological collections*. *Journal of Theoretical Biology* 13:131–144
- Pimentel D., Lach L., Zuniga R., Morrison D. (2000) *Environmental and Economic Costs of Nonindigenous Species in the United States*. *BioScience* 50: 53-66

- Pimentel D., Mcnair S., Janecka J., et al. (2001) *Economic and environmental threats of alien plant, animal, and microbe invasions*. Agriculture, Ecosystems and Environment 84:1-20
- Pollmann T., Tsukamoto S., Frechen M., Giani L. (2020) *Rate of soil formation in Arenosols of dunes on Spiekeroog Island (Germany)*. Geoderma Regional 20:.. <https://doi.org/10.1016/j.geodrs.2019.e00246>
- Pott R. (1995a) *Farbatlas Nordseeküste und Nordseeinseln: ausgewählte Beispiele aus der südlichen Nordsee in geobotanischer Sicht*. Ulmer
- Pott R. (1995b) *Die Pflanzengesellschaften Deutschlands*, 2 Auflage. E. Ulmer, Stuttgart
- Priede A. (2010) *Factors determining the distribution of Aronia prunifolia, an emerging invasive plant species in Latvia*. Acta Biologica Daugavpiliensis 2 49–59
- Prinz M. (2017) *Handlungsempfehlungen zum Umgang mit dem invasiven Neophyten Crassula helmsii*. Nationalparkverwaltung Niedersächsisches Wattenmeer, Wilhelmshaven
- Prinz M.(2016) *Habitatansprüche und Ausbreitungsmöglichkeiten des invasiven Neophyten Crassula helmsii (T. Kirk) Cockayne auf Norderney*. Institut für Chemie und Biologie des Meeres, Arbeitsgruppe Geoökologie, Unveröffentlichte Masterarbeit
- Prinz M, Freund H. (2018) *Ein invasiver Exot auf dem Vormarsch!? Nadelkrautfund auf Wangerooge*. Natur- und Umweltschutz 17:20–21
- Prinz M., Pepler-Lisbach C., Weidhüner A., Freund H. (2019) *Crassula helmsii (T. Kirk) Cockayne – Habitat requirements, distribution and vegetation community composition of an alien invasive species on Norderney*. Tuexenia 39:267–286. <https://doi.org/10.14471/2019.39.005>
- Pyšek P., Hulme P.E., Simberloff D. et al. (2020) *Scientists' warning on invasive alien species*. Biological Reviews 95:1511–1534. <https://doi.org/10.1111/brv.12627>
- Rabitsch W., Nehring S. (2021) *Naturschutzfachliche Invasivitäts-bewertungen für in Deutschland wild lebende gebietsfremde terrestrische Moose, Flechten und Pilze: Moose und Flechten*. Bundesamt für Naturschutz, Bonn
- Radkowotsch A. (1997) *Senecio inaequidens DC. – Ein Beitrag zur Verbreitung in Deutschland unter besonderer Berücksichtigung von Bayern*. Hoppea 58:389–404

- Reiff B. (2019) *Die Neophyten der ostfriesischen Insel Wangerooge: Ein Vergleich der Jahre 2006 und 2018*. Institut für Chemie und Biologie des Meeres, Arbeitsgruppe Geoökologie, Unveröffentlichte Bachelorarbeit
- Rennwald E. (2000) *Verzeichnis und Rote Liste der Pflanzengesellschaften Deutschlands*. Schriftenreihe Vegetationskunde
- Richards P.W. (1963) *Campylopus introflexus (HEDW.) BRID. and C. polytrichoides DE NOT. in the British Isles: a preliminary account*. Transactions of the British Bryological Society 4:404–417
- Richardson D.M., Pysek P., Rejmanek M. et al. (2000) *Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions*. Diversity and Distributions 6:93–107. <https://doi.org/10.1046/j.1472-4642.2000.00083.x>
- Riedle E. (2019) *Vorkommen und Ausbreitungspotential des invasiven Neophyten Crassula helmsii (KIRK) COCKAYNE auf der ostfriesischen Insel Wangerooge*. Institut für Chemie und Biologie des Meeres, Arbeitsgruppe Geoökologie, Unveröffentlichte Bachelorarbeit
- Robert H., Roseline R.L. (2013) *Risk analysis report of non-native organisms in Belgium Risk analysis of the Australian swamp stonecrop Crassula helmsii (Kirk) Cockayne*. Royal Belgian Institute of Natural Sciences of the Federal Public Service Health, Food chain safety and Environment, Brussels
- Schäfer M. (2012) *Wörterbuch der Ökologie*. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg
- Schirmel J. (2011) *Response of the grasshopper Myrmeleotettix maculatus (Orthoptera: Acrididae) to invasion by the exotic moss Campylopus introflexus in acidic coastal dunes*. Journal of Coastal Conservation 15:159–162. <https://doi.org/10.1007/s11852-010-0129-9>
- Schirmel J., Buchholz S. (2013) *Invasive moss alters patterns in life-history traits and functional diversity of spiders and carabids*. Biological Invasions 15:1089–1100. <https://doi.org/10.1007/s10530-012-0352-4>
- Schirmel J., Timler L., Buchholz S. (2011a) *Impact of the invasive moss Campylopus introflexus on carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) and spiders (Araneae) in acidic coastal dunes at the southern Baltic Sea*. Biological Invasions 13:605–620. <https://doi.org/10.1007/s10530-010-9852-2>
- Schlichting E., Blume H.-P., Stahr K. (1995) *Bodenkundliches Praktikum — Eine Einführung in pedologisches Arbeiten für Ökologen, insbesondere Land- und Forstwirte und für Geowissenschaftler*. Blackwell Wissenschafts-Verlag, Berlin

Verzeichnisse

- Schlüter T. (2021) *Kartierung von Neophyten in Carolinensiel & Harlesiel - Standortabhängigkeit und Bestand im Vergleich zu drei weiteren Gebieten im ostfriesischen Küstenraum*. Institut für Chemie und Biologie des Meeres, Arbeitsgruppe Geoökologie, Unveröffentlichte Bachelorarbeit
- Schmidt L. (2019) *Eine aktuelle Bestandserfassung, Untersuchungen zur Autökologie und Schlussfolgerungen zum Ausbreitungspotential von Senecio inaequidens DC. auf Spiekeroog*. Institut für Chemie und Biologie des Meeres, Arbeitsgruppe Geoökologie, Unveröffentlichte Masterarbeit
- Schmitz G., Werner D.J. (2000) *The importance of the alien plant Senecio inaequidens DC. (Asteraceae) for phytophagous insects*. Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz 9:153–160
- Schulz M. (2021) *Bericht zum Kontaktpraktikum*. Institut für Chemie und Biologie des Meeres, Arbeitsgruppe Geoökologie, Unveröffentlichter Praktikumsbericht
- Schütt P., Lang U. (2014) *Symphoricarpos albus*. Enzyklopädie der Holzgewächse: Handbuch und Atlas der Dendrologie
- Seebens H., Bacher S., Blackburn T.M. et al. (2021) *Projecting the continental accumulation of alien species through to 2050*. Global Change Biology 27:970–982. <https://doi.org/10.1111/gcb.15333>
- Sérgio C., Séneca A. (1997) *Primeiras localidades Para Portugal da Campylopus introflexus (Hedw.)Brid. Portugaliae Acta Biologica* 17:273–274
- Shackleton R., Bertzky B., Wood L. et al. (2020) *Biological invasions in World Heritage Sites: current status and a proposed monitoring and reporting framework*. Biodiversity and Conservation 29:3327–3347. <https://doi.org/https://doi.org/10.1007/s10531-020-02026-1>
- Sindermann J. (2021) *Neophytenerfassung in der Stadt Wilhelmshaven- Das Vorkommen und die Verbreitung von Neophyten im städtischen Raum am Beispiel einer Küstenstadt*. Institut für Chemie und Biologie des Meeres, Arbeitsgruppe Geoökologie, Unveröffentlichte Masterarbeit
- Sindowski K.H. (1970) *Geologische Karte von Niedersachsen 1:25.000 - Erläuterungen zu Blatt Spiekeroog Nr. 2212*. Hannover
- Sindowski K.H. (1973) *Das ostfriesische Küstengebiet. Inseln, Watten und Marschen*. Gebr. Bornträger Verlag, Berlin

