Untersuchungen zum Vorkommen und zur Ökologie neophytischer Amaranthaceae und Chenopodiaceae in der Ufervegetation des Niederrheins

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades der
Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der
Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf

vorgelegt von

Ulf Schmitz

aus Kleve

Düsseldorf
2002

Gedruckt mit Genehmigung der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf.

Referent: Prof. Dr. R. Lösch (Düsseldorf)

Korreferent: Prof. Dr. H.-M. Jahns (Düsseldorf)

Tag der mündlichen Prüfung: 01.02.2002

Inhaltsverzeichnis

1 Einleitung 5
1.1 Anlass und Umfang der Untersuchungen 5
1.2 Verwendete Nomenklatur 6

2 Zur Chorologie der untersuchten Arten 7
2.1 Zum bisherigen Kenntnisstand der Verbreitung 7
2.2 Kartierung der Arten im Untersuchungsgebiet 7
2.2.1 Das Untersuchungsgebiet 7
2.2.2 Kartierungsmethode 10
2.2.3 Kartierungsergebnisse, Herkunft, Verbreitung und Einbürgerungsstatus der neophytischen Arten 10
2.2.3.1 *Amaranthus albus* L. 14
2.2.3.2 *Amaranthus blitoides* S. WATSON 15
2.2.3.3 *Amaranthus blitum* ssp. *emarginatus* (MOQ. ex ULINE & W. L. BRAY) CARRETERO et al. 16
2.2.3.4 *Amaranthus bouchonii* THELL. 17
2.2.3.5 *Amaranthus palmeri* S. WATSON 19
2.2.3.6 *Amaranthus powellii* S. WATSON 20
2.2.3.7 *Amaranthus retroflexus* L. 22
2.2.3.8 *Amaranthus tuberculatus* (MOQ.) SAUER 23
2.2.3.9 *Chenopodium botrys* L. 24
2.2.3.10 *Chenopodium pumilio* R. BR. 25
2.2.3.11 *Corispermum leptopterum* (ASCH.) ILJIN 27
2.2.3.12 *Salsola kali* ssp. *tragus* (L.) Čelak 28
2.2.4 Diskussion 30

3 Die soziologische Einnischung der untersuchten Arten 33
3.1 Einleitung 33
3.2 Untersuchungsgebiet und Methode 33
3.3 Polygono brittingeri-Chenopodietum rubri Lohm. 1950 33
3.4 Übergang zu perennierenden Kontaktgesellschaften 38
3.5 Bromo-Corispermetum leptopteri Sissingh 1950 39
3.6 Vorkommen in Äckern 41
3.7 Genaue Lage und sonstige Kopfdaten der Aufnahmeflächen 43
3.7.1 Polygono-Chenopodietum und Übergänge 43
3.7.2 Vorkommen in Äckern 44
3.7.3 Bromo-Corispermetum leptopteri 45

4 Zur Zugehörigkeit zum C_3/C_4-Weg der Photosynthese 46
4.1 Einleitung 46
4.2 Material und Methode 46
4.3 Ergebnisse 46
4.4 Diskussion 49

5 Der Einfluss des Nitratgehaltes im Boden auf die Pflanzenentwicklung 52
5.1 Einleitung 52
5.2 Material und Methode 53
5.3 Ergebnisse 54
5.4 Diskussion 62

6 Die Ausbreitungs- und Keimungsbiologie der untersuchten Arten 64
6.1 Die Schwimmfähigkeit der Diasporen 64
6.1.1 Einleitung 64
6.1.2 Material und Methode 64
6.1.3 Ergebnisse 65
6.1.4 Diskussion 67
6.2 Untersuchungen zum Einfluss der Lagerungsdauer der Diasporen in Wasser auf deren Keimfähigkeit unter Berücksichtigung von Temperatur und Lichtregime 69
6.2.1 Einleitung 69
6.2.2 Material und Methode 69
6.2.3 Ergebnisse 70
6.2.4 Diskussion 76
6.3 Der Einfluss des Alters der Samen auf deren Keimfähigkeit 78
6.3.1 Einleitung 78
6.3.2 Material und Methode 79
6.3.2 Ergebnisse 80
6.3.3 Diskussion 83

7 Der Einfluss der Länge der Entwicklungsperiode und der Tageslänge auf das Wachstum und die Fortpflanzungsfähigkeit ausgewählter *Amaranthus*-Arten 85
7.1 Einleitung 85
7.2 Material und Methode 87
7.3 Ergebnisse 88
7.4 Diskussion 100

8 Der Einfluss der Substrattemperatur auf die Entwicklung eingebürgerter und ephemerer *Amaranthus*-Arten und mögliche Auswirkungen globaler Klimaerwärmung 101
8.1 Einleitung 101
8.2 Material und Methoden 101
8.3 Ergebnisse 103
8.4 Diskussion und Schlussfolgerungen 106

9 Zusammenfassende Diskussion 108

10 Zusammenfassung 111

11 Tabellen- und Abbildungsverzeichnis 114
11.1 Tabellenverzeichnis 114
11.2 Abbildungsverzeichnis 115

12 Literatur 119

13 Danksagung 129

14 Anhang:
Publikationsliste 130
Tab. 3/1, Polygono-Chenopodietum und Übergangsgesellschaften (Faltkarte) ..... Umschlagtasche

1 Einleitung

1.1 Anlass und Umfang der Untersuchungen

Die unterste Zone der Ufervegetation des Rheins wie auch anderer großer Ströme wird von einem Band aus annuellen Arten gebildet, die durch ihre Lebensweise an die regelmäßigen Überflutungen und Substratumlagerungen angepasst sind. Diese Bestände mit ihrem lückigen, offenen Charakter (Abb. 1/1) bieten Lebensraum für zahlreiche neophytische Arten. Für die Verbreitung von Diasporen der Neophyten, insbesondere aus Häfen und ufernahen Güterumschlagplätzen heraus, bietet der Rhein einen guten potenziellen Vektor. Ein großer Teil dieser Neophyten wird dabei von Mitgliedern der Familien der Amaranthaceae und der Chenopodiaceae gestellt. Vor allem die Beobachtung, dass *Amaranthus bouchonii* inzwischen zu einer der häufigsten Arten der Flussknöterichgesellschaft (Polygono brittingeri-Chenopodietum rubri Lohm. 1950) am Niederrhein geworden ist und sich auch andere Arten dieser Gattung dort eingebürgert haben, während weitere *Amaranthus*-Arten immer wieder sporadisch bis regelmäßig in Häfen gefunden werden, war Anlass, sich eingehender mit der Ökologie dieser Pflanzengruppe zu beschäftigen. Im Hinblick auf einen sich abzeichnenden Klimawandel (HOUGHTON et al. 2001, Abb. 8/5) wird gerade die Ausbreitung der thermophilen C_4-Pflanzen, zu denen viele der untersuchten Arten zählen, von großem Interesse sein. Wichtige Beiträge zur Erforschung der annuellen Rheinufervegetation lieferten bislang unter anderem LOHMEYER (1950, 1970, 1971b), LOHMEYER & SUKOPP (1992), HÜGIN jun. (1986) sowie WISSKIRCHEN (1995b).

Abbildung 1/1: Aspekt der annuellen Vegetation der Sand- und Kiesbänke bei Düsseldorf-Himmelgeist.

Die vorliegende Arbeit beschäftigt sich mit der Ökologie neophytischer Arten der Amaranthaceae und Chenopodiaceae in der Flussufervegetation am Niederrhein zwischen Düsseldorf und der niederländischen Grenze. Untersucht wurde die historische Einwanderung und Ausbreitung der Arten und ihre aktuelle Verbreitung im Untersuchungsgebiet. Ihre pflanzensoziologische Einnischung in die Ufervegetation wurde mit Vegetationsaufnahmen und -tabellen dokumentiert. Es wurden verschiedene Aspekte von Umwelteinflüssen (Temperatur, Bodennährstoffgehalt, Vegetationsperiode) auf die Entwicklung und Samenproduktion der Arten experimentell untersucht. Desweiteren wurden Versuche zur Ausbreitungs- und Keimungsbiologie der Diasporen durchgeführt. Die experimentellen Untersuchungen wurden gegebenenfalls parallel mit verwandten einheimischen Arten derselben Standorte durchgeführt und verglichen.

1.2 Verwendete Nomenklatur

Die Benennung der Arten richtet sich nach der Standardliste der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands (WISSKIRCHEN & HAEUPLER 1998). Allerdings wird der Aufspaltung der Gattung *Polygonum* in diverse Einzelgattungen, die in der „Standardliste“ durchgeführt wird, hier nicht gefolgt, da sich diese Auffassung bislang in modernen deutschen Florenwerken (ROTHMALER 1999, SCHMEIL & FITSCHEN 2000) noch nicht durchgesetzt hat. Hier folgt die Nomenklatur den Vorgängerlisten (ZENTRALSTELLE FÜR DIE FLORISTISCHE KARTIERUNG DER BUNDESREPUBLIK DEUTSCHLAND NORD 1993, WISSKIRCHEN 1995a). Die Syntaxonomie der Pflanzengesellschaften folgt im Wesentlichen POTT (1995). Bei begründeten Abweichungen von diesen Werken wird die jeweilige Quellenangabe genannt.

2 Zur Chorologie der untersuchten Arten

2.1 Zum bisherigen Kenntnisstand der Verbreitung

Zu den umfassendsten Darstellungen der Amaranthaceae und der Chenopodiaceae in Mitteleuropa gehört die Bearbeitung dieser Gruppen von AELLEN in HEGI (1979). In diesem Werk finden sich auch etliche historische Angaben von Nachweisen adventiver Arten am Niederrhein. Weitere historische Angaben, die ebenfalls in die AELLENsche Darstellung eingeflossen sind, sind zu finden in den Florenwerken von ASCHERSON & GRAEBNER (1919) mit der Bearbeitung der Amaranthaceae von THELLUNG (1914), sowie in der lokalen „Flora des westfälisch-rheinischen Industriegebietes" von HÖPPNER & PREUSS (1926). Weitere Angaben zu Adventivarten im Ruhrgebiet sind bei BONTE (1916, 1930) und SCHEUERMANN (1937) zu finden.
Eine wichtige Übersicht mit Daten zu Vorkommen, Einbürgerungsstatus und Herkunft der agriophytischen Arten in Mitteleuropa lieferten LOHMEYER & SUKOPP (1992). Kartographische Darstellungen des Areals einzelner Arten in Europa, beziehungsweise auf der Nordhalbkugel der Erde sind zu finden in MEUSEL et al. (1965), in JALAS & SUOMINEN (1980) sowie in HULTÉN & FRIES (1986). Fundkarten für die alten Bundesländer in Deutschland auf der Basis TK 1:25.000 sind in HAEUPLER & SCHÖNFELDER (1989) dargestellt. Eine lokalere und genauere Übersicht auf Messtischblattquadrantenbasis lieferte die Kartierung des Rheinlandes (SCHUMACHER et al. 1995). In diesen Verbreitungsatlas sind bereits eigene, ältere Daten eingeflossen, ebenso wie die Fundorte aus dem lokalen Verbreitungsatlas für Duisburg und Umgebung von DÜLL & KUTZELNIGG (1987).
Eine spezielle Kartierung der *Amaranthus*-Arten liegt für den Oberrhein vor (HÜGIN jun. 1986). Angaben für den Mittelrhein und den oberen Niederrhein zwischen Koblenz und Düsseldorf (neben Loire und Elbe) sind bei WISSKIRCHEN (1995b) zu finden. Eine ausführliche Beschreibung der Flora des Neusser Hafens mit zahlreichen Funden von Adventivarten lieferte STIEGLITZ (1980, 1981). Von MAY (1988) liegen weiterhin einzelne Daten für den unteren Niederrhein vor.

2.2 Kartierung der Arten im Untersuchungsgebiet

2.2.1 Das Untersuchungsgebiet

Das Kartierungsgebiet umfasst die Sand- und Kiesbänke des mittleren und unteren Niederrheins. Die Südgrenze des untersuchten Raumes liegt bei Monheim (Kreis Mettmann), TK 4907 Leverkusen, bei Stromkilometer 709. Die Nordgrenze des Untersuchungsgebietes bildet die Grenze zu den Niederlanden, die sich auf der rechten Rheinseite bei Emmerich-

Hüthum, TK 4103 Emmerich, in Höhe von Stromkilometer 857,8 befindet. Da die Landesgrenze ab dort ein Stück der Rheinmitte folgt, liegt die Nordgrenze des untersuchten Gebietes linksrheinisch auf der TK 4102 Elten in Höhe von Stromkilometer 865,5 bei Bimmen (Kreis Kleve).

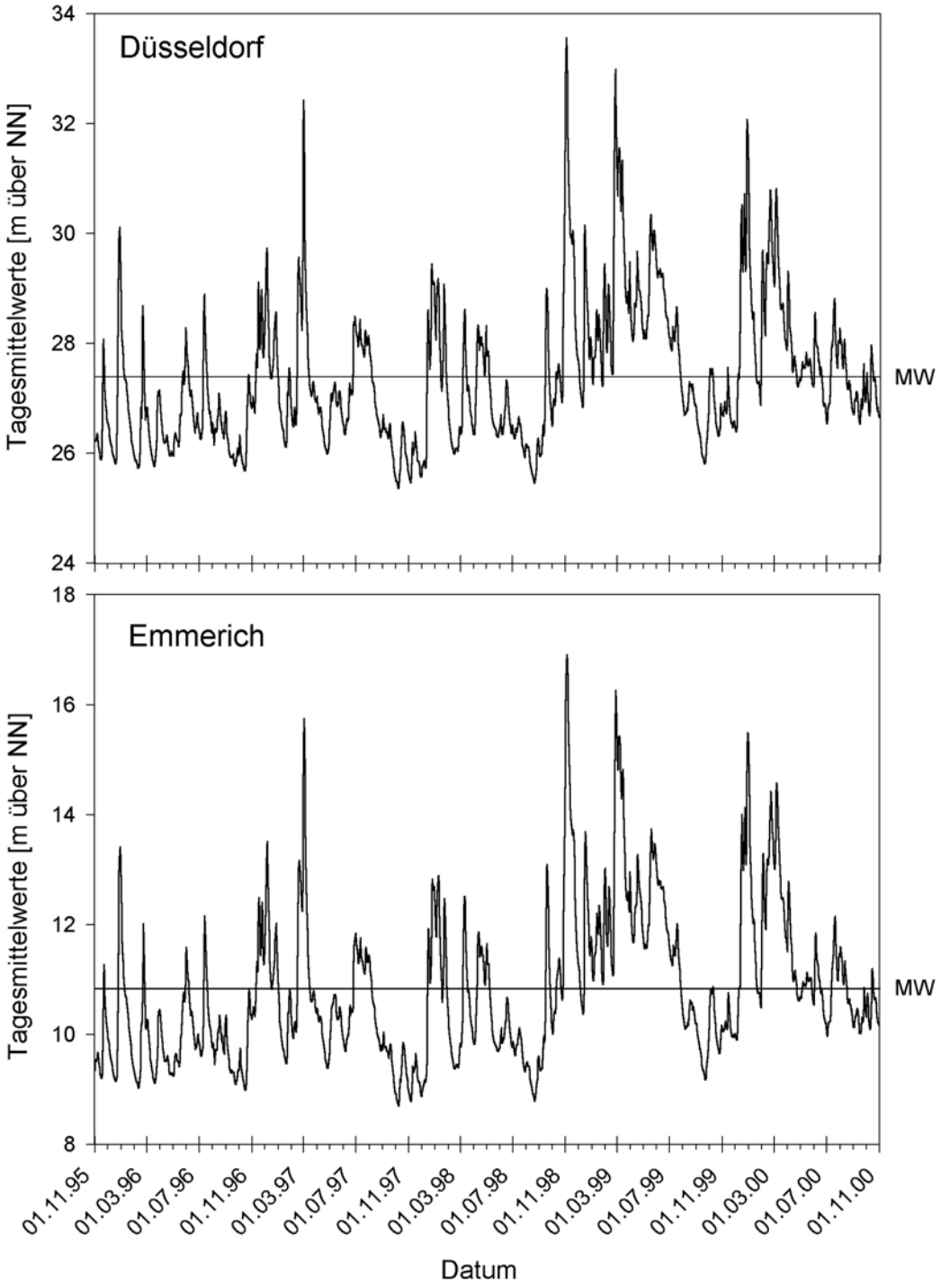


Abbildung 2/1: Wasserstände des Rheins an den Pegeln Düsseldorf und Emmerich 1996-2000 (hydrologisches Jahr). MW=Mittelwasserlinie.

Mit seiner ganzjährig relativ gleichmäßigen Niederschlagsverteilung und verhältnismäßig geringen Temperaturamplituden gehört das Niederrheingebiet zum subatlantischen Klimabereich (AKADEMIE FÜR RAUMORDNUNG UND LANDESPLANUNG 1976). Der Einfluss vorwiegend westlicher, maritimer Luftmassen bewirkt milde Winter mit einer relativ geringen Anzahl von Frosttagen. Die durchschnittliche Januartemperatur beträgt über 2 °C (MURL 1989), die durchschnittliche jährliche Schneebedeckung ist geringer als 5 Tage (SCHULZE 1982).
Mit einer durchschnittlichen Julitemperatur von 17-19 °C weist das Untersuchungsgebiet einen für die Bundesrepublik Deutschland mittleren Wert auf. Für das ozeanisch beeinflusste Nordrhein-Westfalen handelt es sich um eines der sommerwärmsten Gebiete (MURL 1989).

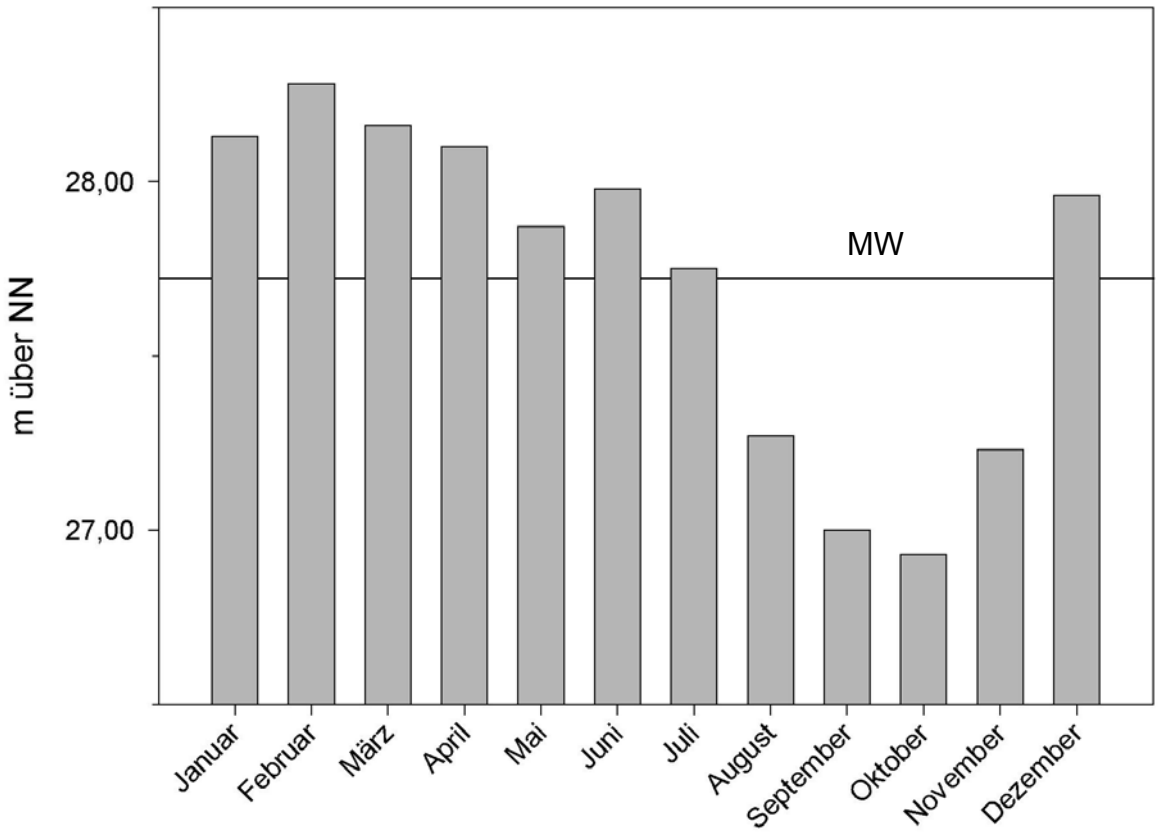


Abbildung 2/2: Durchschnittliche monatliche Wasserstände im langjährigen Mittel (1950-1999) am Pegel Düsseldorf. MW=Mittelwasserlinie.

Für die Ufervegetation sind die Wasserstandsbedingungen des Rheins maßgebend. Abbildung 2/1 zeigt die Tagesmittelwerte der Pegel Düsseldorf und Emmerich in den hydrologischen Jahren 1996-2000. (Ein hydrologisches Jahr beginnt am 1. November und endet am 31. Oktober.) Es ist ersichtlich, dass sich beide Kurven abgesehen von der Höhe über NN kaum unterscheiden. Für den gesamten Niederrhein kann also von annähernd gleichen hydrologischen Bedingungen ausgegangen werden. Für die annuelle Ufervegetation ist vor allem die Dauer der Pegelstände unterhalb der Mittelwasserlinie von Bedeutung. Oberhalb der

Mittelwasserlinie beginnen die Bestände mehrjähriger Pflanzen. Wie WISSKIRCHEN (1995b) am Mittelrhein und oberen Niederrhein feststellte, können die ersten Rohrglanzgrasbestände sogar bereits oberhalb einer Grenze von etwa 40 cm unter der Mittelwasserlinie wachsen. Im langjährigen Monatsmittel liegen die höchsten Wasserstände im Untersuchungsgebiet zwischen Januar und April. In den Monaten August bis November liegen die Wasserstände im Durchschnitt unterhalb der Mittelwasserlinie (Abb. 2/2). In einzelnen Jahren können hohe Wasserstände während der Vegetationsperiode jedoch die Entwicklung der Therophytenbestände fast völlig verhindern (vergl. Abb. 7/1 und 7/2).

2.2.2 Kartierungsmethode

Im Untersuchungsgebiet wurden die Amaranthaceae und Chenopodiaceae der Sand- und Kiesbänke erfasst und in einer Gebietskarte eingetragen. Hafenanlagen außerhalb des Rheinufers, wie der Neusser oder der Duisburger Hafen, blieben bei der Kartendarstellung unberücksichtig. Der Untersuchungszeitraum lag in den Vegetationsperioden 1997-2001. Eigene Funde älteren Datums flossen jedoch in die Betrachtungen mit ein. Es konnten bei der vorliegenden Kartierung nicht sämtliche Uferabschnitte im Untersuchungsgebiet quantitativ erfasst werden. So mussten einige Rheinuferabschnitte von der Untersuchung ausgeschlossen bleiben, die sich in privatem Besitz befinden oder aus anderen Gründen nicht zugänglich waren, wie die von der ortsansässigen Industrie abgesperrten Flächen bei Duisburg-Hochfeld. Einige Flächen, die aufgrund ihrer Geomorphologie einen geeigneten Lebensraum für annuelle Ufervegetation darstellen würden, waren durch Sommerhochwasser zum Untersuchungszeitpunkt vegetationsfrei und konnten bislang noch nicht erfasst werden. Allerdings konnte der größte Teil und die wichtigsten Abschnitte der Uferstrecke in die Kartierung eingehen, so dass durchaus allgemeine Aussagen über die Häufigkeit und den Einbürgerungsstatus der Arten getroffen werden können. Die Bestimmung wurde in kritischen Fällen mit den Bestimmungsschlüsseln von AELLEN in HEGI (1979) sowie teilweise mit spezielleren Publikationen (SAUER 1955, BRENAN 1961, CARRETERO 1979, HÜGIN jun. 1987) überprüft.

2.2.3 Kartierungsergebnisse, Herkunft, Verbreitung und Einbürgerungsstatus der neophytischen Arten

Es konnten insgesamt acht Arten aus der Familie der Amaranthaceae und 11 Arten aus der Familie der Chenopodiaceae auf den Sand- und Kiesbänken gefunden werden (Tab. 2/1, Abb. 2/3). Die Hauptvorkommen lagen dabei in erster Linie an den Gleithängen, also an den Innenbögen des Rheins, da sich hier als Folge der Sedimentation die Sande und Kiese ablagern. Die Prallhänge sind dagegen meist zum Schutz vor Erosion mit Blocksteinschüttungen und Uferwallbefestigungen verbaut, in deren Lücken vor allem Kratzbeerenbestände des Cuscuto lupuliformis-Rubetum caesii (SCHMITZ & LÖSCH 1995) zu

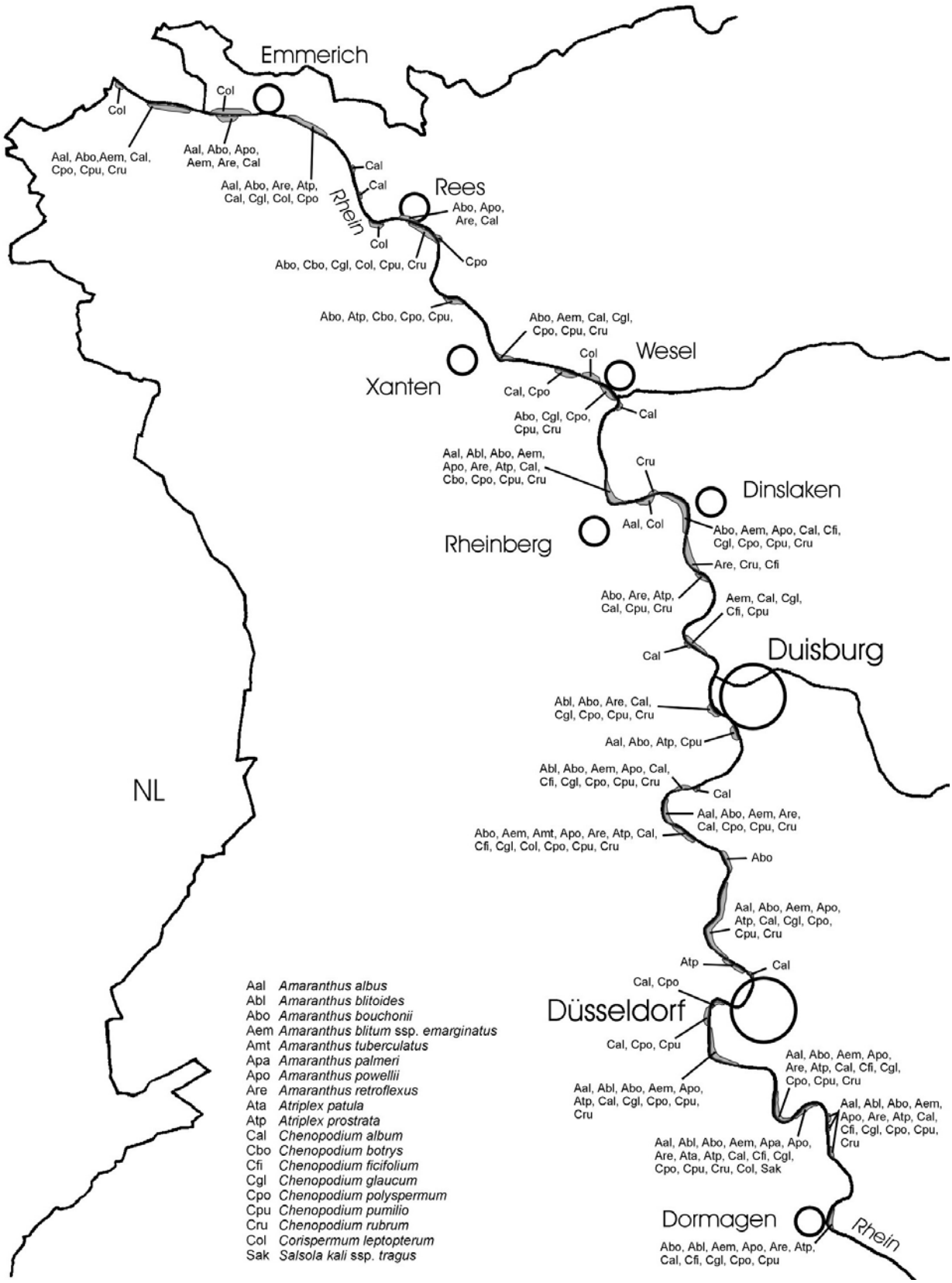


Abbildung 2/3: Fundorte der Chenopodiaceae und Amaranthaceae auf Sand- und Kiesbänken im Untersuchungsgebiet.

finden sind. Von den *Amaranthus*-Arten sind vier Arten (*A. bouchonii*[1], *A. powellii, A. blitum* ssp. *emarginatus, A. retroflexus*) häufig und regelmäßig anzutreffen. Diese vier Arten konnten an mehr als zehn Fundorten in meist hoher Individuenzahl nachgewiesen werden. Die mit Abstand häufigste Art ist hierbei *Amaranthus bouchonii*. Diese Art wächst auf nahezu jeder geeigneten Kies- oder Sandbank am Niederrhein. Zerstreut kommen *A. albus* und *A. blitoides* vor. Nur zwei Arten waren selten zu finden, die beide zur zweihäusigen Untergattung *Acnida* (L.) AELLEN gehören. Es waren dies die Arten *Amaranthus palmeri* (♂) und *A. tuberculatus* (♀) die in je einem Exemplar an je einem Fundort angetroffen wurden. Eine Übersicht der Fundorte der kartierten Arten gibt Abbildung 2/3.

Tabelle 2/1: Arten der Amaranthaceae und Chenopodiaceae in der Sand- und Kiesbankvegetation am Niederrhein, ihr Einbürgerungsstatus und ihre Häufigkeit (h = häufig, z = zerstreut, s = selten).

Art	**Status**			**Häufigkeit**
	indigen/ archäophytisch	eingebürgerter Neophyt	ephemerer Neophyt	
Amaranthus albus L.		X		z
Amaranthus blitoides S. WATSON		X		z
Am. blitum ssp. *emarginatus* (MOQ. ex ULINE & W. L. BRAY) CARRETERO et al.		X		h
Amaranthus bouchonii THELL.		X		h
Amaranthus palmeri S. WATSON			X	s
Amaranthus powellii S. WATSON		X		h
Amaranthus retroflexus L.		X		h
Amaranthus tuberculatus (MOQ.) SAUER			X	s
Atriplex patula L.	X			s
Atriplex prostrata BOUCHER ex DC.	X			h
Chenopodium album L.	X			h
Chenopodium botrys L.		X		s
Chenopodium ficifolium SM.	X			z
Chenopodium glaucum L.	X			h
Chenopodium polyspermum L.	X			h
Chenopodium pumilio R. BR.		X		h
Chenopodium rubrum L.	X			h
Corispermum leptopterum (ASCH.) ILJIN		X		z
Salsola kali ssp. *tragus* (L.) Čelak		X		s

Von den Chenopodiaceae kommen am häufigsten *Chenopodium album* und *Chenopodium polyspermum* auf den Sand- und Kiesbänken vor. Beide Arten sind einheimische Ubiquisten, die auch in anderen Lebensräumen und Biotoptypen, vor allem jedoch in Äckern zu finden sind. Ebenfalls in großer Individuenzahl und an vielen Fundorten (>10) kommen *Atriplex prostrata*, *Chenopodium glaucum*, *Chenopodium rubrum* und *Chenopodium pumilio* vor.

[1] Autorennamen siehe Tab. 2/1 u. 2/2

Letztere Art ist der einzige wirklich häufige Neophyt unter den Chenopodiaceae im Untersuchungsgebiet und kann in fast jeder geeigneten Kiesbankgesellschaft gefunden werden. Nur zerstreut, aber immer noch regelmäßig kommen der wahrscheinlich indigene *Chenopodium ficifolium* (vergl. BEHRE 1976) und der neophytische *Corispermum leptopterum* vor. Nur an drei oder weniger Fundstellen konnten die Arten *Salsola kali* ssp. *tragus*, *Chenopodium botrys* und *Atriplex patula* nachgewiesen werden. Letztere Art hat am Niederrhein ihren Verbreitungsschwerpunkt außerhalb der Rheinufer auf Ackerbrachen und städtischen Ruderalflächen, während *Salsola kali* ssp. *tragus* und *Chenopodium botrys* auch insgesamt als selten bezeichnet werden müssen.
Einige Arten der Amaranthaceae und Chenopodiaceae konnten ausschließlich epökophytisch in Häfen, an Uferbefestigungen oder in Äckern gefunden werden und besaßen keine agriophytischen Vorkommen auf den Kies- und Sandbänken. Es waren dies die Arten *Amaranthus gracilis, Amaranthus cruentus, Amaranthus spinosus, Atriplex micrantha, Bassia scoparia, Chenopodium foliosum* und *Chenopodium hybridum* (Tab. 2/2). Weitere ephemere Arten, die im Neusser Hafen von STIEGLITZ (1980, 1981) nachgewiesen worden waren, konnten nicht wiedergefunden werden. Sie sind der Vollständigkeit halber jedoch in die Gesamtübersicht (Tab. 2/3 und 2/4) mit aufgenommen worden.

Tabelle 2/2: Weitere Arten der Amaranthaceae und Chenopodiaceae, die nur außerhalb der Kies- und Sandbänke gefunden wurden (H = Häfen, U, = Uferbefestigungen, Ä = Äcker, h = häufig, z = zerstreut, s = selten).

Art	**Status**			**Häufigkeit**	**Fundort**
	indigen/ archäophytisch	eingebürgerter Neophyt	ephemerer Neophyt		
Amaranthus gracilis DESF.			X	s	H
Amaranthus cruentus L.			X	s	H
Amaranthus spinosus L.			X	s	H
Atriplex micrantha LEDEB.		X		s	U
Bassia scoparia (L.) A. J. SCOTT			X	s	H
Chenopodium foliosum ASCH.			X	s	H
Chenopodium hybridum L.	X			z	Ä

Die neophytischen Arten der Sand- und Kiesbänke werden im Folgenden nach ihrer Verbreitung und Häufigkeit im Untersuchungsgebiet charakterisiert. Die Herkunft und der Einwanderungszeitraum werden beschieben sowie eine Einschätzung des Einbürgerungsstatus vorgenommen. Angaben zum Ursprungsareal und der Ausbreitungsgeschichte stammen, sofern nicht anders angegeben, der Bearbeitung der Amaranthaceae und Chenopodiaceae von AELLEN in HEGI (1979).

2.2.3.1 *Amaranthus albus* L.

Amaranthus albus (Abb. 2/4) stammt aus dem Süden der Vereinigten Staaten und Mexiko. Die Art ist eingebürgert in Südamerika (COVAS 1941), Nordafrika (MAIRE 1962), im Nahen Osten seit 1957 (Israel) und in Mittelasien seit 1927 im westlichen Tien Schan (CARRETERO 1979) sowie in Australien. In Europa tauchte die Art zunächst in Italien auf, die ältesten Angaben stammen von 1723 aus der Toskana. Nachdem die Pflanze sich zunächst im Mittelmeerraum ausbreitete, wurde sie in Mitteleuropa um das Jahr 1880 zum ersten Mal nachgewiesen, wo sie unbeständige Vorkommen auf Verladeplätzen, auf Bahnhöfen und in Hafenanlagen und an ähnlichen Standorten bildete (ISSLER 1901, AELLEN 1959).

Abbildung 2/4: *Amaranthus albus*. Rheinufer bei Voerde-Mehrum, 04.10.2001.

Nach eigenen Beobachtungen ist *Amaranthus albus* seit den 1980er Jahren am Niederrhein regelmäßig in der annuellen Vegetation des Flussufers anzutreffen und als eingebürgert zu betrachten. Bei den aktuellen Kartierungen konnte die Art an zwölf verschiedenen Fundorten auf Kies- und Sandbänken nachgewiesen werden, wobei keine großen Artmächtigkeiten erreicht werden. Die Exemplare stehen meist vereinzelt und in größeren Abständen voneinander in den Flussufer-Pioniergesellschaften. Weitere Vorkommen befinden sich in Hafenanlagen entlang des Rheins, wie dem Neusser, dem Emmericher oder dem inzwischen im Abbau befindlichen Reeser Hafen. Darüber hinaus konnte *Amaranthus albus* 1998 bei Monheim auch in einem rheinnahen Rübenacker gefunden werden, der von der Überflutung des Rheins durch Eindeichung abgeschnitten war (vergl. Kap. 3.6, Tab. 3/4), durch die aktuelle Deichrückverlegung aber ab ca. 2002 wieder an die Aue angeschlossen sein wird. Als regelmäßiges Ackerunkraut spielt die Art aber wohl erst im Mittelmeerraum eine Rolle

(AELLEN 1959), obwohl HÜGIN jun. (1986) auch Vorkommen in Unkrautbeständen am Oberrhein beschreibt.

2.2.3.2 *Amaranthus blitoides* S. WATSON

Die Heimat von *Amaranthus blitoides* (Abb. 2/5) liegt in den westlichen bis mittleren USA bis Mexiko. Eingebürgert ist die Art in den östlichen USA und Teilen von Kanada. Weiterhin wurde *Amaranthus blitoides* eingeschleppt nach Mittelasien, Mittel-, West- und Südosteuropa (AELLEN 1959), in den Mittelmeerraum (CARRETERO 1979) und nach Nordafrika (MAIRE 1962). Nach Mitteleuropa gelangte die Art mit nordamerikanischem Saatgut (Luzerne) und Getreide. Der erste Nachweis für Mitteleuropa stammt von 1893 aus Bremen. Wenige Jahre später konnte *Amaranthus blitoides* in niederrheinischen Häfen festgestellt werden, so in Neuss (1907), Düsseldorf (1917) und Uerdingen (1925) (AELLEN 1959).

Abbildung 2/5: *Amaranthus blitoides*. Rheinufer bei Voerde-Mehrum, 04.10.2001.

Nach eigenen Beobachtungen kommt *Amaranthus blitoides* seit Beginn der 1990er Jahre regelmäßig auf den Sand- und Kiesbänken am Niederrhein vor und ist als eingebürgert zu betrachten. Bei den aktuellen Kartierungen konnte die Art an acht verschiedenen Fundorten in Flussufer-Pioniergesellschaften nachgewiesen werden. Die einzelnen Individuen wachsen meist zerstreut und in größeren Abständen voneinander. Ein weiterer aktueller Fundort befindet sich im Neusser Hafen. Als Ackerunkraut konnte *Amaranthus blitoides* in einer Rübenkultur im Monheimer Rheinbogen gefunden werden. Vorkommen in Äckern scheinen am Niederrhein jedoch eine Ausnahme zu sein. Dagegen wurde die Art am Oberrhein von HÜGIN jun. (1986) nur in Äckern und Gärten gefunden, am Flussufer kam sie dort überhaupt

nicht vor, für die wärmsten Zonen Spaniens wird vom häufigen Vorkommen als Unkraut berichtet (CARRETERO 1979). Bei allen im Untersuchungsgebiet gefundenen Exemplaren von *Amaranthus blitoides* handelt es sich um die breitblättrige var. *blitoides*. Die schmalblättrige var. *reverchoni*, die von HÜGIN jun. (1986) am Oberrhein festgestellt wurde, konnte dagegen am Niederrhein nicht nachgewiesen werden.

2.2.3.3 *Amaranthus blitum* ssp. *emarginatus* (MOQ. ex ULINE & W. L. BRAY) CARRETERO et al.

[Syn.: *Amaranthus emarginatus* MOQ. ex ULINE & W. L. BRAY, *Amaranthus lividus* var. *polygonoides* (MOQ.) THELL.]

Amaranthus blitum konnte im Untersuchungsgebiet ausschließlich in der Unterart *emarginatus* gefunden werden. Die andere Unterart *Amaranthus blitum* ssp. *blitum,* die aus dem Mittelmeerraum stammt (SILVERWOOD 1973, AELLEN 1959), ist als Archäophyt am Oberrhein verbreitet in Gartenkulturen anzutreffen (HÜGIN jun. 1986). An der Mosel konnte sie in größerer Zahl in Rebkulturen beobachtet werden. Sie meidet aber Sandböden und ist keine typische Art der Flussufer (WISSKIRCHEN 1995b). Bei den eigenen Untersuchungen am Niederrhein konnte *Amaranthus blitum* ssp. *blitum* nicht festgestellt werden.

Abbildung 2/6: *Amaranthus blitum* ssp. *emarginatus*. Rheinufer bei Voerde-Mehrum, 04.10.2001.

Häufig gefunden werden konnte jedoch *Amaranthus blitum* ssp. *emarginatus* (Abb. 2/6). Diese Unterart hat ihren Ursprung in den Tropen und Subtropen der neuen und der alten Welt, wie Brasilien, dem nördlichen Argentinien, Uruguay, Teneriffa, Madeira, Ascension, St. Helena und Java (AELLEN 1959). Möglicherweise stellt die Unterart *emarginatus* die Ausgangssippe der Unterart *blitum* dar, wobei sich letztere als reines Ackerwildkraut entweder unabhängig oder im Zusammenhang mit der Züchtung von Formen des

Gemüseamaranths entwickelt hat. Dafür spricht die Tatsache, dass die ssp. *blitum* vorwiegend in warmtemperaten bis subtropischen Gebieten mit alter Zivilisation zu finden ist, während ssp. *emarginatus* in subtropischen und tropischen Gebieten kulturunabhängig vorkommt, beide Sippen in Indien und China aber auch intermediäre Formen ausbilden (TOWNSEND 1980, WISSKIRCHEN 1995b).
Der Erstnachweis von *Amaranthus blitum* ssp. *emarginatus* für Westeuropa stammt aus dem Jahre 1822, als die Sippe in London gefunden wurde. In Deutschland tauchte die Art erstmals Ende des neunzehnten Jahrhunderts an Güterverladeplätzen und in der Nähe von Abfällen der Nahrungsmittelindustrie (Kakaoabfälle, Kaffeehülsen, Ölfrüchte) auf (AELLEN 1959).
Nach eigenen Beobachtungen ist *Amaranthus blitum* ssp. *emarginatus* seit den 1980er Jahren regelmäßig und in steigender Menge auf den niederrheinischen Sand- und Kiesbänken zu finden und kann als fest eingebürgert betrachtet werden. Bei den aktuellen Kartierungen war die Pflanze sehr häufig in der Pioniervegetation an den Flussufern zu finden. Obwohl die Exemplare meist einzeln wachsen, werden zum Teil auch größere Individuenzahlen erreicht. Bei weitem vorherrschend ist die prostrate Wuchsform, die der var. *emarginatus* (MOQ. ex ULINE & W. L. BRAY) LAMBINON entspricht. An Stellen mit höherem Nährstoffangebot können die Pflanzen jedoch auch eine leicht aufsteigende Wuchsform ausbilden. Nie hingegen wurden aufrecht wachsende und große Exemplare mit überhängenden Fruchtständen der var. *pseudogracilis* (THELL.) LAMBINON auf den Sand- und Kiesbänken gefunden. Eine Gruppe von Pflanzen, die der var. *pseudogracilis* entsprachen, wurde jedoch in einem Fall am Fuß von Straßenbäumen und in Rabatten mit Bodendeckern in der Düsseldorfer Innenstadt entdeckt.

2.2.3.4 *Amaranthus bouchonii* THELL. [Syn.: *Amaranthus hybridus* ssp. *bouchonii* (THELL.) O. BOLÒS & VIGO]

Amaranthus bouchonii (Abb. 2/7) gehört zum Verwandtschaftskreis des *Amaranthus hybridus* agg. und ist recht nahe mit *Amaranthus powellii* verwandt, von dem er sich jedoch leicht an den sich nicht durch eine Naht öffnenden Früchten und die geringere Samengröße unterscheiden lässt. Der Ursprung von *Amaranthus bouchonii* ist unklar. Die Art ist vermutlich in Europa entstanden. Sichere Vorkommen außerhalb Europas sind jedenfalls nicht bekannt. Der erste Nachweis dieser Art stammt aus dem Jahre 1925 aus Bordeaux. Von da aus breitete sich die Art sehr schnell aus und wurde bereits in den 1930er Jahren bei Dresden festgestellt (AELLEN 1959). *Amaranthus bouchonii* etablierte sich in Deutschland, der Schweiz (AELLEN 1959) und Frankreich (JOVET 1940), weitere Nachweise stammen aus Großbritannien (BRENAN 1961), Polen (FREY 1974), Italien (CACCIATO 1966) und Spanien (GALIANO & VALDÉS 1972, VIGO 1974).
WISSKIRCHEN (1995b) vermutet einen Selektionsvorteil in den geschlossen bleibenden Früchten gegenüber den Deckelkapseln von *Amaranthus powellii*, die es dieser Mutation ermöglichte, sich als neue Art zu etablieren und auszubreiten. Dabei impliziert er, dass die

rasche Ausbreitung entlang der Flüsse auf die besonders schwimmfähigen Früchte von *Amaranthus bouchonii* zurückzuführen ist. Eigene Experimente mit der Schwimmfähigkeit der Diasporen (siehe Kapitel 6.2) zeigten jedoch, dass die durchschnittliche Schwimmfähigkeit der Früchte dieser Art vergleichsweise kurz ist. Sie unterschreitet mit einer Halbwertszeit von 1,4 Tagen (50% der Früchte sind nach 1,4 Tagen in Wasser untergegangen) sogar noch die Schwimmfähigkeit der Samen von *Amaranthus powellii* (Halbwertszeit 2,1 Tage). Auch im Vergleich mit der Schwimmfähigkeit der Diasporen anderer Arten des Flussufers entspricht dies einer eher geringen Schwimmfähigkeit.

Abbildung 2/7:
Amaranthus bouchonii. Rheinufer bei Düsseldorf-Himmelgeist, November 1995.

Während *Amaranthus bouchonii* in Vegetationsaufnahmen am Rheinufer aus den 1970er Jahren noch kaum eine Rolle spielt (LOHMEYER 1970), beschreibt HÜGIN (1986) für den Oberrhein *Amaranthus bouchonii* bereits als eine weitaus häufigere Art als für dieses Gebiet bislang angegeben wurde. In den Vegetationsaufnahmen von LOHMEYER & SUKOPP (1992) und WISSKIRCHEN (1995b) vom Ufer des Mittel- und oberen Niederrheins erreicht die Art bereits hohe Stetigkeiten.

Nach eigenen Beobachtungen konnte sich *Amaranthus bouchonii* im Verlauf der 1980er Jahre auf den Sand- und Kiesbänken des Niederrheins rasant ausbreiten. Die Art ist seit dieser Zeit fest eingebürgert und typischer Bestandteil der Flussufer-Pioniergesellschaften. Bei den aktuellen Kartierungen konnte die Art auf fast jedem geeigneten Standort des Untersuchungsgebietes festgestellt werden. Damit hat sich *Amaranthus bouchonii* am Niederrhein zur mit Abstand häufigsten Art der Gattung entwickelt. Sie übertrifft inzwischen auch bei weitem die Häufigkeit der bekanntesten und am längsten in Deutschland eingebürgerten Art *Amaranthus retroflexus*. Die Exemplare von *Amaranthus bouchonii* wachsen oft in großen, herdenartigen Beständen und sind für die Pionierfluren am Flussufer inzwischen vielfach aspektbildend. In Äckern der Aue kommt die Art darüber hinaus regelmäßig als Ackerwildkraut vor und kann an diesen Standorten aufgrund der guten Nährstoffversorgung übermannshoch werden. Weitere typische Standorte sind am Niederrhein aber nach wie vor auch Häfen und Güterumschlagsplätze sowie sonstige Uferbefestigungen.

2.2.3.5 *Amaranthus palmeri* S. WATSON

Amaranthus palmeri (Abb. 2/8) stammt aus den südwestlichen Staaten der USA und Mexiko (SAUER 1955). Die Art wurde vermutlich mit nordamerikanischer Baumwolle nach Europa eingeschleppt, wo sie erstmals 1921 in der Schweiz beobachtet wurde (AELLEN 1959). Weitere Nachweise stammen aus Österreich, Frankreich, Schweden (AELLEN 1959), aus Großbritannien (BRENAN 1961), den Niederlanden (VAN DER MIJDEN 1996) und der Tschechoslowakei (JEHLIK 1973). In Deutschland wurden Vorkommen von *Amaranthus palmeri* erstmals in den 1950er Jahren nachgewiesen, wobei es sich um adventive Vorkommen auf Baumwollabfällen in Baden-Württemberg und um den Mannheimer Hafen handelte. STIEGLITZ (1980, 1981) beschrieb die Art aus dem Neusser Hafen.
Ein eigener älterer Fund von *Amaranthus palmeri* am Niederrhein stammt aus dem Hafen von Rees, wo die Art 1983 in einem Exemplar gefunden werden konnte. Bei den aktuellen Untersuchungen konnte eine Einzelpflanze in der Flussufer-Pioniervegetation auf einer Sandbank bei Dormagen-Zons gefunden werden. Dabei handelt es sich der Kenntnis des Autors nach um den einzigen Nachweis von *Amaranthus palmeri* in einem natürlichen Lebensraum, das heißt weitgehend außerhalb von anthropogen beeinflussten Standortfaktoren. Dennoch war auch dieses Vorkommen genau wie alle anderen bisherigen Nachweise in Europa nur ephemerer Natur. Dies liegt in diesem Falle sicher weniger an den klimatischen Faktoren, die die Ausbreitung von *Amaranthus palmeri* behindern, sondern vielmehr an der Tatsache, dass die Art zur zweihäusigen Untergattung *Acnida* (L.) AELLEN gehört. Bei den beiden vom Autor am Niederrhein gefundenen Exemplaren handelte es sich in beiden Fällen um männliche Pflanzen, die ohne die passende weibliche Pflanze gar nicht die Möglichkeit hatten, sich zu vermehren und auszubreiten. Die einzige andere zweihäusige *Amaranthus*-Art, die bei den aktuellen Kartierungen gefunden werden konnte, war

Amaranthus tuberculatus, für die gleichfalls das Problem des Partnermangels eine Vermehrungsbarriere darstellt.

Abbildung 2/8:
Amaranthus palmeri ♂. Herbarbeleg vom Rheinufer im Zonser Grind bei Dormagen-Stürzelberg, 31.10.1995.

2.2.3.6 *Amaranthus powellii* S. WATSON [Syn.: *Amaranthus chlorostachys* auct. non WILLD. s. str., *Amaranthus hybridus* var. *pseudoretroflexus* (THELL.) CARRETERO]

Die Heimat von *Amaranthus powellii* (Abb. 2/9) liegt in den südlichen Staaten der USA und in Mexiko (AELLEN 1959). Die Art breitete sich zunächst um 1900 als Ackerunkraut in die östlichen Staaten der USA aus, wo sie sich um 1940 zu einer häufigen und problematischen Pflanze entwickelte (SAUER 1967). In Deutschland wurde *Amaranthus powellii* erstmals 1889 im Hafen von Mannheim und Ludwigshafen beobachtet. Weitere Funde wurden berichtet aus ganz Deutschland (AELLEN 1959), Groß-Britannien (BRENAN 1961), Belgien (KLOOS 1959), Polen (FREY 1974), Ungarn (PRISZTER 1953), Italien (CACCIATO 1966), Frankreich und Spanien (CARRETERO 1979). HÜGIN jun. (1986) gibt *Amaranthus powellii* zwar als häufige Art der Äcker am Oberrhein an, stellte jedoch keine Vorkommen am Rheinufer fest. In Vegetationsaufnahmen aus dem Jahr 1989 von LOHMEYER UND SUKOPP (1992) kommt *Amaranthus powellii* im Polygono-Chenopodietum am Mittelrhein vor, während die Art in

Vegetationsaufnahmen der selben Autoren aus dem Jahr 1964 noch fehlt. Auch WISSKIRCHEN (1995b) stellte *Amaranthus powellii* am Mittel- und oberen Niederrhein als Element der Ufergesellschaften fest.

Abbildung 2/9:
Amaranthus powellii. Rheinufer bei Düsseldorf-Himmelgeist, November 1995.

Nach eigenen Beobachtungen konnte sich *Amaranthus powellii* im Lauf der 1980er Jahre auf den Kies- und Sandbänken des Niederrheins stark ausbreiten und ist im Untersuchungsgebiet fest eingebürgert. Bei den aktuellen Kartierungen am Rheinufer konnte die Art als häufiges und typisches Element der Flussufer-Pioniervegetation festgestellt werden. Allerdings ist *Amaranthus powellii* wesentlich seltener als der verwandte *Amaranthus bouchonii* und erreicht auch nie so große Abundanzen wie letzterer. Weitere Vorkommen befinden sich in rheinnahen Ackerrändern, wo die Pflanzen bei guter Nährstoffversorgung Höhen von über zwei Metern erreichen können. Auch in Häfen und in den Ritzen von Uferbefestigungen kann man *Amaranthus powellii* am Niederrhein weiterhin finden.

2.2.3.7 *Amaranthus retroflexus* L.

