



**Ökophysiologie und standörtliche Einbindung
neophytenreicher Gattungen (*Impatiens*, *Solanum*)
der Rheintalaue**

Inaugural-Dissertation

zur

**Erlangung des Doktorgrades der
Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Heinrich-Heine Universität Düsseldorf**

vorgelegt von

Guido Dericks

aus Viersen

Dezember 2006

Aus dem Institut für ökologische Pflanzenphysiologie und Geobotanik
der Heinrich-Heine Universität Düsseldorf

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

Referent: Prof. Dr. Rainer Lösch

Koreferent: Prof. Dr. William Martin

Tag der mündlichen Prüfung: 02.04.2007

... tandem aliquando invasores fiunt vernaculi.¹

(röm. Sprichwort)

¹... mit der Zeit werden Einwanderer zu Einheimischen.

Inhaltsverzeichnis

Inhaltsverzeichnis	I
Abbildungsverzeichnis	VI
Tabellenverzeichnis	XIV
1 Einleitung	1
1.1 Begriffserklärung	3
1.1.1 Indigene und neophytische Arten	3
1.1.2 Invasive und nicht-invasive Arten	5
1.1.3 Einwanderungsprozesse	6
1.2 Anlass und Umfang der Untersuchungen	7
2 Material und Methoden	8
2.1 Pflanzenmaterial	8
2.1.1 Die Arten der Gattung <i>Impatiens</i>	8
2.1.2 Die Arten der Gattung <i>Solanum</i>	15
2.2 Methoden	18
2.2.1 Untersuchung abiotischer Standortfaktoren	18
2.2.1.1 Meteorologische abiotische Standortfaktoren	18
2.2.1.2 Edaphische Standortfaktoren	19
2.2.2 Wurzelsystementwicklung	28
2.2.2.1 Schrägfenster-Rhizotrone	28
2.2.2.2 Wurzeltrockengewicht	29
2.2.3 Sprossentwicklung	29
2.2.3.1 Messung der Sprosslänge	29
2.2.3.2 Sprosstrockengewicht	29
2.2.3.3 Spross-Hohlraum Messung	30
2.2.4 Wärme-Gradienten-Beete	31
2.2.4.1 Aufbau der Wärmegradienten-Beete für <i>Impatiens</i> -Arten	31
2.2.4.2 Aufbau der Wärmegradienten-Beete für <i>Solanum</i> -Arten	32
2.2.5 Grundwasser-Gradienten-Beet	33

2.2.5.1	Aufbau der Grundwasser-Gradienten-Beete	33
2.2.5.2	Experimentelle Ansätze zum Studium der Staunässe-Verträglichkeit der Pflanzen	33
2.2.6	Keimversuche	35
2.2.6.1	Bestimmung der optimalen Keimtemperatur	35
2.2.6.2	Allelopathische Wirkung von Pflanzen-Presssaft	36
2.2.7	Optisches Messverfahren für Sauerstoff-Konzentrationen	37
2.2.8	Messverfahren zur Bestimmung des Xylem-Saftflusses	40
2.2.9	Porometrische Blattgaswechsellmessungen	43
2.2.9.1	Freiland-Blattgaswechsellmessungen (Tagesgänge)	43
2.2.9.2	Funktionsweise des Porometers LCA-4	44
2.2.9.3	Messung der Korrelation zwischen Photosyntheserate und Lichtintensität („Lichttreppen“) unter kontrollierte Bedingungen	46
3	Ergebnisse	48
3.1	Standortbeschreibung	48
3.1.1	Lage des Versuchsgelände, Makro und Mikroklima	48
3.1.2	Mikroklima auf der Versuchsfläche in den Jahren 2001 - 2003	48
3.1.2.1	Klima auf der Freilandversuchsfläche 2001	49
3.1.2.2	Klima auf der Freilandversuchsfläche 2002	50
3.1.2.3	Klima auf der Freilandversuchsfläche 2003	52
3.1.3	Edaphische abiotische Standortfaktoren der Versuchsfläche	54
3.1.3.1	Bodentemperatur	54
3.1.3.2	pH-Wert des Bodens	55
3.1.3.3	Bodenanalyse der verwendeten Substrate	55
3.2	Autökologische Analyse der Habitatansprüche und Leistungsfähigkeit der Gattung <i>Solanum</i>	58
3.2.1	Keimungsverhalten der untersuchten <i>Solanum</i> -Arten bei unterschiedlichen Temperatur-Regimen	58
3.2.2	Biomasse-Entwicklung von <i>Solanum</i> -Arten im Wärmegradienten-Beet	59
3.2.2.1	Beeren-Produktion in Abhängigkeit von der Temperatur bei Arten der Gattung <i>Solanum</i>	59
3.2.2.2	Samenmenge und Trockengewichtsanteile der <i>Solanum</i> -Beeren	61

3.2.2.3	Ober- und unterirdische Biomasseproduktion der Gattung <i>Solanum</i> im Wärmegradienten-Beet	62
3.2.3	Wirkung von Staunässe und Bodentrockenheit auf <i>Solanum</i> -Arten	65
3.2.3.1	Staunässeverträglichkeit im Grundwasser-Gradienten-Beet	65
3.2.4	Wurzelsystem- und Biomasse-Entwicklung der Gattung <i>Solanum</i>	67
3.2.4.1	Wurzelsystem-Entwicklung der Gattung <i>Solanum</i>	67
3.2.4.2	Biomasse-Entwicklung in den Rhizotronen der Gattung <i>Solanum</i>	72
3.2.4.3	Verteilung der kationischen Pflanzeninhaltsstoffe in Wurzeln, Sprossen und Blättern der beprobten <i>Solanum</i> -Arten	79
3.2.4.4	Phosphatgehalte in Wurzeln, Sprossen und Blättern der <i>Solanum</i> -Arten	80
3.3	Autökologische Analyse der Habitatansprüche und Leistungsfähigkeit der Gattung <i>Impatiens</i>	81
3.3.1	Keimung	81
3.3.2	Biomasse-Entwicklung im Wärmegradienten-Beet bei den <i>Impatiens</i> -Arten	81
3.3.3	Wirkung von Staunässe und Bodentrockenheit auf <i>Impatiens</i> -Arten	84
3.3.3.1	Staunässeverträglichkeit im Grundwasser-Gradienten-Beet	84
3.3.3.2	Aerenchymraum-Entwicklung der Art <i>I. capensis</i> bei unterschiedlichen Bodenfeuchten	86
3.3.4	Wurzelsystem- und Biomasse-Entwicklung von <i>Impatiens</i> -Arten	89
3.3.4.1	Wurzelsystem-Entwicklung der Gattung <i>Impatiens</i>	89
3.3.4.2	Sprosslängen- und oberirdische Biomasse-Entwicklung der Gattung <i>Impatiens</i> in Rhizotronen	92
3.3.5	Morphologie des Sprosses, Sauerstoffkonzentration im Spross, sowie Xylemsaftflussraten der untersuchten <i>Impatiens</i> -Arten	95
3.3.5.1	Sprossmorphologische Unterschiede bei den untersuchten <i>Impatiens</i> -Arten	95
3.3.5.2	Interne Spross-Sauerstoffkonzentration und Xylemsaftflussraten bei den am Niederrhein wachsenden <i>Impatiens</i> -Arten	96
3.3.6	Gaswechsellmessungen an den Arten der Gattung <i>Impatiens</i>	100
3.3.7	Allelopathische Wirkung des Pflanzenpresssaftes bei <i>Impatiens</i> -Arten	107
3.4	Untersuchungsfläche in der Urdenbacher Kämpe (Düsseldorf)	110
3.4.1	Lage der Untersuchungsflächen	110
3.4.2	Überschwemmungsregime der Freiland-Untersuchungsflächen in den Jahren 2001 – 2003	111

3.4.2.1	Pegelstände des Rheins bei Düsseldorf	111
3.4.3	Edaphische abiotische Standortfaktoren der Freiland-Untersuchungsfläche (Urdenbacher Kämpe)	113
3.4.3.1	pH-Wert der Untersuchungsflächen	113
3.4.3.2	Bodenanalyse der Untersuchungsflächen	113
3.4.3.3	Mineralische Inhaltstoffe der in der Weichholzaue untersuchten Pflanzen	124
3.4.4	Biomasse-Entwicklung der Neophyten und autochthonen Arten in der Weichholzaue	127
4	Diskussion	130
4.1	Kulturbedingungen	130
4.1.1	Klima des Versuchsgeländes	130
4.1.2	Edaphische Bedingungen	130
4.2	Reproduktionsverhalten	134
4.2.1	Untersuchung der <i>Solanum</i> -Arten	134
4.2.2	Untersuchung der <i>Impatiens</i> -Arten	136
4.3	Temperaturbedingte Entwicklung der ober- und unterirdische Biomasse	137
4.3.1	Untersuchung der <i>Solanum</i> -Arten	137
4.3.2	Untersuchung der <i>Impatiens</i> -Arten	138
4.4	Biomasse-Entwicklung unter Staunässe bzw. bei Bodentrockenheit	139
4.4.1	Untersuchung der <i>Solanum</i> -Arten	140
4.4.2	Untersuchung der <i>Impatiens</i> -Arten	141
4.4.2.1	Vergleichende Untersuchung der Art <i>I. capensis</i> bei Überstauung, mittelfeuchtem Boden und Bodentrockenheit	145
4.5	Wurzelsystem- und Biomasse-Entwicklung in Mono- bzw. Konkurrenzkultur	148
4.5.1	Untersuchung der <i>Solanum</i> -Arten	148
4.5.2	Untersuchung der <i>Impatiens</i> -Arten	151
4.6	Porometrische Blattgaswechsellmessungen	153
4.6.1	Untersuchung der <i>Solanum</i> -Arten	153
4.6.2	Untersuchung der <i>Impatiens</i> -Arten	155
4.6.2.1	Temperatúrauswirkung auf den Gaswechsel	155

4.6.2.2	Lichtabhängigkeit des Gaswechsels	160
4.6.2.3	Stomatäre Leitfähigkeit und Transpiration	163
4.7	Xylem-Saftflussraten der <i>Impatiens</i>-Arten	164
4.8	Allelopathische Wirkung des Pflanzenextraktes von <i>Impatiens</i>-Arten	166
4.9	Untersuchung der Beobachtungsflächen in der Urdenbacher Kämpe (Düsseldorf)	169
4.9.1	Überflutungsgeprägte Standort-Situation und edaphische Standortfaktoren	169
4.9.2	Interaktion der neophytischen und autochthonen Arten in der Weichholzaue	171
4.10	Zusammenfassende Diskussion und Bewertung der Untersuchungsbefunde zur Gattung <i>Solanum</i>	175
4.11	Zusammenfassende Diskussion und Bewertung der Untersuchungsbefunde zur Gattung <i>Impatiens</i>	178
5	Zusammenfassung	183
6	Summary	186
7	Literatur	189
8	Anhang	214
8.1	Bestimmungsmerkmale zwischen dem indigenen <i>I. noli-tangere</i> und dem ephemeren <i>I. capensis</i>	214
8.2	Pflanzen-Schädlinge	215

Abbildungsverzeichnis

Abb. 1: Jahresmittelwerte der Lufttemperaturen in Düsseldorf von 1950 – 2000. Die Trendlinie zeigt einen Temperaturanstieg von 0,9 °C in 54 Jahren. Gemessen 1950 bis 1995 an der Klimastation Düsseldorf Südfriedhof, ab 1996 an der Flugwetterwarte Düsseldorf Lohhausen. Daten-Quelle: Deutscher Wetterdienst.	2
Abb. 2: Schaubild zur Begriffserklärung der Neophyten-Thematik (verändert nach BFN 2005).	4
Abb. 3: Idealisertes Invasionsgeschehen von gebietsfremden Pflanzen (verändert nach HEGER 2000).	6
Abb. 4: Ursprüngliches Verbreitungsgebiet der vier intensiv untersuchten <i>Impatiens</i> -Arten, links Eurasien & rechts Amerika (verändert nach WILLIAMSON 1996).	8
Abb. 5: Großes Springkraut (<i>Impatiens noli-tangere</i> L.).....	9
Abb. 6: Kleinblütiges Springkraut (<i>Impatiens parviflora</i> DC.).....	10
Abb. 7: Verbreitungskarte der Art <i>Impatiens parviflora</i> (HULTÉN 1971).	11
Abb. 8: Indisches Springkraut (<i>Impatiens glandulifera</i> ROLYE).	11
Abb. 9: Orangeblütiges Springkraut (<i>Impatiens capensis</i> MEERB.).	12
Abb. 10: Verbreitungskarte der Arten <i>I. noli-tangere</i> und <i>I. capensis</i> (HULTÉN 1971).	13
Abb. 11: Balfour´s Springkraut (<i>Impatiens balfourii</i> HOOK.)	13
Abb. 12: Schwarzer Nachtschatten (<i>Solanum nigrum nigrum</i> L.).....	15
Abb. 13: Argentinischer Nachtschatten (<i>Solanum physalifolium</i> Rusby).....	16
Abb. 14: Verbreitung von <i>S. physalifolium</i> und <i>S. sarachoides</i> in Südamerika (verändert nach EDMONDS 1986).	16
Abb. 15: Saracho-Nachtschatten (<i>Solanum sarachoides</i> Sendtn.).....	17
Abb. 16: Theta-Sonde (TDR).....	20
Abb. 17: Schrägfenster-Rhizotron	28
Abb. 18: Berechnung des Volumens der <i>Impatiens</i> Markhöhle.	30
Abb. 19: Wärme-Gradienten-Beet der <i>Impatiens</i> -Arten.....	31
Abb. 20: Freiland-Wärme-Gradientenbeet (installierte Heizmatten auf der rechten Seite des Bildes). In der oberen Reihe wachsen <i>I. capensis</i> , in der Mitte <i>I. parviflora</i> und in der unteren Reihe <i>I. noli-tangere</i>	31
Abb. 21: Wärme-Gradienten-Beet für <i>Solanum</i> -Arten.....	32
Abb. 22: Wärme-Gradientenbeet von <i>S. sarachoides</i> vier Wochen nach der Aussaat.....	32
Abb. 23: Aufbauskitze der Grundwasser-Gradienten-Beete nach dem Hohenheimer Modell.	33

Abb. 24: Bepflanzung der Mono- (links) bzw. Konkurrenzkulturen (rechts) im Grundwasser-Gradientenbeet.....	34
Abb. 25: Temperaturabhängiger Keimversuchsaufbau zur Bestimmung der optimalen Keimtemperatur. Links Keimbecken für Temperaturen über 20°C und rechts für Temperaturen unter 20°C.	35
Abb. 26: Optischer Sensor (Mikro-Optode) der Firma PreSens (Regensburg, Deutschland)..	37
Abb. 27: Dynagage Xylemsaftfluss-Manschette®.....	40
Abb. 28: LCA-4 Porometer bei Blattgas-wechselmessungen an <i>I. parviflora</i>	44
Abb. 29: Tagesmittelwerte (-minima, -maxima) der Lufttemperatur (T), Globalstrahlungssumme (R_s), Tageshöchstwerte des Wassersättigungsdefizits der Luft (VPD) sowie die tägliche Niederschlagsmenge (N), gemessen an der Klimastation auf der Versuchsfläche im Jahr 2001.....	49
Abb. 30: Tagesmittelwerte (-minima, -maxima) der Lufttemperatur (T), Globalstrahlungssumme (R_s), Tageshöchstwerte des Wassersättigungsdefizits der Luft (VPD) sowie die tägliche Niederschlagsmenge (N), gemessen an der Klimastation auf der Versuchsfläche im Jahr 2002.....	51
Abb. 31: Tagesmittelwerte (-minima, -maxima) der Lufttemperatur (T), Globalstrahlungssumme (R_s), Tageshöchstwerte des Wassersättigungsdefizits der Luft (VPD) sowie die tägliche Niederschlagsmenge (N), gemessen an der Klimastation auf der Versuchsfläche im Jahr 2003.....	52
Abb. 32: Tagesmittelwerte (-minima, -maxima) der Temperatur des Bodens in 5 cm Tiefe in den Jahren von 2001-2003, gemessen an der Klimastation auf den Versuchsflächen.	54
Abb. 33: Elementgehalt der Kationen Ca^{2+} , K^+ und Mg^{2+} mg / kg Feinerde der Probe bei Gartenerde und Sandboden.....	55
Abb. 34: Anteil der Kationenaustauschkapazität [mmol _c / kg] des Erdbodens und des Sandbodens.....	56
Abb. 35: Keimfähigkeit der Samen [%] nach 20 Tagen von <i>Solanum nigrum</i> , <i>S. physalifolium</i> & <i>S. sarachoides</i> bei verschiedenen Substrat-Temperaturen [°C].	58
Abb. 36: Beeren-Produktion in Abhängigkeit von der Temperatur im Wärmebeet bei <i>Solanum</i> -Arten, die Bodentemperaturen unterliegen diurnalen Schwankungen von $\pm 4^\circ C$ (die gepunktete Line zeigt den Mittelwert, die durchgezogene Line zeigt den Median (50 %), die Boxen zeigen 25 – 75 Perzentile der Beeren, die Indikatoren (Whisker) zeigen die 5 – 95 Perzentile an).	60

Abb. 37 Samenanzahl [n] pro Beere und Trockengewicht [mg] der Beere der untersuchten <i>Solanum</i> -Arten (Samenmenge nach Dr. U. Schmitz, Düsseldorf, schriftl. Mittlg.).	61
Abb. 38: Trockengewicht der ober- und unterirdischen Biomasse von <i>Solanum nigrum</i> im Wärmebeet bei konstanter Bodenfeuchte ($\sim 0,2 \theta$ [$\text{m}^3 \text{m}^{-3}$]), die Bodentemperaturen unterliegen diurnalen Schwankungen von $\pm 4^\circ\text{C}$.	62
Abb. 39: Trockengewicht der ober- und unterirdischen Biomasse von <i>Solanum physalifolium</i> im Wärmebeet bei konstanter Bodenfeuchte ($\sim 0,2 \theta$ [$\text{m}^3 \text{m}^{-3}$]), die Bodentemperaturen unterliegen diurnalen Schwankungen von $\pm 4^\circ\text{C}$.	63
Abb. 40: Trockengewicht der ober- und unterirdischen Biomasse von <i>Solanum sarachoides</i> im Wärmebeet bei konstanter Bodenfeuchte ($\sim 0,2 \theta$ [$\text{m}^3 \text{m}^{-3}$]), die Bodentemperaturen unterliegen diurnalen Schwankungen von $\pm 4^\circ\text{C}$.	64
Abb. 41: Grundwasser-Gradientenbeet nach dem Hohenheimer Modell mit den beprobten <i>Solanum</i> -Arten (Konkurrenzversuch) zwei Monate nach der Aussaat (rechts TDR-Sensoren zur kontinuierlichen Erfassung der Bodenfeuchte).	65
Abb. 42: Wuchshöhen [cm] der drei <i>Solanum</i> -Arten ($n = 100$) im Feuchte-Gradienten (nass: $\theta = 0,30-0,36$ [$\text{m}^3 \text{m}^{-3}$], feucht: $\theta = 0,15-0,30$ [$\text{m}^3 \text{m}^{-3}$], trocken: $\theta = 0-0,15$ [$\text{m}^3 \text{m}^{-3}$]) im Verlauf der Zeit.	66
Abb. 43: Durchschnittliche Wurzelentwicklung der untersuchten <i>Solanum</i> -Arten ($n = 16$) in Mono- bzw. Konkurrenzkultur in der Vegetationsperiode 2001; bei gleich bleibender Bodenfeuchte ($\theta = 0,15 - 0,25$ [$\text{m}^3 \text{m}^{-3}$]), mittlerer Boden-Temperatur ($20,6 \pm 5,6^\circ\text{C}$, Min: $7,9^\circ\text{C}$, Max: $36,3^\circ\text{C}$) und gleich bleibendem Nährstoffgehalt.	67
Abb. 44: Vergleich der Wurzelraum-Erschließung der im Rhizotron konkurrierenden <i>Solanum</i> -Arten (rot: <i>S. nigrum</i> ; blau: <i>S. physalifolium</i> & grün: <i>S. sarachoides</i>).	68
Abb. 45 Summe des durchschnittlichen täglichen Wurzelwachstums der untersuchten <i>Solanum</i> -Arten ($n = 16$) in Mono- bzw. Konkurrenzkultur während der Vegetationsperiode 2001; bei gleichbleibender Bodenfeuchte ($\theta = 0,15 - 0,25$ [$\text{m}^3 \text{m}^{-3}$]), mittlerer Boden-Temperatur ($20,6 \pm 5,6^\circ\text{C}$, Min: $7,9^\circ\text{C}$, Max: $36,3^\circ\text{C}$) und gleichbleibendem Nährstoffgehalt.	70
Abb. 46: Trockengewichte [g] (Wurzeln, Sprosse, Blätter & Beeren) der untersuchten <i>Solanum</i> -Arten ($n = 16$) in Monokultur.	72
Abb. 47 Blattflächen [cm^2] der untersuchten <i>Solanum</i> -Arten ($n = 16$) in Monokultur.	73
Abb. 48: Beerenanzahl [n] der untersuchten <i>Solanum</i> -Arten ($n = 16$) in Monokultur.	74
Abb. 49: Trockengewichte [g] (Wurzeln, Sprosse, Blätter & Beeren) der untersuchten <i>Solanum</i> -Arten ($n = 16$) in Konkurrenzkultur.	75

Abb. 50: Beerenanzahl [n] der untersuchen <i>Solanum</i> -Arten (n = 16) in Konkurrenzkultur. ...	76
Abb. 51: Blattfläche [cm ²] der untersuchen <i>Solanum</i> -Arten (n = 16) in Konkurrenzkultur. ...	77
Abb. 52: Gehalte [mg / g TG] an Makronährstoff-Ionen (K ⁺ , Ca ²⁺ und Mg ²⁺) in der Biomasse der beprobten <i>Solanum</i> -Arten.....	79
Abb. 53: Phosphat-Gehalte [mg / g TG] in den Pflanzenorganen von <i>Solanum nigrum</i> , <i>S.</i> <i>physalifolium</i> und <i>S. sarachoides</i>	80
Abb. 54: Wärmebeet der <i>Impatiens</i> -Arten zwei Monate nach der Aussaat, Heizquelle an der rechten Seite des Containers.....	81
Abb. 55: Biomasse-Entwicklung der beprobten <i>Impatiens</i> -Arten bei unterschiedlichen Temperaturstufen und gleichbleibender Bodenfeuchte (~ 0,32 θ [m ³ m ⁻³]. Die Bodentemperatur (\pm 1,9 °C) ist zum Abstand der Heizmatte aufgetragen: 0 cm _{(Min: 25,1 °C,} Max: 42,8 °C); 10 cm _{(Min: 19,8 °C, Max: 33,4 °C); 20 cm_{(Min: 17,3 °C, Max: 28,2 °C); 30 cm_{(Min: 16 °C, Max: 27} °C), 40 cm_{(Min: 15,7 °C, Max: 27 °C) & 50 cm_(Min: 15,5 °C, Max: 26,8 °C). Die Punkte beschreiben Ausreißer-Werte. (n = 12 pro Box (2003); n = 20 pro Box (2001)).....}}}	82
Abb. 56: Grundwasser-Gradientenbeet (vier Wochen nach der Aussaat) mit den beprobten <i>Impatiens</i> -Arten (2002): Links der Konkurrenzkultur und rechts der Versuchsansatz in Monokultur.	84
Abb. 57: Vergleich der mittleren Wuchshöhen [cm] der beprobten <i>Impatiens</i> -Arten (n = 48) in Abhängigkeit von der Lage im Feuchtegradienten (nass: $\theta = 0,30-0,45$ [m ³ m ⁻³], feucht: $\theta = 0,15-0,30$ [m ³ m ⁻³], trocken: $\theta = 0-0,15$ [m ³ m ⁻³]) im Verlauf der Zeit.	85
Abb. 58: Versuchsansatz mit <i>I. capensis</i> zur Beobachtung der Hohlräumentwicklung bei unterschiedlichen Bodenfeuchten (links: Staunässe; rechts: Trockenheit).	86
Abb. 59: Sprosslängen- und Aerenchym Entwicklung bei <i>I. capensis</i> unter verschiedenen Bodenfeuchten (n = 16); (nass: $\theta = 0,30-0,45$ [m ³ m ⁻³], feucht: $\theta = 0,15-0,30$ [m ³ m ⁻³], trocken: $\theta = 0-0,15$ [m ³ m ⁻³]).....	87
Abb. 60: Verhältnis von Hohlraumvolumen im Stängel [cm ³] zu Spross-Trockengewicht [g] bei <i>I. capensis</i> unter verschiedenen Bodenfeuchten (n = 16).....	87
Abb. 61: Mikroskopische Aufnahmen (100fache Vergrößerung) von Wurzelquerschnitte von <i>I. capensis</i> , unter Aufzucht bei Staunässe (links) und bei Bodentrockenheit (rechts).	88
Abb. 62: Vergleich der Durchwurzelungsdichte der untersuchten <i>Impatiens</i> -Arten (n = 12) in Monokultur in Schrägfenster-Rhizotronen bei konstanter Bodenfeuchte (θ : ~ 0,32 [m ³ m ⁻³]).	89

Abb. 63: Durchwurzelungsdichte in Konkurrenz bei <i>I. noli-tangere</i> und <i>I. capensis</i> im Vergleich mit der Monokultur (n = 12) bei konstanter Bodenfeuchte (θ : $\sim 0,32$ [m ³ m ⁻³]).	90
Abb. 64: Durchwurzelungsdichte in Konkurrenz bei <i>I. noli-tangere</i> und <i>I. parviflora</i> im Vergleich mit der Monokultur (n = 12) bei konstanter Bodenfeuchte (θ : $\sim 0,32$ [m ³ m ⁻³]).	91
Abb. 65: Durchwurzelungsdichte in Konkurrenz bei <i>I. parviflora</i> und <i>I. capensis</i> im Vergleich mit der Monokultur (n = 12) bei konstanter Bodenfeuchte (θ : $\sim 0,32$ [m ³ m ⁻³]).	91
Abb. 66: Sprosslänge [cm] der untersuchten <i>Impatiens</i> -Arten (n = 6) im Schrägfenster-Rhizotron in Mono- und Konkurrenzkultur.	92
Abb. 67: Längsschnitte bei den Sprossen der drei vergleichbaren <i>Impatiens</i> -Arten.	95
Abb. 68: Spross-Morphologie des ephemeren Springkrautes <i>I. balfourii</i> : keine Aerenchymbereiche zwischen den Nodien.	96
Abb. 69: Messungen des Xylem-Saftflusses (von Aluminiumfolie umhüllte Saftfluss-Manchette, oben) und der O ₂ -Konzentration in den Sprosshohlräumen (mittels Spritzenkanüle applizierte Optode; unten) bei <i>I. balfourii</i> .	96
Abb. 70: Diurnale Verläufe der Aerenchym-Sauerstoffkonzentration [%]; Sprosstemperatur [°C] und Xylemsaftflußrate [g/h] bei den am Niederrhein vorkommenden <i>Impatiens</i> -Arten.	97
Abb. 71: Diurnale Veränderung von Aerenchym-Sauerstoffkonzentration [%]; Sprosstemperatur [°C] und Xylemsaftflußrate [g/h] (obere Grafik) Globalstrahlung [W m ⁻²] und VPD der Luft [kPa] (untere Grafik) bei der ephemeren Art <i>I. balfourii</i> (2005).	98
Abb. 72: Einhüllende Darstellung der Ergebnisse der Gaswechsellmessungen an <i>I. noli-tangere</i> (14.7 - 20.8.2003). Aufgetragen sind die Photosyntheserate A [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$] gegen Temperatur T [°C] und Photonenfluss Q [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$], sowie stomatäre Leitfähigkeit g_s [$\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$] gegen das VPD der Luft [kPa].	100
Abb. 73: Einhüllende Darstellung der Ergebnisse der Gaswechsellmessungen an <i>I. parviflora</i> (14.7 - 20.8.2003). Aufgetragen sind die Photosyntheserate A [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$] gegen Temperatur T [°C] und Photonenfluss Q [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$], sowie stomatäre Leitfähigkeit g_s [$\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$] gegen das VPD der Luft [kPa].	101
Abb. 74: Einhüllende Darstellung der Ergebnisse der Gaswechsellmessungen an <i>I. capensis</i> (14.7 - 20.8.2003). Aufgetragen sind die Photosyntheserate A [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$] gegen	

Temperatur T [°C] und Photonenfluss Q [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$], sowie stomatäre Leitfähigkeit g_s [$\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$] gegen das VPD der Luft [kPa].....	102
Abb. 75: Einhüllende Darstellung der Ergebnisse der Gaswechselformen an <i>I. balfourii</i> . Aufgetragen sind die Photosyntheserate A [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$] gegen den Photonenfluss Q [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$] auf der Basis von Tagesgang-Messungen, sowie auf Grundlage einer Messung mit definierten Lichtintensitäten Q [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$].....	103
Abb. 76: Einhüllende Darstellung der Ergebnisse der Gaswechselformen an <i>I. balfourii</i> . Aufgetragen sind die Photosyntheserate A [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$] gegen Temperatur T [°C], sowie stomatäre Leitfähigkeit g_s [$\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$] gegen das VPD der Luft [kPa].	103
Abb. 77: Einhüllende Darstellung der Ergebnisse der Gaswechselformen der vier untersuchten <i>Impatiens</i> -Arten. Aufgetragen sind die Transpiration E [$\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$] in Abhängigkeit vom das VPD der Luft [kPa] bei den vier untersuchten <i>Impatiens</i> -Arten.	104
Abb. 78: Graphische Darstellung der lichtökologisch relevanten Parameter des Gaswechsels der Arten, gemäß den Kalkulationen der WEBB-Funktion.	106
Abb. 79: <i>Impatiens glandulifera</i> Detritus im Herbst (links; Foto: U. Schmitz); im Frühjahr aufkeimende <i>I. glandulifera</i> Pflanzen unter dem Vorjahresstreu (rechts); NSG Urdenbacher Kämpe, Düsseldorf (Niederrhein).....	107
Abb. 80: Kressekeimung [%] nach acht Tagen Inkubation bei unterschiedlichen Konzentrationen des Pflanzenextraktes (Blätter & Sprosse) [%] der untersuchten <i>Impatiens</i> -Arten; (n=50).	108
Abb. 81: Kressesamen-Keimraten [%] nach acht Tagen Inkubation auf unterschiedlichen Spross- bzw. Blattpresssaft Konzentrationen [%] des Indischen Springkrauts (<i>I. glandulifera</i>); (n = 50).	109
Abb. 82: Lage und Standorte des Freilanduntersuchungsgebietes Urdenbacher Kämpe (Düsseldorf).	110
Abb. 83: Panoramablick auf die Freiland–Untersuchungsflächen in der Urdenbacher Kämpe (Düsseldorf) im Frühjahr 2003.	111
Abb. 84: Wasserstandsganglinie des Rheins am Pegel Düsseldorf im Vergleich mit der beginnenden Überflutung der Untersuchungsflächen in der Urdenbacher Kämpe; Mittelwasserlinie (MW) von 1950-2003.....	112
Abb. 85: Gehalt an Kationen Ca^{2+} , K^+ und Mg^{2+} mg / kg Feinerde in Bodenproben aus den beprobten Flächen in der Urdenbacher Kämpe (Düsseldorf).	114

Abb. 86: Anteile der Haupt-Nährstoffelemente an der Kationenaustauschkapazität [mmol _c / kg] auf den Untersuchungsfeldern in der Urdenbacher Kämpe (Düsseldorf). 115	115
Abb. 87: Berechnete potentielle Kationenaustauschkapazität (KAK _{pot}) im Wurzelboden der Weichholzaue in der Urdenbacher Kämpe (Düsseldorf).	116
Abb. 88: Ammonium-Gehalte des Wurzelraumes der beprobten Arten in der Weichholzaue der Urdenbacher Kämpe (Düsseldorf) in den Jahren 2001 – 2003.	118
Abb. 89: Nitrat-Gehalte [mg NO ₃ ⁻ / 100g Boden] des Wurzelraumes der beprobten Arten in der Urdenbacher Kämpe (Düsseldorf) im Jahr 2001- 2003.	120
Abb. 90: Phosphat Konzentrationen [mg P ₂ O ₅ / 100 g Boden] im Wurzelraum der beprobten Arten in der Urdenbacher Kämpe (Düsseldorf) in den Jahren 2001-2003.	122
Abb. 91: Gehalte an Makronährstoff- Ionen (K ⁺ , Ca ²⁺ und Mg ²⁺) in der Biomasse der beprobten Arten aus der Weichholzaue der Urdenbacher Kämpe (Düsseldorf).	125
Abb. 92: Phosphat-Gehalte der Biomasse der untersuchten Neophyten und der Brennnessel (<i>Urtica dioica</i>) in der Urdenbacher Kämpe (Düsseldorf).	126
Abb. 93: Adventivwurzelbildung am untersten über dem Wasserspiegel Nodium-Knoten bei <i>Impatiens</i> -Arten.	144
Abb. 94: links: Wurzelsystem-Entwicklung von <i>I. noli-tangere</i> nach HATCHER (2003); rechts: freigelegte Wurzeln (ca. 40 cm) von <i>I. noli-tangere</i> im Schrägfenster-Rhizotron (Monokultur).	151
Abb. 95: Einhüllende Darstellung der Temperaturkurven aus der Netto-CO ₂ -Gaswechsels der untersuchten <i>Solanum</i> -Arten verändert nach SPIEKERMANN (2004)	154
Abb. 96: Photosyntheserate A [μmol m ⁻² s ⁻¹] aufgetragen gegen Temperatur T [°C], einhüllende Darstellung der korrelierten Daten der Gaswechselfmessungen an <i>Impatiens</i> -Arten aus der flankierenden Examensarbeit von KREMER (2003).	156
Abb. 97: Gesamtbiomasse [g _{TG} m ⁻²] repräsentativer Faziesbestände auf den Untersuchungsflächen im Bereich der Weichholzaue in einem feuchtem und einem extrem trockenen Jahr.	173
Abb. 98: Ökogramme zum Vergleich der Optimalbereiche der drei untersuchten <i>Solanum</i> -Arten in Abhängigkeit von Bodenwasser-Gradienten, mit Lichtintensität, Temperatur, Konkurrenz und Biomasseproduktion als zweiter Standortvariablen bzw. Pflanzeigenschaft.	175
Abb. 99: Ökogramme zum Vergleich der optimalen Vorkommensbereiche der fünf untersuchten <i>Impatiens</i> -Arten in Abhängigkeit von Bodenwasser-Gradienten, mit	

Lichtintensitäts-, Temperatur-, Konkurrenz- und Allelopathie-Einflüssen als zweiter Ordinations-Variablen.	178
Abb. 100: Helle Nodien mit dunkel-gefärbten Internodienabschnitte von <i>I. noli-tangere</i> (links); dunkle Nodien mit hellen durchscheinenden Internodien von <i>I. capensis</i> (rechts).	214
Abb. 101: Spanische Wegschnecke (<i>Arion lusitanica</i>)	215
Abb. 102: Nicht-letal Virus (dunkle Flecken) auf den Blättern von <i>I. noli-tangere</i> , <i>I. parviflora</i> und <i>I. capensis</i>	216
Abb. 103: Blattlausbefall am Spross von <i>I. glandulifera</i> (links) und <i>I. parviflora</i> (rechts)..	216

Tabellenverzeichnis

Tab. 1: Osmotische Potentiale der unverdünnten <i>Impatiens</i> -Pflanzenextrakte und des Polyethylen Glykols (PEG 400) zur Blindwertbestimmung.	36
Tab. 2: Mittelwerte der Lufttemperatur (T), des Wassersättigungsdefizits der Luft (VPD) sowie die Summe der Globalstrahlung (R_g) und des Niederschlages der Klimastation auf den Versuchsflächen. Aufgeführt sind die Werte für das Gesamtjahr sowie für die Monate der Vegetationsperiode.	53
Tab. 3: Mittlere Anteile der P- und N-Mengen [$\text{mg} / 100\text{g}_{\text{Boden}}$] im Erdboden und Sandboden, die für die Füllung der Untersuchungs-Beete verwendet wurden.	57
Tab. 4: Trockengewicht der Wurzeln [g] in Monokultur und unter Konkurrenz der beprobten <i>Impatiens</i> -Arten [<i>Int</i> (<i>I. noli-tangere</i>), <i>Ip</i> (<i>I. parviflora</i>) und <i>Icap</i> (<i>I. capensis</i>)]	90
Tab. 5: Vergleich der oberirdischen Parameter (Spross-Länge, TG_{Spross} , Spross-Hohlraum) der untersuchten <i>Impatiens</i> -Arten aus den Schrägfenster-Rhizotron-Versuchen.	93
Tab. 6: Übersicht über die aus den Lichtkurven der Tagesgänge (Abb. 72 – Abb. 75) abgeleiteten Parameter: max. Photosyntheserate (A_{max}), Strahlungsintensität bei max. Photosyntheseleistung (I_S), Lichtkompensationspunkt (I_C), mittlere Dunkelatemungsraten (R_D) und apparenter Quantenertrag (Φ_{CO_2}). Die jeweils ersten Werte in der untersten Zeile wurden bei Blättern von jungen <i>I. balfourii</i> Pflanzen gemessen.	105
Tab. 7: Biomasse repräsentativer Bestände der vier <i>Impatiens</i> -Arten, von <i>Reynoutria japonica</i> und <i>Urtica dioica</i> im Bereich der Weichholzaue der Urdenbacher Kämme (Düsseldorf).	127
Tab. 8: Variation in Biomasse und Vorkommen der Begleitpflanzen auf den Untersuchungsflächen in der Urdenbacher Kämme (Düsseldorf) in den Jahren 2001 – 2003.	129
Tab. 9: Optimaler Keimtemperaturbereich der fünf untersuchten <i>Impatiens</i> -Arten (nach JOURET 1976).	137
Tab. 10: Übersicht über die Parameter maximale Photosyntheserate (A_{max}), Strahlungsintensität bei maximaler Photosyntheseleistung (I_S), Lichtkompensationspunkt (I_C), mittlere Dunkelatemungsraten (R_D) und apparenter Quantenertrag (Φ_{CO_2}), basierend auf Lichtkurven-Messungen des Gaswechsels niederrheinischer <i>Solanum</i> -Arten (SPIEKERMANN 2004).	154
Tab. 11: Maximal Xylem-Saftflusswerte [g h^{-1}], sowie tägliche Saftflussrate [kg d^{-1}] der untersuchten <i>Impatiens</i> -Arten	165

1 Einleitung

Die Welt in der wir leben ist schon immer durch Veränderungsprozesse geprägt worden. Auch Tiere und Pflanzen verändern fortwährend ihre Areale und besiedeln neue Standorte: dieser Austausch ist ein alltäglicher Prozess. Die mitteleuropäische Grundsukzession illustriert, wie in nur wenigen Jahrtausenden nacheiszeitlicher Vegetationsgeschichte Ökosysteme neu gebildet wurden und pflanzliche Biodiversität enorme Schwankungen durchmachte. In neuerer Zeit wird dieser Transfer von Organismen über weite Strecken hin durch den Menschen wesentlich beschleunigt, was nicht ohne Konsequenzen für die Umwelt bleibt.

Nichtheimische Pflanzen sind in Mitteleuropa in fast allen Lebensräumen feststellbar. Der Anteil florenfremder Pflanzen kann lokal je nach Habitat stark schwanken. In nordeuropäischen Ländern kommen generell geringere Anteile an Fremdpflanzen vor als in südeuropäischen Ländern (WEBER 1999). In Deutschland liegt der Verbreitungsschwerpunkt der gebietsfremden Arten hauptsächlich in den Ballungsräumen der Städte und an den großen Flussläufen. Besonders bedeutsam für eine Kolonisierung ist der Diasporen-Transport über die großen Ströme und hier dann in den Güter-Umschlagplätzen der Häfen, von wo aus sich gebietsfremde Pflanzen über Flussufer und Stromtalauen hin ausbreiten können (KOWARIK 2003).

Bei den Gefäßpflanzen wird davon ausgegangen, dass im Laufe der Zeit in Deutschland etwa 12000 Arten vom Menschen eingebracht wurden (BFN 2004). Von diesen gebietsfremden Pflanzen sind etwa 1000 Arten unbeständig und ca. 400 etabliert vorkommend. Die übrigen dieser eingeführten Pflanzen können sich in der Regel nicht für mehr als eine Vegetationsperiode in dem ihnen fremden Gebiet halten. Die meisten Vertreter dieser „Neophyten“, die auch als Adventivpflanzen bezeichnet werden, verursachen keinerlei ökologische, ökonomische oder sonstigen Schäden. Es sind jedoch ca. 30 Arten mit negativen Auswirkungen auf die Natur, den Menschen oder seine Umgebung bekannt. In diesem Zusammenhang wird auch von der „1000-100-10-1 Regel“ gesprochen. Diese – auch Zehnerregel genannte – Regelmäßigkeit beschreibt das Verhältnis des Einbürgerungserfolges von gebietsfremden Arten: Auf diese Untersuchung angewandt, sind von den 12.000 durch den Menschen eingebrachten Gefäßpflanzenarten ca. 1.000 unbeständig vorkommend, ca. 400 – in naturferner und naturnaher Vegetation – etabliert und ca. 30 verfügen über ein invasives Potenzial (BFN 2005).

Der syanthrope Anstieg an fremden Organismen im Gebiet hat mehrere Gründe. Zum einen kommt es durch eine höhere Mobilität des Menschen zu vermehrten weiten Reisen und zu einem steigenden Warenaustausch. So können gebietsfremde Organismen natürliche Barrieren zwischen z. B. Kontinenten oder Gebirgszüge überwinden, wozu sie alleine nicht in der Lage wären. Zum anderen können einwandernde Pflanzen und Tiere aus wärmeren Regionen der Erde durch die zunehmende globale Klimaerwärmung neue Nischen in Mitteleuropa für ihre Existenz finden (SANDLUND et al. 1999). Da das Klima ein wesentlicher Bestimmungsfaktor von Pflanzenarealen ist, können zahlreiche aus wärmeren Gebieten stammende Neophyten von der Erwärmung profitieren. „Global change“ als anthropogene Klimaerwärmung, als anthropogene Vernetzung der Lebensräume im weltweiten Rahmen und als anthropogene Veränderung der regionalen Stoffflüsse (Immissionen, Eutrophierung) gelten als wichtige Triebfedern biologischer Invasionen (VITOUSEK et al. 1997a, DUKES & MOONEY 1999, SIMBERLOFF 2000, HEWITT 2004, SCHÖNWIESE 2004). Beim Temperaturklima kann nicht nur eine Erwärmung verzeichnet werden, wie die Modelle von Klimaforschern zeigen (HOUGHTON et al. 2001, STOTT et al. 2004), sondern auch lokal lässt sich ein Temperaturanstieg messen. Für Düsseldorf ist für den Zeitraum 1950 bis 2004 ein Anstieg der Temperatur im Jahresmittel um 0,9 °C feststellbar (Abb. 1). Nicht nur die Jahresmitteltemperaturen verzeichnen hierbei einen Anstieg. Auch die Jahreshöchsttemperaturen (von 31,8 °C auf 33,7 °C) und die Sonnenscheindauer pro Jahr (1310 Stunden auf 1520 Stunden im

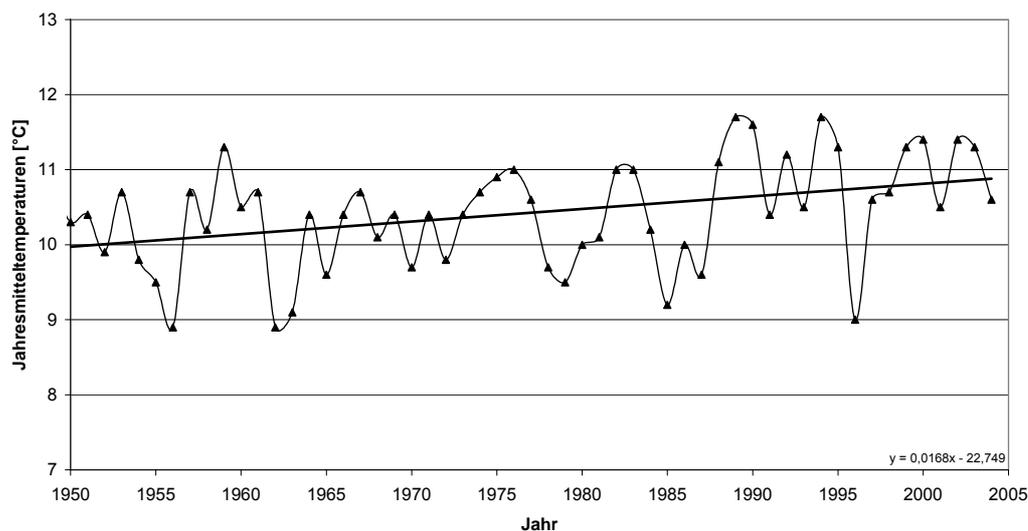


Abb. 1: Jahresmittelwerte der Lufttemperaturen in Düsseldorf von 1950 – 2000. Die Trendlinie zeigt einen Temperaturanstieg von 0,9 °C in 54 Jahren. Gemessen 1950 bis 1995 an der Klimastation Düsseldorf Südfriedhof, ab 1996 an der Flugwetterwarte Düsseldorf Lohhausen. Daten-Quelle: Deutscher Wetterdienst.

Jahr) nehmen im Mittel zu. Im Gegensatz dazu nehmen die Frosttage im Mittel ab (von 56 Tage auf 47 Tage im Jahr), was kälteempfindliche Spezies begünstigt (Daten-Quelle: Deutscher Wetterdienst).

Dieser Klimawandel zieht nicht nur eine Neugestaltung der Flora und Fauna nach sich, sondern führt auch zu Veränderungen des regionalen Wasserkreislaufes. Diese Neuordnung beeinflusst wiederum die lokalen Stoffkonzentrationen des Bodens wie auch die Stoffkreisläufe zwischen Pedo-, Bio- und Atmosphäre (LOAICIGA et al. 1996, MIDDELKOOP et al. 2001, TICKNER et al. 2001, ZEDLER & KERCHER 2004).

So beschleunigt der Mensch Organismen-Invasionen in ihrem Ausmaß, ihrer Reichweite und ihrer Geschwindigkeit. Dies hat ökologische, evolutionäre, ökonomische und soziale Konsequenzen (KOWARIK 2003). Zu diesem Thema ist bereits eine breite literarische Informations-Grundlage vorhanden, aber nur wenige Studien beschäftigen sich empirisch mit der Ökologie und insbesondere mit den Anfängen der Ausbreitung von gebietsfremden Arten (PUTH & POST 2005). Die meisten Veröffentlichungen zu diesem Themenbereich untersuchen vielmehr die Folgen einer Invasion, und nicht selten erfolgt dies nur in korrelativer Behandlung und regional-statistischer Analyse floristischer Gegebenheiten (PYSEK & PRACH 1993, 1994, 1995). Eine frühe Feststellung maßgeblicher Parameter, welche für eine erfolgreiche Etablierung nichtheimischer Arten verantwortlich sind, vor der Einwanderung bzw. kurz nach der Einwanderung der jeweiligen Art, kann hingegen eine mehr kausale Erfassung des Phänomens ermöglichen. Denn dadurch können rechtzeitige Prognosen bezüglich des Invasionspotentials von Pflanzen getroffen und gegebenenfalls Management-Maßnahmen durchgeführt werden.

1.1 Begriffserklärung

1.1.1 Indigene und neophytische Arten

Als *Einheimisch* (= indigen bzw. autochthon) gelten alle Pflanzenarten, die nach der Eiszeit ohne Zutun des Menschen einen Naturraum besiedelt haben oder dort neu entstanden sind (z. B. durch Arealausbreitung auf Grund von natürlichen Klimaänderungen). Diese mögen zu Beginn ihres Einwanderungsprozesses noch nicht eingebürgert und zuerst auch unbeständig auftretend gewesen sein.

Gebietsfremde (= allochthone) Arten werden unterschieden in Archaeophyten und Neophyten [neóphytos = neu gepflanzt] (siehe Abb. 2).

Zu den Archaeophyten sind Pflanzen zu zählen, die vor 1492 (Entdeckung der „neuen Welt“ durch Kolumbus) immigriert sind. Dies kann z. B. im Zuge des Beginns von Ackerbau und Viehzucht in der Jungsteinzeit oder durch den Handel der Römer geschehen sein. Alle gebietsfremden Pflanzen, die nach diesem Zeitpunkt (1492) eingewandert sind, werden als Neophyten bezeichnet. Als allgemeiner Oberbegriff, welcher gebietsfremde Tiere (Neozoen), Pflanzen (Neophyten) und Pilze (Neomyceten) zusammenfasst, wurde die Bezeichnung „Neobiota“ festgelegt (BFN 2004, Kowarik 2003).

Bei dem Begriff der Neophyten wird nochmals unterscheiden nach der Art der Einbringung. Diese kann durch anthropogene Veränderungen der Landschaft bedingt sein oder durch unbeabsichtigter Verschleppung von Pflanzen und ihrer Diasporen durch den

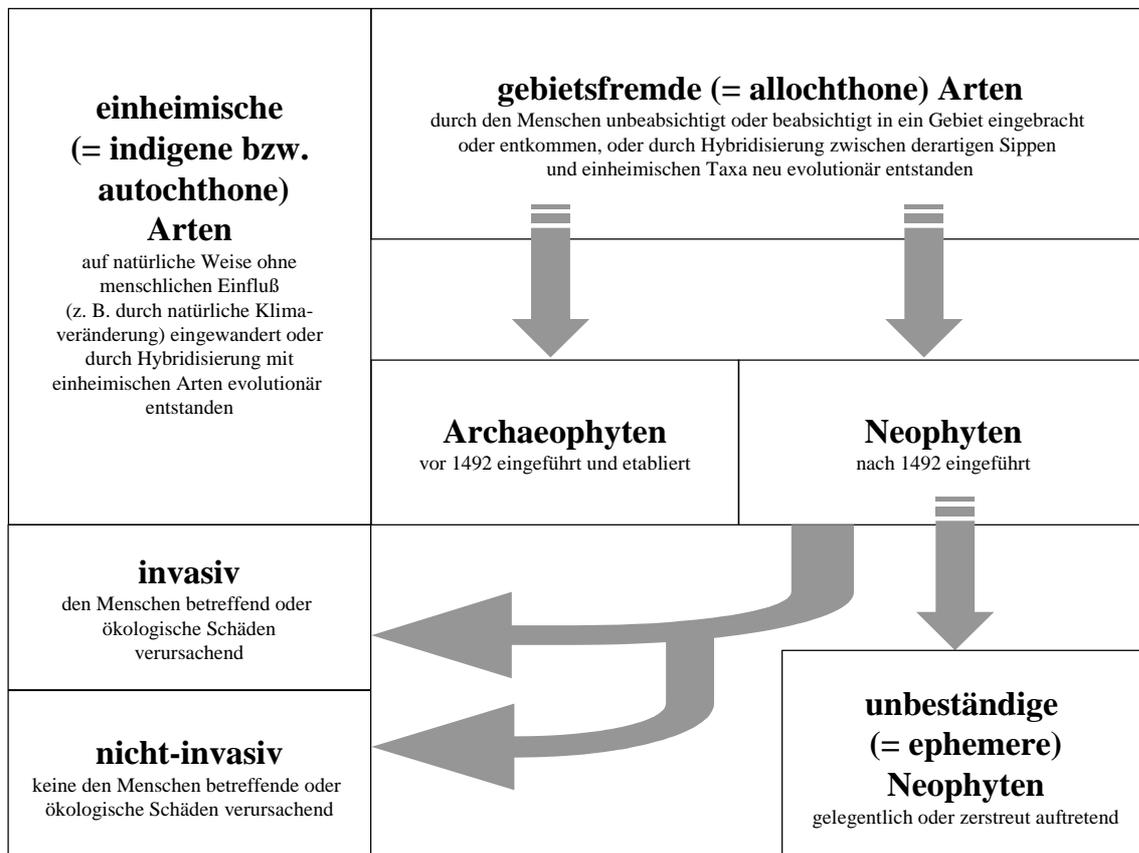


Abb. 2: Schaubild zur Begriffserklärung der Neophyten-Thematik (verändert nach BFN 2005).

Menschen (z. B. Gartenflüchtlinge, Transportbegleiter, Samenverunreinigungen oder Beimischungen von Vogelfutter). Weiter gibt es absichtliche Einführung von Sippen (Nutz- und Zierpflanzen), und schließlich können aus solchen Arten evolutionär (z. B. Hybride einiger *Brassica*-Arten) neue Taxa entstehen (WEBER 1999, SCHRÖDER 2000). Eine Art gilt als eingebürgert bzw. etabliert, wenn sie sich ohne Zutun des Menschen unter natürlichen

Bedingungen über mehrere Generationen und einen längeren Zeitraum vermehren kann. Falls eine Art hingegen nur gelegentlich und zerstreut auftritt wird sie als unbeständig (= ephemer) bezeichnet.

1.1.2 Invasive und nicht-invasive Arten

In globaler Perspektive werden biologische Invasionen, neben der Veränderung von Landnutzungen, Eutrophierung von Habitaten, der globaler Erwärmung und der Steigerung der Treibhausgas-Konzentrationen in der Atmosphäre als die vielleicht zweitgrößte Gefährdung für die biologische Vielfalt angesehen (U.S. CONGRESS 1993, VITOUSEK et al. 1997a, SANDLUND et al. 1999, CHAPIN et al. 2000). Jedes Jahr werden großen Mengen an Geld investiert um invasive Arten zu bekämpfen. In den USA, beispielsweise, verursacht dies Kosten von geschätzten 137 Milliarden US-Dollar pro Jahr (PIMENTEL et al. 2001). In Deutschland wurden für Bekämpfungsmaßnahmen im Jahr 2003 ca. 1,6 Millionen Euro ausgegeben (BFN 2004).

Die Meinungen darüber, wann eine Art als invasiv einzustufen ist, sind jedoch vielfältig. Viele Autoren definieren eine Besiedelung von gebietsfremden Pflanzen als invasiv, wenn es zu einer Schädigung für die Umwelt kommt. Dies wäre, z. B. der Fall, wenn sich eine neophytische Art auf Kosten von heimischen Arten ausbreitet oder es zu Änderungen von Bodenparametern durch die Invasion eines gebietsfremden Taxons kommen würde (DAVIS & THOMPSON 2000). Bei Beschreibungen wie „aggressiv, bedrohlich oder Auslöser für Schäden“ für gebietsfremde Pflanzen liegt zumeist eine menschliche Wertung vor. Die IUCN (INTERNATIONAL UNION FOR THE CONSERVATION OF NATURE, 2000) z. B. schreibt: „Invasive Arten sind nichtheimische Arten, die in natürlichen oder halbnatürlichen Ökosystemen oder Habitaten etabliert sind, Veränderungen verursachen und die heimische Biodiversität bedrohen. Damit wird das Maß der Bedrohung mit menschlichen Werten bestimmt und nicht mit biologisch-wissenschaftlichen.“

Es sollten aber vor einer solchen Wertung objektiv die biologischen Phänomene mit naturwissenschaftlichen Kriterien untersucht und bewertet werden. Man sollte den gesamten Prozess des Invasionsgeschehens von Beginn der Aussaat bis hin zur massenhaften Ausbreitung beobachten. Daraufhin sollte für jede spezifische Situation und Pflanzen-Art immer aufs Neue beurteilt werden, in welcher Weise es zu eventuellen Schäden im ökologischen Gleichgewicht kommen kann. In dieser Studie werden die Begriffe „Invasiv“

bzw. „Invasionen“ als wertneutrale Bezeichnungen von biologischen Prozessen betrachtet und benutzt.

1.1.3 Einwanderungsprozesse

Ein Invasionsprozess kann idealisiert, wie in (Abb. 3) illustriert, folgendermaßen ablaufen: Eine Pflanze aus einem gebietsfremden Habitat wandert meist durch anthropogene Hilfe in ein neues Areal ein. Die ersten Vorkommensorte im Neusiedel-Gebiet sind oft durch

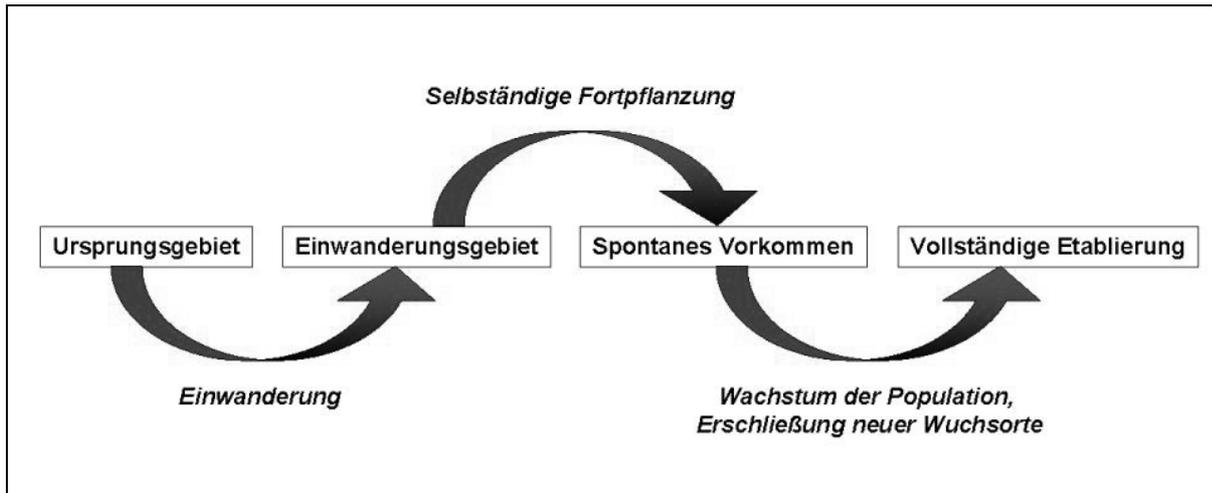


Abb. 3: Idealisiertes Invasionsgeschehen von gebietsfremden Pflanzen (verändert nach HEGER 2000).

den Menschen geprägt bzw. gestört (z. B. Ruderalflächen), und die einwandernde Art findet häufig einen konkurrenzfreien Raum vor. Dort kann es dann im Einwanderungsjahr zur Reproduktion kommen und somit zu weiterer Diasporen-Verfügbarkeit. Falls alle Rahmenbedingungen für die Pflanze stimmen, kommt es im Folgejahr wieder zu einem spontanen Vorkommen der auswärtigen Art im neubesiedelten Areal. Durch weitere Reproduktionen in den Folgejahren kann es bei Vorhandensein von geeigneten Habitatsbedingungen zur vollständigen Etablierung des neuen Taxons kommen. Bei einer endgültigen Etablierung wird der Neophyt sich von seinem neuen Standort aus weiter ausbreiten und so sein Adventiv-Areal ausweiten.

Zum Verbreitungspotential einer einwandernden Spezies gibt es keine Regel oder prognostizierbare Muster. Manchmal kommt es zur sofortigen massenhaften Ausbreitung einer gebietsfremden Art, ein andermal dauert es Jahre bis zur Expansion. Die Etablierung vieler Arten ist durch Latenzphasen (Time-Lags) gekennzeichnet, eine zeitliche Verzögerung des Invasionsablaufes zwischen Einbringung und Ausbreitung (WILLIAMSON 1996).

1.2 Anlass und Umfang der Untersuchungen

Gegenstand der vorliegende Arbeit ist die Ökologie und die Invasionsdynamik verschiedener neophytischer Arten am Rhein bei Düsseldorf. In den letzten Jahren kam es zu einer deutlichen Zunahme nichteinheimischer Arten in den Auen und auf den lückigen Kies- und Sandflächen des Niederrheines. Als Folge davon ist etwa ein Fünftel der Rheinuferflora neophytisch (SCHMITZ & LÖSCH 2005). Für diese Studie wurden Pflanzenfamilien und -gattungen ausgewählt, die mit ihren einheimischen bzw. archaeophytischen, wie auch neophytischen Vertretern in der Weichholz-Auelandschaft und der Flussufervegetation des Rheins vertreten sind. Hierzu wurden fünf Arten (*Impatiens noli-tangere*, *I. parviflora*, *I. glandulifera*, *I. capensis* und *I. balfourii*) aus der Familie der Balsaminaceae (Springkrautgewächse) und drei Arten (*Solanum nigrum*, *S. physalifolium* und *S. sarachoides*) aus der Familie der Solanaceae (Nachtschattengewächse) ausgewählt und experimentell untersucht.

Auch die Veränderung der Biodiversität in der Auenlandschaft des Niederrheines wird in Zusammenhang mit Global Change Effekten gesehen. Der Prozess der Erwärmung scheint zu einer lokal bedeutsamen floristischen Umgestaltung zu führen, welche möglicher Weise auch Auswirkungen auf ökosystemare Umsätze haben kann (LÖSCH et al. 2001, SCHMITZ 2002). Aus diesem Anlass wurde das Einwanderungsverhalten, das Vorkommen und die Ökologie der oben genannten indigenen und neophytischen Arten erforscht. Hierbei sollen auch mögliche Interaktionen zwischen den nichtheimischen Arten und ihrer belebten und unbelebten Umwelt analysiert werden. Untersucht wurden verschiedene Aspekte von Umwelteinflüssen (Temperatur, Wasserversorgung, Bodennährstoffgehalte), die auf die Entwicklung der Arten Einfluss nehmen. Des weiteren wurden Versuche zum Konkurrenzverhalten der untersuchten Pflanzen, zu allelochemischen Prozessen und zur Keimungsbiologie der Arten durchgeführt. Um Produktivität und ökophysiologische Anpassungseigenschaften einschätzen zu können, wurden Blatt-Gaswechsellmessungen und Bestimmungen zum Xylem-Saftfluss durchgeführt sowie sprossinterne O₂-Gasmessungen mit begleitenden morphologisch-anatomischen Untersuchungen. Ergänzt wurden die an Pflanzen in kontrollierter Kultur vorgenommenen Analysen durch vergleichende Messungen an Freilandstandorten in der Urdenbacher Kämpe (Düsseldorf) und durch produktionsbiologische Erhebungen an den dortigen Standorten der bearbeiteten Arten.

Diese Studie wurde im Rahmen des vom **Bundesministerium für Bildung und Forschung** (BMBF) im Jahre 2000 gegründeten **BIOLOG-Programms** (Biodiversität und Global Change) gefördert.

2 Material und Methoden

2.1 Pflanzenmaterial

Für die verwendeten Pflanzennamen wurde die Nomenklatur nach der Standardliste von WISSKIRCHEN & HAEUPLER (1998) benutzt.

2.1.1 Die Arten der Gattung *Impatiens*

Die Gattung *Impatiens* gehört zur Familie Balsaminaceae (Springkrautgewächse). Diese formenreiche Gattung umfasst bis zu 850 Arten (MABBERLY 1987). Die meisten von ihnen sind in Indien und Afrika beheimatet. In den Tropen wächst *Impatiens* vorwiegend im Gebirge zwischen 800 und bis zu 4000 m. Bei den untersuchten Arten handelt es sich um einjährige Kräuter, die die ungünstige Jahreszeit als Samen überdauern (Therophyten). Ihre Früchte bestehen aus einer bei Berührung aufspringenden Samenkapsel. Ausbreitungsökologisch sind diese Sippen Saftdruckstreuer, welche je nach Größe der Pflanze ihre Samen einige Meter weit verteilen können. In dieser Fähigkeit zur Autochorie ist der umgangssprachliche Name (Springkrautgewächse) der Gattung begründet. Es ist ihnen durch diese Samenausbreitung möglich sich rasch auszubreiten. Bei den im Einzelnen untersuchten Arten handelt es sich um das einheimische „Große Springkraut“ (*Impatiens noli-tangere* L.), das



Abb. 4: Ursprüngliches Verbreitungsgebiet der vier intensiv untersuchten *Impatiens*-Arten, links Eurasien & rechts Amerika (verändert nach WILLIAMSON 1996).

„Kleinblütige“ (*I. parviflora* DC.) und das „Indische Springkraut“ (*I. glandulifera* ROLYE), letztere als eingebürgerte, etablierte Neophyten geltend, sowie um das neu einwandernde „Orangeblütige Springkraut“ (*I. capensis* MEERBURGH) sowie als jüngsten Ankömmling „Balfour’s Springkraut“ (*I. balfourii* HOOKER fil.). Die letztgenannte, erstmals vor drei Jahren in Düsseldorf nachgewiesene Art konnte nicht mehr in gleich umfangreicher Weise dem Untersuchungsprogramm unterworfen werden.

***Impatiens noli-tangere* L., Großes Springkraut**, das einjährige „Rühr-mich-nicht-an“ (Abb. 5), ($2n = 20, 40$), erreicht durchschnittlich eine Höhe von 0,6 m – 1,60 m. Der



Abb. 5: Großes Springkraut (*Impatiens noli-tangere* L.).

Der Spross erreicht basal einen Durchmesser von ca. 2 cm, ist durchscheinend grünlich und wird mit zunehmendem Alter der Pflanze hohl. Die 2 - 3 cm großen Blüten verfügen über einen hakig gekrümmten Sporn und stehen in zwei- bis vierblütigen Trauben. Die goldgelben Kronblätter besitzen auf der Innenseite rote Punkte. Die Hauptblütezeit dieser Art fällt in die Monate Juli bis September (HEGI 1975). Die Bestäubung erfolgt zumeist durch Hummeln. *Impatiens noli-tangere* ist wie die anderen hier untersuchten Arten sowohl kleistogam wie auch chasmogam. Die Anzahl der kleistogamen Blüten ist sehr variabel. Der aufrechte Stängel trägt wechselständige gestielte, eiförmig bis breit lanzettliche, grob gezähnte Blätter, die eine Länge von 3 - 12 cm erreichen. Die Fruchtkapseln sind ca. 2 - 3 cm lang und enthalten zwischen einem und neun Samen, die bei Berührung bis zu 2 bis 3 m weit geschleudert werden können. Die Feuchtigkeit, die Beschattung und die Nährstoffe des Standorts beeinflussen hierbei das Aussehen des Phänotyps (HATCHER 2003). Die flachwurzelnende Mullbodenpflanze kommt in ganz Mitteleuropa vor, von der Ebene bis auf eine Höhe von 1300 m und ist in feuchten Laubwäldern anzutreffen. OBERDORFER (1994)

Spross erreicht basal einen Durchmesser von ca. 2 cm, ist durchscheinend grünlich und wird mit zunehmendem Alter der Pflanze hohl. Die 2 - 3 cm großen Blüten verfügen über einen hakig gekrümmten Sporn und stehen in zwei- bis vierblütigen Trauben. Die goldgelben Kronblätter besitzen auf der Innenseite rote Punkte. Die Hauptblütezeit dieser Art fällt in die Monate Juli bis September (HEGI 1975). Die Bestäubung erfolgt zumeist durch Hummeln. *Impatiens noli-tangere* ist wie die anderen hier untersuchten Arten sowohl kleistogam wie auch chasmogam. Die Anzahl der kleistogamen Blüten ist sehr variabel. Der aufrechte Stängel trägt wechselständige gestielte, eiförmig bis breit lanzettliche, grob gezähnte Blätter,

bezeichnet *I. noli-tangere* aus diesem Grund als eurasiatisch-suboceanische Art (vgl. Abb. 4). Die Pflanze bevorzugt frische, mäßig feuchte bis mäßig nasse, nährstoffreiche, mäßig bis schwach saure humose Lehm- oder Tonböden. Auf staunassen oder zu trockenen Böden ist sie hingegen nicht anzutreffen.

Da *I. noli-tangere* vom Habitus kaum von *I. capensis* ohne Blüten zu unterscheiden ist, muss man an sonnigen Standorten zusätzliche Merkmale zur Unterscheidung dieser beiden Arten heranziehen. Die Nodien von *I. noli-tangere* bleiben an sonnenexponierten Standorten hell und die Internodien verfärben sich dunkel, wohingegen sich *I. capensis* entgegengesetzt verhält (dunkle Nodien & helle Internodien, Bilder siehe Anhang).

***Impatiens parviflora* DC.**, das **Kleinblütige Springkraut** (Abb. 6), ($2n = 20, 24, 26$), besitzt bis 1 cm große Blüten mit geradem Sporn und blassgelben bis weißen Kronblättern in vier- bis zehnbliätigen Trauben. Die Hauptblütezeit erstreckt sich von April bis Oktober (HEGI 1975). Ihre Fruchtkapseln tragen zwischen einem und fünf Samen. Die wechselständigen, gesägten Laubblätter der bis zu 1,50 m hohen Pflanze werden 5 - 12 cm groß (TREPL 1984). Die genetische Variabilität ist nach COOMBE (1956) gering. *I. parviflora* kommt in Laub- und Nadelwäldern fast überall in Mitteleuropa vor und ist bis auf Höhen von 760 m eingebürgert. Anfang des 19. Jahrhunderts wurde die Pflanze in Botanischen Gärten ausgesät (z.B. 1837 in Dresden) und breitete sich von diesen Orten als „Gartenflüchtling“ aus. Nun gilt sie als eingebürgerter Neophyt, der durch Aussaat von Wildfutter, durch Holztransporte, durch Fahrzeuge oder durch Verschwemmungen mit Hochwassern weiter verbreitet wird. In weiten Teilen Europas ist sie als eingebürgert anzusehen.



Abb. 6: Kleinblütiges Springkraut (*Impatiens parviflora* DC.).

Als Heimat des Kleinblütigen Springkrautes wird Mittelasien angenommen (Verbreitungskarte Abb. 4 & Abb. 7); über die genaue Herkunft finden sich jedoch

widersprüchliche Angaben. Das vermutete Heimatgebiet Turkestan zeichnet sich durch große Temperaturamplituden und Mitteltemperaturen von unter Minus 5 °C im Winter und über 20 °C im Sommer aus.

In den Laubwäldern Mittelasiens ist *I. parviflora* bis auf Höhen von 2000 m anzutreffen, wobei die Blütezeit von Juni bis August dauert und damit erheblich kürzer als bei

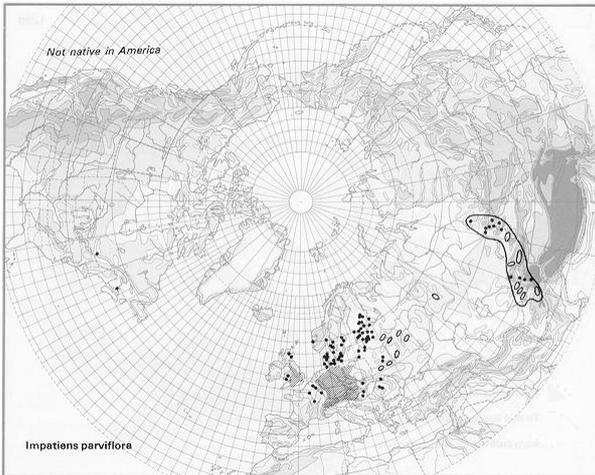


Abb. 7: Verbreitungskarte der Art *Impatiens parviflora* (HULTÉN 1971).

den in Mitteleuropa anzutreffenden Arten ausfällt (TREPL 1984). Der zunehmenden Verbreitung der Pflanze folgte nach einiger Zeit auch die Verbreitung eines bedeutenden Schädlings aus Asien, dem Rostpilz *Puccinia komarowii*, welcher in allen Stadien auf *I. parviflora* parasitiert (DEMUTH 1993). Das kleinblütige Springkraut wächst vorzugsweise auf feuchten bis trocken, nährstoffreichen, humosen, sandigen oder lehmigen Böden und ist häufig an Wegrändern anzutreffen.

***Impatiens glandulifera* ROYLE (= *I. roylei* WALPERS)**, das **Indische** oder **Drüsiges Springkraut**, ($2n = 18, 20$), wird bis zu 2,50 m hoch. Die bis zu 4 cm großen, weiß bis tief



Abb. 8: Indisches Springkraut (*Impatiens glandulifera* ROLYE).

rotvioletten Blüten mit dickem Sporn bilden mit einer Anzahl von zwei bis zu 14 Blüten lange, gestielte Trauben (Abb. 8). Gezähnte, lanzettliche Blätter befinden sich entweder gegenständig oder zu Quirlen am Stängel. Die Hauptblütezeit dauert von Juli bis Oktober (BEERLING & PERRINS 1993). Die Blüten sind selbstbestäubend obwohl sie proterandrisch sind. Die Samen werden durch den Schleudermechanismus der Kapseln, ausgeschleudert dann auf dem Wasserweg oder durch menschliche Hilfe verbreitet (DEMUTH 1993). Die Samen können hierbei von den großen

Pflanzen bis zu sechs Meter weit geschleudert werden. Obwohl *I. glandulifera* bereits 1854 als Gartenpflanze eingeführt und von Imkern als Bienenfutter verwendet wurde, ist die Art erst seit etwa 50 Jahren in Weiden-Auenwäldern vollkommen eingebürgert. Durch die globale Erwärmung ist es ihr zunehmend möglich, sich weiter nordwärts auszubreiten. Zum Zeitpunkt dieser Untersuchung kommt das Drüsige Springkraut in 19 europäischen Staaten vom 30° bis zum 64° N Breite vor. Als Herkunftsgebiet der Art gibt HARTMANN (1995) das westliche Himalajagebirge (Kaschmir-Garhwal) an, wo *I. glandulifera* in Höhenlagen von 1800 bis 3000 m vornehmlich an Bachufern anzutreffen ist (siehe auch Abb. 4). In Großbritannien wird das Indische Springkraut zu den „top twenty“ der invasiven Pflanzen gezählt. *I. glandulifera* wird nur von wenigen phytophagen Insekten besucht (z.B. Blattläuse), ist aber für blütenbestäubende Insekten sehr attraktiv (SCHMITZ 1995; TITZE 2000). Dies könnte dazu führen, dass einheimische Pflanzen weniger von diesen Insekten besucht werden (CHITTKA & SCHÜRKENS 2001).

***Impatiens capensis* MEERBURGH**, das **Orangeblütige Springkraut**, orange-rotes Springkraut (Abb. 9), ($2n = 20$), hat grob gezähnte, ei-längliche Blätter. Die bis knapp 3 cm großen Blüten stehen in zwei- bis vierblütigen Trauben, wobei die Kronblätter orange bis ziegelrot gefärbt sind. Der Sporn ist 5 – 9 mm lang und um 180° gekrümmt. Die Blütezeit erstreckt sich von Mai bis Oktober. Aufgrund des wissenschaftlichen Namens liegt die Vermutung nahe, dass es sich um eine südafrikanische Art handelt. Das ursprüngliche Verbreitungsgebiet (Abb. 4 bzw. Abb. 10) erstreckt sich jedoch über das östliche und mittlere Nordamerika. *I. capensis* besiedelt in Amerika nasse, schattige Standorte in Wäldern, ist am Fuß von Steilhängen und an Flussufern zu finden (STEYERMARK 1975).



Abb. 9: Orangeblütiges Springkraut (*Impatiens capensis* MEERB.).

Die Ausbreitung in Deutschland hatte ihren Ursprung ausgehend vom Botanischen

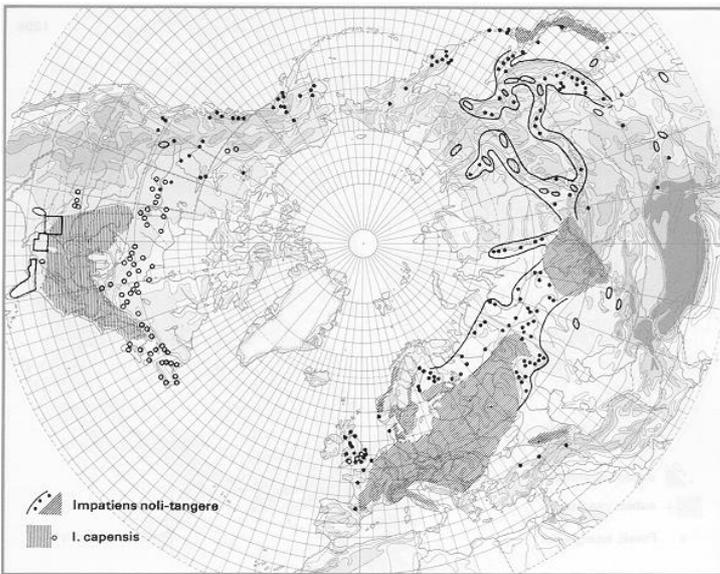


Abb. 10: Verbreitungskarte der Arten *I. noli-tangere* und *I. capensis* (HULTÉN 1971).

Garten in Marburg (LUDWIG, 1994), von wo aus sich Exemplare über die Lahn ausbreiten konnten.

Zudem kam es zu einer weiteren Ausbreitung von Lothringen über die Mosel nach Deutschland. Seit einigen Jahren ist *I. capensis* auch im Niederrhein-Gebiet anzutreffen (SCHMITZ 2003) und breitet sich von dort in Richtung der Niederlande aus. Das erste Auftreten im Untersuchungs-

gebiet Urdenbacher Kämpe (Düsseldorf, Deutschland) wurde von KNEBEL (1999) dokumentiert.

***Impatiens balfourii* HOOKER fil. (= *I. insubrica* BEAUVERD), Balfour's**

Springkraut oder violettblütiges Springkraut

(Abb. 11), ($2n = 14$), hat gezähnte, ovale bis lanzettförmige Blätter, die wechselständig an den Nodien des Sprosses sitzen. Zahlreiche (2 bis 14) Blüten sind in Trauben gruppiert. Jede Blüte erreicht eine Größe von etwa 3 - 4 cm und besitzt einen leicht gebogenen Sporn. Der obere Blütenteil ist weiß, der untere Teil ist rosa bis violett gefärbt (HESS 1976). Die Fruchtkapseln werden 2 cm – 4 cm lang und springen bei Berührung, wie bei den anderen Arten, explosionsartig auf, was eine weite Verbreitung der Samen gewährleistet. Die Pflanze kann eine Höhe von etwa 40 cm - 1 m erreichen. Der erste Blühzeitpunkt liegt zwischen Mai bis Juni, die



Abb. 11: Balfour's Springkraut (*Impatiens balfourii* HOOK.)

Pflanze steht bis Oktober in voller Blüte. Sie bevorzugt natürliche bis anthropogen gestörte Habitats, feuchte bis trockene Standorte mit nährstoffreichen, säurehaltigen bis neutralen Böden in schattigen bis halbschattigen Bereichen. Die ursprünglich aus Indien, Kaschmir und Pakistan (MOORE 1968) stammende Pflanze ist ein Gartenflüchtling und wird in Deutschland als dekorative Gartenpflanze im Handel angeboten. Von Frankreich aus hat sich diese Art vom Botanischen Garten Clemont-Ferrand verbreitet. In Europa tauchte *I. balfourii* weiter in der Schweiz, Italien, Ungarn und seit 1993 auch in Kroatien auf (ILJANIĆ 1994, ČIGIĆ 2003). Seit 2004 ist ein Fundort bei Düsseldorf bekannt. Zur Biologie und Verbreitungsstrategie dieser Art ist in der Literatur noch nicht viel berichtet.

2.1.2 Die Arten der Gattung *Solanum*

Zu der Gattung *Solanum* gehören einjährige und ausdauernde Arten, auch Halbsträucher sowie in den Tropen verbreitet auch kleine Bäume. Die artenreiche Familie der *Solanaceae* umfasst ca. 85 Gattungen mit etwa 2300 Arten, davon sind nur wenige in der mitteleuropäischen Vegetation vertreten, sie stellen aber eine Reihe wichtiger Kulturpflanzen (z.B. Kartoffel, Tomate und Tabak). Das Hauptverbreitungsgebiet der Gattung *Solanum* stellen die Tropen dar, und hierbei besonders Süd- und Mittelamerika (HEGI 1975). Das natürliche Vorkommen der Gattung *Solanum* in unseren Breiten wird vor allem durch ihr Wärmebedürfnis und die Vorliebe für nährstoffreiche Böden limitiert. Bei den untersuchten Arten handelt es um den „Schwarzen Nachtschatten“ als Archaeophyt, den „Argentinischen Nachtschatten“ als eingebürgerter Neophyt und den „Saracho-Nachtschatten“ als neueinwandernde Pflanze.

Solanum nigrum L. ssp. *nigrum*, der **Schwarze Nachtschatten** (Abb. 12) ist ein Therophyt, der eine Höhe von bis zu 80 cm erreicht. Er besitzt dunkelgrüne, wechselständig,



Abb. 12: Schwarzer Nachtschatten (*Solanum nigrum nigrum* L.).

eiförmig zugespitzte Blätter, häufig mit violetter Tönung. Die Pflanze ist im Allgemeinen ausladend beastet. Aus den 8 mm breiten weiß bis weißgelblichen Blüten, die zu drei bis zehn doldig zusammenstehen, werden erst grüne, dann schwarze erbsengroße Beeren. Die Hauptblütezeit von *Solanum nigrum nigrum* erstreckt sich von Juni bis Oktober. Ursprünglich war das Verbreitungsgebiet der Art Europa, Nordafrika und Asien. Heute ist der Schwarze Nachtschatten fast überall in den gemäßigten und heißen Zonen der Erde auf Schutt, wüsten Plätzen, an Wegrändern, Rainen und in Hackkulturen verbreitet (HEGI 1975). Es gibt unterschiedliche Angaben über die Giftigkeit der Schwarzen Nachtschattens. ROTH (1994) schreibt in seinem Giftpflanzenbuch, es bestünde eine Gefährdung für

Kinder beim Genuss von sechs bis zehn unreifen Beeren, andere Autoren berichten lediglich

von Übelkeit nach dem Verzehr oder geben gar keine Wirkungen an. Der Hauptwirkstoff vieler *Solanaceae*en ist das Solanin, ein Alkaloidgemisch, welches in größeren Mengen zu Vergiftungen führen kann.

***Solanum physalifolium* Rusby var. *nitidibaccatum* (Bitt.) Edmonds (=S. *nitidibaccatum* Bitter), der Argentinische Nachtschatten** oder auch Glanzbeeriger



Abb. 13: Argentinischer Nachtschatten (*Solanum physalifolium* Rusby).

Blüten sind weiß, die Blütezeit ist von Juni bis Oktober. Im Reifezustand bleiben die Beeren grün, sind eiförmig und 1,8 - 2,4 mm lang. *S. physalifolium* bevorzugt trockene, meist sandige, nährstoffreiche Standorte in warm-trockener Klimalage. Das Hauptverbreitungsgebiet der Pflanze ist überwiegend Chile und Argentinien (siehe Verbreitungskarte Abb. 14). Durch den Handel mit Samen und Öl-Produkten aus Südamerika wurde diese Pflanze nach Europa eingeschleppt.

Nachtschatten (Abb. 13) kommt, wie der deutsche Name schon nahe legt, aus dem westlichen Südamerika (SEBALD et al. 1996) und ist seit 1880 in Deutschland als Neophyt dokumentiert (JÄGER & WERNER 2002). In einigen Gebieten Deutschlands gilt diese Art als mittlerweile eingebürgert (Rhein-Main Gebiet, Mannheim & Heidelberg). Die Pflanze ist niederliegend bis aufsteigend und wird ca. 40 cm hoch. Der Spross ist leicht drüsig behaart. Die

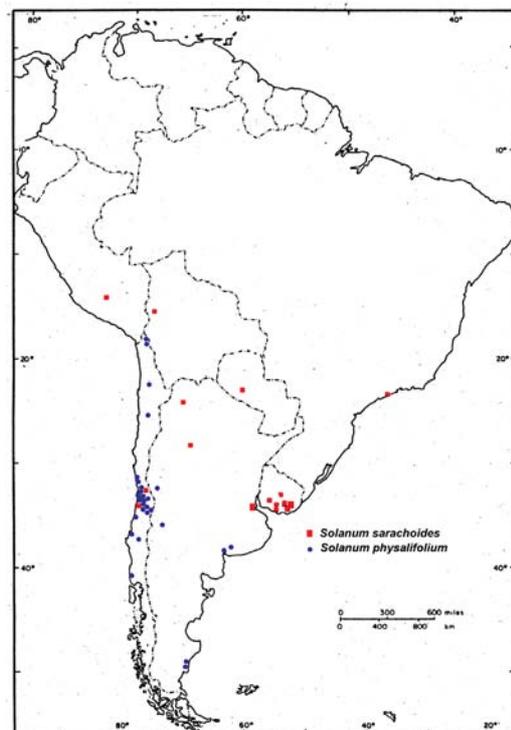


Abb. 14: Verbreitung von *S. physalifolium* und *S. sarachoides* in Südamerika (verändert nach EDMONDS 1986).

***Solanum sarachoides* Sendtn. em. Bitter**, der **Saracho-Nachtschatten** (Abb. 15) wird bis zu 60 cm hoch, kann niederliegend oder aufrechtstehend vorkommen. Im Umfeld der



Abb. 15: Saracho-Nachtschatten (*Solanum sarachoides* Sendtn.).

Pflanze ist ein unangenehmer Geruch wahrnehmbar. Ihre Stängel sind rund und dicht drüsig-klebrig behaart. Bei Berührung wird ein klebriges Sekret abgesondert. Die Blüten sind weiß und die Beeren kugelig, hellgrün und durchscheinend mit ca. 50 bis 75 Samen. Von Juni bis Oktober erstreckt sich die Blütezeit, und wie bei den anderen Arten wird die Fruchtreife zwischen September bis Oktober erreicht. Der ursprüngliche Herkunftsort des Saracho-Nachtschattens ist Südamerika. Hierbei sind die Vorkommen hauptsächlich im östlichen Südamerika angesiedelt, unter anderem in Süd-Brasilien, Chile, Bolivien, Peru und Argentinien (siehe Verbreitungskarte Abb. 14).

Die Pflanze ist bereits seit 1903 in Deutschland bekannt (JÄGER & WERNER 2002) und wurde oft in der näheren Umgebung von Häfen, Mühlen und Ölfabriken gefunden. Dies erklärt sich durch den Import von Flachs und ölhaltigen Samen aus Argentinien in den 20er bis 30er Jahren des 20. Jahrhunderts, mit denen sie vermutlich eingeschleppt wurde. In Deutschland kommt *S. sarachoides* zerstreut in Niedersachsen, Schleswig-Holstein, Baden-Württemberg, Hessen und Nordrhein-Westfalen vor (JÄGER & WERNER 2002). Der Saracho-Nachtschatten ist zu den Ephemerophyten zu zählen. Am Rhein zeigt er Tendenzen zur Einbürgerung (HAEUPLER et al. 2003) und gilt im Neusser Hafen bereits als eingebürgert.

2.2 Methoden

2.2.1 Untersuchung abiotischer Standortfaktoren

2.2.1.1 Meteorologische abiotische Standortfaktoren

Der Lebensraum und somit der Standort der Pflanze werden charakterisiert durch die ökologischen Bedingungen am Wuchsort. Zu diesen Bedingungen gehören das Klima, die abiotischen Faktoren des Bodens und die Organismen, die mit der Pflanze in Koexistenz leben. Das Mikroklima stellt das Klima am Standort dar und kann vom Großklima abweichen.

Von Anfang 2001 bis Ende 2004 wurden die Klimaparameter in unmittelbarer Nähe der Versuchspflanzen von einer Klimastation gemessen. Folgende Faktoren wurden erfasst: Bodentemperatur, Bodenfeuchte, Niederschlag, Lufttemperatur, Luftfeuchte und Strahlung.

