
Sektion 5: Neue Erkenntnisse zur Biologie von Ambrosia

Section 5: New insights into the biology of ragweed

Erhöhte Frosttoleranz und vorteilhafte Keimeigenschaften in europäischen *Ambrosia artemisiifolia* Populationen

*Increased frost tolerance and advantageous germination traits in European *Ambrosia artemisiifolia* populations*

Marion Carmen Leiblein-Wild^{1*}, Rana Kaviani² und Oliver Tackenberg²

¹Biodiversity and Climate Research Centre Frankfurt (BiK-F), Senckenberganlage 25, 60325 Frankfurt am Main, Germany, ²Institute of Ecology, Evolution and Diversity, Goethe University Frankfurt, Max-von-Laue-Str. 13, 60438 Frankfurt am Main, Germany

*Korrespondierender Autor, mleiblein@senckenberg.de

DOI 10.5073/jka.2013.445.015

Zusammenfassung

Die Keimeigenschaften und die Frosttoleranz von Keimlingen sind Parameter, die für die Etablierung und den Invasionserfolg von Pflanzen entscheidend sind. Wir haben Keimraten und Keimgeschwindigkeit von europäischen und nordamerikanischen *Ambrosia artemisiifolia* Populationen experimentell unter einem Temperaturgradienten untersucht. Mithilfe der gemessenen Werte wurden minimale, optimale und maximale Temperaturen für die Keimung berechnet. Weiterhin wurde die Frosttoleranz von *Ambrosia*-Keimlingen für europäische und nordamerikanische Populationen untersucht.

Die europäischen Populationen wiesen im Vergleich mit den nordamerikanischen höhere Keimraten, eine höhere Keimgeschwindigkeit und auch ein breiteres Temperaturfenster, unter dem Keimung stattfinden kann, auf. Hierbei besaßen die europäischen Populationen sowohl niedrigere Werte für die minimale Keimtemperatur als auch höhere Werte für die maximale Keimtemperatur. Auch die Frosttoleranz der Keimlinge war in den europäischen Populationen signifikant höher.

Die hohen Keimraten und Keimgeschwindigkeiten der europäischen Populationen dürften ein Grund für die erfolgreiche Invasion der Art in Europa sein. Die erhöhte Frosttoleranz der europäischen Populationen kann, in Kombination mit den niedrigeren minimalen Keimtemperaturen, eine frühere Keimung im Jahr ermöglichen. Dies kann aufgrund der hierdurch verlängerten Vegetationsperiode zu einer höheren Biomasseakkumulation führen. Die hieraus resultierende größere Menge an produzierten Pollen und Samen könnte die in Europa existierenden Probleme mit der Art weiter verschärfen.

Stichwörter: EICA-Hypothese, Etablierung, Gebietserweiterung, invasive Art, Neophyt, Temperatur

Abstract

Germination characteristics and frost tolerance of seedlings are crucial parameters for establishment and invasion success of plants. Within this study, we investigated germination characteristics of *Ambrosia artemisiifolia* L. populations from native and invasive ranges. We determined germination rates and speed under different temperature conditions. From these parameters we calculated minimal, optimal, and maximal temperature for germination. We also investigated the frost tolerance of seedlings.

The European populations were characterized by a higher fitness with higher germination rates and germination speed, increased biomass and higher frost tolerance of seedlings. Furthermore, the temperature niche width for germination was significantly broader for the European populations.

The increased frost tolerance of the European populations might allow germination earlier in the year which may subsequently lead to higher biomass allocation – due to a longer growing period – and result in higher pollen and seed production. The increase in germination rates, germination speed and seedling frost tolerance might result in a higher fitness of the European populations which may facilitate further successful invasion and sharpen the existing problems.