Amaranthus retroflexus (Abb. 2/10) stammt aus den zentralen und östlichen USA, den angrenzenden Regionen Südostkanadas und Nordostmexikos (SAUER 1967). THELLUNG (1914) vermutet die Einschleppung nach Europa durch LINNÉ, der die Art um 1750 im botanischen Garten von Uppsala kultivierte. In Westeuropa trat die Art subspontan erstmals 1783 in Paris auf und breitete sich ab ca. 1800 rasch über weite Teile Europas aus (PRISZTER 1951). Die ersten Nachweise für Deutschland stammen aus dem Jahr 1815, danach häufen sich die Fundmeldungen derart (THELLUNG 1914, AELLEN 1959), dass von einer Einbürgerung schon in den 1820er Jahren ausgegangen werden kann. Inzwischen ist *Amaranthus retroflexus* zu einem weltweit verbreiteten Ubiquisten geworden, der die warmen und gemäßigten Regionen aller Kontinente besiedelt (AELLEN 1959). In Deutschland ist die Art damit die am längsten eingebürgerte und bekannteste *Amaranthus*-Art.

Abbildung 2/10:
Amaranthus retroflexus. Acker im Monheimer Rheinbogen, 25.09.1998.

Für das Gebiet des Oberrheins beschreibt HÜGIN jun. (1986) *Amaranthus retroflexus* als häufigste Art der Gattung, die dort jedoch nur in Äckern, auf Ruderalstellen und ähnlichen anthropogenen Standorten wächst, am Rheinufer dagegen völlig fehlt. Auch von WISSKIRCHEN (1995b) wird die Art für das Ufer des Mittel- und oberen Niederrheins als

selten angegeben, in seinen Vegetationsaufnahmen des Polygono-Chenopodietums fehlt die Art völlig. In anderen Vegetationsaufnahmen derselben Gesellschaft vom Mittelrhein erreicht *Amaranthus retroflexus* jedoch recht hohe Stetigkeiten zwischen II und IV (LOHMEIER 1970, LOHMEIER & SUKOPP (1992).
Die eigenen Kartierungsergebnisse zeigen, dass *Amaranthus retroflexus* am Niederrhein eine fest eingebürgerte und häufige Art der Kies- und Sandbänke ist. Allerdings steht sie meist vereinzelt und nie in so großen Mengen wie *Amaranthus bouchonii* in den Flussufer-Pioniergesellschaften. In ihrer Häufigkeit entspricht sie ungefähr *Amaranthus powellii* oder *Atriplex prostrata*. Andere typische Standorte von *Amaranthus retroflexus* sind weiterhin Häfen und Uferbefestigungen, sowie Äcker und Ruderalstellen auch außerhalb der Rheinaue.

2.2.3.8 *Amaranthus tuberculatus* (MOQ.) SAUER

Amaranthus tuberculatus (Abb. 2/11) gehört zur zweihäusigen Untergattung *Acnida.* Die Heimat der Art liegt in den nordöstlichen Staaten der USA und angrenzender Teile Kanadas sowie im Gebiet des Mississippi, wo sie vorzugsweise die trockengefallenen Uferränder von Still- und Fließgewässern besiedelt. Daneben tritt sie hin und wieder als Pionierpflanze an Straßenrändern, Äcker und Ruderalflächen auf (SAUER 1955).
Die einzigen bislang bekannten Funde aus Europa stammen aus der Steiermark, Österreich. Dort wurde *Amaranthus tuberculatus* 1949 und 1958 auf dem Verschiebebahnhof in Graz in männlichen und weiblichen Exemplaren gefunden, desweiteren 1952 an einem Straßenrand nahe dem Ostbahnhof und 1955 auf einem Müllabladeplatz (alle Funde von H. MELZER in: AELLEN 1959).
Bei den eigenen Untersuchungen konnte 1999 ein weibliches Exemplar von *Amaranthus tuberculatus* am Rheinufer bei Meerbusch-Nierst, Kreis Neuss, gefunden werden. Die Pflanze stand auf einer Sandbank in Höhe von Stromkilometer 759,4. Sie wuchs am Rande einer Flussknöterich-Gesellschaft (Polygono brittingeri-Chenopodietum rubri) neben anderen Pionierarten der Flussufer, darunter zahlreiche weitere Neophyten wie *Amaranthus bouchonii, Amaranthus retroflexus, Amaranthus powellii, Datura stramonium, Lycopersicon esculentum, Chenopodium pumilio* und *Solanum physalifolium* (vergl. Tab. 3/1, Aufn. 13). Das Exemplar hatte eine Höhe von ca. 75 cm und begann zum Zeitpunkt des Fundes am 24. September erst gerade zu blühen, während *Amaranthus bouchonii* und *Amaranthus powellii* schon erste Früchte ausgebildet hatten. Ein wiederholtes Aufsuchen des Fundortes zeigte, dass die Pflanze bis spät in den November hinein blühte, ohne dass jedoch reife Früchte ausgebildet wurden. In Ermangelung eines männlichen Bestäubungspartners konnte die Pflanze nur vereinzelte und völlig verkümmerte Samen zeitigen.
Die Tatsache, dass bei den zweihäusigen Arten immer mindestens ein Exemplar jeden Geschlechtes auftreten muss, damit eine Fortpflanzung gewährleistet ist, stellt für diese Gruppe sicher ein Ausbreitungshemmnis dar. Vom Klima entspräche Mitteleuropa nämlich durchaus den heimatlichen Bedingungen von *Amaranthus tuberculatus*. Käme es zu einer

gleichzeitigen Ansiedlung von Exemplaren beiderlei Geschlechts, wäre es durchaus vorstellbar, dass sich sowohl *Amaranthus tuberculatus* als auch der ebenfalls zweihäusige *Amaranthus palmeri* am Rheinufer einbürgern könnten.

Abbildung 2/11:
Amaranthus tuberculatus ♀. Rheinufer bei Meerbusch-Nierst, 15.11.1999.

2.2.3.9 *Chenopodium botrys* L.

Chenopodium botrys (Abb. 2/12) ist einheimisch im Mittelmeerraum, Nord- und Nordwestafrika, Rumänien und Ungarn, sowie in Südwest- und Zentralasien bis nach China (AELLEN 1960-1961). Neophytische Vorkommen besitzt die Pflanze in ganz Nordamerika (JALAS & SUOMINEN 1980). In West- und Mitteleuropa sind etliche teils eingebürgerte, teils ephemere Vorkommen bekannt. In Frankreich besiedelt *Chenopodium botrys* die Ufer von Allier, Loire und Cher (GAGNEPAIN 1900, HAGENE 1937, DESCHATRES 1987, WISSKIRCHEN 1995b), aus der Schweiz sind Vorkommen an heißen, steinigen Südabhängen im Wallis beschrieben (AELLEN 1960-1961). In Deutschland liegen Meldungen vor allem von Industrie- und Trümmerschutt sowie Ruderalflächen vor, so aus der Berliner Innenstadt (SUKOPP 1971), dem Ruhrgebiet (DETTMAR 1989), Schutthalden bei Leipzig (AELLEN 1960-1961) und

sandigen Ruderalflächen bei Rheinau in Baden (WISSKIRCHEN 1995b). Aus den Niederlanden wird die Art neben ruderalen Vorkommen auch von Flussufern beschrieben (VAN DER MIJDEN 1996).

Abbildung 2/12:
Chenopodium botrys. Rheinufer bei Voerde-Mehrum, 04.10.2001.

Bei den eigenen Untersuchungen am Niederrhein konnte *Chenopodium botrys* an zwei Fundorten auf der linken Rheinseite südöstlich von Rees sowie an einem dritten Fundort rechtrheinisch bei Voerde-Mehrum gefunden werden. Die Art wächst an diesen Fundstellen in ausgedehnten, jedoch sehr lückigen Beständen auf den Sandbänken in der annuellen Pionierpflanzenvegetation des Rheinufers. *Chenopodium botrys* ist zumindest südlich von Rees als eingebürgert zu betrachten, da die Bestände seit über mehr als sieben Jahre stabil an denselben Fundorten wachsen und dabei eine leichte Ausbreitungstendenz zeigen.

2.2.3.10 *Chenopodium pumilio* R. BR.

Chenopodium pumilio (Abb. 2/13) ist beheimatet in Australien und Tasmanien. Eingebürgert ist die Art in vielen klimatisch ähnlichen Gebieten, so in Südafrika und verschiedenen Bundesstaaten der USA. Nach Europa ist *Chenopodium pumilio* mit der Einfuhr von

Rohwolle gelangt und konnte in Frankreich, England, Schottland, Belgien, den Niederlanden Schweden, Tschechien und Ungarn nachgewiesen worden (AELLEN 1960-61, JALAS & SUOMINEN 1980).

Abbildung 2/13: *Chenopodium pumilio*. Rheinufer Zonser Grind bei Dormagen-Stürzelberg, 30.09.2001.

Nach eigenen Beobachtungen hat sich *Chenopodium pumilio* gegen Ende der 1980er Jahre zunehmend auf den Kies- und Sandbänken am Niederrhein ausgebreitet und ist dort seit diesem Zeitraum als eingebürgert zu betrachten. Inzwischen ist *Chenopodium pumilio* der mit Abstand häufigste Neophyt aus der Familie der Chenopodiaceae im Untersuchungsgebiet. Bei den aktuellen Kartierungen konnte die Art auf fast jedem geeigneten Standort am Rheinufer gefunden werden und ist damit typischer und steter Bestandteil der Flussufer-Pioniervegetation. Die Häufigkeit ist vergleichbar mit der von *Amaranthus bouchonii*, allerdings scheint *Chenopodium pumilio* noch stärker an Flussufer gebunden zu sein und konnte nicht in Äckern gefunden werden. Der Australische Gänsefuß kann inzwischen als regionale Charakterart der Flussknöterichgesellschaft am Niederrhein betrachtet werden (vergl. Kap. 3.3).

Interessanterweise scheint *Chenopodium pumilio* am Mittelrhein bislang nicht häufig zu sein, zumindest tauchte die Art in den Vegetationsaufnahmen dortiger Bestände des Polygono-Chenopodietums weder bei LOHMEYER & SUKOPP (1992) noch bei WISSKIRCHEN (1995b) auf. Dass die Pflanze von den genannten Autoren einfach nur übersehen wurde, kann wohl ausgeschlossen werden.

2.2.3.11 *Corispermum leptopterum* (ASCH.) ILJIN

Das Hauptverbreitungsgebiet der Gattung *Corispermum* ist das kontinentale Eurasien (KÖCK 1986). Neophytische Vorkommen einzelner Arten (*Corispermum hyssopifolium, C. nitidum, C. orientale*) werden für den Nordamerikanischen Kontinent berichtet (MAIHLE & BLACKWELL 1978). *Corispermum leptopterum* (Abb. 2/14) ist eine Art, die vermutlich in Mitteleuropa neu entstanden ist (LOHMEYER & SUKOPP 1992). Sie steht dem Formenkreis des osteuropäischen *Corispermum hyssopifolium* nahe. Diese Gruppe ist noch in voller evolutiver Entwicklung begriffen (KÖCK 1986, SUKOPP 1976). *Corispermum hyssopifolium* s. str. selbst wurde allerdings noch nicht in Deutschland nachgewiesen. Die Einteilung der mitteleuropäischen Sippen bearbeitete ILJIN (1929).

Abbildung 2/14: *Corispermum leptopterum*. Rheinufer Zonser Grind bei Dormagen-Stürzelberg, 30.09.2001.

Die Vorkommen von *Corispermum leptopterum* erstrecken sich über Frankreich, Belgien, die Niederlande, Deutschland, Österreich und Ungarn (AELLEN 1960-61, JALAS & SUOMINEN 1980, VAN DER MIJDEN 1996). Die ersten Nachweise von *Corispermum leptopterum* in Deutschland wurden 1849 im Oberrheinischen Dünengebiet gemacht. Es wird angenommen, dass sich die Art dort aus absichtlich ausgesäten Samen von *Corispermum hyssopifolium*

entwickelt hat. Die ersten Funde wurden zunächst unter dem Namen *Corispermum hyssopifolium* ssp. *membranaceum* publiziert. Seit 1912 wächst *Corispermum leptopterum* im Mainzer Sand bei Gonsenheim (AELLEN 1960-61). Die im Zuge der Ausbreitung gemeldeten Standorte sind in der Regel Bahnhöfe, Häfen, Ruderalflächen, Dünen, Kiesverladeplätze und Flussufer (AELLEN 1960-61, KRISCH 1987, KÖCK 1988). Nach Berichten von BONTE (1930) und SCHEUERMANN (1937) kann *Corispermum leptopterum* seit den 1920er Jahren am Niederrhein als eingebürgert betrachtet werden.
Bei den aktuellen Kartierungen konnte *Corispermum leptopterum* an neun verschiedenen Fundorten in der Flussufervegetation des Niederrheins nachgewiesen werden. Die Pflanzen wachsen meist vereinzelt oder in kleineren Gruppen. Nur an wenigen Stellen werden größere Bestände erreicht, wie im Zonser Grind bei Dormagen oder der Spei bei Meerbusch. Die Art wächst in enger Nachbarschaft zum Polygono-Chenopodietum auf trockeneren und höher gelegenen Sandbänken. *Corispermum leptopterum* ist einer der wenigen Steppenroller in unserer Vegetation. Die Pflanzen lösen sich im Herbst an einer Sollbruchstelle vom Boden ab, scheinen aber aufgrund ihrer flach-elliptischen Form und in Ermangelung ausreichenden Windes hierzulande nicht allzu weit zu rollen, und liegen oft mit der Oberseite nach unten in der Nähe der Wuchsstelle. Neben den Beständen am Flussufer konnten auch einzelne Funde in Hafenanlagen gemacht werden. Als Ackerbegleitpflanze scheint *Corispermum leptopterum* nicht vorzukommen.

2.2.3.12 *Salsola kali* ssp. *tragus* (L.) Čelak [Syn.: *Salsola kali* ssp. *ruthenica* SOÓ, *Salsola tragus,* ssp. *iberica* SENNEN & PAU]

Das Areal von *Salsola kali* s.l. erstreckt sich von Südosteuropa über den Nahen Osten und Mittelasien bis in die kontinentalgemäßigten Regionen Ostasiens. Ferner besiedelt die Art saumartig die europäischen Küsten sowie vereinzelte sandige Stellen im Binnenland (MEUSEL et al. 1965). Die Vorkommen in Nordamerika sind wahrscheinlich nicht indigen, weiterhin kommt die Art als Neophyt in Australien, Neuseeland und Südafrika vor (HULTÉN & FRIES 1986). Bei der herkömmlichen Gliederung der Art (AELLEN 1960-61) werden drei Unterarten unterschieden, wovon die ssp. *kali* vorwiegend die Küsten von Nordsee, südlicher Ostsee, Atlantik und Mittelmeer besiedelt. Die ssp. *tragus* kommt an den Küsten des Mittelmeeres und Schwarzen Meeres vor, während die Vorkommen im asiatischen und europäischen Binnenland der ssp. *ruthenica* zugeschrieben werden. WISSKIRCHEN & HAEUPLER (1998) folgen der Auffassung von RILKE & REIMANN (1996), nach der die Unterarten *tragus* und *ruthenica* nicht ausreichend morphologisch zu trennen und stark modifikativ beeinflusst sind. Beide werden daher als Synonyme gewertet. Dem älteren Namen *tragus* gebührt dabei Priorität, so dass nunmehr auch die binnenländischen Populationen mit diesem Namen belegt werden.
Im europäischen Binnenland ist *Salsola kali* ssp. *tragus* (Abb. 2/15) von Frankreich über Deutschland und Polen bis nach Russland verbreitet (JALAS & SUOMINEN 1980). Die älteste

Angabe der Pflanze für Deutschland stammt aus dem Jahre 1812, wo die Pflanze im Sanddünengebiet von Schwetzingen beobachtet wurde. Allerdings wurde die Pflanze dort vermutlich angesalbt (GMELIN 1926). In der Oberrheinischen Tiefebene ist die Art schon seit Mitte des 19. Jahrhunderts in Sanddünen eingebürgert. Eingeschleppt wird die Pflanze mit Getreide, Wolle und Südfrüchten. Adventive Vorkommen werden von Lagerplätzen, Kehrichtstellen und Trümmerschutt berichtet. In Niederösterreich und dem Burgenland wächst die Sippe auf sandigen Steppen und sandigem Ödland (AELLEN 1960-61), in den Niederlanden auf Binnendünen und sandigen Industrieflächen (VAN DER MIJDEN 1996).

Abbildung 2/15: *Salsola kali* ssp. *tragus* (= ssp. *ruthenica*). Herbarbeleg vom Rheinufer im Zonser Grind bei Dormagen-Stürzelberg, 12.10.1993.

Bei den aktuellen Kartierungen konnte *Salsola kali* ssp. *tragus* lediglich an einer Stelle gefunden werden. Der Fundort liegt auf einer höher gelegenen, sandigen Stelle am Flussufer im Zonser Grind bei Dormagen. Von derselben Stelle wurde das Salzkraut bereits für das Jahr 1963 beschrieben (KNÖRZER 1964). Dennoch scheint das dortige Vorkommen von recht unbeständiger Natur zu sein. Beim gezielten Aufsuchen des Fundortes über mehrere Jahre konnte die Sippe nur in zwei von sieben Beobachtungsjahren gefunden werden. Weitere, ältere Einzelfunde am Niederrhein sind bei SCHUMACHER (1995) für das Rheinufer bei Wesel, Duisburg und Meerbusch verzeichnet. Neben *Corispermum leptopterum* und *Amaranthus albus* ist *Salsola kali* einer der wenigen Steppenroller in unserer Flora. Am Fundort Zonser Grind wuchsen alle drei Arten in unmittelbarer Nachbarschaft.

2.2.4 Diskussion

Für adventive Pflanzenarten stellen die klimatischen Bedingungen im Einwanderungsland oft die entscheidende Ausbreitungsbarriere dar. Am Niederrhein haben sich bislang sechs *Amaranthus*-Arten einbürgern können (Tab. 2/3).

Tabelle 2/3: Herkunft und Einbürgerung der *Amaranthus*-Arten am Niederrhein.

Art	Heimat	Klima des Herkunftsgebietes			Erstnachweis in Mitteleuropa	eingebürgert am Niederrhein seit (ca.)
		temp.	merid./ subtrop.	tropisch		
eingebürgert, häufig:						
Amaranthus retroflexus	N-Am. (Zentr. u. östl. USA, Kanada, NO-Mexiko)	X	X		1815	1820er
Amaranthus powellii/ Amaranthus bouchonii	südl. N-Am. (S der USA, Mexiko)		X		1889	1980er
Amaranthus blitum ssp.*emarginatus*	S-Am (Bras., N-Arg, Urug.), Madeira, Teneriffa, Ascension, Java		X	X	1889	1980er
eingebürgert, zerstreut:						
Amaranthus blitoides	westl. u. mittl. USA bis Mexiko		X		1893	1990er
Amaranthus albus	südl. USA, Mexiko		X		1880	1980er
ephemer auf Kiesbänken:						
Amaranthus tuberculatus	östl. Nordamerika, Mississippi	X	X		1949	-
Amaranthus palmeri	Südwestl. USA bis Mexiko		X		1921	-
ephemer in Häfen:						
Amaranthus graecizans	Mittelmeergebiet		X		1889	- (eingebürgert am Oberrhein)
Amaranthus deflexus	S-Am. (Arg., S-Bras., Chile, Peru, Uruguay)		X	X	? (im Mittelmeer-raum seit ca. 1800)	-
Amaranthus gracilis	subtrop. u. trop. Amerika		X	X	1888	-
Amaranthus spinosus	S-Am., südl. N-Am. ?		X	X	1892	-
Amaranthus quitensis	subtrop. u. trop. S-Am.		X	X	1889	-
Amaranthus patulus	subtrop. u. trop. Am.		X	X	1872	-
Amaranthus dubius	trop. Am. (SW-Mexiko, Yucatan, Venezuela, Surinam, W-Indien)			X	1893	-
Amaranthus tricolor	trop. Asien			X	1873	-
Amaranthus cruentus	? (kult. aus *A. hybridus* agg. ?)				?	-

Der aus den gemäßigten bis meridionalen Breiten Nordamerikas stammende *Amaranthus retroflexus* konnte sich fast unmittelbar nach seiner ersten Einschleppung Anfang des 19.

Jahrhunderts in Europa einbürgern. Fünf weiteren Arten (*Amaranthus albus, A. blitoides, A. powellii, A. bouchonii* und *A. blitum* ssp. *emarginatus*), die vorwiegend aus meridionalen bis subtropischen Regionen Amerikas stammen, gelang die feste Einbürgerung in Europa trotz durchschnittlicher Erstankunft im 19. Jahrhundert erst zirka hundert Jahre später in den 1980er bis 1990er Jahren. Weitere thermophile Arten mit subtropischer bis tropischer Verbreitung tauchten bis heute nur ephemer in Häfen auf.
Die einzige gefundene *Amaranthus*-Art, die aus Regionen Nordamerikas mit temperatem Klima stammt und trotzdem in Mitteleuropa nur ephemer vorkommt, ist die zweihäusige Art *Amaranthus tuberculatus*, bei der der Mangel an geeigneten Geschlechtspartnern die hauptsächliche Etablierungsbarriere darstellen dürfte. Dasselbe gilt für die gleichfalls diözische, jedoch meridionale Art *A. palmeri*, die hierzulande ebenso in der Regel keinen Befruchtungspartner findet. Obwohl das Klima in Mitteleuropa für beide Arten geeignet sein dürfte, ist es also für die diözischen Arten schwieriger, sich einzubürgern als für die monözischen.
Ob die Einbürgerungswelle von fünf *Amaranthus*-Arten in den 1980er bis 1990er Jahren als direkte Folge einer Erwärmung des Klimas in Mitteleuropas zu sehen ist, kann an dieser Stelle sicher nicht abschließend beantwortet werden. Dennoch ist davon auszugehen, dass eine Erhöhung der Durchschnittstemperatur (vergl. Abb. 8/5) und die damit verbundene Verlängerung der Vegetationsperiode auch in Zukunft sicherlich die Einbürgerung weiterer Adventivarten fördern könnte.

Von den Gänsefußgewächsen sind am Niederrhein vier neophytische Arten als eingebürgert zu betrachten (Tab. 2/4). Der überaus häufige *Chenopodium pumilio* und der bislang noch recht seltene *Chenopodium botrys* stammen aus Gebieten mit meridionalem bis subtropischen Klima, während der zerstreut vorkommende *Corispermum leptopterum* in Mitteleuropa als Art neu entstanden ist und aus dem Verwandtschaftskreis der submeridionalen *Corispermum hyssopifolium* stammt. An der Schwelle zur Einbürgerung steht die Art *Salsola kali* ssp. *tragus,* die hin und wieder auf den Sand- und Kiesbänken am Niederrhein angetroffen werden kann. Andere neophytische Arten konnten bislang nur in Häfen und an Uferbefestigungen beobachtet werden. Es waren dies bei den aktuellen Kartierungen *Bassia scoparia* (L.) A. J. SCOTT (= *Kochia scoparia* (L.) SCHRAD.), *Atriplex micrantha* LEDEB. (= *Atriplex heterosperma* BUNGE) sowie *Chenopodium foliosum* ASCH. Alle drei Arten stammen ebenfalls aus Regionen mit meridionalem Klima, allerdings meist mit kontinentalklimatischem Einfluss. *Bassia scoparia* und *Chenopodium foliosum* wurden als Ephemerophyten im Neusser Hafen festgestellt. *Bassia scoparia* war an diesem Fundort auch schon zwanzig Jahre vorher von STIEGLITZ (1980, 1981) gefunden worden. Besonderes Augenmerk ist auf *Atriplex micrantha* zu richten. Bei den aktuellen Kartierungen konnte diese Art an der Uferbefestigung bei der Salzverladestelle der Solvay-Werke in Rheinberg-Ossenberg gefunden werden. Ein weiteres Vorkommen konnte im Jahr 2001 auf dem Mittelstreifen einer Düsseldorfer Schnellstraße beobachtet werden. *Atriplex micrantha*, der

sich bislang auch schon auf streusalzbeeinflussten Autobahnmittelstreifen in Hessen und Niedersachsen ausbreiten konnte (SCHNEDLER & BÖNSEL 1989, 1990, GRIESE 1999), bildet an der Elbe inzwischen auch agriophytische Vorkommen (BELDE et al. 1995). Gleiches wäre für das Rheinufer in Zukunft durchaus vorstellbar. Hier bleibt allerdings abzuwarten, ob sich *Atriplex micrantha* trotz seiner subkontinentalen Herkunft dauerhaft im subozeanischen Klima des Niederrheins etablieren kann.

Tabelle 2/4: Herkunft und Einbürgerung der neophytischen Chenopodiaceae am Niederrhein.

Art	**Heimat**	**Klima des Herkunftsgebietes**			**Erstnachweis in Mitteleuropa**	**eingebürgert am Niederrhein seit (ca.)**
		temp.	merid./ subtrop.	tropisch		
eingebürgert auf Kies- und Sandbänken, häufig:						
Chenopodium pumilio	Tasmanien, Australien		X		1891	Ende 1980er-Anfang 1990er
eingebürgert auf Kies- und Sandbänken, zerstreut:						
Corispermum leptopterum	in Mitteleuropa entstanden		-		1849	1920er
eingebürgert auf Kies- und Sandbänken, selten:						
Chenopodium botrys	S-Amerika		X		1922	Anfang-Mitte 1990er
Salsola kali ssp. *tragus*	SO-Europa, Zentralasien		X		1812	?
ephemer in Häfen und an Uferbefestigungen:						
Chenopodium foliosum	Gebirge SW- u. SO-Europas, N-Afrikas, u. M-Asiens		X		1910	-
Bassia scoparia	SO-Europa, M-Asien		X			-
Atriplex micrantha	SO-Europa, Kaukasus, Persien, Turkestan		X		1934	-

3 Die soziologische Einnischung der untersuchten Arten

3.1 Einleitung

Bei der Erschließung neuer Länder und Kontinente durch Neophyten finden diese Arten in der Regel dort nicht nur andere klimatische und geomorphologische Bedingungen vor als in ihrer Heimat, sondern auch andere Pflanzengesellschaften und Vegetationseinheiten als im Herkunftsgebiet. Daher ist bei der Untersuchung von Neophyten immer von Interesse, in welchen der Pflanzengesellschaften des Einwanderungsgebietes diese Arten Fuß fassen und sich etablieren können. Die soziologische Einnischung neophytischer Chenopodiaceae und Amaranthaceae in die Ufervegetation des Niederrheins wurde aus diesem Grunde für die vorliegende Arbeit vegetationskundlich untersucht. Der Vergleich mit Literaturdaten älterer Vegetationsaufnahmen vom Rheinufer und mit Daten vom Mittel- und Oberrhein kann dabei auch Aufschlüsse über die Einwanderungsgeschichte dieser Neophyten bieten. Wichtige Daten liefern in diesem Zusammenhang insbesondere die Arbeiten von HÜGIN jun. (1986), WISSKIRCHEN (1995b), LOHMEYER (1970), LOHMEYER & SUKOPP (1992) und von MAY (1988).

3.2 Untersuchungsgebiet und Methode

Um die soziologische Einnischung neophytischer Chenopodiaceae und Amaranthaceae in die Ufervegetation des Niederrheins zu untersuchen, wurden von den Vegetationseinheiten und Pflanzenbeständen, in denen diese Arten vorkamen, pflanzensoziologische Aufnahmen gemacht und tabellarisch bearbeitet. Die Methode und die Deckungsgrade richteten sich nach BRAUN-BLANQUET (1964), die Einteilung in Stetigkeitsklassen folgt DIERSSEN (1990). Das Untersuchungsgebiet umfasste - wie auch schon bei der Kartierung der Arten - das Ufer des Niederrheins zwischen Monheim und der niederländischen Grenze. Nähere Angaben zur Abgrenzung, zum Klima und zu den Wasserständen des Untersuchungsgebietes sind Kapitel 2.2.1 zu entnehmen. Die genaue Lage der Fundorte und die sonstigen Kopfdaten der Vegetationsaufnahmen sind in Kapitel 3.7 aufgelistet.

3.3 Polygono brittingeri-Chenopodietum rubri Lohm. 1950

Die Hauptvorkommen neophytischer *Chenopodiaceae* und *Amaranthaceae* befinden sich am Niederrhein in der Flussknöterich-Gesellschaft (Polygono brittingeri-Chenopodietum rubri, Verband Chenopodion rubri R. Tx. in Poli et J. Tx. 1960). Das Polygono-Chenopodietum, wie die Assoziation in verkürzter Schreibweise auch genannt wird, ist die typische Pioniergesellschaft der Sand- und Kiesbänke des Niederrheins. Die Gesellschaft bildet

lückige Bestände unterhalb der Mittelwasserlinie, die zur Hauptsache aus annuellen Arten aufgebaut sind (Abb. 1/1). Charakterart der Assoziation ist der Ufer-Knöterich *Polygonum lapathifolium* ssp. *brittingeri* (Abb. 3/1), der sich von der Nominatform ssp. *lapathifolium* durch seine rundlichen Blätter, die oft kriechend-aufsteigende Wuchsform und die unterseits häufig graufilzigen Blätter unterscheiden lässt. Im Polygono brittingeri-Chenopodietum rubri kommen beide Unterarten nebeneinander vor, daneben zahlreiche Übergangsformen. Zum taxonomischen Wert und zur Unterscheidung der Unterarten von *Polygonum lapathifolium* siehe WISSKIRCHEN (1991).

Abbildung 3/1: Aspekt des Polygono brittingeri-Chenopodietum rubri mit *Polygonum lapathifolium* ssp. *brittingeri* (links oben), *Amaranthus albus* (Mitte) und *Portulaca oleracea* (unten rechts).

LOHMEYER (1970) gliedert die Gesellschaft in zwei Subassoziationen, nämlich in die typische Subassoziation und die Subassoziation von *Chenopodium rubrum*. Die am Niederrhein vorkommenden Bestände sind zur Subassoziation von *Chenopodium rubrum* zu zählen (Tab. 3/1, Aufn. 1-21, Faltbeilage). Sie ist gekennzeichnet durch das Vorkommen der Trennarten *Chenopodium rubrum, Ch. glaucum* und *Ch. ficifolium*. Bei der typischen Subassoziation, die am Oberrhein und den Rhein-Nebenflüssen auf tendenziell nährstoffärmerem Substrat zu finden ist, fehlen diese Arten.

Weiterhin unterscheidet LOHMEYER (1970) innerhalb der Subassoziation von *Chenopodium rubrum* zwei Varianten. Die Variante von *Polygonum aviculare* bezeichnet lückige Bestände auf Sand- und Kiesbänken, während die typische Variante höhere und dichtere Bestände auf schlammig-lehmigem Substrat bildet. Die neophytischen *Chenopodium* und *Amaranthus*-Arten kommen dabei so gut wie ausschließlich in der Variante von *Polygonum aviculare* vor

(Tab. 3/1, Faltbeilage). Die korrekte Bezeichnung dieses auf den niederrheinischen Sand- und Kiesbänken vorkommenden Syntaxons lautet also Polygono brittingeri-Chenopodietum rubri, Subass. von *Chenopodium rubrum*, Var. von *Polygonum aviculare.* Aufgrund ihrer Lückigkeit (geringe Konkurrenz), der guten Nährstoffversorgung und der direkten Sonneneinstrahlung finden in dieser Vegetationseinheit nicht nur die *Chenopodium*- und *Amaranthus*-Arten optimale Wuchsbedingungen vor. Auch zahlreiche andere thermophile Arten, darunter viele weitere Neophyten, sind hier regelmäßig zu finden. Neben thermophilen C_3-Pflanzen wie *Brassica nigra, Potentilla supina* oder *Solanum physalifolium* var. *nitidibaccatum* kommen auch zahlreiche C_4-Arten regelmäßig vor, wie *Portulaca oleracea, Echinochloa crus-galli, Eragrostis minor, Setaria viridis, Digitaria sanguinalis* und *Digitaria ischaemum.* Die Einwanderung von Neophyten in die Bestände des Polygono-Chenopodietums wird dabei über die klimatischen und edaphischen Standortbedingungen hinaus auch durch den Rhein in seiner Funktion als Transportvektor für Diasporen begünstigt.
Von den untersuchten Neophyten ist *Amaranthus bouchonii* die bei weitem auffälligste und häufigste Art des Polygono-Chenopodietums. Die Art ist in über 90% der Aufnahmen vertreten (Stetigkeitsklasse V). *Amaranthus bouchonii* ist damit inzwischen in so gut wie jedem Bestand des Polygono-Chenopodietums am Niederrhein vertreten und aus dieser Gesellschaft nicht mehr wegzudenken. Der Neophyt mit der zweithöchsten Stetigkeit ist *Chenopodium pumilio.* Diese Art wurde in 67% der Aufnahmen gefunden und entspricht damit in der Stetigkeit dem einheimischen *Chenopodium polyspermum* und dem ebenfalls neophytischen *Senecio inaequidens* (Stetigkeitsklasse IV). Immerhin noch in über 50% der Aufnahmen kam *Amaranthus blitum* ssp. *emarginatus* vor. Zusammen mit dem gleichfalls neophytischen *Solanum physalifolium* var. *nitidibaccatum,* der mit derselben Stetigkeit gefunden wurde, übertreffen diese Arten somit sogar noch *Chenopodium album* und *Chenopodium rubrum* (48% bzw. 43%). *Amaranthus bouchonii, Chenopodium pumilio, Senecio inaequidens, Amaranthus blitum* ssp. *emarginatus* und *Solanum physalifolium* var. *nitidibaccatum* sind also die fünf stetesten Neophyten in den Vegetationsaufnahmen vom Polygono-Chenopodietum am Niederrhein. Mit einigem Abstand folgen noch *Amaranthus powellii,* Rosetten von juveniler *Oenothera* spec., *Datura stramonium* und *Echinochloa crus-galli* (alle Stetigkeitsklasse II). Alle anderen Neophyten (*Amaranthus retroflexus, A. albus, A. blitoides, Chenopodium botrys* usw.) zeigten dagegen nur Stetigkeitsklassen ≤I. Die Artenzahlen in den Vegetationsaufnahmen schwanken zwischen 10 und 33, der Mittelwert liegt bei 23 Taxa pro Aufnahme.
Vergleicht man die vorliegenden Vegetationsaufnahmen des Polygono-Chenopodietums Subass. von *Chenopodium rubrum* mit älteren Aufnahmen vom Rheinufer, so lassen sich deutliche Entwicklungstendenzen im Hinblick auf die Neophyten erkennen: Im Jahr 1983 erstellte MAY (1988) am unteren Niederrhein zwischen Rees und der niederländischen Grenze insgesamt 40 Vegetationsaufnahmen des Polygono-Chenopodietums, wovon drei aus dem Reeser Hafen stammen und gesondert betrachtet werden müssen, die übrigen 37 Aufnahmen stammen vom sonstigen Rheinufer. Vergleicht man letztere Vegetationsaufnahmen mit den

eigenen Aufnahmen derselben Gesellschaft aus den Jahren 1998 bis 2001, sowie mit Aufnahmen die LOHMEYER & SUKOPP (1992) in den Jahren 1964 beziehungsweise 1989 am Rhein zwischen Oberhammerstein (Stromkm 618,5) und Köln-Flittard (607,5) anfertigten, sowie mit weiteren Aufnahmen von WISSKIRCHEN (1995b), kann man feststellen, dass der Anteil neophytischer Chenopodiaceae und Amaranthaceae im Laufe der Jahre deutlich zugenommen hat (Tab. 3/2). Er stieg von insgesamt zwei Arten im Jahre 1964 auf 10 Arten bis zum Jahr 2000.

Tabelle 3/2: Stetigkeiten der neophytischen Amaranthaceae und Chenopodiaceae in Vegetationsaufnahmen des Polygono-Chenopodietums chenopodietosum rubri am Rheinufer des Nieder- und Mittelrheins von 1964 bis 2001.

Aufnahmejahr	**1964**	**1983**	**1986-89**	**1989**	**1998-2001**
Autor	LOHMEYER & SUKOPP (1992)	MAY (1988)	WISSKIRCHEN (1995b)	LOHMEYER & SUKOPP (1992)	SCHMITZ (diese Arbeit)
Anzahl der Aufnahmen	12	37	9	16	21
Amaranthus albus	.	.	II	I	I
Amaranthus blitoides	.	.	I	I	+
Amaranthus blitum ssp. *emarginatus*	II	r	II	III	III
Amaranthus blitum ssp. *blitum*	.	.	I	.	.
Amaranthus bouchonii	.	.	V	V	V
Amaranthus powellii	.	.	II	I	II
Amaranthus retroflexus	III	I	.	III	I
Amaranthus tuberculatus	.	.	.	.	r
Chenopodium botrys	.	.	.	.	r
Chenopodium pumilio	.	.	.	.	IV
Corispermum leptopterum	.	.	.	.	r
Anzahl der Arten	**2**	**2**	**6**	**6**	**10**

Besonders auffällig ist das völlige Fehlen des heutzutage so häufigen und hochsteten *Amaranthus bouchonii* in den Aufnahmen bis 1983. Dabei war diese Art am Niederrhein damals keineswegs völlig unbekannt. Bei gemeinsamen Exkursionen des Autors mit MAY im Jahr 1983 konnte *Amaranthus bouchonii* durchaus in den Häfen von Emmerich, Rees und Neuss festgestellt werden. In drei Vegetationsaufnahmen des Reeser Hafens aus dem Jahr 1983 (MAY 1988, Tab. 5, Aufn. 25-27) wurden diese Vorkommen dokumentiert. In diesen drei Aufnahmen sind zahlreiche weitere Neophyten enthalten, die sich teilweise mit den Funden von STIEGLITZ (1989, 1981) aus dem Neusser Hafen decken und entweder inzwischen ebenfalls auf den Sand- und Kiesbänken eingebürgert sind (*Amaranthus powellii*) oder immer noch ausschließlich ephemer auftreten (*Amaranthus spinosus*). Am Oberrhein war *Amaranthus bouchonii* dagegen im Jahr 1983 interessanterweise schon mit hoher Stetigkeit in Vegetationsaufnahmen vertreten (HÜGIN jun. 1986). Auch die Arten *A. albus, A. blitoides, A. bouchonii, A. powellii* und *A. blitum* agg. haben den wärmebegünstigten Oberrhein schon einige Jahre früher besiedelt als den Nieder- und Mittelrhein.

In Tabelle 3/2 ist weiterhin das plötzliche häufige Auftreten von *Chenopodium pumilio* am Niederrhein in den 1990er Jahren sehr auffällig. In den eigenen Aufnahmen vom Polygono-Chenopodietum kommt der Australische Gänsefuß in 67% der Aufnahmeflächen vor. Es ist kaum anzunehmen, dass diese zwar relativ kleine aber doch charakteristische und leicht kenntliche Art von den anderen Autoren lediglich übersehen wurde. Es ist vielmehr davon auszugehen, dass *Chenopodium pumilio* sich zu Anfang der 1990er Jahre auf den Kies- und Sandbänken des Niederrheins eingebürgert hat. Inzwischen trifft man den Australischen Gänsefuß an diese Standorten allenthalben an und sein intensiver fruchtiger Geruch („Maracuja") kann mittlerweile als der typische Duft des Polygono-Chenopodietums am Niederrhein bezeichnet werden. Da die Art sich einerseits im Polygono-Chenopodietum fest eingebürgert hat und andererseits in anderen Gesellschaften fehlt oder nur unbeständig auftritt (einzige Ausnahme Bromo-Corispermetum leptopteri), kann man *Chenopodium pumilio* durchaus als regionale Differenzialart der Flussknöterichgesellschaft betrachten.
Amaranthus powellii und *A. blitum* ssp. *emarginatus* haben sich als häufige, *Amaranthus albus* und *A. blitoides* als zerstreut vorkommende Arten zum Ende der 1980er Jahre am Nieder- und Mittelrhein eingebürgert (vergl. hierzu auch Tab. 2/3 und 2/4). Bei *Amaranthus retroflexus,* der schon zu Anfang des 19. Jahrhundert eingebürgert war, zeigen sich keine deutlichen Veränderungen.
Betrachtet man nicht nur die neophytischen Chenopodiaceae und Amaranthaceae, sondern den Anteil aller Neophyten an der Gesamtartenzahl in unterschiedlich alten Aufnahmen des Polygono-Chenopodietums, so zeigt sich im Vergleich ebenfalls ein Anstieg von 13% im Jahre 1964 (LOHMEYER & SUKOPP 1992) auf 22% bei den eigenen Vegetationsaufnahmen (SCHMITZ in Vorbereitung).
Neben den typischen Arten des Verbandes Chenopodion rubri sind auch Vertreter der Flutrasen (Agropyro-Rumicion) mit hohen Stetigkeiten in den Aufnahmen des Polygono-Chenopodietums vertreten. Insbesondere *Rorippa sylvestris* ist in fast jeder Fläche zu finden (Tab. 3/1). Auch in den Vegetationsaufnahmen anderer Autoren (WISSKIRCHEN 1995b, LOHMEYER & SUKOPP 1992) zeigt diese Art hohe Stetigkeiten. Sie leitet zusammen mit *Agrostis stolonifera, Potentilla anserina* und *Potentilla reptans* bei höheren Deckungen zum Rorippo-Agrostietum stoloniferae über (siehe Kap. 3.4).
Neben der üblichen Ausprägung des Polygono-Chenopodietums kommen in der Nähe von Einmündungen von Bächen in den Rhein auch besonders artenreiche Bestände vor (Tab. 3/1, Aufn. 22). Dies liegt neben der zusätzlichen Einschwemmung von verschiedensten Diasporen auch an der stellenweisen Ablagerung von Feinsediment und damit einer Erhöhung der edaphischen Bandbreite des Standortes. Häufiger sind am Rheinufer dagegen fragmentarisch ausgebildete Bestände zu finden, die aufgrund ungünstiger Bedingungen in ihrer Zusammensetzung verarmt sind (Tab. 3/1, Aufn. 23-25). Solche ungünstigen Bedingungen können unter anderem Schafbeweidung und -tritt, kurzfristige Überflutung durch Sommerhochwasser, aber auch allzu grobkörniges Substrat an Steinschüttungen sein. In

vielen Jahren fällt die Gesellschaft durch das Auftreten länger anhaltender Überflutungen der Sand- und Kiesbänke während der Vegetationsperiode auch völlig aus (vergl. Kap. 7).
Besonders sandige und höher gelegene, trockene Flächen des Polygono-Chenopodietums enthalten vielfach *Xanthium saccharatum* (Tab. 3/1, Aufn. 4-5, 8, 18, 22, 32-34). Diese Bestände leiten über zur *Xanthium saccharatum*-Dominanzgesellschaft (WISSKIRCHEN 1989), die von POTT (1995) und WISSKIRCHEN (1995b) ebenfalls zum Verband Chenopodion rubri gestellt wird. Die in Tabelle 3/1, Aufnahme 19 enthaltenen Arten *Chenopodium botrys* und *Chaenorhinum minus* leiten über zum Chaenorhino-Chenopodietum botryos (Verband Salsolion ruthenicae), das SUKOPP (1971) für ruderale Flächen im Stadtbereich von Berlin beschrieben hat.

3.4 Übergang zu perennierenden Kontaktgesellschaften

Neophytische Chenopodiaceae und Amaranthaceae sind neben anderen Arten des Polygono-Chenopodietums oftmals auch vereinzelt in den oberhalb gelegenen angrenzenden Kontaktgesellschaften zu finden. Insbesondere in Jahren mit Sommerhochwasser ist es für diese Arten annuellen Arten die einzige Möglichkeit, sich zu reproduzieren. Sie nutzen dabei Lücken im Bewuchs der mehrjährigen Gesellschaften. In Tabelle 3/1, Aufnahme 26-39 sind solche Bestände dokumentiert. Am häufigsten findet man Übergänge zu den Flutrasengesellschaften (Agropyro-Rumicion Nordhagen 1940), insbesondere zum Rorippo-Agrostietum stoloniferae Moor 1958 ex Müller et Oberd. in Th. Müller 1961, das durch größere Deckungen von *Potentilla anserina, Potentilla reptans, Agrostis stolonifera* und *Rorippa sylvestris* gekennzeichnet ist (Tab. 3/1, Aufn. 26-29).
An trockeneren, feinerdereicheren Stellen kann auch ein direkter Übergang zur Weidelgras-Weißklee-Weide (Lolio-Cynosuretum R. Tx. 1947) vorkommen (Tab. 3/1, Aufn. 30-31). Solche Bestände sind allerdings selten, da im Lolio-Cynosuretum weniger Bestandeslücken auftreten und die dort vorkommenden Arten recht konkurrenzkräftig sind. Auf Sandablagerungen in Lücken des Rohrglanzgrasröhrichts (Phalaridetum arundinaceae Libbert 1931) sind Amaranthaceae und Chenopodiaceae neben weiteren annuellen Chenopodion-Arten dagegen häufiger zu finden (Tab. 3/1, Aufn. 32-34). Auch in lückigen Beständen von Schleiergesellschaften (Senecionion fluviatilis R. Tx. 1950 = Convolvulion sepium R. Tx. 1947 p. pte.) konnten diese Arten gefunden werden. Tabelle 3/1, Aufnahme 35-38 zeigt das Vorkommen im Cuscuto europaeae-Convolvuletum R. Tx. 1947. Aufnahme 37 zeigt ein Vorkommen in der an befestigten Uferabschnitten des Niederrheins typischen Gesellschaft aus Kratzbeere und Pappel-Seide, die von SCHMITZ & LÖSCH (1995) als Cuscuto lupuliformis-Rubetum caesii beschrieben wurde. Schließlich kommen Chenopodion-Fragmente vereinzelt auch unter Weidenbeständen am Rheinufer (Salicion albae Sóo 1930 em. Moor 1958) vor. Tabelle 3/1, Aufnahme 38 zeigt ein Vorkommen von Chenopodion-Arten in einem Korbweiden-Mandelweiden-Gebüsch (Salicetum triandro-viminalis (Malcuit 1929) R. Tx.

1948) mit *Rubus caesius*. Ein Vorkommen dieser Arten im Bruchweiden-Auenwald (Salicetum albae Issler 1926) ist in Tabelle 3/1, Aufnahme 39 dokumentiert.

3.5 Bromo-Corispermetum leptopteri Sissingh 1950

Trockene, sandige Stellen am Rheinufer, werden gelegentlich von einer Gesellschaft besiedelt, die *Corispermum leptopterum* als charakteristisches Element enthält (siehe Kapitel 2.2.3.11, Abb. 2/14). Diese Bestände wachsen, oberhalb an das Polygono-Chenopodietum angrenzend, vorzugsweise in geschützten Uferbereichen ohne Kies auf feinem Sand, der bisweilen auch eine hauchdünne Lehmauflage von bis zu 3 mm tragen kann. Neben *Corispermum leptopterum* kommen hauptsächlich Begleitarten vor, die auch im Polygono-Chenopodietum gefunden werden können (Tab. 3/3), selten tritt *Salsola kali* ssp. *tragus* (= ssp. *ruthenica*) hinzu. Letztere Art ist genau wie *Corispermum leptopterum* ein neophytischer Steppenroller. Unter dem Namen Bromo-Corispermetum leptopteri wurde die Gesellschaft erstmals von SISSINGH (1950) gültig beschrieben. Sie wird dem Verband Salsolion ruthenicae Philippi 1971 zugeordnet und ist von verschiedenen sandigen Ruderalstellen bis zu den Küstendünen der Ostsee beschrieben worden (SISSINGH 1950, KÖCK 1988, KRISCH 1987, OBERDORFER 1983, POTT 1995). Neben *Corispermum leptopterum* werden *Bromus tectorum, Senecio viscosus* und *Psyllium arenarium* als charakteristische Arten der Gesellschaft angegeben (KÖCK 1988). OBERDORFER (1983) gibt *Salsola kali* ssp. *tragus* als Kennart des Verbandes an und lehnt ebenso wie KORNECK (1974) die Abspaltung einer eigenen Gesellschaft ab, die von PHILIPPI (1971) als Salsoletum ruthenicae beschrieben wurde.
Für den Niederrhein wurde das Bromo-Corispermetum leptopteri bereits 1963 vom Zonser Grind bei Dormagen-Stürzelberg beschrieben (KNÖRZER 1964). An derselben Stelle kann diese Gesellschaft auch heute noch gefunden werden (Tab. 3/3, Aufn. 1-2, 4). *Salsola kali* ssp. *tragus* kommt allerdings nicht in jedem Jahr und dann auch in wesentlich geringerer Individuenzahl vor als *Corispermum leptopterum* (vergl. Kap. 2.2.3.12). Auch die weiteren Verbands- und Ordnungscharakterarten fallen weitgehend aus. In den eigenen Vegetationsaufnahmen ist außer der Assoziationscharakterart *Corispermum leptopterum* lediglich *Conyza canadensis* als Charakterart der Unterklasse Sisymbrienea Pott 1992 enthalten, die aber regelmäßig auch im Polygono-Chenopodietum vorkommt.
Obwohl das Bromo-Corispermetum leptopteri und das Polygono-Chenopodietum zu unterschiedlichen pflanzensoziologischen Klassen gerechnet werden, nämlich Stellarietea mediae im einen, Bidentetea tripartitae im anderen Fall, ist die vegetationskundliche Nähe beider Gesellschaften offensichtlich. In manchen Fällen sind die Bestände so eng verzahnt, dass eine eindeutige Trennung schwer fällt. Das reiche Vorkommen an neophytischen Amaranthaceae und Chenopodiaceae ist beiden Gesellschaften gemein. Schon KNÖRZER (1964) konnte in einigen seiner Vegetationsaufnahmen neben *Corispermum leptopterum* und *Salsola kali* auch *Amaranthus retroflexus, A. blitoides* und *A. albus* nachweisen. In den vorliegenden Vegetationsaufnahmen des Bromo-Corispermetum leptopteri liegt der Anteil

aller Neophyten an der Gesamtartenzahl mit 27% sogar noch etwas höher als in den Vegetationsaufnahmen vom Polygono-Chenopodietum, die einen Neophytenanteil in Höhe von 23% zeigen (Tab. 3/1, Aufn. 1-21).

Tabelle 3/3: Bromo-Corispermetum leptopteri (N = Neophyt).

	Laufende Nummer	1	2	3	4
	Fläche [m²]	9	25	100	25
	Gesamtdeckung der Krautschicht [%]	15	10	15	25
	Artenzahl	8	7	8	15
N	AC Corispermum leptopterum	2	2	2	1
	UKC Sisymbrienea				
N	Conyza canadensis	+	.	.	.
	KC Stellarietea mediae				
	Chenopodium album	r	r	.	+
	Polygonum aviculare agg.	+	+	.	+
	Polygonum persicaria	+	+	.	1
	Saponaria officinalis	+	1	+	.
N	Senecio inaequidens	1	+	.	1
N	Amaranthus bouchonii	.	r	.	2
	Artemisia vulgaris	+	.	.	1
N	Chenopodium pumilio	.	+	.	1
	Cirsium arvense	+	.	+	.
	Festuca arundinacea	.	.	1	+
	Polygonum lapathifolium ssp. lapathifolium	.	.	+	+
	Populus nigra juv.	+	.	+	.
	Agrostis stolonifera	.	.	1	.
N	Amaranthus powellii	.	.	.	1
	Barbarea vulgaris	.	.	.	1
	Digitaria sanguinalis	.	.	+	.
N	Oenothera spec. juv.	+	.	.	.
	Phalaris arundinacea	.	+	.	.
	Plantago major ssp. intermedia	.	.	.	+
	Rorippa sylvestris	.	.	.	+
	Rumex obtusifolius	.	.	.	r
	Salix viminalis juv.	.	.	+	.
	Tanacetum vulgare	.	.	.	1
	Taraxacum officinale agg.	.	.	.	+

3.6 Vorkommen in Äckern

Neben dem agriophytischen Vorkommen an den natürlichen Standorten der Sand- und Kiesbänke kommen manche der untersuchten Arten auch als Epökophyten in Ackerflächen in der Aue vor (Tab. 3/4). Die reichsten Bestände konnten dabei in Rübenäckern gefunden werden (Abb. 3/2). Als typischer Begleiter tritt hier die archäophytische Art *Chenopodium hybridum* hinzu, die am Rheinufer nur ausnahmsweise zu finden ist. Umgekehrt konnten bestimmte Taxa, die am Niederrhein regelmäßig und häufig auf den Sand- und Kiesbänken vorkommen, in Äckern überhaupt nicht gefunden werden. Es sind dies vor allem der am Rheinufer sehr häufige *Chenopodium pumilio* und der zerstreut vorkommende *Corispermum leptopterum,* welche anscheinend nicht in Ackerflächen einzudringen vermögen. Aufgrund der günstigen Nährstoffverhältnisse erreichen *Amaranthus bouchonii* und *Amaranthus powellii* an Ackerrändern nicht selten übermannsgroße Wuchshöhen. Daneben treten einheimische (*Chenopodium album, Mercurialis annua*) und archäophytische (*Echinochloa crus-galli*) Ackerbegleitarten der Hackfruchtkulturen in hoher Stetigkeit auf.

Abbildung 3/2: *Amaranthus retroflexus* und *Amaranthus albus* in einem Rübenacker bei Monheim.

