

Ökologische und ökophysiologische Charakteristika
aquatischer Neophyten in Nordrhein-Westfalen

I n a u g u r a l – D i s s e r t a t i o n

zur

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

vorgelegt von

Andreas Hussner

aus Mönchengladbach

Januar 2008

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

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

Referent: Prof. Dr. Rainer Lösch

Koreferent: Prof. Dr. Peter Jahns

Tag der mündlichen Prüfung: 29.04.2008

Inhaltsverzeichnis	I
Abbildungsverzeichnis	V
Tabellenverzeichnis	IX
1 Einleitung	
1.1 Allgemeine Informationen	1
1.2 Die Rolle verschiedener klimatischer und gewässerspezifischer Faktoren auf das Wachstum von Wasserpflanzen	3
1.3 Erklärungen und Erläuterungen zu verschiedenen Begriffen und Sachverhalten des Themenkomplexes	5
1.3.1 Zur Definition des Begriffes „Neophyt“	5
1.3.2 Zur Definition des Begriffes „invasiv“	8
1.4 Der Wissens- bzw. Forschungsstand zu aquatischen Neophyten weltweit	9
1.5 Die Rolle der aquatischen Neophyten in der deutschen Forschung	11
1.6 Die Geschichte der aquatischen Neophyten in Nordrhein-Westfalen	12
1.7 Die verschiedenen Ausbreitungsvektoren aquatischer Neophyten	14
1.8 Ziel der Arbeit	16
2 Material und Methoden	
2.1 Die Kartierung der Wasserpflanzenvegetation der Erft	19
2.2 Ausbreitung und Bestandsentwicklung von <i>Hydrocotyle ranunculoides</i> -Beständen in Nordrhein-Westfalen	22
2.3 Untersuchungen zum Lebenszyklus der Arten in Nordrhein-Westfalen	22
2.4 Bestandsdichte der verschiedenen neophytischen Arten in nordrhein-westfälischen Gewässern	23
2.5 Regenerationsfähigkeit der verschiedenen neophytischen Arten	24
2.6 Das Wachstum der verschiedenen Arten bei unterschiedlichen Nährstoffgehalten des Bodens	25
2.7 Der Einfluss verschiedener Wasserstände auf das Wachstum von <i>Hydrocotyle ranunculoides</i> , <i>Ludwigia grandiflora</i> und <i>Myriophyllum aquaticum</i>	27
2.7.1 Spross- und Wurzelentwicklung bei <i>Myriophyllum aquaticum</i> unter dem Einfluss unterschiedlicher Nährstoffverfügbarkeit und verschiedenen Wasserständen	28

2.7.1.2 Bestimmung des Aerenchymgehaltes der Pflanzen	29
2.7.2 Das Wachstum von <i>Hydrocotyle ranunculoides</i> und <i>Ludwigia grandiflora</i> unter dem Einfluss unterschiedlicher Wasserstände	30
2.8 Maximale Wuchsgeschwindigkeit von Wurzeln bei einer anhaltenden Austrocknung des Bodens	31
2.9 Klimatische Bedingungen während der Wachstums- und Regenerationsversuche	32
2.10 Bodenanalytik	33
2.10.1 Die Bestimmung des organischen Gehaltes des Bodens	33
2.10.2 Die Bestimmung des Ammoniumgehaltes des Bodens	34
2.10.3 Die Bestimmung des Nitratgehaltes des Bodens	34
2.10.4. Die Bestimmung des Phosphorgehaltes des Bodens	35
2.11. Die Gaswechselformel emerser Sprosssteile	35
2.12 Photosynthesemessungen submerser Wasserpflanzen	37
2.13 Die Bestimmung des Gehaltes an gelöstem CO_2 , HCO_3^- und CO_3^{2-} im Wasser	42
2.14 Die Bestimmung des Chlorophyllgehaltes der Pflanzen	44
2.15 Die Bestimmung der spezifischen Blattfläche („specific leaf area“, SLA)	45
2.16 Die Methoden der statistischen Auswertung und Darstellung der Ergebnisse	46
3 Vorstellung der untersuchten Arten	
3.1 <i>Crassula helmsii</i> (Kirk) Cockayne	47
3.1.1 Beschreibung der Art	47
3.1.2 Herkunftsgebiet der Art und weitere Vorkommen weltweit	48
3.1.3 Die Verbreitung der Art in Europa	48
3.1.4 Die Verbreitung der Art in Nordrhein-Westfalen	49
3.1.5 Der Lebenszyklus von <i>Crassula helmsii</i> (Kirk.) Cockayne	50
3.2 <i>Hydrocotyle ranunculoides</i> L. fil.	51
3.2.1 Beschreibung der Art	51
3.2.2 Herkunftsgebiet der Art und weitere Vorkommen weltweit	52
3.2.3 Die Verbreitung der Art in Europa	52
3.2.4 Die Verbreitung der Art in Nordrhein-Westfalen	52
3.2.5 Der Lebenszyklus von <i>Hydrocotyle ranunculoides</i> L. fil.	53
3.3 <i>Ludwigia grandiflora</i> (Michx.) Greuter & Burdet	55

3.3.1 Beschreibung der Art	55
3.3.2 Herkunftsgebiet der Art und weitere Vorkommen weltweit	56
3.3.3 Die Verbreitung der Art in Europa	56
3.3.4 Vorkommens-Wahrscheinlichkeit in Nordrhein-Westfalen	56
3.3.5 Der Lebenszyklus von <i>Ludwigia grandiflora</i>	56
3.4 <i>Myriophyllum aquaticum</i> (Velloso) Verdcourt	58
3.4.1 Beschreibung der Art	58
3.4.2 Herkunftsgebiet der Art und weitere Vorkommen weltweit	58
3.4.3 Die Verbreitung der Art in Europa	59
3.4.4 Die Verbreitung der Art in Nordrhein-Westfalen	60
3.4.5 Der Lebenszyklus von <i>Myriophyllum aquaticum</i> (Velloso) Verdcourt	61
3.5 <i>Myriophyllum heterophyllum</i> Michaux	62
3.5.1 Beschreibung der Art	62
3.5.2 Herkunftsgebiet der Art und weitere Vorkommen weltweit.	63
3.5.3 Die Verbreitung der Art in Europa	63
3.5.4 Die Verbreitung der Art in Nordrhein-Westfalen	63
3.5.5 Der Lebenszyklus von <i>Myriophyllum heterophyllum</i>	64
4 Ergebnisse	
4.1 Die Entwicklung der Wasserpflanzenvegetation der Erft	65
4.2. Die Ausbreitung und Bestandsentwicklung von <i>Hydrocotyle</i> <i>ranunculoides</i> in Nordrhein-Westfalen	75
4.3 Die Biomassen der untersuchten neophytischen Arten in ausgewählten Gewässern	78
4.3.1 <i>Crassula helmsii</i>	78
4.3.2 <i>Hydrocotyle ranunculoides</i>	80
4.3.3 <i>Myriophyllum aquaticum</i>	82
4.3.4 <i>Myriophyllum heterophyllum</i>	83
4.4 Die Regenerationsfähigkeit der untersuchten Arten	84
4.5: Das Wachstum der Arten bei unterschiedlichen Nährstoffverfügbarkeiten im Boden	86
4.6 Das Wachstum von <i>Myriophyllum aquaticum</i> , <i>Ludwigia grandiflora</i> und <i>Hydrocotyle ranunculoides</i> unter dem Einfluss unterschiedlicher Hydroregime	92

4.6.1 Die Wurzel- und Sprossentwicklung von <i>Myriophyllum aquaticum</i> unter dem Einfluss unterschiedlicher Nährstoffverfügbarkeiten und Hydroregime	92
4.6.2 Das Wachstum und die Photosynthese von <i>Ludwigia grandiflora</i> unter dem Einfluss verschiedenen Wasserstände	96
4.6.3 Das Wachstum und die Photosynthese von <i>Hydrocotyle ranunculoides</i> unter dem Einfluss verschiedener Wasserstände	99
4.7 Die spezifischen Blattflächen, Trockengewichtsanteile und Chlorophyllgehalte der emersen Blätter und Sprosse der untersuchten Arten	103
4.8 Gaswechsellmessungen an emersen Pflanzen	105
4.9 Die Ergebnisse der Gaswechsellmessungen an submersen Pflanzen	111
5 Diskussion	
5.1 Erftkartierung	115
5.2 Produktionsökologie von <i>Crassula helmsii</i>	120
5.3 Produktionsbiologie von <i>Hydrocotyle ranunculoides</i>	123
5.4 Produktionsbiologie und erwartete Ausbreitung von <i>Ludwigia grandiflora</i>	128
5.5 Produktionsbiologie und Ausbreitung <i>Myriophyllum aquaticum</i>	131
5.6 Produktionsbiologie und Managementperspektiven bei <i>Myriophyllum heterophyllum</i>	134
5.7 Photooptische Photosynthesemessungen submerser Pflanzen	136
5.8 Zusammenfassende Diskussion der Ergebnisse	138
6 Zusammenfassung	149
7 Summary	152
8 Literatur	155
Veröffentlichungen	187
Poster und Vorträge	189
Danksagung	191

Abbildungsverzeichnis

Abb. 1.1: <i>Hydrocotyle ranunculoides</i> -Massenbestand mit vorgelagerten <i>Myriophyllum aquaticum</i> -Beständen	2
Abb. 1.2: Der Anstieg der Jahresmitteltemperaturen im Zeitraum 1949 bis 2006	4
Abb. 1.3: Schematische Darstellung einer biologischen Invasion	7
Abb. 1.4: Dichte <i>Ludwigia spec.</i> -Bestände verhindern u.a. den Bootsverkehr auf französischen Gewässern	9
Abb. 1.5: <i>Myriophyllum aquaticum</i> -Bestand in einem Kleingewässer in Langenfeld	11
Abb. 1.6: <i>Hygrophila polysperma</i>	12
Abb. 1.7: Die nicht frostresistenten Pleustophyten <i>Pistia stratiotes</i> und <i>Eichhornia crassipes</i> gelangen oftmals als Aquariumadventive in die heimischen Gewässer	14
Abb. 1.8: Die Korrelation zwischen Zahl der Einwohner und der Anzahl aquatischer Neophyten pro Bundesland	15
Abb. 2.1: Das Untersuchungsgebiet mit einer Übersicht über die Lage der Sumpfungswassereinleitungen	19
Abb. 2.2: Teich mit Teichheizung	23
Abb. 2.3: Die Pflanzschalen während der Wachstumsversuche	27
Abb. 2.4: Skizzierter Aufbau der genutzten Rhizotrone	28
Abb. 2.5 u. 2.6: Schematische Darstellung der benutzten Pflanzenbehälter und die Anordnung der Eimer während des Versuchs	30
Abb. 2.7: Die genutzten Blattkammern	36
Abb. 2.8: Abnahme der photosynthetisch aktiven Strahlung (PAR, 400-700nm) mit der Tiefe in verschiedenen Seen; a: Bodensee im Mai, b: Schöhsee, c: Bodensee im Dezember	37
Abb. 2.9: Der Versuchsaufbau zur photooptischen Photosynthesemessung bei submersen Pflanzen	39
Abb. 2.10: Apparatur zur photooptischen Netto-Photosynthesemessung submerser Pflanzen	40
Abb. 2.11: Relative Anteile der verschiedenen Formen des CO ₂ bei unterschiedlichem pH-Wert	42
Abb. 3.1: Blühender <i>Crassula helmsii</i> -Bestand am Fühlinger See	47
Abb. 3.2: Die Verbreitung von <i>Crassula helmsii</i> in Nordrhein-Westfalen	49
Abb. 3.3: Der Lebenszyklus von <i>Crassula helmsii</i>	50

Abb. 3.4: Blühender und fruchtender <i>Hydrocotyle ranunculoides</i> -Bestand	51
Abb. 3.5: Die Verbreitung von <i>Hydrocotyle ranunculoides</i> in Nordrhein-Westfalen	53
Abb. 3.6: Der Lebenszyklus von <i>Hydrocotyle ranunculoides</i>	54
Abb. 3.7: <i>Ludwigia grandiflora</i>	55
Abb. 3.8: Habitus der „Luftwurzeln“ von <i>L. grandiflora</i>	55
Abb. 3.9: Der Lebenszyklus von <i>Ludwigia grandiflora</i>	57
Abb. 3.10: Blühender <i>Myriophyllum aquaticum</i> -Bestand mit weiblichen Blüten	58
Abb. 3.11: Die Verbreitung von <i>Myriophyllum aquaticum</i> in Nordrhein-Westfalen	60
Abb. 3.12: <i>Myriophyllum aquaticum</i> in einer Wiese	60
Abb. 3.13: Der Lebenszyklus von <i>Myriophyllum aquaticum</i>	61
Abb. 3.14: <i>Myriophyllum heterophyllum</i>	62
Abb. 3.15: Die Verbreitung von <i>Myriophyllum heterophyllum</i> in NRW	63
Abb. 3.16: Der Lebenszyklus von <i>Myriophyllum heterophyllum</i>	64
Abb. 4.1: Die Entwicklung eines <i>Hydrocotyle ranunculoides</i> -Bestandes im Abschnitt 23	66
Abb. 4.2: Die Verbreitung aquatischer Neophyten in der Erft im Jahr 2003	68
Abb. 4.3: Die Verbreitung aquatischer Neophyten in der Erft im Jahr 2005	70
Abb. 4.4: Die Verbreitung aquatischer Neophyten in der Erft im Jahr 2007	72
Abb. 4.5: Die Entwicklung der Vegetationszusammensetzung an ausgesuchten Dauerflächen in der Erft	73
Abb. 4.6 u. 4.7: Die Entwicklung eines <i>Hydrocotyle ranunculoides</i> -Bestandes im Zeitraum Mai bis Juni 2005	75
Abb. 4.8: Fraßspuren von Nutrias an Beständen des Großen Wassernabels	76
Abb. 4.9: Die Bestandsentwicklung eines <i>Hydrocotyle ranunculoides</i> -Bestandes an einem Nebenlauf der Erft im Zeitraum 2004-2007	77
Abb. 4.10: Die in unterschiedlichen Wassertiefen geernteten Gesamtbiomassen von <i>Crassula helmsii</i> im Fühlinger See	79
Abb. 4.11: Die an den beiden Standorten geernteten Biomassen im Vergleich	81
Abb. 4.12: Der <i>Myriophyllum aquaticum</i> -Dominanzbestand im Untersuchungsgewässer in Heiligenhaus	82
Abb. 4.13: Die in den beiden Düsseldorfer Stadtgewässer geernteten Biomassen im Vergleich	83
Abb. 4.14: Beispiele gebildeter neuer Sprosse; a) <i>Myriophyllum spicatum</i> ; b) <i>Myriophyllum heterophyllum</i> ; c) <i>Myriophyllum heterophyllum</i> ;	

d) <i>Myriophyllum aquaticum</i>	84
Abb. 4.15: Die Regenerationsfähigkeit der untersuchten Arten	85
Abb. 4.16: Die gebildeten Gesamtbiosmassen der einzelnen Arten bei unterschiedlichen Nährstoffverfügbarkeiten im Boden	88
Abb. 4.17: Die Wurzel : Spross Verhältnisse der Arten unter dem Einfluss verschiedener Nährstoffgehalte im Boden	89
Abb. 4.18: Die relativen Wachstumsraten (RGR) der untersuchten Arten unter dem Einfluss unterschiedlicher Nährstoffverfügbarkeiten	90
Abb. 4.19: Die unter verschiedenen Nährstoff- und Hydroregimebedingungen erreichten Gesamtbiosmassentrockengewichte von <i>Myriophyllum aquaticum</i>	92
Abb. 4.20 u. 4.21: Der Einfluss vom Hydroregime und Nährstoffverfügbarkeit auf die relativen Wachstumsraten von <i>Myriophyllum aquaticum</i>	93
Abb. 4.22 u. 4.23: Die Aerenchymgehalte des Sprosses unter dem Einfluss verschiedener Nährstoffgehalte im Boden und die Aerenchymgehalte der Wurzeln unter dem Einfluss unterschiedlicher Wasserstände	93
Abb. 4.24: Die Dichte und räumliche Verteilung der Wurzeln von <i>Myriophyllum aquaticum</i> -Pflanzen unter dem Einfluss hoher und niedriger Nährstoffverfügbarkeiten im Boden sowie staunassen, halb-drainierten und drainierten Bedingungen	94
Abb. 4.25: Die Mindestwerte des Wurzelwachstums unter den verschiedenen Nährstoff- und Hydroregimebedingungen	95
Abb. 4.26 u. 4.27: Die unter verschiedenen Hydroregimen gebildeten Biosmassen von <i>L. grandiflora</i> und die relativen Wachstumsraten im Vergleich	96
Abb. 4.28 u. 4.29: Die Anteile der verschiedenen Pflanzenorgane an der Gesamtbiosmasse und die Verhältnisse von unterirdischer zu oberirdischer Biosmasse (belowground : aboveground), Wurzel zu Spross (root : shoot) und Wurzel zu wurzelunterstützter Biosmasse (root : root-supported) bei <i>L. grandiflora</i> unter verschiedenen Hydroregimen	97
Abb. 4.30: Die gebildeten Gesamtblattflächen und die spezifischen Blattflächen (SLA) von <i>Ludwigia grandiflora</i> unter dem Einfluss verschiedener Wasserstände	97
Abb. 4.31: Die maximalen Photosyntheseraten von <i>L. grandiflora</i> unter dem Einfluss verschiedener Wasserstände	98

Abb. 4.32 u. 4.33: Die erreichten Gesamtbiosmassen und relativen Wachstumsraten von <i>H. ranunculoides</i> bei verschiedenen Hydroregimen	99
Abb. 4.34 u. 4.35: Die Länge der Internodien und die Anteile der verschiedenen Pflanzenorgane an der Gesamtbiosmasse unter dem Einfluss verschiedener Wasserstände	99
Abb. 4.36: Die Trockenmasseanteile unterschiedlicher Pflanzenorgane unter dem Einfluss verschiedener Wasserstände im Vergleich	100
Abb. 4.37: Aerenchymgehalte von Spross und Wurzel bei <i>Hydrocotyle ranunculoides</i> unter dem Einfluss verschiedener Wasserstände	100
Abb. 4.38 u. 4.39: Die Chlorophyllgehalte und das Chl _a : Chl _b – Verhältnis der <i>Hydrocotyle ranunculoides</i> -Blätter und die spezifischen Blattflächen im Vergleich	101
Abb. 4.40: Die maximalen Gaswechselraten und stomatären Leitfähigkeiten von <i>Hydrocotyle ranunculoides</i> bei verschiedenen Wasserständen	102
Abb. 4.41 a - c.: Der Einfluss von Photonenflussdichte (PPFD) und Temperatur auf die Photosyntheseraten von <i>Hydrocotyle ranunculoides</i> sowie der Einfluss des VPD auf die stomatären Leitfähigkeiten der Art	106
Abb. 4.42 a- c: Der Einfluss von Photonenflussdichte (PPFD) und Temperatur auf die Photosyntheseraten von <i>Ludwigia grandiflora</i> sowie der Einfluss des VPD auf die stomatären Leitfähigkeiten der Art	107
Abb. 4.43 a u. b: Der Einfluss von Photonenflussdichte (PPFD) und Temperatur auf die Photosyntheseraten von <i>Myriophyllum aquaticum</i>	108
Abb. 4.44 a u. b: Der Einfluss von Photonenflussdichte (PPFD) und Temperatur auf die Photosyntheseraten von <i>Crassula helmsii</i>	109
Abb. 4.45: Differenz des Sauerstoffgehaltes zwischen Zu- und Ablauf der Messkammer bei der Messung an einem <i>Myriophyllum heterophyllum</i> -Spross	111
Abb. 4.46: Die relativen O ₂ -Umsatzraten (in % vom maximal erreichten O ₂ -Umsatz) von <i>Crassula helmsii</i>	112
Abb. 4.47: Die relativen O ₂ -Umsatzraten (in % vom maximal erreichten O ₂ -Umsatz) von <i>Myriophyllum heterophyllum</i>	113
Abb. 4.48: Die relativen O ₂ -Umsatzraten (in % vom maximal erreichten O ₂ -Umsatz) von <i>Myriophyllum aquaticum</i>	113

Tabellenverzeichnis

Tab. 1: Die aquatischen Neophyten in Nordrhein-Westfalen	13
Tab. 2.1: Die fünfteilige Schätzsкала nach KOHLER (1978)	20
Tab. 2.2: Klassifizierung der Substrattypen	20
Tab. 2.3: Die Beschattungsskala nach WÖRLEIN (1992)	21
Tab. 2.4: Die Schätzsкала nach LONDO (1974)	22
Tab. 2.5: Die Deckungsgrade nach BRAUN-BLANQUET (1964)	22
Tab. 2.6: Die Ausgangsgewichte der Pflanzen bei den Wachstumsversuchen	26
Tab. 2.7: Messgrößen der Messstation im Versuchsgarten der Abteilung	33
Tab. 2.8: Gemessene und berechnete Mikroklima- und Gaswechselgrößen bei Messungen mit dem LCA 4	35
Tab. 2.9: Logarithmen der Korrekturfaktoren f_1 und f_2 für die elektrische Leitfähigkeit sowie k_1 und k_2 für die Temperatur des Wassers	43
Tab. 4.1: Die Verbreitung aquatischer Makrophyten in der Erft im Jahr 2003	67
Tab. 4.2: Die Verbreitung aquatischer Makrophyten in der Erft im Jahr 2005	69
Tab. 4.3: Die Verbreitung aquatischer Makrophyten in der Erft im Jahr 2007	71
Tab. 4.4: Die Bestandsentwicklung eines <i>Hydrocotyle ranunculoides</i> -Bestandes im Nebenlauf der Erft bei Gustorf im Jahr 2005	76
Tab. 4.5: Die Gehalte an pflanzenverfügbaren Nährstoffen im Sediment an den Wuchsorten von <i>Crassula helmsii</i> im Fühlinger See	78
Tab. 4.6: Die Nährstoffgehalte des Wassers des Fühlinger Sees	78
Tab. 4.7: Die Nährstoffgehalte des Bodens an den beiden Standorten	80
Tab. 4.8: Die Nährstoffgehalte des Erftwassers	80
Tab. 4.9: Kenngrößen der Bestandsdichten der beiden beprobten <i>Hydrocotyle ranunculoides</i> -Bestände	81
Tab. 4.10: Die Nährstoffgehalte des Sediments an den beprobten Stellen im Gewässer	82
Tab. 4.11: Die Wurzel-, Spross und Gesamtbiomasse pro m ² des <i>Myriophyllum aquaticum</i> -Bestandes in dem Gewässer in Heiligenhaus	82
Tab. 4.12: Die Nährstoffgehalte des Wassers in den Düsseldorfer Stadtgewässern	83
Tab. 4.13: Die Nährstoffgehalte des Sediments in den beiden beprobten Gewässern	83
Tab. 4.14: Die klimatischen Bedingungen während der Wachstumsversuche	86
Tab. 4.15: Die Nährstoffgehalte der fünf Bodenmischungen	87
Tab. 4.16: Die Nährstoffgehalte der beiden im Versuch mit <i>Myriophyllum aquaticum</i> eingesetzten Substrate	92

Tab. 4.17: Der Gehalt an pflanzenverfügbaren Nährstoffen bei dem zur Kultur von <i>Ludwigia grandiflora</i> genutzten Substrat	96
Tab. 4.18: Die SLA, LDMC, SDMC und der Anteil der Blätter an den mit dem LCA 4 gemessenen Sprossen der einzelnen Arten im Vergleich	103
Tab. 4.19: Die durchschnittlichen Chlorophyllgehalte der mit dem LCA 4 untersuchten, emersen Pflanzenorgane	104
Tab. 4.20: Die Chlorophyllgehalte und die erreichten maximalen Netto-Photosyntheseraten von submersen Sprossen von <i>Crassula helmsii</i> , <i>Myriophyllum aquaticum</i> und <i>Myriophyllum heterophyllum</i>	112
Tab. 5.1: Maximale, gemessene Netto-Photosyntheseraten ausgewählter submerser Makrophyten	137
Tab. 5.2: Die maximalen relativen Wachstumsraten verschiedener aquatischer Makrophyten im Vergleich	140
Tab. 5.3: Die maximalen Geschwindigkeiten des Wurzelwachstums bei einer fortschreitenden Austrocknung des Bodens	143
Tab. 5.4: Übersicht über die physiologischen Charakteristika der untersuchten Arten	146

1 Einleitung

1.1 Allgemeine Informationen

Die verschiedenen Naturregionen der Erde sind in ständigem Wandel begriffen. Auch die Areale der Tier- und Pflanzenarten verändern sich stetig. Neben der natürlichen Sukzession in den Ökoregionen weltweit greift der Mensch immer mehr in die Natur ein und verändert nachhaltig nahezu alle auf der Erde vorkommenden Ökosysteme. Eine Auswirkung dieses menschlichen Einflusses ist die Verbreitung von Tier- und Pflanzenarten in neue Regionen weltweit (VITOUSEK et al. 1997b), wo diese neu eingebrachten Arten z.T. für drastische Auswirkungen sowohl auf die einheimische Tier- und Pflanzenwelt als auch auf ökosystemare Prozesse und Funktionen sorgen. Biologische Invasionen werden daher auch als eine der wesentlichen Bestandteile des „Global Change“ betrachtet (VITOUSEK et al. 1997a, CHAPIN et al. 2000, DIDHAM et al. 2005). Biologische Invasionen werden so neben Veränderungen in der Landnutzung, der flächendeckenden Eutrophierung der Landschaft und der globalen Erwärmung als eine der größten Gefahren für die biologische Vielfalt angesehen (MACK et al. 2000, CHAPIN et al. 2000). PIMENTEL et al. (2000, 2005) berichten von Kosten in Höhe von 120 bis 137 Milliarden Dollar, die alleine in den Vereinigten Staaten von Amerika bei der Bekämpfung von biologischen Invasoren pro Jahr entstehen und VAN WILGEN et al. (2001) berichten ebenfalls von enormen Ausgaben für die Bekämpfung von biologischen Invasoren in Südafrika. Das BUNDESAMT FÜR NATURSCHUTZ (2004) beziffert die Kosten, die bei der Bekämpfung von biologischen Invasoren in Deutschland jedes Jahr anfallen, auf rund 1,6 Millionen Euro. Nicht zuletzt auch aus diesem Grund spielt das Thema Neophyten bereits seit einigen Jahrzehnten eine große Rolle in der ökologischen Forschung weltweit (u.a. INDERJIT 2005, CALLAWAY & MARON 2006).