Keywords: EICA hypothesis, establishment, invasive species, neophyte, range expansion, temperature

Einleitung

Die erfolgreiche Keimung ist ein erster, entscheidender Schritt im Lebenszyklus einer Pflanze. Dies gilt auch für invasive Pflanzenarten, weshalb Invasionserfolg unter anderem auch auf hohe Keimraten zurückgeführt wird (MANDAK, 2003; RADFORD und COUSENS, 2000). Insbesondere für annuelle Arten ist die erfolgreiche Keimung wichtig für die Etablierung an einem Standort, sowie zur Erweiterung des Verbreitungsgebietes. In diesem Zusammenhang können hohe Keimraten und Keimgeschwindigkeiten von Vorteil sein, da die erfolgreiche Etablierung an die unmittelbare Nutzung von temporär günstigen Umweltbedingungen gekoppelt ist (GRIME *et al.*, 1981). Keimung sollte im Idealfall nur dann erfolgen, wenn die aktuellen Umweltbedingungen eine erfolgreiche Etablierung der Keimlinge zulassen (RATHCKE und LACEY, 1985). Daher steht die Wahl des geeigneten Keimzeitpunktes unter einem entsprechend starken Selektionsdruck.

Auch die Frosttoleranz von Keimlingen kann für die Etablierung an einem Standort von entscheidender Bedeutung sein (SKÁLOVÁ *et al.*, 2011). In gemäßigten Breitengraden sind viele krautige Arten durch Frost in ihrer Verbreitung limitiert (FRANKLIN, 1995; BRUELHEIDE und HEINEMEYER, 2002). Annuelle Arten mit einer langen Entwicklungsdauer von der Keimung bis zur Samenreife müssen früh im Jahr keimen und sind daher besonders durch Frost im Frühjahr gefährdet. Bei vorhandener Frosttoleranz der Keimlinge ist hingegen das Überleben eines Individuums selbst bei Frost möglich.

Während der Invasion einer Art kommt es häufig zu einem Verlust der genetischen Variabilität, z.B. aufgrund von genetischen Flaschenhälsen oder Gründereffekten (DLUGOSCH und PARKER, 2008). Daher findet man im invasiven Verbreitungsgebiet oft nur einen Bruchteil der genetischen und phänotypischen Variation vor, die im Heimatgebiet der Art vorhanden ist. Als Folge hiervon sind die ökologischen Nischen im invasiven Verbreitungsgebiet oft enger, da manche Genotypen fehlen. Auf der anderen Seite weisen invasive Arten im invasiven Verbreitungsgebiet oft eine höhere Fitness auf als in ihrem Heimatgebiet. Dies wurde bereits für Parameter wie z.B. Keimung, Wachstum oder Resistenz gegenüber Herbivorie in einer Reihe von Pflanzenarten nachgewiesen (z.B. ERFMEIER und BRUELHEIDE, 2005; BECKMANN *et al.*, 2011).

Im Rahmen unserer Experimente wurde untersucht, ob zwischen europäischen und nordamerikanischen *A. artemisiifolia* Populationen Unterschiede in den Keimeigenschaften und der Frosttoleranz der Keimlinge vorhanden sind. Unsere Hypothesen waren hierbei:

- Keimeigenschaften und Frosttoleranz unterscheiden sich zwischen europäischen und nordamerikanischen Populationen.
- Keimraten und Keimgeschwindigkeit sind höher im invasiven Verbreitungsgebiet.
- Die Keimnische der europäischen Populationen ist aufgrund fehlender Genotypen enger.

Material und Methoden

Keimexperiment

Im Keimexperiment wurde das Keimverhalten von europäischen und nordamerikanischen Populationen unter einem Temperaturgradienten untersucht. Hierfür wurden Samen von 17 europäischen und 10 nordamerikanischen Populationen verwendet, die in den Jahren 2008 und 2009 über einen breiten geographischen Gradienten hinweg gesammelt wurden (Abb.1). Hierbei wurden nur Samen aus Populationen gesammelt, die als etabliert eingeschätzt wurden, d.h. die eine Populationsgröße von >100 Individuen aufwiesen und von ruderalen oder Ackerstandorten stammten. Aus jeder Population wurden Samen von 30 verschiedenen Individuen gesammelt. Zur Brechung der Dormanz wurden die Samen für mindestens 5 Monate bei 4 °C trocken gelagert.