Die Globalstrahlung wurde mit Hilfe eines Sternpyranometer nach Dirmhirn (Lambrecht GmbH, Göttingen) gemessen, welches in einer Höhe von 2 m aufgestellt war. Die Messung der Lufttemperatur erfolgte durch einen strahlungsgeschützten Luftfeuchte/Temperaturmesser HMP 35 A (Vaisala, Helsinki, Finnland) in 1,80 m Höhe über dem Erdboden, wodurch der Einfluss der Bodenwärme weitgehend ausgeschlossen wird. Zusätzlich wurde die Lufttemperatur noch von zwei beschatteten Kupfer-Konstantan Thermoelementen (Eigenanfertigung, Metalldrähte: Heraeus, Hanau) in einer Höhe von 1,20 m und 1,35 m gemessen. Diese dienten der Kontrolle und der Ergänzung der Messdaten des Luftfeuchte / Temperaturmessers.

Ein Maß für den Feuchtesättigungsgrad der Luft bei einer bestimmten Temperatur ist die relative Luftfeuchte. Sie ist definiert als der Quotient der absoluten und der maximalen Feuchte der Luft bei einer bestimmten Temperatur und wird in Prozent angegeben. Die relative Luftfeuchte wurde mit dem Luftfeuchte/Temperaturmesser HMP 35 A (Vaisala, Helsinki, Finnland) ermittelt. Die Differenz zwischen maximaler und absoluter Feuchte ist das Sättigungsdefizit der Luft (VPD). Er gibt somit die zur Wasserdampfsättigung der Luft fehlende Menge des Wasserdampfes an. Bei gleicher relativer Luftfeuchte herrschen bei unterschiedlicher Lufttemperatur verschiedene absolute Luftfeuchten und somit auch verschiedene Luftfeuchtedefizite. Als Differenz von Wasserdampfpartialdrücken wird das VPD der Luft in Druckeinheiten gemessen. Das Sättigungsdefizit der Luft wurde nach der Formel 1.0 (STEUBING & FANGMEIER 1992) aus den Daten der relativen Luftfeuchte und der Lufttemperatur berechnet:

(1.0) Sättigungsdefizit der Luft

$$VPD = e_{sat} \cdot \left(1 - \frac{RL}{100}\right)$$

RL : Relative Luftfeuchte

$$e_{sat} = 101,325 \cdot e^{(13,3185 \cdot t - 1,976 \cdot t^2 - 0,6445 \cdot t^3 - 0,1229 \cdot t^4)}$$

$$t = 1 - \left(\frac{T_s}{T_k}\right)$$

T_s : Dampftemperatur bei Standarddruck = 373,15 K

T_k : Lufttemperatur in Kelvin [K]

Die Niederschlagsmenge wurde mit einem Regenschirm vom Typ ARG 100 (Env. Measurements LTD, Herfordshire) gemessen. Alle Mikroklimadaten wurden in 15 Minuten Intervallen von 12-Bit-Squirrel Data-Loggern (Driesen & Kern, Bad Bramstedt) registriert.

2.2.1.2 Edaphische Standortfaktoren**Bodenart**

Die Pflanzen wuchsen je nach Teilversuch in Versuchsbeeten, in Schrägbeeten, Schrägfenster-Rhizotronen oder Kulturtöpfen. Für die Füllung der Rhizotrone und der Versuchsbeete wurde Sand bzw. Gartenerde aus dem Bodenlager des Botanischen Gartens der Universität Düsseldorf verwendet. Bei dem Sand handelt es sich um kalkhaltigen Sand, der vom Rhein stammt. Die Gartenerde ist ein leicht lehmhaltiger Hortisolboden oder Kultosol. Der Hortisol stammt aus jahrelanger Gartenkultur und ist infolge starker Düngung, der Bodenbearbeitung, der intensiven Bewässerung und der dadurch geförderten Bodenorganismen-tätigkeit entstanden. Er ist gegenüber dem Ausgangsboden im Wasser- und Nährstoffbindungsvermögen verbessert worden. Außerdem weist er hohe Nährstoffreserven vor allem in Form von Stickstoff und Phosphor auf. Kultosole sind Böden, die allgemein vom Menschen in irgendeiner Form verändert worden sind, also anthropogene Böden. Quantitative Angaben zu den Eigenschaften des verwendeten Boden- bzw. Sandsubstrates finden sich im Ergebnisteil, Kap. 3.1.3.2 und Kap. 3.1.3.3.

In dieser Arbeit wird vereinfachend nur von „Gartenerde/-boden“ oder „Erde“ gesprochen. Es geht um den Unterschied zwischen humusreichem Gartenboden und mineralischem Sandboden und deren Eigenschaften. Die Körnung des Sandes betrug

zwischen 1 – 2 mm, die Gartenerde war von wesentlich feinerer und dichterem Körnung und besaß lehmige Anteile.

Bodentemperatur

Die Bodentemperatur wurde im Bereich der Klimastation, die nur wenige Meter entfernt vom Versuchsaufbau stand, in 5 cm Bodentiefe von Thermistoren des Typ CM-U-VS-Z, Grant Instruments (Cambridge) LTD, England (EHLERINGER 1989) gemessen. Diese Daten wurden von einem 12-Bit-Squirrel Data-Logger (Driesen & Kern, Bad Bramstedt, Deutschland) in 15 Minuten Abständen aufgezeichnet.

Weiterhin wurde die Bodentemperatur mit Kupfer-Konstantan Thermoelementen (Eigenanfertigung, Metalldrähte: Heraeus, Hanau) gemessen. Bei Studien zu Temperatureffekten auf das Wachstum der Pflanzen wurden Thermoelemente alle 10 cm von der Heizquelle entfernt in einer Bodentiefe von 10 cm installiert. Der Versuchsaufbau solcher Wärmebeete wird im weiteren Verlauf noch im Detail beschrieben.

Bodenfeuchte

Die Bodenfeuchte wurde mittels ThetaProbe-Sonden Typ ML-2x, (Delta-T Device Ltd, Cambridge, England) bestimmt. Diese Sonden (Abb. 16) arbeiten nach dem Prinzip der „Time domain reflectance“ (TDR) und ermitteln die volumetrische Bodenfeuchte über die Veränderung der Dielektrizitätszahl. Hierbei wird ein 100 Mhz Signal erzeugt, das über die Elektrodenanordnung auf das Bodenvolumen innerhalb der drei äußeren Sondenstäbe einwirkt. Es wird die Zeit gemessen, die das Signal braucht, den Boden zu durchdringen. Mit Hilfe der Squirrel Data-Logger 1000 (Driesen & Kern, Bad Bramstedt, Deutschland) wurden die Daten in 30 minütigen Intervallen aufgezeichnet. Die Bodenfeuchte wurde nach der Formel 1.1 der Bedienungsanleitung (Delta-T Device Ltd, Cambridge, England) berechnet:



Abb. 16: Theta-Sonde (TDR)

(1.1) Bodenfeuchte-Berechnung [$\text{m}^3 \text{m}^{-3}$]

$$\theta [\text{m}^3 \text{m}^{-3}] = \frac{[1,1 + 4,44 \cdot V] - a_0}{a_1}$$

V: Voltzahl der Logger-Messung

a_0 : Bodenspezifische kalibrierte Parameter
(1,6 für mineralische Böden; 1,3 für organische Böden)

a_1 : Bodenspezifische kalibrierte Parameter
(8,4 für mineralische Böden; 7,7 für organische Böden)

Bodenazidität

Die Bodenazidität beruht auf dem Gehalt der Böden an gelösten Säuren und Feststoffsäuren, von denen H^+ -Ionen dissoziieren und als H_3O^+ -Ionen in der Bodenlösung auftreten. Die Neigung einer Säure, Protonen abzuspalten, zu dissoziieren, d.h. ihre Säurestärke, wird durch ihre Dissoziationskonstante K_s definiert (negativer Logarithmus pk_s); Der Zahlenwert ist gleich dem pH-Wert, bei dem die Säure zur Hälfte dissoziiert ist.

Die frischen Bodenproben wurden im Labor gesiebt und in 10 g pro Probe eingewogen. Hierauf wurden diese Proben in 50 ml Polyethylenflaschen mit 25 ml Aqua bidest. gegeben und zwei Stunden auf einer Schüttelmaschine durchmischt. Nach einer Sedimentationszeit von 15 - 20 Minuten wurde im Überstand der $\text{pH}_{(\text{H}_2\text{O})}$ -Wert gemessen. Dies erfolgte mit einer Glaselektrode (E50, WTW, Weilheim, Deutschland) und einem elektrischen, digitalen pH-Meter (pH 91, WTW, Weilheim, Deutschland).

Danach wurde zur Messung des $\text{pH}_{(\text{CaCl}_2)}$ -Wertes 250 μl molare CaCl_2 -Lösung zu den Bodenproben gegeben, zwei Stunden geschüttelt und, wie oben beschrieben, erneut gemessen, wobei es durch die Zugabe von CaCl_2 zu einer Ansäuerung der Lösung kommt. Dies geschieht, indem die Calcium-Ionen die an den Kolloidteilchen gebundenen Protonen verdrängen und somit die Bodenlösung damit anreichern. Diese Ansäuerung entspricht in Annäherung dem pH-Wert, welcher sich in der Nähe der Wurzeln ergeben würde.

Bodenelementanalyse

Weitere Bodenanalysen wurde mit einem Atom-Absorptions-Spektrometer (AAS) Analyst 100 (Perkin-Elmer, Überlingen) durchgeführt. Aus den Bodenauszügen wurden hierbei die Elementgehalte von K^+ , Mg^{2+} und Ca^{2+} bestimmt. Darüber hinaus wurden mit dieser Methode die Elementgehalte der einzelnen Pflanzenorgane (Wurzel, Spross, Blatt,

Blüte) analysiert. Die flüssigen Proben wurden in einer Luft-Acetylen-Flamme zerstäubt und erhitzt, so dass die Elemente als atomarer Metaldampf vorliegen. Mit einer Hohlkathodenlampe wird dieser Dampf durchleuchtet, wobei die Kathode das betreffende Element oder eine Legierung davon enthält und das passende Linienspektrum erzeugt.

Die Metallatome absorbieren und schwächen die Strahlung. Die Strahlungsabschwächung ist proportional zur Konzentration des Elementes. Zu diesem Zweck führt man zuvor eine Eichung mit Lösungen bekannter Metallkonzentrationen durch (STEUBING & FANGMEIER 1992).

Kationenaustauschkapazität (KAK)

Das Nährstoffangebot des Bodens wird entscheidend durch Tonminerale beeinflusst. Diese besitzen durch den Ersatz von Zentralionen in der Gitterstruktur des Makromoleküls durch anderswertige Ionen einen permanenten Ladungsüberschuss, welcher durch die Einlagerung von festen oder durch austauschbare Kationen kompensiert wird.

Die Sorption in Böden findet durch elektrostatische Bindungen, die Adsorption durch Abgabe von Kationen an negativ geladene Bodenbestandteile statt. Diese Sorption ist stets mit der Desorption einer äquivalenten Menge anderer Kationen verbunden, die in die Bodenlösung übergehen, d.h. die Kationen sind gegeneinander austauschbar. Alle Kationen, die von einem negativ geladenen Austauscher abgespalten werden können, bilden in ihrer Summe die Kationenaustauschkapazität (KAK) des Bodens. Gewöhnlich ist die KAK bei pH 7-7,5 die potentielle Kationenaustauschkapazität (KAK_{pot}) eines Bodens, da dies der höchste pH-Wert der Böden in humiden Klimaten ist.

Die effektive Kationenaustauschkapazität (KAK_{eff}) ist die KAK, die bei einem bestimmten pH-Wert eines Bodens ermittelt wird. Als austauschbare Basen bezeichnet man die austauschbaren Ionen Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^+ und Na^+ , weil der pH-Wert der Böden häufig mit steigender Kationenmenge am Ionenbelag ansteigt. Jedoch stellen sie selbst keine Basen dar, sondern nur ein Maß für die Basizität des Bodens. Aus diesem Grund werden sie auch M_b -Kationen genannt.

Dagegen reagieren Al^{3+} und Fe^{3+} -Ionen durch Hydrolyse sauer und werden als M_s -Kationen bezeichnet. Die Kationenaustauschkapazität der Böden ergibt sich durch die Art und den Gehalt an Tonmineralen, Humusteilchen und den pH-Wert. Diese Indikatoren variieren in weiten Bereichen.

Elementgehalte des Bodens

Die Elementgehalte werden in mg / kg und in mmol / kg Boden bzw. mg / g Pflanze berechnet, wobei das Gewicht immer das Trockengewicht des Bodens nach Lufttrocknung darstellt (bzw. der Pflanze nach Trocknung bei 105 °C).

(1.2) Elementgehalt [mg / kg Boden]

$$E [\text{mg / kg Boden}] = \frac{\text{Konz.} [\text{ppm}] \cdot F \cdot V [\text{l}] \cdot 1000}{G [\text{g}]}$$

E [mg / kg Boden]: Elementgehalt

Konz. [ppm]: Konzentration der Probe vom AAS ermittelt

F : Faktor der Verdünnung für die Aufschlüsse

V [l]: Volumen der Probe

G [g]: Gewicht der Bodenprobe bzw. Pflanzenprobe

(analoge Berechnung auch für die Elementgehalte von Pflanzenmaterial)

(1.3) Elementgehalt [mmol / kg Boden]

$$E [\text{mmol / kg Boden}] = \frac{E [\text{mg / kg Boden}]}{M}$$

M : Molmasse des Elementes (Ca^{2+} :40,078; Mg^{2+} :24,305; K^+ :39,0983)

Die **effektive Kationenaustauschkapazität** (KAK_{eff}) wird aus der Summe von c_{H^+} , Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^+ und Na^+ in $\text{mmol}_\text{C}/\text{kg}$ errechnet. Zwar standen die Werte für Na^+ nicht zur Verfügung, wodurch der KAK_{eff} -Wertes bzw. KAK_{pot} -Wert nur annäherungsweise errechnet werden konnte. Die Natrium-Werte können jedoch bei den hier verwendeten Kultisol bzw. Rheinsand vernachlässigt werden. Von größerer Bedeutung ist Natrium nur in salzreichen Böden, z.B. in Küstenregionen oder an den Küsten selbst.

Für die KAK_{eff} wurde die KAK_{pot} errechnet, welche den Wert für die Austauschkapazität der Kationen bei einen pH-Wert von 7 - 7,5 darstellt (siehe Formel 1.4). Die KAK_{pot} ergibt sich hierbei auch aus der Summe von Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^+ und Na^+ in $\text{mmol}_\text{C}/\text{kg}$.

(1.4) Potentielle Kationenaustauschkapazität (KAK_{pot})

$$KAK_{pot} [\text{mmol}_c/\text{kg}] = E_{K^+} + (2 \cdot E_{Ca^{2+}}) + (2 \cdot E_{Mg^{2+}}) + E_{Na^+}$$

$E_{(x)}$: Elementgehalt [mmol / kg]

Basensättigungswert

Der Basensättigungs-Wert (BS-Wert) ist der prozentuale Anteil der Summe von austauschbaren Ca^{2+} , Mg^{2+} , Na^+ und K^+ an der Kationenaustauschkapazität und errechnet sich wie folgt:

(1.5) Basensättigungswert (BS-Wert [%])

$$BS [\%] = \frac{E_{Ca} + E_{Mg} + E_{Na} + E_K}{KAK} \cdot 100$$

$E_{(x)}$ [mmol_c/kg]: ausgetauschte Kationen

Die austauschbaren Kationen treten nur im Austausch gegen andere Kationen in die Bodenlösung über, wonach sie von den Pflanzenwurzeln aufgenommen werden können. Der Kationenaustausch greift somit direkt in die Nährstoffversorgung der Pflanzen ein. Darüber hinaus beeinflussen die austauschbaren Kationen wichtige Bodeneigenschaften, wie das Gefüge, den Wasser- und Lufthaushalt, die Bodenreaktion und die biologische Aktivität.

Pflanzenverfügbare Stickstoff des Bodens (Ammonium und Nitrat)

Im Boden ist der pflanzenverfügbare Stickstoff hauptsächlich anorganisch gebunden in Form von Nitrat (NO_3^-) und Ammonium (NH_4^+). Die restlichen Stickstoffanteile liegen ausschließlich organisch gebunden vor. Unter aeroben Bedingungen enthält die Bodenlösung vornehmlich NO_3^- , unter anaeroben meist NH_4^+ . Neben der Zufuhr durch Niederschläge und Düngung spielt die biologische Zufuhr durch Luftstickstoff-fixierende Mikroorganismen eine große Rolle. Eine weitere wichtige N-Quelle ist die N-Mineralisierung (Ammonifizierung bzw. Nitrifizierung) aus organischen Bindungen im Boden. Außerdem kann es zu

Stickstoffverlusten im Boden durch Auswaschung von mineralischen Bodenstickstoff und durch gasförmige N₂-Austritt durch Denitrifikation kommen.

Die Bestimmung des Ammonium-Gehaltes des Bodens erfolgte photometrisch mit dem Analyse-Fertigtest Spectroquant 1.14752.0001 (Firma Merck, Darmstadt). Es wurden 5 g des luftgetrockneten, gesiebten Bodens mit Aqua bidest. und HCl in Polyflaschen suspendiert und alkalisiert. Nach 30-minütigem Schütteln erfolgte eine Zugabe von Kaliumaluminiumsulfat und Filtration der Bodenlösung. Durch eine Zweistufenreaktion mit den Chemikalien des Fertigtests entstand ein Farbkomplex, der bei 690 nm am Spektralphotometer (HP 8452A) gemessen werden konnte.

Photometrisch erfolgte auch die Ermittlung des Nitrat-Gehaltes mit Hilfe des Analyse-Fertigtests Spectroquant 1.14773.0001 (Firma Merk, Darmstadt). Das Testverfahren beruht darauf, dass Nitrat in konzentrierter Schwefelsäure mit Aromaten eine tiefrot gefärbte Nitroverbindung bildet. In der Regel genügt für eine Bestimmung von pflanzenverfügbarem Nitrat im Boden ein wässriger Aufschluss. Dafür wurden 10 g luftgetrocknete und gesiebte Erde mit Aqua bidest. versetzt und geschüttelt. Nach dem Abfiltrieren der Bodenlösung wurden die im Schnelltest vorhanden Reagenzien und Schwefelsäure hinzugegeben und es entstand die rote Nitroverbindung, die am Spektralphotometer (HP 8452A) bei 516 nm gemessen werden konnte. Bei allen Untersuchungen wurden Blindwerte mitgemessen und Eichlösungen aus Stammlösungen angesetzt zur Ermittlung einer Eichgeraden.

(1.6) Ammonium / Nitrat / Phosphat-Gehalt [mg / 100 g Boden TG]

$$E \text{ [mg/100g Boden TG]} = \frac{((\text{Konz.} \cdot \text{Steigung}) - \text{Blind} \cdot \text{Verd.}) \cdot 100}{G}$$

E: Gehalt der Bodenprobe [mg / 100 g Boden TG]

Konz. [ppm]: Konzentration der Messung

Steigung: Wert der Steigung der Eichgeraden

Blind: Messwert des Blindwertes

Verd. [l]: Verdünnung der Probe [l]

G [g]: Einwaage der Probe [g]

Phosphatgehalt des Bodens

In Europa sind die Böden vom Ausgangsmaterial her phosphorarm. Eine Ausnahme bilden lediglich Basaltverwitterungsböden, die im Untersuchungsraum nicht vorkommen. Der

Phosphor in den Kulturböden stammt überwiegend aus der Düngung. Beim Phosphor ist die Verfügbarkeit eng mit der Löslichkeit gekoppelt. Die Löslichkeit des Phosphors ist ein recht komplizierter Vorgang, der von zahlreichen Faktoren beeinflusst wird, wie z.B. von pH-Wert, Redoxpotential, Gehalt an Huminstoffen und organischen Säuren, Tongehalt und der Bodenfeuchte. Phosphat ist wegen seiner geringen Löslichkeit im basischen und im sauren Bereich an vielen Standorten ein Minimumfaktor für Pflanzen.

Der Gehalt des Bodens an pflanzenverfügbarem Phosphat wird mittel eines Calcium-Acetat-Lactat-Auszuges („CAL-Methode“) ermittelt. Bei dieser Methode wird der Phosphor als Phosphorpentoxid (P_2O_5) mit der CAL-Lösung (pH 4,1) aus den Bodenteilchen extrahiert. Nach Anfärben mit Molybdänblau werden die Phosphatgehalte der Extrakte bei einer Wellenlänge von 580 nm photometrisch am Spektralphotometer (HP 8452A) bestimmt und mit der Eichgeraden verglichen. Formel der Umrechnung siehe (1.6).

Pflanzenelementanalyse

Wie bei der Bodenelementanalyse, wurden auch die Elemente des Pflanzenmaterials am Atom-Absorptions-Spektrometer (AAS) Analyst 100 (Perkin-Elmer, Überlingen) analysiert. Aus den Pflanzenauszügen wurden hierbei die Elementgehalte von K^+ , Mg^{2+} und Ca^{2+} bestimmt. Die Kationen wie auch die Phosphate liegen in der Pflanzen überwiegend in Form von Salzen organischer Säuren bzw. organischer Phosphatverbindungen in den Zellen vor. Um diese in eine analysfähige Form zu überführen, muss das organische Material vollständig oxidiert werden. Dies wird durch ein Hitze-Druck-Aufschluß Verfahren mit Salpetersäure erreicht.

(1.7) Elementgehalt [mg / g Pflanze]

$$E [mg / g \text{ Pflanzen TG}] = \frac{Konz.[ppm] \cdot F \cdot V[l]}{G[g]}$$

<i>E</i> :	Elementgehalt [mg / g Pflanze TG]
<i>Konz.</i> [ppm]:	Konzentration der Probe vom AAS ermittelt
<i>F</i> :	Faktor der Verdünnung für die Aufschlüsse
<i>V</i> [l]:	Volumen der Probe
<i>G</i> [g]:	Gewicht der Pflanzenprobe

Phosphatgehalt von Pflanzen

Phosphat ist, wie oben beschrieben, ein Minimumfaktor für die Pflanzen. Es ist schwer löslich und wird im Gegensatz zu Nitrat kaum ausgewaschen. Durch Ausscheidungen von Protonen oder organischen Säuren über die Wurzelhaare wird das Phosphat aus den Bodenpartikeln gelöst. Die Aufnahme in die Pflanze erfolgt dann als H_2PO_4^- . Anders als Nitrat und Sulfat wird der Phosphor in der Pflanze nicht reduziert, sondern nimmt am Stoffwechsel als anorganischer Phosphat (P_i) teil oder wird über Esterbindungen in verschiedenster Form an Kohlenstoffskelette geknüpft.

Der Pflanzengehalt an Phosphor wurde als Phosphorpentoxid (P_2O_5) bestimmt. Hierzu wurden die sauren Pflanzenaufschlüsse der Proben aus dem Hitze-Druck-Aufschluß-Verfahren verwendet. Nach dem Anfärben der Proben mit Molybdänblau wurden die Phosphatgehalte der Extrakte bei einer Wellenlänge von 600 nm am Spektralphotometer HP 8452A photometrisch bestimmt.

(1.8) Phosphatgehalt in Pflanzen [mg / g Pflanzen TG]

$$E \text{ [mg/g Pflanzen TG]} = \frac{((\text{Konz.} \cdot \text{Steigung}) - \text{Blind} \cdot \text{Verd.})}{G}$$

E: Gehalt der Pflanzenprobe [mg / 100 g Pflanze TG]

Konz.[ppm]: Konzentration der Messung

Steigung: Wert der Steigung der Eichgeraden

Blind: Messwert des Blindwertes

Verd. [l]: Verdünnung der Probe [l]

G [g]: Einwaage der Probe [g]

2.2.2 Wurzelsystementwicklung

2.2.2.1 Schrägfenster-Rhizotrone

Um mehr Einblick in den unterirdischen Lebensbereich einer Pflanze zu bekommen, muss man versuchen, diesen einseh- und analysierbar zu machen. Bei den hierbei genutzten

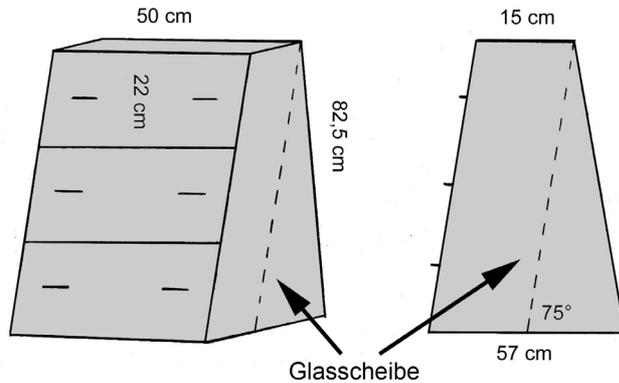


Abb. 17: Schrägfenster-Rhizotron

Schrägfenster-Rhizotrone handelt es sich um eine Weiterentwicklung und Umsetzung des Rhizotrons von Auburn, Alabama (TAYLOR 1969) für einzelne Versuchspflanzen. Diese Versuchsanordnung erlaubt auf nichtdestruktive Weise und unter kontrollierten Bedingungen, das Wurzelwachstum zu untersuchen.

Die 19 genutzten Schrägfenster-Rhizotrone haben die Abmessungen 50 cm x 80 cm x 15 cm (bzw. 57 cm) und verfügen an der Hinterwand über eine um 75° nach Innen geneigte Plexiglasplatte (Abb. 17). Diese ermöglicht die Beobachtung und Messung der an den jeweiligen Scheiben entlang wachsenden Wurzeln. Die Glasplatten wurden weiterhin mit einer schwarzen Folie abgedeckt, um den Wurzeln – außer in den Zeiten der jeweiligen Untersuchungen – ein Wachstum in völliger Dunkelheit zu ermöglichen. Eine zusätzliche, zwischen der Glasscheibe und der Abdeckfolie aufgeklebte durchsichtige Folie gestattete, die Wurzeln zu zeichnen, auszumessen und die Wurzelsystementwicklung zu dokumentieren. Bei den *Solanum*-Arten wurde jeden zweiten Tag das Längen-Wachstum von ausgewählten Wurzeln aufgezeichnet. Aufgrund des unterschiedlichen Wurzelsystems genügte es, die Durchwurzelhäufigkeit der beprobten *Impatiens*-Arten alle 14 Tage zu dokumentieren. Die Frontseite der Schrägfenster-Rhizotrone ist mit drei herausnehmbaren Deckeln versehen, um während des Wachstums Proben entnehmen oder gezielt düngen zu können.

Für die Beobachtungen wurden alle Schrägfenster-Rhizotrone mit magerer Gartenerde oder Rheinsand gefüllt. Für jede Pflanzen-Art wurden zwei Rhizotrone als Reinkulturbete angelegt. Zusätzlich wurden zwei Rhizotrone als Konkurrenzkulturen pro Arten-Kombination beschickt. Die Wurzelbeete wurden alle zur gleichen Zeit mit je sechs Sämlingen bepflanzt. Zur Vermeidung der anderenfalls entstehenden hohen Temperaturen standen 5 cm dicke

Wärmedämmplatten vor allen Wurzelkästen, welche als Konvektions- und Kühlungsrichtungen ein zu starkes Aufheizen verhinderten.

Für die Auswertung wurde der Wurzelzuwachs auf die aufgeklebten durchsichtigen Folien gezeichnet und hieran die Wachstumslängen der beobachteten Pflanzen pro Tag gemessen und notiert. Zur Verbesserung der Vergleichsmöglichkeiten wurde das Wachstum der zwölf Pflanzen zweier gleich aufgebauter Rhizotrone gemittelt. Die Ergebnisse wurden darüber hinaus mit den Programmen Microsoft Excel sowie SigmaPlot 8.0 (Jandel Scientific, USA) errechnet und bearbeitet.

2.2.2.2 Wurzeltrockengewicht

Zum Abschluss der Versuche wurden die Wurzeln von einzelnen Pflanzen abgetrennt, gewaschen, gereinigt und in Polypropylen-Wägedosen gegeben, deren Leergewicht vorher ermittelt und notiert wurde. Danach wurden diese Wurzeln bei 105 °C in einem Trockenschrank mindestens 24 Stunden getrocknet und das Trockengewicht der Wurzelmasse durch erneutes Wiegen und unter Abzug des Gewichts der Wägedose ermittelt. (BÖHM, 1977). Für alle Wägungen wurde eine elektronische Analysenwaage (Sartorius Micro, MC210S) benutzt.

2.2.3 Sprossentwicklung

2.2.3.1 Messung der Sprosslänge

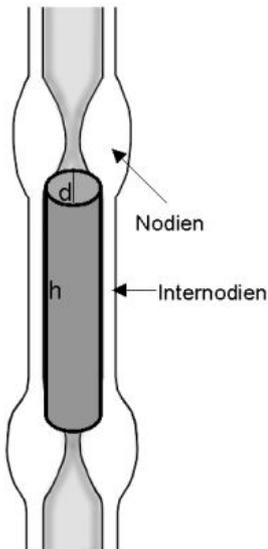
Das Sprossenwachstum der untersuchten Pflanzen wurde alle zwei Wochen mit einem Maßband gemessen und notiert. Diese Messung erfolgte an den Wärme-, Grundwasser-Gradienten-Beeten und den Rhizotron-Versuchen.

2.2.3.2 Sprosstrockengewicht

Bei der Sprosstrockengewichtbestimmung wurde entsprechend der Wurzeltrockengewichtbestimmung vorgegangen. Die Sprosteile wurden abgetrennt, gewaschen, gereinigt und in Wägedosen gegeben, im Trockenschrank bei 105°C ca. 24 Stunden getrocknet und anschließend mit der elektronischen Analysewaage (Sartorius Micro, MC210S) das Trockengewicht ermittelt.

2.2.3.3 Spross-Hohlraum Messung

Die Springkraut-Sprosse werden mit dem Wachstum der Pflanze zunehmend innen hohl. Beobachtungen zeigten bei verschiedenen Bodenfeuchten unterschiedliche



$$V = (d/2)^2 \cdot \pi \cdot h$$

Hohlraumvolumina. Zur Untersuchung der so entstehenden Spross-Aerenchyme an den *Impatiens*-Arten wurden die Stängel nach der Ernte der Pflanzen zur Trockengewichtsbestimmung halbiert und vermessen. Es wurde davon ausgegangen, dass der Hohlraum zwischen den einzelnen Nodien vom Raummaß her ein Zylinder sei (siehe dazu Abb. 18). Der Radius dieses Zylinders und die Länge bzw. Höhe des Internodiums wurde mit einem Maßband ermittelt. Die Ergebnisse wurden mit den Programmen Microsoft Excel sowie SigmaPlot 8.0 (Jandel Scientific, USA) errechnet und bearbeitet.

Abb. 18: Berechnung des Volumens der *Impatiens* Markhöhle.

(1.9) Volumen-Berechnung des Sprosshohlraumes von *Impatiens*-Arten

$$V = \left(\frac{d}{2}\right)^2 \cdot \pi \cdot h$$

V : Volumen des Hohlraum-Zylinders

d : Durchmesser des Umfanges

h : Länge des Aerenchyms

2.2.4 Wärme-Gradienten-Beete

2.2.4.1 Aufbau der Wärmegradienten-Beete für *Impatiens*-Arten

Um die Auswirkungen einer möglichen Temperaturerhöhung, besonders im

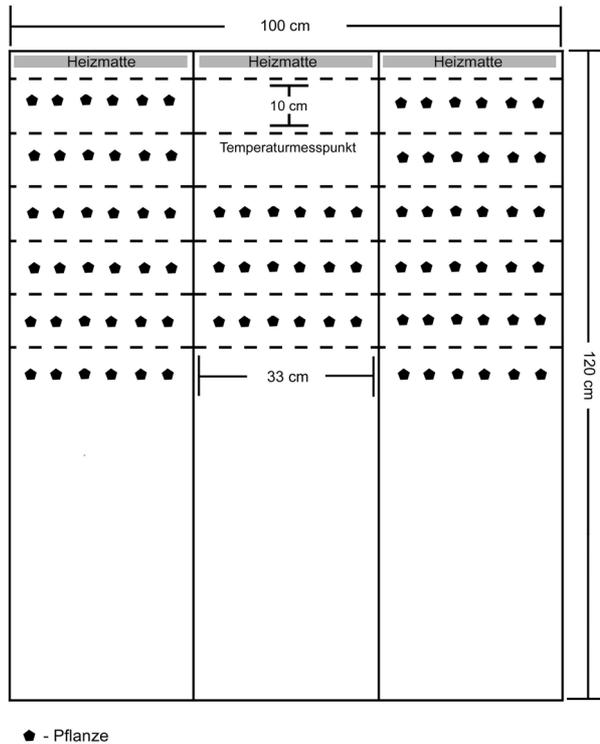


Abb. 19: Wärme-Gradienten-Beet der *Impatiens*-Arten.

ende eines jeden Beetes wurde eine Thermolux Aquarien-Heizmatte mit 30 Watt Leistung senkrecht eingelassen. Diese Heizmatte verursachte einen Wärmegradienten im Erdreich (40 °C – 25 °C – 20 °C). Der Temperaturgradient wurde mittels Thermo-elementen, welche in 10 cm Abständen im Boden steckten, viertelstündlich von einem Squirrel-Data-Logger aufgezeichnet. Zusätzlich zu den Aufzeichnungen des Wärmegradienten wurden die Daten der Bodenfeuchte

Wurzelraum, auf die Biomasse-Entwicklung zu untersuchen, wurden für die beprobten Pflanzensippen drei Wärmegradienten-Beete konstruiert.

Diese Wärmebeete bestehen aus PVC-Wannen mit den Abmessungen 120 cm x 100 cm x 50 cm, welche im Boden versenkt wurden. Diese drei Beete wurden mit magerer Gartenerde befüllt und jedes Beet durch zwei Trennwände in drei Bereiche unterteilt (Abb. 19). Abwechselnd wurden diese Bereiche mit *I. noli-tangere*-, *I. parviflora*- und *I. capensis*-Keimlingen bepflanzt. Am Kopf-



Abb. 20: Freiland-Wärme-Gradientenbeet (installierte Heizmatten auf der rechten Seite des Bildes). In der oberen Reihe wachsen *I. capensis*, in der Mitte *I. parviflora* und in der unteren Reihe *I. noli-tangere*.

der einzelnen Kompartimente mit TDR-Sensoren erfasst. Mit Loggern vom Typ Handylog der Firma Driesen & Kern GmbH (Bad Bramstedt, Deutschland) wurde außerdem die Luft-Außentemperatur innerhalb der Beete dokumentiert und aufgezeichnet.

2.2.4.2 Aufbau der Wärmegradienten-Beete für *Solanum*-Arten

Ähnlich wie unter Kap. 2.2.4.1 beschrieben, wurden auch die Wärmebeete für die *Solanum*-Arten aufgebaut. Diese bestanden aus 6 Kisten mit den Abmessungen 60 cm x 40 cm x 30 cm, an deren Kopfende ebenfalls jeweils eine Thermolux Aquarien-Heizmatte mit 30 Watt Leistung senkrecht in das Bodensubstrat eingebettet wurde (Abb. 21). Das Wuchssubstrat in diesen Behältern bestand aus Rhein-sand. Die Samen der jeweiligen *Solanum*-Arten wurden in ca. 10 cm Abständen in Reihen ausgesät. Für jede Art standen

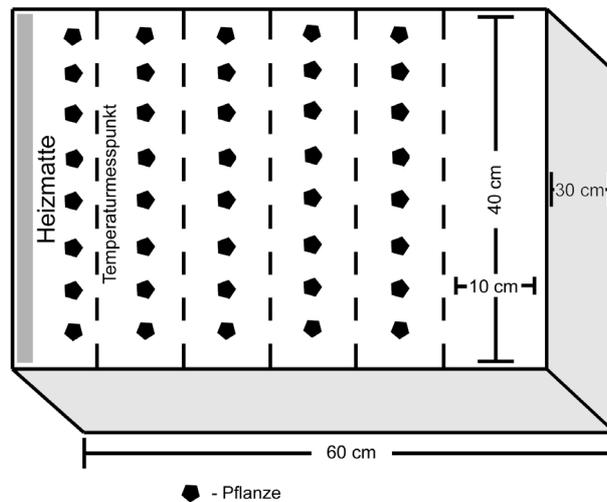


Abb. 21: Wärme-Gradienten-Beet für *Solanum*-Arten



Abb. 22: Wärme-Gradientenbeet von *S. sarachoides* vier Wochen nach der Aussaat.

zwei Kulturbehälter zur Verfügung. Der Temperaturgradient wurde mittels Kupfer-Konstantan-Thermoelementen, welche in 10 cm Abständen im Boden steckten, viertelstündlich von einem Squirrel-Data-Logger aufgezeichnet. Um Außeneinflüsse zu vermindern, wurde die Versuchsanordnung mit 5 cm dicken Wärmedämmplatten geschützt. Zusätzlich zu den Aufzeichnungen des Wärmegradienten wurden die Daten der Bodenfeuchte des Substrats mittels TDR-Sensoren aufgenommen.

2.2.5 Grundwasser-Gradienten-Beet

2.2.5.1 Aufbau der Grundwasser-Gradienten-Beete

Zur Untersuchung der Auswirkungen von Trockenheit bzw. von Staunässe auf die verschiedenen Pflanzen-Arten wurden Wuchsbeete entwickelt, die es ermöglichten, in einem

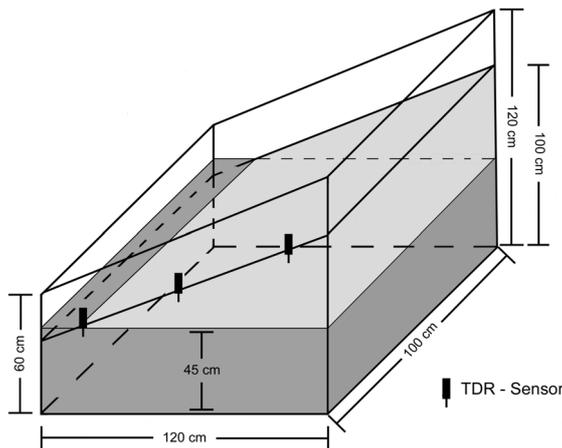


Abb. 23: Aufbauskinne der Grundwasser-Gradienten-Beete nach dem Hohenheimer Modell.

Feuchtegradienten die einzelnen Arten auf dieses Phänomen hin zu untersuchen und ihre Biomasse-Entwicklung zu dokumentieren. Hierbei stand die Konstruktion der Grundwasser-Gradienten-Beete des Hohenheimer Modells (ELLENBERG 1953) Pate. Die Beete bestehen aus PVC-Behältern, mit den Ausmaßen 120 cm x 100 cm x 50 cm und wurden im Boden versenkt. Ferner wurden die Becken mit einer Holzverschalung von 100 cm x 120 cm an der Rückwand und

100 cm x 60 cm an der Vorderseite versehen (Abb. 23). Jeweils zwei dieser Beete wurden mit Rheinsand (*Solanum*-Arten) und zwei mit magerer Gartenerde (*Impatiens*-Arten) mit einer Steigung der Oberfläche von jeweils ca. 45° befüllt. Der untere Teil der Kulturgefäße war kontinuierlich mit Wasser gefüllt, so dass es zu einem Gradienten von Staunässe – Trockenheit kam. Über Bodenfeuchte-Sensoren (TDR) wurde alle 30 Minuten die Feuchtigkeit des Substrats von Squirrel-Data-Loggern aufgezeichnet. Diese TDR-Sensoren waren hierbei im staunassen, mittelfeuchten und trockenen Bereich des Beetes positioniert.

2.2.5.2 Experimentelle Ansätze zum Studium der Staunässe-Verträglichkeit der Pflanzen

Für die vorliegenden Untersuchungen gab es zwei unterschiedliche Ansätze. Einerseits wurde das allgemeine Wachstum auf dem Wassergradienten beobachtet, andererseits sollte die Entwicklung unter Konkurrenz und in Reinkultur der einzelnen Arten dokumentiert werden. Für beide untersuchten Pflanzengattungen wurde ein Beet in Monokultur angepflanzt und ein Beet in Konkurrenzkultur angelegt (Abb. 24). Im Reinkulturbeet wurden die drei zu untersuchenden Arten der jeweiligen Gattung in senkrechten Reihen gepflanzt. Für die

Untersuchungen in den Konkurrenzbeeten wurden die drei zu untersuchenden Pflanzen nacheinander in aufeinander folgenden Reihen eingesetzt. Bei den *Impatiens*-Arten wurden hierfür Sämlinge aus dem Freiland benutzt und auf ein einheitliches Entwicklungsstadium geachtet. Die Kulturcontainer der *Impatiens*-Arten wurden mit Gartenerde aus dem Bodenlager des botanischen Gartens der Universität Düsseldorf gefüllt.

Die *Solanum*-Arten wurden in Reinkultur jeweils in Reihen mit 10 cm Abstand ausgesät, wohingegen im Konkurrenzbeet ca. 400 Samen pro Art durchmischt und auf das gesamte Beet aufgetragen wurden. Die Beete mit den *Solanum*-Arten wurden mit Rheinsand aufgefüllt, der ebenfalls aus dem Bodenlager des Botanischen Gartens stammte.

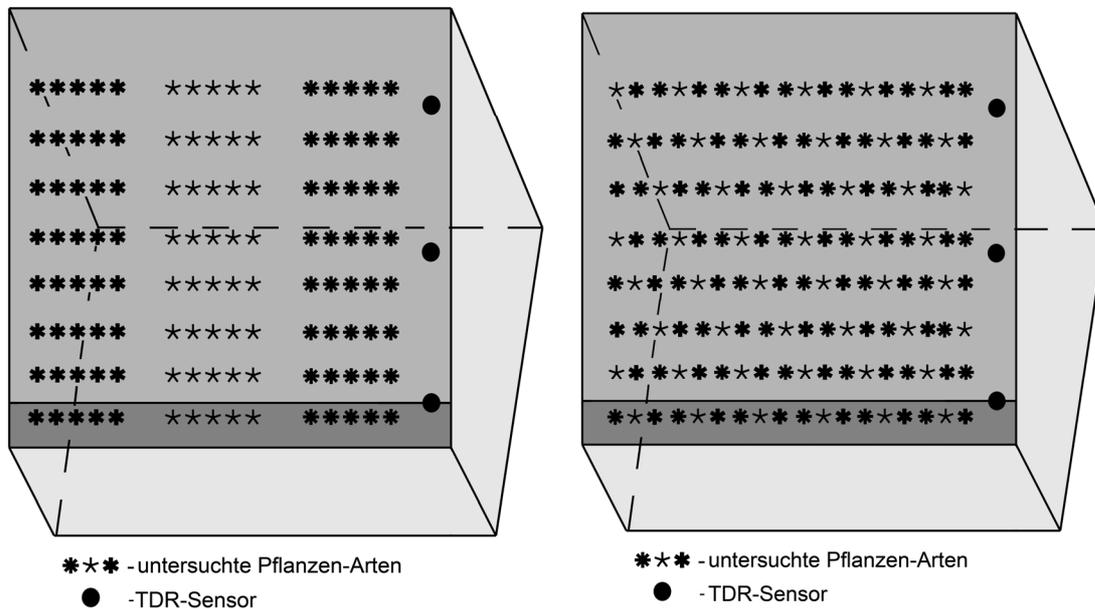


Abb. 24: Bepflanzung der Mono- (links) bzw. Konkurrenzkulturen (rechts) im Grundwasser-Gradientenbeet.

2.2.6 Keimversuche

2.2.6.1 Bestimmung der optimalen Keimtemperatur

Um die möglichen Auswirkungen von Temperaturerhöhungen auf das Keimverhalten der Pflanzen zu analysieren, wurden zwei Apparaturen zur Untersuchung der Keimfähigkeit bei unterschiedlicher Substrattemperatur angefertigt. Die Samen der untersuchten *Solanum*-Arten wurden bei Temperaturen von 15 °C – 30 °C in handelsüblichen Glas-Petrischalen auf Filterpapier angezogen. Zum Erreichen der Substrattemperatur wurden Thermolux Aquarien-Heizmatten (ca. 30 Watt) und Peltier-Elemente verwendet. Die Heizmatten dienten dazu, ein Becken mit feuchtem Sand auf Temperaturen von über 20 °C zu erhitzen. Mit Hilfe eines Thermostats wurde die gewünschte Temperatur gesteuert, die Wärmeübertragung auf die Petrischalen mit den Samen erfolgte über den aufgeheizten Sand.

Die Peltier-Elemente wurden zur Kühlung auf Temperaturen unter 15 °C genutzt. Hierbei wurden die Kühlrippen der Elemente in Becken mit Wasser gestellt, wodurch eine

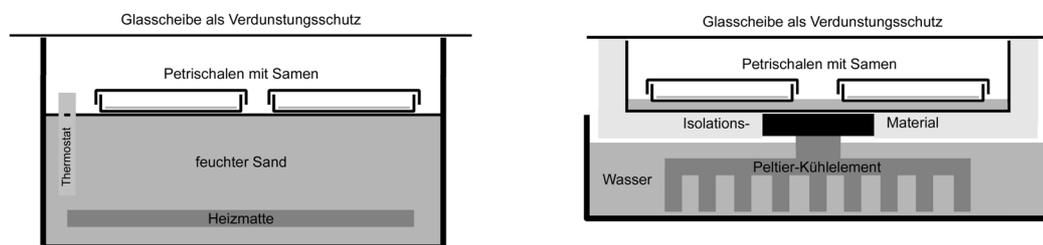


Abb. 25: Temperaturabhängiger Keimversuchsaufbau zur Bestimmung der optimalen Keimtemperatur.

Links Keimbecken für Temperaturen über 20°C und rechts für Temperaturen unter 20°C.

gute Wärmeabfuhr und der angestrebte Kühlungseffekt gewährleistet werden konnte. Das eigentliche Kühlelement und der daraufliegenden Aluminium-Behälter, in dem die Petrischalen standen, wurde mit Styropor-Isolierungsmaterial umhüllt, damit der Kühlverlust an die Umgebung möglichst gering blieb. In jedem Keimbecken wurde täglich die jeweilige Temperatur mit einem Glas-Thermometer gemessen und kontrolliert. Auf die Versuchsansätze wurden weiterhin Glasscheiben als Verdunstungsschutz gelegt. Für jede untersuchte Art wurden pro Temperaturstufe 40 Samen in die Petrischalen gefüllt. Die Keimlinge wurden

taglich ausgezahlt und gekeimte Individuen verworfen. Ferner wurde die Anordnung der Petrischalen auf den Heiz- bzw. Kuhlbecken taglich randomisiert (Abb. 25).

In identischem Aufbau wurden die Keimversuche fur die *Impatiens*-Arten durchgefuhrt. Deren Samen keimten auf den Versuchsanordnungen jedoch gar nicht oder nur schlecht. Aus diesem Grund liegen im Rahmen dieser Untersuchung keine Daten uber die optimalen Keimtemperaturen fur die untersuchten *Impatiens*-Arten vor.

2.2.6.2 Allelopathische Wirkung von Pflanzen-Presssaft

Zur Festzustellung, warum im Fruhjahr hauptsachlich die *Impatiens*-Arten auf den Freiland-Untersuchungsflachen keimten, aber nur sehr wenige mitvergesellschaftete andere Arten, wurden im Labor Experimente zur allelopathischen Wirkung von Pflanzenpresssaften durchgefuhrt. Mitkonkurrenten an einen Standort konnen durch Wurzelausscheidungen bzw. durch Auswaschungen aus Sprossen und Blattern geschadigt werden. (FREY & LOSCH, 1998 & 2004).

Der Versuch beruhte auf einem Standard-Kresse-Auflauftest. Hierfur wurden die Sprosse und Blatter der funf untersuchten *Impatiens*-Arten ausgepresst und der rohe Pflanzenpresssaft aufgefangen. Anschließend wurde das Extrakt grob filtriert. Der Auszug wurde mit Aqua bidest. auf Konzentrationen von 25 %, 50 % und 75 % verdunnt. Fur die 100 % Losung wurde reiner Pflanzenextrakt verwendet. Um die Auswirkungen des osmotische Potentials des Pflanzenpresssaftes auf die Keimungsfahigkeit der Kressesamen auszuschließen, wurde die Blindprobe (Aqua bidest.) mit 1:50 PEG 400 (Polyethylen Glykol (Firma Merck)), auf das ermittelte osmotische Potential der Presssafte eingestellt (HARDEGREE & EMMERICH 1990, MICHEL & KAUFMANN 1973).

Tab. 1: Osmotische Potentiale der unverdunnten *Impatiens*-Pflanzenextrakte und des Polyethylen Glykols (PEG 400) zur Blindwertbestimmung.

Proben	ψ [MPa]
PEG 400 (1:50 verd.)	$1,61 \pm 0,016$
<i>I. glandulifera</i> (Spross)	$1,68 \pm 0,064$
<i>I. glandulifera</i> (Blatter)	$1,57 \pm 0,046$
<i>I. capensis</i> (Spross & Blatter)	$1,66 \pm 0,023$

Die Bestimmung des osmotischen Potentials der Auszuge erfolgte mit einem Wescor HR-33-T Mikrovoltmeter, eingesetzt als Taupunkthygrometer, in Verbindung mit sechs

parallel verwendbaren C-52 Probemesskammern (WESCOR INC., LOGAN, UTAH, USA). Die unterschiedlich konzentrierten Presssäfte (5 ml) wurden auf Filterpapier (11 cm Ø, Macherey-Nagel GmbH, Düren) in Standard-Petrischalen pipetiert. Auf das feuchte Filterpapier wurden je 50 Kressesamen pro Konzentrationsstufe ausgebracht und im Tagesrhythmus des Hell-Dunkel-Wechsels bei Raumtemperatur zum Keimen angeregt. Täglich wurden die Petrischalen ausgezählt; dabei wurden die gekeimten Kressesamen verworfen.

2.2.7 Optisches Messverfahren für Sauerstoff-Konzentrationen

Zur Bestimmung der Sauerstoffkonzentration in den Pflanzengeweben wurde ein optisches Messverfahren eingesetzt. Dieses System (MICROX) der Firma PreSens GmbH (Regensburg, Deutschland) arbeitet mit „Optoden“: Eine Glasfaser dient als Lichtleiter für Anregungslicht und ist mit dem Messgerät und der Sensorspitze verbunden, welche eine fluoreszenzfähige Organometall-Verbindung trägt. Der optische Sensor (Ø ~ 30µm) ist mit seinem Ende in eine Edelstahlkanüle (Ø ~ 0,5 mm, Länge ~ 37 mm) mit einer kleinen Spritze (Ø ~ 7 mm) integriert (Abb. 26).

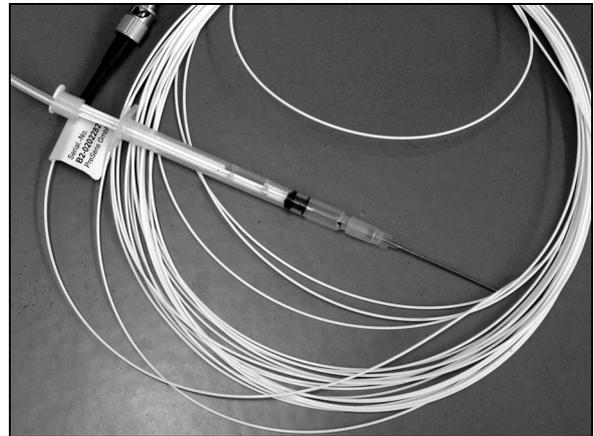


Abb. 26: Optischer Sensor (Mikro-Optode) der Firma PreSens (Regensburg, Deutschland).

Messprinzip (PreSens GmbH, Benutzerhandbuch 2004) ist, dass die Anregungsenergie eines Lichtimpulses durch die Metallorgano-Verbindung auf umgebenden Sauerstoffmoleküle als Triplettmolekül übertragen wird. Hierfür gilt die Stern-Volmer-Gleichung:

(1.10) Stern-Volmer-Gleichung

$$\frac{I}{I_0} = \frac{\tau}{\tau_0} = \frac{1}{(1 + K_{SV} \cdot [O_2])}$$

I/I_0 : Lumineszenzintensität mit / ohne Sauerstoff

τ / τ_0 : Lumineszenzzeiten

K_{SV} : Quenching-Konstante beschreibt die Effektivität

Um Störgrößen, wie Änderungen des pH-Wertes oder die Wechselwirkung mit Ionen zu verhindern, ist der Sensor durch eine Ionen-impermeable Matrix geschützt. Bei der Mikro-Optoden Messung wird kein Sauerstoff verbraucht, wie es bei anderen Sauerstoffmessmethodiken der Fall wäre.

Über unterschiedliche Phasenwinkel des eingestrahnten Lichtes lässt sich die Lumineszenzzeit des Indikators ermitteln. Auf Anregung mit sinusförmig moduliertem Laserlicht kommt es durch die Lumineszenzzeit der Luminophore zu einer Verzögerung des eingestrahnten Signals. Durch die Verzögerung im Messsignal entsteht eine Phasenmodulation. Der Phasenwinkel ändert sich mit der Sauerstoffverfügbarkeit und ist so umgekehrt proportional zur Sauerstoffkonzentration.

Um die Mikro-Optode zu kalibrieren, wird sie in sauerstoffgesättigtes und in sauerstofffreies Wasser gehalten und die sich ergebenden Messwerte für die Phasenwinkel (ϕ_{20} bzw. ϕ_0) festgehalten.

Die Quenching-Konstante (K_{SV}) berechnet sich wie folgt:

(1.11) Quenching-Konstante

$$K_{SV} [\%] = \left(\frac{f}{\left[\frac{\tan(\Phi_{20})}{\tan(\Phi_0)} \right] - 1 + f} - 1 \right) / 100$$

f : Anregungsfrequenz (Typ B2 Sensoren $f = 0,89$ bei 5 KHz)

K_{SV} zeigt eine nahezu lineare Temperaturabhängigkeit, die Temperaturerfassung erfolgte direkt über das MICROX-System. Dafür ist ein Pt-100-Messfühler am Messgerät angeschlossen, der direkt zur Kompensation der Messwerte genutzt wird. Die Berechnung der Sauerstoffkonzentration in Prozent des Sauerstoffgehaltes der Luft bei einer bestimmten Temperatur beschreibt folgende Gleichung:

(1.12) Sauerstoffgehalt der Luft bei einer bestimmten Temperatur

$$[O_2] = \frac{(1 - [\tan(\Phi_m) / \tan(\Phi_0)])}{K_{SV} \cdot [\tan(\Phi_m) / \tan(\Phi_0) - 1 + f]}$$

ϕ_m : gemessener Phasenwinkel

Nach dem Gesetz von Henry lässt sich die Sauerstofflöslichkeit und Sauerstoffsättigung von Wasser berechnen:

(1.13) Gesetz von Henry

$$c(O_2) = p(O_2) \cdot c(H_2O) / (K(O_2))$$

$c(H_2O)$: Anzahl der Wassermoleküle in Mol (55,6 Mol / l)

$p(O_2)$: Partialdruck von Sauerstoff in der Atmosphäre
(21278 Pa)

$K(O_2)$: Löslichkeitskonstante von Sauerstoff in Wasser

Berechnung der Löslichkeitskonstante $K(O_2)$ in Wasser:

(1.14) Löslichkeitskonstante des Wassers $K(O_2)$

$$K(O_2) = 0,0729 \cdot T + 2,694$$

T : Temperatur (°C)

2.2.8 Messverfahren zur Bestimmung des Xylem-Saftflusses

Bei Xylem-Saftfluss Messungen mit Dynagage-Manchetten® (Dynamax Inc., Logan, Texas) ist der methodische Ansatz die sogenannte „steam heat blance“ (SMITH & ALLEN

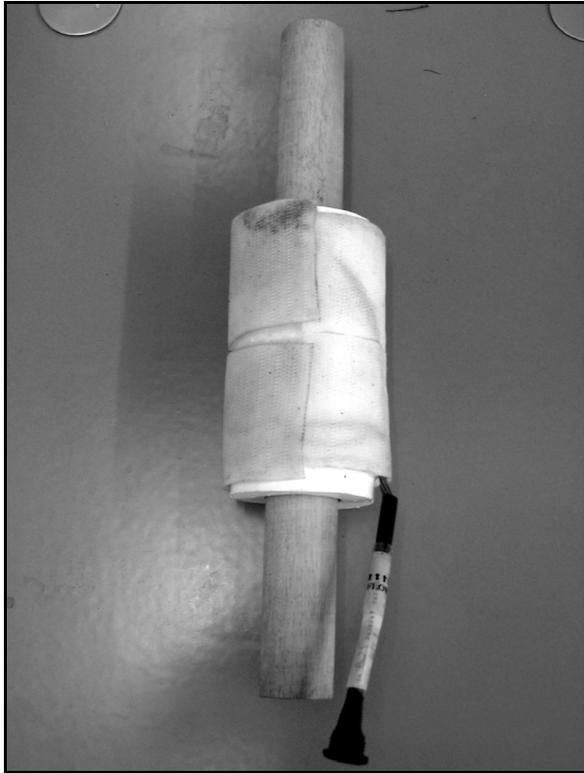


Abb. 27: Dynagage Xylemsaftfluss-Manschette®

1996). Im Gegensatz zu anderen Verfahren zur Messung von Saftflussleitung in Geweben ist diese Methode nicht-invasiv. Die Xylem-Massenflussrate F wird aus der Messung der Wärmeströme bei konstanter Energiezufuhr zur Spross-Oberfläche (P_{in}) errechnet („constant-heat-Methode“), (SAKURATANI 1984, STEINBERG et al. 1990).

Der Saftflusssensor dieses Systems besteht aus einer flexiblen Heizfolie, einer sie umgebenden Kork- und einer Isopren-Schaumstoffisolierung (Abb. 27). In die Korkisolierung sind verschiedene Reihen von miteinander verschalteten Thermoelementen eingebaut. Eine Serie von Thermoelementen befindet sich oberhalb der Heizfolie, an dem Spross anliegend, und ist

paarweise verschaltet mit entsprechenden Thermoelementen unterhalb der Heizfolie. Die Temperaturdifferenz zwischen den beiden Bereichen (ΔT_A [K]) wird gemessen. Eine zweite Serie (ΔT_B [K]) von Thermoelementen hat die gleiche Anordnung, ist jedoch etwas unterhalb der ersten Serie angeordnet. Abschließend ist eine dritte Serie aus Thermoelementen nicht sichtbar in einem Ring zwischen Heizfolie und Korkisolierung angebracht. Mit entsprechenden Sensoren paarweise verschaltet messen sie die radiale Temperaturdifferenz (ΔT_R [K]).

Die über die Folie übertragene Wärme ist abhängig von der gewählten Spannung. Die Leistung P_{in} ergibt sich bei einer vorausgesetzten guten thermischen Isolierung gemäß:

(1.15) Leistung P_{in} [W]

$$P_{in} [\text{W}] = \frac{U^2}{R}$$

P_{in} : Heizleistung [W]

U : Heizspannung [V]

R : manschettenspezifischer Widerstand [Ω]

Es gilt:

$$P_{in} = q_v + q_r + q_f \quad \Leftrightarrow \quad q_f = P_{in} - q_v - q_r$$

q_v : in vertikaler Richtung abgeführte Wärme [W]

q_r : in radialer Richtung abgeführte Wärme [W]

q_f : über den Xylemsaft abgeführte Wärme [W]

Die gesuchte Größe q_f lässt sich ermitteln, indem q_v (Rate des vertikalen Wärmeverlustes, d.h. der diffusiv über den Stamm nach oben und unten abgeführten Wärmemenge) und die radiale Komponente des Wärmeverlustes q_r (die Wärmemenge, die von der Manschette an die Umgebung abgestrahlt wird) ermittelt werden.

(1.16) Rate der vertikal abgeführten Wärme q_v [W]

$$q_v [\text{W}] = A \cdot K_{St} \cdot \frac{\Delta T_B - \Delta T_A}{x}$$

A : Spross-Querschnittsfläche in der Region der Heizfolie [m^2]

x : Abstand der Thermoelementserien A und B zueinander [m]

K_{St} : Wärmeleitfähigkeit des Sprosses

(1.17) Wärmeverlust an die Umgebung q_r [W]

$$q_r [W] = K_{Sh} \cdot \Delta T_R$$

K_{Sh} Wärmeleitfähigkeit der Isolierung [$W K^{-1}$]

ΔT_R : radiale Temperaturdifferenz [K]

Zu Zeitpunkten ohne Saftfluss (im Freiland in der Regel in den frühen Morgenstunden vor Sonnenaufgang) wird der Wert für K_{Sh} ermittelt.

Die Massenflussrate F errechnet sich aus:

(1.18) Massenflussrate F [$g s^{-1}$]

$$F [g s^{-1}] = \frac{P_{in} - K_{St} \cdot A \cdot \frac{\Delta T_B - \Delta T_A}{x} - K_{Sh} \cdot \Delta T_R}{c_x \cdot \frac{\Delta T_B + \Delta T_A}{2}}$$

c_x : spezifische Wärmekapazität des Xylemsaftes

Der Xylemsaft besteht zu mehr als 99 % aus Wasser. Weil dies für alle Sprosse gilt, wird für den c_p Wert der Wärmekapazität der des Wassers eingesetzt ($4,186 J g^{-1} K^{-1}$, VAN BAVEL 1993)

Als Auflage für einen Wetterschutz der Saftfluss-Manschette dienen zwei Schaumstoffsegmente, die ober- und unterhalb des zentralen Sensorsegmentes angebracht wurden. Der Wetterschutz bestand aus einer versteiften Aluminiumfolie. Für die Aufzeichnung der Messwerte wurde ein Flow2®-Loggersystem (Dynamax Inc., Logan, Texas, USA) mit der dazu gehörigen Software benutzt. So konnten die Messdaten sofort in die entsprechenden Flussraten umgerechnet und gespeichert werden.

2.2.9 Porometrische Blattgaswechsellmessungen

2.2.9.1 Freiland-Blattgaswechsellmessungen (Tagesgänge)

Zusätzlich zu den diese Dissertation flankierenden Diplom- (SPIEKERMANN, 2004) bzw. Examensarbeiten (KREMER, 2003), die sich ausschließlich mit den Blattgaswechsellmessungen an den *Solanum*- bzw. *Impatiens*-Arten beschäftigten, wurden Tagesgänge von verschiedenen *Impatiens*-Arten aufgenommen. Diese dienten dazu, zusammen mit den Ergebnissen der genannten Studienabschlussarbeiten durch Detailinformationen zum CO₂-Umsatz die Messungen zum O₂-Gehalt in den Stängeln und zur Xylem-Saftflussrate zu vervollständigen. Die Tagesgänge des Blattgaswechsels von *Impatiens* wurden auf einer unbeschatteten Fläche im Versuchsgarten des Botanischen Institutes der Heinrich-Heine Universität mit zwei LCA-4 Geräten (Analytical Development Company, UK) aufgenommen. Der Versuchszeitraum erstreckte sich von Juli – August 2003, parallel zu den Sauerstoff- bzw. Xylem-Saftfluss-Messungen. Für die Arten *I. noli-tangere*, *I. parviflora* und *I. capensis* wurden je zwei bis drei Tagesgänge aufgenommen. Des weiteren wurde im Jahr 2004 die noch ephemere Art *I. balfourii* untersucht. Dafür wurden solche Pflanzen ausgewählt, deren Blätter ohne mechanische Beanspruchung in die Blattkammer eingespannt werden konnten. Die Blattkammer selbst wurde mit Hilfe eines Stativs fixiert. Um die Kammertemperatur stets auf dem Wert der im Tagesgang wechselnden Umgebungstemperatur zu halten, wurde eine automatische Nachregelsteuerung des Peltier-Elements verwendet, welches die Blattkammer temperierte. Im Rahmen dieser automatischen Nachregelung misst die Kontrolleinheit die Umgebungs- und Kammertemperatur und regelt bei einer entsprechenden Abweichung mit dem Peltier-Element nach. Der Messvorgang begann um ca. 7:00 Uhr und endete gegen 20:30 Uhr. Das Porometer wurde hierbei so eingestellt, dass es alle 10 Minuten einen Messwert auf seiner Memory-Card speicherte.

2.2.9.2 Funktionsweise des Porometers LCA-4

Mit zwei LCA-4 CO₂ / H₂O-Porometern der Firma ADC (Analytical Development Company, UK) wurde der Blattgaswechsel von *I. noli-tangere*, *I. parviflora* und *I. capensis* gemessen. Die beiden Geräte wurden vor der Messung kalibriert und aufeinander abgestimmt.

Beim LCA-4 handelt es sich um ein offenes Messsystem, welches den CO₂-Austausch und die H₂O-Abgabe als Differenz zwischen unbeeinflusster und der von der Messpflanze veränderten Luft erfasst. Der Gaswechsel des beprobten Blattes wird dementsprechend in einem dynamischen Gleichgewichtszustand gemessen, der sich innerhalb weniger Minuten einstellt und sich nur unwesentlich von den Bedingungen der Umgebung unterscheidet, wenn das System mit hinreichend großen Luftmengen durchgespült wird (WILLERT et al. 1995). CO₂- und H₂O-Mengen-Messung erfolgen mittels Infrarotgasanalyse. Diese Messung basiert auf der Strahlungsabsorption der analysierten Dipol-Gase im Infrarotbereich (CO₂: $\lambda = 4$ und $17 \mu\text{m}$; H₂O: $\lambda = 5 - 6.5$ und $20 - 25 \mu\text{m}$). Dabei ist die Abschwächung der Strahlungsintensität über eine definierte Wegstrecke proportional zur Gaskonzentration.

Die Werte für den CO₂-Gaswechsel, die Transpiration und die stomatäre Leitfähigkeit, die in der Auswertung zu finden sind, wurden unter Berücksichtigung der vom LCA-4 gemessenen Parameter von der zugehörigen Software automatisch berechnet (ADC, 1994). Für die bessere Auswertbarkeit der Ergebnisse wurden einhüllende Darstellungen über den Datenpunkten der Tagesgänge gelegt. Die Messwerte der Punktwolken, die unterhalb liegen, wurden durch andere Umweltparameter gegenüber den parameterabhängigen Maximalwerten erniedrigt (siehe Kap.3.3.6).



Abb. 28: LCA-4 Porometer bei Blattgaswechselformen an *I. parviflora*.

- (1.19) Netto-CO₂-Austauschrate (A) [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$]** (entspricht in etwa der (Netto-) Photosyntheserate):

$$A [\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}] = U_s \cdot \Delta C$$

U_s : Luftmassenstrom pro m² Blattfläche

ΔC : Differenz der CO₂-Konzentration

- (1.20) Transpirationsrate (E) [$\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$]:**

$$E [\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}] = U_s \cdot \Delta W$$

ΔW : Differenz der H₂O-Konzentration

- (1.21) Der stomatäre Widerstand (r_s) bzw. die stomatäre Leitfähigkeit (g_s) für Wasserdampf [$\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$]:**

$$g_s [\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}] = \frac{1}{r_s} = \frac{1}{\frac{(W_{leaf} - W_{an})}{\Delta W \cdot U_s} - r_b}$$

W_{leaf} : Sättigungsdampfdruck-Konzentration bei Blatttemperatur

W_{an} : H₂O-Konzentration im Analysegas

ΔW : Differenz der H₂O-Konzentration

U_s : Luftmassenstrom pro m² Blattfläche

r_b : Grenzschichtwiderstand des Wasserdampfs

Alle Berechnungen pro Fläche beziehen sich auf die Projektionsfläche, d.h. die einfache Blattfläche.

2.2.9.3 Messung der Korrelation zwischen Photosyntheserate und Lichtintensität („Lichttreppen“) unter kontrollierte Bedingungen

Um die Veränderung der Photosyntheserate eines Blattes in Reaktion auf verschiedene Strahlungsintensitäten bei kontrollierten Rahmenbedingungen zu dokumentieren, wurden bei *I. balfourii* zusätzlich „Lichttreppen“ gemessen. Für die Erzeugung von abgestuften Strahlungsmengen wurde auf die Blattkammer des LCA-4 Porometers eine Portable Light Unit (PLU-002, ADC, UK) montiert. Die Halogenlampe dieser Einheit sendet Licht im PAR-Bereich bis zu einer Intensität von etwa $1800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ aus. Durch das Einfügen von Glasfiltern mit unterschiedlichen Transmissionsgraden in den Strahlengang lassen sich abgestufte Strahlungsintensitäten hervorrufen. Für die Messung der Dunkelatmung wurde die Kammer mit schwarzer Tonpappe sorgfältig lichtundurchlässig verkleidet.

CO₂-Konzentration und Luftfeuchte wurden bei diesen Untersuchungen nicht reguliert, da sie während der Messung als nahezu konstant angesehen werden konnten. Die Temperatur in der Blattkammer wurde mit Hilfe eines mit dem Messkopf verbundenen Peltier-Elements konstant auf 25 °C gehalten.

Die „Lichttreppe“ wurde an Blättern von recht jungen *I. balfourii*-Pflanzen ermittelt. Bei jeder Lichtstufe wurden 10 Messwerte genommen und die Messergebnisse wurden für die Auswertung gemittelt.

Für die Auswertung der Daten zur Abhängigkeit der Photosyntheserate von veränderten Lichtintensitäten wurde eine Ausgleichsfunktion (WEBB-Funktion) durch die Werte der Lichtkurven gelegt. Mit dieser Funktion nach WEBB et al. (1974) lassen sich auch die Kenngrößen des CO₂-Gaswechsels ermitteln. Die Koeffizienten a, b und c wurden mit der Methode des kleinsten Fehlerquadrates mit dem Statistikprogramm SigmaPlot 8.0 (Jandel Scientific, USA) iterativ bestimmt.

(1.22) WEBB-Funktion Ausgleichsfunktion in der Lichtkurve [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$]:

$$f(u) = a - e^{b(-u)} \cdot c$$

$f(u)$: Netto-CO₂-Austauschrate ~ Photosyntheserate

u : PPFID [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$]

a : max. Photosyntheserate bei Lichtsättigung (A_{max})

b : pflanzenspezifische Konstante

c : pflanzenspezifische Konstante

(1.23) **Dunkelatmung (R_D) [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$]:**

$$R_D = a - c$$

(1.24) **Lichtsättigungswert (I_S) = PPFD bei 90 % der max. Photosyntheseleistung [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$]:**

$$I_S = \ln\left(0.1 \cdot \frac{a}{c}\right) \cdot \left(\frac{-1}{b}\right)$$

(1.25) **Lichtkompensationspunkt [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$]:**

$$I_C = \ln\left(\frac{a}{c}\right) \cdot \left(\frac{-1}{b}\right)$$

(1.26) **Quantenertrag (Steigung der Lichtkurve im Lichtkompensationspunkt) [mol mol^{-1}]:**

$$\Phi_{CO_2} = e^{b \cdot (-I_C)} \cdot c \cdot b$$

3 Ergebnisse

3.1 Standortbeschreibung

3.1.1 Lage des Versuchsgelände, Makro und Mikroklima

Das Gelände, auf dem die Freilanduntersuchungen zur Ökophysiologie der Versuchspflanzen vorgenommen wurden, liegt als Versuchsgarten der botanischen und pharmazeutischen Institute auf dem Campus der Universität Düsseldorf (51°11'N, 6°48'E, 38m ü. NN). Es herrscht in der Region ein typisch subatlantisches, warm gemäßigtes Regenklima, das durch seine Ausgeglichenheit - milde Winter und mäßig warme Sommer -, lange Vegetationszeit und ausreichende Niederschläge gekennzeichnet ist. Die jährliche Niederschlagsmenge des niederrheinischen Tieflandes beträgt im Durchschnitt etwa 700 bis 750 mm pro Jahr. Bei der Niederschlagsverteilung liegt in Nordrhein-Westfalen der Sommerregentyp vor, d.h. der Hauptteil der Niederschläge fällt im Sommer an, wenn in Verbindung mit stärkerer Sonneneinstrahlung Schauer und Gewitter auftreten. Die winterlichen Maxima der Niederschlagshöhen sind deutlich niedriger als die Maxima im Sommer, außerdem gibt es große Schwankungen der monatlichen Niederschlagshöhen im Jahresgang. Während ausgedehnter Trockenperioden bekamen die Pflanzen so, je nach Bedarf und Versuchsziel zum Teil Zusatzbewässerung. Die langjährigen Jahresmitteltemperaturen liegen zwischen 9 °C und 10 °C.

3.1.2 Mikroklima auf der Versuchsfläche in den Jahren 2001 - 2003

Die folgenden Abbildungen (Abb. 29 – Abb. 31) zeigen für die Jahre 2001 – 2003, in denen die Messungen hauptsächlich durchgeführt wurden, die Tagessummen der Globalstrahlung, die Tagesmittel und die Extrema der Lufttemperatur, die Tagesmaxima des VPD der Luft (hierbei nur Hellphase berücksichtigt, bei Globalstrahlung $\geq 5 \text{ Wm}^{-2}$) und die Tagessummen des Niederschlages in diesem Zeitraum. Auf einzelne Aspekte dieser Abbildungen wird im folgenden Abschnitt näher eingegangen. Die Tabelle (Tab. 2) gibt vorab eine Übersicht der Parameter über den gesamten Messzeitraum (Apr. – Okt.) wieder.

3.1.2.1 Klima auf der Freilandversuchsfläche 2001

Die aus den Messdaten berechnete Jahresmitteltemperatur lag im Jahr 2001 bei $11,6\text{ °C}$ (Tab. 2). Mittelwerte unter den Gefrierpunkt traten an je 8 Tagen in der ersten und

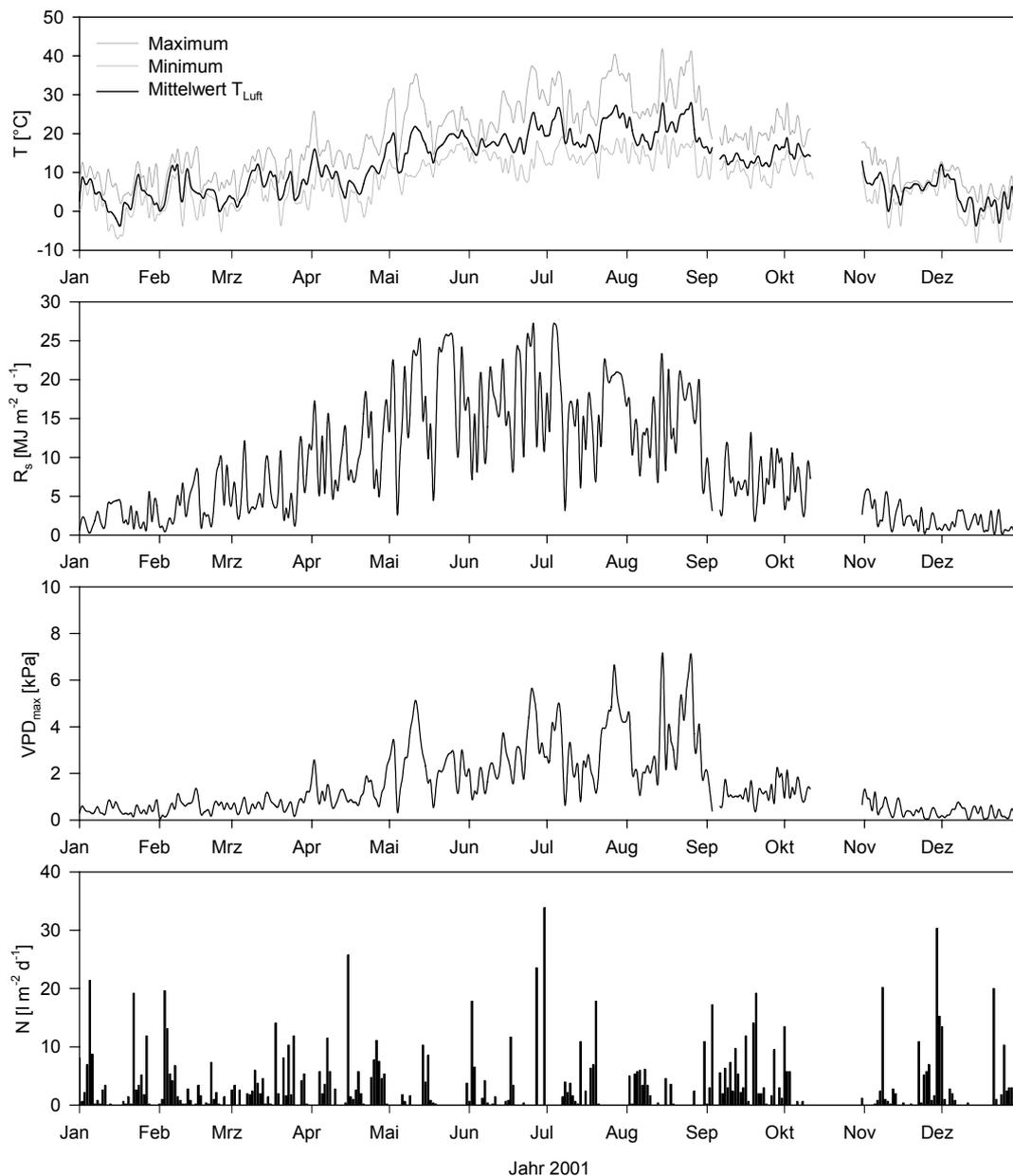


Abb. 29: Tagesmittelwerte (-minima, -maxima) der Lufttemperatur (T), Globalstrahlungssumme (R_s), Tageshöchstwerte des Wassersättigungsdefizits der Luft (VPD) sowie die tägliche Niederschlagsmenge (N), gemessen an der Klimastation auf der Versuchsfläche im Jahr 2001.

zweiten Jahreshälfte auf (Abb. 29). Diese lagen im Januar und im Dezember. Der niedrigste Wert wurde am 14. Dezember mit $-7,2\text{ °C}$ gemessen. Das erste Frostereignis in der untersuchten Vegetationsperiode trat am 14. April auf. Die höchsten Tagesmitteltemperaturen

wurden im Juli und August mit je 21,1 °C verzeichnet (Tab. 2). Am 26. August wurde mit 40,9 °C das Jahresmaximum der Temperatur gemessen. Der Wert fällt in eine etwa zweiwöchige Hochdruck-Wetterlage, in der auch das höchste VPD (26. Aug.: 6,92 kPa) gemessen wurde. In diesem Zeitraum wurden allerdings nicht die höchsten Strahlungssummen registriert; diese wurden am 4. Jul. mit 27,18 MJ m⁻² aufgezeichnet. Im Jahr 2001 wurden die höchsten Niederschlagssummen der drei Jahre gemessen (967,63 l m⁻²).

3.1.2.2 Klima auf der Freilandversuchsfläche 2002

Im Gegensatz zum Vorjahr waren die Temperatur- und Feuchtigkeitsregime im Jahr 2002 gleichförmiger (Abb. 30). Infolge eines Logger-Ausfalls vom 21. Februar – 8. März, stehen für diesen Zeitraum keine Daten zur Verfügung. Die Jahresmitteltemperatur, die aus den vorliegenden Daten errechnet wurde, lag bei 12,3 °C (Tab. 2). Temperaturen unter dem Gefrierpunkt traten im Mittel an 12 Tagen in der ersten und zweiten Jahreshälfte auf. Am 11. Dezember war der kälteste Tag im Jahr 2002 mit –8,8 °C. In der Untersuchungsperiode traten die erste Frostereignisse am 7. und 8. April auf. Die höchsten Tages-Mitteltemperaturen wurden im Juni, Juli und August mit um die 20 °C aufgezeichnet (Tab. 2). Die Maximaltemperaturen wurden am 18. Juni mit 40,4 °C und am 29. Juli mit 39,9 °C notiert. Im Jahr zuvor war es mit 40,9 °C ähnlich heiß, dies aber erst zum 15. August. In die Zeit der Höchsttemperaturen von 2002 fällt auch das höchste Wasserdefizit der Luft mit 5,97 kPa am 29. Juli. Die höchste Strahlungssumme wurde bereits am 1. Juni mit 27,3 MJ m⁻² gemessen. Im Vergleich zum Jahr 2001 lag die Gesamtstrahlungssumme 2002 (Tab. 2) knapp unter der Summe vom vorherigen Jahr. Die Niederschläge waren wie im Jahr 2001 über das ganze Jahr regelmäßig verteilt. Die Niederschlagssumme für das Jahr 2002 lag bei 951,9 l m⁻² und somit leicht unter der Niederschlagsrate von 2001.

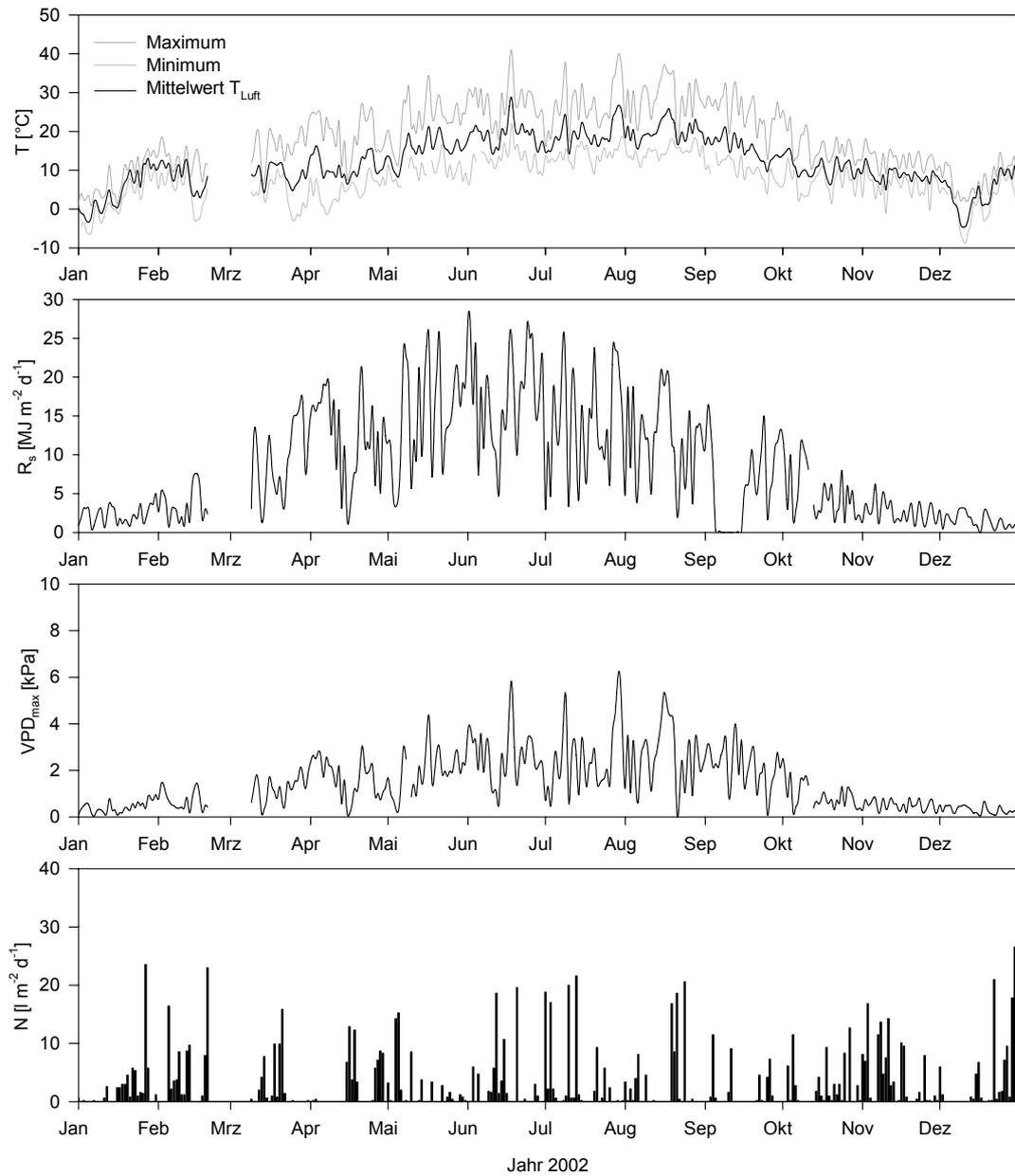


Abb. 30: Tagesmittelwerte (-minima, -maxima) der Lufttemperatur (T), Globalstrahlungssumme (R_g), Tageshöchstwerte des Wassersättigungsdefizits der Luft (VPD) sowie die tägliche Niederschlagsmenge (N), gemessen an der Klimastation auf der Versuchsfläche im Jahr 2002.

3.1.2.3 Klima auf der Freilandversuchsfläche 2003

Das Jahr 2003 war nicht deutlich wärmer als 2002; beide Jahre waren aber im Jahresmittel wärmer als das Jahr 2001. Die Monatsmitteltemperaturen im Juni bis August

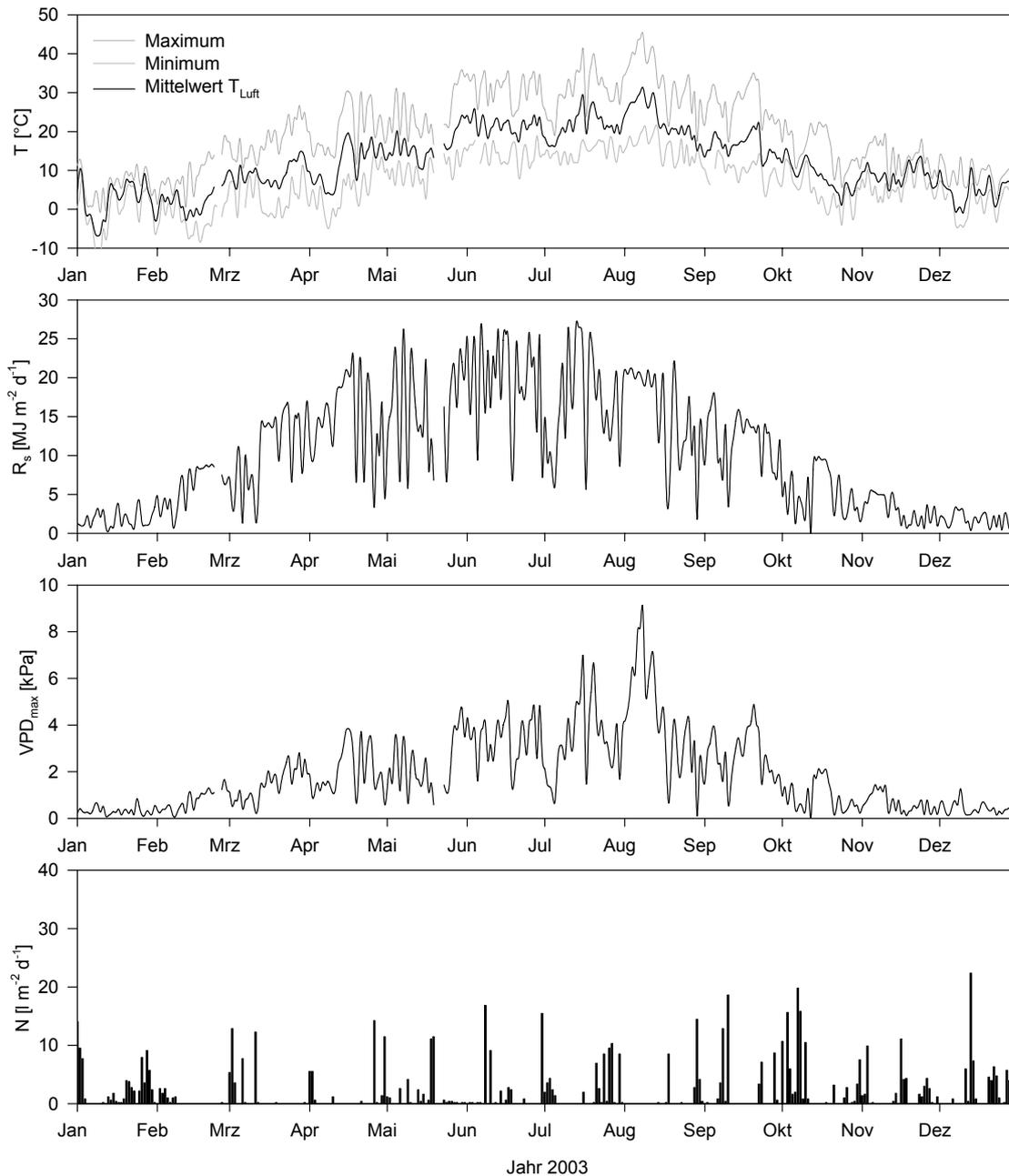


Abb. 31: Tagesmittelwerte (-minima, -maxima) der Lufttemperatur (T), Globalstrahlungssumme (R_s), Tageshöchstwerte des Wassersättigungsdefizits der Luft (VPD) sowie die tägliche Niederschlagsmenge (N), gemessen an der Klimastation auf der Versuchsfläche im Jahr 2003.

lagen mit 21,6 $^{\circ}\text{C}$, 21,5 $^{\circ}\text{C}$ bzw. 23,2 $^{\circ}\text{C}$ auf einem vergleichbaren Niveau mit den beiden Vorjahren. Es fällt auf, dass der Juni um gut 2 – 3 Grad wärmer war als in den Jahren 2001 oder 2002. Von Anfang Juni bis Mitte August traten trocken-warme Phasen auf, mit

Tageshöchsttemperaturen von etwa 30 °C bis über 40 °C. Auch die VPD-Maxima von 4 bis 8 kPa lagen in dieser Zeit und es fiel wenig Niederschlag in dieser Periode. Die Jahreshöchstwerte der Temperatur und des VPD wurden am 8. August mit 45,3 °C und 9,01 kPa gemessen. Bemerkenswert war, dass es 2003 auch im Mai eine durchgehende Warmphase mit Maximal-Temperaturen um 30 °C gab. Temperaturen unter dem Gefrierpunkt traten im Mittel an 19 Tagen im Januar, Februar und Dezember auf. Die tiefste Temperatur wurde am 10. Januar mit –11,6 °C aufgezeichnet. Im Gegensatz zu den anderen beiden Untersuchungszeiträumen hatte so das Jahr 2003 einen sehr heißen und trocken Sommer, aber in der Wintersaison auch sehr viele Tage mit Temperaturen unter dem Gefrierpunkt. Es kam gegenüber den Vorjahren zu einem leichten Anstieg der Globalstrahlungssumme im Jahr auf 3690,48 MJ m⁻² und einer sehr geringen Niederschlagssumme von 634,6 l m⁻², etwa einem Drittel weniger als in den vorherigen Jahren.