Auch in Mitteleuropa wurden in der Vergangenheit Studien zur Ökologie und Ökophysiologie invasiver Pflanzenarten durchgeführt sowie die Auswirkungen der Ausbreitung von Neophyten auf die heimische Flora untersucht (u.a. ADOLPHI 1995, KEIL 1999, SCHMITZ 2002, DERICKS 2006). Im Gegensatz dazu wurden die aquatischen Neophyten in der Vergangenheit nur sehr unzureichend hinsichtlich ihrer ökologischen und ökophysiologischen Eigenschaften untersucht, obwohl vor allem in den letzten rund 30 Jahren aus Europa zunehmend über aquatische Neophytenarten berichtet wurde, die ursächlich für verschiedenartigste Probleme (v.a. in der Nutzung von Gewässern) waren.

Der Anteil der neophytischen Arten, die letztendlich wirklich zu „Problemarten“ werden, ist dabei eigentlich sehr gering. Nach Angaben des BUNDESAMTES FÜR NATURSCHUTZ (2004) wurden knapp 12.000 nicht einheimische Gefäßpflanzenarten vom Menschen nach Deutschland eingeschleppt, rund 1.000 Arten davon kommen unbeständig in Deutschland vor und nur 400 gelten in Deutschland als etabliert. Von diesen haben wiederum nur rund 30 Pflanzenarten in irgendeiner Weise negative Auswirkungen auf die Natur oder den Menschen. Diese Arten werden oftmals als „invasiv“ bezeichnet.



Abb. 1.1: *Hydrocotyle ranunculoides*-Massenbestand mit vorgelagerten *Myriophyllum aquaticum*-Beständen

(Erft südlich von Grevenbroich, Foto: Hussner, 2005)

In dieser Studie werden nun fünf Arten vorgestellt, die sowohl national als auch international immer wieder als aquatische „Problemarten“ (im englischen Sprachraum hat sich für diese neophytischen, aber auch für die einheimischen „Problemarten“ der Begriff „aquatic weed“ etabliert) betrachtet werden (HILL 1999, SCHRADER 2004, GASSMANN et al. 2006, SHEPPARD et al. 2006). Im lokalen und regionalen Rahmen werden behördlicherseits mancherorts Bekämpfungsmaßnahmen gegen solche Massenverunkrautung von Gewässern vorgenommen – meist mit nicht allzu viel nachhaltigem Erfolg (HUSSNER et al. 2005b). Gerechtfertigt wird dies meist mit Bevölkerungswünschen, allgemeinen Verpflichtungen zur Landespflege sowie Bedürfnissen von Wasserwirtschaft und Binnenschifffahrt. Rational hierfür ist, dass dynamische Veränderungen im Wachstum und der Artenzusammensetzung der Gewässervegetation a priori als negativ angesehen werden. Belastbare Fakten-Informationen für solche Einschätzungen fehlen im Allgemeinen. Die vorliegende Arbeit soll dazu beitragen, dieses Wissensdefizit zu verkleinern. Neben Untersuchungen zur Aus- bzw. Verbreitung von den in NRW besonders wichtigen aquatischen Neophyten wurden auch ökologische und ökophysiologische Untersuchungen an *Crassula helmsii* (Kirk) Cockayne, *Hydrocotyle ranunculoides* L.f. (Abb. 1.1), *Ludwigia grandiflora* (Michx.) Greuter & Burdet, *Myriophyllum aquaticum* (Vell.) Verdcourt (Abb.1.1) und *Myriophyllum heterophyllum* Michx. durchgeführt. Dabei wurde vor allem untersucht, inwieweit die Arten bestimmte

Ansprüche an das Licht- und Temperaturklima sowie an die Nährstoff- und Wasserverfügbarkeit am Standort stellen. Hierzu war z.T. auch eine Methoden-Weiterentwicklung nötig, welche es erlaubt, den photosynthetischen Gaswechsel submerser Pflanzen unter kontrollierten, aber natürlich auftretenden Umweltbedingungen zu messen. Aus den Ergebnissen resultiert ein detailliertes Bild der Lebensweisen und Produktionsleistung dieser fünf aquatischen Taxa, von denen man ausgehen kann, dass sie zukünftig die Wasserpflanzenvegetation heimischer Gewässer „bereichern“ werden.

1.2 Die Rolle verschiedener klimatischer und gewässerspezifischer Faktoren auf das Wachstum von Wasserpflanzen

Ob und in welchem Maße Wasserpflanzen an einem bestimmten Standort wachsen können, hängt von verschiedenen Faktoren ab. Neben hydrophysikalischen und hydrochemischen Parametern wie Fließgeschwindigkeit, Nährstoffgehalt des Wassers und des Sediments, pH-Wert, elektrische Leitfähigkeit etc. spielen vor allem die Faktoren Lichtverfügbarkeit und Wassertemperatur eine wichtige Rolle für das Wachstum von Wasserpflanzen. Die Lichtverfügbarkeit im Gewässer ist entscheidend für das Auftreten, die Häufigkeiten und die Tiefenverteilung von submersen Makrophyten (u.a. SPENCE & CHRYSAL 1970, CANFIELD et al. 1985, JOHNSTONE et al. 1987, MADSEN & ADAMS 1989, CARR et al. 1997, MIDDELBOE & MARKAGER 1997, SCHWARZ & HAWES 1997, SCHWARZ et al. 2000, VAN DUIN et al. 2001, BINZER & SAND-JENSEN 2002b und SAND-JENSEN et al. 2007), und der Jahrestemperaturverlauf eines Gewässers spielt insbesondere bei der Etablierung und Ausbreitung neophytischer Wasserpflanzenarten eine entscheidende Rolle (HUSSNER & LÖSCH 2005). Aus diesem Grund soll in dieser Arbeit auch aufgezeigt werden, inwieweit die für die nächsten Jahrzehnte prognostizierten Klimaänderungen, mit einem weiteren Temperaturanstieg einerseits und Änderungen im Hydroregime der Gewässer andererseits, einen Einfluss auf die Vegetation heimischer Gewässer und insbesondere die weitere Ausbreitung neophytischer Wasserpflanzenarten haben werden. Verschiedene Autoren haben an konkreten Beispielen bereits die Auswirkungen von erhöhten Wassertemperaturen (HUSSNER & LÖSCH 2005) und sich ändernden Hydroregimen (CLAYTON 1982, WOOTEN 1986, FERNANDEZ-ALAEZ et al. 1999, WESTWOOD et al. 2006 a,b) auf die Wasserpflanzenvegetation betroffener Gewässer beschrieben.

Der im Zuge des „Climate Change“ vorhergesagte Temperaturanstieg wird zum einen für eine weiterhin abnehmende Zahl von Frosttagen und für eine Verlängerung der Vegetationszeit,

einhergehend mit einer zunehmenden Zahl an Sonnenstunden, führen. Schon für den Zeitraum 1950 bis 2006 verzeichneten Meteorologen beispielsweise für die Umgebung von Düsseldorf einen Temperaturanstieg im Jahresmittel um ca. 1 °C (Abb. 1.2), einen Anstieg der Jahreshöchsttemperaturen (von 31,9 °C auf 34,5 °C),

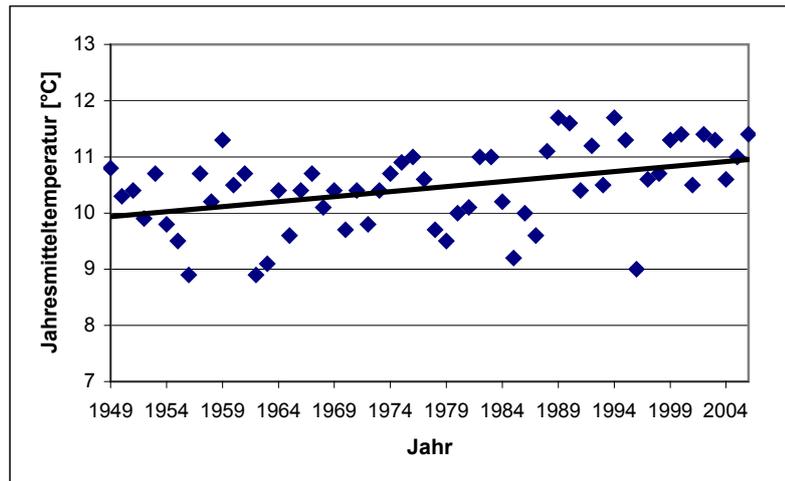


Abb. 1.2: Der Anstieg der Jahresmitteltemperaturen im Zeitraum 1949 bis 2006 (eigene Abbildung mit Daten des Deutschen Wetterdienstes, www.dwd.de)

der Zahl der Sonnenstunden (von 1310 h auf 1590 h) und eine Abnahme der Frosttage (von durchschnittlich 56 auf 47 Tage im Jahr). Die genauen Dimensionen des weiter fortschreitenden Prozesses sind dabei nicht in vollem Ausmaße vorhersehbar. Während VELLINGA & VAN VERSEVELD (2000), HOUGHTON et al. (2001) und STOTT et al. (2004) noch von einem Temperaturanstieg von lediglich 0,9 °C bis 2,5 °C in den nächsten 100 Jahren ausgingen, prognostizieren Wissenschaftler aufgrund der Auswertung neuerer Daten und auf der Basis verbesserter Rechenmodelle nun einen Temperaturanstieg von 2,5 bis 6,5 °C (IPCC 2007). Dies wird neben Auswirkungen auf die terrestrische Flora, auf die einige Autoren bereits hingewiesen haben (u.a. SCHMITZ 2006), auch Auswirkungen auf die Vegetation von Gewässern haben. DUKES & MOONEY (1999), SIMBERLOFF (2000) und WALTHER et al. (2005) weisen allgemein darauf hin, dass durch eine Erwärmung der Erdatmosphäre die Einwanderung, Ausbreitung und Einbürgerung von Neobiota begünstigt wird. Durch die Temperaturerhöhung mit einer einhergehenden Verlängerung der Vegetationszeit würden wärmeliebendere Arten aus anderen Regionen der Erde bessere Lebensbedingungen in hiesigen Regionen vorfinden und somit gefördert werden. Zum Anderen werden auftretende Änderungen im Niederschlagsverhalten mit Extremniederschlägen und Trockenperioden Sippen fördern, die auch bei anhaltenden Hochwässern mit vollständiger Überflutung der Pflanzen und unter niedrigen Wasserständen, hin bis zu teilweise trockenfallenden Gewässern, überdauern können. Neben einigen einheimischen Wasserpflanzenarten, die an solch stark schwankenden Wasserstände angepasst sind, wie z.B. *Callitriche spec.* und *Ranunculus spec.*, (WESTWOOD et al. 2006a, b), gibt es auch einige neophytische Arten, die

insbesondere durch die Addition der Auswirkungen der beiden genannten Veränderungen einen enormen Nutzen ziehen könnten. Auch dieser Aspekt der Resistenz der untersuchten neophytischen Taxa gegen die zu erwartenden Veränderungen im Hydroregime der Gewässer soll in dieser Arbeit näher betrachtet werden.

Neben den klimatischen spielen aber auch viele andere Umweltfaktoren eine entscheidende Rolle bei der Etablierung und der weiteren Ausbreitung von Neophyten (DUKES & MOONEY 1999, INDERJIT 2005). So wird auch die zunehmende Eutrophierung als ein weiterer wichtiger Faktor für die Etablierung und Ausbreitung neophytischer Arten genannt (DAVIS et al. 2000). Bei Invasionen von Pflanzen in limnische Ökosysteme gibt es zusätzliche, gewässerspezifische Parameter, die eine wesentliche Rolle spielen können. So bieten neu geschaffene Gewässer, z.B. Braunkohlerestseen, große unbesiedelte Flächen, die sich in manchen Fällen als optimal für neophytische Wasserpflanzen erweisen. RÖNICKE et al. (2006) beschreiben so die Invasion von *Elodea nuttallii* in dem Tagebausee Goitsche, der bereits kurz nach der Flutung mit dichten Beständen der Art besiedelt war. HILT et al. (2006b) weisen ferner darauf hin, dass es auch nach der Sanierung von Seen und einer anschließenden Erhöhung der Sichttiefen zu Massenaufkommen neophytischer ebenso wie indigener Wasserpflanzen kommen kann. HUSSNER et al. (2005b) berichten des weiteren von Massenvorkommen des Neophyten *Myriophyllum heterophyllum* in Düsseldorfer Stadtgewässern, die dort unmittelbar nach einer Entschlammung der Gewässer auftraten.

1.3 Erklärungen und Erläuterungen zu verschiedenen Begriffen und Sachverhalten des Themenkomplexes

1.3.1 Zur Definition des Begriffes „Neophyt“

Pflanzenarten, die sich nach der Eiszeit ohne Einfluss des Menschen im Zuge von Arealerweiterungen ausgebreitet haben oder im aktuellen Gebiet ihres Vorkommens entstanden sind, werden als einheimisch oder indigen bezeichnet. Mit dem Begriff „Neophyt“ hingegen bezeichnet man im allgemeinen gebietsfremde (allochthone) Pflanzenarten, die erst ab dem Jahr 1500 und durch den Einfluss des Menschen in ein bis dato von ihnen nicht besiedeltes Gebiet gelangten. Pflanzen die noch vor diesem Datum unter Mitwirkung des Menschen in neue Gebiete gelangten, werden als „Archäophyten“ bezeichnet. Dabei ist das Wort „Neophyt“ nicht, wie man vermuten könnte, eine Wortbildung neuerer Zeit, sondern wird in seiner ursprünglichen Bedeutung bereits im 5. vorchristlichen Jahrhundert erstmals im

Fragment 828 des Aristophanes erwähnt (SUKOPP 2001). Der damals verwendete Begriff „neophytos“ bedeutete neu gepflanzt und hatte somit ursprünglich eine andere Bedeutung als die heutige. In der Folge wird dieser Begriff auch im Alten sowie Neuen Testament als Bezeichnung für „Neugepflanzte“ genutzt, d.h. als Begriff für Menschen, die durch die Taufe neu in die christliche Gemeinschaft aufgenommen wurden. Der Schweizer Botaniker RIKLI (1903/04 in SUKOPP 2001) nutzte den Begriff „Neophyt“ im Jahr 1903/04 erstmals, um damit neue Pflanzenarten zu bezeichnen. Um Missverständnisse bei der Verwendung des Wortes zu vermeiden, empfahl KORNAS (1968 in SUKOPP 2001) für neu eingebürgerte Pflanzen den Begriff „Känophyt“ zu verwenden, doch diese Bezeichnung konnte sich nicht in der Fachliteratur durchsetzen.

SUKOPP (2001) unterteilt die Arten, die als Neophyten betrachtet werden, aufgrund ihres Grades der Einbürgerung (= Grad der Naturalisation) in vier unterschiedliche Gruppen:

Ergasiophyten: Arten, die als Kulturpflanzen fungieren und sich ohne andauernde menschliche Pflege nicht in der heimischen Flora halten könnten.

Ephemerophyten: Arten, die als Warenbegleiter von importierten Waren in gelegentlich sogar großen Individuenzahlen eingeschleppt werden, sich aber aufgrund der fehlenden Vermehrungsfähigkeit im Gebiet der Einschleppung nicht etablieren können.

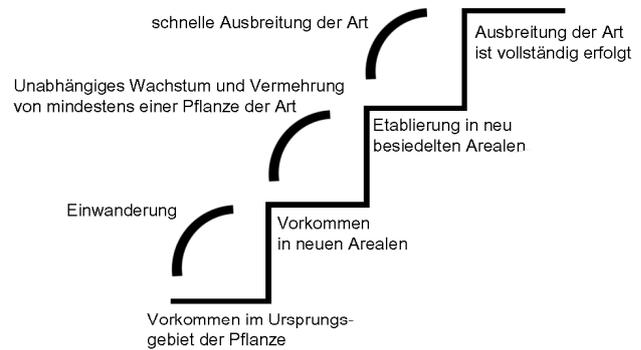
Epökophyten: Eingebürgerte, vom Wirken des Menschen abhängige Arten, zu denen z.B. die meisten Ackerunkräuter gehören.

Agriophyten: Eingebürgerte Arten, die sich einen festen Platz in natürlicher oder naturnaher Vegetation erobern konnten.

Die in dieser Arbeit untersuchten Neophyten können in der Mehrzahl (*Crassula helmsii*, *Myriophyllum aquaticum*, *Myriophyllum heterophyllum*) als eingebürgert, also als Agriophyten, angesehen werden. *Hydrocotyle ranunculoides* steht zumindest an der Schwelle zur Einbürgerung. Lediglich *Ludwigia grandiflora* wurde bislang noch nicht in Deutschland nachgewiesen, doch scheint es nur eine Frage der Zeit, bis sich auch diese Art in Deutschland ausbreiten und etablieren wird.

Die Einführung, Etablierung und Ausbreitung von Neophyten läuft in der Regel nach einem bestimmten Muster ab (SAKAI et al. 2001, KOLAR & LODGE 2001, LEUNG et al. 2002, HEGER & TREPL 2003, LOCKWOOD et al. 2005, PUTH & POST 2005, ARIM 2006, WILLIAMSON 2006). In der ersten Phase findet die Einführung und Etablierung der Art in dem neuen Areal statt, in dieser Zeit breitet sich die Art nur langsam aus (Abb. 1.3). Dabei sind Weg und Form der

Einführung z.T. sehr unterschiedlich (s. Kap. 1.7). Bei den meisten Sippen folgt auf das Eintreffen im neuen, potentiellen Existenzraum eine Phase, in der sich die Sippe erst einmal an diesen neu besiedelten Standorten etabliert, ohne sich in nennenswertem Umfang auszubreiten. Nach einer artspezifisch sehr unterschiedlich langen Zeit, der



sogenannten „Lag“-Phase, folgt dann eine **Abb. 1.3: Schematische Darstellung einer biologischen Invasion** (aus HEGER & TREPL 2003)

Geschwindigkeit und Ausmaß sehr unterschiedlich sein kann. Oftmals hat der Mensch dabei einen entscheidenden Einfluss auf den Verlauf und die Intensität der Ausbreitung der Neophyten. Schließlich erreicht die Verbreitung der Art ein Plateau und es findet keine nennenswerte Ausbreitung mehr statt, in einigen Fällen kommt es sogar wieder zu einem Rückgang. So berichten SIMBERLOFF & GIBBONS (2004) von einem anschließenden Verschwinden von Vorkommen von Neophyten und EDWARDS et al. (2006) weisen darauf hin, dass nach einem Zusammenbruch von Dominanzbeständen aquatischer Neophyten oftmals auch Gewässer zurückbleiben, in denen weder neophytische noch indigene Arten anzutreffen sind. Ob und inwieweit jedoch alle diese Stufen der Ausbreitung durchlaufen werden ist artabhängig.

Die erfolgreiche Etablierung und anschließende Ausbreitung einer neophytischen Wasserpflanzenart ist von mehreren Faktoren abhängig. Neben einigen typischen Charakteristika, die Neophyten zu erfolgreichen Invasoren machen (wie u.a. eine hohe Konkurrenzkraft, eine hohe Reproduktionsrate, eine gute Regenerationsfähigkeit, gute und schnelle Ausbreitungsmöglichkeiten und hohe relative Wachstumsraten (RGR) (REJMANEK & RICHARDSON 1996, BLUMENTHAL 2005), werden in der Literatur weitere Faktoren aufgezählt, die einen entscheidenden Einfluss auf den Invasionserfolg haben. Gemäß der „Enemy Release Hypothesis“ (ERH) besitzt eine neophytische gegenüber den einheimischen Arten einen Konkurrenzvorteil, der auf dem Fehlen von Fraßfeinden beruht (u.a. MARON & VILA 2001, KEANE & CRAWLEY 2002, MITCHELL & POWER 2003, CALLAWAY et al. 2004). Die darauf aufbauende Theorie der „Evolution of Increased Competitive Ability“ (EICA) besagt sogar, dass exotische Arten, die lange von ihren natürlichen Feinden befreit sind, wertvolle

Fähigkeiten verlieren, die ihnen helfen, Feinden zu widerstehen, dafür aber diese Energie nutzen, um eine höhere Konkurrenzkraft aufzubauen (CALLAWAY & RIDENOUR 2004, ZOU et al. in press). Demgegenüber stehen Untersuchungen von PARKER & HAY (2005) und PARKER et al. (2007) die berichten, dass in durchgeführten Versuchen einheimische Tierarten nicht einheimische Pflanzenarten als Nahrungsquelle nutzen bzw. z.T. sogar den einheimischen Pflanzen vorziehen. Dennoch gilt insbesondere die „Enemy Release Hypothesis“ in der Wissenschaft weithin als akzeptiert.

1.3.2 Zur Definition des Begriffes „invasiv“

In der Literatur wird oftmals der Begriff „invasiv“ genutzt, um eine neophytische, manchmal aber auch eine einheimische Art zu charakterisieren. Die Verwendung dieses Begriffes ist jedoch nicht einheitlich. RICHARDSON et al. (2000) und PYŠEK et al. (2004) bezeichnen beispielsweise Arten als invasiv, wenn sie eingebürgert sind, fruchtbare Nachkommen in oft großer Zahl produzieren, diese in deutlicher Entfernung (ca. 100 m) zu den Elternpflanzen zu finden sind (bei vegetativer Ausbreitung durch Wurzeln, Rhizome oder kriechende Sprosse bezieht sich dies dann auf die Ausbreitungsgeschwindigkeit, die in einem solchen Fall mehr als 6 m in 3 Jahren betragen muss) und das Potential haben, sich über eine große Fläche auszubreiten. DAVIS & THOMPSON (2000) ergänzen, dass eine invasive Art einen großen Einfluss auf die neue Umwelt ausübt, wobei die Auswirkungen ökosystematischer oder ökonomischer Art sein können. Die INTERNATIONAL UNION FOR THE CONSERVATION OF NATURE (IUCN 2000) definiert invasive Arten als Arten, die nicht heimisch und in natürlichen und halbnatürlichen Ökosystemen etabliert sind, Veränderungen verursachen und die heimische Biodiversität bedrohen. In dieser Arbeit soll der Begriff „invasiv“ in Anlehnung an RICHARDSON et al. (2000) Taxa kennzeichnen, die nicht einheimisch aber etabliert sind, eine hohe Ausbreitungsgeschwindigkeit zeigen und das Potential aufweisen, sich großflächig in dem neuen Areal auszubreiten.

In der Literatur werden von verschiedenen Autoren typische Eigenschaften von invasiven Arten aufgezählt. Neben einer hohen Konkurrenzkraft zählen u.a. eine hohe Reproduktionsrate, eine gute Regenerationsfähigkeit, gute und schnelle Ausbreitungsmöglichkeiten und hohe relative Wachstumsraten (RGR) zu ihren typischen Eigenschaften (REJMANEK & RICHARDSON 1996, BLUMENTHAL 2005). Nachfolgend sollen daher auch die wichtigsten dieser, invasiven Sippen zugeschriebenen, Eigenschaften bei den in dieser Arbeit behandelten Neophyten untersucht werden.

1.4 Der Wissens- bzw. Forschungsstand zu aquatischen Neophyten weltweit

Das Thema aquatische Neophyten rückte vor allem in den letzten Jahren bzw. Jahrzehnten in den Fokus weltweiter Forschung. Die Ursache für das gestiegene Interesse an dieser Thematik dürfte vor allem in den vermehrt auftretenden Problemen mit neophytischen Wasserpflanzenarten liegen. ZEDLER & KERCHER (2004) weisen darauf hin, dass der Anteil der Feuchtgebietspflanzen in der Liste der 33 als invasivste Pflanzenarten weltweit geltenden Arten 24% beträgt, und dies obwohl die Feuchtgebiete nur weniger als 6% der Landmasse der Erde bedecken. Feuchtgebiete scheinen also sehr anfällig für „Invasionen“ von fremden Pflanzen zu sein (ZEDLER & KERCHER 2004).

Auch aus diesem Grund wird aus den unterschiedlichsten Regionen weltweit über Probleme mit aquatischen Neophyten berichtet.



Abb. 1.4: Dichte *Ludwigia spec.*-Bestände verhindern u.a. den Bootsverkehr auf französischen Gewässern

(Foto: <http://www.cemagref.fr>)

So sorgen neophytische Wasserpflanzenvorkommen für verschiedenartige Beeinträchtigungen bei der Gewässernutzung (z.B. für die Schifffahrt oder die Freizeitnutzung, Abb. 1.4) (u.a. HALSTEAD et al. 2003, HENDERSON et al. 2003), sie bereiten Probleme bei der Hydroenergiegewinnung (u.a. CHAPMAN et al. 1974, BARRETO et al. 2000, HAMEL & PARSONS 2001), schränken die Effektivität von Bewässerungskanälen ein und können unter bestimmten Umständen einen negativen Einfluss auf die α -Biodiversität in den betroffenen Gewässern haben (u.a. HOWARD-WILLIAMS & DAVIES 1988, CHAMBERS et al. 1993, BOYLEN et al. 1999, HOFSTRA et al. 1999, HAMEL & PARSONS 2001, ANDERSON 2003, EDWARDS et al. 2006). Mancherorts kommt es zu deutlichen Verschiebungen in den Artenzusammensetzungen der betroffenen Gewässer und zu einer Verringerung der Häufigkeiten einheimischer Arten (u.a. TANNER et al. 1990, ROBERTS et al. 1999, EDWARDS et al. 2006). Pleustophyten, allen voran *Eichhornia crassipes*, *Pistia stratiotes* und *Azolla filiculoides*, aber auch Arten, die zusätzlich zu ihren submersen Pflanzensprossen auch dichte emerse Teppiche ausbilden (*Ludwigia spec.*, *Hydrocotyle ranunculoides*), sorgten in einigen Fällen bei vollkommener Bedeckung ganzer Seen für eine teilweise sehr drastische Abnahme der α -Biodiversität in den betroffenen Gewässern (u.a. HILL 1999). Dies wurde hauptsächlich durch die Beschattung und die daraus

resultierenden veränderten hydrochemischen Gegebenheiten der Gewässer verursacht. Die bei Massenbeständen von Pleustophyten auftretende Beschattung sorgt für das Absterben submerser Makrophyten, verringert den Sauerstoffgehalt der betroffenen Gewässer und hat unter diesen Umständen auch einen starken negativen Einfluss auf die Gewässerfauna (GRATWICKE & MARSHALL 2001). Wirtschaftliche Probleme ergeben sich u.a. auch aus der stark erhöhten Evapotranspiration (TIMMER & WELDON 1967), was vor allem an den großen Stauseen in den Trockengebieten der Erde ein großes Problem darstellt.