- Skowronek S., Ewald M., Isermann M. et al. (2017) *Mapping an invasive bryophyte species using hyperspectral remote sensing data*. *Biological Invasions* 19:239–254. <https://doi.org/10.1007/s10530-016-1276-1>
- Söderström L. (1992) *Invasions and range expansions and contractions of bryophytes*. In: Bates JW, Farmer AM (eds) *Bryophytes and lichens in a changing environment*. Clarendon Press, Oxford, pp 131–158
- Sprötge J. (2020) *Der Einfluss von Kaktusmoos (Campylopus introflexus (Hedw.) Brid.) auf die Sukzession von Graudünen auf Spiekeroog*. Institut für Chemie und Biologie des Meeres, Arbeitsgruppe Geoökologie, Unveröffentlichte Bachelorarbeit
- Streif H. (1990) *Das ostfriesische Küstengebiet - Nordsee, Inseln, Watten und Marschen*, 2. Auflage. GebrüderBorntraeger, Berlin
- Tabken H. (1954) *Die Entwicklung der Pflanzenwelt auf Mellum*. Mitteilungen der Bremer Naturschutz-Gesellschaft
- Temme H.-J. (2019) *Das neophytische Laubmoos Campylopus introflexus (Hedw.) Brid. - Verbreitung und Untersuchungen zur Bedeutung verschiedener Standortfaktoren auf der ostfriesischen Insel Spiekeroog*. Institut für Chemie und Biologie des Meeres, Arbeitsgruppe Geoökologie, Unveröffentlichte Masterarbeit
- Townsend C.R., Begon M., Harper J.L. (2014) *Ökologie*, 2 Auflage. Heidelberg, Springer Spektrum
- Vacchiano G., Barni E., Lonati M. et al. (2013) *Monitoring and modeling the invasion of the fast spreading alien Senecio inaequidens DC. in an alpine region*. *Plant Biosystems* 147:1139–1147
- van Boxel J.H., Jungerius P.D., Kieffer N., Hampele N. (1997) *Ecological effects of reactivation of artificially stabilized blowouts in coastal dunes*. *Journal of Coastal Conservation* 3:57–62. <https://doi.org/10.1007/BF02908179>
- van der Loop J.M.M., de Hoop L., van Kleef H.H., Leuven R.S.E.W. (2018) *Effectiveness of eradication measures for the invasive Australian swamp stonecrop Crassula helmsii*. *Management of Biological Invasions* 9:343–355. <https://doi.org/10.3391/mbi.2018.9.3.16>
- van der Loop J.M.M., Beringen R., Leuven R.S.E.W. et al. (2020a) *Risk assessment of Australian swamp stonecrop (Crassula helmsii) in Europe*

- van der Loop J.M.M., Tjampens J., Vogels J.J., et al. (2020b) *Reducing nutrient availability and enhancing biotic resistance limits settlement and growth of the invasive Australian swamp stonecrop (Crassula helmsii)*. *Biological Invasions* 22:3391–3402. <https://doi.org/10.1007/s10530-020-02327-0>
- van der Loop J.M.M., van de Loo M., de Vries W., et al. (2022) *Management in Practice Lessons learnt from large-scale eradication of Australian swamp stonecrop Crassula helmsii in a protected Natura 2000 site*. *Management of Biological Invasions* 13:
- van der Meulen R., van der Hagen H., Kruijssen .B (1987) *Campylopus introflexus: invasion of a moss in Dutch coastal dunes. Proceedings of the Koninklijke Nederlandse. Akademie van Wetenschappen* 80:73–80
- Vanparys V., Cawoy V., Mahaux O., Jacquemart A.-L. (2011) *Comparative study of the reproductive ecology of two co-occurring related plant species: the invasive Senecio inaequidens and the native Jacobaea vulgaris*. *Plant Ecology and Evolution* 144:3–11. <https://doi.org/10.5091/plecevo.2011.434>
- Venette R.C., Kriticos D.J., Magarey R.D., et al. (2010) *Pest Risk Maps for Invasive Alien Species: A Roadmap for Improvement*. *BioScience* 60:349–362. <https://doi.org/10.1525/bio.2010.60.5.5>
- Verbyla D.L., Litvaitis J.A. (1989) *Resampling methods for evaluating classification accuracy of wildlife habitat models*. *Environmental Management* 13:783–787. <https://doi.org/10.1007/BF01868317>
- Vilà M., Basnou C., Gollasch S., et al. (2009) *One Hundred of the Most Invasive Alien Species in Europe*. In: *Handbook of Alien Species in Europe*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp 265–268
- Vogels J., Nijssen M., Verberk W., Esselink H. (2005) *Effects of moss-encroachment by Campylopus introflexus on soil-entomofauna of dry-dune grasslands (Violo-corynephorum)*. *Proceedings of the Netherlands Entomological Society* 16:71–80
- Webb C., Sykes W., Granock-Jones P. (1988) *Flora of New Zealand*, 4. Auflage. Christchurch New Zealand
- Weeda E.J. (2010) *The role of archaeophytes and neophytes in the Dutch coastal dunes*. *Journal of Coastal Conservation* 14:75–79. <https://doi.org/10.1007/s11852-009-0079-2>
- Werner D., Rockenbach T., Hölscher M.-L. (1991) *Herkunft, Ausbreitung, Vergesellschaftung und Ökologie von Senecio inaequidens DC. unter besonderer Berücksichtigung des Köln-Aachener Raumes*. *Tuexenia* 11:73-107

- Westermann J., Oheimb G. v. (2020) *Zum Umgang mit Neobiota und Zielarten in Naturdynamik- und Entwicklungszonen terrestrischer Nationalparks in Deutschland*. Bundesamt für Naturschutz, Bonn
- Wiegiers J. (1984) *Aronia Medik. In the Netherlands II. Ecology of A. x prunifolia (Marsh) Rehd.* Acta Botanica Neerlandica 33:307–322. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.1984.tb01822.x>
- Wilton-Jones G. (2005) *Control of New Zealand pygmyweed Crassula helmsii by covering with black polythene at The Lodge RSPB reserve, Bedfordshire, England.* Conservation Evidence 2:63
- Wißmann M. (2019) *Vorkommen und Abundanz von Neophyten auf Mellum*. Institut für Chemie und Biologie des Meeres, Arbeitsgruppe Geoökologie, Unveröffentlichte Bachelorarbeit
- Żarnowiec J., Stebel A., Chmura D. (2019) *Thirty-year invasion of the alien moss Campylopus introflexus (Hedw.) Brid. in Poland (East-Central Europe).* Biological Invasions 21:7–18. <https://doi.org/10.1007/s10530-018-1818-9>
- Zuur A.F., Leno E.N., Smith G.M. (2007) *Analysing Ecological Data*. Springer New York, New York, NY

7

7.2. Internetquellen

Bundesamt für Naturschutz (2013): Verbreitung der Farn- und Blütenpflanzen in Deutschland; Verbreitung von *Senecio inaequidens*; Zuletzt aufgerufen am 15.2.2022; URL: <https://www.floraweb.de/webkarten/karte.html?taxnr=6513>

Bundesamt für Seeschifffahrt und Hydrographie (2021) Gezeiten Tafeln, zuletzt aufgerufen am: 31.12.2021, URL: https://www.bsh.de/DE/DATEN/Vorhersagen/Gezeiten/gezeiten_node.html

Deutscher Wetterdienst (2016): Wetterdaten aus dem Zeitraum 1990–2010. Zuletzt aufgerufen am: 15.3.2016, URL: <ftp://ftp.cdc.dwd.de/pub/CDC/> [Zugriff am 15.3.2016].

Deutscher Wetterdienst (2021a) CDC Open Data; 30-Jähriges Mittel, Station Norderney. Zuletzt aufgerufen am 3.12.2021, Url: https://opendata.dwd.de/climate_environment/CDC/

Deutscher Wetterdienst (2021b) CDC Open Data; Winddaten, Station Norderney. Zuletzt aufgerufen am 3.12.2021, Url: https://opendata.dwd.de/climate_environment/CDC/

Landesamt für Statistik Niedersachsen (2021) Statistische Regionaldatenbank "LSN-Online", Zuletzt aufgerufen am 8.11.2021, URL: <https://www1.nls.niedersachsen.de/statistik/html/default.asp>

7.3. Rechtsgrundlagenverzeichnis

Convention on Biological Diversity (1992), Vereinte Nationen, Zuletzt abgerufen am 13.2.2022, URL: <https://www.cbd.int/doc/legal/cbd-en.pdf>

Gesetz über den Nationalpark „Niedersächsisches Wattenmeer“ (NWattNPG), in der Fassung vom 11. Juni 2001, Zuletzt aufgerufen am: 28.12.21, URL: <https://www.voris.niedersachsen.de/jportal/?quelle=jlink&query=WattenmeerNatPG+ND&psml=bsvorisprod.psml&max=true&aiz=true>

VERORDNUNG (EU) Nr. 1143/2014 DES EUROPÄISCHEN PARLAMENTS UND DES RATES vom 22. Oktober 2014 über die Prävention und das Management der Einbringung und Ausbreitung invasiver gebietsfremder Arten, Zuletzt abgerufen: 14.2.2022, URL: <https://eur-lex.europa.eu/legal-content/DE/TXT/PDF/?uri=CELEX:32014R1143>

7.4. Software

R Core Team (2021). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <https://www.R-project.org/>.

Wickham H. (2016) ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. Springer-Verlag New York,

Kassambara A. (2020). ggpubr: 'ggplot2' Based Publication Ready Plots. R package version 0.4.0. <https://CRAN.R-project.org/package=ggpubr>

Robin X., Turck N., Hainard A., Tiberti N., Lisacek F., Sanchez J., Müller M. (2011). pROC: an open-source package for R and S+ to analyze and compare ROC curves. BMC Bioinformatics, DOI: 10.1186/1471-2105-12-77 <http://www.biomedcentral.com/1471-2105/12/77/>

Freeman, E. A. und Moisen, G. (2008). PresenceAbsence: An R Package for Presence-Absence Model Analysis. Journal of Statistical Software, 23(11):1-31.