Tab. 2: Mittelwerte der Lufttemperatur (T), des Wassersättigungsdefizits der Luft (VPD) sowie die Summe der Globalstrahlung (R_s) und des Niederschlages der Klimastation auf den Versuchsflächen. Aufgeführt sind die Werte für das Gesamtjahr sowie für die Monate der Vegetationsperiode.

Jahr / Monat	T [°C]	R_s [MJ m ² d ⁻¹]	Niederschlag [l m ² d ⁻¹]	VPD [kPa]
2001	11,6	Σ 3117,01	Σ 967,6	0,57
Apr	9,6	10,6	3,70	0,45
Mai	17,4	21,1	1,10	1,20
Jun	18,3	16,9	1,03	3,60
Jul	21,1	16,7	1,90	1,27
Aug	21,1	14,5	1,90	1,23
Sep	13,8	7,1	4,90	0,33
Okt	14,2	5,3	1,30	0,44
2002	12,3	Σ 2974,43	Σ 951,9	0,53
Apr	11,0	12,4	2,30	0,63
Mai	15,5	14,9	1,90	0,72
Jun	19,4	17,7	2,60	1,06
Jul	19,2	14,0	3,50	0,90
Aug	20,1	12,0	2,80	0,83
Sep	15,7	5,8	1,40	0,64
Okt	10,6	5,2	2,30	0,30
2003	12,2	Σ 3690,48	Σ 634,6	0,69
Apr	11,6	14,6	1,40	0,81
Mai	16,2	16,1	1,40	0,85
Jun	21,6	19,8	1,70	1,29
Jul	21,5	16,9	2,00	1,32
Aug	23,2	15,7	1,00	1,66
Sep	16,4	12,0	2,00	0,81
Okt	8,6	5,5	3,40	0,27

3.1.3 Edaphische abiotische Standortfaktoren der Versuchsfläche

3.1.3.1 Bodentemperatur

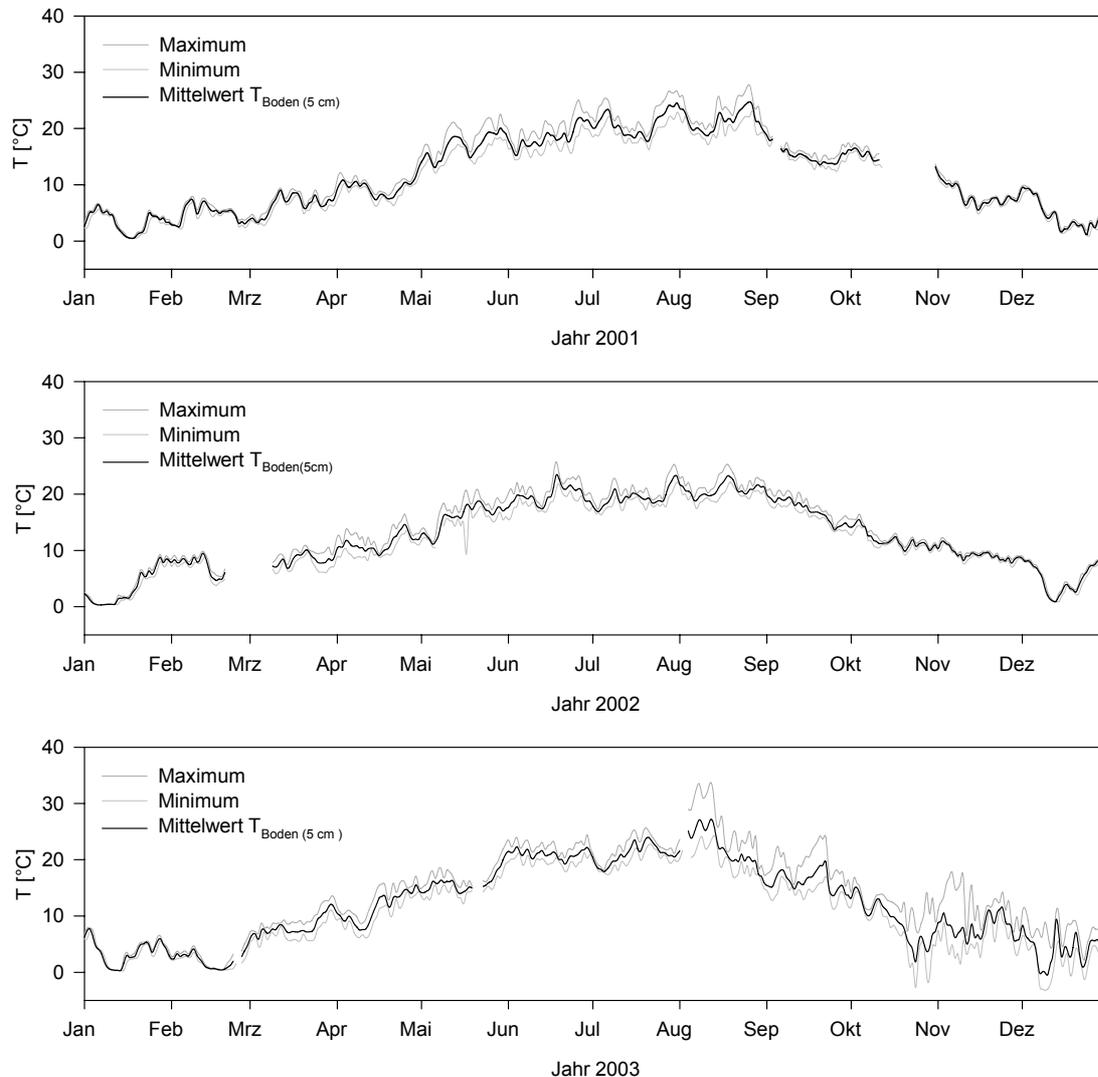


Abb. 32: Tagesmittelwerte (-minima, -maxima) der Temperatur des Bodens in 5 cm Tiefe in den Jahren von 2001-2003, gemessen an der Klimastation auf den Versuchsflächen.

Die Abb. 32 zeigt die für die untersuchten Zeiträume 2001 – 2003 gemessenen Bodentemperaturen in 5 cm Tiefe. Auf die Bodentemperaturen bei den einzelnen Versuche wird im Detail in der Erklärung der jeweiligen Untersuchung näher eingegangen. Wie üblich waren die diurnalen Schwankungen sowie die minimalen und maximalen Temperaturen im Boden nicht so extrem, wie die Schwankungen der Lufttemperatur. Dies lässt sich durch die höhere Wärmespeicherkapazität des Bodens im Vergleich zu der der Luft erklären. Sowohl die

Wärmeaufnahme, wie auch die Wärmeabgabe benötigen einen längeren Zeitraum. Ansonsten zeigen die Muster der Bodentemperatur-Diagramme annähernd den Verlauf wie bei den Lufttemperaturen. Die plötzlich zunehmenden Minima- und Maxima-Werte nach einem Loggerausfall Anfang August 2003 beruhen auf einer Beschädigung der Thermoelemente und stellen so Artefakte dar.

3.1.3.2 pH-Wert des Bodens

Für die Versuche wurde Sandboden bzw. Gartenerde zur Füllung der Rhizotrone, Wärme- und Grundwasserbeete benutzt. Der $\text{pH}_{(\text{CaCl}_2)}$ -Wert der Gartenerde lag bei Werten von 7,1. Diese Werte liegen im neutralen bis schwach alkalischen Bereich. Der $\text{pH}_{(\text{CaCl}_2)}$ -Wert des verwendeten Sandbodens lag bei ca. 7,5 und war somit leicht alkalischer als der Wert der Gartenerde. Eigentlich sollte der pH-Wert eines Sandbodens unterhalb des pH-Wertes von Gartenboden liegen. In diesem konkreten Fall handelt es sich aber um Sand aus der Nähe des Rheins, welcher sehr kalkhaltig ist, wodurch sich diese Werte erklären lassen. Durch diesen Kalkanteil zeigt der Sandboden einem pH-Wert jenseits neutralen Bereichs.

3.1.3.3 Bodenanalyse der verwendeten Substrate

Elementgehalte

In dem Diagramm Abb. 33 sind im Vergleich die Elementgehalte an K^+ , Mg^{2+} und

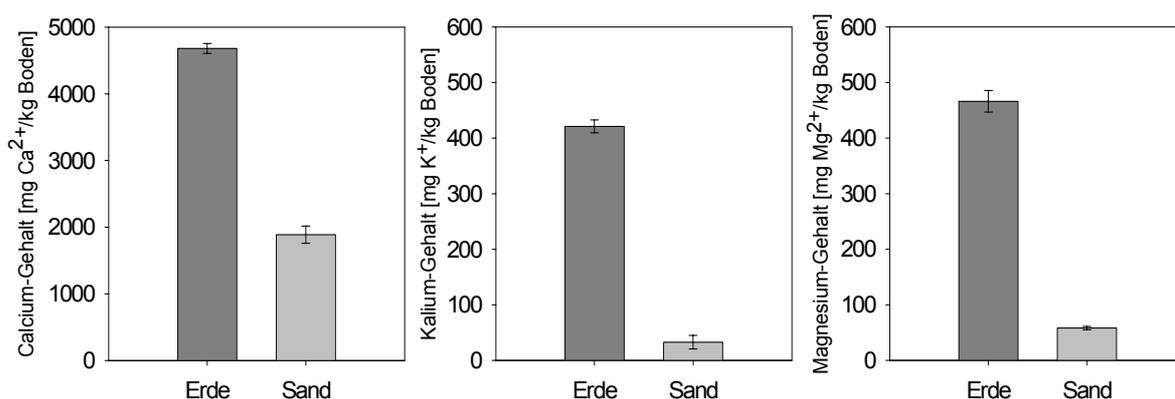
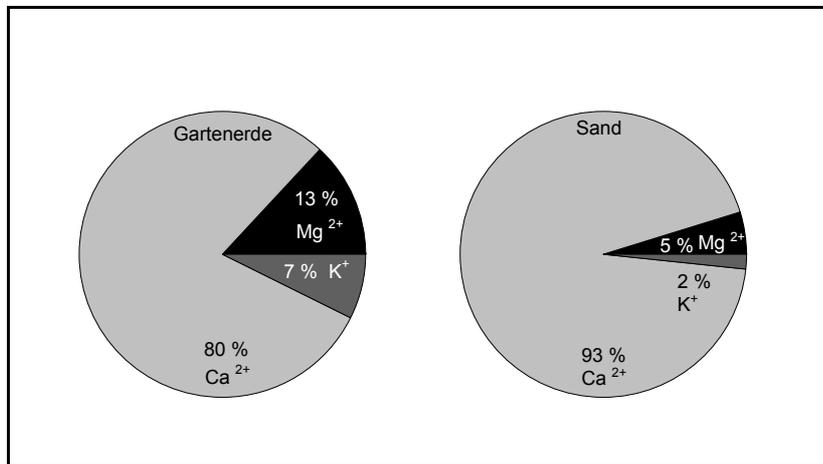


Abb. 33: Elementgehalt der Kationen Ca^{2+} , K^+ und Mg^{2+} mg / kg Feinerde der Probe bei Gartenerde und Sandboden.

Ca^{2+} in den verwendeten beiden Böden abgebildet. Man erkennt, dass sich ihre Elementgehalte erheblich voneinander unterscheiden. Der humusreiche Erdboden verfügt im

Durchschnitt über 3 – 4 mal größere Mengen dieser Elemente pro kg Feinerde als der Sandboden.

Bei der Berechnung der Kationenaustauschkapazität (KAK) in mmol / kg Feinerde spielt die Molmasse der Kationen eine Rolle (siehe Formel (1.3)). Die errechneten Werte



geben einen Eindruck über die Element-Verfügbarkeit und Austauschkapazität der beiden Versuchs-Substrate. Calcium macht in beiden Fällen den größten Anteil der Bodenkationen aus, wobei der Calcium-Gehalt der Gartenerde um 13 % unter dem Wert des Sandbodens liegt. Die

Abb. 34: Anteil der Kationenaustauschkapazität [mmol_c / kg] des Erdbodens und des Sandbodens.

Gartenerde enthält hingegen mehr als doppelt soviel Magnesium wie der Sandboden. Der Kaliumanteil wiederum ist im mineralischen Sandboden mit nur 2 % sehr gering.

Der potentielle Kationenaustauschkoeffizient (KAK_{pot}) wurde gewählt, da beide Bodentypen im neutralen bis schwach alkalischen Bereich liegen und somit der pH-Wert für die Kationenaustauschkapazität kaum von Bedeutung ist. Nach der Berechnung aus der Formel (1.4) liegt beim Sand der KAK_{pot} bei etwa 99,84 mmol_c / kg und in der untersuchten Erdprobe bei 282,74 mmol_c / kg. Die höhere Austauschkapazität der Gartenerde wird hierbei maßgeblich durch den insgesamt größeren Elementgehalt bewirkt.

Die Basensättigung liegt nach der Berechnung aus der Formel (1.5) beim mineralischen Sand bei 50,4 %. In der Erdprobe ergibt sich nach der Berechnung ein Wert von 51,9 %.

Beide Substrate fallen in die Kategorie BS 4 (Stufung der Basensättigung [BS 1 – BS 5] nach AG BODENKUNDE 1994), sind somit definiert als basenreiche Böden mit einem BS-Wert zwischen 50 – 80 %. Mit diesen Werten befinden sie sich jedoch an der Grenze zum mittelbasischen Boden.

Mineralstoff-Gehalte

Bei der Messung der Mineralstoff-Gehalte wurden auch die Ammonium-, Nitrat- und Phosphat-Gehalte bestimmt. Diese wurden nach der Formel (1.6) berechnet. Die Tab. 3 zeigt die gemessenen Mineralstoff-Mengen bei Gartenerde und Sandboden.

Tab. 3: Mittlere Anteile der P- und N-Mengen [mg / 100g_{Boden}] im Erdboden und Sandboden, die für die Füllung der Untersuchungs-Beete verwendet wurden.

Bodentypen	Phosphat [mg / 100g _{Boden}]	Nitrat [mg / 100g _{Boden}]	Ammonium [mg / 100g _{Boden}]
Erde	21,2 ± 3,1	14,8 ± 2,9	2,9 ± 0,2
Sand	1,2 ± 0,1	4,7 ± 0,2	2,1 ± 0,1

Der Sandboden besitzt im Gegensatz zur Gartenerde nur einen geringen Anteil an Phosphat und Nitrat. Im pflanzenverfügbaren Gehalt an Ammonium unterscheiden sich die beiden Bodentypen nur minimal. Die ermittelten Werte liegen mit ihrer Größenordnung im Bereich der für die jeweiligen Bodentypen normalen Spannen. Für Sandböden gilt ein Phosphatgehalt von < 100 mg / kg Feinerde als normal; für landwirtschaftliche Böden in Mitteleuropa sind Werte zwischen 200 mg und 800 mg / kg Feinerde üblich. Bei Stickstoff finden sich in den Literatur-Quellen sehr variable Vergleichswerte von 0,025 – 20 mg / 100 g Feinerde für alle Bodentypen (SCHEFFER & SCHACHTSCHABEL 2002).

3.2 Autökologische Analyse der Habitatansprüche und Leistungsfähigkeit der Gattung *Solanum*

3.2.1 Keimungsverhalten der untersuchten *Solanum*-Arten bei unterschiedlichen Temperatur-Regimen

Um Folgen einer möglichen globalen Erwärmung auf das Wuchsverhalten der untersuchten Pflanzen abschätzen zu können, wurde das Keimverhalten bei verschiedenen Temperaturenstufen beobachtet. Hierfür wurden die Samen der *Solanum*-Arten bei unterschiedlichen Substrat-Temperaturen zum Keimen gebracht. Im Balkendiagramm der Abb. 35 sind die Ergebnisse dieses Experiments dargestellt.

Die archaeophytische Art *Solanum nigrum* zeigt bei unterschiedlichen Substrat-Temperaturen nur leichte Schwankungen in ihrer Keimungsfähigkeit. Bei höheren

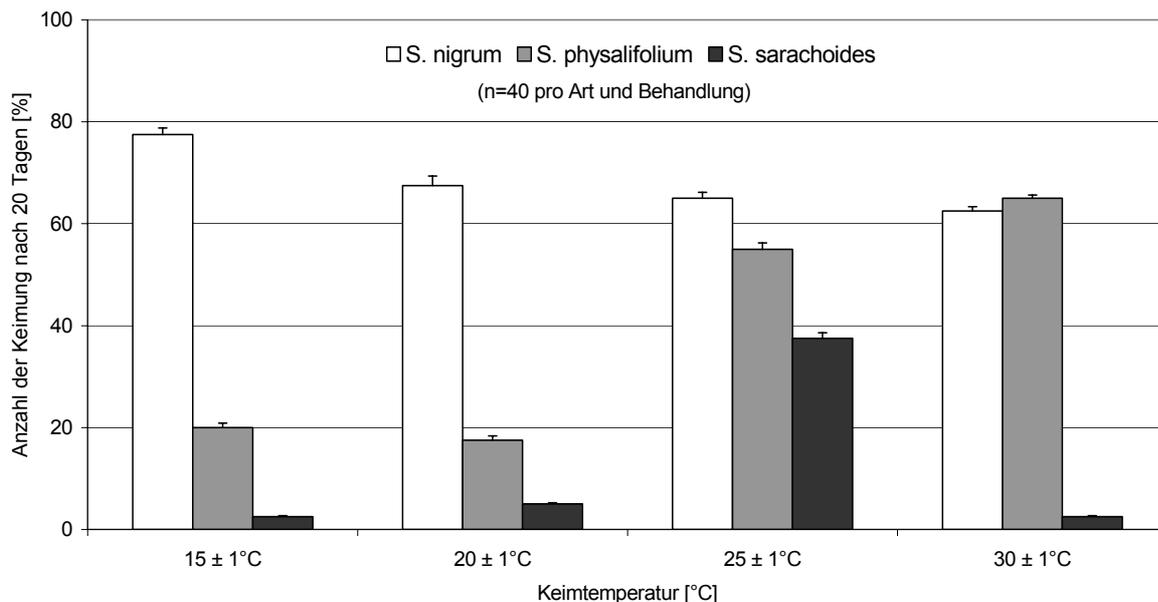


Abb. 35: Keimfähigkeit der Samen [%] nach 20 Tagen von *Solanum nigrum*, *S. physalifolium* & *S. sarachoides* bei verschiedenen Substrat-Temperaturen [°C].

Keimtemperaturen nimmt die Keimfähigkeit der Samen nur leicht ab. Die eingebürgerte neophytische Art *S. physalifolium* hingegen steigert die Keimungsrate ihrer Samen um das Dreifache mit Erhöhung der Substrat-Temperatur. Der noch ephemere Einwanderer *S. sarachoides* zeichnet sich grundsätzlich durch eine relativ niedrige Keimfähigkeit der Samen aus. Bei Temperaturen um 15 °C, 20 °C und 30 °C keimen die Samen dieser Art im Gegensatz zu den der beiden anderen Arten nur schlecht aus. Das Temperatur-Optimum liegt

beim Saracho-Nachtschatten um die 25 °C. Somit besitzt diese Art nur ein sehr kleines Temperatur-Fenster für die Keimung.

3.2.2 Biomasse-Entwicklung von *Solanum*-Arten im Wärmegradienten-Beet

3.2.2.1 Beeren-Produktion in Abhängigkeit von der Temperatur bei Arten der Gattung *Solanum*

In Abb. 36 ist die zum Ende der Vegetationsperiode entwickelte Beerenmenge der Pflanzen pro Temperaturstufe in einem Box-Plot-Diagramm abgebildet. Alle drei untersuchten *Solanum*-Arten zeigen mit dem Sinken der Substrattemperatur im Gradientenbeet eine Verminderung der Beerenanzahl. Diese Abnahme ist von Art zu Art unterschiedlich stark ausgeprägt. Bei der höchsten Bodentemperatur von 24 °C ± 4°C, produziert der Argentinische Nachtschatten, mit einem Median von 43 Beeren pro Pflanze, die meisten Beeren, gefolgt von *S. sarachoides* mit einem Median von 34 Beeren pro Pflanze. Mit nur 29 Beeren im Median produziert der indigene Schwarze Nachtschatten bei hohen Substrattemperaturen die wenigsten Beeren pro Pflanze. Der Schwarze Nachtschatten besitzt im Gegensatz zu den nichtheimischen Arten eine sehr hohe Schwankungsbreite in seiner Beeren-Produktion. Noch der niedrigsten erreichten Bodentemperatur, im Mittel 17 °C, finden sich bei *S. physalifolium* nur noch 13 Beeren, während die Beerenzahl von *S. nigrum* und *S. sarachoides* bei dieser geringsten Temperaturstufe um etwa ein Drittel unter der bei 24 °C ± 4°C produzierten Beerenzahlen liegen. Der Erwärmung in den Kulturbeeten überlagert sind in allen Fällen die diurnalen Temperaturschwankungen im Boden. So können als unterschiedliche Temperaturstufen nur die beiden Extreme miteinander verglichen werden. Die hohe interindividuelle Streuung im Beerenansatz von *S. nigrum* führt dazu, dass sich bei *S. nigrum* und *S. sarachoides* auch die Grenzwerte der unteren und oberen Perzentile überlappen. Bei *S. physalifolium* war dagegen eine signifikante Beziehung zwischen der Höhe der Kulturtemperatur und der Zahl der Beeren messbar. Gleichwohl ist auch bei den anderen beiden Arten der gleiche Trend erkennbar.

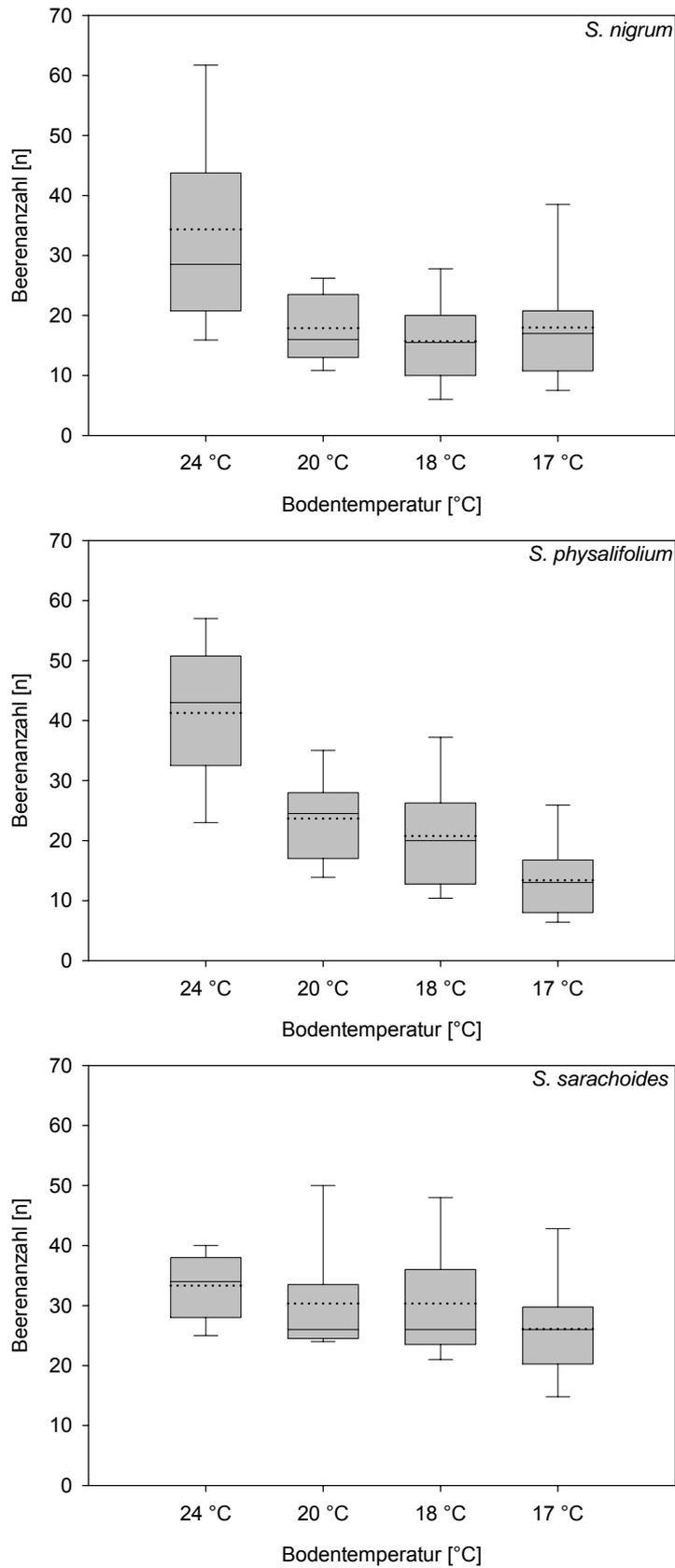


Abb. 36: Beeren-Produktion in Abhängigkeit von der Temperatur im Wärmebeet bei *Solanum*-Arten, die Bodentemperaturen unterliegen diurnalen Schwankungen von $\pm 4^{\circ}\text{C}$ (die gepunktete Linie zeigt den Mittelwert, die durchgezogene Linie zeigt den Median (50 %), die Boxen zeigen 25 – 75 Perzentile der Beeren, die Indikatoren (Whisker) zeigen die 5 – 95 Perzentile an).

3.2.2.2 Samenmenge und Trockengewichtsanteile der *Solanum*-Beeren

Um weitere Aussagen über die Reproduktions-Fähigkeit der Arten in Abhängigkeit von den Substratbedingungen treffen zu können, wurden die Verhältnisse zwischen Samenanzahl und Beeren-Trockengewicht verglichen (Abb. 37). Die geringste Samenanzahl pro Beere produziert der eingebürgerte Neophyt *S. physalifolium* (21 ± 4). Mit 78 ± 8 Samen pro Beere ist die größte Samenanzahl beim ephemeren Neophyten *S. sarachoides* zu finden. Der archaeophytische Nachtschatten (*S. nigrum*) weist nur 52 ± 8 Samen pro Beere auf und liegt mit seiner Samenmenge zwischen den beiden eingewanderten Arten. Trotz der meisten Samen pro Beere besitzt *S. sarachoides* das niedrigste Beeren-Trockengewicht (ca. 25 mg) der drei Arten. Nur etwas schwerer sind die Beeren von *S. physalifolium* mit ca. 30 mg pro Beere. *S. nigrum* hingegen weist das höchste Beeren-Trockengewicht auf. Diese liegt bei ca. 41 mg Trockengewicht pro Beere. Somit ist das Beeren-Trockengewicht von *S. nigrum* um mehr als ein Drittel höher als das der beiden anderen Arten.

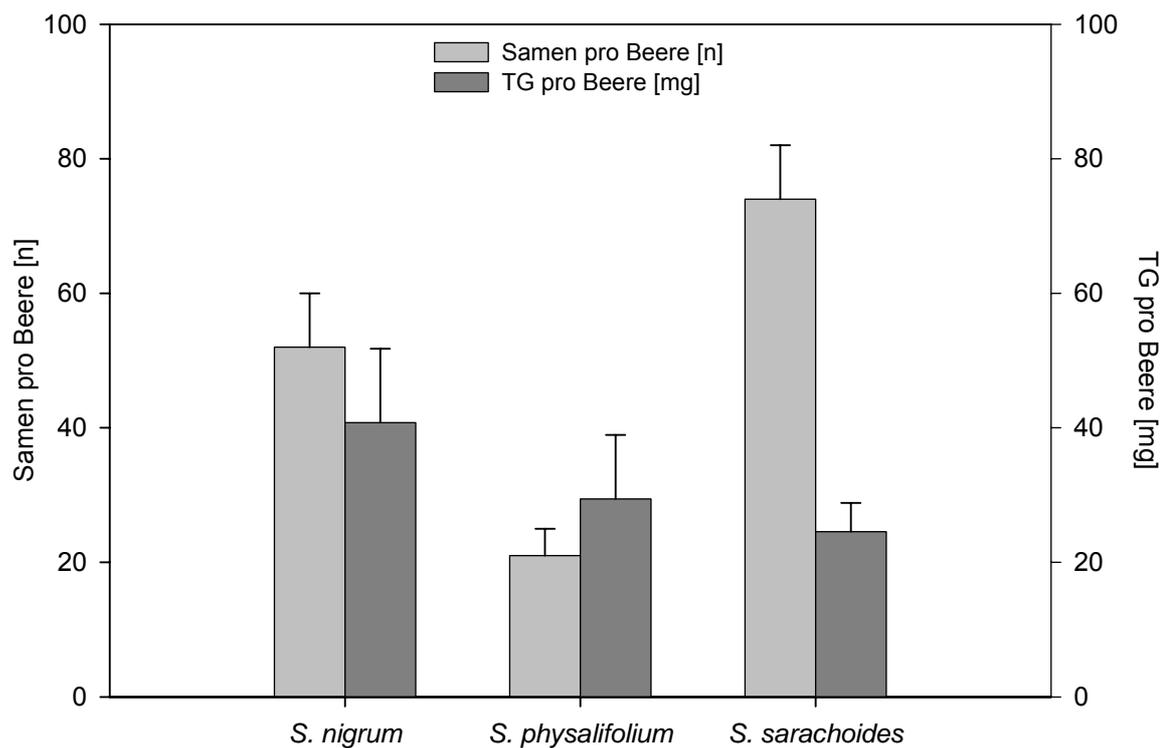


Abb. 37 Samenanzahl [n] pro Beere und Trockengewicht [mg] der Beere der untersuchten *Solanum*-Arten (Samenmenge nach Dr. U. Schmitz, Düsseldorf, schriftl. Mittlg.).

3.2.2.3 Ober- und unterirdische Biomasseproduktion der Gattung *Solanum* im Wärmegradienten-Beet

Ähnliche Verhältnisse ergaben sich bei der Entwicklung der ober- und unterirdischen Biomasse im Wärmebeet. In den Diagrammen Abb. 38 – Abb. 40 ist zu sehen, wie die Spross- und Wurzelentwicklung der hier untersuchten Arten vom Temperaturgradienten des Wärmebeetes beeinflusst wird.

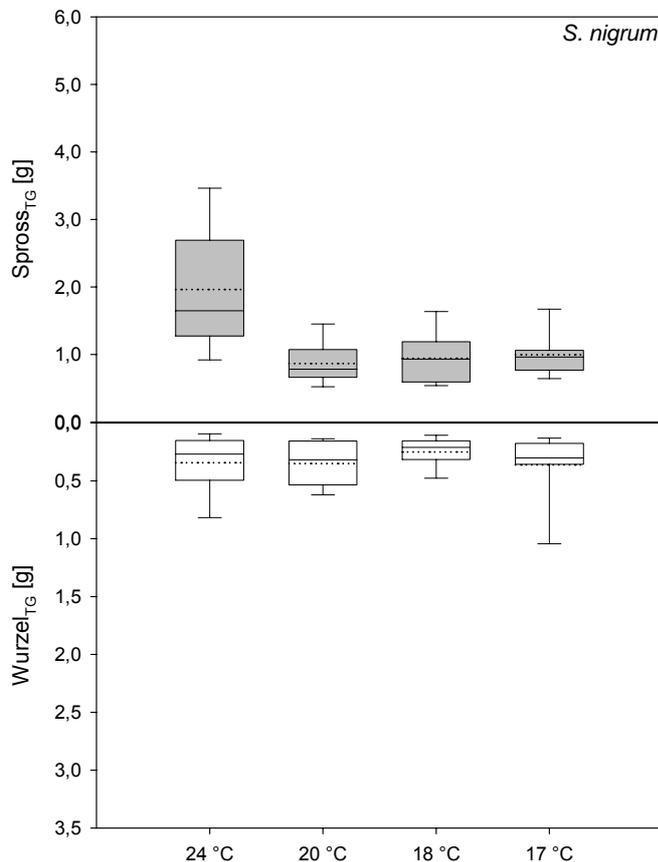


Abb. 38: Trockengewicht der ober- und unterirdischen Biomasse von *Solanum nigrum* im Wärmebeet bei konstanter Bodenfeuchte ($\sim 0,2 \theta [m^3 m^{-3}]$), die Bodentemperaturen unterliegen diurnalen Schwankungen von $\pm 4^\circ C$.

Wärmebeetes beeinflusst wird.

Im oberen Teil der Abb. 38 ist für *Solanum nigrum* die oberirdische Biomassenentwicklung ohne Beeren dargestellt. Der untere Teil der Abbildung zeigt die unterirdische Biomasseentwicklung der archaeophytischen Art. Der Schwarze Nachtschatten produziert bei einer Substrattemperatur von $24^\circ C$ im Median ein Spross-Trockengewicht von $1,7 g$. Bei einer Senkung um $4^\circ C$ im Wärmegradienten sinkt der Sprossanteil der Trockenmasse auf $0,8 g$ ab. Je weiter der Temperaturgradient sich der zur Versuchszeit herrschenden Umgebungstemperatur anpasst, desto geringer wird die interindividuelle Streuung, und die Mittelwerte liegen näher am Median der jeweiligen Messung. Weitere Temperaturabsenkungen unterhalb von $20^\circ C$

verändern die oberirdische Biomasse-Entwicklung dieser Art nicht. Die Trockenmasse des Wurzelraumes zeigt bei *S. nigrum* kaum Schwankungen in ihrer Entwicklung bei unterschiedlichen Boden-Temperaturen. Beim Wurzel-Trockengewicht liegen die gemessenen Werte im Median zwischen $0,2 g - 0,3 g$ Biomasse. Die Amplituden der Messungen liegen nahe beieinander, und nur bei der Temperaturstufe von $17^\circ C$ kommt es zu einigen Ausreißerwerten.

Das Sprossstrockengewicht von *S. nigrum* zeigt Medianunterschiede von $\sim 0,9$ g auf, während die temperaturabhängigen Gewichtsunterschiede im Median der Wurzel-Biomasse sich nur um $\sim 0,1$ g unterscheiden.

Ähnlich wie die archaeophytischen Art *S. nigrum* weist die etablierte Art *S. physalifolium* eine höhere Biomasseproduktion bei höheren Substrattemperaturen auf. Bei der höchsten Temperaturstufe des Bodens ($24\text{ }^{\circ}\text{C}$) liegt der Median der oberirdischen Biomasse beim Argentinischen

Nachtschatten bei $2,0$ g. Bei einer Absenkung der Bodentemperatur um $4\text{ }^{\circ}\text{C}$ kommt es, ähnlich wie beim Schwarzen Nachtschatten, zu einer deutlich verringerten Sprossbiomasse ($\sim 0,9$ g). Im Perzentilen-Vergleich zwischen der höheren Bodentemperaturen und den Verhältnissen bei Umgebungstemperatur (Trockengewichtanteil von $0,4$ g) besteht ein signifikanter Unterschied bei der oberirdischen Biomasse. Die Wurzelentwicklung des Argentinischen Nachtschattens zeigt eine deutlichere Abhängigkeit von der Wärme im Gradienten als die des Schwarzen Nachtschattens (Abb. 38).

Die Messergebnisse liegen kompakter zusammen und zeigen keine starken Ausreißerwerte. Bei Temperaturen von $24\text{ }^{\circ}\text{C}$ ist eine höhere Organmenge,

ähnlich wie bei der oberirdischen Biomasse feststellbar. Der ermittelten Median weist einen Wert von $0,3$ g Wurzeltrockengewicht auf. Eine Absenkung der Temperatur bis auf Umgebungstemperatur hat ein Absinken auf $0,1$ g zur Folge. Auch hier überlappen sich die Perzentilen-Extreme unter den beiden kontrastierenden Temperaturregimen nicht. *S. physalifolium* hat bis auf die Verhältnisse bei hohen Temperaturen ($24\text{ }^{\circ}\text{C}$), ein geringeres Wurzelgewicht als *S. nigrum*. Die Medianunterschiede bei den Temperatur-Extremen

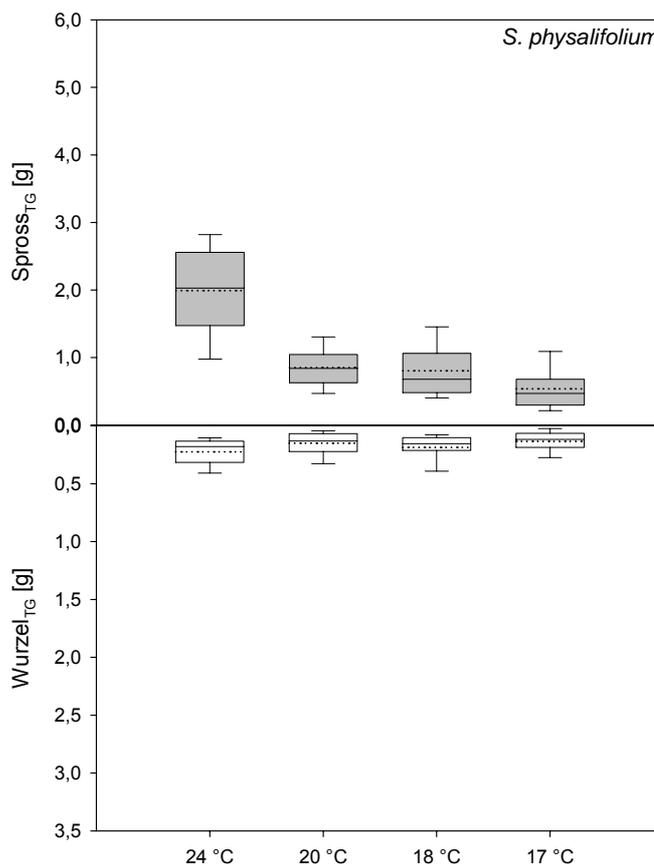


Abb. 39: Trockengewicht der ober- und unterirdischen Biomasse von *Solanum physalifolium* im Wärmebeet bei konstanter Bodenfeuchte ($\sim 0,2\theta$ [$\text{m}^3 \text{m}^{-3}$]), die Bodentemperaturen unterliegen diurnalen Schwankungen von $\pm 4^{\circ}\text{C}$.

entwickelten Biomassen von *S. physalifolium* liegen beim Sprosstrockengewicht bei $\sim 1,4$ g und beim Wurzeltrockengewicht bei $\sim 0,2$ g

Viel deutlicher erkennbar ist die tendenzielle Abhängigkeit des Wachstums der ober- und unterirdischen Biomasse von der Temperatur bei dem ephemeren Saracho-Nachtschatten

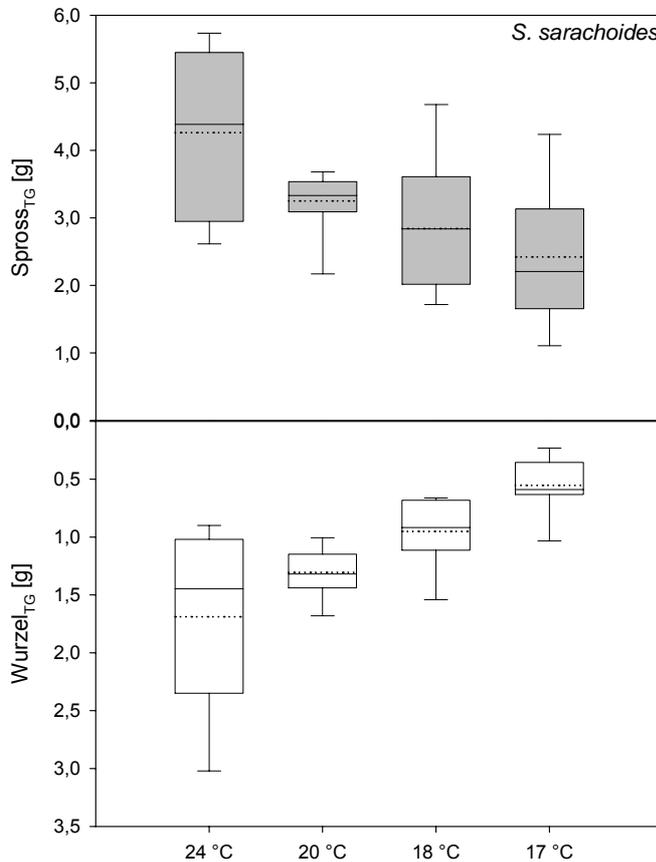


Abb. 40: Trockengewicht der ober- und unterirdischen Biomasse von *Solanum sarachoides* im Wärmebeet bei konstanter Bodenfeuchte ($\sim 0,2 \theta$ [$\text{m}^3 \text{m}^{-3}$]), die Bodentemperaturen unterliegen diurnalen Schwankungen von $\pm 4^\circ\text{C}$.

50 %) kaum.

Ähnliche Tendenz wie bei den temperaturabhängigen Unterschieden bei der oberirdischen Biomasse zeigt auch das Wachstum der unterirdischen Biomasse von *S. sarachoides*. Im Gegensatz zu den beiden etablierten Arten kommt es hier insgesamt zu einer sehr starken Wurzelentwicklung. In der höchsten Temperaturstufe wird ein Wurzeltrockengewicht von 1,5 g erreicht. Wie bei der Sprossbiomasse-Entwicklung kommt es bei der unterirdischen Biomasse auch zu einer deutlichen Absenkung des Trockengewichtes bei Abnahme der Temperatur im Gradienten. So wird bei einer Temperatur

(Abb. 40). Insgesamt erreicht der Einwanderer *S. sarachoides* höhere Trockengewichte, sowohl bei der Sprosstrockenmasse als auch bei den Wurzelbiomassen. Bei der höchsten Temperaturstufe entwickelt der Saracho-Nachtschatten ein Sprosstrockengewicht von 4,4 g. Auf der niedrigsten Temperaturstufe (17 °C) im Gradienten-Beet erreicht der Spross ein Trockengewicht von 2,1 g. Tendenziell ist aus dem Versuchsergebnissen eine deutliche Abnahme des Trockengewichts sowohl im Spross- wie auch im Wurzelbereich im Temperaturgradienten zu erkennen. Die Messwerte zeigen eine größere Streuung, als bei den beiden anderen untersuchten Arten. Immerhin überlappen sich die oberen und unteren Perzentilwert-Extreme (\pm

von 17 °C (Umgebungstemperatur) nur noch eine Biomasse der Wurzeln von 0,55 g erzielt. Dieses Trockengewicht liegt aber um das doppelte über dem von *S. nigrum* und um das fünffache über dem Trockengewicht von *S. physalifolium*. Die Medianunterschiede haben so deutlich höhere Werte als die der beiden anderen Arten. Beim Sprosstrockengewicht von *S. sarachoides* kommt es zu einer Differenz zwischen der höchsten und niedrigsten Temperaturstufe von 2,3 g sowie beim Wurzeltrockengewicht von 1,0 g.

3.2.3 Wirkung von Staunässe und Bodentrockenheit auf *Solanum*-Arten

3.2.3.1 Staunässeverträglichkeit im Grundwasser-Gradienten-Beet

Das Auftreten der Nachtschatten-Arten auf offenen, sandigen Rheinuferflächen warf die Fragen auf, in wie weit die *Solanum*-Arten Staunässe bzw. Trockenstress ertragen können. Hierfür wurden die drei Arten in Grundwasser-Gradientenbeete nach dem Hohenheimer Modell ausgesät und ihr Wuchsverhalten beobachtet.



Abb. 41: Grundwasser-Gradientenbeet nach dem Hohenheimer Modell mit den beprobten *Solanum*-Arten (Konkurrenzversuch) zwei Monate nach der Aussaat (rechts TDR-Sensoren zur kontinuierlichen Erfassung der Bodenfeuchte).

Die Entwicklung der Ansaaten in Reinkultur zeigte keine Unterschiede zwischen den drei untersuchten *Solanum*-Arten bei der Standortwahl im Bodenfeuchte-Gradienten. Wie

man auf der Abb. 41 erkennen kann, kam es auch im Konkurrenzversuch zu einer Massierung der Pflanzen aller Arten in einer relativ schmalen Zone im Gradienten mit mittlerer Bodenfeuchte.

In Abb. 42 ist auf der Abszisse der zeitliche Verlauf des Pflanzenwachstums nach der Aussaat aufgetragen. Die Ordinate nennt die Feuchtestufen im Grundwasserbeet, die Farben geben die mittlere Wuchshöhe der *Solanum*-Pflanzen an. In allen Fällen kommt es zu einer Konzentrierung der Pflanzen in den mittleren und oberen Bereichen des Grundwasserbeetes,

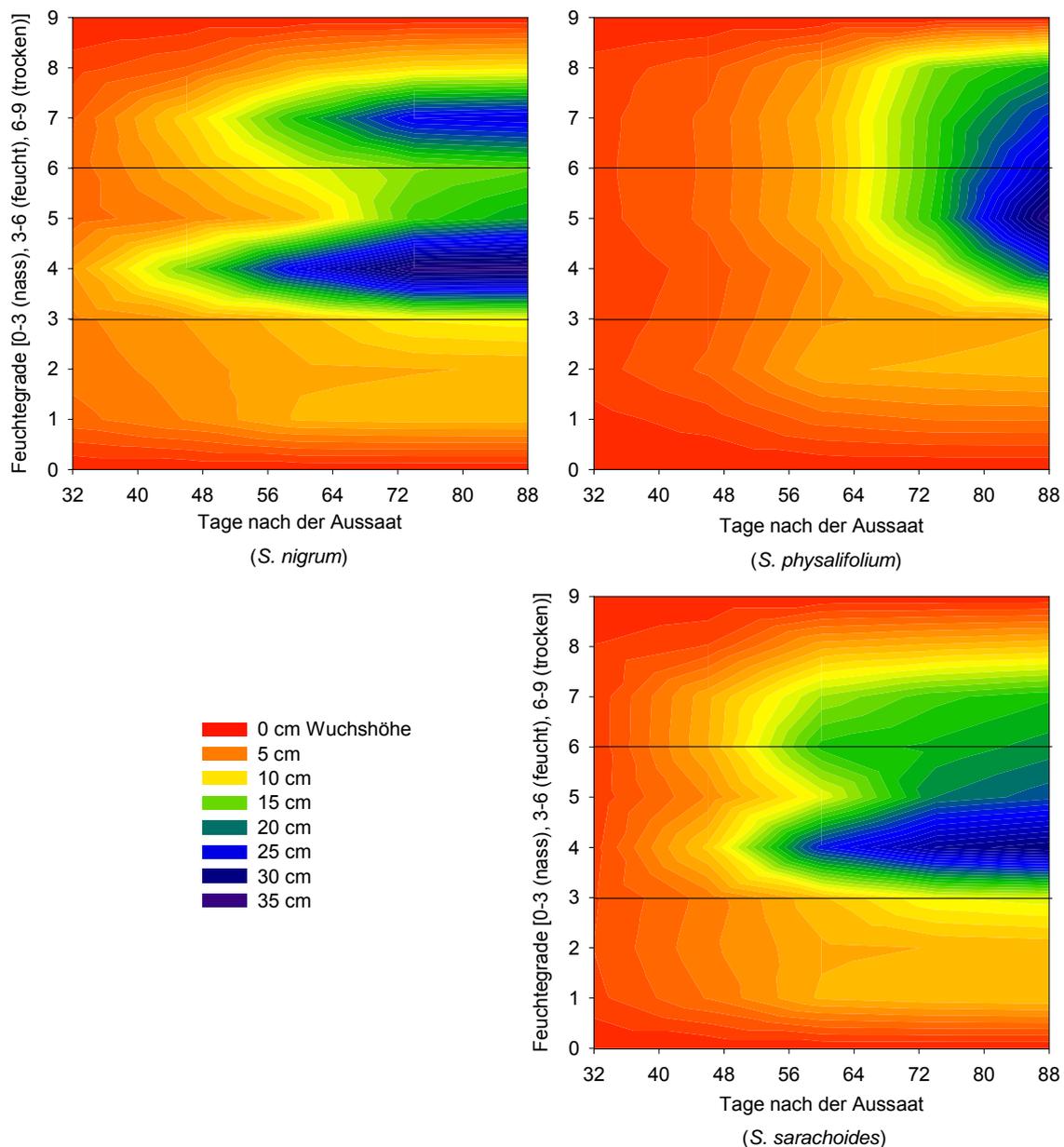


Abb. 42: Wuchshöhen [cm] der drei *Solanum*-Arten ($n = 100$) im Feuchte-Gradienten (nass: $\theta = 0,30-0,36$ [$\text{m}^3 \text{m}^{-3}$], feucht: $\theta = 0,15-0,30$ [$\text{m}^3 \text{m}^{-3}$], trocken: $\theta = 0-0,15$ [$\text{m}^3 \text{m}^{-3}$]) im Verlauf der Zeit.

im feuchten bis trockenen Abschnitt des Beetes.

Die archaeophytische Art *Solanum nigrum* bevorzugt Bodenfeuchten (θ) von weniger als $0,15 \text{ [m}^3 \text{ m}^{-3}]$ bis zu ca. $0,30 \text{ [m}^3 \text{ m}^{-3}]$. Ähnlich wie *Solanum nigrum* siedelt sich der ephemere Nachtschatten (*S. sarachoides*) in Bodenfeuchtebereichen von $0,15 - 0,30 \text{ [m}^3 \text{ m}^{-3}]$ an. Im Gegensatz dazu begünstigen Substratfeuchten von $0,30-0,36 \text{ [m}^3 \text{ m}^{-3}]$ den etablierten Neophyten *S. physalifolium*.

3.2.4 Wurzelsystem- und Biomasse-Entwicklung der Gattung *Solanum*

3.2.4.1 Wurzelsystem-Entwicklung der Gattung *Solanum*

Um Aussagen über ein mögliches Konkurrenzverhalten der *Solanum*-Arten machen zu können, wurden die Arten in Schrägfenster-Rhizotrone gepflanzt und beobachtet. Wie in Kap. 2.2.2.1 erläutert, wurden dazu Monokulturen und Konkurrenzkulturen angelegt.

In den Diagrammen der Abb. 43 wird das durchschnittliche tägliche Wurzelwachstum

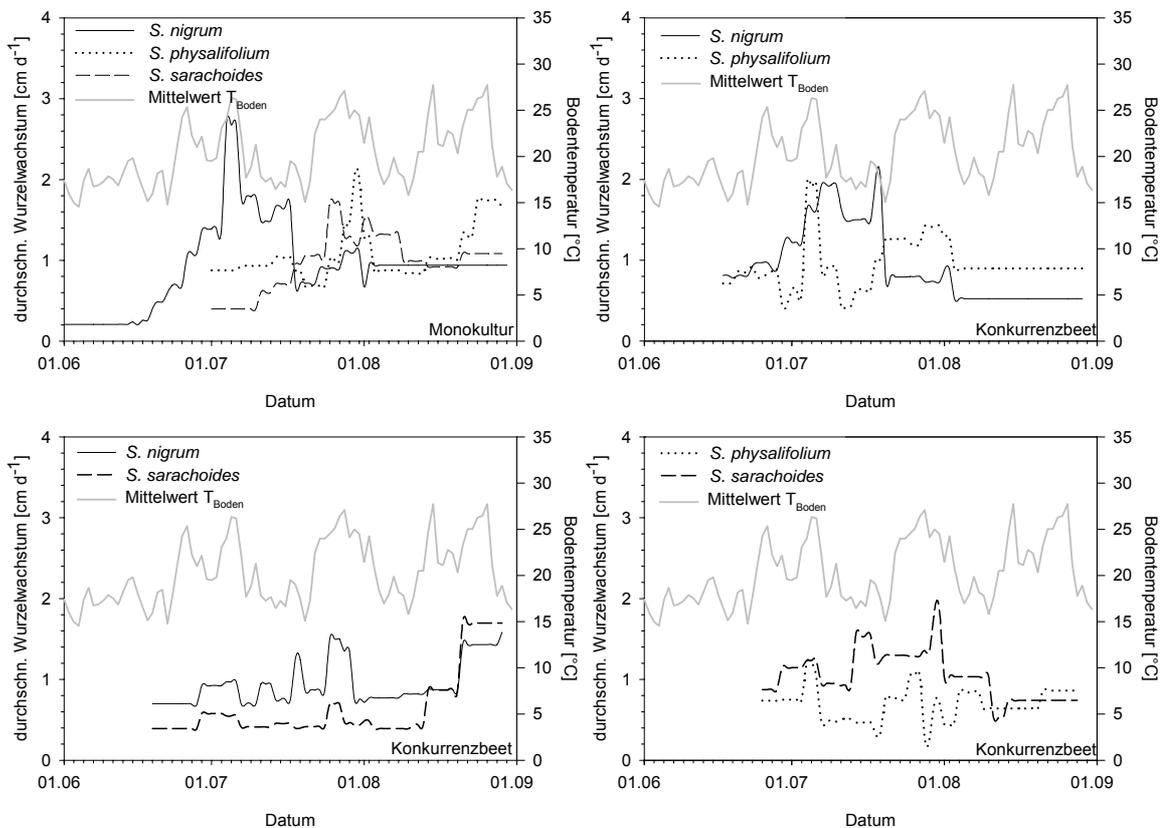


Abb. 43: Durchschnittliche Wurzelentwicklung der untersuchten *Solanum*-Arten ($n = 16$) in Mono- bzw. Konkurrenzkultur in der Vegetationsperiode 2001; bei gleich bleibender Bodenfeuchte ($\theta = 0,15 - 0,25 \text{ [m}^3 \text{ m}^{-3}]$), mittlerer Boden-Temperatur ($20,6 \pm 5,6 \text{ }^\circ\text{C}$, Min: $7,9 \text{ }^\circ\text{C}$, Max: $36,3 \text{ }^\circ\text{C}$) und gleich bleibendem Nährstoffgehalt.

der untersuchten *Solanum*-Arten in der Mono- bzw. der Konkurrenzkultur über die Vegetationsperiode (2001) hin dargestellt.

Im oberen linken Diagramm ist das Wurzelwachstum der untersuchten Taxa in der Monokulturen abgebildet. Nach der Aussaat ist bei allen Arten ein rascher Anstieg der Wurzelproduktion zu beobachten. Es schließt sich eine Phase mit kontinuierlichem Wachstum der Wurzeln an. Hierbei wachsen die Wurzeln von *S. nigrum* in der Anfangsphase doppelt so schnell wie die Wurzeln der beiden neophytischen Arten. Auffällig ist bei *S. physalifolium*, dass es am Ende der Wachstumsperiode noch mal zu einem kurzen Anstieg des Wurzelwachstum kommt. Die einwandernde Art *S. sarachoides* unterliegt leicht in ihrer täglichen Wurzelproduktion.

Unter Konkurrenzbedingungen ergibt sich ein anderes Bild. *S. nigrum* und *S. physalifolium* (Abb. 43, oben rechts) wachsen im ersten Monat nach der Aussaat etwa gleich stark. Nach dem Erreichen des Maximalwertes kommt es jedoch zu einem Einbruch der Wurzelproduktion bei *S. physalifolium*. Im Gegensatz dazu wachsen die Wurzeln von *S. nigrum* gut zwei Wochen lang um das Doppelte so intensiv wie die der Konkurrenzpflanze. Danach kommt es auch bei ihnen zu einem Abfall der Biomasse-Produktion auf gut ein Drittel. In dieser letzten Wachstumsphase liegt das Wurzelwachstum von *S. physalifolium* über dem vom *S. nigrum*.

In der Abb. 43 unten links wird das Wurzelwachstum der beiden Arten *S. nigrum* und *S. sarachoides* in Konkurrenz dargestellt. Auch hier dominiert die Wurzelproduktion von *S. nigrum* gegenüber der neophytischen Art. Der Verlauf der Wurzelproduktion unterscheidet sich allerdings von den in Konkurrenz mit *S. physalifolium*. Es kommt nicht zu einer raschen

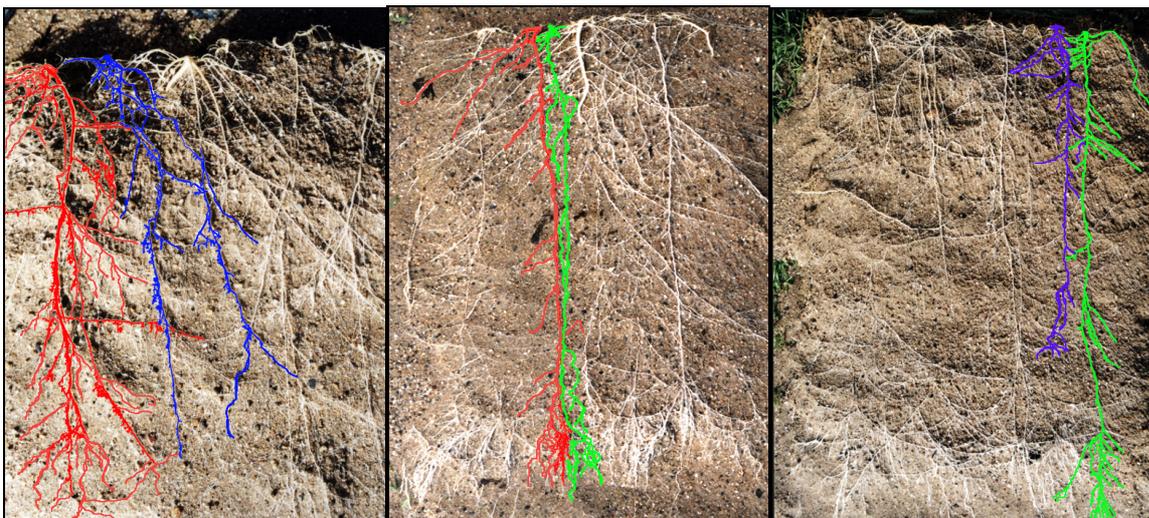


Abb. 44: Vergleich der Wurzelraum-Erschließung der im Rhizotron konkurrierenden *Solanum*-Arten (rot: *S. nigrum*; blau: *S. physalifolium* & grün: *S. sarachoides*).

Zunahme der Wurzellänge pro Tag, sondern zu einer kontinuierlichen, nur leicht schwankenden täglichen Vergrößerung der Wurzelmasse. Einen ähnlichen Verlauf der Wurzelentwicklung zeigt auch *S. sarachoides*, mit im Mittel jedoch geringerem Wurzelzuwachs als *S. nigrum*.

Das Rhizotron mit den gebietsfremden Arten *S. physalifolium* und *S. sarachoides* zeigt eine Dominanz im Wurzelwachstum der einwandernden Art *S. sarachoides*. Diese Art übertrifft den eingebürgerten Neophyten in seiner Wurzelproduktion um ein Drittel. In den Monokulturbeeten hingegen waren beide Arten in ihrem Wuchsprofil gleich.

Die Zuwachsraten der verschiedenen *Solanum*-Arten korrelieren mit den gemessenen mittleren Bodentemperaturen. In der Regel ist ein Anstieg der Wurzelwuchsrate bei einer Temperaturerhöhung und einem Absinken der Zuwachsrate bei niedrigen Temperaturen festzustellen. Hierbei reagieren die *Solanum*-Arten besonders am Anfang ihrer Wachstumsphase empfindlich auf Schwankungen der Bodentemperatur. Diese Reaktion schwächt sich im Verlauf der Vegetationsperiode jedoch ab.

Die Abb. 44 zeigt direkt den Vergleich der Wurzelraum-Erschließung der im Rhizotron konkurrierenden *Solanum*-Arten. Der Schwarze Nachtschatten erschließt in direkter Wuchskonkurrenz den Boden mit seinen Wurzeln intensiver als der eingebürgerte Argentinische Nachtschatten. Die Wurzelraum-Durchdringung von *S. nigrum* im Wettbewerb mit dem ephemeren Saracho-Nachtschatten verläuft recht homogen. Eine bessere Verteilung der Wurzeln im Boden ist bei *S. sarachoides* festzustellen, im Gegensatz zu seinem Konkurrenten *S. physalifolium*.

Um die Wuchsgeschwindigkeit der einzelnen Arten besser veranschaulichen zu können, wurde in Abb. 45 das durchschnittliche Wurzelwachstum pro Tag aufsummiert.

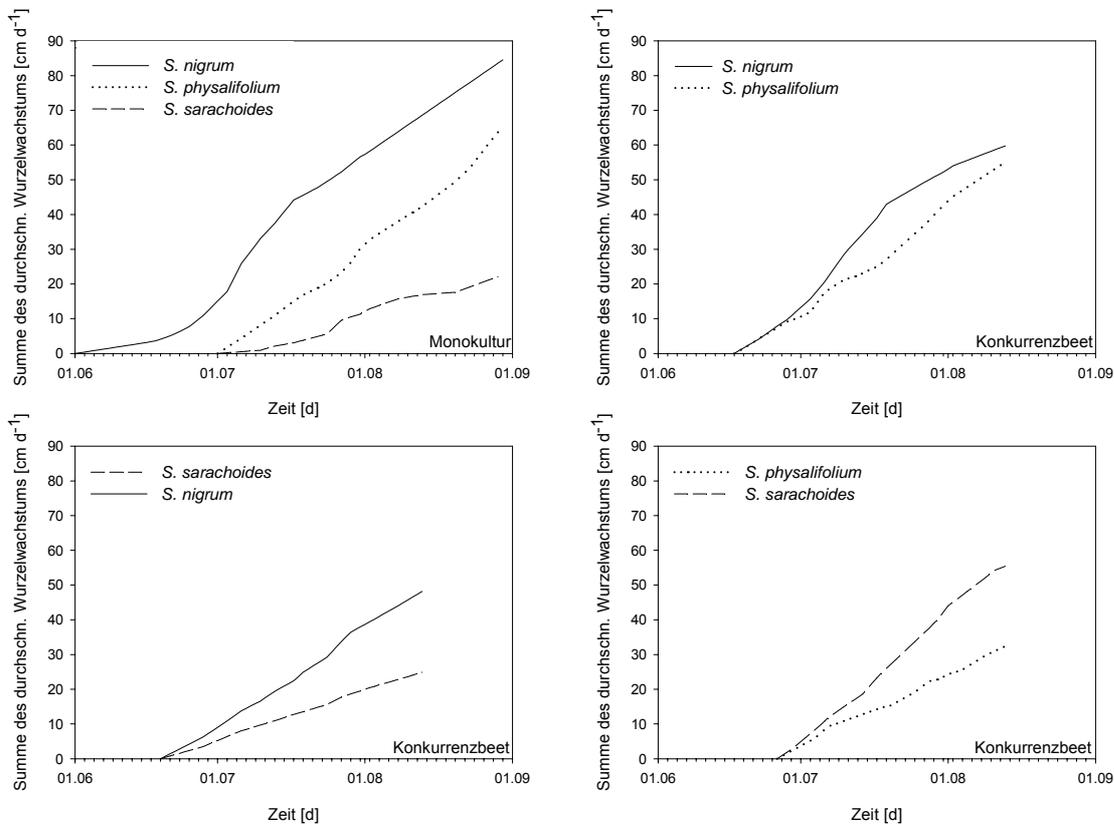


Abb. 45 Summe des durchschnittlichen täglichen Wurzelwachstums der untersuchten *Solanum*-Arten ($n = 16$) in Mono- bzw. Konkurrenzkultur während der Vegetationsperiode 2001; bei gleichbleibender Bodenfeuchte ($\theta = 0,15 - 0,25 \text{ [m}^3 \text{ m}^{-3}\text{]}$), mittlerer Boden-Temperatur ($20,6 \pm 5,6 \text{ }^\circ\text{C}$, Min: $7,9 \text{ }^\circ\text{C}$, Max: $36,3 \text{ }^\circ\text{C}$) und gleichbleibendem Nährstoffgehalt.

Diese Summation wurde sowohl bei den Reinkulturbeeten, als auch bei den Konkurrenzbeeten vorgenommen. In der oberen rechten Ecke sind die Summen der Zuwachsraten in den Monokulturbeeten ablesbar. Es kristallisieren sich ähnliche Ergebnisse wie in Abb. 43 heraus. *S. nigrum* steigert nach einer kurzen Anlaufphase sein Wurzelwachstum überproportional bis zur Mitte der Vegetationsperiode und wächst dann mit einer konstanten Zunahme weiter. Die Wurzeln des Argentinischen Nachtschattens (*S. physalifolium*) wachsen nach seiner Aussaat mit einer fast gleichmäßigen Intensität. Die Wachsrates der Wurzeln von *S. physalifolium* besitzt in etwa die gleiche Steigung wie die des archaeophytischen Schwarzen Nachtschattens (*S. nigrum*). Der Neophyt *S. sarachoides* hingegen zeigt, verglichen mit den beiden anderen Taxa, in der Monokultur nur ein schwaches Wurzelwachstum.

In den Konkurrenzversuchen ist der Verlauf ähnlich wie in den Reinkulturen. Im Konkurrenzbeet mit *S. nigrum* und *S. physalifolium* ist ein etwas stärkeres Wachstum der Wurzeln von *S. nigrum* feststellbar. In den ersten zwei Wochen nach der Aussaat liegt die Wuchsgeschwindigkeit der beiden konkurrierenden Arten nahezu gleich, danach kommt es zu einem Anstieg der Wurzelproduktion des Archaeophyten. Beide Arten zeigen im Konkurrenzbeet über ein ähnliches Wurzelwuchsverhalten wie in den Monokulturen.

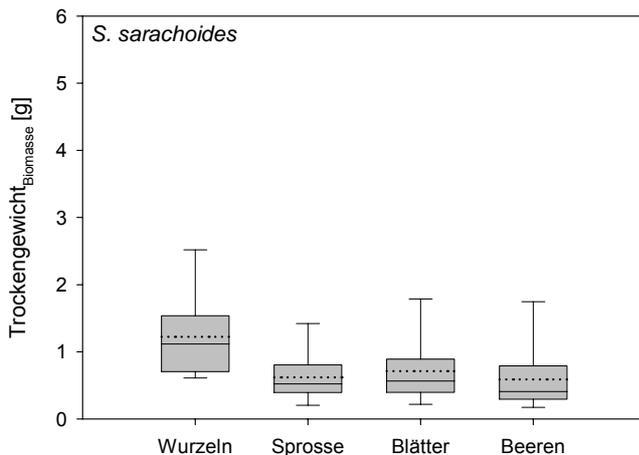
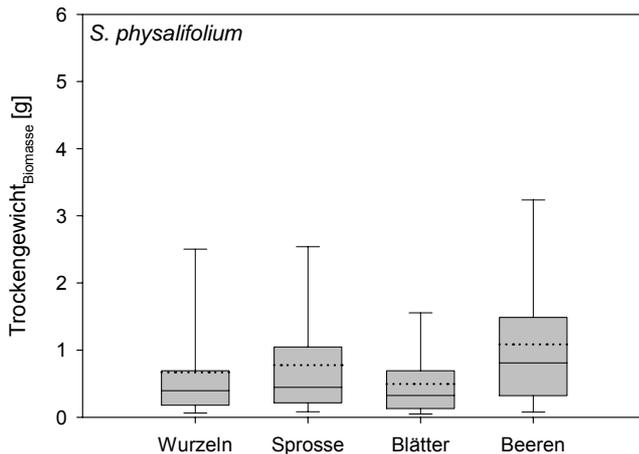
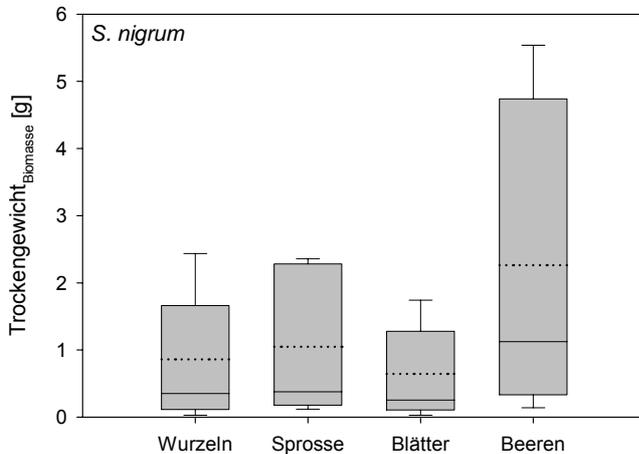
Abb. 45, unteres linkes Diagramm illustriert die Ergebnisse des Konkurrenzversuches der beiden Arten *S. nigrum* und *S. sarachoides*. Auch hier ähnelt das Wurzelwuchsverhalten dem in den Monokulturen. *S. nigrum* dominiert in der Wurzelausbreitung über *S. sarachoides*. Es kommt aber im Gegensatz zu den Reinkultur-Messungen zu einem Absinken der Durchwurzelung von *S. nigrum*, wohingegen der Saracho-Nachtschatten die Wuchsentensität seiner Wurzeln beibehält.

In Abb. 45 rechts unten ist das Konkurrenzverhalten der beiden Adventivpflanzen *S. physalifolium* und *S. sarachoides* skizziert. In diesem Diagramm ist deutlich eine höhere Wurzelproduktion von *S. sarachoides* erkennbar. Im Wettbewerb mit dem einwandernden Saracho-Nachtschatten unterliegt so der Argentinische Nachtschatten in der Wurzelwachstumsgeschwindigkeit. Das Wurzelwachstum von *S. physalifolium* liegt hier gut ein Drittel unter dem der Wurzelentwicklung in den Reinkulturbeeten, wohingegen *S. sarachoides* seine Wurzelmasse um gut das Doppelte im Vergleich zur Monokultur steigert.

3.2.4.2 Biomasse-Entwicklung in den Rhizotronen der Gattung *Solanum*

Monokulturbeete

In der oberen linken Darstellung von Abb. 46 sind die Trockengewichte des



Schwarzen Nachtschattens (*S. nigrum*) in Monokultur in einem Box Plot Diagramm illustriert. Bei dieser Art kommt es zu großen Streuungen in den mittleren Werten (25 – 75 %). Dadurch liegt der Median und der Mittelwert liegen bei allen Trockengewichten recht weit auseinander. Das Wurzel-trockengewicht liegt im Mittel bei ca. 0,9 g und der Median bei nur 0,3 g. Bei einigen Pflanzen stieg das Gewicht jedoch bis auf knapp 1,8 g an. Ähnlich sieht es bei der Sprossbiomasse aus; hier ist der Mittelwert bei etwa 1 g und der Median, wie bei den Wurzeln, bei 0,3 g. Bei bis zu einem Viertel der Pflanzen kam es zu Maximal-Werten von ca. 2,2 g.

Die Trockengewichte der Blätter liegen insgesamt etwas niedriger als die der Wurzeln und der Sprosse, mit einem Mittelwert von ungefähr 0,6 g und einem Median von ca. 0,25 g. Über sehr viel mehr Gewicht verfügen die Beeren von *S. nigrum* und weisen interindividuell die größten Schwankungen auf. Der Mittelwert aller Beeren einer Pflanze liegt bei ca. 2,2 g, wohingegen der Median nur 1,1 g erreicht. Die 75 % Perzentile

Abb. 46: Trockengewichte [g] (Wurzeln, Sprosse, Blätter & Beeren) der untersuchen *Solanum*-Arten (n = 16) in Monokultur.

reichte bis auf ungefähr 4,6 g.

Die Werte der Art *S. physalifolium* in Reinkultur waren durchgehend geringer. Hier unterschieden sich der Mittelwert und der Median nicht ganz so stark, dafür kam es jedoch bei den Indikatoren (Whisker (5 – 95 % Perzentile)) zu starken Abweichungen. Die Werte für die Wurzeltrockengewichte lagen bei 0,6 g im Mittel und der Median zeichnete sich bei etwa 0,4 g ab. Bei dieser Art lag das Sprossgewicht mit 0,5 g im Mittelwert und 0,7 g im Median über dem der Wurzeln. Die Whisker für Extremwerte von Wurzel und Spross Box Plot zeigten Werte von bis zu ca. 2,5 g an. Vergleichbare Werte finden sich bei *S. physalifolium* in den Blatt- und den Wurzeltrockengewichten, welche im Median Gewichte von 0,4 g aufweisen. Das Beerentrockengewicht des Argentinischen Nachtschattens liegt im Mittelwert um die Hälfte niedriger (1,1 g) als bei der archaeophytischen Art. Deren Median hingegen

besitzt ungefähr den gleichen Wert von ca. 0,7 g.

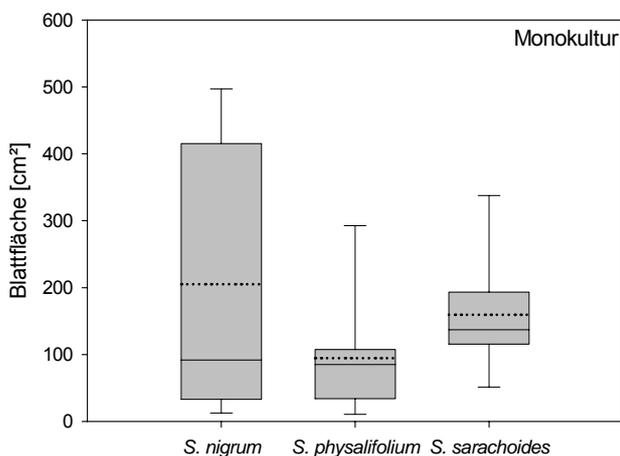


Abb. 47 Blattflächen [cm²] der untersuchten *Solanum*-Arten (n = 16) in Monokultur.

Der Saracho-Nachtschatten verfügt im Gegensatz zu den beiden verwandten Arten ein deutlich höheres Wurzeltrockengewicht im Verhältnis zum Sprossgewicht. Das Blatt / Sprossverhältnis ist relativ ausgewogen bei einem ungefähren Median von 0,5 g. Auffällig ist das recht niedrige Beerentrockengewicht mit nur 0,6 g im Mittel und 0,4 g im Median.

Bei den gemessenen Blattflächen (Abb. 47) sind starke Schwankungen innerhalb der Gattung beobachtbar. So weist *S. nigrum* die größte Blattfläche, aber auch die stärksten Schwankungen der Werte auf. Beim Schwarzen Nachtschatten liegen die Mittelwerte um ca. 200 cm² und der Median bei 100 cm². Einen nur leicht niedrigeren Medianwert (ca. 90 cm²), aber einen deutlich geringeren Mittelwert von 100 cm² hatten die Blätter von *S. physalifolium*. Den höchsten Median hatte der Saracho-Nachtschatten mit 140 cm². Der Mittelwert lag jedoch mit 160 cm² unter dem von *S. nigrum*.

Die Beerenanzahl (Abb. 48) spiegelt die gleichen Verhältnisse wie die Beertrockengewichte wieder. Auch hier produzierte der Schwarze Nachtschatten im Mittel und in der Streuung der beprobten Pflanzen die meisten, wohingegen der Saracho-Nachtschatten die geringste Anzahl an Beeren entwickelte. Die Medianwerte aller drei Arten liegen allerdings sehr eng beieinander. Die Größenordnungen bei der Beerenanzahl und die Relationen zwischen den Arten sind vergleichbar den Befunden, die sich bei der Kultur der Pflanzen unter verschiedenen Wurzelraumtemperaturen ergaben (Abb. 36).

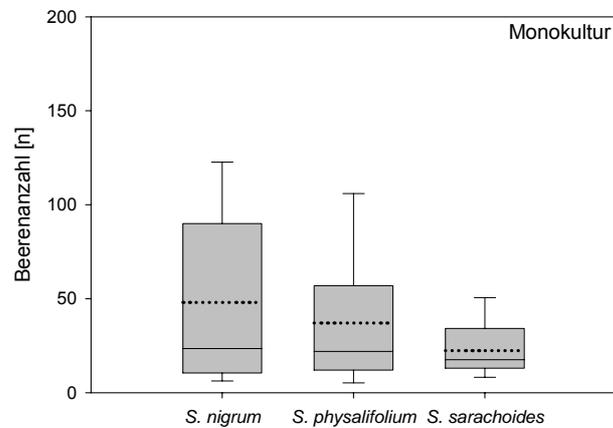
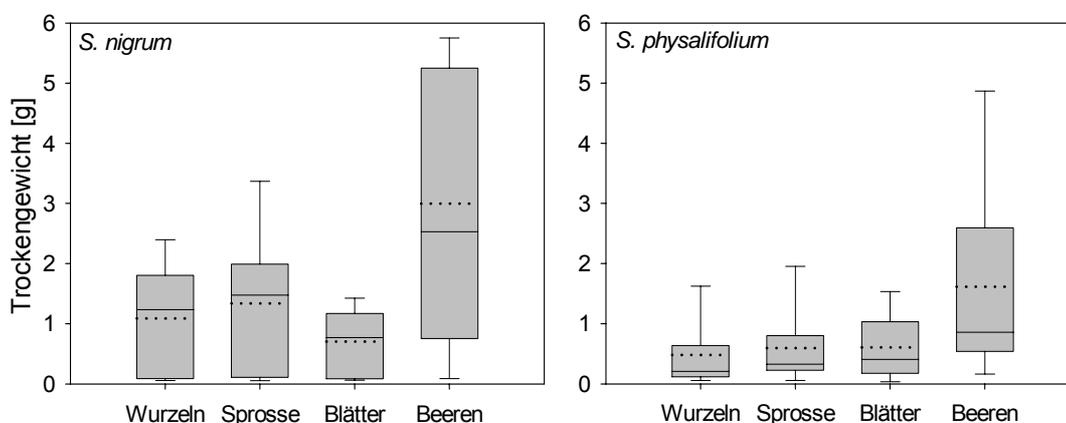


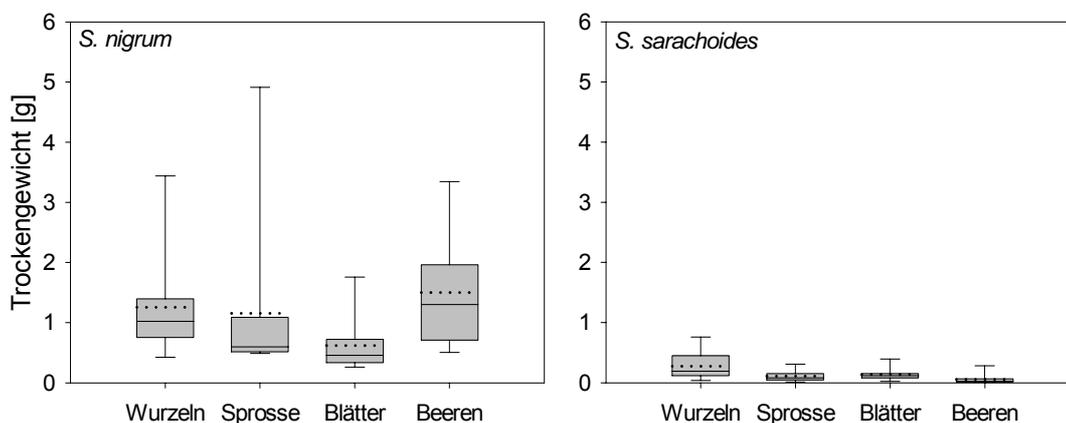
Abb. 48: Beerenanzahl [n] der untersuchten *Solanum*-Arten (n = 16) in Monokultur.

Konkurrenzbeete

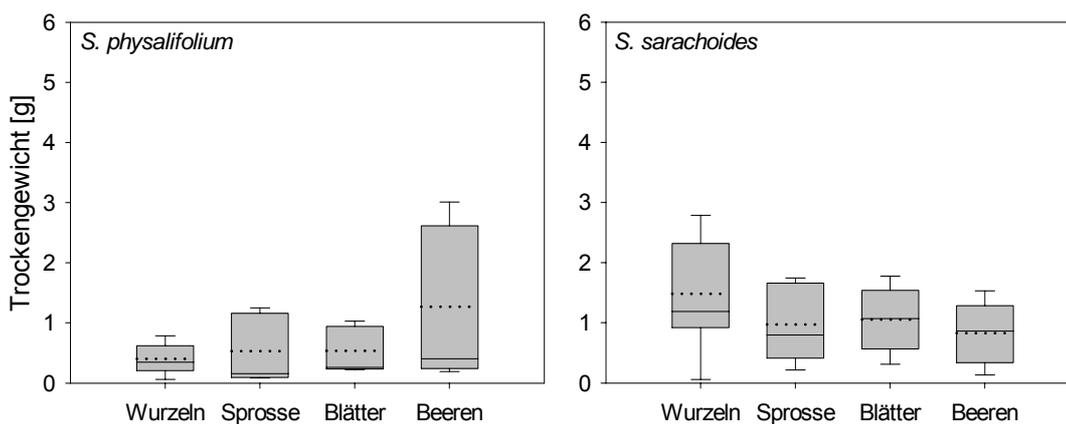
Genau wie in den Monokulturbeeten wurden auch die biometrischen Parameter der Pflanzen in den Konkurrenzbeeten bestimmt. Hier standen die Individuen unter den Einfluss



Konkurrenzbeet: *S. nigrum* & *S. physalifolium*



Konkurrenzbeet: *S. nigrum* & *S. sarachoides*



Konkurrenzbeet: *S. physalifolium* & *S. sarachoides*

Abb. 49: Trockengewichte [g] (Wurzeln, Sprosse, Blätter & Beeren) der untersuchten *Solanum*-Arten (n = 16) in Konkurrenzkultur.

der zwischenartlichen Konkurrenz. Wiederum wurden die ober- und unterirdische Biomasse getrennt geerntet und getrocknet sowie die Beeren gezählt und getrocknet. Des weiteren

wurde die Blattflächen bestimmt. Die Ergebnisse dieser Auswertung sind in den Diagrammen in Abb. 49 und Abb. 50 abgebildet.

Die oberen beiden Darstellungen in Abb. 49 zeigen die Trockengewichte (Wurzeln, Sprosse, Blätter und Beeren) der beiden in Konkurrenz gepflanzten Arten *S. nigrum* und

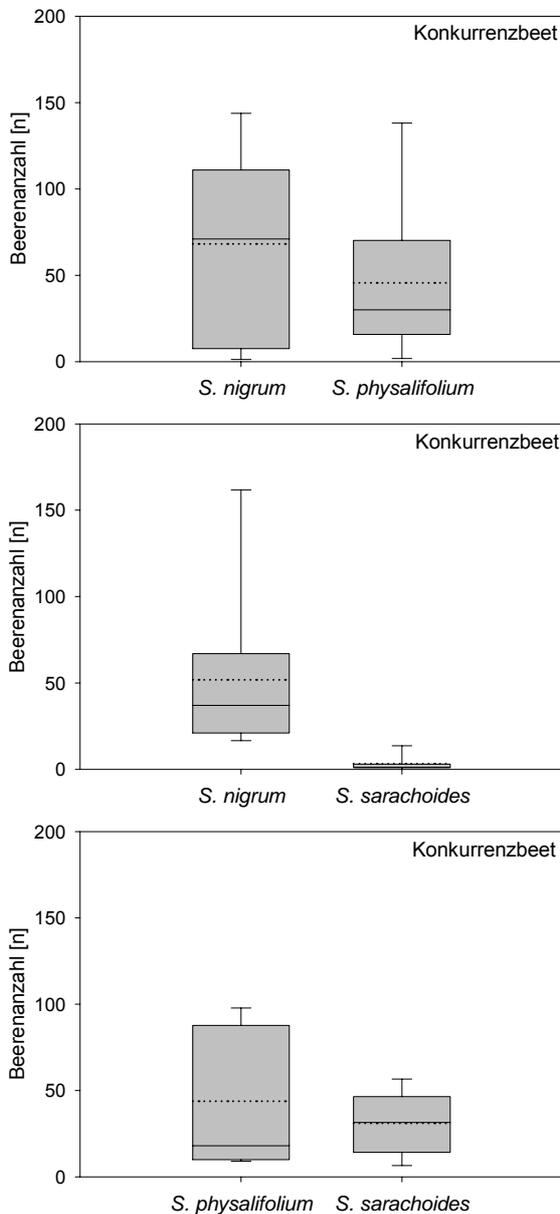


Abb. 50: Beerenanzahl [n] der untersuchten *Solanum*-Arten (n = 16) in Konkurrenzkultur.

Schwarzen Nachtschatten fallen die Trockengewichte im Vergleich zur Monokultur etwa um die Hälfte ab. Bei *S. sarachoides* nehmen die Trockengewichte um gut ein Viertel ab. Beide Arten scheinen unter dem gegenseitigen Konkurrenzdruck in der Produktion ihrer Biomasse behindert zu werden.

S. physalifolium. Die Werte der beiden Arten zeigen ein nahezu analoges Bild zu den Verhältnissen in den Monokultur-Versuchen. Die Werte des archaeophytischen Schwarzen Nachtschattens präsentieren eine ähnliche Reihung wie in der Reinkulturpflanzung, lediglich mit dem Unterschied, dass der Median und die Mittelwerte enger aneinander liegen. Insgesamt wird unter der Konkurrenz der anderen Taxons etwas mehr Biomasse gebildet. Genauso ergibt sich aus der Auswertung der Werte von *S. physalifolium*, dass es auch hier zu einer leichten Zunahme der Biomasse kommt. Bis auf das Trockengewicht der Beeren sind auch hier die Streuungen der Werte geringer als bei den Daten der in intraspezifischer Konkurrenz stehenden Individuen.