Trotz des gestiegenen Interesses am Thema „aquatische Neophyten“ wird in der Literatur nur sehr selten auf die Biologie, Ökologie und Ökophysiologie neophytischer Wasserpflanzenarten eingegangen. LODGE (1993), BLOSSEY (1999), GOODWIN et al. (1999), SAKAI et al. (2001), ALLENDORF & LUNDQUIST (2003), SUTHERLAND (2004), BOSSENBROEK et al. (2005) weisen auf die Notwendigkeit bzw. den Erfolg solcher Forschung, die gewonnenen Erkenntnisse und den daraus gezogenen Nutzen im Management hin, während SIMBERLOFF (2003) die Meinung vertritt, dass bei Neankömmlingen sofort eine totale Vernichtung der Bestände, frei nach dem Motto „shoot first, ask questions later“ (Zitat SIMBERLOFF in ALLENDORF & LUNDQUIST 2003), erfolgen muss. NICHOLS (1991) hebt aber deutlich hervor, dass durch das Wissen, welches durch die Forschung zur Biologie und Ökologie der Arten gewonnen wird, ein effektives Management z.T. überhaupt erst möglich gemacht wird. BLOSSEY (1999) weist des weiteren auf die Notwendigkeit des Langzeitmonitorings hin, was auch parallel zum Management betrieben werden sollte. Trotzdem ist in der Literatur nur wenig über die Biologie und Ökologie beschrieben, wohingegen vielfach sehr eingehend das Management von neophytischen Arten behandelt wird. So wurden Methoden zur mechanischen (u.a. MURPHY 1988, MOREIRA et al. 1999a, POT 1993, 2002), biologischen (u.a. ANDRES 1977, FREEMAN 1977, PIETERSE 1977, ROBSON 1977, VAN ZON 1977, MCFADYEN 1998, CULLINEY 2005, SHEPPARD et al. 2006, GASSMANN et al. 2006) und chemischen Kontrolle (u.a. DAWSON 1994, 1996, BOWMER et al. 1995, SIMBERLOFF 2003, HALLER et al. 1990, ROBERTS et al. 2001, GETSINGER et al. 2003) entwickelt und beschrieben. Der Effekt solcher Maßnahmen ist von Fall zu Fall sehr unterschiedlich und neben einigen erfolgreichen Bekämpfungsmaßnahmen wird auch von Fällen berichtet, bei denen nach Beendigung der Maßnahmen neben den bekämpften Neophyten auch alle indigenen Wasserpflanzen aus den Gewässern verschwunden waren (LANGDON 2004, EDWARDS et al. 2006).

Im Wesentlichen fand die wissenschaftliche Betrachtung des Themas „aquatische Neophyten“ in der Vergangenheit im englischsprachigen Raum statt, hinzu kamen einzelne Forschungsprojekte zu aktuellen Problemfällen in weiteren Regionen weltweit. In Europa wurden, wenn man einmal von den in vielen wissenschaftlichen Fragestellungen sehr ausführlich untersuchten Arten der Gattung *Elodea* (u.a. CATLING & WOJTAS 1986, NICHOLS & SHAW 1986, SPICER & CATLING 1988, DENDENE et al. 1993, OZIMEK et al. 1993, BOWMER et al. 1995, KADONO et al. 1997, TREMP 2001, BARRAT-SEGRETAIN et al. 2002, NAGASAKA 2004, DI NINO et al. 2005, THIEBAUT 2005, ERHARD & GROSS 2006, JAMES et al. 2006, BARRAT-SEGRETAIN & LEMOINE 2007) absieht, erst in jüngerer Vergangenheit in verschiedenen Ländern, wie beispielsweise in Portugal, den Niederlanden, Belgien und Frankreich, einzelne weitere neophytische Arten intensiver betrachtet (MONTEIRO & MOREIRA 1990, MOREIRA et al. 1999 a, b, NEWMAN & DAWSON 1999, VERLOOVE & HEYNEMAN 1999, SLEMBROUCK & MOLENAAR 2001, POT 2002, THIEBAUT 2007, SAJNA et al. 2007). Diese Arbeit soll nun erstmals auch von deutscher Seite aus einen umfassenden Überblick über fünf ausgesuchte aquatische Neophytenarten geben, die zumindest als „potentiell invasiv“ für den mitteleuropäischen Raum angesehen werden müssen.

1.5 Die Rolle der aquatischen Neophyten in der deutschen Forschung

In Deutschland waren aquatische Neophyten in der Vergangenheit nur in Ausnahmefällen das Objekt wissenschaftlicher Untersuchungen. Während in den letzten Jahrzehnten z.T. umfangreiche Untersuchungen zu den neophytischen Arten der Gattung *Elodea* in Deutschland durchgeführt wurden (WEBER-OLDECOP 1974, 1977, VÖGE 1980, 1994, 1995,



Abb. 1.5: *Myriophyllum aquaticum*-Bestand in einem Kleingewässer in Langenfeld

(Foto: Hussner, 2007)

RÖNICKE et al. 2006), blieb die große Zahl der ausserdem in Deutschland auftretenden aquatischen Neophytenarten fast völlig außer Betracht, obwohl in der Vergangenheit immer wieder von Vorkommen solcher Sippen in heimischen Gewässern berichtet wurde (DIEKJOBST & WOLFF 1995, KOHLER 1995). Der Hauptgrund für diese ungenügende Beachtung dieser Pflanzengruppe dürfte sein, dass in der

Vergangenheit lediglich Massenbestände von *Elodea nuttallii* und *Elodea canadensis* in Deutschland für Probleme sorgten. Erst in der jüngeren Vergangenheit rückten auch andere Arten in den Blickpunkt der bundesweiten Öffentlichkeit, wie beispielsweise *Crassula helmsii* (BÜSCHER et al. 1990, CHRISTENSEN 1993, KÜPPER et al. 1996), *Hydrocotyle ranunculoides* (HUSSNER & VAN DE WEYER 2004, HUSSNER et al. 2005a, HUSSNER 2007, HUSSNER & LÖSCH 2007) oder *Myriophyllum heterophyllum* (PIETSCH & JENTSCH 1984, SPANGEHL & SCHARRENBURG 1985, WIMMER & SCHREI 1995, WIMMER 1997, HUSSNER et al. 2005b). In dieser Arbeit werden, neben diesen drei aufgeführten Taxa, mit *Ludwigia grandiflora* und *Myriophyllum aquaticum* (Abb. 1.5) auch zwei weitere, allmählich in den Fokus der öffentlichen Aufmerksamkeit geratende, aquatische Neophyten vorgestellt und genaue Aussagen zur Biologie, Ökologie und Ökophysiologie dieser Taxa gemacht. Diese Informationen sollen als Grundlage einer immer weiter zu intensivierenden Diskussion über aquatische Neophyten dienen und eine Hilfestellung zur Frage geben, ob und inwieweit ein Management sinnvoll und möglich ist. Aus diesem Grund wurden auch Arten untersucht, die zwar in Deutschland noch sehr selten sind (*Hydrocotyle ranunculoides*, *Myriophyllum aquaticum*) bzw. noch nicht nachgewiesen wurden (*Ludwigia grandiflora*), aber europaweit als „invasiv“ eingestuft werden (SCHRADER 2004, SHEPPARD et al. 2005, GASSMANN et al. 2006) und von denen deshalb eine genaue Risikoanalyse gefordert wird (SCHRADER 2004).

1.6 Die Geschichte der aquatischen Neophyten in Nordrhein-Westfalen

Die erste aus Nordrhein-Westfalen beschriebene neophytische Wasserpflanzenart war die Kanadische Wasserpest *Elodea canadensis*, die auch heute noch in vielen Lehrbüchern als die „Vorzeigart“ im Bereich aquatischer Neophyten aufgeführt wird. Sie wurde bereits um 1865 in Deutschland erstmals nachgewiesen (ANDRÄ 1867) und breitete sich in der Folgezeit explosionsartig aus. Einige Jahrzehnte später konnten mit *Egeria densa*, *Vallisneria spiralis* und später auch mit *Elodea nuttallii* drei weitere Taxa aus der Familie der Hydrocharitaceae in Nordrhein-Westfalen nachgewiesen werden (GLÜCK 1936, WATTENDORF



Abb. 1.6: *Hygrophila polysperma*

(Foto: Hussner, 2005)

1964, ANT 1966, 1970, RUNGE 1972) (Tab. 1). Während *Elodea nuttallii* in der Folgezeit der verbreitetste aquatische Neophyt in Nordrhein-Westfalen (und in ganz Deutschland) wurde und immer noch ist, blieben die Vorkommen von *Egeria densa* und *Vallisneria spiralis* auf einzelne Gewässer beschränkt und hielten sich z.T. auch nur wenige Jahre. Erst in den letzten

Tab. 1: Die aquatischen Neophyten in Nordrhein-Westfalen (aus HUSSNER 2006, ergänzt)

Wissenschaftlicher Name	deutscher Name	Erstnachweis NRW	Autor / Jahr
<i>Azolla filiculoides</i> Lamarck	Großer Algenfarn	unbekannt	NN
<i>Crassula helmsii</i> (Kirk) Cockayne	Helms Dickblatt	1988	Büscher et al. 1990
<i>Egeria densa</i> Planchon	Dichte Wasserpest	1914	Glück 1936
<i>Eichhornia crassipes</i> (Mart.) Solms	Wasserhyazinthe	unbekannt	NN
<i>Elodea callitrichoides</i> (Rich.) Casp.	Argentinische Wasserpest	2007	Hussner (unpubl.)
<i>Elodea canadensis</i> Michaux	Kanadische Wasserpest	1865	Andrä 1867
<i>Elodea nuttallii</i> (Planchon) St. John	Nuttalls Wasserpest	1953	Wattendorf 1964
<i>Hydrocotyle ranunculoides</i> L.fil.	Großer Wassernabel	2004	Hussner & van de Weyer 2004
<i>Hygrophila polysperma</i> (Roxb.) Anderson	Indischer Wasserfreund	2005	Hussner et al. 2007
<i>Lagarosiphon major</i> (Ridley) Moss	Wechselständige Wasserpest	1994	Zimmermann (i.V.)
<i>Lemna aequinoctialis</i> Welwitsch		1982	Diekjobst 1984
<i>Lemna minuta</i> Kunth	Zierliche Wasserlinse	1981	Diekjobst 1983
<i>Lemna turionifera</i> Landolt	Rote Wasserlinse	1991	Wolff & Raabe 1991
<i>Myriophyllum aquaticum</i> (Velloso) Verdcourt	Brasilianisches Tausendblatt	1988	Bank-Signon & Patzke 1988
<i>Myriophyllum heterophyllum</i> Michaux	Verschiedenblättriges Tausendblatt	1979	Spangehl & Scharrenberg 1985
<i>Pistia stratiotes</i> L.	Wassersalat	1981	Diekjobst 1984
<i>Sagittaria latifolia</i> Willd.	Breitblättriges Pfeilkraut	ca. 1980	Adolphi 1995
<i>Shinnersia rivularis</i> (Gray) King & Robinson	Mexikanisches Eichenblatt	1992	Diekjobst & Wolff 1995
<i>Vallisneria spiralis</i> L.	Wasserschraube	ca.1900	Runge 1972

zwei Jahrzehnten konnten einige neue Vorkommen der Wasserschraube und der Dichten Wasserpest in Nordrhein-Westfalen gefunden werden (u.a. GALUNDER et al. 1989, HUSSNER & LÖSCH 2005). Seit ca. 1980 traten in der Vegetation heimischer Gewässer zudem, beispielsweise mit *Eichhornia crassipes* und *Pistia stratiotes*, weitere neophytische Wasserpflanzenarten auf, die sich z.T. nur eine Vegetationsperiode hielten (HUSSNER 2005), während sich andere (z.B. *Azolla filiculoides*, *Crassula helmsii*, *Myriophyllum heterophyllum*, *Lemna minuta*, *Lemna turionifera*) mit unterschiedlicher Dominanz fest in der Vegetation etablierten (SPANGEHL & SCHARRENBERG 1985, RYDL 2004, HUSSNER 2005, 2006, HUSSNER et al. 2005b). *Hydrocotyle ranunculoides* und *Hygrophila polysperma* (Abb. 1.6) traten erst in den letzten Jahren in den Gewässern in Nordrhein-Westfalen auf (HUSSNER & VAN DE WEYER 2004, HUSSNER 2007, HUSSNER et al. 2007). Während man bei *Hydrocotyle ranunculoides* mit großer Wahrscheinlichkeit davon ausgehen kann, dass sich die Art fest in der heimischen Vegetation etablieren wird (bzw. bereits etabliert hat), wird man bei dem in Deutschland vorher nicht nachgewiesenen Indischen Wasserfreund, *Hygrophila polysperma* (Abb. 1.6), erst in den nächsten Jahren feststellen können, ob und inwieweit sich die Art unter hiesigen klimatischen Bedingungen in geeigneten Gewässern halten kann.

1.7 Die verschiedenen Ausbreitungsvektoren aquatischer Neophyten

Anders als die meisten Landpflanzen vermehren sich Wasserpflanzen vielfach fast nur, unter bestimmten Bedingungen sogar ausschließlich, vegetativ. So ist von vielen neophytischen Wasserpflanzenarten nur jeweils ein Geschlecht in Deutschland nachgewiesen, so dass eine sexuelle Vermehrung in den heimischen Gewässern gar nicht stattfinden kann. Viele Wasserpflanzenarten sind aber in der Lage, selbst aus kleinsten Bruchstücken der Pflanzen neue Triebe zu bilden (KANE & ALBERT 1989, KANE et al. 1991, 1993, BARRAT-SEGRETAIN et al. 1998, FRITSCHLER 2007).



Abb. 1.7: Die nicht frostresistenten Pleustophyten *Pistia stratiotes* und *Eichhornia crassipes* gelangen oftmals als Aquarium-adventive in die heimischen Gewässer (Erft bei Wevelinghoven, 2005)

Aus diesem Grund sind viele Wasserpflanzenarten befähigt, sich durch verschiedene Vektoren zu verbreiten. Neben den natürlichen Ausbreitungsmöglichkeiten, wie über den Transport durch verschiedene Vertebraten (GREEN et al. 2002, FIGUEROLA & GREEN 2002, 2004, FIGUEROLA et al. 2002, SANTAMARIA et al. 2002, NATHAN 2006), mit der Gewässerströmung (BARRAT-SEGRETAIN 1996) oder durch Hochwässer, spielen vor allem menschliche Aktivitäten eine entscheidende Rolle bei der Ausbreitung von Wasserpflanzen. So sind die Hilfsmittel des Wassersports, wie nicht gereinigte Boote von Ruderern, Kanuten oder Tauchgerätschaften, die in verschiedenen Gewässern benutzt werden, ebenso potentielle Ausbreitungsvektoren von Wasserpflanzenarten, wie die für Wirtschaft und Freizeit eingesetzten Schiffe (JOHNSTONE et al. 1985, 1987, JOHNSON et al. 2001, MACISAAC et al. 2001, 2002, ASHTON et al. 2006, LEUNG et al. 2006). Aber auch durch Fischbesatz (POLLUX et al. 2006) oder durch unbedachte bzw., bei falsch etikettierten Pflanzen, auch unbewusste Ansaubungen im Zuge von Renaturierungs- bzw. Begrünungsmaßnahmen könnten Neophyten in die heimischen Gewässer gelangen. DEHNEN-SCHMUTZ et al. (2007a,b) weisen ganz allgemein darauf hin, dass der Handel mit Pflanzenarten einen entscheidenden Anteil an der Einfuhr neophytischer Arten in die Länder hat. So ist vor allem bei den beliebten Aquarium- bzw. Teichpflanzen in vielen Fällen ein unbedachtes Ausbringen von überflüssigem Pflanzenmaterial in die Natur eine weitere Ursache für das Auftreten neophytischer Wasserpflanzenarten (KAY & HOYLE 2001, MAKI & GALATOWITSCH 2004, RIXON et al.

2005). EDWARDS & CLAYTON (2002) wiesen so für Neuseeland nach, dass Gewässer, die von der Öffentlichkeit abgeschirmt waren, geringere Neophytenvorkommen aufwiesen als der Öffentlichkeit zugängliche Vergleichsgewässer. Auch LONSDALE (1999) hebt den engen Zusammenhang zwischen der Zahl von Besuchern von Seen und Teichen und der Zahl der dort zu findenden invasiven Arten hervor. HUSSNER et al. (i.V.) weisen auf die enge Korrelation zwischen der Zahl der Einwohner und der Anzahl nachgewiesener aquatischer Neophyten pro Bundesland hin (Abb. 1.8). Dies unterstützt die Ansicht, dass auch in Deutschland die meisten aquatischen Neophytenarten durch den Menschen in die freie Natur gelangen. QUENÉ-BOTERENBROOD & MENNEMA (1974) gaben solchen Pflanzen den kennzeichnenden Namen „Aquariumadventive“.

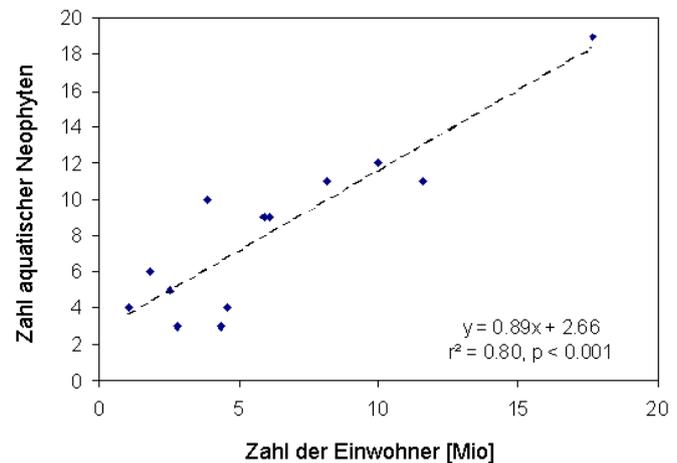


Abb. 1.8: Die Korrelation zwischen der Zahl der Einwohner und der Anzahl aquatischer Neophyten pro Bundesland (aus HUSSNER et al. i.V.)

In Deutschland werden derzeit alleine über 500 Sumpf- und Wasserpflanzenarten im Internet zum Kauf angeboten. Knapp 4/5 davon sind hier nicht heimisch, und unter ihnen befinden sich eine ganze Reihe potentiell invasiver Arten, die so ihren Einzug in die deutschen Gewässer halten könnten (HUSSNER i.V.). Die Erft, die im Rahmen dieser Arbeit intensiv untersucht wurde, ist ein hervorragendes Beispiel, wie schnell solche Einwanderungs- und Ausbreitungsprozesse stattfinden und sich Veränderungen in der Vegetation des Gewässers ergeben können. Im Fall der Erft ist dabei für manche Neophyten sogar eine gezielte Ansalbung im Gewässer nicht auszuschließen, da nach Berichten von Ortsansässigen diese neophytischen Arten gezielt durch kommerzielle Anbieter geerntet wurden, noch bevor die Vorkommen dieser Taxa in dem Gewässer gemeinhin bekannt waren. Die Erft stellt folglich mit ihrer Fülle an aquatischen Neophyten ein ausgezeichnetes Untersuchungsgewässer dar, um die Folgen von Einwanderungen neophytischer Arten nachhaltig dokumentieren zu können.

1.8 Ziel dieser Arbeit

Die Zahl der aquatischen Neophyten in Deutschland hat in den letzten Jahren stark zugenommen (Abb. 1.9). Nordrhein-Westfalen ist dabei das Bundesland, welches die höchste Anzahl nachgewiesener aquatischer Neophyten aufweist (Abb. 1.10). Somit ist dieses Bundesland besonders geeignet, um die weitere Entwicklung aquatischer Neophyten in hiesigen Gewässern zu verfolgen.

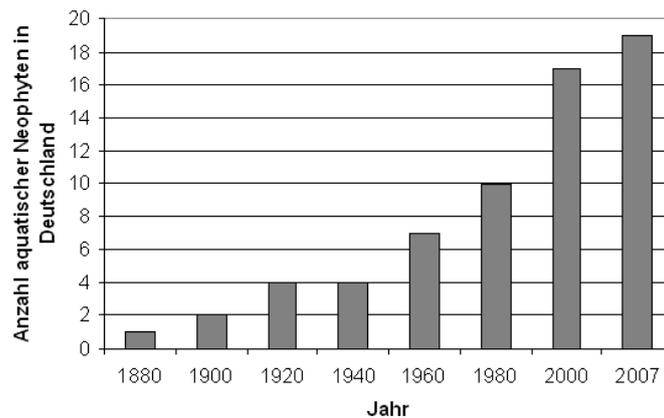


Abb. 1.9: Zunahme der Anzahl aquatischer Neophyten in Deutschland (bei 4 Arten ist das Jahr des Erstnachweises unbekannt, aus HUSSNER et al. i.V.)

In der Literatur wird oftmals auf den engen Zusammenhang von Klimawandel und der Ausbreitung von Neobiota hingewiesen (DUKES & MOONEY 1999, SIMBERLOFF 2000 und WALTHER et al. 2005). Es wird vermutet, dass gerade Neophyten von den Folgen des Klimawandels profitieren könnten und eine weitere Ausbreitung in Deutschland erfahren. Auch die zunehmende Eutrophierung der Gewässer ist nach Meinung von verschiedenen Autoren (u.a. DAVIS et al. 2000) ein weiterer wichtiger Aspekt bei der Ausbreitung neophytischer Sippen. Daher ist in Zukunft grundsätzlich mit einer weiteren Ausbreitung der Arten zu rechnen, die auch zunehmend für Probleme bei der Nutzung der Gewässer sorgen könnten, wie dies bereits aus angrenzenden Ländern berichtet wird (POT 2002, DANDELLOT et al. 2005)

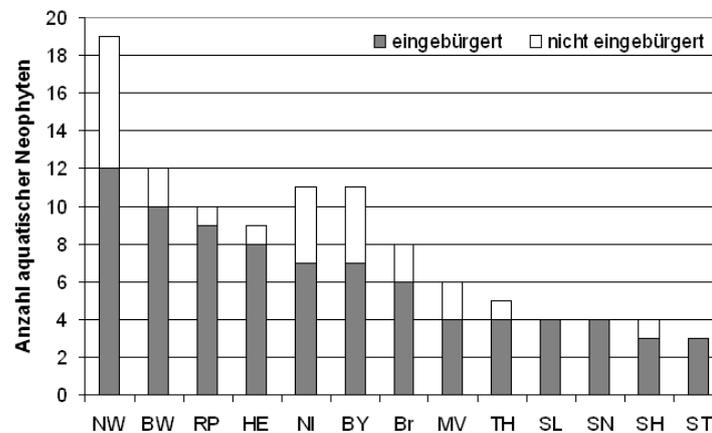


Abb. 1.10: Anzahl aquatischer Neophyten in den einzelnen Bundesländern (NW: Nordrhein-Westfalen, BW: Baden-Württemberg, RP: Rheinland-Pfalz, NI: Niedersachsen inkl. Bremen, HE: Hessen, BY: Bayern, Br: Brandenburg inkl. Berlin, MV: Mecklenburg-Vorpommern, TH: Thüringen, SL: Saarland, SN: Sachsen, SH: Schleswig-Holstein inkl. Hamburg, ST: Sachsen-Anhalt, aus HUSSNER et al. i.V.)

Deshalb soll in dieser Arbeit untersucht werden, ob fünf potentiell invasive aquatische Neophyten in Deutschland von den sich ändernden klimatischen Bedingungen, mit erhöhten Temperaturen und Veränderungen im Hydroregime der Gewässer, sowie von einer zunehmenden Eutrophierung der Gewässer profitieren werden und inwieweit in Zukunft mit Problemen bei auftretenden Dominanzbeständen gerechnet werden muss. Es ist hierbei zu erwarten, dass neben den wasserwirtschaftlichen Problemen auch Veränderungen in der α – Biodiversität der betroffenen Gewässer auftreten werden.

Anhand von Gaswechsellmessungen soll gezeigt werden, inwieweit die untersuchten Arten durch eine Erhöhung der Temperaturen profitieren würden. Die ermittelten Temperaturoptima sind ein guter Hinweis darauf, ob die Arten bei weiter steigenden Temperaturen zunehmend bessere Wachstumsbedingungen vorfinden würden oder nicht. Mit entscheidend dabei ist aber auch, ob und inwieweit die einzelnen Sippen im Falle emersen Wuchses die hiesigen Winter überstehen. Sippen mit stärkerer Frostresistenz sollten bessere Überdauerungs- und Ausbreitungsmöglichkeiten besitzen als frostempfindliche Sippen, die im extremsten Fall nur eine Vegetationsperiode überdauern könnten und so zu keiner nachhaltigen Veränderung der heimischen Flora führen würden. Untersuchungen im Gelände sowie an künstlich beheizten Gewässern gaben Informationen über das winterliche Überdauerungsvermögen der aquatischen Neophyten, die Auswirkungen erhöhter Wassertemperaturen im Winter sowie über die Veränderungen in der Vegetationszusammensetzung heimischer Gewässer unter dem Einfluss sich weiter ausbreitender neophytischer Sippen.

Wachstumsversuche sollen des weiteren zeigen, ob die Arten, wie erwartet, von der zunehmenden Eutrophierung und den sich ändernden Hydroregimen der Gewässer profitieren und somit bei den sich ändernden Bedingungen einen Vorteil gegenüber indigenen Pflanzenarten haben. Dies könnte zu einer deutlichen Veränderung der Vegetationszusammensetzung heimischer Gewässer führen. Die weiterhin durchgeführten Untersuchungen zur derzeitigen Vegetationszusammensetzung bei schon auftretenden Dominanzbeständen können bereits mögliche Auswirkungen des Auftretens aquatischer Neophyten aufzeigen, wobei nach verschiedenen Autoren (u.a. HOWARD-WILLIAMS & DAVIES 1988, CHAMBERS et al. 1993, BOYLEN et al. 1999, HOFSTRA et al. 1999, HAMEL & PARSONS 2001, ANDERSON 2003, EDWARDS et al. 2006) fast zwangsläufig mit einer Abnahme der α – Biodiversität zu rechnen ist. Die Situation der indigenen Wasserpflanzenvegetation

der Erft, dem neophytenreichsten deutschen Fließgewässer, sollte so deutlich die Auswirkungen eines verstärkten Auftretens neophytischer Arten aufzeigen.