Im Vergleich zu den Befunden von HÜGIN jun. (1986), der am Oberrhein einen Großteil der Funde von *Amaranthus*-Arten in Äckern hatte, liegt der Schwerpunkt dieser Gattung am Niederrhein jedoch eindeutig auf den Sand- und Kiesbänken des Rheinufers. *Amaranthus graecizans*, der am Oberrhein auf beste Rebenwuchsorte beschränkt ist, fehlt am Niederrhein völlig, ebenso wie *Amaranthus blitum* ssp. *blitum*. *Amaranthus blitoides*, der am Niederrhein

regelmäßig auf den Sand- und Kiesbänken vorkommt, konnte von HÜGIN jun. (1986) am Oberrhein nur in Äckern nachgewiesen werden.

Tabelle 3/4: Vorkommen der untersuchten Arten in Äckern (N = Neophyt, K = Kulturpflanze).

	Laufende Nummer	1	2	3	4	5	6	7	8	Stetk.
	Fläche [m²]	3	4	9	9	9	50	50	50	
	Gesamtdeckung d. Krautsch. [%]	100	100	85	60	90	80	95	95	
	Deckung Kulturpflanzen [%]	.	85	75	35	10	40	50	70	
	Deckung Wildpflanzen [%]	100	15	15	25	80	40	50	25	
	Artenzahl	7	4	6	14	11	12	9	9	
K	Beta vulgaris	.	5	4	3	2	3	4	4	V
	Chenopodium album	3	1	+	1	2	1	1	.	V
	Mercurialis annua	3	1	.	.	1	2	2	2	IV
	Echinochloa crus-galli	.	.	1	1	.	1	+	+	IV
	Tripleurospermum perforatum	1	.	.	+	+	+	+	.	IV
N	Amaranthus retroflexus	.	.	.	2	1	2	2	.	III
N	Amaranthus albus	.	.	2	+	+	.	.	.	II
N	Amaranthus blitoides	.	.	.	+	4	+	.	.	II
N	Amaranthus powellii	.	.	.	.	.	1	2	+	II
	Atriplex prostrata	.	.	.	.	.	+	+	+	II
	Capsella bursa-pastoris	.	.	+	+	+	.	.	.	II
	Chenopodium hybridum	1	1	.	.	.	.	.	+	II
N	Amaranthus bouchonii	2	.	.	.	.	.	.	+	II
N	Galinsoga ciliata	.	.	+	.	.	1	.	.	II
	Lolium perenne	.	.	.	1	+	.	.	.	II
N	Matricaria discoidea	.	.	.	+	+	.	.	.	II
	Rumex obtusifolius	.	.	.	+	+	.	.	.	II
	Sisymbrium officinale	+	.	.	+	.	.	.	.	II
N	Xanthium saccharatum	.	.	.	.	.	.	.	2	I
	Brassica nigra	.	.	.	.	.	.	+	.	I
	Geranium pusillum	.	.	.	+	.	.	.	.	I
	Plantago major ssp. intermedia	.	.	.	.	.	1	.	.	I
	Polygonum lapathifolium ssp. lapathifolium	.	.	.	.	.	+	.	.	I
	Sonchus asper	.	.	.	.	.	.	.	+	I
	Symphytum officinale	1	.	.	.	.	.	.	.	I
	Viola arvensis	.	.	.	+	.	.	.	.	I

3.7 Genaue Lage und sonstige Kopfdaten der Aufnahmeflächen

3.7.1 Polygono-Chenopodietum und Übergänge

Laufende Nr.	1	2	3	4	5	6
Datum	23.09.98	14.09.99	15.09.99	16.09.99	16.09.99	21.09.99
Ort	Himmelgeist	Kaiserswerth	Lohausen	Volmerswerth	Stockum	Himmelgeist
Stromkm	726,4	754,3	753,7	734,4	750,4	726,3
linksrhein./rechtsrhein.	rrh	rrh	rrh	rrh	rrh	rrh
Untergrund	Kies, Sand	feiner Sand, Kies	Kies, Sand	Schlamm, Sand, Kies	Kies, Sand	Kies, Sand
Neigung/Exp.	5° SW	10° NW	15° NW	-	5° SW	5° SW
Fläche	3x3	10x10	5x5	5x20	5x20	5x20
Bodenprobennr.	13	101	.	104	105	.

Laufende Nr.	7	8	9	10	11	12
Datum	21.09.99	21.09.99	21.09.99	22.09.99	22.09.99	24.09.99
Ort	Himmelgeist	Himmelgeist	Himmelgeist	Du-Rheinhausen	Du-Rheinhausen	Meerbusch-Nierst
Stromkm	726,6	726,8	726,9	768,15	768,4	759,5
linksrhein./rechtsrhein.	rrh	rrh	rrh	lrh	lrh	lrh
Untergrund	Kies, Sand	Kies, Sand	Kies, Sand	Kies, Sand	Sand, Kies	Sand
Neigung/Exp.	5° SW	5° SW	5° SW	10° SO	5° SO	5° NO
Fläche	5x20	5x20	5x20	3x10	5x10	5x10
Bodenprobennr.	.	.	.	106	.	.

Laufende Nr.	13	14	15	16	17	18
Datum	24.09.99	25.09.99	25.09.99	04.11.99	15.11.99	14.09.00
Ort	Meerbusch-Nierst	Du-Rheinhausen	Du-Rheinhausen	Rheinberg-Eversael	Du-Beeckerwerth	Bislich
Stromkm	759,4	777,75	777,5	800,7	743,8	822,5
linksrhein./rechtsrhein.	lrh	lrh	lrh	lrh	rrh	rrh
Untergrund	Sand	Sand, Kies	Kies, Sand	Sand, Kies	Sand, Kies	Sand, Kies
Neigung/Exp.	3° NO	10° S	10° W	10° O	10° SW	-
Fläche	5x5	3x5	3x10	3x7	3x10	3x10
Bodenprobennr.	108	.	.	.	.	.

Laufende Nr.	19	20	21	22	23	24
Datum	12.10.00	12.10.95	14.10.95	13.09.99	16.09.99	06.09.99
Ort	Reeserschanz	Himmelgeist	Himmelgeist	Kaiserswerth	Volmerswerth	Volmerswerth
Stromkm	836,5	726,2	726,1	755,3	734,4	736,1
linksrhein./rechtsrhein.	lrh	rrh	rrh	rrh	rrh	rrh
Untergrund	Sand, Kies	Kies	Kies	Sand	Schlamm, Sand, Kies	Kies, Sand
Neigung/Exp.	-	3° SSW	2° SSW	5° NW	-	10° SW
Fläche	10x10	4x7	6x4	10x10	5x20	3x10
Bodenprobennr.	.	.	.	.	.	.

Laufende Nr.	25	26	27	28	29	30
Datum	16.09.99	22.09.99	09.09.99	14.09.99	06.09.99	15.09.99
Ort	Lohausen	Du-Mündelheim	Stockum	Kaiserswerth	Volmerswerth	Lohausen
Stromkm	750,4	764,3	749,18	754,7	736,1	753,6
linksrhein./rechtsrhein.	rrh	rrh	rrh	rrh	rrh	rrh
Untergrund	Bruchsteine, Schotter	Kies, Sand	Sand, Bruchsteine	Kies, Sand	Kies, Sand	Sand, Kies
Neigung/Exp.	25° SW	5° SW	5° SW	-	10° SW	15° NW
Fläche	5x20	3x10	3x10	3x20	3x10	3x20
Bodenprobennr.	-	-	100	102	-	-

Laufende Nr.	31	32	33	34	35	36
Datum	15.09.99	15.10.99	23.10.99	03.11.99	22.09.99	12.10.99
Ort	Lohausen	Rees	Orsoy	Himmelgeist	Du-Rheinhausen	Meerbusch-Nierst
Stromkm	753,2	837,7	792,1	728,6	768,3	759,3
linksrhein./rechtsrhein.	rrh	rrh	lrh	rrh	lrh	lrh
Untergrund	Sand, Kies	Sand, Kies	Sand, Kies	humoser Sand	Kies, Sand	Lehm
Neigung/Exp.	15° NW	-	10° NO	5° SW	10° SO	-
Fläche	5x20	5x5	3x5	5x5	3x10	5x5
Bodenprobennr.	103	.	.	.	107	.

Laufende Nr.	37	38	39
Datum	09.09.99	24.09.99	12.10.99
Ort	Stockum	Meerbusch-Nierst	Meerbusch-Nierst
Stromkm	749,6	760,3	758,95
linksrhein./rechtsrhein.	rrh	lrh	lrh
Untergrund	Bruchsteine, Sand	Sand	Sand, Kies
Neigung/Exp.	10° SW	10° NO	15° NO
Fläche	5x20	5x10	10x10
Bodenprobennr.	.	.	.

3.7.2 Vorkommen in Äckern

Laufende Nr.	1	2	3	4	5	6
Datum	23.09.98	23.09.98	25.09.98	25.09.98	25.09.98	12.10.99
Ort	Himmelgeister Rheinbogen	Himmelgeister Rheinbogen	Monheimer Rheinbogen	Monheimer Rheinbogen	Monheimer Rheinbogen	Meerbusch-Nierst
Stromkm	ca. 727	-	709,1 hinter Oedsteinhof	708,5 bei Pferdewiese	708,3 bei Pferdewiese	-
linksrhein./rechtsrhein.	rrh	rrh	rrh	rrh	rrh	lrh
Untergrund	Ackerboden	Ackerboden	Ackerboden	kiesiger Acker	Ackerboden	Lehm
Neigung/Exp.	-	-	-	-	-	-
Fläche	0,5x6	2x2	3x3	3x3	3x3	5x10
Bodenprobennr.	14	15	16	17	18	.

Laufende Nr.	7	8
Datum	12.10.99	12.10.99
Ort	Meerbusch-Nierst	Meerbusch-Nierst
Stromkm	-	-
linksrhein./rechtsrhein.	lrh	lrh
Untergrund	Lehm	Lehm
Neigung/Exp.	-	-
Fläche	5x10	5x10
Bodenprobennr.	.	.

3.7.3 Bromo-Corispermetum leptopteri

Laufende Nr.	1	2	3	4
Datum	04.10.98	04.10.98	24.09.99	04.10.98
Ort	Zonser Grind	Zonser Grind	Meerbusch-Nierst	Zonser Grind
Stromkm	723,2	723,85	759,5	723,95
linksrhein./rechtsrhein.	lrh	lrh	lrh	lrh
Untergrund	Sand, Lehm	Sand	Sand	Sand+Lehm-aufl. 3mm
Neigung/Exp.	-	-	5° NO	5° NW
Fläche	3x3	5x5	5x20	5x5
Bodenprobennr.	32	31	.	29

4 Zur Zugehörigkeit zum C_3/C_4-Weg der Photosynthese

4.1 Einleitung

Der C_4-Weg der Photosynthese ist aus 18 Pflanzenfamilien bekannt, darunter befinden sich auch die Amaranthaceae und die Chenopodiaceae (SAGE 2001). In den bisher veröffentlichten Listen bekannter C_4-Pflanzenarten (z.B. WELKIE & CALDWELL 1970, DOWNTON 1975, RAGHAVENDRA & DAS 1978, ELMORE & PAUL 1983, COLLINS & JONES 1985, ANDRÉS 1993) sind die in dieser Arbeit untersuchten Arten zum Teil enthalten. Zur Überprüfung der in diesen Listen nicht enthaltenen Taxa und zur Abrundung der Befunde der übrigen Arten wurden die Blätter von einheimischen und neophytischen Chenopodiaceae und Amaranthaceae sowie von *Polygonum lapathifolium* ssp. *brittingeri* als Charakterart des Polygono-Chenopodietums lichtmikroskopisch auf die für C_4-Pflanzen typische Blattanatomie hin untersucht und fotografisch dokumentiert.

4.2 Material und Methode

Blätter der in Tabelle 4/1 (Spalte „Eigene Unters.“) enthaltenen Arten wurden von Pflanzen entnommen, die in Töpfen im Versuchsgarten der Abteilung Geobotanik der Universität Düsseldorf gezogen worden waren. Das zugrunde liegende Samenmaterial entstammte zum größten Teil von Pflanzen der Rheinaue aus der Umgebung Düsseldorfs. Ausnahmen hiervon waren *Amaranthus cruentus* (Botanischer Garten Hohenheim), *Amaranthus spinosus* (Botanischer Garten Göttingen), *Amaranthus graecizans* (Botanischer Garten Hamburg ex Zypern), *Amaranthus deflexus* (Botanischer Garten Konstanz ex Griechenland). Die Blätter wurden im frischen Zustand mit einem Gefriermikrotom (Leitz) geschnitten (Schnittdicke 50-100 µm) und die Schnitte anschließend in Glyceringelatine eingebettet. Die Dauerpräparate wurden lichtmikroskopisch auf Kranzanatomie hin untersucht und fotografiert (Leitz, Agfachrome RSX 200 professional).

4.3 Ergebnisse

Eine Übersicht der Arten über die Zugehörigkeit zum jeweiligen Photosynthese-Modus gibt Tabelle 4/1. Sämtliche der untersuchten *Amaranthus*-Arten zeigen die für C_4-Pflanzen typischen Leitbündelscheiden (Abb. 4/1). Die Chloroplasten der Bündelscheidenzellen sind dabei zentripetal zum Leitbündel hin angeordnet, wie es für C_4-Pflanzen typisch ist, die Aspartat (statt Malat) als primäres CO_2-Fixierungsprodukt bilden (SITTE et al. 1999). Dies gilt

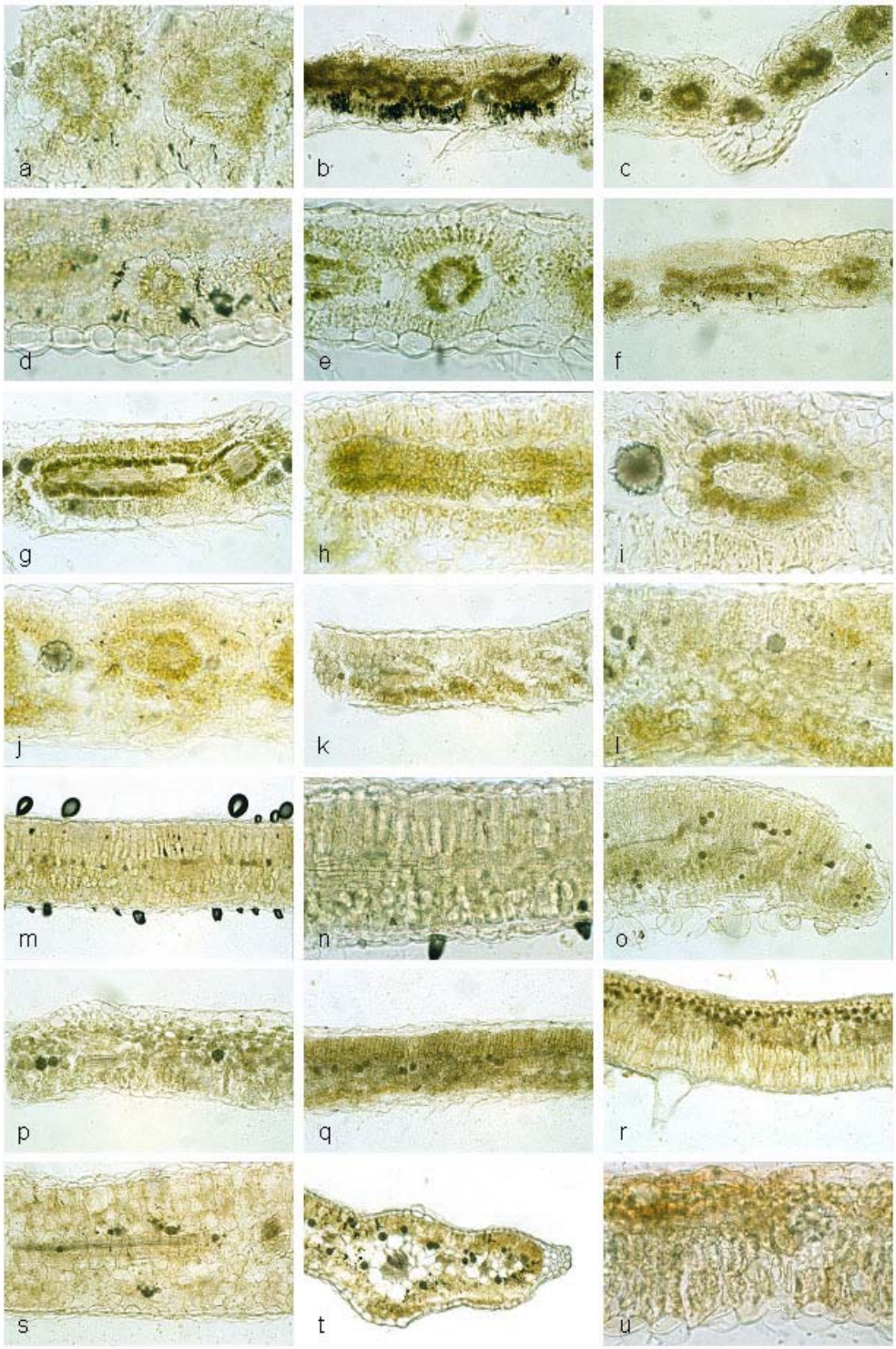


Abbildung 4/1: Lichtmikroskopische Blattquerschnitte der untersuchten Amaranthaceae und Chenopodiaceae sowie von *Polygonum lapathifolium* ssp. *brittingeri*. a-j: C_4-Anatomie mit Kranzzellen, k-u: C_3-Anatomie. a: *Amaranthus albus* 470x, b: *Amaranthus blitoides* 190x, c: *Amaranthus blitum* ssp. *emarginatus* 190x, d: *Amaranthus bouchonii* 470x, e: *Amaranthus cruentus* 470x, f: *Amaranthus deflexus* 190x, g: *Amaranthus graecizans* 190x, h: *Amaranthus powellii* 190x, i: *Amaranthus retroflexus* 470x, j: *Amaranthus spinosus* 470x, k: *Atriplex prostrata* 190x, l: *Atriplex prostrata* 470x, m: *Chenopodium album* 190x, n: *Chenopodium ficifolium* 470x, o: *Chenopodium glaucum* 190x, p: *Chenopodium hybridum* 190x, q: *Chenopodium polyspermum* 190x, r: *Chenopodium pumilio* 190x, s: *Chenopodium rubrum* 190x, t: *Corispermum leptopterum* 120x, u: *Polygonum lapathifolium* ssp. *brittingeri* 470x.

auch für *Amaranthus bouchonii*, der hier erstmals explizit als eigenständige Art untersucht wurde. In der Literatur (WELKIE & CALDWELL 1970, GUTIERREZ et al. 1974, ANDRÉS 1993) finden sich bislang nur Angaben zum „*Amaranthus hybridus* agg.“, aus der sich diese vermutlich in Europa neu entstandene Sippe entwickelt hat. Dass es sich bei *Amaranthus bouchonii* ebenfalls um eine C_4-Pflanze handelt, war allerdings auch deswegen schon zu erwarten, da alle bislang untersuchten Arten der Gattung *Amaranthus* zu den C_4-Pflanzen gehören.

Tabelle 4/1: Zugehörigkeit der Amaranthaceae und Chenopodiaceae des Rheinufers zum C_3/C_4-Weg der Photosynthese. Literaturangaben 1: TREGUNNA & DOWNTON 1967, 2: WELKIE & CALDWELL 1970, 3: HOFSTRA et al. 1972, 4: GUTIERREZ et al. 1974, 5: MULROY & RUNDEL 1977, 6: HESKETH 1967, 7: HATCH & KAGAWA 1974a, 8: HATCH & KAGAWA 1974b, 9: FURBANK & BADGER 1982, 10: SANKHLA et al. 1975, 11: OSMOND et al. 1980, B = Blattanatomie, P = niedriger CO_2-Kompensationspunkt, N = NAD/NADP-Stoffwechsel, O = kein Einfluss von geringem O_2-Gehalt der Atmosphäre auf Photosyntheserate, C = geringe ^{13}C-Diskriminierung.

Art	C3	C4	Eigene Unters.	Literaturangaben	Bemerkungen zu Literaturangaben
Amaranthus albus L.		X	B	1P, 2B, 5B	
Amaranthus blitoides S. WATSON		X	B	1P, 5B	
Amaranthus blitum ssp. *emarginatus* (MOQ. ex ULINE & W. L. BRAY) CARRETERO et al.		X	B	2B, 10B,C	z. T. unter „*A. lividus*“
Amaranthus bouchonii THELL.		X	B	(2B, 4N)	unter „*A. hybridus agg.*“
Amaranthus cruentus L. (THELL.)		X	B	2B	
Amaranthus deflexus L.		X	B	2B	
Amaranthus graecizans L.		X	B	2B	
Amaranthus palmeri S. WATSON		X		2B, 5B, 6O, 7N, 8N	
Amaranthus powellii S. WATSON		X	B	2B	
Amaranthus retroflexus L.		X	B	1P, 2B, 9N	
Amaranthus spinosus L.		X	B	2B, 3B,P	
Amaranthus tuberculatus (MOQ.) SAUER		X		2B	
Atriplex patula L.	X			11	
Atriplex prostrata BOUCHER ex DC.	X		B	11	
Bassia scoparia (L.) A. J. SCOTT		X		1P, 4N	= *Kochia scoparia*
Chenopodium album L.	X		B		
Chenopodium ficifolium SM.	X		B		
Chenopodium glaucum L.	X		B		
Chenopodium hybridum L.	X		B		
Chenopodium polyspermum L.	X		B		
Chenopodium pumilio R. BR.	X		B		
Chenopodium rubrum L.	X		B		
Corispermum leptopterum (ASCH.) ILJIN	X		B		
Polygonum lapathifolium ssp. *brittingeri* (OPITZ) SOÓ	X		B		
Salsola kali ssp. *tragus* (L.) Čelak		X		1P, 4N	

Die untersuchten *Chenopodium*-Arten haben keine Kranzzellen und sind somit als C_3-Pflanzen zu werten. Dasselbe gilt für *Polygonum lapathifolium* ssp. *brittingeri* und für

Atriplex prostrata. Gelegentlich wird *Atriplex prostrata* in der Literatur fälschlicherweise als C_4-Pflanze angegeben, so bei JIMENEZ et al. (1981, 1983) und ANDRÉS (1993). Diese Angaben begründen sich auf dem falschen Zitieren von DOWNTON (1975), der als Quelle wiederum OSMOND (1974) angibt. Bei der in der Checkliste der C_4-Pflanzen von OSMOND (1974) als *A. prostrata* angegebenen Sippe handelt es sich jedoch um die australische Art *Atriplex prostrata* R. BR. und nicht um die in Europa einheimische Art *Atriplex prostrata* BOUCHER ex DC., die vom selben Autor (OSMOND et al. 1980) unter dem Namen *A. triangularis* WILLD. geführt wird.
Corispermum leptopterum zeigt eine recht interessante Blattanatomie: Die Leitbündel sind zwar von kranzförmig angeordneten Zellen umgeben, diese sind jedoch chlorophyllfrei. Nur die äußeren Blattzellen enthalten Chloroplasten und umschließen ein farbloses Parenchym. Die Art ist somit als C_3-Pflanze zu werten.
Weitere Chenopodiaceae und Amaranthaceae des Rheinufers, die hier nicht mikroskopisch untersucht wurden, in der Literatur (ANDRÉS 1993) aber als C_4-Pflanzen aufgeführt werden, sind *Amaranthus palmeri, Amaranthus tuberculatus, Bassia scoparia* und *Salsola kali* ssp. *tragus.* Entsprechendes gilt für *Atriplex patula*, der als C_3-Pflanze angegeben wird. Der Vollständigkeit halber sind diese fünf Arten mit in Tabelle 4/1 aufgenommen worden.

4.4 Diskussion

Bei C_4-Pflanzen ist dem Calvinzyklus eine primäre CO_2-Fixierung vorgeschaltet, die diesen Pflanzen eine besonders gute Ausnutzung des Kohlendioxidgehaltes der Luft ermöglicht. In Gebieten, an denen CO_2 der limitierende Faktor ist, sind C_4-Pflanzen daher den C_3-Pflanzen überlegen. Da sich die C_4-Pflanzen diesen Vorteil jedoch mit einem höheren Energieumsatz erkaufen müssen, findet man sie vorwiegend an warmen Standorten mit hoher Sonneneinstrahlung und oft geringer Konkurrenz. Ihre hohe Wasserausnutzungseffizienz (LÖSCH 2001) ermöglicht ihnen dabei auch die Besiedlung trockener Standorte. Von insgesamt ca. 250.000 Gefäßpflanzenarten sind weniger als 7.500 Arten zu den C_4-Pflanzen zu rechnen (SAGE 2001). Der Anteil von C_4-Pflanzen an den Arten, die zu den Ruderalpflanzen und sogenannten Unkräutern zählen, ist aufgrund der spezifischen Standortpräferenzen dieser Gruppe anteilmäßig um ein vielfaches höher (ELMORE & PAUL 1983). Bislang sind in Deutschland 48 C_4-Pflanzenarten nachgewiesen worden. Davon sind nur sechs Arten indigen (*Atriplex glabriuscula, Atriplex laciniata, Atriplex rosea* und *Salsola kali* ssp. *kali* an der Nord- und Ostseeküste, *Bothriochloa ischaemum* in Xerothermrasen und *Cyperus longus* vom Bodenseeufer), 16,7% sind Archäophyten und 70,8% Neophyten (BRANDES 1995, BRANDES & SANDER 1995). Die in Tabelle 4/1 aufgeführten C_4-Pflanzen sind sämtliche Neophyten. Neben diesen C_4-Pflanzen aus den Familien der Amaranthaceae und Chenopodiaceae kommen am Ufer des Niederrheins auch etliche weitere C_4-Arten aus weiteren Familien (Poaceae, Portulacaceae) vor, die teils Archäophyten (*Portulaca oleracea, Echinochloa crus-galli, Digitaria ischaemum Digitaria sanguinalis, Setaria viridis*), teils

Neophyten (*Eragrostis minor*) sind. Die konkurrenzarmen und sonnigen Sand- und Kiesbänke an den Ufern der großen Flüsse sind neben Äckern und Verkehrsanlagen für neophytische C_4-Pflanzen ein bevorzugter Standort.

Inwieweit ein anthropogener Anstieg des CO_2-Gehaltes der Atmosphäre das Verhältnis von C_3- zu C_4-Pflanzen an der Vegetation beeinflusst, wird derzeit noch kontrovers diskutiert. Erhöhte Kohlendioxidgehalte der Luft steigern das Wachstum von C_3-Pflanzen stärker als das von C_4-Pflanzen, da für letztere CO_2 unter üblichen Freilandbedingungen nicht der limitierende Faktor ist. Aus diesem Grunde könnte man annehmen, dass durch einen Anstieg des atmosphärischen Kohlendioxids die C_3-Arten begünstigt würden. Allerdings steigern, wenn auch in geringerem Maße, auch C_4-Pflanzen bei erhöhten Kohlendioxidgehalten der Luft ihre Photosyntheseleistung und Biomasse (POORTER 1993, WAND et al. 1999, FRITSCHI et al. 1999). Teilweise ist dies auf die CO_2-bedingte Förderung von Wurzelpilzen zurückzuführen, welche in Symbiose mit vielen C_4-Pflanzen leben (WILSON & HARTNETT 1998). Vor allem an trockenen Standorten, an denen die Pflanzen unter Wasserstress stehen, können erhöhte CO_2-Werte der Luft Steigerungen in der Biomasse von C_4-Arten bewirken (SENEWEERA et al. 1998). Stärker als der direkte Einfluss einer Erhöhung des Kohlendioxidgehaltes der Luft ist jedoch vermutlich die Wirkung der dadurch verursachten Klimaerwärmung auf die Vegetation zu bewerten. Unter diesem Aspekt wären dann wiederum die thermophilen und trockenheitsresistenteren C_4-Pflanzen gegenüber den C_3-Pflanzen im Vorteil.

Der prozentuale Anteil von C_4-Taxa an der Gesamtartenzahl nimmt vom Äquator polwärts stetig ab (COLLINS & JONES 1985, TEERI & STOWE 1976, STOWE & TEERY 1978, FREY & LÖSCH 1998). Entsprechendes gilt für Gebirgsregionen, in denen der Anteil von C_4-Arten gipfelwärts sinkt (RUTHSATZ & HOFMANN 1984). Als Folge einer Klimaerwärmung wäre eine polwärtige, beziehungsweise gipfelwärtige Verschiebung der Arealgrenzen von C_4-Pflanzen durchaus vorstellbar. Zwar konnte in einem achtjährigen Begasungsexperiment mit CO_2 in der nordamerikanischen Prärie keine Veränderung in der Artzusammensetzung und im Verhältnis von C_3- zu C_4-Pflanzen festgestellt werden (OWENSBY et al. 1999). Andererseits nimmt der Anteil von C_4-Pflanzen in Europa ständig zu. So gibt BRANDES (1995) für das 192 km² große Stadtgebiet von Braunschweig eine Steigerung an von sieben C_4-Arten im Jahr 1908 über neun Arten im Jahr 1987 auf schließlich 16 C_4-Arten im Jahr 1994.

Auch am Rheinufer ist eine Zunahme der C_4-Arten im 20. Jahrhundert zu verzeichnen. In Vegetationsaufnahmen des Polygono-Chenopodietums aus dem Jahr 1963 wurden von LOHMEYER & SUKOPP (1992) nur vier C_4-Arten festgestellt, was einem Anteil an der Gesamtartenzahl von unter 5% entspricht. In späteren Vegetationsaufnahmen derselben Pflanzengesellschaft vom Ende der 1980er Jahre bis zum Jahr 2000 (WISSKIRCHEN 1995b, LOHMEYER & SUKOPP 1992, SCHMITZ diese Arbeit, Tab. 3/1) lag der Anteil der C_4-Pflanzen mit Werten zwischen 10 und 13% bereits mehr als doppelt so hoch.

Die C_4-Arten am Rheinufer stellen zwar keine Bedrohung für andere Pflanzenarten dar, da sie nur in sehr offenen Beständen vorkommen, wenig konkurrenzkräftig sind und keinerlei

Verdrängungspotenzial besitzen. Allerdings sollte man die weitere Bestandesentwicklung dieser Artengruppe genau beobachten, da sie eine potenziell wichtige Funktion als Klimaindikator besitzen.

5 Der Einfluss des Nitratgehaltes im Boden auf die Pflanzenentwicklung

5.1 Einleitung

Viele Pflanzenarten werden in starkem Maße modifikativ von den edaphischen Bedingungen, des Bodens beeinflusst. Insbesondere der Nährstoffgehalt spielt bei der Entwicklung von Pflanzen eine große Rolle. Die Amaranthaceae und Chenopodiaceae des Rheinufers werden in der Regel als Nitrophyten bezeichnet und erhalten bei ELLENBERG et al. (1992) N-Zeigerwerte zwischen 5 und 9 (Tab. 5/1).

Tabelle 5/1: N-Zeigerwerte nach ELLENBERG et al. (1992). Kleindruck = unsicherer Wert.

Art	N-Zeigerwert bei ELLENBERG et al. (1992)	Bemerkungen
Amaranthus albus	7	
Amaranthus blitoides	8	
Amaranthus blitum agg.	8	als *A. lividus*
Amaranthus deflexus	7	
Amaranthus graecizans	8	
Amaranthus hybridus agg.	7	
Amaranthus powellii	6	gehört auch zum *A. hybridus* agg.
Amaranthus retroflexus	7	
Atriplex micrantha	6	als *A. heterosperma*
Atriplex patula	7	
Atriplex prostrata	9	als *A. hastata*
Chenopodium album	7	
Chenopodium botrys	6	
Chenopodium ficifolium	7	
Chenopodium foliosum	8	
Chenopodium glaucum	9	
Chenopodium hybridum	8	
Chenopodium polyspermum	8	
Chenopodium pumilio	8	
Chenopodium rubrum	9	
Corispermum leptopterum	6	als Synonym zu *C. hyssopifolium*
Salsola kali ssp. *kali*	8	
Salsola kali ssp. *tragus*	5	(als ssp. *ruthenica*)

Auffällig im Gelände ist der oft beträchtliche Größenunterschied von Exemplaren nährstoffreicher Ackerstandorte einerseits und nährstoffärmerer Kiesbänke andererseits. Um den modifikativen Einfluss einer unterschiedlichen Nährstoffversorgung auf verschiedene Amaranthaceae und Chenopodiaceae zu quantifizieren, wurde ein Kulturversuch durchgeführt, bei dem die einzelnen Arten unter verschiedenen Nährstoffgehalten des Bodens aufgezogen wurden. Gleichzeitig wurden Bodenproben von verschiedenen natürlichen Standorten im Gelände genommen und deren Nitratgehalt zu der am Standort gemessenen Größe der Pflanzen in Beziehung gesetzt. Da der Nitratgehalt des Bodens in der Regel der

wichtigste Nährstofffaktor ist, der so gut wie immer auch fest mit den anderen Bodennährstoffen positiv korreliert ist, und um gleichzeitig den Arbeitsaufwand auf ein vertretbares Maß zu beschränken, wurde NO_3 stellvertretend für den Nährstoffgehalt des Bodens als Untersuchungsparameter ausgewählt. So spielt Ammoniumsticksoff im Vergleich zu Nitratstickstoff in gut durchlüfteten Böden nur eine verhältnismäßig geringe Rolle, so dass bei Routinekontrollen häufig nur letzteres bestimmt wird (SCHEFFER & SCHACHTSCHABEL 1998). Eine den Versuchen zugrunde liegende Fragestellung bestand darin, die mögliche Eignung der Wuchshöhe der untersuchten Amaranthaceae und Chenopodiaceae als Bioindikator für unterschiedliche Nitratgehalte im Boden zu untersuchen.

5.2 Material und Methode

17 verschiedene Arten der Amaranthaceae und Chenopodiaceae (*Amaranthus albus, Amaranthus blitoides, Amaranthus blitum* ssp. *emarginatus, Amaranthus bouchonii, Amaranthus cruentus, Amaranthus powellii, Amaranthus retroflexus, Amaranthus spinosus, Atriplex prostrata, Chenopodium album, Chenopodium ficifolium, Chenopodium glaucum, Chenopodium hybridum Chenopodium polyspermum, Chenopodium pumilio, Chenopodium rubrum* und *Corispermum leptopterum*) wurden unter Freilandbedingungen bei vier verschiedenen Nährstoffkonzentrationen des Substrates kultiviert. Zu diesem Zweck wurden von jeder Art Anfang Mai je zirka 50 Samen in je vier Kunststofftöpfe (Ø 20 cm, Höhe 18 cm) mit Ablauflöchern eingesät. Das Substrat war nährstoffarmer Rheinsand aus einer Kiesgrube (Bodenlager des Botanischen Gartens Düsseldorf). Das Samenmaterial stammte aus Wildsammlungen vom Rheinufer der Umgebung Düsseldorfs. Ausnahme hiervon waren lediglich *Amaranthus blitoides, Amaranthus cruentus* und *Amaranthus spinosus*, deren Samen von den Botanischen Gärten Göttingen, Hamburg und Stuttgart-Hohenheim zur Verfügung gestellt wurden. Die Töpfe wurden an einem sonnigen Standort im Versuchsgarten der Universität Düsseldorf aufgestellt und in vier verschiedene Behandlungsgruppen aufgeteilt: Gruppe 1 blieb ungedüngt, die Töpfe der Gruppen 2 bis 4 wurden einmal wöchentlich mit 100 ml einer handelsüblichen Nährstofflösung (Chrysal®) gedüngt (Tab. 5/1). Die Dosierungsstufen waren für Gruppe 2: 1,5 ml Düngerlösung / l Gießwasser, für Gruppe 3: 10 ml Düngerlösung / l Gießwasser und für Gruppe 4: 20 ml Düngerlösung / l Gießwasser. Zusammensetzung der Düngerlösung: 3,4% Nitratstickstoff, 2,6% Ammoniumstickstoff, 3% wasserlösliches Phosphat, 6% wasserlösliches Kaliumoxid, Spurennährstoffe: 0,01% Bor, 0,002% Kupfer, 0,02% Eisen und 0,002% Zink. Alle Töpfe wurden bei Bedarf (ausbleibender Regen) zusätzlich mit Leitungswasser gegossen. Die Pflanzen wurden im ausgewachsenen Zustand zum Zeitpunkt der Samenreife ober- und unterirdisch abgeerntet, indem das sandige Substrat durch vorsichtiges Abschütteln und Abspülen mit Wasser von den Wurzeln entfernt wurde. Die Spross- und Wurzellänge der Pflanzen von durchschnittlich zirka sieben Individuen pro Topf wurden gemessen (maximal 13, in Einzelfällen wo die Saat schlecht aufgegangen war, auch nur zirka vier Pflanzen) und das ober- und unterirdische

Trockengewicht bestimmt. Zusätzlich wurde der Nitratgehalt des Substrates zum Zeitpunkt der Aberntung gemessen. Zu diesem Zweck wurden pro Topf mehrere Proben aus verschiedenen Bereichen des Substrates entnommen und zu je einer Mischprobe vereinigt. Die so erhaltenen Proben wurden luftgetrocknet und mit einem photometrischen Nitrattest (Spectroquant®, Merck) gemäß der Vorschrift aufbereitet und analysiert. Hierfür wurden die lufttrockenen Proben zur Entfernung grober Bestandteile durch ein Bodensieb der Maschenweite 2 mm gesiebt. Je 10 g des Feinbodens wurden in Polyethylenflaschen eingewogen und mit je 25 ml Aqua bidest versetzt. Die Proben wurden 30 Minuten maschinell geschüttelt und anschließend durch Blaubandfilter filtriert. Eine eventuelle Resttrübung durch suspendierte Teilchen wurde durch Zentrifugieren entfernt (Heraeus Biofuge 22 R, 30 min bei 5000 U/min). Entsprechend der Arbeitsanleitung der Firma Merck wurde 1 Mikrolöffel (ca. 50 mg) Reaktionsreagenz in 5 ml konzentrierter Schwefelsäure aufgelöst und unter Kühlung im Wasserbad 1,5 ml des Filtrates zugegeben. Nach einer Einwirkzeit von zehn Minuten wurden die Proben in 10 mm Einwegküvetten überführt und die Extinktion bei 516 nm im Spektralphotometer (Hewlett-Packard 8452 A) gegen einen Reagenzblindwert gemessen. Der Vergleich mit einer Eichkurve ergab den entsprechenden Nitratgehalt der Probe. Der Stichprobenumfang betrug n = 18 pro Düngungsstufe.
Darüber hinaus wurden auch an 24 natürlichen Standorten, das heißt auf den Sand- und Kiesbänken am Flussufer, aber auch an Ackerstandorten Bodenproben genommen. Es handelte sich dabei um Mischproben aus 0-20 cm Tiefe und einem Entnahmeradius von zirka 20 cm. Der Nitratgehalt dieser Proben wurde ebenfalls nach dem oben beschriebenen Verfahren getestet. Um Messfehler zu verringern, wurden drei bis fünf Parallelanalysen pro Bodenprobe durchgeführt. Zusätzlich wurden die Sprosslängen einzelner Amaranthaceae und Chenopodiaceae an den entsprechenden Fundorten vermessen und mit dem Nitratgehalt des Bodens in Beziehung gesetzt.

5.3 Ergebnisse

Die zugegebene Menge an Nährlösung ergab die in Tabelle 5/2 dargestellten Nitratgehalte des Bodens. Der gemessene Nitratgehalt des Substrates verhielt sich dabei proportional zur Konzentration der zugegebenen Nährstofflösung (Abb. 5/1).

Tabelle 5/2: Düngungsstufen und gemessene Nitratgehalte des Bodens bei den vier Versuchsgruppen.

Gruppe	wöchentliche Düngung (ml Nährlösung/l H_2O)	gemessener durchschnittlicher Nitratgehalt (mg NO_3/100 g Boden)
1	0	1,02
2	1,5	1,27
3	10	3,78
4	20	6,32

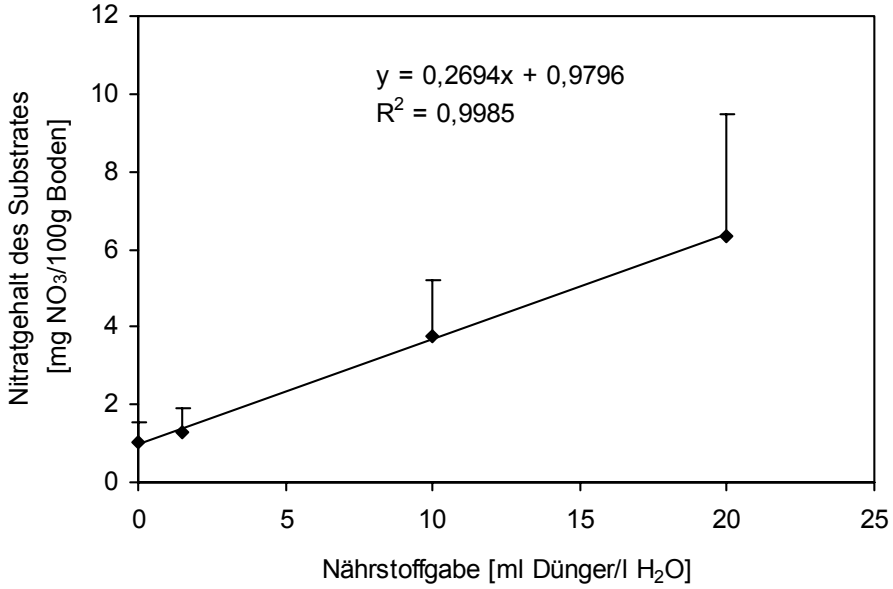


Abbildung 5/1: Wöchentliche Düngermenge und gemessener Nitratgehalt des Bodens.

Abbildung 5/2: Zunahme der Sprosslänge und der Biomasse bei vier unterschiedlichen Düngungsstufen am Beispiel von *Amaranthus cruentus.*

Alle untersuchten Arten reagierten mit einer deutlichen Zunahme der Sprosslänge und der Trockenmasse auf zunehmende Nährstoffgehalte (Abb. 5/2, 5/3). Insbesondere in Bereichen niedriger Nährstoffkonzentration konnte schon eine geringfügige Erhöhung der

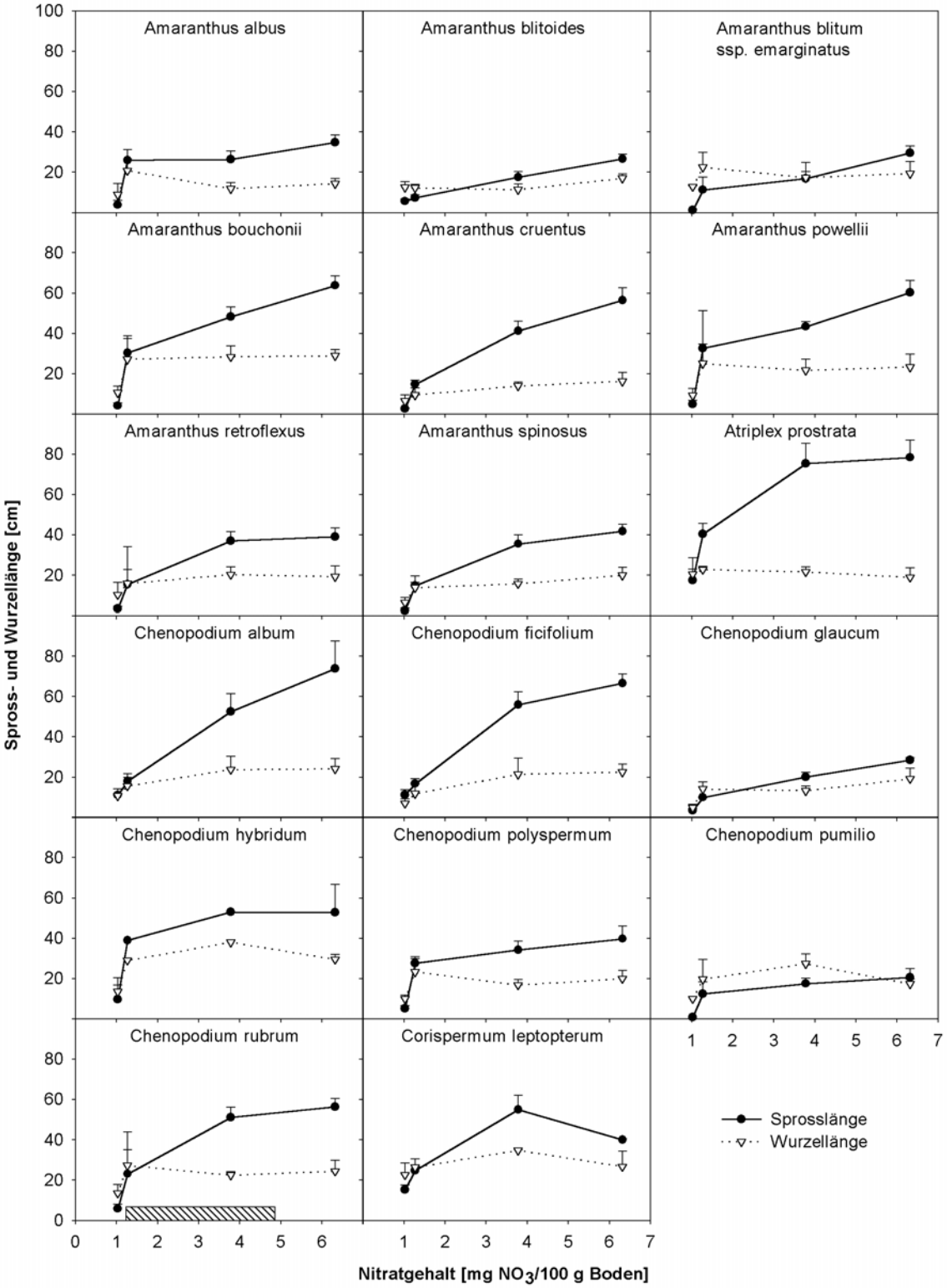


Abbildung 5/3: Spross- und Wurzellänge der untersuchten Arten bei unterschiedlichen Düngungsstufen. Der schraffierte Balken (bei *C. rubrum*) zeigt den üblichen Nitratgehalt des Bodens am Rheinufer.

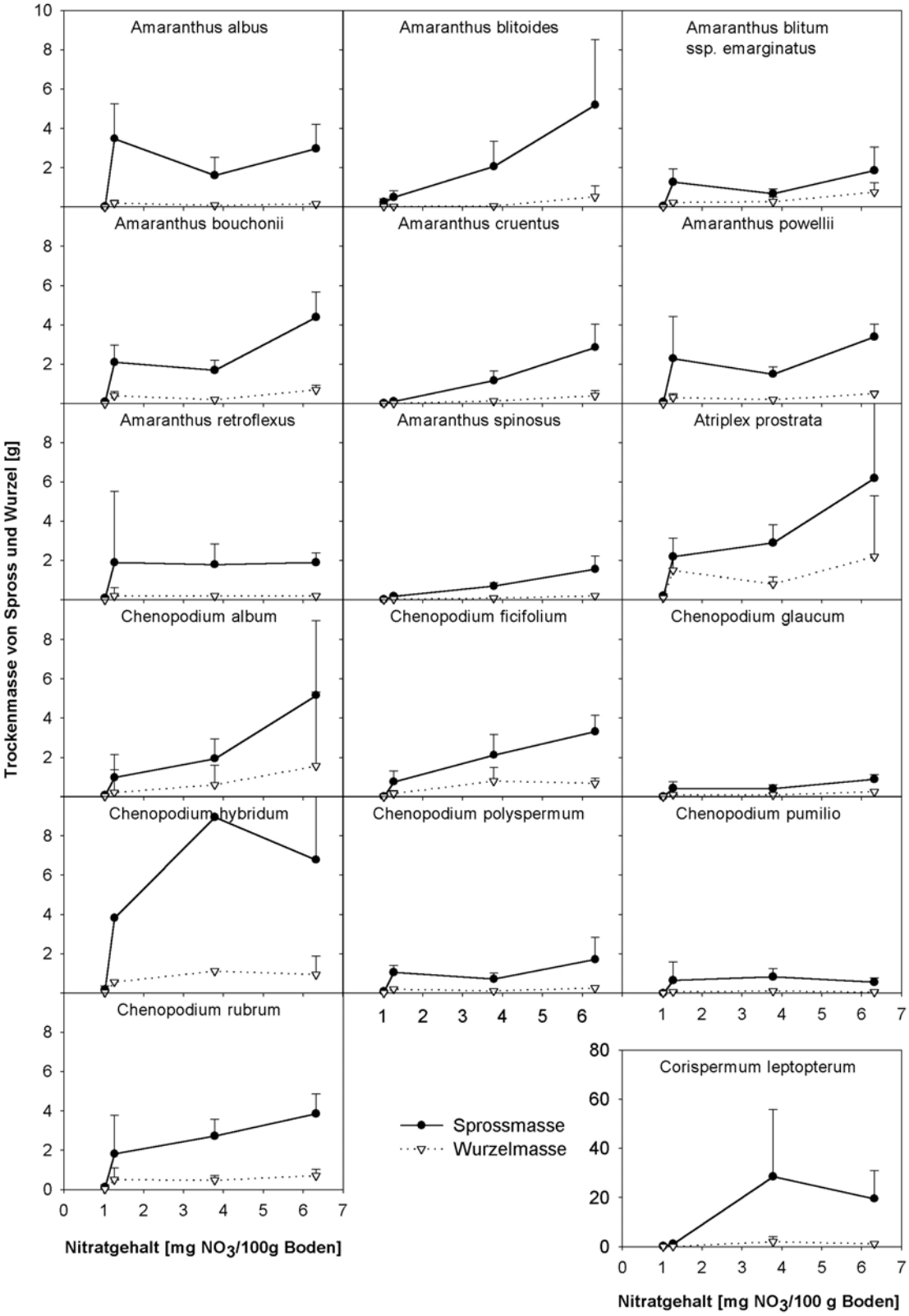


Abbildung 5/4: Trockenmasse von Spross und Wurzel bei unterschiedlichen Düngungsstufen.

Nährstoffzufuhr eine beträchtliche Zunahme der Sprosslänge und des oberirdischen Trockengewichts der Pflanzen hervorrufen (Abb. 5/3, 5/4). Weitere, höhere Nährstoffgaben steigern das Wachstum dagegen kaum noch, die Kurven zeigen eine gewisse Absättigung. Auf der Stufe der niedrigsten Nährstoffversorgung übersteigt dabei die Wurzellänge regelmäßig die Sprosslänge, während auf den höheren Düngungsstufen die Sprosslänge und Sprossmasse über der Wurzellänge und Wurzelmasse liegen. Unter Nährstoffmangelbedingungen investieren die Pflanzen also besonders in das Wachstum der Wurzel, was der Pflanze das Erreichen eventuell tiefer liegender nährstoffreicherer Bodenschichten ermöglicht.
Das oberirdische Trockengewicht stieg bei allen Arten mit zunehmender Sprosslänge exponentiell an (Abb. 5/5). Die Ursache hierfür ist in dem stark zunehmenden Bedarf an Stabilität bei zunehmender Wuchshöhe zu sehen. Die Wurzelmasse war dagegen bei allen Arten mit der Wurzellänge wesentlich schwächer korreliert, da auch relativ lange Wurzeln noch sehr dünn sein können (Abb. 5/6).

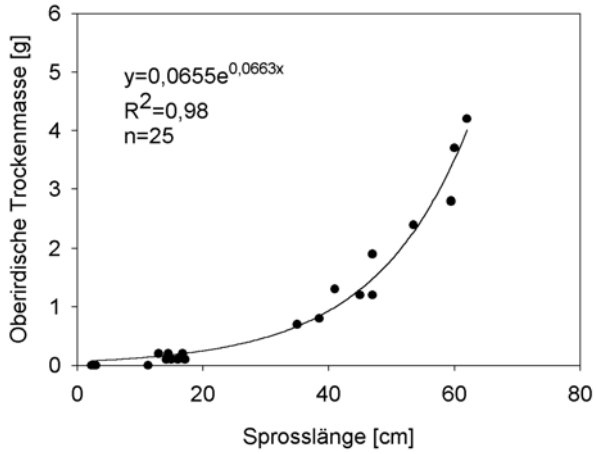


Abbildung 5/5: Exponentielle Zunahme der oberirdischen Trockenmasse in Abhängigkeit von der Sprosslänge am Beispiel von *Amaranthus cruentus.*

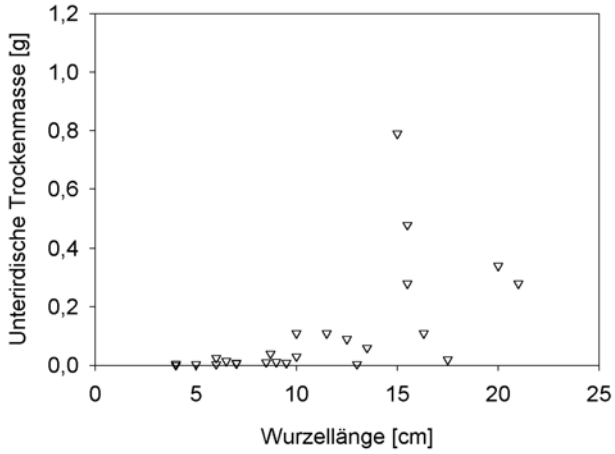


Abbildung 5/6: Schwächere Korrelation von unterirdischer Trockenmasse und Wurzellänge am Beispiel von *Amaranthus cruentus*.