Oksanen J., Guillaume Blanchet F., Friendly M., Kindt R., Legendre P., McGlinn D., Minchin R., O'Hara R., Simpson G.L., Solymos P., Stevens H., Szoecs E., Wagner E. (2020). vegan: Community Ecology Package. R package version 2.5-7. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>

Kindt R. und Coe R. (2005) Tree diversity analysis. A manual and software for common statistical methods for ecological and biodiversity studies. World Agroforestry Centre (ICRAF), Nairobi. ISBN 92-9059-179-X.

Wilkins D. (2021). treemapify: Draw Treemaps in 'ggplot2'. R package version 2.5.5. <https://CRAN.R-project.org/package=treemapify>

ESRI 2021. ArcGIS Desktop: Release 10.8. Redlands, CA: Environmental Systems Research Institute.

Buja K., (2016) Sample Design Tool für ArcMap 10.0 Version vom 7.12.2016; <https://www.arcgis.com/home/item.html?id=ecbe1fc44f35465f9dea42ef9b63e785>

7.5. Geodaten

Nationalparkverwaltung Niedersächsisches Wattenmeer (2004a) Biototypen-Kartierung von Spiekeroog.

Nationalparkverwaltung Niedersächsisches Wattenmeer (2004b) Biototypen-Kartierung von Wangerooge.

Nationalparkverwaltung Niedersächsisches Wattenmeer (2004c) Biototypen-Kartierung von Mellum.

Nationalparkverwaltung Niedersächsisches Wattenmeer (2014) Digitales Höhenmodell von Spiekeroog.

Nationalparkverwaltung Niedersächsisches Wattenmeer (2016a) Luftbild von Norderney.

Nationalparkverwaltung Niedersächsisches Wattenmeer (2016b) Luftbild von Spiekeroog.

Nationalparkverwaltung Niedersächsisches Wattenmeer (2016c) Luftbild von Wangerooge.

Nationalparkverwaltung Niedersächsisches Wattenmeer (2016d) Luftbild von Mellum.

Nationalparkverwaltung Niedersächsisches Wattenmeer (2018a) Biototypen-Kartierung von Norderney.

Nationalparkverwaltung Niedersächsisches Wattenmeer (2018b) Biototypen-Kartierung von Spiekeroog.

Nationalparkverwaltung Niedersächsisches Wattenmeer (2018c) Biototypen-Kartierung von Wangerooge.

Nationalparkverwaltung Niedersächsisches Wattenmeer (2018f) Biototypen-Kartierung von Mellum.

European Environment Agency (2021) Europe coastline Shapefile, <https://www.eea.europa.eu/data-and-maps/data/eea-coastline-for-analysis-1/gis-data/europe-coastline-shapefile> , Zuletzt Abgerufen am 10.2.2022

Kapitel 8 Danksagung

An dieser Stelle möchte ich mich bei jenen Menschen bedanken, die mich bei der Anfertigung meiner Dissertation in den letzten Jahren unterstützt haben.

Mein besonderer Dank gilt PD Dr. Holger Freund für das Überlassen meines Promotionsthemas, für die hervorragende Betreuung, das immer vorhandene offene Ohr und die vielen kleinen und großen Diskussionsrunden, die mir geholfen haben, meine Ideen umzusetzen.

Außerdem möchte ich mich bei Prof. Dr. Rainer Buchwald für die Übernahme des Zweitgutachtens und die konstruktiven Anregungen bedanken.

Bei dieser Gelegenheit möchte ich zudem Elke Ahrensfield, Udo Uebel, Frank Hillmann, Dr. Rosanna Schöneich-Argent und Sebastian Storey danke sagen. Ihr habt stets für eine großartige Arbeitsatmosphäre gesorgt und auf eure Unterstützung konnte ich mich immer verlassen, vielen Dank dafür.

Auch möchte ich mich bei den Angehörigen der Nationalparkverwaltung Niedersächsisches Wattenmeer für die freundliche und hilfreiche Zusammenarbeit über all die Jahre und den Zugang zu den Geodaten bedanken.

Zuletzt möchte ich mich von ganzem Herzen bei meiner lieben Ehefrau bedanken, ohne ihren Rückhalt, ihren Zuspruch in allen Lebenslagen und ihrer Geduld wäre diese Arbeit nicht möglich gewesen.

Kapitel 9 Eigenständigkeitserklärung und wissenschaftlicher Werdegang

Eigenständigkeitserklärung

Hiermit versichere ich, dass ich diese Arbeit selbstständig verfasst und keine anderen als die angegebenen Quellen und Hilfsmittel benutzt habe. Außerdem versichere ich, dass ich die allgemeinen Prinzipien wissenschaftlicher Arbeit und Veröffentlichung, wie sie in den Leitlinien guter wissenschaftlicher Praxis der Carl von Ossietzky Universität Oldenburg festgelegt sind, befolgt habe.

Oldenburg den 15. Februar 2022

Wissenschaftlicher Werdegang

von Markus Sebastian Prinz

Geboren am 10. September 1987 in Aachen

Anstellungen als Wissenschaftler

Seit 04/2017 Wissenschaftlicher Mitarbeiter an der Carl von Ossietzky
Universität Oldenburg, Institut für Chemie und Biologie des
Meeres, Arbeitsgruppe Geoökologie

Studium

10/2013 - 09/2016 Student der Landschaftsökologie an der Carl von Ossietzky
Universität Oldenburg, Abschluss: Master of Science
Thema der Abschlussarbeit: „Habitatansprüche und
Ausbreitungsmöglichkeiten des invasiven Neophyten *Crassula
helmsii* (T. Kirk) Cockayne auf Norderney“, Arbeitsgruppe
Geoökologie, Institut für Chemie und Biologie des Meeres.

10/2009 – 09/2013 Student der Umweltwissenschaften an der Universität Koblenz-
Landau, Abschluss: Bachelor of Science,
Thema der Abschlussarbeit: „Beeinflusst der Winterklimawandel
die Keimungsfähigkeit von Samen des *Fallopia japonica*-
Komplexes?“; Arbeitsgruppe Geoökologie & physische Geografie,
Institut für Umweltwissenschaften

10/2007 – 09/2009 Student der Physik an der RWTH Aachen

Schulbildung

08/1988 – 06/2007 Besuch der Maria Montessori Gesamtschule Aachen
Abschluss: Allgemeine Hochschulreife

Kapitel 10 Anhang

Inhaltsangabe

A1: Verbreitungskarten

- *Campylopus introflexus* auf
 - A1.1.1 Norderney
 - A1.1.2 Spiekeroog
 - A1.1.3 Wangerooge
- *Senecio inaequidens* auf
 - A1.2.1 Spiekeroog
 - A1.2.2 Wangerooge
 - A1.2.3 Mellum
- *Crassula helmsii* auf
 - A.1.3.1 Norderney

A2: Vegetationstabellen zur Untersuchung von (nur digital)