Aufgrund bestehender klimatischer Unterschiede zu den europäischen Nachbarländern ist zu vermuten, dass sich die in Deutschland gebildeten Dominanzbestände in ihren Bestandsdichten von denen in anderen Ländern unterscheiden. Bestehende Unterschiede können Indizien dafür sein, ob die klimatischen und standörtlichen Gegebenheiten für die Arten in Deutschland sich; positiv oder negativ; maßgeblich auf die Bestandsdynamik auswirken werden.

Dominanzbestände aquatischer Neophyten werden weltweit mit verschiedenen Managementstrategien bekämpft. In Deutschland sind aufgrund gesetzlicher Regelungen, u.a. durch das Verbot von Herbizideinsätzen, die Möglichkeiten eines Managements stark begrenzt, so dass in den meisten Fällen lediglich ein mechanisches Management durchgeführt werden kann. Entscheidend für den Erfolg solcher Maßnahmen ist, ob die Pflanzen sich aus zwangsläufig entstehenden Pflanzenfragmenten regenerieren. Eine hohe Regenerationsfähigkeit dürfte zu einem geringen Erfolg solcher Managementmaßnahmen führen. Regenerationsversuche sollen daher zeigen, ob diese Vermutung für die hier untersuchten Taxa zutrifft.

2 Material und Methoden

2.1 Die Kartierung der Wasserpflanzenvegetation der Erft

Die Erft entspringt in einer Höhe von 540 m ü. NN. südwestlich von Bad Münstereifel. Nach einer Fließgewässerstrecke von 105 km mündet das Gewässer linksseitig südlich Neuss in den Rhein (FRIEDRICH 1973, 2000, KNOBLAU et al. 1997, ELS et al. 1999). Das anfänglich noch

kleine Fließgewässer nimmt südlich von Euskirchen mit der Swist ihren wichtigsten Zufluss auf (FRIEDRICH 2000). Auf der Höhe der Stadt Kerpen beginnt ein Bereich, in dem das natürliche Abflussregime der Erft durch eine Vielzahl von Sumpfungswasser-einleitungen der nahegelegenen Braunkohle-tagebaue völlig verändert wird. An vielen Stellen im Erftverlauf finden sich augenscheinliche Spuren einer Gewässer-erweiterung, bei der das Fließgewässer für ein Abflussvolumen von rund 30 m³/s ausgebaut wurde. Im Zeitraum von 1965 bis 1980 hatte die Erft ein Abflussvolumen von rund 25 m³/s, und auch heute noch ist der durchschnittliche Abfluss des Gewässers mit rund 10 m³/s doppelt so hoch wie der mittlere naturnahe Abfluss von rund 5 m³/s. Des weiteren finden sich in einigen Bereichen Abdichtungen der Gewässersohle, die ein

Zurückfließen des Erftwassers in den Tagebau verhindern sollen (FRIEDRICH 2000, LUA NRW 2002). Neben den Veränderungen in der Gewässermorphologie hat die Erft jedoch eine weitere Besonderheit, welche vor allem in der kalten Jahreszeit deutlich am Gewässer zu erkennen ist. Das aus Tiefen von bis zu 400 m geförderte, geothermisch erwärmte Sumpfungswasser, welches ganzjährig mit Temperaturen von knapp 20 °C in die Erft eingeleitet wird (FRIEDRICH 2000), bedingt ein für unsere Breiten anomales Temperaturregime des Gewässers, mit relativ normalen Temperaturen im Sommer, aber stark erhöhten Temperaturen im Winter. Selbst bei strengem Dauerfrost kühlt sich das Gewässer nicht unter 10 °C ab (FRIEDRICH 1973, 2000). Die sonst übliche Verknüpfung von Luft- und

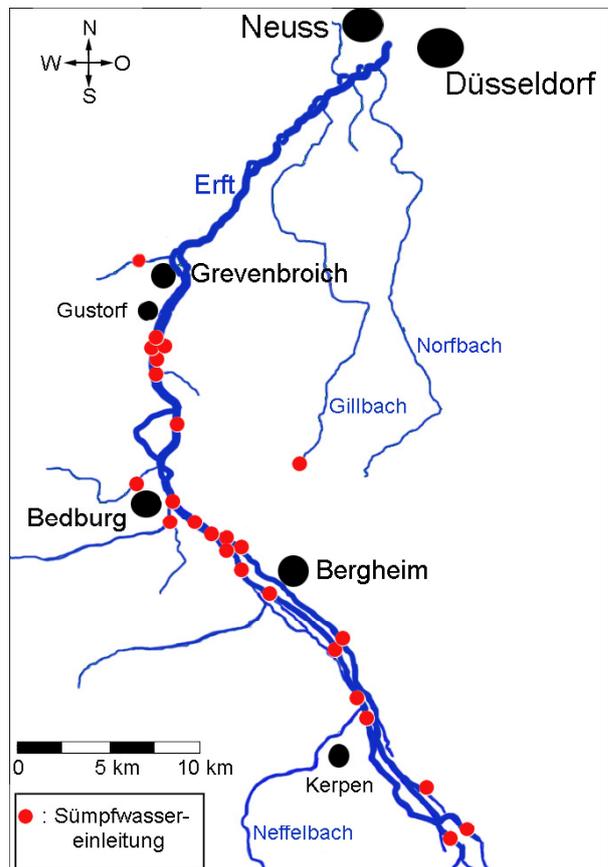


Abb. 2.1: Das Untersuchungsgebiet mit einer Übersicht über die Lage der Sumpfungswassereinleitungen

Wassertemperatur ist in den Gebieten am Unterlauf der Erft somit gelöst, und es finden sich fast ideale Bedingungen für die Ansiedlung tropisch-subtropischer Organismen in einem Fluss der temperaten Klimazone (FRIEDRICH 2000).

In Anlehnung an frühere Untersuchungen von HUSSNER (2004, 2005) sowie HUSSNER & LÖSCH (2005) wurde die Erft in den Jahren 2003 (HUSSNER 2004), 2005 und 2007 hinsichtlich ihrer Wasserpflanzenvegetation, und insbesondere auf das Vorkommen aquatischer Neophyten, untersucht. Zu diesem Zweck wurde die Erft unterhalb von Bergheim bis zur Mündung in den Rhein in 52 unterschiedlich lange Abschnitte unterteilt. Die Abschnittsgrenzen wurden ebenso wie die genauere Methodik der Kartierung von früheren Arbeiten von HUSSNER (2004, 2005) und HUSSNER & LÖSCH (2005) übernommen. Die Häufigkeiten der verschiedenen Arten wurden nach einer fünfteiligen Skala von KOHLER (1978) geschätzt (Tab. 2.1.). Die durchschnittliche Fließgeschwindigkeit wurde nach einer dreistufigen Skala (langsam: <0,3 m/s; mittel: 0,3-0,7 m/s; schnell: >0,7 m/s) geschätzt. Zudem wurden wichtige Standortparameter wie die Beschattung (und damit die Lichtverfügbarkeit, Tab. 2.3) des Gewässers sowie die Substrattypen (Tab. 2.2) protokolliert, da diese Parameter einen entscheidenden Einfluss auf das Vorkommen und die Verbreitung von Wasserpflanzenarten haben (u.a. BARKO & SMART 1986, BARKO et al. 1982, BARKO et al. 1986, REMY 1993 a, b, c, CARR et al. 1997, FERREIRA et al. 1998, FERREIRA & MOREIRA 1999, DAWSON & SZOSKIEWICS 1999, RIIS & BIGGS 2001, RIIS et al. 2001, RIIS & SAND-JENSEN 2002, MEILINGER 2003, BERNEZ et al. 2004, LACOUL & FREEDMAN 2006 a,b). Diese Parameter werden im weiteren Verlauf der Arbeit nicht im einzelnen dargestellt, aber bei der Diskussion der Kartierungsergebnisse mit einbezogen.

Tab. 2.1.: Die fünfteilige Schätzskala nach KOHLER (1978)

	Skala
1	sehr selten
2	selten
3	verbreitet
4	häufig
5	massenhaft

Tab. 2.2: Klassifizierung der Substrattypen (nach SCHAUMBURG et al. 2002, verändert)

Schlamm
Ton / Lehm (<0,063 mm)
Sand (0,063 – 2 mm)
Fein- / Mittelkies (2 – 6,3 / 6,3 – 20 mm)
Grobkies (20 – 63 mm)
Steine (63 – 200 mm)
Blöcke (>200 mm)

Zusätzlich zur großräumlichen Erfassung der Wasserpflanzenvegetation der Erft wurden an ausgewählten Gewässerstrecken mit einem guten Bestand an indigenen und neophytischen Wasserpflanzenvorkommen kleinere Dauerflächen mit Flächengrößen von 4 - 8 m² angelegt, an denen jedes Jahr im Spätsommer bzw. Herbst, also zum Zeitpunkt der maximalen

Bestandsgröße der Vorkommen neophytischer Arten, die Artenzusammensetzung mit ihren Abundanzen (nach LONDO, 1974, Tab. 2.4) sowie deren räumlichen Verteilungsmustern aufgenommen wurden.

Tab. 2.3: Die Beschattungsskala nach WÖRLEIN (1992)

Stufe	Beschreibung	Erläuterung
1	vollsonnig	besonnt von Sonnenauf- bis Sonnenuntergang
2	sonnig	in der überwiegenden Zeit von Sonnenauf- bis Sonnenuntergang, immer jedoch in den wärmsten Stunden des Tages in voller Sonne
3	absonnig	überwiegend in der Sonne, in den heißesten Stunden jedoch im Schatten
4	halbschattig	mehr als die Tageshälfte und immer während der Mittagszeit beschattet
5	schattig	voller Schatten unter Bäumen

2.2 Ausbreitung und Bestandsentwicklung von *Hydrocotyle ranunculoides*-Beständen in Nordrhein-Westfalen

Im Rahmen der vorliegenden Studien konnten mit *Hydrocotyle ranunculoides* und *Hygrophila polysperma* zwei neue aquatische Neophytenarten für Deutschland nachgewiesen werden (HUSSNER & VAN DE WEYER 2004, HUSSNER et al. 2007). Aufgrund der schnellen Ausbreitung von *Hydrocotyle ranunculoides* und aufgrund der Erfahrungen aus einigen benachbarten Ländern, wo der Große Wassernabel mancherorts innerhalb weniger Jahre nach dem ersten Auftreten massive Probleme verursachte, erschien eine genauere Erfassung der Ausbreitungsdynamik der Art notwendig. Aus diesem Grund wurden an kleineren Dauerflächen mit vorhandenen *Hydrocotyle ranunculoides*-Pflanzen

Tab. 2.5.: Die Deckungsgrade nach BRAUN-BLANQUET (1964)

Skala	Deckung [%]
1	≤ 5
2	> 5 - 25
3	> 25 - 50
4	> 50 - 75
5	> 75 - 100

auf Flächengrößen von 2-4 m² während des Jahres 2005 monatlich Untersuchungen der Vegetationsentwicklung durchgeführt, wobei die Häufigkeiten aller Arten nach LONDO (1974, Tab. 2.4) geschätzt wurden. Des Weiteren wurden an ausgewählten Stellen die Bestandsgrößen von *Hydrocotyle ranunculoides* jährlich vermessen und die Deckungsgrade nach der Skala von BRAUN-BLANQUET (1964, Tab. 2.5) geschätzt.

Tab. 2.4: Die Schätzskala nach LONDO (1974) (leicht verändert)

	Deckung [%]
+	<1
0.1	1
0.2	> 1 - 3
0.4	> 3 - 5
0.7	> 5 - 10
1.2	> 10 - 15
2	> 15 - 25
3	> 25 - 35
4	> 35 - 45
5	> 45 - 55
6	> 55 - 65
7	> 65 - 75
8	> 75 - 85
9	> 85 - 95
10	> 95 - 100

2.3 Untersuchungen zum Lebenszyklus der Arten in Nordrhein-Westfalen

Wasserpflanzen besitzen ebenso wie Landpflanzen einen artspezifischen Lebenszyklus (NICHOLS & SHAW 1986, HARAMOTO & IKUSIMA 1988, HUSSNER 2007). Neben einigen immergrünen Arten ist die Mehrzahl der Wasserpflanzenarten nicht wintergrün und treibt jedes Frühjahr wieder aus, entweder aus den Wurzeln, aus Turionen oder aus sonstigen Überdauerungsorganen. In einem Teilversuch der Arbeit wurden Untersuchungen zu den Lebenszyklen der hier behandelten neophytischen Wasserpflanzenarten gemacht. Zu diesem Zweck wurden neben monatlichen Kartierungen an Beständen der neophytischen Arten im Freiland auch Untersuchungen in künstlich angelegten Teichen (Größe: 1 x 1m, Tiefe: 1 m)

durchgeführt. Um zu erfahren, inwiefern erhöhte Wassertemperaturen im Winter, wie sie im Zuge des prognostizierten Klimawandels zu erwarten sind, Auswirkungen auf den Lebenszyklus der Sippen haben werden, wurden einige Teiche mit je einem 300 Watt starken Teichheizer (Fa. Schego, Offenbach am Main) beheizt. Aufgrund dieser an der Oberfläche treibenden Teichheizer kam es selbst bei starken Frostereignissen nur zu einer geringen Randeisbildung in diesen Teichen, während unbeheizte Teiche, die Kontrollen, eine bis zu 15 cm dicke Eisschicht aufwiesen. Die Entwicklung der



Abb. 2.2: Teich mit Teichheizung

Bestände in den Teichen wurden regelmäßig protokolliert. Aus den im Gelände gewonnenen Ergebnissen und der Bestandsentwicklung in den künstlich angelegten Teichen konnten Lebenszyklen der Arten gezeichnet werden, welche deren Entwicklungsstufen in den einzelnen Jahreszeiten und unter verschiedenen Temperaturbedingungen darstellen.

2.4 Bestandsdichte der verschiedenen neophytischen Arten in nordrhein-westfälischen Gewässern

Bestände neophytischer aber auch einheimischer Wasserpflanzenarten können unter bestimmten Bedingungen große Ausmaße annehmen, was im Extremfall auch Auswirkungen auf die betroffenen Ökosysteme haben kann. Eine zentrale Frage ist daher, inwieweit die untersuchten Taxa in der Lage sind, Massenbestände in hiesigen Gewässern zu bilden und wenn ja, unter welchen Bedingungen sie dies tun. Aus diesem Grund wurden zur Bestimmung von lokalen Bestandsdichten bei auftretenden Dominanzbeständen der neophytischen Arten in Nordrhein-Westfalen Biomassesammlungen im Gelände durchgeführt. Die Proben wurden entweder im Wasser wattend oder im Rahmen von Tauchuntersuchungen genommen, wie sie in der wissenschaftlichen Forschung weit verbreitet sind (WARD et al. 1987, SCHWARZ & HOWARD-WILLIAMS 1993, SCHWARZ & HAWES 1997). Zur Probennahme wurden mit einem 50 x 50 cm großen Rahmen Reinbestände der Arten abgesteckt, welche dann vollständig abgeerntet wurden. Zur Bestimmung der Nährstoffverfügbarkeit an diesen Standorten wurden an jeder Stelle Bodenmischproben aus Bodentiefen von 0 - 15 cm entnommen, die anschließend im Labor auf die Gehalte an verschiedenen Nährstoffe untersucht wurden (s. Kap. 2.10). Insgesamt wurden bei den einzelnen Arten folgende Biomassesammlungen durchgeführt:

- 1) *Crassula helmsii*: Fühlinger See bei Köln (Topographische Karte 1:25000, TK 4907), Sammlungen am Ufer sowie im Gewässer in den Wassertiefen 0 - 2 m, 2 - 4 m, 4 - 6 m und 6 - 8 m (n = 4) im Jahr 2007
- 2) *Hydrocotyle ranunculoides*: Nebenarm der Erft bei Gustorf sowie in der Erft nahe der BAB 565 (beides TK 4905) (n = 3) im Jahr 2005
- 3) *Myriophyllum aquaticum*: Gewässer in Heiligenhaus (TK 4607) in einer Wassertiefe von 0 - 2 m (n = 4) im Jahr 2007
- 4) *Myriophyllum heterophyllum*: Düsseldorfer Stadtgewässer Schwanenspiegel und Spee'scher Graben (TK 4706) in einer Wassertiefe von 0 - 2 m (n = 4) im Jahr 2006.

Bei *Ludwigia grandiflora* konnten aufgrund des Fehlens von Vorkommen in Deutschland noch keine Biomassesammlungen erfolgen.

Die gesammelten Proben wurden nach unterschiedlichen Pflanzenorganen wie folgt separiert:

- 1) *Crassula helmsii*: keine Aufteilung
- 2) *Hydrocotyle ranunculoides*: Wurzeln, Sprosse, Blattstängel und Blätter
- 3) *Myriophyllum aquaticum*: Wurzeln, Sprosse mit Blättern
- 4) *Myriophyllum heterophyllum*: Wurzeln, Sprosse mit Blättern

Nach einer Trockenzeit von 72 h bei einer Temperatur von 70 °C und einem weiteren Tag im Exsikkator wurden die jeweiligen Trockengewichte bestimmt.

Als weitere Kenngrößen der Bestandsdichten wurden bei *Hydrocotyle ranunculoides* zusätzlich noch die Blattflächen ermittelt, wobei jedes Blatt einzeln mit Hilfe des Blattflächenmessgerätes (Li 3100, Fa. LICOR, Lincoln, Nebraska, USA) vermessen wurde.

2.5 Regenerationsfähigkeit der verschiedenen neophytischen Arten

Die Regenerationsfähigkeit von aquatischen Makrophyten ist ein entscheidender Faktor bei deren Ausbreitung. Je kleiner die Pflanzenteile sind, aus denen sich die Pflanze reproduzieren kann, umso größer ist die Wahrscheinlichkeit, dass die über verschiedene Vektoren (u.a. Wassersportgeräte, Tiere; siehe Kap. 1.7) von einem ins andere Gewässer gelangten Pflanzenteile für neue Vorkommen einer Art sorgen. Insbesondere bei diözischen neophytischen Arten, die bis auf wenige Ausnahmen nur mit einem Geschlecht in Deutschland vertreten sind, ist die Fähigkeit zur einfachen vegetativen Ausbreitung entscheidend für die weitere Ausbreitung. Aber auch die Wirksamkeit verschiedener

Managementmaßnahmen hängt in großen Teilen davon ab, inwieweit verdriftende Sprossbruchstücke neue Bestände aufbauen können.

Um Kenntnisse über die Regenerationsfähigkeit der Arten zu erlangen, wurden verschiedene Fragmente von Pflanzen in Pflanzschalen (Maße: 40 x 30 x 8 cm, 4 Pflanzschalen mit je 25 Pflanzenstücken pro Ansatz) überführt. Die Schalen waren mit je 300 g Erde (einem Gemisch aus gedämpfter Erde und Sand im Verhältnis 1:1; für den Nährstoffgehalt des Bodens siehe Tab. 4.16, Kap. 4.5) und je 2500 ml destilliertem Wasser gefüllt. Die Pflanzschalen wurden in einem Glasgewächshaus des Botanischen Gartens der Universität Düsseldorf im Zeitraum April bis Juni 2006 an sonnenexponierter Stelle für mehrere Wochen ausgebracht und zweimal wöchentlich randomisiert. Auftretender Wasserverlust durch Verdunstung wurde durch Nachfüllen von destilliertem Wasser wieder ausgeglichen. Mit dem Versuchsaufbau sollten Bedingungen geschaffen werden, wie sie auch in der freien Natur auftreten. Als Bruchstücke der Pflanzen dienten

- 1) einzelne Blätter
- 2) Internodienabschnitte mit einer Länge von $1 \pm 0,1$ cm
- 3) Stängelabschnitte (mit je einem Nodium) ohne Blatt bzw. Blätter mit einer Länge von $1 \pm 0,1$ cm
- 4) Stängelabschnitte (mit je einem Nodium) mit Blatt bzw. Blätter mit einer Länge von $1 \pm 0,1$ cm.

Die Zahl der neu gebildeten Sprosse bzw. Pflanzen wurde wöchentlich protokolliert. Mit dem Austrieb aller ausgebrachten Pflanzenstücke oder aber spätestens nach acht Wochen wurde der Versuch beendet. Zum direkten Vergleich wurde neben den fünf im Rahmen dieser Arbeit untersuchten Arten auch die einheimische, verbreitete Art *Myriophyllum spicatum* mit untersucht.

2.6 Das Wachstum der verschiedenen Arten bei unterschiedlichen Nährstoffgehalten des Bodens

Das Wachstum von Pflanzen ist in starkem Maße auch von den edaphischen Standortgegebenheiten abhängig. Für die in die Studie aufgenommenen Arten wurde das Wachstum bei fünf verschiedenen Nährstoffgehalten im Boden untersucht. Zu diesem Zweck wurden Bodengemische aus Sand und Gartenerde mit jeweils unterschiedlichen Anteilen hergestellt. Bei dem Sand handelte es sich um einen kalkhaltigen Sand, der aus Sandabgrabungen im Rheingebiet stammt. Die verwendete Gartenerde war ein leicht

lehmhaltiger Hortisolboden, der zur Anzucht von Pflanzen in den Gewächshäusern des Botanischen Gartens der Universität Düsseldorf genutzt wird. Die Nährstoffgehalte der verschiedenen Bodenmischungen sind in Tab. 4.16 (Kap. 4.5) dargestellt. Die Wachstumsversuche wurden in den Monaten Mai bis September in der Phase des besten Pflanzenwachstums im Versuchsgarten der Abteilung durchgeführt.

Tab. 2.6: Die Ausgangsgewichte der Pflanzen bei den Wachstumsversuchen (MW ± SE)

Art (Jahr des Versuches)	Ausgangsgewicht [g TG]
<i>Crassula helmsii</i> (2006, n=5)	0,006 ± 0,001
<i>Hydrocotyle ranunculoides</i> (2005, n=3)	0,06 ± 0,02
<i>Ludwigia grandiflora</i> (2006, n=5)	0,19 ± 0,04
<i>Myriophyllum aquaticum</i> (2006, n=5)	0,39 ± 0,06

Bei den Versuchen wurden emerse Sprosse von *Crassula helmsii*, *Hydrocotyle ranunculoides*, *Ludwigia grandiflora* und *Myriophyllum aquaticum* in Pflanzschalen mit einem Wasserstand von 3 cm über der Bodenoberfläche kultiviert. Die fast ausschließlich submers wachsende Art *Myriophyllum heterophyllum* wurde nicht untersucht. Die Pflanzschalen wurden an einer sonnigen Stelle im Versuchsgarten ausgebracht, viermal wöchentlich gegossen und einmal wöchentlich randomisiert. Als Ausgangsmaterial der Wachstumsversuche dienten junge Pflanzen (Tab. 2.6), die vor dem Versuch im Gewächshaus vorgezogen worden waren. Zur Bestimmung des Ausgangsgewichts der eingesetzten Pflanzen wurden pro Art je 10 weitere Pflanzen vergleichbarer Größe getrocknet und ihr Trockengewicht bestimmt. Nach einer Wuchszeit von durchschnittlich 40 Tagen wurden die Pflanzen geerntet und die jeweiligen Trockengewichte von Blatt, Spross und Wurzel bestimmt sowie die Gesamtbiomassen berechnet. Aus den erhaltenen Endgewichten der Wachstumsversuche wurden gemäß der Formel 2.1 die relativen Wachstumsraten (relative growth rate, RGR) bestimmt. Die relative Wachstumsrate ist eine in der Forschung fest etablierte Einheit, die genutzt wird, um das Wachstum von Pflanzenarten vergleichend beurteilen zu können (WARD et al. 1987, TANNER et al. 1993, POORTER 1999, WRIGHT & WESTOBY 2001, HOFFMANN & POORTER 2002, NAGASAKA et al. 2002, NAGASAKA 2004, PAGANO & TITUS 2004, GROTKOPP & REJMANEK 2007 und IMAMOTO et al. 2007).

Formel 2.1:
$$\text{RGR} = (\ln W_e - \ln W_a) / d$$

W_a : Anfangsgewicht

W_e : Endgewicht

d: Zeitdauer des Versuchs in Tagen

Aus den Werten der Biomassebestimmungen wurden des weiteren die Verhältnisse der unterirdischen zur oberirdischen Biomasseentwicklung der einzelnen Arten bei unterschiedlichen Nährstoffverfügbarkeiten berechnet. Zur besseren Vergleichbarkeit der maximalen relativen Wachstumsraten wurden in einem weiteren Versuchsansatz wiederum emerse Sprosse der Arten *Crassula helmsii*, *Hydrocotyle ranunculoides*, *Ludwigia grandiflora* und *Myriophyllum aquaticum* noch einmal auf dem von allen Arten bevorzugten Substrat mit dem



Abb. 2.3: Die Pflanzschalen während der Wachstumsversuche

höchsten Nährstoffgehalt unter gleichen klimatischen Bedingungen kultiviert ($n = 5$). Nach einer Wuchszeit von 60 Tagen von Ende Mai bis Ende Juli 2007 wurden die Pflanzen geerntet, die Gesamttrockengewichte bestimmt und die relativen Wachstumsraten berechnet.

2.7 Der Einfluss verschiedener Wasserstände auf das Wachstum von *Hydrocotyle ranunculoides*, *Ludwigia grandiflora* und *Myriophyllum aquaticum*

Viele Hygro- und Hydrophyten reagieren auf schwankende Wasserstände u.a. mit Veränderungen im Biomassezuwachs, im Wurzel : Spross Verhältnis oder in der unterschiedlichen Ausgestaltung aerenchymatischen Gewebes (JUSTIN & ARMSTRONG 1987, BUSCH et al 2004, 2006). In diesem Teilversuch wurden die Auswirkungen von verschiedenen Wasserständen auf das Wachstum der neophytischen Wasserpflanzenarten *Hydrocotyle ranunculoides*, *Ludwigia grandiflora* und *Myriophyllum aquaticum* untersucht. Die submerse Art *Myriophyllum heterophyllum* wurde ebenso wie die submers und emers wachsende, sukkulente Art *Crassula helmsii*, welche in Vorversuchen kein verändertes Wurzelwachstum bei unterschiedlichen Wasserverfügbarkeiten im Boden zeigte, nicht untersucht.