Die an natürlichen Standorten am Rheinufer gemessenen Nitratgehalte des Bodens (Tab. 5/3) lagen im niedrigsten Fall bei 1,06 mg NO_3/100 g Boden, der höchste gemessene Wert lag bei 7,33 mg NO_3/100 g Boden. Der Durchschnittswert aller 24 beprobten Stellen lag bei 2,06 mg NO_3/100 g Boden. Der Medianwert (bessere Ausschließung von Extremwerten) lag bei 1,54 mg NO_3/100 g Boden. Die Nitratgehalte am Rheinufer liegen damit in der Regel zwischen Düngungsstufe 2 und 3 des obigen Versuches.

Tabelle 5/3: NO_3-Gehalt und Lokalität der Bodenproben von Sand- und Kiesbankstandorten.

Lf. Nr.	Pr. Nr.	Datum	n	Lokalität	Vegetation	mg NO_3 / 100 g Boden
1	3	04.06.98	5	D-Himmelgeist, Kiesbank	Polygono-Chenopodietum	2,01
2	4	04.06.98	5	D-Himmelgeist, sandiges Ufer,	vegetationsfrei	1,98
3	5	04.06.98	5	D-Himmelgeist, Ufer mit Basaltsteinen, Sand u. Lehm, Reitweg	vegetationsfrei	2,04
4	6	04.06.98	5	Zonser Grind, Sand mit etwas Lehm	Polygono-Chenopodietum	2,05
5	7	04.06.98	5	Zonser Grind, Sand	Bromo-Corispermetum	1,39
6	8	04.06.98	5	Zonser Grind, Sand mit dünner Tonkruste (<1 mm)	Polygono-Chenopodietum-Bromo-Corispermetum mit Populus u. Phalaris	1,52
7	9	04.06.98	5	Zonser Grind, Sand	vegetationsfrei	1,26
8	10	24.08.98	3	Kiesbank nördl. Neuss-Uedesheim,	Polygono-Chenopodietum, kleine Pflanzen	1,22
9	11	24.08.98	3	Kiesbank nördl. Neuss-Uedesheim,	Polygono-Chenopodietum, etwas größere Pflanzen als vor.	1,56
10	12	25.08.98	3	Kiesufer D-Volmerswerth	Polygono-Chenopodietum, große Pfl.	1,46
11	13	23.09.98	4	Kiesbank, D-Himmelgeist, Kies, Sand, Feinerde	Polygono-Chenopodietum	1,33
12	29	04.10.98	4	Zonser Grind, Sand mit 3 mm Lehmauflage	Polygono-Chenopodietum-Bromo-Corispermetum	1,46
13	30	04.10.98	4	Zonser Grind, Sand, Lehm	Amaranthus powellii-Bestand	1,36
14	31	04.10.98	4	Zonser Grind, Sand	Bromo-Corispermetum	1,12
15	32	04.10.98	4	Zonser Grind, Sand mit 1 mm Lehmauflage	Bromo-Corispermetum	1,06
16	100	09.09.99	3	D-Stockum (nähe Messe), Sand, Bruchsteine	Polygono-Chenopodietum mit Flutrasenelementen	1,88
17	101	14.09.99	3	D-Kaiserswerth, feiner Sank, Kies	Polygono-Chenopodietum mit Flutrasenelementen	3,29
18	102	14.09.99	3	D-Kaiserswerth, Kies u. Sand am Rand des Flutrasens	Polygono-Chenopodietum mit Flutrasenelementen	7,33
19	103	15.09.99	3	D-Lohausen, Sand, Kies am Rand v. Weide/Flutrasen	Polygono-Chenopodietum mit Flutrasenelementen	2,30
20	104	16.09.99	3	D-Volmerswerth, Schlamm u. Kies	Polygono-Chenopodietum	4,87
21	105	16.09.99	3	D-Stockum, Kies, Sand	Polygono-Chenopodietum	1,75
22	106	22.09.99	3	Du-Rheinhausen, Kies, Sand	Polygono-Chenopodietum mit Datura	1,13
23	107	22.09.99	3	Du-Rheinhausen, Kies, Sand	Polygono-Chenopodietum, Grenze Cuscuto-Convolvuletum	1,37
24	108	24.09.99	3	Meerbusch-Nierst	Polygono-Chenopodietum	2,61

Tabelle 5/4: NO_3-Gehalt und Lokalität der Bodenproben von Ackerstandorten.

Lf. Nr.	Pr. Nr.	Datum	n	Lokalität	Vegetation	mg NO_3 / 100 g Boden
1	14	23.09.98	4	Himmelgeister Rheinbogen, Ackerboden	Rübenacker	13,25
2	15	23.09.98	4	Himmelgeister Rheinbogen, Ackerboden	Rübenacker	3,64
3	16	25.09.98	4	Monheimer Rheinbogen, kiesig-sandiger Ackerboden	kiesiger Rübenacker	1,67
4	17	25.09.98	4	Monheimer Rheinbogen, kiesig-sandiger Ackerboden	kiesiger Rübenacker	1,50
5	18	25.09.98	4	Monheimer Rheinbogen, kiesig-sandiger Ackerboden	kiesiger Rübenacker	1,70

In einer vergleichenden Übersicht der Nitratgehalte der Bodenproben unter Berücksichtigung der vorhandenen Vegetation (Abb. 5/7) zeigten sich die geringsten Nitratgehalte für die vegetationsfreien Flächen und das Bromo-Corispermetum mit im Durchschnitt 1,4 mg NO_3/100 g Boden. Im Einzelfall höhere Nitratgehalte wiesen die Flächen auf, die mit dem Polygono-Chenopodietum bestanden waren. Der Mittelwert dieser Flächen lag bei 2,35 mg NO_3/100 g Boden. Die Untersuchung der Bodenproben der Ackerstandorte ergab relativ geringe NO_3-Werte für einen kiesigen Ackerrand im Monheimer Rheinbogen sowie einen mäßigen und einen hohen NO_3-Wert für zwei Ackerstandorte im Rheinbogen bei Düsseldorf-Himmelgeist (Abb. 5/7, Tab. 5/4). Zum Vergleich können die von STEUBING & FANGMEIER (1992) angegebenen Repräsentativwerte herangezogen werden, die als Größenordnung für Ackerboden 1-5 mg NO_3/100 g Boden nennen.

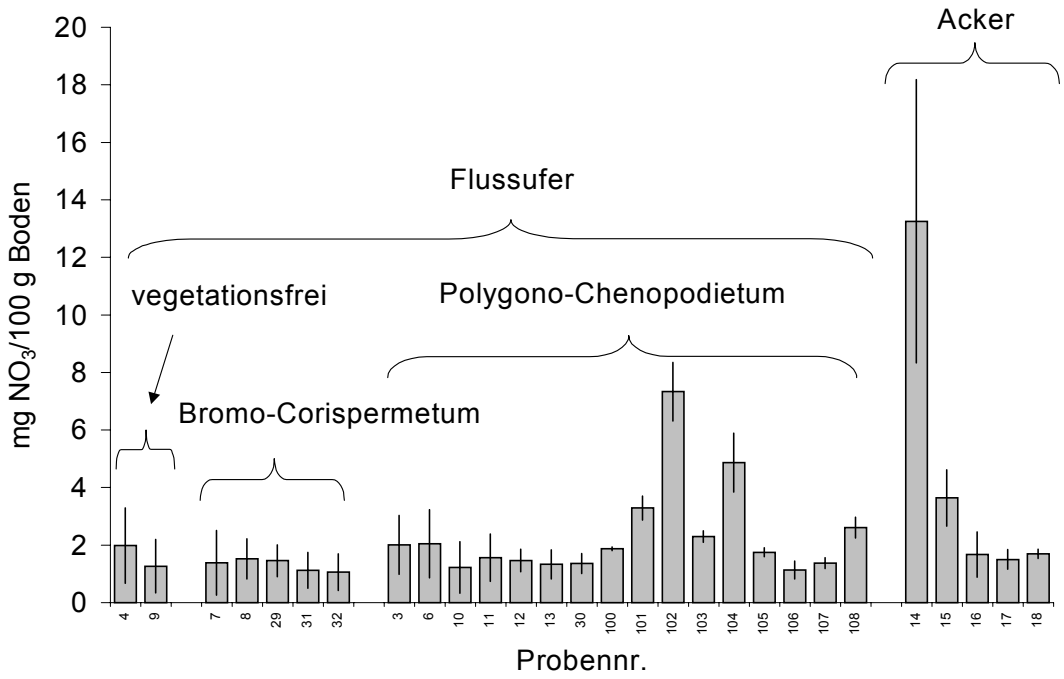


Abbildung 5/7: Vergleich der Nitratgehalte der Bodenproben verschiedener Standorte unter Berücksichtigung der Vegetation.

Bei einem Vergleich der an den beprobten natürlichen Standorten gemessenen Sprosslängen der dort vorgefundenen Arten der Amaranthaceae und Chenopodiaceae mit den im Kulturversuch ermittelten Werten zeigt sich nur eine sehr begrenzte Übereinstimmung (Abb. 5/8). Die am natürlichen Standort ermittelten Werte streuen dabei recht stark um die im Kulturexperiment ermittelten Messwerte.

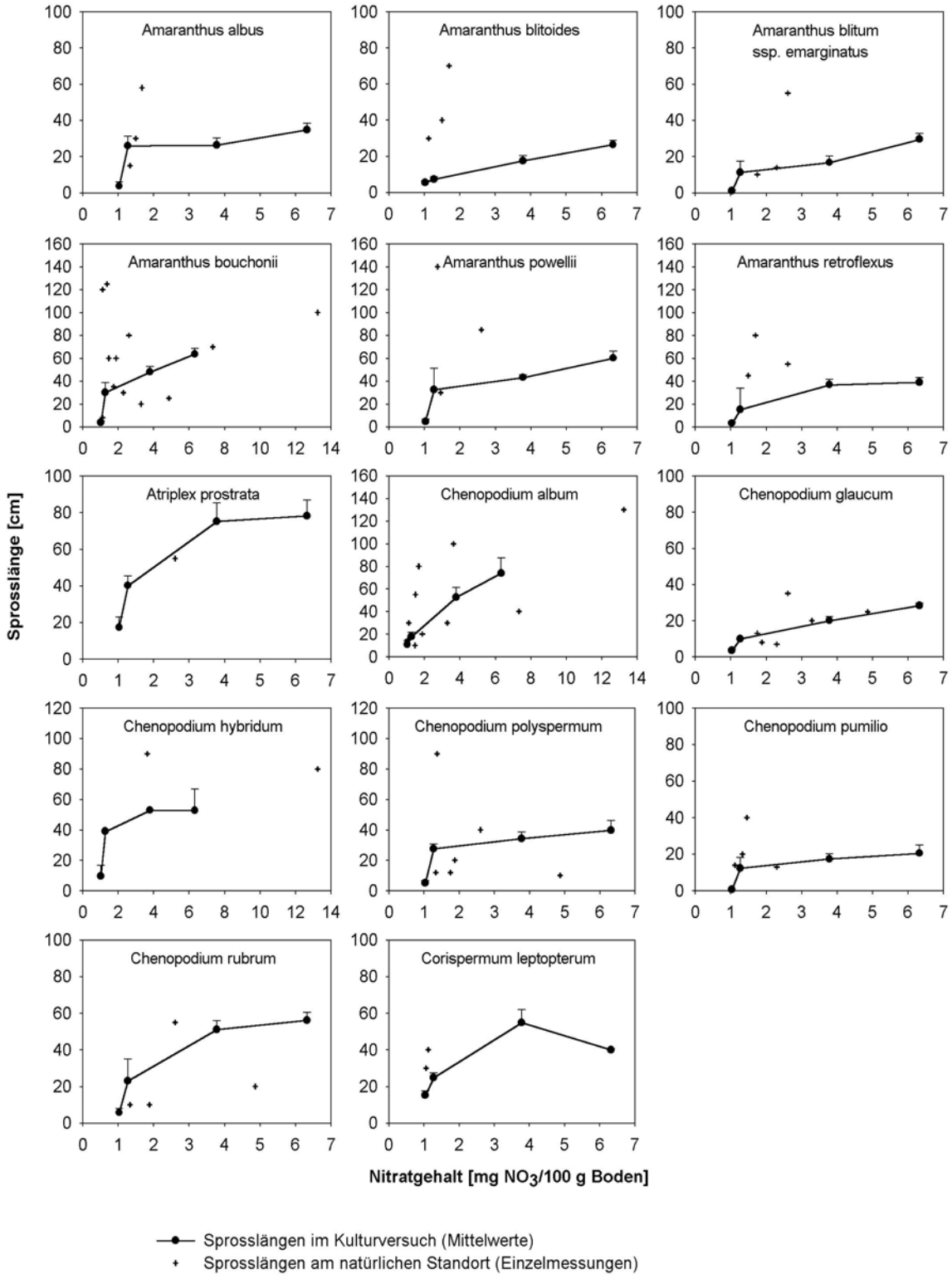


Abbildung 5/8: Die teilweise starken Abweichungen der am natürlichen Standort gemessenen Sprosslängen von den im Kulturexperiment ermittelten Werten lässt den Rückschluss auf das Einwirken weiterer modifikativer Einflüsse (Temperatur, Tageslänge) zu.

5.4 Diskussion

Insgesamt bestätigen die gemessenen Befunde die Beobachtungen im Gelände, dass das Bromo-Corispermetum die sandig trockenen etwas höher gelegenen Bereiche bevorzugt, während das Polygono-Chenopodietum die etwas tiefer liegenden Bereiche besiedelt, die lehmige und kiesige Anteile haben können und im Durchschnitt etwas nährstoffreicher sind. Die bei vorliegenden Untersuchungen gemessenen Nitratgehalte schwanken insgesamt viel weniger als die von WISSKIRCHEN (1995b) an den Ufern verschiedener mitteleuropäischer Flüsse gemessenen Proben. Letztere Werte liegen aber in der Regel oft unter den im Rahmen der vorliegenden Untersuchungen festgestellten Werten. So liegen die zwei von WISSKIRCHEN untersuchten Proben aus dem Polygono-Chenopodietum des Mittelrheins bei nur 0,4 und 0,5 mg NO_3/100 g Boden. Eine mögliche Ursache für die Unterschiede ist die von WISSKIRCHEN als Analyseverfahren angewandte Mikrodestillationsmethode. Dieses von STÖCKER (1971) und GERLACH (1980) beschriebene Verfahren ist nach Angaben von WISSKIRCHEN (1995b) zwar recht gut reproduzierbar, im Bereich der unteren Nachweisgrenze jedoch vergleichsweise grob. Außerdem wurden die Bodenproben von WISSKIRCHEN nicht luftgetrocknet sondern feucht gelagert und eingefroren. Da diese Proben auch nur einmal statt mehrfach analysiert wurden, besteht hier eine weitere Quelle für mögliche Schwankungen und Abweichungen. Gleichwohl ist in Betracht zu ziehen, dass die Kies- und Sandbänke des Niederrheins im Durchschnitt durchaus etwas nitratreicher sein können als die von WISSKIRCHEN untersuchten vergleichbaren Standorte an Mittelrhein, Mosel, Elbe, Loire und Allier. Im Vergleich zu Ackerstandorten sind die niederrheinischen Kies- und Sandbänke allerdings noch vergleichsweise nährstoffarm. STEUBING & FANGMEIER (1992) nennen als typische Werte für Ackerboden 1-5 mg NO_3/100 g Boden. Einer der beprobten Ackerstandorte lag mit 13,25 mg NO_3/100 g Boden noch erheblich über diesem Wert. Derart hohe Nitratgehalte erklären, dass *Amaranthus*-Arten auf Ackerstandorten oftmals mannshoch oder höher werden, während sie am Rheinufer meist kleiner bleiben. Über den Einfluss des Nitratgehaltes auf das Wachstum hinaus, konnten HUNT et al. (1985a-c) für *Amaranthus powellii* auch einen Einfluss der Nitratversorgung auf die Photosyntheserate, auf osmotisches und Blattwasserpotenzial sowie auf die stomatäre Leitfähigkeit nachweisen.

Vergleicht man die an den beprobten Standorten gemessenen Sprosslängen mit den im Kulturversuch ermittelten Werten, so zeigt sich nur eine sehr begrenzte Übereinstimmung (Abb. 5/8). Die Abweichungen von den experimentell ermittelten Werten sind teilweise so groß, dass hier außer dem Nitratgehalt des Bodens weitere Faktoren das Wachstum der Pflanzen maßgeblich beeinflusst haben müssen. Dies können andere, hier nicht analysierte Bodeninhaltsstoffe sein. Wie weitere Experimente belegen, sind aber sonstige wichtige Faktoren für die Pflanzenentwicklung neben den Substrateigenschaften auch die Tageslänge (s. Kap. 7) und die Temperatur (s. Kap. 8). Da die natürlichen Standorte auf den Sand- und Kiesbänken unterhalb der Mittelwasserlinie liegen und der Keimungszeitpunkt daher vom Eintritt des sommerlichen Niedrigwassers abhängt, findet die Entwicklung einer spät gekeimten Pflanze unter ganz anderer Tageslänge und anderen Temperaturbedingungen statt

als die einer früh gekeimten. Wie eigene Experimente zeigten, führen insbesondere Kurztagsbedingungen bei *Amaranthus*-Arten zu Zwergwuchs (Kap. 7). Ebenso konnte bei *Chenopodium*-Arten im Kurztag Verzwergung festgestellt werden (WISSKIRCHEN mündl. Mittlg.). Da der Keimungszeitpunkt von im Gelände vorgefundenen Pflanzen in der Regel unbekannt ist, kann die Wuchshöhe der untersuchten Arten zwar im Experiment unter vergleichbaren Bedingungen einer bestimmten Nährstoffversorgung zugeordnet werden, lässt jedoch nur sehr eingeschränkt am natürlichen Standort Rückschlüsse auf den Nährstoffgehalt des Bodens zu. Eine Eignung der untersuchten Pflanzenarten als Bioindikator für Substratstickstoff ist daher allenfalls nur mit starken Einschränkungen gegeben.

6 Die Ausbreitungs- und Keimungsbiologie der untersuchten Arten

Durch die regelmäßigen Überflutungen in der Rheinaue wirken spezielle Bedingungen auf die Ausbreitung der Diasporen und auf die Keimungsbiologie der Auenvegetation. Die annuelle Vegetation der häufig überfluteten Bereiche unterhalb der Mittelwasserlinie ist den Einflüssen des Wassers dabei in besonderem Maße ausgesetzt. Dem Wasser kann dabei sowohl fördernde Wirkung durch Hydrochorie als auch hemmende Wirkung durch Überstauung der Diasporen und Pflanzen zukommen. Für Neophyten, die oftmals die Besiedlung ihres potenziellen Areals noch nicht abgeschlossen haben, ist die Verbreitung ihrer Diasporen und deren Keimung unter den vorherrschenden Bedingungen im neu zu besiedelnden Lebensraum von entscheidender Bedeutung. In verschiedenen Experimenten sollte der Fragestellung nachgegangen werden, welche Ansprüche neophytische Amaranthaceae und Chenopodiaceae der Rheinaue an die Ausbreitung und Keimung ihrer Diasporen stellen. Zum Vergleich wurden auch verschiedene einheimische Arten desselben Lebensraumes untersucht. Besonderen Wert wurde dabei auf die Einflüsse des Wassers auf die Diasporen gelegt.

6.1 Die Schwimmfähigkeit der Diasporen

6.1.1 Einleitung

Die Pflanzen im Überflutungsbereich der Flüsse sind oftmals durch die Schwimmfähigkeit ihrer Diasporen an die Ausbreitung durch Wasser angepasst. Hydrochorie spielt auch für verschiedene Neophyten des Rheinufers eine wichtige Rolle. So konnte für neophytische *Cuscuta*-Arten der Aue eine besonders gute Schwimmfähigkeit ihrer Früchte nachgewiesen werden (SCHMITZ 1994, LÖSCH et al. 1995). Inwiefern die Diasporen der Chenopodiaceae und Amaranthaceae des Rheinufers zur Hydrochorie befähigt sind, sollte bei der folgenden Untersuchung festgestellt und quantifiziert werden. Zu Vergleichszwecken wurden dabei auch einheimische Arten desselben Standortes untersucht. Insgesamt wurden 15 verschiedene einheimische und neophytische Arten des Rheinufers und der Häfen untersucht und verglichen.

6.1.2 Material und Methode

Die Diasporen folgender centrospermer Therophyten wurden am natürlichen Standort in der Umgebung Düsseldorfs gesammelt: *Amaranthus albus, Amaranthus blitum* ssp. *emarginatus, Amaranthus bouchonii, Amaranthus powellii, Amaranthus retroflexus, Atriplex prostrata, Bassia scoparia, Chenopodium album, Chenopodium ficifolium, Chenopodium glaucum,*

Chenopodium polyspermum, Chenopodium pumilio, Chenopodium rubrum, Corispermum leptopterum, Polygonum lapathifolium ssp. *brittingeri*. Dabei handelt es sich bis auf *Bassia scoparia*, die bislang nur ephemer in Hafenanlagen vorkommt, um typische Pflanzen der Sand- und Kiesbänke des Rheinufers. Die Diasporen wurden in der Form gesammelt und untersucht, wie sie in der Natur von der Pflanze verbreitet werden. Das heißt, bei Arten, die die Frucht als Ganzes mitsamt der Blütenhülle abwerfen, wurde auch die ganze Verbreitungseinheit untersucht, bei Arten, die Samen aus Kapseln ausstreuen, wurden nur die Samen genommen. Von jeder Art wurden 100 Früchte bzw. Samen auf die Oberfläche je eines mit Wasser gefüllten Becherglases gegeben. Im Abstand von 24 Stunden wurden die untergegangenen Diasporen gezählt. Die Zeit bis die Hälfte der Diasporen einer Art untergegangen war wurde dabei als artspezifische Halbwertzeit der Schwimmfähigkeit festgehalten. Nach 39 Tagen wurde der Versuch beendet.

6.1.3 Ergebnisse

Die meisten der untersuchten Arten werfen als Verbreitungseinheit die gesamte Frucht mitsamt der Blütenhülle ab. Lediglich *Amaranthus albus* und *Amaranthus powellii* sind ausgesprochene Samenstreuer, die ihre Samen aus Deckelkapseln entlassen. Eine Zwischenstellung nimmt *Amaranthus retroflexus* ein, der zumeist die gesamte Deckelkapsel abwirft, die sich dann aber im abgefallenen Zustand, gegebenenfalls auch unter Wasser, öffnet. Die Schwimmfähigkeit der Diasporen der untersuchten Arten ist in Abbildung 6/1 dargestellt. Unmittelbar nach dem Einbringen ins Wasser zeigten die Diasporen der meisten Arten eine sehr große Schwimmfähigkeit, die bei 100% oder knapp darunter lag. Einzige Ausnahme waren die Früchte des Steppenrollers *Corispermum leptopterum*, von denen 42% bereits unmittelbar nach dem Einbringen ins Wasser auf den Boden des Becherglases absanken. Die mit Abstand größte Schwimmfähigkeit zeigten die Früchte von *Chenopodium ficifolium*. Bei dieser Art waren auch zum Zeitpunkt der Beendigung des Versuches nach 39 Tagen noch über 80% aller Diasporen schwimmfähig. Die die Nuss einhüllenden fleischigen Perigonzipfel sind bei dieser Art wasserabweisend und verhindern so ein schnelles Absinken der Frucht. Die Diasporen der übrigen Arten schwimmen zu Anfang auf der Wasseroberfläche, bereits nach kurzer Zeit beginnt jedoch ein Teil abzusinken. Die Zahl der schwimmenden Diasporen nimmt anschließend nahezu linear ab. Schließlich wird der Kurvenverlauf wieder flacher. Das heißt, einige Früchte bewahren sich eine überdurchschnittliche lange Schwimmfähigkeit, so dass die meisten Kurven in Abbildung 6/1 eine s-förmige Gestalt besitzen.

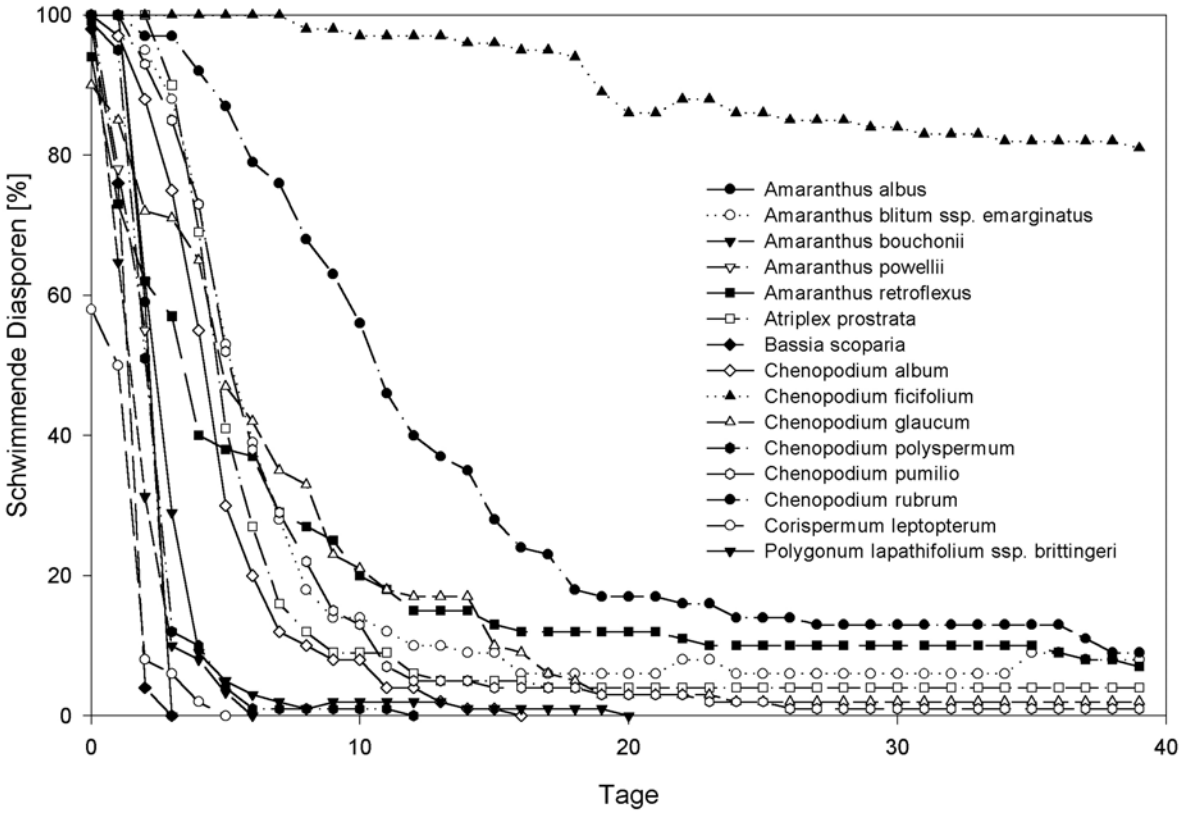


Abbildung 6/1: Schwimmfähigkeit der Diasporen.

Die Zeit, nach der die Hälfte der Diasporen ihre Schwimmfähigkeit verloren hat, kann als Halbwertszeit der Schwimmfähigkeit bezeichnet werden und bietet eine brauchbare Vergleichsgröße zwischen den verschiedenen Arten. Die untersuchten Arten sind in Tabelle 6/1 nach dieser Halbwertszeit der Schwimmfähigkeit sortiert. Die durchschnittliche Halbwertszeit aller untersuchten Arten liegt bei einem Medianwert von 3,4 Tagen. Eine sehr geringe Schwimmfähigkeit zeigte neben dem Steppenroller *Corispermum leptopterum* auch *Bassia scoparia*. Sämtliche untergegangen Früchte dieser ephemeren Art der Hafenanlagen begannen im Versuch bereits nach wenigen Tagen unter Wasser zu keimen. Dieses Keimungsverhalten mag für diese Art der osteuropäischen und asiatischen Trockengebiete in ihrer Heimat eine günstige Reaktion auf die Anwesenheit von Wasser sein, für einen periodisch überschwemmten Standort wie das Rheinufer stellt dies jedoch eine für die Pflanze eher ungünstige Reaktion dar, da zum Zeitpunkt der Überflutung eine weitere Entwicklung des Keimlings unter Wasser ja unmöglich ist. Eine mögliche Ausbreitung und Einbürgerung von *Bassia scoparia* auf den Sand- und Kiesbänken des Rheinufers wird also durch das Keimungsverhalten dieser Art erschwert. Auch bei einigen anderen Arten kann es vorkommen, dass Samen bereits unter Wasser keimen, jedoch zu einem wesentlich geringeren Anteil (vergl. Kap. 6.2). Eine geringe Schwimmfähigkeit der Diasporen zeigten weiterhin die

Samenstreuer *Amaranthus albus* und *Amaranthus powellii*. Bemerkenswerterweise gilt das gleiche auch für den am Rheinufer häufigen *Amaranthus bouchonii*, dessen Kapseln sich nicht wie bei den beiden ersteren Arten mit einem Querriss öffnen, sondern die Samen beim Abfallen von der Pflanze umschließen. Die ebenfalls beim Abfallen geschlossen bleibenden Früchte von *Amaranthus blitum* ssp. *emarginatus* wiesen dagegen die höchste Schwimmfähigkeit der untersuchten *Amaranthus*-Arten auf. Die *Chenopodium*-Arten zeigten mit der Ausnahme von *C. polyspermum* recht lange Schwimmfähigkeiten ihrer Früchte. Neben *Chenopodium ficifolium* ist hier vor allem *Chenopodium rubrum* hervorzuheben. Die Früchte dieser namensgebenden Art des Polygono-Chenopodietums waren erst nach 10,6 Tagen zur Hälfte untergegangen.

Tabelle 6/1: Zeitraum bis zum Verlust der Schwimmfähigkeit von 50% bzw. 100% der Diasporen (S = Samen, F = Frucht).

Art	Dia-sporen	Halbwertszeit der Schwimmfähigkeit [d]	Zeit bis 100% untergegangen [d]
1. *Corispermum leptopterum*	F	1,0	5
2. *Bassia scoparia*	F	1,3	3
3. *Amaranthus bouchonii*	F	1,4	6
4. *Chenopodium polyspermum*	F	2,0	12
5. *Amaranthus powellii*	S	2,1	3
6. *Amaranthus albus*	S	2,2	3
7. *Polygonum lapathifolium* ssp. *brittingeri*	F	2,3	20
8. *Amaranthus retroflexus*	F/S	3,4	>39
9. *Chenopodium album*	F	4,2	16
10. *Atriplex prostrata*	F	4,6	>39
11. *Chenopodium glaucum*	F	4,8	>39
12. *Amaranthus blitum* ssp. *emarginatus*	F	5,2	>39
13. *Chenopodium pumilio*	F	5,2	>39
14. *Chenopodium rubrum*	F	10,6	>39
15. *Chenopodium ficifolium*	F	>39	>39

6.1.4 Diskussion

Insgesamt kann festgestellt werden, dass die Fähigkeit zur Hydrochorie nicht zwangsläufig auch der Häufigkeit der entsprechenden Art am Rheinufer entspricht. So weisen die Früchte der überaus häufigen Art *Amaranthus bouchonii* eine relativ geringe Schwimmfähigkeit auf, während der nur zerstreut vorkommende *Chenopodium ficifolium* weitaus schwimmfähigere Diasporen aufweist. Es spielen neben der Hydrochorie natürlich noch weitere Faktoren bei der Ausbreitung der Arten eine Rolle, wie beispielsweise die unterschiedliche Lagerungsfähigkeit der Samen unter Wasser, die Fähigkeit zum Aufbau einer Diasporenbank im Substrat, die Keimungsansprüche oder sonstige ökologische Unterschiede zwischen den Arten. Neben der Wasserverbreitung stehen den untersuchten Arten in gewissem Umfang

weitere Ausbreitungsmöglichkeiten zur Verfügung. AELLEN (1960-1961), ROTHMALER (1999) und DÜLL & KUTZELNIGG (1992) geben für die Chenopodiaceae neben der Hydrochorie auch Zoochorie durch Vögel, Anemochorie und Anthropochorie an. Allerdings konnten bei den Untersuchungen am Rheinufer niemals Vögel beobachtet werden, die die Samen der Chenopodiaceae abernteten. Auch die Möglichkeit der Diasporen als Ballonflieger sind eher beschränkt und kommen sicher nur bei Sturm zur Geltung. Die Verschleppung des Saatgutes mit dem Menschen hat zwar für die Einschleppung fremder Arten in die Hafenstandorte oder die Ausbreitung auf Äckern Bedeutung, spielt aber am natürlichen Standort des Rheinufers wohl keine Rolle. Gleiches gilt für die Gattung *Amaranthus.* Die von ROTHMALER (1999) angegebene Windverbreitung dürfte bei den Diasporen, die keine Flugorgane besitzen, sich auf einen Ausbreitungsradius von wenigen Metern beschränken. Nur *Corispermum leptopterum* und *Amaranthus albus* als Steppenroller sowie *Bassia scoparia,* die dünnhäutige Anhängsel an der die Frucht umschließenden Blütenhülle besitzt, sind Arten, bei denen der Wind bei der Ausbreitung der Diasporen im Vordergrund steht. Eine Besonderheit war bei *Polygonum lapathifolium* ssp. *brittingeri* zu beobachten: Hier verwitterten die Perigonblätter nach einigen Wochen unter Wassereinfluss und nur die hakenförmig gebogenen Adern blieben zurück (Abb. 6/2). Diese können sich untereinander oder auch an anderen Gegenständen festhaken. Die Früchte sind also nach einer Lagerung in Wasser zur Klettverbreitung befähigt. Auf dieses für *Polygonum lapathifolium* typische Phänomen hatten bereits STANIFORTH & CAVERS (1976) sowie WISSKIRCHEN (1991) hingewiesen. Ähnliches findet sich nicht bei verwandten Arten der Gattung *Polygonum*, wie *P. persicaria* oder *P. pensylvanicum*, die ähnliche Standorte besiedeln, genausowenig wie bei den Amaranthaceae und Chenopodiaceae. Alles in allem ist die Hydrochorie für die überwiegende Mehrzahl der untersuchten Arten die wichtigste Art der Ausbreitung der Diasporen.

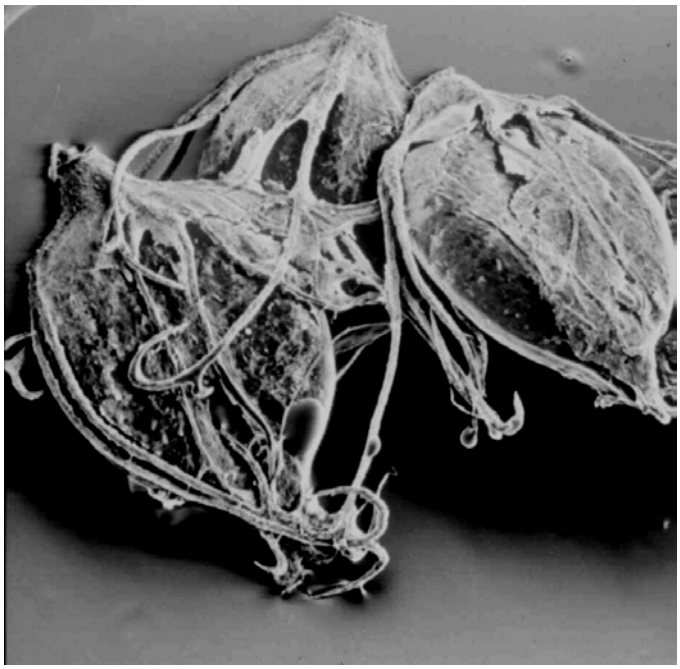


Abbildung 6/2:
Nach der Verwitterung des Perigons unter Wassereinfluss bleiben dessen hakenförmig gebogenen Adern zurück und ermöglichen Klettverbreitung bei *Polygonum lapathifolium* s.l.

6.2 Untersuchungen zum Einfluss der Lagerungsdauer der Diasporen in Wasser auf deren Keimfähigkeit unter Berücksichtigung von Temperatur und Lichtregime

6.2.1 Einleitung

Aufgrund der häufigen Überflutung ihres Standortes müssen die Diasporen von Pflanzen der Kies- und Sandbankvegetation in der Lage sein, eine längere Überstauung und Lagerung im Wasser zu ertragen. Dies gilt gleichermaßen für die neophytischen Arten der Flussufer, die die Standortverhältnisse in ihrem Einwanderungsgebietes tolerieren müssen. Ob und wie sich ein längerer Aufenthalt unter Wasser auf die Keimfähigkeit der Samen auswirkt, sollte durch die vorliegende Untersuchung geklärt werden. Da die Temperatur und das Lichtregime einen erheblichen Einfluss auf den Keimungsverlauf von *Amaranthus*-Arten haben (HÜGIN jun. 1986), sollten diese bei der Durchführung des Experimentes berücksichtigt werden. Neben den neophytischen Amaranthaceae und Chenopodiaceae wurden zu Vergleichszwecken auch einheimische Chenopodiaceae des Flussufers untersucht sowie *Polygonum lapathifolium* ssp. *brittingeri* als Charakterart des Polygono-Chenopodietums.

6.2.2 Material und Methode

Es wurden Diasporen der folgenden Arten untersucht: *Amaranthus albus, Amaranthus blitum* ssp. *emarginatus, Amaranthus bouchonii, Amaranthus powellii, Amaranthus retroflexus, Atriplex prostrata, Chenopodium album, Chenopodium ficifolium, Chenopodium glaucum, Chenopodium polyspermum, Chenopodium pumilio, Chenopodium rubrum* sowie *Polygonum lapathifolium* ssp. *brittingeri*. Das untersuchte Samenmaterial wurde am natürlichen Standort am Rheinufer in der Umgebung Düsseldorfs gesammelt. Die Diasporen wurden in der Form gesammelt und untersucht, wie sie natürlicherweise von der Pflanze abgeworfen werden (s. Kap. 6.1.3). Das heißt, bei Arten, die die Frucht als Ganzes mitsamt der Blütenhülle bzw. Fruchtknoten abwerfen, wurde die ganze Verbreitungseinheit untersucht (*Chenopodium, Atriplex, Polygonum*, *Amaranthus blitum* ssp. *emarginatus, Amaranthus bouchonii*), bei Arten, die Samen ausstreuen (*Amaranthus albus, A. powellii, A. retroflexus*), wurden nur die Samen genommen. Die Samen jeder Art entstammten jeweils demselben Jahrgang. Von jeder Art wurden 100 Samen in je ein Becherglas mit Wasser gegeben, in dem sie 40 Tage bei Raumtemperatur aufbewahrt wurden. Zum Vergleich wurden 100 Samen pro Art trocken gelagert. Die Samen beider Gruppen wurden nach Ablauf der 40 Tage zeitgleich in je eine Petrischale auf feuchtes Filterpapier gegeben. Um Schimmelbildung zu vermeiden, waren die Petrischalen und das Filterpapier unmittelbar vorher durch kurzes Tauchen in kochendes Wasser desinfiziert worden. Die Petrischalen wurden per Zeitschaltuhr täglich von 6:00 Uhr bis 21:00 beleuchtet (Kombination aus 12 Halogenstrahlern à 35 W und 2 Pflanzenleuchten à 160 W, PPFD 250 µmol Phot. m^{-2} s^{-1}), der Temperaturwechsel betrug 28/20 °C. Die Zahl der

gekeimten Samen wurde täglich kontrolliert und die Keimlinge jeweils entnommen. Das Filterpapier wurde mit demineralisiertem Wasser feucht gehalten. Nachdem die erste Keimungswelle abgeklungen war, wurden die Petrischalen einer einwöchigen Lagerung im Kühlschrank bei 7 °C ausgesetzt (stratifiziert). Anschließend wurden sie wieder den vorherigen Bedingungen exponiert. Nachdem die zweite Keimungswelle ausgeklungen war, wurde die Temperatur erhöht auf 34/20 °C. Nachdem auch die dritte Keimungswelle beendet war, wurde der Wechsel zwischen der Lagerung bei niedrigen Temperaturen über einen längeren Zeitraum und der anschließenden Exposition bei hohen Temperaturen gemäß Abbildung 6/4 (schraffierter Balken) mehrfach wiederholt bis keine Keimungen mehr festzustellen waren. Das Experiment wurde nach 1050 Tagen beendet, da keine Keimungen mehr zu verzeichnen waren.
Um eine zusätzliche Kontrolle über die Einflüsse von niedrigen Temperaturen auf die Samen zu haben, wurden von *Amaranthus retroflexus* 3 Gruppen von je 100 Samen, die bei Zimmertemperatur trocken gelagert worden waren, unterschiedlich vorbehandelt, bevor sie zur Keimung gebracht wurden: Eine Gruppe von Samen wurde eine Woche lang strengem Frost (-20 °C) ausgesetzt, die zweite Gruppe von Samen wurde eine Woche lang im Kühlschrank bei 7 °C aufbewahrt, während die dritte Gruppe unverändert bei Zimmertemperatur trocken gelagert wurde. Schließlich wurden alle drei Gruppen in Petrischalen auf feuchtem Filterpapier einem Tag/Nachtwechsel von 28/20 °C ausgesetzt. Die Keimlinge wurden wie oben beschrieben täglich gezählt und entnommen. Nach dem Abklingen der ersten Keimungswelle wurde die Temperatur auf 34/20 °C erhöht (s. schraffierter Balken in Abb. 6/5). Nachdem auch die zweite Keimungswelle abgeklungen war, wurden die übrigen Samen bei 7,5 °C im Kühlschrank 260 Tage stratifiziert und danach erneut dem täglichen Licht- und Temperaturwechsel von 34/20 °C ausgesetzt. Nachdem ein weiterer mehrfacher Wechsel zwischen kühler Lagerung und der Exposition bei hohen Temperaturen keine weiteren Keimungen auslösen konnte, wurde der Versuch nach 1000 Tagen schließlich beendet.
Die Unterschiede in den Keimungsraten aller Gruppen wurden mit dem χ^2-Test auf signifikante Verschiedenheit überprüft.

6.2.3 Ergebnisse

Zunächst war festzustellen, dass bei manchen Arten ein Teil der Samen bereits während der vierzigtägigen Wasserlagerung schon im Wasser keimte (Tab. 6/3). Bei vier Arten keimten mehr als 15% der Samen (18-37%) schon im Wasser (*Amaranthus powellii, Chenopodium album, Chenopodium ficifolium* und *Chenopodium glaucum*). *Chenopodium ficifolium* als Art mit besonders schwimmfähigen und wasserabweisenden Diasporen (s. Kap. 6.1) keimte dabei in der Regel an der Wasseroberfläche. Die Keimlinge selber waren nicht schwimmfähig und sanken nach der Loslösung von der Samenschale und deren Anhängen zu Boden. Die weniger schwimmfähigen Früchte von *Chenopodium album* keimten unter Wasser, während

Chenopodium glaucum und *Amaranthus powellii* teils an der Wasseroberfläche keimten, zum Teil unter Wasser. Die Mehrzahl der Samen aller Arten keimte jedoch erst nach dem Ausbringen auf Petrischalen. Der Keimungsverlauf der untersuchten Arten in den ersten zwei Wochen nach dem Ausbringen auf Petrischalen bei einem Tag/Nacht-Wechsel mit 28/20 °C ist in Abbildung 6/3 dargestellt. Es zeigten sich je nach Art zum Teil geringe, zum Teil deutliche Unterschiede im Keimungsverlauf zwischen den zuvor in Wasser gelagerten und den trocken gelagerten Samen. Die Samen von *Amaranthus blitum* ssp. *emarginatus, Amaranthus bouchonii, Amaranthus retroflexus* und *Chenopodium pumilio* zeigten unter den gegebenen Bedingungen gar keine oder fast keine Keimung. Bei *Chenopodium album* keimten fast nur Samen während der Wasserlagerung. Bei den übrigen acht Arten (*Amaranthus albus, Amaranthus powellii, Atriplex prostrata, Chenopodium ficifolium, Chenopodium glaucum, Chenopodium polyspermum, Chenopodium rubrum* und *Polygonum brittingeri* ssp. *lapathifolium*) war jedoch eine recht gute Keimung zu verzeichnen. Dabei zeigte sich, dass eine vorherige Lagerung in Wasser den Keimungszeitpunkt aller acht Arten begünstigte. Das bedeutete, dass die in Wasser gelagerten Samen im Durchschnitt zwischen zwei und fünf Tagen früher keimen konnten als die trocken gelagerten. Bei der Keimungsrate war das Ergebnis weniger einheitlich: Deutlich höhere Keimungsraten erzielten die Samen von *Amaranthus albus, Atriplex prostrata* und *Chenopodium polyspermum* nach einer Wasserlagerung. Die im Wasser gelagerten Samen von *Amaranthus powellii* keimten nur geringfügig besser. Kein Unterschied in der Keimungsrate beider Gruppen war bei *Chenopodium glaucum, Chenopodium rubrum* und *Polygonum lapathifolium* ssp. *brittingeri* zu beobachten. Dagegen zeigten die Samen von *Chenopodium ficifolium* eine erniedrigte Keimungsrate nach einer Vorbehandlung mit Wasser.

Da die Samen einiger Arten unter den gegebenen Anfangsbedingungen keine Keimung zeigten und die übrigen Arten nach zwei Wochen kaum noch neue Keimungen aufwiesen, wurden die Petrischalen mit den verbliebenen ungekeimten Samen einer einwöchigen Stratifizierung im Kühlschrank bei 7 °C ausgesetzt und danach erneut den vorherigen Bedingungen von 28/20 °C Tag/Nacht-Wechsel ausgesetzt (Abb. 6/4). Diese Behandlung rief eine erneute Keimungswelle bei den trocken gelagerten Samen von *Amaranthus albus* und *Chenopodium album* hervor sowie bei den in Wasser gelagerten Samen von *Atriplex prostrata* und den Samen von *Chenopodium rubrum* beider Gruppen. Die anderen Arten und Gruppen reagierten auf die einwöchige Stratifizierung nicht mit erneuten Keimungen. Eine anschließende Temperaturerhöhung auf 34/20 °C Tag-Nacht/Wechsel brachte dagegen auch Arten zum Keimen, die bis dahin keine nennenswerten Keimungsraten gezeigt hatten: Insbesondere *Amaranthus blitum* ssp. *emarginatus, Amaranthus bouchonii* und *Chenopodium pumilio* zeigten erst bei diesen hohen Temperaturen stärkere Keimungsraten (Abb. 6/4). Das bedeutet, dass bis auf *Amaranthus powellii* alle neophytischen Arten Keimungstemperaturen von über 30 °C benötigten oder zumindest durch diese hohen Temperaturen in ihrer Keimung stark gefördert wurden (Tab. 6/4). Von den einheimischen Arten war keine einzige auf derart hohe Keimungstemperaturen angewiesen.

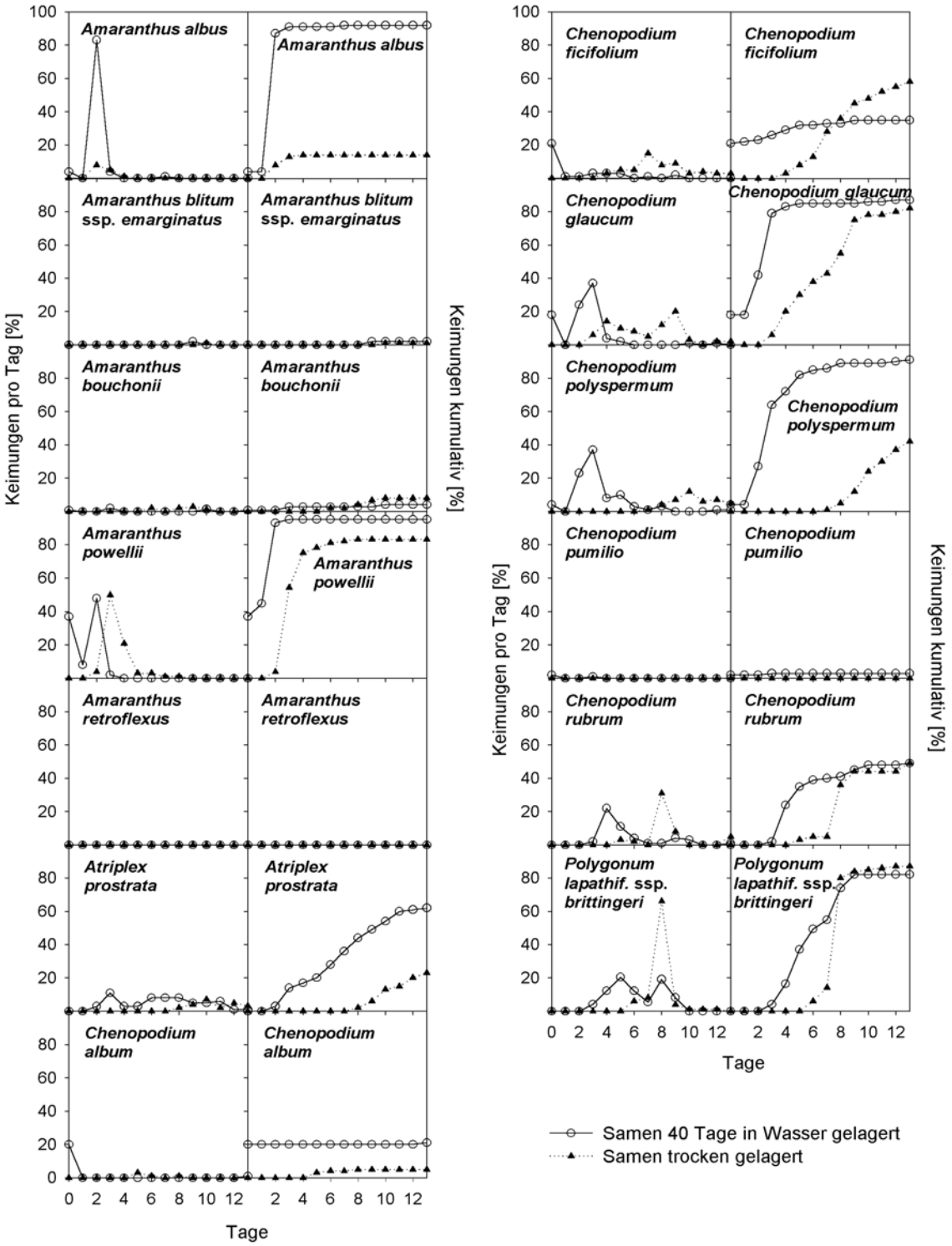


Abbildung 6/3: Keimungsverlauf von 40 Tage in Wasser gelagerten Samen im Vergleich zu trocken gelagerten Samen (Beleuchtung 6:00-21:00 Uhr, Temperaturwechsel 28 °C / 20 °C) in den ersten zwei Wochen nach dem Ausbringen auf Petrischalen. Linke Spalte: Anzahl der Keimungsereignisse pro Tag, rechte Spalte: kumulativer Keimungsverlauf.