- A2.1 *Senecio inaequidens*
- A2.2 *Campylopus introflexus*

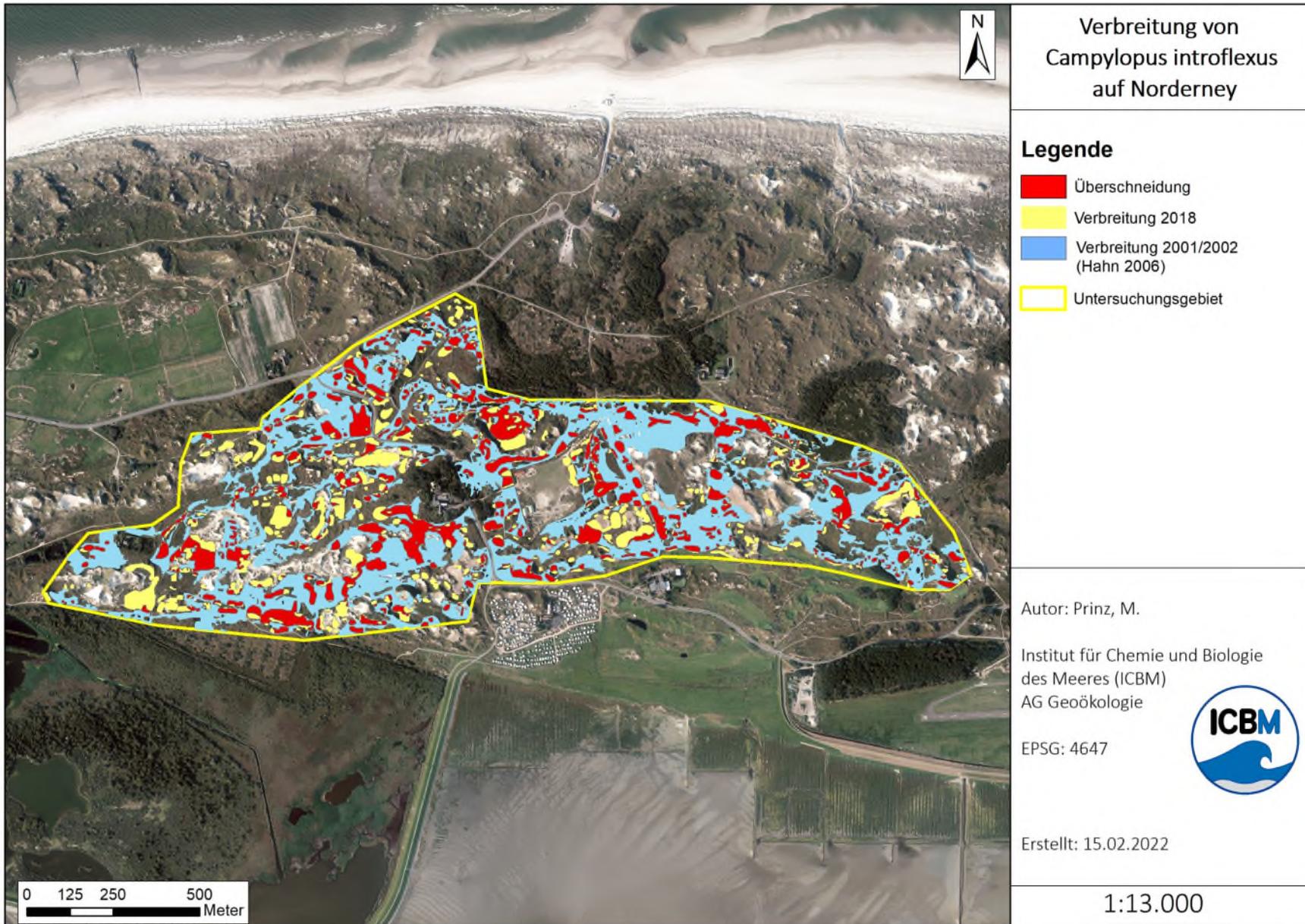
A3: Interpolationsergebnisse

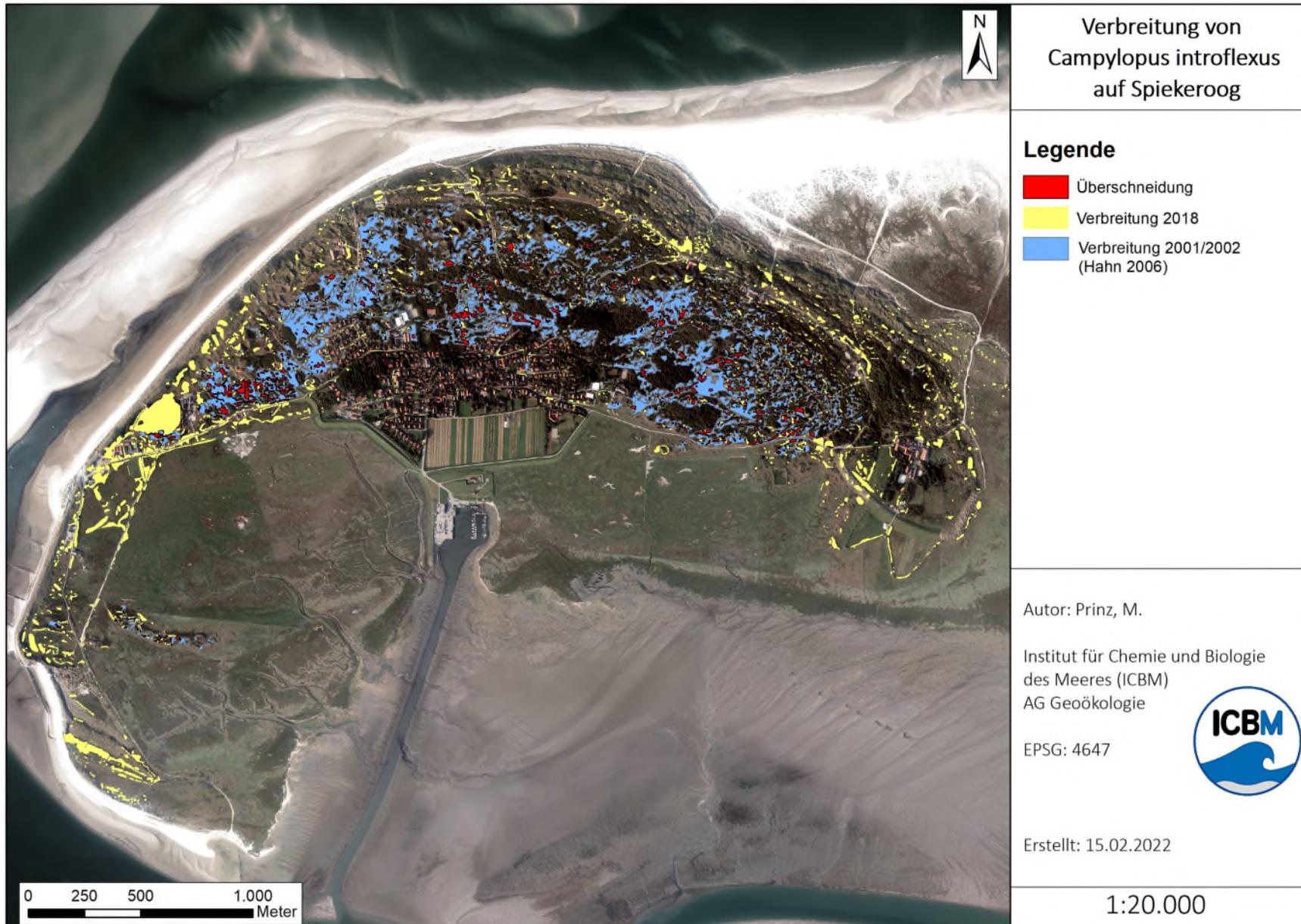
- A3.1 Boden-pH-Wert Spiekeroog
- A3.2.1 Boden-pH-Wert Wangerooge West
- A3.2.2 Boden-pH-Wert Wangerooge Ost
- A3.3.1 Boden-Leitfähigkeit Spiekeroog
- A3.4.1 Boden-Leitfähigkeit Wangerooge West
- A3.4.2 Boden-Leitfähigkeit Wangerooge Ost

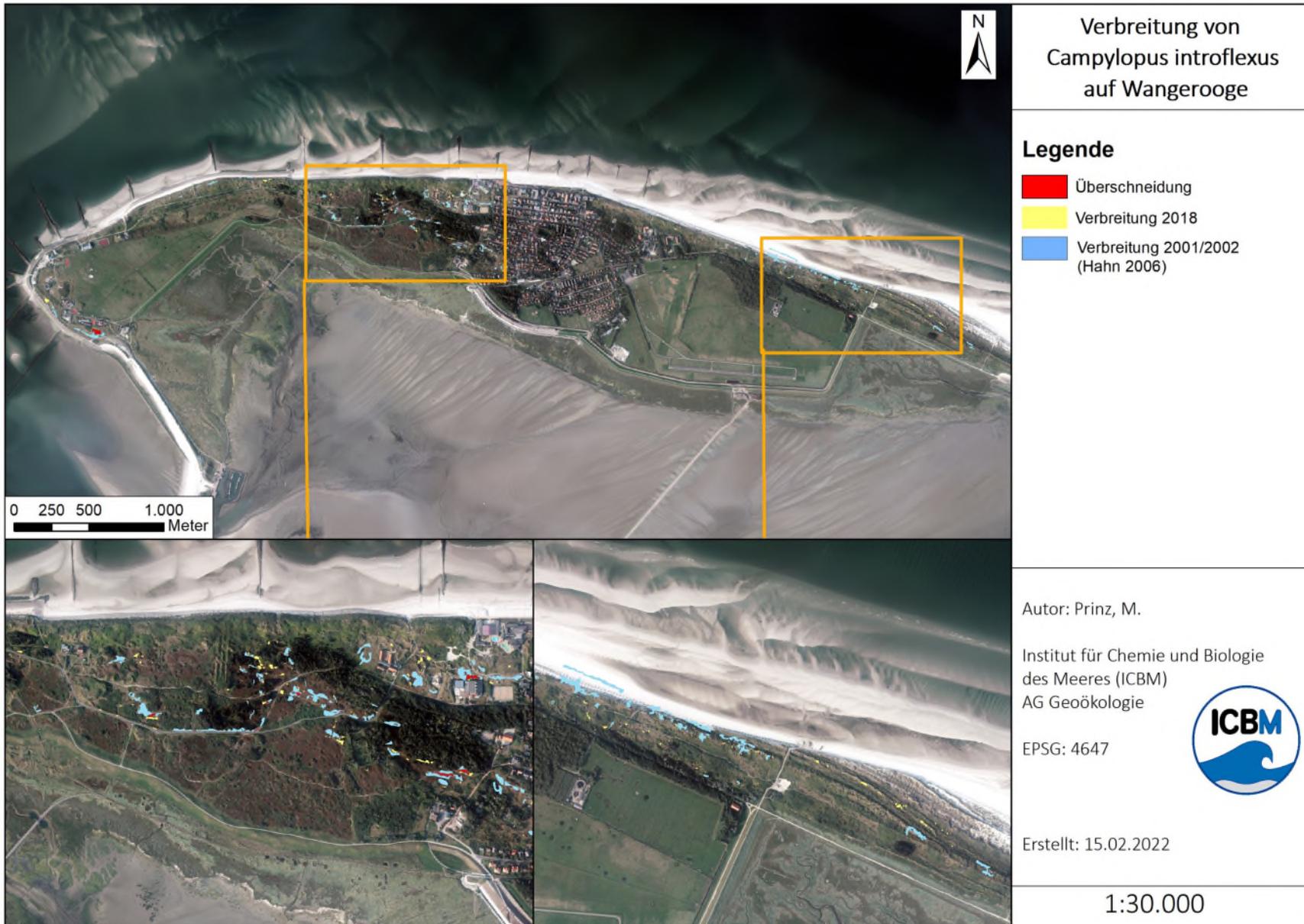
A4: Neophyten und Kulturpflanzenliste Mellum