2.7.1 Spross- und Wurzelentwicklung bei *Myriophyllum aquaticum* unter dem Einfluss unterschiedlicher Nährstoffverfügbarkeit und verschiedener Wasserstände

Diese Versuchsreihe wurde mit Hilfe spezieller Rhizotrone durchgeführt. Die in diesem Versuch benutzten Rhizotrone (u.a. BUSCH et al. 2004, 2006) hatten eine Größe von 46 cm x 68.5 cm x 4.5 cm, einschließlich eines Randes von 3 cm pro Seite, der zum Verschrauben und zum Abdichten der Rhizotrone mit einer Gummidichtung diente (tesa moll® E-Profil, tesa AG, Hamburg, D). Der Sichtscheibe auf der Oberseite wurden eine Styroporplatte und eine schwarze Folie aufgeklebt, die Sonneneinstrahlung und Erwärmung des eingefüllten Substrates verhinderten. Die Rhizotrone wurden unter einem Regendach im Versuchsgarten der Abt. Geobotanik der Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf aufgestellt. Durch die Neigung der Rhizotrone in einem 20° Winkel war gewährleistet, dass ein Großteil der nachwachsenden Wurzeln entlang der Sichtscheibe wuchs.

Im Rahmen dieses Versuchs wurden 30 Rhizotrone (Abb. 2.4) mit zwei verschiedenen Böden (zum einen einer Mischung aus Rheinsand und Gartenerde und zum anderen nur mit reiner Gartenerde, für nähere Details s. Kap. 2.6), bis zu einer Höhe von ca. 50 cm mit Substrat befüllt. Die Rhizotrone wurden anschließend mit jeweils einem $20,7 \pm 1,65$ cm großen *Myriophyllum aquaticum*-Sproß, (TG $0,39 \pm 0,06$ g) bepflanzt und bis zu einer Wasserhöhe von 5 cm über der Substratoberfläche geflutet. Nach einer Anwachszeit von 14 Tagen wurden bei je fünf Rhizotrone pro Bodentyp drei verschiedene Wasserstände eingestellt:

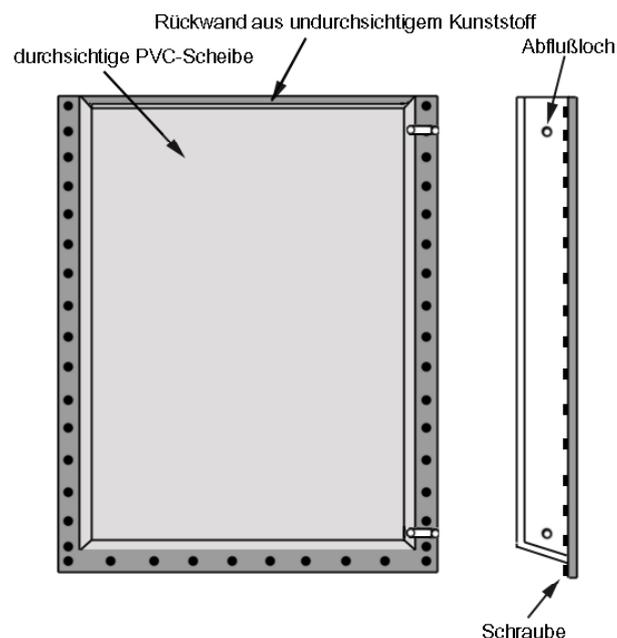


Abb. 2.4: Skizzierter Aufbau der genutzten Rhizotrone

- 1) stauass, mit einem Wasserstand von 5 cm über der Substratoberfläche (n=5)
- 2) halbdrainiert, der Wasserspiegel lag 20 cm unter der Substratoberfläche (n=5)
- 3) drainiert (n=5)

Die Rhizotrone wurden dreimal wöchentlich gegossen. Nach 21 Tagen wurden in einem weiteren Arbeitsschritt die durch die Sichtscheibe erkennbaren Wurzeln auf einer aufgeklebten Folie nachgezeichnet. Zur Ermittlung des Wurzelwachstums wurden in der Folgezeit auch an den Tagen 44, 67, 85 und 107 nach der Bepflanzung die sichtbaren Wurzeln nachgezeichnet. Mit Hilfe dieser Daten wurde im Rahmen der Auswertung die Mindest-Wurzelwachstumsgeschwindigkeit bestimmt. 107 Tage nach Einstellen der Wasserstände wurden der Versuch beendet, die Pflanzen geerntet und nach Spross oder Wurzel separiert. Mit Hilfe eines Rasters (mit einer Größe von 5 x 5cm pro Rasterfeld) wurde die Zahl der Wurzeln pro Rasterfeld ermittelt. Danach wurden die Pflanzen abgeerntet, die Pflanzenteile separiert und die Gesamtbiosmassen (Trockengewichte) der Sprosse und Wurzeln bestimmt. Dazu wurden die separierten Pflanzenteile für 72 h bei 70 °C getrocknet, einen weiteren Tag im Exsikkator gelagert und anschließend auf einer Analysenwaage (GS 3200, Kern, Karlsruhe, Deutschland) gewogen. Anhand der ermittelten Trockengewichte von Wurzel und Spross wurden zudem die Gesamtbiosmassen, die relativen Wachstumsraten und das Verhältnis von Wurzel zu Sprossbiomasse errechnet.

2.7.1.2. Bestimmung des Aerenchymgehaltes der Pflanzen

In einem weiteren Arbeitsschritt wurden jeweils bei einer Spross- und einer Wurzelprobe pro Rhizotron die Aerenchymgehalte bestimmt. Zu diesem Zweck wurde ein 25 ml fassendes Pyknometer mit destilliertem Wasser gefüllt und gewogen. In einem weiteren Schritt wurden dann die zu untersuchenden Pflanzenteile, die ein Frischgewicht von 0,3 bis 0,5 g aufwiesen, in das mit Wasser gefüllte Pyknometer überführt, überschüssiges Wasser verworfen und das Pyknometer erneut gewogen. Anschließend wurden die Pflanzenteile gemörsert, wiederum in das mit Wasser gefüllte Pyknometer überführt und abermals gewogen. Aus den gemessenen Gewichten des Pyknometers wurde die Porosität der Pflanzenteile wie folgt berechnet:

Formel 2.2:

$$POR = \frac{(PG - PR)}{(P + R - PR)}$$

POR: Porosität

PR: Gewicht des Pyknometers mit ungemörserten Pflanzenteilen und Wasser

PG: Gewicht des Pyknometers mit gemörserten Pflanzenteilen und Wasser

P: Gewicht des mit Wasser gefüllten Pyknometers

R: Frischgewicht der Pflanzenteile

2.7.2. Das Wachstum von *Hydrocotyle ranunculoides* und *Ludwigia grandiflora* unter dem Einfluss unterschiedlicher Wasserstände (experimentelle Untersuchungen an *Ludwigia grandiflora* wurden im Rahmen einer Diplomarbeit von A.M. JAROSCH (2007) in der Abteilung Geobotanik durchgeführt)

In diesem Versuchsteil wurde das Wachstum von *Ludwigia grandiflora* und *Hydrocotyle ranunculoides* bei drei verschiedenen Wasserständen untersucht. Als Substrat wurde bei *Hydrocotyle ranunculoides* humusreicher Hortisolboden aus dem Botanischen Garten der Universität Düsseldorf und bei *Ludwigia grandiflora* ein Gemisch aus Erde aus dem Versuchsgarten sowie dem humusreichen Hortisolboden (im Verhältnis 3:1) aus dem Botanischen Gartens verwendet (für die Nährstoffgehalte der Böden siehe Tab. 4.18, Kap. 4.5). Die Pflanzen wurden in 30 l Eimern kultiviert, in denen mit Hilfe von gebohrten Löchern drei verschiedene Wasserstände

eingestellt wurden. Ähnlich wie beim Versuch mit *Myriophyllum aquaticum* (Kap. 2.7.1) waren die Eimer entweder staunass (mit einem Wasserstand von ca. 5 cm über der Substratoberfläche), halbdrainiert (mit einem Wasserstand von ca. 17 cm unter der Substratoberfläche) oder vollständig drainiert (Abb. 2.5.). Während der Versuchsdauer wurden die Pflanzen je nach Witterung zwei- bis dreimal wöchentlich gegossen. Nach einer Wuchszeit von 72 (*Hydrocotyle ranunculoides*) bzw. 95 Tagen (*Ludwigia grandiflora*) wurden die Pflanzen geerntet und die Trockengewichte der separierten Pflanzenfraktionen (Blätter, Sprosse, Rhizome und Wurzeln) bestimmt. Aus diesen Daten wurde dann des weiteren das Verhältnis von unterirdischer zu oberirdischer Biomasse berechnet. In einem weiteren Schritt wurden zudem die Aerenchymgehalte der Sprosse, Blätter und Wurzeln von *Ludwigia grandiflora* und *Hydrocotyle ranunculoides* anhand je einer Mischprobe je Topf und Art bestimmt (s. Kap. 2.7.1.2).

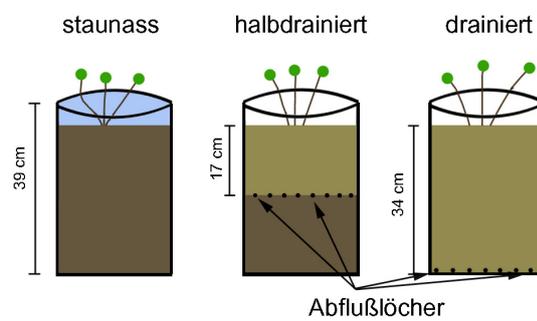


Abb. 2.5 u. 2.6: Schematische Darstellung der benutzten Pflanzenbehälter (oben) und die Anordnung der Eimer während des Versuchs (unten)

Bei der Ernte von *Hydrocotyle ranunculoides* wurde an je drei Blättern je Topf der Chlorophyllgehalt photometrisch ermittelt (s. Kap. 2.14). Des weiteren wurden an je fünf weiteren Blättern pro Topf die spezifische Blattfläche (s. Kap. 2.15) und der Anteil der Trockenmasse am Frischgewicht der Blätter (LDMC, leaf dry matter content) bestimmt. Zu diesem Zweck wurden die geernteten Blätter unmittelbar nach dem Entfernen von der Pflanze gewogen, die Blätter vermessen, anschließend für 72 h bei 65 °C getrocknet und das Trockengewicht bestimmt. Anhand der Frisch- und Trockengewichte der Blätter wurde der LDMC berechnet. Im weiteren Verlauf der Ernte wurden außerdem an je fünf Blattstängeln und je fünf Sprossabschnitten, vergleichbar mit der gerade beschriebenen Methodik der Bestimmung des LDMC, der Anteil der Trockenmasse am Frischgewicht der Pflanzenabschnitte bestimmt.

2.8 Maximale Wuchsgeschwindigkeit von Wurzeln bei anhaltender Austrocknung des Bodens

In einem weiteren Versuch sollten Kenntnisse über die maximale Geschwindigkeit des Wurzelwachstums der Art gewonnen werden. Zu diesem Zweck wurden je fünf Rhizotrone pro Art (*Hydrocotyle ranunculoides*, *Ludwigia grandiflora*, *Myriophyllum aquaticum*) mit humusreicher Erde (Nährstoffgehalt des Bodens siehe Tab. 4.16, Kap. 4.5) befüllt und bepflanzt. Die Rhizotrone wurden anschließend für eine Anwachszeit von einer Woche bis zu einer Höhe von 5 cm über der Substratoberfläche geflutet und im Freiland unter transparenten Regenschutzdächern aufgestellt. Nach dieser Zeit wurde das gestaute Wasser vollständig abgelassen und das Wurzelwachstum alle 2 Tage auf aufgeklebten Folien nachgezeichnet. Nach einem Monat ohne weitere Wasserzufuhr wurde der Versuch beendet, da die Wurzeln in den meisten Fällen den Boden der Rhizotrone erreicht hatten. Der verbleibende Wassergehalt des Bodens wurde anschließend durch eine gravimetrische Bodenwassergehaltsbestimmung ermittelt. Zu diesem Zweck wurden an je drei Stellen im Rhizotron (an der Erdoberfläche, in einer Tiefe von 20 cm und in einer Tiefe von 40 cm) mit Stechzylindern Bodenproben entnommen und das Gewicht der Bodenproben bestimmt. Anschließend wurden die Stechzylinder in ein Wasserbad gestellt und so lange in dem Bad belassen, bis der Boden vollständig mit Wasser aufgesättigt war (Bestimmung der Feldkapazität des Bodens). Das Gewicht der mit Wasser aufgesättigten Bodenproben im Zylinder wurde ebenfalls ermittelt und die Bodenproben zur Trocknung bis zur Gewichtskonstanz für mindestens 72 h bei 105 °C in einen Trockenschrank überführt. Nach der Entnahme aus dem Trockenschrank und einem Abkühlen der Proben auf Zimmertemperatur wurde als letzter Schritt das

Trockengewicht der Bodeprobe bestimmt. Der Wassergehalt der Probe sowie der Bodenwassergehalt bei Sättigung wurde wie folgt berechnet:

Formel 2.3.:
$$W_S = S - T = G - Z - T$$

$$W_P = (P - T) / W_S$$

W_S : Bodenwassergehalt bei Sättigung (=Feldkapazität)

W_P : Wassergehalt der Probe % des Sättigungsgewichtes

S: Bodensättigungsgewicht

G: Gesamtgewicht

Z: Zylindergewicht

T: Bodentrockengewicht

P: Frischgewicht der Bodenprobe

Die Geschwindigkeit des Wurzelwachstums wurde anhand der erhaltenen Folienzeichnungen bestimmt. Hierzu wurden die nachgezeichneten Wurzeln einzeln vermessen und die Wuchsgeschwindigkeit der Wurzeln pro Tag bestimmt.

2.9 Klimatische Bedingungen während der Wachstums- und Regenerationsversuche

Der Wuchsort einer Pflanze wird durch verschiedene Habitatbedingungen charakterisiert. Ein wichtiger Parameter sind in diesem Zusammenhang die klimatischen Bedingungen am Standort der Pflanze. Die klimatischen Bedingungen während der Wachstumsversuche wurden daher während der Versuchsdauer mittels einer Klimastation im Versuchsgarten der Abt. Geobotanik Düsseldorf erfasst. Die Tab. 2.7 gibt einen Überblick über die gemessenen Klimaparameter an dieser Klimastation sowie die installierten Geräte. Die einzelnen Mikroklimadaten wurden in 15 min Intervallen von einem Data-Logger (Squirrel, Driesen & Kern, Bad Bramstedt) gespeichert. Zur besseren Vergleichbarkeit der klimatischen Bedingungen während der einzelnen Wachstumsversuche wurden aus den gemessenen Daten die Tagessumme der Globalstrahlung und die mittleren Tageshöchst-, Tagestiefst- und Tagesmitteltemperaturen berechnet.

Tab. 2.7: Messgrößen der Messstation im Versuchsgarten der Abteilung

Messgröße (Messhöhe über Grund)	Einheit	Instrument
Relative Luftfeuchtigkeit (0,50 m und 1,90 m)	%	HMP31UT, Vaisalla
Lufttemperatur (0,50 m, 1,20 m, 1,35 m, 1,90 m)	°C	Kupfer-Konstantan Thermoelemente, HMP31UT Vaisalla
Bodentemperatur (0 cm, - 5 cm, - 20 cm)	°C	Kupfer-Konstantan Thermoelemente, Thermistoren (CM-U-V5-2) Grant
Niederschlag (0 m)	mm	Regenmesser, ARG 100, Driesen & Kern
Windgeschwindigkeit (2 m)	m/s	Schalenkreuzanemometer Typ 00.14572105000, Lambrecht
PPFD (1,15 m)	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Quantum sensor, Skye Instruments
Strahlungsbilanz (1,40 m)	W m^{-2}	Strahlungsbilanzmesser, Lambrecht
Globalstrahlung (0,20 m)	W m^{-2}	Sternpyranometer nach Dirmhirn, Lambrecht

2.10 Bodenanalytik

2.10.1 Die Bestimmung des organischen Gehaltes des Bodens

Zur Bestimmung des organischen Gehaltes der Bodenproben wurden jeweils mehrere Gramm der einzelnen luftgetrockneten Bodenprobe in Porzellantiegeln eingewogen. Anschließend wurden die gefüllten Tiegel für 6 h bei 600 °C im Glühofen erhitzt, wobei die organischen Bestandteile des Bodens verbrannt wurden. Der Glühverlust, d.h. der Verlust an organischer Substanz, wurde wie folgt berechnet:

Formel 2.4.:
$$\text{OG} = (\text{FG}-\text{TG}) / (\text{FG}-\text{T}) \cdot 100$$

OG: organischer Anteil [%]

FG: Gesamtgewicht (Boden + Tiegel) vor dem Glühen

TG: Gesamtgewicht (Boden + Tiegel) nach dem Glühen

T: Tiegelgewicht

Die im Glühofen erhitzten Bodenproben wurden in Anschluss daran dazu genutzt, den absoluten P-Gehalt (P_{tot}), d.h. die Summe des pflanzenverfügbarem und des im organischem Material gebundenen Phosphor, der Bodenproben zu bestimmen (s.Kap. 2.10.4).

2.10.2 Die Bestimmung des Ammoniumgehaltes des Bodens

Zur Bestimmung des Ammoniumgehaltes der verschiedenen Bodentypen der Wachstumsversuche sowie der Proben von den Freilandstandorten der verschiedenen Arten wurden die Bodenproben luftgetrocknet durch ein Bodensieb der Maschenweite 1 mm gesiebt. Anschließend wurden je 5 g dieser fein gesiebten Erde in Polyethylenflaschen eingewogen und mit je 40,84 ml destilliertem Wasser sowie 2,5 ml 1N HCl versetzt und 30 min maschinell geschüttelt. Nach einer Zugabe von je 0,2 g Kaliumaluminiumsulfat ($\text{KAl}(\text{SO}_4)_2$) wurden die Proben erneut 5 min geschüttelt und anschließend abfiltriert. Die Bestimmung des Ammoniumgehaltes erfolgte mittels des Spectroquant Test-Kits der Fa. Merck (Darmstadt, Deutschland). Dazu wurden je 5 ml Filtrat zunächst durch Zugabe von 0,6 ml Tartrateagenz (NH_4 -1 B, Merck) alkalisiert und dann mit 1 Mikrolöffel ($\approx 50\text{mg}$) Hypochlorit (NH_4 -2B, Merck) versetzt. Nach einer Wartezeit von 5 Minuten wurden den Proben je 100 μl Nitroprussid-Natrium und Thymol (NH_4 -3 B, Merck) zugegeben und innerhalb der nächsten 5-50 min die Proben bei einer Wellenlänge von 690 nm gemessen. Die Ermittlung der Ammoniumgehalte der Proben erfolgte anhand einer Eichgeraden, die aus der Analyse unterschiedlich verdünnter Eichlösungen berechnet wurde.

2.10.3 Die Bestimmung des Nitratgehaltes des Bodens

Zur Bestimmung des Nitratgehaltes der verschiedenen Bodentypen der Wachstumsversuche sowie der Proben von den Freilandstandorten der verschiedenen Arten wurden die verschiedenen Bodenproben luftgetrocknet und anschließend zwecks Entfernung grober Bodenbestandteile durch ein Bodensieb der Maschenweite 1 mm gesiebt. Von diesen gesiebten Bodenproben wurden je 5 g in eine Polyethylenflasche eingewogen und mit je 25 ml destilliertem Wasser versetzt, 30 min maschinell geschüttelt und anschließend abfiltriert. Zur Bestimmung des Nitratgehaltes wurden entsprechend der Anleitung der Fa. Merck (Spectroquant) je 1 Mikrolöffel des Nachweisreagenz in 5 ml konzentrierter Schwefelsäure gelöst und diesem Gemisch anschließend je 1,5 ml Filtrat der einzelnen Bodenproben zugegeben. Die Messung des Nitratgehaltes erfolgte nach einer Reaktionszeit von 5-50 min photometrisch bei einer Wellenlänge von 525 nm. Die Nitratgehalte der Bodenproben wurden im Vergleich mit einer anhand von Standardlösungen gewonnenen Eichgeraden bestimmt.

2.10.4 Die Bestimmung des Phosphorgehaltes des Bodens

Der Gehalt des Bodens an Phosphor wurde mittels eines Calcium-Acetat-Lactat-Auszuges der verwendeten Bodenproben (CAL-Methode, SCHÜLLER 1969) ermittelt. Neben den luftgetrockneten Proben zur Bestimmung des pflanzenverfügbaren Phosphorgehaltes wurden auch die im Muffelofen verbrannten Bodenproben genutzt, um den absoluten Phosphorgehalt des Bodens zu ermitteln. Der in den Proben enthaltene Phosphor wird bei der CAL-Methode als Phosphorpentoxid (P_2O_5) mit der CAL-Lösung mit einem pH-Wert von 4,1 aus dem gesiebten Boden extrahiert. Nach einer Anfärbung mit Molybdänblau werden die Phosphorpentoxidgehalte der Extrakte bei einer Wellenlänge von 580 nm photometrisch bestimmt und die Phosphorpentoxidgehalte des Bodens mittels einer Eichgraden ermittelt.

2.11 Die Gaswechsellmessung emerser Sprossteile

Photosynthesemessungen an den emersen Trieben der untersuchten Arten erfolgten mit Gaswechsellmessgeräten des Typs LCA 4 (Leaf Chamber Analyser, Analytical Development Company, GB). Das LCA 4 ist ein Constant-Flow Porometer, welches die CO_2 und H_2O -Konzentrationen im Gasstrom mit Hilfe eines Infra-Red Gas Analyser (IRGA) misst (VON WILLERT et al. 1995). Das Gerät erfasst und berechnet unter anderem die in Tab. 2.8 aufgeführten Mikroklima- und Gaswechselgrößen.

Tab. 2.8: Gemessene und berechnete Mikroklima- und Gaswechselgrößen bei Messungen mit dem LCA 4

	Messgröße	Abkürzung	Einheit
1.	Photosynthetisch aktive Photonenflußdichte	PPFD	$[\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}]$
2.	Relative Luftfeuchte	RH	[%]
3.	Lufttemperatur	AT	$[^{\circ}\text{C}]$
4.	Blatttemperatur	LT	$[^{\circ}\text{C}]$
5.	Aktueller Luftdruck	P	[kPa]
6.	Wasserdampfdefizit zwischen Blatt und Luft	VPD	[Pa/kPa]
7.	CO_2 -Konzentration der Außenluft	C_a	[vpm]
8.	Netto-Assimilationsrate	A	$[\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}]$
9.	Transpirationsrate	E	$[\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}]$
10.	Blattleitfähigkeit	g	$[\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}]$
11.	Blattwiderstand	r	$[\text{m}^2 \text{s mol}^{-1}]$
12.	Substomatäre CO_2 -Konzentration	C_i	[vpm]

Dabei wurde das VPD wie folgt berechnet:

Formel 2.5:
$$\text{VPD} = (e_{\text{sat, Blatt}} - e_{\text{abs, Luft}}) / \text{aktueller Luftdruck}$$

An den Arten *Crassula helmsii*, *Hydrocotyle ranunculoides*, *Ludwigia grandiflora* und *Myriophyllum aquaticum* wurden in den Jahren 2005 und 2006 in der Zeit von Ende Mai bis Mitte September Gaswechselfmessungen an staunass kultivierten Pflanzen durchgeführt. Für die Messungen an den verschiedenen Arten wurden aufgrund der Unterschiede in der Wuchsform der Pflanzen



Abb. 2.7: Die genutzten Blattkammern

zwei unterschiedliche Blatt- bzw. Sprosskammern verwendet. Das Gerät wurde genutzt in Verbindung mit einer Blattkammer des Typs PLC 4 (B = broad leaf, für breite Blätter) sowie mit einer speziellen Zylinderkammer zur Untersuchung von ganzen Sprossabschnitten (Abb. 2.7). Da aufgrund der unterschiedlichen Wuchsformen und der unterschiedlichen Blattkammern die gemessenen Photosyntheseraten nicht, wie sonst meist üblich, auf die Blattfläche bezogen werden konnten, wurden die vom Gerät angegebenen Gaswechselwerte auf das Trockengewicht des jeweils in der Messkammer befindlichen Blattes bzw. Sprossabschnittes umgerechnet. Zur Bestimmung des Trockengewichtes des in der Kammer eingespannten Blattabschnittes wurden an je 20 Blättern von *Hydrocotyle ranunculoides* und *Ludwigia grandiflora* die spezifischen Blattflächen ermittelt (s. Kap. 2.16). Bei den Arten *Crassula helmsii* und *Myriophyllum aquaticum*, die über grün gefärbte und somit photosynthetisch aktive Sprosse verfügen, wurden die Anteile des Sprosses und der Anteil der Blätter an der in der Kammer befindlichen Gesamtbioasse der Triebspitzen bestimmt (n = 20).

Zur Bestimmung der maximalen CO₂-Gaswechselraten von *Hydrocotyle ranunculoides* und *Ludwigia grandiflora* im Rahmen der Untersuchungen des Wachstums und der Photosynthese der beiden Arten unter dem Einfluss verschiedener Wasserstände wurden die Blätter in eine mit einem Peltierelement temperaturkontrollierte Kammer (PLC4, ADC, GB) eingespannt und bei konstant 25 °C und einer Photonenflussdichte von 1500 μmol m⁻² s⁻¹ die CO₂-Umsatzraten ermittelt.

2.12 Photosynthesemessungen an submersen Wasserpflanzen

Die Photosynthese submerser Pflanzen ist, ähnlich wie bei den Landpflanzen, vor allem auch abhängig von den Parametern Licht und Temperatur (BEST et al. 2001). Der Faktor Licht ist oftmals entscheidend bei der Tiefenausbreitung submerser Makrophyten. LAMPERT & SOMMER (1999) geben an, dass als grobes Maß für die Untergrenze der euphotischen Zone in Gewässern die Wassertiefe angesehen wird, in der noch 1% der an der Wasseroberfläche ankommenden Strahlung zur Verfügung steht. Die Lichtverfügbarkeit im Wasser ist dabei vor allem von der Beschattung des Gewässers, der Gewässertrübung und der Phytoplanktondichte abhängig. In den meisten Stillgewässern liegt die untere Wuchsgrenze von Armluchteralgen und höheren Pflanzen meist in weniger als 10 m Gewässertiefe, in Ausnahmefällen wurden jedoch auch schon Makrophyten in bis zu 16 m Tiefe (KOZHOVA & IZHBOLDINA 1993) und Armluchteralgen in bis über 20 m Tiefe (COFFEY & CLAYTON 1988) nachgewiesen. Abb. 2.8 gibt einige Beispiele zur Verfügbarkeit photosynthetisch aktiver Strahlung in Stillgewässern.