Die mittleren Diagramme der Abb. 49 stellen die Auswertungen des Konkurrenzversuches von *S. nigrum* und dem einwandernden Saracho-Nachtschatten dar. Insgesamt ein ist Sinken der Biomasse-Produktion beider Taxa feststellbar sowie eine Zunahme der Streuung der Werte bei der Art *S. nigrum* im Vergleich zur Monokultur. Beim

Andere Ergebnisse weisen die beiden untersten Box Plots in der Abb. 49 aus, wo die neophytischen Arten *S. physalifolium* und *S. sarachoides* in Konkurrenz zueinander verglichen sind. Im Unterschied zur Monokultur (Abb. 46) kommt es hier zu einem Zuwachs der Trockenmasse beim Saracho-Nachtschatten. Beim Argentinischen Nachtschatten kann eine größere Streuung der Beerenproduktion registriert werden. Insgesamt nehmen die Trockengewichte der Biomassen leicht ab.

In Abb. 50 ist die Beeren-Anzahl der in Konkurrenzkultur gepflanzten *Solanum*-Arten in Box-Plots illustriert. Diese drei Diagramme spiegeln die relativen Verhältnisse der Trockengewichte der Beeren (siehe Abb. 49) in der Konkurrenzkultur wieder. Im Gegensatz zur Monokultur ist hier eine gesteigerte Beerenanzahl der beiden konkurrierenden Arten *S. nigrum* (Median von ~ 75 Beeren) und *S. physalifolium* (Median von ~ 45 Beeren) festzustellen. Beide in Konkurrenz stehenden Taxa steigern ihre Beerenproduktion im Gegensatz zur Reinkultur um etwa die Hälfte. Im mittleren Diagramm der Abb. 50 ist eine deutliche Abnahme der Beerenanzahl (Median von 5 – 6 Beeren) des ephemeren Nachtschatten im Vergleich mit der in Monokultur produzierten Anzahl zu sehen. Der konkurrierende archaeophytische Nachtschatten zeigt eine Senkung seiner Beerenproduktion um etwa 20 %. Auffällig ist hierbei eine hohe Schwankung in den ermittelten Werten. Die unterste Graphik der Abb. 50 beschreibt das Beerenverhältnis der beiden neophytischen Arten im Konkurrenzbeet. Hierbei kommt es zu einer leichten Steigerung der Beerenanzahl bei beiden

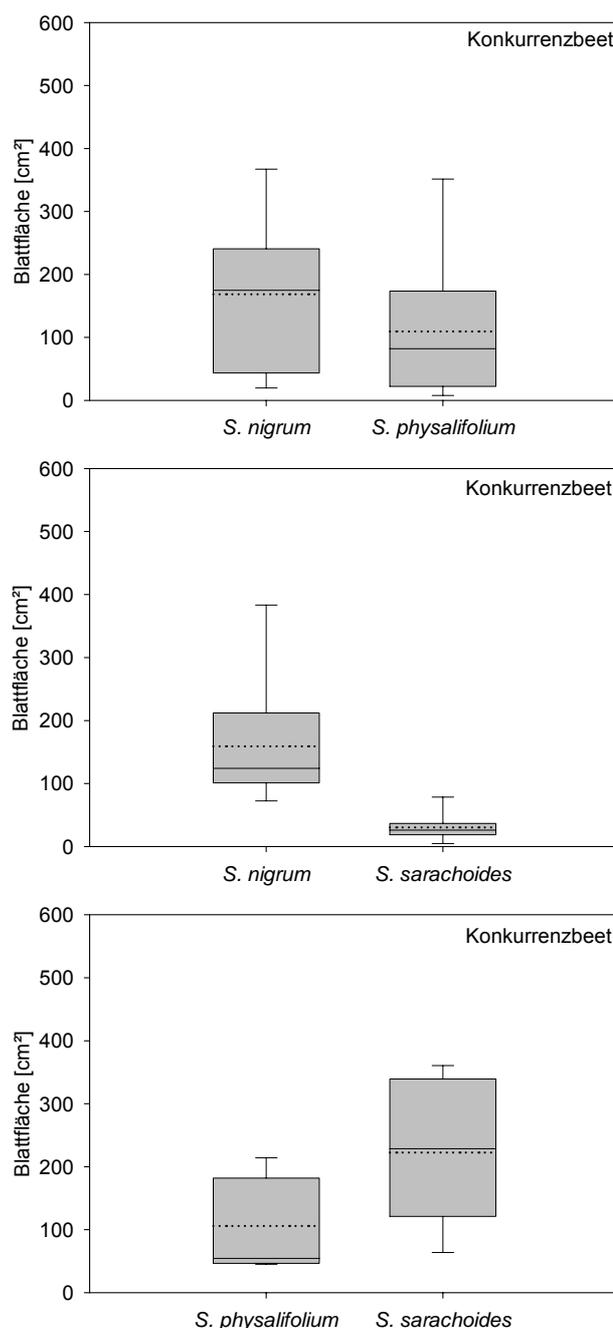


Abb. 51: Blattfläche [cm²] der untersuchten *Solanum*-Arten (n = 16) in Konkurrenzkultur.

untersuchten Arten im Vergleich zum Beet mit der Monokultur. Auffallend hier ist eine Kompaktheit der Werte des einwandernden *S. sarachoides* im Gegensatz zur etablierten Art, die Whisker als Indikatoren für Messwertestreuung liegen bemerkenswert nahe an den Quartilgrenzen.

Die Unterschiede der Blattflächen der *Solanum*-Arten in der Konkurrenzkultur sind in der Abb. 51 dokumentiert. Hierbei kommt es im Vergleich mit den Blattflächen der Arten in Monokultur ebenfalls zu Differenzen. In der obersten Darstellung werden der Archaeophyt *S. nigrum* und der etablierte Neophyt *S. physalifolium* gegenübergestellt. Der Schwarze Nachtschatten schränkt den Wuchs seiner Blattfläche im Median um fast die Hälfte ein, wohingegen es bei der Blattfläche des Mitbewerbers *S. physalifolium* sogar zu einer leichten Steigerung kommt. Die Fläche der Blätter von *S. nigrum* liegt zwischen 40 cm^2 und 230 cm^2 (Monokultur: $40 - 400\text{ cm}^2$). Im Gegensatz dazu beträgt die Blattfläche von *S. physalifolium* 30 cm^2 bis etwa 180 cm^2 (Monokultur: $30 - 80\text{ cm}^2$ mit starken Schwankungen). In der mittleren Darstellung der Abb. 51 wird die Blattproduktion *S. nigrum* mit der des einwandernden *S. sarachoides* verglichen. In dieser Gegenüberstellung ist wie bei der anderen Konkurrenz-Paarung eine Verminderung der Blattfläche beim archaeophytischen *S. nigrum* zu erkennen ($100 - 220\text{ cm}^2$). Auch beim ephemeren Neophyten kommt es zu einer Verringerung der Blattfläche in Konkurrenz. Im Gegensatz zur Monokultur betragen die Blattflächen nur noch zwischen 30 cm^2 und 50 cm^2 . Dies ist eine Abnahme der Fläche von mehr als $2/3$ im Vergleich zur Monokultur ($110 - 180\text{ cm}^2$). Die untere Darstellung gibt die Blattflächen der beiden neophytischen *Solanum*-Arten in Konkurrenz wieder. Hier ist, wie in der oberen Darstellung, eine leichte Steigerung der gebildeten Blattfläche von *S. physalifolium* festzustellen. Auffallend ist die gesteigerte Blattflächenbildung des ephemeren *S. sarachoides* in der Konkurrenzkultur. Hierbei kommt es zu einer Steigerung von gut einem Drittel im Vergleich zur Monokultur. Unter Konkurrenz nimmt die Blattfläche des Archaeophyten stark ab, dem hingegen bleibt der Wuchs der Blattfläche beim Argentinischen Nachtschatten gleich. *S. sarachoides* variiert je nach Konkurrent in seinem Blattflächenwuchs. Bei einer Verringerung der Blattfläche kann die einfallende Strahlungsenergie für die metabolischen Zwecke nicht ganz genutzt werden. Diese Strahlungsenergie sollte aber auf den Sand- und Kiesbänken des Rheins prinzipiell in ausreichendem Maße vorhanden sein und selbst unter Konkurrenz die Lichtversorgung der Arten gewährleisten.

3.2.4.3 Verteilung der kationischen Pflanzeninhaltsstoffe in Wurzeln, Sprossen und Blättern der beprobten *Solanum*-Arten

Die Makronährstoffe, die sich in dem beprobten Pflanzenmaterial anreichern, wurden in ähnlicher Weise wie die Nährstoffe in den Bodenstichproben untersucht (Formel (1.7)). Es wurden die Ionen-Gehalte an Kalium, Calcium und Magnesium gemessen und gemittelt.

In Abb. 52 sind die Mengen dieser Makronährstoff-Ionen für Wurzeln, Sprosse und Blätter aufgetragen. Die untersuchten Ionen sind recht homogen verteilt in den Pflanzenorganen aller beprobten Arten und es kommt nur zu einigen wenigen Abweichungen. Die höchsten Konzentrationen beim Calcium werden in den Blättern gemessen (38 mg bis über 50 mg Ca^{2+} / g TG).

Die niedrigsten Werte (4 – 9 mg Mg^{2+} / g TG) weist die Menge des Magnesiums in allen untersuchten Pflanzenorganen auf; hierbei sind die relativ höchsten Konzentrationen wiederum in den Blättern vorzufinden.

Die Analyse des Kalium ergibt Konzentrationen (9 – 27 mg K^+ / g TG), die in ihrem Zahlenwert zwischen den beiden anderen Makronährstoff-Ionen liegen. Kalium reichert sich mit den höchsten Ionen-Gehalten im Spross an; nur beim archaeophytischen Nachtschatten liegt die höchste Konzentration von Kalium in den Blattorganen.

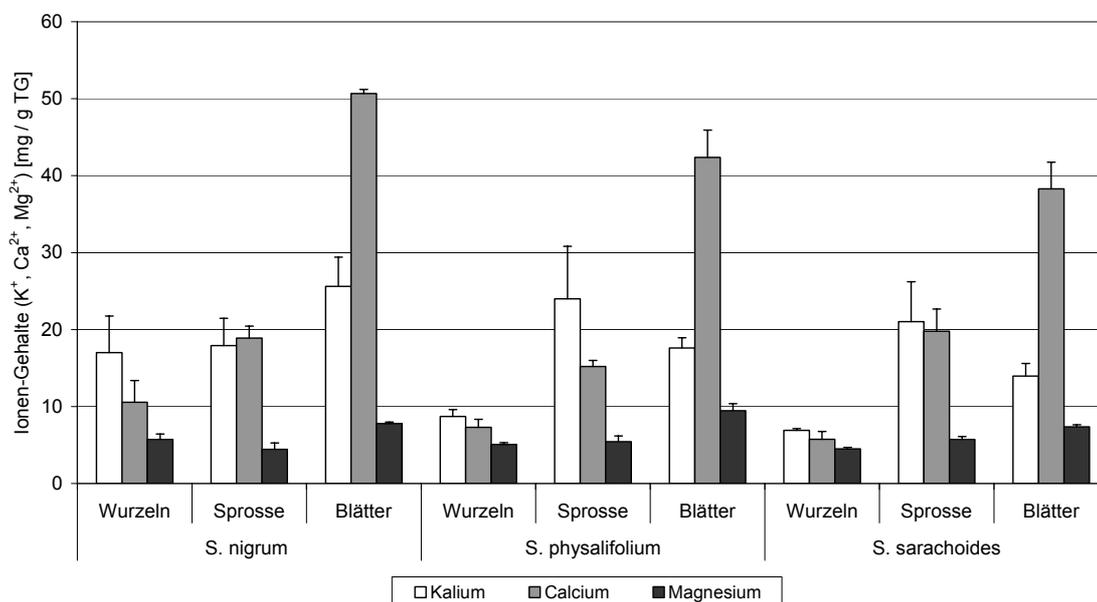


Abb. 52: Gehalte [mg / g TG] an Makronährstoff-Ionen (K^+ , Ca^{2+} und Mg^{2+}) in der Biomasse der beprobten *Solanum*-Arten.

3.2.4.4 Phosphatgehalte in Wurzeln, Sprossen und Blättern der *Solanum*-Arten

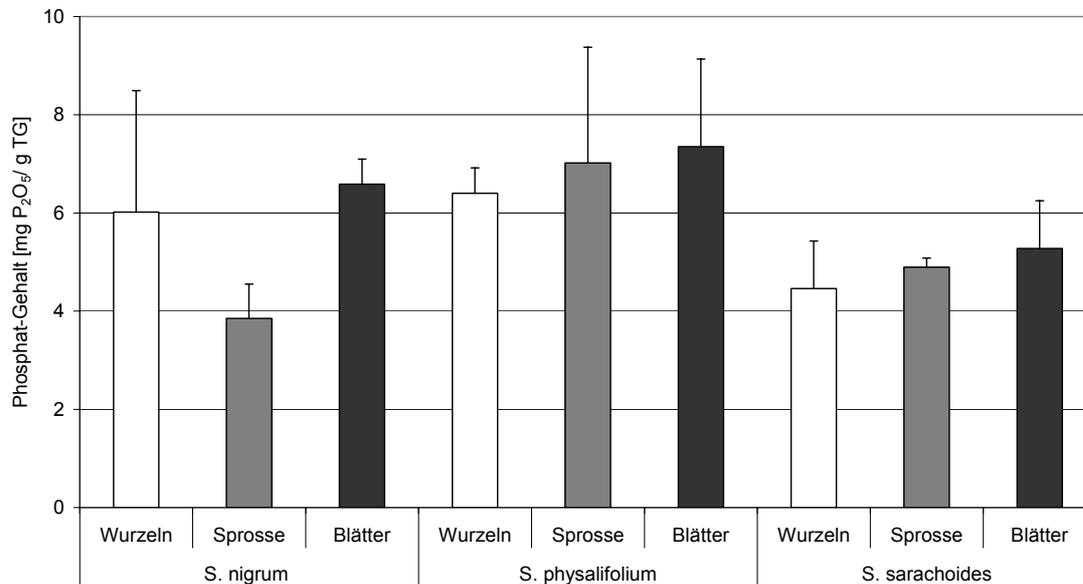


Abb. 53: Phosphat-Gehalte [mg / g TG] in den Pflanzenorganen von *Solanum nigrum*, *S. physalifolium* und *S. sarachoides*.

In der Abb. 53 sind die Phosphat-Gehalte der Pflanzenorgane von *Solanum nigrum*, *S. physalifolium* und *S. sarachoides* illustriert. Es wurden die Wurzel-, Spross- und Blatt-Inhalte der untersuchten Arten analysiert (Formel (1.8)) und ausgewertet. Dabei zeigte sich in der Auswertung ein recht einheitliches Bild. Es werden bei allen untersuchten Pflanzenorganen Werten zwischen 3,9 mg bis 7,5 mg P₂O₅ / g TG ermittelt. Damit liegen die analysierten Werte im normalen Rahmen für Phosphat-Gehalte in Pflanzenmaterial (~ 1 – 10 mg P₂O₅ / g TG, FREY & LÖSCH 2004). Der höchste Phosphatgehalt befand sich in der Trockenbiomasse von *Solanum physalifolium*. *S. sarachoides* wies die geringsten Phosphat-Gehalte im Pflanzenmaterial auf. Leicht darüber lag der Gehalt des archaeophytischen *S. nigrum*, doch sind die Unterschiede gemäß den Standardabweichungen nur in einigen Vergleichen signifikant (Spross: *S. nigrum* < *S. sarachoides*, Wurzel: *S. physalifolium* > *S. sarachoides*).

Die stärkste Allokation von Phosphat mit Werten im Mittel von 6 mg bis 7,5 mg P₂O₅ / g TG erfolgt in den Blättern aller Arten. Die Phosphatanreicherung im Spross beträgt durchschnittlich 3,9 mg bis 7 mg P₂O₅ / g TG. Etwas weniger Phosphat konnte in den Wurzeln der untersuchten *Solanum*-Arten ermittelt werden. Auffällig ist der niedrige Phosphatanteil im Spross von *S. nigrum*. Diese Art ist die Einzige in der Analyse, bei der im Spross weniger P₂O₅ angereichert ist als in den Wurzeln.

3.3 Autökologische Analyse der Habitatansprüche und Leistungsfähigkeit der Gattung *Impatiens*

3.3.1 Keimung

Im Gegensatz zu den *Solanum*-Arten zeigten die untersuchten *Impatiens*-Arten ein sehr schlechtes Keimungsverhalten. Im Freiland keimten alle *Impatiens*-Arten, wenn sie nach der Samenbildung auf den Kulturflächen ausgebracht wurden. Im Labor keimten nur *I. glandulifera* und *I. parviflora*. Die Samen des Kleinblütigen Springkrautes wiesen jedoch ein noch schlechteres Keimverhalten als die des Indischen Springkrautes auf. Selbst nach kontrollierter Frostbehandlung (TREPL 1984) stellten sich nur geringe Erfolge ein. Aus diesem Grund wurden alle Pflanzen der für Experimente genutzten *Impatiens*-Arten, aus dem Freiland entnommen und als Keimlinge eingepflanzt. Hierbei wurde darauf geachtet, dass alle Pflanzen über denselben Entwicklungsstand und dieselbe Wuchshöhe verfügten.

3.3.2 Biomasse-Entwicklung im Wärmegradienten-Beet bei den *Impatiens*-Arten

Um den Einfluss einer möglichen Klimaerwärmung auf die *Impatiens*-Pflanzen beurteilen zu können, wurden die untersuchten Arten in Wärmegradientenbeete gepflanzt (Abb. 54). Abb. 55 stellt in den ersten drei Box Plots die Spross-Längenentwicklung der Arten *Impatiens noli-tangere*, *I. parviflora* und *I. capensis* dar. Diese wurden in separierten



Abb. 54: Wärmebeet der *Impatiens*-Arten zwei Monate nach der Aussaat, Heizquelle an der rechten Seite des Containers.

Wuchscontainern mit gleicher Bodenfeuchte aufgezogen. In den Darstellungen wurden die Sprosslängen nach dem Ernten aufgetragen. Die Ergebnisse aus dem Jahr 2001 der Art *Impatiens glandulifera* sind im unteren rechten Diagramm als Box Plot dargestellt.

Es fällt ein sehr starkes Wachstum der drei beprobten *Impatiens*-Arten im Jahr 2003 auf. Alle drei Arten wurden in diesem Jahr überdurchschnittlich groß. Dieses Jahr war extrem trocken, strahlungsreich und warm („Jahrhundert-Sommer“). Bei ausreichender Bodenfeuchte und Beschattung entwickelten sich die *Impatiens*-Arten sehr gut.

Alle vier Darstellungen in Abb. 55 zeigen vergleichbare Trends in den Wuchsergebnissen. Bis auf *I. capensis* mit vergleichbaren Medianwerten der Sprosslängen über den

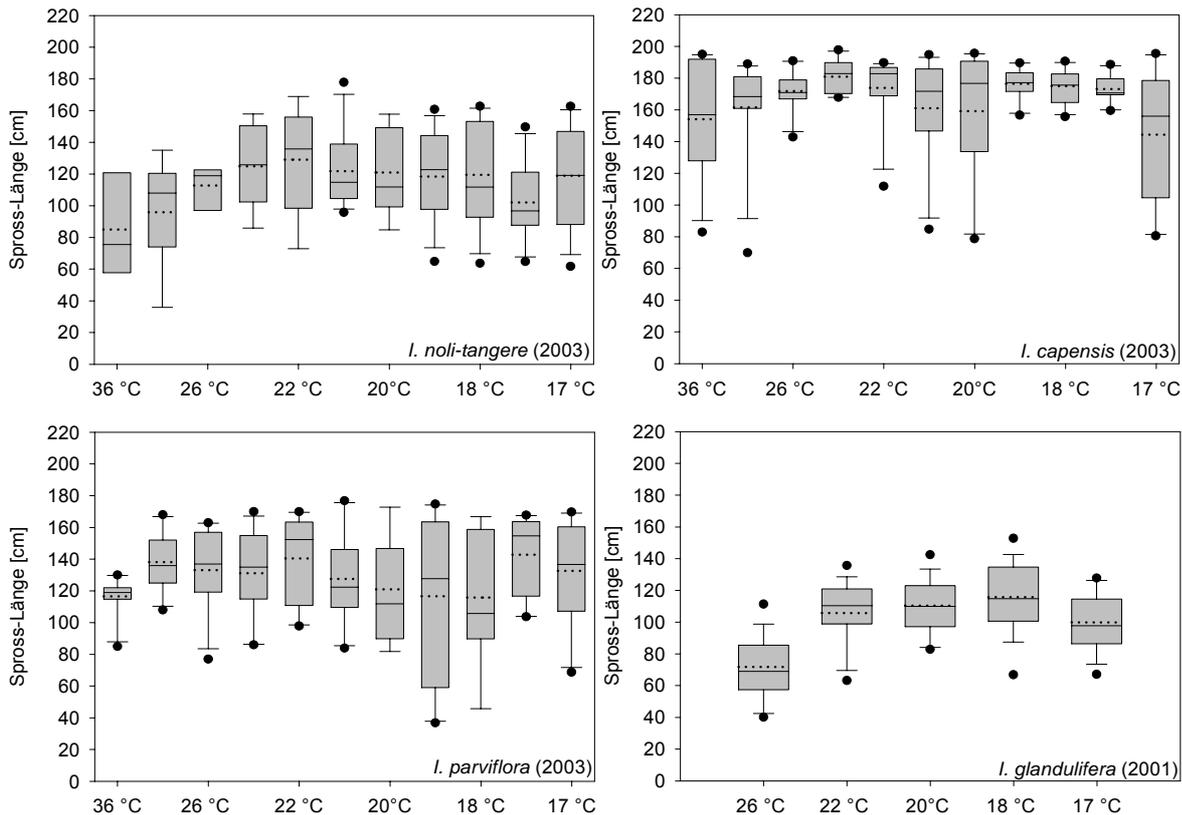


Abb. 55: Biomasse-Entwicklung der beprobten *Impatiens*-Arten bei unterschiedlichen Temperaturstufen und gleichbleibender Bodenfeuchte ($\sim 0,32 \theta$ [$\text{m}^3 \text{m}^{-3}$]). Die Bodentemperatur ($\pm 1,9 \text{ }^\circ\text{C}$) ist zum Abstand der Heizmatte aufgetragen: 0 cm (Min: 25,1 $^\circ\text{C}$, Max: 42,8 $^\circ\text{C}$); 10 cm (Min: 19,8 $^\circ\text{C}$, Max: 33,4 $^\circ\text{C}$); 20 cm (Min: 17,3 $^\circ\text{C}$, Max: 28,2 $^\circ\text{C}$); 30 cm (Min: 16 $^\circ\text{C}$, Max: 27 $^\circ\text{C}$), 40 cm (Min: 15,7 $^\circ\text{C}$, Max: 27 $^\circ\text{C}$) & 50 cm (Min: 15,5 $^\circ\text{C}$, Max: 26,8 $^\circ\text{C}$). Die Punkte beschreiben Ausreißer-Werte. (n = 12 pro Box (2003); n = 20 pro Box (2001)).

Gesamtbereich der Temperaturstufen hin weisen die untersuchten Arten ein stark vermindertes Wachstum direkt an der Heizmatte bzw. bis zu einer Entfernung von 10 cm von ihr auf. In der Grafik von *I. noli-tangere* ist zu erkennen, dass optimale Wachstumsbedingungen für den Spross ab einer Bodentemperatur zwischen 22 $^\circ\text{C}$ und 26 $^\circ\text{C}$ vorliegen. Noch höhere Substrattemperaturen führen hingegen zu Wachstumshemmung. Im Bereich von etwa 20 $^\circ\text{C}$ ist ein leichter Abfall des Wachstums im Median zu erkennen und in diesem Temperaturbereich nimmt die Streuung der Werte leicht zu. Bis auf die höchsten

Bodentemperaturenstufen scheint das Wachstum des einheimische Springkrauts unter diesen Kulturbedingungen keine Beeinflussung durch unterschiedliche Substrattemperaturen zu erfahren.

Ein analoger Verlauf des Sprosswachstums zeigt sich auch beim eingebürgerten Neophyten *I. parviflora* Sehr hohe Substrattemperaturen verträgt diese Art offenbar nicht.

Insgesamt betrachtet, zeigen sich ähnliche Schwankungen in den Messwerten, wie beim einheimischen *I. noli-tangere* bei Temperaturen zwischen 17 °C bis 20 °C.

I. glandulifera hat sein Wuchs-Optimum erst bei Bodentemperaturen zwischen 22 °C und 26 °C, analog zu *I. noli-tangere*. Bei Temperaturen von nur 17 °C konnte eine geringere Spross-Entwicklung festgestellt werden. Im Wuchs-Optimum liegen die Werte der Mediane bei etwa 1,10 m. Diese recht niedrigen Spross-Längen ergeben sich aus einer kürzeren Wuchsperiode im Versuch und dem frühzeitigeren Ernten des indischen Springkrautes. Des weiteren ist auffällig, das die Streuungen der gemessenen Werte weniger ausgeprägt sind, als die der anderen *Impatiens*-Arten.

3.3.3 Wirkung von Staunässe und Bodentrockenheit auf *Impatiens*-Arten

3.3.3.1 Staunässeverträglichkeit im Grundwasser-Gradienten-Beet

Die Abb. 56 gibt einen Eindruck über das Wuchsverhalten der unterschiedlichen *Impatiens*-Arten im Grundwasser-Gradientenbeet wieder. In rechten Bild ist sehr schön die



Abb. 56: Grundwasser-Gradientenbeet (vier Wochen nach der Aussaat) mit den beprobten *Impatiens*-Arten (2002): Links der Konkurrenzversuch und rechts der Versuchsansatz in Monokultur.

Staunässe- und Bodentrockenheit-Verträglichkeit von *I. capensis* zu sehen, welcher über den gesamten Feuchtegradienten vital ist, sowie die Staunässe-Unverträglichkeit des etablierten Neophyten *I. parviflora*. Links auf dem Bild dominieren die Bestände des Orangeblütigen und des Kleinblütigen Springkrautes, und nur sehr vereinzelt sind Pflanzen des indigen *I. noli-tangere* zu erkennen.

In der Abb. 57 ist der zeitliche Verlauf der Wuchshöhen-Entwicklung der untersuchten *Impatiens*-Arten im Feuchtegradienten in Monokultur dargestellt. Von links nach rechts sind die Pflanzen nach ihrem Einwanderungsgrad aufgeführt (*Impatiens noli-tangere*, *I. parviflora* und *I. capensis*). Auf der Abszisse ist der zeitliche Verlauf des Pflanzenwachstums nach der Aussaat aufgetragen. Die Ordinate zeigt die Feuchtegradienten im Grundwasserbeet. Die Farbabstufungen geben die mittleren Wuchshöhen der *Impatiens*-Pflanzen an.

Insgesamt ist für *I. capensis* und *I. parviflora* eine größere Wuchshöhe als für *I. noli-tangere* feststellbar. Nach etwa 15 Tagen kommt es beim einheimischen *I. noli-tangere* zu einer leichten Verminderung, sowie bei *I. parviflora* zu einem starken Einschränkung des Wachstums in der nassen Zone. Beim Kleinblütigen Springkraut sterben letztlich alle Pflanzen bis ins untere Drittel der humiden Zone ab, wohingegen das Große Springkraut (*I. noli-tangere*) leicht nassen Boden noch tolerieren kann. Der etablierte Neophyt

(*I. parviflora*) versucht vor dem Absterben durch eine frühe Blüte zwergwüchsiger Pflanzen seine Reproduktion zu sichern. Das im Gebiet einwandernde Orangeblütige Springkraut (*I. capensis*) kann auch unter sehr nassen Bedingungen existieren.

Alle drei Arten gedeihen jedoch im mittleren feuchten Bereich am Besten. Im trockenen Bereich sind im Wuchsverhalten der untersuchten Arten deutliche Unterschiede zu verzeichnen. Es kommt in dieser Zone zu einer Abnahme der bis Versuchsende überlebenden Pflanzenanzahl von *I. noli-tangere* und einem eindeutigen Anstieg der Wuchshöhen von *I. parviflora* und *I. capensis*. Der jüngere Neophyt entwickelt sich hierbei im Gegensatz zu

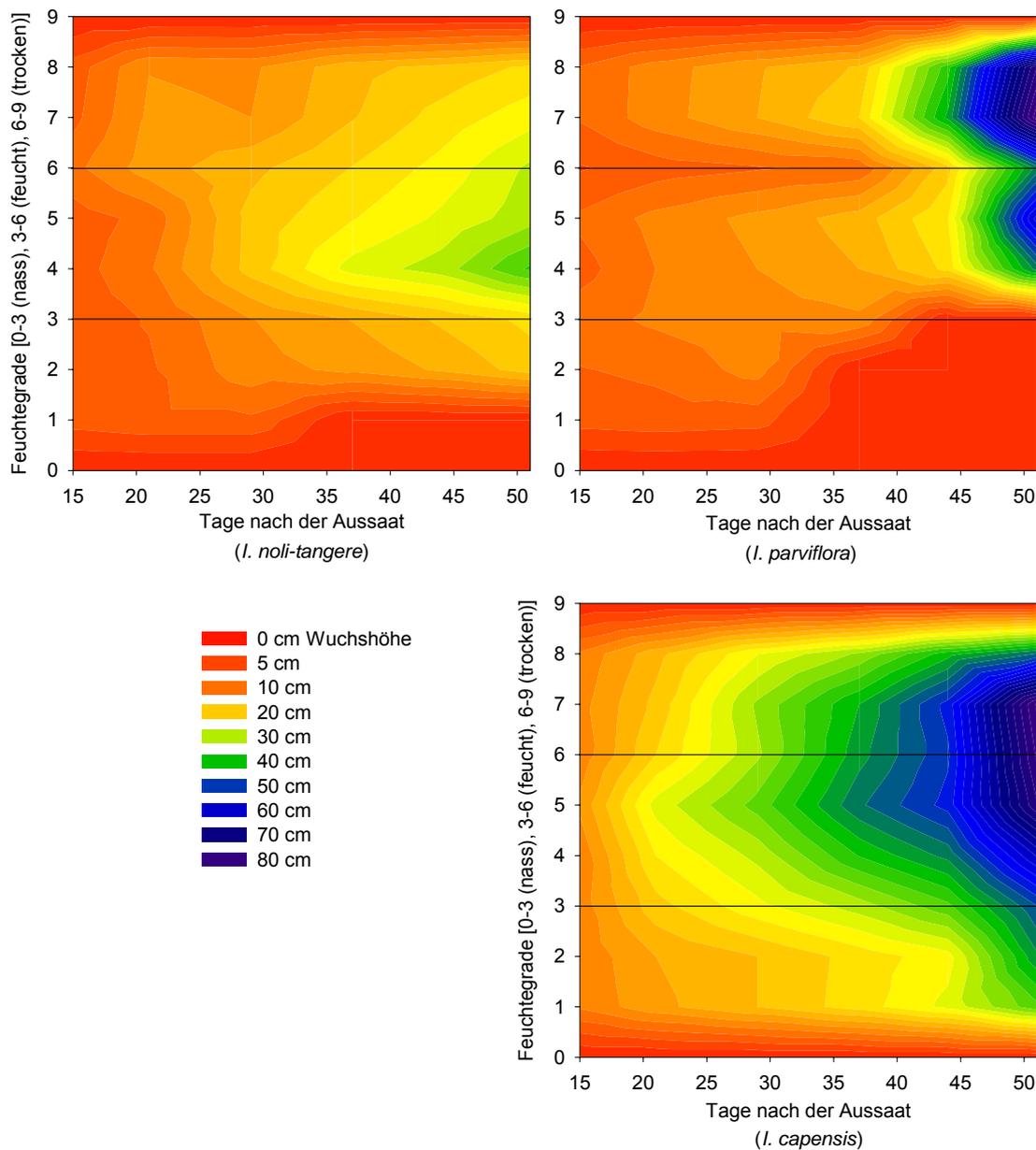


Abb. 57: Vergleich der mittleren Wuchshöhen [cm] der beprobten *Impatiens*-Arten ($n = 48$) in Abhängigkeit von der Lage im Feuchtegradienten (nass: $\theta = 0,30-0,45$ [$\text{m}^3 \text{m}^{-3}$], feucht: $\theta = 0,15-0,30$ [$\text{m}^3 \text{m}^{-3}$], trocken: $\theta = 0-0,15$ [$\text{m}^3 \text{m}^{-3}$]) im Verlauf der Zeit.

den beiden anderen untersuchten Arten selbst in den trockenen Regionen des Feuchtegradienten recht schnell.

Vergleichbare Ergebnisse wurden auch in entsprechend angelegten Versuchen unter zwischenartlicher Konkurrenz erzielt. Im Konkurrenz-Beet konnte aber ein auffallender Rückgang des einheimischen Großen Springkrautes in der feuchten Zonen des Gradientenbeetes verzeichnet werden. In den übrigen Zonen des Grundwasser-Gradientenbeetes waren die Wuchshöhen im gleichem Rahmen wie in der Reinkulturpflanzung.

3.3.3.2 Aerenchymraum-Entwicklung der Art *I. capensis* bei unterschiedlichen Bodenfeuchten

Bei einem Zusatzversuch mit dem Neophyt *I. capensis* sollte die Hohlrumentwicklung im Stängel bei unterschiedlicher Bodenfeuchte analysiert werden. Aufgrund der Unverträglichkeit der beiden anderen Arten auf Staunässe bzw. zu hohe Trockenheit, wurden diese nicht in den Versuch mit aufgenommen.

Es wurden je 16 Pflanzen von *I. capensis* in drei Behälter gepflanzt und bei Staunässe, bodenfeuchten Bedingungen und Trockenheit aufgezogen. Bei der Ernte wurden das



Abb. 58: Versuchsansatz mit *I. capensis* zur Beobachtung der Hohlrumentwicklung bei unterschiedlichen Bodenfeuchten (links: Staunässe; rechts: Trockenheit).

Trockengewicht, die Länge und die Hohlraumvolumina der Sprosse bestimmt.

In der Abb. 59 sind die ermittelten Sprosslängen und Aerenchym-Volumina wiedergegeben. Unter Staunässe bleiben die Pflanzen klein, d.h. sie werden zwischen 36 cm bis 40 cm hoch. Die größten Variationen im Höhenwachstum erreichen sie bei mittelfeuchten Substrat-Bedingungen (90 cm bis 125 cm Höhe), wohingegen bei Trockenheit und Staunässe das Längenwachstum dieser Art leicht eingeschränkt ist. Dennoch ist der mittlere Längenwert auf

dieser beiden Substratfeuchten(nass und trocken) relativ gleich. Diese Befunde decken sich mit den davon unabhängig ermittelten Ergebnissen aus den Kulturversuchen mit Pflanzen im Grundwassergradienten (Kap. 3.3.3).

Die Entwicklung der Hohlraumvolumina weist einige Unterschiede gegenüber der Längenentwicklung der untersuchten Pflanzen auf. Das geringste Aerenchymvolumen

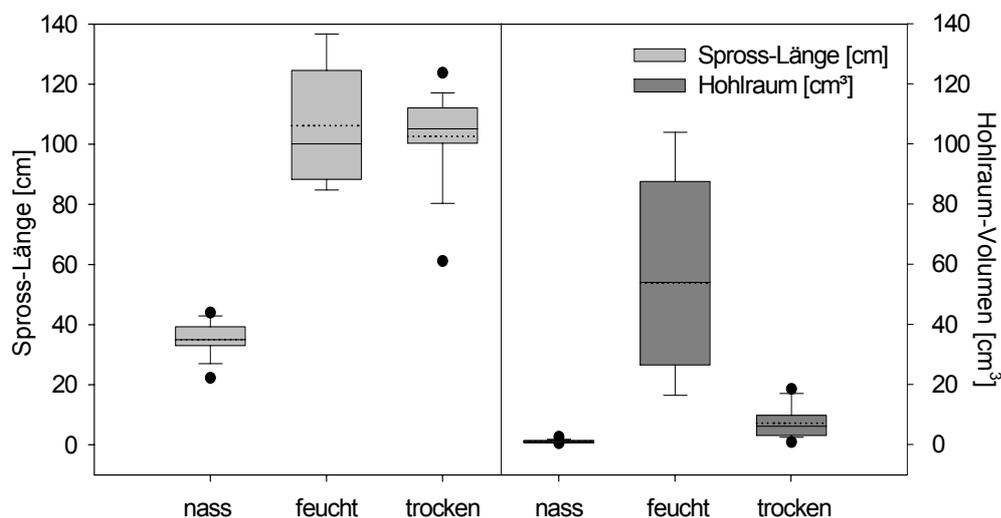


Abb. 59: Sprosslängen- und Aerenchym Entwicklung bei *I. capensis* unter verschiedenen Bodenfeuchten (n = 16); (nass: $\theta = 0,30-0,45 [m^3 m^{-3}]$, feucht: $\theta = 0,15-0,30 [m^3 m^{-3}]$, trocken: $\theta = 0-0,15 [m^3 m^{-3}]$).

($0,5 cm^3 - 1,5 cm^3$) bildet sich im Substrat mit Staunässe – eine solche Aerenchymausbildung findet bei *I. noli-tangere* und *I. parviflora* unter Staunässe erst gar nicht statt, wie die Analyse der im Grundwasser-Gradientenbeet herangewachsenen Pflanzen zeigte. Mehr Hohlraumvolumen entwickelt sich bei den *I. capensis* Pflanzen unter Bodentrockenheit mit Werten von $3,5 cm^3$ bis $13,5 cm^3$. Im Längenwachstum erreichten die Pflanzen die größte Variabilität im feuchten Wuchssubstrat, und das Hohlraumvolumen korreliert bei diesen Verhältnissen mit der Sprosslänge ($35 cm^3 - 85 cm^3$).

Im Vergleich Hohlraum / Spross_{TG} (Abb. 60) wird ersichtlich, dass die Ausbildung des Aerenchym nur wenig Unterschiede bei Trockenheit und Staunässe aufweist, obwohl die Sprosslängen recht weit

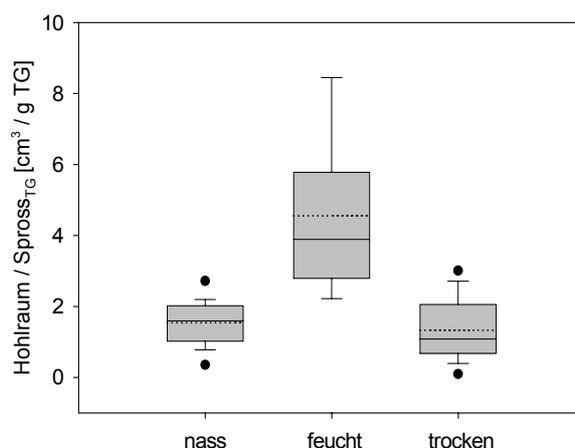


Abb. 60: Verhältnis von Hohlraumvolumen im Stängel [cm^3] zu Spross-Trockengewicht [g] bei *I. capensis* unter verschiedenen Bodenfeuchten (n = 16).

auseinander divergieren. Unter Nässe kommt es zu einem geringfügig größeren Verhältnis zwischen Hohlraumvolumen und Sprossmasse, belegt durch Median und Mittelwert. Im mittelfeuchten Substrat ist die Relation zwischen Hohlraumvolumen und Länge des Sprosses am höchsten, und signifikant größer als unter den anderen beiden Wuchssituationen. Es liegt aber auch die größte Wertestreuung vor.

Die Abb. 61 zeigt mikroskopische Aufnahmen (Leitz Dialux 20, Wetzlar) von Wurzel-Querschnitten der Art *I. capensis* unter den verschiedenen Aufzuchtbedingungen. Die Wurzeln für die Querschnitte wurden auf einer Länge von 10 mm bis 20 mm oberhalb der Wurzelspitze entnommen. Die Wurzelquerschnitte der Pflanzen, die unter Staunässe-verhältnissen aufgewachsen sind, weisen eine deutlich höhere Anzahl an Xylemgefäßen auf, ebenso kommt es zu einem im Mittel größeren Durchmesser der Leitgefäße. Das innere, lockere Markgewebe ist hier nur etwa halb so umfangreich ausgebildet wie das Gewebe der Wurzeln unter der Aufzucht bei Bodentrockenheit. Das Mark-Gewebe im Zentralzylinder der unter Substrattrockenheit aufgezogenen Pflanzen scheint eine stärker aufgelockerte Struktur aufzuweisen. Bei keiner dieser jungen Wurzeln findet sich lysigen oder schizogen angelegtes

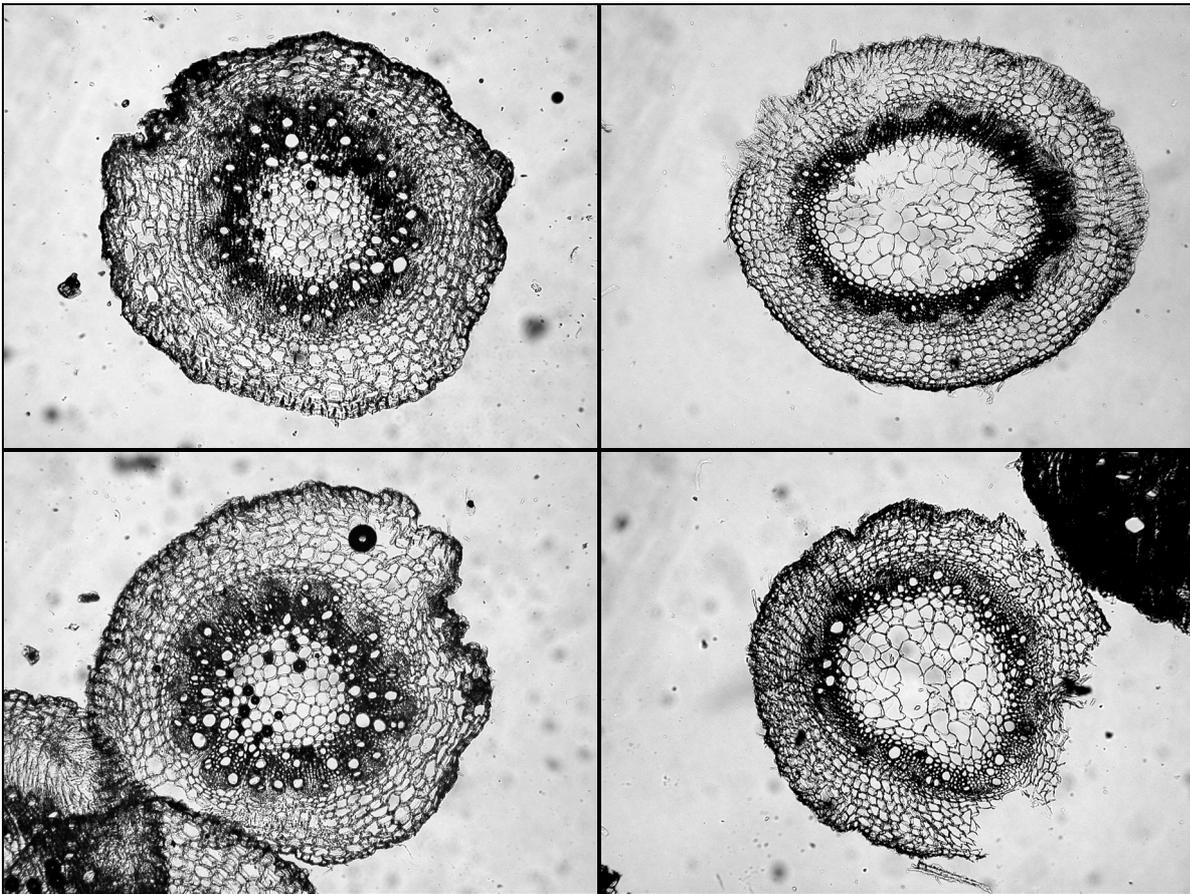


Abb. 61: Mikroskopische Aufnahmen (100fache Vergrößerung) von Wurzelquerschnitte von *I. capensis*, unter Aufzucht bei Staunässe (links) und bei Bodentrockenheit (rechts).

Aerenchymgewebe, welches in vielen Wurzeln von Sumpf-Pflanzen unter Hypoxie in frühen Entwicklungsstadien beobachtet werden kann. Die Mächtigkeit der Wurzelrinde ist unter den diversen Anzuchtbedingungen nicht auffällig variiert.

3.3.4 Wurzelsystem- und Biomasse-Entwicklung von *Impatiens*-Arten

3.3.4.1 Wurzelsystem-Entwicklung der Gattung *Impatiens*

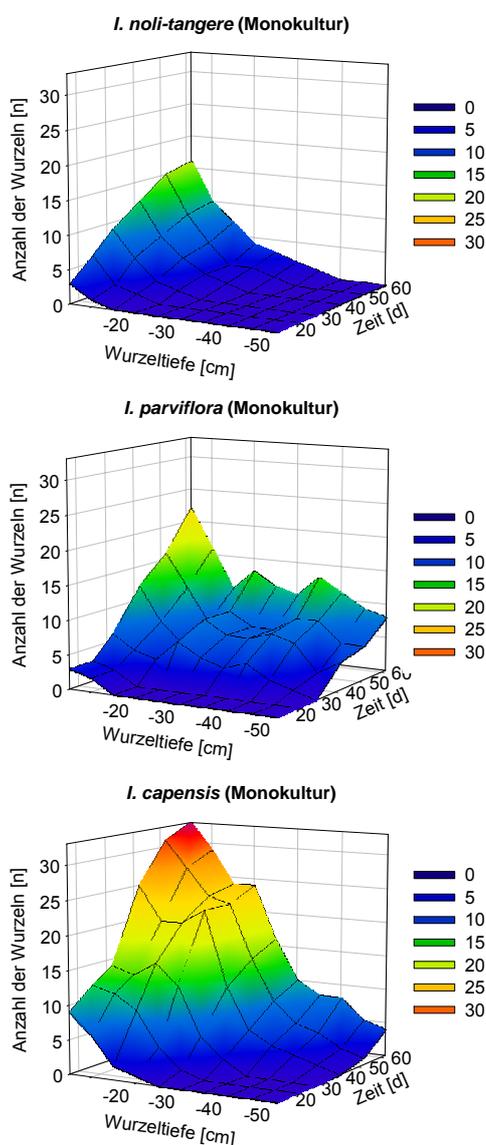


Abb. 62: Vergleich der Durchwurzelungsdichte der untersuchten *Impatiens*-Arten ($n = 12$) in Monokultur in Schrägfenster-Rhizotronen bei konstanter Bodenfeuchte ($\theta: \sim 0,32$ [$\text{m}^3 \text{m}^{-3}$]).

Wegen des nahezu homorhizen Wurzelsystems der *Impatiens*-Arten wurde nicht, wie bei den *Solanum*-Arten, der Längenzuwachs einer Hauptwurzel gemessen, sondern es wurden Zonen im Rhizotron unterteilt, um die Häufigkeit der Durchwurzelung pro Zeiteinheit zu messen. Im 3D-Diagramm Abb. 62 ist die Durchwurzelungsdichte pro Wurzeltiefe und Zeiteinheit aufgetragen. In der oberen Darstellung ist die Durchwurzelung des einheimischen Großen Springkrautes (*I. noli-tangere*) dargestellt, darunter die Wurzelproduktion des Kleinblütigen Springkraut (*I. parviflora*), und die unterste Grafik beschreibt die Wurzelentwicklung des einwandernden Neophyten *I. capensis* in der Monokultur.

Die indigene Art *I. noli-tangere* produziert nur halb soviel Wurzelmasse wie der einwandernde Neophyt *I. capensis*, und dieser dringt dabei in tiefere Bodenhorizonte ein. In seiner Wurzelproduktion steht *I. parviflora* zwischen den beiden anderen Arten, erweist sich jedoch als sehr effizient bei der Erschließung größerer Bodentiefen mit dem Fortschreiten der Vegetationsentwicklung.

In der Konkurrenzsituation (Abb. 63) kann *I. noli-tangere* seine Durchwurzelung, um etwa 20 % steigern. Entgegengesetzt hierzu kann *I. capensis* sein Wurzelwachstum nicht steigern, sondern fällt eher hinter seine unterirdische Biomasseproduktion in der Monokultur

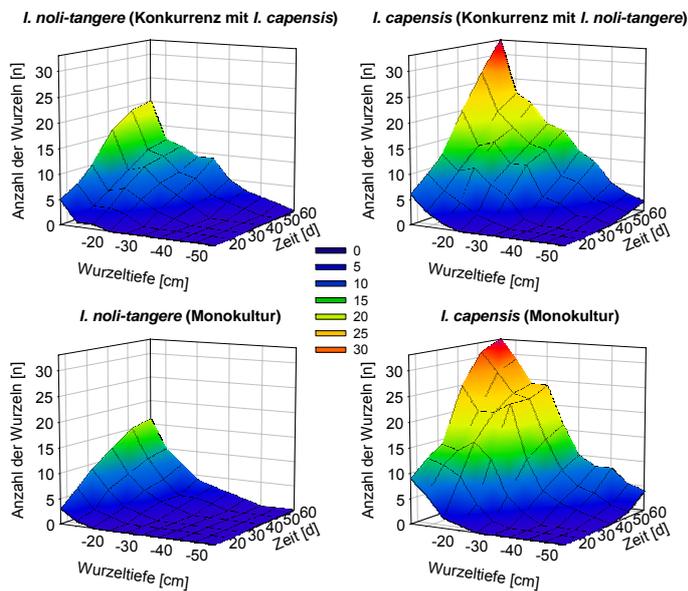


Abb. 63: Durchwurzelungsdichte in Konkurrenz bei *I. noli-tangere* und *I. capensis* im Vergleich mit der Monokultur (n = 12) bei konstanter Bodenfeuchte (θ : $\sim 0,32 \text{ [m}^3 \text{ m}^{-3}]$).

zurück. Der indigenen Art ist hierbei ein leichtes Unterwachsen in der Konkurrenz möglich. In der Interaktion der Konkurrenzarten, sowohl hinsichtlich der Zahl der entwickelten Wurzeln als auch in Hinsicht der Tiefenentwicklung wird die Produktion der Wurzeln von *I. capensis* leicht bis mäßig geschwächt. Unter Einbeziehung der Tab. 4 ist feststellbar, dass die Unterschiede im Wurzel-Trockengewicht in der Monokultur mit den Ergebnissen aus der Durchwurzelungsdichte überein-

stimmen. Hingegen stimmen die Ergebnisse in der Konkurrenzsituation nur von der Tendenz her überein, wobei aber die Menge der Wurzelproduktion bei beiden Arten abnimmt, bei *I. capensis* in etwas größerem Maße als bei *I. noli-tangere*.

In den Mischkulturen des heimischen *I. noli-tangere* mit dem eingebürgerten Neophyten *I. parviflora* zeigt sich ein ähnlicher Trend in der Durchwurzelung wie in der Konkurrenz mit *I. capensis*. Ausnahme ist allerdings, dass *I. parviflora* von der Durchwurzelungsintensität zwischen den beiden vorher genannte Arten steht.

Tab. 4: Trockengewicht der Wurzeln [g] in Monokultur und unter Konkurrenz der beprobten *Impatiens*-Arten [*Int* (*I. noli-tangere*), *Ip* (*I. parviflora*) und *Icap* (*I. capensis*)]

	Monokultur			Konkurrenz		Konkurrenz		Konkurrenz	
	<i>Int</i>	<i>Ip</i>	<i>Icap</i>	<i>Int</i>	<i>Ip</i>	<i>Int</i>	<i>Icap</i>	<i>Ip</i>	<i>Icap</i>
TG _{Wurzel} [g]	1,5 ± 0,7	4,8 ± 2,2	5,2 ± 3,9	2,5 ± 0,6	9,2 ± 3,2	0,9 ± 0,4	3,1 ± 1,1	9,7 ± 3,5	2,6 ± 1,1

In Reinkultur (Abb. 64) bildet *I. parviflora* recht viele Wurzeln in allen Horizonten des Wurzelprofils aus. Im Gegensatz dazu ist die Durchwurzelungsintensität von *I. noli-tangere*

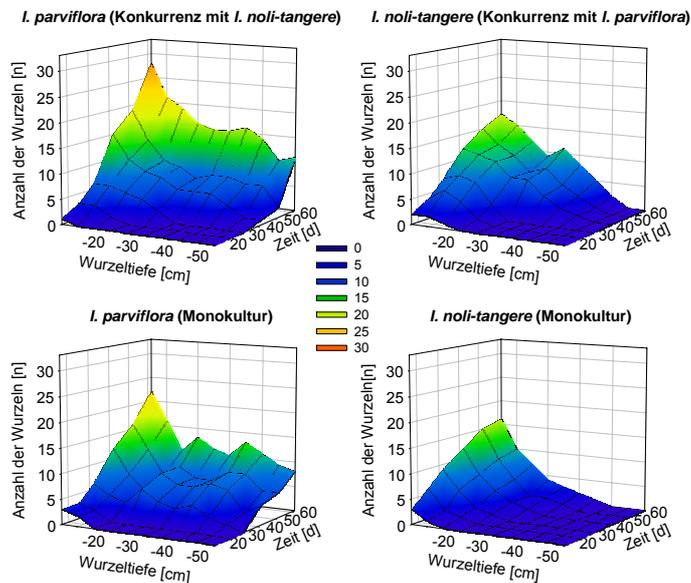


Abb. 64: Durchwurzelungsdichte in Konkurrenz bei *I. noli-tangere* und *I. parviflora* im Vergleich mit der Monokultur (n = 12) bei konstanter Bodenfeuchte (θ : $\sim 0,32$ [m³ m⁻³]).

beider konkurrierender Arten nimmt zu (Tab. 4). Beide Arten verdoppeln fast ihre Wurzelmasse, wobei *I. parviflora* tendenziell mehr Wurzeln bildet.

Auch die beiden Neophyten wurden in Konkurrenz miteinander verglichen und zusammen in ein Schrägfenster-Rhizotron gepflanzt. Man erkennt in der Abb. 65, dass *I. capensis* in dieser Konkurrenzordnung weniger Wurzeln produziert als in der Reinkultur. Dagegen steigert *I. parviflora* seine Wurzelproduktion in den oberen bis mittleren Bodenhorizonten (von 30 cm bis 35 cm). Das Wurzelrockengewicht von *I. parviflora* (Tab. 4) erfährt eine starke Zunahme in Konkurrenz mit

I. noli-tangere nur auf die oberen Bodenhorizonte, bis 20 cm – 25 cm, begrenzt. In der Konkurrenz steigert das indigene *I. noli-tangere* seine Durchwurzelung des Bodens und dringt mit seinen Wurzeln auch in tiefere Regionen vor. *I. parviflora* vervielfacht in der Interaktion mit *I. noli-tangere* seine Wurzelhäufigkeit in den unteren Horizonten. Zusätzlich kommt es zu einer Erhöhung der Wurzelmasse im oberen Bereich des Schrägfenster-Rhizotrons. Nicht nur die Wurzelanzahl pro Tiefe steigt an, sondern auch das Wurzelrockengewicht

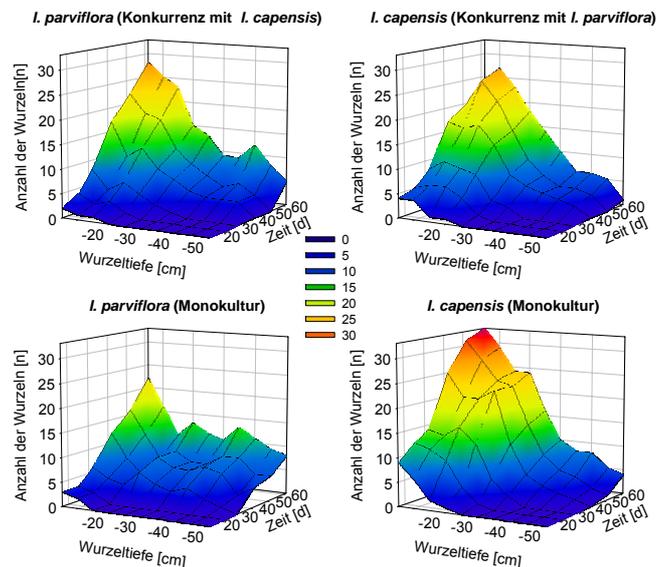


Abb. 65: Durchwurzelungsdichte in Konkurrenz bei *I. parviflora* und *I. capensis* im Vergleich mit der Monokultur (n = 12) bei konstanter Bodenfeuchte (θ : $\sim 0,32$ [m³ m⁻³]).

I. capensis. Das Kleinblütige Springkraut kann seine Wurzelmenge im Vergleich mit der Wurzelmasse in Monokultur verdoppeln. In der Interaktion mit *I. parviflora* reduziert sich die Wurzelmasse von *I. capensis* im Vergleich mit den Trockengewichten der Reinkultur um fast die Hälfte.

3.3.4.2 Sprosslängen- und oberirdische Biomasse-Entwicklung der Gattung *Impatiens* in Rhizotronen

Auch die Sprosslänge und der Gesamt-Hohlraum in den Sprossen der *Impatiens*-Pflanzen wurden ermittelt. Beim Vergleich der Sprosslängen stellte sich ein ähnliches Verhältnis wie beim unterirdischen Wachstums dar (Abb. 66). Am größten wird *I. capensis*, gefolgt von *I. parviflora* und *I. noli-tangere* in der Monokultur.

Das indigene *I. noli-tangere* steigert sein Sprosswachstum in den Konkurrenzbeeten nicht signifikant. Es wird in den Konkurrenzversuchen von den beiden neophytischen Arten um mindestens 25 % im Längenwachstum übertroffen. Die beiden gebietsfremden Arten steigern in der Konkurrenzkultur ihr Sprosswachstum. Dabei kommt es beim etablierten Kleinblütigen Springkraut zu einem signifikanten Anstieg der oberirdischen Biomasse; beim einwandernden Orangeblütigen Springkraut, ist dies nicht erkennbar.

Das größte Hohlraumvolumen im Spross im Vergleich der beprobten Arten besitzt *I. capensis*. In der Monokultur ist der gesamte Aerenchymbereich des Neophyten bis um das

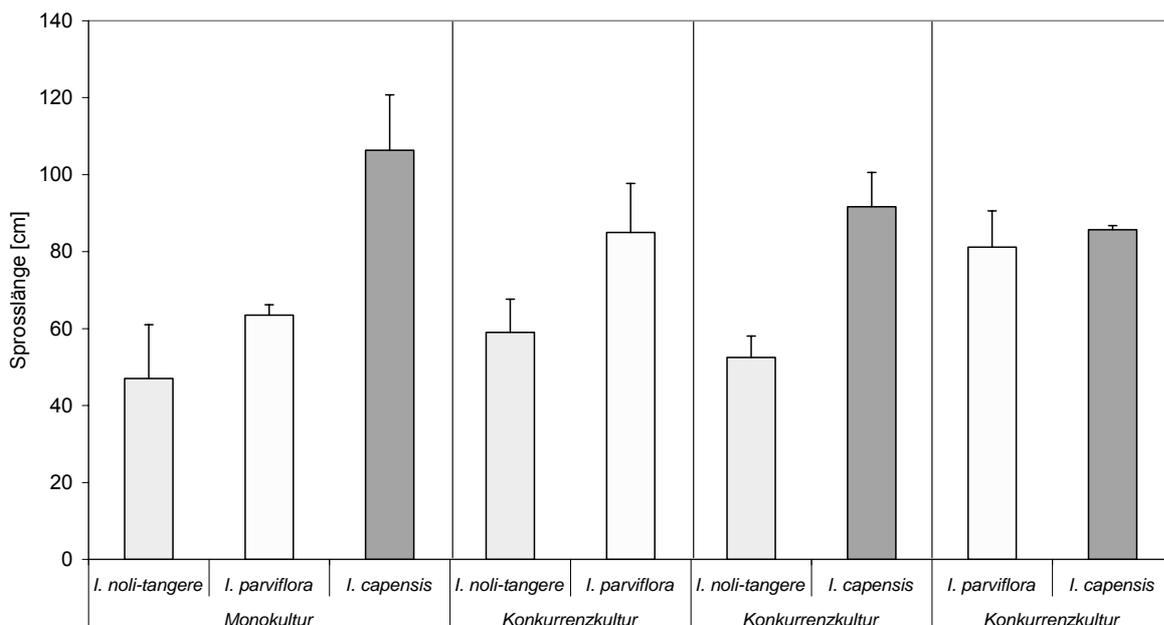


Abb. 66: Sprosslänge [cm] der untersuchten *Impatiens*-Arten (n = 6) im Schrägfenster-Rhizotron in Mono- und Konkurrenzkultur.

30fache größer als bei den beiden anderen beiden Arten. Das heimische *I. noli-tangere* verfügt über einen Aerenchym-Hohlraum von $2,32 \pm 1,6 \text{ cm}^3$, und den kleinsten Hohlraum hat *I. parviflora* ($1,35 \pm 0,3 \text{ cm}^3$) (Tab. 5)

Tab. 5: Vergleich der oberirdischen Parameter (Spross-Länge, $\text{TG}_{\text{Spross}}$, Spross-Hohlraum) der untersuchten *Impatiens*-Arten aus den Schrägfenster-Rhizotron-Versuchen.

(n = 12) pro Kultur	Art	Länge [cm]	$\text{TG}_{\text{Spross}}$ [g]	Hohlraum [cm ³]	Aerenchym- volumen / Spross TG [cm ³ / g]	Aerenchym- volumen / Sprosslänge [cm ³ / cm]
Monokultur	<i>I. noli-tangere</i>	$47,0 \pm 14,0$	$2,3 \pm 1,6$	$2,32 \pm 1,6$	1,03	0,05
	<i>I. parviflora</i>	$63,5 \pm 2,7$	$16,9 \pm 5,8$	$1,35 \pm 0,3$	0,08	0,02
	<i>I. capensis</i>	$106,3 \pm 14,4$	$16,8 \pm 11,9$	$46,31 \pm 30,9$	2,76	0,44
Konkurrenzkultur	<i>I. noli-tangere</i>	$59,0 \pm 8,6$	$3,3 \pm 1,5$	$3,49 \pm 0,7$	1,06	0,06
	<i>I. parviflora</i>	$85,0 \pm 12,7$	$8,2 \pm 3,4$	$0,59 \pm 0,5$	0,07	0,01
Konkurrenzkultur	<i>I. noli-tangere</i>	$52,5 \pm 5,6$	$2,0 \pm 0,5$	$2,61 \pm 1,3$	1,27	0,05
	<i>I. capensis</i>	$91,7 \pm 8,9$	$9,8 \pm 2,6$	$46,56 \pm 9,0$	4,74	0,51
Konkurrenzkultur	<i>I. parviflora</i>	$81,2 \pm 9,4$	$17,8 \pm 7,2$	$0,59 \pm 0,5$	0,03	0,01
	<i>I. capensis</i>	$85,7 \pm 1,1$	$4,3 \pm 1,8$	$23,16 \pm 5,0$	5,39	0,27

Die Spross-Trockengewichte zeigen unterschiedliche Werte, wenn die unterschiedliche Sprosslänge der untersuchten Arten berücksichtigt wird. Die beiden nichtheimischen Arten besitzen in der Monokultur in absoluten Werten beinahe identische Trockengewichte von $16,9 \pm 5,8 \text{ g}$ (*I. parviflora*) und $16,8 \pm 11,9 \text{ g}$ (*I. capensis*), aber bei unterschiedlichen Längen. *I. noli-tangere* produziert bei geringerer Wuchshöhe sehr viel weniger Biomasse ($2,3 \pm 1,6 \text{ g}$). In der Konkurrenzkultur liegen, bis auf zwei Ausnahmen, die Trockenmassen gleich oder unter den Werten der Monokultur-Pflanzungen. In Konkurrenz zwischen *I. noli-tangere* und *I. parviflora* kommt es zu einem Anstieg der Biomasse-Produktion bei *I. noli-tangere* um ein Drittel im Vergleich zur Monokultur und zu einer Senkung um etwa die Hälfte bei *I. parviflora*. Im Wettbewerb zwischen *I. noli-tangere* und

dem neophytischen *I. capensis* zeigte sich bei beiden Arten eine leichte Abnahme des Spross-Trockengewichts. In der Konkurrenz mit *I. parviflora* nimmt die Biomasse von *I. capensis* um gut 75 % ab, wohingegen das Sprosstrockengewicht von *I. parviflora* bei gleichen Sprosslängen nur leicht im Vergleich zur Monokultur ansteigt.

In der Tab. 5 ist das Verhältnis von Aerenchym-Volumen und Sprosstrockengewicht aufgelistet. In den Monokulturen ist dieses Verhältnis am höchsten bei der nicht heimischen Art *I. capensis* (2,76 [cm³ / g]) und mit 0,08 [cm³ / g] am niedrigsten bei dem eingebürgerten Neophyten *I. parviflora*. In den Konkurrenzuntersuchungen bleibt dieses Verhältnis von Aerenchym und Sprosstrockengewicht bei den untersuchten Arten *I. noli-tangere* und *I. parviflora* erhalten. Auffällig ist jedoch, dass diese Verhältnis beim Neophyten *I. capensis* in Konkurrenzwuchs mit den beiden anderen Arten verdoppelt wird. Dies resultiert aus der Abnahme des Spross-Trockengewichtsanteils und der dennoch gleichbleibend hohen Hohlraum-Volumina des Sprosses unter Konkurrenzwachstum.

Die Verhältnisse von Spross-Hohlraum und Pflanzenlänge unterscheiden sich leicht von den Verhältnissen von Spross-Hohlraum und Trockengewicht. Hierbei divergieren die Verhältnisse bei den beiden Arten *I. noli-tangere* und *I. parviflora* nur wenig, wobei die Werte von *I. noli-tangere* leicht über den Werten von *I. parviflora* liegen. Die Werte von *I. capensis* liegen um etwa das 10fache über denen der beiden anderen Arten.

3.3.5 Morphologie des Sprosses, Sauerstoffkonzentration im Spross, sowie Xylemsaftflussraten der untersuchten *Impatiens*-Arten

3.3.5.1 Sprossmorphologische Unterschiede bei den untersuchten *Impatiens*-Arten

Beim Ausmessen der Sprosshohlräume fielen anatomische Unterschiede bei den drei von der Größe vergleichbaren *Impatiens*-Arten auf.

Beim Orangeblütigen Springkraut (*I. capensis*) kommt es zu einer starken Aerenchym-Ausbildung im Sprossbereich. Bei dieser Art finden sich auch großen Nodien-Zwischenräume als Übergänge zwischen den Sprossabschnitten. Die indigene Art *I. noli-tangere* hingegen besitzt etwas kleinere Hohlräume im Spross und schmalere, aber noch erkennbare Nodien-Zwischenräume. Im Gegensatz zu diesen Arten werden beim Kleinblütigen Springkraut (*I. parviflora*) keine oder allenfalls sehr schmale Durchlässe an den Sprossknoten gebildet. Zudem kommt es im Internodial-Bereich zur Entwicklung nur eines kleinen, meist mit Markzellen durchsetzten Aerenchymgewebes.



Abb. 67: Längsschnitte bei den Sprossen der drei vergleichbaren *Impatiens*-Arten.

Die sprossinternen Bereiche von *I. balfourii* weisen, ähnlich wie die Nodien-Zwischenräume der eingebürgerte Art *I. parviflora* keine Hohlräume auf (siehe Abb. 68).

Bei den abgebildeten Sprosslängsschnitten fehlt eine Abbildung des Stängels des Indischen Springkrautes (*I. glandulifera*). Aufgrund der Sprosslängenunterschiede ist *I. glandulifera* nicht direkt mit den vier anderen untersuchten *Impatiens*-Arten zu vergleichen. Es kommt bei dieser neophytischen Art zu einer großen Hohlraumbildung im Internodial-Bereich sowie zu breiten gewebefreien Übergängen innerhalb der Nodien.



Abb. 68: Spross-Morphologie des ephemeren Springkrautes *I. balfourii*: keine Aerenchymbereiche zwischen den Nodien.

3.3.5.2 Interne Spross-Sauerstoffkonzentration und Xylemsaftflussraten bei den am Niederrhein wachsenden *Impatiens*-Arten

Aufgrund der unterschiedlichen Spross-Anatomie wurden Messungen der O₂-Konzentration in den Hohlraumvolumina der vier gebietsfremden Arten und der heimischen Art vorgenommen (Abb. 69). Parallel zu den O₂-Messungen wurden die Sprosstemperatur und die Xylemsaftflußraten bestimmt.



Abb. 69: Messungen des Xylem-Saftflusses (von Aluminiumfolie umhüllte Saftfluss-Manchette, oben) und der O₂-Konzentration in den Sprosshohlräumen (mittels Spritzenkanüle applizierte Optode; unten) bei *I. balfourii*.

Bei *I. noli-tangere* variiert die sprossinterne Sauerstoffkonzentration um ca. 30 % über den Tagesverlauf hinweg, mit max. 115 % am Tage und min. 80 % in der Nacht. Bei der Sprosstemperatur kommt es zu einem leichten Anstieg über Tag und zu einem Absinken in der Nacht, mit einer Differenz von etwa 8 °C, was dem herrschenden diurnalen Verlauf der Lufttemperatur entspricht. Die Xylem-Saftflussrate erreicht am Tage Maximal-Werte zwischen 50 g / h bis 65 g / h.

I. parviflora besitzt eine sehr hohe diurnale Amplitude in der Sauerstoffkonzentration im Spross-Aerenchym. Tagsüber liegt eine sehr wenig veränderte Sauerstoffkonzentration in

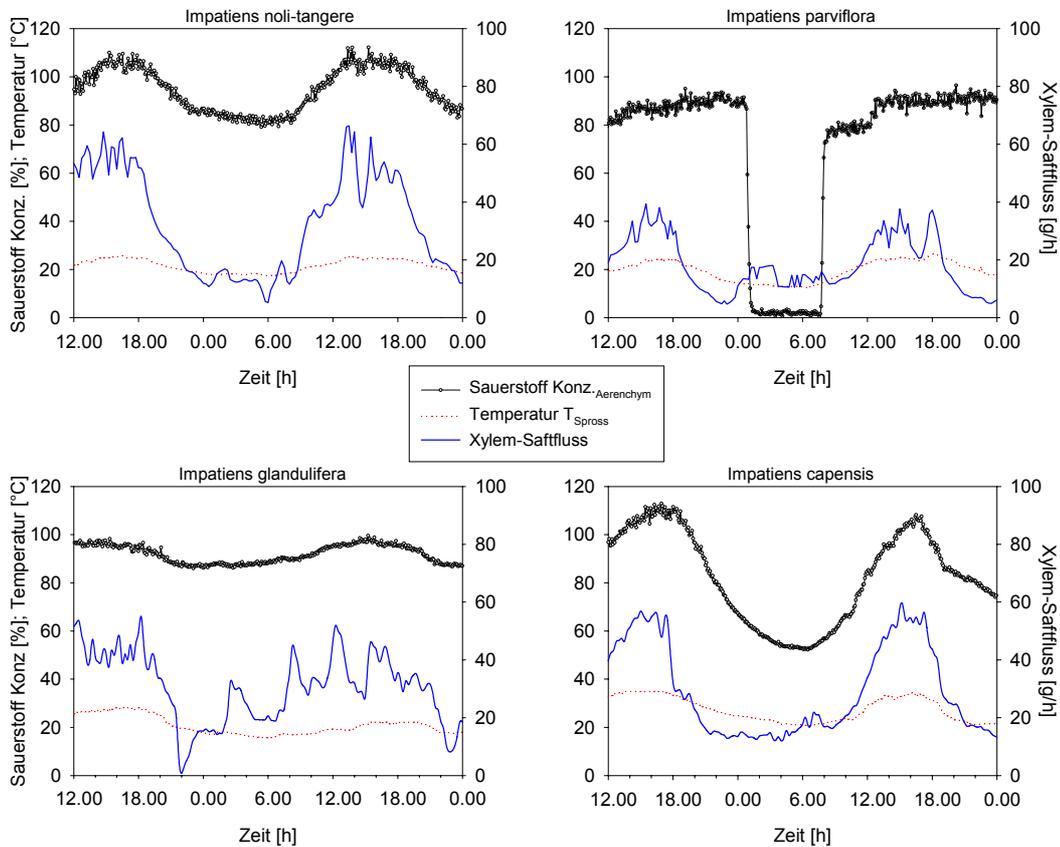


Abb. 70: Diurnale Verläufe der Aerenchym-Sauerstoffkonzentration [%]; Sprossstemperatur [°C] und Xylemsaftflußrate [g/h] bei den am Niederrhein vorkommenden *Impatiens*-Arten.

der Hohlraumvolumina vor mit einer Variabilität um etwa 5 – 10 %. Gegen Mitternacht sinkt die Sauerstoffverteilung von ca. 90 % auf 5 % ab und bleibt auf diesem Wert mit leichten Schwankungen bis zum Sonnenaufgang. Von da an steigt die Sauerstoffkonzentration im Spross wieder auf ca. 90 % der Außenkonzentration an. Die Temperaturkurve zeigt ein entsprechendes Bild wie beim Tagesgang von *I. noli-tangere*. Die Xylemsaftflussraten bewegten sich beim kleinblütigen Springkraut am Tage zwischen 25 g / h bis 35 g / h.

Die untere linke Grafik der Abb. 70 zeigt die Werte von *I. glandulifera*. Dieses Springkraut unterscheidet sich durch seine Größe von den drei anderen Arten und besitzt einen viel ausgeprägteren Aerenchymbereich im Spross. Dennoch oder gerade deswegen besitzt das Indische Springkraut die niedrigste Amplitude in der Sauerstoffkonzentration. Der höchste gemessene Wert liegt bei ca. 105 % am Tage und der niedrigste bei ca. 90 % in der Nacht. Die Temperaturdaten gleichen mit minimalen Abweichungen dem Tagesgang der

beiden anderen untersuchten Arten. Der Wasserumsatz über das Xylem liegt bei 40 g / h bis 55 g / h.

Die letzte Teilgrafik in Abbildung 70 zeigt die Werte des neueinwandernden Orangeblütigen Springkrautes (*I. capensis*). Im Tagesverlauf kommt es hier zu einer recht hohen Amplitude in den Schwankungen der Sauerstoffkonzentration des Stängels. Es werden hier Extremwerte von 110 % am Tag und 55 % in der Nacht erreicht. Die Temperaturkurve verläuft ähnlich wie bei den anderen untersuchten *Impatiens*-Arten. Mit 50 g / h bis 60 g / h liegen die Xylemsaftflussraten von *I. capensis* höher als bei den übrigen untersuchten *Impatiens*-Arten.

In Abb. 71 ist der Tagesverlauf von Sauerstoffkonzentration, Stängeltemperatur und Xylemsaftfluss bei dem im Gebiet noch ephemeren *I. balfourii* dargestellt. In der unteren Grafik dieser Abbildung sind die Globalstrahlung und das VPD der Luft aufgetragen. Dieser Neophyt erreicht ein Stängelinternes Sauerstoff-Maximum von bis zu 95 %, bei

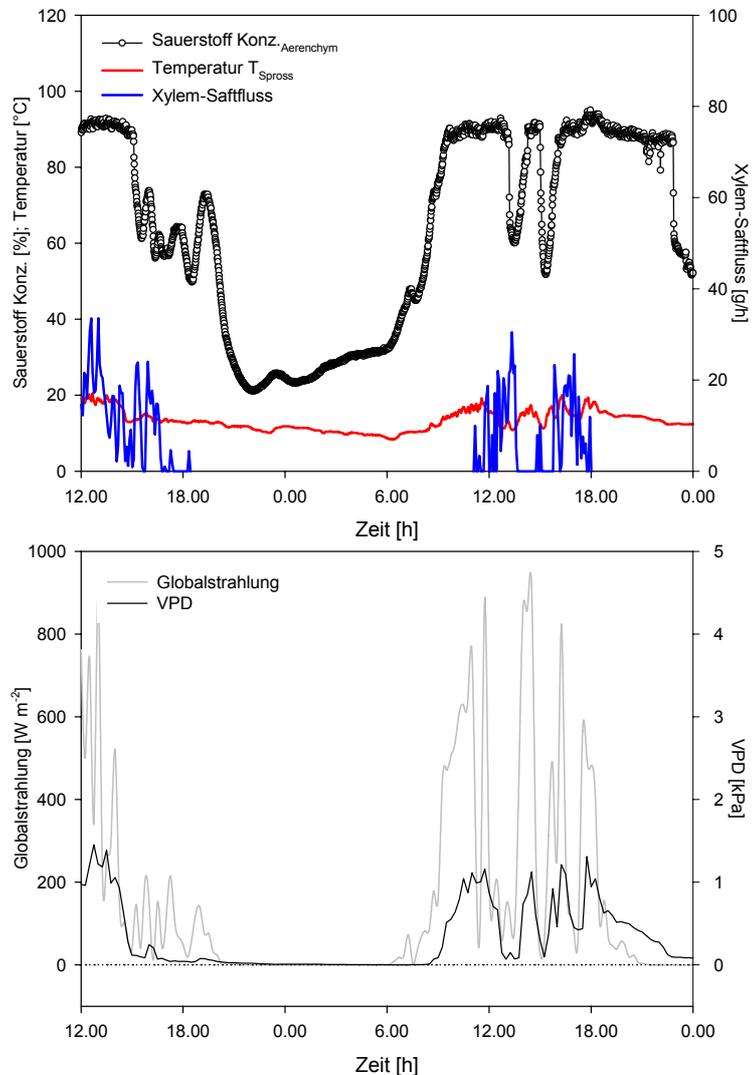


Abb. 71: Diurnale Veränderung von Aerenchym-Sauerstoffkonzentration [%]; Spross-Temperatur [°C] und Xylemsaftflußrate [g/h] (obere Grafik) Globalstrahlung [W m⁻²] und VPD der Luft [kPa] (untere Grafik) bei der ephemeren Art *I. balfourii* (2005).

Xylemsaftfluss-Werten von bis zu 40 g / h am Tage. Am Beobachtungstag kommt es zu einem dreimaligen Absinken der Globalstrahlung (12:00 – 14:00 Uhr, 15:00 – 15:30 Uhr und 17:00 – 17:30 Uhr). Durch diese Absenkung kommt es auch jeweils zur Verminderung der VPD-Werte. Leicht versetzt hierzu reagiert die Pflanze mit einem Einbruch in der

Sauerstoffkonzentration des Markgewebes. Es kommt auch zu einem Absinken der Xylem-Saftflusses bei niedriger Globalstrahlung. Der dritte Abfall der Globalstrahlung hat aber kein Absinken des sprossintern Sauerstoff-Gehaltes zur Folge, wohl aber Auswirkungen auf den Saftfluss der Pflanze.

In der Nacht kommt es zu eine Absenkung der sprossinternen O₂-Konzentration auf bis ca. 20 % des Sauerstoffgehaltes der Umgebungsluft. Bei einsetzender Photosyntheseleistung der Pflanze am Morgen steigt der sprossinterne O₂-Gehalt wieder an. Da der Xylem-Saftfluss in der Dunkelphase bis auf Werte von nahezu Null fällt, wird in den Berechnungen häufig davon ausgegangen, dass es Nachts zu keinem Saftfluss kommt; dies wurde in der Abb. 71 berücksichtigt. In der Darstellung der Abb. 70 wurden die Nacht Werte nicht auf Null gesetzt, hier sind somit Saftfluss-Daten auch während der Nacht sichtbar. Im qualitativen Vergleich zeigt *I. balfourii* insgesamt Messwerte ähnlich der eingebürgerten Art *I. parviflora*, dies in Übereinstimmung mit einem ähnlichen Aerenchym-Aufbau des Sprosses (siehe Abb. 67).

3.3.6 Gaswechselfmessungen an den Arten der Gattung *Impatiens*

Porometrischen Gaswechselfmessungen für die Arten *I. noli-tangere*, *I. parviflora* und *I. capensis* erfolgten im Jahr 2003. Im Jahr 2005 wurden zusätzlich Gaswechselfmessungen an der im Gebiet neuen, noch ephemeren Art *I. balfourii* durchgeführt. In der Abb. 72 sind die Messergebnisse für das einheimische Springkraut (*I. noli-tangere*) dargestellt. Das Spektrum der Temperatur, in dem Photosynthese stattfindet, liegt beim Großen Springkraut zwischen 16 °C und bis über 32 °C. Das Temperatur-Optimum der Photosynthese von *I. noli-tangere* ist bei rund 25 °C erreicht. Bei dieser Temperatur hat das indigene Springkraut einen Maximalwert der Photosyntheserate von $10,9 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Dieser Maximalwert wird (untere Darstellung der Abb. 72) bei einem Licht-einfall von $1400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ erlangt. Die Optimumkurve der Photosynthese erreicht bereits bei Lichtintensitäten von $510 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 90 % des Sättigungswertes ($9,6 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); bei höheren Strahlungsangeboten kommt es nur noch zu einer langsamen Steigerung der Photosyntheseleistung. In der mittleren Grafik der Abb. 72 ist die stomatare Leitfähigkeit gegen das VPD der Luft aufgetragen. Bei niedrigen VPD-Werten liegt eine hohe stomatare Leitfähigkeit von bis zu $2,85 \text{ mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ vor bei einem VPD von nur $0,08 \text{ kPa}$. Bei starker Lufttrockenheit nimmt die Leitfähigkeit der Stomata

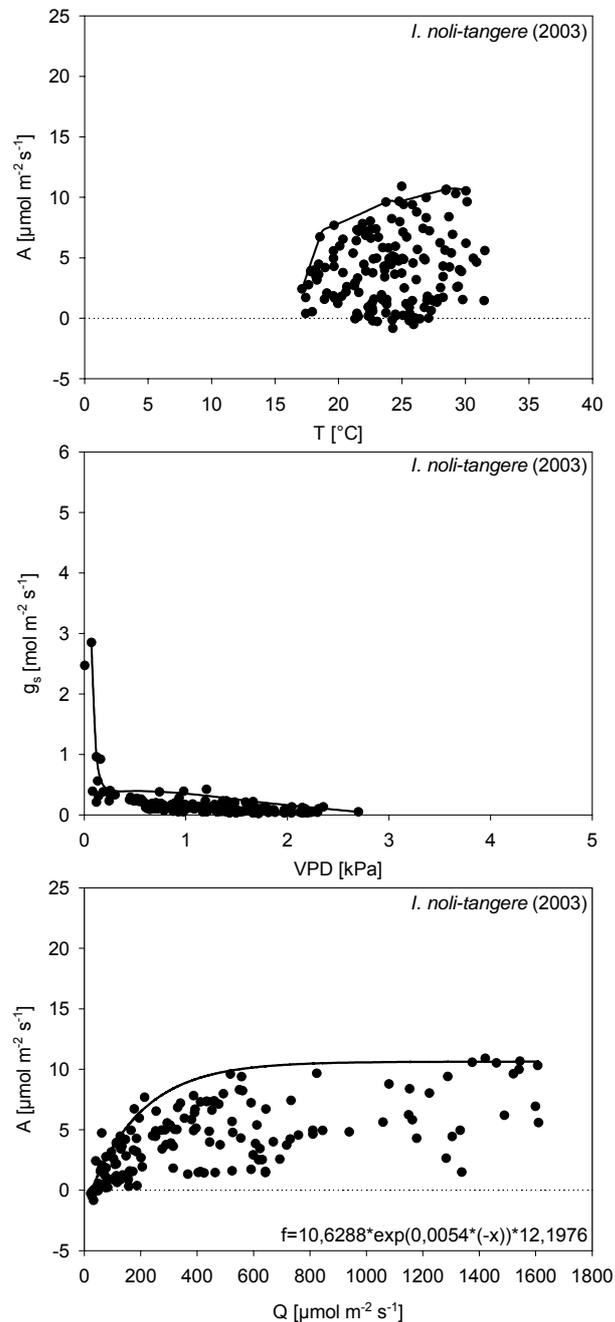


Abb. 72: Einhüllende Darstellung der Ergebnisse der Gaswechselfmessungen an *I. noli-tangere* (14.7 - 20.8.2003). Aufgetragen sind die Photosyntheserate A [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$] gegen Temperatur T [$^{\circ}\text{C}$] und Photonenfluss Q [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$], sowie stomatare Leitfähigkeit g_s [$\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$] gegen das VPD der Luft [kPa].

exponential ab. Bei VPD-Werten der Luft von 0,5 kPa pendelt sie sich auf Werte zwischen 0,3 bis 0,15 mol m⁻² s⁻¹ ein.

In der Abb. 73 sind die Messergebnisse der Gaswechseluntersuchung des etablierten Neophyten *I. parviflora* abgebildet. Die oberste Grafik zeigt ein Temperatur-Optimum im

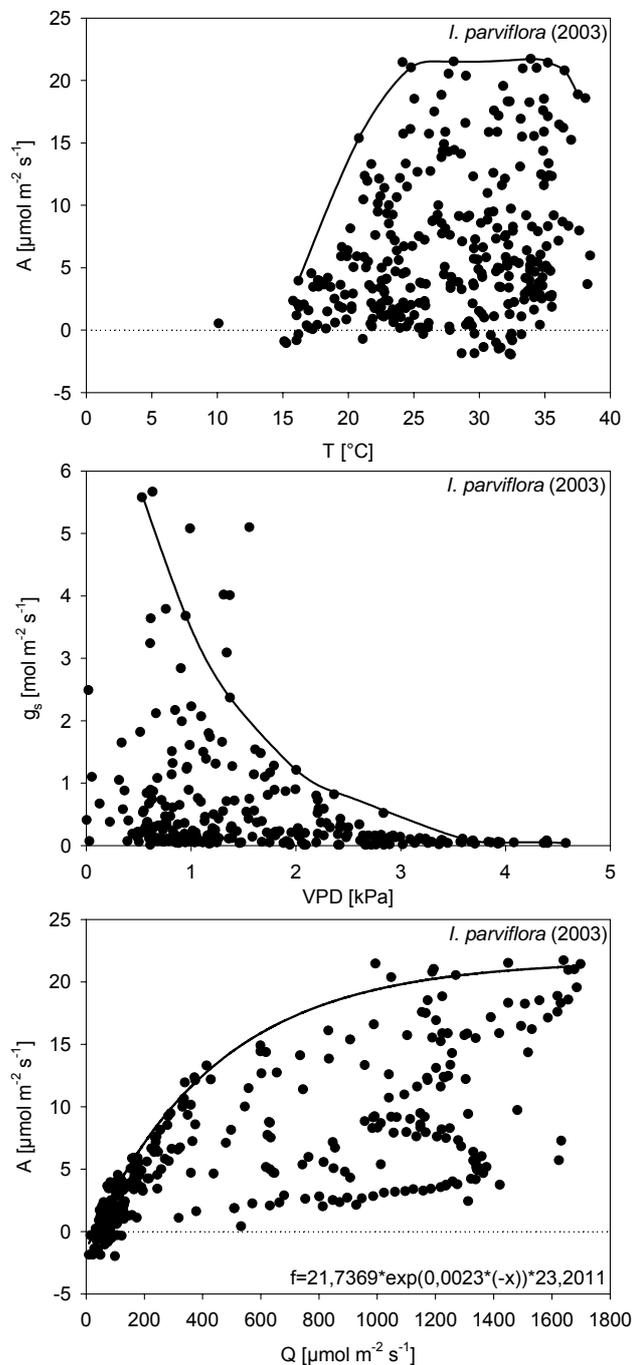


Abb. 73: Einhüllende Darstellung der Ergebnisse der Gaswechsellmessungen an *I. parviflora* (14.7 - 20.8.2003). Aufgetragen sind die Photosyntheserate A [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$] gegen Temperatur T [$^{\circ}\text{C}$] und Photonfluss Q [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$], sowie stomatäre Leitfähigkeit g_s [$\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$] gegen das VPD der Luft [kPa].