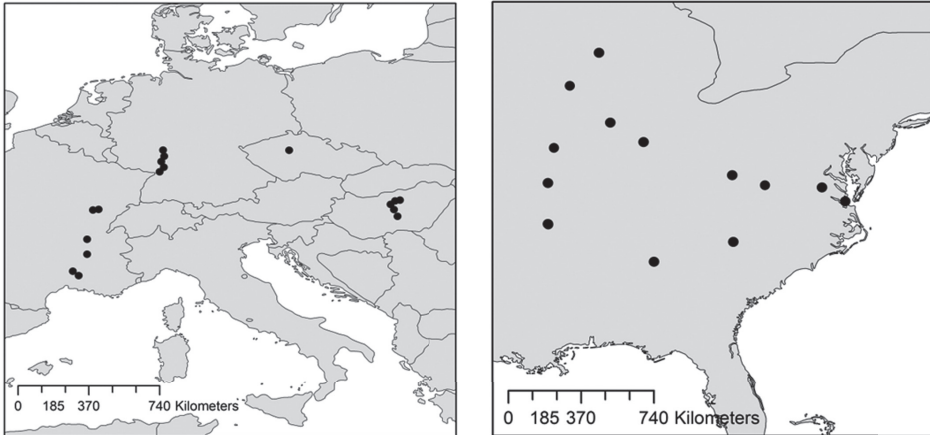


Abb. 1 Herkunft der europäischen und nordamerikanischen *A. artemisiifolia* Populationen, die im Keimexperiment und Frosttoleranz Experiment verwendet wurden

Fig. 1 Points of origin of European and North American *A. artemisiifolia* populations used in the germination experiment and the frost tolerance experiment

Unterschiedliche Keimtemperatur-Regimes wurden mit Hilfe von fünf Klimaschränken erzeugt (RUMED, Typ 3401 & 3501, Rubarth Apparate GmbH, Laatzen), von denen jeder auf ein eigenes Temperatur-Regime programmiert wurde. Die fünf Temperatur-Regimes waren wie folgt: 0/10 °C, 5/15 °C, 10/20 °C, 15/25 °C und 20/30 °C, jeweils mit einem 12/12 Stunden Nacht/Tag-Rhythmus, was die Lichtverhältnisse im Frühjahr simulieren sollte.

Aus jeder Population wurde eine Mischprobe bestehend aus 25 oder 50 Samen (je nach Verfügbarkeit) in einer Petrischale (Ø 90 mm, VWR International GmbH, Darmstadt) platziert, die zuvor mit zwei mit deionisiertem Wasser befeuchteten Filterpapieren ausgelegt worden war. Für jede Population wurden insgesamt 25 solcher Petrischalen vorbereitet, die im Anschluss auf die 5 Klimaschränke verteilt wurden. Dadurch waren für jede Population auf jeder Temperaturstufe 5 Wiederholungen vorhanden. Alle 5 Tage wurde die Anzahl der gekeimten Samen pro Petri-Schale bestimmt und gekeimte Samen wurden entfernt. Die Samen wurden als gekeimt klassifiziert, sobald die Wurzelspitze die Samenschale durchbrochen hatte. Bei Bedarf wurde deionisiertes Wasser nachgefüllt um eine ausreichende Feuchtigkeit zu gewährleisten. Das Keimexperiment dauerte insgesamt 60 Tage.

Keimparameter

Um den Zusammenhang zwischen Temperatur und Keimrate zu beschreiben, wurde eine quadratische Funktion verwendet, die für jede Population angepasst wurde (Formel 1):

$$\text{(Formel 1)} \quad \text{Keimrate} = b_0 + b_1 \cdot \text{Temperatur} + b_2 \cdot \text{Temperatur}^2$$

Bei b_0 , b_1 and b_2 handelt es sich hierbei um Konstanten, die durch Kurvenanpassung ermittelt wurden (IBM SPSS Statistics 20). Eine dieser quadratischen Funktionen ist in Abb. 2 exemplarisch dargestellt. Mithilfe der jeweiligen quadratischen Funktion wurden die folgenden Parameter für jede Population berechnet: i) Die minimale Temperatur, unter der noch Keimung stattfinden kann (T_{\min}), ii) die für die Keimung optimale Temperatur (T_{opt}), iii) die maximale Temperatur, unter der noch Keimung stattfinden kann (T_{\max}), iv) die Breite der Temperaturnische (T_{range}) und v) die maximale Keimrate (G_{\max}).