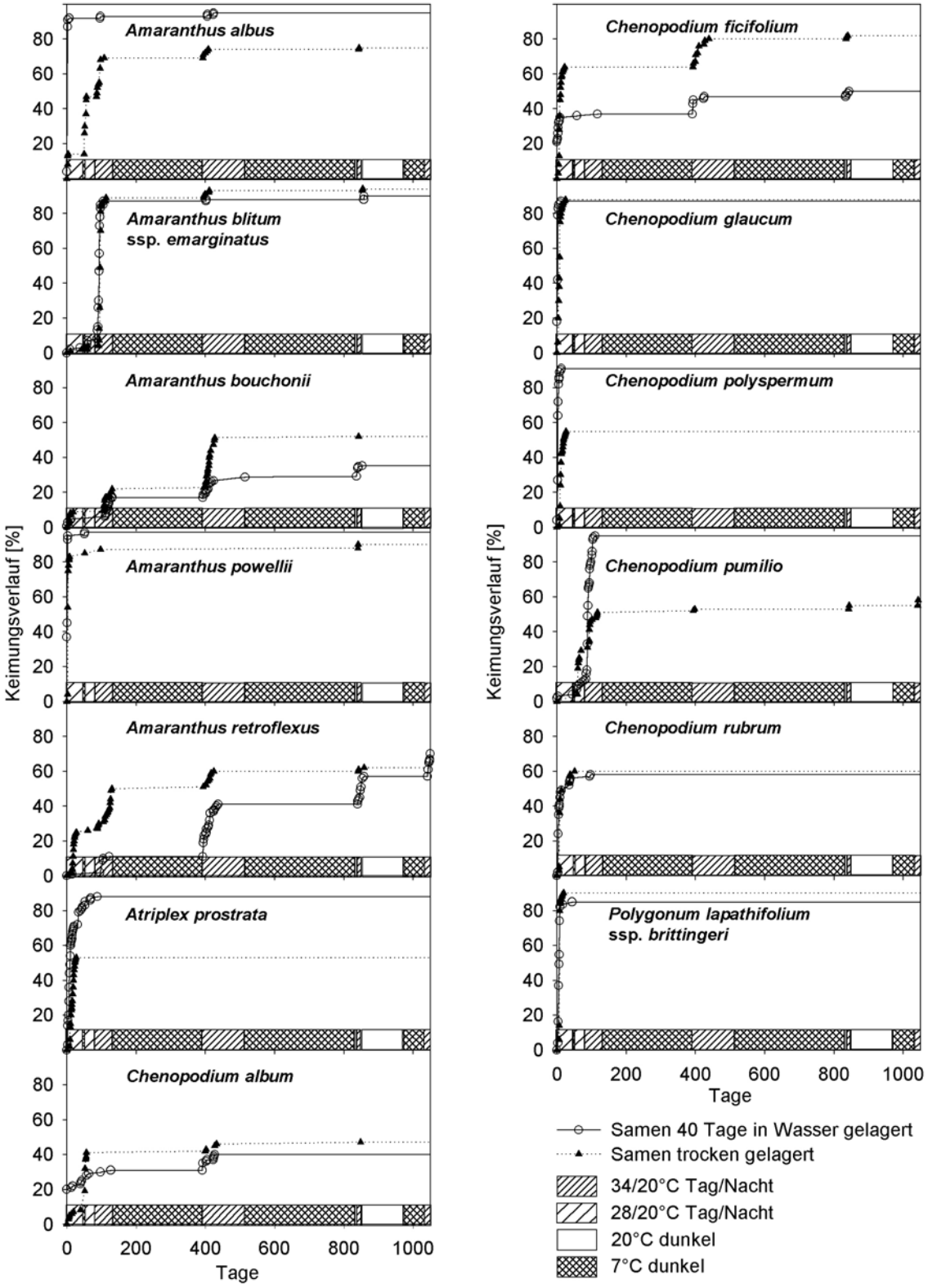


Abbildung 6/4: Keimungsverlauf von 40 Tage in Wasser gelagerten Samen im Vergleich zu trocken gelagerten Samen unter verschiedenen Temperatur- und Lichtbedingungen über einen Zeitraum von 1050 Tagen.

Die nach Abklingen dieser Keimungswelle zweimalig durchgeführte mehrmonatige Stratifizierung und erneute Exposition bei hohen Temperaturen mit Tag/Nach-Wechsel konnte bei vier Arten, nämlich *Amaranthus bouchonii, Amaranthus retroflexus, Chenopodium album* und *Chenopodium ficifolium* erneute stärkere Keimungswellen hervorrufen. Dabei war die zweite und letzte Keimungswelle deutlich schwächer als die vorige. Die Samen dieser vier Arten zeigten also eine ausgeprägte Dormanz, das heißt es keimten auch unter optimalen Bedingungen nicht alle Samen einer Art gleichzeitig sondern zeitversetzt.
Eine weitere mehrwöchige Stratifizierung mit Anschließender Wärme- und Lichtexposition konnte keine nennenswerten Keimungsereignisse mehr hervorrufen, so dass nach der Beendigung des Experimentes nach 1050 Tagen davon ausgegangen werden konnte, dass am Ende die maximale Keimfähigkeit der Samen erreicht worden war.
Betrachtet man die Gesamtkeimungsrate der untersuchten Arten nach Beendigung des Versuches, so ist bei fünf Arten ein deutlicher Unterschied zwischen den trocken gelagerten Samen und den Samen, die vierzig Tage in Wasser gelegen hatten, festzustellen (Tab. 6/2): Die Gesamtkeimungsrate der Samen von *Amaranthus albus, Atriplex prostrata, Chenopodium polyspermum* und *Chenopodium pumilio* wurde durch die Wasserlagerung signifikant (p=0,001) erhöht, die von *Chenopodium ficifolium* signifikant erniedrigt. Eine geringfügig erniedrigte Keimungsrate nach Wasserlagerung zeigte *Amaranthus bouchonii,* eine geringfügig erhöhte Keimungsrate nach Wasserlagerung zeigte *Amaranthus powellii.* Die insgesamt geringste Keimfähigkeit besaßen die Samen von *Amaranthus bouchonii* mit 35 bzw. 52%, die höchste Gesamtkeimungsrate mit 90 bzw. 97% zeigte der nah verwandte *Amaranthus powellii.*

Tabelle 6/2: Gesamtkeimungsraten der untersuchten Arten.

Art	Gesamt-keimungs-rate nach Lagerung in Wasser [%]	Gesamt-keimungs-rate nach trockener Lagerung [%]	Kein Unter-schied in Gesamt-keimungs-rate	Unterschied zwischen Keimungsraten p= 0,05	p= 0,01	p= 0,001
Amaranthus albus	95	75				X
Amaranthus blitum ssp. *emarginatus*	90	94	X			
Amaranthus bouchonii	35	52			X	
Amaranthus powellii	97	90		X		
Amaranthus retroflexus	70	62	X			
Atriplex prostrata	88	53				X
Chenopodium album	40	47	X			
Chenopodium ficifolium	50	82				X
Chenopodium glaucum	87	88	X			
Chenopodium polyspermum	91	55				X
Chenopodium pumilio	95	58				X
Chenopodium rubrum	58	60	X			
Polygonum lapathifolium ssp. *brittingeri*	85	90	X			

Tabelle 6/3: Charakterisierung des Keimungsverhaltens der untersuchten Arten im Hinblick auf Einfluss von Wasserlagerung [+: Förderung, (+): Förderung nur unter Wasser,-: Hemmung, .: neutral].

Art	Keimung im Wasser möglich [%]	Einfluss von Wasserlagerung auf Keimungszeitpunkt	Einfluss von Wasserlagerung auf Keimungsrate (p=0,01)
Amaranthus albus	4	+	+
Amaranthus blitum ssp. *emarginatus*	0	.	.
Amaranthus bouchonii	1	.	-
Amaranthus powellii	37	+	.
Amaranthus retroflexus	0	-	.
Atriplex prostrata	0	+	+
Chenopodium album	20	(+)	.
Chenopodium ficifolium	21	(+)	-
Chenopodium glaucum	18	+	.
Chenopodium polyspermum	4	+	+
Chenopodium pumilio	2	.	+
Chenopodium rubrum	0	+	.
Polygonum lapathifolium ssp. *brittingeri*	0	+	.

Tabelle 6/4: Äußere Einflüsse, die für eine gute Keimung förderlich (x) oder nötig (X!) sind. Neophytische Arten sind grau unterlegt.

Art	Wasser-lagerung	Stratifi-zierung	Temp. >30 °C
Amaranthus albus	x	x	x
Amaranthus blitum ssp. *emarginatus*	.	x	**X!**
Amaranthus bouchonii	.	.	**X!**
Amaranthus powellii	x	.	.
Amaranthus retroflexus	.	x	x
Atriplex prostrata	x	x	.
Chenopodium album	x	x	.
Chenopodium ficifolium	x	x	.
Chenopodium glaucum	x	.	.
Chenopodium polyspermum	x	.	.
Chenopodium pumilio	x	x	**X!**
Chenopodium rubrum	x	x	.
Polygonum lapathifolium ssp. *brittingeri*	x	.	.

Der Versuchsteil, bei dem Samen von *Amaranthus retroflexus* eine Woche lang strengem Frost (-20 °C) ausgesetzt worden waren, bzw. eine Woche bei 7 °C gelagert worden waren ergab folgendes Ergebnis (Abb. 6/5): Die mit Frost vorbehandelten Samen keimten am schnellsten, gefolgt von den bei 7 °C gelagerten Samen. Die Kontrollgruppe mit den zuvor trocken bei Zimmertemperatur aufbewahrten Samen keimte am zögerlichsten. Eine Erhöhung der Temperatur von 28/20 °C auf 34/20 °C konnte dabei deutliche Steigerungen in der Keimungsrate aller drei Gruppen hervorrufen, die schließlich bei 82% für die mit Frost behandelte, bei 54% für die bei 7 °C behandelte und bei 14% für die Kontrollgruppe lag. Erst eine mehrmonatige anschließende Stratifizierung aller drei Gruppen und die anschließende erneute Exposition bei hohen Temperaturen 34/20 °C konnte die bis dahin nicht gekeimten

Samen aller drei Gruppen zur Keimung bringen, so dass anschließend die Keimungsrate aller drei Gruppen in derselben Größenordnung (88-97%) lag. Die unterschiedliche Vorbehandlung beeinflusste also in hohem Maße den Keimungsverlauf, nicht aber die Keimfähigkeit der Samen.

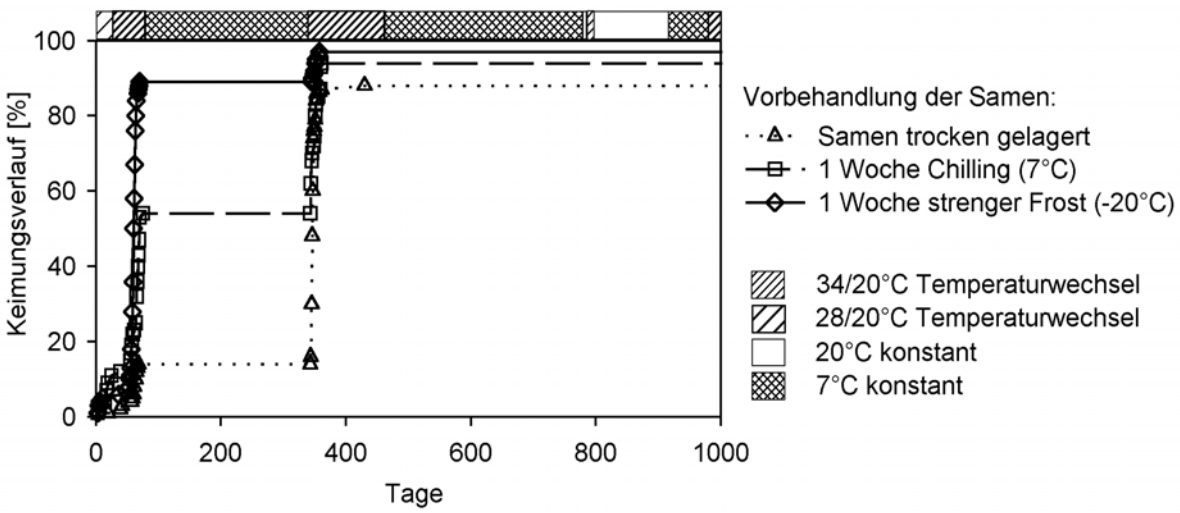


Abbildung 6/5: Einfluss von strengem Frost und Stratifizierung auf die Keimung der Samen von *Amaranthus retroflexus.*

6.2.4 Diskussion

Auf die fördernden Einflüsse von hohen Temperaturen, Lichtwechsel und Stratifizierung auf die Keimung von *Amaranthus*-Arten hatte bereits HÜGIN jun. (1986) hingewiesen, mit dessen Ergebnissen die vorliegenden Befunde weitgehend im Einklang stehen, der Einfluss eines Aufenthaltes der Samen in Wasser war dort allerdings nicht untersucht worden. Alle neophytischen Arten bis auf *Amaranthus powellii*, der auch schon bei etwas niedrigeren Temperaturen hohe Keimungsraten erzielt, werden durch Temperaturen über 30 °C gefördert. Die am Rheinufer weit verbreiteten Arten *Amaranthus bouchonii, Amaranthus blitum* ssp. *emarginatus* und *Chenopodium pumilio* sind sogar auf diese sehr hohen Temperaturen angewiesen und erreichen größere Keimungsraten erst bei Temperaturen über 30 °C. Diese hohen Temperaturen werden bei direkter Sonneneinstrahlung auf die unbeschatteten Sand- und Kiesbänke des Rheinufers im Hochsommer leicht erreicht. Auf bereits mit Vegetation bewachsenen Standorten oberhalb der Sand- und Kiesbänke könnten die Diasporen dieser thermophilen Arten dagegen durch Beschattung des Bodens sicherlich schwerer zur Keimung gelangen, so dass die zu niedrige Substrattemperatur neben der Beschattung und Raumkonkurrenz einen weiteren Faktor darstellt, der eine Ausbreitung dieser Arten außerhalb von sehr offenen Standorten mit nur sehr lückiger Vegetation erschweren würde (zum Einfluss der Substrattemperatur auf Wachstum und Entwicklung von *Amaranthus*-Arten siehe Kap. 8). Die gute Frosttoleranz von Samen der meisten eingebürgerten *Amaranthus*-Arten

hatte bereits HÜGIN jun. (1986) belegt. Dabei hatte sich sogar eine fördernde Wirkung von scharfem Frost auf die Keimungsraten von *Amaranthus bouchonii* und *Amaranthus powellii* herausgestellt, ebenso wie im vorliegenden eigenen Versuch für *Amaranthus retroflexus*. Die weite Verbreitung und Häufigkeit dieser drei Arten in Mitteleuropa dürfte sicherlich auch mit dieser positiven Reaktion der Samen auf Frost zusammenhängen

In Tabelle 6/5 sind die untersuchten Arten in Bezug auf die Keimfähigkeit ihrer Samen nach Wasserlagerung angeordnet. Dabei wurde eine Förderung der Keimungsrate durch den Aufenthalt der Samen in Wasser als sehr gute Anpassung, eine unveränderte Keimungsrate mit Vorverlegung oder Beibehaltung des Keimungszeitpunktes als gute Anpassung eingestuft. Eine nur leicht verminderte Keimungsrate wurde als mittlere Anpassung gewertet. Eine Verminderung der Keimfähigkeit mit gleichzeitiger Keimungsverzögerung wären als schlechte Anpassung eingestuft worden. Alle untersuchten Pflanzenarten zeigen eine mittlere bis sehr gute Anpassung in der Keimfähigkeit ihrer Diasporen an die Lagerung in Wasser, dies gilt gleichermaßen für die neophytischen wie für die einheimischen Taxa. Ausgerechnet die Pflanzenart, deren Diasporen besonders gute Schwimmer sind, nämlich *Chenopodium ficifolium* (siehe Kap. 6.1), verträgt eine längere Lagerung im Wasser am schlechtesten von den untersuchten Arten. Die Unbenetzbarkeit der Blütenhülle, die die Nussfrucht bei dieser Art umschließt, scheint also nicht nur der Hydrochorie zu dienen, sondern schützt zusätzlich die Frucht vor dem Eindringen von Wasser. Die Wasserlagerung kann bei manchen Arten (*Amaranthus albus*) die Stratifizierung ersetzen, also zu einer schnelleren Keimung führen, bei anderen Arten (*Amaranthus retroflexus*) aber auch die Keimung hinauszögern. In Tabelle 6/5 wurden vier Arten nur mit einer mittleren Anpassung der Samen an Wasserlagerung eingestuft, nämlich *Amaranthus retroflexus, Amaranthus bouchonii, Chenopodium album* und *Chenopodium ficifolium*, deren Samen nach Wasserlagerung eine leicht verzögerte Entwicklung oder eine leicht verringerte Keimfähigkeit zeigten. Interessanterweise sind gerade diese vier Arten diejenigen, deren Samen eine ausgeprägte Dormanz gezeigt hatten. Dass auch unter Optimalbedingungen nicht alle Samen einer Art gleichzeitig keimen, ermöglicht diesen Arten den Aufbau einer Samenbank im Boden, die auch nach mehreren Jahren noch Pflanzen hervorbringen kann. Aufgrund von den in vielen Jahren auftretenden hohen Wasserständen während der Vegetationsperiode besteht auf den Kies- und Sandbänken nicht in jedem Jahr die Möglichkeit zur Entwicklung der einjährigen Ufervegetation. Eine durch Dormanz entstehende Samenbank kann für Annuelle ein wirksames Mittel sein, solche ungünstigen Jahre zu überbrücken. Eine Dormanz der Samen und die Förderung ihrer Keimungsrate durch Stratifizierung, die HAMMERTON (1967) für verschiedene europäische Herkünfte von *Polygonum lapathifolium* s.l. zeigte, konnte im vorliegenden Experiment für die niederrheinischen Herkünfte von *Polygonum lapathifolium ssp. brittingeri* nicht bestätigt werden. Größere Variation zwischen verschiedenen Herkünften einzelner *Polygonum*-Sippen zeigten auch TIMSON (1965) und STANIFORTH & CAVERS (1978). Eine ähnliche Variation stellten FROST & CAVERS (1975) für verschiedene lokale Herkünfte von *Amaranthus powellii* und *Amaranthus retroflexus* in Nordamerika fest. Für *Amaranthus retroflexus* zeigten KIGEL

et al. (1977) desweiteren, dass das Keimungsverhalten der Samen sogar durch die Lebensbedingungen der Elternpflanzen (Langtag/Kurztag, Temperatur und die Intensität deren Lichtgenusses) beeinflusst werden kann.
Insgesamt zeigen die neophytischen Arten des Rheinufers ein ähnliches Spektrum in der Reaktion auf Wasserlagerung der Samen wie die einheimischen Pflanzen desselben Standortes, benötigen zur Keimung allerdings im Durchschnitt höhere Temperaturen. Eine Erhöhung der durchschnittlichen Jahrstemperaturen, wie sie durch den Anstieg des Gehaltes an Treibhausgasen in der Atmosphäre verursacht werden kann, würde also auch im Hinblick auf das Keimungsverhalten die untersuchten Neophytenarten begünstigen.

Tabelle 6/5: Einteilung der untersuchten Arten nach ihrer Adaptation an Überflutung der Diasporen (Neophyten sind grau unterlegt, D = Dormanz der Samen). Arten mit nur mittlerer Anpassung an Wasserlagerung können dies durch ausgeprägte Dormanz kompensieren.

Sehr gute Anpassung an Wasserlagerung	**Gute Anpassung an Wasserlagerung**	**Mittlere Anpassung an Wasserlagerung**	**Schlechte Anpassung an Wasserlagerung**
Amaranthus albus	*Amaranthus blitum ssp. emarginatus*	*Amaranthus bouchonii* D	
Chenopodium pumilio	*Amaranthus powellii*	*Amaranthus retroflexus* D	
Atriplex prostrata	*Chenopodium glaucum*	*Chenopodium ficifolium* D	
Chenopodium polyspermum	*Chenopodium rubrum*	*Chenopodium album* D	
	Polygonum lapathifolium ssp. brittingeri		

6.3 Der Einfluss des Alters der Samen auf deren Keimfähigkeit

6.3.1 Einleitung

Die Frage, inwiefern das Alter von Saatgut dessen Keimfähigkeit beeinflusst, ist nicht nur für Landwirte von Interesse, die eine bestimmte Nutzpflanze kultivieren möchten (ROBERTS 1972), sondern spielt auch bei den Samen sogenannter Unkräuter und anderer Therophyten eine Rolle, die mit Saaten verschleppt werden können. Insbesondere bei annuellen Neophyten deren synanthrope Transporte über Kontinente hinweg stattfinden, ist davon auszugehen, dass eine lange Lebensdauer der Samen deren Fähigkeit wesentlich erhöht, neue Lebensräume erfolgreich zu besiedeln. Davon abgesehen ist die Keimfähigkeit unterschiedlich alter Samen

auch für den Wissenschaftler interessant, der mit diesen Samen oder den aus ihnen zu ziehenden Pflanzen Experimente plant. Das vorliegende Experiment untersucht die Keimfähigkeit unterschiedlich alter Samen verschiedener Amaranthaceae und Chenopodiaceae des Rheinufers, wobei sowohl die neophytischen Arten dieser Familien als auch einheimische Chenopodiaceae sowie *Polygonum lapathifolium* ssp. *brittingeri* als Charakterart des Polygono-Chenopodietums miteinander verglichen werden.

6.3.2 Material und Methode

Es wurden Samen der folgenden sechzehn Arten untersucht: *Amaranthus albus, Amaranthus blitoides, Amaranthus blitum* ssp. *emarginatus, Amaranthus bouchonii, Amaranthus cruentus, Amaranthus powellii, Amaranthus retroflexus, Atriplex prostrata, Chenopodium album, Chenopodium ficifolium, Chenopodium glaucum, Chenopodium polyspermum, Chenopodium pumilio, Chenopodium rubrum, Corispermum leptopterum* sowie *Polygonum lapathifolium* ssp. *brittingeri*. Alle Arten kommen regelmäßig auf den Kies- und Sandbänken des Niederrheins vor, außer *Amaranthus cruentus*, der bislang nur ephemer in Hafenanlagen gefunden wurde. Die Samen wurden in verschiedenen Jahren am natürlichen Standort am Rheinufer in der Umgebung Düsseldorfs gesammelt, bis auf *Amaranthus cruentus,* dessen Samen von den Botanischen Gärten der Universitäten Konstanz und Stuttgart-Hohenheim bezogen wurden. Von jeder Art wurden die vorhandenen unterschiedlichen Jahrgänge der Samen bis zum Beginn des Experimentes trocken und luftig in Papiertüten bei Zimmertemperatur aufbewahrt. Die Keimfähigkeit wurde getestet, indem von jedem vorhandenen Jahrgang jeder Art je 100 Samen in Petrischalen mit feuchtem Filterpapier ausgebracht wurden. Zur Vermeidung von Schimmelpilzen waren die Petrischalen und das Filterpapier zuvor durch kurzes Eintauchen in kochendes Wasser desinfiziert worden. Die Petrischalen wurden einem Tag/Nacht-Wechsel ausgesetzt, indem sie täglich von 8:00-21:00 Uhr beleuchtet wurden (Kombination aus 12 Halogenstrahlern à 35 W und 2 Pflanzenleuchten à 160 W), der Temperaturwechsel betrug 34/20 °C. Die Keimlinge wurden täglich gezählt und entnommen, das Filterpapier wurde mit demineralisiertem Wasser feucht gehalten. Nachdem nach drei Monaten keine Keimungen mehr zu verzeichnen waren, wurden die verbliebenen Samen im Kühlschrank sechs Monate bei 5 °C stratifiziert, um eine eventuelle Dormanz der bislang nicht gekeimten Samen zu überwinden. Anschließend wurden die Petrischalen erneut dem beschriebenen Tag/Nacht-Wechsel bei hohen Temperaturen ausgesetzt. Die mehrmonatige Stratifizierung und anschließende Wärme- und Lichtexposition wurden danach noch einmal wiederholt, bis keine neuen Keimungen mehr zu verzeichnen waren und davon ausgegangen werden konnte, dass zum Zeitpunkt der Beendigung des Versuches nach zwei Jahren alle keimfähigen Samen auch gekeimt waren.

6.3.2 Ergebnisse

Es zeigte sich, dass die Samen der meisten Arten auch noch nach mehreren Jahren eine gute bis sehr gute Keimfähigkeit aufwiesen (Abb. 6/6). Bei allen *Amaranthus*-Arten außer *A. blitoides* lag die Keimfähigkeit der ein- bis zweijährigen Samen zwischen 96 und 100% und sank auch nach vier bis fünf Jahren kaum ab. Nach 5 Jahren erreichten diese Arten noch Keimungsraten zwischen 80 und 98%.

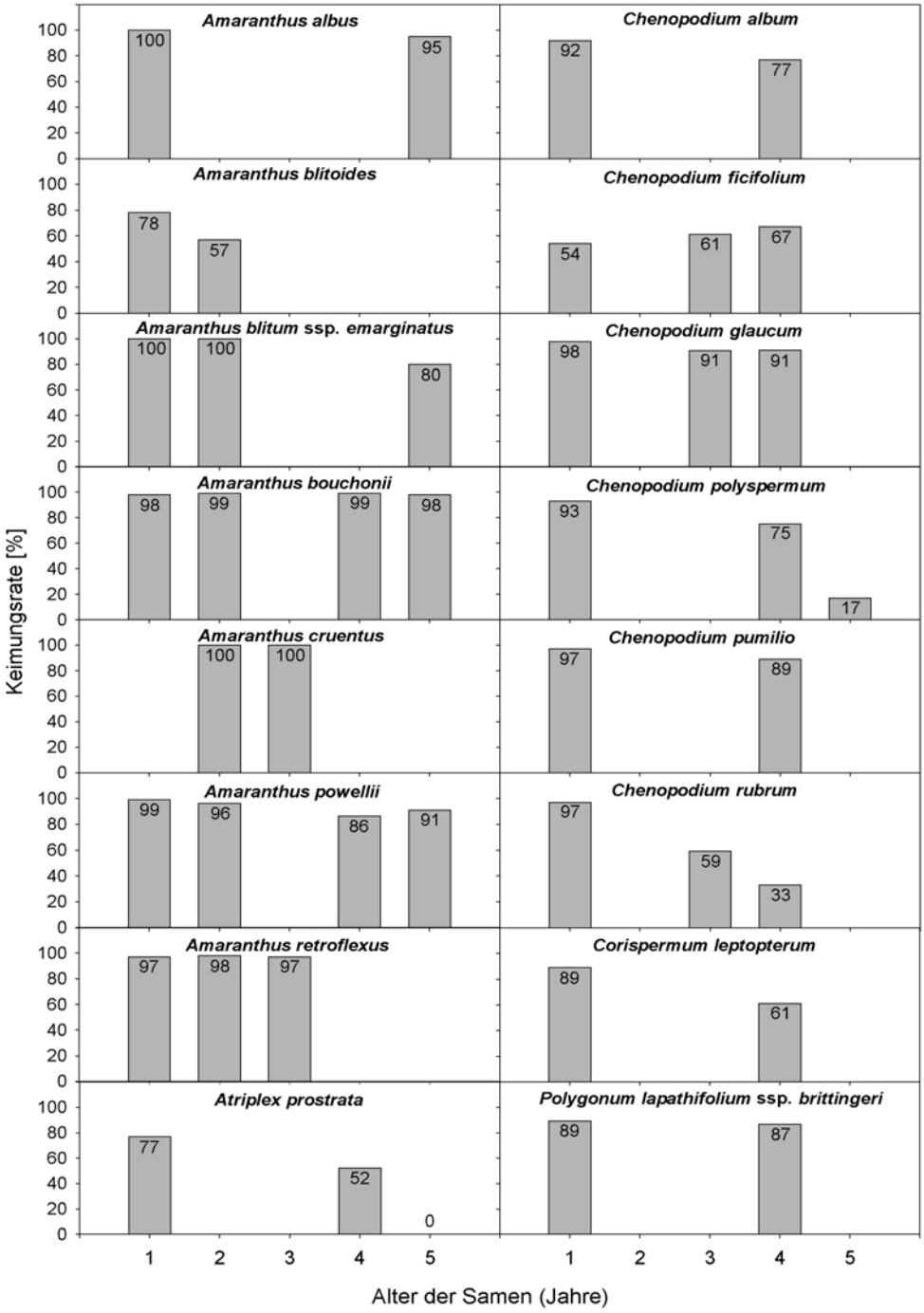


Abbildung 6/6: Keimfähigkeit unterschiedlich alter Samen der Amaranthaceae und Chenopodiaceae des Rheinufers sowie von *Polygonum lapathifolium* ssp. *brittingeri*.

Als einzige *Amaranthus*-Art mit geringerer Keimfähigkeit erwies sich *Amaranthus blitoides*, der schon bei vorjährigen Samen nur eine Keimungsrate von 78% zeigte, die dann nach zwei Jahren auf 57% weiter absank. Als ebenfalls recht langlebig aber mit etwas geringeren Keimungsraten als die meisten *Amaranthus*-Arten erwiesen sich die Samen von *Polygonum lapathifolium* ssp. *brittingeri*. Die untersuchten Chenopodiaceae außer *Atriplex prostrata* und *Chenopodium ficifolium* zeigten bei vorjährigen Samen recht hohe Keimungsraten zwischen 89 und 98%. Nach mehreren Jahren konnten solch hohe Keimungsraten allerdings nur noch die Samen von *Chenopodium glaucum* und *Chenopodium pumilio* erreichen. Bei *Chenopodium album, Chenopodium polyspermum, Chenopodium rubrum* und *Corispermum leptopterum* ließ die Keimfähigkeit der Samen dagegen im Lauf der Jahre nach. Als vergleichsweise schlecht lagerfähig erwiesen sich die Samen von *Atriplex prostrata,* dessen fünf Jahre alten Samen überhaupt nicht mehr keimten. Die niedrigste Keimungsrate bei vorjährigen Samen zeigte *Chenopodium ficifolium* mit nur 54%. Allerdings war dies die einzige Art, deren Samen mit zunehmender Lagerungsdauer sogar eine leicht zunehmende Keimungsrate aufwiesen.

Tabelle 6/6: Zunahme bzw. Abnahme der Keimungsrate der untersuchten Arten pro Jahr mit zunehmendem Alter der Samen (neophytische Arten sind grau unterlegt).

Art	Zu-/Abnahme der Keimungsrate pro Jahr [%/a]
Chenopodium ficifolium	+4,3
Amaranthus retroflexus	±0,0
Amaranthus bouchonii	±0,0
Amaranthus cruentus	±0,0
Polygonum lapathifolium ssp. brittingeri	-0,8
Amaranthus albus	-1,3
Amaranthus powellii	-2,0
Chenopodium glaucum	-2,3
Chenopodium pumilio	-2,6
Amaranthus blitum ssp. emarginatus	-5,0
Chenopodium album	-5,0
Corispermum leptopterum	-9,3
Chenopodium polyspermum	-19,0
Atriplex prostrata	-19,3
Amaranthus blitoides	-21,0
Chenopodium rubrum	-21,3

In Tabelle 6/6 sind die untersuchten Arten nach der Entwicklungstendenz der Keimungsrate bei zunehmendem Alter der Samen sortiert. Zur Berechnung der Entwicklungstendenz wurde von der Keimungsrate des ältesten untersuchten Jahrganges die Keimungsrate des jüngsten untersuchten Jahrganges abgezogen und durch die Anzahl der dazwischenliegenden Jahre geteilt. Da diese Berechnungsweise einen linearen Verlauf der Entwicklung der Keimfähigkeit der Samen voraussetzt, kann sie nur einen Schätzwert liefern, der aber für eine

grobe Einteilung der Arten nach dem Entwicklungstrend der Keimfähigkeit ihrer Samen durchaus ausreichen kann.

Die Arten lassen sich aufgrund des in Tabelle 6/6 dargestellten Entwicklungstrends grob in drei Gruppen einteilen: Zur ersten Gruppe mit einer Zunahme der Keimfähigkeit bei zunehmendem Alter der Samen gehört als einzige Art *Chenopodium ficifolium.* Zur zweiten Gruppe, deren Samen keine oder nur sehr geringe abnehmende Keimfähigkeit im untersuchten Zeitraum zeigten (0 bis –10% a^{-1}) gehört die Mehrheit der Arten (*Amaranthus retroflexus, Amaranthus bouchonii, Amaranthus cruentus, Polygonum lapathifolium ssp. brittingeri, Amaranthus albus, Amaranthus powellii, Chenopodium glaucum, Chenopodium pumilio, Amaranthus blitum ssp. emarginatus, Chenopodium album, Corispermum leptopterum*). Als am wenigsten lagerfähig zeigte sich die dritte Gruppe von Arten, zu der *Chenopodium polyspermum, Atriplex prostrata, Amaranthus blitoides* und *Chenopodium rubrum* gehören, und die ein Absinken der Keimfähigkeit zwischen -19 und -21,3% a^{-1} zeigten.

Will man die Keimfreudigkeit der Arten insgesamt vergleichen (Tab. 6/7), kann man den Durchschnitt über die Keimungsraten aller gemessenen Jahrgänge bilden, was mathematisch zwar eigentlich unzulässig ist, da nicht bei allen Arten dieselben Samenjahrgänge zur Verfügung standen, für eine grobe Einstufung der Keimfreudigkeit jedoch durchaus hilfreich sein kann.

Tabelle 6/7: Einteilung der Arten nach der durchschnittlichen Keimungsrate über alle untersuchten Jahrgänge (neophytische Arten sind grau unterlegt).

Art	**Durchschnittliche Keimungsrate über alle untersuchten Jahrgänge [%]**
Amaranthus cruentus	100,0
Amaranthus bouchonii	98,5
Amaranthus albus	97,5
Amaranthus retroflexus	97,3
Amaranthus blitum ssp. emarginatus	93,3
Chenopodium glaucum	93,2
Amaranthus powellii	93,1
Chenopodium pumilio	93,0
Polygonum lapathifolium ssp. brittingeri	87,8
Chenopodium album	84,5
Corispermum leptopterum	75,1
Amaranthus blitoides	67,5
Chenopodium rubrum	63,0
Chenopodium polyspermum	61,7
Chenopodium ficifolium	60,8
Atriplex prostrata	43,1

Es fällt auf, dass die Neophyten im Vergleich zu den einheimischen Arten tendenziell etwas keimfreudiger sind. Dies gilt insbesondere für *Amaranthus cruentus,* der von den

untersuchten Arten die einzige ist, die sich bislang am Rheinufer noch nicht eingebürgert hat, und bei der 100% aller untersuchten Samen zur Keimung gelangten. Der an zweiter Stelle stehende *Amaranthus bouchonii* ist von den untersuchten Arten der erfolgreichste und häufigste Neophyt am Rheinufer. Die einheimischen Arten rangieren tendenziell eher im unteren Bereich der Tabelle.

6.3.3 Diskussion

Die neophytischen Arten der Chenopodiaceae und Amaranthaceae des Rheinufers zeigen eine über mehrere Jahre währende sehr hohe Keimfähigkeit der Samen, die der der einheimischen Arten desselben Standortes ebenbürtig oder sogar überlegen ist. Eine lange anhaltende Keimfreudigkeit bietet Pflanzen nicht nur die Gelegenheit für eine effiziente Ausbreitung, sondern kann es insbesondere annuellen Arten ermöglichen, ungünstige Jahre schadlos zu überstehen und dann zu keimen, wenn die Bedingungen wieder günstiger sind.
Die Einschleppung der neophytischen Amaranthaceae und Chenopodiaceae erfolgte hauptsächlich mit Handelsgütern (s. Kap. 2). Insbesondere Ölsaaten, die mit vereinzelte Diasporen der Neophyten durchsetzt sind und beim Verladen im Hafen herunterfallen, spielen bei der Einschleppung eine wichtige Rolle. Je länger die Samen solcher Neophyten hohe Keimungsraten zeigen, umso besser sind die Chancen einer Etablierung am neuen Wuchsort. Auch das Überstehen von ungünstigen Perioden an natürlichen Standorten, wie sie eine sommerliche Überflutung der Sand- und Kiesbänke darstellt, kann durch lange Lebensfähigkeit der Diasporen begünstigt werden. Allerdings muss man zwischen der trockenen Lagerung der Samen wie im vorliegenden Versuch oder bei der Einfuhr mit Handelsgütern und der feuchten Lagerung im Erdboden unterscheiden. Im letzteren Falle können vor allem Pflanzenarten mit einer ausgeprägten Dormanz eines Teils der Samen eine Samenbank im Boden aufbauen. Wie in Kap. 6.2 gezeigt werden konnte, sind dies insbesondere *Amaranthus bouchonii, Amaranthus retroflexus, Chenopodium album* und *Chenopodium ficifolium.* Andere Arten, die überhaupt keine Dormanz der Samen zeigen, wie die Ephemerophyten *Amaranthus cruentus* oder *Amaranthus spinosus* dürften trotz ihrer hohen Keimfähigkeit (*A. spinosus* zeigte im Rahmen anderer Experimente 96%ige Keimfähigkeit zwei Jahre alter Samen ohne Dormanz) und trotz der Langlebigkeit der Samen bei trockener Lagerung aus diesem Grunde größere Schwierigkeiten haben, eine Aufeinanderfolge mehrerer Ungunstperioden, wie sie sommerliche Überschwemmungen darstellen, problemlos zu überstehen. Dies mag neben den hohen spezifischen Temperaturansprüchen dieser Arten (s. Kap. 8) ein weiterer Grund dafür sein, dass diese Ephemerophyten sich bislang noch nicht außerhalb der Häfen auf den Sand- und Kiesbänken etablieren konnten.
Im vorliegenden Versuch wurde die Keimfähigkeit nur für zwischen ein und fünf Jahre alte Samen untersucht. Untersuchungen anderer Autoren zeigten wesentlich längere Keimfähigkeiten verschiedener Taxa sowohl von an der Luft gelagerten (EWART 1908,

BECQUEREL 1934, SCHJELDERUP-EBBE 1936, HARRINGTON 1972, SPIRA & WAGNER 1983), als auch im Boden (ØDUM 1965, HARRINGTON 1972, KIVILIAAN & BANDURSKI 1981) und unter Wasser (TRAN & CAVANNAGH 1984) aufbewahrten Samen. Für die Chenopodiaceae und Amaranthaceae liegen jedoch nur wenig Befunde vor. SPIRA & WAGNER (1983) konnten 143 Jahre trocken gelagerte Samen von *Chenopodium album* aus historischen Lehmziegelbauten im Südosten Nordamerikas zur Keimung bringen. Gleiches gelang denselben Autoren mit 183 Jahre alten Samen von *Chenopodium murale.* Für im Boden gelagerte Samen von *Chenopodium album* konnte ØDUM (1965) sogar eine Lebensdauer von 1750 Jahren nachweisen. Neben physiologischen Ursachen für Dormanz können auch harte Samenschalen eine Keimung lange hinauszögern. Außer bei den Fabaceae und den Malvaceae kommen solch harte Samenschalen auch bei den Chenopodiaceae vor (WERKER 1981). Eine Lebensdauer von über tausend Jahren ist sicherlich ein Extrembeispiel für Langlebigkeit. Für Samen von *Chenopodium album* konnten andere Autoren eine Lebensdauer von 20 Jahren (LEWIS 1973) bzw. von 39 Jahren (TOOLE & BROWN 1946) nachweisen, was den üblichen Gegebenheiten am natürlichen Standort wohl näher kommen dürfte. SPIRA & WAGNER (1983) konnten zeigen, dass besonders langlebige Samen in der Mehrzahl von Pflanzenarten produziert werden, die auf offenen, gestörten Standorten wachsen. Solche offenen Standorte stellen auch die Sand- und Kiesbänke des Rheinufers dar. Eine lange Lebensdauer der Samen stellt für die Therophyten dieses Standortes eine Überlebensstrategie dar. Dies gilt insbesondere auch für die neophytischen Arten, die bei der vorliegenden Untersuchung mehrheitlich nur sehr geringe Abnahmen in der Keimfähigkeit ihrer Diasporen zeigten.

7 Der Einfluss der Länge der Entwicklungsperiode und der Tageslänge auf das Wachstum und die Fortpflanzungsfähigkeit ausgewählter *Amaranthus*-Arten

7.1 Einleitung

Der typische Standort der *Amaranthus*-Arten auf den Sand- und Kiesbänken am Rheinufer liegt unterhalb der Mittelwasserlinie. Daher können diese Arten erst keimen und sich entwickeln, wenn niedrige Wasserstände des Rheins diesen Lebensraum freigeben. Das Zeitfenster zwischen der Freigabe der Kiesbänke und der nächsten Überflutung, beziehungsweise dem Beginn der kalten Jahreszeit, ist in der Regel recht kurz. Im langjährigen Mittel liegt am Niederrhein der Wasserpegel nur in den Monaten August bis November unterhalb der Mittelwasserlinie (Abb. 2/2). In vielen Jahren werden die Sand- und Kiesbänke von kurzen Zwischenhochwassern überflutet und die Vegetation dadurch gestört oder geschädigt (Abb. 7/1). So zeigten zwar die Jahre 1996 und 1997 ein ununterbrochenes Trockenfallen der Kiesbänke während der Vegetationsperiode (Schraffierte Flächen in Abb. 7/2). In den darauffolgenden Jahren 1998 bis 2001 waren die Kiesbänke dagegen auch während der Vegetationsperiode immer wieder überschwemmt, so dass sich die dort wachsenden Pflanzengesellschaften nur in den oberhalb liegenden Randbereichen ungestört entwickeln konnten.

Abbildung 7/1: Überschwemmungen der Sand und Kiesbänke limitieren die Entwicklung der annuellen Flussufergesellschaften und können diese während des Sommers zerstören. Düsseldorf-Himmelgeist, 21.09.1998.

Ganz allgemein haben Hochwasser aufgrund von Eindeichung und Flächenversiegelung in den letzten hundert Jahren stark zugenommen. Seit dem Beginn der 1980er Jahre sind am Rhein dabei verstärkt auch Hochwasser während der Vegetationszeit zu verzeichnen (HÜGIN sen. & HEINRICHFREISE 1992).
Neben der Überflutung des Standortes ist der zweite limitierende Faktor für die *Amaranthus*-Arten das Einsetzen der kalten Jahreszeit. Die Pflanzen werden spätestens durch den ersten Frost irreversibel geschädigt, aber auch schon niedrige Temperaturen oberhalb des Gefrierpunktes können bei empfindlichen Arten zu Schädigungen führen. Je später im Jahr die Sand- und Kiesbänke vom Rheinwasser freigegeben werden, desto geringer sind folglich die Chancen einer ungestörten Entwicklung der Pflanzen bis zur Samenreife.

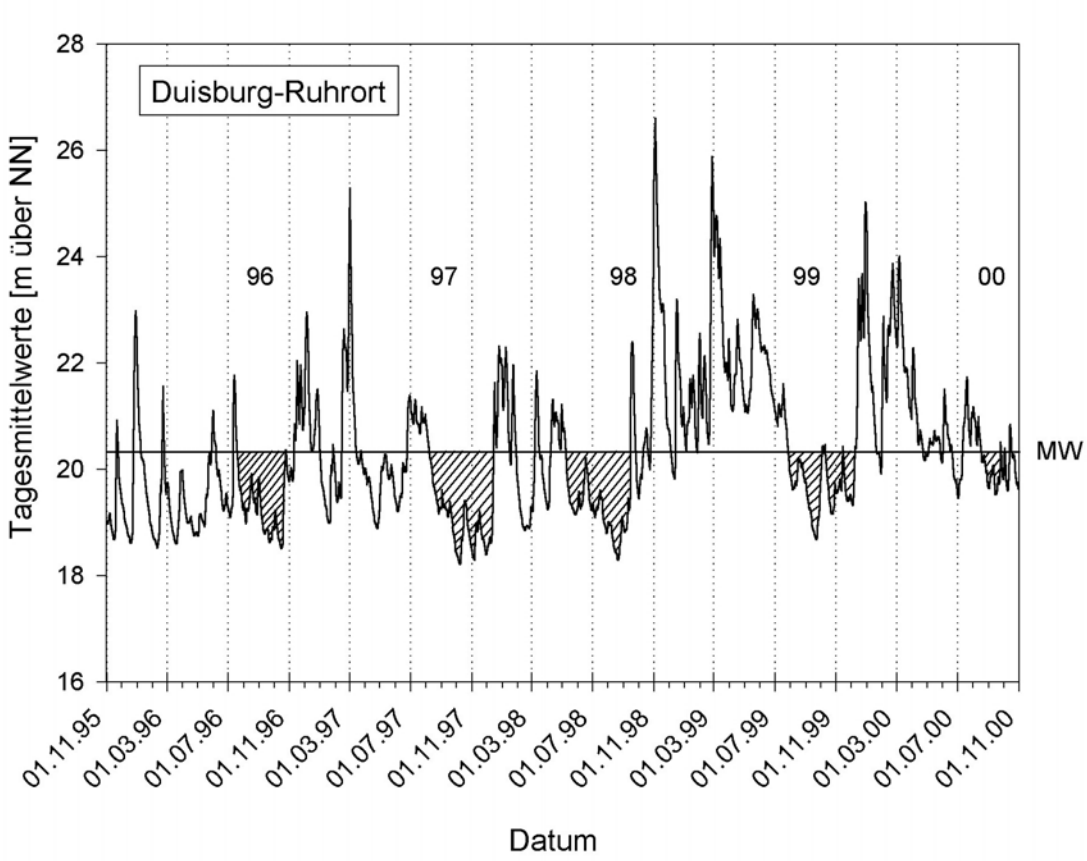


Abbildung 7/2: Tagesmittelwerte des Pegels Duisburg-Ruhrort 1996-2000 (hydrol. Jahr). Die schraffierten Flächen markieren Werte unterhalb der Mittelwasserlinie während der Vegetationsperiode.

Wie der jahreszeitliche Zeitpunkt der Keimung (und die damit zusammenhängenden Faktoren Temperatur, Tageslänge, Länge der Vegetationsperiode) die Entwicklung verschiedener *Amaranthus*-Arten beeinflusst, sollte im folgenden Experiment untersucht werden. Zum einen sollte festgestellt werden, bis zu welchem Zeitpunkt des Rückzugs des Hochwassers es den Pflanzen noch möglich ist, sich ausreichend zu entwickeln und Samen produzieren zu können.

Zum anderen erschien es besonders interessant, zu untersuchen, ob der unterschiedliche Einbürgerungsstatus verschiedener *Amaranthus*-Arten am Niederrhein auch mit den möglichen begrenzenden jahreszeitlichen Faktoren im Zusammenhang steht. Die Fragestellung, wie lang die minimale Länge der zur Verfügung stehenden Vegetationsperiode für die einzelnen Arten sein muss, um sich erfolgreich fortzupflanzen, wäre wichtig, um beurteilen zu können, ob eine mögliche Verlängerung der Vegetationsperiode als Folge einer Klimaerwärmung es den bislang nur ephemer auftretenden Arten ermöglichen würde, sich am Rheinufer einzubürgern.

7.2 Material und Methode

Es wurden fünf verschiedene *Amaranthus*-Arten mit unterschiedlichem Einbürgerungsstatus am Niederrhein untersucht: *A. retroflexus* als häufige, bereits seit den 1820er Jahren eingebürgerte Art (vergl. Tab. 2/3), *A. powellii* als häufige, jedoch erst seit den 1980er Jahren eingebürgerte Art, *A. albus* als seltenere, ebenfalls erst seit den 1980er Jahren eingebürgerte Art sowie *A. cruentus* und *A. spinosus* als Ephemerophyten, die bislang nur gelegentlich in Hafenanlagen auftreten. Das Samenmaterial stammte bei *A. retroflexus, A. powellii* und *A. albus* aus Wildaufsammlungen vom Rheinufer aus der Umgebung Düsseldorfs. Die Samen von *A. cruentus* und *A. spinosus* stellten die Botanischen Gärten St. Gallen und Stuttgart-Hohenheim zur Verfügung.

Je zwanzig Samen pro Art wurden in wochenweisem Abstand im Versuchsgarten unter Freilandbedingungen an einem sonnigen Standort in je einen Kulturtopf eingesät. Die erste Aussaat fand statt zum Sommeranfang unter Langtagbedingungen am 23. Juni. Die letzte Aussaat fand gegen Ende des Sommers am 15. September unter Kurztagsbedingungen statt. Es kamen also ab dem 23. Juni jede Woche fünf neue Töpfe hinzu, so dass zum Zeitpunkt der letzten Aussaat nach 13 Wochen von jeder Art 13 Töpfe vorhanden waren, somit also insgesamt 65 Kulturtöpfe. Die Töpfe hatten einen Durchmesser von 20 cm und eine Höhe von 18 cm. Als Kultursubstrat diente nährstoffarmer Rheinsand aus einer Kiesgrube (Bodenlager des Botanischen Gartens Düsseldorf). Alle Töpfe wurden je nach Bedarf mit Leitungswasser gegossen. Zusätzlich wurde jeder Topf einmal wöchentlich mit je 100 ml einer handelsüblichen Nährstofflösung (Chrysal®) gedüngt (Dosierung 10 ml Düngerlösung/l Gießwasser, Zusammensetzung der Düngerlösung: 3,4% Nitratstickstoff, 2,6% Ammoniumstickstoff, 3% wasserlösliches Phosphat, 6% wasserlösliches Kaliumoxid, Spurennährstoffe 0,01% Bor, 0,002% Kupfer, 0,02% Eisen und 0,002% Zink). Eine Analyse des Nitratgehaltes (spektralphotometrischer Nitrattest Spectroquant®, Merck) im Substrat zum Versuchsende ergab eine Konzentration von 3,8 mg NO_3/100 g Boden, was einer durchschnittlichen bis guten Nährstoffversorgung am natürlichen Standort des Rheinufers entspricht.

In Abhängigkeit vom Aussaattermin wurde von jeder Art der Blühbeginn (Sichtbarkeit der ersten Antheren), der Beginn der Fruchtreife und die Anzahl der aus den so entwickelten

Samen gekeimten Pflanzen ermittelt. Weiterhin wurden die oberirdischen Pflanzenteile zum Zeitpunkt der Samenreife abgeerntet, bei noch nicht ausgereiften Pflanzen spätestens jedoch zum Zeitpunkt der ersten sichtbaren Schädigung durch Kälte. Die letzten Pflanzen wurden am 30. November und am 1. Dezember abgeerntet. Anschließend wurden die Sprosslänge, das oberirdische Trockengewicht und die Zahl reifer Samen pro Einzelpflanze bestimmt. Die Samenzahl pro Pflanze wurde durch Bestimmung des Tausendkorngewichtes und Auswiegen der von den Kapselresten befreiten Samen ermittelt.

7.3 Ergebnisse

Die Zeitspanne zwischen Aussaat und Keimung betrug in Regel nur wenige Tage (zur Keimungsbiologie siehe auch Kap. 6). Bei allen fünf Arten hatte der Zeitpunkt der Aussaat keinen erkennbaren Einfluss auf die Keimungsrate (Abb. 7/3).

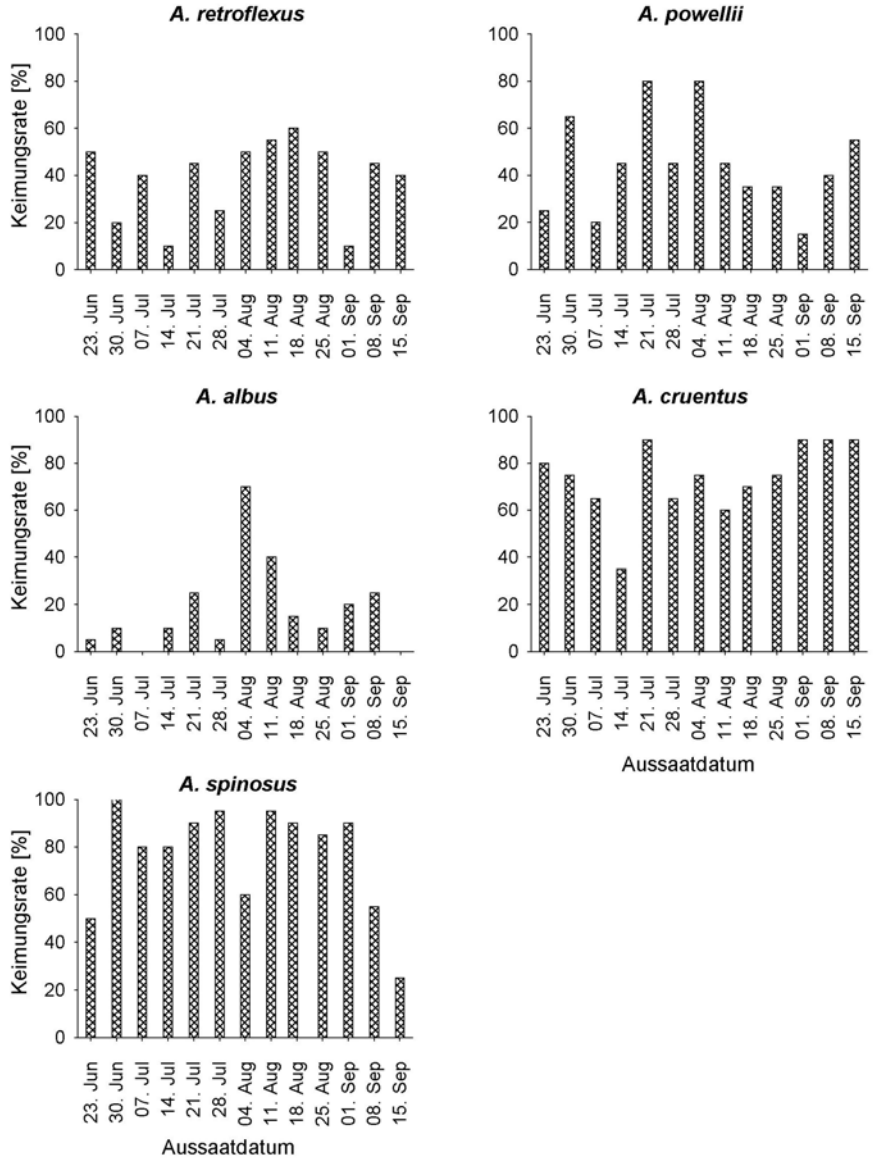


Abbildung 7/3: Keimungsraten der fünf untersuchten *Amaranthus-Arten.*

Allerdings waren zwischen den Arten Unterschiede in der durchschnittlichen Keimungsrate zu erkennen: Während die beiden ephemeren Arten *A. cruentus* und *A. spinosus* die höchsten Keimungsraten in Höhe von 74% und 77% aufwiesen, zeigten die beiden häufig eingebürgerten Arten *A. retroflexus* und *A. powellii* mittlere Keimungsraten von 38% und 45%. Die geringste Keimungsrate zeigte *A. albus* mit durchschnittlich nur 18%.