Bereich zwischen 25 °C und 36 °C mit einem Maximalwert der Photosyntheserate von 21,5 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ bei 28 °C. Bei noch höheren Temperaturen sinkt die Photosyntheserate ab. Der Temperaturbereich, in der die Photosynthese abläuft, bewegt sich zwischen 15 °C und > 37 °C. Im Gegensatz zur stomatären Leitfähigkeit des einheimischen Springkrautes besitzt *I. parviflora* recht hohe Leitfähigkeitswerte der Stomata auch noch bei höherer Trockenheit der Luft (0,55 mol m⁻² s⁻¹ bei einem VPD von 0,5 kPa). Aber auch bei dieser Art wird die Öffnungsweite der Stomatoporen mit steigendem VPD der Luft kleiner. Bei einem VPD von 1,4 liegt die Leitfähigkeit bei 2,4 mol m⁻² s⁻¹ – ein Wert der bei *I. noli-tangere* nur bei VPD-Werten < 0,1 kPa gegeben ist. Zu völligem Stomata-Schluß kommt es bei *I. parviflora* erst bei VPD-Werten von mehr als 4,5 kPa. *I. noli-tangere* hingegen schließt die Stomata bereits bei einem VPD von 2,4 kPa. Das Kleinblütige Springkraut erreicht die Maximal-Photosyntheserate bei einem Photonenfluss von 1450 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Der Optimumbereich der Einstrahlung beginnt für *I. parviflora* bereits bei

Lichtintensitäten um $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Die dafür nötige Lichtintensität beim einheimischen Springkraut (*I. noli-tangere*) ist um $500 \mu\text{mol}$ Photonen geringer.

Die Abb. 74 zeigt die Auswertung der Gaswechselfmessungen an dem einwandernden Neophyten *I. capensis*. Die oberste Darstellung dieser Abbildung belegt eine sehr viel geringere Photosyntheserate als sie bei den beiden vorherigen *Impatiens*-Arten feststellbar war. Gemäß dieser Grafik liegt das Spektrum der Photosynthesetätigkeit in einem Temperaturintervall von $15 \text{ }^\circ\text{C}$ bis $32 \text{ }^\circ\text{C}$, somit vergleichbar den Gegebenheiten beim einheimischen Springkraut. Die Photosyntheserate erreicht jedoch nur Maximalwerte von $4 - 5,4 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ in einem Temperaturspektrum von $20 \text{ }^\circ\text{C}$ bis $30 \text{ }^\circ\text{C}$. Diese Zahlen liegen um die Hälfte unter der Photosyntheserate von *I. noli-tangere* und um ein fünffaches unter dem Optimumwert von *I. parviflora*. Die mittlere Illustration der Abb. 74 gibt für *I. capensis* eine stomatare Leitfähigkeit von maximal $0,15 \text{ mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ bei einem VPD von $0,5 \text{ kPa}$ bis $2,75 \text{ kPa}$ an. VPD-Werte unter $0,5 \text{ kPa}$ konnten bei den Messungen an *I. capensis* nicht vorgegeben werden. Es muss folglich offen bleiben, ob diese Art ihre Blattleitfähigkeit prinzipiell noch stark erhöhen könnte. Auch die niedrigen Assimilationsraten müssen im Vergleich zu denen der anderen Taxa unter dem Vorbehalt gewertet werden, dass die Gaswechselwiderstände bei diesen Messungen stets sehr hoch waren. Unter diesen Voraussetzungen wurde der

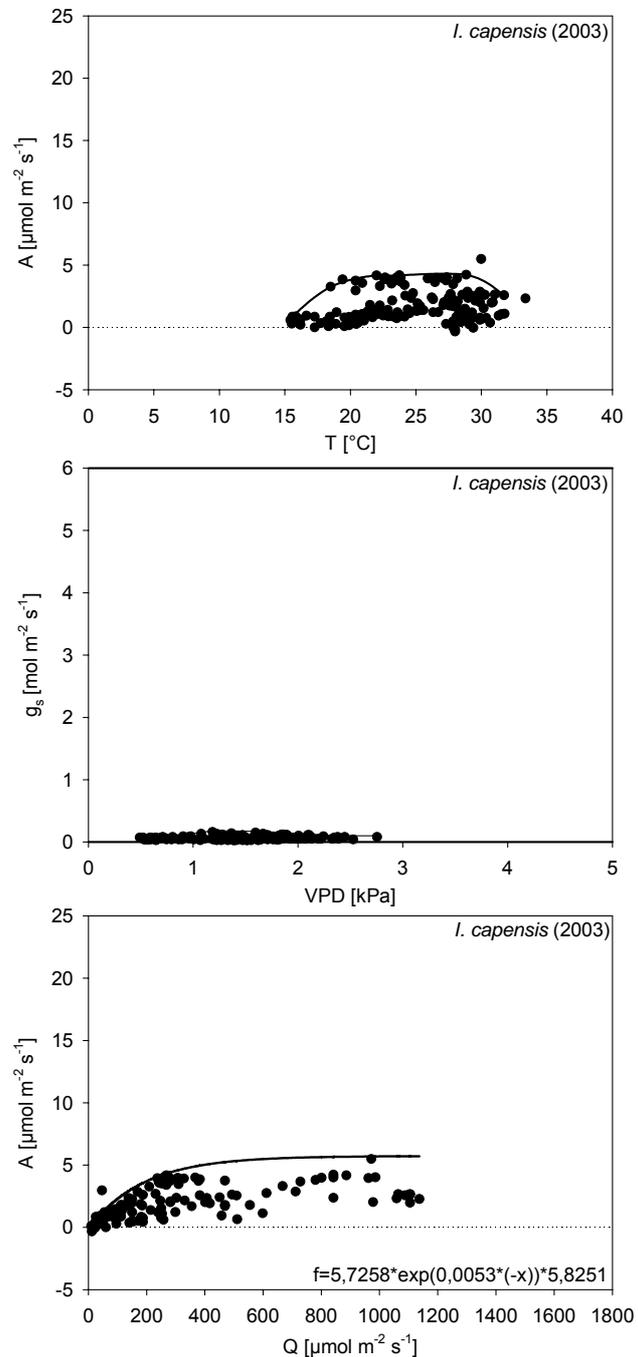


Abb. 74: Einhüllende Darstellung der Ergebnisse der Gaswechselfmessungen an *I. capensis* (14.7 - 20.8.2003). Aufgetragen sind die Photosyntheserate A [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$] gegen Temperatur T [$^\circ\text{C}$] und Photonfluss Q [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$], sowie stomatare Leitfähigkeit g_s [$\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$] gegen das VPD der Luft [kPa].

Maximalwert der Photosyntheserate bei einem Photonenfluss von $972 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ erreicht. Da die Photosyntheseraten recht homogene Werte umfassten, ergibt ihre Analyse schon bei niedrigen Lichtintensitäten ein Optimum der Photosynthesetätigkeit ($270 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

In den Abb. 75 und Abb. 76 sind die Gaswechsel-Eigenschaften des bisher nur ephemeren Springkrautes *I. balfourii* zusammengefasst. Es werden maximale

Photosynthesewerte (bei $25 \text{ }^\circ\text{C}$ bis $33 \text{ }^\circ\text{C}$) bis zu $12,5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (bei einer Blatt-Temperatur von $29 \text{ }^\circ\text{C}$) erreicht. *I. balfourii* weist in einen Temperaturbereich von $15 \text{ }^\circ\text{C}$ bis $38 \text{ }^\circ\text{C}$ der Photosyntheseleistung auf. Der Optimumbereich der Photosynthese bewegt sich hierbei zwischen $22 \text{ }^\circ\text{C}$ bis $35 \text{ }^\circ\text{C}$, und ist somit vergleichbar mit dem des etablierten

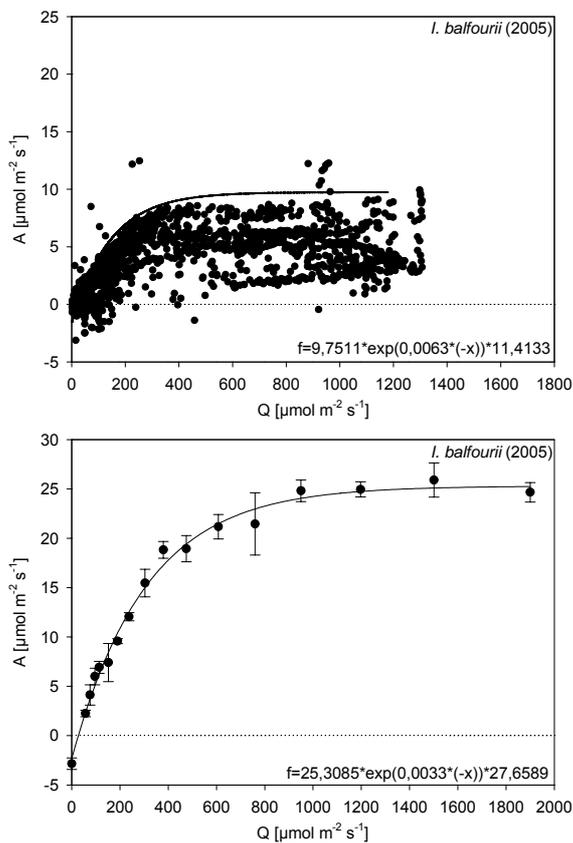


Abb. 75: Einhüllende Darstellung der Ergebnisse der Gaswechsellmessungen an *I. balfourii*. Aufgetragen sind die Photosyntheserate A [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$] gegen den Photonenfluss Q [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$] auf der Basis von Tagesgang-Messungen, sowie auf Grundlage einer Messung mit definierten Lichtintensitäten Q [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$].

Neophyten *I. parviflora*.

Die untere Grafik in der Abb. 76 illustriert die Abhängigkeit der stomatären Leitfähigkeit vom VPD der Luft. Der ephemere Neophyt zeigt hierbei eine hohe Leitfähigkeit mit einem Maximalwert von

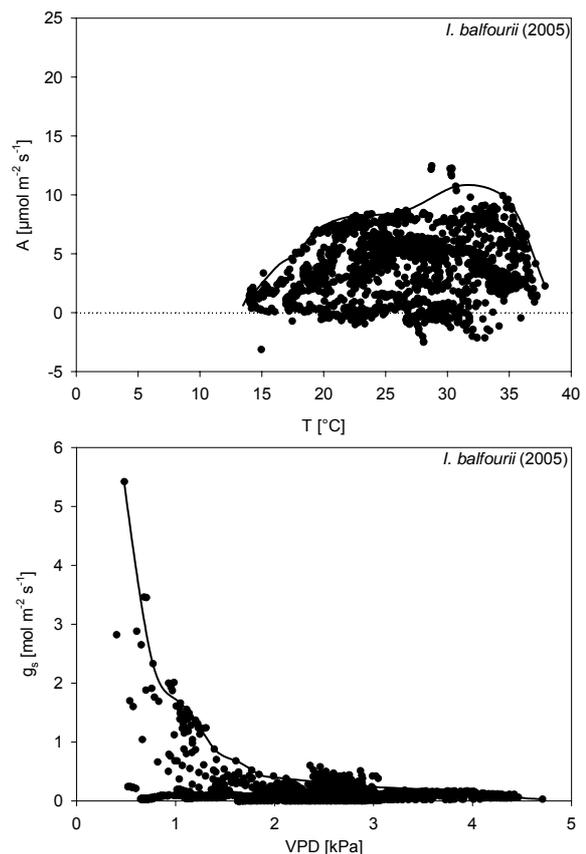


Abb. 76: Einhüllende Darstellung der Ergebnisse der Gaswechsellmessungen an *I. balfourii*. Aufgetragen sind die Photosyntheserate A [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$] gegen Temperatur T [$^\circ\text{C}$], sowie stomatäre Leitfähigkeit g_s [$\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$] gegen das VPD der Luft [kPa].

5,4 mol m⁻² s⁻¹ bei einem VPD von 0,5 kPa. Mit steigendem VPD kommt es zum Schließen der Spaltöffnungen. Bei Werten von 1,9 kPa pendelt sich die stomatäre Leitfähigkeit von *I. balfourii* auf 0,4 mol m⁻² s⁻¹ ein, und bei einem VPD der Luft von über 4,7 kPa sind die Stomata der Blätter vollständig geschlossen.

Die Abb. 75 charakterisiert die Photosynthese-Aktivität bei unterschiedlichen Lichtintensitäten. Die obere Grafik fasst die Messwerte von Tagesgang-Messungen zusammen. *I. balfourii* erreicht danach seine maximalen Photosynthesewerte bei einer Photonenmenge von 880 μmol bis 950 μmol m⁻² s⁻¹. Eine Annäherung an Sättigung der Photosyntheserate wird bereits bei einer Strahlung von 350 μmol m⁻² s⁻¹ erreicht. Bei einem Photonenfluss von etwa 600 μmol bis 800 μmol m⁻² s⁻¹ kommt es zur Sättigung der Photosyntheserate. Die älteren Blätter erzielen bei diesen Lichtintensitäten ihr Assimilations-Maximum. Bei einem Photonenfluss von über 1300 μmol m⁻² s⁻¹ nimmt die photosynthetische Aktivität schnell ab. Vermutlich trägt die Temperatur- und VPD-abhängige Erhöhung des Blattwiderstandes zu diesem Absinken der CO₂-Aufnahmeraten bei, doch können Direkteffekte der Photoinhibition auch nicht ausgeschlossen werden. Der Kurvenverlauf in

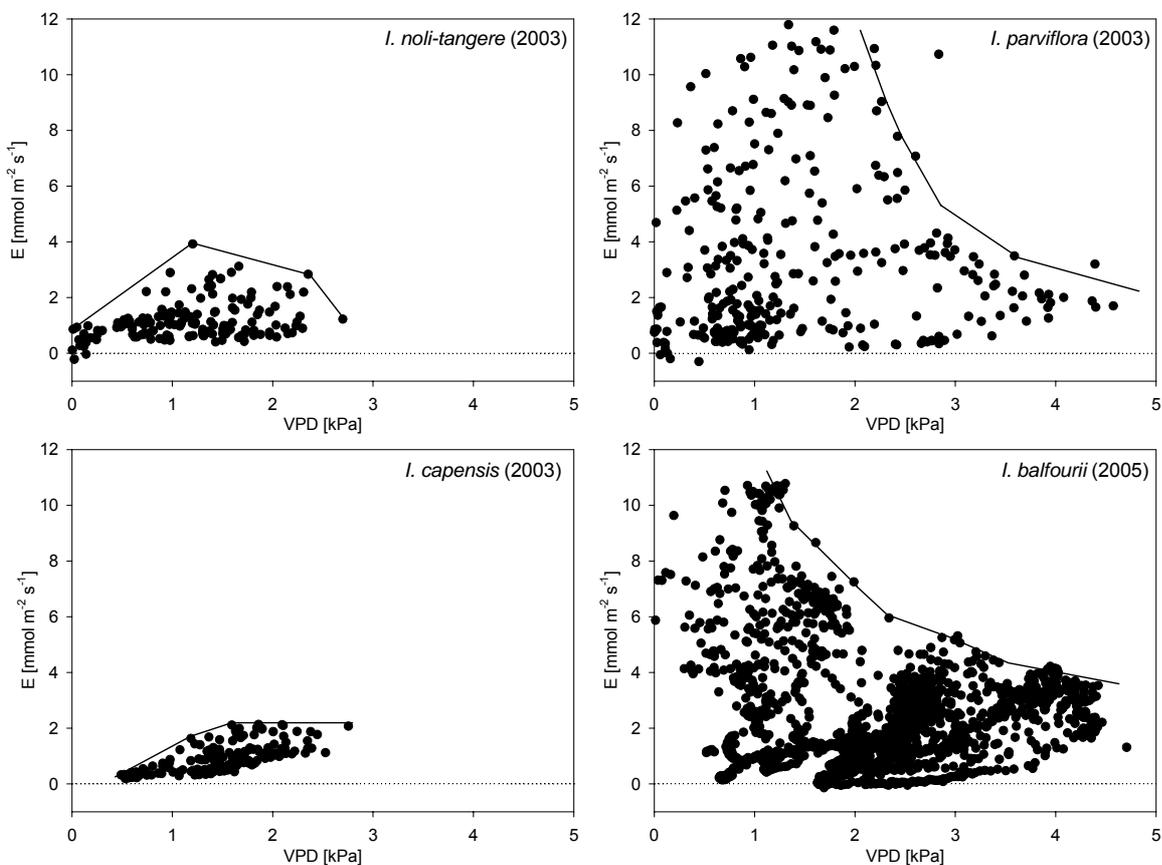


Abb. 77: Einhüllende Darstellung der Ergebnisse der Gaswechsellmessungen der vier untersuchten *Impatiens*-Arten. Aufgetragen sind die Transpiration E [mmol m⁻² s⁻¹] in Abhängigkeit vom das VPD der Luft [kPa] bei den vier untersuchten *Impatiens*-Arten.

der unteren Grafik zeigt die gemessene Photosyntheseleistung von jungen *I. balfourii*-Blättern unter definiert vorgegebenen Lichtintensitäten. Hierbei sind höhere Photosyntheseraten feststellbar, und die Blätter erreichen Maximalwerte von bis zu $26 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ CO_2 -Aufnahme bei Lichtintensitäten von $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Die Transpirationsraten der untersuchten *Impatiens*-Arten unterschieden sich von einander in ähnlicher Weise wie die Netto-Photosyntheseraten. In Abb. 77 sind die Transpirationsraten aller *Impatiens*-Arten gegen das VPD der Luft aufgetragen, wobei quantitative, aber auch qualitative Differenzen zwischen den Taxa deutlich werden. Die obere linke Graphik beschreibt eine maximale Transpirationsrate von $4 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ für das einheimische Große Springkraut. Höchste Wasserverluste der Blätter kommen bei einem VPD von 1,2 kPa zustande, bei höheren Werten überwiegt die Minderung der Blattleitfähigkeit die Erhöhung der Verdunstungsbedingungen. Ein vollständiger Stomataschluss erfolgt bei einem VPD der Luft bei 2,8 kPa. Bei diesem Wert, wo die Wasserabgabe von *I. noli-tangere* auf minimale kutikuläre Verluste abgesenkt ist, transpiriert der etablierte Neophyt *I. parviflora* noch mit Transpirationsraten von ungefähr $7 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Die maximalen Transpirationsraten dieser Sippe übersteigen den Wasserumsatz-Wert der einheimischen *Impatiens*-Art um das Dreifache ($12 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); es sind die höchstgemessenen Raten unter allen untersuchten *Impatiens*-Arten. Die niedrigste Abgabe von Wasser durch die Stomatoporen erfolgt bei der Art *I. capensis*, bei der nur Transpirationsraten von maximal $2 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ gemessen wurden, allerdings bei durchwegs sehr hohen Blattwiderständen. Die untere rechte Darstellung der Abb. 74 zeigt die Transpiration des einwandernden Balfour's-Springkrauts, bei dem die zweitgrößten Transpirationsraten ermittelt wurde ($11 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

Tab. 6: Übersicht über die aus den Lichtkurven der Tagesgänge (Abb. 72 – Abb. 75) abgeleiteten Parameter: max. Photosyntheserate (A_{max}), Strahlungsintensität bei max. Photosyntheseleistung (I_s), Lichtkompensationspunkt (I_c), mittlere Dunkelatemungsraten (R_D) und apparenter Quantenertrag (Φ_{CO_2}). Die jeweils ersten Werte in der untersten Zeile wurden bei Blättern von jungen *I. balfourii* Pflanzen gemessen.

Art	A_{max} [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$]	I_s [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$]	I_c [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$]	R_D [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$]	Φ_{CO_2} [mol mol^{-1}]
<i>I. noli-tangere</i>	10,90	452	25	-1,57	0,057
<i>I. parviflora</i>	21,73	1030	28	-1,46	0,050
<i>I. capensis</i>	5,48	438	3,2	-0,10	0,030
<i>I. balfourii</i>	25,91 / 12,46	725 / 390	27 / 25	-2,35 / -1,66	0,084 / 0,061

In der Tab. 6 sind die mit Hilfe der WEBB-Funktion ermittelten lichtökologischen Parameter des Gaswechsels, wie maximale Photosyntheserate (A_{\max}), die bei der 90 % der maximalen CO_2 -Aufnahmerate definierte Lichtsättigung (I_s), Lichtkompensationspunkt (I_c), Dunkelatmung (R_D) und die Steigerung im linearen Abhängigkeitsbereich und somit der apparente Quantenertrag (Φ_{CO_2}) zusammengefasst. Die Abb. 78 stellt diese Kenndaten zum besseren Vergleich graphisch dar.

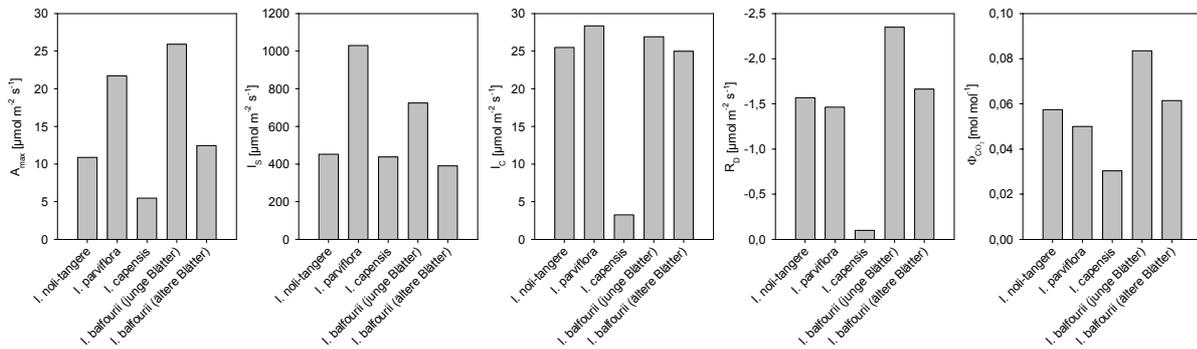


Abb. 78: Graphische Darstellung der lichtökologisch relevanten Parameter des Gaswechsels der Arten, gemäß den Kalkulationen der WEBB-Funktion.

Die vorherrschenden klimatischen Bedingungen am Versuchsstandort erreichten nur annähernd Strahlungsintensitäten von maximal $1400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ bis $1700 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Diese Strahlungswerte genügten nach den vorliegenden Ergebnissen allen *Impatiens*-Arten bei weitem, um ihre Lichtsättigung der Photosynthese zu erlangen. Die meisten der untersuchten Arten brauchten nur Intensitäten um $400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, die jungen Blätter von *I. balfourii* und der etablierte Neophyt *I. parviflora* benötigten Lichtintensitäten zwischen $700 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ und $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Diese beiden Arten besitzen ebenfalls die höchsten maximalen Photosyntheseraten mit $\sim 22 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ bei *I. parviflora* und $\sim 27 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ bei jungen Blättern von *I. balfourii*. Die älteren Blätter des Balfour's-Springkrautes erreichten maximale Photosyntheseraten, die vergleichbar mit denen des einheimischen Springkrautes sind. Auffälligkeiten zeigt das neophytische *I. capensis*, welches bei den Messungen u keiner nennenswerten Stomataöffnung kam. Die berechneten Parameter dieser Art weisen somit die niedrigsten Werte auf. Mit Ausnahme der Daten für das Orangeblütige Springkraut (*I. capensis*) liegt der Lichtkompensationspunkt der Gaswechselformung der anderen Arten bei Werten um $25 - 28 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

3.3.7 Allelopathische Wirkung des Pflanzenpresssaftes bei *Impatiens*-Arten

Bei Untersuchungen auf den Untersuchungsflächen konnte im Frühjahr ein schnelles Aufkeimen von *I. glandulifera* beobachtet werden. Dabei konnte zusätzlich festgestellt werden, dass die standortgemäßen Arten der einheimischen Flora weniger schnell aufkeimten als die gebietsfremden *Impatiens*-Individuen.

Bei Absterben der Biomasse im Herbst und Winter kommt es zu flächendeckendem Belag des *I. glandulifera* Pflanzen-Materials auf dem Substrat des Wuchsortes (Abb. 79).



Abb. 79: *Impatiens glandulifera* Detritus im Herbst (links; Foto: U. Schmitz); im Frühjahr aufkeimende *I. glandulifera* Pflanzen unter dem Vorjahresstreu (rechts); NSG Urdenbacher Kämpe, Düsseldorf (Niederrhein).

Aufgrund dieser Beobachtung wurde im Labor der Pflanzensaft aus den Sprossen und Blättern der fünf untersuchten *Impatiens*-Arten ausgepresst und mit einem Standard-Kressetest auf eine mögliche allelopathische Wirksamkeit getestet.

In Abb. 80 sind die Ergebnisse der Keimversuche auf unterschiedlich verdünnten Presssäften der verschiedenen untersuchten *Impatiens*-Arten dargestellt. Bei Verdünnungsstufen von bis zu 50 % des Pflanzenpresssafts keimen fast alle Kressesamen nach 8 Tagen. Dieses Ergebnis konnte ebenfalls in der Blindprobe festgestellt werden. Die Ausnahme bildet der Presssaft des Indische Springkrauts (*I. glandulifera*) mit einer Keimrate von 98 % der ausgelegten Kressesamen.

In der nächst geringeren Verdünnungsstufe, bei 75 % Pflanzenextrakt, zeigt sich beim indigenen Großen Springkraut (*I. noli-tangere*) eine Keimung der Kresse von nur noch bei 68 % aller Samen. Bei reinem Pflanzensaftextrakt dieser Art gehen nach acht Tagen nur noch die Hälfte der ausgelegten Kressesamen auf; hier ist insgesamt die dritthöchste Hemmung durch die Wirkstoffe festzustellen.

Ähnlich wie beim einheimischen *I. noli-tangere* keimen beim Kleinblütigen Springkraut (*I. parviflora*) nur 66 % der ausgelegten Samen nach acht Tagen bei einer Verdünnungsstufe von 75 % des Pflanzensaftes. Konzentrationen von 100 % des Presssaftes führten mit 32 % Auflauf zur zweitniedrigsten Keimrate aller Tests.

Die schwächste Wirkung seiner Blatt- und Sprossinhaltsstoffe besitzt, wie in der Abb. 80 ersichtlich wird, das einwandernde Orangeblütige Springkraut (*I. capensis*). Selbst bei

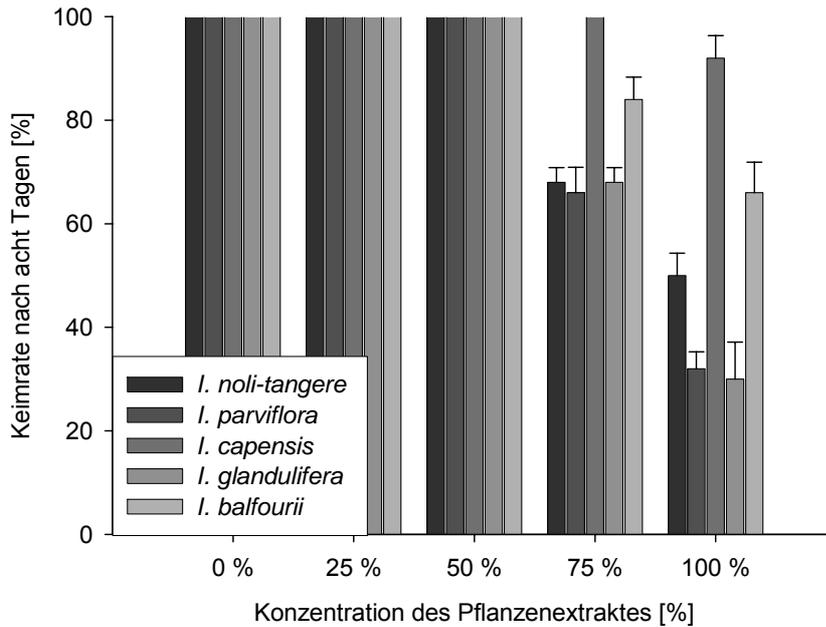


Abb. 80: Kressekeimung [%] nach acht Tagen Inkubation bei unterschiedlichen Konzentrationen des Pflanzenextraktes (Blätter & Sprosse) [%] der untersuchten *Impatiens*-Arten; (n=50).

Konzentrationen von 75 % Presssaft keimen nach acht Tagen alle ausgesäten Samen. Bei Ausbringung auf reinem Pflanzenextrakt keimen immer noch 92 % der Kressesamen aus.

Des weiteren sind die allelochemischen Eigenschaften des ephemeren Springkrauts *I. balfourii* untersucht worden. Hierbei stellte sich eine schwache hemmende Wirkung des Pflanzen-

presssaftes dieser neueinwandernden Art (seit 2004 in Düsseldorf) heraus. Aufgrund der Ergebnisse aus dem Kresse-Auflauftests kann dem Balfour's-Springkraut ein Platz zwischen dem einwandernden Orangeblütigen Springkraut und dem indigenen Großen Springkraut (*I. noli-tangere*) in seiner allelopathischen Wirksamkeit zugeordnet werden.

Hingegen belegen die Ergebnisse aus den Kresse-Keimtests (Abb. 80) eine hohe allelopathische Wirkung der neophytischen *Impatiens*-Art *I. glandulifera*. Es keimen bei 75 % Pflanzenextrakt prozentual gleich viele Kressesamen, wie bei *I. noli-tangere* und *I. parviflora*. Bei Einsatz von unverdünntem Pflanzenpresssaft gehen aber nur 30 % der ausgesäten Kressesamen auf. Diese Hemmung der Keimung wird noch einmal verstärkt, wenn nur Blatt-Extrakt verwendet wird. Dies ist im Vergleich mit purem Spross-Presssaft erkennbar (Abb. 81).

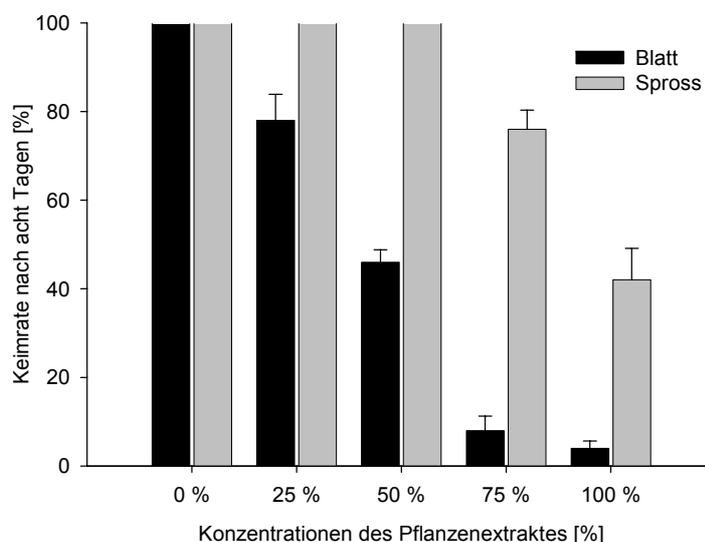


Abb. 81: Kressesamen-Keimraten [%] nach acht Tagen Inkubation auf unterschiedlichen Spross- bzw. Blattpresssaft Konzentrationen [%] des Indischen Springkrauts (*I. glandulifera*); (n = 50).

Bei reinem Blatt-Extrakt keimen nur 4 % der verwendeten Samen nach acht Tagen aus und bei konzentriertem Spross-Presssaft 42 % der Samen. Somit können die fünf untersuchten *Impatiens*-Arten wie folgt in der Reihenfolge der allelopathischen Wirkung ihrer Pflanzenwirkstoffe eingeordnet werden:

I. capensis < *I. balfourii* < *I. noli-tangere* < *I. parviflora* < *I. glandulifera*

3.4 Untersuchungsfläche in der Urdenbacher Kämpe (Düsseldorf)

3.4.1 Lage der Untersuchungsflächen

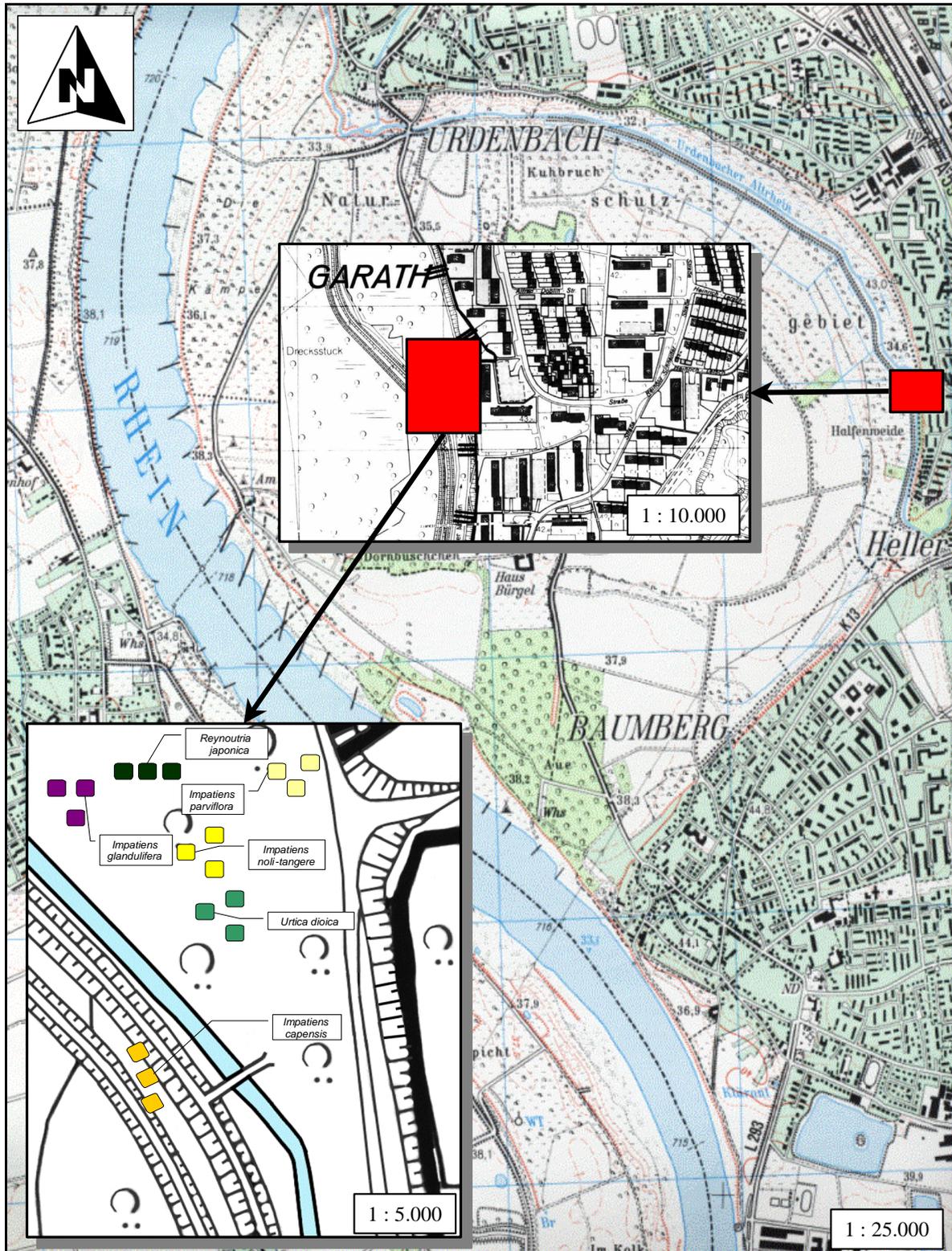


Abb. 82: Lage und Standorte des Freilanduntersuchungsgebietes Urdenbacher Kämpe (Düsseldorf).

Die Urdenbacher Kämpe (Abb. 82) ist ein Gebiet von etwa 640 ha, welches zwischen den Städten Düsseldorf und Monheim liegt und im Mittelalter und davor linksrheinisch war. Im 14. Jahrhundert veränderte sich das Flussbett des Rheins, der daraufhin westlich des ursprünglichen Bettes gradliniger weiterfloss. Aus der ehemaligen Rheinschleife entwickelte sich in der Folge eine Auenlandschaft, welche stark vom Menschen mitgeprägt wurde. Bei Hochwasser überflutet der Rhein immer noch die nicht eingedeichten Flächen der Kämpe. Der Boden des Gebietes ist uhrglasartig gewölbt. Auf den hochgelegenen Stellen wird intensive Landwirtschaft betrieben, wohingegen auf anderen Stellen Mahd- und Weidewirtschaft herrscht. Zur östlichen Kante hin, dem Bereich des frühen Rheinlaufs, senkt sich das Gebiet ab und wird morastig. Die Untersuchungsfläche (Abb. 82) befindet sich in diesem Teil der Urdenbacher Kämpe. In den sechziger Jahren wurde in diesem sumpfigen Teil ein Damm gebaut. Auf der einen Seite dieses Damms fließt der Urdenbacher Altrhein und auf der anderen Seite wurde parallel ein Entwässerungsgraben - der Baumberger Graben – angelegt, um das feuchte Grasland zu entwässern. Die Untersuchungsflächen (Abb. 82) liegen westlich vom Baumberger Graben und werden östlich von den Häusern der Gemeinde Garath eingegrenzt.

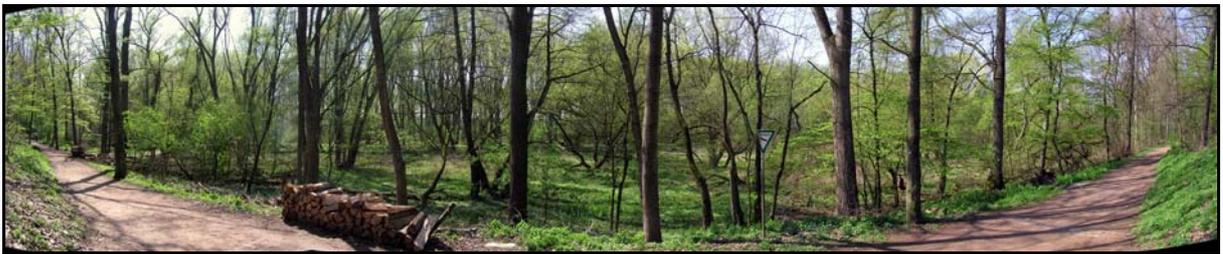


Abb. 83: Panoramablick auf die Freiland-Untersuchungsflächen in der Urdenbacher Kämpe (Düsseldorf) im Frühjahr 2003.

3.4.2 Überschwemmungsregime der Freiland-Untersuchungsflächen in den Jahren 2001 – 2003

3.4.2.1 Pegelstände des Rheins bei Düsseldorf

Die Überschwemmungsregime des Rheins sind für die ökologischen Prozesse im Auwald der Urdenbacher Kämpe von großer Bedeutung. Um eine Aussage darüber treffen zu können, wann die Untersuchungsflächen in der Urdenbacher Kämpe überschwemmt waren, wurden vom Wasser- und Schifffahrtsamt Duisburg die Pegelstände des Rheins bei Düsseldorf angefordert und ausgewertet.

Wie man der Darstellung Abb. 84 entnehmen kann, kommt es immer wieder zu Hochwasserereignissen im Untersuchungsgebiet. Diese Ereignisse finden immer dann statt,

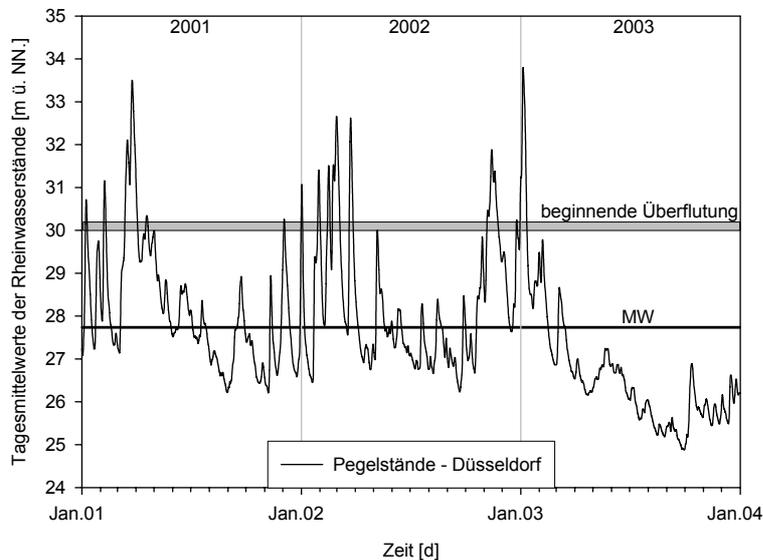


Abb. 84: Wasserstandsganglinie des Rheins am Pegel Düsseldorf im Vergleich mit der beginnenden Überflutung der Untersuchungsflächen in der Urdenbacher Kämpe; Mittelwasserlinie (MW) von 1950-2003

wenn der Wasser-Pegel über der Markierung für eine „beginnende Überflutung“ liegt. Diese Markierung stellt den Zeitpunkt dar, an dem die Wasser des Rheins den Geländehöhenunterschied überwunden haben. Da zudem das Grundwasser im hydrologischen Kontakt mit dem Rhein steht, steigt der Grundwasserspiegel durch den Druck der Wassermassen

des Rheins soweit an, dass es in der Kämpe zu staunassen Flächen kommt oder sogar der Strom bei besonders hohen Pegelständen über den begrenzenden Damm am Baumberger Graben tritt (siehe Kap. 3.4.1). Gemäß Abb. 84 kam es besonders in den ersten und letzten Vierteln der jeweiligen Jahre zu Überschwemmungen. Für das Jahr 2003 ist zudem kein Winterhochwasser feststellbar. Insgesamt wurde die Kämpe im untersuchten Zeitraum neunmal überschwemmt, so dass die Untersuchungsflächen teilweise unter Wasser standen. Besonders am Anfang und Ende des Jahres 2002 kam es zu längeren Überschwemmungsperioden. Im Diagramm Abb. 84 erkennt man außerdem, dass die beiden Jahre 2001 und 2002 sehr viel feuchter waren als das Jahr 2003, und dass der Rhein in diesen beiden Jahren entsprechend mehr Wasser führte. Dies deckt sich mit den klimatologisch gemessenen Niederschlags-Daten aus der Klimastation im Versuchsgarten. Der Pegelverlauf im Jahr 2003 liegt zudem deutlich unter der Mittelwasserlinie (MW) und unterstreicht damit die geringen Wasserstände des Rheins in diesem so genannten „Jahrhundert-Sommer“.

3.4.3 Edaphische abiotische Standortfaktoren der Freiland-Untersuchungsfläche (Urdenbacher Kämpe)

3.4.3.1 pH-Wert der Untersuchungsflächen

Bodenproben zur pH-Wert Bestimmung bzw. zur übrigen Bodenanalytik wurden immer parallel zur Biomasse-Ernte von den Untersuchungsflächen entnommen. Hierbei wurde ein $\text{pH}_{(\text{CaCl}_2)}$ -Bereich von 5,3 bis 6,8 festgestellt. Die Messungen schwanken im Verlauf des Beprobungszeitraumes von drei Jahren nur sehr geringfügig. Diese Werte liegen im schwach sauren bis mäßig sauren Bereich. Die schwach sauren pH-Werte wurden auf trockeneren Beprobungsfeldern, mit Beständen des Kleinblütigem Springkrauts (*I. parviflora*), und die mäßig sauren Werte an den feuchten bis nassen Standorten des Orangeblütigen Springkrauts (*I. capensis*) gemessen (siehe Abb. 82).

3.4.3.2 Bodenanalyse der Untersuchungsflächen

Element-Gehalte

In den Säulendiagrammen der Abb. 85 werden die Gehalte der Makro-Nährstoffionen Ca^{2+} , Mg^{2+} und K^+ der Untersuchungsflächen im Untersuchungsgebiet Urdenbacher Kämpe dargestellt. Für die einzelnen Kationen-Arten gibt es innerhalb der Felder kaum Unterschiede. In den unterschiedlich aufgenommenen Element-Gehalten unterscheiden sich die einzelnen Pflanzen-Arten jedoch sehr wohl von einander.

Auf den Flächen von *I. parviflora* ist der Calciumgehalt mit ungefähr 4000 mg / kg Feinerde am höchsten. Diese Flächen liegen an einem recht sandigen Hang, im Gegensatz zu den übrigen eher lehmigeren Beprobungsflächen. *Impatiens*-freie, meist *Urtica*-bewachsene Standorte weisen die niedrigsten Calcium-Werte mit ungefähr 1500 mg / kg Feinerde auf. Die restlichen untersuchten Pflanzenstandorte weisen Calcium-Werte zwischen 2200 mg – 3200 mg / kg Feinerde auf den Untersuchungsflächen auf.

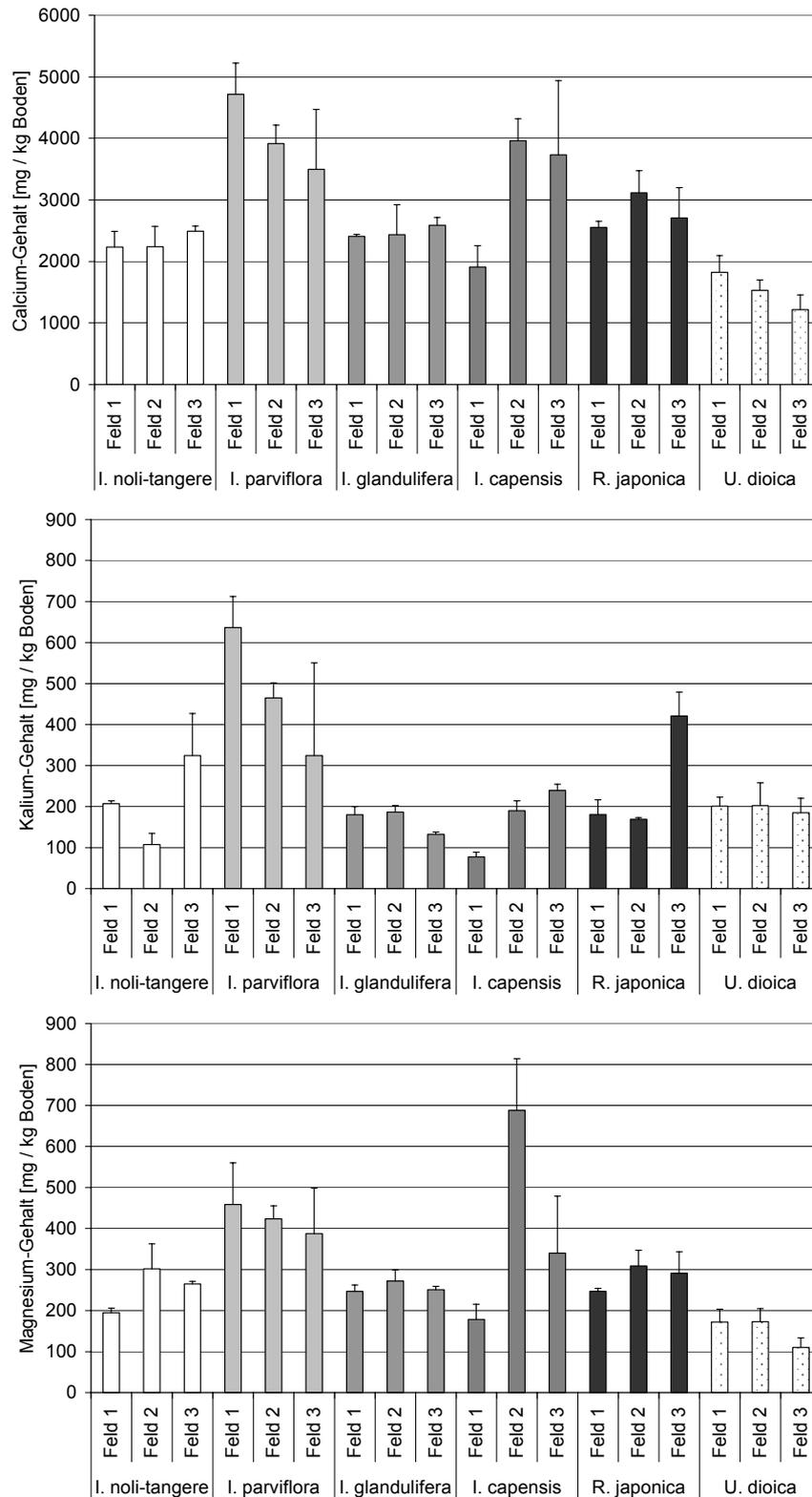


Abb. 85: Gehalt an Kationen Ca^{2+} , K^+ und Mg^{2+} mg / kg Feinerde in Bodenproben aus den beprobten Flächen in der Urdenbacher Kämpe (Düsseldorf).

Der Kalium-Gehalt erreicht ebenfalls bei den Flächen von *I. parviflora* mit Mittelwerten von 500 mg / kg Feinerde die höchsten Messwerte. Die Standorte der anderen untersuchten Arten zeigten hingegen, bis auf zwei Ausreißerwerte bei *I. noli-tangere* und

R. japonica, ein recht homogenes Bild, mit ermittelten Kalium-Werten von knapp 200 mg / kg. Bei den beiden Ausreißern betragen die Kalium-Inhalte des Bodens 300 mg bzw. 400 mg / kg Feinerde und ähneln so den durchschnittlichen K^+ -Gehalt des Bodens am *I. parviflora*-Standort.

In der unteren Grafik der Abb. 85 werden die Werte der Magnesium-Gehalte auf den untersuchten Flächen dargestellt. Hierbei sind zwei Extrema, einmal auf dem Wuchsort von *I. parviflora* und zum anderen auf den Flächen der Art *I. capensis* erkennbar. Beide Wuchssubstrate verfügen über einen Mittelwert der gemessenen Magnesium-Gehalte im Boden von ca. 400 mg / kg Feinerde. Innerhalb der Stichproben sind hohe Schwankungen feststellbar. Die niedrigsten Werte werden auf den die Flächen von *U. dioica* mit einem Mittelwert von ungefähr 150 mg / kg Feinerde gemessen. Die übrigen Felder mit den anderen Arten zeichnen sich durch Magnesium-Werten von ca. 200 mg / kg Feinerde aus.

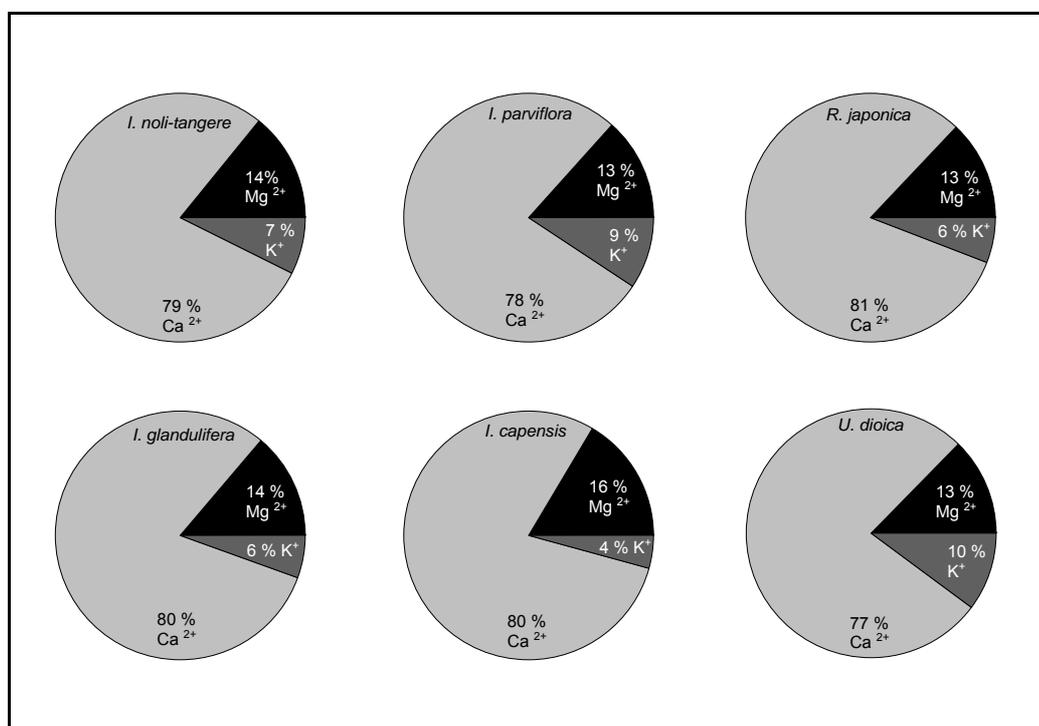


Abb. 86: Anteile der Haupt-Nährstoffelemente an der Kationenaustauschkapazität [mmol_c / kg] auf den Untersuchungsfeldern in der Urdenbacher Kämpfe (Düsseldorf).

Die Daten (Abb. 86) für die Kationenaustauschkapazität (KAK) der Untersuchungsflächen wurden mit der Formel (1.3) errechnet. Diese Daten geben einen Eindruck über die Verfügbarkeit und Austauschfähigkeit der Nährelemente im Substrat (Abb. 86). Die mit den verschiedenen Pflanzentaxa bestandenen Flächen unterscheiden sich in der KAK nicht und sind sehr homogen. Der Calcium-Anteil ist stets mit 77 % – 81 % am

höchsten. Der Magnesium-Anteil liegt auf allen Flächen zwischen 13 % bis 16 %. Höhere Schwankungen kommen bei der Austauschkapazität des Kaliums vor; diese schwankt zwischen 4 % bis 10 %.

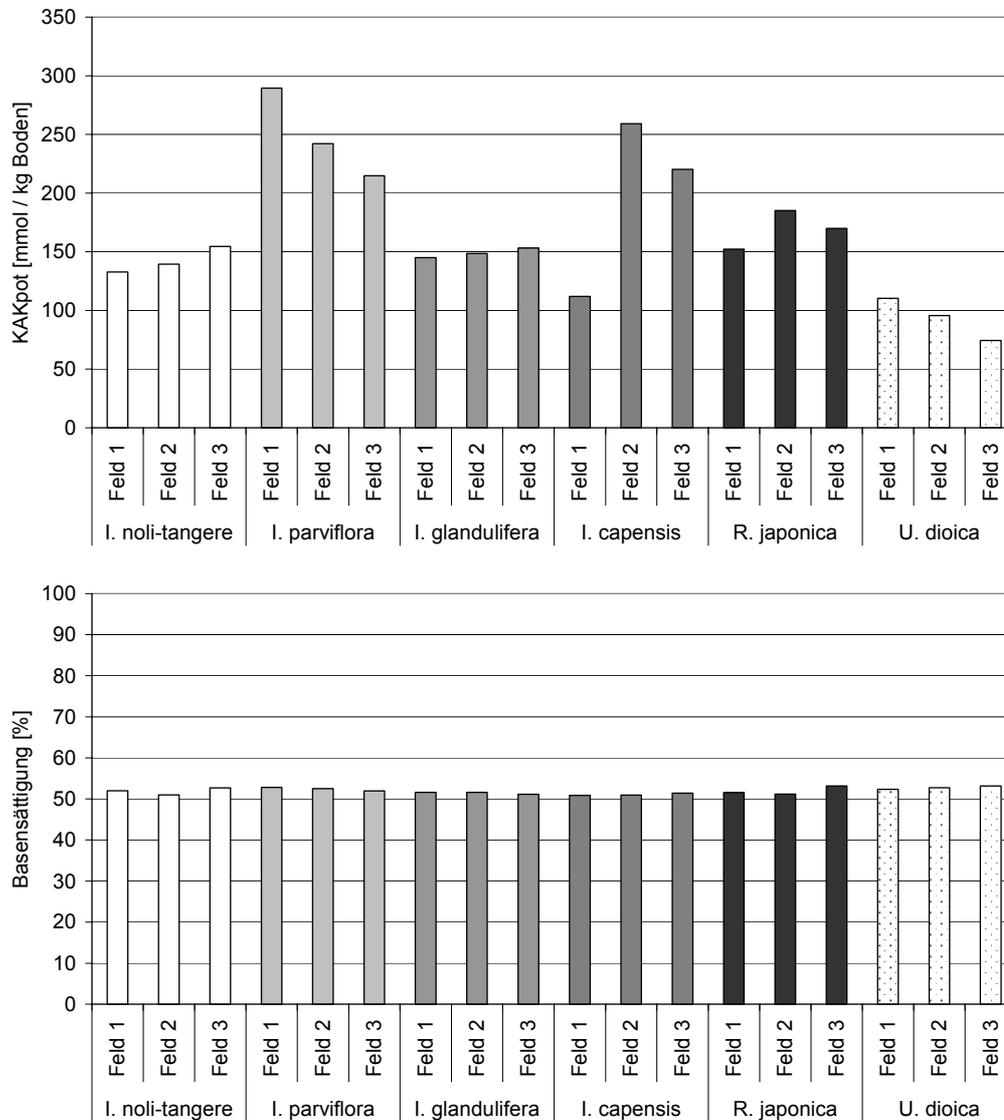


Abb. 87: Berechnete potentielle Kationenaustauschkapazität (KAK_{pot}) im Wurzelboden der Weichholzaue in der Urdenbacher Kämme (Düsseldorf).

Bei der potentiellen Kationenaustauschkapazität (KAK_{pot}) berechnet aus Formel (1.4) zeigt sich Abb. 87, dass eine besonders hohe Austauschfähigkeit der Böden auf den untersuchten Wuchsf lächen von *I. parviflora* und *R. japonica* gegeben ist (200 – 250 mmol / kg Feinerde). Die übrigen Untersuchungsflächen weisen potentielle Austauschkapazitäten von 100 – 170 mmol / kg Feinerde auf.

Die Werte für die Basensättigung (BS-Wert) bei den Erdproben aus dem Wurzelraum der beprobten Flächen liegen nach der Berechnung aus der Formel (1.5) alle zwischen 50,9 % und 53,2 %. Alle Substrate fallen somit in die Kategorie BS 4 (Stufung der Basensättigung [BS 1 – BS 5] nach AG BODENKUNDE 1994), als basenreiche Böden mit einem BS-Wert zwischen 50 % bis 80 %. Mit diesen Werten befinden sie sich jedoch an der Grenze zum mittelbasischen Boden.

Stickstoff- und Phosphor-Gehalte

Bei den Analysen der Bodenmineralstoff-Gehalte für die Untersuchungsflächen wurden wie auch in den kontrollierten Versuchen im Versuchsgarten die Ammonium-, Nitrat- und Phosphat-Gehalte bestimmt. Diese wurden nach der Formel (1.6) berechnet und ausgewertet.

Die drei Diagramme in der Abb. 88 zeigen die Boden-Ammonium Gehalte im Wurzelraum der beprobten Arten in den Jahren 2001 – 2003. Die Proben wurden am Ende des Jahres im Rahmen der Biomasseernte entnommen. Im Jahr 2001 sind ausschließlich Substrate der Arten *I. capensis*, *I. glandulifera* und *R. japonica* analysiert worden. In diesem Zeitraum sind die Ammonium-Werte auf den Flächen von *I. capensis* mit etwa 1 – 2 mg NH₄⁺ / 100 g Feinerde am niedrigsten. Die beiden anderen untersuchten Flächen weisen Messwerte für Ammonium von 3 – 4 mg NH₄⁺ / 100 g Feinerde auf.

In den Jahren 2002 und 2003 wurden zusätzlich noch Flächen mit *I. noli-tangere*-, *I. parviflora*- und *U. dioica*-Bewuchs in die Untersuchung hinzugenommen, um einen besseren Vergleich der Arten untereinander zu gewährleisten. Im zweiten Diagramm der Abb. 88 sind die Felder von *I. parviflora* am auffälligsten. Diese Flächen haben mit 15 mg NH₄⁺ / 100 g Feinerde im Mittel die höchsten Ammonium Werte. Diese hohen Werte lassen sich durch die Lage der Untersuchungsflächen erklären, die sich hanglagig an einem Wanderweg am Rande des Naturschutzgebietes befinden. Die übrigen Beprobungsflächen haben mit recht niedrigen Werten, zwischen 3 – 4 mg NH₄⁺ / 100 g Feinerde, ein ähnliches NH₄⁺-Angebot wie im Jahr 2001. Die Untersuchungsflächen von *I. capensis* weisen, wie im Jahr zuvor, die niedrigsten Gehalte an Ammonium im Wurzelraum auf. Sie bewegen sich in Bereichen von 1 – 2 mg NH₄⁺ / 100 g Feinerde im Mittel.

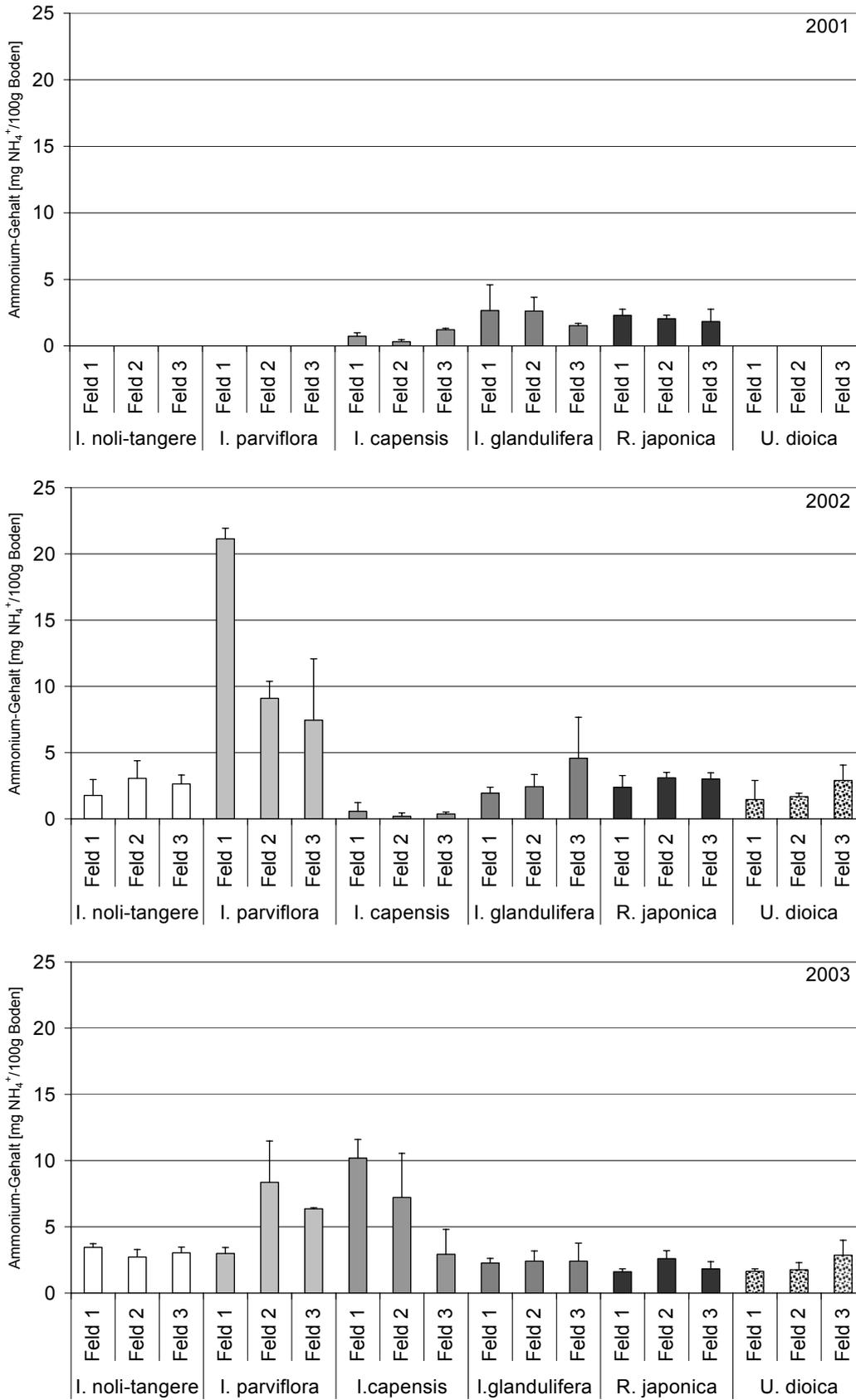


Abb. 88: Ammonium-Gehalte des Wurzelraumes der beprobten Arten in der Weichholzaue der Urdenbacher Kampe (Düsseldorf) in den Jahren 2001 – 2003.

Im Jahr 2003 gingen die zuvor hohen NH_4^+ -Werte auf den Feldern von *I. parviflora* auf ein Mittel von ca. 7 – 8 mg NH_4^+ / 100 g Feinerde zurück. Auf den Flächen des Orangeblütigen Springkraut (*I. capensis*) hingegen war ein Anstieg der Ammonium-Gehalte auf ca. 6 – 7 mg NH_4^+ / 100 g Feinerde zu ermitteln. Diese Steigerung war durch Bauarbeiten auf einem der Untersuchungsflächen nahegelegenen Weg zu erklären und kamen offenbar durch einen Eintrag von Baumaterial zustande. Die anderen beprobten Flächen wiesen mit ca. 3 – 4 mg NH_4^+ / 100 g Feinerde ähnliche Resultate wie in den vorherigen Jahren auf.

Die Abb. 89 ist eine Darstellung der Ergebnisse der Analyse der Nitrat-Gehalte der Untersuchungsflächen in der Urdenbacher Kämpe im Zeitraum von 2001 bis 2003. Die Nitrat-Menge auf den Flächen im Jahre 2001 waren recht homogen, wobei die Nitrat-Gehalte im Wurzelraum von *I. capensis* etwas niedriger ausfielen (ca. 10 – 12 mg NO_3^- / 100 g Feinerde) als bei den beiden anderen beprobten Standorten. Im Bodensubstrat von *I. glandulifera* und *R. japonica* sind Werte von 15 – 17 mg NO_3^- / 100 g Feinerde im Jahr 2001 gemessen worden. In diesem Beobachtungsjahr sind starke Schwankungen mit hohen Standardabweichungen in den einzelnen Messproben auffällig; diese bedingen, dass signifikante Unterschiede der Standorte nicht nachweisbar sind.

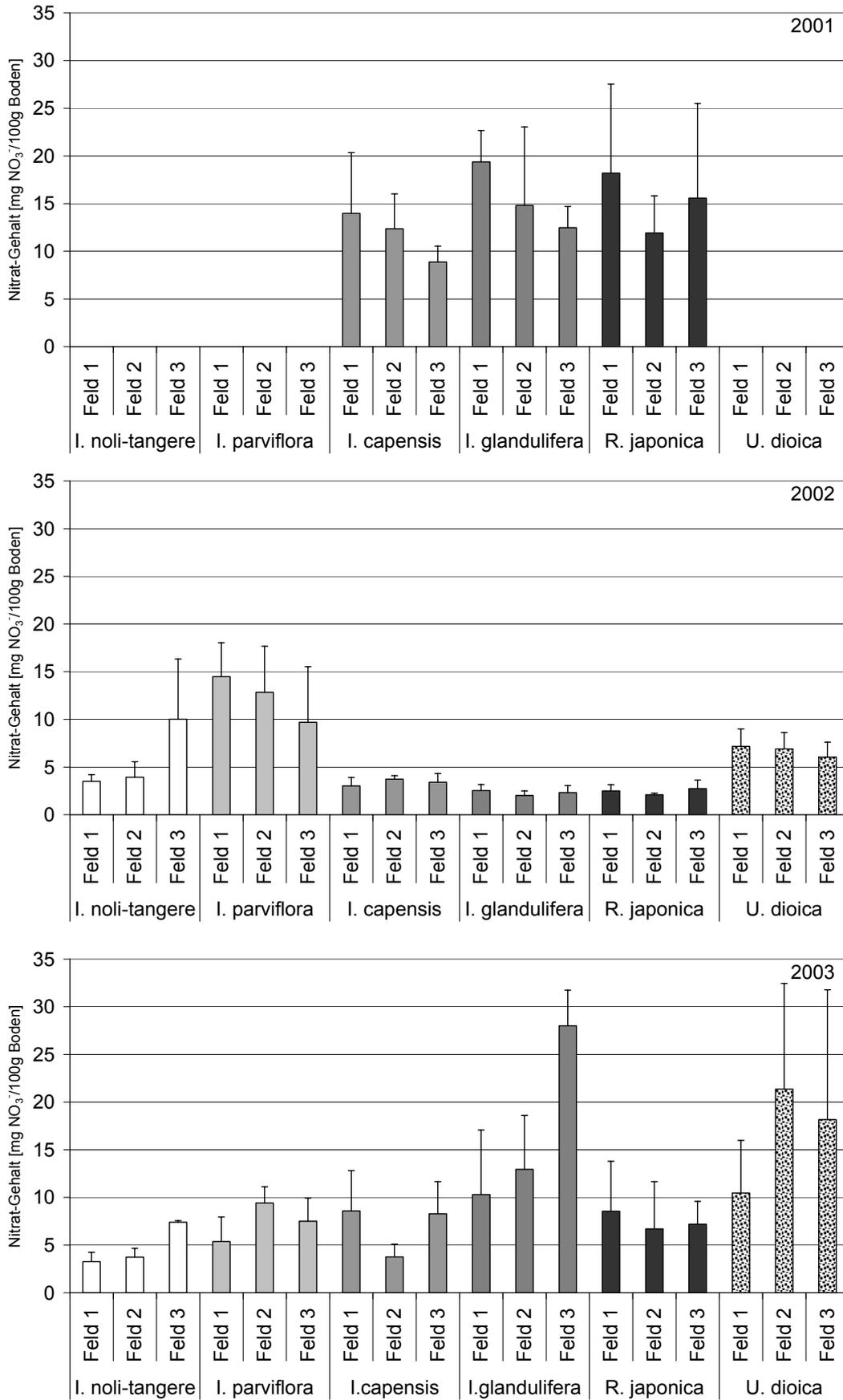


Abb. 89: Nitrat-Gehalte [mg NO₃⁻ / 100g Boden] des Wurzelraumes der beprobten Arten in der Urdenbacher Kämpe (Düsseldorf) im Jahr 2001- 2003.

Wie auch bei den Ammonium-Untersuchungen wurden im Jahr 2002 drei zusätzliche Areale in die Analyse mit aufgenommen. Auffällig ist in diesem Untersuchungsjahr, dass die schon im Vorjahr beprobten Felder stark in ihrem Nitratgehalt abgenommen hatten. Er sank auf Werte unter 4 mg NO_3^- / 100 g Feinerde, wohingegen die neu in die Untersuchungen aufgenommen Flächen in ihren Gehalten etwas höher lagen. Am höchsten fallen die Daten von *I. parviflora*-Parzellen mit Gehalten von ca. 10 – 14 mg NO_3^- / 100 g Feinerde aus. Die Areale von *I. noli-tangere* und *U. dioica* liegen mit Nitrat-Mengen im Boden von 4 – 10 mg NO_3^- / 100 g Feinerde im Mittelfeld der beprobten Arten.

Im unteren Diagramm der Abb. 89 werden die Analysen der Nitrat-Gehalte des Jahres 2003 in der Urdenbacher Kämme dargestellt. In diesem Jahr stellt sich wiederum eine Veränderung der Nitrat-Nährstoffgehalte heraus. Die Felder von *I. glandulifera* und *U. dioica* weisen mit ihren Nitrat-Gehalten die höchsten Werte auf. Sie kommen auf Konzentrationen von 10 – 20 mg NO_3^- / 100 g Feinerde im Mittel, wobei *U. dioica* sehr große Schwankungen zwischen den Teilflächen aufweist. Am niedrigsten sind im Jahr 2003 die Werte auf den Arealen von *I. noli-tangere*. Sie lagen aber mit ca. 4 – 6 mg NO_3^- / 100 g Feinerde im gleichen Rahmen wie schon im Jahr zuvor. *I. parviflora* hatte hingegen ein geringeres NO_3^- Angebot im Wurzelraum als noch im vorangegangenen Jahr. Der NO_3^- -Gehalt sank hier auf ungefähr 6 – 7 mg NO_3^- / 100 g Feinerde. Die Messwerte für die beiden Flächen von *I. capensis* und *R. japonica* stiegen im Vergleich zum Vorjahr auf Mittelwerte von 6 – 8 mg NO_3^- / 100 g Feinerde an, erreichten aber nicht die Werte aus dem Jahr 2001.

In der Abb. 90 werden die Anteile des pflanzenverfügbaren Phosphats im Wurzelraum der beprobten Flächen in der Urdenbacher Kämme bei Düsseldorf dargestellt.

Die Phosphatgehalte im Jahr 2001 zeigen eine Verfügbarkeit von 20 – 30 mg P_2O_5 / 100 g Feinerde auf den Arealen von *I. glandulifera* und *R. japonica*. Etwas niedriger ist der Phosphat-Gehalt auf den untersuchten Flächen von *I. capensis*. Diese Felder wiesen in diesem Zeitraum eine Menge von ca. 10 – 12 mg P_2O_5 / 100 g Feinerde auf.

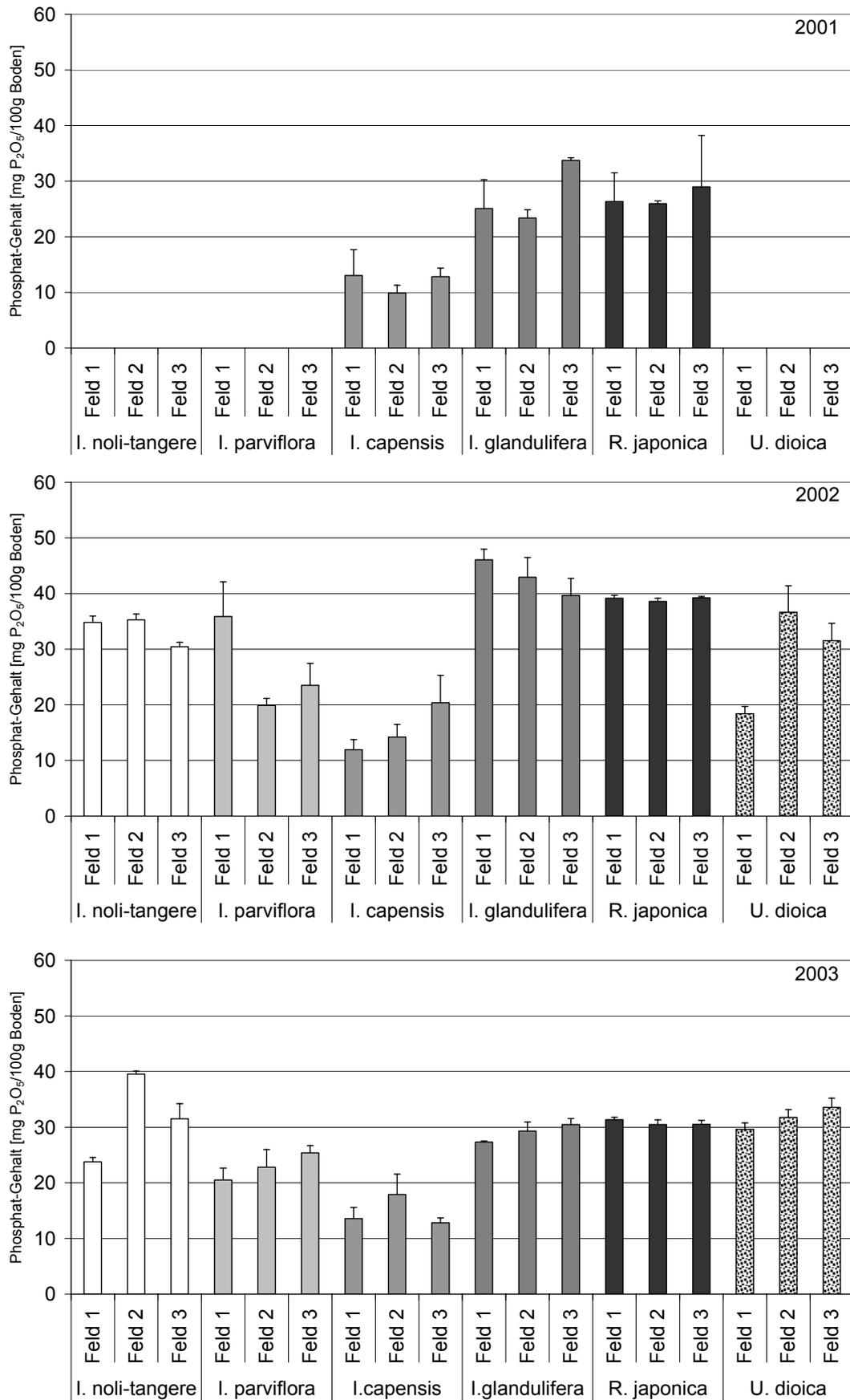


Abb. 90: Phosphat Konzentrationen [mg P₂O₅ / 100 g Boden] im Wurzelraum der beprobten Arten in der Urdenbacher Kämpe (Düsseldorf) in den Jahren 2001-2003.

Im Jahr 2002 zeigte sich eine veränderte Verteilung des Phosphats. Insgesamt kam es zu einer Zunahme der Messwerte für die P_2O_5 -Gehalte auf allen Untersuchungsflächen. Den höchsten Phosphat-Gehalt hatten die Flächen von *I. glandulifera* und *R. japonica* mit ca. 39 – 43 mg P_2O_5 / 100 g Feinerde. *I. capensis* zeigte die niedrigste Menge von Phosphaten im Wurzelraum. Die Ergebnisse der Proben beliefen sich auf Werte von ca. 14 – 15 mg P_2O_5 / 100 g Feinerde, gut ein Drittel weniger Phosphatgehalt als auf den Flächen der Arten mit den höchsten Konzentrationen. Zwischen diesen Konzentrationsextremen liegen die Vorkommensbereiche der Arten *I. noli-tangere*, *I. parviflora* und *U. dioica* mit Phosphatgehalten von ca. 25 – 35 mg P_2O_5 / 100 g Feinerde.

Im Jahr 2003 lagen die Gesamtphosphatwerte auf allen beprobten Flächen wieder niedriger. Wie man auf dem unteren Diagramm in der Abb. 90 gut erkennen kann, wurden die Ergebnisse insgesamt homogener. Im Mittel lagen die meisten untersuchten Flächen bei einem Wert von 30 mg P_2O_5 / 100 g Feinerde. Unter diesem Konzentrationsgehalt liegt nur der Standort von *I. parviflora* mit ca. 25 mg P_2O_5 / 100 g Feinerde. Der *I. capensis*-Standort weist im Jahr 2003 wiederum das niedrigste Angebot an Phosphat auf (15 mg P_2O_5 / 100 g Feinerde).

3.4.3.3 Mineralische Inhaltstoffe der in der Weichholzaue untersuchten Pflanzen

Die Makronährstoffe, die sich in dem beprobten Pflanzenmaterial anreicherten, wurden ähnlich wie die Nährstoffe in den Bodenstichproben untersucht. Hierfür wurden Kalium-, Calcium- und Magnesium-Ionengehalte (Abb. 91) gemessen.

Die höchsten Kalium-Gehalte sind in den Wurzeln und Sprossanteilen der untersuchten Arten zu finden. Die einzige Ausnahme stellt hierbei der Japanische Stauden-Knöterich (*R. japonica*) dar. Bei dieser Art lassen sich in den Blüten die relativ höchsten Kalium-Konzentrationen nachweisen. Bei allen *Impatiens*-Arten werden durchschnittlich 30 mg K⁺ / g TG im Spross und in den Wurzeln gemessen. Die niedrigsten Kalium-Anreicherungen sind meist in den Blättern zu finden, in denen die Konzentrationen zwischen 10 – 20 mg K⁺ / g TG liegen. Der Kalium-Anteil der Blüten ist zwischen den Werten von Spross und Wurzeln sowie den Blättern angesiedelt.

In der mittleren Darstellung in Abb. 91 sind die Ergebnisse der Calciumgehalt-Untersuchungen in den Pflanzenorganen aufgetragen. Der geringste Calcium-Anteil wurde hierbei in den Blüten von *I. noli-tangere*, *I. parviflora* und *R. japonica* (5 – 12 mg Ca²⁺ / g TG) gemessen. Auffällig sind die hohen Calcium-Konzentrationen in den Blüten von *I. capensis* und *I. glandulifera* mit ungefähr 30 mg Ca²⁺ / g TG. Vergleichbar zu den Werten der Kaliumgehalte liegen die höchsten Calciumwerte zwischen 25 mg bis über 40 mg Ca²⁺ / g TG in den Sprossorganen der beprobten Pflanzenarten. Anders als beim Kalium erreichen die Calcium-Konzentrationen in den Blättern und Wurzeln Werte, die zwischen den in Spross und Blüten messbaren Zahlen liegen (20 – 40 mg Ca²⁺ / g TG). Die insgesamt höchsten Calcium-Gehalte in allen untersuchten Pflanzenorganen wurden beim Indischen Springkraut (*I. glandulifera*) gemessen.

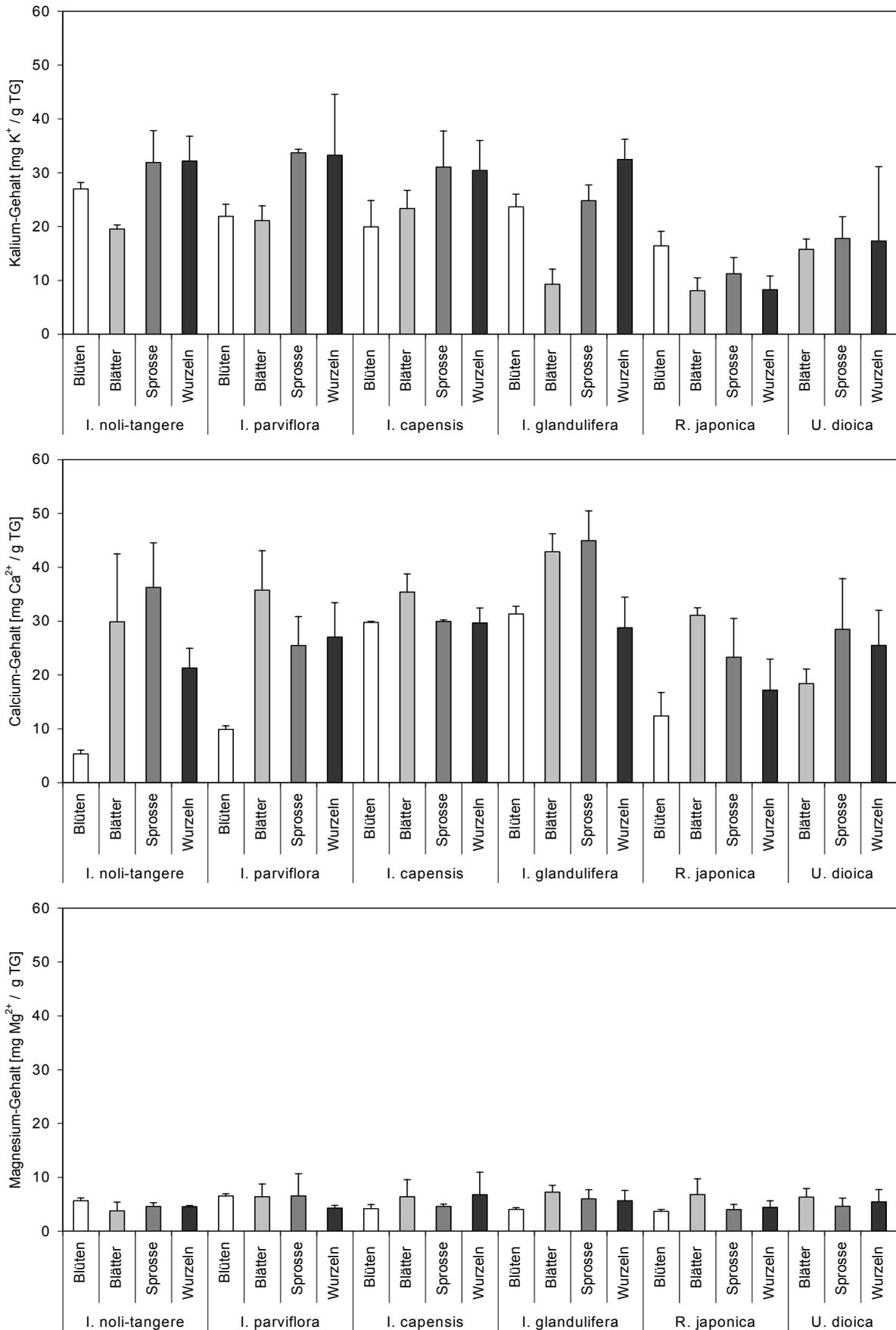


Abb. 91: Gehalte an Makronährstoff-Ionen (K⁺, Ca²⁺ und Mg²⁺) in der Biomasse der beprobten Arten aus der Weichholzaue der Urdenbacher Kämpe (Düsseldorf).

Die unterste Grafik in Abb. 91 zeigt die Magnesium-Mengen im Pflanzentrockengewichtsanteil der Untersuchungsflächen der Urdenbacher Kämpe. Der Magnesium-Anteil ist, wie allgemein üblich, sehr viel geringer als der Anteil der anderen Makronährstoffe. Die Verteilung der Magnesium-Mengen ist in allen Arten und Pflanzenorganen relativ homogen. Die höchsten Konzentrationen besitzt das Orangeblütige Springkraut (*I. capensis*) mit durchschnittlich 8 mg Mg²⁺ / g TG. Die Blüten besitzen bei fast allen Arten die niedrigsten Magnesium-Gehalte (4 – 5 mg Mg²⁺ / g TG). Jeweils etwa 1 mg höher sind die Magnesium-Anteile in Wurzel und Spross. Die höchsten Konzentrationen weisen die Blätter mit Magnesium-Werten um 4 – 7 mg Mg²⁺ / g TG auf.

Die Darstellung in Abb. 92 beschreibt die gemessenen Phosphat-Gehalte in den Biomassen der annuellen und perennen Arten der Untersuchungsflächen in der Urdenbacher Kämpe. Die höchsten Konzentrationen an Phosphat (14 – 21 mg P₂O₅ / g TG) zeigen die Blüten der untersuchten Arten. *I. noli-tangere* und *I. parviflora* machen hierbei eine Ausnahme, da es bei diesen beiden *Impatiens*-Arten in Blüten und Blättern gleich hohen Konzentrationen an Phosphat zu finden sind. Die niedrigste P-Allokation erfolgt in die Sprosse: Der Phosphat-Anteil liegt in den Stängeln bei Werten zwischen 3 mg und 12 mg P₂O₅ / g TG. Auffallend sind die sehr niedrigen Phosphat-Konzentrationen im Spross des neophytischen Orangeblütigen Springkrautes.