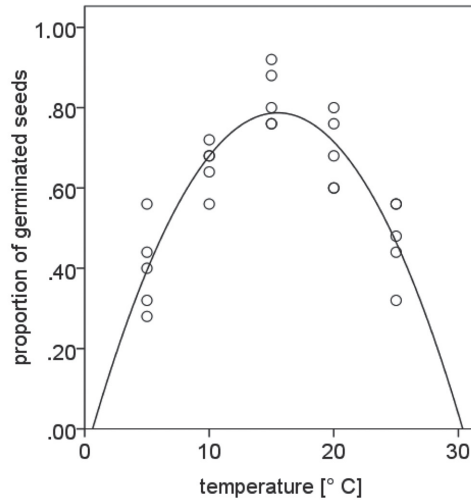


Abb 2 Beispiel für eine quadratische Funktion für eine europäische *A. artemisiifolia* Population, die auf Beobachtungen der Keimrate über einen Temperatur-Gradienten hinweg basiert. Die Kreise repräsentieren die Messwerte, die durchgezogene Linie entspricht der an die Messwerte angepassten quadratischen Funktion ($y = -0,330 + 0,136x - 0,004x^2$, $R^2 = 0,77$; $P < 0,001$)

Fig. 2 Exemplary graph of a quadratic function for one European *A. artemisiifolia* population which is based on observations of germination rates in five temperature treatments after 60 days; circles: measured germination rates, line: graph of the quadratic function ($y = -0.330 + 0.136x - 0.004x^2$, $R^2 = 0.77$, $P < 0.001$)

Durch das Einsetzen von „0“ als Y-Wert (Keimrate) wurden T_{max} und T_{min} berechnet. T_{opt} bezeichnet den Temperaturwert am Scheitelpunkt der quadratischen Funktion und G_{max} entspricht dem Wert der Keimrate am Scheitelpunkt der Funktion. T_{range} entspricht der Differenz zwischen T_{max} und T_{min} . Die quadratischen Modelle waren für alle Populationen hochsignifikant ($P < 0,001$) und wiesen sehr hohe R^2 Werte auf (Mittelwert = $0,82 \pm 0,08$). Sie waren daher gut geeignet, um die aus ihnen abgeleiteten Werte für T_{min} , T_{opt} , T_{max} und G_{max} zu berechnen.

Als Maß für die Keimgeschwindigkeit wurde mittels linearer Interpolation diejenige Zeit (in Tagen) berechnet, zu der 50 % der Samen gekeimt waren (T50). Hierbei wurde derjenige Anteil an Samen, die zum Ende des Keimexperiments gekeimt waren, als 100 % definiert, um T50 von der absoluten Höhe der beobachteten finalen Keimrate zu entkoppeln. T50 wurde für jede Population in jeder Temperaturstufe separat berechnet.

Frosttoleranz Experiment

Im Frosttoleranz-Experiment wurden Keimlinge aus 11 europäischen und 12 nordamerikanischen Populationen verwendet. Wenn möglich, wurden die gleichen Populationen wie im Keimexperiment verwendet. Wo dies nicht möglich war, wurden Nachbarpopulationen verwendet. Aus jeder Population wurden ungefähr 60 Samen unter optimalen Temperaturbedingungen (10/20 °C) im Klimaschrank (RUMED, Typ 3501) zur Keimung gebracht. Die Keimlinge wurden anschließend in mit Anzuchterde gefüllte Pflanzgefäße umgesetzt (C200, Stender AG, Schermbeck; N: 100 mg/l, P_2O_5 : 100 mg/l, K_2O : 150 mg/l, Mg: 60 mg/L) und unter den gleichen Temperaturbedingungen weiter kultiviert. Sobald das erste Paar Folgeblätter vorhanden war, wurde das Frosttoleranz Experiment durchgeführt. Pro Population wurden ca. 50 Keimlinge verwendet. Zunächst wurde die Temperatur im Klimaschrank für 9 Stunden auf 2 °C eingestellt um einen Temperaturschock der Keimlinge zu vermeiden und ein gewisses Maß an Akklimatisierung zu ermöglichen. Danach wurde die Temperatur für 5 h auf -5 °C gesenkt um Nachtfrost zu simulieren. Danach wurden die Keimlinge nochmals für 9 h unter 2 °C weiter kultiviert, bevor die Temperatur allmählich wieder zur

Optimaltemperatur zurückkehrte. Am nächsten Tag wurde mittels einer Bonitur der Zustand eines jeden Keimlings klassifiziert (abgestorben, beschädigt, unversehrt). Unversehrte Keimlinge wurden als frosttolerant klassifiziert und der Anteil der frosttoleranten Keimlinge wurde für jede Population ermittelt.