Einen sehr deutlichen Einfluss hatte der Keimungszeitpunkt auf das Wachstum und die Samenbildung der Pflanzen. Alle fünf Arten erreichten deutlich abnehmende Sprosslängen, je später im Jahr die Aussaat stattgefunden hatte (Abb. 7/5, 7/6, 7/7). Während sich die zum Sommeranfang gekeimten Pflanzen normal entwickelten, erreichten die gegen Ende des Sommers gekeimten Pflanzen nur noch Größen von wenigen Zentimetern (Abb. 7/4).

Abbildung 7/4: Durch späte Keimung induzierter Zwergwuchs von *Amaranthus powellii* (Aussaat am 01.09.2000, Aufnahme vom 09.10.2000).

Zwischen den einzelnen Arten waren dabei deutliche Unterschiede zu erkennen. Während spät gekeimte *A. retroflexus* und *A. powellii* auch unter Zwergwuchs noch bis zu einem gewissen Zeitpunkt Blüten und Früchten hervorbringen konnten, waren die kleinwüchsigen Exemplare der drei anderen Arten nicht mehr in der Lage reife Früchte auszubilden. Wie in den schraffierten Säulen in Abbildung 7/7 dargestellt, konnten *A. retroflexus* und *A. powellii*, die bis spätestens zum 11.August ausgesät wurden, noch reife Samen ausbilden. Selbst bei erst am 18. August ausgebrachten Pflanzen gelangten bei *A. powellii* noch einzelne Samen zur Reife. Bei *A. albus* konnten Pflanzen, die später als am 28. Juli ausgesät wurden, keine reifen Samen mehr bilden. Bei den beiden ephemeren Arten lag die Grenze noch früher: Nach dem 14. Juli ausgesäte Pflanzen brachten bei *A. cruentus* nur noch ganz wenige (21.7. und 28.7.)

oder gar keine reifen Samen mehr hervor. Bei *A. spinosus* schließlich gelangten nur noch Samen von Pflanzen zur Reife, die spätestens am 7. Juli ausgesät worden waren.

Abbildung 7/5: Übersichtsfoto vom Größengradient der Pflanzen im Versuchsgarten.

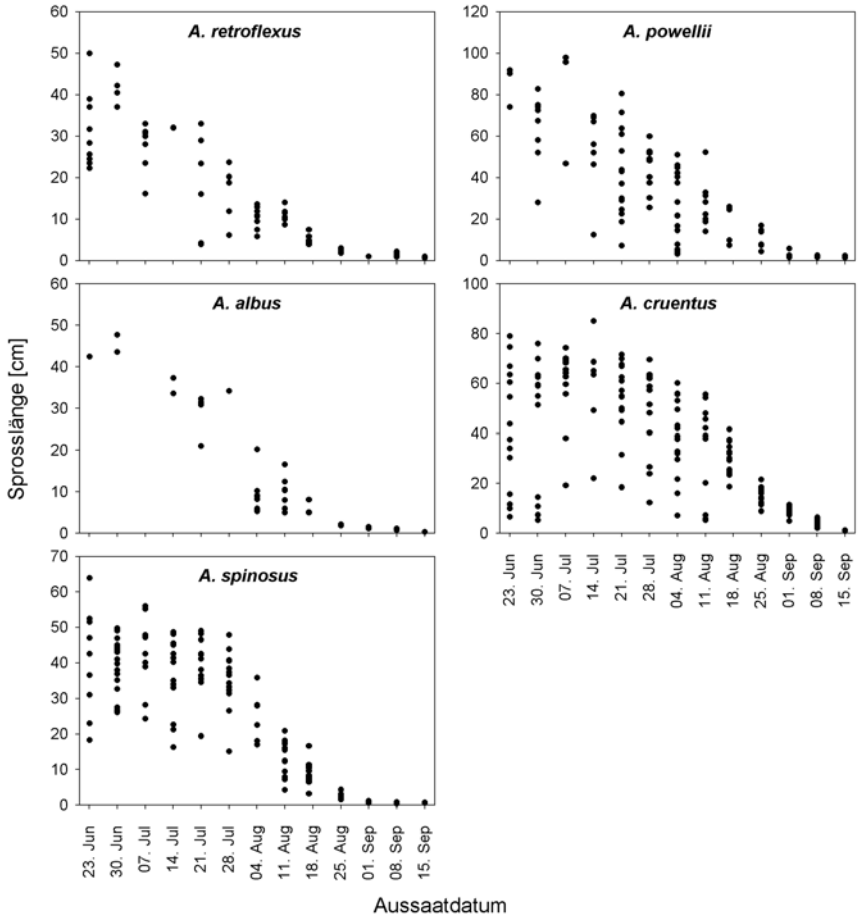


Abbildung 7/6: Die erreichte Sprosslänge aller fünf untersuchten *Amaranthus*-Arten sinkt, je später im Jahr die Samen gekeimt sind.

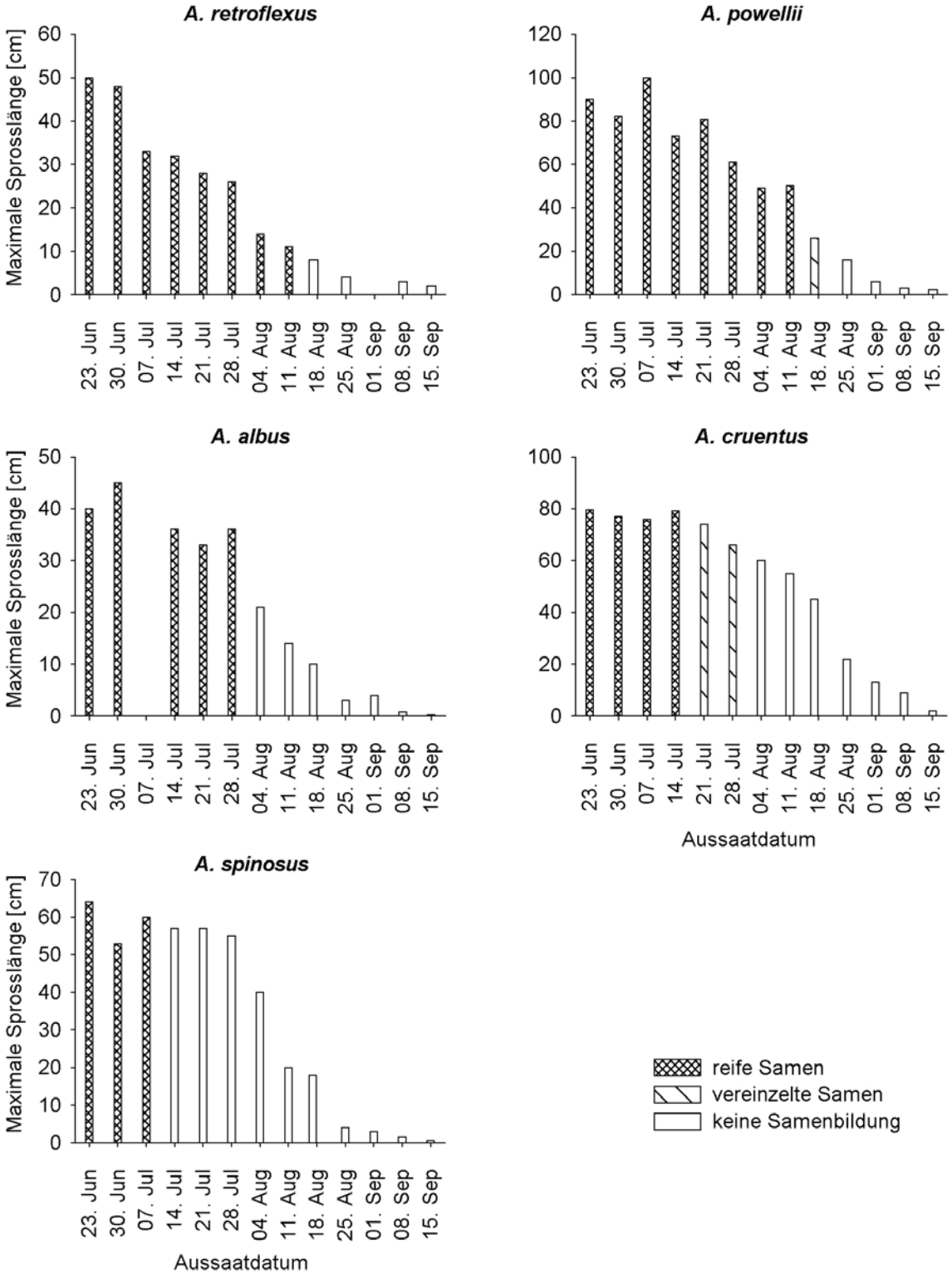


Abbildung 7/7: Samenreifung und maximale Sprosslänge in Abhängigkeit vom Aussaatdatum.

Auch die Phänologie der fünf untersuchten Arten wurde durch die Jahreszeit, unter der sich die Pflanzen entwickelten, beeinflusst: Bei allen fünf Arten war der Aufblühzeitpunkt umso später, je später die Pflanzen keimen konnten (Abb. 7/8). Allerdings war auch hier ein deutlicher Unterschied zwischen den Arten erkennbar. Trägt man den Blühbeginn gegen den Aussaattermin auf (Abb. 7/8), kann man zwei Gruppen unterscheiden: Bei jeweils gleichem Aussaattermin kommen die eingebürgerten Arten *A. retroflexus, A. powellii* und *A. albus* jeweils schneller zur Blüte als die beiden ephemeren Arten *A. cruentus* und *A. spinosus.* Weiterhin ist eine deutliche Rangfolge zwischen den Arten erkennbar, vergleicht man den jeweils letzten Aussaatzeitpunkt im Jahr, der den Pflanzen noch eine Blütenbildung gestattet: An erster Stelle liegen wiederum *A. retroflexus* und *A. powellii*. Beide Arten zeigten noch eine Blütenbildung bei Exemplaren, die erst am 8. September ausgesät worden waren (Aufblühdatum 24. Oktober). An zweiter Stelle folgt dicht darauf der eingebürgerte aber seltenere *A. albus*, der bis zur Aussaat am 1. September noch Blüten bilden konnte (Aufblühdatum 20. Oktober). Es folgt mit einigem Abstand der ephemere *A. cruentus*, bei dem der 17. August der letzte Aussaattermin mit Blütenbildung war (Blühbeginn 7. Oktober), und schließlich der ephemere *A. spinosus*, bei dem der 4. August der letzte Aussaattermin mit Blütenbildung war (Blühbeginn 24. Oktober).

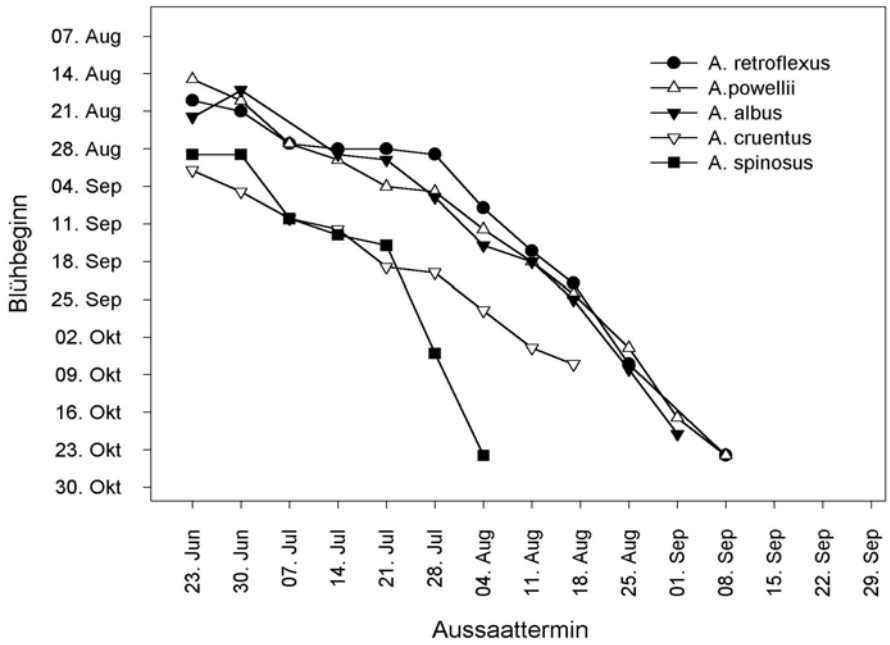


Abbildung 7/8: Einfluss des Keimungszeitpunktes auf den Blühbeginn (erste sichtbare Antheren) bei verschiedenen *Amaranthus*-Arten. Die ephemeren Arten *A. spinosus* und *A. cruentus* benötigten mehr Zeit bis zur ersten Blüte als die übrigen, bereits eingebürgerten Arten. Während *A. retroflexus* und *A. powellii*, die spät im Jahr (bis zum 8.9.) ausgesät wurden, noch Blüten bilden konnten, lag der späteste Aussaatzeitpunkt mit Blütenbildung bei *A. spinosus* fünf Wochen früher.

Trägt man die Dauer zwischen der Aussaat der fünf Arten und deren Blühbeginn in einem Säulendiagramm auf (Abb. 7/9), wird ein u-förmiger Verlauf bei allen fünf Arten deutlich. Das heißt, die zur Jahresmitte unter Langtagbedingungen gekeimten Pflanzen brauchen länger bis zur ersten Blüte als Pflanzen, die erst gegen Ende Juli - Anfang August bei kürzerer Tageslänge gekeimt sind. Hier erreicht die Entwicklungsdauer ein Minimum. Bei Pflanzen die erst von August bis Anfang September gekeimt sind, steigt die Entwicklungsdauer bis zum Blühbeginn wieder an. Hier macht sich der Einfluss der kühleren Witterung, den die Pflanzen bis zu ihrer Blüte im Oktober erfahren, deutlich bemerkbar. Der Beginn der kalten Jahreszeit verhindert schließlich jegliche Blütenbildung. Auch in der Darstellung von Abbildung 7/9 wird die bereits in Abbildung 7/8 erkennbare Rangfolge zwischen den Arten wieder deutlich: Die ephemeren Arten *A. cruentus* und *A. spinosus* entwickeln sich deutlich langsamer bis zur Blüte und können nicht so spät im Jahr noch Blüten ausbilden wie die übrigen, bereits eingebürgerten Arten.

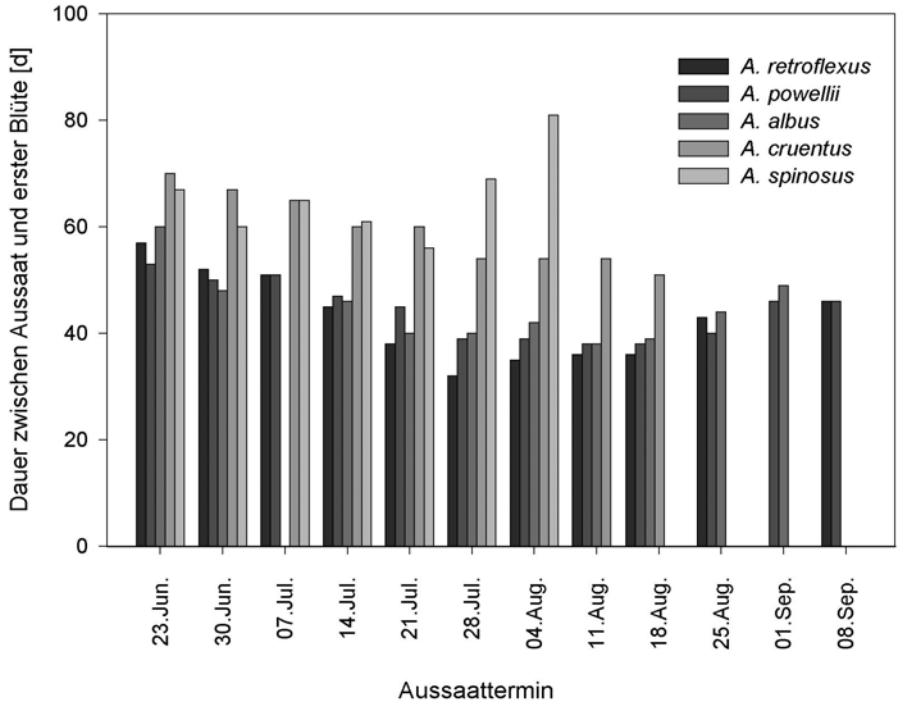


Abbildung 7/9: Zeitdauer zwischen Aussaat und Blühbeginn bei verschiedenen *Amaranthus*-Arten.

Bei *A. spinosus* war als einziger Art Proterogynie zu beobachten, während bei den übrigen vier Arten Staubblätter und Narben in etwa gleichzeitig sichtbar wurden. Nähme man als Kriterium für den Aufblühzeitpunkt die Sichtbarkeit der ersten Narben, würde *A. spinosus* sich im Aufblühdatum etwas an die anderen Arten annähern. Das Merkmal der Antherenentfaltung scheint dennoch sinnvoll, da zum einen ja für eine Samenbildung auch die Pollen vorhanden sein müssen, zum anderen ist es wesentlich praktikabler, da die Narben sehr

unscheinbar sind und sich anfangs kaum von den Zipfeln der Tragblätter und des Perigons unterscheiden, so dass sich Ungenauigkeiten bei der Kontrolle einschleichen könnten.
Die Zahl der gebildeten Samen nahm bei allen fünf Arten ab, je später im Jahr die Pflanzen ihre Keimung und Entwicklung durchmachten (Abb. 7/10). Den Maximalwert der Samenproduktion erreichte *Amaranthus albus* mit 17.000 Samen an einer Einzelpflanze, *Amaranthus retroflexus* und *Amaranthus powellii* erreichten Maximalwerte von über 7000 Samen pro Pflanze, gefolgt von *Amaranthus cruentus* mit maximal über 3000 Samen und *Amaranthus spinosus* mit über 1000 Samen an einer Einzelpflanze. Auch die oberirdische Trockenmasse nahm ab, je später die Pflanzen ausgesät worden waren (Abb. 7/11).

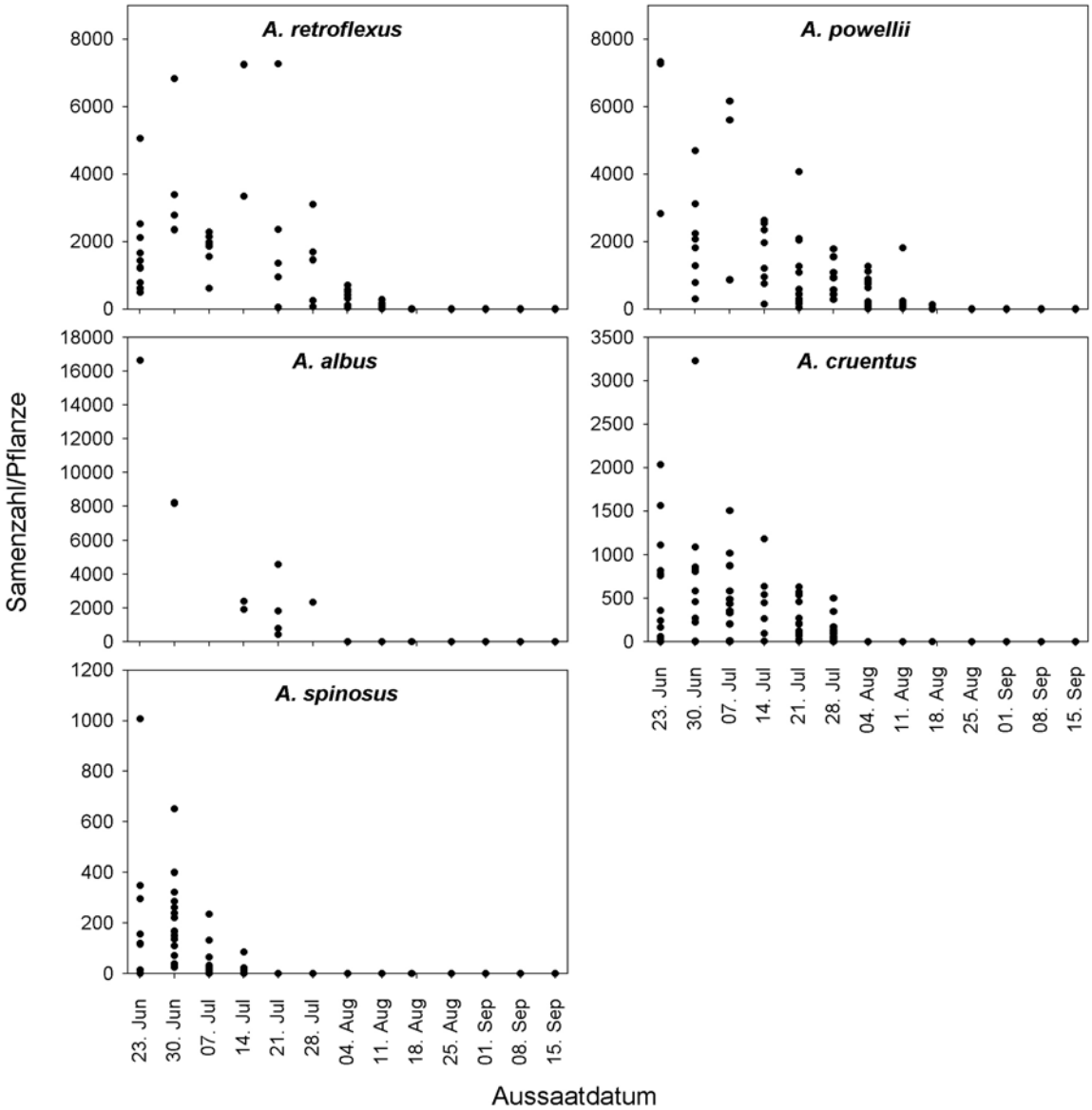


Abbildung 7/10: Je später im Jahr die *Amaranthus*-Arten zur Keimung kommen, desto weniger Samen werden produziert. Dabei können die eingebürgerten Arten *A. retroflexus* und *A. powellii* am längsten noch reife Samen bilden, der ephemere *A. spinosus* am kürzesten.

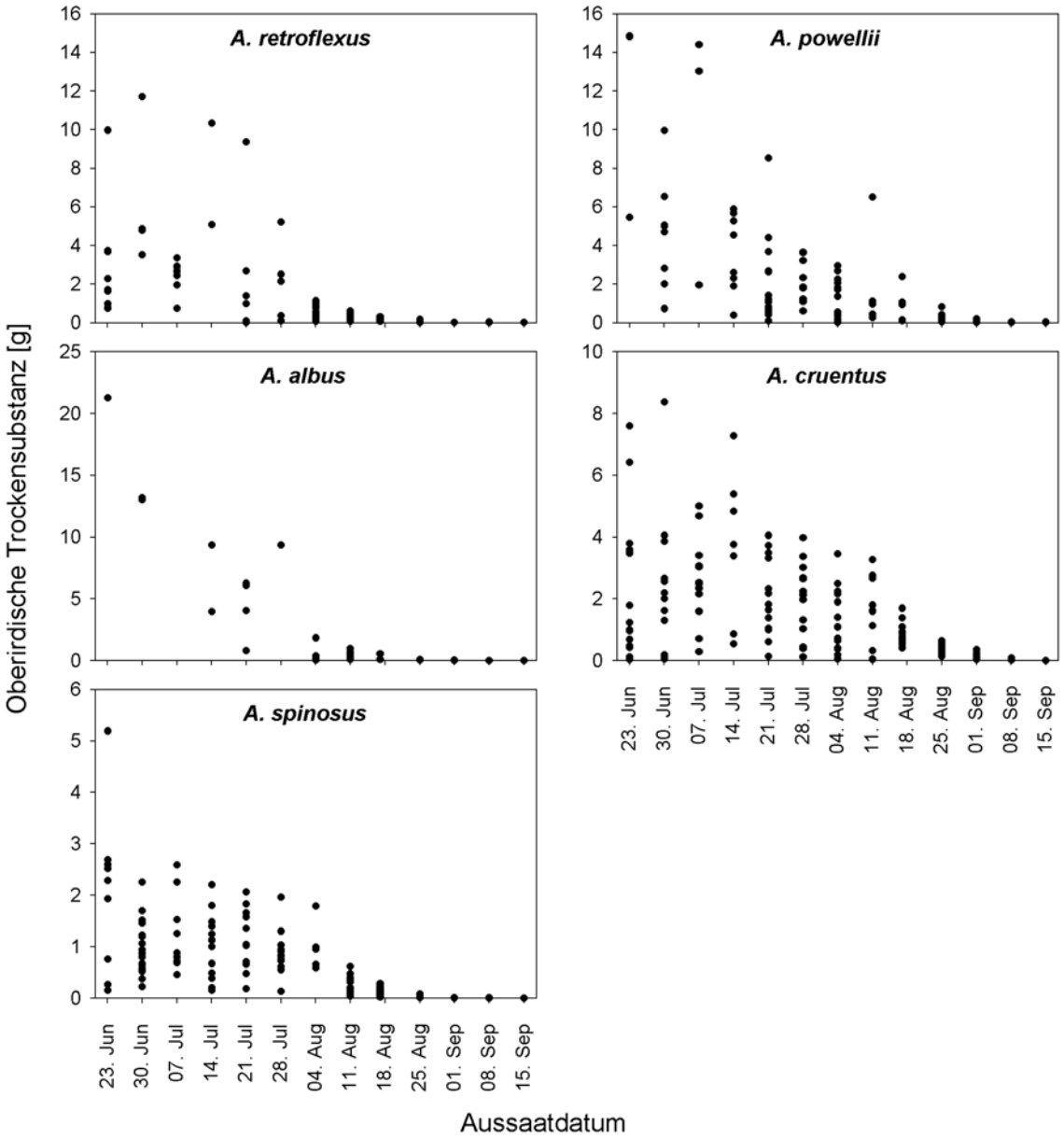


Abbildung 7/11: Abnehmende oberirdische Trockensubstanz bei späterem Aussaatzeitpunkt.

Bei fruchtenden Pflanzen war die oberirdische Biomasse linear mit der Samenzahl korreliert (Abb. 7/12). Mit steigender Sprosslänge stiegen bei fruchtenden Pflanzen sowohl oberirdisches Trockengewicht als auch die Samenzahl pro Pflanze exponentiell an (Abb. 7/13 und 7/14). Die Samenzahl pro g oberirdischem Trockengewicht der Pflanzen blieb bei den drei eingebürgerten Arten *A. retroflexus, A. powellii* und *A. albus* so lange in etwa konstant, bis der Beginn der kalten Jahreszeit die Samenentwicklung verhinderte und der Wert plötzlich auf Null zurückging (Abb. 7/15). Bei den beiden ephemeren Arten *A. cruentus* und *A. spinosus* sank die Samenzahl pro g Trockengewicht dagegen nach einem Maximum bei den

am 30. Juni ausgesäten Pflanzen stetig ab, bis sie schließlich ebenfalls bei Null lag. Im Verhältnis zum Trockengewicht produzierte *A. retroflexus* dabei die meisten Samen, *A. spinosus* und *A. cruentus* lieferten die geringsten Werte (Abb. 7/15).

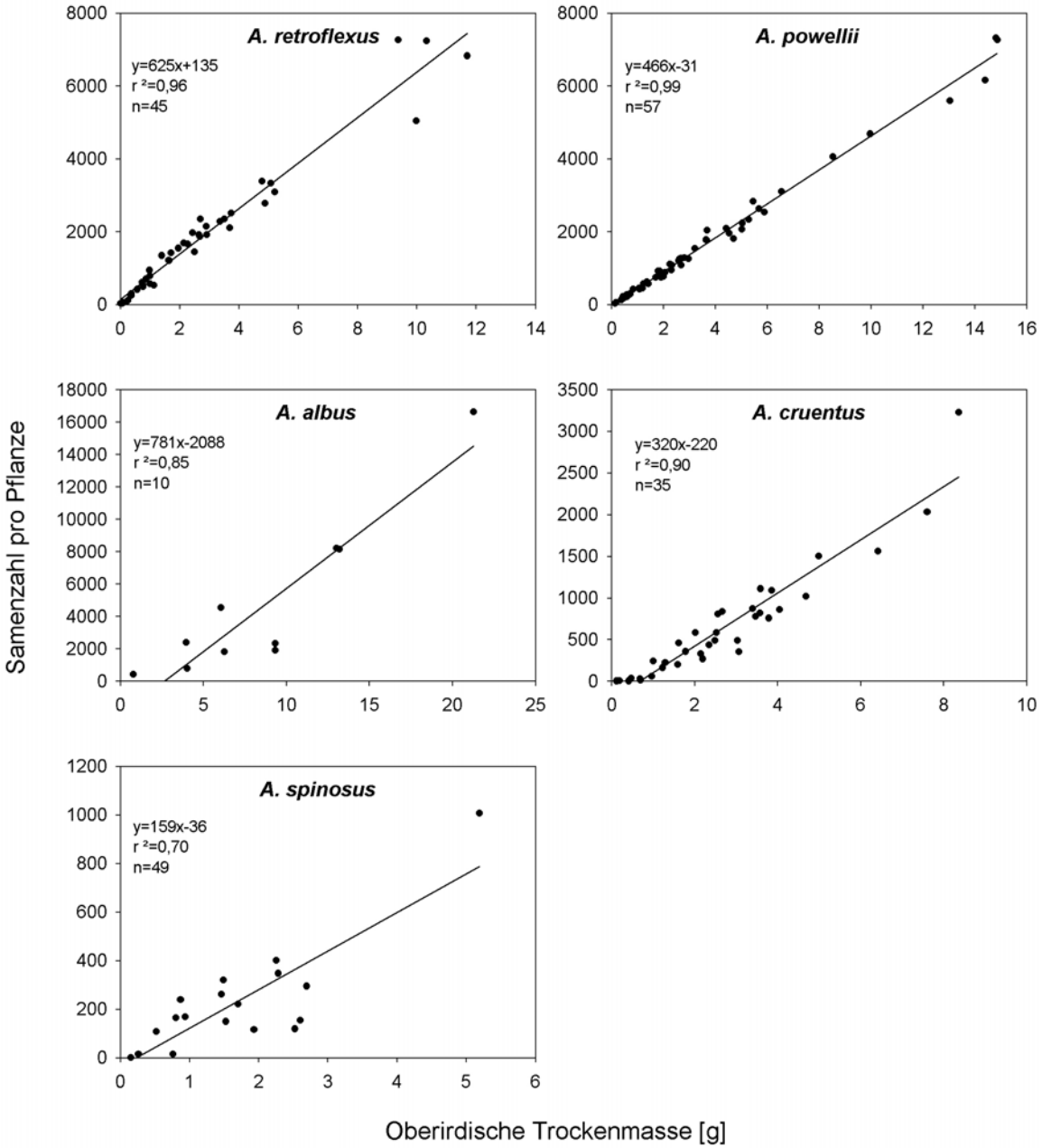


Abbildung 7/12: Die Samenzahl bei fruchtenden Pflanzen verhält sich proportional zur oberirdischen Biomasse.

Betrachtet man die absolut produzierten Samenmengen, kommt man zu dem in Tabelle 7/1 dargestellten Ergebnis: Von den im Versuch insgesamt pro Art zwischen dem 23. Juni und dem 15. September ausgesäten 260 Samen produzierten *A. retroflexus* und *A. powellii* die weitaus meisten Samen, gefolgt von *A. albus* und *A. cruentus* (Tab 7/1). Die wenigsten Samen

produzierte *A. spinosus*. Im Verhältnis ausgesäter zu produzierten Samen übertraf die produktivste Art *A. powellii* die am wenigsten produktive Art *A. spinosus* über den Gesamtzeitraum dabei um die mehr als zwölffach größere Samenmenge.

Tabelle 7/1: Gesamtsamenproduktion aus 260 Samen pro Art über den Aussaatzeitraum 23. Juni bis 15. September.

Art	produzierte Samen insgesamt	Samenproduktion pro ausgesätem Samen
A. retroflexus	80.248	309
A. powellii	91.980	354
A. albus	47.206	182
A. cruentus	30.441	117
A. spinosus	6.541	25

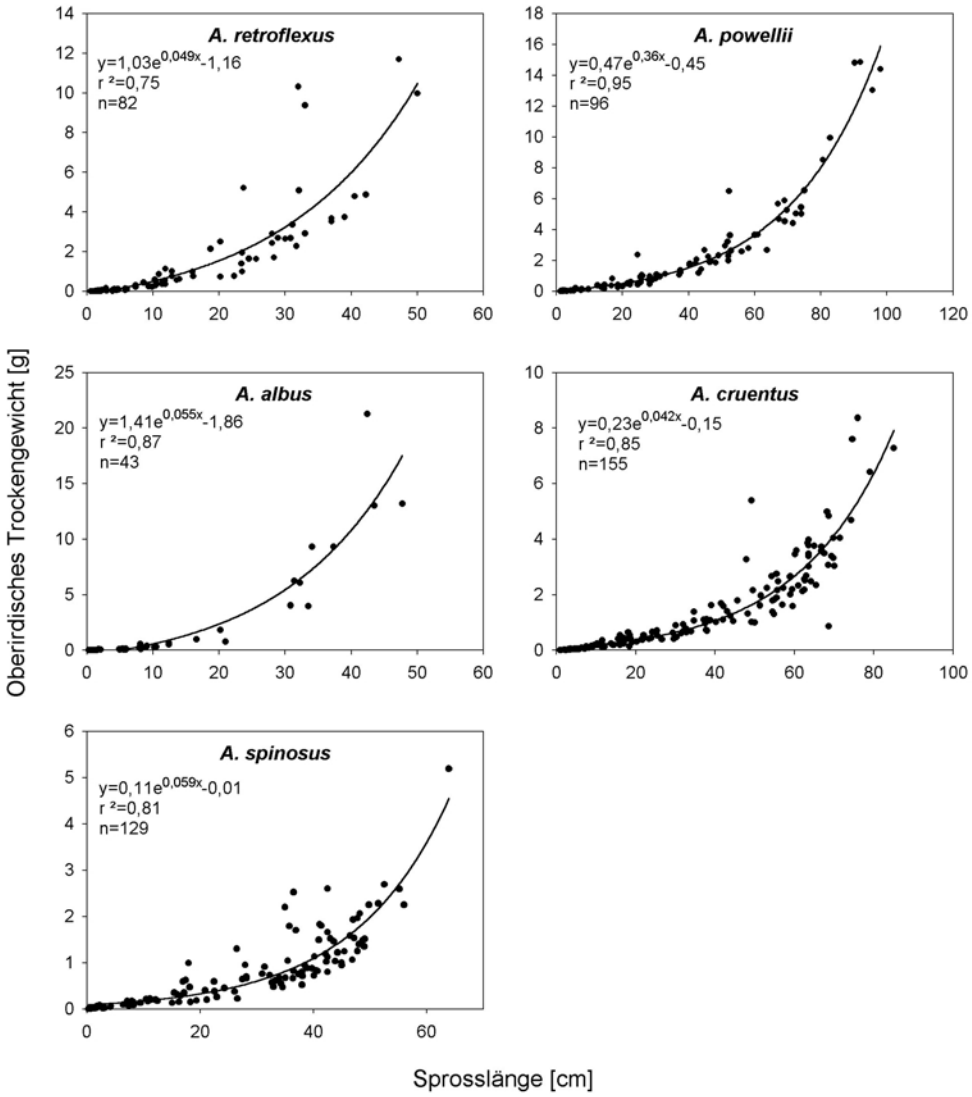


Abbildung 7/13: Die oberirdischen Biomasse steigt exponentiell mit zunehmender Sprosslänge an.

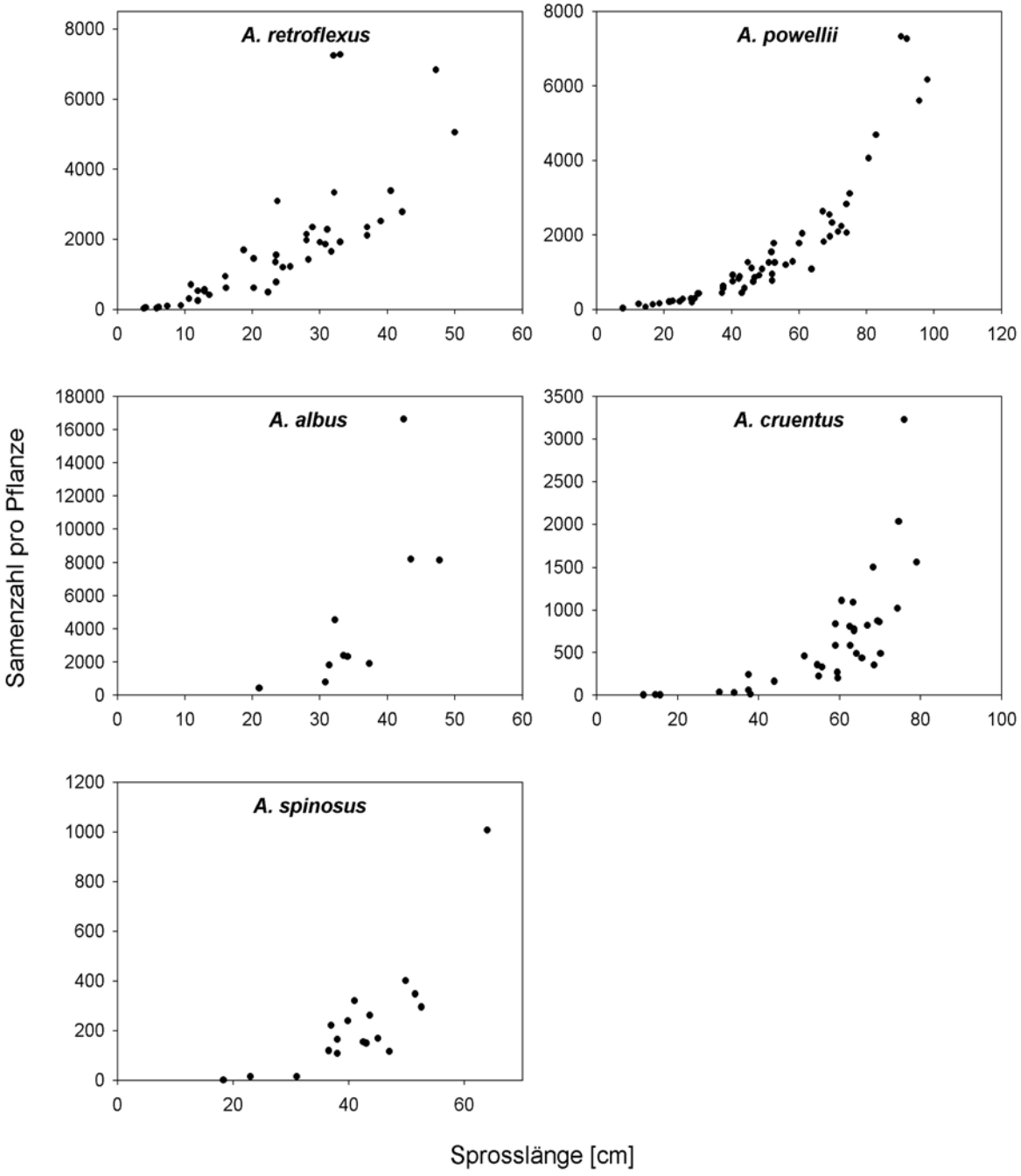


Abbildung 7/14: Die Samenzahl bei fruchtenden Pflanzen steigt mit zunehmender Sprosslänge exponentiell an.

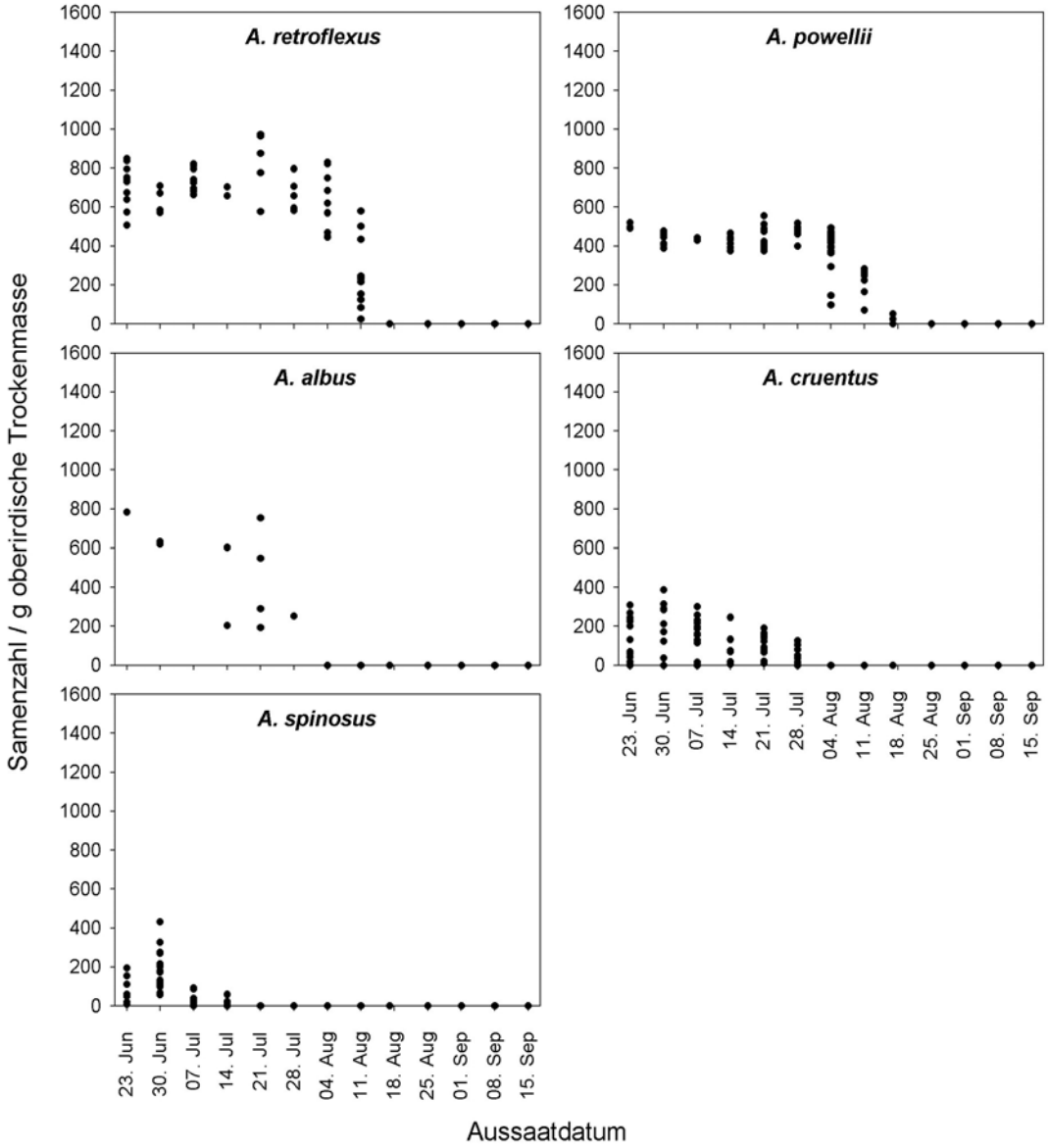


Abbildung 7/15: Die Samenzahl pro g oberirdischer Trockenmasse in Abhängigkeit vom Aussaatzeitpunkt. Bei den drei eingebürgerten Arten *A. retroflexus, A. powellii* und *A. albus* bleibt dieser Wert in etwa konstant bis der Beginn der kalten Jahreszeit die Samenbildung verhindert. Bei den beiden ephemeren Arten *A. cruentus* und *A. spinosus* sinkt der Wert bereits ab dem Aussaatzeitpunkt Ende Juni ab.

7.4 Diskussion

Die Entwicklung der Rheinufervegetation wird außer von den üblichen jahreszeitlichen Faktoren wie Klima und Tageslänge auch vom Zeitraum der Freigabe des Standortes durch das Wasser limitiert. Die verschiedenen Arten sind dabei unterschiedlich gut an diese limitierenden Lebensbedingungen auf den Kies- und Sandbänken unterhalb der Mittelwasserlinie angepasst. Der Grund für die unterschiedliche Häufigkeit und den unterschiedlichen Einbürgerungsstatus der fünf untersuchten Arten ist in deren unterschiedlichen Fähigkeit zu sehen, sich trotz der limitierenden Umweltfaktoren erfolgreich zu entwickeln und fortzupflanzen. Die beiden eingebürgerten und häufigen Arten *A. retroflexus* und *A. powellii* sind auch bei sehr später Keimung in der Lage unter Ausbildung von Zwergwuchs noch Samen zu produzieren. Wenn die Kiesbänke erst Anfang August vom Hochwasser freigegeben werden, haben diese Arten also durchaus noch die Fähigkeit, sich fortzupflanzen. Dies gilt mit Einschränkungen auch noch für die eingebürgerte, aber seltenere Art *A. albus*. Von den beiden bislang nur in Hafenanlagen sporadisch auftretenden Arten *A. cruentus* und *A. spinosus* reduziert vor allem letztere Art ihre Fortpflanzungsfähigkeit bereits deutlich, wenn die Pflanzen später als Ende Juni / Anfang Juli gekeimt sind. Eine größere Chance sich einzubürgern hätte dagegen *A. cruentus.* In Jahren mit einem sich bis spätestens bis Ende Juli zurückziehenden sommerlichen Wasserstand hätten keimende Pflanzen durchaus die realistische Möglichkeit, sich bis zur Samenreife zu entwickeln. Eine schon geringfügige Verlängerung der Vegetationsperiode um wenige Tage als Folge einer Klimaerwärmung würde die Möglichkeit einer Einbürgerung dabei erheblich begünstigen.

8 Der Einfluss der Substrattemperatur auf die Entwicklung eingebürgerter und ephemerer *Amaranthus*-Arten und mögliche Auswirkungen globaler Klimaerwärmung

8.1 Einleitung

Von den am Niederrhein nachgewiesenen *Amaranthus*-Arten sind bislang sechs Arten als eingebürgert zu betrachten (vergl. Tab. 2/3): *Amaranthus retroflexus*, der aus den gemäßigten Breiten Nordamerikas stammt, war schon kurz nach dem seinem Erstnachweis 1815 am Niederrhein eingebürgert (HEGI 1979, LOHMEYER & SUKOPP 1992). Seit den achtziger Jahren des 20. Jahrhunderts haben sich fünf weitere Arten einbürgern können, deren Herkunftsschwerpunkt im meridional-subtropischen und tropischen Bereich Amerikas liegt. Es sind dies die Arten *Amaranthus blitum* ssp. *emarginatus, A. powellii, A. bouchonii, A. albus* und *A. blitoides*. Zahlreiche weitere thermophile Arten aus dem subtropisch-tropischen Bereich konnten dagegen bislang nur ephemer in Häfen nachgewiesen werden, von wo aus sie sich bislang nicht ausgebreitet haben.
Für das Areal einer Art ist das Klima einer der wichtigsten Faktoren. Es existieren inzwischen Hinweise darauf, dass die Erwärmung der Erdatmosphäre bereits die Arealgrenzen verschiedener Arten verschoben und biologische Invasionen gefördert hat (PARMESAN 1996, GRABHERR et al. 1994, WALTHER 2000, SIMBERLOFF 2000, STURM et al. 2001). Da zu vermuten ist, dass die hauptsächliche Barriere für die Einbürgerung von thermophilen *Amaranthus*-Arten die klimatischen Bedingungen in Mitteleuropa sind, sollte im vorliegenden Experiment untersucht werden, wie sich eine Erhöhung der Temperatur auf verschiedene *Amaranthus*-Arten auswirken würde. Da das Klima des Herkunftsgebietes mit dem Einbürgerungsstatus und -zeitraum in Mitteleuropa in Zusammenhang zu stehen scheint (Tab. 2/3), erschien es bei der Untersuchung dieser Fragestellung interessant, sowohl bereits eingebürgerte als auch ephemere *Amaranthus*-Arten zu berücksichtigen und experimentell zu vergleichen, ob sich die verschiedenen Arten hinsichtlich ihrer Wachstumsreaktion auf erhöhte Temperaturen unterscheiden.

8.2 Material und Methoden

Zwei eingebürgerte (*Amaranthus powellii, A. bouchonii*) und zwei ephemere Arten (*A. cruentus, A. spinosus*) wurden nach Arten getrennt in zwei Kulturgefäßen angezogen, welche im Freiland unter transparenten, seitlich offenen Regenschutzdächern (Höhe 2 m) zur Feuchtigkeitskontrolle aufgestellt worden waren. Neben den Bodentemperaturen waren auch die anderen Wachstumsbedingungen für alle vier untersuchten Arten gleich. Entsprechend der natürlichen Standortbedingungen der Pflanzen wurde ein sonniger Standort gewählt. Zur Verhinderung einer unkontrollierten Erwärmung des Wurzelraumes durch

Sonneneinstrahlung wurden die Seitenflächen der Kulturkisten mit Holzplatten abgeschattet. Die Größe der Pflanzenkisten, in deren Unterseite Abflusslöcher gebohrt waren, betrug 60x37x25 cm. Als Kultursubstrat diente Rheinsand, mit dem die Kisten 20cm hoch befüllt wurden. Je 500 Samen pro Art wurden nach Arten getrennt in jeweils eine Hälfte der Kulturgefäße eingesät, was einer Einsaatdichte von 0,45 Samen/cm² entspricht. Die Einsaat erfolgte am 6. Mai, was den Arten eine hinreichend lange Entwicklungsperiode bot, um vor Beginn der kalten Jahreszeit zur Fruchtreife gelangen zu können (vergl. Kap. 7). Die Kulturgefäße wurden mit Aquarienheizmatten einseitig lateral beheizt, so dass sich ein Temperaturgradient bildete, unter dem die Pflanzen keimen und heranwachsen konnten (Abb. 8/1).

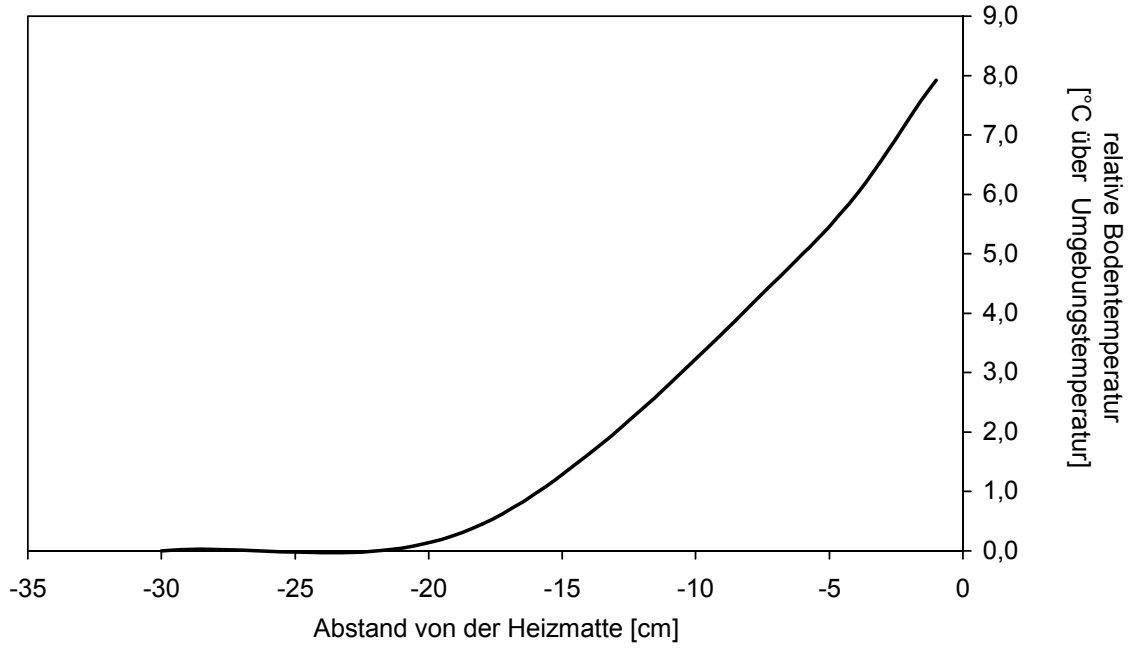


Abbildung 8/1: Temperaturgradient in den beheizten Kulturgefäßen.