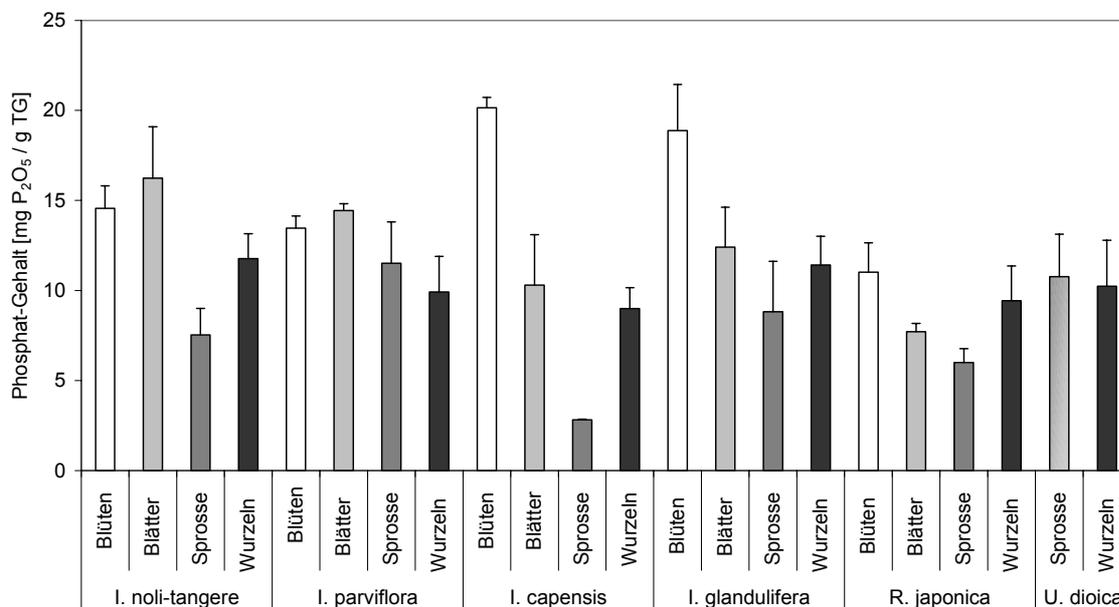


Abb. 92: Phosphat-Gehalte der Biomasse der untersuchten Neophyten und der Brennnessel (*Urtica dioica*) in der Urdenbacher Kämpe (Düsseldorf).

3.4.4 Biomasse-Entwicklung der Neophyten und autochthonen Arten in der Weichholzaue

In Tab. 7 sind die Biomasse-Entwicklungen der verschiedenen Neophyten- und autochthonen Arten im Untersuchungsraum für die entsprechenden Erhebungsjahre 2001-2003 tabellarisch wiedergegeben.

Tab. 7: Biomasse repräsentativer Bestände der vier *Impatiens*-Arten, von *Reynoutria japonica* und *Urtica dioica* im Bereich der Weichholzaue der Urdenbacher Kämme (Düsseldorf).

2001	<i>I. noli-tangere</i>	<i>I. parviflora</i>	<i>I. capensis</i>	<i>I. glandulifera</i>	<i>R. japonica</i>	<i>U. dioica</i>
Dichte [n m^{-2}]	-	-	4 ± 1	6 ± 1	6 ± 2	-
Biomasse [g m^{-2}]	-	-	$84,2 \pm 25,1$	$481,7 \pm 45,3$	$1144,5 \pm 325,6$	-
Blüten [%]	-	-	2,2	6,2	2,4	-
Blätter [%]	-	-	18,3	7,3	22,5	-
Spross [%]	-	-	63,6	76,8	42,0	-
Wurzel [%]	-	-	15,9	9,7	33,1	-
Begleitpflanzen Biomasse [g m^{-2}]	-	-	$61,9 \pm 26,8$	$186,6 \pm 56,0$	$23,4 \pm 13,4$	-
2002	<i>I. noli-tangere</i>	<i>I. parviflora</i>	<i>I. capensis</i>	<i>I. glandulifera</i>	<i>R. japonica</i>	<i>U. dioica</i>
Dichte [n m^{-2}]	7 ± 4	11 ± 2	3 ± 1	5 ± 2	6 ± 1	19 ± 6
Biomasse [g m^{-2}]	$23,9 \pm 11,4$	$11,5 \pm 1,6$	$26,3 \pm 10,8$	$232,7 \pm 45,4$	$429,5 \pm 66,9$	$211,6 \pm 31,6$
Blüten [%]	-	-	-	3,8	1,3	-
Blätter [%]	9,9	24,2	9,2	9,8	22,7	19,8
Spross [%]	75,9	59,2	81,3	75,9	52,0	56,0
Wurzel [%]	14,2	16,6	9,5	10,5	24,0	24,2
Begleitpflanzen Biomasse [g m^{-2}]	$106,8 \pm 55,1$	$15,2 \pm 2,5$	$31,2 \pm 8,1$	$78,6 \pm 50,3$	-	$25,2 \pm 0$
2003	<i>I. noli-tangere</i>	<i>I. parviflora</i>	<i>I. capensis</i>	<i>I. glandulifera</i>	<i>R. japonica</i>	<i>U. dioica</i>
Dichte [n m^{-2}]	8 ± 3	11 ± 3	7 ± 3	7 ± 1	3 ± 1	19 ± 3
Biomasse [g m^{-2}]	$8,6 \pm 1,3$	$21,1 \pm 4,8$	$40,3 \pm 6,9$	$161,1 \pm 36,9$	$529,9 \pm 33,8$	$196,2 \pm 43,9$
Blüten [%]	-	-	-	4,9	6,1	-
Blätter [%]	14,2	24,7	10,1	19,5	35,9	20,0
Spross [%]	61,2	54,3	81,5	62,1	47,9	53,8
Wurzel [%]	24,6	21,0	8,4	13,5	10,1	26,2
Begleitpflanzen Biomasse [g m^{-2}]	$24,9 \pm 4,6$	$26,3 \pm 3,5$	$98,0 \pm 29,9$	$143,4 \pm 10,0$	$51,1 \pm 16,3$	$15,4 \pm 4,9$

Bemerkenswert ist hierbei eine große interannuelle Variabilität, die sich z. T. mit den jährlichen Unterschieden in den Wasserständen im Kämpe-Raum korrelieren lässt (vgl. Kap.4.9). Die perennen Rhizomstauden *Reynoutria* und *Urtica* zeigten nur geringe Unterschiede. Die annuellen Arten hingegen offenbarten eine größere Differenziertheit. Im Jahr 2001 kam es zu einer besonders großen Biomasse-Produktion bei den Neophyten *I. capensis* und *I. glandulifera*. Hingegen nahm im Folgejahr der Biomasseanteil dieser beiden Arten bei gleichbleibender Individuenzahl pro m² ab. Dies kann bei *I. capensis* eventuell die Folge eines bei dieser Art beobachteten Mehltau-Befalles sein. Im Jahr 2002 ist das Wachstum des einheimischen Springkrautes (*I. noli-tangere*) sehr hoch. Zusätzlich kommt es in diesem Jahr zu einer starken Zunahme des Unterwuchses auf den Flächen von *I. noli-tangere*. Die Biomasse der einzelnen annuellen Arten im Jahr 2003 zeigt wieder andere Zahlen. Diesmal ist ein Anstieg der Biomasse auf den Arealen von *I. parviflora* feststellbar. Im Gegensatz zum Vorjahr sinkt der Biomasseanteil beim einheimischen Großen Springkraut ab. Im gesamten Beobachtungszeitraum kommt es im Jahr 2003 zur niedrigsten Biomasseproduktion beim Indischen Springkraut (*I. glandulifera*). Der einwandernde Neophyt *I. capensis* hingegen steigert seine Pflanzenmassenproduktion im Vergleich zum Vorjahr, kann jedoch die hohe Biomasseproduktion vom Jahr 2001 nur noch zur Hälfte erreichen. Eine weitere Auffälligkeit ist die fast konstante Individuenzahl pro m² bei den *Impatiens*-Arten. Keine der Arten scheint einen eventuellen Konkurrenzvorteil auszunutzen, um sich neue Areale zu erschließen. Die Verhältnisse der Prozentangaben in der Verteilung der Pflanzenorgane bleibt bei allen untersuchten Arten über den Beobachtungszeitraum recht homogen. *I. glandulifera* verdoppelt im Jahr 2003 die Blattanteile, und es kommt zu einer Senkung der Sprossanteile.

Zusätzlich variiert die Biomasse der Begleitarten und deren Zusammensetzung auf den verschiedenen Aufnahmeflächen. Zu den Begleitpflanzen gehörten hauptsächlich die Brennessel (*Urtica dioica*), der Gundermann (*Glechoma hederacea*), die Goldnessel (*Galeobdolon luteum*), die Stadtnelkenwurz (*Geum urbanum*), die Zaunwinde (*Calystegia sepium*), das Große Hexenkraut (*Circaea lutetiana*), der Stinkende Storchschnabel (*Geranium robertianum*), die Gewöhnliche Pestwurz (*Petasites hybridus*), der Stechende Hohlzahn (*Galeopsis tetrahit*), der Gewöhnliche Rainkohl (*Lapsana communis*), der Hopfen (*Humulus lupulus*), sowie an feuchteren Standorten der Gewöhnliche Gilbweiderich (*Lysimachia vulgaris*), der Ufer-Wolfstrapp (*Lycopus europaeus*), die Wasser-Sumpfkresse (*Rorippa amphibia*), das Echte Mädesüß (*Filipendula ulmaria*), der Wasserpfeffer (*Polygonum mite*) und das Rohr-Glanzgras (*Phalaris arundinacea*). Diese Begleitarten zeigten je nach Jahr

unterschiedliche Tendenzen in ihrer Zusammensetzung und ihrer Biomasse auf. Diese Biomasse-Zahlen werden in Tab. 8 dargestellt. Die häufigste Unterwuchsart in fast allen Untersuchungsflächen stellte, mit Ausnahme der Flächen von *I. capensis* und *R. japonica*, der Gundermann (*G. hederacea*) dar.

Tab. 8: Variation in Biomasse und Vorkommen der Begleitpflanzen auf den Untersuchungsflächen in der Urdenbacher Kämpe (Düsseldorf) in den Jahren 2001 – 2003.

	2001	2002	2003
<i>I. noli-tangere</i> [Biomasse g m ²]	k. A.	<i>U. dioica</i> : 45,5 ± 40,5 <i>I. glandulifera</i> : 30,6 ± 37,3 <i>G. hederacea</i> : 27,9 ± 10,0 <i>G. luteum</i> : 1,1 ± 0,0 <i>G. urbanum</i> : 1,6 ± 0,0	<i>G. hederacea</i> : 16,7 ± 4,1 <i>G. luteum</i> : 2,6 ± 2,1 <i>P. hybridus</i> : 2,7 ± 1,9 <i>U. dioica</i> : 2,0 ± 0,0 <i>I. parviflora</i> : 0,7 ± 0,0
<i>I. parviflora</i> [Biomasse g m ²]	k. A.	<i>G. hederacea</i> : 7,3 ± 0,9 <i>G. luteum</i> : 3,5 ± 2,3 <i>G. urbanum</i> : 2,1 ± 0,0 <i>C. lutetiana</i> : 0,9 ± 0,0 <i>G. robertianum</i> : 0,8 ± 0,1 <i>I. glandulifera</i> : 0,6 ± 0,2	<i>G. hederacea</i> : 4,6 ± 1,6 <i>G. luteum</i> : 1,5 ± 0,0 <i>G. urbanum</i> : 2,0 ± 0,2 <i>P. hybridus</i> : 4,0 ± 2,4; <i>G. tetrahit</i> : 5,2 ± 0,0 <i>L. communis</i> : 6,7 ± 0,0 <i>U. dioica</i> : 2,2 ± 0,4
<i>I. capensis</i> [Biomasse g m ²]	<i>C. sepium</i> : 3,4 ± 1,2 <i>U. dioica</i> : 42,3 ± 25,6; <i>R. amphibia</i> : 9,0 ± 6,6 <i>L. europaeus</i> : 1,4 ± 1,3 <i>P. mite</i> : 0,4 ± 0,3 <i>P. arundinacea</i> : 1,2 ± 0,9 <i>F. ulmaria</i> : 4,2 ± 3,8	<i>F. ulmaria</i> : 9,7 ± 6,8 <i>R. amphibia</i> : 5,9 ± 1,5 <i>U. dioica</i> : 5,9 ± 2,7 <i>C. sepium</i> : 0,4 ± 0,2 <i>L. europaeus</i> : 1,9 ± 0,0 <i>L. vulgaris</i> : 3,8 ± 3,2	<i>C. sepium</i> : 12,8 ± 6,7 <i>R. amphibia</i> : 2,8 ± 0,0 <i>F. ulmaria</i> : 9,4 ± 1,5 <i>U. dioica</i> : 63,7 ± 29,0 <i>I. glandulifera</i> : 1,9 ± 0,6
<i>I. glandulifera</i> [Biomasse g m ²]	<i>U. dioica</i> : 186,6 ± 56,0	<i>U. dioica</i> : 78,6 ± 50,3	<i>U. dioica</i> : 143,4 ± 9,8 <i>G. hederacea</i> : 1,9 ± 2,0
<i>R. japonica</i> [Biomasse g m ²]	<i>U. dioica</i> : 23,4 ± 13,4	-	<i>H. lupulus</i> : 51,1 ± 16,3
<i>U. dioica</i> [Biomasse g m ²]	k. A.	<i>G. hederacea</i> : 25,2 ± 0,0	<i>I. glandulifera</i> : 8,6 ± 4,0 <i>G. hederacea</i> : 2,7 ± 0,6 <i>C. lutetiana</i> : 4,1 ± 2,7

In den Arealen von *I. noli-tangere* fanden sich zudem sehr oft die Brennessel (*U. dioica*), und die Goldnessel (*G. luteum*) als häufige Unterwuchsarten. Im Unterwuchs der Flächen von *I. parviflora* wechselte sich im Beobachtungszeitraum *U. dioica* mit *G. urbanum* ab. Am feuchten Standort der neophytischen Orangeblütigen Springkrauts (*I. capensis*) sind die häufigsten Begleitpflanzen *F. ulmaria*, *R. amphibia* und *C. sepium*. Die höchsten Biomassegewichte erreichte fast überall die Brennessel, gefolgt vom Gundermann.

4 Diskussion

4.1 Kulturbedingungen

4.1.1 Klima des Versuchsgeländes

Das Makro-Klima des Versuchsgeländes gab für das Wachstum der *Impatiens*-Arten ähnliche Bedingungen vor wie sie auf den Freilandflächen der Urdenbacher Kämme vorherrschten. Die beiden Areale liegen nur wenige Kilometer voneinander entfernt, und dies ist ebenfalls für die Kies- und Sandbänke des Rheins der Fall, die Freiland-Wuchsorte der *Solanum*-Arten. Begünstigend für diese Studie war der sogenannte „Jahrhundert-Sommer“ 2003, der hohe Temperaturen und geringe Niederschläge mit wenigen Hochwasser-Ereignissen brachte. Der Rhein führte in diesem Jahr sehr viel weniger Wasser als in den Jahren zuvor. Dadurch kam es auch zu einer Absenkung der Grundwasserschichten, welche die Urdenbacher Kämme mit ausreichender Bodenfeuchte versorgen. Dies wiederum führte im Jahr 2003 auf den Untersuchungsflächen in der Urdenbacher Kämme zu Verschiebungen in den Vegetation im Vergleich mit den anderen Jahren, welche die differenzierten Optimalansprüche der verschiedenen Taxa deutlich werden ließen. Dieser besonders trockene und warme Sommer zeigte zudem eine Situation auf, wie sich der Zustand der Pflanzendecke lokal bei einer möglichen globalen Erwärmung ändern könnte.

In den meisten Versuchen wurde hingegen versucht, das Mikroklima zu regulieren und zu manipulieren, um mögliche Einflüsse von außen so konstant wie möglich zu halten. Aus diesem Grund wirkte sich das Klima auf die experimentellen Ansätze kaum aus.

4.1.2 Edaphische Bedingungen

Die zwei untersuchten Gattungen *Solanum* und *Impatiens* wurden unter Bedingungen, wie sie im Freiland anzutreffen sind, kultiviert. Je nach Gattung wurde auf organische oder mineralische Böden mit entsprechendem pH-Wert und bevorzugtem Bodenwasserregime geachtet. Mit dem Ziel einer besseren Vergleichbarkeit wurden beide Gattungen auf beiden Substraten (Gartenboden und Sand) kultiviert.

Die Kultivierung der *Solanum*-Arten erfolgte auf eine sehr kalkhaltigen Sandboden, der direkt vom Rhein stammt. Mit dem hohen Kalkgehalt dieses Bodens ist der leicht basische $\text{pH}_{(\text{CaCl}_2)}$ -Wert von 7,5 zu erklären. Normale Sandböden liegen mit ihren pH-Werten meist in

sauren Bereichen (SCHEFFER & SCHACHTSCHABEL 2002). ELLENBERG et al. (1992) geben für die hier untersuchten *Solanum*-Arten Reaktionszahlen von 5 bis 7 an, was diese Arten als Besiedler von leicht sauren bis leicht basischen Böden kennzeichnet. Der verwendete Gartenboden entspricht mit einem $\text{pH}_{(\text{CaCl}_2)}$ -Wert von 7,1 in etwa auch den Ansprüchen der untersuchten *Impatiens*-Arten. Dieser pH-Wert wird einerseits in der Literatur genannt (BEERLING & PERRINS 1993, HATCHER 2003), andererseits wird er auch durch die Bodenanalyse der Freilandflächen in der Urdenbacher Kämpe untermauert. Insgesamt bevorzugen die *Impatiens*-Arten somit einen mäßig sauren bis leicht alkalischen humosen Lehm- oder Tonboden (HEGI 1975, DEMUTH 1993). Dies ist konform mit den von ELLENBERG et al. (1992) diesen Arten zugeordneten Reaktionszahlen von 6 bis 7.

Die Elementgehalte von Ca^{2+} -, Mg^{2+} - und K^+ -Ionen im Sandboden liegen im Mittel bei 1890 mg / kg_{Boden} , 70 mg / kg_{Boden} bzw. 35 mg / kg_{Boden} . Laut Literaturangaben (SCHEFFER & SCHACHTSCHABEL 2002, FREY & LÖSCH 2004) befinden sich diese Werte im mittleren Bereich für mitteleuropäische (Sand-) Böden. Der Elementgehalt für K^+ sollte gemäß den Literatur-Richtwerten gut um das Dreifache höher liegen. K^+ -Mangel kann zu einem gestörten Wasserhaushalt innerhalb der Pflanze führen sowie zur Wurzelfäule, Mangelerscheinungen, die an den untersuchten Pflanzen aber nicht beobachtet wurden. Aber auch die Pflanzeninhaltsstoffanalyse zeigt eine nur geringe bis mittlere K^+ -Versorgung der beprobten *Solanum*-Arten auf Sandboden (Abb. 52). Nach Angaben von FREY & LÖSCH (2004) sind in den meisten Pflanzen K^+ -Gehalte von 5 bis 70 mg / g TG Pflanzenmaterial zu finden; in den Analysen dieser Studie wurden für die untersuchten *Solanum*-Arten K^+ -Konzentrationen von 7 bis 24 mg / g TG ermittelt. Damit liegt die K^+ -Versorgung dieser Pflanzen noch im Normbereich. Falls es zu einer Einwanderung der *Solanum*-Arten auf gut nährstoff-versorgte Böden bzw. Äcker kommen sollte, werden diese Arten mit Sicherheit von der höheren Konzentration an Makro-Nährelementen noch profitieren.

Weitere Untersuchungen sollten sich auf Wuchsverhalten der *Solanum*-Arten bei unterschiedlichen Nährstoffkonzentrationen richten. Die Menge der Makronährstoff-Ionen im Gartenboden ist um ein vielfaches höher als die im Sandboden. So liegen hier die mittlere Ca^{2+} -Gehalte von 4680 mg / kg_{Boden} , Mg^{2+} -Gehalte von 470 mg / kg_{Boden} und K^+ -Gehalte von 420 mg / kg_{Boden} vor. Diese Konzentrationen decken sich wiederum mit den Mengen der Makronährstoff-Ionen aus den Böden der Freiland Untersuchungsflächen. Hier wurden Calciumwerte von 1500 bis 4000 mg / kg_{Boden} , Magnesiumwerte von 150 bis 400 mg / kg_{Boden} und Kaliumgehalte von 100 bis 500 mg / kg_{Boden} gemessen. Untersuchungen von BEERLING & PERRINS (1993) und HATCHER (2003) auf Flächen von *I. glandulifera* und *I. noli-tangere* in

Großbritannien zeigen Calcium-Konzentrationen von 2330 bis 4950 mg / kg_{Boden} und 1158 bis 4017 mg / kg_{Boden}, sowie Kalium-Konzentrationen von 89 bis 209 mg / kg_{Boden} und 49 bis 167 mg / kg_{Boden}. Diese Werte stimmen mit den Bodenparametern der eigenen Studien für die experimentellen Versuchsansätze der *Impatiens*-Arten und mit denen aus den Freiland überein.

Die Kationenaustauschkapazität und Basensättigung der Böden, die für experimentelle Versuche genutzt worden sind, decken sich in der Größenordnung dieser Zahlen mit den Elementgehalten des Bodens, die bei den Freilandmessungen gefunden wurden. Somit ist die Nährstoffverfügbarkeit an Makro-Nährstoffen der Böden von allen untersuchten Pflanzenarten im Versuchsgarten wie auch im Freiland durchaus gesichert.

Die ebenfalls analysierten Nährstoffe des Wurzelraumes Ammonium, Nitrat und Phosphat zeigen sowohl in den Erdböden der Versuchsbeete als auch auf den Untersuchungsflächen der Urdenbacher Kämme mit der Literatur vergleichbare Werte. Die Ammonium-Gehalte (0,5 – 15 mg / 100g_{Boden}) der hier untersuchten Böden liegen im mittleren bis hohen Konzentrationsbereich, gemäß den Angaben bei SCHLICHTING et al. (1995). Von GALLARDO et al. (2005) untersuchte Überflutungsflächen zeigen NH₄⁺-Konzentrationen von ~ 36 mg / 100 g_{Boden}. SCHEFFER & SCHACHTSCHABEL (2002) geben NH₄⁺-Konzentrationen von 6 mg bis 850 mg / 100g_{Boden} bei verschiedenen Bodentypen an. Ebenso berichten sie über niedrigere Gehalte von fixiertem Ammonium in Sandböden und deutlich höhere Gehalte in Tonböden. Die Unterschiede zwischen den Ammonium-Gehalten auf den Untersuchungsflächen lassen sich einerseits durch die Lage der *I. parviflora*-Vorkommen an einen hochfrequentierten Wanderweg und durch Bauarbeiten in der Nähe der Beprobungsfläche mit *I. capensis* erklären. Andererseits sind die interannuellen Fluktuationen in den Nährstoffgehalten durch einen alljährliche massive, aber variable Nährstoffzufuhr durch die Überflutungen des Rheins zu begründen.

Die pflanzenverfügbaren Nitrat-Konzentrationen der untersuchten Böden liegen ebenfalls im oberen Bereich. So geben STEUBING & FANGMEIER (1992) für Ackerboden Werte von 1 mg bis 5 mg / 100g_{Boden} an. Zum Vergleich der Nitrat-Gehalte in den experimentellen Kulturen mit den Sandböden am Rhein können dort erhobene Messwerte von SCHMITZ (2002) herangezogen werden. Die Messungen entlang von mehreren Rheintransekten ergeben NO₃-Werte von durchschnittlich ~ 1 mg bis ~ 2 mg / 100g_{Boden} auf den Kies- und Sandbänken des Rheins. Ebenfalls im Rahmen dieser Bestimmungen wurden auf verschiedenen Ackerflächen Nitrat-Konzentrationen von 1,5 mg bis 13,3 mg / 100g_{Boden} gemessen. Somit sind die in dieser Studie benutzten Böden ausreichend Stickstoff versorgt;

dies gilt ebenso für die untersuchten Freilandflächen. ELLENBERG et al. (1992) weisen die *Impatiens*-Arten mit Stickstoffzahlen von 6 bis 7 als leicht nitrophile Arten aus. Die Variation der Nitratwerte auf den Daueruntersuchungsarealen erklären sich durch Auswaschungseignisse vor der Probenentnahme im Jahr 2002. Hohe NO_3 -Gehalte haben Einfluss auf das Wachstum der *I. glandulifera* Pflanzen, wie Untersuchungen von ANDREWS et al. (2005) belegen. Bei einer stärkeren Akkumulation von NO_3 und K^+ ist es dem Indischen Springkraut möglich, selbst bei einer niedrigen Sonnen-Einstrahlung, wie sie im Auwald gegeben ist, eine beachtliche Größe ($> 2,5\text{m}$) zu erreichen.

Für die archaeophytische und die etablierte neophytische *Solanum*-Art gibt ELLENBERG et al. (1992) Stickstoff-Zeigerwerte von 7 und 8 an, was diese beiden Arten als Stickstoffzeiger definiert. Für die ephemere *Solanum*-Art (*S. sarachoides*) wird ein mittlere N-Zeigerwert angeführt. Dies würde zusätzlich die Erwartung einer starken Konkurrenz gegenüber landwirtschaftlich genutzten Feldfrüchte durch die Einwanderung dieser *Solanum*-Arten von den Sandbänken auf anliegende Äcker untermauern.

Im Gartenboden und auf den Freilandflächen weisen die Phosphat-Gehalte sehr viel höhere Konzentrationen ($\sim 21 \text{ mg} / 100 \text{ g}_{\text{Boden}}$) auf als von HATCHER (2003) für *I. noli-tangere* ($0,4 \text{ mg} - 2,9 \text{ mg} / 100 \text{ g}_{\text{Boden}}$) auf unterschiedlichen Habitaten angegeben. Ähnlich hohe P_2O_5 -Konzentrationen ($0,4 \text{ mg} - 6,0 \text{ mg} / 100 \text{ g}_{\text{Boden}}$) geben BEERLING & PERRINS (1993) von *I. glandulifera* Wuchsorten an. Ackerböden werden in der Regel bei Werten $< 5 \text{ mg} / 100 \text{ g}_{\text{Boden}}$ gedüngt. Somit sind die in Literatur genannten Bodenverhältnisse von Standorten, auf denen *Impatiens*-Arten wachsen, als leicht Phosphat-unterversorgt zu werten. Der für die experimentellen Kulturen benutzte Sandboden leidet ebenfalls an einer Phosphatunterversorgung. Für Sandböden gilt laut Literatur ein Phosphatgehalt von $< 10 \text{ mg} / 100 \text{ g}$ Feinerde, für Böden der gemäßigten Breiten sind Werte zwischen 20 mg und $80 \text{ mg} / 100 \text{ g}$ Feinerde üblich (SCHEFFER & SCHACHTSCHABEL 2002). Somit liegen die für die Untersuchungsflächen ermittelten Werte mit Ergebnissen zwischen 12 mg bis $45 \text{ mg} / 100 \text{ g}_{\text{Boden}}$ durchaus im Bereich mitteleuropäischer Böden.

Die *Solanum*-Arten reichern offenbar in ihren Organen gerade noch genügend Phosphat ($\sim 4 \text{ mg}$ bis $7 \text{ mg} / \text{g}$ TG) für ein ausreichendes Wachstum an. Denn es kam zu keinen ersichtlichen Phosphat-Mangelerscheinungen (z. B. Störung von Reproduktions-Vorgängen) bei den beprobten *Solanum*-Arten. FREY & LÖSCH (2004) geben Werte von $1 \text{ mg} - 10 \text{ mg} \text{ P}_2\text{O}_5 / \text{g}$ TG als häufige Gehalte in Pflanzen an. Tomaten-Pflanzen zeigen bei schwerem Phosphatmangel eine Einschränkung der Produktion von Assimilaten. Da dies bei den hier untersuchten Solanaceen nicht der Fall ist, ist wenn überhaupt, nur eine leichte

Phosphat-Limitierung des Stoffwechsels zu erwarten. Diese würde den Transport für Assimilate innerhalb der Pflanze leicht einschränken (DE GROOT et al. 2001).

4.2 Reproduktionsverhalten

Ein wichtiger Faktor, um ein frühzeitiges Invasionspotential einer Art vorherzubestimmen bzw. einschätzen zu können, ist ihr jeweiliges Reproduktionsverhalten. Denn eine Ausbringung und Invasion von Pflanzen verläuft häufig über Diasporen, als die wohl gängigste Verbreitungsweise von Neophyten. Bei *I. glandulifera* schätzen PERRINS et al. (1993) eine Verbreitungsgeschwindigkeit des Samentransportes über Flussläufe in Großbritannien von ca. 38 km / Jahr. Eine ebenfalls wichtige Rolle für den Etablierungserfolg von gebietsfremden Arten spielen die Diasporenbanken im Boden. Um Folgen einer möglichen Klimaerwärmung auf die Diasporen-Qualität der gebietsfremden Pflanzen bewerten zu können, wurden die Samen der untersuchten Arten bei unterschiedlichen Keimtemperaturen experimentell untersucht und nun im weiteren diskutiert.

4.2.1 Untersuchung der *Solanum*-Arten

Der Samenansatz einer Pflanze spielt eine wichtige Rolle für den Verbreitungs- und Etablierungserfolg. Durch hohe Samenzahlen pro Beere (78 ± 8) hat *S. sarachoides* einerseits einen Vorteil in der Verbreitung gegenüber seinen verwandten Arten. Auf der anderen Seite ist *S. sarachoides* jedoch durch sein geringes Keimoptimum in der lokalen Etablierung eingeschränkt. Die als typisch in der Untersuchung vorgefundene Anzahl der Samen wird auch durch Zählungen von WENTZ (1974) bestätigt. Dieser kommt auf ~ 56 Samen pro Beere und liegt somit etwas unter den Zahlenwerten von SCHMITZ (unveröffentlicht), die hier in den Ergebnissen (siehe Abb. 37) mitgeteilt sind. Andere Autoren (STACE 1997) kommen auf eine Samenanzahl von ca. 40 Samen pro Beere bei *S. nigrum*, was sich mit den Auszählungen dieser Studie unter Berücksichtigung der Standardabweichung deckt. *S. physalifolium* hat im Vergleich zu den anderen untersuchten Taxa die geringste Samenmenge (21 ± 4). Dennoch ist es dieser Art gelungen, sich seit einiger Zeit auszubreiten und zu etablieren. Bei steigenden Durchschnittstemperaturen könnte es ihr möglich sein, weitere Areale zu okkupieren und zu einem direkten Konkurrenten des heimischen *S. nigrum* zu werden.

Die Beeren-Produktion nimmt bei allen untersuchten *Solanum*-Arten bei höheren Temperaturen zu. Durch ihre höhere Beerenproduktionsrate bekämen die neophytischen

Arten bei einem Temperaturanstieg einen weiteren Vorsprung vor dem einheimischen Nachtschatten. Eine Temperaturerhöhung von nur 1 – 2 °C würde ausreichen, ein Drittel oder mehr Beeren als die einheimische Art zu bilden. Diesen Nachteil kann *S. nigrum* möglicherweise durch sein höheres Beerengewicht ausgleichen. Dies macht die Früchte der Pflanze relativ attraktiver für Vögel oder andere Tiere als mögliche Verbreiter der Samen. Durch die intensive Dunkelfärbung werden die Beeren von *S. nigrum* für eventuelle Verbreiter – im Unterschied zu den bei der Reife unscheinbarer gefärbten Beeren der anderen beiden Arten – zusätzlich auffälliger. Nach BASSET & MUNRO (1985) erfolgt die Verbreitung der *Solanum*-Beeren durch Vögel. Zudem können die Früchte auch durch kleine Säugetiere verbreitet werden (WEBER 2003).

Die einheimische bzw. archaeophytische *Solanum*-Art (*S. nigrum*) zeigt ein relativ konstantes Keimverhalten bei unterschiedlichen Substrat-Temperaturen. Somit ist diese Art sowohl an kühlere als auch an eventuell steigende Klimatemperaturen angepasst, um ihre Reproduktion zu sichern. Der etablierte Einwanderer *S. physalifolium* weist hingegen einen Anstieg der Keimfähigkeit seiner Samen bei steigenden Temperaturen auf. Dies könnte der Pflanze einen Etablierungsvorteil bei weiter steigenden Temperaturen verschaffen und somit ihren Konkurrenzdruck auf andere Arten erhöhen. *S. sarachoides*, die einwandernde neophytische Art, kommt sehr viel schlechter als seine verwandten Arten mit unterschiedlichen Temperaturen zurecht. Durch ihr geringes Temperaturfenster bei der Keimung wird diese Art nur bei einem Ansteigen des Klimas auf ihre optimale Keimtemperatur einen Vorteil in der Ausbreitung erfahren. Zu ähnlichen Ergebnissen kommen auch BITHELL et al. (2002), DEL MONTE & TARQUIS (1997) und BOND & TURNER (2005) in ihren Untersuchungen zur Keimung von *Solanum*-Arten. EDMONDS & CHWEYA (1997) geben optimale Keimtemperaturen zwischen 15 °C bis 30 °C für *Solanum*-Arten an; sie stellen ein besseres Keimverhalten bei fluktuierenden Temperaturen fest. Ebenfalls könnte es einen Zusammenhang mit der vorherrschenden Standort-Temperatur der Elternpflanzen, von denen die Beeren für die Untersuchungen stammen, geben. Auf jeden Fall besteht ein Unterschied im Temperatur-Verhalten zwischen *S. nigrum* Ökotypen aus wärmeren Ländern wie z.B. Indien (EDMONDS & CHWEYA 1997) oder Spanien (DEL MONTE & TARQUIS 1997) im Vergleich zu Ökotypen aus Mitteleuropa.

In Experimenten zum Keimverhalten von *Lycopersicon esculentum* bei kalten Wintertemperaturen zeigte SCHMITZ (2004), welche den Grad der Frostresistenz von Tomaten-Samen aufzeigen. Des weiteren konnte SCHMITZ (2002) durch Untersuchungen an *Amaranthus*-Arten feststellen, wie eine Reduzierung der Frosttage zu höhere Keimraten führt.

Durch eine früher einsetzende Keimung kommt es zu einer längeren Vegetationsperiode für die jeweilige Art. Längere Vegetationsperioden ermöglichen Pflanzen aus wärmeren Arealen eine bessere Samenproduktion in Mitteleuropa, was wiederum eine leichtere Etablierung solcher thermophiler Arten fördert.

4.2.2 Untersuchung der *Impatiens*-Arten

Die hier untersuchten *Impatiens*-Arten zeigten ein schlechtes Keimverhalten im Experiment. Nur wenige (*I. glandulifera* und *I. parviflora*) bis keine der in der Erntezeit gesammelten Samen keimten unter Laborbedingungen aus. Selbst die Beachtung bzw. die Anwendung von Aufbewahrungs- und Vorbehandlungsmethoden, die von verschiedenen Autoren (COOMBE 1956, TREPL 1984, BEERLING & PERRINS 1993, HATCHER 2003) empfohlen werden, führten nicht zum Erfolg. Die Dormanz der Samen durch unterschiedliche Kältephasen aufzuheben, zeigten keine Wirkung.

Das schlechte Keimverhalten kann einerseits auf eine mit ungenügender Feuchtigkeit des Saatgutes während der Lagerung (NOZZOLILLO & THIE 1983), oder andererseits auf eine unzureichender Stratifikation zurückgeführt werden. Auf der anderen Seite wäre eine mögliche Keimunterstützung durch symbiotische Mycorrhiza denkbar (HARLEY & HARLEY 1987, HATCHER 2003). Diese Möglichkeit des Einflusses auf die Keimung durch Mycorrhiza sollte näher untersucht werden. Denn bei Aussaaten im Freiland kam es immer zu Keimungserfolgen, was auf die Miteinwirkung von Bodenorganismen hindeuten kann. Sicherlich spielen die obengenannten Komponenten (Feuchtigkeit & Stratifikation) im Freiland ebenfalls eine wichtige Rolle für die Keimung der Samen.

Ausführliche Experimente zum Keimverhalten der fünf hier untersuchten *Impatiens*-Arten führte JOURET (1976, 1977) durch. Er stellt fest, dass eine Stratifikation der Samen für eine Keimung notwendig ist, obwohl einige *Impatiens*-Arten keine sehr tiefen Temperaturen brauchen um ihre Dormanz zu überwinden. Bei einer Lagerung im Trockenen kann hiernach teilweise oder ganz auf eine Stratifikation der Arten *I. parviflora*, *I. glandulifera* und *I. balfourii* verzichtet werden (JOURET 1976, 1977). Eine solche Beobachtung wurde auch in dieser Studie gemacht. Des weiteren untersuchte JOURET (1976, 1977) experimentell die Keimung der fünf untersuchten Arten bei unterschiedlichen Temperaturstufen. Hierbei stellte sich heraus, dass alle Arten auch noch bei niedrigen Temperaturen keimen, obwohl ihre Optima in einem breiten Temperaturbereich zwischen 15 °C bis 30 °C liegen (Tab. 9).

Tab. 9: Optimaler Keimtemperaturbereich der fünf untersuchten *Impatiens*-Arten (nach JOURET 1976).

<i>Impatiens</i> -Arten	<i>I. noli-tangere</i>	<i>I. parviflora</i>	<i>I. capensis</i>	<i>I. glandulifera</i>	<i>I. balfourii</i>
Keimtemperatur-Bereich [°C]	15 – 20 °C	25 – 30 °C	15 – 22 °C	25 – 30 °C	20 – 25 °C

4.3 Temperaturbedingte Entwicklung der ober- und unterirdische Biomasse

Die Temperatur spielt in allen Lebensprozessen der Pflanze eine wichtige Rolle. Jeder Stoffwechselfvorgang und, als Summe der Effekte schließlich, jedes Organ und jede Art hat eine bestimmtes Temperaturoptimum. Dies gilt für den Wurzelraumbereich genauso wie für die oberirdische Biomasse. Bodentemperaturen werden durch das Großklima wie auch die Exposition und die Bodeneigenschaften bestimmt. Dunkle Böden erwärmen sich schneller; nasse Böden kühlen langsamer ab, erwärmen sich aber auch langsamer als Böden mit luftgefüllten Hohlräumen, wie z. B. die Rheinsande. Die Temperatur des Bodens ist zusammen mit einer guten Durchfeuchtung von besonderer Bedeutung für alle Lebensvorgänge im Wurzelraum. Der mikrobielle Umsatz der organischen Substanz und die damit verbundene Mineralisierung und Nitrifikation werden ebenfalls durch die Bodentemperaturen bestimmt. Somit ist die Temperatur des Substrats ein bedeutsamer Standortfaktor, der die Nährstoff- und Wasseraufnahme und das Wachstum der Wurzeln mitbestimmt (AMBERGER 1996). Auch die einzelnen Entwicklungsprozesse (z. B. Keimung, Photosynthese, Fruchtbildung usw.) sind unterschiedlichen Temperaturoptima unterworfen. So keimen die Samen der *Impatiens*-Arten erst nach einer Stratifikation und die der *Solanum*-Arten bei Temperaturen von 15 °C bis 30 °C. Bei der Photosynthese ist die temperaturabhängige, enzymatische Reaktion erst bei Lichtsättigung beachtenswert, da bei schwachen Lichtstärken eine Temperaturerhöhung keinen Einfluss den Gaswechsel hat. Ebenfalls spielt die Temperatur bei der Atmung ein wichtige Rolle. So führen z. B. hohe Tagestemperaturen zu einer hohen Produktion von Assimilaten und eine kühle Nacht hat eine niedrige Atmungsrate zur Folge.

4.3.1 Untersuchung der *Solanum*-Arten

Bei höheren Temperaturen im Wärmebeet kommt es nicht nur zu einer Zunahme der *Solanum*-Beeren, sondern es kann auch ein Anstieg der Biomasseproduktion, sowohl in den unterirdischen als auch in den oberirdischen Teilen der Pflanzen, registriert werden.

Auffallend in den Untersuchungen war vor allem die große Zunahme der Biomasse der neophytischen Art *S. sarachoides*. Diese Art zeigt eine starke Entwicklung im Wärme-Gradientenbeet im oberen Temperaturbereich. Aufgrund dieser gesteigerten Produktion könnte es dem Neophyten möglich sein, sich bei einer Klimaerwärmung in seiner neuen Umgebung besser zu behaupten. Auf den Kies und Sandbänken des Rheins spielt diese Fähigkeit jedoch wohl keine ausschlaggebende Rolle, da diese Flächen durch häufige Überschwemmungen und somit durch Störungen geprägt sind. Falls *S. sarachoides* aber auf Äcker oder landwirtschaftliche Flächen einwandert, könnte ihm diese Fähigkeit von Vorteil sein in der Konkurrenz auch gegenüber Nutzpflanzen.

Genau diesen Vorteil eines höheren Wachstums unter wärmeren Standortbedingungen nutzt der etablierte Einwanderer *S. physalifolium* bereits aus. Durch eine weitere Steigerung des lokalen Wärme-Klimas sollte diese Art ihr bisheriges Wachstum noch einmal leicht steigern können und somit zu einem erheblichen Konkurrenzvorteil gegenüber z. B. Ackerpflanzen bekommen können, und zwar sowohl im ober- wie auch unterirdischen Bereich. Überraschend waren die Wuchsergebnisse bei unterschiedlichen Temperaturegebenheiten, die der archaeophytischen *S. nigrum* zeigte. Diese *Solanum*-Art scheint an die aktuellen Temperaturverhältnisse sehr gut angepasst zu sein. Dennoch zeigt sie im oberirdischen Wachstum die Tendenz, bei Boden-Temperaturen von ca. 24 °C im Mittel die Leistungen in der Biomasse Produktion noch einmal erheblich steigern zu können. Dies deckt sich mit den Wuchsverhalten auch von *S. physalifolium*.

4.3.2 Untersuchung der *Impatiens*-Arten

Die untersuchten *Impatiens*-Arten zeigen kaum Wachstumsbeeinflussungen durch erhöhte Temperaturen im Wurzelraum. Im Gegensatz zu den beprobten *Solanum*-Arten ist nur eine geringe Abhängigkeit der Biomasse-Produktion von der Bodentemperaturen zu erkennen. Besonders das Kleinblütige Springkraut (*I. parviflora*) erträgt sehr gut auch hohe Temperaturen im Wurzelraum. Diese Beobachtung erklärt zum Teil sein Vorkommen an lichten Waldstandorten, die sich durch erwärmte Böden aufgrund hoher Strahlungseinträge auszeichnen (vgl. auch COOMBE 1956, TREPL 1984). Auffällig ist das Ertragen hoher Temperaturen im Wurzelbereich des einwandernden Orangeblütigen Springkrauts (*I. capensis*). Diese Art ist in der Natur, ähnlich wie das naheverwandte einheimische Springkraut, eher an schattigen Standorten mit gemäßigten Bodentemperaturen zu finden. Auf der anderen Seite zeigt diese Art im Feuchte-Gradientbeet ebenso eine Tendenz für gutes

Wachstum an trockenen Standorten, wie auch an feuchten Standorten. Wahrscheinlich kann das gebietsfremde Orangeblütige Springkraut hohe Wurzelraum-Temperaturen und damit verbundenen Wassermangel durch sein starkes Wurzelwachstum besser kompensieren als z. B. *I. noli-tangere*. Dies sollte der erstgenannten Art einen Konkurrenzvorteil bei einer möglichen lokalen Erwärmung bieten. Andererseits nehmen viele mikrobielle Bodenprozesse und die Nitrifizierung bei Bodentemperaturen über 32 °C ab. Ebenfalls wird die Bildung von Wurzelhaaren eingeschränkt (SCHEFFER & SCHACHTSCHABEL 2002). Das indigene Große Springkraut könnte hingegen der Verlierer bei einem steigenden lokalen Klima sein. Dies Prognose wird einerseits durch das schlechte Ertragen hoher Temperaturen im Wurzelraum, wie auch andererseits durch eine schlechte Durchwurzelungsintensität gefestigt. Auch die aktuellen natürlichen Vorkommen von *I. noli-tangere* weisen hierauf hin. Ein eher schlechtes Wachstum des etablierten Neophyten *I. glandulifera* bei hohen Temperaturen im Wurzelraum beruht möglicherweise auf einer eventuell schon gegebenen Adaption an das vorherrschende Klima. Da in dieser Studie keine Untersuchungen zur Durchwurzelungsfähigkeit des Indischen Springkrauts gemacht worden sind, können keine Angaben zur Wurzelraumschließung dieser Art gemacht werden. Ebenso existieren keine Daten über eine Biomasse-Entwicklung im Wärme-Gradientenbeet des Balfour's-Springkraut (*I. balfourii*). Gemäß den bisherigen Beobachtungen scheint diese Art jedoch ähnlich thermophil zu sein wie das etablierte Kleinblütige Springkraut (*I. parviflora*).

4.4 Biomasse-Entwicklung unter Staunässe bzw. bei Bodentrockenheit

Durch eine kontinuierliche Überflutung kommt es im Substrat zu einer Absenkung des Sauerstoffgehaltes. Der in den Bodenporen vorhandene Sauerstoff wird durch das Wasser verdrängt und die Bodenbestandteile verdichten sich. Der Sauerstoff diffundiert, aufgrund seiner geringen Löslichkeit in Wasser, nur sehr langsam nach. Durch die Bodenverdichtung erhöht sich zudem der mechanische Widerstand für das Durchwurzeln des Substrats. Der verbleibende Sauerstoff wird allmählich durch pflanzliche Atmung und aerobe Boden-Organismen verbraucht. Anaerobe Mikroorganismen nehmen überhand und es kommt im Substrat zu einem stark reduzierten Milieu. Zusätzlich können giftige Schwermetallionen das Wurzelwachstum hemmen. Für viele Pflanzen stellt deshalb die Überflutung eine Gefährdung dar, die schon in wenigen Tagen bis Wochen zum Absterben der Pflanzen führt. Bei einer Überflutung ist eine ausreichende O₂-Versorgung der submers wachsenden Pflanzenteile

problematisch. Durch die anaeroben Bedingungen im Boden können die Wurzeln, Rhizome und Sprosse bei Staunässe nicht genügend Sauerstoff aus der Umgebung aufnehmen und sind meist auf eine interne Sauerstoffversorgung angewiesen (MEISCHNER & SCHRÖDER 1990, KIRK 2004).

4.4.1 Untersuchung der *Solanum*-Arten

Die *Solanum*-Arten zeigten in den Experimenten dieser Studie eine recht homogene Verteilung ihrer Vorkommen über den gesamten Gradienten von trockenen bis staunassen Bodenverhältnissen. Im Vergleich zu den eher feuchttoleranten *Impatiens*-Arten entwickeln die hier beprobten *Solanum*-Arten aber die größte Biomasse eher auf mittelfeuchten bis trockenen Böden. Keine der beprobten *Solanum*-Arten zeigte eine deutliche Stauwassertoleranz im Grundwasser-Gradientenbeet. Diese Feststellung deckt sich mehr oder weniger mit den erfahrungs-basierten Feuchtezahlen von ELLENBERG et al. (1992). Diese geben einen Wert von fünf für *S. nigrum* an. Die etablierte bzw. die einwandernde Art wird von ELLENBERG et al. (1992) noch niedriger eingeschätzt (*S. physalifolium* = 4, *S. sarachoides* = 3). Diese mehr qualitativen Feuchtezahlen werden durch die experimentellen Befunde bei der Kultur der Arten im Schrägbeet jedoch nicht vollständig bestätigt. Alle drei Nachtschatten-Arten entwickeln ihre größte Biomasse im mittelfeuchten Boden, mit Tendenzen zum trockeneren, nicht aber zum feuchten Bereich. Der Schwarze Nachtschatten (*S. nigrum*) wie auch der Argentinische Nachtschatten (*S. physalifolium*) sind folgerichtig, aufgrund gut bewässerter landwirtschaftlicher Anbauflächen, als begleitende Unkräuter bzw. Wildkräuter auf Äckern mit mittelfeuchtem Substrat zu finden. Auf den landwirtschaftlichen Flächen können sie so beträchtliche wirtschaftliche Schäden anrichten. Bei einer möglichen Einwanderung des Saracho-Nachtschatten in die Anbauflächen von Nutzpflanzen könnten diese ökonomischen Schäden noch höher werden (DERICKS 2005b). EDMONDS & CHWEYA (1997) geben Anbauempfehlungen für die *S. nigrum* Art als Gemüsepflanzen an, da diese in vielen Ländern (Afrika und Asien) bereits als Gemüse verwendet wird. In diesen Ländern wird hierbei die unterschiedliche Giftigkeit der Pflanzenteile durch mehrmaliges Kochen neutralisiert (EDMONDS & CHWEYA 1997). Untersuchungen an Tomatenpflanzen zeigen schnelle Welkerscheinungen bei Staunässe (BRÄNDLE 1996). Diese nahe verwandte Art scheint sich in der Staunässe-Toleranz nur wenig von den hier untersuchten *Solanum*-Arten zu unterscheiden.

Die Ergebnisse zeigen, ähnlich wie bei den untersuchten *Impatiens*-Arten, keine signifikanten Unterschiede hinsichtlich der Konkurrenzverhältnisse bei Überflutung bzw. Bodentrockenheit. Aus diesem Grund ist eine inter- und intraspezifische Konkurrenz der *Solanum*-Arten unter Gesichtspunkten der Wasserversorgung vernachlässigbar. Dieses Kriterium ist auf den Sand- und Kiesbänken des Rheins auch nur selten von Interesse, da durch die regelmäßigen Hochwasserereignisse des Rheins es entweder zum Erhalt von kleinen Vegetationsflächen bei kurzen Überflutungsereignissen oder zu einer kompletten Auslöschung der Pflanzendecke auf dem sandigen Untergrund kommt (LÖSCH et al. 2001, SCHMITZ 2002). An Fließgewässern spielt eine schlechte Sauerstoffversorgung hingegen nur selten eine Rolle, da Sandböden an schnellfließenden Strömen und Gewässern meist genügend mit Sauerstoff versorgt sind (LARCHER 2001). Zudem kann unter Staunässe in Pflanzenwurzeln gebildetes Ethanol im umgebenden Wasser verdünnt bzw. durch umgebendes Wasser entfernt werden (MONK et al. 1984).

4.4.2 Untersuchung der *Impatiens*-Arten

Aus den Untersuchungen des Wachstums der Pflanzen auf den Grundwasser-Gradientenbeeten stellte sich eine gute Staunässeverträglichkeit heraus für das einheimische Große Springkraut (*I. noli-tangere*) und seinen nordamerikanischen Verwandten, das Orangeblütigen Springkraut (*I. capensis*). Beide Arten können wahrscheinlich aufgrund ihrer ausgeprägten Sprosshöhlräume, geeignet für die pflanzeninterne O₂-Versorgung des Wurzelraumes, wiederholte kurze bzw. kontinuierliche Perioden von Überflutung tolerieren. Die größtmäßig etwas kleineren und nicht immer miteinander verbundenen Aerenchymbereiche (Abb. 67 & Tab. 5) im Spross von *I. noli-tangere*, ohne eine hinreichende derartige Kapazität, könnten ein Grund für dessen schlechteres Wachstum bei Vernässung sein. Es sei allerdings nicht ausgeschlossen, dass wie bei *Phragmites australis* (ARMSTRONG & ARMSTRONG 1988) – Diaphragmabildungen zwischen den Nodien und Internodien von *I. noli-tangere* eine zwar nicht optimale, aber doch mäßige Durchlüftung entlang der Sprosse zulassen. *I. capensis*-Pflanzen bilden hingegen schon im Jungpflanzenstadium kleine Hohlräume in den Internodien der Sprosse (Kap. 4.4.2.1). Beobachtungen im Freiland zeigen auch beim Indischen Springkraut (*I. glandulifera*) eine sehr gute Staunässeverträglichkeit. Diese Art verfügt über das bestausgebildete Aerenchymssystem im Spross unter den hier untersuchten *Impatiens*-Arten. Aufgrund der Pflanzen-Größe wurden für diese Art aber keine aerenchymbiologischen Untersuchungen im Grundwasser-Gradientenbeet durchgeführt. Die

Biomasse-Ernten im Auwald der Urdenbacher Kämme zeigten die breite natürliche Verbreitungsspanne dieser Art im Feuchte-Gradienten, wo durchaus Bestände unter ständiger Überflutung zu finden waren (PYSEK 1995, KASPEREK 2004). ELLENBERG et al. (1992) untermauern diese Befunde mit einer Feuchtezahl von acht und höher für das Indische Springkraut und attestieren ihm somit eine hohe Feuchtetoleranz, wie sie auch tatsächlich im Gelände beobachtet wurde. Alle drei oben beschriebenen Arten besitzen durch sekundäres Dickenwachstum entstehende Hohlräume im Sprossbereich mit genügend Raum für eine ausreichende Sauerstoffdiffusion zu den überfluteten Organen. Die Tagesgang-Messungen der sprossinternen O₂-Konzentrationen lassen weiter vermuten, dass zusätzlich dem Aerenchym durch den photosynthetisch aktiven Spross der *Impatiens*-Arten Sauerstoff aus der Photosynthese zur Verfügung gestellt wird. Dieser Sauerstoff wirkt ebenfalls einer Hypoxie in den submersen Organen entgegen. Auch bei jungen Erlen (*Alnus glutinosa*) ist bekannt, dass es durch Photosynthese im Sprossbereich zu einer lichtverstärkten Sauerstoffversorgung in den überfluteten Wurzeln kommt (ARMSTRONG & ARMSTRONG 2005b).

Das Spross-Aerenchym ermöglicht eine diffusive Sauerstoff-Zirkulation innerhalb der Pflanze nach dem Gesetz von Graham (GROSSE & FRICK 1999), zusätzlich unterstützt durch Thermo-Osmose. ARMSTRONG & ARMSTRONG (2005b) gehen bei Pflanzen mit einer Spross-Photosynthese nicht von einer Druckventilation im Aerenchym aus, wie sie aus Schilfhalmen bekannt ist. Dies scheint auch bei den *Impatiens*-Arten der Fall zu sein.

Unter Staunässe sterben als erstes die Feinwurzeln ab. Es wird dann vermehrt Indoleessigsäure gebildet und Ethylen reichert sich in den Blättern und Wurzeln an. Erhöhte Abscisinsäure-Freisetzung lässt die Stomata der Blätter sich schließen (LARCHER 2001), wodurch es zu einem geringeren Wassertransport innerhalb der Pflanzen kommt (EVERARD & DREW 1989). Ebenso ist der Phloemtransport unter Hypoxie stark eingeschränkt, und unter Anoxie-Verhältnis wird dieser Transport gänzlich unterbunden (BRAENDLE 1996). Solche Reaktionen der Pflanzen bei überstauten Wurzeln ohne funktionelle Anpassungen hieran führen zu Blattwelke, und solche Symptome zeigt auch *I. parviflora* unter Staunässe. Hier kommt es nach einigen Tagen der Wasserüberstauung der Wurzeln zum Welken der Blätter sowie zu einem Verfaulen der Wurzeln. Dies ist einerseits durch ein mangelndes Durchlüftungsgewebe im Spross zu erklären (siehe Abb. 67 & Tab. 5), und andererseits fehlt die modifikative Ausbildung von einem Aerenchymgewebe sowie eine Neubildung von Adventivwurzeln. Viele Staunässe-sensible Pflanzenarten sind meist auf trockenen, nur von Grundwasser und Niederschlägen gespeisten Habitaten zu finden (KERCHER & ZEDLER 2004).

Dementsprechend sind auch die Vorkommen des Kleinblütige Springkraut (*I. parviflora*) in den Untersuchungsflächen in der Urdenbacher Kämpe gelegen.

Beim Kleinblütigen Springkraut ist ebenso wie beim Großen Springkraut kurz vor dem Absterben durch Überflutung-Belastung eine frühere Blütenbildung zu beobachten. Diese Anpassung der annuellen Springkraut-Arten durch vorzeitiges Aufblühen und Aussamen ist eine Strategie, die Generationen-Kontinuität auch unter Hypoxie-Störungen aufrecht zu erhalten. Eine ähnlich zu wertende Strategie von nicht-annuellen Pflanzen zum Überdauern von Hypoxie-Ereignissen ist, diese in einem vegetativen Stadium zu überdauern und sich erst danach, meist im Folgejahr, sexuell zu vermehren (BLOM & VOESENEK 1996).

Eine fehlende Aerenchym-Ausbildung im Spross (siehe Abb. 68) und Beobachtungen der Standortwahl des neueinwandernden *I. balfourii* lassen den Schluss auf eine schlechte Toleranz dieser Sippe gegenüber Staunässe zu, ähnlich wie beim Kleinblütigen Springkraut. Dies muss jedoch noch im einzelnen untersucht werden. Beide Arten (*I. parviflora*, *I. balfourii*) scheinen auf den gleichen Standorten mit ähnlicher Bodenfeuchtigkeit vorzukommen. Dadurch könnte es zu einer möglichen neuen Konkurrenz für das Kleinblütige Springkraut kommen.

Eine Adventivwurzelbildung konnte bei Pflanzen des Indischen und des Orangeblütigen, teilweise auch beim Großen Springkraut beobachtet werden. Durch die meist stark durchlüfteten, oberhalb des Wasserspiegels am Stängel inserierenden Wurzeln kommt es zu einer morphologischen Anpassung an Überflutung und zu einem besseren Ertragen von Hypoxie-Effekten. Bei vielen terrestrischen Pflanzenarten ist die Bildung von Adventivwurzeln eine Überlebensstrategie bei kontinuierlicher und periodischer Überflutung am jeweiligen Standort. So ist eine solche Anpassung an die Überflutung bereits an verschiedenen *Rumex*-Arten durch LAAN et al. (1989, 1990, 1991a, 1991b) untersucht worden. An den *Impatiens*-Arten, an denen eine Adventivwurzelbildung festgestellt werden konnte, werden die zusätzlichen Wurzeln hauptsächlich am untersten über dem Wasserspiegel Nodienknoten gebildet; diese Wurzeln bestehen aus einem lockeren, luftigen Gewebeverband (Abb. 93).

Die Sauerstoffverteilung im Spross der fünf untersuchten *Impatiens*-Arten (siehe Abb. 70 & Abb. 71) zeigt eine hohe zeitliche Variabilität der O₂-Gehalte im Hohlraum des Sprosses. Die überflutungsintoleranten Arten (*I. parviflora* & *I. balfourii*) erfahren im diurnalen Rhythmus eine starke Absenkung der Sauerstoff-Konzentration im Spross. Diese Absenkung liegt des Nachts mindestens unter 80 % der umgebenden O₂-Konzentration der Luft, so dass im Extrem weniger als 4 % Sauerstoff im Aerenchym vorhanden ist. Dieses Absinken des sprossinternen Sauerstoffgehalts kann als direkter Erklärungs-Grund für die schlechte Staunässeverträglichkeit dieser beiden Arten herangezogen werden. Die Nässe-toleranten Springkrautarten zeigen nur eine mäßige bis leichte Absenkung der Sauerstoffkonzentrationen im Aerenchymbereich. Bei *I. glandulifera* bleibt die gemessene O₂-Kurve auch in der Nacht bei fast gleich hohen Gehalten wie am Tage. Diese Art zeichnet sich durch die höchste Staunäsetoleranz sowie den größten, durchgängigen Aerenchymraum im Spross aus. Dieser Annahme eines Vorteils durch einen großen Belüftungsraum mit dem Ergebnis eines besseren Ertragens von Hypoxie-Ereignissen wird durch die hohe Amplitude der diurnalen Veränderung im Sauerstoff-Gehalt bei dem nordamerikanischen Einwanderer *I. capensis* etwas widersprochen. Dennoch zeichnet sich diese Art unten den hierauf beprobten Sippen durch die höchste Toleranz bei Überflutung im Grundwasser-Gradientenbeet aus. Vermutlich sind die nach dem makroskopischen Befund bei *I. capensis* schlechter als bei *I. glandulifera* miteinander verbundenen Internodium-Abschnitte bei *I. capensis* über gasdurchlässige Diaphragmen miteinander verbunden. Andererseits mag auch die gegebene minimale (> 50 % zum umgebenen Luft-Sauerstoff) Sauerstoff-Konzentration ausreichend sein für die Substratnachlieferung für Dunkelatmungsprozesse, so dass zu keinen Hypoxie-Symptomen kommt. Interne Schwankungen des O₂-Pegels im Tagesverlauf ohne offensichtliche Vitalitätsschädigung ließen sich auch in der Sumpfpflanze *Juncus effusus* feststellen, die als optimal angepasst an Staunässe-Bedingungen gilt (BLOBFELD 2005). Bei *I. parviflora* und *I. glandulifera* wurden im Stängelinnenraum nie normoxische Bedingungen erreicht. Bei *I. noli-tangere* und *I. capensis* hingegen konnte in den Mittagsstunden sogar eine Steigerung des pflanzeninternen Sauerstoffgehaltes gegenüber dem der umgebenden Luft gemessen werden. Wahrscheinlich

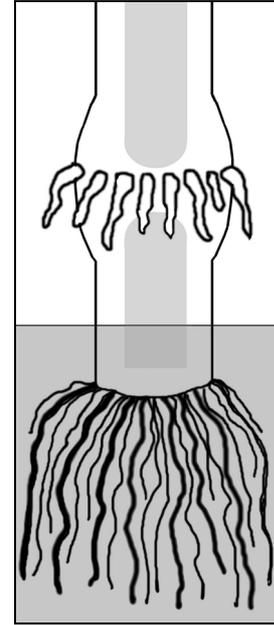


Abb. 93: Adventivwurzelbildung am untersten über dem Wasser-spiegel Nodium-Knoten bei *Impatiens*-Arten.

ist der Grund für eine gesteigerte photosynthetische Leistung im Spross der *Impatiens*-Arten eine erhöhte Chloroplastenzahl, wodurch Sauerstoff in einem Ausmaß produziert wird, dass die sprossinterne Atmosphäre auf Werte über dem normoxischen Niveau gelangt.

4.4.2.1 Vergleichende Untersuchung der Art *I. capensis* bei Überstauung, mittelfeuchtem Boden und Bodentrockenheit

Aufgrund der schlechteren Staunässeverträglichkeit aller anderen untersuchten Arten kam ein Vergleich der Wirkung unterschiedlicher Bodenfeuchten nur beim Orangeblütigen Springkraut (*I. capensis*) in Frage (siehe Abb. 58). Diese Untersuchung bestätigt, wie der Wuchsaspekt in den Grundwasser-Gradientenbeeten auch, ein optimales Wachstum für *I. capensis* unter mittelfeuchten Bodenbedingungen. Überraschend sind die Ergebnisse zu unterschiedlichen Aerenchym-Volumina im Spross, sowie das Hohlraum / Spross_{TG} Verhältnis und das Bild der Wurzelquerschnitte. CARR et al. (1995) stellen in Untersuchungen zur Markauflösung bei *I. capensis* ein stark negatives Verhältnis zur Bodentrockenheit fest. Bei steigender Bodenfeuchte kommt es danach zu einer Erhöhung der sprossinternen Hohlräumbildung. Wahrscheinlich wurden in den Analysen von CARR et al. (1995) keine *Impatiens*-Pflanzen unter andauernder Staunässe berücksichtigt, wodurch die Ergebnisse der erhöhten Aerenchymbildung bei steigender Substratfeuchte erklärbar wären. Wenn man die Hohlraum / Spross_{TG} Verhältnisse berücksichtigt, ist eine relative gleich große Aerenchymbildung unter Staunässe und Bodentrockenheit zu erkennen. Die Ausbildung einer großen Markhöhle bei *I. capensis* ist so – zumindest nach den Ergebnissen dieser Untersuchung – ein konstitutives, kein adaptives Merkmal.

Die Hohlraum-Ausbildung im Stängel unter Staunässe ermöglicht *I. capensis*, im Gegensatz zu den zwei gleichgroßen Arten (*I. noli-tangere* & *I. parviflora*), eine weitgehende Vermeidung des unter Überflutung hervorgerufenen Hypoxie-Stresses für die Pflanze. Diese Vermeidung von Negativ-Wirkungen der Staunässe durch Translokation von sprossinternem Sauerstoff zu den Wurzeln, sowie eine metabolische Adaptation mit einem Wechsel in der Zellbiochemie sind zwei prinzipielle Strategien von Pflanzen in sauerstoffreicher oder –armer Umgebung. Beide Mechanismen sind weniger apparent in überflutungssensitiven Pflanzen (VARTAPETIAN 1993). Durch die Luftkanäle der Sprosshohlräume bei *I. capensis* wird der Sauerstoffgehalt für den Wurzelstoffwechsel aufrechtgehalten. Im Gegensatz hierzu führt offenbar die fehlende Hohlräumentwicklung bei den jungen *I. noli-tangere* & *I. parviflora* Pflanzen zu einem frühen Absterben unter extremer Bodenfeuchte. Die hohe Durchlüftung bei einem Aufwachsen von *I. capensis* in einem mittelfeuchten Boden kann hierbei eine

Anpassung an mögliche Überflutungsereignisse darstellen. Auf der anderen Seite kommt es gerade bei dieser Art zu einer großen Plastizität mit verschiedenen Adaptionen innerhalb natürlicher Populationen (DONOHUE et al. 2001). Die Pflanzen, die unter relativer Bodentrockenheit groß geworden sind, zeigen ein (allerdings nur leicht) erniedrigtes Hohlraum / Spross_{STG} Verhältnis. Dennoch verfügen auch diese Pflanze über genügend Stängel-Hohlraum um begrenzte Überflutungsereignisse zu überleben.

Der Stress unter Trockenheit scheint geringere Auswirkungen auf das Wachstum der Pflanzen zu haben als die anaeroben Verhältnisse unter dem Zustand der Hypoxie. Diesen Schluss legt die Bildung einer höheren Biomasse unter trockenen Substratbedingungen nahe. Bei *I. capensis* kommt es je nach Wuchsort zu einer genetisch begründeten Differenzierung im Wasserausnutzungskoeffizienten der Photosynthese (WUE) als Folge einer unterschiedlichen stomatären Leitfähigkeit (HESCHEL et al. 2002). Diese wieder beruht auf einer unterschiedlichen Abscisinsäure-Sensitivität der verschiedenen Populationen von nassen und trockenen Standorten (HESCHEL & HAUSMANN 2001). Dies weist bei den verschiedenen Populationen auf unterschiedliche Anpassungsstrategien bei Trockenstress hin. HESCHEL & RIGINOS (2005) legen mit ihren Versuchen dar, dass Pflanzen von *I. capensis* mit einer hohen stomatären Leitfähigkeit und einem somit niedrigen WUE unter Wasserlimitierung im frühen Wachstumsstadium die höchste Biomasse bilden. Bei Experimenten mit Wasserlimitierung zu einem späteren Zeitpunkt der Wachstumsphase zeigen die Pflanzen mit hohen WUE-Werten und einer niedrigen stomatären Leitfähigkeit die beste Fitness. Desweiteren beschreiben SORREL & BRIX (2003) einen höheren Einfluss des Wasserdampfdruckdefizits auf den konvektiven Gasaustausch als die stomatäre Leitfähigkeit bei aufrechtstehenden Feuchtlandpflanzen. Sie stellten außerdem eine nur geringe Veränderung des internen Gasflusses der Pflanzen bei hohen und niedrigen Lichtintensitäten fest.

Bei den mikroskopischen Aufnahmen der Wurzelquerschnitte werden deutliche Unterschiede zwischen Pflanzen von Standorten mit überfluteten und solchen von trocknen Bodenverhältnissen sichtbar. Die erhöhte Bildung von Leitgewebe in den Wurzeln der staunass kultivierten *I. capensis* Pflanzen steigert sicher die mechanische Stabilität im weichen, schlammigen Substrat. Mit einer ausreichenden Kohlehydrat-Versorgung, genügend pflanzeninternen Reservestoffen und einem guten Sauerstoffnachschub durch das Spross-Aerenchym könnte es dem Orangeblütigen Springkraut möglich sein, mit einer Neuanlegung von größeren Leitungssystemen den unter Staunässe oft auftretenden Einschränkungen beim Stoff- und Wasser-Ferntransport (EVERARD & DREW 1989, ARMSTRONG et al. 1994, BRÄNDLE 1996) entgegenzuwirken. Ein Offenhalten oder eine Wiederöffnung der Stomata durch

bessere O₂-Versorgung der Pflanzen verbunden mit einer Verbesserung der Wasser- und Nährstoffaufnahme kann es der Pflanze ermöglichen, einer Hypoxie-bedingten Schwächung zu entgehen (LÖSCH 2001). Da die meisten *Impatiens*-Arten selbst nach Spaltenschluss bei starker Sonneneinstrahlung durch eine hohe kutikuläre Transpiration einen hohen Wasserverlust haben, können die Pflanzen durch eine schwache Bewurzelung und ein dürftiges Leitungssystem nicht ausreichend Wasser-versorgt werden. Bei starker Verdunstungsbelastung neigen sie daher zu Kavitation (LARCHER 2001).

In vielen Fällen wird bei Wurzeln keine Aerenchymausbildung durch einen programmierten Zelltod (DREW et al. 2000) gefunden, sondern eine Verstärkung der Exodermis in der Wurzelrinde. Diese Verstärkung verhindert das Ausgasen von pflanzeninternen Gasen. Die Zellwände der Exodermis sind hierbei meist mit Suberin- und Lignin-Einlagerungen verfestigt (JUSTIN & ARMSTRONG 1987, COLMER 2003a, 2003b). Untersuchungen von VISSER et al. (2000, 2003) an *Caltha palustris* zeigen bezüglich des Sauerstoffverlustes eine starke Barrieren-Bildung der Wurzeln gegenüber dem Boden (**Radial Oxygen Loss**). Einerseits kommt es so zu einem Schutz vor O₂-Verlust, andererseits ist die longitudinale Diffusion im Wurzelapex vermindert und limitiert, sowie ebenso die Tiefenwurzelung in anaerobe Bereiche des Bodens. Eine ROL-Barriere findet sich auch bei sieben Reis-Sorten in Experimenten von COLMER (2003b). Wahrscheinlich vollzieht sich dies auch unter Staunässe bei den hier untersuchten *I. capensis* Pflanzen, die insgesamt sehr stabil oberflächennah wurzeln, wo - wenn auch sehr langsam - O₂ in den Boden eindiffundiert. Auf der einen Seite verhindert ein radialer Sauerstoffverlust die Ablagerung von toxischen, reduzierten Bodensubstanzen (MEISCHNER & SCHRÖDER 1990) und begünstigt die Eisen-Aufnahme aus dem Boden. Dies fördert zusätzlich sicher auch das Wachstum der Pflanzen (BLOM et al. 1996). Auf der anderen Seite ist von Reispflanzen bekannt, dass eine funktionelle O₂-Barriere bei Reis-Pflanzen eine Vergiftung durch Sulfide verhindert, die durch eine Überstauung angereichert worden sind (ARMSTRONG & ARMSTRONG 2005a). Möglicherweise reichern junge Staunässe-tolerante *Impatiens*-Arten Sauerstoff im Substrat an, ähnlich wie *Apium nodiflorum* (CHORIANOPOULOU et al. 2001). Bei genügender Sauerstoff- und Reservestoffversorgung vermindern die adulten Pflanzen mit der Zeit ihre Abgabe von Sauerstoff an den Boden und bilden eine O₂-undurchlässige Barriere, dies müsste weiter untersucht werden.

Da sich bei Staunässe kaum Mykorrhizasymbiosen an Wurzeln etablieren können (SCHULZE et al. 2002), führt dies bei vielen Pflanzen, die auf Mykorrhiza angewiesen sind, zu einer Einschränkung des Wachstums und der Nährstoffaufnahme. Bei einigen

Untersuchungen am Großen Springkraut (*I. noli-tangere*) sind VA-Mykorrhiza gefunden worden (HARLEY & HARLEY 1987, HATCHER 2003); es ist somit durchaus möglich, dass auch bei anderen *Impatiens*-Arten unter brauchbarer Bodendurchlüftung eine Symbiose mit Wurzelpilzen besteht, nicht aber an nassen Standorten.

4.5 Wurzelsystem- und Biomasse-Entwicklung in Mono- bzw. Konkurrenzkultur

Zur Aufklärung von inter- bzw. intraspezifischer Konkurrenz-Erscheinungen an den untersuchten Pflanzengattungen wurden die Wurzel- und Spross-Entwicklung in Schrägfenster-Rhizotronen beobachtet. In vielen Untersuchungen, welche über Wurzeln oder Wurzelwachstum gemacht worden sind, wurde die gesamte Pflanze ausgegraben, und es waren nur Momentaufnahmen der jeweiligen Entwicklungsphase der Pflanze bzw. ihrer untersuchten Wurzeln zu sehen. Auch KUTSCHERA (KUTSCHERA 1960, KUTSCHERA & LICHTENEGGER 1992) die mit ihren Ausgrabungen an Pflanzenwurzeln ausführlich dokumentierte, wie sich unterschiedliche Pflanzenarten in ihrem heimischen, natürlichen Substrat entwickeln, erhielt mit dieser Vorgehensweise nur Momentaufnahmen der Wurzelentwicklung im Boden. Erst Untersuchungen von TAYLOR et al. (1970, 1990) zeigten im Groß- wie auch im Kleinversuchen, wie sehr Rhizotrone zur Beobachtung von Wurzelsystem-Entwicklungen ohne direkten Eingriff geeignet sind. Die Pflanzen entwickeln entsprechend dem artspezifischen Bauplan unter Einfluss der örtlichen Möglichkeiten (Bodenstruktur, Tiefgründigkeit etc.) ein oberflächliches, tiefgreifendes oder stockwerkartiges Wurzelsystem (LARCHER 2001, WAISEL & KAFKAFI 1996). Bei Pflanzenarten mit einem allorhizen Wurzelsystem (*Solanum*-Arten) bieten sich die Erfassung des Wachstums der dominierenden Hauptwurzel und der wichtigsten Seitenwurzeln bzw. die Messung des Wurzelwuchsgeschwindigkeit an. Eine Art mit Homorhizie (*Impatiens*-Arten) kann am Besten über die Durchwurzelungshäufigkeit verschiedenerer Tiefen-Horizonte des Bodens charakterisiert werden.

4.5.1 Untersuchung der *Solanum*-Arten

Die Biomasse-Entwicklung der Nachtschatten-Arten in den Rhizotronen ist nicht völlig vergleichbar mit der in den Temperatur-Gradientenbeeten. Der archaeophytische Schwarze Nachtschatten (*S. nigrum*) zeigte generell eine gute Konkurrenz-Überlegenheit.

Diese Sippe ist im Zuge ihrer Evolution an die mitteleuropäischen Verhältnisse gut angepasst worden. Ähnlich verhält es sich mit dem Wuchsverhalten des eingebürgerten Argentinischen Nachtschattens (*S. physalifolium*). Diese Spezies ist zwar erst einige Jahre in ihr neues Habitat integriert, dennoch scheint es eine langsame Anpassung an den neuen Lebensraum zu geben. Der ephemere Nachtschatten (*S. sarachoides*) hingegen unterliegt in direkter Konkurrenz in den meisten Fällen hinsichtlich Biomasse und Förderung durch standörtliche Einflussgrößen. Auf den Kies- und Sandbänken des Rheins spielt Konkurrenz als Folge der lückenhaften Vegetation und das durch Überflutungen geprägte Störungsregime allerdings kaum eine Rolle. Dennoch ist es wichtig, das Konkurrenzvermögen der einzelnen *Solanum*-Arten zu kennen, um die Folgen möglicher Einwanderungen von den Sandbänken des Flusses auf nahegelegte Äcker abschätzen zu können. Die konkurrenzstärkste Art unter den drei Taxa ist *S. nigrum*, sowohl bei der unterirdischen wie auch oberirdische Biomasse-Produktion, in ihrer Wuchsgeschwindigkeit, bei Blattfläche und Beerenanzahl. Der Schwarze Nachtschatten dominiert in der Mono- wie auch in der Konkurrenzkultur. Das Spross / Wurzel-Verhältnis verschiebt sich bei dieser Art in der Reinkultur leicht zur Seite der Sprossentwicklung, was auf eine ausgeglichene Mineralstoff- und Licht-Versorgung hinweist. Aber selbst unter Konkurrenzdruck verändert sich fast nichts am Wurzel / Spross-Verhältnis dieser Art. Diese Ergebnisse zeigen eine gute Adaptation der archaeophytischen *Solanum*-Art an seine Umgebung. Durch ein gut ausgebildetes Wurzelsystem, die große Blattfläche und eine hohe Beerenproduktion kann der Schwarze Nachtschatten gut seine neophytischen Verwandten auskonkurrieren.

Der Argentinische Nachtschatten scheint aufgrund seiner biometrischen Daten eine langsame Anpassung zu erfahren, obwohl *S. physalifolium* in direkter Konkurrenz mit dem einwandernden Nachtschatten (*S. sarachoides*) in der Blattfläche und oberirdischen Biomasse unterlegen ist. Eine Erhöhung des Wurzelwachstums von *S. physalifolium* geht dann zu Lasten der Entfaltung der oberirdischen Biomasse, was sich negativ auf die photosynthetische Leistungsfähigkeit und in Rückkopplung hierzu letztlich auf die Vitalität und Konkurrenzkraft auswirkt. Diese Entwicklung weist auf ein denkbares Verdrängungspotential der ephemeren *Solanum*-Art gegenüber der etablierten *Solanum*-Art hin, wie es besonders deutlich unter den steigenden Temperaturbedingungen beobachtet wurde (siehe Kap. 4.3.1).

Die Konkurrenz-Untersuchungen zeigen zusammen mit anderen Aspekten dieser Studie eine durchaus mögliche Bedrohung für landwirtschaftliche Flächen, falls unter einer steigenden Erwärmung die neophytischen *Solanum*-Arten mit Erfolg dort einwandern können. Durch ein Eindringen in Kartoffeläcker oder Tomatenanpflanzungen käme es für die

Landwirte zu einem wirtschaftlichen Problem, da wirksame Spritzmittel die Kartoffel- bzw. Tomatenpflanzen als Nachtschattengewächse ebenfalls in Mitleidenschaft ziehen würden. So ist *S. nigrum* schon seit langem in der Landwirtschaft als Schädling bekannt. WILSON (1988) belegt mit Untersuchungen an Acker-Unkräutern ein Vorherrschen der oberirdischen Spross-Konkurrenz; dabei zeigt sich freilich meist eine Überlegenheit der Feldfrüchte gegenüber den Unkraut-Arten.

Verteilung der Pflanzeninhaltsstoffe in Wurzeln, Sprosse und Blättern

Die Anreicherungsraten der Makronährstoffe (K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} und P_2O_5) in den Pflanzenorganen der *Solanum*-Taxa decken sich mit Angaben aus der Literatur (FREY & LÖSCH 2004, LARCHER 2001, SCHEFFER & SCHACHTSCHABEL 2002). AMBERGER (1996) gibt bei Gehalten an Makroelementen in verschiedenen Pflanzenorganen divergierende Werte an, gegenüber den hier in den verschiedenen *Solanum*-Arten gemessenen Nährstoffmengen. Er nennt Phosphat-Gehalte von 3 mg P_2O_5 / g TG in der Kartoffel-Knolle sowie 2 mg P_2O_5 / g TG im Blatt. Die hier ermittelten Ergebnisse sind doppelt so hoch und belegen eine adäquate Nährstoffversorgung der untersuchten Pflanzen. Die an den *Solanum*-Wildarten ermittelten Messergebnisse werden durch Angaben von FREY & LÖSCH (2004), LARCHER (2001) und WILD (1995) untermauert. Diese geben Werte von 1 – 10 mg P_2O_5 / g TG als häufig gemessene Gehalte in den jeweils untersuchten Pflanzen an. So decken sich nicht nur die edaphischen Angaben mit den in der Literatur vorzufindenden; auch die Einlagerungsraten der Makronährstoffe in den Pflanzenkörpern sind mit den Literaturangaben in Übereinstimmung. Untersuchungen von DE GROOT et al. (2001) zeigen, dass eine schlechte Phosphatversorgung zu einer deutlichen Abnahme der Photosyntheserate von Kartoffelpflanzen führt, sowie zu einer Verringerung der Produktion von Assimilaten bei starker Phosphat-Limitierung.

Selbst bei einer geringen Einschränkung von Phosphat wird eine Beeinflussung des Assimilate-Transports und des Blattflächen-Indexes (LAI) bei dieser *Solanum*-Art sichtbar. Denkbar sind entsprechende Reaktionen der Wildarten, doch wurden solche in Antwort auf eine variierte Phosphatversorgung nicht untersucht.

4.5.2 Untersuchung der *Impatiens*-Arten

Wird interspezifische Konkurrenz der *Impatiens*-Arten berücksichtigt, so werden bei homogener, optimaler Bodenfeuchte und Temperatur Unterschiede zwischen Mono- und Mischkulturen in der ober- wie unterirdischen Biomasse sichtbar. Im Kapitel 4.4.2 wird zusätzlich die Wirkung von unterschiedlicher Bodenfeuchte auf den Konkurrenzdruck zwischen den verschiedenen *Impatiens*-Arten beschrieben. Die Anpassung der Pflanzen an die Substratfeuchtigkeit ist nur wenig entscheidend für eine Konkurrenz-Überlegenheit am

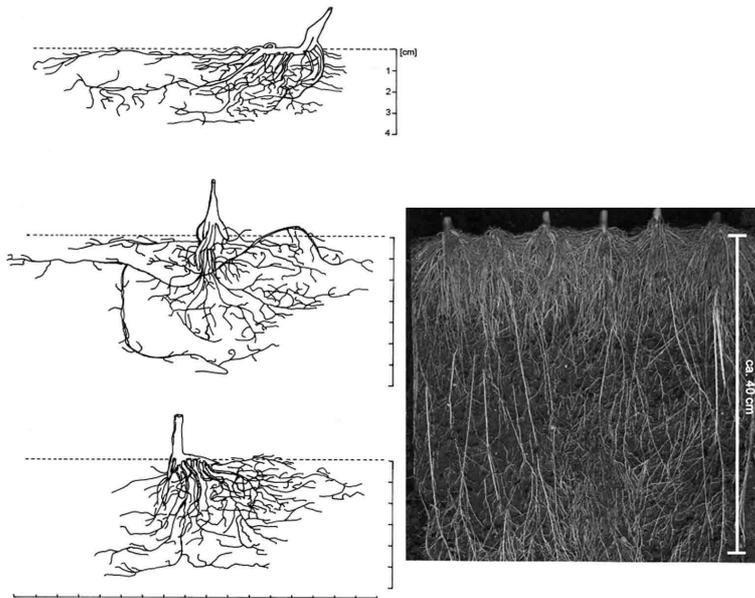


Abb. 94: links: Wurzelsystem-Entwicklung von *I. noli-tangere* nach HATCHER (2003); rechts: freigelegte Wurzeln (ca. 40 cm) von *I. noli-tangere* im Schrägfenster-Rhizotron (Monokultur).

Standort. Der hauptsächliche Konkurrenzdruck wird durch die Spross- und Wurzelbiomasse ausgeübt.

Überraschend ist die hohe Durchwurzelungsintensität aller untersuchten *Impatiens*-Arten. Die Messungen in den Schrägfenster-Rhizotrone zeigen einen sehr viel bessere Durchwurzelung des Bodens als es in der Literatur von, z. B., HATCHER (2003) angegeben wird. Es wird meist von einer eher oberflächennahen

Bewurzelung des Substrats (bis max. 15 cm bei *I. noli-tangere*) bei *Impatiens*-Arten ausgegangen und nicht, wie in dieser Studie beobachtet von einer Durchwurzelung auch der tieferen Bodenbereiche.

Die Untersuchungen ergaben eine starke Biomasse-Entwicklung und Konkurrenzwirkung des einwandernden Orangeblütigen Springkraut (*I. capensis*), sowohl im Spross wie auch bei den Wurzelbiomasse, verglichen mit der Produktivität des eingebürgerten Kleinblütigen Springkrauts (*I. parviflora*) und des autochthonen Großen Springkrauts (*I. noli-tangere*).

Die hohe Biomasse-Entwicklung in den Rein- bzw. Konkurrenzkulturen unterstreicht den aggressiv-invasiven Charakter der neueinwandernden Art *I. capensis*. Am schwächsten zeichnet sich die einheimische Springkraut-Art in ihrer Wurzelraum-Erschließung aus. Bei *I. parviflora* lässt sich eine dominante Durchwurzelung bevorzugt in den mittleren und

unteren Bodenhorizonten, unterhalb des Konkurrenten, erkennen. CAHILL (2002) beschreibt von verschiedenen Konkurrenzuntersuchungen eine Interaktion zwischen Wurzel- und Sprosskonkurrenz, die zwischen den Arten variieren kann. Bei allen untersuchten *Impatiens*-Arten wurde keine intraspezifische Konkurrenz in den Rhizotron-Untersuchungen festgestellt. Zu ähnlichen Ergebnissen hinsichtlich der intraspezifischen Konkurrenz kommt auch AERTS et al. (1991) bei zweijährigen Untersuchungen an immergrünen Sträuchern und einem perennen Gras, bei denen in Reinkultur ebenfalls keine intraspezifischen Konkurrenz-Effekte gemessen wurden. BERENDSE (1982) stellt in Feld-Experimenten an Grasgesellschaften einen Konkurrenzdruck bei der Nährstoffaufnahme bei Pflanzen mit unterschiedlichen Wurzeltiefen fest. Unter Konkurrenz werden Pflanzen, die eher oberflächennah wurzeln, gezwungen, in tiefere Bodenschichten vorzudringen, um dort noch Mineralnährstoffe aufnehmen zu können. In der vorliegenden Studie fiel das Unterwachsen der Wurzeln des Großen Springkrauts auf, die durch die starke Wurzelmasse-Produktion der beiden neophytischen Arten jedoch kaum Erfolg zeigte. Durch die gesteigerte Wurzelbildung der nichteinheimischen Arten kommt es zu einer Steigerung der Aufnahme an Mineralnährstoffen aus dem gut versorgten Boden. Dies hat wiederum einen Einfluss auf die erhöhte oberirdische Biomasseproduktion. Bei Nutzpflanzen, die einerseits oberflächennah und andererseits tief wurzeln, bringt eine solche Konkurrenzerscheinung einen Vorteil durch eine Mobilisierung von Mineralnährstoffen aus tieferen Bodenschichten, die sonst nur ausgewaschen oder ungenutzt bleiben würden (BERENDSE 1981, 1982, SHARIFI 1983). Ähnliche Konkurrenz-Auswirkungen und Wurzelbildungen sind im Wettkampf um Bodenfeuchte bei zwei verschiedenen Wüstensträuchern von MANNING & BARBOUR (1988) beobachtet worden. Die Wüstensträucher erhöhen unter Konkurrenz das Wachstum ihrer Wurzeln in tiefere Bodenhorizonte und weichen so dem Konkurrenten teilweise aus. Da bei den hier berichteten Rhizotronstudien auf eine konstante homogene Bodenfeuchte geachtet wurde, kann über solche Effekte bei *Impatiens* nichts ausgesagt werden.

Im Gegensatz zu dieser Studie zeigen die Untersuchungen der Wurzel / Spross-Konkurrenz von BELCHER et al. (1995) keinen Anstieg der Wurzel-Konkurrenz im Bodentiefengradienten. Jedoch werden mehrere andere Effekte von BELCHER et al. (1995) hervorgehoben. Zum einen können Einflüsse wie Beschattung oder Mycorrhiza bei extrem niedriger Biomasse größere Wirkungen haben als eine Wurzel-Konkurrenz. Auf der anderen Seite nehmen diese Effekte bei Erhöhung der Biomasse ab und es dominieren die Einflüsse der unterirdischen Konkurrenz. WILSON (1988) beschreibt im Anschluss an seine Experimente über Wurzel / Spross-Konkurrenz, dass es eine stärkere Konkurrenz-

Auswirkung der Wurzeln als bei der Konkurrenz des Sprosses gibt. Des weiteren spielte es eine Rolle, in welchem Habitattyp Konkurrenzerscheinungen untersucht wurden. WILSON (1993) zeigt hierbei einen signifikanten Unterschied zwischen dem unterirdischen Wettbewerb bei Wurzeln im Gegensatz zu dem oberirdischen Wettbewerb der Sprosse in Waldgesellschaften und Präriestandorten.

Die Ergebnisse aus der Längenmessung und den oberirdischen Trockengewichten spiegeln ähnliche Verhältnisse wie bei der untersuchten Boden-Erschließung der Springkraut-Wurzeln wieder. Die erhöhten Trockengewichtsanteile im Spross lassen sich bei *I. parviflora* hierbei durch den wenig ausgebildeten bis fehlenden Aerenchymraum im Stängel erklären.