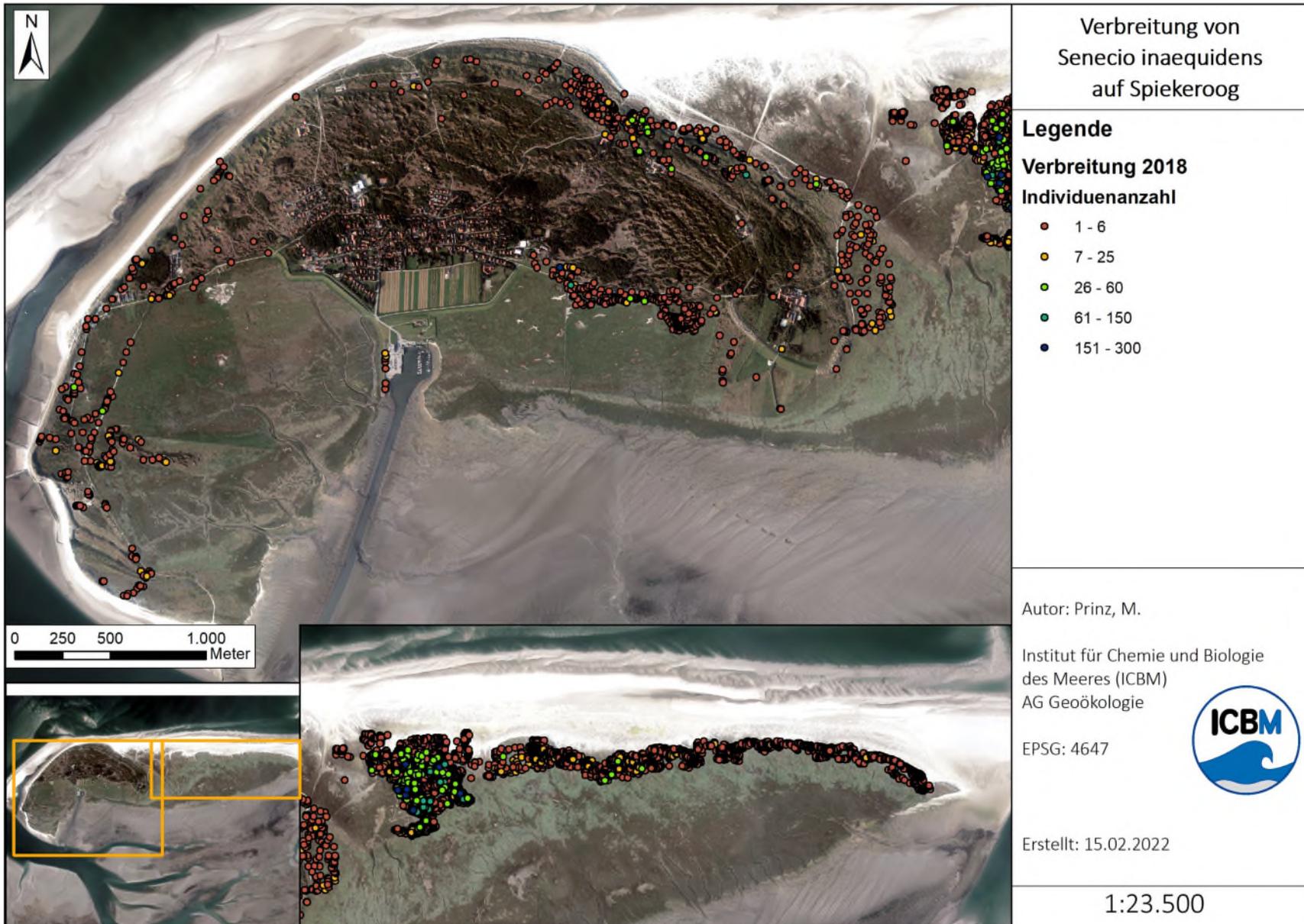
A5: Neophytenliste Wangerooge

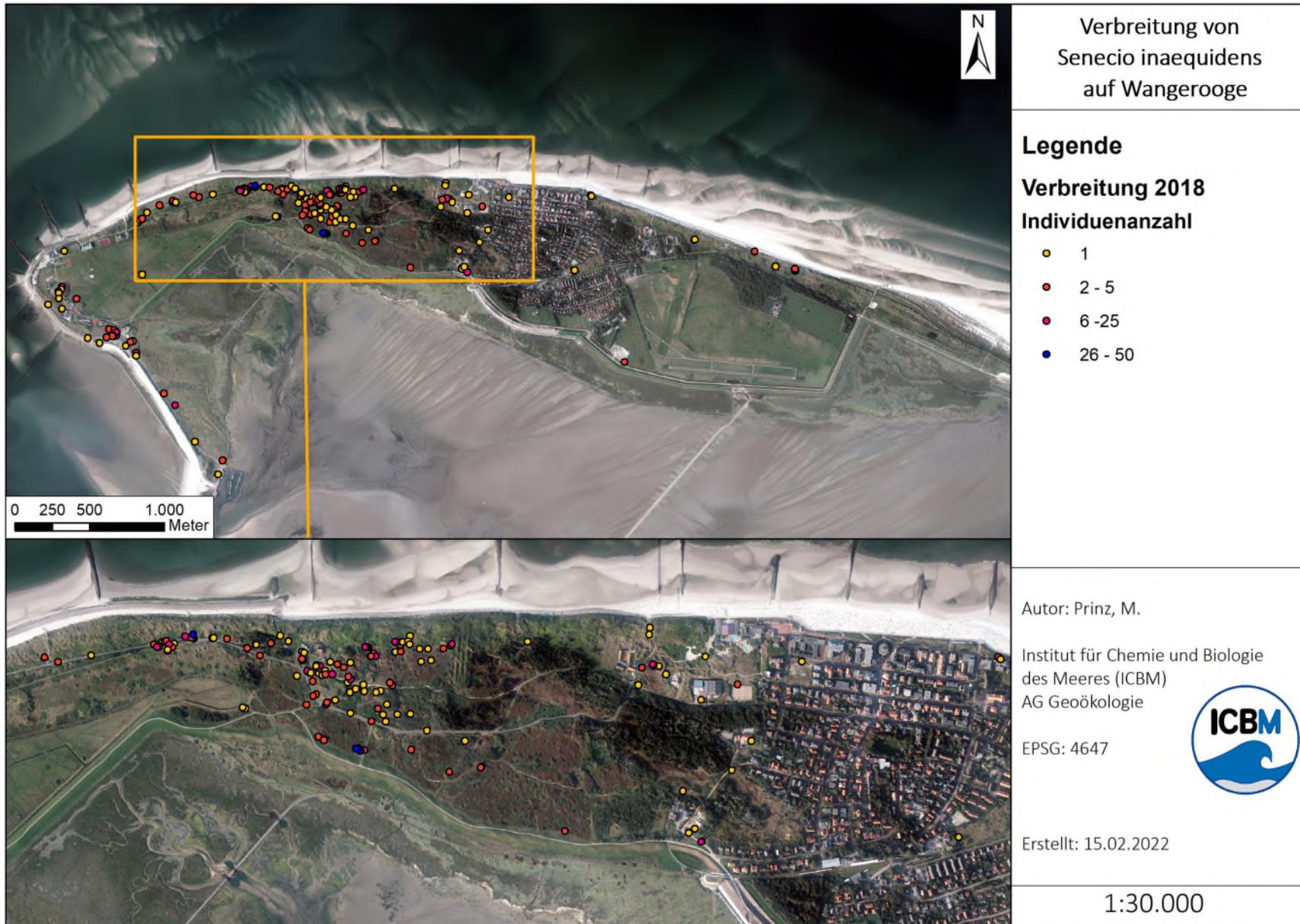
A6: Lage der Untersuchten Gewässer auf Wangerooge