In unmittelbarer Nähe der Heizmatte lag die Substrattemperatur 8 °C oberhalb der Umgebungstemperatur, im Abstand von 18cm lag diese bei 0,5 °C über der Umgebungstemperatur. Der Thermostatsensor befand sich in 4 cm Abstand von der Heizung. Die Substrattemperatur wurde regelmäßig mit Bodenthermometern in 6 cm Tiefe kontrolliert. Messungen in anderen Bodentiefen zeigten denselben lateralen Temperaturgradienten. Die Pflanzen wurden regelmäßig ausreichend gewässert und einmal wöchentlich mit 600 ml einer handelsüblichen Nährstofflösung (Chrysal®) gedüngt (Dosierung 10 ml Düngerlösung/l Gießwasser, Zusammensetzung der Düngerlösung: 3,4% Nitratstickstoff, 2,6% Ammoniumstickstoff, 3% wasserlösliches Phosphat, 6% wasserlösliches Kaliumoxid, Spurennährstoffe 0,01% Bor, 0,002% Kupfer, 0,02% Eisen und 0,002% Zink). Eine Analyse des Nitratgehaltes des Substrates (photometrischer Nitrattest Spectroquant®, Merck) nach der

Aberntung ergab 1,93 mg NO_3/100 g Boden, was im Bereich des durchschnittlichen Nitratgehaltes der Kies- und Sandbänke am Rheinufer liegt. Während der Wachstumsphase wurde die Wuchshöhe der Pflanzen regelmäßig alle vier Tage in definierten Abständen von der Heizmatte gemessen. Nach der Samenreife wurden die Pflanzen abgeerntet und das Trockengewicht sowie die Samenproduktion gemessen und zu den jeweiligen Temperaturverhältnissen in Beziehung gesetzt. Dabei wurde die Samenzahl einzelner Pflanzen über die Bestimmung des Tausendkorngewichtes und Auswiegen der von den Kapselresten befreiten Samen ermittelt.

8.3 Ergebnisse

Abbildung 8/2a-b: Zunahme der Wuchshöhe von *Amaranthus*-Arten in Abhängigkeit von erhöhten Substrattemperaturen, a) im Mai, b) im August. Die Heizung befindet sich auf der rechten Seite der Pflanzkisten. In ihrer Nähe stehende Exemplare von *A. cruentus* s.l. (im Vordergrund) erreichen mehr als die dreifache Höhe von Exemplaren die unter Umgebungstemperatur aufgewachsen sind (linke Seite).

Die Samen aller vier Arten keimten bei höheren Temperaturen, das heißt in der Nähe der Heizmatte, früher als unter Außenbedingungen (Abb. 8/2a). Die grundsätzliche Begünstigung der Keimung verschiedener *Amaranthus*-Arten durch hohe Temperaturen ist bekannt (FROST

& CAVERS 1975, HÜGIN jun. 1986, ORYOKOT et al. 1997, STEINMAUS et al. 2000) und wurde bei weiteren, eigenen Keimungsexperimenten bestätigt (vergl. Kap. 6.2).
Alle vier Arten zeigten verstärktes Wachstum bei erhöhten Temperaturen, und auch der Aufblühzeitpunkt lag hier im Durchschnitt einige Tage früher (Abb. 8/3a-d). Schließlich war in der Pflanzkiste ein deutlicher Größengradient der Pflanzen von kalt nach warm erkennbar (Abb. 8/2b). Mit der Größenzunahme der Pflanzen war ein erheblicher Zugewinn an Biomasse gekoppelt, an dem die Masse der Fruchtstände maßgeblich beteiligt war. Die oberirdische Trockensubstanz der Pflanzen stieg mit steigender Wuchshöhe exponentiell an und auch bei der Samenproduktion aller vier Arten war ein exponentieller Anstieg der Samenzahl mit zunehmender Sprosslänge zu verzeichnen. Die Zahl der Samen verhält sich damit proportional zum oberirdischen Trockengewicht der Pflanzen (zur Beziehung Sprosslänge zu Trockengewicht und Samenzahl vergl. Kap. 7, Abb. 7/12-7/14). Die Wurzeln der *Amaranthus*-Arten bestanden im Wesentlichen aus einer senkrechten Pfahlwurzel, so dass ein eventueller Fehler durch die seitliche Verzweigung der Wurzeln in andere Temperaturbereiche hinein gering sein dürfte.

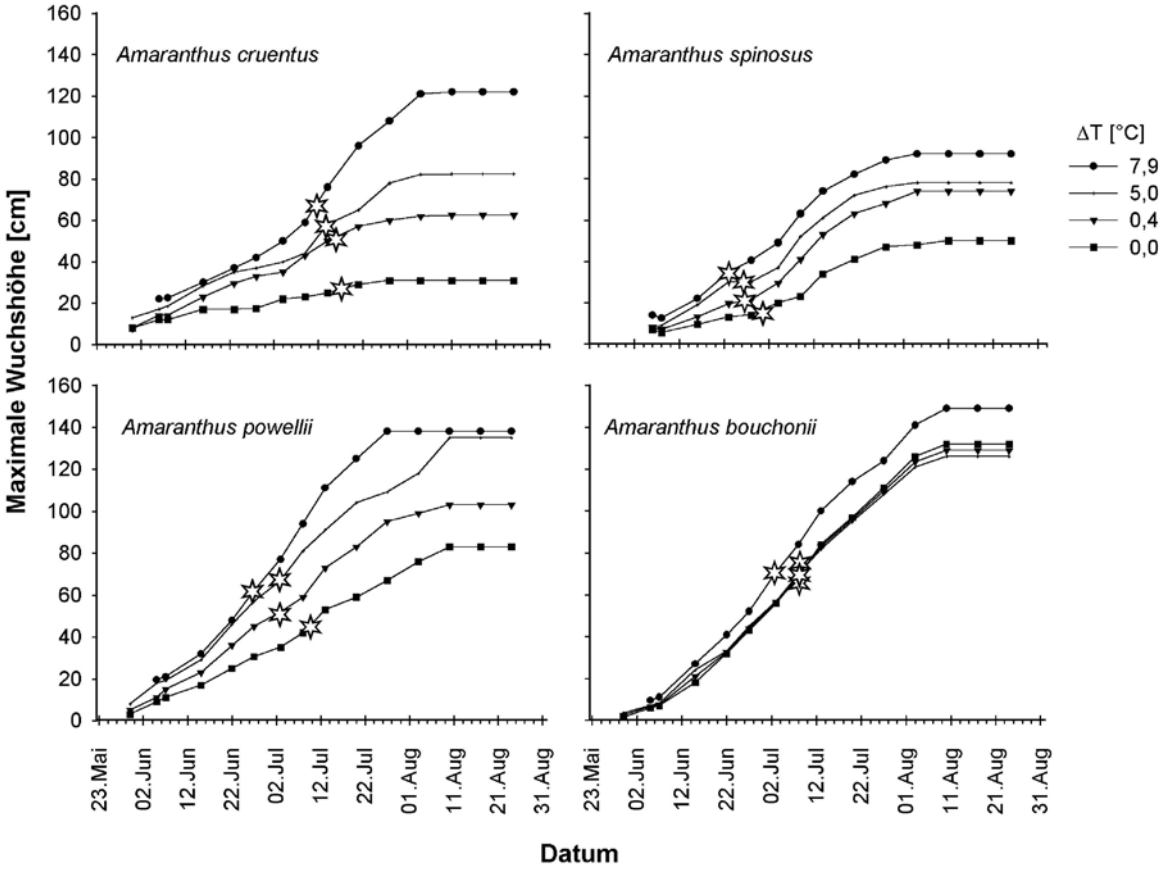


Abbildung 8/3a-d: Entwicklung verschiedener *Amaranthus*-Arten unter erhöhten Temperaturbedingungen [°C über der Umgebungstemperatur]. Die Sternchen markieren das Aufblühdatum.

Bei einem Vergleich der verschiedenen Arten ist zu berücksichtigen, dass es innerhalb der Gattung per se kleinere (z.B. *A. spinosus*) und größere Arten (z.B. *A. bouchonii*) gibt, deren Unterschiede nur im mittelbaren Vergleich nebeneinandergestellt werden sollten. Vergleicht man den relativen Zuwachs der Pflanzen, indem man die Größe der Pflanzen aller vier Arten unter Normaltemperaturen mit 1 gleichsetzt (Abb. 8/4), sieht man, dass insbesondere die beiden ephemeren Arten (*A. cruentus* und *A. spinosus*) besonders stark auf erhöhte Temperaturen reagieren. Bereits bei 0,5 °C über der Umgebungstemperatur zeigte *A. cruentus* eine Verdoppelung seiner Größe. Bei einer Erhöhung um 7,9 °C reagierte *A. cruentus* sogar mit einer Vervierfachung der Wuchshöhe, der entsprechenden Zunahme an Biomasse und der damit verbundenen erhöhten Produktion an Diasporen. Von den beiden eingebürgerten Arten zeigte *A. powellii* eine leicht positive Reaktion auf Temperaturerhöhungen. *A. bouchonii* zeigte keine Reaktion auf erhöhte Substrattemperaturen.

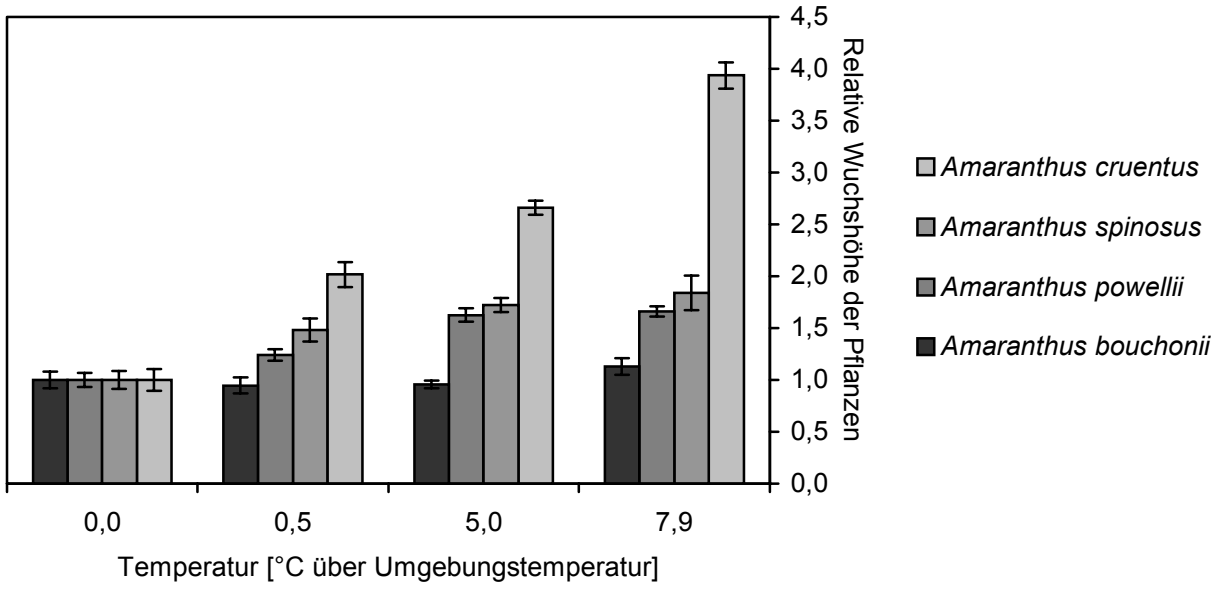


Abbildung 8/4: Relative Zunahme der Wuchshöhe zweier ephemerer (*Amaranthus cruentus, A. spinosus*) und zweier eingebürgerter (*A. powellii, A. bouchonii*) *Amaranthus*-Arten in Abhängigkeit von der Substrattemperatur.

Diese Aussagen werden durch die statistische Auswertung der Daten gestützt. Eine Varianzanalyse (ANOVA) mit anschließendem Scheffétest ergab dabei signifikante Unterschiede im Artvergleich (n=5, k=4): Auf der Temperaturstufe von 7,9 °C unterscheiden sich die Wuchshöhen von *A. spinosus* und *A. powellii* signifikant mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit $\alpha<5\%$, die Höhen der übrigen Arten unterscheiden sich auf dieser Stufe sogar mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit von $\alpha<0{,}1\%$. Auf der Temperaturstufe von 5 °C unterscheiden sich die Wuchshöhen von *A. spinosus* und *A. powellii* mit $\alpha<1\%$, die der übrigen Arten mit $\alpha<0{,}1\%$. Auf der Temperaturstufe von 0,5 °C sind die Unterschiede in den

Wuchshöhen zwischen *A. powellii* und *A. bouchonii* und zwischen *A. powellii* und *A. spinosus* mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit <1% signifikant, die Wuchshöhen der übrigen Arten unterscheiden sich mit $\alpha<0{,}1\%$. Beim innerartlichen Vergleich für die verschiedenen Temperaturstufen ergeben sich bei *A. bouchonii* keine signifikanten Unterschiede zwischen den Wuchshöhen für die verschiedenen Temperaturstufen. Bei *A. powellii* ist der Unterschied in der Wuchshöhe zwischen 5 und 7,9°C nicht signifikant, die Unterschiede in der Wuchshöhe zwischen allen anderen Temperaturstufen sind signifikant mit $\alpha<0{,}1\%$. Bei *A. spinosus* ist der Unterschied zwischen 5 und 7,9 °C ebenfalls nicht signifikant, während sich die Wuchshöhen zwischen den Temperaturstufen 0 und 0,5 °C mit $\alpha<0{,}1\%$ und zwischen 0,5 und 5 °C mit $\alpha<5\%$ unterscheiden. Bei *A. cruentus* schließlich unterscheiden sich sämtliche Temperaturstufen signifikant mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit von $\alpha<0{,}1\%$.

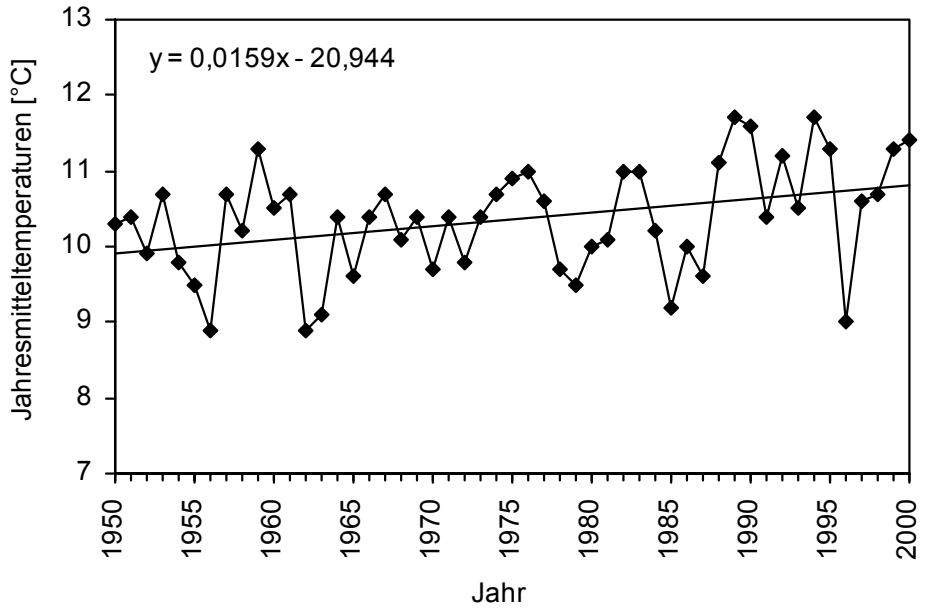
8.4 Diskussion und Schlussfolgerungen

Die Temperaturen in deutschen Innenstädten liegen im jährlichen Mittel 0,5-1,5 °C höher als die des Umlandes, an Strahlungstagen werden in Großstädten Maxima von 7-9 °C über dem Umland erreicht (LANDSBERG 1981, SCHMALZ 1987, KUTTLER 1993, FEZER, 1995, EBELING 1997). Klimaanalysen ergaben einen bisherigen Anstieg der weltweiten Durchschnittstemperatur um 0,6 °C in den letzten 130 Jahren (WIGLEY 1999). In Düsseldorf stiegen die Jahresmittelwerte der Lufttemperatur zwischen 1950 und 2000 um 0,9 °C (Abb. 8/5). Die prognostizierte globale Erwärmung der Erdatmosphäre (Global Change) dürfte je nach Rechenmodell bei Werten zwischen 0,9 und 2,6 °C bis zum Jahr 2050 liegen (HULME et al. 1999, VELLINGA & VERSEVELD 2000, HOUGHTON et al. 2001). Das Klima ist für Pflanzenareale in der Regel der wichtigste begrenzende Faktor (WOODWARD 1987). Eine Erwärmung der Erdatmosphäre wird bereits als Ursache aktueller Verschiebungen von Arealgrenzen verschiedener Pflanzenarten angesehen (STURM et al. 2001, PITELKA et al. 1997, PARMESAN 1996, GRABHERR et al. 1994). Zahlreiche Hinweise sprechen dafür, dass auch die Einwanderung, Ausbreitung und Einbürgerung von Neobiota durch den Klimawandel begünstigt wird (DUKES & MOONEY 1999, WALTHER 2000, SIMBERLOFF 2000). Dies gilt insbesondere für Arten, die als lokal eingeschleppte Taxa bereits latenter Florenbestandteil eines Gebietes sind (KOWARIK 1995). Dabei können vor allem annuelle Arten von einer Klimaerwärmung profitieren, indem sie die neuerdings zugänglich gewordenen Gebiete besonders rasch besiedeln (REJMÁNEK 1996, JÄGER 1995). Nicht nur wegen ihrer Rolle als Güterumschlagplätze sondern auch aufgrund ihrer besonderen Klimaeigenschaften sind dabei Stadtgebiete mit ihren Hafenanlagen und Güterbahnhöfen oftmals der Ausgangspunkt einer Einschleppung und Etablierung von Neobiota (SUKOPP & WURZEL 1995, MCDONNEL & PICKETT 1990).

Die Tatsache, dass von den untersuchten *Amaranthus*-Arten insbesondere die beiden ephemeren Taxa (*A. spinosus* und *A. cruentus*) deutlich positiv auf eine derart geringfügige Temperaturerhöhung im Bereich von 0,5 °C reagierten, könnte dazu führen, dass diese beiden

Arten, welche bislang nur spontan in Häfen zu finden waren, im Rahmen einer leichten Klimaerwärmung in die Lage versetzt würden, sich entlang des Rheinufers auszubreiten und einzubürgern. Diese mögliche Einbürgerung wäre insbesondere auf die starke Zunahme an keimfähigen Samen dieser Arten zurückzuführen. Eine verstärkte Samenproduktion würde dabei nicht nur durch die Zunahme der Biomasse und die entsprechende Vergrößerung der Fruchtstände erfolgen. Auch die durch eine leichte Erwärmung der Atmosphäre verlängerte Vegetationsperiode würde diesen Effekt noch verstärken. Da viele Individuen am natürlichen Standort nicht rechtzeitig vor dem Einbruch der herbstlichen Kälte reife Samen ausbilden können (siehe Kap. 7), würde eine Verlängerung der Vegetationsperiode nämlich dazu führen, dass mehr Exemplare zur Fruchtreife gelangen können.

Abb. 8/5: Die Jahresmittelwerte der Lufttemperatur in Düsseldorf von 1950-2000 zeigen einen Anstieg



um 0,8 °C in 50 Jahren. Gemessen 1950 bis 1995 auf der Klimastation Düsseldorf Südfriedhof, ab 1996 auf der Flugwetterwarte Düsseldorf Lohausen. Quelle: Deutscher Wetterdienst (http://www.duesseldorf.de/statistik/themen/meteorologie/meteo1.shtml).

Die mögliche Einbürgerung weiterer *Amaranthus*-Arten in die lückige und ohnehin neophytenreiche Vegetation der Kies- und Sandbänke (Polygono brittingeri-Chenopodietum rubri) muss dabei keine unmittelbare Bedrohung für andere Arten oder das Ökosystem als solches darstellen, sondern ist vielmehr als Symptom einer sich ändernden Umwelt zu betrachten. Die Einbürgerung dieser thermophilen Arten ist in diesem Falle also nicht als Ausgangspunkt einer möglicherweise bedrohlichen Entwicklung anzusehen sondern viel eher als ihr Indikator. Da die Erwärmung der Erdatmosphäre im Zusammenhang mit dem Phänomen biologischer Invasionen nicht auf Mitteleuropa beschränkt ist, muss auch mit einer möglichen Einwanderung und Arealausweitung weiterer *Amaranthus*-Arten in ähnlichen Lebensräumen vergleichbarer Regionen auf internationaler Ebene gerechnet werden.

9 Zusammenfassende Diskussion

Für den Bereich des Niederrheins lässt sich eine zunehmende Etablierung von Neophyten aus den Familien der Amaranthaceae und Chenopodiaceae beobachten, die Anfang des 19. Jahrhundert mit der Einbürgerung von *Amaranthus retroflexus* ihren Anfang nahm (THELLUNG 1914, AELLEN 1959-61). Die Historie der Einbürgerung der neophytischen Amaranthaceae und Chenopodiaceae scheint mit Klimafaktoren im Zusammenhag zu stehen. Dafür spricht, dass sich zunächst Arten mit Herkünften aus temperatem Klima hierzulande ansiedeln konnten, später erst, vor allem in einer Einbürgerungswelle in den 1980er und 1990er Jahren, auch Arten subtropischer Herkunft (Tab. 2/3 und Tab. 2/4). Diese Zunahme wird besonders deutlich, wenn man die aktuellen Vegetationsaufnahmen des Polygono-Chenopodietums mit verschieden älteren Vegetationsaufnahmen derselben Gesellschaft vom Rheinufer des Nieder- und Mittelrheins vergleicht (Tab. 3/2). Neben einer möglichen Klimaerwärmung, die die Einbürgerung von Arten erleichtern kann, ist bei Einbürgerungsprozessen in gewissem Rahmen auch eine Adaptation der Neophyten an hiesige Klimabedingungen vorstellbar (KOWARIK 1995). Ständiger Nachschub an potenziellen Neubürgern steht in Hafenanlagen zur Verfügung, da immer wieder Arten mit Handelsgütern eingeschleppt werden (vergl. auch STIEGLITZ 1980, 1981). Diese können sich aber in der Regel nicht dauerhaft halten und verschwinden nach einiger Zeit wieder. Wie in den vorliegenden Versuchen gezeigt werden konnte, haben die untersuchten ephemeren Arten höhere Temperaturansprüche als die bereits eingebürgerten Taxa und reagieren auf leichte Temperaturerhöhungen mit starken Zuwachsraten und gesteigerter Samenproduktion. Außerdem sind sie aufgrund der Kürze der Vegetationsperiode am Rheinufer, die sich zwischen der sommerlichen Freigabe der Sand- und Kiesbänke durch das Wasser und dem Beginn der kalten Jahreszeit ergibt, schlechter als die bislang eingebürgerten Arten in der Lage, größere Mengen an reifen Samen zu produzieren. Eine mögliche Klimaerwärmung (HOUGHTON et al. 2001, Abb. 8/5) würde diese Vegetationsperiode verlängern, was zur Folge hätte, dass in Zukunft weitere neue Arten auch an den naturnahen Standorten am Rhein zu erwarten wären. Ein anderes Hindernis für eine Einbürgerung stellt Zweihäusigkeit dar. Es konnte festgestellt werden, dass gelegentlich auf den Sand- und Kiesbänken des Niederrheins zweihäusige *Amaranthus*-Arten auftauchen (*A. palmeri, A. tuberculatus*), die sich dort trotz ihrer Herkunft aus gemäßigten Klimazonen nicht halten können. Die gefundenen Exemplare waren aufgrund fehlender Geschlechtspartner nicht in der Lage, reife Samen zu bilden. Hier müsste sicherlich erst eine kritische Masse an Samen eingeschleppt werden, so dass sich eine Population aus genügend männlichen und weiblichen Exemplaren aufbauen kann, bevor eine Einbürgerung möglich erscheint. Als Pflanzengesellschaft, in der solche weiteren Einbürgerungen stattfinden können, ist das Polygono brittingeri-Chenopodietum rubri als offene und lückige Gesellschaft prädestiniert. So konzentrieren sich auch die bisherigen Funde neophytischer Amaranthaceae und Chenopodiaceae auf diese Gesellschaft und ihre Übergänge zu perennierenden Kontaktgesellschaften. Die einzige weitere

Pflanzengesellschaft am natürlichen Standort, in der neophytische Amaranthaceae und Chenopodiaceae am Niederrhein gefunden werden konnten ist das seltene Bromo-Corispermetum, das auf etwas höher gelegenen, trockeneren und skelettärmeren Sandbänken wächst. Solche Standorte sind allerdings, wohl vor allem aufgrund der Verbauung und Nutzung des Rheins und seiner Ufer, sehr rar. Die sonstigen Funde beschränken sich anthropogene Standorte, hier vor allem Äcker und Hafenanlagen. Das Klima im städtischen Bereich weist im Durchschnitt höhere Temperaturen auf als das Umland (KUTTLER 1993, FEZER 1995). Häfen und andere Güterumschlagplätze stellen daher neben ihrer Bedeutung als Einschleppungsort aufgrund ihrer urbanen Lage einen wärmebegünstigten Standort für thermophile Neophyten dar. Ein weiterer für Neophyten günstiger Faktor ist das Vorhandensein offener, konkurrenzarmer Standorte in industriell-urbanen Bereichen, weswegen Ballungsräume oftmals Ausgangspunkt für die Etablierung von Neobiota sind, was auch für die hier untersuchten neophytischen Amaranthaceae und Chenopodiaceae gilt. Der nächste Schritt der Einbürgerung ist die Besiedlung der offenen Landschaft, in diesem Fall die Eroberung von Uferzonen und Äckern der Rheinaue. Die Nährstoffansprüche der Amaranthaceae und Chenopodiaceae können auf den Kies- und Sandbänken das Niederrheins hinreichend erfüllt werden, eine noch bessere Nährstoffversorgung finden sie auf Ackerstandorten. Auf Äckern fällt allerdings bei der Ausbreitung der Diasporen die Möglichkeit der Hydrochorie weg, an die die untersuchten Arten mehrheitlich gut angepasst sind, was ein Grund dafür sein mag, dass einige der untersuchten Arten bislang ausschließlich am Rheinufer und nicht auf Ackerstandorten gefunden werden konnten. Der sehr hohe Temperaturbedarf der Samen für die Keimung trägt sicherlich dazu bei, dass die neophytischen Amaranthaceae und Chenopodiaceae in die mehrjährige Vegetation kaum einwandern können, da auf offenen Böden im Sonnenlicht höhere Substrattemperaturen erreicht werden können als bei beschattetem Substrat. Darüber hinaus sind die untersuchten Arten durch ihren hohen Lichtbedarf an sonnige Standorte gebunden. Dies gilt insbesondere für die Gattung *Amaranthus*, von der sämtliche der untersuchten Arten zu den C_4-Pflanzen zählen und damit auf hohe Sonneneinstrahlung angewiesen sind. Die Erhöhung des CO_2-Gehaltes der Atmosphäre, wie sie zur Zeit aufgrund des anthropogenen Verbrauchs fossiler Brennstoffe stattfindet, kann möglicherweise auch Auswirkungen auf das Verhältnis von C_3- zu C_4-Pflanzen haben. Einerseits würden zwar die C_3-Pflanzen durch die direkte CO_2-Wirkung auf die Photosynthese stärker gefördert als C_4-Pflanzen, da der Kohlendioxidgehalt der Luft für letztere unter Freilandbedingungen nicht der limitierende Faktor ist. Andererseits könnten von einer resultieren Klimaerwärmung besonders die an warme und trockene Standorte angepassten C_4-Pflanzen profitieren. Insgesamt dürften wohl die C_4-Pflanzen aus derartigen Klimaänderungen einen größeren Nutzen ziehen, zumal auch C_4-Pflanzen in gewissem Maße durch erhöhte CO_2-Gehalte der Luft in Photosynthese und Wachstum gefördert werden (POORTER 1993, WAND et al. 1999, FRITSCHI et al. 1999). Dies steht in Einklang mit der Beobachtung eines Anstiegs des relativen Anteils dieser Arten im Florenspektrum sowohl am Rheinufer als auch in ganz Deutschland (BRANDES 1995).

Insgesamt ist also damit zu rechnen, dass auch in Zukunft weitere neophytische Amaranthaceae und Chenopodiaceae am Rheinufer einwandern werden, während sich die schon vorhandenen Arten in ihrem Vorkommen noch stärker festigen werden, soweit dies für einzelne etablierte Arten überhaupt noch möglich ist. Schließlich sei nochmals darauf hingewiesen, dass dieser Einbürgerungsprozess an einem so offenen und konkurrenzarmen Standort, wie ihn die Kies- und Sandbänke des Rheinufers darstellen, keine Gefahr der Verdrängung einheimischer Arten in sich birgt. Dennoch sollte die Einwanderung und Etablierung dieser Neophyten auch weiterhin genau beobachtet werden, da sie als potenziell wertvolle Bioindikatoren für ein Ökosystem unter dem Einfluss globalen Wandels zu sehen sind.

10 Zusammenfassung

Ziel der vorliegenden Arbeit war die Erfassung des Vorkommens sowie ausgewählter ökologischer Eigenschaften der neophytischen Amaranthaceae und Chenopodiaceae, deren augenfällige Zunahme am Rheinufer den Anlass für die vorliegenden Untersuchungen darstellte. Auf den Sand- und Kiesbänken des Niederrheins zwischen Monheim und der niederländischen Grenze konnten bei Geländebegehungen acht Arten der Amaranthaceae und elf Arten der Chenopodiaceae festgestellt werden. Davon sind nur sieben Arten einheimisch oder archäophytisch. Vier Arten der Chenopodiaceae und alle acht Arten der Amaranthaceae sind Neophyten für Mitteleuropa. Bei diesen neophytischen Arten handelt es sich um folgende Taxa: *Amaranthus albus, Amaranthus blitoides, Amaranthus blitum* ssp. *emarginatus, Amaranthus bouchonii, Amaranthus palmeri, Amaranthus powellii, Amaranthus retroflexus, Amaranthus tuberculatus, Chenopodium botrys, Chenopodium pumilio, Corispermum leptopterum* und *Salsola kali* ssp. *tragus.* Bis auf *Amaranthus palmeri und Amaranthus tuberculatus*, die nur ephemer und in Einzelexemplaren gefunden wurden, sind alle anderen Arten am natürlichen Standort eingebürgert (Agriophyten) und regelmäßiger Bestandteil der Ufervegetation. Einheimisch bzw. archäophytisch sind folgende Arten der Chenopodiaceae: *Atriplex patula, Atriplex prostrata, Chenopodium album, Chenopodium ficifolium, Chenopodium glaucum, Chenopodium polyspermum* und *Chenopodium rubrum*. Außerhalb der Kies- und Sandbänke kommen weitere Arten vor, nämlich der vorwiegend in Rübenäckern zu findende einheimische *Chenopodium hybridum* sowie der gelegentlich an Uferbefestigungen und auf den Mittelstreifen von Schnellstraßen eingebürgerte Neophyt *Atriplex micrantha.* Zahlreiche weitere Arten beider Familien wachsen nur unbeständig in Hafenanlagen, konnten an natürlichen Standorten des Flussufers aber noch nicht gefunden werden.

Betrachtet man die Einwanderungs- und Einbürgerungsgeschichte, kann man feststellen, dass die meisten der neophytischen Arten schon seit dem 19. Jahrhundert in Mitteleuropa immer wieder unbeständig an Güterumschlagplätzen nachgewiesen wurden. Es kam jedoch nur bei *Amaranthus retroflexus*, der aus gemäßigten Breiten stammt, zu einer frühzeitigen Einbürgerung in den 1820er Jahren. Andere Arten, die aus wärmeren Klimazonen stammen, konnten sich erst später einbürgern. Eine größere Einbürgerungswelle am Rheinufer war vor allem in den 1980er und 1990er Jahren festzustellen. Die einzigen Arten, die obwohl aus gemäßigten Breiten stammend, in Mitteleuropa immer noch nicht eingebürgert sind und nur unbeständig auf den Sand- und Kiesbänken gefunden wurden, sind die zweihäusigen Taxa *Amaranthus tuberculatus* und *Amaranthus palmeri*. Die gefundenen Einzelexemplare dieser Arten bildeten keine Samen aus, da der jeweilige Geschlechtspartner in der Nähe des Fundortes fehlte.

Vegetationskundlich zeigen die eingebürgerten *Amaranthus*- und *Chenopodium*-Arten am natürlichen Standort ihren Verbreitungsschwerpunkt im Polygono brittingeri-Chenopodietum rubri. Diese Gesellschaft ist die charakteristische und häufige Annuellenflur der Sand- und

Kiesbänke am Rheinufer unterhalb der Mittelwasserlinie. *Chenopodium pumilio* ist inzwischen am Niederrhein in so hoher Stetigkeit und Treue an diese Gesellschaft gebunden, dass diese Art als regionale Trennart des Polygono-Chenopodietums gelten kann. Weitere Arten (*Corispermum leptopterum, Salsola kali* ssp. *tragus*) beinhaltet das seltenere Bromo-Corispermetum leptopteri auf sandigen, etwas skelettärmeren und trockeneren Standorten oberhalb des Polygono-Chenopodietums. Ansonsten können neophytische Amaranthaceae und Chenopodiaceae nur auf stark anthropogen beeinflussten Standorten gefunden werden. Der Vergleich zwischen den aktuellen und unterschiedlich alten Vegetationsaufnahmen des Polygono-Chenopodietums vom Rheinufer des Mittel- und Niederrheins zeigt einen deutlichen Anstieg der neophytischen Amaranthaceae und Chenopodiaceae in dieser Gesellschaft von 1964 bis zur Jahrtausendwende.

Blattquerschnitte der einheimischen und neophytischen Chenopodiaceae sowie der Amaranthaceae wurden lichtmikroskopisch auf die für C_4-Pflanzen typische Blattanatomie hin untersucht und fotografisch dokumentiert. Zusätzlich wurden bisher veröffentlichte Listen bekannter C_4-Pflanzen verglichen. Alle untersuchten Amaranthaceae zeigen Kranzzellen mit zentripetalen Chloroplasten, wie sie für aspartatbildende C_4-Pflanzen typisch sind. Dies gilt auch für *Amaranthus bouchonii*, der hier erstmals explizit als eigenständige Art untersucht wurde. In der Literatur waren bislang nur Angaben zum „*Amaranthus hybridus* agg." zu finden, aus der sich diese vermutlich in Europa neu entstandene Sippe entwickelt hat. Dagegen sind alle untersuchten Chenopodiaceae C_3-Pflanzen.

In Abhängigkeit vom Nährstoffgehalt des Bodens zeigen die untersuchten Arten sehr unterschiedliche Wuchshöhe und Biomasseproduktion. Diese wurden mit Kulturversuchen unter verschiedenen Nährstoffgehalten des Bodens quantifiziert. Am natürlichen Standort des Flussufers sowie auf Ackerstandorten genommene Bodenproben wurden auf ihren Nitratgehalt analysiert. Hierzu wurde die Wuchshöhe der dort vorkommenden Amaranthaceae und Chenopodiaceae in Beziehung gesetzt, wobei sich eine im Vergleich zum Kulturversuch starke Streuung ergab, die auf den Einfluss weiterer modifikativer Faktoren wie Keimungszeitpunkt, Tageslänge und Temperatur zurückgeführt werden muss. Unter kontrollierten Bedingungen stand dagegen die Wuchshöhe der Pflanzen eindeutig in Proportion zum Nitratangebot. Am Stromufer waren im Durchschnitt die Standorte des Bromo-Corispermetums am nitratärmsten (1,4 mg NO_3/100 g Boden), gefolgt von Standorten des Polygono-Chenopodietums (2,4 mg NO_3/100 g Boden). Die höchsten Nitratgehalte wiesen die Ackerstandorte auf (4,4 mg NO_3/100 g Boden).

Eine Untersuchung der Schwimmfähigkeit der Diasporen ergab für die meisten Arten gute Anpassung an Hydrochorie. Dabei zeigten die Früchte von *Chenopodium ficifolium* die weitaus längste Schwimmfähigkeit (nach 40 Tagen im Wasser waren noch immer über 80% der Früchte schwimmfähig). Die geringste Schwimmfähigkeit zeigten die Früchte des Steppenrollers *Corispermum leptopterum.* Keimungszeitpunkt und Keimungsrate wurden bei der Mehrzahl der Arten durch eine vorherige Lagerung der Früchte in Wasser gefördert. Alle untersuchten neophytischen Arten (bis auf *Amaranthus powellii*) wurden erst durch

Temperaturen über 30 °C zu reichlicher Keimung angeregt. Eine vorherige Lagerung der Samen bei kühlen Temperaturen förderte die Keimungsrate sowohl bei etlichen einheimischen als auch bei manchen neophytischen Arten. Weitere Keimungsexperimente mit Samen verschiedenen Alters zeigten, dass die Samen der *Amaranthus*-Arten (bis auf *A. blitoides*) und von *Chenopodium glaucum* auch noch nach mehrjähriger Lagerung eine hervorragende Keimfähigkeit besitzen. Die übrigen Chenopodiaceae zeigten nach mehreren Jahren leichte Einbußen in der Keimungsrate.

Ein Kulturversuch, bei dem Samen dreier eingebürgerter und zweier ephemerer *Amaranthus*-Arten in wochenweisem Abstand von Mitte Juni bis Mitte September ausgesät wurden, zeigte eine deutliche Abnahme von Wuchshöhe und Biomasse aller fünf Arten, je später im Jahr diese gekeimt waren. Dabei konnten jedoch die beiden eingebürgerten und häufigen Arten *A. retroflexus* und *A. powellii* bei erst im August gekeimten und zwergwüchsigen Pflanzen noch spät im Jahr Samen produzieren, während der eingebürgerte, aber seltenere *A. albus* bis spätestens Ende Juli zur Keimung gelangt sein musste, um noch reife Samen hervorzubringen. Die beiden ephemeren Arten *A. cruentus* und *A. spinosus* mussten noch früher im Jahr zur Keimung gelangen, um noch reife Samen produzieren zu können. Dieses unterschiedliche Verhalten, das sich mit dem Einbürgerungsstatus der Arten deckt, zeigt den artspezifisch erforderlichen Mindestzeitraum der Entwicklungsperiode, die am Rheinufer von der Freigabe der Sand- und Kiesbänke durch sommerliche Hochwasser einerseits und dem Beginn der kalten Jahreszeit andererseits limitiert ist. Dieser Zeitraum ist gerade angesichts der Zunahme von Hochwassersituationen des Rheins zur Sommerzeit eine Überlebensfrage für die einjährigen Arten der Ufervegetation.

Bei einem Vergleich zweier eingebürgerter (*Amaranthus powellii, A. bouchonii*) und zweier nur ephemer in Häfen auftretender (*A. cruentus, A. spinosus*) *Amaranthus*-Arten, die unter einem Temperaturgradienten kultiviert wurden, zeigte sich, dass insbesondere die ephemeren Arten mit einem starken Zuwachs an Biomasse und damit auch Samenproduktion schon auf leicht erhöhte Bodentemperaturen (0,5 °C) reagierten.

Es ist in Zukunft damit zu rechnen, dass ein Anstieg der Durchschnittstemperatur im Rahmen des Klimawandels ephemeren Arten, die bislang nur in den Häfen aufgetaucht sind, zu einer Einbürgerung am Rheinufer verhelfen könnte. Diese Einbürgerungsprozesse in die lückige und offene Sand- und Kiesbankvegetation stellen keine Gefahr der Verdrängung heimischer Arten dar. Vielmehr stellen die neophytischen Amaranthaceae und Chenopodiaceae genau zu beobachtende Bioindikatoren einer Welt im globalen Klimawandel dar.

11 Tabellen- und Abbildungsverzeichnis

11.1 Tabellenverzeichnis

Tabelle 2/1: Arten der Amaranthaceae und Chenopodiaceae in der Sand- und Kiesbank-vegetation am Niederrhein, ihr Einbürgerungsstatus und ihre Häufigkeit (h = häufig, z = zerstreut, s = selten). 12
Tabelle 2/2: Weitere Arten der Amaranthaceae und Chenopodiaceae, die nur außerhalb der Kies- und Sandbänke gefunden wurden (H = Häfen, U, = Uferbefestigungen, Ä = Äcker, h = häufig, z = zerstreut, s = selten). 13
Tabelle 2/3: Herkunft und Einbürgerung der *Amaranthus*-Arten am Niederrhein. 30
Tabelle 2/4: Herkunft und Einbürgerung der neophytischen Chenopodiaceae am Niederrhein. 32
Tabelle 3/1: Polygono-Chenopodietum und Kontaktgesellschaften Faltkarte im Anhang
Tabelle 3/2: Stetigkeiten der neophytischen Amaranthaceae und Chenopodiaceae in Vegetationsaufnahmen des Polygono-Chenopodietums chenopodietosum rubri am Rheinufer des Nieder- und Mittelrheins von 1964 bis 2001. 36
Tabelle 3/3: Bromo-Corispermetum leptopteri (N = Neophyt). 40
Tabelle 3/4: Vorkommen der untersuchten Arten in Äckern (N = Neophyt, K = Kulturpflanze). 42
Tabelle 4/1: Zugehörigkeit der Amaranthaceae und Chenopodiaceae des Rheinufers zum C_3/C_4-Weg der Photosynthese. Literaturangaben 1: TREGUNNA & DOWNTON 1967, 2: WELKIE & CALDWELL 1970, 3: HOFSTRA et al. 1972, 4: GUTIERREZ et al. 1974, 5: MULROY & RUNDEL 1977, 6: HESKETH 1967, 7: HATCH & KAGAWA 1974a, 8: HATCH & KAGAWA 1974b, 9: FURBANK & BADGER 1982, 10: SANKHLA et al. 1975, 11: OSMOND et al. 1980, B = Blattanatomie, P = niedriger CO_2-Kompensationspunkt, N = NAD/NADP-Stoffwechsel, O = kein Einfluss von geringem O_2-Gehalt der Atmosphäre auf Photosyntheserate, C = geringe ^{13}C-Diskriminierung. 48
Tabelle 5/1: N-Zeigerwerte nach ELLENBERG et al. (1992). Kleindruck = unsicherer Wert. 52
Tabelle 5/2: Düngungsstufen und gemessene Nitratgehalte des Bodens bei den vier Versuchsgruppen. 54
Tabelle 5/3: NO_3-Gehalt und Lokalität der Bodenproben von Sand- und Kiesbankstandorten. 59
Tabelle 5/4: NO_3-Gehalt und Lokalität der Bodenproben von Ackerstandorten. 59
Tabelle 6/1: Zeitraum bis zum Verlust der Schwimmfähigkeit von 50% bzw. 100% der Diasporen (S = Samen, F = Frucht). 67
Tabelle 6/2: Gesamtkeimungsraten der untersuchten Arten. 74
Tabelle 6/3: Charakterisierung des Keimungsverhaltens der untersuchten Arten im Hinblick auf Einfluss von Wasserlagerung [+: Förderung, (+): Förderung nur unter Wasser,-: Hemmung, .: neutral]. 75

Tabelle 6/4: Äußere Einflüsse, die für eine gute Keimung förderlich (x) oder nötig (X!) sind. Neophytische Arten sind grau unterlegt. ... 75
Tabelle 6/5: Einteilung der untersuchten Arten nach ihrer Adaptation an Überflutung der Diasporen (Neophyten sind grau unterlegt, D = Dormanz der Samen). Arten mit nur mittlerer Anpassung nach Wasserlagerung können dies durch ausgeprägte Dormanz kompensieren. ... 78
Tabelle 6/6: Zunahme bzw. Abnahme der Keimungsrate der untersuchten Arten pro Jahr mit zunehmendem Alter der Samen (neophytische Arten sind grau unterlegt). ... 81
Tabelle 6/7: Einteilung der Arten nach der durchschnittlichen Keimungsrate über alle untersuchten Jahrgänge (neophytische Arten sind grau unterlegt). ... 82
Tabelle 7/1: Gesamtsamenproduktion aus 260 Samen pro Art über den Aussaatzeitraum 23. Juni bis 15. September. ... 97

11.2 Abbildungsverzeichnis

Abbildung 1/1: Aspekt der annuellen Vegetation der Sand- und Kiesbänke bei Düsseldorf-Himmelgeist. ... 5
Abbildung 2/1: Wasserstände des Rheins an den Pegeln Düsseldorf und Emmerich 1996-2000 (hydrologisches Jahr). MW=Mittelwasserlinie. ... 8
Abbildung 2/2: Durchschnittliche monatliche Wasserstände im langjährigen Mittel (1950-1999) am Pegel Düsseldorf. MW=Mittelwasserlinie. ... 9
Abbildung 2/4: *Amaranthus albus*. Rheinufer bei Voerde-Mehrum, 04.10.2001 ... 14
Abbildung 2/5: *Amaranthus blitoides*. Rheinufer bei Voerde-Mehrum, 04.10.2001. ... 15
Abbildung 2/6: *Amaranthus blitum* ssp. *emarginatus*. Rheinufer bei Voerde-Mehrum, 04.10.2001. ... 16
Abbildung 2/7:*Amaranthus bouchonii*. Rheinufer bei Düsseldorf-Himmelgeist, November 1995. ... 18
Abbildung 2/8: *Amaranthus palmeri* ♂. Herbarbeleg vom Rheinufer im Zonser Grind bei Dormagen-Stürzelberg, 31.10.1995. ... 20
Abbildung 2/9: *Amaranthus powellii*. Rheinufer bei Düsseldorf-Himmelgeist, November 1995. ... 21
Abbildung 2/10: *Amaranthus retroflexus*. Acker im Monheimer Rheinbogen, 25.09.1998 ... 22
Abbildung 2/11: *Amaranthus tuberculatus* ♀. Rheinufer bei Meerbusch-Nierst, 15.11.1999 ... 24
Abbildung 2/12: *Chenopodium botrys*. Rheinufer bei Voerde-Mehrum, 04.10.2001. ... 25
Abbildung 2/13: *Chenopodium pumilio*. Rheinufer Zonser Grind bei Dormagen-Stürzelberg, 30.09.2001. ... 26
Abbildung 2/14: *Corispermum leptopterum*. Rheinufer Zonser Grind bei Dormagen-Stürzelberg, 30.09.2001. ... 27
Abbildung 2/15: *Salsola kali* ssp. *tragus* (= ssp. *ruthenica*). Herbarbeleg vom Rheinufer im Zonser Grind bei Dormagen-Stürzelberg, 12.10.1993. ... 29

Abbildung 3/1: Aspekt des Polygono brittingeri-Chenopodietum rubri mit *Polygonum lapathifolium* ssp. *brittingeri* (links oben), *Amaranthus albus* (Mitte) und *Portulaca oleracea* (unten rechts). 34
Abbildung 3/2: *Amaranthus retroflexus* und *Amaranthus albus* in einem Rübenacker bei Monheim. 41
Abbildung 4/1: Lichtmikroskopische Blattquerschnitte der untersuchten Amaranthaceae und Chenopodiaceae sowie von *Polygonum lapathifolium* ssp. *brittingeri*. a-j: C_4-Anatomie mit Kranzzellen, k-u: C_3-Anatomie. a: *Amaranthus albus* 470x, b: *Amaranthus blitoides* 190x, c: *Amaranthus blitum* ssp. *emarginatus* 190x, d: *Amaranthus bouchonii* 470x, e: *Amaranthus cruentus* 470x, f: *Amaranthus deflexus* 190x, g: *Amaranthus graecizans* 190x, h: *Amaranthus powellii* 190x, i: *Amaranthus retroflexus* 470x, j: *Amaranthus spinosus* 470x, k: *Atriplex prostrata* 190x, l: *Atriplex prostrata* 470x, m: *Chenopodium album* 190x, n: *Chenopodium ficifolium* 470x, o: *Chenopodium glaucum* 190x, p: *Chenopodium hybridum* 190x, q: *Chenopodium polyspermum* 190x, r: *Chenopodium pumilio* 190x, s: *Chenopodium rubrum* 190x, t: *Corispermum leptopterum* 120x, u: *Polygonum lapathifolium* ssp. *brittingeri* 470x. 47
Abbildung 5/1: Wöchentliche Düngermenge und gemessener Nitratgehalt des Bodens..... 55
Abbildung 5/2: Zunahme der Sprosslänge und der Biomasse bei vier unterschiedlichen Düngungsstufen am Beispiel von *Amaranthus cruentus.* 55
Abbildung 5/3: Spross- und Wurzellänge der untersuchten Arten bei unterschiedlichen Düngungsstufen. Der schraffierte Balken (bei *C. rubrum*) zeigt den üblichen Nitratgehalt des Bodens am Rheinufer. 56
Abbildung 5/4: Trockenmasse von Spross und Wurzel bei unterschiedlichen Düngungsstufen. 57
Abbildung 5/5: Exponentielle Zunahme der oberirdischen Trockenmasse in Abhängigkeit von der Sprosslänge am Beispiel von *Amaranthus cruentus.* 58
Abbildung 5/6: Schwächere Korrelation von unterirdischer Trockenmasse und Wurzellänge am Beispiel von *Amaranthus cruentus*. 58
Abbildung 5/7: Vergleich der Nitratgehalte der Bodenproben verschiedener Standorte unter Berücksichtigung der Vegetation. 60
Abbildung 5/8: Die teilweise starken Abweichungen der am natürlichen Standort gemessenen Sprosslängen von den experimentell ermittelten Werten lässt den Rückschluss auf das Einwirken weiterer modifikativer Einflüsse (Temperatur, Tageslänge) zu. 61
Abbildung 6/1: Schwimmfähigkeit der Diasporen..... 66
Abbildung 6/2: Nach der Verwitterung des Perigons unter Wassereinfluss bleiben dessen hakenförmig gebogenen Adern zurück und ermöglichen Klettverbreitung bei *Polygonum lapathifolium* s.l. 68
Abbildung 6/3: Keimungsverlauf von 40 Tage in Wasser gelagerten Samen im Vergleich zu trocken gelagerten Samen (Beleuchtung 6:00-21:00 Uhr, Temperaturwechsel 28 °C / 20

°C) in den ersten zwei Wochen nach dem Ausbringen auf Petrischalen. Linke Spalte: Anzahl der Keimungsereignisse pro Tag, rechte Spalte: kumulativer Keimungsverlauf. 72
Abbildung 6/4: Keimungsverlauf von 40 Tage in Wasser gelagerten Samen im Vergleich zu trocken gelagerten Samen unter verschiedenen Temperatur- und Lichtbedingungen über einen Zeitraum von 1050 Tagen. 73
Abbildung 6/5: Einfluss von strengem Frost und Stratifizierung auf die Keimung der Samen von *Amaranthus retroflexus*. 76
Abbildung 6/6: Keimfähigkeit unterschiedlich alter Samen der Amaranthaceae und Chenopodiaceae des Rheinufers sowie von *Polygonum lapathifolium* ssp. *brittingeri*... 80
Abbildung 7/1: Überschwemmungen der Sand und Kiesbänke limitieren die Entwicklung der annuellen Flussufergesellschaften und können diese während des Sommers zerstören. Düsseldorf-Himmelgeist, 21.09.1998. 85
Abbildung 7/2: Tagesmittelwerte des Pegels Duisburg-Ruhrort 1996-2000 (hydrol. Jahr). Die schraffierten Flächen markieren Werte unterhalb der Mittelwasserlinie während der Vegetationsperiode. 86
Abbildung 7/3: Keimungsraten der fünf untersuchten *Amaranthus-Arten*. 88
Abbildung 7/4: Durch späte Keimung induzierter Zwergwuchs von *Amaranthus powellii* (Aussaat am 01.09.2000, Aufnahme vom 09.10.2000). 89
Abbildung 7/5: Übersichtsfoto vom Größengradient der Pflanzen im Versuchsgarten. 90
Abbildung 7/6: Die erreichte Sprosslänge aller fünf untersuchten *Amaranthus*-Arten sinkt, je später im Jahr die Samen gekeimt sind. 90
Abbildung 7/7: Samenreifung und maximale Sprosslänge in Abhängigkeit vom Aussaatdatum. 91
Abbildung 7/8: Einfluss des Keimungszeitpunktes auf den Blühbeginn (erste sichtbare Antheren) bei verschiedenen *Amaranthus*-Arten. Die ephemeren Arten *A. spinosus* und *A. cruentus* benötigten mehr Zeit bis zur ersten Blüte als die übrigen, bereits eingebürgerten Arten. Während *A. retroflexus* und *A. powellii*, die spät im Jahr (bis zum 8.9.) ausgesät wurden, noch Blüten bilden konnten, lag der späteste Aussaatzeitpunkt mit Blütenbildung bei *A. spinosus* fünf Wochen früher. 92
Abbildung 7/9: Zeitdauer zwischen Aussaat und Blühbeginn bei verschiedenen *Amaranthus*-Arten. 93
Abbildung 7/10: Je später im Jahr die *Amaranthus*-Arten zur Keimung kommen, desto weniger Samen werden produziert. Dabei können die eingebürgerten Arten *A. retroflexus* und *A. powellii* am längsten noch reife Samen bilden, der ephemere *A. spinosus* am kürzesten. 94
Abbildung 7/11: Abnehmende oberirdische Trockensubstanz bei späterem Aussaatzeitpunkt. 95
Abbildung 7/12: Die Samenzahl bei fruchtenden Pflanzen verhält sich linear proportional zur oberirdischen Biomasse. 96

Abbildung 7/13: Die oberirdischen Biomasse steigt exponentiell mit zunehmender Sprosslänge an. 97
Abbildung 7/14: Die Samenzahl bei fruchtenden Pflanzen steigt mit zunehmender Sprosslänge exponentiell an. 98
Abbildung 7/15: Die Samenzahl pro g oberirdischer Trockenmasse in Abhängigkeit vom Aussaatzeitpunkt. Bei den drei eingebürgerten Arten *A. retroflexus, A. powellii* und *A. albus* bleibt dieser Wert in etwa konstant bis der Beginn der kalten Jahreszeit die Samenbildung verhindert. Bei den beiden ephemeren Arten *A. cruentus* und *A. spinosus* sinkt der Wert bereits ab dem Aussaatzeitpunkt Ende Juni ab. 99
Abbildung 8/1: Temperaturgradient in den beheizten Kulturgefäßen. 102
Abbildung 8/2a-b: Zunahme der Wuchshöhe von *Amaranthus*-Arten in Abhängigkeit von erhöhten Substrattemperaturen, a) im Mai, b) im August. Die Heizung befindet sich auf der rechten Seite der Pflanzkisten. In ihrer Nähe stehende Exemplare von *A. cruentus* s.l. (im Vordergrund) erreichen mehr als die dreifache Höhe von Exemplaren die unter Umgebungstemperatur aufgewachsen sind (linke Seite). 103
Abbildung 8/3a-d: Entwicklung verschiedener *Amaranthus*-Arten unter erhöhten Temperaturbedingungen [°C über der Umgebungstemperatur]. Die Sternchen markieren das Aufblühdatum. 104
Abbildung 8/4: Relative Zunahme der Wuchshöhe zweier ephemerer (*Amaranthus cruentus, A. spinosus*) und zweier eingebürgerter (*A. powellii, A. bouchonii*) *Amaranthus*-Arten in Abhängigkeit von der Substrattemperatur. 105
Abb. 8/5: Anstieg der Jahresmittelwerte der Lufttemperatur in Düsseldorf von 1950-2000. Gemessen 1950 bis 1995 auf der Klimastation Düsseldorf Südfriedhof, ab 1996 auf der Flugwetterwarte Düsseldorf Lohausen. Quelle: Deutscher Wetterdienst. http:// www.duesseldorf.de/statistik/themen/meteorologie/meteo1.shtml..... 107

12 Literatur

AELLEN, P. (1959): Amaranthaceae. In: HEGI, G., Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Bd. III/2, 2. Aufl., Berlin, Hamburg, München (Parey).