Alle diese Ergebnisse bestätigen ein gewisses Verdrängungspotential der nordamerikanischen Springkraut-Art (*I. capensis*) im Wettstreit mit den anderen Taxa. In direkter Konkurrenz haben alle neophytischen *Impatiens*-Arten aufgrund ihrer gesteigerten Wurzel- und Sprossbiomasse ein besseres Vermögen die einheimische Art lokal zu verdrängen. Hier liegt eine Parallele vor zu HAGERS (2004) Untersuchungen an invasiven und nativen Sumpfpflanzen. Die Neophyten zeigten durchwegs stärkere Unterdrückungseffekte als die einheimischen Arten. Die Experimente stellten ebenso ein besseres Wachstum in einer bestehenden Vegetation bei invasiven Keimlingen als bei solchen der autochthonen Pflanzenarten heraus.

4.6 Porometrische Blattgaswechsellmessungen

4.6.1 Untersuchung der *Solanum*-Arten

In einer begleitenden Diplomarbeit von SPIEKERMANN (2004) wurden durch vergleichende Studien zu Gaswechsel und Produktion der auf den Kiesbänken des Rheins vorkommenden *Solanum*-Taxa deren optimale standort-klimatische Rahmenbedingungen bestimmt. Zu den auch in dieser Arbeit beprobten *Solanum*-Arten wurden zusätzlich die Neophyten *S. nigrum* ssp. *schultesii*, *S. triflorum* und *S. lycopersicum* (= *Lycopersicon esculentum*) untersucht. *S. triflorum* gilt als sich langsam am Rhein etablierende Art, wohingegen die Tomate für Mitteleuropa als noch unbeständiger Neophyt anzusehen ist. Die maximalen Netto-Photosyntheseraten der untersuchten *Solanum*-Arten betragen ungefähr $19 - 24 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Tab. 10). Eine Lichtsättigung der CO_2 -Umsätze wurde erst bei recht hohen Einstrahlungs-Werten erreicht (1500 bis 1800 $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Aufgrund der physiologischen Kenndaten aus der Tab. 10 können die untersuchten Arten als produktive,

extreme Starklicht-Arten ausgewiesen werden. Ganz folgerichtig erfolgt ihre besonders starke Ansiedlung auf den sonnen-exponierten Flächen der Kiesbänke des Rheins.

Tab. 10: Übersicht über die Parameter maximale Photosyntheserate (A_{\max}), Strahlungsintensität bei maximaler Photosyntheseleistung (I_S), Lichtkompensationspunkt (I_C), mittlere Dunkelatemungsraten (R_D) und apparenter Quantenertrag (Φ_{CO_2}), basierend auf Lichtkurven-Messungen des Gaswechsels niederrheinischer *Solanum*-Arten (SPIEKERMANN 2004).

Art	A_{\max} [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$]	I_S [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$]	I_C [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$]	R_D [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$]	Φ_{CO_2} [mol mol^{-1}]
<i>S. nigrum</i>	19,00	1180	29	- 1,12	0,038
<i>S. physalifolium</i>	24,71	1382	28	- 1,20	0,042
<i>S. sarachoides</i>	19,88	1222	10	- 0,37	0,038
<i>S. nigrum schultesii</i>	19,11	1172	21	- 0,82	0,038
<i>S. triflorum</i>	> 30,0	2136	43	- 1,99	0,046
<i>S. lycopersicum</i>	22,64	2324	22	- 0,50	0,023

Nicht nur die Lichtabhängigkeit der *Solanum*-Pflanzen, sondern auch die Temperaturabhängigkeit der Photosynthese (Abb. 95) zeichnet diese Arten als Begünstigte einer möglichen globalen Erwärmung aus. Es wurden in der Arbeit von SPIEKERMANN (2004) für die meisten Arten Optimalbereiche des Gaswechsels bei 25 °C gemessen, mit Ausnahme von *S. lycopersicum* (28 °C) und *S. sarachoides* mit 30 °C. Diese Bevorzugung höherer Temperaturen durch den ephemeren Saracho-Nachtschatten ließ sich ebenso in den Wärmebeet-Experimenten feststellen (siehe auch Kap. 4.3.1).

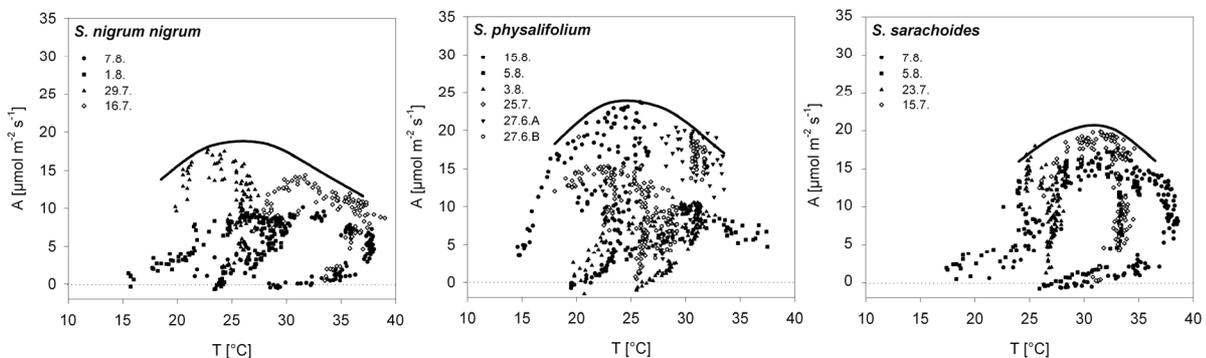


Abb. 95: Einhüllende Darstellung der Temperaturkurven aus der Netto- CO_2 -Gaswechsels der untersuchten *Solanum*-Arten verändert nach SPIEKERMANN (2004)

4.6.2 Untersuchung der *Impatiens*-Arten

Die hier vorgestellten Gaswechsellmessungen an *Impatiens*-Arten ergänzen die Messungen der Examensarbeit von KREMER (2003). Sie zeigen, inwieweit die neophytischen und autochthonen *Impatiens*-Arten mit ihrer Blatt-Physiologie an die hier vorherrschenden Klimate sowie mögliche Erwärmungen angepasst sind. Ob eine Etablierung unter diesem Gesichtspunkt wahrscheinlich ist, hängt hierbei von den unterschiedlichen Anpassungsmechanismen der einzelnen Arten ab. Einerseits geschieht eine gerichtete Selektion im Laufe der Zeit nach der Ausbringung, andererseits kann schon eine geeignete Anpassung durch Voradaptation erfolgt sein. Diese Voradaptation könnte darin bestehen, dass die Arten aus Gegenden mit ähnlichen klimatischen Bedingungen stammen und nun diese Klimate an ihren neuen Standorten vorfinden (z.B. durch eine Klimaerwärmung unter „Global Change“-Gesichtspunkten).

4.6.2.1 Temperatureuswirkung auf den Gaswechsel

Das Temperaturoptimum einer Pflanze wird sowohl von einer genetischen Komponente bestimmt als auch modifiziert durch die vorherrschenden Umweltbedingungen während ihres Wachstums (BERRY & BJÖRKMAN 1980, WEIS & BERRY 1988, NILSEN & ORCUTT 1996). Dadurch haben Pflanzen verschiedener Arten unterschiedliche Temperatur-optima in der Photosynthese, typischerweise korreliert mit dem Temperaturklima ihres Areals. Selbst Pflanzen der gleichen Art, die in Teilarealen mit divergierenden Temperaturen aufgewachsen sind, weisen Wärme-Optima für die Photosynthese auf, die in Korrelation stehen zu ihren jeweiligen Standort Bedingungen (TAIZ & ZEIGER 2002). Zum größten Teil basieren diese Differenzen auf selektierten Modifikationen wesentlicher Bestandteile des Photosyntheseapparates, die die Toleranz limitieren und die Kapazität der Photosynthese über einen Bereich des Temperaturspektrums determinieren (PISEK et al. 1969, BAUER et al. 1975). Einige Autoren geben eine Temperaturanpassung an, die sich innerhalb von 24 Stunden vollziehen kann (BERRY & BJÖRKMAN 1980, KRIEBITZSCH 1992b). Aus diesem Grund bietet sich das Erstellen von Diagrammen aus den korrelierten Daten der Tagesgänge als Mittel zur Feststellung des Adaptationsgrades an.

Die Korrelation zwischen Photosynthese und Temperatur folgt einer Glocken- bzw. einer Optimumkurve, wobei sich der Optimumbereich je nach Pflanzenart über einen unterschiedlich breiten Temperaturbereich erstreckt (LARCHER 2001, SCHULZE et al. 2002, SCHOPFER & BRENNICKE 2006). Die Form der Kurven ist beschrieben durch eine

Komplexfunktion von fördernden (Carboxylase-Funktion der RubisCO) und hemmenden (Oxygenase-Funktion der RubisCO plus mitochondrialer Atmung) Einflüssen (KRIEBITZSCH 1992b, TAIZ & ZEIGER 2002). Die Reaktionskinetik chemischer Prozesse und die Wirksamkeit der beteiligten Enzyme wird durch die Temperatur beeinflusst. Bei steigenden Temperaturen nimmt die Reaktionsgeschwindigkeit exponentiell zu, wohingegen bei zu hohen Temperaturen physikalische Vorgänge, z. B. Diffusionsvorgänge, als limitierende Faktoren wirken.

Eine Optimierung der Photosynthesefunktion unter Berücksichtigung des Temperatureinflusses ist weitgehend mit den spezifischen Eigenschaften des Photosyntheseapparates auf der Chloroplastenebene gekoppelt. Die Limitierung der Photosynthese bei hohen Temperaturen wird hauptsächlich durch die Hitzebeständigkeit der Chloroplasten bestimmt. Erhöhte Hitzestabilität beinhaltet Änderungen in den Eigenschaften der Thylakoidmembranen sowie der löslichen Enzyme, welche außerhalb der Membran zu finden sind (BJÖRKMAN et al. 1980, PASTENES & HORTON 1996a).

Die obere und untere Begrenzung der Optimumbereiche erfolgt, wie oben beschrieben, durch genetisch als auch durch Umweltbedingungen bestimmte Faktoren. Die meisten höheren Pflanzen liegen in ihrer Physiologie in Temperaturbereichen zwischen 10 °C bis 35 °C und zeigen dort eine stabile Photosyntheseleistung (ÖQUIST 1982, WEIS & BERRY 1988,

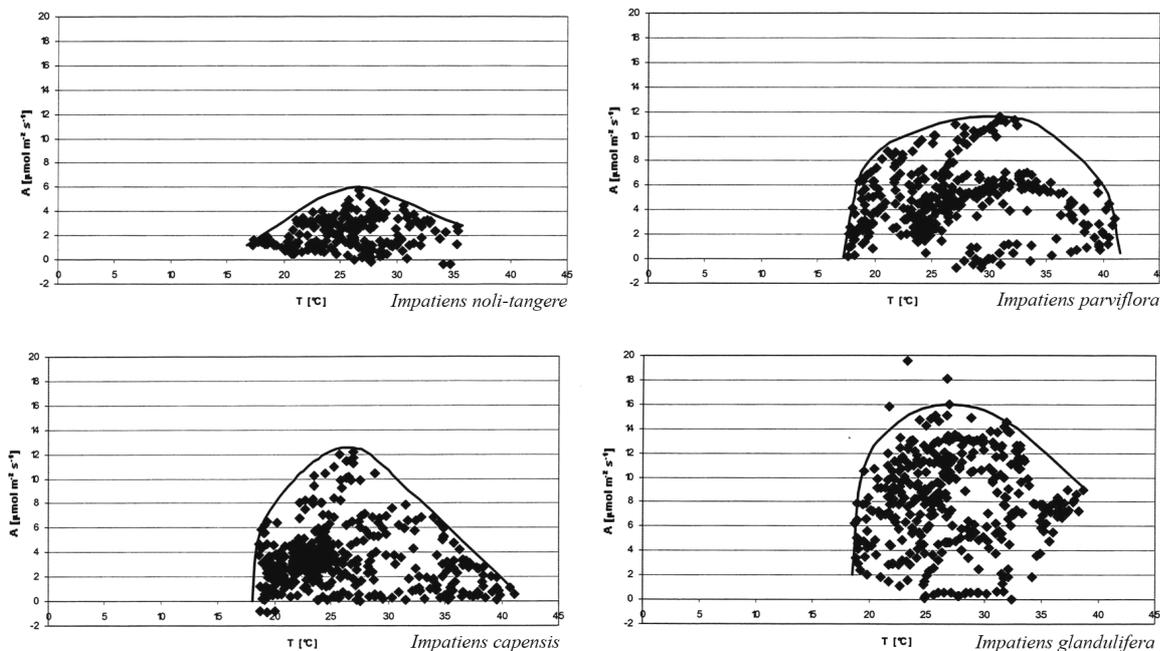


Abb. 96: Photosyntheserate A [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$] aufgetragen gegen Temperatur T [$^{\circ}\text{C}$], einhüllende Darstellung der korrelierten Daten der Gaswechsellmessungen an *Impatiens*-Arten aus der flankierenden Examensarbeit von KREMER (2003).

PASTENES & HORTON 1996b). Diese Temperaturspanne, bei Lichtsättigung und unter natürlichem CO₂-Angebot, wird bei LARCHER (2001) als etwas enger angegeben, mit Werten bei krautigen Pflanzen zwischen 15 °C und 30 °C.

Alle Temperaturoptima für die Photosyntheserate der untersuchten Arten lagen zwischen 25 °C und 29 °C. Dies weist alle *Impatiens*-Arten als wärmeangepasst bzw. –bedürftig aus. Diese Adaptation an wärmere Temperaturbedingungen zeigen auch die Analysen der Blatt-Gaswechsel von *Impatiens*-Arten in der Examensarbeit von KREMER (2003), eine Paralleluntersuchung, bei der die gleichen Temperaturoptima gemessen wurden (25 °C bis 30 °C, siehe Abb. 96).

Das einheimische Springkraut sollte, wie BERRY (1975) postuliert, am besten an sein aktuell besiedeltes Gebiet angepasst sein, da Pflanzen, die in bestimmten Habitaten leben, relativ effizient mit den gegebenen Bedingungen ihrer Umwelt umgehen können. BERRY (1975) geht für den jeweiligen Lebensraum davon aus, dass die Pflanzen adaptive Mechanismen besitzen. Verglichen mit den Mechanismen, über die konkurrierende Pflanzen verfügen, sollen diese erfolgreichere Hilfsmittel darstellen, um die anzutreffenden Stresssituationen der Umgebung zu bewältigen. Einige Autoren geben in ihren Veröffentlichungen höhere Photosyntheseaktivitäten bei indigenen im Vergleich mit invasiven Pflanzenarten an (OWENS 1996), andere hingegen messen bei den neophytischen Konkurrenten eine größere Produktivität der Photosynthese (PATTISON et al. 1998, BARUCH & GOLDSTEIN 1999). Es wird in der Literatur aber auch das Fehlen von Unterschieden zwischen heimischen und einwandernden Arten berichtet (SCHIERENBECK & MARSHALL 1993, RICO & FERNANDEZ 1997). *I. noli-tangere* zeigt bei Belichtungsstärken bis zu 1700 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ einen relativ breiten Temperaturbereich von 16 °C bis 32 °C (vgl. auch KREMER 2003). Den Maximalwert 6 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ bei 27 °C, bei KREMER (2003) übertreffen jedoch die maximalen gemessenen Photosyntheseraten von 10,9 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ bei 25 °C in dieser Studie. HATCHER (2003) gibt für *I. noli-tangere* maximale Photosyntheseraten von 13 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ bei Temperaturen von 18 - 20 °C an. Somit erreicht das einheimische Springkraut (*I. noli-tangere*) eine maximale Netto-Photosyntheserate von 6 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ bis 13 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ innerhalb eines Temperaturbereichs von etwa 18 °C bis 27 °C. Der Pflanze steht so ein relatives breites Temperaturspektrum für maximale CO₂-Fixierung zur Verfügung. Das ermöglicht dem Großen Springkraut eine Ansiedelung an schattigen bis halbschattigen Standorten (HEGI 1975, OBERDORFER 1994, HATCHER 2003). ELLENBERG et al. (1992) geben für das Große Springkraut eine mittlere Temperaturzahl (5) an, was durch die Messungen zur Temperaturabhängigkeit der Photosynthese bestätigt wird. Allerdings sind Standorte an

sonnenexponierten Stellen, wo es durchaus zu Temperaturen über 32 °C kommt, nicht als Lebensraum für das Große Springkraut geeignet. Da die Pflanzen aus dieser Studie alle an einem relativ sonnigen, mit Segeltuch beschatteten Standort auf dem Versuchsgelände wuchsen, zeigten sie eventuell eine modifikative Adaptation an wärmere Standortbedingungen. Die untersuchten *I. noli-tangere*-Pflanzen in der Arbeit von KREMER (2003) sind unter schattigeren Verhältnissen aufgewachsen, was die leicht abweichenden Ergebnisse jener Studie eventuell erklärt.

Die beiden etablierten neophytischen *Impatiens*-Arten *I. parviflora* und *I. glandulifera* zeigen in ihrer Photosyntheseleistung eine höhere Temperaturtoleranz. Dies deckt sich mit den erfahrungs-basierten Temperaturzahlen von (6) für das Kleinblütige Springkraut und einer Temperaturzahl von (7) für das Indische Springkraut bei ELLENBERG et al.(1992).

Der etablierte Neophyt *I. parviflora* hat sein Temperaturoptimum der Photosynthese zwischen 25 °C bis 36 °C. KREMER (2003) gibt ein um 3 °C zur niedrigeren Temperatur hin verschobenes Temperatur-Optimum an (22 °C – 33 °C), bei einer um etwa die Hälfte geringeren maximalen Netto-Photosyntheserate von 11,6 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. EVANS & HUGHES (1960) bestätigen dem Kleinblütigen Springkraut eine große Produktivität im Wachstum bei hohen Strahlungsintensitäten. Durch eine höhere Wärme-Toleranz ist es dem Neophyten *I. parviflora* möglich, auch Standorte mit hohem Wärmeaufkommen zu besiedeln. Das Kleinblütige Springkraut siedelt sich gerne auf lichten, trockenen Waldstandorten an (COOMBE 1956, TREPL 1984, DEMUTH 1993). Neben der Umgebungstemperatur bewirkt auch die kurz- und langwellige Strahlungsabsorption durch die Blätter eine Erhöhung der Blattemperatur (SCHÄFER & SCHMID 1993, NILSEN & ORCUTT 1996). Bedingt durch die besonders hohe Einstrahlung an offenen bzw. halboffenen Waldstandorten, welche hauptsächlich von *I. parviflora* besiedelt werden, spielen demnach nicht nur Umgebungstemperaturen, sondern auch das Aufheizen der Blätter durch die hohe aufkommende Strahlung eine Rolle. Die spezifische Temperaturbiologie begünstigt die Ausbreitung der Art und lässt die Option auf Besiedelung warmer Standorte mit ausreichender Wasserversorgung zu. Das breite Temperaturspektrum (15 °C bis 37 °C) der Photosynthese sowie die durch die hohe CO₂-Fixierung produzierte Biomasse erklären sicherlich unter anderem den Etablierungserfolg des Neophyten. Dem widersprechen allerdings die Experimente von ELIAS & CAUSTON (1975), die nur eine geringe oder keine Beeinflussung in einem schmaleren Temperaturbereich (13 °C – 23 °C) auf die Photosyntheseleistung von *I. parviflora* feststellten.

Der Erfolg des zweiten etablierten Neophyten (*I. glandulifera*) stützt sich ebenfalls auf die Hochtemperaturen-Toleranz des Photosyntheseapparates. Diese meist an sonnenexponierten, gut wasserversorgten Stellen (Bäche und Flüsse) vorkommende Art weist hohe Temperaturbereiche der Netto-Photosynthese auf. KREMER (2003) gibt maximale Photosyntheseraten von $15 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ bei einer Optimum-Temperatur von $27 \text{ }^\circ\text{C}$ an. Der optimale Temperaturbereich der Photosyntheseleistung liegt zwischen $25 \text{ }^\circ\text{C}$ bis $33 \text{ }^\circ\text{C}$, etwas niedriger als der von *I. parviflora*.

Unterschiede ergeben sich für die einwandernde Art *I. capensis* beim Vergleich der hier erhaltenen Messdaten mit den Untersuchungen von KREMER (2003). Bei den eigenen Messungen wurden nur geringe Photosynthese-Maxima ($4 - 5,4 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) in einem Temperaturbereich von $20 \text{ }^\circ\text{C}$ bis $30 \text{ }^\circ\text{C}$ gemessen. Da es bei den eigenen porometrischen Untersuchungen nie möglich war, Blätter mit auch nur mittleren Leitfähigkeitswerten zu finden, muss davon ausgegangen werden, dass die niedrigen Photosyntheseraten eine Folge von weitgehend geschlossenen Stomata waren. Den Messwerten von KREMER (2003) kommt so die größere Plausibilität zu. Die gesamte Photosyntheseaktivität liegt in einem Temperaturintervall von $15 \text{ }^\circ\text{C}$ bis $32 \text{ }^\circ\text{C}$, ähnlich wie der Temperaturbereich des einheimischen Springkrauts. Dies kann eine genetische Anpassung an die gemäßigten Klimate der nordamerikanischen Heimat sein, und zudem sind die beiden *Impatiens*-Arten *I. noli-tangere* und *I. capensis* eng miteinander verwandt (SONG et al. 2003, YUAN et al. 2004). *I. capensis* kann jedoch auch durchaus höhere Temperaturen ertragen (KREMER 2003). Prinzipiell kann bei dieser Art bis zu $41 \text{ }^\circ\text{C}$ Nettphotosynthese gemessen werden. Auch ist eine Verdreifachung der maximalen Photosyntheserate ($12,8 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) bei einem Temperaturoptimum von $27 \text{ }^\circ\text{C}$ möglich, wenn die Blattleitfähigkeit hoch ist. MALIAKAL et al. (1999) geben maximale Photosyntheseraten zwischen $3,5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ und $10,5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ an, ermittelt bei Experimenten mit unterschiedlichen Lichtqualitäten und verschiedenen Wuchsdichten von *I. capensis* Pflanzen. Messwert-Unterschiede sollten unter anderen auch auf verschiedene Blattalter und Standortgegebenheiten zurückführbar sein. ELLENBERG et al. (1992) ordnen *I. capensis* keine Temperaturzahl zu. Diese sollte jedoch im Bereich des indigenen und nahe verwandten *I. noli-tangere* bei einem Wert von (5) liegen.

Die ephemere Springkrautart *I. balfourii* weist einen breiten Temperaturbereich der Photosynthesetätigkeit (mindestens $15 \text{ }^\circ\text{C}$ bis $38 \text{ }^\circ\text{C}$) auf. Dies zeigt eine thermophile Prägung dieser einwandernden Art. Das Temperaturoptimum der Photosynthese ist vergleichbar mit Werten von *I. parviflora*. Beide Arten kommen an Standorten im Halbschatten wie auch auf sonnigen Flächen vor. Die maximale Photosyntheserate des Balfour's-Springkrauts erreicht

Werte im Bereich der anderen untersuchten Arten ($12,5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ bei 29°C), liegt aber um die Hälfte niedriger als die des Kleinblütigen Springkrauts. Nur bei jungen Blättern konnten in Einzelfällen maximale Photosynthesewerte von bis zu $26 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ gemessen werden. Adulte Blätter haben offenbar geringere Chlorophyllgehalte, als Folge eines alterungsabhängigen Abbaus der Chloroplasten (KRIEBITZSCH 1992a, KREMER 2003). Über das Balfour's-Springkraut sind nur wenige Untersuchungen bekannt. Aus den Ergebnissen dieser Arbeit lässt sich jedoch eine durchaus höhere Temperaturtoleranz im Gegensatz zum einheimischen Springkraut konstatieren. Somit zeigen alle Neophyten, bis auf *I. capensis*, eine größere Wärmeanpassung des Photosyntheseapparates als das indigene Große Springkraut, was den einwandernden Pflanzen bei steigenden Temperaturen einen Wuchsvorteil verschaffen sollte.

4.6.2.2 Lichtabhängigkeit des Gaswechsels

Für das Überleben und die Leistungsfähigkeit von Pflanzen ist das Licht der Hauptfaktor für die Photosynthese (MOONEY 1972). Ähnlich wie die Temperaturabhängigkeit der Photosynthese wird auch die Lichtabhängigkeit einerseits vom Genotyp und andererseits durch das Lichtregime im Habitat bestimmt (GAUHL 1976, SCHOPFER & BRENNICKE 2006). Die Nettphotosyntheserate verändert sich in Abhängigkeit von steigender Strahlung in Form einer Sättigungskurve (LARCHER 2001). Die physiologische Kenngrößen der jeweiligen Art sind der Lichtkompensationspunkt (I_C), d.h. die Einstrahlungsmenge beim Übergang zwischen Atmung und CO_2 -Netto-Assimilation, und die Strahlungsintensität bei maximaler Photosyntheseleistung (I_S), der Plateaubereich der Kurve (TAIZ & ZEIGER 2002, SCHOPFER & BRENNICKE 2006).

Krautige Pflanzen von sonnenexponierten Standorten zeichnen sich im Gegensatz zu Schattenpflanzen durch einen höheren Lichtkompensationspunkt aus. Denn die Dunkelatemungsrate ist hier höher als bei beschatteten Pflanzenarten. LARCHER (2001) gibt für Sonnenkräuter $I_C = 20 - 40 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ an. SCHOPFER & BRENNICKE (2006) nennen einen Bereich des Lichtkompensationspunktes von $5 - 20 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ für Schattenpflanzen, wohingegen der Bereich für Sonnenpflanzen im Gegensatz zu LARCHER (2001) um bis zu $100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ erweitert wird. Der Lichtsättigungsbereich (I_S) für Schattenpflanzen liegt laut FREY & LÖSCH (2004) zwischen $100 - 200 (400) \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, Sonnenpflanzen hingegen erreichen die maximale Photosyntheseleistung laut Literatur erst bei Strahlungsintensitäten von $1000 - 1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Eine Anpassung an schwachen Lichteinfall, die durch den natürlichen Standort bedingt ist (schattige bis halbschattige Waldstandorte), führt im Falle von ausnahmsweise gesteigerten Lichtintensitäten nur zu einer leicht höheren Assimilation. Blätter von Sonnenpflanzen hingegen zeigen eine höhere Ausnutzungsfähigkeit von unterschiedlichen Lichtbedingungen, basierend auf einer dafür geeigneten Blattmorphologie (LARCHER 2001, SCHOPFER & BRENNICKE 2006). Anpassung an schwachen Lichteinfall bei *I. noli-tangere* wird durch frühes Erreichen der Lichtsättigung untermauert ($I_S = 451,9 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, $I_S = 286 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ KREMER 2003, $I_S = 467 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ HATCHER 2003). Dem entgegen steht ein im hohen Bereich gemessener Lichtkompensationspunkt (I_C), wobei die Werte im Bereich für Sonnenkräuter laut den Literaturangaben von LARCHER (2001) liegen. In dieser Studie wurde ein I_C von $25,5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ermittelt, die Werte der Studie von KREMER (2003) liegen im Bereich der Schatten-Kräuter mit einem I_C von $5,5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. HATCHER (2003) gibt mit einem Wert von $58,3 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ sogar einen noch höheren Lichtkompensationspunkt (I_C) für *I. noli-tangere* an. Eine verbesserte apparente Quantenausbeute Φ_{CO_2} erreicht im Schwachlicht besondere Bedeutung (KRIEBITZSCH 1992a). So findet sich beim Großen Springkraut einer der höchsten Werte ($\Phi_{CO_2} = 0,06 \text{ mol mol}^{-1}$) bei allen untersuchten *Impatiens*-Arten

Die Unterschiede der Messungsergebnisse werden bei dem etablierten Neophyten *I. parviflora* am deutlichsten. Insgesamt zeigen die Messdaten eine starke Adaptation an hohe Lichtintensitäten. PEACE & GRUBB (1982) stellen bei Untersuchungen an *I. parviflora* ein gutes Wachstum in Schwachlichtverhältnissen bei einer hohen Verfügbarkeit an mineralischen Nährstoffen fest. Dem widersprechen neuere Experimente von ELEMANS (2004). Hier konnten keine Steigerungen der Biomasseproduktion bei niedrigen Einstrahlungen und optimaler Nährstoffversorgung bewiesen werden.

Die Untersuchungen von KREMER (2003) platzieren *I. parviflora* in die Kategorie der Schatten- bis Halbschatten-Pflanzen mit einem I_S -Wert von $286 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ Photonen und einem A_{max} von $8,2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ bei Lichtsättigung. Ältere Analysen zur Lichtverträglichkeit des Kleinblütigen Springkrautes von EVANS & HUGHES (1960) weisen *I. parviflora* als fakultative Schattenpflanze aus, ebenso die Untersuchungen von YOUNG (1981), PEACE & GRUBB (1982) und WHITELAM & JOHNSON (1982). Die Lichtzahl (4), die ELLENBERG et al. (1992) für *I. parviflora* angeben, kategorisiert die Art ebenfalls als Schatten- bzw. Halblichtpflanze. Dem entgegengesetzt ordnen die Ergebnisse aus dieser Arbeit das Kleinblütige Springkraut mehr den Sonnenpflanzen zu. Die Pflanzen dieser Art, die bei hoher Sonneneinstrahlung aufgezogen worden sind, liefern einen Lichtkompensationspunkt (I_C) von

28,3 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, ein I_S -Wert von 1030 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ und ein A_{max} von 22 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Alle gemessenen Photosynthese-Parameter des etablierten Neophyten werden in der einschlägigen Literatur der Kategorie der Sonnenpflanzen zugeordnet. Dies zeigt die Fähigkeit einer hohen Adaptation dieses Taxons an lichtintensive Standorte, und wird zusätzlich durch ein hohes Temperaturoptimum bestätigt.

KREMER (2003) charakterisiert das Indische Springkraut als eine Halblichtpflanze, da eine Lichtsättigung der Photosynthese bei einer Bestrahlung von 563 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ Photonen einsetzt. Dies deckt sich mit der Zeigerwert-Zuordnung von ELLENBERG et al. (1992) mit einer Lichtzahl von 5 für *I. glandulifera*. Die Photosyntheserate von 12,9 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ im Sättigungsbereich charakterisiert das Indische Springkraut ebenfalls als Halblichtpflanze. Im Gegensatz dazu steht der niedrige Lichtkompensationspunkt ($I_C = 4,5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Danach wäre *I. glandulifera* eher den Schattenkräutern zuzuordnen. Nach BJÖRKMAN (1981) reflektiert der Sättigungslevel die Lichtkonditionen, bei denen die Pflanze wächst. Es kann von einer höheren Photosyntheseleistung bei Pflanzen an exponierten, stark bestrahlten Standorten ausgegangen werden. Mais (*Zea mays*) zeigt nach WILD & MÜLLENBECK (1973) eine Veränderung des Photosyntheseapparates bei der Aufzucht unter verschiedenen hohen Lichtstärken.

Das ephemere Orangeblütige Springkraut kann, wie das einheimische *I. noli-tangere*, als Schwachlichtpflanze mit Übergang zur Halblichtpflanze definiert werden. Bei dieser Art finden sich Merkmale für eine Pflanze, die an schattige und halbschattige Waldstandorte angepasst ist. Aus den Messungen lässt sich ein Lichtsättigungsbereich (I_S) von 286 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ bis 438 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ festlegen. Der Lichtkompensationspunkt (I_C), sowie die maximale Photosyntheserate (A_{max}) liegen im unteren bis mittleren Bereich der Schattenpflanzen. WETTBERG & SCHMITT (2005) ordnen *I. capensis* ebenfalls in die Kategorie der Schattenpflanzen ein, mit der Fähigkeit, Beschattung von Konkurrenten zu vermeiden. Bei der Schattenvermeidungsreaktion (shade-avoidance) erfolgt ein erhöhtes Streckungswachstum des Sprosses, sowie die Neu-Ausrichtung der Blätter. Gleichzeitig wird die Verzweigung gehemmt und es kommt zu einer Verringerung des Blattflächenzuwachses. SCHMITT (1993) hat *I. capensis*-Pflanzen untersucht, die phänotypisch entweder als Schatten- oder als Sonnenpflanzen angepasst waren. Die schattenadaptierten Individuen zeigten bei hohen Lichtverhältnissen geringere Wachstumsraten als die Sonnenpflanzen und umgekehrt. SCHMITT (1993) stellt somit eine hohe physiologische und / oder morphologische Plastizität der Pflanzen als Antwort auf unterschiedliche Lichtverfügbarkeit fest (vergl. auch EVANS &

HUGHES 1961, BJÖRKMANN 1981). Eine solche Plastizität wird unter anderem durch die Bestandsdichte und die Lichtintensitäten am Wuchsort bestimmt.

Die einwandernde Art *I. balfourii* zeigt bei älteren Blättern im Lichtsättigungsbereich (I_S) und bei der Netto- CO_2 -Aufnahme (A_{max}) Tendenzen zur Halblichtpflanze. Die jungen Blätter hingegen weisen das Balfour's-Springkraut als Lichtpflanze aus. So wurden Lichtsättigungen von $I_S = 725 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (jüngere Blätter) bzw. $390 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (ältere Blätter) gemessen. Der CO_2 -Quantenertrag Φ sinkt ebenfalls mit der Zunahme der Seneszenz der Blätter, wodurch ein Rückgang dieses Quotienten von $0,08 \text{ mol mol}^{-1}$ auf $0,06 \text{ mol mol}^{-1}$ erklärt werden kann. Der Chlorophyll-Gehalt der Blätter ist eng mit dem Quantenertrag Φ_{CO_2} korreliert. So ist im Rahmen der Blatt-Alterung generell auch ein Absinken des Φ_{CO_2} -Wert feststellbar (KRIEBITZSCH 1992a). Der Lichtkompensationspunkt (I_C) mit einem Wert von $25 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ bis $27 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ bestätigt *I. balfourii* ebenfalls als Lichtpflanze. Beobachtungen im Gelände unterstützen diese Ergebnisse zusätzlich, da sich *I. balfourii* gut in offenen Habitaten etablieren kann.

4.6.2.3 Stomatäre Leitfähigkeit und Transpiration

Die Stomata stellen die Übergangsstelle von einströmende CO_2 ins Blatt und transpirativer Wasserabgabe an die Umgebungsluft dar. Hohe stomatäre Leitfähigkeit bedeutet einerseits erhöhte CO_2 -Aufnahmefähigkeit, aber andererseits auch größere Wasserabgaben. Geringe Öffnungsweiten bewirken das Gegenteil (FARQUHAR & SHARKEY 1982, FREY & LÖSCH 2004). Mit steigendem Dampfdruckdefizit zwischen dem Blatt und der umgebenden Luft kommt es zu Schließen der Stomata. Dabei kann es zu schnelleren Schließbewegungen als beim Öffnen der Stomata kommen. Dies konnte auch an isolierten Epidermen beobachtet werden (LANGE et al. 1971). Die Temperatur und Luftfeuchte sind stark miteinander korreliert, außerdem verstärkt eine schlechte Wasserversorgung des Bodens den negativen Einfluss der Luftfeuchte auf die Öffnungsweite der Stomata (KRIEBITZSCH 1992b).

Bei den beiden nahe verwandten *Impatiens*-Arten *I. noli-tangere* und *I. capensis* kommt es bei steigendem VPD der Luft zu einem schnellen Schließen der Stomata (Abb. 72 & Abb. 74), im Gegensatz zu den anderen untersuchten Arten. Dieser Mechanismus der eher schattenadaptierten Pflanzen verhindert zum einen starken Wasserverlust über die Blätter, zum anderen schränkt er die CO_2 -Assimilation der Pflanze ein (LAFFRAY & LOUGUET 1990). Die dennoch hohen Transpirationsraten (Abb. 77) dieser beiden Arten lassen sich durch die kutikuläre Transpiration der dünnen Blätter erklären. In den Untersuchungen von KREMER

(2003) zeigt *I. glandulifera* ein ähnliches Öffnungsverhalten der Stomata, wie die beiden anderen neophytischen Arten *I. parviflora* und *I. balfourii*. Bei diesen drei Arten zeigt sich eine „feedforward“-Regulation der Stomata (COWAN & FARQUHAR 1977). Diese Empfindlichkeit der Stomata gegenüber abgesenkter Luftfeuchtigkeit ist bei diesen drei *Impatiens*-Arten (*I. glandulifera*, *I. parviflora*, *I. balfourii*) sehr ausgeprägt. Dies hat einen extremen „feedforward“-Effekt für den Wasserumsatz dieser Pflanzen zur Folge, d.h. die Transpiration dieser drei Arten ist bei höheren VPD-Werten deutlich niedriger als bei sehr hoher Umgebungsluftfeuchte (siehe Abb. 77). Die „feedforward“-Regulation ermöglicht den Pflanzen eine bessere Kontrolle der Wasserabgabe über die Blätter und eine bessere Ausnutzung der CO₂-Fixierung durch die Photosynthese. Die recht hohen Transpirationswerte bei abgesenkter Umgebungsluftfeuchte sind vermutlich durch kutikuläre Transpiration der Blätter bei geschlossenen Stomata zu erklären. Bei Schattenpflanzen kann die kutikuläre Transpiration bis zu einem Drittel der Gesamttranspiration ausmachen (LARCHER 2001).

Eine hohe stomatäre Leitfähigkeit bei hohen Temperaturen trotz eines gesteigerten VPD stellen unter anderem einen Vorteil der Blattkühlung bei heißen Temperaturen dar (BUNCE 2000a). Bei den untersuchten *Impatiens*-Arten *I. noli-tangere* und *I. capensis* konnte bei hoher Einstrahlung ein Welken beobachtet werden. Ein schnelles Welken der Blätter bei hohen Lichtintensitäten beschreiben ebenfalls SCHULZ et al. (1993) bei Experimenten an *I. pallida* Pflanzen. Trotz des Welkens wurde ein starker Anstieg der Photosynthese und der stomatären Leitfähigkeit beobachtet. SCHULZ et al. (1993) nehmen als Ursachen für ein schnelles Welken der Blätter die Adaptation an Überhitzung und den extremen Wasserverlust durch starke Lichtintensitäten an.

4.7 Xylem-Saftflussraten der *Impatiens*-Arten

Ergänzend zu den Blattgaswechsel-Untersuchungen wurden an den beprobten *Impatiens*-Arten Xylem-Saftflussmessungen vorgenommen. Die Messungen zeigen einen hohen Durchfluss im Xylem bei allen untersuchten Springkräutern. Es werden Xylem-Saftflussraten von 35 g H₂O h⁻¹ bis maximal 67 g H₂O h⁻¹ gemessen.

Verschiedene Grasarten erreichen unter der selben Messmethode nur Xylem-Saftflusswerte von 0,02 kg d⁻¹ bis 0,09 kg d⁻¹ (SENOCK & HAM 1995). Ähnliche Werte misst DUGAS (1990) an Baumwollpflanzen (*Gossypium hirsutum*), diese Art erreicht tägliche Durchflüsse von 0,07 kg d⁻¹ bis 0,13 kg d⁻¹. Bei den untersuchten *Impatiens*-Arten werden

Werte von 0,8 kg d⁻¹ bis 2,7 kg d⁻¹ innerhalb der Pflanze transportiert, was einem hohen Wasserdurchsatz für eine krautige Pflanze entspricht.

Tab. 11: Maximal Xylem-Saftflusswerte [g h⁻¹], sowie tägliche Saftflussrate [kg d⁻¹] der untersuchten *Impatiens*-Arten

	<i>I. noli-tangere</i>	<i>I. parviflora</i>	<i>I. capensis</i>	<i>I. glandulifera</i>	<i>I. balfourii</i>
max. Xylem-Saftfluss [g h ⁻¹]	75,6	39,3	59,2	59,3	30,5
tägl. Xylem-Saftfluss [kg d ⁻¹]	2,7	0,8	2,1	2,1	1,0

Innerhalb der *Impatiens*-Arten korrelieren die Daten mit den Ergebnissen aus der Feuchte- bzw. Trocken-Toleranz, sowie mit den Resultaten aus den porometrischen Blattgas-Messungen. Alle *Impatiens*-Arten weisen eher hydrolabile (euryhydr bzw. anisohydrisch) Merkmale der Wasserbilanz auf, nur bei einigen Arten kann von einem Übergangsstadium zu einer hydrostabilen (stenohydr) Art gesprochen werden. Eine solche eher stenohydrische Ausbildung der Wasserbilanz findet sich bei den beiden auf trockeneren Standorten siedelnden Pflanzenarten *I. parviflora* und *I. balfourii*. Diese beiden Arten haben eine sensitivere stomatäre Transpirationsregulierung als die anderen untersuchten *Impatiens*-Arten. Im Gegensatz dazu kommt es beim heimische Große Springkraut (*I. noli-tangere*), unter anderem durch eine schlechte Stomata-Kontrolle verursacht (siehe Kap. 3.3.6 und Kap. 4.6.2), zu einem hohen Wasserverlust, der durch einem hohen Durchsatz im Xylem ausgeglichen werden muss. Dies wird jedoch erschwert durch ein schlecht ausgebildetes Wurzelsystem. *I. noli-tangere* muss so als stark euryhydre bzw. hydrolabile Art bezeichnet werden. Hingegen ist *I. glandulifera* zwischen den euryhydrischen Pflanzen und stenohydrischen Arten einzuordnen: Diese Art verfügt über einen hohen Wasserdurchfluss, der durch die Größe der Pflanze und die dadurch bedingten höheren Blattflächen begründet ist.

VOGT (1998) ermittelte an verschiedenen *Centaurea*-Arten ähnlich hohe Xylem-Saftflussraten wie bei den *Impatiens*-Taxa. *C. scabiosa* erreichte Tagesmaximumwerte zwischen 75 g h⁻¹ bis 90 g h⁻¹, diese Art wurde aufgrund ihres Stomataverhaltens als stenohydr klassifiziert. VOGT (1998) bezeichnet *C. jacea* mit maximalen Xylem-Saftflussraten von 37,5 g h⁻¹ bis 39 g h⁻¹ und ihrem Transpirationsverhalten als eher euryhydre Art.

Trotz des geringen Xylem-Saftflusses ist *I. parviflora* durchaus stenohydrer als *I. noli-tangere*. Diese Divergenz lässt sich zum einen durch ein sehr gut ausgebildetes, feines Wurzelsystem und zum anderen eine bessere Regulation der Stomata sowie einer verringerten kutikulären Transpiration des Kleinblütigen Springkrautes erklären. Als eine weitere

hydrolabile Art ist das nordamerikanische Springkraut (*I. capensis*) zu kennzeichnen. Obwohl diese Springkrautart ein hohe Wurzelproduktion besitzt, wird viel Wasser über die stomatäre wie auch kutikuläre Transpiration verloren. Diesen Verlust gleicht das Orangeblütige Springkraut durch einen hohen Wasserdurchfluss wieder aus. Anscheinend steht bei den meist hydrolabilen *Impatiens*-Arten der CO₂-Gewinn durch die überwiegend geöffneten Stomata und damit das Wachstum dieser Arten im Vordergrund. Diese Strategie der einjährigen Springkrautarten scheint möglicherweise ein Konkurrenzvorteil gegenüber langlebigeren Pflanzen zu sein (PERRINS et al. 1992). Es scheint bei diesen krautigen Pflanzen eine Wiederauffüllung der kavitierten Gefäße in der Nacht oder nach guter Bewässerung z.B. durch heftige Niederschläge zu kommen; dieses Phänomen beobachten auch MILBURN & McLAUGHLIN (1974) an *Plantago*- und *Tussilago*-Pflanzen.

4.8 Allelopathische Wirkung des Pflanzenextraktes von *Impatiens*-Arten

Basierend auf den Ergebnissen dieser Studie kann dem Indischen Springkraut (*I. glandulifera*) eine hohe allelopathische Wirkung zugewiesen werden. Dies führt in der Weichholzaue des Niederrheins und anderswo die Reinbestandsbildung dieser Art und es kommt zu einer floristischen Veränderung des Auwaldbestands. Solches ist auch von indigenen Faziesbildnern im Unterwuchs nährstoffreicher Feuchtwälder bekannt (z.B. *Allium ursinum*); ausführliche Untersuchungen hierzu sind von LANGE & KANZOW (1965) sowie DJURDJEVIC et al. (2004) beschrieben. Ebenso beweisen die Experimente von PRATI & BOSSDORF (2004) eine allelochemische Hemmung auf mitvergesellschaftete Pflanzen im Unterwuchs der nordamerikanischen Waldvegetation durch die Knoblauchsrauke (*Alliaria petiolata*) als dort invasive Art. Nicht sonderlich beeinträchtigt werden von der allelopathischen Wirksamkeit der *Impatiens*-Arten die perennen Rhizomstauden des neophytischen Japanischen Staudenknöterich (*R. japonica*) und die Rhizom-bildenden Bestände der Brennnessel (*U. dioica*) im Untersuchungsgebiet der Urdenbacher Kämpe. Da sich Faziesgrenzen mittelfristig nur wenig verschieben, ist hier durchaus eine gegenseitige Standortbehauptung durch unterschiedliche Strategien möglich: Die *Impatiens*-Arten sichern die besetzte Fläche auf allelochemischen Wege, wohingegen die Staudenknöterich- und Brennnessel-Bestände die besiedelten Standorte durch ein ausgedehntes Rhizomgeflecht im Boden festigen.

Durch Kompostierung und die Remineralisierung des abgestorbenen Pflanzenmaterials gelangen die pflanzeigenen, allelopathischen Inhaltsstoffe der *Impatiens*-Arten in den Boden und sollten sich dort anreichern (indirekte Form der Allelopathie). Die so im Boden angereicherten Inhaltsstoffe könnten im Frühjahr das Keimen von Konkurrenzarten verhindern oder sie in ihrem Wachstum beeinträchtigen. Auf ähnliche Weise gelangen die allelopathische Wirkstoffe von *Oxalis*-Arten in den Boden. Dies wurde durch das Auslaugen von trockenen Blättern auf Kopfsalat-Keimlinge von SHIRAISHI et al. 2005 experimentell nachgewiesen. Für einen solchen Allelopathie-Effekt der verschiedenen *Impatiens*-Arten steht der experimentelle Beleg noch aus.

Die allelopathisch wirksamen Inhaltsstoffe der untersuchten Arten dürften hauptsächlich Naphthochinon-Derivate sein. Naphthochinone (z. B. 2-Methoxy-1,4-Naphthochinon) sind bekannt für ihre allelochemische und antibakterielle Charakteristika (SPENCER et al. 1986, SHIBU & GILLESIE 1998 & WALKER et al. 2003). CHAPELLE (1974) beschreibt das Vorkommen von 2-Methoxy-1,4-Naphthochinon in Pflanzenteilen von *I. glandulifera*. Es wurden bei seinen Analysen jedoch keine messbaren Gehalte dieser Substanz in *I. parviflora* und *I. noli-tangere* nachgewiesen. Untersuchungen von LOBSTEIN et al. (2001) belegen quantitativ die Anwesenheit von Naphthochinon in Aerenchym-Bereichen der Pflanzenorganen von *I. glandulifera*. Die Gruppe um LOBSTEIN (2001) analysierte chromatographisch maximale Gehalte (0,8 % bis 1,1 % / TG) von 2-Hydroxy-1,4-Naphthochinon und 2-Methoxy-1,4-Naphthochinon in den getrockneten Pflanzenorganen (Blüten, Blätter und Sprosse) des Indischen Springkrauts und verglichen diese Ergebnisse mit den Gehalten in *I. noli-tangere*, *I. parviflora* und *I. capensis*. Diese drei Arten besitzen um das 2,5fache bis 37fache weniger Naphthochinon-Derivate als die beprobten Pflanzenorgane des Indischen Springkrautes. Dies deckt sich mit der unterschiedlichen Wirksamkeit der Presssäfte der verschiedenen *Impatiens*-Arten in den eigenen Keimversuchen.

BÖHM & TOWERS (1962) weisen zusätzlich zu den Naphthochinon-Derivaten in den Pflanzenteilen von *I. parviflora* und *I. glandulifera* noch Kaffeesäure in allen der hier untersuchten *Impatiens*-Arten nach. Auch Kaffeesäuren werden von einigen Pflanzen-Arten als Allelopathika verwendet (z.B. bei Walnuss-Arten (SHIBU & GILLESIE 1998)). Andere *Impatiens*-Taxa, beispielsweise *Impatiens balsamina*, synthetisieren ebenfalls in ihren Pflanzenorganen Naphthochinone als sekundäre Komponenten (PANICHAYUPAKARANANT 2001); diese Inhaltsstoffe werden schon lange in der thailändischen Medizin genutzt.

Einerseits ist das hohe Artaufkommen auf den Untersuchungsflächen der Urdenbacher Kämme durch die hohe Samenbildung der einwandernden Arten erklärbar (BEERLING &

PERRINS 1993), andererseits müssten jedoch mehr der indigenen Arten im Frühjahr aufkeimen. Da dies nicht geschieht, scheint die in den Laborversuchen nachgewiesene, und auch in der Literatur angeführte allelopathische Wirkung in Blättern und Sprosse des Indischen Springkrautes (*I. glandulifera*) das Aufkeimen der Konkurrenzarten in der direkten Wuchsnachbarschaft zu vermindern. Durch die große Menge anfallender Biomasse, bis ~ 500 g TG / m² (DERICKS 2005a), der bis zu 3 m hohen Neophyten (ANDREWS et al. 2005), kommt es im Herbst zu einem hohen Eintrag an phenolischen Substanzen, die in den Pflanzenorganen lokalisiert sind. Durch die teilweisen Überschwemmungen des Auwaldes wird einerseits eine Stoffauswaschung und Zerlegung der Biomasse herbeiführt, andererseits die Verteilung der ausdauernden Koline begünstigt, die eine Samenkeimung von Habitatkonkurrenten im Frühjahr beeinflussen, es wurde nicht untersucht in wie weit diese Stoffe durch eine Mineralisierung zerstört werden.

Nicht ganz so deutlich sind die hemmenden Wirkungen aus Versuchen mit den Arten *I. noli-tangere* und *I. parviflora* im Freiland zu sehen. Hier werden vermutlich durch eine geringere Biomasse-Produktion dieser Arten (~ 8 g bis 24 g TG / m²; DERICKS 2005a), im Gegensatz zu den Biomasse-Einträgen (~ 500 g TG / m²) von *I. glandulifera*, nicht genügend allelopathische Bestandteile im Boden eingelagert, damit es zu einer deutlich erkennbaren Reaktion im Freiland kommen kann. Einerseits ist noch unklar, inwieweit die *Impatiens*-Fazies untereinander von den allelochemischen Wirkstoffen ihrer verwandten Arten mitbeeinflusst werden. Es ist jedoch davon auszugehen, dass die Arten untereinander aufgrund von ähnlichen Inhaltsstoffen nicht in ihrem Wachstum behindert werden. Dies konnte auch im Freiland beobachtet werden. Andererseits fehlen Untersuchungen zu Wurzelausscheidungen der *Impatiens*-Arten, sowie eine Analyse von phenolischen Wurzelinhaltsstoffen.

Im Substrat des Untersuchungsgebiets kann ferner keine Verschiebung der Stoffeinträge durch totes Pflanzenmaterial verzeichnet werden (DERICKS 2005a), wie sie in den Analysen von STANDISH et al. (2004) beobachtet wurde. Da die mitteleuropäischen Auen meist meso- bzw. eutroph sind, ist eine Störung des standörtlichen Stickstoffhaushaltes eher weniger wahrscheinlich und – nachgewiesen durch vergleichbare Nährstoffmengen in Boden, *Impatiens*- und *Urtica*-Pflanzen – auch nicht feststellbar.

Es gibt Untersuchungen von Pflanzen-Arten, die einen Konkurrenzvorteil zeigen, wenn sie eine Invasion von gebietsfremden Arten mit allelochemischen Wirkstoffen überlebt haben. Ihre Nachkommen sind toleranter gegenüber den Wirkstoffen der Neophyten geworden und leben mit ihnen vergesellschaftet im selben Habitat (CALLAWAY et al. 2005).

Dies lässt die Schlussfolgerung einer Selbstregulierung in natürlichen Pflanzengesellschaften zu. Somit wären gebietsfremde Pflanzen mit der Fähigkeit der Hemmstoff-Ausschüttung nur über einen kurzen Zeitraum in der Lage, ihren ökologischen Vorteil auszunutzen. Dies müsste bei den mitvergesellschafteten Arten des Auwaldes in der Urdenbacher Kämpe noch untersucht werden.

4.9 Untersuchung der Beobachtungsflächen in der Urdenbacher Kämpe (Düsseldorf)

Im Auwald der Urdenbacher Kämpe finden sich vier der fünf hier untersuchten *Impatiens*-Arten (ausgenommen *I. balfourii*) sowie ein weiterer Neophyt, der Japanische Staudenknöterich (*Reynoutria japonica*) und autochthone Brennnessel-Bestände (*Urtica dioica*). Aufgrund dieses Vorkommens lag eine dreijährige Daueruntersuchung der einheimischen und der gebietsfremden Pflanzenbestände nahe, um mögliche Interaktionen und eine eventuelle Veränderungsdynamik zu erkennen. Eine Einwirkung von Neophyten-Invasionen auf neubesiedelte Ökosysteme wird von mehreren Autoren zusammengefasst dargestellt (CROOKS 2002, CHAPIN et al. 1997, VITOUSEK et al. 1997b). Danach sind es Ressourcennutzung, Energiefluss und Biomasse-Umsatz, sowie die floristische Umgestaltung des Ökosystems, wodurch adventive Sippen ökosystemare Veränderungen bewirken können.

Biomasse-Entwicklung, Nährstoffgehalte der Pflanzen und die edaphischen Standortbedingungen am Freilandstandort in der Kämpe der Rheinaue stimmen sehr gut mit den Gegebenheiten überein, welche an den *Impatiens*-Arten in (teil-)kontrollierter Versuchsbeetkultur erhalten wurden.

4.9.1 Überflutungsgeprägte Standort-Situation und edaphische Standortfaktoren

Durch das Überflutungsregime des Rheins kommt es auf den Sand- und Kiesbänken, aber auch in den Überflutungsbereichen des Auwaldes immer wieder zu Nährstoffeinträgen, ebenso auch zu Staunässe und dadurch bedingter Hypoxie. Diese Ereignisse prägen den Standort und die Entwicklung der dort vorkommenden Pflanzenarten. Im Gegensatz zu den Sand- und Kiesbänken kommt es im Auwald eher zu längeren Staunässeereignissen. Auf den Sandbänken hingegen führt die Bewegung des Wassers zu einem höheren Sauerstoff-Eintrag als im Boden des Auwaldes (LARCHER 2001). Somit ist einer der Hauptstressfaktoren im

Auwald der Sauerstoffmangel im Boden. Für die hier untersuchten Pflanzen-Arten spielte die Staunässe nur im Frühjahr eine Rolle, in der Hauptvegetationsperiode der annualen Pflanzen kommt es zu keiner Überflutung im Untersuchungsgebiet (siehe Abb. 84). Zusätzlich zeichnen sich die meisten *Impatiens*-Arten durch ein gewisse Staunässe-Verträglichkeit aus.

Durch ausgedehnte Ansiedelung vor allem des neophytischen Japanischen Staudenknöterichs (*R. japonica*) und des Indischen Springkrauts (*I. glandulifera*) besteht an Flussufern die Gefahr von Bodenerosion. Dies geschieht einerseits durch das Festsetzen von groben Materialien an den übriggebliebenen Sprossen der Staudenknöteriche, was zur Entwurzelung von Bestandspartien bei Hochwasser führen kann. Andererseits bieten die verrottenden Wurzeln der einjährigen *I. glandulifera*-Monokulturen dem Substrat keinen Halt und es kommt zu Auswaschungen und Erosionserscheinungen an Uferböschungen. Außerdem wird auf diesem Wege die Verbreitung durch Bruchstücke bei den *Reynoutria*-Arten und der im Boden ruhenden Samen von *I. glandulifera* und anderen gebietsfremden *Impatiens*-Arten sehr beschleunigt (BAUER 1995, PYSEK & PRACH 1994, 1995, DAWSON & HOLLAND 1999).

Eine Verarmung des Nährstoffangebots durch langfristige *Impatiens*- und *Reynoutria*-Besiedelung ist im Auwald nicht zu erwarten, da hier durch den reichlichen Eintrag des Rheins über die Hochwasserereignisse immer wieder Nährstoffe nachgeliefert werden. Die in dieser Studie untersuchten, unmittelbar vom Rhein geprägten Standorte unterscheiden sich so extrem von nährstofflimitierten Habitaten, bei denen eine Einwanderung von Neophyten möglicherweise eine Veränderung der Bodenqualität zur Folge hat (VITOUSEK & WALKER, 1989, VITOUSEK et al., 1997a, 1997b). In Mitteleuropa sind beispielsweise Magerrasen-Standorte durch die Einwanderung der nordamerikanischen Robinie (*Robinia pseudoacacia*) einer Boden- und Vegetationsveränderung unterworfen. Dies geschieht durch die Fähigkeit dieser Leguminose symbiotisch Stickstoff zu binden und so nährstoffarme Böden zu eutrophieren und autochthone, oligotrophe Pflanzenarten zu verdrängen (KOWARIK 2003). Ebenfalls reagieren die Flussufer und Auenwälder des Rheins, die durch die intensive Landnutzung in Mitteleuropa geprägt worden sind, nicht so empfindlich auf gebietsfremde Arten wie z. B. isolierte Standorten auf Inseln, die durch die Anbindung an den Welt-Verkehr plötzlich mit neuen Lebensformen konfrontiert werden. Hier geht dann ebenfalls oft eine Veränderung der physikalischen und chemischen Bodenverhältnisse einher mit einem explosiven Ausbreiten von Neophyten. Ein gut untersuchtes Beispiel hierfür wären die Inseln von Hawaii. Dort kam es durch die Einführung von den Kanaren stammende *Myrica faya* zu einer starken Ausbreitung einer Stickstoff-fixierenden Art, die Vorteile in der Sukzession auf den mageren vulkanischen Boden der Inseln hatte. Zusätzlich zu der Einbringung dieser

Pflanze wurde der Symbiont mit eingeschleppt, und mehrere eingeführte Vogelarten beschleunigten durch die Beerenausbreitung den Kolonisierungserfolg dieser Pflanze (VITOUSEK & WALKER 1989, WOODWARD et al. 1990). Alle diese Beispiele zeigen eine Veränderung der Bodenverhältnisse in meist nährstoffarmen Gebieten; dies ist in den durch extensive Landnutzung geprägte Landschaft in Mitteleuropa und den meist eutrophierten Flusslandschaften des Rheins nicht von Bedeutung (siehe Kap.4.1.2). Somit können selbst Pflanzen mit der Fähigkeit zur Substratveränderung in diesem Habitatraum keine oder nur wenig Veränderungen im Nährstoffangebot herbeiführen.

Eine Nischendifferenzierung zeigt sich bei der bevorzugten Besiedelung der weniger Stickstoff-eutrophen Standorte durch die *Impatiens*-Bestände. Im Gegensatz dazu nehmen die *Urtica*-Bestände die nitratreichen Flächen ein (Abb. 89). Eine gravierende Ressourcenkonkurrenz durch die gebietsfremden Arten erscheint beim Phosphat unwahrscheinlich, da im Verhältnis zur Biomasse ausreichend Phosphat zur Verfügung steht. Dies gilt ebenso für die Verhältnisse der kationischen Hauptnährelemente im Boden des Auwalds. So scheint für die Weichholzaue am Rhein keine Gefahr einer nachhaltigen Störung der edaphischen Verhältnisse auf mineralischen Ebene durch das Eindringen der Neophyten zu bestehen. Ein langfristiger Eintrag von großen Mengen anfallender gebietsfremder Biomasse könnte zu einer Veränderung der Bodenzusammensetzung führen, wie sie CROOKS (2002) beschreibt. Dies sollte im weiteren untersucht werden. Der Stoffauswaschung und -Freisetzung bei der Biomasse-Zerlegung können allerdings auch organische Inhaltsstoffe unterliegen, die gegebenenfalls als persistente Koline die Samenkeimung von Habitat-Konkurrenten beeinflussen: im Kresse-Auflauftest zeigten die *Impatiens*-Arten mehr oder weniger starke allelopathische wirksame Effekte (siehe Kap. 4.8).

4.9.2 Interaktion der neophytischen und autochthonen Arten in der Weichholzaue

Prinzipiell gelten Flusssysteme und die damit verbunden Weich- und Hartholz-Auwälder als verwundbar für biologische Invasionen (ZEDLER & KERCHER 2004, HOOD & NAIMAN 2000). Eine der Zunahme von Neophyten in manchen Vegetationseinheiten der Rheinaue wurde durch detaillierte floristische Erhebungen quantitativ von SCHMITZ (2002, 2003) und LÖSCH et al. (2001) nachgewiesen. Im Unterwuchs der Uferwälder haben die neophytischen Arten so zu einer Steigerung der α -Diversität geführt. An der Rheinauenv egetation fällt der interessierten Bevölkerung der sich vollziehende Florenwandel durch

eine erhöhte Blütenpracht auf. Die farbenprächtigen *Impatiens*-Bestände bilden einen ästhetischen Kontrast zu den indigen-standortgerechten Brennnessel-Beständen.

Letztere sind im Weichholzaunenwald am Rhein konkurrenzstark und aufgrund ihrer ausgedehnten Rhizome in der Lage, einer Verdrängung durch die annuelle *Impatiens*-Vegetation standzuhalten. Anders steht es um eine mögliche Verdrängung der einheimischen *Impatiens*-Art (*I. noli-tangere*) auf lokaler Ebene, da diese Art hinsichtlich ihrer Standortparameter Bodenfeuchte, Temperatur und Bodendurchwurzelung die engste Nische besitzt und so von ihren durchaus vitaleren adventiven Verwandten im intermediären Bereich dieser Habitatfaktoren bedrängt wird.

Biomasse-Erhebungen anderer Autoren zeigen ähnliche Gewichtsanteile der untersuchten *Impatiens*-Arten an den Gesamtbeständen. So gibt ELMANS (2003) Werte für *I. parviflora* von $\sim 3 \text{ g}_{\text{TG}}$ bis $12 \text{ g}_{\text{TG}} / \text{m}^2$ an. Trockengewichtsbestimmungen von HERWITZ et al. (2004) an *I. capensis* Pflanzen erbrachten ein durchschnittliches Gewicht von $35 \text{ g}_{\text{TG}} / \text{m}^2$ bei einer Bestandsdichte von 83 Pflanzen / m^2 . Auf den hier untersuchten Arealen finden sich vergleichbare Trockengewichtsanteile (Tab. 7), dennoch unterscheidet sich die Pflanzenanzahl pro Quadratmeter um mehr als das Zehnfache bei HERWITZ et al. (2004). Dies kann einerseits an einer geringen Diasporenzahl in der Samenbank des Bodens liegen. Auf der anderen Seite wird die Keimung durch schlechte Habitatsbedingungen behindert. Zusätzlich können die Keimlinge durch den dichten Unterwuchs (Tab. 7 & Tab. 8) der autochthonen Arten (*Glechoma*, *Geum*, *Convolvulus* etc.) an einem massenhaften Auftreten gestört werden, sofern diese Unterwuchs-Arten nicht ausreichend in ihrem Wachstum durch die allelopathischen Wirkstoffe der *Impatiens*-Arten gehemmt werden. Dadurch entwickeln sich nur einige wenige Pflanzen, die aber dementsprechend durch die günstigen edaphischen Verhältnisse um das Doppelte größer werden als die *I. capensis*-Pflanzen in den Angaben von ELMANS (2003).

Im Unterwuchs der Weichholzaue ist die durchschnittliche Biomasse der gesamten Neophyten geprägten Bereiche um etwa ein Drittel höher als der entsprechende Wert der von *Urtica*-Beständen geprägten autochthonen Vegetation. Dies könnte eine erhöhte Bestandstranspiration nach sich ziehen. Aus den durchschnittlichen Maximalraten des Xylemsaftflusses ($\sim 50 \text{ g H}_2\text{O h}^{-1}$ pro Pflanze; Tab. 11) der *Impatiens*-Arten und einer mittleren Sprosszahl von 7 bis 9 pro Quadratmeter kann die maximale tägliche Evapotranspiration des Unterwuchs in der Weichholzaue der Urdenbacher Kämpe auf etwa 4 l bis $5 \text{ l m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (äquivalent zu 0,4 – 0,5 mm Niederschlag pro Tag) geschätzt werden. Bei einer Vegetationsperiode von ca. 5 Monaten summiert sich dies auf rund ein Zehntel der im

Düsseldorfer Raum pro Jahr fallenden Niederschlagsmenge, welche so über die Neophyten-Vegetation des Auwaldes in die Atmosphäre zurückgeführt wird. Bei Transpirationsraten 10 g bis 20 g H₂O h⁻¹ pro *Urtica*-Pflanze (hochgerechnet nach Messdaten von SRUTEK 1997) und einer Flächendichte von 19 Brennesseltrieben pro Quadratmeter (Tab. 7) würden die *Urtica*-Bestände in der gleichen Zeiteinheit rund ein Drittel Wasserdampf weniger transpirieren als die *Impatiens*-Flächen. Auf Grund der vermutlich eher negativen Standortwasserbilanz durch die Weidentranspiration könnte sich bei einem geschlossenen *Impatiens*-Unterwuchs während der Vegetationsperiode die Wassersituation im Auwald der Urdenbacher Kämme verschlechtern, sofern nicht ein Nachfließen des Wassers erfolgt durch die im Winterhalbjahr aufgefüllten Altwässer und über das hoch anstehende Grundwasser, welches im hydrologischen Kontakt mit dem Rhein steht. Der sommerliche Rückgang der Bodenfeuchte könnte zu einer Konkurrenzstärkung der trockenheitstoleranteren Arten wie *U. dioica* und *I. parviflora* (Abb. 97) und auch zu einer stabilisierenden Rückkopplung in der Vegetationsdynamik der Aue führen. Eine generelle Abschätzung der obengenannten Berechnungen lässt den Schluss zu, dass es im Auwald nur zu einem mäßigen Absinken der Bodenwasservorräte durch die Neophyten Einwanderung kommen wird. Dies wiederum wird indirekt die Vitalität der autochthonen Pflanzen in der Konkurrenz fördern.

An Hand der experimentellen Untersuchungen ist eine große Abhängigkeit von Niederschlägen und Bodenfeuchte bei allen beprobten *Impatiens*-Arten erkennbar

Pflanzen -Arten	<i>Impatiens noli-tangere</i>	<i>Impatiens parviflora</i>	<i>Impatiens capensis</i>	<i>Impatiens glandulifera</i>	<i>Reynoutria japonica</i>	<i>Urtica dioica</i>
2002 (feuchtes Jahr)	24 ↑	12 ↓	26 ↓	233 ↑	430 ↓	212
2003 (trockenes Jahr)	9 ↓	21 ↑	40 ↑	161 ↓	530 ↑	196

Abb. 97: Gesamtbioasse [g_{TG} m⁻²] repräsentativer Faziesbestände auf den Untersuchungsflächen im Bereich der Weichholzaue in einem feuchtem und einem extrem trockenen Jahr.

(Kap 3.3.3). In Übereinstimmung mit Befunden von KOENIES & GLAVEC (1979) und WITTIG & MOST (1998) zeigte sich das Wachstum der *Impatiens*-Arten sehr stark abhängig von der Bodenwasser-Verfügbarkeit. Die von diesem Prinzip abweichende Verminderung der Biomasseproduktion im Jahr 2002 des eigentlich feuchteliebenden Orangeblütigen

Springkrautes (*I. capensis*) auf den Untersuchungsflächen kann durch einen Befall mit Mehltau erklärt werden. LIVELY et al. (1995) beschreiben, wie Rostpilz-Befall (*Puccinia recondita*) mit der Pflanzendichte von *I. capensis* korreliert, mit sinkender Pflanzendichte nimmt der Rostpilz-Befall ab. Des weiteren wachsen Pflanzen mit Rostpilz sehr viel schlechter als Pflanzen ohne Befall (LIVELY et al. 1995). Andererseits führt die Erwärmung im Jahr 2003 zu einer Absenkung des Wasserspiegels am Standort „Entwässerungsgraben“ und somit eine Förderung der Biomasse bei trockenerem Boden. Im Jahr 2001, mit ähnlich hohen Niederschlägen, war es auf der selben Dauerfläche zu einer doppelt so hohen Biomasse von *I. capensis* im Vergleich zum Jahr 2003 ($84 \text{ g}_{\text{TG}} \text{ m}^{-2}$) gekommen (vgl. Tab. 7).

Eine Ausbreitung des neophytischen Japanischen Staudenknöterich (*R. japonica*) konnte im Beobachtungszeitraum nicht gesehen werden, es kam eher zu einer Stagnation der Bestände. Da diese Art offenbar durch Bodenfeuchtigkeit weder gefördert noch gehemmt wird, kann es sein, dass sie eine gewisse Bestandsdichte auf dem ausreichen gut versorgten Substrat erreicht hat und nun nicht weiter expandiert. Da es in der Urdenbacher Kämpe zu keinen Beseitigungsmaßnahmen der *Reynoutria*-Bestände kommt, können nur selten Rhizombruchstücke vegetativ verbreitet werden. Diese Art der Verbreitung stellt ein wesentlicher Teil der Invasionsdynamik dieser Pflanzen dar (PYSEK & PRACH 1993, 1994, BAUER 1995, BIMOVA et al. 2004).

4.10 Zusammenfassende Diskussion und Bewertung der Untersuchungsbefunde zur Gattung *Solanum*

Am Niederrhein tauchen seit einigen Jahren immer wieder neue Arten der Familie der Solanaceae auf. Die erste nicht autochthone *Solanum*-Art, der Archaeophyt *S. nigrum*, wurde bereits während der Römerzeit nach Mitteleuropa eingeschleppt. Die krautigen *Solanum*-Arten finden ihren Weg aus Südamerika nach Europa meist über Transporte von Getreide und Öl-Saaten. Alle diese Arten sind als sehr thermophil einzustufen; sie etablieren sich zuerst in den Mauerritzen der wärmegetönten Hafengebäuden, die dann als Brückenköpfe für die weitere Kolonisierung dienen. Über die Flüsse schaffen sie die Ansiedelung auf den offenen Sand- und Kiesbänken des Rheins, von wo aus sie sich in flussnahe, nährstoffreiche Ackerfluren ausbreiten können. Dort werden viele der gebietsfremden *Solanum*-Arten zu Unkräutern in

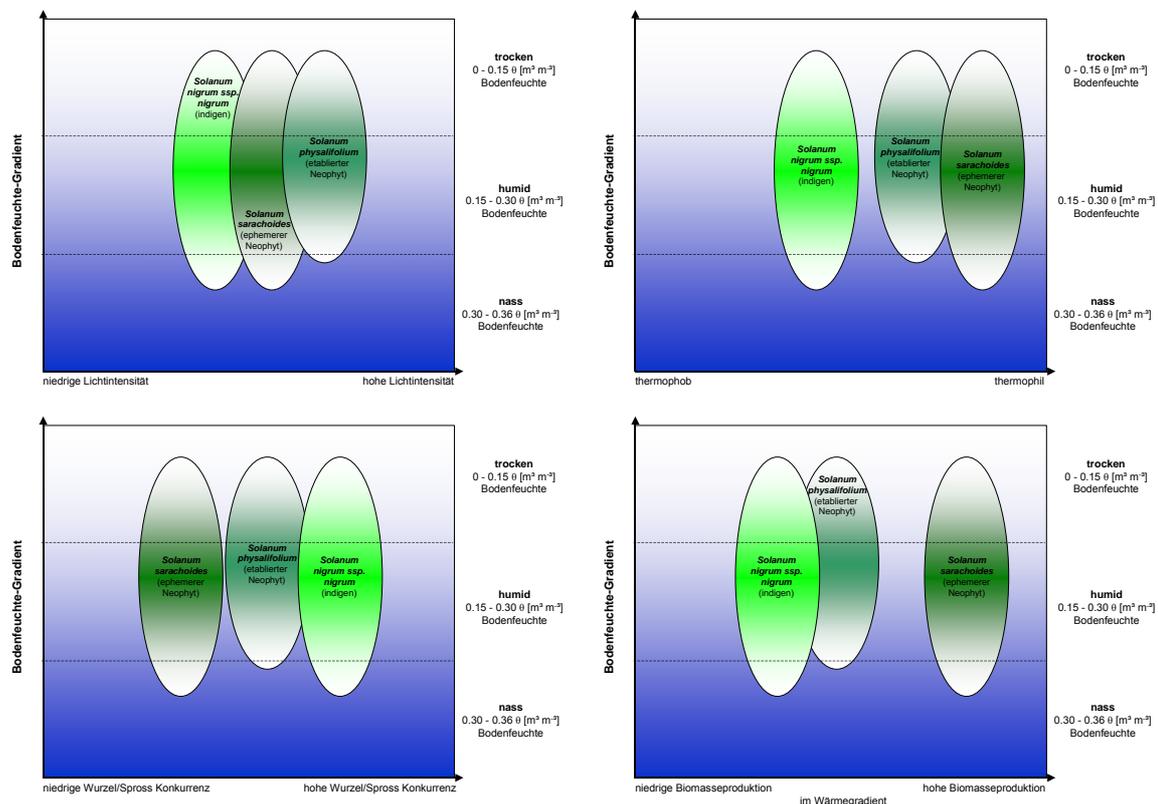


Abb. 98: Ökogramme zum Vergleich der Optimalbereiche der drei untersuchten *Solanum*-Arten in Abhängigkeit von Bodenwasser-Gradienten, mit Lichtintensität, Temperatur, Konkurrenz und Biomasseproduktion als zweiter Standortvariablen bzw. Pflanzeigenschaft.

Kulturpflanzungen, die von dort nur wieder schwer zu entfernen sind (BOND & TURNER 2005). Durch diese Einwanderung in, z. B. Kartoffelfelder, die vorerst nur lokale Bedeutung hat, können sie zu einem ökonomischen Problem für die Landwirtschaft werden.

In den Ökogrammen (Abb. 98) werden die Vitalität und die Vorkommensbereiche der einzelnen *Solanum*-Arten dargestellt. Die archaeophytische *Solanum*-Art (*S. nigrum*) ist unter den gegebenen Bedingungen die am besten angepasste Pflanze. Durch ihre langfristige Einnischung unter dem in Mitteleuropa vorherrschenden Klima dominiert diese Art unter normalen Temperaturbedingungen im Wurzel- wie auch Sprosswachstum, Blattflächenentwicklung und Beerenproduktion unter Mono- und Konkurrenzkultur. In der Photosyntheseleistung und den Lichtansprüchen stimmt *S. nigrum* mit dem inzwischen auch etablierten Argentinischen Nachtschatten überein (Tab. 10); dies könnte eventuell durch eine langsame Adaptation des Neophyten erklärt werden.

Übereinstimmungen zwischen den drei untersuchten Arten finden sich in der Toleranz gegenüber Staunässe und Bodentrockenheit, dort liegen alle drei *Solanum*-Arten dicht beieinander. Nur die seit einiger Zeit etablierte *Solanum*-Art *S. physalifolium* erträgt keine allzu feuchten Standorte, alle Arten wachsen gut auf frischen bis trockenen Standorten. Aus diesem Grund ist es wichtig für die *Solanum*-Arten, früh genug auf den Sand- und Kiesbänken des Rheins Früchte auszubilden, bevor durch Hochwasser der Wasserspiegel steigt und es zu einer Vernässung des Bodens kommt. Die Reifung der Beeren wird zusätzlich durch die verbesserten, meteorologischen Rahmenbedingungen (Abnahme der Frosttage, gesteigerte Sonnenscheindauer und höhere Jahresmitteltemperaturen) begünstigt.

Steigende Temperaturen würden sich nicht nur auf die Samen- und Beerenmengen der Arten auswirken, sondern auch Auswirkungen auf die Photosynthese und damit Wuchsleistung der Pflanzen zeigen. Untersuchungen zum Gaswechsel der drei Arten (SPIEKERMANN 2004) zeigen ein Temperaturoptimum der Photosyntheserate von 25 °C bei *S. nigrum* und *S. physalifolium*. *S. sarachoides* hingegen erreicht ihr Temperaturoptimum erst bei 31 °C. Somit könnte es bei den Auswirkungen von „Global Change“ zu einem späteren Wachstums-Vorteil dieser derzeit erst einwandernden *Solanum*-Art kommen, während steigende Temperaturen zu einer Verminderung des photosynthetischen Gaswechsels bei Arten mit niedrigem Temperatur-Optimum führen können.

Aktuell ist auf den Kies- und Sandbänken des Rheins, wo durch regelmäßige Überflutung und eine lückenhafte Vegetation die Sukzession sich ständig ändert bzw. auf ihre Anfangsstadien zurückgesetzt wird, kein auffallender Konkurrenzdruck unter den untersuchten Arten erkennbar. Die archaeophytische Art ist offensichtlich gut in der Lage, sich auch im direkten Konkurrenzdruck mit den neophytischen Einwanderern zu behaupten. Da von den *Solanum*-Arten *S. sarachoides* stark wärmegeprägt ist, wird sich bei einer stetigen Klimaerwärmung voraussichtlich auch diese noch ephemere Art weitflächig am Rheinufer

etablieren können. Falls die nichtheimischen Arten in die Äcker einwandern, könnte es dort zum einen zur Konkurrenz untereinander kommen. Zum anderen könnte die Etablierung weiterer neophytischer Arten schädlich für die Nutzpflanzenbestände sein und so zu wirtschaftlichen Problemen in der Landwirtschaft führen. Als weiterer Punkt sollte die Hybridisierung der untersuchten Arten Beachtung finden. Durch Introgression nahverwandter Arten kann es zu einer Gefährdung der Existenz von heimischen Arten kommen, und Heterosis-Effekte mit ihren Auswirkungen auf die lokalen Konkurrenzgleichgewichte könnten nicht ausgeschlossen werden. In Großbritannien sind von LESLIE (1978) bereits Hybriden zwischen *S. nigrum* und *S. physalifolium* beobachtet worden (dort fälschlicherweise als *S. nigrum* x *S. sarachoides* bezeichnet), die allerdings keine fruchtbaren Samen hervorbringen können. Experimentelle Kreuzungen zwischen dem Archaeophyten und den Neophyten, in der eigenen Arbeitsgruppe durchgeführt, waren erfolgreich (SCHMITZ in Vorber.).

Die Biomasse-Produktion und -Mineralisierung der lückigen Vegetation auf den Sand- und Kiesflächen ist mit und ohne Neophyten zu gering, um eine Veränderung der Bodenqualität hervorzurufen. Selbst ein massenhaftes Auftreten der Florenneubürger auf den offenen Pionierflächen am Fluss kann dort die edaphischen Verhältnisse nicht verändern, da das Substrat in einem noch größerem Ausmaß an die Wasserstandsdynamik des Rheins gekoppelt ist. Des weiteren führt die Strömung und Überschwemmung unmittelbar am Rhein zu Aufwirbelung des Untergrundes und somit zum gelegentlichen Entwurzeln der Vegetation auf den Sandbänken.

Nicht nur die hier untersuchten *Solanum*-Arten besiedeln die Kiesbänke des Rheins, sondern auch andere Neophyten, wie zum Beispiel viele *Amaranthus*-Arten und andere C₄-Pflanzen aus mediterran-subtropischen geprägten Ländern. Zusätzlich kommt es zu einer Erhöhung der Anzahl an Giftpflanzen, zu denen auch ein großer Anteil an Solanaceae gehört. Durch die giftigen bis halluzinogenen Inhaltsstoffe dieser Arten (z. B. Bilsenkraut, Engelstrompete, und Giftbeere) sowie durch das – noch sehr spärliche – Aufkommen der allergenen *Ambrosia artemisiifolia* findet sich in der Neophytenvegetation auf den Sand- und Kiesbänken des Niederrheins auch ein gewisses Gefahrenpotential für die Gesundheit der Bevölkerung. Aus diesem Grund sollte den Sand- und Kiesbänken des Rheins mehr Beachtung geschenkt werden und, wenn notwendig, mittels einer Einzelfallentscheidung vor Ort und auf Grundlage von Fach-Kenntnis eine Bekämpfung von eventuell gefährlichen Neophyten durchgeführt werden. Da eine Bekämpfung von Neophyten meist teuer, nach ihrer stärkeren Ausbreitung ineffektiv und nur technisch begrenzt möglich ist, sollte gut über eine

solche Vorgehensweise nachgedacht werden, da eine aktuelle Beseitigung der Pflanzen auch immer eine meist kostenintensive Nachsorgung beinhaltet.

4.11 Zusammenfassende Diskussion und Bewertung der Untersuchungsbefunde zur Gattung *Impatiens*

Für den Bereich des Auwaldes am Niederrhein lässt sich eine zunehmende Etablierung von Neophyten der Familie der Balsaminaceae beobachten, die mit der Einbürgerung von *I. parviflora* zu Beginn der Industrialisierung ihren Anfang nahm. Dieser Prozess der Etablierung der hier untersuchten *Impatiens*-Arten beginnt meist mit dem Entkommen dieser Arten aus botanischen Gärten oder als Verwilderungen aus Gärten, da diese Arten gerne im

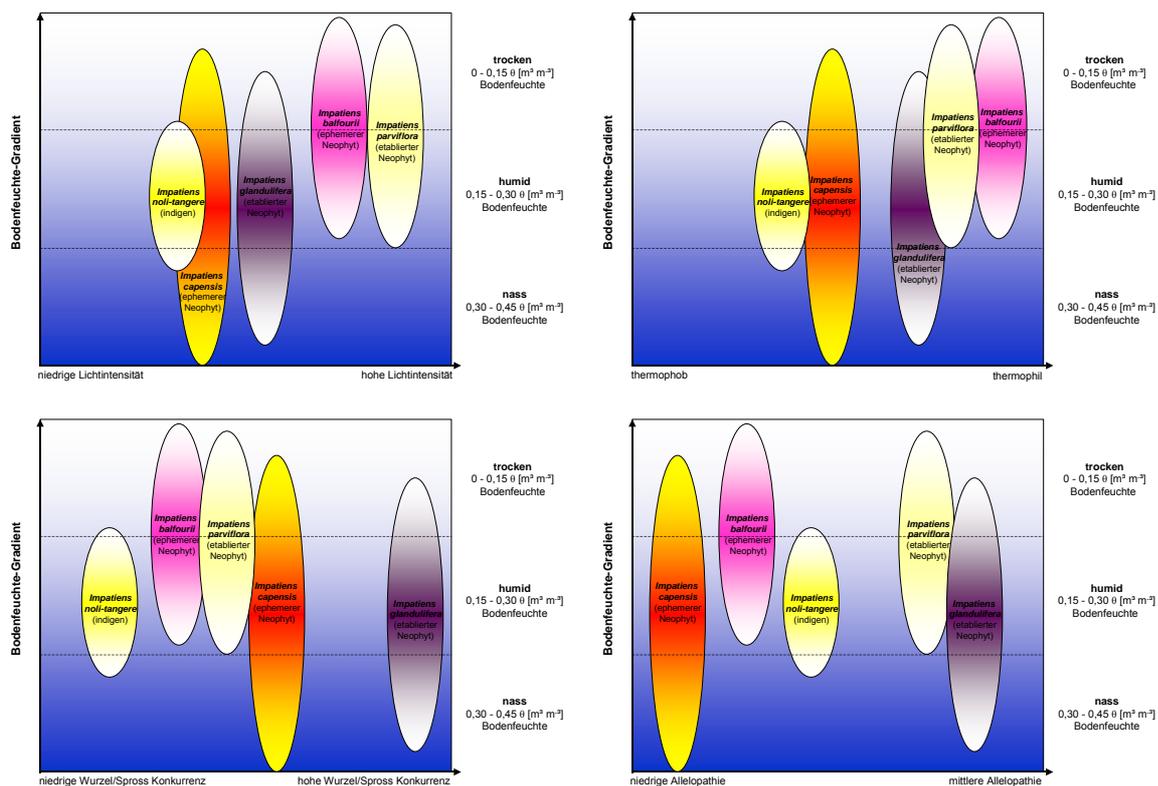


Abb. 99: Ökogramme zum Vergleich der optimalen Vorkommensbereiche der fünf untersuchten *Impatiens*-Arten in Abhängigkeit von Bodenwasser-Gradienten, mit Lichtintensitäts-, Temperatur-, Konkurrenz- und Allelopathie-Einflüssen als zweiter Ordinations-Variablen.

Handel als Zierpflanzen angeboten werden. Danach erfolgt meist der Transport und die weitere Ausbreitung über Flüsse, wodurch die Diasporen an flussnahen Ufern oder in Auenwäldern zum Keimen kommen. Des weiteren kann es in siedlungsnahen Wäldern zu

einer Expansion von *Impatiens*-Arten durch Gartenabfälle kommen. Aus den Ergebnissen dieser Studie lassen sich zusammenfassend Ökogramme (Abb. 99) erstellen, welche die Vitalität und ökologischen Grenzen der einzelnen Arten vergleichend darstellen.

Hinsichtlich einer möglichen Veränderung der Auenlandschaften am Niederrhein durch Global Change Effekte, kann aus den hier gewonnenen Ergebnissen für die *Impatiens*-Arten keine Vitalitätsprägung durch eine Temperaturerhöhung gesehen werden. Alle untersuchten *Impatiens*-Arten sind mehr oder weniger stark abhängig von einer guten Wasserversorgung des Bodens. Dennoch bevorzugen zwei (*I. parviflora* & *I. balfourii*) der fünf untersuchten Arten eher schwach humide bis trockene Standorte. Diese beiden *Impatiens*-Arten zeigen eine hohe Lichtsättigung und ein hohes Temperaturoptimum bei der Photosynthese. Diese beiden Eigenschaften würden den Pflanzen bei einer lokalen Temperatur-Erhöhung von Vorteil sein, immer eine hinreichende Wasserversorgung vorausgesetzt. Besonders bei *I. parviflora* ist die Wasser- und Nährstoffversorgung durch eine intensive Durchwurzelung des Bodens gewährleistet. Dagegen können diese beiden *Impatiens*-Arten Staunässe-Ereignisse nur bis zu maximal 1 – 2 Wochen ertragen, bevor es auf Grund der schlechten Durchlüftung im Spross, durch ein fehlendes Aerenchymgewebe, zu Hypoxie-Schäden bei den Pflanzen kommt. Nach JOURET (1976) liegt die optimale Keimtemperatur von *I. parviflora* und *I. balfourii* zwischen 20° C und 35 °C, was sie wiederum als thermophile Pflanzen auszeichnet. Für das noch ephemere Balfour's-Springkraut würde eine mögliche Erwärmung bestimmte Vorteile für seine Etablierung bringen. Dies würde sicherlich auch zu einer Nischenüberlappung mit dem schon gut an die gegebenen Verhältnisse angepassten Kleinblütigen Springkraut zur Folge haben, da beide Arten in etwa den selben Lebensraum ausfüllen.