Statistik

Unterschiede in der Frosttoleranz und in Keimparametern (T_{50} unter verschiedenen Temperaturen, Keimrate, T_{min} , T_{opt} , T_{max} und G_{max}) wurden für nordamerikanische und europäische Populationen mithilfe des Mann-Whitney-U-Tests verglichen. Als Statistik Software wurden SPSS 20 (SPSS Inc, Chicago, IL, USA) und R (Version 2.11.1, R Development Core Team, 2011) verwendet.

Ergebnisse

Ambrosia artemisiifolia konnte unter allen Temperaturstufen keimen, wobei die höchsten Keimraten auf der mittleren Temperaturstufe beobachtet wurden. Ober- und unterhalb dieser optimalen Temperaturbedingungen nahm die Keimrate kontinuierlich ab (Abb. 3). Die Keimraten waren für alle Temperaturstufen in den europäischen Populationen signifikant höher (Mann-Whitney-U-Test, $P < 0,05$). T_{50} war unter der wärmsten Temperaturstufe am niedrigsten, d.h. die Keimgeschwindigkeit war hier am höchsten, und nahm mit sinkender Temperatur kontinuierlich ab. Dieses generelle Muster war für europäische und amerikanische Populationen ähnlich (Abb. 3), wobei sich die absoluten Werte zwischen Europa und Nordamerika signifikant unterschieden.

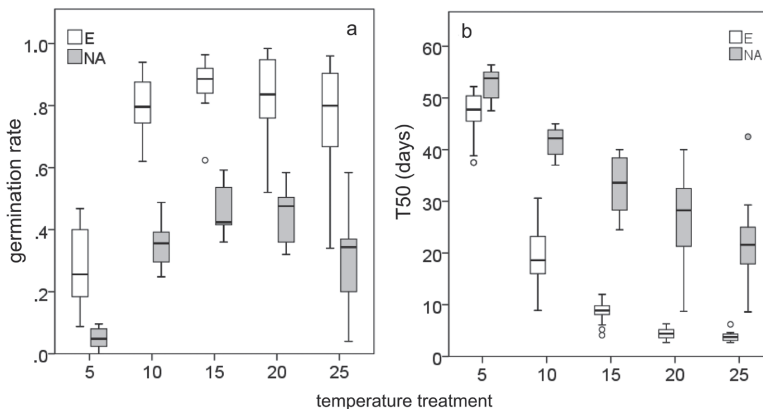


Abb. 3 Temperatureffekt auf Keimparameter von *A. artemisiifolia* Populationen aus Nordamerika (NA; N=10) und Europa (E; N=17); die Werte auf der X-Achse bezeichnen die Mittelwerte der einzelnen Temperatur-Regimes. a) kumulative Keimrate nach 60 Tagen und b) Anzahl an Tagen bis zur 50%igen Keimung (T_{50})

Fig. 3 Effects of temperature on germination of North American (NA; N=10) and European (E; N=17) *A. artemisiifolia* populations; the x-axis represents the mean temperature of the different temperature treatments. a) cumulative germination rates after 60 days and b) number of days required to achieve 50% of final germination (T_{50}), NA = North American (N=10), E = European (N=17) populations

T_{opt} variierte zwischen 13,8 °C und 21,8 °C und unterschied sich nicht zwischen nordamerikanischen und europäischen Populationen. T_{max} betrug 23,6 °C bis 40,3 °C und war in den europäischen Populationen signifikant höher. T_{min} betrug durchschnittlich 3,1 °C und war in den europäischen Populationen signifikant niedriger (Tab. 1). Hieraus ergab sich, dass die Temperaturnischenbreite (T_{range}) für die europäischen Populationen signifikant breiter war. G_{max} betrug im Mittel 70,1 % und war in den europäischen Populationen signifikant höher (Tab. 1).

Die Frosttoleranz war in den europäischen Populationen mit 37,0 % höher als in den nordamerikanischen (23,3 %, Tab. 1). Die Frosttoleranz war innerhalb der nordamerikanischen Populationen mit 12,9 % bis 36,8 % deutlich weniger variabel als innerhalb der europäischen Populationen (7,9 % bis 56,8 %).