AELLEN, P. (1960-1961): Chenopodiaceae. In: HEGI, G., Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Bd. III/2, 2. Aufl., Berlin, Hamburg, München (Parey).

AKADEMIE FÜR RAUMFORSCHUNG UND LANDESPLANUNG (1976): Deutscher Planungsatlas, Bd. 1: Nordrhein-Westfalen, Nr. 7: Klimadaten, 22 S. u. 4 Karten, Hannover (Jaenecke).

ANDRÉS, I. M. (1993): A revised list of the European C_4 plants. Photosynthetica 26: 323-331.

ASCHERSON, P. & GRAEBNER, P. (1919): Synopsis der mitteleuropäischen Flora. Bd. 5,1 (Dicotyledones centrospermae I). 948 S., Leipzig (Engelmann).

BECQUEREL, P. (1934): La longévité des graines macrobiotiques. C. R. Acad. Sci. 199: 1662-1664.

BEHRE, K. E. (1976): Die Pflanzenreste aus der frühgeschichtlichen Wurt Elisenhof. Stud. Küstenarch. Schleswig-Holstein, Ser. A, Bern-Frankfurt.

BELDE, M., MÜLLER, M. & GRIESE, D. (1995): Vorkommen und Vergesellschaftung der Verschiedensamigen Melde (*Atriplex micrantha* C.A. MEYER in LEDEB.) an der Mittelelbe. Braunschweiger naturkd. Schr. 4: 891-898.

BONTE, L. (1916): Beiträge zur Adventivflora des Niederrheins (1909-1912). Sitzungber. Naturhist. Vereins d. preuss. Rheinlande 1916 (D): 22-41.

BONTE, L. (1930): Beiträge zur Adventivflora des rheinisch-westfälischen Industriegebietes (1913-1927). Verh. Naturhist. Vereins preuss. Rheinlande u. Westf. 86: 141-255.

BRANDES, D. (1995): Breiten sich die C_4-Pflanzen in Mitteleuropa aus? Schriftenr. Vegetationskd. 27 (Sukopp-Festschrift): 365-372.

BRANDES, D. & SANDER, C. (1995): Neophytenflora der Elbufer. Tuexenia 15: 447-472.

BRAUN-BLANQUET, J. (1964): Pflanzensoziologie. 3. Aufl., 865 S., Wien / New York (Springer).

BRENAN, J. P. M. (1961): *Amaranthus* in Britain. Watsonia 4: 261-280.

CACCIATO, A. (1966): Il genere *Amaranthus* a Roma e nel Lazio. Ann. Bot. 28: 613-630.

CARRETERO, J. L. (1979): El género *Amaranthus* en España. Collect. Bot. 11: 105-142.

COLLINS, R. P. & JONES, M. B. (1985): The influence of climatic factors on the distribution of C_4 species in Europe. Vegetatio 64: 121-129.

COVAS, G. (1941): Las Amarantáceas Bonarienses. Darwiniana 5: 329-368.

DESCHATRES, R. (1987): La Flore alluviale du val d'Allier. Rev. Scient. du Bourbonnais (Moulins), annee 1987: 116-143.

DETTMAR, J. (1989): Bemerkenswerte Pflanzenvorkommen und Gesellschaftsanschluss von *Chenopodium botrys* L. und *Inula graveolens* (L.) DESF. im Ruhrgebiet (Westdeutschland) sowie im regionalen Vergleich. Tuexenia 11: 49-65.

DIERSSEN, K. (1990): Einführung in die Pflanzensoziologie (Vegetationskunde). 241 S., Darmstadt (Wissenschaftliche Buchgesellschaft).

DOWNTON, W. J. S. (1975): The occurrence of C_4-photosynthesis among plants. Photosynthetica 9: 96-105.

DUKES , J. S. & MOONEY, H. A. (1999): Does global change increase the success of biological invaders? Trends Ecol. & Evol. 14: 135-139.

DÜLL, R. & KUTZELNIGG, H. (1987): Punktkartenflora von Duisburg und Umgebung. 2. Aufl., 378 S., Rheurdt (IDH).

DÜLL, R. & KUTZELNIGG, H. (1992): Botanisch-Ökologisches Exkursionstaschenbuch. 4. Aufl., 546 S., Heidelberg (Quelle und Meyer).

EBELING, S. (1997): Nachhaltige Stadtentwicklungsplanung. Diplomarbeit, Uni Kiel. Internet: http://www.uni-kiel.de/Geographie/Diplom-Home/ebeling/ebeling.html

ELLENBERG, H., H. E. WEBER, R. DÜLL, V. WIRTH, W. WERNER, D. PAULISSEN (1992): Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. 2. verb. u. erw. Aufl., 258 S., Scripta Geobotanica 18, Göttingen (Goltze).

ELMORE, C. D. & PAUL, R. N. (1983): Composite List of C_4 Weeds. Weed Sci. 31: 686-692.

EWART, A. J. (1908): On the longevity of seeds. Proc. R. Soc. Victoria 21: 1-210.

FEZER, F. (1995): Das Klima der Städte. 199 S., Gotha (Perthes).

FREY, A. (1974): Rodzaj *Amaranthus* L. w Polsce – Genus *Amaranthus* L. in Poland. Frag. Flor. et Geobot., 20/2: 143-201.

FREY, W. & LÖSCH, R. (1998): Lehrbuch der Geobotanik. Pflanze und Vegetation in Raum und Zeit. 436 S., Stuttgart u. a. (Gustav Fischer).

FRITSCHI, F. B., BOOTE, K. J., SOLLENBERGER, L. E., ALLEN, Jr. L.H. & SINCLAIR, T. R. (1999): Carbon dioxide and temperature effects on forage establishment: photosynthesis and biomass production. Glob. Change Biol. 5: 441-453.

FROST R. A. & CAVERS P. B. (1975): The ecology of pigweeds (*Amaranthus*) in Ontario. I. Interspecific and intra specific variation in seed germination among local collections *of A. powellii* and *A. retroflexus*. Can. J. Bot. 53: 1276-1284.

FURBANK, R. T. & BADGER, M. R. (1982): Photosynthetic oxygen exchange in attached leaves of C_4 monocotyledons Aust. J. Plant Physiol. 9: 553-558.

GAGNEPAIN, F. (1900): Topographie botanique des environs de Cercy-la-Tour (Nièvre). Bull. Soc. Hist. nat. Autun 13: 127-285.

GALIANO, E. F. & VALDÉS, B. (1972): Catálogo de las plantas vasculares de la provincia de Sevilla III. Centrospermae (excepto Caryophyllaceae). Lagascalia 2: 193-209.

GERLACH, A. (1980): Ein Vergleich von Methoden zur Bestimmung von Ammonium- und Nitratstickstoff in Böden. Acta Oecol. 1: 185-200.

GMELIN, C. C. (1826): Flora Badensis Alsatica et confinum regionum Cis et Transrhenana. Karlsruhe (A. Müller).

GRABHERR, G., GOTTFRIED, M. & PAULI, H. (1994): Climate effects on mountain plants. Nature 369: 448.

GRIESE, D. (1999): Flora und Vegetation einer neuen Stadt am Beispiel von Wolfsburg. Braunschweiger Geobotanische Arbeiten 10, 235 S., Dissertation TU Braunschweig.

GUTIERREZ, M., KANAI, R., HUBER, S. C., KU, S. B. & EDWARDS, G. E. (1973): Photosynthesis in mesophyll protoplasts and bundle sheath cells of various types of C_4 plants. 1. Carboxylases and CO_2 fixation studies. Z. Pflanzenphysiol. 72: 305-319.

HAGENE, P. (1937): Contribution à l'étude de la flore des alluvions fluviales. 55 S., Toulouse (impr. frères Douladoure).

HAEUPLER, H. & SCHÖNFELDER, P. (1989): Atlas der Farn- und Blütenpflanzen der Bundesrepublik Deutschland. 2. Aufl., 768 S., Stuttgart (Ulmer).

HAMMERTON, J. L. (1967): Studies on weed species of the genus *Polygonum* L. IV. Variations in seed weight and germination behaviour in *P. lapathifolium.* Weed Res. 7: 1-21.

HARRINGTON, J. F. (1972): Seed storage and longevity. In T. T. Kozlowski [Hrsg.]: Seed biology. Bd. 3: 145-245, London (Academic Press).

HATCH, M. D. & KAGAWA, T. (1974a): Activity, location and role of NAD malic enzyme in leaves with C_4 pathway photosynthesis. Aust. J. Plant Physiol. 1: 357-369.

HATCH, M. D. & KAGAWA, T. (1974b): NAD malic enzyme in leaves with C_4 pathway photosynthesis and its role in C_4 acid decarboxylation. Arch. Biochem. Biophys. 160: 346-349.

HEGI, G. (1979): Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Bd. III/2, 2. Aufl., Berlin, Hamburg, München (Parey).

HESKETH, J. (1967): Enhancement of photosynthetic CO_2 assimilation in the absence of oxygen, as dependent upon species and temperature. Planta 76: 371-374.

HOFSTRA, J. J., AKSORNKOAE, S., ATMOWIDJOJO, S., BANAAG, J. F., SANTOSA, SASTROHOETOMO, R. A., THU, L. T. N. (1972): A study on the occurrence of plants with a low CO_2 compensation point in different habitats in the tropics. Ann. bogor. 5: 143-157.

HÖPPNER, H. & PREUSS, H. (1926): Flora des westfälisch-rheinischen Industriegebietes unter Einschluß der Rheinischen Bucht. 381 S., Dortmund (Rufuhs).

HOUGHTON, J. T., DING, Y., GRIGGS, D. J., NOGUER, M., VAN DER LINDEN, P. J. & XIAOSU, D. (Hrsg.) (2001): Climate change 2001. Contribution of Working Group I to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). 944 S., Cambridge Univ. Press.

HÜGIN, G. jun. (1986): Die Verbreitung von *Amaranthus*-Arten in der südlichen und mittleren Oberrheinebene sowie einigen angrenzenden Gebieten. Phytocoenologia 14: 289-370.

HÜGIN, G. jun. (1987): Einige Bemerkungen zu wenig bekannten *Amaranthus*-Sippen (Amaranthaceae) Mitteleuropas. Willdenowia 16: 435-478.

HÜGIN, G. sen. & HEINRICHFREISE, A. (1992): Naturschutzbewertung der badischen Oberrheinaue – Vegetation und Wasserhaushalt des rheinnahen Waldes. Schriftenr. Vegetationskd. 24, 48 S., Bonn-Bad Godesberg.

HULME, M., SHEARD, N., MARKHAM, A. (1999): Global Climate Change Scenarios. Climatic Research Unit, School of Environmental Sciences, University of East Anglia, Norwich, United Kingdom, 2S.

HULTÉN, E. & FRIES, M. (1986): Atlas of North European vascular plants. Bd. 1, 498 S., Königstein (Koeltz).

HUNT, E. R. jun., WEBER, J. A. & GATES, D. M. (1985b): Effects of nitrate application on *Amaranthus powellii* Wats. I. Changes in photosynthesis, growth rates, and leaf area. Plant Physiol. 79: 609-613.

HUNT, E. R. jun., WEBER, J. A. & GATES, D. M. (1985a): Effects of nitrate application on *Amaranthus powellii* Wats. II. Stomatal response to vapor pressure difference is consistent with the optimization of stomatal conductance. Plant Physiol. 79: 614-618.

HUNT, E. R. jun., WEBER, J. A. & GATES, D. M. (1985c): Effects of nitrate application on *Amaranthus powellii* Wats. III. Optimal allocation of leaf nitrogen for photosynthesis and stomatal conductance. Plant Physiol. 79: 619-624.

ILJIN, M. M. (1929): Corispermi generis species novae. Bull. Jard. Bot. Princ. USSR 28: 637-654.

ISSLER, E. (1901): Die Gefäßpflanzen der Umgebung Colmars. Mitt. Philom. Ges. Elsaß-Lothringen 9: 271-290, 371-395, 479-507.

JÄGER, E. J. (1995): Klimabedingte Arealveränderungen von anthropochoren Pflanzen und Elementen der natürlichen Vegetation. Angew. Landschaftsökol. 4: 51-57.

JALAS, J. & SUOMINEN, J. (Hrsg.) (1980): Atlas Florae Europaeae. Distribution of vascular plants in Europe. Bd.5, Chenopodiaceae to Basellaceae, 119 S., Helsinki.

JEHLÍK, V. (1973): Karantenni plevele Československa (Quarantäneunkräuter der Tschechoslowakei). 156 S., Praha.

JIMÉNEZ, M. S., CABALLERO-RUANO, A. & GIL, F. (1981): *Atriplex glauca,* a new plant with Kranz syndrome. Photosynthetica 15: 28-35.

JIMÉNEZ, M. S., MORALES, D., IRIARTE, J., & GIL, F. (1983): Distribución de las especies C_4 en los archipielagos de la región Macaronesia. Vieraea 12: 305-316.

JOVET, P. (1940): Note sur trois amarantes de Paris et de sa banlieue. Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris, sér 2, 12: 361-372:

KIGEL, J., OFIR, M. & KOLLER, D. (1977): Control of the germination responses of *Amaranthus retroflexus* L. seeds by their parental photohermal environment. J. Exp. Bot. 28: 1125-1136.

KIVILIAAN, A. & BANDURSKI, R. S. (1981): The one hundred-year period for Dr. Beal's seed experiment. Am. J. Bot. 68: 1290-1292.

KÖCK, U. V. (1986): Verbreitung, Ausbreitungsgeschichte, Soziologie und Ökologie von *Corispermum leptopterum* (Aschers.) Iljin in der DDR. 1. Verbreitung und Ausbreitungsgeschichte. Gleditschia 14: 305-325.

KÖCK, U. V. (1988): Verbreitung, Ausbreitungsgeschichte, Soziologie und Ökologie von *Corispermum leptopterum* (Aschers.) Iljin in der DDR. 2. Soziologie, Syndynamik, Synökologie. Gleditschia 16: 33-48.

KLOOS, A. W. (1953): Amaranthaceae. In: A. LAWALREE: Fl. Gen. Belg. (Spermat.) 1: 306-335, Brussels.

KNÖRZER, K.-H. (1964): Dünenvegetation am Niederrhein mit Elementen der kontinentalen Salzsteppe. Decheniana 117: 153-157.

KORNECK, D. (1974): Xerothermvegetation in Rheinland-Pfalz und Nachbargebieten. Schriftenr. Vegetationskd. 7, 196 S., Bonn-Bad Godesberg.

KOWARIK, I. (1995): Time lags in biological invasions. In: PYSEK, P., PRACH, K., REJMÁNEK, M. & WADE, M. (Hrsg.): Plant invasions. General aspects and special problems, Amsterdam (SPB Academic Publ.), S. 15-38.

KRISCH, H. (1987): Zur Ausbreitung und Soziologie von *Corispermum leptopterum* (Ascherson) Iljin an der südlichen Ostseeküste. Gleditschia 15: 25-40.

KUTTLER, W. (1993): Die städtische Überwärmung. In: SUKOPP, H. & WITTIG, R. (Hrsg.) (1993): Stadtökologie. 410 S., Jena.

LANDSBERG, H. (1981): The urban climate. International Geophysics Series 28, 225 S., New York.

LEWIS, J. (1973): Longevity of crop and weed seeds: survival after twenty years in the soil. Weed Res. 13: 179-191.

LOHMEYER, W. (1950): Das Polygoneto-brittingeri-Chenopodietum rubri und das Xanthio riparii-Chenopodietum rubri. Mitt. florist. soziol Arbeitsgem. N.F. 2: 12-20.

LOHMEYER, W. (1969): Über einige bach- und flußbegleitende nitrophile Stauden und Staudengesellschaften in Westdeutschland und ihre Bedeutung für den Uferschutz. Nat. Landschaft 44: 271-273.

LOHMEYER , W. (1970): Über das Polygono-Chenopodietum in Westdeutschland unter besonderer Berücksichtigung seiner Vorkommen am Rhein und im Mündungsgebiet der Ahr. Schriftenr. Vegetationskd. 5: 7-28.

LOHMEYER, W. (1971 a): Über einige Neophyten als Bestandesglieder der bach- und flußbegleitenden nitrophilen Staudenfluren in Westdeutschland. Nat. Landschaft 46: 166-168.

LOHMEYER, W. (1971 b): Zur Ausbreitung fremder nitrophiler Pflanzenarten. In: OLSCHOWY, G. (Hrsg.): Belastete Landschaft - gefährdete Umwelt. S. 176-183, München (Goldmann).

LOHMEYER, W. (1975): Über flußbegleitende nitrophile Hochstaudenfluren am Mittel- und Niederrhein. Schriftenr. Vegetationskd. 8: 79-98.

LOHMEYER, W. (1981): Über die Flora und Vegetation der dem Uferschutz dienenden Bruchsteinmauern, -pflaster und -schüttungen am nördlichen Mittelrhein. Nat. Landschaft 56: 253-260.

LOHMEYER, W. & SUKOPP, H. (1992): Agriophyten in der Vegetation Mitteleuropas. Schriftenr. Vegetationskd. 25, Bonn-Bad Godesberg.

LÖSCH, R. (2001): Wasserhaushalt der Pflanzen. 595 S., Wiebelsheim (Quelle & Meyer).

LÖSCH, R., SCHMITZ, U., COURS, F. (1995): *Cuscuta* am Niederrhein: Verbreitungsfähigkeit und Wasserpotentialgradienten zwischen Wirt und Parasit. Verh. Ges. Ökol. 24: 567-570.

MAIHLE N. J. & BLACKWELL, W. H. (1978): A Synopsis of North American *Corispermum* (Chenopodiaceae). Sida 7: 382-391.

MAIRE, R. (1962): Flore de l'Afrique du Nord. Bd. 8, Paris, (Lechevalier).

MAY, P. (1988): Flutrasen- und Flußknöterichgesellschaften am unteren Niederrhein. 99 S., Diplomarbeit, Münster.

MCDONNELL, M. J. & PICKETT, S. T. A. (1990): Ecosystem structure and function along urban-rural gradients: An unexploited opportunity for ecology. Ecology 71: 1232-1237.

MEUSEL, H., JÄGER, E., WEINERT, E. (1965): Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Bd. 1, Jena.

MIJDEN, R. VAN DER (1996): Heukels' Flora van Nederland. 22. Aufl., 678 S., Groningen (Wolters-Noordhoff).

MULROY, T. W. & RUNDEL, P. W. (1977): Annual plants: Adaptations to desert environments. Bioscience 27: 109-114.

MURL, MINISTERIUM FÜR UMWELT, RAUMORDNUNG UND LANDWIRTSCHAFT NRW (1989): Klimaatlas von Nordrhein-Westfalen. Düsseldorf.

OBERDORFER, E. (1983): Süddeutsche Pflanzengesellschaften. Teil 3, 2. Aufl., 455 S., Stuttgart (Fischer).

ØDUM, S. (1965): Germination of ancient seeds. Bull. Torrey Bot. Club 67: 253-273.

ORYOKOT J. O., MURPHY S. D., THOMAS A. G., SWANTON C. J. (1997): Temperature- and moisture-dependent models of seed germination and shoot elongation in green and redroot pigweed (*A. powellii, A. retroflexus*). Weed Sci. 45: 488-496.

OSMOND, C. B. (1974): Leaf Anatomy of Australian Saltbushes in relation to Photosynthetic Pathways. Aust. J. Bot. 22: 39-44.

OSMOND, C. B., BJÖRKMAN, O. & ANDERSON, D. J. (1980): Physiological Processes in Plant Ecology - Towards a Synthesis with Atriplex. Ecological Studies - Analysis and Synthesis 36, 468 S., Berlin u. a. (Springer).

OWENSBY, C. E., HAM, J. M., KNAPP, A. K. & AUEN, L. M. (1999): Biomass production and species composition change in a tallgrass prairie ecosystem after long-term exposure to elevated atmospheric CO_2. Global Change Biol. 5: 497-506.

PARMESAN, C. (1996): Climate and species' range. Nature 382: 765-766.

PHILIPPI, G. (1971): Zur Kenntnis einiger Ruderalgesellschaften der nordbadischen Flugsandgebiete um Mannheim und Schwetzingen. Beitr. naturkd. Forsch. Südwest-Deutschl. 30: 113-131, Karlsruhe.

PITELKA, L. F., GARDNER, R. H., ASH, J., BERRY, S., GITAY, H., NOBLE, I. R., SAUNDERS, A., BRADSHAW, R. H. W., BRUBAKER, L., CLARK, J. S., DAVIS, M. B., SUGITA, S., DYER, J. M., HENGEVELD, R., HOPE, G., HUNTLEY, B., KING, G. A., LAVOREL, S., MACK, R. N., MALANSON, G. P., MCGLONE, M., PRENTICE, I. C. & REJMÁNEK, M. (1997): Plant migration and climate change. Am. Sci. 85: 464-473.

POORTER, H. (1993): Interspecific variation in the growth response of plants to an elevated ambient CO_2 concentration. Vegetatio 104/105: 77-97.

POTT, R. (1995): Die Pflanzengesellschaften Deutschlands. 2. Aufl., 622 S., Stuttgart (Ulmer).

PRISZTER, S. (1951): Examens d'*Amaranthus* III. Elaboration critique des espèces d'*Amaranthus* de la Hongrie. Hungary Univ. Sci. Agraires, Ann. Faculté Horti Viticulturale 2: 259-262.

PRISZTER, S. (1953): Revisio critica specierum generis *Amaranthus* L. in Hungaria. Ann. Sec. Horti. et Viticulturae. Univ. Sc. Agric. Budapest 2: 121-262.

RAGHAVENDRA, A. S. & DAS, V. S. R. (1978): The occurrence of C_4-photosynthesis: A supplementary list of C_4-plants reported during late 1974 - mid 1977. Photosynthetica 12: 200-208.

REJMÁNEK, M. & RICHARDSON, D. M. (1996): What attributes make some plant species more invasive? Ecology 77: 1655-1661.

RILKE, S. & REIMANN, C. (1996): Morphological and ecophysiological differences between the subspecies of *Salsola kali* L. in Europe: Results of cultural experiments. Flora 191: 363-376.

ROBERTS, E. H. (1972): Storage environment and the control of viability. In: ROBERTS, E. H. [Hrsg.]: Viability of seeds. S. 14-58, London (Chapman and Hall).

ROTHMALER, W. (Hrsg.) (1999): Exkursionsflora von Deutschland. Bd. 2 Gefäßpflanzen, 17. Aufl., bearbeitet von M. BÄSSLER, E. J. JÄGER, K. WERNER, 639 S., Heidelberg (Spektrum Akad. Verl.).

RUTHSATZ, B. & HOFMANN, U. (1984): Die Verbreitung von C_4-Pflanzen in den semiariden Anden NW-Argentiniens mit einem Beitrag zur Blattanatomie ausgewählter Beispiele. Phytocoenologia 12: 219-249.

SAGE, R. F. (2001): Environmental and evolutionary preconditions for the origin and diversification of the C_4 photosynthetic syndrome. Plant Biol. 3: 202-213.

SANKHLA , N., ZIEGLER, H., VYAS, O. P., STICHLER, W., TRIMBORN, P. (1975): Eco-physiological studies on Indian arid zone plants. V. A screening of some species for the C_4 pathway of photosynthetic CO2-fixation. Oecologia 21: 123-129.

SAUER, J. D. (1955): Revision of the dioecious amaranths. Madroño 13: 5-46.

SAUER, J. D. (1967): The grain amaranths and their relatives: A revised taxonomic and geographic survey. Ann. Missouri Bot. Gard. 54: 103-137.

SCHEFFER, F. & SCHACHTSCHABEL, P. (1998): Lehrbuch der Bodenkunde. 14. Aufl., 494 S., Stuttgart (Ferdinand Enke).

SCHEUERMANN, R. (1937): Beiträge zur Adventivflora des rheinisch-westfälischen Industriegebietes. Verh. d. Naturhist. Ver. d. preuss. Rheinl. u. Westf. 94: 107-142.

SCHJELDERUP-EBBE, T. (1936): Über die Lebensfähigkeit alter Samen. Skr. Nor. Vidensk.-Akad. Oslo, Ma.-Naturvidensk. Kl., S. 1-178.

SCHMALZ, J. (1987): Das Stadtklima. 137 S., Karlsruhe (C. F. Müller).

SCHMEIL, O. & FITSCHEN, J. (2000): Flora von Deutschland und angrenzender Länder. 91. Aufl., bearbeitet v. K. SENGHAS u. S. SEYBOLD, 864 S., Heidelberg (Quelle u. Meyer).

SCHMITZ, U. (1994): Vorkommen, Soziologie und Ausbreitung von *Cuscuta*-Arten am Niederrhein. 89 S. + Anh., Diplomarbeit, Abteilung Geobotanik, Universität Düsseldorf.

SCHMITZ, U. & LÖSCH, R. (1995): Vorkommen und Soziologie der *Cuscuta*-Arten in der Ufervegetation des Niederrheins. Tuexenia 15: 373-385.

SCHNEDLER, W. & BÖNSEL, D. (1989): Die großwüchsigen Melde-Arten *Atriplex micrantha* C. A. MEYER IN LEDEB. (= *A. heterosperma* BUNGE), *Atriplex sagittata* BORKH. (= *A. nitens* SCHKUHR = *A. acuminata* W. & K.) und *Atriplex oblongifolia* W. & K. an den hessischen Autobahnen im Sommer 1987, Teil 1. Hess. Flor. Rundbr. 38: 50-64.

SCHNEDLER, W. & BÖNSEL, D. (1990): Die großwüchsigen Melde-Arten *Atriplex micrantha* C. A. MEYER IN LEDEB. (= *A. heterosperma* BUNGE), *Atriplex sagittata* BORKH. (= *A. nitens* SCHKUHR = *A. acuminata* W. & K.) und *Atriplex oblongifolia* W. & K. an den hessischen Autobahnen im Sommer 1987, Teil 2. Hess. Flor. Rundbr. 39: 13-20.

SCHUMACHER, W. (Hrsg.) (1995): Atlas der Farn- und Blütenpflanzen des Rheinlandes (Mit Anmerkungen zu ausgewählten Sippen). Bonn.

SCHULZE, H. (Hrsg.) (1982): Alexander Weltatlas. 225 S., Stuttgart (Klett).

SENEWEERA, S. P., GHANNOUM, O. & CONROY, J. (1998): High vapor pressure deficit and low soil water availability enhance shoot growth responses of a C_4 grass (*Panicum coloratum* cv. Bambatsi) to CO_2 enrichment. Aust. J. Plant Physiol. 25: 287-292.

SILVERWOOD, J. H. (1973): The genus *Amaranthus* in Malta. The Maltese Naturalist 4: 3-6.

SIMBERLOFF, D. (2000): Global climate change and introduced species in United States forests. Sci. Total Environ. 262: 253-261.

SISSINGH, G. (1950): Onkruid-Associaties in Nederland. 244 S., s'Gravenhage.

SITTE, P., ZIEGLER, H., EHRENDORFER, F. & BRESINSKY, A. (1999): Strasburger Lehrbuch der Botanik für Hochschulen (Begr. v. E. STRASBURGER, F. NOLL, H. SCHENCK & A. F. W. SCHIMPER). 1003 S., Heidelberg, Berlin (Spektrum Akademischer Verlag).

SPIRA, T. P. & WAGNER, L. K. (1983): Viability of seeds up to 211 years old extracted from adobe brick buildings of California and Northern Mexico. Amer. J. Bot. 70: 303-307.

STANIFORTH, R. J. & CAVERS, P. B. (1976): An experimental study of water dispersal in *Polygonum* spp. Can. J. Bot. 54: 2587-2596.

STANIFORTH, R. J. & CAVERS, P. B. (1978): Field and laboratory germination responses of achenes of *Polygonum lapathifolium, P. pensylvanicum and P. persicaria.* Can. J. Bot. 57: 877-885.

STEINMAUS, S. J., PRATHER, T. S., HOLT, J.S. (2000): Estimation of base temperatures for nine weed species. J. Exp. Bot. 51: 275-286.

STEUBING, L. & FANGMEIER, A. (1992): Pflanzenökologisches Praktikum. 205 S., Stuttgart (Ulmer).

STIEGLITZ, W. (1980): Bemerkungen zur Adventivflora des Neusser Hafens. Niederrhein. Jahrb. 14: 121-128.

STIEGLITZ, W. (1981): Die Adventivflora des Neusser Hafens in den Jahren 1979 und 1980. Gött. Floristische Rundbriefe 81/3: 45-54.

STÖCKER, G. (1971): Die Bestimmung von Ammonium-, Nitrit- und Nitratstickstoff mit einer Mikrodestillationsmethode bei ökologischen Untersuchungen. Arch. Naturschutz u. Landschaftsforsch. 11: 183-192.

STOWE, L. G. & TEERI, J. A. (1978): The geographic distribution of C_4 species of the Dicotyledonae in relation to climate. Am. Nat. 112: 609-623.

STURM, M., RACINE, C. & TAPE, K. (2001): Increasing shrub abundance in the Arctic. Nature 411: 546-547.

SUKOPP, H. (1971): Beiträge zur Ökologie von *Chenopodium botrys* L. - 1. Verbreitung und Vergesellschaftung. Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenburg 108: 3-25.

SUKOPP, H. (1976): Dynamik und Konstanz in der Flora der Bundesrepublik Deutschland. Schriftenr. Vegetationskd. 10: 9-26.

SUKOPP, H. & WURZEL, A. (1995): Klima- und Florenveränderungen in Stadtgebieten. Angew. Landschaftsökol. 4: 103-130.

TEERI, J. A. & STOWE, L. G. (1976): Climatic patterns and the distribution of C_4 grasses in North America. Oecologia 23: 1-12.

THELLUNG, A. (1914): *Amarantus.* In: ASCHERSON, P & GRAEBNER, P.: Synopsis der Mitteleuropäischen Flora 5,1: 225-356, Leipzig (Engelmann).

TIMSON, J. (1965): Germination in *Polygonum.* New Phytol. 64: 179-186.

TOOLE, E. H. & BROWN, E. (1946): Final results of the Duvel buried seed experiment. J. Agr. Res. 72: 201-210.

TOWNSEND, C. C. (1980): Amaranthaceae, in: DASSANAYAKE, M. D. [Hrsg.]: Flora of Ceylon, Bd. 1: 1-57.

TRAN, V. N. & CAVANNAGH, A. K. (1984): Structural Aspects of Dormancy. In: MURRAY, D. R. [Hrsg.]: Seed Physiology. Bd. 2 Germination and Mobilization. 295 S., Academic Press Australia, S. 1-44.

TREGUNNA, E. B. & DOWNTON, J. (1967): Carbon dioxide compensation in members of the *Amaranthaceae* and some related families. Can. J. Bot. 45: 2385-2387.

VELLINGA, P. & VERSEVELD, W. J. VAN (2000): Climate Change and Extreme Weather Events. Institute for Environmental Studies, Vrije Universiteit Amsterdam, 46 S. Published by WWF Switzerland. Internet: http://panda.org/resources/publications/climate/xweather/xweather.html

VIGO, J. (1974): Notes sobre la flora dels Pirineus Catalans. But. Inst. Cat. Hist. Nat. 38 (sec. Bot. 1): 43-60.

WALTHER, G. R. (2000): Climatic forcing on the dispersal of exotic species. Phytocoenologia 30: 409-430.

WAND, S. J. E., MIDGLEY, G. F., JONES, M. H. & CURTIS, P. S. (1999): Responses of wild C_4 and C_3 grass (Poaceae) species to elevated atmospheric CO_2 concentration: a meta-analytic test of current theories and perceptions. Global Change Biol. 5: 723-741.

WELKIE, G. W. & CALDWELL, M. (1970): Leaf anatomy of species in some dicotyledon families as related to the C_3 and C_4 pathways of carbon fixation. Can. J. Bot. 48: 2135-2146.

WERKER, E. (1981): Seed dormancy as explained by the anatomy of embryo envelope. Isr. J. Bot. 29: 22-44.

WIGLEY, T. M. L. (1999). The science of climate change, global and U.S. perspectives. National Center for Atmospheric Research, PEW Center on Global Climate Change, June 29, 1999.

WILSON, G. W. T. & HARTNETT, D. C. (1998): Interspecific variation in plant responses to mycorrhizal colonization in tallgrass prairie. Am. J. Bot. 85: 1732-1738.

WISSKIRCHEN, R. (1991): Zur Biologie und Variabilität von *Polygonum lapathifolium* L. Flora 185: 267-295.

WISSKIRCHEN, R. (1995a): Korrekturen und Nachträge zur Standardliste der Farn- und Blütenpflanzen der Bundesrepublik Deutschland (vorläufige Fassung). Floristische Rundbriefe 29(2): 212-246.

WISSKIRCHEN, R. (1995b): Verbreitung und Ökologie von Flußufer-Pioniergesellschaften (Chenopodion rubri) im mittleren und westlichen Europa. Dissertationes botanicae 236, 375 S., Berlin, Stuttgart (Cramer).

WISSKIRCHEN, R. & HAEUPLER, H. (1998): Standardliste der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands. 765 S., Stuttgart (Ulmer).

WOODWARD, F. I. (1987): Climate and plant distribution. Univ. Press (Cambridge).

ZENTRALSTELLE FÜR DIE FLORISTISCHE KARTIERUNG DER BUNDESREPUBLIK DEUTSCHLAND (NORD) (Hrsg.) (1993): Standardliste der Farn- und Blütenpflanzen der Bundesrepublik Deutschland (vorläufige Fassung). Floristische Rundbriefe, Beiheft 3, 478 S., Göttingen (Goltze).

13 Danksagung

Herrn Prof. Dr. R. Lösch, Leiter der Abteilung Geobotanik der Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf, danke ich für die Überlassung des Themas und die Betreuung der Arbeit. Auch allen Kolleginnen und Kollegen, Herrn Dr. W. Gelius-Dietrich, Herrn Dr. D. Gansert, Frau S. Edges, Herrn Prof. Dr. Jahns und Herrn Prof. Dr. Lunau danke ich für ihre verschiedenartigste Hilfestellung in Rat und Tat. Weiterer Dank gilt Frau Rubart und Herrn Thelen vom Wasser- und Schifffahrtsamt Duisburg für die freundliche Überlassung der Pegelstände und Wasserganglinien des Rheins. Die Botanischen Gärten Göttingen, Hamburg, Stuttgart-Hohenheim, Kassel, Konstanz, Saarbrücken und St. Gallen stellten Samenmaterial zur Verfügung. Bei Herrn Dr. R. Wißkirchen, Remagen, Herrn Dr. J. Geerlings, Gießen, Herrn Dr. K. van de Weyer, Nettetal und Herrn P. May, Emmerich, bedanke ich mich für anregende Gespräche und Diskussionen. Auch meiner Freundin, meiner Familie und meinen Freunden möchte ich für ihre liebevolle Unterstützung danken. Auch allen anderen, die hier nicht genannt sind und zum Gelingen dieser Arbeit beigetragen haben, sei an dieser Stelle herzlich gedankt.

Anhang

Publikationsliste

SCHMITZ, U. (1994): Vorkommen, Soziologie und Ausbreitung von *Cuscuta*-Arten am Niederrhein. 89 S. + Anh., Diplomarbeit, Abteilung Geobotanik, Universität Düsseldorf.

SCHMITZ, U. & LÖSCH, R. (1995): Vorkommen und Soziologie der *Cuscuta*-Arten in der Ufervegetation des Niederrheins. Tuexenia 15: 373-385.

LÖSCH, R., SCHMITZ, U., COURS, F. (1995): *Cuscuta* am Niederrhein: Verbreitungsfähigkeit und Wasserpotentialgradienten zwischen Wirt und Parasit. Verh. Ges. Ökol. 24: 567-570.

SCHMITZ, U. & VERBÜCHELN, G. (1997): Flora und Vegetation am Altrhein bei Düsseldorf-Urdenbach. LÖBF-Mitteilungen, 4/97: 85-96.

SCHMITZ, U. (1999): Naturverjüngung und Identifizierung der Schwarzpappel (*Populus nigra*) am Niederrhein. Decheniana 152: 97-103.

SCHMITZ, U. (1999): Wiederfund des Lein-Labkrautes (*Galium spurium* ssp. *spurium*) in Nordrhein-Westfalen. Floristische Rundbriefe 33: 130-134.

SCHMITZ, U. (2000): Die Wasserpflanzenvegetation von Oerkhaussee, Monbagsee, Klingenberger See und Heinenbuschsee (Kreis Mettmann, Nordrhein-Westfalen). Decheniana 153: 15-35.

SCHMITZ, U. & LÖSCH, R. (2001): The influence of substrate temperature on the development of naturalised and ephemeral *Amaranthus* species. BfN-Skripten 32: 95-96.

LÖSCH, R., SCHMITZ, U. & DERICKS, G. (2001): Global change-dependent spread of neophytes: relationship to ecosystem change (case study: floodplains of the river Rhine). German programme on biodiversity and global change (phase I, 2000-2004) funded by BMBF, Status report 2001: 20-21.

SCHMITZ, U. (2002): Der Einfluss der Substrattemperatur auf die Entwicklung eingebürgerter und ephemerer *Amaranthus*-Arten. Neobiota (im Druck).

Tabelle 3/1: Polygono brittingeri-Chenopodietum rubri und Übergänge zu Kontaktgesellschaften
(N = Neophyt)

1-21: Polygono brittingeri-Chenopodietum rubri chenopodietosum rubri
22: Besonders artenreicher Bestand an Bacheinmündung in den Rhein
23-25: Fragmentarische, verarmte Ausbildungen (Hochwasser, Schafbeweidung, steiniges Substrat)

26-39: Übergang zu perennierenden Kontaktgesellschaften, im Einzelnen:
26-29: Übergang zu Flutrasengesellschaften (Agropyro-Rumicion)
30-31: Übergang zur Weidelgras-Weißklee-Weide (Lolio-Cynosuretum)
32-34: Übergang zum Rohrglanzgrasröhricht (Phalaridetum arundinaceae)
35-36: Übergang zum Cuscuto-Convolvuletum
37: Übergang zum Cuscuto lupuliformis-Rubetum caesii
38: Übergang zum Salicetum triandro-viminalis mit Rubus caesius-Bestand
39: Übergang zum Salicetum albae

	Laufende Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	Mittelwert	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39
	Fläche [m²]	9	100	25	100	100	100	100	100	30	50	50	25	15	30	21	30	30	100	28	24	55,6	100	100	30	100	30	30	60	30	60	100	25	15	25	30	25	100	50	100
	Gesamtdeckung Baumsch. [%]	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	55
	Gesamtdeckung Strauchsch. [%]	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	40	20
	Gesamtdeckung Krautsch. [%]	15	30	50	80	50	15	20	25	25	20	15	25	90	20	80	15	10	20	5	30	25	31,7	50	25	25	30	25	50	70	60	70	80	70	85	80	40	100	90	35	5
	Artenzahl	13	19	10	27	27	15	25	28	23	11	25	46	37	28	18	20	13	33	24	14	25	22,9	35	14	8	27	19	19	17	14	22	19	14	18	30	14	10	10	34	12
	Regionale Kenn- u. Trennarten des Polygono-Chenopodietums																						Stetigkeit																		
	Polygonum lapathifolium ssp. brittingeri	2	+	+	+	+	1	+	+	1	.	+	1	+	.	+	1	.	1	+	.	+	V	.	.	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	+	+
N	Chenopodium pumilio	+	.	.	.	.	+	+	+	+	.	2	+	+	+	.	1	+	1	.	+	+	IV	.	.	1	.	+	.	.	+	.	+	.	.	1	.	.	.	+	+
	Trennarten der Subass v. Chenopodium rubrum																																								
	Chenopodium glaucum	.	1	.	+	+	.	.	.	.	.	+	+	+	+	.	+	1	+	+	.	r	III	+	+	.	.	.	+	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	+	.
	Chenopodium rubrum	+	.	.	+	.	.	.	+	.	.	+	+	1	+	.	.	.	+	.	.	+	III	.	.	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.
	Chenopodium ficifolium	.	.	.	.	.	.	+	+	+	.	+	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	II	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+	.
	VC-KC Chenopodion rubri-Bidentetea																																								
	Polygonum lapathifolium ssp. lapathifolium	1	1	.	2	1	+	+	2	1	.	+	2	4	.	.	+	.	1	+	.	.	IV	2	.	.	+	.	.	.	+	.	.	1	.	2	.	.	.	.	.
	Chenopodium polyspermum	1	+	.	+	+	1	+	1	1	.	+	.	+	+	.	+	.	.	.	2	2	IV	+	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	+
	Atriplex prostrata	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	+	+	+	.	.	.	.	.	.	.	r	II	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.
	Polygonum hydropiper	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	+	.	.	.	.	.	r	I	+	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
N	Bidens frondosa	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	r	.
	Bidens tripartita	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	Potentilla supina	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	Rumex palustris	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	Flutrasenarten (Potentillo-Polygonetalia, Agropyro-Rumicion)																																								
	Rorippa sylvestris	1	1	.	1	2	2	+	+	1	.	+	+	+	1	.	1	1	+	.	r	+	V	2	2	.	+	+	+	+	+	1	+	.	.	2	.	.	+	+	.
	Agrostis stolonifera	1	+	.	+	.	.	+	+	+	.	.	+	.	+	+	1	.	.	+	.	.	III	.	.	.	.	1	.	+	3	1	1	.	.	.	.	.	.	+	.
	Plantago major ssp. intermedia	.	1	.	+	+	.	.	.	.	.	+	+	.	+	.	.	+	+	+	.	.	III	2	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.
	Rumex obtusifolius	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	r	+	+	r	+	+	.	+	.	.	.	II	+	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+	.
	Potentilla anserina	.	1	.	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3	.	.	.	1	.	.	II	.	.	.	.	2	.	2	+	1	2	.	1	.	.	.	.	1	.
	Potentilla reptans	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	I	.	.	.	.	.	3	.	.	.	.	2	+	.	.	.	.	.	.
	Pulicaria vulgaris	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	I	.	.	+	.	+	.	.	1	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.
	Festuca arundinacea	.	.	+	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	.	1	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	Juncus compressus	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	Rumex crispus	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+	+	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	Fettweidenarten (Cynosurion)																																								
	Lolium perenne	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	+	.	2	2	.	.	.	.	.	.	.	.
	Trifolium repens	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	1	.	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.
	Rohrglanzgrasröhricht (Phalaridetum arundinaceae)																																								
	Phalaris arundinacea	.	1	.	+	2	.	.	.	.	.	+	1	.	+	.	.	.	.	+	.	.	II	2	+	.	.	.	+	+	.	.	.	4	3	3	.	1	1	+	+
	Arten der Schleiergesellschaften (Convolvulion)																																								
	Cuscuta europaea	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	1	.	.	.
	Urtica dioica	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	+	.	+	.	.	+	+	.	.	II	+	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	1	5	.	+	+
	Calystegia sepium	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.
N	Cuscuta lupuliformis	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.
	Rubus caesius	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	5	2	+
	Arten der Weichholzaue																																								
	Salix triandra (Strauchschicht)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3	2
	Salix fragilis (Baumschicht)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3
	Begleiter																																								
N	Amaranthus bouchonii	+	2	2	+	2	1	1	1	1	1	1	1	1	+	+	2	.	+	.	2	2	V	+	+	1	1	+	2	3	+	1	1	+	1	1	+	+	1	1	1
N	Senecio inaequidens	1	.	+	.	.	+	2	2	2	+	+	+	+	.	+	1	1	1	.	r	+	IV	+	+	.	1	+	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+	.
	Solanum nigrum	.	+	.	.	.	.	+	+	+	.	.	+	+	+	.	1	+	1	+	r	r	IV	.	.	.	.	+	.	.	.	+	+	.	.	1	.	.	.	+	.
	Artemisia vulgaris juv.	.	+	.	+	+	.	+	.	+	.	.	+	+	+	.	.	.	+	+	r	r	III	.	.	1	+	.	1	.	.	.	.	+	1	1	1	+	+	+	.
N	Solanum physalifolium var. nitidibaccatum	.	+	1	.	.	.	.	.	.	+	+	.	+	+	+	.	2	1	.	r	+	III	.	.	2	+	.	.	.	1	1	1	.	.	.	1	.	.	.	.
N	Amaranthus blitum ssp. emarginatus	.	.	+	+	+	.	.	+	.	.	+	+	+	.	.	1	1	.	.	1	1	III	.	.	.	.	+	.	.	+	.	+	.	.	.	.	+	.	.	4
	Chenopodium album	.	1	.	+	+	+	.	.	+	.	+	.	+	+	.	+	.	+	.	.	.	III	+	.	.	+	.	+	+	.	+	.	+	1	.	+	.	.	+	.
	Brassica nigra	.	.	.	.	+	+	+	1	+	.	.	.	+	.	.	+	.	+	.	+	+	III	.	.	.	.	.	.	.	+	.	1	1	+	+	+	+	.	.	.
	Populus nigra juv.	+	.	.	.	1	2	+	+	+	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	1	II	.	2	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	Cirsium arvense	+	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+	.	+	+	.	+	.	+	.	.	.	II	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	+	+
	Polygonum aviculare agg.	.	+	.	+	+	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	1	+	.	.	II	.	.	.	.	+	.	+	+	+	+	.	.	.	.	.	.	+	.
	Tanacetum vulgare	.	.	.	+	.	.	+	+	+	.	.	+	+	.	.	.	.	.	+	.	.	II	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+	+	.	.	+	.
N	Amaranthus powellii	.	.	.	.	+	+	.	+	.	.	.	+	2	.	.	1	.	.	.	+	.	II	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	+	.	+	.	.
	Sonchus asper	.	.	.	.	.	.	+	+	+	.	.	+	+	+	.	.	.	.	.	.	r	II	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.	.	.
	Tripleurospermum perforatum	.	.	.	+	.	.	+	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.	+	+	.	.	II	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.
N	Oenothera spec. juv.	.	.	.	.	.	+	+	+	+	.	+	+	.	.	.	.	.	.	+	.	.	II	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.
	Echinochloa crus-galli	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	r	+	II	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+
	Convolvulus arvensis	.	.	2	.	+	.	.	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	.	+	.	.	II	.	.	.	1	.	.	.	.	+	.	.	.	.	1	.	1	.	.
N	Datura stramonium	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	+	.	+	+	.	.	.	1	.	.	.	II	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.
	Verbascum spec. juv.	.	.	.	.	.	+	1	1	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	II	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.
N	Conyza canadensis	.	.	.	.	.	.	+	+	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	.	+	+	+	.	.	.	.	.	+	r	.	.	.	+	.
N	Xanthium saccharatum	.	.	.	+	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	I	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	1	.	.	.	.	.
N	Galinsoga parviflora	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	+	.	.	I	+	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.
	Saponaria officinalis	.	.	.	.	.	.	+	+	+	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.
N	Amaranthus albus	+	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	Elymus repens	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	.	.	.	.	.	.	I	.	.	+	1	.	.	1	.	2	3	.	3	.	.	.	+	.	.
	Capsella bursa-pastoris	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.	.	.	+	.	.	.	I	+	.	.	+	.	+	.	.	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.
	Malva neglecta	.	+	2	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	+	.	.	.	.	.	3	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	Verbena officinalis	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	+	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	+	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
N	Amaranthus retroflexus	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+	.	.	.	.	.	.	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	+	.
	Digitaria sanguinalis	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	Arctium lappa juv.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	r	.	.	.	.	I	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	Poa annua	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	1	+	.	.	.	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	Stellaria media	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	r	+	.	.	.	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	Verbascum nigrum	.	.	.	.	.	+	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	Sisymbrium officinale	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	+	.	+	.	.	1	1	.	+	.	.	.	.	.	.
	Plantago lanceolata	.	.	1	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	+	+	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.
	Myosoton aquaticum	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+	.
	Equisetum arvense	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+	.
	Salix alba juv.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	Scrophularia nodosa	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.
	Stachys palustris	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.
N	Amaranthus blitoides	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	3	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	Achillea ptarmica	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	1	+	.	.	.	.	.
	Lycopus europaeus	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	r	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	Solanum dulcamara	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	r	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.
N	Solidago gigantea	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	r	.
	Achillea millefolium	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.	1	.	1	.	.	.	.	.	.	.	+	.
	Leontodon autumnalis	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+	.	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.
N	Cynodon dactylon	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.

Außerdem je einmal in geringer Deckung:
Acinos arvensis in 25:+, Amaranthus tuberculatus in 13:r N, Arenaria serpyllifolia in 9:+, Arrhenatherum elatius in 25:1, Atriplex patula in 22:+, Cardamine pratensis in 22:+, Carduus crispus in 16:r, Carex gracilis in 22:1, Chenopodium botrys in 19:+ N, Corispermum leptopterum in 12:+ N, Crataegus monogyna juv. in 25:+, Digitaria ischaemum in 20:r, Echium vulgare in 7:+, Euphorbia esula in 18:+, Fallopia dumetorum in 19:+, Geranium pusillum in 18:+, Helianthus tuberosus in 34:+ N, Holcus lanatus in 12:+, Iris pseudacorus in 4:+, Kickxia elatine in 21:+, Lapsana communis in 38:r, Medicago lupulina in 18:+, Mentha longifolia in 12:+, Ononis repens in 25:+, Pastinaca sativa in 19:+, Phragmites australis in 2:+, Poa compressa in 19:+, Poa pratensis in 27:+, Poa trivialis in 38:+, Portulaca oleracea in 12:+, Ranunculus repens in 34:r, Reseda luteola in 7:+, Robinia pseudoacacia juv. in 7:r N, Rorippa austriaca in 33:1, Rumex hydrolapathum in 13:+, Rumex salicifolius in 10:+ N, Salix x rubens juv. in 5:1, Salix triandra juv. in 34:+, Sedum acre in 14:+, Senecio viscosus in 19:+, Setaria viridis in 32:+, Silene latifolia ssp. alba in 21:+, Silene vulgaris in 25:+, Symphytum officinale in 22:+, Veronica beccabunga in 22:+, Veronica persica in 25:+ N, Vicia cracca in 33:+

Außerdem je zweimal in geringer Deckung:
Barbarea vulgaris in 12:+, in 38:r, Carex hirta in 14:+, in 33:+, Chaenorhinum minus in 8:+, in 19:+ N, Diplotaxis tenuifolia in 15:+, in 21:r N, Eragrostis minor in 12:+, in 27:+ N, Erodium cicutarium in 13:+, in 26:r, Erysimum cheiranthoides in 32:+, in 33:+, Geranium molle in 17:+, in 18:+, Gnaphalium uliginosum in 12:+, in 29:+, Herniaria glabra in 7:+, in 25:+, Lycopersicon esculentum in 13:+, in 21:+ N, Lythrum salicaria in 14:+, in 22:r, Mercurialis annua in 13:+, in 21:+, Plantago major ssp. major in 17:+, in 18:+, Polygonum amphibium in 23:+, in 38:+, Polygonum persicaria in 12:+, in 22:1, Ricinus communis in 10:1, in 15:+ N, Scrophularia umbrosa in 6:+, in 22:+, Senecio vulgaris in 22:+, in 23:+, Spergularia rubra in 26:+, in 38:+, Taraxacum officinale agg. in 22:+, in 28:+