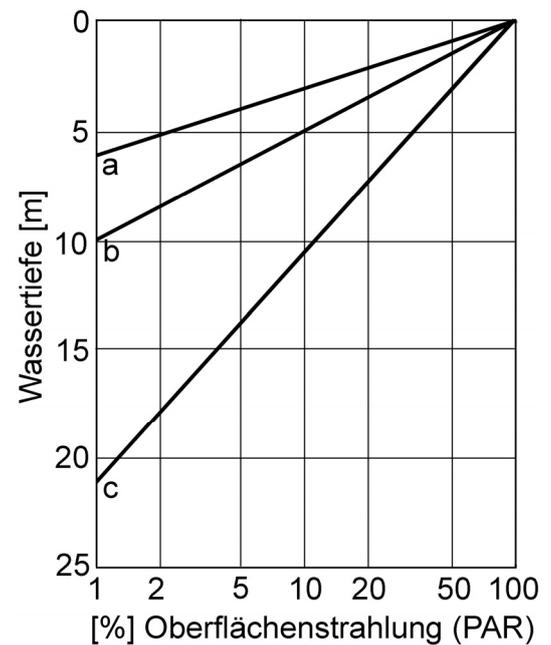


Abb. 2.8: Abnahme der photosynthetisch aktiven Strahlung (PAR, 400-700nm) mit der Tiefe in verschiedenen Seen; a: Bodensee im Mai, b: Schöhsee, c: Bodensee im Dezember (aus LAMPERT & SOMMER 1999, verändert)

In der Vergangenheit wurden bereits einige Untersuchungen zum Einfluss der Lichtverfügbarkeit auf die Photosynthese submerser Makrophyten durchgeführt, wobei die unterschiedlichsten Methoden genutzt wurden (Wachstumsversuche: BARKO & SMART 1981, IMAMOTO et al. 2007; Sauerstoffelektroden: VAN et al. 1976, JAHNKE et al. 1991, MADSEN et al. 1991, 1996, FROST-CHRISTENSEN & SAND-JENSEN 1992, BODNER 1994, MADSEN & SAND-JENSEN 1994, ADAMEC 1997, 2006, MADSEN & BRIK 1997, SAND-JENSEN & FROST-CHRISTENSEN 1999, BINZER & SAND-JENSEN 2002 a,b, JONES 2005, BINZER et al. 2006; Winkler-Titration: NIELSEN & SAND-JENSEN 1989, SAND-JENSEN & MADSEN 1991). Bislang standen jedoch für Unterwasser-Photosynthesemessungen keine geeigneten Durchfluss-Messapparaturen, wie beispielsweise das LCA 4 zur Gaswechselformung an emersen

Pflanzen, zur Verfügung. Im Rahmen dieser Arbeit wurde deshalb eine Apparatur entwickelt, die erstmals eine kontinuierliche Messung der Netto-Photosyntheserate submerser Pflanzen unter kontrollierten, aber naturnahen Bedingungen, insbesondere im Hinblick auf die CO₂- und O₂-Verfügbarkeit, ermöglicht.

Die zur Photosynthesemessung eingesetzten Wasserpflanzen wurden mindestens 3 Wochen vor der Messung von den natürlichen Standorten gesammelt, in kleine (3x3x5 cm) Blumentöpfe gepflanzt und in großen, 120 l fassenden, mit Außenfiltern (Fa. Eheim, Deizisau, D) versehenen Aquarien in einem Gewächshaus bis zur Messung aufbewahrt. Die Lichtbedingungen im Glasgewächshaus sollten den natürlicherweise in den Gewässer anzutreffenden Lichtbedingungen nahekommen. In dieser Vorbereitungszeit in den Aquarien bildeten alle untersuchten Pflanzen dichte Wurzelsysteme aus, so dass sie über diese während der Messungen ausreichend mit Nährstoffen versorgt wurden.

Zur Messung wurden die Pflanzen in ein speziell gebautes Aquarium umgesetzt, welches durch eine wasserdurchflossene Kupferspindel temperiert werden konnte. Die Temperatur im Aquarium konnte so über einen angeschlossenen Kryostaten (Colora, Lorch) auf einen beliebigen Wert im Bereich von +10 bis +35 °C eingestellt werden. Das Aquarium verfügte des weiteren über einen Aussenfilter (Fa. Eheim, Deizisau), in welchem das Wasser über Torf gefiltert wurde. In Kombination mit einem pH-Regler (Fa. Zajak, Duisburg), der in Verbindung mit einer CO₂-Druckgasflasche betrieben wurde, konnte der pH-Wert im Aquarium während der Messungen konstant gehalten werden (für den genauen Zusammenhang zwischen pH-Wert und dem CO₂-Gehalt im Wasser s. Kap. 2.13). Für die Photosynthesemessungen wurden die Sprosse der Pflanzen in eine Messkammer eingespannt (Abb. 2.9, 2.10), welche für diesen Zweck von der Zentralwerkstatt Biologie der Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf gebaut wurde. Das rohrförmige Gehäuse der Kammer bestand aus 0,5 mm dickem, lichtdurchlässigem Plexiglas, welches keinen messbar negativen Einfluss auf die Lichtverfügbarkeit in der Kammer hatte. An den Enden der Kammer befanden sich konische Endkappen, an welche die Zu- und Ablaufschläuche angeschlossen wurden. Die Kammer hatte ein Volumen von ca. 500 ml. Neben der Kammer wurde ein Unterwasser-PAR-Sensor (Licor, USA) installiert, welcher die Photonenflussdichte (PPFD) maß. Die mit der jeweils zu untersuchenden Pflanze bestückte Messkammer wurde mit Wasser aus einem Vorratsbehälter durchströmt, welches vorher in dem Vorratsbehälter mittels Unterdruck auf einen Sauerstoffgehalt von $7 \pm 0,5$ mg/l und durch Ansäuerung (Salzsäure, 0,05 M) auf pH

$7,0 \pm 0,1$ eingestellt. Das Wasser hatte einen Gehalt von 25 ± 3 mg/l CO_2 und 145 ± 10 mg/l HCO_3^- . Die genaue Durchflussmenge wurde mittels eines Schwebekörper-Durchflussmessers mit eingebautem Nadelventil (Interin, Hofheim) für alle Messungen konstant eingestellt und protokolliert. Für jede der untersuchten Arten wurde bei Temperaturen von 15, 20 und 25 °C und jeweils acht verschiedenen Lichtstufen ($0, 10, 30, 70, 120, 200, 320$ und $380 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$) die jeweilige Nettophotosyntheserate als molare CO_2 -Äquivalenz zur molaren O_2 -Differenz zwischen Kammer- Ein- und Ausfluss bestimmt. Die Beleuchtung der Pflanzen erfolgte mit einer von der Zentralwerkstatt Biologie der Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf konstruierten Beleuchtungsvorrichtung, mit welcher die Photonendichte über zwischengeschaltete Potentiometer stufenlos eingestellt werden konnte.

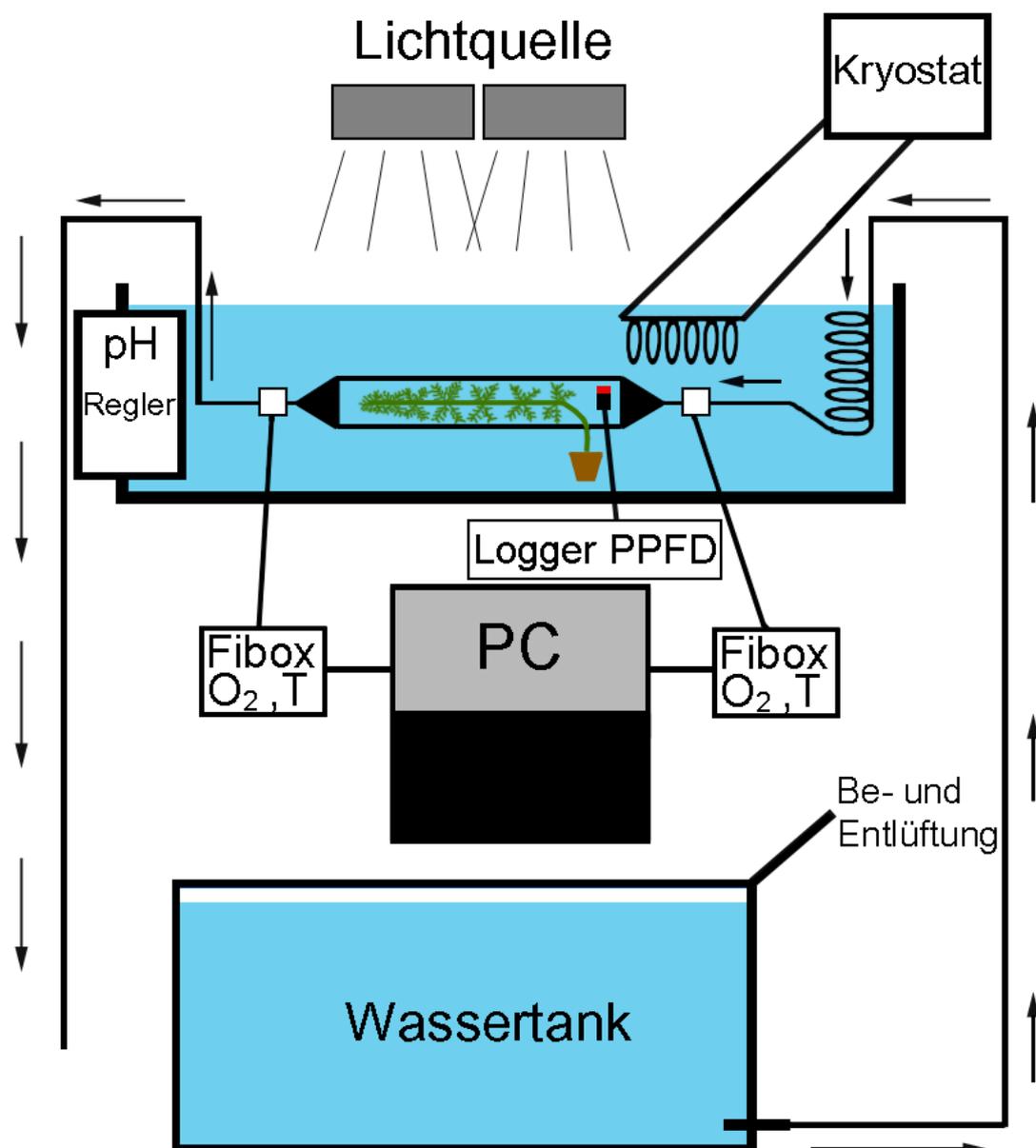


Abb. 2.9: Der Versuchsaufbau zur photooptischen Photosynthesemessung bei submersen Pflanzen

Als Lichtquelle dienten vier handelsübliche 500 Watt Halogenscheinwerfer, die an einem Gestell befestigt über dem Aquarium montiert wurden (Abb. 2.10). Zur Ableitung entstehender Abwärme wurde unterhalb der Lampen ein Querstromgebläse installiert (Abb. 2.10).

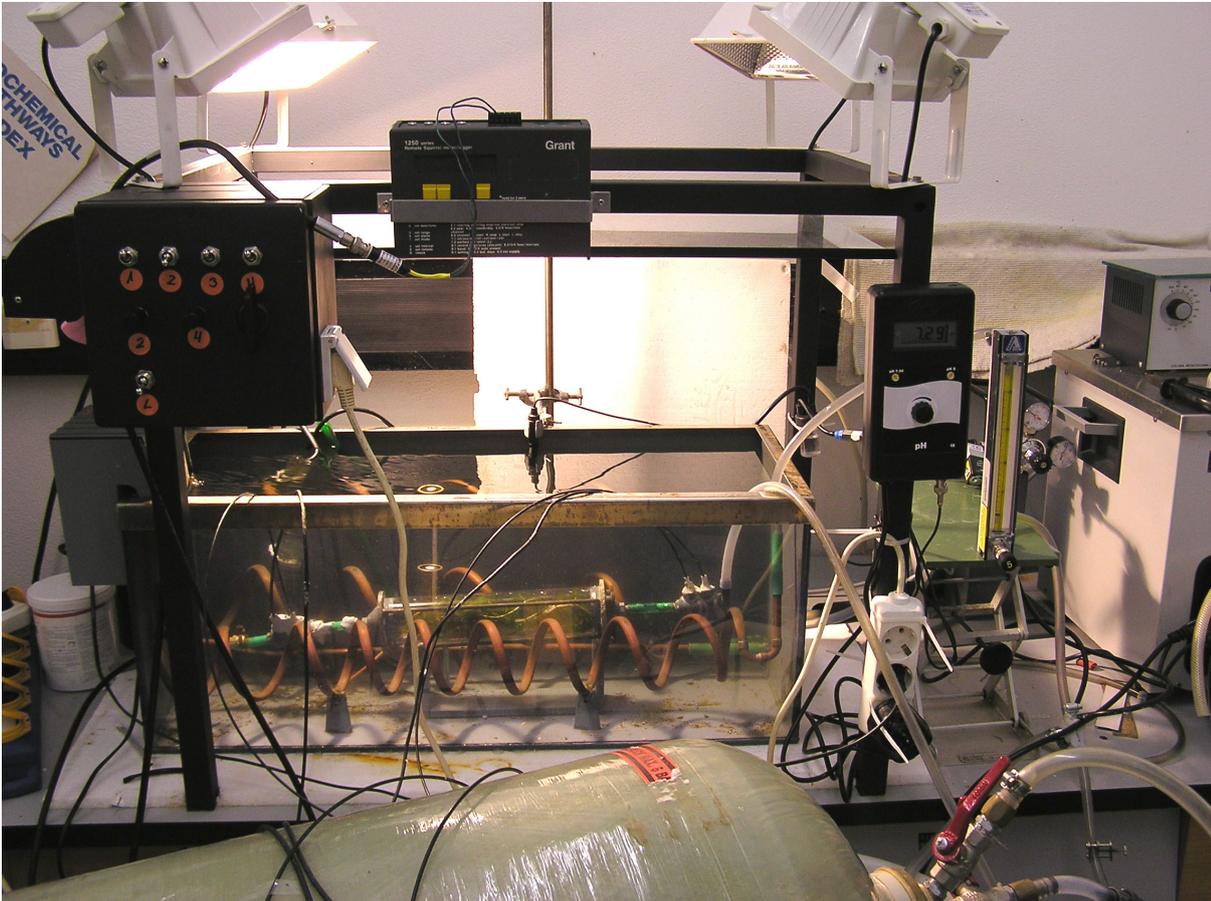


Abb. 2.10: Apparatur zur photooptischen Netto-Photosynthesemessung submerser Pflanzen

Zur Bestimmung der Photosyntheseraten wurden der Sauerstoffgehalt und die Temperatur des zulaufenden und des ablaufenden Wassers in Messintervallen von 30 Sekunden gemessen. Die Messungen erfolgten mit photooptischen Sauerstoffsensoren (FIBOX, Presens, Regensburg) sowie den dazugehörigen Temperaturfühlern vom Typ Pt 100. Während der Messung befand sich das Wurzelwerk der Pflanze in den Blumentöpfen außerhalb der Messkammer und hatte somit keinen Einfluss auf die Gaswechselformung. Zur weiteren Auswertung und Bestimmung der Umsatzraten wurden die jeweils gemessenen O_2 - Werte im Zu- und Ablauf voneinander subtrahiert. In den meisten Fällen war nach ca. 20 Minuten einer bestimmten Licht- bzw. Temperatureinstellung ein konstanter Differenzwert erreicht. Ab diesem Zeitpunkt gingen die Messwerte der nächsten 20 min in die Auswertung ein. Nach den Messungen wurde das jeweilige Trockengewicht des in der Kammer befindlichen Sprosses

bestimmt und die Nettophotosyntheseraten in $\mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ TG h}^{-1}$ ($\equiv \mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ TG h}^{-1}$) gemäß der Formel 2.6 berechnet.

Formel 2.6:

$$\text{Gaswechselrate } [\mu\text{mol O}_2 \text{ g (TG)}^{-1} \text{ h}^{-1}] = (A [\mu\text{mol O}_2] - Z [\mu\text{mol O}_2]) * V * 60 \text{ min} / \text{g (TG)}$$

A: Abfluss

Z: Zufluss

V: Durchflussrate des Wassers in l/min

TG: Trockengewicht

2.13 Die Bestimmung des Gehaltes an gelöstem CO_2 , HCO_3^- und CO_3^{2-} im Wasser

Die Verfügbarkeit und Bindungsform des im Wasser vorliegenden Kohlenstoffs ist ein wesentlicher Aspekt bei der Betrachtung der Photosyntheseleistung aquatischer Makrophyten. Viele aquatische Makrophyten bevorzugen eine bestimmte Form, in welcher der Kohlenstoff gelöst im Wasser vorliegt, andere sind

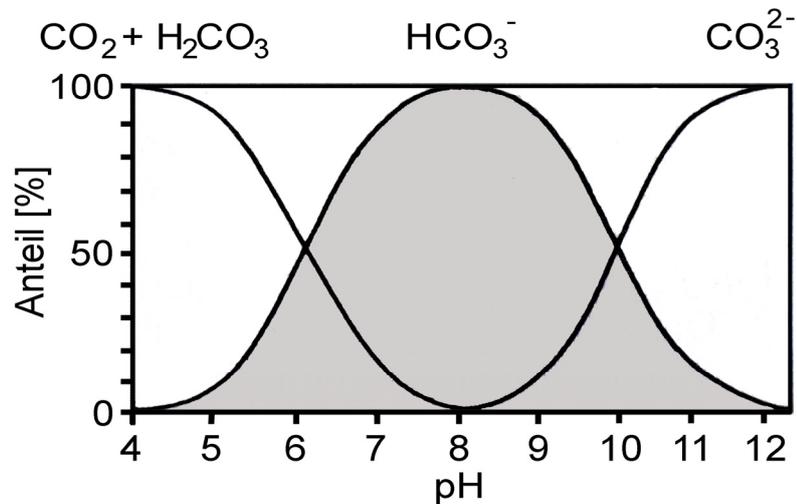


Abb. 2.11: Relative Anteile der verschiedenen Formen des CO_2 bei unterschiedlichem pH-Wert (aus LAMPERT & SOMMER 1999)

gar obligat an bestimmte Formen gebunden (u.a. BOSTON et al. 1989, BODNER 1994, SAND-JENSEN & FROST-CHRISTENSEN 1998, MADSEN & MABERLY 2003, SAND-JENSEN et al. 2007). In welcher Verbindung dabei der Kohlenstoff vorliegt, ist vom pH-Wert des Wassers abhängig (Abb. 2.11). Während der Gaswechsellmessungen, die im Rahmen dieser Arbeit durchgeführt wurden, lag der pH-Wert des zur Messung genutzten Durchflusswassers bei $7,0 \pm 0,1$. Der Kohlenstoff lag während dieser Messungen also in Form von gelösten HCO_3^- -Ionen und gelöstem CO_2 vor. Die Gesamtmenge des im Wasser gelösten Kohlenstoffs sowie die jeweiligen Mengen von gelöstem CO_2 , HCO_3^- und CO_3^{2-} wurde mittels Titration bestimmt. Zu diesem Zweck wurden die Leitfähigkeit, die Temperatur und der pH-Wert des Wassers bestimmt. Anschließend wurden 100 ml Probenwasser in ein Becherglas überführt und dem Wasser unter Rühren 0,1 N NaOH zugegeben, bis sich ein pH-Wert von 8,2 eingestellt hatte. In der Folge wurde dann in einem weiteren Schritt dem nun auf pH 8,2 eingestellten Wasser 0,1 N HCl zugegeben, bis ein pH-Wert von 4,3 erreicht wurde. Aus den Mengen (in ml) der zugesetzten Säure bzw. Base wurde der Qc-Wert wie folgt errechnet (nach KLEE 1998):

Formel 2.7.1:

$$\text{Qc} = \text{benötigte NaOH (ml)} + \text{benötigte HCl (ml)} = \text{CO}_2 + \text{HCO}_3^- + \text{CO}_3^{2-} \text{ (mmol / l)}$$

Im Anschluss daran wurden mit den unten aufgeführten Formeln die Gehalte an gelöstem CO_2 , HCO_3^- und CO_3^{2-} wie folgt berechnet:

Formel 2.7.2:

$$\text{CO}_2 = \frac{Q_c}{(1 + (K_1 / (a \text{H}_3\text{O}^+ \cdot f_1)) + (k_1 \cdot k_2) / ((a \text{H}_3\text{O}^+)^2 \cdot f_1 \cdot f_2))} \quad (\text{mmol / l})$$

Formel 2.7.3:

$$\text{HCO}_3^- = \frac{Q_c}{(1 + (a \text{H}_3\text{O}^+ \cdot f_1) / k_1) + (k_2 / (a \text{H}_3\text{O}^+ \cdot f_2))} \quad (\text{mmol / l})$$

Formel 2.7.4:

$$\text{CO}_3^{2-} = \frac{Q_c}{(1 + ((a \text{H}_3\text{O}^+)^2 \cdot f_1 \cdot f_2) / (k_1 \cdot k_2)) + ((a \text{H}_3\text{O}^+ \cdot f_2) / k_2)} \quad (\text{mmol / l})$$

$a \text{H}_3\text{O}^+$: Aktivität der Hydronium-Ionen in mol/l

k : temperaturabhängige Konstante

f : Aktivitätskoeffizient, abhängig vom Gesamt-Ionengehalt des Wassers

Q_c : $\text{CO}_2 + \text{HCO}_3^- + \text{CO}_3^{2-}$ (mmol / l)

Tab. 2.9: Logarithmen der Korrekturfaktoren f_1 und f_2 für die elektrische Leitfähigkeit sowie k_1 und k_2 für die Temperatur des Wassers (aus KLEE 1998, verändert)

Leitfähigkeit [$\mu\text{S}/\text{cm}$]	$\lg f_1$	$\lg f_2$	T [$^\circ\text{C}$]	$\lg k_1$	$\lg k_2$
200	- 0,06	- 0,11	0	- 6,58	- 10,62
300	- 0,07	- 0,13	4	- 6,535	- 10,57
400	- 0,08	- 0,16	10	- 6,475	- 10,495
500	- 0,09	- 0,18	15	- 6,43	- 10,43
600	- 0,10	- 0,21	20	- 6,39	- 10,365
700	- 0,12	- 0,23	25	- 6,36	- 10,33
800	- 0,13	- 0,25	32	- 6,33	- 10,27
900	- 0,14	- 0,28	38	- 6,31	- 10,23
1000	- 0,15	- 0,30			
1100	- 0,16	- 0,32			
1200	- 0,17	- 0,35			
1300	- 0,18	- 0,37			

2.14 Die Bestimmung des Chlorophyllgehaltes der Pflanzen

Zusätzlich zu den Photosynthesemessungen wurden bei allen untersuchten Pflanzen die Chlorophyllkonzentrationen bestimmt. Bei den emersen Sprossen von *Hydrocotyle ranunculoides* und *Ludwigia grandiflora* wurden dazu nur die Blätter genutzt, da nur diese in die Kammer eingespannt wurden. Bei den emersen Sprossen von *Myriophyllum aquaticum* und *Crassula helmsii* wurden jedoch, wie auch bei den untersuchten submersen Sprosse aller Arten, die während der Messung in der Messkammer befindlichen Pflanzenteile zum Zwecke der Chlorophyllbestimmung in Blätter und Sprosse separiert und die Chlorophyllgehalte der Sprosse und Blätter unabhängig voneinander bestimmt.

Die Bestimmung der Chlorophyllgehalte der Sprosse und Blätter erfolgte nach der Methode von ZIEGLER & EGGLE (1965). Bei diesem Messverfahren wird ein Aceton-Trispuffer (1 Teil 0,05 molare wässrige Lösung von Tris(hydroxymethyl)-aminoethan mit 4 Teilen Aceton) genutzt, der aus den gemörsterten Pflanzenproben das Chlorophyll extrahiert. Nach einer Extraktionszeit von rund 24h im Kühlschrank wird die Probe für 10 min bei 3500 U/min zentrifugiert (Biofuge 22R, Heraeus Sepatech, D). Anschließend wurden bei Wellenlängen von 647 nm, 664 nm und 750 nm die Extinktionen bestimmt. Die Extinktionsmesswerte der Messung bei 750nm zeigen etwaige Trübungseffekte an; in einem solchen Fall wurden die Werte von den Messwertem abgezogen Die Chlorophyllgehalte der Proben werden anhand dieser Werte wie folgt berechnet:

Formel 2.7.:

$$C_a = 11,78 * E_{664} - 2,29 * E_{647}$$
$$C_b = 20,05 * E_{647} - 4,77 * E_{664}$$
$$C_{abs} = (C_a + C_b) * L/1000$$

C_a , C_b Chlorophyllkonzentrationen von Chlorophyll a bzw. Chlorophyll b in mg/l

C_{abs} : Gesamtchlorophyllgehalt der Probe in mg

E: Extinktionsmesswerte

L: Lösungsmittelmenge in ml im Probenansatz

Nach der Messung wurden die Zentrifugengläser getrocknet und die Trockengewichte der Pflanzen nach Abzug des Gewichtes des eingesetzten Trispuffers bestimmt.

2.15 Die Bestimmung der spezifischen Blattfläche („specific leaf area“, SLA)

Die spezifische Blattfläche (SLA) gibt an, wie groß die Blattfläche einer Art pro Gewichtseinheit ist. Sie ist abhängig von der Dicke des Blattes, vom Gehalt an parenchymatischem Gewebe und von der Menge der in den Blättern eingelagerten Stoffe (VILE et al. 2005, WRIGHT et al. 2004). Blätter mit einer hohen spezifischen Blattfläche werden allgemein als produktiv angesehen (POORTER & VAN DER WERF 1998), sind aber im Umkehrschluss in der Regel nur kurzlebig und anfällig für Herbivorie (COLEY et al. 1985, GRIME et al. 1996). Arten mit hohen spezifischen Blattflächen wachsen zudem meist am besten an sehr nährstoffreichen Standorten (WILSON et al. 1999) und die hohen spezifischen Blattflächen bedingen, bezogen auf das Gewicht des Blattes, hohe Photosyntheseraten und auch sehr hohe Wachstumsraten der Pflanzen (MEZIANE & SHIPLEY 2001, GROTKOPP & REJMANEK 2007). BARUCH & GOLDSTEIN (1999) und LAKE & LEISHMAN (2004) weisen zudem darauf hin, dass invasive Arten in der Regel eine höhere spezifische Blattfläche aufweisen als einheimische Arten.