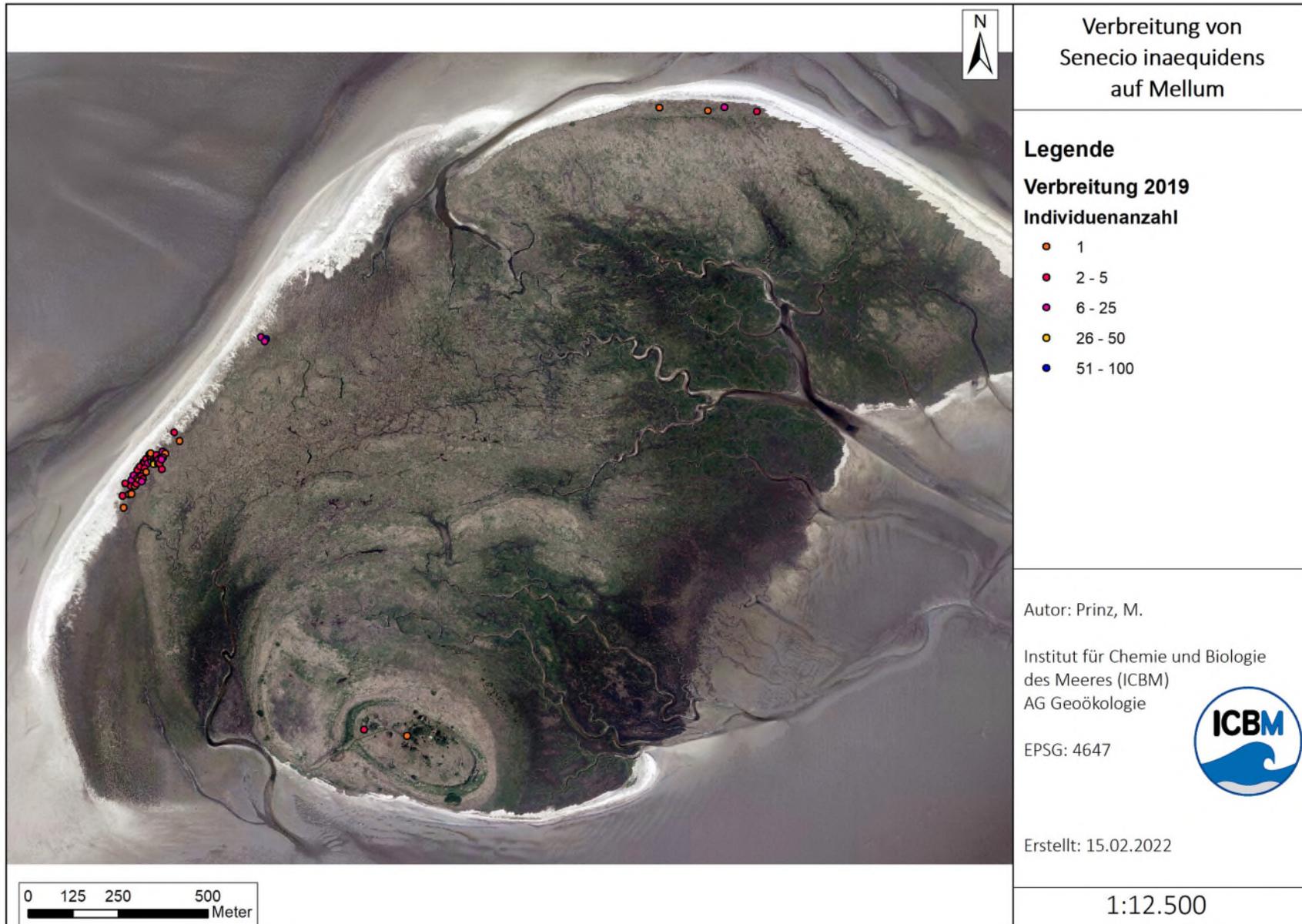




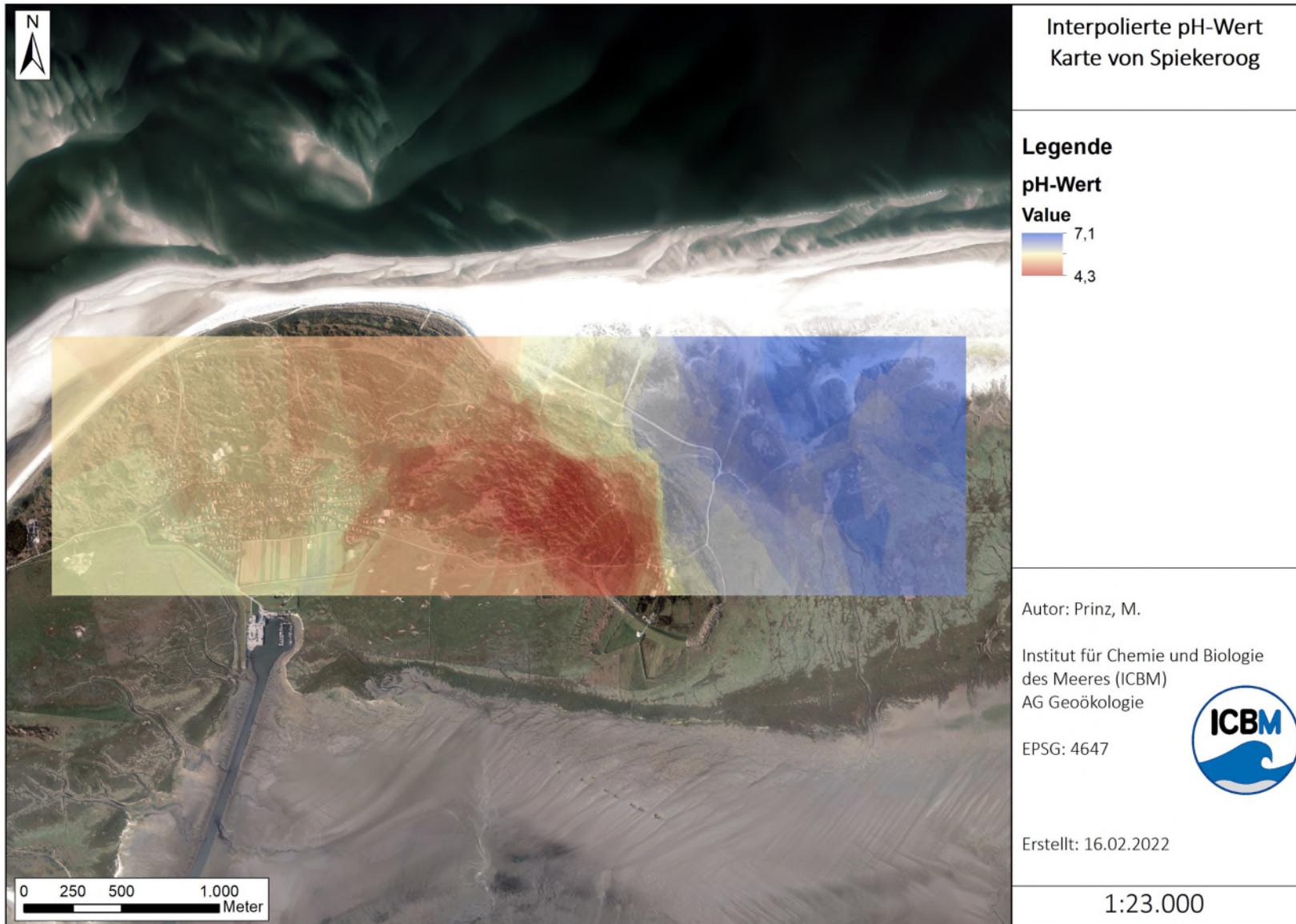




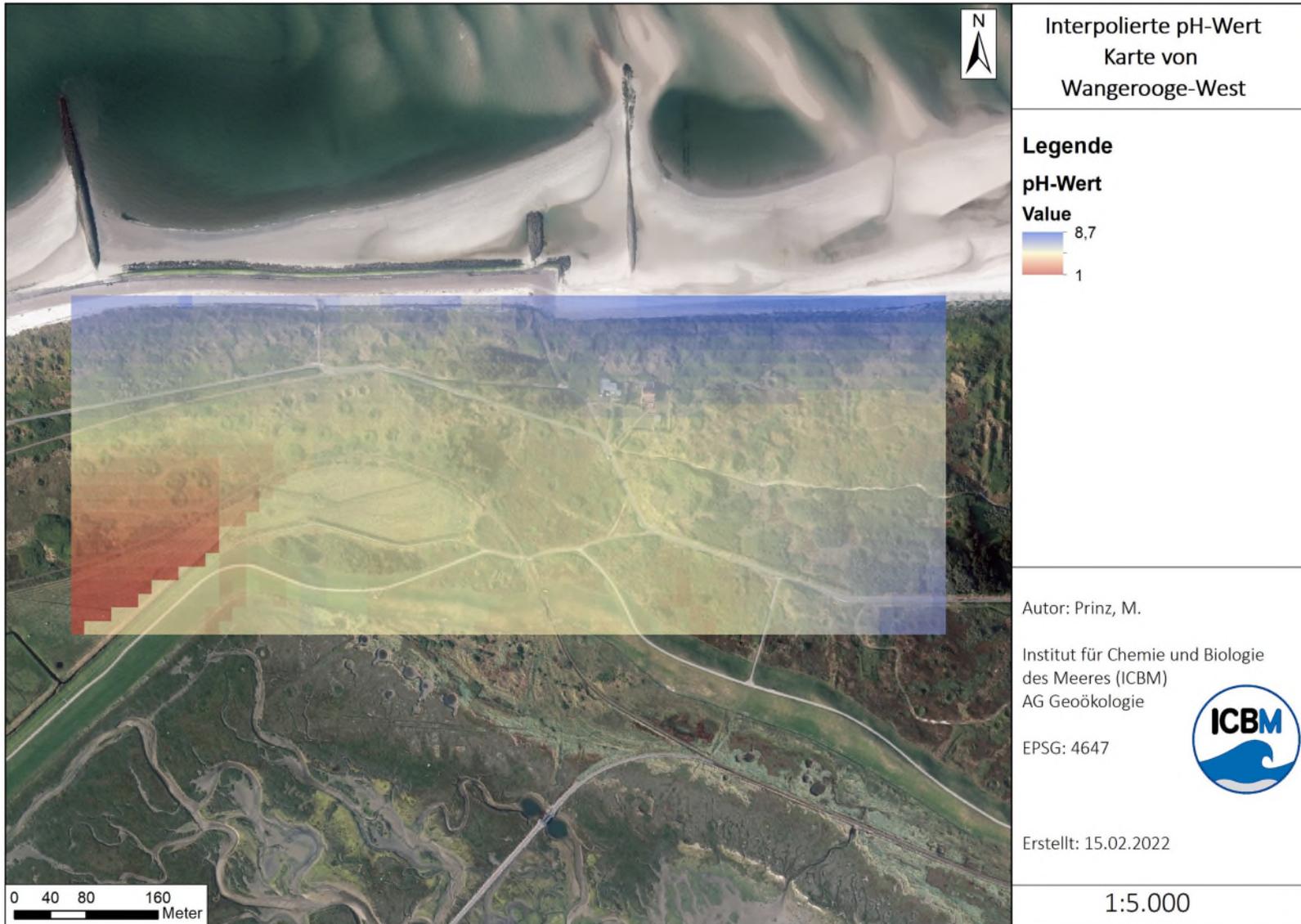


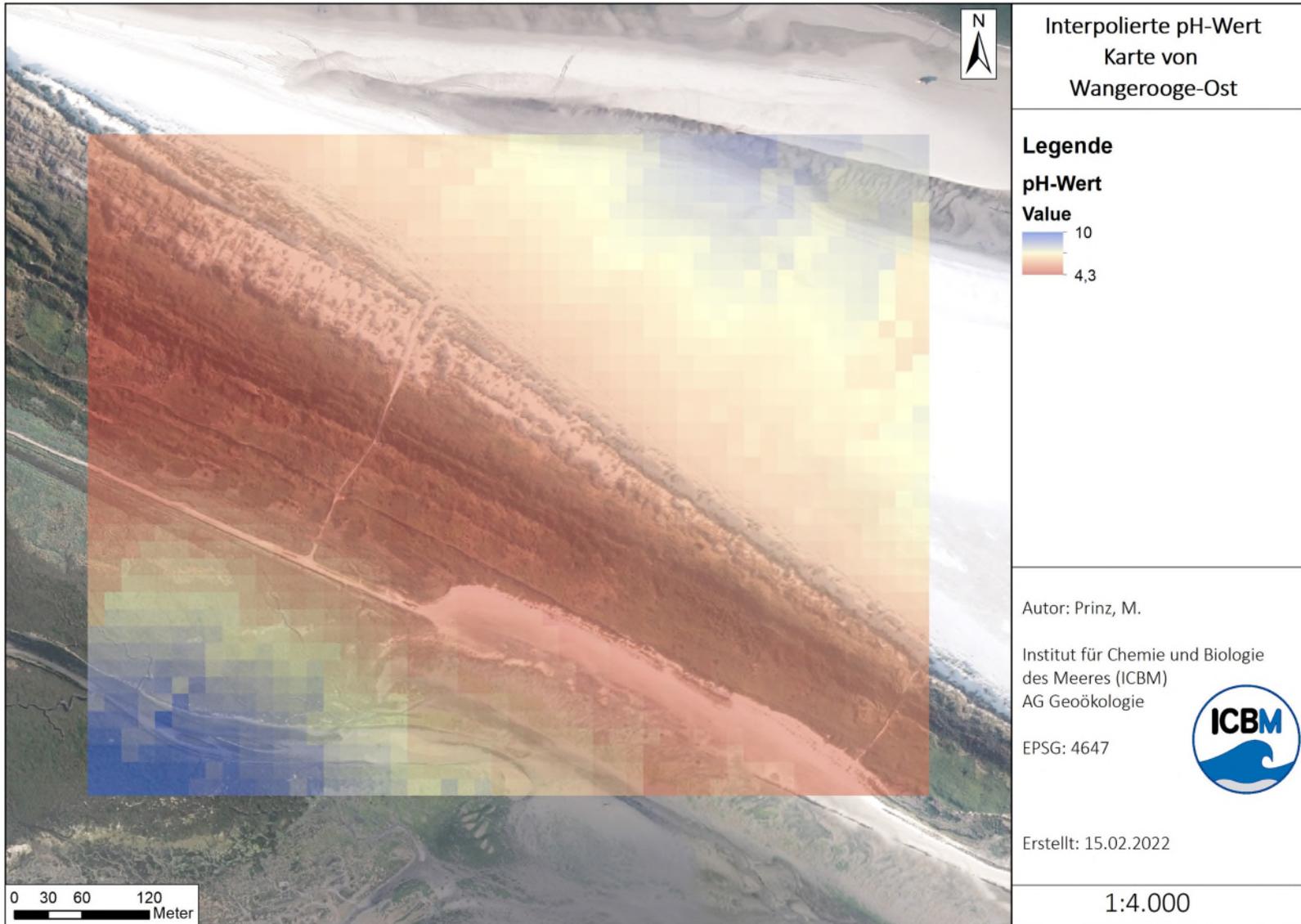


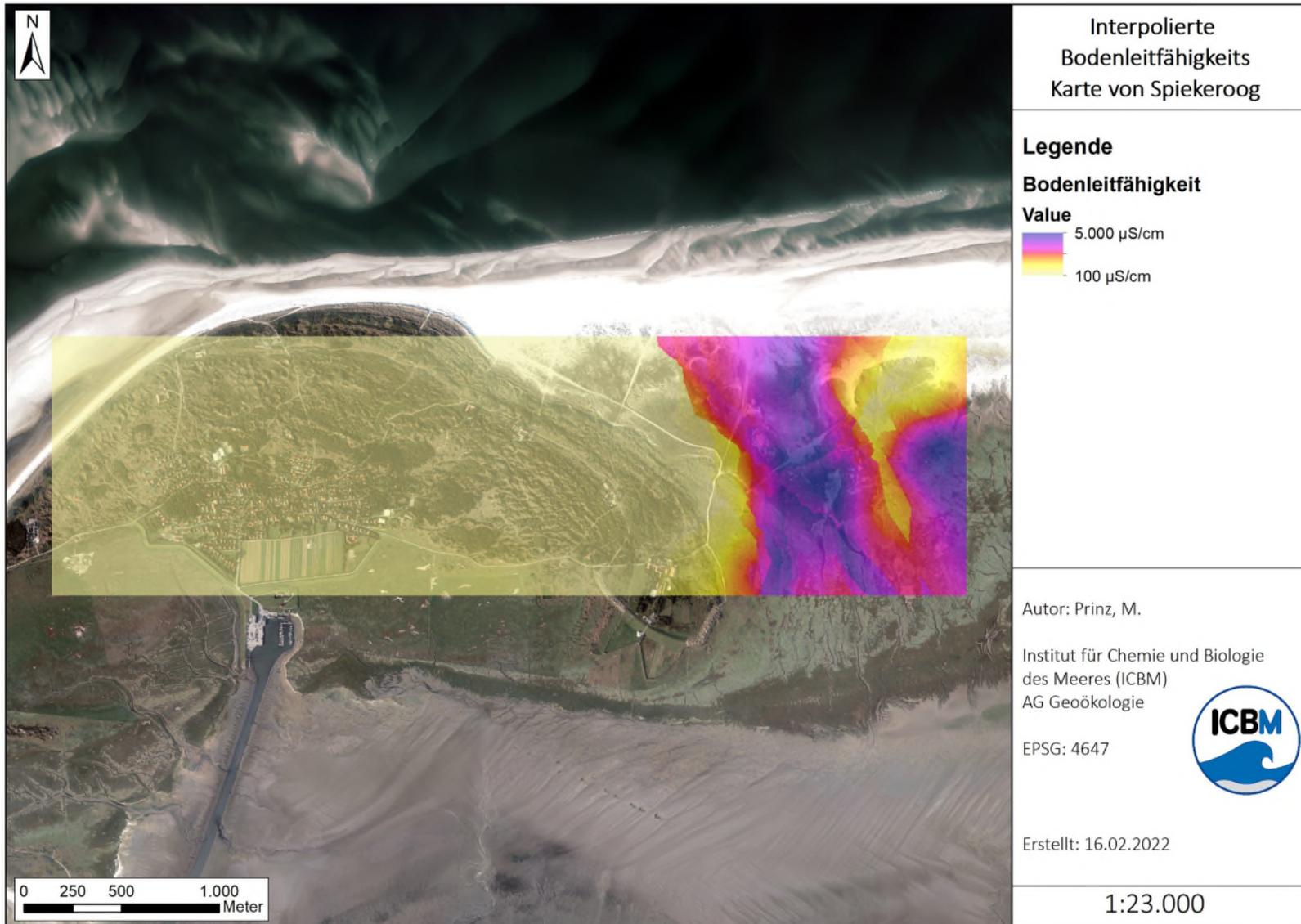


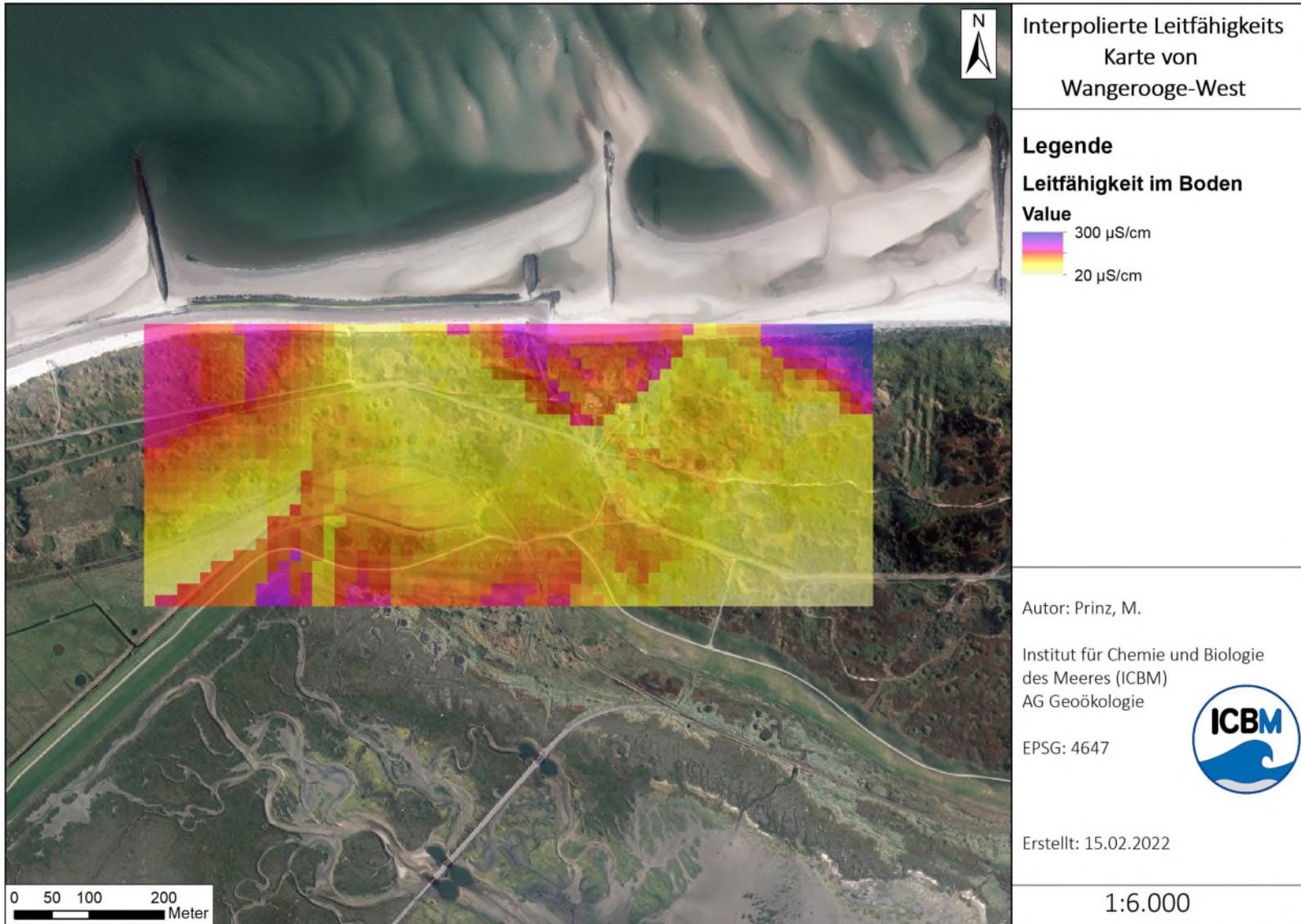


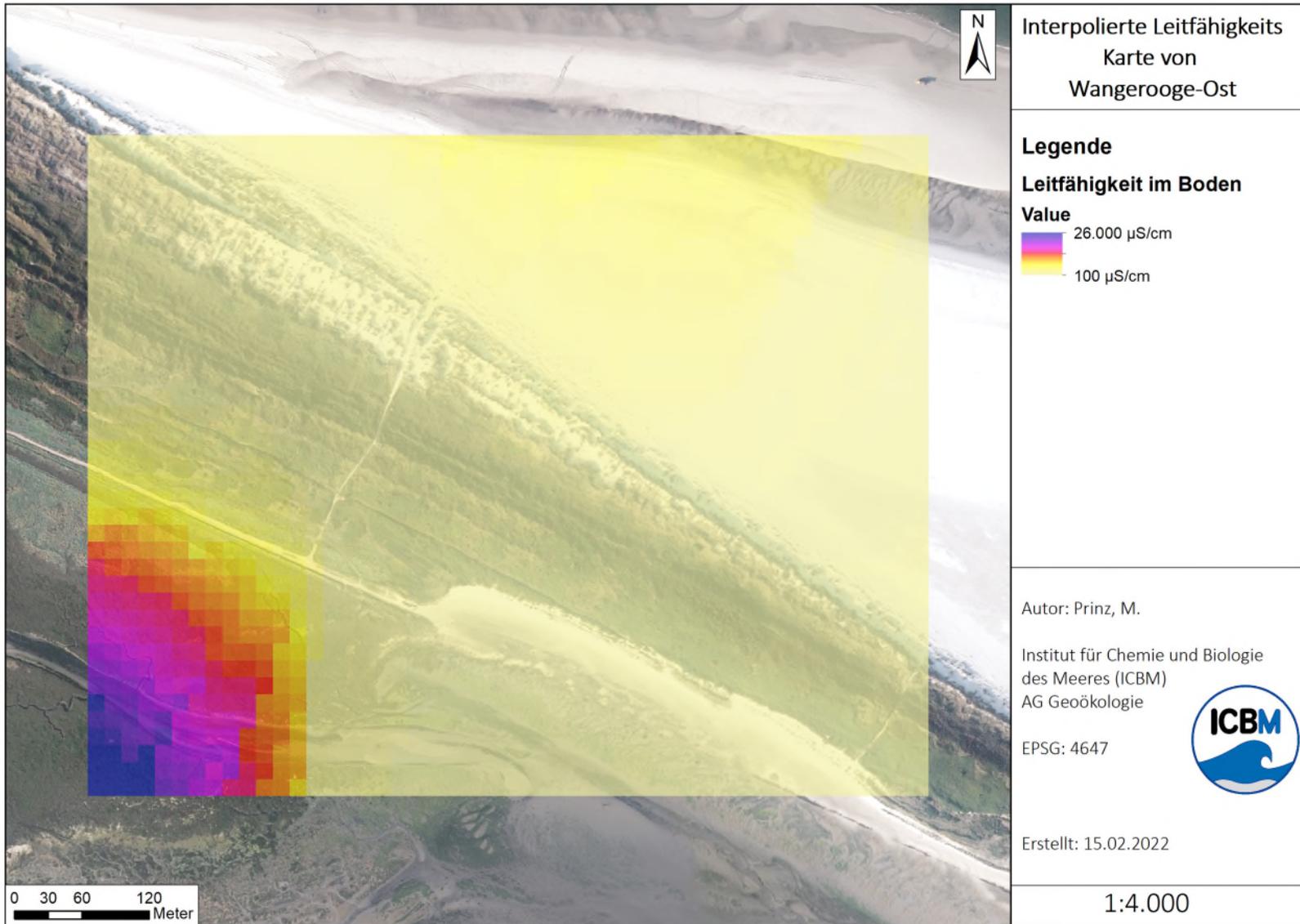
A.3.2.1











**Neophyten- und Kulturpflanzenliste von Mellum aus dem Jahr 2019, Quelle: Wißmann
(2019)**

Beta vulgaris sub. vulgaris

Brassica oleracea

Diplotaxis eruroides

Diplotaxis tenuifolia

Oenothera spec.

Origanum vulgare

Ribes rubrum

Rosmarinus officinalis

Solanum tuberosum

Thymus vulgaris

Brassica nigra

Lycium barbarum

Medicago varia