Tab. 1 Unterschiede in Keimverhalten und Frosttoleranz zwischen nordamerikanischen und europäischen *A. artemisiifolia* Populationen. In den ersten beiden Spalten sind Mittelwerte \pm Standardabweichung dargestellt. Die letzten beiden Spalten enthalten die Testergebnisse der durchgeführten Mann-Whitney-U-Tests und das jeweilige Signifikanz-Niveau

Tab. 1 Differences in germination traits and frost tolerance traits of *A. artemisiifolia* from native (North American) and invasive (European) ranges. Data in the first two columns show mean values \pm SD. The last two columns show the results of Mann-Whitney-U-Tests and significance

Parameter	Herkunft		U	P
	Nordamerika	Europa		
Minimale Keimtemperatur [°C]	4,2 \pm 0,63	2,0 \pm 1,18	165	<0,001
Maximale Keimtemperatur [°C]	30,6 \pm 5,26	34,6 \pm 4,55	45,5	0,046
Optimale Keimtemperatur [°C]	17,4 \pm 2,71	18,3 \pm 2,13	65	0,334
Breite der Temperatur-Nische [°C]	26,4 \pm 5,19	32,5 \pm 5,11	36	0,013
Maximale Keimrate [%]	48,9 \pm 13,07	91,3 \pm 11,60	3	<0,001
Frosttoleranz [%]	23,3 \pm 7,8	37,0 \pm 12,8	114,5	0,003

Diskussion

Die meisten Populationen hatten ein Temperatur-Optimum zwischen 16 °C und 17 °C für die Keimung, was mit Beobachtungen von BRANDES und NITZSCHE (2007) übereinstimmt. Die von uns berechneten T_{\min} Werte (Mittelwert = 3,1 °C) decken sich mit Aussagen von GUILLEMIN *et al.* (2013), die eine minimale Temperatur von 3,6 °C für die Keimung von *A. artemisiifolia* angeben. Einige Populationen lagen jedoch noch deutlich unter diesem Temperaturwert. Diese niedrigen Werte für T_{\min} können eine frühe Keimung im Frühjahr ermöglichen und hierdurch die Wachstumsperiode der Art verlängern. Weiterhin sollten derartig niedrige Werte auch eine Keimung in nördlichen Lagen, die außerhalb des derzeitigen Verbreitungsgebietes in Europa liegen, ermöglichen.

Die europäischen Populationen zeigten im Experiment durchweg höhere Keimraten und Keimgeschwindigkeiten. Gerade die sich an die Keimung anschließende Etablierung ist ein kritischer Moment im Lebenszyklus von Pflanzen (DONOHUE *et al.* 2010). Daher könnten Individuen, deren Samen zu einer schnellen Keimung befähigt sind und hohe Keimraten haben, einen Vorteil haben und konkurrenzfähiger sein. Hohe Keimraten tragen generell positiv zum Invasionserfolg einer Art bei (RADFORD und COUSENS 2000; MANDAK 2003).

Auch die Frosttoleranz war in den europäischen Populationen signifikant höher, was hilfreich für die weitere Ausbreitung nord- und ostwärts sein kann, da die erfolgreiche Etablierung während der Invasion auch stark mit der Frosttoleranz von Keimlingen zusammenhängt (SKÁLOVÁ *et al.* 2011). Eine erhöhte Frosttoleranz kann es früh keimenden Individuen ermöglichen, Frost zu überleben und ihnen hierdurch einen Konkurrenzvorteil über später keimende Individuen verschaffen. Je früher Keimung erfolgt, desto länger ist die nachfolgende Wachstumsperiode und desto mehr Biomasse kann auch gebildet werden. Dies wiederum hätte eine höhere Pollen und Samenproduktion zur Folge, da diese Parameter bei *Ambrosia* stark an die Biomasse gekoppelt sind (FUMANAL *et al.* 2007).