Im Rahmen dieser Arbeit wurde die spezifische Blattfläche (SLA) von *Hydrocotyle ranunculoides*, *Ludwigia grandiflora* und *Myriophyllum aquaticum* untersucht. Bei *Crassula helmsii* konnte aufgrund der Wuchsformen bzw. der Blattmorphologie die spezifische Blattfläche nicht mit ausreichender Genauigkeit berechnet werden, so dass auf die Bestimmung der spezifischen Blattfläche bei dieser Art verzichtet wurde.

Die Bestimmung der spezifischen Blattfläche erfolgte nach der Anleitung von GARNIER et al. (2001). Die Blätter wurden immer zur Mittagszeit geerntet, da GARNIER et al. (2001) darauf hinweisen, dass die Tageszeit einen Einfluss auf die spezifische Blattfläche der Blätter haben kann. Unmittelbar nach der Abtrennung von der Pflanze wurden je 20 Blätter von *Ludwigia grandiflora* und *Hydrocotyle ranunculoides* mit einem Blattflächenmessgerät (Licor, Lincoln, Nebraska, USA) vermessen. Bei *Myriophyllum aquaticum* wurden bei 20 Sprossen die Blätter je eines Sprosses mit einem Flachbettscanner (Fa. Umax, Willich) bei einer Auflösung von 100 Pixeln pro cm eingescannt und anhand der Pixelzahlen die Blattgrößen errechnet. Anschließend wurden die Blätter für 72 h bei 105 °C getrocknet. Die Berechnung der spezifischen Blattfläche erfolgte gemäß Formel 2.8.

Formel 2.8:
$$\text{SLA [cm}^2 \text{ g}^{-1}] = \text{Blattfläche [cm}^2] / \text{TG [g]}$$

2.16 Die Methoden der statistischen Auswertung und Darstellung der Ergebnisse

Im Zuge der Auswertung wurde von allen Wertegruppen Mittelwert und Standardabweichung berechnet. Im Rahmen der statistischen Auswertung wurde für den Vergleich zweier unabhängiger Stichproben der F-Test zur Prüfung der Homogenität der Varianzen angewendet und darauf folgend je nach Ergebnis der t-Test für homogene oder nicht homogene Varianzen durchgeführt (KELLER, 1982).

Beim Vergleich mehrerer Stichproben wurde bei gleich großen Umfängen die Homogenität der Varianzen geprüft. Anschließend erfolgte die statistische Analyse der Ergebnisse mit dem Statistikprogramm JMP (SAS Institute Inc., Cary, NC, USA). Bei fast allen Versuchen erfolgte zur Berechnung der Signifikanzen eine ANOVA, lediglich bei der Auswertung des Wachstumsversuchs von *Myriophyllum aquaticum* unter verschiedenen Nährstoffbedingungen und Hydroregimen erfolgten auch multivariate Analysen mit MANOVA.

Die Anfertigung der Abbildungen und Graphiken erfolgte mit den Programmen Excel (Microsoft) und SigmaPlot 8.0 (Jandel Scientific, USA). Die Abbildungen wurden anschließend im CAD-Programm Photoshop CS (Adobe) weiter bearbeitet.

3 Vorstellung der untersuchten Arten

3.1 *Crassula helmsii* (Kirk) Cockayne (= *Crassula recurva* (Hooker fil.) Ostenfeld non E. Brown, *Bullardia recurva* Hooker fil., *Tillaea helmsii* T. Kirk, Helms' Dickblatt, Crassulaceae)

3.1.1 Beschreibung der Art

Das Helms' Dickblatt ist eine ausdauernde Art, die sowohl im Uferbereich als auch in bis zu 10 m Tiefe in den Gewässern anzutreffen ist. Die sukkulente Art besitzt unbehaarte, runde und einfache oder nur wenig verzweigte Sprosse. Diese sind kriechend oder aufsteigend, an den unteren Nodien bewurzelt und können Längen über einen Meter erreichen (LANG 1981, DAWSON 1994). Die gegenständigen Blätter sind am Grunde miteinander verwachsen, lineal-lanzettlich und werden bis zu 20 mm lang und 1 - 2 mm breit (LANG 1981, HORSTHUIS & ZONDERWIJK 2003b). Das Helms' Dickblatt blüht in Mitteleuropa im Zeitraum Juni bis August. Von der



Abb. 3.1: Blühender *Crassula helmsii*-Bestand am Fühlinger See

einheimischen Art *Crassula aquatica* kann die Art anhand der Blüten unterschieden werden. Diese sitzen bei *Crassula helmsii* auf 2 - 8 mm langen Blütenstielen, während bei *Crassula aquatica* die Blüten direkt oder nur sehr kurz gestielt in den Blattachsen sitzen (DAWSON & WARMAN 1987). Die Blüten von *Crassula helmsii* sind weiß, 4 - 8 zählig und 2 - 3 mm im Durchmesser. Die Kelchblätter sind grün, $\frac{1}{2}$ - $\frac{2}{3}$ mal so lang wie die Kronblätter oder länger, eiförmig spitz und im unteren Drittel verwachsen. Die Kronblätter sind weiß bis blass rosaweiß, etwa 2 mm lang, schmal eiförmig, stumpf bis spitz und ausgebreitet. Die Balgfrüchte sind 2 mm lang und in einen persistierenden Schnabel verschmälert. Die

Balgschuppen sind linealisch-lanzettlich und an der Spitze keilig verbreitert. Die 3 - 5 Samen sind 0,4 – 0,5 mm lang, rundlich und seitlich abgeflacht (CASPER & KRAUSCH 1981, HEGI 1995).

3.1.2 Herkunftsgebiet der Art und weitere Vorkommen weltweit

Das zur Familie der Crassulaceae gehörende Helms' Dickblatt ist in Australien und Neuseeland beheimatet. Die Art besiedelt dort tiefe und flache, z.T. auch periodisch austrocknende Stillgewässer, Bäche, Gräben, Kanäle und Flussufer, ist aber auch in Salzwiesen und Sümpfen zu finden (ALLAN 1961). CLAYTON (pers. Mitteilung) weist aber darauf hin, dass *Crassula helmsii* in diesen beiden Ländern ganz unterschiedliche Habitate besiedelt. In Neuseeland findet sich das Helms' Dickblatt an steinigen Küstenregionen, Klippen und an Stränden sowie in Brackwasserregionen von Gewässern und Salzsümpfen (JOHNSON & BROOKE 1989), während die Art in Australien entlang von stehenden und langsam fließenden Gewässern in Wassertiefen von bis zu 30 cm anzutreffen ist (SAINTY & JACOBS 1982). Die in Deutschland und angrenzenden Ländern vorkommende Art gleicht eher dem aus Australien beschriebenen Ökotyp.

3.1.3 Die Verbreitung der Art in Europa

Crassula helmsii ist aus verschiedenen europäischen Ländern als Neophyt bekannt und verursacht lokal größere Probleme. In einigen Fällen konnte unter günstigen Wuchsbedingungen und auftretenden Dominanzbeständen eine Verdrängung einheimischer Pflanzen beobachtet werden (DAWSON & WARMAN 1987, DAWSON 1996, WATSON 1999, 2001, LEACH & DAWSON 2000, SHAW 2003). Aus Großbritannien wurde bereits vor ein paar Jahrzehnten von ersten Vorkommen von *Crassula helmsii* berichtet (LAUNDON 1961, COCKERILL 1980). DAWSON (1994) geht davon aus, dass das Helms' Dickblatt schon vor 1930 nach England eingeführt wurde, erste Nachweise eingebürgerter Vorkommen gelangen aber erst Mitte der 1950er Jahre in Essex. In den folgenden Jahren breitete sich die Art dann schnell aus, und im Jahr 1990 gab es 270 bekannte Vorkommen in England, 1992 waren es bereits 390, hinzu kamen weitere 15 Vorkommen in Wales und 10 Nachweise aus Schottland (DAWSON 1988, 1989, 1994, 1996).

Auf dem europäischen Kontinent erfolgten erste Nachweise von *Crassula helmsii* zu Beginn der 1980er Jahre aus Deutschland (LANG 1981) und Belgien (MARGOT 1983). In der Folgezeit

mehrten sich die Berichte über weitere Vorkommen in Belgien (SLEMBROUCK & MOLENAAR 2001, DENYS & PACKET 2004), den Niederlanden (BROUWER & DEN HARTOG 1996, HORSTHUIS & ZONDERWIJK 2003a,b, STOLWIJK et al 2003, ZONDERWIJK et al. 2004, VERSCHOOR 2005), Frankreich (PIANEZZOLA & SEZNEC 2004) und in Deutschland (BÜSCHER et al. 1990, CHRISTENSEN 1993, KÜPPER et al. 1996, HÄRDTLE et al. 2000, HÄRDTLE & WEDI-PUMPE 2001, RYDL 2004, KLOTZ & SCHEUERER 2006).

3.1.4 Die Verbreitung der Art in Nordrhein-Westfalen

Aus Nordrhein-Westfalen sind mittlerweile eine ganze Reihe verschiedener Vorkommen des Helms' Dickblatts bekannt (Abb. 3.2).

Die bekannten Vorkommen sind unterschiedlich groß und finden sich verstreut im ganzen Land, vornehmlich jedoch an kleineren Stillgewässern. In den letzten Jahren wurden, vor allem aus dem Ruhrgebiet, einige neue Vorkommen gemeldet. Dennoch erfolgt die Ausbreitung der Art in Nordrhein-Westfalen insgesamt langsam, so dass in der nahen Zukunft nicht mit einer ähnlich massiven Ausbreitung wie in Großbritannien gerechnet werden muss.

Trotzdem kann es lokal zu Verdrängungen einheimischer Wasserpflanzen kommen. In einigen Fällen wurde bereits ein starker

Konkurrenzdruck auf die einheimische Vegetation beobachtet, wie z.B. am Fühlinger See (Köln). Hier findet sich das größte Vorkommen von *Crassula helmsii* in Nordrhein-Westfalen. Die Art wächst hier weit verbreitet an den Ufern des Sees, wo sich z.T. bis zu mehrere Zentimeter dicke Matten ausbilden. Im Gewässer dringt die Art in Tiefen von bis zu 10 m vor. An einigen Stellen kann hier ein starker Konkurrenzdruck auf die heimische Armelechtralgenvegetation des Gewässers festgestellt werden. Aber auch im Uferbereich ist das Helms' Dickblatt z.T. flächig vertreten, während ein ausgeprägter Röhrichtgürtel fehlt.

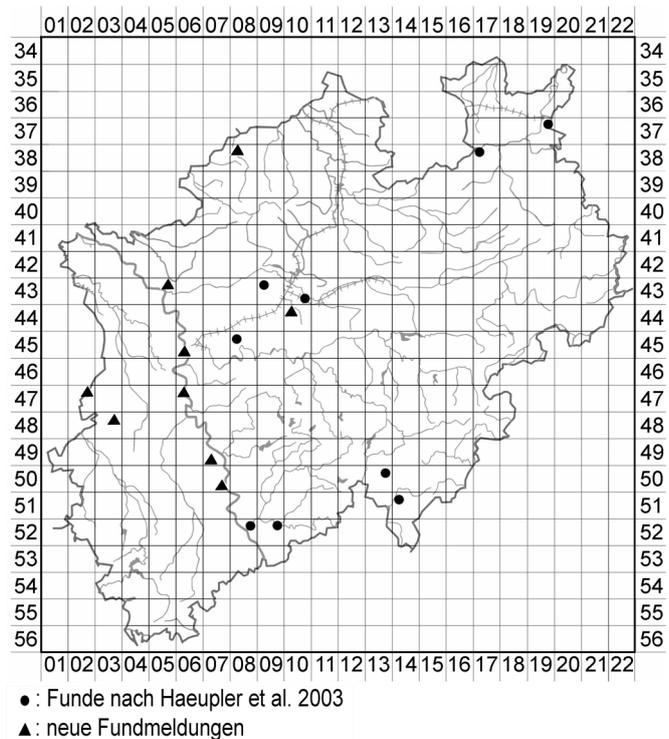


Abb. 3.2: Die Verbreitung von *Crassula helmsii* in Nordrhein-Westfalen

Grund hierfür dürften die starken Wasserstandsschwankungen am Fühlinger See sein, die der sowohl submers als auch emers wachsenden Art nichts anhaben. *Crassula helmsii* besitzt so einen großen Standortvorteil gegenüber vielen einheimischen Wasser- und Sumpfpflanzenarten.

3.1.5 Der Lebenszyklus von *Crassula helmsii* (Kirk.) Cockayne

Das Helms' Dickblatt zeigt aufgrund seiner immergrünen Triebe keine großen interannuellen Schwankungen in den Bestandsgrößen bzw. Vorkommen, anders als dies von anderen Wasserpflanzenarten bekannt ist. Die Pflanzen blühen von Juni bis August. Im Herbst und Winter sind die immergrünen Triebe auch nach einem Einschluss im Eis voll vital und erleiden durch Frostereignisse keine erkennbaren Schäden. An kultivierten Pflanzen im Versuchsgarten der Heinrich-Heine-Universität konnte jedoch beobachtet werden, wie zu starke Sonneneinstrahlung im Sommer trotz ausreichender Wasserverfügbarkeit zu einer sichtbaren Verfärbung und später auch zu einer Austrocknung der Pflanzen führte. Aus diesen Pflanzen entwickelten sich jedoch, nach einem Umsetzen der Pflanzen in beschattete Bereiche, neue Triebe, so dass der Bestand schnell wieder die alte Größe erreichte.

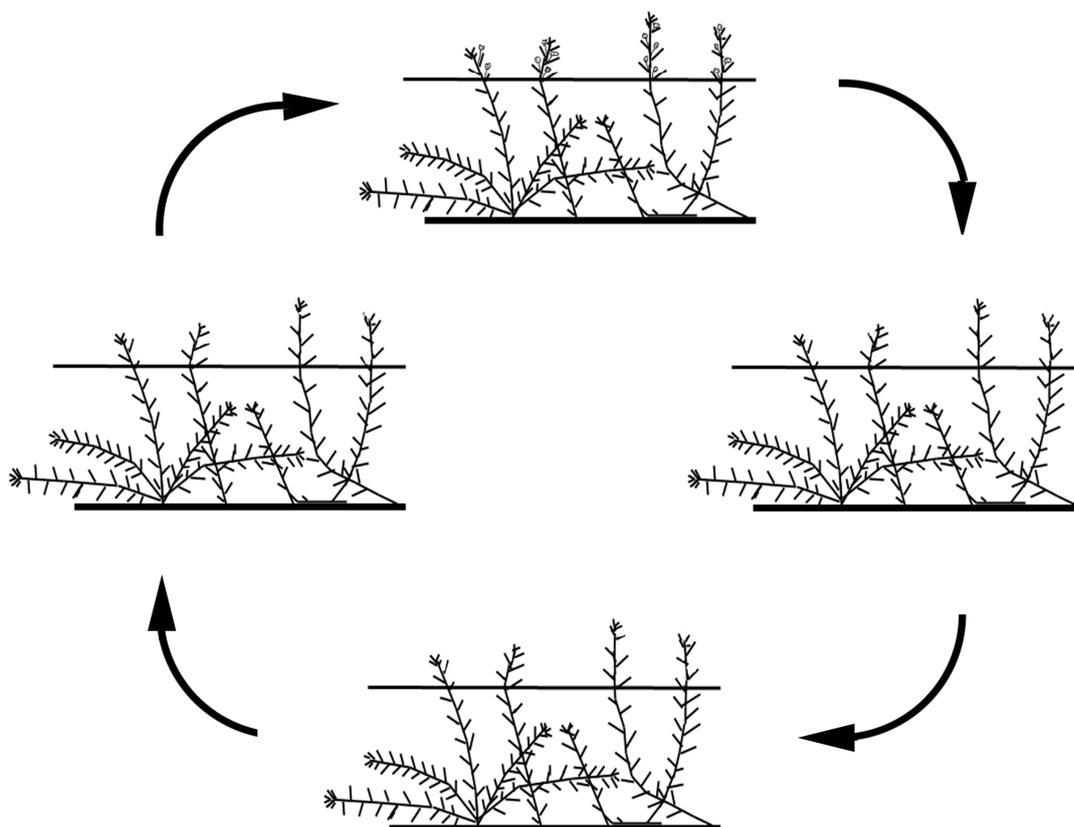


Abb. 3.3: Der Lebenszyklus von *Crassula helmsii*

3.2 *Hydrocotyle ranunculoides* L. fil. (= *Hydrocotyle natans* Cirillo, Großer Wassernabel, Apiaceae)

3.2.1 Beschreibung der Art

Der Große Wassernabel ist eine ausdauernde Art, die im Ufer- und Flachwasserbereich von Gewässern zu finden ist. Die Pflanzen wurzeln im bis zu 50 cm tiefen Wasser und die von 2 cm² bis über 100 cm² großen Blätter sitzen an den bis zu 50 cm langen Blattstängeln. Die Blätter sind rund bis nierenförmig, gekerbt oder 3 - 7 lappig und stark bereift. Die Blütenstände sind 1 - 6 cm lang

gestielt und in den einfachen Dolden finden sich 5 - 10 Blüten (Abb. 3.4). Die gestielten Früchte der Art sind fast kugelig, abgeflacht, 2 - 2,5 mm hoch und 3 - 3,5 mm breit (CASPER & KRAUSCH 1981, NEWMAN & DAWSON 1999). Die Art bildet Stolone aus, mit deren Hilfe sie sich schnell an neuen Standorten ausbreiten kann. Die an den Knoten ansetzenden Wurzeln sorgen auf dem bevorzugt weichen



Abb. 3.4: Blühender und fruchtender *Hydrocotyle ranunculoides*-Bestand

und schlammigen Untergrund für einen sicheren Halt und verhindern in Fließgewässern ein Verdriften bei erhöhten Fließgeschwindigkeiten. Vor allem in ruhigeren Gewässern bzw. Gewässerbereichen kann die Art, ausgehend von im Ufer- bzw. Flachwasserbereich verwurzelten Pflanzen, dichte Pflanzenmatten ausbilden, die auf der Wasseroberfläche treiben und einen starken Konkurrenzdruck, vor allem durch die in einem solchen Fall auftretende starke Beschattung, auf die vorhandenen submersen Wasserpflanzen ausüben. Ist die Art erst einmal in einem Gewässer etabliert, kann sie unter günstigen Bedingungen einheimische Wasserpflanzen innerhalb weniger Jahre verdrängen (BAAS & HOLVERDA 1996a, b, BAAS & DUISTERMAAT 1998, POT 2002).

3.2.2 Herkunftsgebiet der Art und weitere Vorkommen weltweit

Der Große Wassernabel stammt ursprünglich aus Nordamerika, ist aber auch in Mittel- und Südamerika weit verbreitet (CASPER & KRAUSCH 1981, GANTES & CARO 2001). CASPER & KRAUSCH (1981) führen als weitere indigene Verbreitungsgebiete Abessinien, Südwestasien (im Kaukasus und in Palästina) und Mittel- und Süditalien (auch Sizilien) an. Neophytische Vorkommen der Art finden sich in Australien sowie in Mittel- und Westeuropa (BURTON 1996, 1998, RUIZ-AVILA & KLEMM 1996, PRESTON & CROFT 1997, NEWMAN & DAWSON 1999, POT 2003). STOLLER (1919) beschreibt zudem auch fossile Funde aus dem Interglazialtorf bei Hannover.

3.2.3 Die Verbreitung der Art in Europa

Aus Europa sind neben den indigenen Vorkommen in Italien neophytische Vorkommen aus den Niederlanden (BAAS & HOLVERDA 1996a, b, BAAS & DUISTERMAAT 1998, DE MARS & BOUMANN 2002, POT 2003), Belgien (VERLOOVE & HEYNEMAN 1999, DENYS et al. 2004), England (BURTON 1996, 1998, PRESTON & CROFT 1997) und Deutschland (HUSSNER & VAN DE WEYER 2004, HUSSNER et al. 2005a) bekannt. Vor allem aus den Niederlanden, wo *Hydrocotyle ranunculoides* erst seit gut 10 Jahren bekannt ist, und aus England wurde über eine massive Ausbreitung der Art berichtet, die in einigen Fällen ganze Kanäle zuwucherte und die Schifffahrt unterband (POT 2002). NEWMAN et al. (1999) weisen darauf hin, dass durch solche flächendeckenden Bestände auch der Abfluss in Fließgewässern verringert werden kann, was negative Auswirkungen bei Hochwasserereignissen hat und die Hochwasserstände durch den verringerten Abfluss und einen auftretenden Rückstau merklich erhöhen kann.

3.2.4 Die Verbreitung der Art in Nordrhein-Westfalen

Aus Nordrhein-Westfalen sind derzeit in vier verschiedenen Gewässersystemen Vorkommen des Großen Wassernabels bekannt (Abb. 3.5). Neben den Vorkommen im Gewässersystem der Erft, wo auch der Erstnachweis in Nordrhein-Westfalen gelang (HUSSNER & VAN DE WEYER 2004), ist die Art auch aus der Niers, einem Artenschutzgewässer im Raum Wesel und aus dem Offelter Bach im Raum Lüneburg beschrieben (HUSSNER et al. 2005a). Während *Hydrocotyle ranunculoides* an der Erft an einigen Stellen auch Massenbestände ausbilden konnte (HUSSNER 2007), blieben die Bestände an den anderen Gewässern in der Regel eher klein, da die von der Art bevorzugten Habitate fehlten. Zudem wurden an einigen Stellen

vorhandene Bestände des Großen Wassernabels durch stattfindenden Krautschnitt alljährlich dezimiert, was allerdings in einigen Fällen eine weitere Ausbreitung durch verdriftende Sprossstücke der Art zur Folge hatte. In der Niers breitete sich so der Große Wassernabel binnen weniger Jahre auf mehreren 10 km Gewässerstrecke aus, wobei die Vorkommen insbesondere an den gestauten und stark ausgebauten Gewässerabschnitten anzutreffen sind, wo die Art gute Habitatbedingungen vorfindet und einen guten Wuchs zeigt. Das Auftreten von Massenbeständen in der Niers wurde jedoch noch nicht dokumentiert.

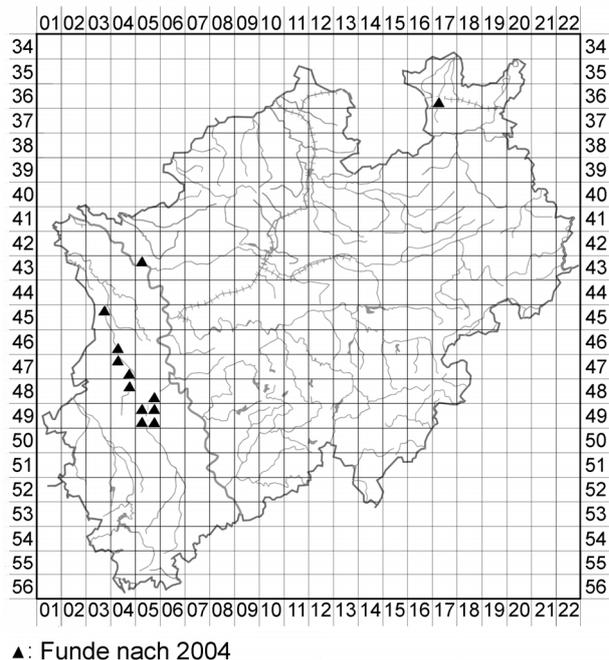


Abb. 3.5: Die Verbreitung von *Hydrocotyle ranunculoides* in Nordrhein-Westfalen

3.2.5 Der Lebenszyklus von *Hydrocotyle ranunculoides* L.fil.

Der Große Wassernabel treibt im Frühjahr aus kleinen überwinternden Pflanzen oder aus alten Sprossen aus. Mit zunehmender Erwärmung und stärkerer Lichteinstrahlung werden die Blätter immer größer und erreichen im Sommer Größen von bis zu 100 cm². Die Bestände von *Hydrocotyle ranunculoides* werden zu dieser Jahreszeit sehr dicht und die Art weist eine große Konkurrenzskraft auf. In den immer dichter werdenden Beständen ragen die Blätter bis zu 40 cm über die Wasserfläche hinaus. Die Pflanzen blühen und fruchten von Mai bis in den November hinein. Mit abnehmender Temperatur und Lichteinstrahlung werden im Herbst die Blätter wieder merklich kleiner, bevor mit den ersten Nachtfrösten und einer entstehenden Eisschicht auf den Gewässern die emersen und an der Wasseroberfläche schwimmenden Blätter absterben. Bei ausreichendem Lichteinfall bilden die Pflanzen jedoch selbst unter einer Eisdecke kleine, bis 4 cm² große, submerse Blätter aus. Aus diesen kleinen submersen Pflanzen und aus den Sprossen der Vorjahre treibt der Große Wassernabel im Frühjahr dann wieder aus. Ob und inwieweit die Samen unter hiesigen Bedingungen keimen, ist nicht geklärt, es ist jedoch aufgrund der geografischen Herkunft der Art zu vermuten, dass sich auch in Mittel- und Westeuropa aus den Samen neue Pflanzen entwickeln können.