Oenothera ammophila

Rosa rugosa

Senecio inaequidens

Allium cepa

Allium schoenoprasum

Asparagus officinalis

Conyza canadensis

Helianthus annuus

Malus domestica

Oenothera oakesiana

Pyrus communis

Scorzonera hispanica

Senecio vernalis

Sisymbrium altissimum

Solanum lycopersicum

Allium porrum

Atriplex hortensis

**Neophytenliste von Wangerooge aus
dem Jahr 2018, Quelle: Reiff (2019)**

Aesculus hippocastanum

Alcea rosea

Armoracia rusticana

Aronia prunifolia

Campylopus introflexus

Crassula helmsii

Crataegus persimilis

Diplotaxis muralis

Erigeron canadensis

Fallopia baldschuanica

Fallopia japonica

Gaillardia aristata

Galinsoga parviflora

Galinsoga quadriradiata

Helianthus tuberosus

Impatiens glandulifera

Juncus tenuis

Lathyrus latifolius

Lilium spec.

Lonicera involucrata

Lunaria annua

Lycium barbarum

Matricaria discoidea

Medicago sativa

Oenothera biennis

Oenothera glazioviana

Papaver somniferum

Parthenocissus inserta

Pinus nigra

Prunus serotina

Quercus rubra

Rosa rugosa

Senecio inaequidens

Sisymbrium altissimum

Solidago gigantea

Spartina anglica



Lage der Untersuchten Gewässer auf Wangerooge

Legende

- Trichterstandorte

Autor: Prinz, M.

Institut für Chemie und Biologie
des Meeres (ICBM)
AG Geoökologie



EPSG: 4647

Erstellt: 15.02.2022

1:24.000