Die geringste Amplitude hinsichtlich Photosyntheseleistung, Temperatur, Bodenfeuchte und Biomasse-Produktion besitzt das einheimische Große Springkraut, welches seit langem unter dem hiesigen Klima gedeiht. Diese Art nimmt so die kleinste ökologische Nische von den hier untersuchten *Impatiens*-Arten ein. Durch die Zunahme der gebietsfremden *Impatiens*-Bestände, die z.T. ebenfalls diesen Nischenraum füllen, könnte es lokal für *I. noli-tangere* zu einer Verdrängung kommen. Die größte Beeinflussung erfährt das Große Springkraut wohl durch die Wasserverhältnisse im Boden, wie in Abb. 99 zu erkennen ist: *I. noli-tangere* hat nur wenig Spielraum bei der situationsangepassten Verlagerung der Vorkommen im Bodenfeuchte-Gradienten. Sein Hauptkonkurrent ist das nahe verwandte, noch ephemere Orangeblütige Springkraut (SONG et al. 2003, YUAN et al. 2004). Durch seine hohe Toleranz gegenüber Trockenheit und Staunässe kann *I. capensis* das einheimische

Springkraut unter Konkurrenz verdrängen, da letzteres nach keiner Seite im Feuchte-Gradienten in nennenswerten Ausmaß ausweichen kann. Die Konkurrenzversuche zeigten die Unterlegenheit von *I. noli-tangere* auch in der Wurzel- und Sprossbiomasse-Entwicklung. Durch eine Klimaveränderung wären beide Arten nicht begünstigt, da ihre Photosyntheseoptima und Keimtemperaturen (Tab. 9) eher den aktuellen Temperaturen angepasst sind. Dies ist beim Orangeblütigen Springkraut durch klimatisch identische Bedingungen im Ursprungsgebiet (Nordamerika) leicht zu erklären. Beide Taxa sind Schatten- bzw. Halbschattenpflanzen und nehmen so in vieler Hinsicht dieselbe ökologische Nische ein. Bislang besteht noch keine Gefahr einer vollständigen Verdrängung des autochthonen Großen Springkrauts, das noch in genügend dichten großen Beständen in schattigen humiden Wäldern vorkommt. Falls das einheimische *I. noli-tangere* in Wäldern auf den etablierten Neophyt *I. parviflora* trifft, ist laut TREPL (1994) *I. noli-tangere* bei einer direkten Konfrontation dieser beiden Arten ebenfalls der Verlierer. Dennoch haben sich über die Jahrzehnte der Einbürgerung von *I. parviflora* hin beide Arten in ihren ökologischen Kernbereichen gut behaupten können. So siedelt das Kleinblütige Springkraut gerne auf trockenen, sonnigen bis halbschattigen Lichtungen oder Wanderwegen mit guter Stickstoffversorgung. Das Große Springkraut hingegen lebt in humosen, feuchten, schattigen Wäldern. Das nordamerikanische Orangeblütige Springkraut hingegen könnten sich aufgrund seiner hohen Staunässe-Toleranz an schattigen bis halbschattigen Entwässerungsgräben und Flussufern ausbreiten ohne die einheimische Art zu verdrängen.

Ein weiterer Punkt, der von wissenschaftlichem Interesse ist, ist das mögliche verstärkte Einsetzen von Evolutionsvorgängen im Kontaktbereich der Sippen. Hybridogene Introgression gilt als ein Vorgang der Verdrängung indigener Arten durch adventive Taxa (BLEEKER 2003, BLEEKER & MATTHIES 2005). Eine mögliche Hybridisierung könnte auch zwischen der einheimischen *Impatiens*-Art *I. noli-tangere* und seiner genetisch naheverwandten Art *I. capensis* stattfinden. Eine natürliche Hybridisierung ist bereits zwischen *I. capensis* und *I. ecalcarata* im Nordwesten der USA bekannt (ORNDUFF 1967). Zur Zeit werden experimentell Kreuzungsversuche hinsichtlich einer möglichen Hybridisierung und Nischen-Differenzierung dieser beiden Arten (*I. noli-tangere* & *I. capensis*) unternommen. Eine Ausnahmestellung innerhalb *Impatiens*-Arten nimmt das Indische Springkraut ein. Diese Art zeichnet sich durch eine sehr viel größere Biomasse und Wuchshöhe aus. *I. glandulifera* besitzt eine relativ hohe Photosyntheseleistung und ein hohes Temperaturoptimum der Photosynthese. Des Weiteren ist die Staunässe bzw. Trockentoleranz dieser Art sehr ausgeprägt. Auf Grund des enormen Sprosshohlraumes ist genügend Aerenchymraum

verfügbar, um Hypoxie-Effekten entgegen zu wirken. Ein weiterer großer Konkurrenzvorteil gegenüber den anderen *Impatiens*-Arten, abgesehen von der großen Biomasse-Produktion, liegt in der enormen Samenmenge der *I. glandulifera* Pflanzen. So gibt DAUMANN (1967) durchschnittliche Samenmengen von 4300 Stück pro Pflanze an. Im Gegensatz dazu bilden *I. noli-tangere* nur 1200 und *I. parviflora* 2700 Samen aus. Dies würde auf den Flächen der Urdenbacher Kämme eine Diasporenbank von ca. 26000 Samen pro Quadratmeter für das Indische Springkraut ausmachen. Natürlich variieren die Samenmengen und sind von mehreren Faktoren abhängig (z.B. Pflanzengröße, Bestandsdichte, Nährstoffe, Temperatur etc.) – vergleiche auch WILLIS & HULME (2004). Durch seine gut wirksamen allelopathischen Effekte wird das oft beobachtete massenhafte Vorkommen dieser *Impatiens*-Art unterstützt und gefördert.

Ein in dieser Arbeit nicht untersuchter ökologischer Zusammenhang ist die Pflanzen-Tier Interaktion. Hierauf sollte in weiteren Studien mehr Beachtung gelegt werden. Es gibt bereits einige Arbeiten zu diesem Thema. So sah DAUMANN (1967) aufgrund der Blüten- und Wachstumsbiologie einen Vorteil im direkten Konkurrenzkampf für die damals erst einwandernde *Impatiens*-Art *I. glandulifera*. Denn diese Art zeichnet sich nicht nur durch ein starkes Wachstum und die höchste Samen-Produktion unter den in Mitteleuropa zu findenden *Impatiens*-Arten aus, sondern besitzt auch den größten Zucker- und Nektarreichtum pro Blüte (CHITTKA & SCHÜRKENS 2001). DAUMANN (1967) beschreibt eine Fremd- und Nachbarbestäubung durch Hummeln und Bienen bei einigen *Impatiens*-Arten (*I. noli-tangere*, *I. parviflora* & *I. glandulifera*), zusätzlich wird das Kleinblütige Springkraut durch Schwebfliegen bestäubt.

Extraflorale Nektarien, die sich bei *I. glandulifera* und *I. parviflora* finden lassen, spielen ebenso wie der Blütenduft keine Rolle bei der Bestäubung bei diesen beiden *Impatiens*-Arten. Unterschiede in der Bestäubung werden beim Indischen Springkraut durch die Blütenfarbe bestimmt, helle Blüten werden weniger oft besucht. Auch SCHMITZ (1995) verweist auf eine Vielzahl von Insekten, die die einheimischen wie auch neophytischen *Impatiens*-Arten nutzen, und HEATH (1983) beschreibt Insekten, die auf dem indigenen Großen Springkraut in Großbritannien leben. Mit der Art *I. parviflora* ist die Blattlaus *Impatientinum asiaticum* in weite Teile Europas eingeschleppt worden (siehe Kap.8). Dieser Neozoe besucht ebenfalls das Indische Springkraut, nicht aber das einheimische Große Springkraut, über *I. balfourii* sind keine Angaben bekannt.

Studien von PROWSE & GOODRIDGE (2003) zeigen, inwieweit herbivore Schnecken auf eine erfolgreiche Invasion des Indischen Springkrauts in britischen Wäldern reagieren. Die

Ergebnisse beschreiben einen signifikanten Rückgang der *I. glandulifera* Populationen unter Schneckenbefall im Vergleich mit direkter Konkurrenz und Beschattung der *Impatiens*-Keimlinge von *Hyacinthoides non-scripta* im Frühjahr.

Durch eine mögliche Erwärmung des Erdklimas kommt es nicht nur zu einer Steigerung der Etablierung von wärmeliebenden Pflanzen aus südlicheren Kontinenten bei uns, sondern es könnte ebenfalls zu einem Aussterben nativer Arten, wie z. B. der heimischen Springkrauts *I. noli-tangere* führen. Dieser Meinung ist die Gruppe um HATCHER et al. (2004); diese Autoren prognostiziert ein Aussterben dieser Art durch fehlende Stratifikation der Samen im Winter, was aber auch andere *Impatiens*-Arten betreffen würde. Mit einem Aussterben der Pflanze wäre in Großbritannien eine Bedrohung der gefährdeten Motte (*Eustroma reticulatum*) gekoppelt. Diese Motten-Art nutzt das Große Springkraut als Futterpflanze.

Die Freiland-Untersuchungen führen zur Bewertung der *Impatiens*-Vorkommen in den Weichholzlauen des Niederrheins eher als eine Bereicherung der biologischen Vielfalt und als eine ästhetische Verbesserung der Bestandsaspekte, die für die Bevölkerung eine Abwechslung bieten im Vergleich zum monotonen, aber bodenständigen Brennesseldickicht des Auwaldunterwuchs. Falls es zu einer Nischendifferenzierung der einzelnen *Impatiens*-Arten kommt, geht zudem keine direkte Gefahr von den gebietsfremden *Impatiens*-Pflanzen aus, so dass ihre Einbürgerung eine Menge auch positiver Aspekte mit sich bringt.

Zur Einschätzung von möglichen Problemlagen hinsichtlich invasiver Neophyten sind Einzelfallbewertung, wie sie das BFN (2005) und KOWARIK (2005) fordern, die sinnvollsten Methoden, um mögliche Schäden für die Umwelt einschätzen zu können. Pauschale Beseitigungskonzepte kosten auch hier zu viel Geld und belasten das Ökosystem meistens mehr als es die gebietsfremden Arten tun.

5 Zusammenfassung

Im Auenwald des Niederrheins sowie auf den Sand- und Kiesbänken des Rheins ist eine deutliche Zunahme nicht einheimischer Arten zu beobachten. Durchgeführt im Rahmen des BMBF-Projektes BIOLOG (Biodiversität und Globaler Wandel), ist es das Ziel der vorliegenden Arbeit, dieses Phänomen der Einwanderung, die Schlüsselparameter der Ökophysiologie der neophytischen Arten (Produktion, Keimverhalten, Staunässeverträglichkeit, Wasserumsatz etc.) und die möglichen Interaktionen der Adventivsippen mit den Gegebenheiten des Habitats eingehender zu untersuchen. Eine mögliche Klimaerwärmung fördert zudem die Einbürgerung neophytischer Pflanzenarten aus niedrigeren Breiten. Ebenso begünstigt der vermehrte anthropogene Einfluss auf die Stromtalgebiete die Ansiedlung invasiver Arten. Ihre Etablierung kann dementsprechend in Einzelfällen aktuell verfolgt werden.

Für die vorliegende Studie wurden Pflanzengattungen ausgewählt, die mit ihren einheimischen bzw. archaeophytischen, wie auch mit jeweils mehreren neophytischen Vertretern in der Weichholz-Auenlandschaft und der Flussufervegetation des Rheins vertreten sind. Konkret wurden fünf Arten der Gattung *Impatiens* (*I. noli-tangere*, *I. parviflora*, *I. glandulifera*, *I. capensis* und *I. balfourii*) aus der Familie der Balsaminaceae (Springkrautgewächse) und drei Arten der Gattung *Solanum* (*S. nigrum*, *S. physalifolium* und *S. sarachoides*) aus der Familie der Solanaceae (Nachtschattengewächse) ausgesucht und experimentell untersucht.

Insbesondere die Wirkungen erhöhter Temperaturen auf Diasporenkeimung, Wachstum und Entwicklung aller oben angeführten Arten wurden experimentell erforscht. Unter erhöhten Bodentemperaturen kam es bei den nicht-einheimischen *Solanum*-Arten zu verstärkter Keimung, wobei sich auch die Anzahl der Beerenfrüchte pro Pflanze erhöhte. Ebenfalls zeigte sich eine Steigerung der unter- und oberirdischen Biomasse-Entwicklung bei den gebietsfremden *Solanum*-Arten bei erhöhten Bodentemperaturen.

Im Gegensatz dazu sind die *Impatiens*-Arten weniger temperaturabhängig. Sie benötigen für ein erfolgreiches Wachstum lediglich eine ausreichende Wasserversorgung des Bodens. Einige der untersuchten Taxa (*I. parviflora*, *I. balfourii*) zeigen in den Experimenten tendenziell auch auf trockeneren Standorten ein gutes Wachstumsverhalten; sie besitzen bei der Photosynthese eine hohe Lichtsättigung sowie ein hohes Temperaturoptimum. Die *Impatiens*-Arten *I. noli-tangere* und *I. capensis* bevorzugen eher feuchte bis nasse Standorte. Diese beiden Taxa sind nach den Ergebnissen porometrischer Gaswechsellmessungen als Schatten- bzw. Halbschattenpflanzen einzuordnen, sie besetzen in vielerlei Hinsicht dieselbe ökologische Nische. Bei einer Überlappung der Existenzräume, welche lokal zu einer Sippenverdrängung führen könnte, wäre das einheimische Große Springkraut am stärksten

von dieser neuen Konkurrenzsituation betroffen. Die untersuchten *Solanum*-Arten sind weniger von der Bodenfeuchtigkeit geprägt. Sie tolerieren über einen längeren Zeitraum weder zu trockene noch überstaute Böden.

Wurzelsystem-Untersuchungen in Schrägfenster-Rhizotronen, die auf nicht-destruktive Weise eine Beobachtung des Wurzelwachstums unter kontrollierten Bedingungen zulassen, zeigen ein starkes Durchwurzeln des Bodens durch die gebietsfremden *Impatiens*-Arten. Unter Konkurrenz kann das indigene Große Springkraut seine Wurzelmasse zwar steigern, dennoch dominieren im Wurzelwachstum die neophytischen Arten. Eine gleichsinnig veränderte Biomasse-Entwicklung zeigt sich auch beim oberirdischen Wachstum der untersuchten *Impatiens*-Arten. Bei den *Solanum*-Arten zeigt der Archaeophyt *S. nigrum* die größte ober- und unterirdische Biomasse-Entwicklung, gefolgt vom etablierten Neophyten *S. physalifolium* und dem ephemeren Neophyten *S. sarachoides*. Im Gegensatz zur gesteigerten Biomasseproduktion im Wärmegradientenbeet kam es in den Schrägfenster-Rhizotronen bei den gebietsfremden *Solanum*-Arten zu einem geringeren Wachstum im Vergleich zum Archaeophyten (*S. nigrum*).

Keimversuche mit Kressesamen unter dem Einfluss von Pflanzenpresssäften der einzelnen *Impatiens*-Arten zeigen unterschiedliche allelopathische Wirkungen. Die fünf untersuchten *Impatiens*-Arten können bezüglich ihrer allelopathischen Wirkung der Pflanzenwirkstoffe wie folgt in aufsteigender Reihenfolge eingeordnet werden: *I. capensis* < *I. balfourii* < *I. noli-tangere* < *I. parviflora* < *I. glandulifera*.

Morphologische und anatomische Untersuchungen ließen Unterschiede im Aerenchymraum der Sprosse bei den fünf *Impatiens*-Arten erkennen. Diese haben wiederum Einfluss auf die interne Sauerstoff-Versorgung der Pflanzen. Messungen mit O₂-Mikro-Optoden zeigen diurnale Schwankungen im Spross-Hohlraum der untersuchten *Impatiens*-Arten, die umso stärker sind, je geringer das stängelinterne Aerenchym-Volumen ist. Große Hohlräume im Spross wirken Hypoxie-Effekten bei Staunässe entgegen, wie am Beispiel von *I. capensis* gezeigt wird.

Auf Untersuchungsflächen im Auwald des Rheins (Urdenbacher Kämpe, Düsseldorf) zeigen sich über einen Zeitraum von drei Jahren hin Schwankungen in der Biomasse-Produktion, bei einer relativ gleich bleibenden Bestandsdichte der beobachteten *Impatiens*-Arten. Die Ergebnisse der Biomasse-Ernte spiegeln die von Jahr zu Jahr unterschiedlichen Bodenwassergehalte auf den untersuchten Beobachtungsflächen wieder. Der „Jahrhundert-Sommer“ 2003 förderte die *Impatiens*-Arten, die trockene Standorte bevorzugen, in ihrem Wachstum. Im feuchten Vorjahr 2002 hingegen wurden die Arten im Wachstum begünstigt, die feuchte, nasse Standorte besiedeln.

Eine, im Prinzip denkbare, Veränderung der edaphischen Gegebenheiten liegt an den Stromtalstandorten des Niederrheins nicht vor, da die Invasions-Gebiete aufgrund ihrer sehr

hohen Nährstoffangebote eutrophe Standorte für alle Pflanzen darstellen. Dennoch scheinen ökosystemare Veränderungen in abiotischen Bereichen durchaus möglich zu sein. Im Auwald kann es zu einer gesteigerten Evapotranspiration kommen, da die gebietsfremden *Impatiens*-Arten um gut ein Drittel mehr transpirieren als die autochthonen *Urtica*-Bestände. Des weitern reichern sich vermutlich Koline (allelopathische Wirkstoffe) aus der Biomassezersetzung der meisten Springkraut-Arten im Boden an. Hierdurch können im Frühjahr die Keimprozesse konkurrierender Arten beeinflusst werden. Durch die vergrößerte Biomasse-Ansammlung und Biomasse-Qualität der *Impatiens*-Bestände kann es langfristig zu Änderungen in der Qualität der Bodenmineralisierung im Auwald kommen – dies zu belegen reichte die Untersuchungszeit nicht aus. Als positiv kann die Steigerung der α -Diversität und der Anstieg des ästhetischen Werts der Auenlandschaft durch die Zunahme der buntblühenden *Impatiens*-Arten gegenüber dem monotonen Brennessel-Dickicht bewertet werden.

Der für das Gebiet meteorologisch belegte Temperaturanstieg um knapp 1°C in den letzten 50 Jahren kann über die thermophilen Eigenschaften der *Solanum*-Arten durchaus zu einer besseren Standort-Etablierung der Neophyten geführt haben und sie auch weiterhin fördern. Auf den locker bewachsenen Kiesbänken des Niederrheins und unter der Störung des Vegetationsschlusses durch Flutereignisse mag dies für die ökologische Stabilität des Habitats bedeutungslos sein. Wenn jedoch den neophytischen *Solanum*-Arten aufgrund der globalen Erwärmung ein verstärktes Eindringen auch in die Ackerwildkrautfluren möglich werden sollte, könnte dies dort zu einem Verunkrautungsproblem von wirtschaftlicher Bedeutung führen.

Bekämpfungsmaßnahmen gegen die Neophyten sind auf der Basis dieser Kenntnisse weder auf den offen Pionierstandorten des Rheins noch in den Wäldern der Weichholzaue von Nöten, da es, wenn überhaupt, nur zu einer lokalen Bedrohung der gegebenen Ökosystem-Relationen kommt. Keiner der in dieser Arbeit untersuchten Neophyten weist schwere human-pathogene Effekte auf, wie sie z.B. der Riesenbärenklau (*Heracleum mantegazzianum*) oder die Beifuß-Ambrosie (*Ambrosia artemisiifolia*) hervorrufen können. Sollte es zu besonderen Problemen (z. B. Erosion an Flussufern, Hybridisierung, Einwanderung auf Äcker usw.) mit den hier untersuchten Neophyten kommen, sollten Maßnahmen gegen diese Pflanzen immer nur auf Grundlage von Einzelfallentscheidungen getroffen werden.

6 Summary

A significant increase of non-native plant species was observed in the floodplain vegetation and at the sand and gravel banks of the lower river Rhine area. The aim of this study is to examine the phenomenon of invasion, with special regard to key parameters of ecophysiology from alien plants (productivity, germination behaviour, water-balance etc.) and the possible interaction between the adventive plants and their new habitats. A naturalisation of alien plants from low latitudes is enhanced by the effects of a possible climate change. Also the increasing use of rivers by men affects their colonisation by invasive species.

For the present study two genera of plants were selected, which are present in Germany with native respectively archaeophytic taxa and furthermore in each case with several alien representatives growing in the riparian forest vegetation and on the riverbanks of the lower river Rhine area. Five species of the genus *Impatiens* (*I. noli-tangere*, *I. parviflora*, *I. glandulifera*, *I. capensis* and *I. balfourii*), which belongs to the family of Balsaminaceae, and three species of the genus *Solanum* (*S. nigrum*, *S. physalifolium* and *S. sarachoides*) which belongs to the family of Solanaceae, have been chosen and experimentally investigated.

The effects of increased temperatures on diaspore germination as well as growth and development of the investigated species were experimentally examined. The non-native *Solanum* species show an increase of germination under raised soil temperatures, as well as an increase of the quantity of berries produced by a plant. Likewise the above- and below-ground biomass development of the alien *Solanum* species increased with raised soil temperatures. The investigated *Solanum* species are less determined on soil-moisture. They tolerate neither too dry nor too wet soils over a long period of time.

By contrast, the development of the different *Impatiens* species is less temperature-dependent. Rather, they need a good water supply of the soil for a successful growth. Two of the investigated taxa (*I. parviflora*, *I. balfourii*) show a good growth behaviour on dry substrates in the experiments, whereas *I. noli-tangere* and *I. capensis* prefer moist and wet soil conditions. According to porometrical gas exchange measurements there both taxa can be specified as shade-tolerant and semi shade-tolerant plants. In fact, they share more or less the same ecological niche. As the result the native “touch-me-not” balsam (*I. noli-tangere*) is strongly affected from the new competition situation, because overlapping of the natural habitat of *I. noli-tangere* with the habitat of the alien *Impatiens*-species can lead to a crowding of this taxa. Root-system examinations in oblique-window rhizotrons, a non destructive way

to investigate root-growth under controlled conditions, showed an intensive root penetration of the soil by the alien *Impatiens* species. Under competition it comes to an increase of root biomass by the indigene balsam, but the alien species dominated in the root growth. The same trend of different performance can be observed with respect to the above-ground biomass production of the investigated *Impatiens* species.

The archaeophyte *S. nigrum* has the strongest above- and below-ground biomass development of the *Solanum* species, followed by the already established alien plant *S. physalifolium* and the still ephemeral alien plant *S. sarachoides*. In contrast to an increased biomass production in temperature-gradient-boxes, under high temperatures, the non-native *Solanum*-species had less growth rates compared to the archaeophyte (*S. nigrum*) in the oblique-window rhizotrons. Germination experiments with cress seeds growing on plant press sap demonstrate different allelopathic effects by the different *Impatiens* species. The five investigated *Impatiens* species can be arranged according to the allelopathic effects of their plant substances in ascending order: *I. capensis* < *I. balfourii* < *I. noli-tangere* < *I. parviflora* < *I. glandulifera*

Morphological and anatomical investigations suggest differences in the aerenchyma of the stems of the five *Impatiens* species. These aerenchyma have influence on the internal oxygen supply of the plants. Measurements with O₂-Micro-Optodes showed diurnal oxygen fluctuations within the stem aerenchyma of the investigated *Impatiens* species. The fluctuation is higher in axes with small stem aerenchyma spaces than in taxa large with shoot cavities. Large cavities counteract hypoxia effects, illustrated particularly with *I. capensis*.

On the sampling plots of the river Rhine riparian forest (Urdenbacher Kämpe, Düsseldorf) variations in the biomass production were quantified over a period of three years. Shoot densities of the *Impatiens* species were quite constant over this time period. Differences of the biomass harvest reflect from year to year the different soil moisture in the observed plots. The “Jahrundert Sommer” 2003 favoured those *Impatiens* species in growth, which prefer dry locations, whereas in the very moist year before (2002) the growth of plants from wet locations was favoured.

A potential change of the edaphic conditions of the river bank habitats was not observed and can probably generally be denied, because the invasion area appeared as an eutrophic site with a very high availability of nutrients for all plants. Nevertheless ecosystem changes with respect to other abiotic parameters cannot be ruled out. Because the *Impatiens* species transpire three times more water than autochthon *Urtica* populations an increase of evapotranspiration can be expected in riparian forests heavily invaded by *Impatiens* species.

Due to the biomass decomposition of the *Impatiens* species, allelopathic substances may accumulate in the soils. Because of this, germination of competing species could be influenced. Through an increased biomass accumulation and the quality of the *Impatiens* biomass also a quality change of the soil mineralization may come up in the long-term in these riparian forests. An increase of α -diversity and aesthetical value of the riparian forest from the colourful flowers of *Impatiens* species, in contrast to the monotone *Urtica* populations, can be assessed as positive effects.

The meteorologically measured increase of temperature in Düsseldorf (ca. 1 °C) in the last fifty years should lead to a better establishment in the region of thermophilous taxa, like the *Solanum* species and will support them in the future. On the sand and gravel banks of the river Rhine, with scattered vegetation and under interference by flooding events, the habitat is principally prone for disturbances. However, if the alien *Solanum* species invade into agricultural farmlands, economical problems can arise, caused by this influence of global-warming.

A management of the alien plants does not seem to be necessary, neither on the open pioneer communities of the river Rhine nor in the riparian forest, because only local threats of the given ecosystem relations could be expected. None of the investigated alien plants in this study shows a massive human pathogenic effect, such as the Giant Hogweed (*Heracleum mantegazzianum*) or the common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*). If with the investigated alien plants special problems occur (e.g. erosion on river banks, hybridisation, invasions in agricultural areas etc.), measures should only be taken based on individual case decisions.

7 Literatur

- ADC LTD. (1994):** Operating manual for Leaf Chamber Analyser type LCA-4. *Hertfordshire*.
- AERTS, R., BOOT, R. G. A., VAN DER AART, P. J. M. (1991):** The relation between above- and belowground biomass allocation patterns and competitive ability. *Oecologia* 87: 551-559.
- AG BODEN (1994):** Bodenkundliche Kartieranleitung. 4. Auflage, 438 S., Hannover.
- AMBERGER, A. (1996):** Pflanzenernährung. 4. Auflage, Ulmer Verlag, 319 S., Stuttgart.
- ANDREWS, M., MAULE, H. G., RAVEN, J. A. & MISTRY, A. (2005):** Extension growth of *Impatiens glandulifera* at low irradiance: Importance of nitrate and potassium accumulation. *Annals of Botany* 95: 641-648.
- ARMSTRONG, J. & ARMSTRONG, W. (1988):** *Phragmites australis* – A preliminary study of soil-oxidizing sites and internal gas transport pathways. *New Phytologist* 108: 373-382.
- ARMSTRONG, W., BRÄNDLE, R. & JACKSON, M. B. (1994):** Mechanisms of flood tolerance in plants. *Acta Botanica Neerlandica* 43: 307-358.
- ARMSTRONG, J. & ARMSTRONG, W. (2005a):** Rice: Sulfide-induced barriers to root radial oxygen loss, Fe²⁺ and water uptake, and lateral root emergence. *Annals of Botany* 96: 625-638.
- ARMSTRONG, W. & ARMSTRONG, J. (2005b):** Stem photosynthesis not presurized ventilation is responsible for light-enhanced oxygen supply to submerged roots of Alder (*Alnus glutinosa*). *Annals of Botany* 96: 591-612.
- BARUCH, Z. & GOLDSTEIN, G. (1999):** Leaf construction cost, nutrient concentration, and net CO₂ assimilation of native and invasive species in Hawaii. *Oecologia* 121: 183-192.

- BASSET, I. J. & MUNRO, D. B. (1985):** The Biology of Canadian Weeds 67. *Solanum ptycanthum* Dun., *S. nigrum* L. and *S. sarachoides* Sendt. *Canadian Journal of Plant Science* 65: 401-414.
- BAUER, H., LARCHER, W. & WALKER, R. B. (1975):** Influence of temperature stress on CO₂-gas exchange. In: J. P. Cooper (ed.): *Photosynthesis and produktivity in different environments, International Biological Programme 3, Cambridge University Press, Cambridge, 557-586.*
- BAUER, M. (1995):** Verbreitung neophytischer Knötericharten an Fließgewässern in Baden-Württemberg. In: Böcker, R., Gebhardt, H., Konold, W. & Schmidt-Fischer, S. (eds.), *Gebietsfremde Pflanzenarten. Auswirkungen auf einheimische Arten, Lebensgemeinschaften und Biotope. Kontrollmöglichkeiten und Management, Landsberg, 105-111.*
- BEERLING, D. J. & PERRINS J. M. (1993):** Biological Flora of the British Isles: *Impatiens glandulifera* ROYLE. *Journal of Ecology* 81: 367-382.
- BELCHER, J. W., KEDDY, P. A. & TWOLAN-STRUTT, L. (1995):** Root and shoot competition intensity along a soil depth gradient. *Journal of Ecology* 83: 673-682.
- BERENDSE, F. (1981):** Competition between plant populations with different rooting depths. II. Pot Experiments. *Oecologia* 48: 334-341.
- BERENDSE, F. (1982):** Competition between plant populations with different rooting depths. III. Field Experiments. *Oecologia* 53: 50-55.
- BERRY, J. A. (1975):** Adaptation of photosynthetic processes to stress. *Science* 188: 644-650.
- BERRY, J. A. & BJÖRKMAN, O. (1980):** Photosynthetic response an adaptation to temperature in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology* 31: 491-543.
- BERTIN, C., YANG, X. & WESTON, L. A. (2003):** The role of root exudates and allelochemicals in the rhizosphere. *Plant and Soil* 256: 67-83.

- BFN (2004):** Daten zur Natur 2004. *Bundesamt für Naturschutz (BfN) (Hrsg.). 474 S., Bonn.*
- BFN (2005):** Gebietsfremde Arten; Positionspapier des Bundesamtes für Naturschutz. *BfN-Skripten 128, 30 S..*
- BJÖRKMAN, O., BADGER, M. R. & ARMOND, P. A. (1980):** Response and adaptation of photosynthesis to high temperatures. *In: Turner, N. C. & Kramer, P. J. (eds.) Adaptation of plants to water and high temperature stress, Wiley, Sussex: 233-249.*
- BJÖRKMAN, O. (1981):** Responses to different quantum flux densities. *In: Lange, O. L., Nobel P. S., Osmond, C. B. & Ziegler, H. (eds.): Encyclopedia of Plant Physiology. Vol. 12A, Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 57-107.*
- BIMOVA, K., MANDAK, B. & KASPAROVA, I. (2004):** How does *Reynoutria* invasion fit the various theories of invasibility? *Journal of Vegetation Science 15: 495-504.*
- BITHELL, S. L., MCKENZIE, B. A., BOURDOT, G. W., HILL, G. D. & WRATTEN, S. D. (2002):** Germination requirements of laboratory stored seeds of *Solanum nigrum* and *S. physalifolium*. *New Zealand Plant Protection 55: 222-227.*
- BLEEKER, W. (2003):** Hybridization and *Rorippa austriaca* (Brassicaceae) invasion in Germany. *Molecular Ecology 12: 1831-1841.*
- BLEEKER, W. & MATTHIES, A. (2005):** Hybrid zones between invasive *Rorippa austriaca* and native *R. sylvestris* (Brassicaceae) in Germany: ploidy levels and patterns of fitness in the field. *Heredity 94: 664–670.*
- BLOM, C. W. P. M. & VOESENEK, L. A. C. J. (1996):** Flooding: the survival strategies of plants. *Trends in Ecology and Evolution 11, 290-295.*
- BLOBFELD, S. (2005):** Interne Sauerstoffversorgung in *Juncus effusus* L.. *Geobotanische Kolloquien 19: 69-76.*

BOND, W. & TURNER, R. (2005): The biology and non-chemical control of Black Nightshade (*Solanum nigrum* L.). HDRA, Ryton Organic Gardens, Coventry, CV8, 3LG, UK, (www.organicweeds.org.uk).

BÖHM, B. A. & TOWERS, G. H. N. (1962): A study of phenolic compounds in *Impatiens*. *Canadian Journal of Botany* 40: 677-683.

BÖHM, W. (1997): Biographisches Handbuch zur Geschichte des Pflanzenbaus. Saur, 398 S., München.

BRÄNDLE, R. (1996): Überflutung und Sauerstoffmangel. In: Brunold, C., Riegersegger, A. & Brändle, R. (ed.): *Stress bei Pflanzen*. Paul Haupt Verlag, Bern, Stuttgart, Wien, 133-149.

BUNCE, J. A. (2000a): Acclimation of photosynthesis to temperature in eight cool and warm climate herbaceous C₃ species: Temperature dependence of parameters of a biochemical photosynthesis model. *Photosynthesis Research* 63: 59-67.

CAHILL, J. F. JR. (2002): Interaction between root and shoot competition vary among species. *Oikos* 99: 101-112.

CALLAWAY, R. M. & ASCHEHOUG, E. T. (2000): Invasive plants versus their new and old neighbors: a mechanism for exotic invasion. *Science* 290: 521-523.

CALLAWAY, R. M., RIDENOUR, W. M., LABOSKI, T., WEIR, T. & VIVANCO J. M. (2005): Natural selection for resistance to the allelopathic effects of invasive plants. *Journal of Ecology* 93: 576-583.

CARR, S. M., SEIFERT, M., DELBAERE, B. & JAFFE, M. J. (1995): Pith autolysis in herbaceous dicotyledonous plants. A physiological ecological study of pith autolysis under native conditions with special attention to the wild plant *Impatiens capensis* Meerb.. *Annals of Botany* 76: 177-189.

- CHAPELLE, J. P. (1974):** 2-Methoxy-1,4-naphthoquinone in *Impatiens glandulifera* and related species. *Phytochemistry* 13: 662.
- CHAPIN III, F. S., ZAVALETA, E. S., EVINER, V. T., NAYLOR, R. L., VITOUSEK, P. M., REYNOLDS, H. L., HOOPER, D. U., LAVOREL, S., SALA, O. E., HOBBI, S. E., MACK, M. C. & DIAZ, S. (2000):** Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405: 234-242.
- CHAPIN III, F. S., WALKER, B. H., HOBBS, R. J., HOOPER, D. U., LAWTON, J. H., SALA, O. E. & TILMAN, D. (1997):** Biotic control over the functioning of ecosystems. *Science* 277: 500-504.
- CHITTKA, L. & SCHÜRKENS, S. (2001):** Successful invasion of a floral market – an exotic Asian plant has moved in on Europe’s river banks by bribing pollinators. *Nature*, 411: 653.
- CHORIANOPOPOULOU, S. N., BOURANIS, D. L. & DROSSOPOULOS, J. B. (2001):** Oxygen transport by *Apium nodiflorum*. *Journal of Plant Physiology* 158: 905-913.
- CIGIĆ, P., NIKOLIĆ, T., PLAZIBAT, M., HRŠAK, V. & JELASKA, S. D. (2003):** The distribution of the genus *Impatiens* L. (Balsaminaceae) in Medvednica Nature Park, Croatia. *Natura Croatica*, Vol. 12:, 19-29.
- COLMER, T. D. (2003a):** Long-distance transport in plants: a perspective on internal aeration and radial oxygen loss from roots. *Plant, Cell and Environment* 26: 17-36.
- COLMER, T. D. (2003b):** Aerenchyma and an inducible barrier to radial oxygen loss facilitate root aeration upland, paddy and deep-water rice (*Oryza sativa* L.). *Annals of Botany* 91: 301-309.
- COOMBE, D. E. (1956):** Biological Flora of the British Isles: *Impatiens parviflora* DC.. *Journal of Ecology* 44: 701-713.

- COWAN, I. R. & FARQUHAR, G. D. (1977):** Stomatal function in relation to leaf metabolism and environment. *Symposium of the Society for Experimental Biology* 31: 471-505.
- CROOKS, J. A. (2002):** Characterizing ecosystem-level consequences of biological invasions: the role of ecosystem engineers. *Oikos* 97: 153-166.
- DAUMANN, E. (1967):** Zur Bestäubungs- und Verbreitungsökologie dreier *Impatiens*-Arten. *Preslia* 39: 43-58.
- DAVIS, M. A. & THOMPSON, K. (2000):** Eight ways to be a colonizer; Two ways to be an invader: a proposed nomenclature scheme for invasion ecology. *Bulletin of the Ecological Society of America* 81: 226-230.
- DAWSON, F. H. & HOLLAND, D. (1999):** The distribution in bankside habitats of three alien invasive plants in the U.K. in relation to the development of control strategies. *Hydrobiologia* 415: 193-201.
- DE GROOT, C. C., MARCELIS, L. F. M., VAN DEN BOOGAARD, R. & LAMBERS, H. (2001):** Growth and dry-mass partitioning in tomato as affected by phosphorus nutrition and light. *Plant, Cell and Environment* 24: 1309-1317.
- DEL MONTE, J. P., TARQUIS, A. M. (1997):** The role of temperature in seed germination of two species of the *Solanum nigrum* complex. *Journal of Experimental Botany, Vol 48 (317):* 2087-2093.
- DEMUTH, S. (1993):** *Impatiens glandulifera* Royle 1834. *Die Farn- und Blütenpflanzen Baden- Württembergs, Vol. 4 (ed. Sebald, O., Seybold, S. & Philippi, G.), S. 201-204. Ulmer Verlag, Stuttgart.*
- DERICKS, G. (2005a):** Ökophysiologische und standörtliche Einnischung neophytenreicher Gattungen der Rheinaue. In: Korn, H. & Feit, U. (Hrsg.) *Treffpunkt Biologische Vielfalt V, Bundesamt f. Naturschutz, Bonn-Bad Godesberg, 33-39.*

- DERICKS, G. (2005b):** Temperaturabhängige standörtliche Einnischung neophytischer und indigener *Solanum*-Arten am Niederrhein. *Geobotanische Kolloquien 19*: 49-54.
- DJURDJEVIC, L., DINIC, A., PAVLOVIC, P. MITROVIC, M. KARADZIC, B & TESEVIC, V. (2004):** Allelopathic potential of *Allium ursium* L.. *Biochemical Systematics and Ecology 32*: 533-544.
- DONOHUE, K., PYLE, E. H., MESSIQUA, D., HESCHEL, M. S. & SCHMITT, J. (2001):** Adaptive divergence in plasticity in natural populations of *Impatiens capensis* and its consequences for performance in novel habitats. *Evolution 55*: 692-702.
- DREW, M. C., HE, C.-J. & MORGAN, P. W. (2000):** Programmed cell death and aerenchyma formation in roots. *Trends in Plant Science 5*: 123-127.
- DREW, M. C. (1992):** Soil aeration and plant root metabolism. *Soil Science 154*: 259-268.
- DUGAS, W. A. (1990):** Comparative measurement of stem flow and transpiration in cotton. *Theoretical and Applied Climatology 42*: 215-221.
- DUKES, J. S. & MOONEY, H. A. (1999):** Does global change increase the success of biological invaders? *Trends in Ecology and Evolution 14*: 135-139.
- EDMONDS, J. M. (1986):** Biosystematics of *Solanum sarachoides* Senthn. and *Solanum physalifolium* Rusby (*S. nitidibaccatum* Bitter). *Botanical Journal of the Linnean Society 92*: 1-38.
- EDMONDS, J. M. & CHWEYA, J. A. (1997):** Black nightshades – *Solanum nigrum* L. and related species. *IPGRI Institute of Plant Genetics and Crop Plant Research, 115 S. (CAB ABSTRACTS; CAB International)*.
- ELEMANS, M. (2004):** Light, nutrient and the growth of herbaceous forest species. *Acta Oecologica 26*: 197-202.

- ELIAS, C. O. & CAUSTON, D. R. (1975):** Temperature and the growth of *Impatiens parviflora*. *New Phytologist* 75: 495-505.
- ELLENBERG, H. (1953):** Physiologisches und ökologisches Verhalten derselben Pflanzenarten. *Mitteilungen der deutschen botanischen Gesellschaft* 65: 350-361.
- ELLENBERG, H., WEBER H. E., DÜLL R., WIRTH V., WERNER W. & PAULIBEN D. (1992):** Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. 2. Auflage, *Scripta Geobotanica Band 18: 1-258*.
- EVANS, G. C. & HUGHES, A. P. (1961):** Plant growth and the aerial environment. I. Effect of artificial shading on *Impatiens parviflora*. *New Phytologist* 60: 150-180.
- EVERARD, J. D. & DREW, M. C. (1989):** Mechanisms controlling changes in watermovement through the roots of *Helianthus annuus* L. during continuous exposure to oxygen deficiency. *Journal of Experimental Botany* 40, 95-104.
- FREY, W. & LÖSCH, R. (1998):** Lehrbuch der Geobotanik, Pflanzen und Vegetation in Raum und Zeit. *Gustav Fischer Verlag, 436 S. Stuttgart, Jena, Lübeck, Ulm*.
- FREY, W. & LÖSCH, R. (2004):** Lehrbuch der Geobotanik, Pflanzen und Vegetation in Raum und Zeit. 2. Auflage, *Elsevier GmbH, 528 S., München*.
- GAUHL, E. (1976):** Photoynthetic response to varying light intensity in ecotypes of *Solanum dulcamara* L. from shades and exposed habitats. *Oecologica* 22: 275-286.
- GALLARDO, A., PARAMA, R. & COVELO, F. (2005):** Soil ammonium vs. nitrate spatial pattern in six plant communities: simulated effect on plant populations. *Plant and Soil* 277: 207-219.
- GROSSE, W. & FRICK H.-J., (1999):** Gas transfer in wetland plants controlled by Graham's law of diffusion. *Hydrobiologia* 415: 55-58.

- HAEUPLER, H., JAGEL, A. & SCHUMACHER, W. (2003):** Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen in Nordrhein-Westfalen. Hrsg.: *Landesanstalt für Ökologie, Bodenordnung und Forsten NRW*, 616 S., Recklinghausen.
- HAGER, H. A. (2004):** Competitive effect versus competitive response of invasive and native wetland plant species. *Oecologia* 139: 140-149.
- HARDEGREE, S. P. & EMMERICH, W. E. (1990):** Effect of Polyethylene Glycol exclusion on the water potential of solution-saturated filter paper. *Plant Physiology* 92: 462-466.
- HARLEY, J. L. & HARLEY, E. L. (1987):** A check-list of mycorrhiza in British flora. *New Phytologist* 105: 1-102.
- HARTMANN, E. (1995):** Neophyten – Biologie, Verbreitung und Kontrolle ausgewählter Arten. *Landsberg*, 302 S., (Ecomed).
- HATCHER, P. E. (2003):** *Impatiens noli-tangere* L.. *Journal of Ecology* 91: 147-167.
- HATCHER, P. E., WILKINSON, M. J., ALBANI, M. C. & HEBBERN C. A. (2004):** Conserving marginal populations of the food plant (*I. noli-tangere*) of an endangered moth (*Eustroma reticulatum*) in a changing climate. *Biological Conservation* 116: 305-317.
- HE, J. B., BÖGEMANN, G. M., VAN DE STEEG, H. M., RIJDERS, J. G. H. M., VOESENEK, L. A. C., J. & BLOM, C. W. P. M. (1999):** Survival tactics of *Ranunculus* species in river floodplains. *Oecologia* 118: 1-8.
- HEATH, J. (1983):** The insects of the Yellow Balsam, *Impatiens noli-tangere*. *Proceedings and Transactions of the British Entomological & Natural History Society* 16: 125-131.
- HEGER, T. (2001):** Biologische Invasionen: Inwiefern sind Vorhersagen problematisch? In: Korn, H. & Feit, U. (Hrsg.) *Treffpunkt Biologische Vielfalt*, Bundesamt f. Naturschutz, Bonn-Bad Godesberg, 165-170.

- HEGI, G. (1975):** Illustrierte Flora von Mitteleuropa. *Band V., Verlag Paul Parey, 740 S., Berlin.*
- HERWITZ, S. R., LEVIA, D. F. JR. & EWE, S. M. L. (2004):** Transpiration rates of the understory annual *Impatiens capensis* (Balsaminaceae) in response to the autumnal changes in canopy leaf area. *Flora 199: 524-530.*
- HESCHEL, M. S. & HAUSMANN, N. J. (2001):** Population differentiation for abscisic acid sensitivity in response to drought in *Impatiens capensis* (Balsaminaceae). *International Journal of Plant Sciences 162:1253-1260.*
- HESCHEL, M. S., DONOHUE, K., HAUSMANN, N. J. & SCHMITT J. (2002):** Population differentiation and natural selection for water-use efficiency in *Impatiens capensis* (Balsaminaceae). *International Journal of Plant Sciences 163: 907-912.*
- HESCHEL, M. S., RIGINOS, C. (2005):** Mechanisms of selection for drought stress tolerance and avoidance in *Impatiens capensis* (Balsaminaceae). *American Journal of Botany 92: 37-44.*
- HESS, H. E., LANDHOLT, E. & HIRZEL, R. (1976):** Bestimmungsschlüssel zur Flora der Schweiz. *1. Aufl., Birkhäuser Verlag, 657 S., Basel, Stuttgart.*
- HEWITT, G. M. (2004):** A climate for colonization. *Heredity 92: 1-2.*
- HIERRO, J. L., CALLAWAY, R. M. (2003):** Allelopathy and exotic plant invasion. *Plant and Soil 256: 29-39.*
- HOOD, W. G. & NAIMAN, R. J. (2000):** Vulnerability of riparian zones to invasion by exotic vascular plants. *Plant Ecology 148: 105-114.*
- 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 Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). Univ. Press, 944 S., Cambridge.*

- HULTÉN, E. (1971):** The circumpolar plants II. Dicotyledons. *Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar*, 13, 1-463.
- ILIJANIĆ, LJ., MARKOVIĆ, LJ., STANČIĆ, Z. (1994):** *Impatiens balfourii* Hooker fil. in Kroatien. *Acta Bot. Croat.* 53: 115-119.
- INDERJIT & WEINER, J. (2001):** Plant allelochemical interference or soil chemical ecology? *Perspective in Plant Ecology, Evolution and Systematics Vol. 4: 3-12.*
- IUCN. THE WORLD CONSERVATION UNION (2000):** IUCN Guidelines for the prevention of biodiversity loss due to biological invasions. *IUCN Council (www.iucn.org)*
- JÄGER, E. J. & WERNER, K. (HRSG.) (2002):** Rothmaler – Exkursionsflora von Deutschland, Bd. 4., *Spektrum Verlag*, 980 S., Heidelberg.
- JOURET, M. F. (1976):** Écologie de la dormance séminale et de la germination chez diverses espèces du genre *Impatiens* L.. *Bulletin du Société Royale de Botanique de Belgique* 109: 213-225.
- JOURET, M. F. (1977):** Relation entre la dormance séminale et la chorologie de diverses espèces du genre *Impatiens* L.. *Bulletin du Société Royale de Botanique de Belgique* 110: 119-128.
- JUSTIN, S. H. F. W. & ARMSTRONG, W. (1987):** The anatomical characteristic of roots and plants response to soil flooding. *New Phytologist* 106: 465-495.
- KASPEREK, G. (2004):** Fluctuations in numbers of neophytes, especially *Impatiens glandulifera*, in permanent plots in a west German floodplain during 13 years. In: Kühn, I. & Klotz, S. (Eds.): *Biological Invasions: Challenges for Science. NEOBIOTA* 3: 27-37.
- KERCHER, S. M. & ZELDER, J. B. (2004):** Flood tolerance in wetland angiosperms: a comparison of invasive and noninvasive species. *Aquatic Botany* 80, 89-102.

- KIRK, G. (2004):** The biogeochemistry of submerged soils. *John Wiley & Sons, Ltd, S. 291*, Chichester, UK.
- KNEBEL, I. (1999):** *Impatiens capensis* MEERB. in der Urdenbacher Kämpe – Erster Nachweis dieses Springkrautes in NRW ? *Floristische Rundbriefe 32: 123-125*.
- KOENIES, H. & GLAVEC, V. (1979):** Über die Konkurrenzfähigkeit des Indischen Springkrauts (*Impatiens glandulifera*) an Fuldaufer bei Kassel. *Philippa 44: 47-59*.
- KOWARIK, I. (2003):** Biologische Invasionen – Neophyten und Neozoen in Mitteleuropa. *Ulmer Verlag, 380 S., Stuttgart*.
- KOWARIK, I. (2005):** Biologische Invasionen als Ursache von Floren- und Vegetationsveränderungen in Deutschland. *Berichte der Reinhold-Tüxen-Gesellschaft 17: 7-19*.
- KREMER, B. (2003):** Der Gaswechsel einheimischer und neophytischer *Impatiens*-Arten. *Examensarbeit, 110 S., Universität Düsseldorf*.
- KRIEBITZSCH, W.-U. (1992a):** Der CO₂- und H₂O-Gasaustausch von Pflanzen in der Krautschicht eines Kalkbuchenwaldes in Abhängigkeit von Standortfaktoren. I. Lichtabhängigkeit der Photosynthese im Jahresgang. *Flora 186: 67-85*.
- KRIEBITZSCH, W.-U. (1992b):** Der CO₂- und H₂O-Gasaustausch von Pflanzen in der Krautschicht eines Kalkbuchenwaldes in Abhängigkeit von Standortfaktoren. II. Einfluss von Temperatur und Luftfeuchte. *Flora 186: 87-103*.
- KRIEBITZSCH, W.-U. (1992c):** Der CO₂- und H₂O-Gasaustausch von Pflanzen in der Krautschicht eines Kalkbuchenwaldes in Abhängigkeit von Standortfaktoren. III. CO₂-bilanzen und Netto-Primärproduktion. *Flora 187: 135-158*.
- KUTSCHERA, L. (1960):** Wurzelatlas mitteleuropäischer Ackerunkräuter und Kulturpflanzen. *DLG-Verlags-GmbH, 574 S., Frankfurt am Main*.

- KUTSCHERA, L. & LICHTENEGGER, E. (1992):** Wurzelatlas mitteleuropäischer Grünlandpflanzen. *Band II / Teil 1, Gustav Fischer Verlag, 851 S., Stuttgart, Jena, New York.*
- LAAN, P., BERREVOETS, M. J., LYTHER, S., ARMSTRONG, W. & BLOM, C. W. P. M. (1989):** Root morphology and aerenchyma formation as indicators of the flood-tolerance of *Rumex* species. *Journal of Ecology* 77, 693-703.
- LAAN, P., TOSSERAMS, M., BLOM, C. W. P. M. & VEEN, B. W. (1990):** Internal oxygen transport in *Rumex* species and its significance for respiration under hypoxic conditions. *Plant and Soil* 122, 39-46.
- LAAN, P., CLEMENT, J. M. A. M. & BLOM, C. W. P. M. (1991a):** Growth and development of *Rumex* roots as affected by hypoxic and anoxic conditions. *Plant and Soil* 136, 145-151.
- LAAN, P., TOSSERAMS, M., HUYS, P. & BIENFAIT, H. F. (1991b):** Oxygen uptake by roots of *Rumex* species at different temperatures: the relative importance of diffusive resistance and enzyme kinetics. *Plant, Cell and Environment* 14, 235-240.
- LAFFRAY, D. & LOUGUET, P. (1990):** Stomatal responses and drought resistance. *Bulletin Société botanique de France* 137: 47-60.
- LANGE, O. L. & KANZOW, H. (1965):** Wachstumshemmung an höheren Pflanzen durch abgetötete Blätter und Zwiebeln von *Allium ursinum*. *Flora* 156, 94-101.
- LANGE, O. L., LÖSCH, R., SCHULZE, E. D. & KAPPEN, L. (1971):** Responses of stomata to change in humidity. *Planta* 100: 76-86.
- LARCHER, W. (2001):** Ökophysiologie der Pflanzen. *Ulmer Verlag, 408 S., Stuttgart.*
- LESLIE, A. C. (1978):** The occurrence of *Solanum nigrum* L. x *S. sarachoides* Sendtn. in Britain. *Watsonia* 12: 29-32.

- LIEBENOW, H. & LIEBENOW, K. (1984):** Giftpflanzen. 2. Auflage, Gustav Fischer Verlag, 248 S., Jena.
- LIVELY, C. M., JOHNSON, S. G., DELPH, L. F. & CLAY, K. (1995):** Thinning reduces the effect of rust infection on Jewelweed (*Impatiens capensis*). *Ecology* 76: 1859-1862.
- LOAICIGA, H. A., VALDES, J. B., VOGEL, R. GARVEY, J. & SCHWARZ, H. (1996):** Global warming and the hydrologic cycle. *Journal of Hydrology* 174: 83-127.
- LOBSTEIN, A., BRENNE, X., FEIST, E., METZ, N., WENIGER, B. & ANTON, R. (2001):** Quantitative determination of naphthoquinones of *Impatiens* species. *Phytochemical Analysis* 12: 202-205.
- LÖSCH, R. (2001):** Wasserhaushalt der Pflanzen. *Quelle & Meyer Verlag (UTB)*, S. 595, Wiebelsheim.
- 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) – Berlin (BMBF)*. – *Status report 2001: 20-21*.
- LU, P., WOO, K.-C. & LIU, Z.-T. (2002):** Estimation of whole-plant transpiration of bananas using sap flow measurements. *Journal of Experimental Botany* 53: 1771-1779.
- LUDWIG, W. (1994):** *Impatiens capensis* MEERB. in Hessen – ein erster Bericht. *Hess. Florist. Br., Darmstadt* 43: 14-15.
- MABBERLY, D. J. (1987):** The Plant Book. *Cambridge University Press*, S. 706, New York.
- MALIAKAL, S. K., MACDONNELL, K., DUDLEY, S. A. & SCHMITT, J. (1999):** Effects of red to far-red ratio and plant density on biomass allocation and gas exchange in *Impatiens capensis*. *International Journal of Plant Sciences* 160: 723-733.

- MANNING, S. J. & BARBOUR, M. G. (1988):** Root systems, spatial patterns, and competition for soil moisture between two desert subshrubs. *American Journal of Botany* 75: 885-893.
- MEISCHNER, V. & SCHRÖDER, P. (1990):** Sauerstoffzufuhr zu den Wurzeln von Pflanzen aus Feuchtgebieten. *Phyton* 36, 37-45.
- MICHEL, B. E. & KAUFMANN, M. R. (1973):** The osmotic potential of Polyethylene Glycol 6000. *Plant Physiology* 51: 914-916.
- MIDDELKOOP, H., DAAMEN, K., GELLENS, D., GRABS, W., KWADIJK, J. C. J., LANG, H., PARMET, B. W. A. H., SCHÄDLER, B., SCHULLA, J. & WILKE, K. (2001):** Impact of climate change on hydrological regimes and water resources management in the Rhine basin. *Climatic Change* 49: 105-128.
- MILBURN, J. A. & MCCLAUGHLIN, M. E. (1974):** Studies of cavitations in isolated vascular bundles and whole leaves of *Plantago major* L.. *New Phytologist* 73: 861-871.
- MONK, L. S., CRAWFORD, R. M. M. & BRÄNDLE, R. (1984):** Fermentation rates and ethanol accumulation in relation to flooding tolerance in rhizomes of monocotyledonous species. *Journal of experimental Botany* 35: 738-745.
- MOONEY, H. A. (1972):** The carbon balance of plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 3: 315-346.
- MOORE, D. E. (1968):** *Impatiens*. In Tutin et al. / *Flora Europaea*, Vol. 2, Cambridge University Press, Cambridge, 240-241.
- NILSEN, E. T. & ORCUTT, D. M. (1996):** The physiology of plants under stress. *Wiley*, 696 S., New York.

- NOZZOLILLO, C. & THIE I. (1983):** Aspects of germination of *Impatiens capensis* Meerb., formae *capensis* and *immaculata*, and *I. pallida* Nutt.. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 110: 335-344.
- OBERDORFER, E. (1994):** Pflanzensoziologische Exkursionsflora. *Eugen Ulmer Verlag*, 1050 S., Stuttgart.
- ÖQUIST, G. (1982):** Effects of low temperature on photosynthesis. *Plant, Cell and Environment* 6: 281-300.
- ORNDUFF, R. (1967):** Hybridization and regional variation in Pacific Northwestern *Impatiens* (Balsaminaceae). *Brittonia* 19: 122-128.
- OWENS, M. K. (1996):** The role of leaf and canopy-level gas exchange in the replacement of *Quercus virginiana* (Fagaceae) by *Juniperus ashei* (Cupressaceae) in semiarid savannas. *American Journal of Botany* 83: 617-623.
- PANICHAYUPAKARANANT, P (2001):** Naphthoquinone Formation in *Impatiens balsamina* cell cultures. *Pharmaceutical Biology* 39:1-4.
- PASTENES, C. & HORTON, P. (1996a):** Effect of high temperature on photosynthesis in beans. Oxygen evolution and chlorophyll fluorescence. *Plant Physiology* 112: 1245-1251.
- PASTENES, C. & HORTON, P. (1996b):** Effect of high temperature on photosynthesis in beans.-II. CO₂ assimilation and metabolite contents. *Plant Physiology* 112: 1253-1260.
- PATTISON, R. R., GOLDSTEIN, G. & ARES A. (1998):** Growth, biomass allocation and photosynthesis of invasive and native Hawaiian rainforest species. *Oecologia* 117: 449-459.
- PEACE, W. J. H. & GRUBB, P. J. (1982):** Interaction of light and mineral nutrient supply in the growth of *Impatiens parviflora*. *New Phytologist* 90: 127-150.

- PERRINS, J., WILLIAMSON, M. & FITTER, A. (1992):** Do annual weeds have predictable characters? *Acta Oecologica* 13: 517-533.
- PERRINS, J., FITTER, A. & WILLIAMSON, M. (1993):** Population biology and rates of invasion of three introduced *Impatiens* species in the British Isles. *Journal of Biogeography* 20: 33-44.
- PETERSON, R.T. & MCKENNY, M. (1968):** A field guide to wildflowers. North-eastern and north-central North America. *Houghton Mifflin company, 420 S., Boston.*
- PIMENTEL, D., LACH, L., ZUNIGA, R. & MORRISON, D. (2000):** Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States. *BioScience* 50: 53-64.
- PISEK, A., LARCHER, W., MOSER W. & PACK, I. (1969):** Kardinale Temperaturbereiche der Photosynthese und Grenztemperaturen des Lebens der Blätter verschiedener Spermatophyten. III. Temperaturabhängigkeit und optimaler Temperaturbereich der Netto-Photosynthese. *Flora* 158: 608-630.
- PRATI, D. & BOSSDORF, O. (2004):** Allelopathic inhibition of germination by *Alliaria petiolata* (Brassicaceae). *American Journal of Botany* 91: 285-288.
- PROWSE, A. J. & GOODRIDGE, F. (2003):** Experimental invasion of woodland by the alien *Impatiens glandulifera*: the role of slug herbivory. In: Child, L. E., Brock, J. H., Prach, K. & Pysek, P. M. (eds.), *Plant Invasion: Ecological Threats and Management Solutions*, Backhuys Publishers, Leiden, 301-311.
- PUTH, L., M. & POST, D., M. (2005):** Studying invasion: have we missed the boat? *Ecology Letters*, Vol. 8: 715-721.
- PYSEK, P. & PRACH, K. (1993):** Plant invasions and role of riparian habitats: a comparison of four species alien to central Europe. *Journal of Biogeography* 20: 413-420.

- PYSEK, P. & PRACH, K. (1994):** How important are rivers for supporting plant invasions? In: *de Waal, L. C., Child, L. E., Wade, P. M. & Brock, J. H. (eds.), Ecology and management of invasive riverside plants, Wiley & Sons Ltd, New York, 19-26.*
- PYSEK, P. & PRACH, K. (1995):** Invasion dynamics of *Impatiens glandulifera* – A century of spreading reconstructed. *Biological Conservation* 74: 41-48.
- PYSEK, P., BROCK, J. H., BIMOVA, K., MANDAK, B., JAROSIK, V., KOUKOLIKOVA, J. P. & STEPANEK, J. (2003):** Vegetative regeneration in invasive *Reynoutria* (Polygonaceae) taxa: The determinant of invasibility at the genotype level. *American Journal of Botany* 90: 1487-1495.
- RICO, J. M. & FERNÁNDEZ, C. (1990):** Ecology of *Sargassum muticum* on the North Coast of Spain. II. Physiological differences between *Sargassum muticum* and *Cystoseira nodicaulis*. *Botanica Marina* 33: 423-428.
- ROTH, L., DAUDERER, M. & KORMANN, K. (1994):** Giftpflanzen – Pflanzengifte: Giftpflanzen von A-Z Notfallhilfe. 4. Auflage, *Ecomed, 1090 S., Landsberg/Lech.*
- SAKURATANI, T. (1984):** Improvement of the probe for measuring water flow rate in intact plants with the stem heat balance method. *Journal of Agricultural Meteorology* 40: 273-277.
- SANDLUND, O. T., SCHEI, P. J. & VIKEN, A. (1999):** Invasive species and biodiversity management. *Kluwer, 431 S., Dordrecht.*
- SCHÄFER, C. & SCHMID, V. (1993):** Pflanzen im Lichtstreß. *Biologie in unserer Zeit* 1: 55-62.
- SCHEFFER, F. & SCHACHTSCHABEL, P. (2002):** Lehrbuch der Bodenkunde. 15. Auflage, *Spektrum Verlag, 593 S., Heidelberg, Berlin.*

- SCHIERENBECK, K. A. & MARSHALL, J. D. (1993):** Seasonal and diurnal patterns of photosynthetic gas exchange for *Lonicera sempervirens* and *L. japonica* (Caprifoliaceae). *American Journal of Botany* 80: 1292-1299.
- SCHLICHTING, E., BLUME, H. P. & STAHR, K. (1995):** Bodenkundliches Praktikum. 2. Auflage, Blackwell Wissenschafts-Verlag, 295 S., Berlin, Wien.
- SCHÖNWIESE, CH., D. (2004):** Globaler und regionaler Klimawandel – Indizien der Vergangenheit, Modelle der Zukunft. *Forum Geoökl.* 15: 25-29.
- SCHMITT, J. (1993):** Reaction norms of morphological and life-history traits to light availability in *Impatiens capensis*. *Evolution* 47: 1654-1668.
- SCHMITZ, G. (1995):** Neophyten und Fauna – Ein Vergleich neophytischer und indigener *Impatiens*-Arten. In: *Gebietsfremde Pflanzenarten*, Böcker, R. Gebhardt, H., Konold, W. & Schmidt-Fischer, S (eds.), *Ecomed, Landsberg*, 195-204.
- SCHMITZ, U. (2002):** Untersuchungen zum Vorkommen und zur Ökologie neophytischer Amaranthaceae und Chenopodiaceae in der Ufervegetation des Niederrheins. *Dissertationes Botanicae* 364, Cramer, 140 S., Berlin, Stuttgart.
- SCHMITZ, U. (2003):** *Impatiens capensis* MEERB. am unteren Niederrhein – weitere Ausbreitung und standörtliche Einnischung des Orangeblütigen Springkrautes. *Flor. Rundbr. Bochum* 37: 31-36.
- SCHMITZ, U. (2004):** Frost resistance of tomato seeds and the degree of naturalisation of *Lycopersicon esculentum* Mill. in Central Europe. *Flora* 199: 476-480.
- SCHMITZ, U. & LÖSCH, R. (2005):** Neophyten und C₄-Pflanzen in der Auevegetation des Niederrheins. *Descheniana* 158: 55-77.
- SCHOPFER, P. & BRENNICKE, A. (2006):** Pflanzenphysiologie. 6. Auflage, Elsevier - Spektrum Akademischer Verlag, 700 S., München.

- SCHRÖDER, F. G. (2000):** Lehrbuch der Pflanzengeographie. *Quelle & Meyer*, 457 S., Wiesbaden.
- SCHULZ, K. E., SMITH, M. & WU, Y. (1993):** Gas exchange of *Impatiens pallida* Nutt. (Balsaminaceae) in relation to wilting under high light. *American Journal of Botany* 80: 361-368.
- SCHULZE, E. D., BECK, E. & MÜLLER-HOHENSTEIN, K. (2002):** Pflanzenökologie. *Spektrum Verlag*, 846 S. Heidelberg.
- SEBALD, O., SEYBOLD, S. PHILIPPI, G. & WÖRZ, A. (HRSG.) (1996):** Die Farn- und Blütenpflanzen Baden-Württembergs. *Band 5: Buddlejaceae bis Caprifoliaceae*, Ulmer Verlag, 539 S., Stuttgart.
- SENOCK, R. S. & HAM, J. M. (1995):** Measurements of water use by prairie grasses with heat balance sap flow gauges. *Journal of Range Management* 4: 150-158.
- SHARIFI, M. R. (1983):** The effect of water and nitrogen supply on the competition between three perennial meadow grasses. *Acta Oecologica* 18: 71-82.
- SHARMA G. P., SINGH, J. S. & RAGHUBANSHI, A. S. (2005):** Plant invasions: Emerging trends and future implications. *Current Science* 88: 726-734.
- SHIBU, J. & GILLESPIE, A. R. (1998):** Allelopathy in black walnut (*Juglans nigra* L.) alley cropping. I. Spatio-temporal variation in soil juglone in a black walnut-corn (*Zea mays* L.) alley cropping system in the midwestern USA. *Plant and Soil* 203: 191-197.
- SHIRAISHI, S., WATANABE, I. KUNO, K. & FUJI, Y. (2005):** Evaluation of the allelopathic activity of five Oxalidaceae cover plants and the demonstration of potent weed suppression by *Oxalis* species. *Weed Biology and Management* 5: 128-136.
- SIMBERLOFF, D. (2000):** Global climate change and introduced species in the United States forests. *Science of the total environment* 262: 253-261.

- SMITH, D. M. & ALLEN, S. J. (1996):** Measurement of sap flow in plant stems. *Journal of Botany* 47: 1833-1844.
- SONG, Y, YUAN, Y. M. & KÜPFER, P. (2003):** Chromosomal evolution in Balsaminaceae with cytological observations on 45 species from Southeast Asia. *Caryologia* 56: 463-481.
- SORREL, B. K. & BRIX, H. (2003):** Effects of water vapour pressure deficit and stomatal conductance on photosynthesis, internal pressurization and convective flow in three emergent wetland plants. *Plant and Soil* 253: 71-79.
- SPENCER, G. F., TJARKS, L. W., ENGLAND, R. E. & SEEST, E. P. (1986):** The effect of naturally occurring Naphthoquinones on Velvetleaf (*Abutilon theophrasti*) germination. *Journal of Natural Products* 49: 530-533.
- SPIEKERMANN, C. (2004):** Der Gaswechsel einheimischer und neophytischer *Solanum*-Arten Düsseldorfs. *Diplomarbeit, 100 S., Universität Düsseldorf.*
- STACE, C. (1997):** New Flora of the British Isles 2nd edition. *Cambridge University Press, Cambridge, 1130 S., UK.*
- STANDISH, R. J., WILLIAMS, P. A., ROBERTSON, A. W., SCOTT, N. A. & HEDDERLEY, D. I. (2004):** Invasion by a perennial herb increases decomposition rate and alters nutrient availability in temperate lowland forest remnants. *Biological Invasions* 6: 71-81.
- STEINBERG, S. L., VAN BAVEL, C. H. M. & MCFARLAND M. J. (1990):** Improved sap flow gauge for woody and herbaceous plants. *Agronomy Journal* 82: 851-854.
- STEUBING, L. & FANGMEIER, A. (1992):** Pflanzenökologisches Praktikum. Gelände und Laborpraktikum der terrestrischen Pflanzenökologie. *Ulmer, 205 S, Stuttgart.*
- STEYERMARK, J. A. (1975):** Flora of Missouri. 4. Aufl., 1762S., *The Iowa State University Press.*

- STOTT, P. A., STONE, D. A. & ALLEN, M. R. (2004):** Human contribution to the European heatwave of 2003. *Nature*, Vol. 432: 610-614.
- TAIZ, L. & ZEIGER, E. (2002):** Plant Physiology 3rd Edition. *Sinauer Associates, Inc., Publishers*, 690 S., Massachusetts.
- TAYLOR, H. M. (1969):** The Rhizotron at Auburn, Alabama - A plant root observation Laboratory. *Agriculture Experiment Station, Auburn University, Circular 171*.
- TAYLOR, H. M., HUCK, M. G., KLEPPER, B. & LUND, Z. F. (1970):** Measurement of soil-grown roots in a rhizotron. *Agronomy Journal* 86: 807-809.
- TAYLOR, H. M., UPCHURCH, D. R. & MCMICHAEL, B. L. (1990):** Applications and limitations of rhizotrons and minirhizotrons for root studies. *Plant and Soil* 129: 29-35.
- TICKNER, D. P., ANGOLD, P. G., GURNELL, A. M. & MOUNTFORD, J. O. (2001):** Riparian plant invasions: hydrogeomorphological control and ecological impacts. *Progress in Physical Geography* 25: 22-52.
- TITZE, A. (2000):** The efficiency of insect pollination of the neophyte *Impatiens glandulifera* (Balsaminaceae). *Nordic Journal of Botany* 20: 33-42.
- TREPL, L. (1984):** Über *Impatiens parviflora* DC. als Agriophyt in Mitteleuropa. *Dissertationes Botanicae* 73, Cramer, 400 S., Berlin, Stuttgart.
- U.S. CONGRESS, O.T.A. (1993):** Harmful non-indigenous species in the United States. *U.S. Government Printing Office*, 397 S., Washington, DC.
- VAN BAVEL, M. G. (1993):** Flow2 Sap Flow System installation and operation manual. *Dynamax Inc. Houston Texas*, 141 S., USA.
- VARTAPETIAN, B. B. (1993):** Flood tolerant and flood sensitive plants und primary and secondary anoxia. *NATO ASI Series Vol. I 16*: 231-241.

- VISSER E. J. W., COLMER, T. D., BLOM, C. W. P. M. & VOESENEK, C. J. (2000):** Changes in growth, porosity, radial oxygen loss from adventitious roots of selected mono- and dicotyledonous wetland species with contrasting types of aerenchyma. *Plant, Cell and Environment* 23: 1237-1245.
- VISSER E. J. W., C. W. P. M. & VOESENEK, C. J., VARTAPETIAN, B. B. & JACKSON, M. B. (2003):** Flooding and plant growth. *Annals of Botany* 91: 107-109.
- VITOUSEK, P. M. & WALKER, L. R. (1989):** Biological Invasion by *Myrica faya* in Hawaii: plant demography, nitrogen fixation, ecosystem effects. *Ecological Monographs* 59: 247-265.
- VITOUSEK, P. M., D'ANTONIO, C. M., LOOPE, L. L., REJMANEK, M. & WESTBROOKS, R. (1997a):** Introduced species: a significant component of human-caused global change. *New Zealand J. Ecology* 21: 1-16.
- VITOUSEK, P. M., MOONEY, H. A., LUBCHENCO, J. & MELILLO, J. M. (1997b):** Human domination of earth's ecosystems. *Science* 277: 494-499.
- VOGT, U. K. (1998):** Strukturell-funktionelle Koordination von Wasserleitung und Transpiration als Grundlage des hydroökologischen Konstitutionstyps bei Kräutern, Stauden und Sträuchern. *Dissertation, Cuvillier Verlag, 232 S., Göttingen.*
- WASEL, Y. & KAFKAFI, U. (1996):** Plant roots: the hidden half. 2. Auflage, *Marcel Dekker Inc., 1002 S., New York, Basel, Hong Kong.*
- WALKER, T. S., BAIS, H. P., GROTEWOLD, E. & VIVANCO, J. M. (2003):** Root exudation and rhizosphere biology. *Plant Physiology* 132: 44-51.
- WEBB, W. L., NEWTON, M. & STARR, D. (1974):** Carbon dioxide exchange of *Alnus rubra*. A mathematical model. *Oecologia* 17: 281-291.
- WEBER, E. (1999):** Gebietsfremde Arten der Schweizer Flora – Ausmaß und Bedeutung. *Bauhinia* 13: 1-10.

- WEBER, E. (2003):** Invasive plant species of the world. A reference guide to environmental weeds. *CABI Publishing, Cambridge, 560 S., UK.*
- WEIR, T. L., PARK, S. W. & VIVANCO, J. M. (2004):** Biochemical and physiological mechanisms mediated by allelochemicals. *Current Options in Plant Biology 7: 472-479.*
- WEIS, E. & BERRY, J. A. (1988):** Plants and high temperature stress. *In: Plants and Temperature, Long, S. P. & Woodward, F. I. (eds.): 329-346. The company of Biologists Limited, Cambridge 1988.*
- WENTZ, E. M. & HAEUPLER, H. (1974):** *Solanum nitidibaccatum* Bitter und *S. sarachoides* Sendtner em. Bitter, zwei gut unterscheidbare Nachtschattenarten aus der Sektion *Solanum*. *Göttinger Floristische Rundbriefe, Dez. 74, Heft 4: 98-106.*
- WESCOR INC. (1986):** Introduction / service manual HR-33T dewpoint microvoltmeter. *Wescor Inc., Logan, U.S.A.*
- WETTBERG, E. J. & SCHMITT, J. (2005):** Physiological mechanism of population differentiation in shade-avoidance responses between Woodland and clearing genotypes of *Impatiens capensis*. *American Journal of Botany 92: 868-874.*
- WHITELAM, G. C. & JOHNSON, C. B. (1982):** Photomorphogenesis in *Impatiens parviflora* and other plant species under simulated natural canopy radiations. *New Phytologist 90: 611-618.*
- WILD, A. (1995):** Umweltorientierte Bodenkunde. *Spektrum Akademischer Verlag, 327 S., Heidelberg, Berlin, Oxford.*
- WILD, A. & MÜLLENBECK, E. (1973):** Untersuchungen zur Photosyntheseleistung von *Zea mays* nach der Anzucht unter verschiedenen Lichtintensitäten. *Zeitschrift für Pflanzenphysiologie 70: 235-244.*

- WILLERT, D. J., MATYSSEK, R. & HERPPICH, W. (1995):** Experimentelle Pflanzenökologie. Thieme, 344 S., Stuttgart.
- WILLIAMSON, M. (1996):** Biological Invasions. *Population and community biology series 15*, 244 S., London (Chapman & Hall).
- WILLIS, S. G. & HULME P. E. (2004):** Environmental severity and variation in the reproductive traits of *Impatiens glandulifera*. *Functional Ecology* 18: 887-898.
- WILSON, J. B. (1988):** Shoot competition and root competition. *Journal of Applied Ecology* 25: 279-296.
- WILSON, S. D. (1993):** Belowground competition in forest and prairie. *Oikos* 68: 146-150.
- WISSKIRCHEN, R. & HAEUPLER, H. (1998):** Standardliste der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands. Ulmer-Verlag, 765 S., Stuttgart.
- WITTIG, R. & MOST, A. (1998):** Das Wachstum von *Impatiens noli-tangere* bei unterschiedlicher Bodenfeuchtigkeit. *Acta Biologica Bendorfis* 9: 73-76.
- WOODWARD, S. A., VITOUSEK, P. M., MATSON, K., HUGHES, F., BENVENUTO, K. & MATSON, P. A. (1990):** Use of the exotic tree *Myrica faya* by native and exotic birds in Hawaii volcanoes national park. *Pacific Science* 44: 88-93.
- YOUNG, J. E. (1981):** Light quality and stem growth in *Impatiens parviflora* DC.. *New Phytologist* 89: 47-59.
- YUAN, Y. M., SONG, Y., GEUTEN, K., RAHELIVOLOLONA, E., WOHLHAUSER, S., FISCHER, E., SMETS, E. & KÜPFER, P. (2004):** Phylogeny and biogeography of Balsaminaceae inferred from ITS sequences. *Taxon* 53: 391-403.
- ZEDLER, J. B. & KERCHER, S. (2004):** Causes and consequences of invasive plants in Wetlands: Opportunities, Opportunists, and Outcomes. *Plant Science* 23: 431-452.

8 Anhang

8.1 Bestimmungsmerkmale zwischen dem indigenen *I. noli-tangere* und dem ephemeren *I. capensis*

Im Freiland ist es schwierig für das ungeübte Auge, das heimische Große Springkraut (*I. noli-tangere*) von dem einwandernden Orangenblütigen Springkraut (*I. capensis*) im vegetativen Zustand zu unterscheiden. Nur zur Blütezeit von Juli bis September kann auch der Laie die beiden nahe verwandten Arten voneinander unterscheiden. Einerseits kann eine höhere Feuchte-Toleranz des nordamerikanischen *I. capensis* im Gegensatz zur einheimischen Art (*I. noli-tangere*) und damit der aktuelle Fundort ein Anhaltspunkt sein. Falls Pflanzen gefunden werden, die unter permanenter Staunässe und Überflutung wachsen, kann davon ausgegangen werden, dass es sich um das Orangeblütige Springkraut handelt.

Beide Arten haben sehr ähnliche eiförmige, grob gezähnte Blätter. Einige Autoren von Bestimmungsbüchern zählen bei *I. noli-tangere* weniger Einschnitte in den Blättern als beim Orangeblütigen Springkraut. Ein weiteres Bestimmungsmerkmal ist eine leicht blau-grünliche



Abb. 100: Helle Nodien mit dunkel-gefärbten Internodienabschnitte von *I. noli-tangere* (links); dunkle Nodien mit hellen durchscheinenden Internodien von *I. capensis* (rechts).

Färbung der Blätter des einheimischen Springkrauts im Gegensatz zu den Blättern des ephemeren *I. capensis*, dessen Blätter von einer hellgrüne Färbung bestimmt sind.

Sehr oft kommen im Gelände an sonnenexponierten Stellen *Impatiens*-Pflanzen mit unterschiedlich gefärbten Nodien bzw. Internodien vor. Das Große Springkraut besitzt helle Nodien mit dunkelgefärbten Internodien-Abschnitten (Abb. 100). Entgegengesetzt dazu bilden die Pflanzen des gebietsfremden Orangeblütigen Springkrauts dunkelgefärbte Knoten am Spross aus, und die Internodien bleiben durchscheinend grün. Mit diesen Bestimmungsmerkmalen sollte es einfacher sein, die beiden Arten auch ohne Blüten voneinander zu unterscheiden.

8.2 Pflanzen-Schädlinge

Einige Pflanzen-Schädlinge bereiteten Schwierigkeiten bei der Aufzucht und Pflege der untersuchten Pflanzen-Arten – ein Befund, der eventuell auch für deren Bekämpfung von Bedeutung sein kann. Dabei befielen die unterschiedlichsten Schädlinge die beiden untersuchten Pflanzen-Familien (*Solanaceae*, *Balsaminaceae*).

Die Arten der Gattung *Solanum* wurden stark von einem Neozoen, der Spanischen Wegschnecke (*Arion lusitanica*), in Mitleidenschaft gezogen (Abb. 101). Dabei fraßen diese



Abb. 101: Spanische Wegschnecke (*Arion lusitanica*)

Nacktschnecken besonders gerne Pflanzen der Art *S. physalifolium*. Diese Art zeichnet sich durch einen gut wahrnehmbaren Geruch aus, den die Schnecken wahrscheinlich wahrnehmen können. Die beiden anderen Arten der Gattung (*S. nigrum* & *S. sarachoides*) wurden weniger oft von den Nacktschnecken bevorzugt. Dies kann einerseits an dem großen Biomasse-Angebot des Argentinischen Nacht-

schnittens gelegen haben oder andererseits an der starken drüsigen Behaarung des Sarachonachtschnittens bzw. seiner leicht klebrigen Blätter, welche die Schnecken mieden. Im Keimlingsstadium wurden zumeist alle Arten gefressen. Um die Angriffe der Wegschnecke abzuwehren, wurden „Schneckenzäune“ aufgebaut, welche die Schnecken nicht überwinden konnten.



Abb. 102: Nicht-letaler Blattvirus (dunkle Flecken) auf den Blättern von *I. noli-tangere*, *I. parviflora* und *I. capensis*.

Die Arten der Gattung *Impatiens* wurden von anderen Pathogenen betroffen. Auf alle Arten wurde ein nicht-letaler Blattvirus (Abb. 102) festgestellt. Wahrscheinlich handelt es sich hierbei um den „*Impatiens necrotic spot virus*“ (INSV). Dies ist jedoch nicht weiter untersucht worden. Durch diesen Virus ist keine der beprobten Pflanzen eingegangen; meist wurden die befallenden Blätter nach einiger Zeit von den gesunden Pflanzen abgeworfen.

Das Große Springkraut und das nordamerikanische Orangeblütige Springkraut hatten auf ihren etwas fragileren Blättern Probleme mit verschiedenen Mehltau-Arten. Ein ähnliches Problem beschreiben ebenfalls LIVERY et al. (1995). Nach deren Beobachtungen geht ein Rostpilz-Befall (*Puccinia recondita*) bei einer Ausdünnung der Population von *I. capensis* zurück. Des weiteren wachsen befallene Pflanzen schlechter als gesunde Pflanzen. Gerade in den Grundwasser-Gradientenbeeten war der Mehltau ein ernstzunehmendes Problem. Der Pilz wurde mit dem Pflanzenschutzmittel der Markenname (Bayer) bekämpft. Dieses Spritzmittel beeinflusste in keiner Weise das Wachstum oder andere Entwicklungsprozesse der befallenen *Impatiens*-Arten.



Abb. 103: Blattlausbefall am Spross von *I. glandulifera* (links) und *I. parviflora* (rechts).

Des weiteren litten die Arten *I. parviflora*, *I. glandulifera* und *I. balfourii* oft unter starkem Blattlausbefall, wobei der Befall beim Indischen Springkraut (Abb. 103) am stärksten war. Ob es sich hierbei um die eingeschleppte Blattlaus (wie in Kap. 2.1.1 beschrieben) aus Asien handelt, wurde in dieser Studie nicht untersucht. Bei einem zu starkem Befall der Pflanzen wurden diese ebenfalls mit Insektiziden gespritzt.

Die hier vorgelegte Dissertation habe ich eigenständig und ohne unerlaubte Hilfe angefertigt. Die Dissertation wurde in der vorgelegten oder in ähnlicher Form noch bei keiner anderen Institution eingereicht. Ich habe bisher keine erfolglosen Promotionsversuche unternommen.

Düsseldorf, den 05.12.2006

(Guido Dericks)

Danksagung

Mein Dank gilt Herrn Prof. Dr. R. Lösch für die Überlassung des Themas und die Betreuung der Arbeit, aber auch für die hilfreichen Anregungen und Diskussionen.

Dem Bundesministerium für Bildung und Forschung (BMBF), danke ich für die finanzielle Unterstützung der Arbeit.

Weiterhin möchte ich mich bedanken bei:

- allen Mitarbeitern, die in den letzten Jahren zusammen mit mir in der Abteilung Geobotanik gearbeitet haben, ganz besonderen Dank gilt Stephan Bloßfeld und Dirk Gansert für die unzähligen Diskussionen im Kaffeeraum sowie für die guten Anregungen zu experimentellen Versuchsaufbauten.
- Ulf Schmitz, für die guten Ratschläge und die unterhaltsamen Tagungen.
- allen meinen Hilfskräften (Andreas Hussner, Ina Spiertz, Conny Spieckermann und Birgit Kremer), die mich mit tatkräftiger Hilfe bei den Biomassen-Ernten in der Urdenbacher Kämpe unterstützt haben.
- meinen Eltern und meiner Schwester, die mich über die Jahre hinweg ertragen mussten.
- Frank Herold, der mir als Freund, Berater und Korrektor immer beigestanden hat.
- Marc Phillip Brammertz für die seelische Unterstützung bei vielen unterhaltsamen Kaffee-Runden.
- Barbara Alfer, für ihr Interesse und die liebevolle Unterstützung während der Vollendung dieser Arbeit.

Veröffentlichungen und Tagungsbeiträge

Publikationen:

DERICKS, G. (2005): Temperaturabhängige standörtliche Einnischung neophytischer und indigener *Solanum*-Arten am Niederrhein. *Geobot. Kolloquien*, 19: 49-54.

DERICKS, G. (2005): Ökophysiologische und standörtliche Einnischung neophytenreicher Gattungen der Rheinaue. In: Korn, H. & Feit, U. (Hrsg.) *Treffpunkt Biologische Vielfalt V, Bundesamt f. Naturschutz, Bonn-Bad Godesberg*, 33-39.

LÖSCH, R., SCHMITZ, U. & DERICKS, G. (2004): Global change-dependent spread of neophytes: Relationship to ecosystem change (case study: Floodplains of the River Rhine). In: Beck, E., Berendsohn, W. G., Boutros, M., Denich, M., Henle, K., Jürgens, N., Kirk, M. & Wolters, V. (eds.) *Sustainable use and conservation of biological diversity – A challenge for society. Proc. Internat. Symp. Berlin, Part A: 36-37, Publ. PT-DLR Environm. Res., Bonn*.

LÖSCH, R., SCHMITZ, U. & DERICKS, G. (2001): Global change-dependent spread of neophytes: Relationship to ecosystem change (case study: Floodplains of the River Rhine). In: *BMBF-DLR (ed.) BIOLOG, German programme on biodiversity and global change (Phase I, 2000-2004), funded by BMBF, Status Report 2001, 20-21, Bonn*.

Poster:

DERICKS, G. & LÖSCH, R.: „Niche separation depending on temperature between alien and indigenous *Solanum* species" 4. *Neobiota-Tagung, September 2006, Wien*.

DERICKS, G. & LÖSCH, R.: „Root competition and biomass between alien and native *Impatiens* ssp. in Central Europe" 11. *Jahrestagung des Arbeitskreises "Experimentelle Ökologie" der GfÖ, April 2006, Schloß Reisenburg*.

DERICKS, G. & LÖSCH, R.: „Niche separation between alien and native *Impatiens* species in Central Europa" *BIOLOG-Status Seminar, November 2005, Würzburg*.

HUMKE, B., BLEECKER, W., LÖSCH, R., DERICKS, G. & SCHMITZ, U.: „Hybridisation of alien and indigenous *Rorippa* spp. Genetics and ecophysiological performance" *BIOLOG-Status Seminar, November 2005, Würzburg*.

DERICKS, G. & LÖSCH, R.: „Root competition and biomass between alien and native *Impatiens* spp. in Central Europe” 3. *Neobiota-Tagung*, Oktober 2004, Bern.

LÖSCH, R., DERICKS, G., KREMER, B. & SCHMITZ, U.: „Funktionelle Grundlagen der differenzierten Einnischung im standörtlichen Gradienten von Staunässe und Wasserverfügbarkeit bei den aktuell in Mitteleuropa vorkommenden *Impatiens*-Arten.“ *Jahrestagung AK „Experimentelle Ökologie“ in der GfÖ*, April 2004, Potsdam.

LÖSCH, R., SPIEKERMANN, C., DERICKS, G. & SCHMITZ, U.: „Gaswechselcharakteristika, Herkunft und standörtliche Einnischung von neophytischen und einheimischen *Solanum*-Arten am Niederrhein.“ *Jahrestagung AK „Experimentelle Ökologie“ in der GfÖ*, April 2004, Potsdam.

LÖSCH, R., DERICKS, G., KREMER, B. & SCHMITZ, U.: „Functional traits and niche separation between neophytic and native *Impatiens* spp. in Central Europe.” *Symposium „Sustainable use and conservation of biological diversity“*, Dezember 2003 Berlin.

DERICKS, G. & LÖSCH, R.: „Biomass and nutrient contents of riparian woodland neophyte stands.” *Workshop: Biodiversity in the Cultural Landscape*, Dezember 2002, Rauischholzhausen.

DERICKS, G. & LÖSCH, R.: „Biomass and nutrient contents of riparian woodland neophyte stands.” 2. *Neobiota-Tagung*, Oktober 2002, Halle.

DERICKS, G. & LÖSCH, R.: „Global change-dependent spread of neophytes in floodplains of the Lower Rhine area.” *BIOLOG Status-Seminar*, Dezember 2001, Bonn.

Vorträge:

Einladung zur internationalen Expertentagung im Rahmen des Übereinkommens über die biologische Vielfalt in der Naturschutzakademie des Bundesamtes für Naturschutz auf der Insel Vilm, Sommer 2004