Unterschiede in Keimeigenschaften zwischen nativen und eingeschleppten Populationen wurden auch schon für andere Arten beobachtet (DONOHUE *et al.*, 2010): In manchen Fällen hatten die eingeschleppten Populationen ein breiteres Spektrum an Bedingungen, unter denen Keimung möglich war, oder wiesen höhere Keimgeschwindigkeiten auf (BLAIR und WOLFE 2004; ERFMEIER und BRUELHEIDE, 2005). Derartige Ergebnisse werden häufig mithilfe der EICA-Hypothese erklärt (BLOSSEY und NOETZOLD 1995): Oft sind im invasiven Verbreitungsgebiet günstigere biotische und abiotische

Faktoren vorhanden als im Heimatgebiet (HIERRO *et al.* 2005). Weiterhin fehlen dort oft auch natürliche Feinde, so dass die eingeschleppten Individuen statt in die Abwehr dieser Feinde z.B. in vermehrtes Wachstum oder eine höhere Samenmasse investieren können. Dies wiederum kann sich günstig auf die Eigenschaften der gebildeten Samen auswirken.

Entgegen unserer Hypothese 3 war die Keimnische (T_{range}) der europäischen Populationen nicht enger, sondern sogar breiter als die der amerikanischen. Eine breitere Keimnische kann ein Hinweis auf eine insgesamt breitere ökologische Nische sein, dies wird jedoch kontrovers diskutiert (DONOHUE *et al.* 2010). Eine mögliche Erklärung für die breitere Keimnische der europäischen *Ambrosia*-Populationen ist, dass die Art mehrfach und von verschiedenen Herkunftsorten eingeschleppt wurde (GENTON *et al.* 2005; GLADIEUX *et al.* 2011). Dies könnte zu einer erhöhten genetischen und phänotypischen Variabilität in Europa geführt haben. Alternativ könnte die breitere Keimnische auch als evolutionäre Anpassung an andere Umweltbedingungen in Europa entstanden sein. Zum einen können Keimeigenschaften schnell evolvieren (DONOHUE *et al.*, 2010) und zum anderen sind erfolgreiche invasive Arten in der Lage, sich schnell an neue Umweltbedingungen anzupassen (SAKAI *et al.* 2001).

Schlussfolgerung

Die Keimung von *A. artemisiifolia* kann über ein breites Temperaturfenster hinweg erfolgen, wobei die Keimraten selbst unter niedrigen Temperaturen noch recht hoch sind. Die verschiedenen Temperatur-Ansprüche zwischen europäischen und nordamerikanischen Populationen zeigen eine Erweiterung der Temperatur-Keimnische bei den europäischen Populationen an, was ein Grund dafür sein kann, dass die Art in Europa so erfolgreich ist. Generell besaßen die Samen und Keimlinge der europäischen Populationen Eigenschaften, die für eine erhöhte Fitness sprechen (höhere Keimraten und Keimgeschwindigkeit, breitere Temperatur-Keimnische, erhöhte Frosttoleranz). All diese Eigenschaften können den Invasionserfolg begünstigen. Die niedrigeren Werte für T_{min} in den europäischen Populationen können in Zusammenspiel mit der erhöhten Keimlings-Frosttoleranz eine frühere Keimung im Jahr ermöglichen und dadurch die Vegetationsperiode der Art verlängern. Dies wiederum kann zu einer erhöhten Biomasse und damit verbundenen höheren Pollen- und Samenproduktion führen. Als Konsequenz würde die weitere Invasion der Art in Europa begünstigt werden und die bereits jetzt bestehenden medizinischen Probleme würden sich noch weiter verschärfen. Da zusätzlich eine Vergrößerung des klimatisch geeigneten Areals für *A. artemisiifolia* unter Klimawandelbedingungen prognostiziert wird (CUNZE *et al.* 2013), sollten die Bekämpfungsmaßnahmen intensiviert werden.

Eine umfassendere, englischsprachige Version dieses Artikels ist bei Oecologia erhältlich (Leiblein-Wild *et al.* 2013).

Literatur

- BLAIR A.C. und L.M. WOLFE, 2004: The evolution of an invasive plant: an experimental study with *Silene latifolia*. *Ecology* **85**, 3035-3042.
- BLOSSEY B. und R. NOETZOLD, 1995: Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants: a hypothesis. *J Ecol* **83**, 887-889.
- BRANDES D. und J. NITZSCHE, 2007: Verbreitung, Ökologie und Soziologie von *Ambrosia artemisiifolia* L. in Mitteleuropa. *Tuexenia* **27**, 167-194.
- BRUELHEIDE H. und A. HEINEMEYER, 2002: Climatic factors controlling the eastern and altitudinal distribution boundary of *Digitalis purpurea* L. in Germany. *Flora* **197**, 475-490.
- CUNZE S., M.C. LEIBLEIN und O. TACKENBERG, 2013: Range expansion of *Ambrosia artemisiifolia* in Europe is promoted by climate change. *ISRN Ecology*, doi:10.1155/2013/610126.
- DLUGOSCH K.M. und I.M. PARKER, 2008: Founding events in species invasions: genetic variation, adaptive evolution, and the role of multiple introductions. *Mol Ecol* **17**, 431-449.
- DONOHUE K., R.R. DE CASAS, L. BURGHARDT, K. KOVACH und C.G. WILLIS, 2010: Germination, postgermination adaptation, and species ecological ranges. In: Futuyama D.J., Shafer H.B. und Simberloff D. (Hrsg.) *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, Vol 41, 293-319, Annual Reviews, Palo Alto.
- ERFMEIER A. und H. BRUELHEIDE, 2005: Invasive and native *Rhododendron ponticum* populations: is there evidence for genotypic differences in germination and growth? *Ecography* **28**, 417-428.
- FRANKLIN J., 1995: Predictive vegetation mapping: geographic modelling of biospatial patterns in relation to environmental gradients. *Progress in Physical Geography* **19**: 474-499.
- FUMANAL J., B. CHAUVEL und F. BRETAGNOLLE, 2007: Estimation of pollen and seed production of common ragweed in France. *Ann Agricul Environ Med* **14**: 233-236.
- GENTON B.J., J.A. SHYKOFF und T. GIRAUD, 2005: High genetic diversity in French invasive populations of common ragweed, *Ambrosia artemisiifolia*, as a result of multiple sources of introduction. *Mol Ecol* **14**, 4275-4285.
- GLADIEUX P., T. GIRAUD, L. KISS, B. GENTON, O. JONOT und J. SHYKOFF, 2011: Distinct invasion sources of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*) in Eastern and Western Europe. *Biol Invasions* **13**, 933-944.
- GRIME J.P., G. MASON, A.V. CURTIS, J. RODMAN und S.R. BAND, 1981: A comparative study of germination characteristics in a local flora. *J Ecol* **69**, 1017-1059.
- GUILLEMIN J.P., A. GARDARIN, S. GRANGER, C. REIBEL, N. MUNIER-JOLAIN und N. COLBACH, 2013: Assessing potential germination period of weeds with base temperatures and base water potentials. *Weed Research* **53**, 76-87.
- HIERRO J.L., J.L. MARON und R.M. CALLAWAY, 2005: A biogeographical approach to plant invasions: the importance of studying exotics in their introduced and native range. *J Ecol* **93**, 5-15.
- LEIBLEIN-WILD, M.C., R. KAVIANI, und O. TACKENBERG, 2013: Germination and seedling frost tolerance differ between the native and invasive range in common ragweed. *Oecologia*, doi: 10.1007/s00442-013-2813-6
- MANDAK B., 2003: Germination requirements of invasive and non-invasive *Atriplex* species: a comparative study. *Flora* **198**, 45-54.
- RADFORD I.J. und R.D. COUSENS, 2000: Invasiveness and comparative life-history traits of exotic and indigenous *Senecio* species in Australia. *Oecologia* **125**, 531-542.
- RATHCKE B. und E.P. LACEY, 1985: Phenological patterns of terrestrial plants. *Annu Rev Ecol Syst* **16**, 179-214.
- SAKAI A.K., F.W. ALLENDORF, J.S. HOLT, D.M. LODGE, J. MOLOFSKY, K.A. WITH, S. BAUGHMAN, R.J. CABIN, J.E. COHEN, N.C. ELLSTRAND, D.E. McCAULEY, P. O'NEIL, I.M. PARKER, J.N. THOMPSON und S.G. WELLER, 2001: The population biology of invasive species. *Annu Rev Ecol Syst* **32**, 305-332.
- SKÁLOVÁ H., L. MORAVCOVÁ und P. PYSEK, 2011: Germination dynamics and seedling frost resistance of invasive and native *Impatiens* species reflect local climatic conditions. *Persp Plant Ecol Evol System* **13**, 173-180.