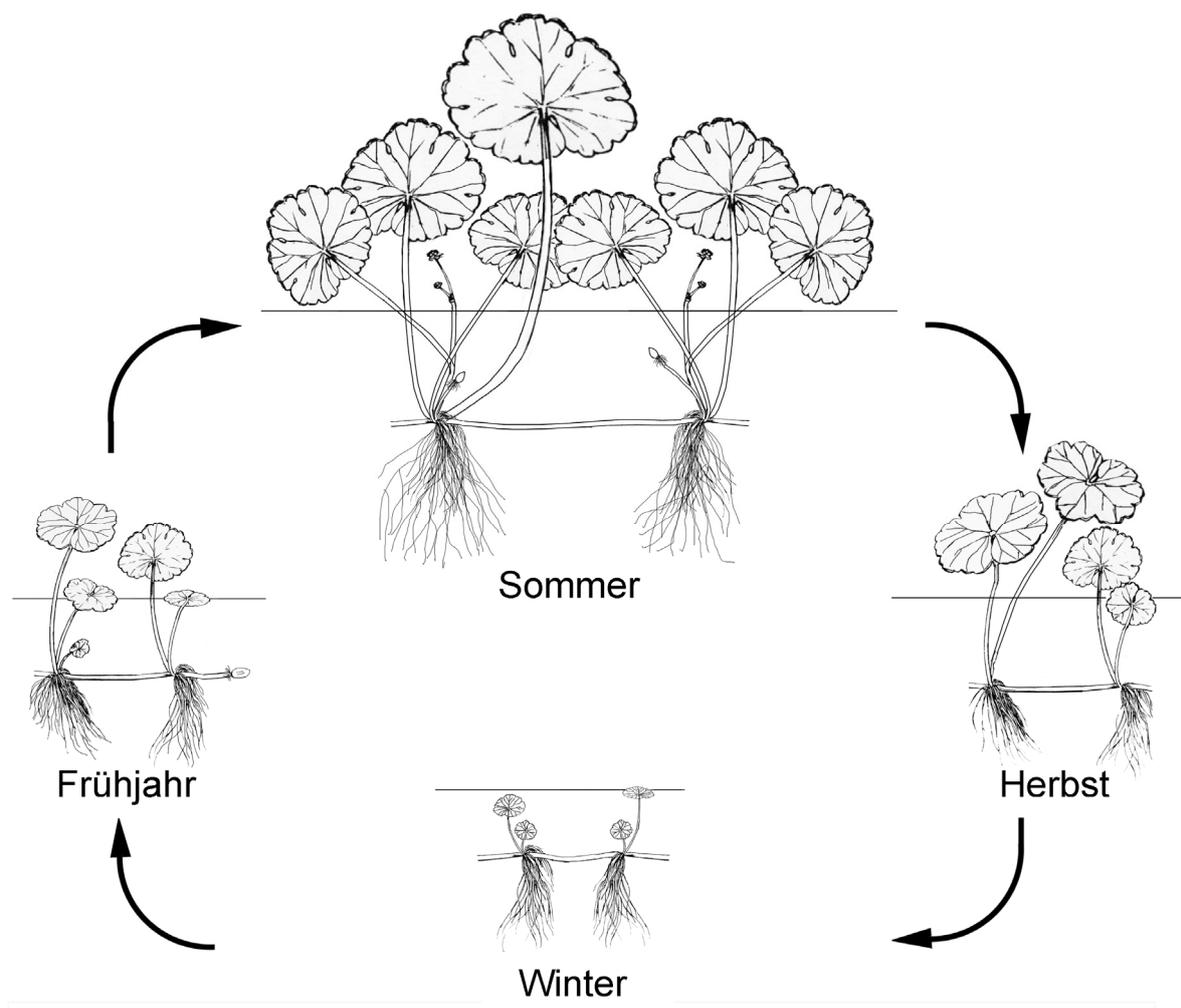


Abb. 3.6: Der Lebenszyklus von *Hydrocotyle ranunculoides*

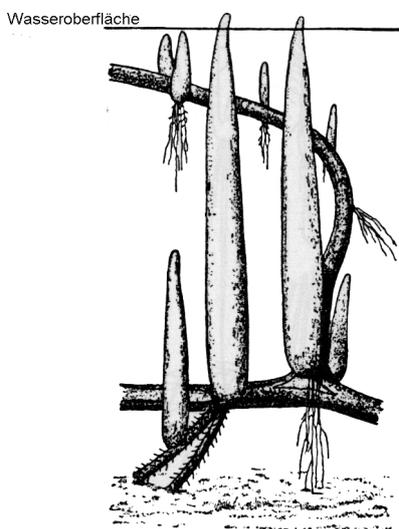
3.3 *Ludwigia grandiflora* (Michx.) Greuter & Burdet (= *Ludwigia uruguayensis* (Camb.) Hara, *Jussiaea repens* L. var. *grandiflora* Micheli, *Jussiaeae grandiflora* Michx., non Ruiz & Pavon, *Jussiaea uruguayensis* Camb., *Jussiaea michauxiana* Fern., Grossblütiges Heusenkraut, Onagraceae)

3.3.1 Beschreibung der Art

Ludwigia grandiflora ist eine sowohl submers als auch emers wachsende Art, die bevorzugt in stehenden oder langsam fließenden Gewässern, aber auch auf feuchten Wiesen anzutreffen ist. Die submersen Blätter des Großblütigen Heusenkrauts sind rundlich bis eiförmig, wohingegen die emersen Blätter lanzettlich und leicht behaart sind. Die Blätter sind gegenständig an den 5 - 20 mm dicken



Abb. 3.7: *Ludwigia grandiflora*



„Luftwurzeln“ von *Ludwigia grandiflora*

(aus DENFFER et al. 1978, verändert)

Stängeln angeordnet, die bis zu 6 m lang werden und bis zu 80 cm über die Wasseroberfläche ragen. Aus den Blattachseln der oberen Blätter entspringen die kurzgestielten, fünfzähligen Blüten, die einen Durchmesser von 2–5 cm besitzen. Die Früchte des Grossblütigen Heusenkrautes sind längliche Kapseln, die zahlreiche Samen enthalten. Die Art ist ebenso wie die verwandte Art *Ludwigia peploides* (KUNTH) P.H. RAVEN in der Lage, unter anaeroben Bedingungen stark aerenchymhaltige Wurzeln auszubilden, die senkrecht im Wasser stehend bis zur Wasseroberfläche reichen und dem Zweck der Aufnahme sauerstoffgesättigter Luft dienen, welche dann über Diffusion durch diese aerenchymatischen Wurzeln bis in den Wurzelraum transportiert werden kann (HUSSNER & BUSCH i.V.).

3.3.2 Herkunftsgebiet der Art und weitere Vorkommen weltweit

Das Grossblütige Heusenkraut stammt ursprünglich aus Nord- und Südamerika (MCGREGOR et al. 1996), ist aber auch in anderen Gebieten weltweit zu finden. Neophytische Vorkommen sind vor allem aus Europa bekannt geworden. ZARDINI et al. (1991) beschreiben zwei morphologisch unterschiedliche Gruppen von *Ludwigia grandiflora*, die hexa- und decaploid sind. Nach Europa ist ihren Angaben zufolge nur die decaploide Form eingeführt worden, die ihrer Meinung nach *Ludwigia hexapetala* (Syn. *Jussiaea hexapetala*) genannt werden müsste. DANDELLOT et al. (2005) beschreiben so auch eine decaploide Form aus Frankreich, die sie *Ludwigia grandiflora* ssp. *hexapetala* benannten. CASTROVIEJO et al. (1997) weisen aber darauf hin, dass ihrer Meinung nach die morphologischen Unterschiede nicht ausreichen, um eindeutig zwei Arten zu unterscheiden.

3.3.3 Die Verbreitung der Art in Europa

Ludwigia grandiflora ist als Neophyt aus verschiedenen europäischen Ländern beschrieben. Die Art wurde bereits zu Beginn des 19. Jhds. in Frankreich im Raum Montpellier nachgewiesen, von wo aus sie sich weiter ausbreitete (DANDELLOT et al. 2005). Es folgten Nachweise in Belgien (BAUCHAU et al. 1984) und den Niederlanden (KLEUVER & HOLVERDA 1995, ZONDERWIJK et al. 2004). Das Großblütige Heusenkraut findet sich dort vornehmlich in stehenden oder langsam fließenden Gewässern, wie beispielsweise Kanälen, wo sich dichte Bestände ausbilden können. Neuere Vorkommen der Art sind auch aus der Schweiz bekannt geworden, wo an einigen Stellen *Ludwigia grandiflora* seltene einheimische Arten verdrängt (VAUTHEY et al. 2003, GIGON & WEBER 2005).

3.3.4 Vorkommens-Wahrscheinlichkeit in Nordrhein-Westfalen

Ludwigia grandiflora ist bislang nicht aus deutschen Gewässern bekannt, doch es kann davon ausgegangen werden, dass die Art entweder durch den Einfluss des Menschen (beispielsweise durch ein unüberlegtes Ausbringen in die Natur) oder durch eine natürliche, nordöstlich gerichtete Ausbreitung in einigen Jahren auch bei uns anzutreffen sein wird.

3.3.5 Der Lebenszyklus von *Ludwigia grandiflora*

Ludwigia grandiflora ist eine wärmeliebende Art, die im Frühjahr bei entsprechenden klimatischen Bedingungen schnell bis an die Wasseroberfläche wächst. Mit zunehmenden Temperaturen im Sommer bildet die Art schließlich auch emerse Triebe aus, die bis zu 80 cm

über die Wasseroberfläche hinausragen können. Die Pflanzen blühen in den Monaten (April) Juli bis September (Oktober) reichlich und bildet auch Samen, die jedoch unter dem hiesigen Klima nicht zur Reife gelangen. Im späten Herbst und mit Auftreten der ersten kalten Nächte ragen die Sprosse nur noch wenig über die Wasseroberflächen hinaus, und die Bestandsgröße nimmt ab. Mit den ersten Wintertagen erfrieren die letzten emersen Triebe und auch die zu diesem Zeitpunkt noch auf der Wasseroberfläche treibenden Sprosse und Blätter überstehen nur noch die Zeit bis zur ersten Eisbildung auf dem Gewässer. Vom Eis eingeschlossene Triebe und Blätter zeigen schnell eine letale Schädigung. Ähnlich wie andere Arten bildet *Ludwigia grandiflora* jedoch auch im Winter bei ausreichendem Lichteinfall submerse Triebe aus. Aus diesen submersen Trieben und aus Sprossen bzw. den Wurzeln der Pflanzen des Vorjahres treibt die Art im Frühjahr dann wieder aus (Abb. 3.9). Unter dem Einfluss leicht erhöhter Wassertemperaturen im Winter und einer nicht zufrierenden Wasseroberfläche waren die Pflanzen selbst im Winter submers und mit einzelnen Schwimmblättern anzutreffen. Dadurch hatten solche Pflanzen, im Vergleich zu anderen Pflanzen in „normal“ temperierten Teichen mit Eisbildung, einen deutlichen Vorteil im Frühjahr und bildeten rund 4 Wochen früher die ersten emersen Triebe und Blüten.

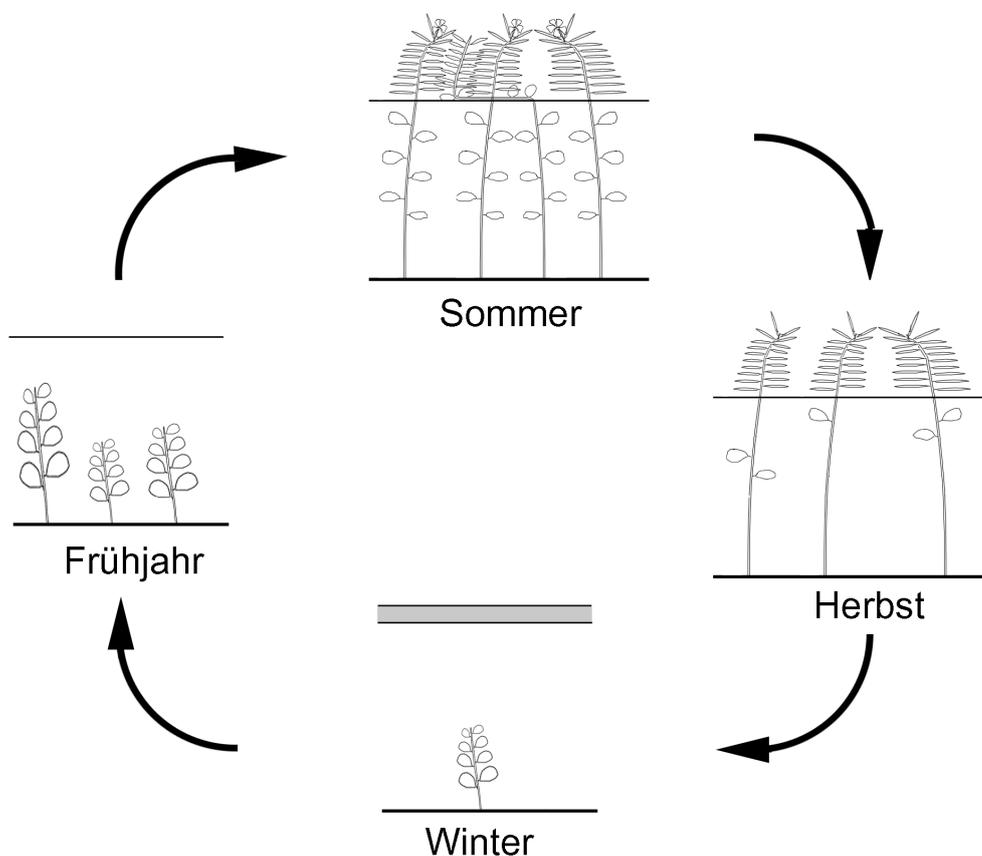


Abb. 3.9: Der Lebenszyklus von *Ludwigia grandiflora*

3.4 *Myriophyllum aquaticum* (Velloso) Verdcourt (= *Myriophyllum brasiliense* Cambessedes, *Myriophyllum proserpinacoides* Gillies ex Hook. & Arn., *Enydria aquatica* Vellozo, Brasilianisches Tausendblatt, Haloragaceae)

3.4.1 Beschreibung der Art

Das Brasilianische Tausendblatt ist eine der Arten aus der Familie der Haloragaceae, die sowohl submerse als auch emerse Blätter ausbilden können. Die Stängel von *Myriophyllum aquaticum* erreichen bis zu mehrere Meter Länge und können bis zu 50 cm über die Wasseroberfläche hinausragen. An den 4-5 mm starken Stängeln befinden sich die Blätter in (4) 5-6 zähligen Wirteln. Die submersen und emersen Blätter



Abb. 3.10: Blühender *Myriophyllum aquaticum*-Bestand mit weiblichen Blüten

unterscheiden sich dabei in ihrer Größe und Farbe sehr stark voneinander. Die submersen Blätter sind (1,7) 3,5-4 cm lang und (0,4) 0,8-1,2 cm breit, gefiedert und besitzen 25-30 gerade Fiederblättchen, die eine Länge von bis zu 0,7 cm erreichen. Die emersen Blätter sind ebenso wie die submersen unbehaart, (1,5) 2,5-3,5 cm lang und (0,4) 0,7-0,8 cm breit, gefiedert und besitzen (18) 24-36 Fiederblättchen, die Längen von 0,45-0,55 cm erreichen. Die 4-zähligen weiblichen Blüten sitzen auf einem 0,2-0,4 mm langen Stiel einzeln in den Blattachsen der oberen emersen Stängelabschnitte. Die Kelchblätter sind weiß, 0,4-0,5 mm lang und 0,3 mm breit und fein gezähnt, Kronblätter fehlen. Außer an einigen Naturstandorten im Ursprungsgebiet der zweihäusigen Art, konnten bei *Myriophyllum aquaticum* bislang keine männlichen Blüten beobachtet werden, und auch an diesen Naturstandorten bilden sich nur in sehr seltenen Fällen Samen aus (ORCHARD 1979, 1981, 1985).

3.4.2 Herkunftsgebiet der Art und weitere Vorkommen weltweit

Das Brasilianische Tausendblatt stammt aus dem tropischen bis subtropischen Südamerika und wächst in Höhen von bis zu 3200 m ü. NN. (ORCHARD 1981). Das Areal reicht in

Südamerika südlich bis Argentinien und Chile. Von hier aus gelangte die Art nach Nordamerika, wo sie sich seitdem in vielen Gebieten etabliert hat (AIKEN 1981, NELSON & COUCH 1985, WARRINGTON 1985, CESKA & CESKA 1985, LES & MEHRHOFF 1999, ANDERSON 2003). Weitere neophytische Vorkommen von *Myriophyllum aquaticum* finden sich u.a. in China (WANG et al. 2006), Java, Japan, Australien, Neuseeland, Hawaii, Zimbabwe, Südafrika, Madagaskar, Malaysia und den Philippinen (VAN DER MEIJDEN 1969, GUILLARMOD 1979, ORCHARD 1979, 1981, 1985) sowie in einigen europäischen Ländern (SHEPPARD et al. 2006, HUSSNER 2006). Es wird angenommen, dass das Brasilianische Tausendblatt vielfach als Aquarienflüchtling in die Gewässer gelangte. Ist *Myriophyllum aquaticum* erst einmal in einem Gewässer etabliert, so ist eine mechanische Bekämpfung selten erfolgreich, u.a. auch infolge der enormen Regenerationsfähigkeit der Art.

3.4.3 Die Verbreitung der Art in Europa

Über den ersten Nachweis von *Myriophyllum aquaticum* in Europa sind unterschiedliche Angaben in der Literatur zu finden. Während CASPER & KRAUSCH (1980) das Jahr 1919 für den ersten Nachweis der Art in Frankreich angeben, gibt THIEBAUT (2007) das Jahr 1880 an, in dem *Myriophyllum aquaticum* in Südwestfrankreich erstmals nachgewiesen wurde. Ausgehend von diesen Standorten breitete sich die Sippe in Europa aus. So wurde das Brasilianische Tausendblatt in den letzten Jahrzehnten aus weiteren europäischen Ländern beschrieben. Neben Vorkommen in Portugal und Spanien (FERREIRA & MOREIRA 1990, 1999, MONTEIRO & MONTEIRA 1990, MOREIRA et al. 1999a, b) wurden auch neophytische Vorkommen aus den Niederlanden (MEYER 2002, COOLEN 2006), Belgien (VERLOOVE & VANHECKE 2000, DENYS et al. 2004), England (CHICKEN 1977, MILNER 1979) und Deutschland (BANK-SIGNON & PATZKE 1988, DIEKJOBST & WOLFF 1995, HUSSNER & LÖSCH 2005) bekannt. Unter günstigen Bedingungen konnte in diesen Ländern z.T. auch eine massenhafte Entwicklung von Beständen der Art verfolgt werden (u.a. MOREIRA et al. 1999a, b), wobei z.T. auch negative Auswirkungen solcher Massenbestände auf die höhere Wasserpflanzenvegetation beobachtet wurden. SAITO et al. (1989) berichten zudem von allelopatischen Effekten der Sippe auf verschiedene Algenarten, wie dies auch für andere Arten aus der Gattung *Myriophyllum* beschrieben ist (HILT 2006, HILT et al. 2006a).

3.4.4 Die Verbreitung der Art in Nordrhein-Westfalen

In Nordrhein-Westfalen sind in der Vergangenheit nur wenige Vorkommen von *Myriophyllum aquaticum* bekannt geworden. BANK-SIGNON & PATZKE (1988) berichteten so von einem Vorkommen im Blauen See bei Langenbroich, DIEKJOBST & WOLFF (1995) über weitere Bestände im nördlichen Sauerland und in der Erft. ADOLPHY (mündliche Mitteilung) berichtet von neueren Vorkommen im Raum Mettmann. Dort konnte beobachtet werden, wie innerhalb zweier Jahre ein mehrere hundert m² großes und relativ flaches (max. Tiefe ca. 1,5 m) Kleingewässer von der Art vollständig eingenommen wurde.



Abb. 3.12: *Myriophyllum aquaticum* in einer Wiese

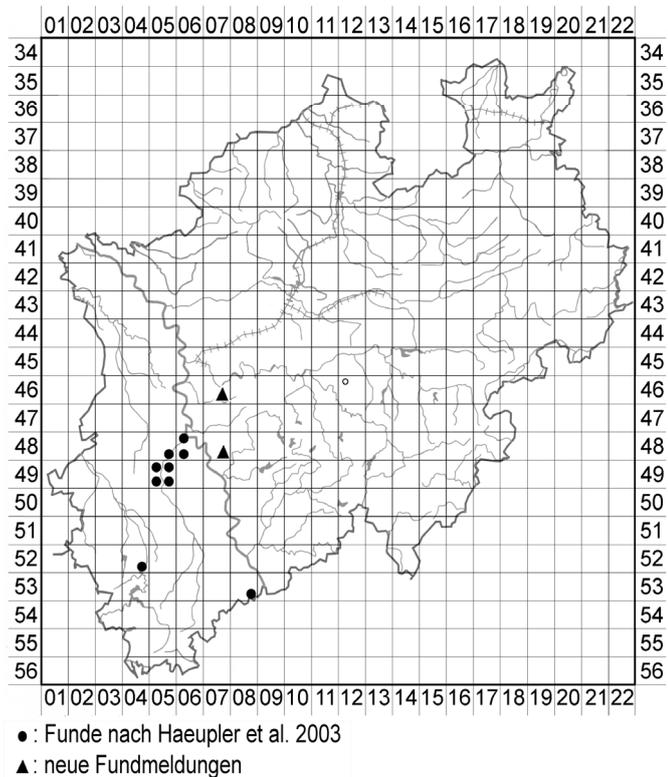


Abb. 3.11: Die Verbreitung von *Myriophyllum aquaticum* in Nordrhein-Westfalen

Aufgrund der auftretenden Schwierigkeiten bei der Bestimmung von rein submersen Beständen des Brasilianischen Tausendblatts (die Art ist mit rein submersen Blättern mit der bislang vorliegenden, deutschsprachigen Bestimmungsliteratur nicht zu bestimmen) ist jedoch zu vermuten, dass die Art durchaus eine weitaus größere Verbreitung in Nordrhein-Westfalen besitzen könnte als bisher angenommen wurde. Als potentielle Wuchshabitats sind neben Still- und Fließgewässern wohl auch Feuchtwiesen und Sümpfe anzusehen, denn im Rahmen dieser Arbeit konnte beobachtet werden, dass *Myriophyllum aquaticum* unter hiesigen klimatischen Bedingungen selbst in unregelmäßig gewässerten Wiesen überdauerte (Abb. 3.12).

3.4.5 Der Lebenszyklus von *Myriophyllum aquaticum* (Velloso) Verdcourt

Das Brasilianische Tausendblatt ist eine Art, die mit ihren submersen Trieben das ganze Jahr über in den Gewässern zu finden ist. Aus diesen submersen Trieben und aus den emersen Trieben des Vorjahres sowie den Wurzeln treiben die Pflanzen im Frühjahr aus. Das Brasilianische Tausendblatt blüht von Mai bis Juli und zeigt unter starker Sonneneinstrahlung und hohen Temperaturen einen guten Wuchs. Die submersen Triebe durchbrechen in stehenden oder langsam fließenden Gewässern bald die Wasseroberfläche, und es bilden sich unter warmen und sonnigen Standortbedingungen dichte Bestände aus. In stark fließenden Gewässern kann die Art auch das ganze Jahr nur rein submers vorkommen. In Gewässern mit geringer Fließgeschwindigkeit und in Stillgewässern bleiben die submersen Sprosssteile nur so lange beblättert, so lange sie noch ausreichend Licht erhalten. Wird der emerse Pflanzenbestand zu dicht, so verlieren die Pflanzen ihre submersen Blätter. Zum Herbst hin sinken die sonst mäßig aufrecht stehenden und bis zu 50 cm über die Wasseroberfläche reichenden Sprosse mit dem ersten Nachtfrost auf die Wasseroberfläche und frieren dort im Eis ein (Abb. 3.13). Sobald sie vom Eis umschlossen sind, erhalten sie eine deutliche Braunfärbung. Die noch beblätterten submersen Sprosssteile bleiben selbst unter einer Eisdecke grün und zeigen einen geringen Wuchs, wobei z.T. auch im Winter neue Sprosse aus den alten Sprossen herauswachsen. Aus diesen Sprossen bilden sich im nächste Jahr wieder neue Bestände aus.

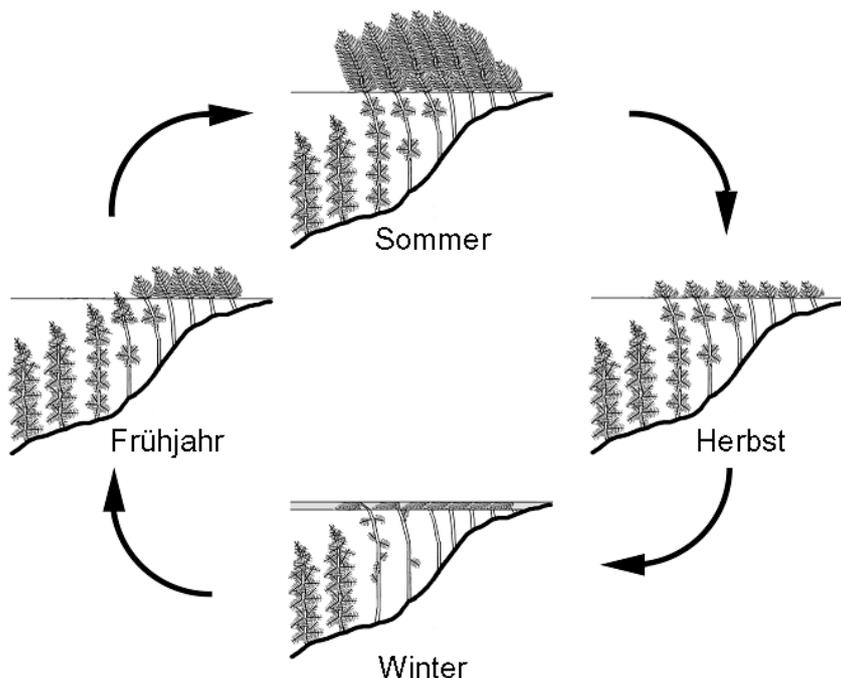


Abb. 3.13: Der Lebenszyklus von *Myriophyllum aquaticum*

3.5 *Myriophyllum heterophyllum* Michaux (Verschiedenblättriges Tausendblatt, Haloragaceae)

3.5.1 Beschreibung der Art

Das Verschiedenblättrige Tausendblatt ist eine immergrüne, kräftige und untergetauchte Wasserpflanzenart aus der Familie der Haloragaceae. Wenn fertile Spitzenteile ausgebildet werden, erheben sich diese über die Wasseroberfläche (Abb. 3.14). Die submersen Blätter sind einfach gefiedert und finden sich meist in (4-) 5 (-6)-zähligen Quirlen. Die Fiederblätter sind bis zu 50 mm lang und an den älteren Sprosssteilen viel länger als die Internodien (CASPER KRAUSCH 1981). Die Blüten sind einzeln in den Achseln von Tragblättern, die zur Blütezeit 10-15 (-35) cm über die Wasseroberfläche ragen. Die Vorblätter besitzen einen eiförmigen Grund und sind lang zugespitzt, gefranst-gesägt und 1,2 cm lang und 0,6 mm breit. Die männlichen Blüten finden sich einzeln an der Ährenspitze und



Abb. 3.14: *Myriophyllum heterophyllum*

besitzen 4 sehr kurze, dreieckige, weißgrünliche Kelchblätter, 4 kahnförmige, durchscheinende, weißliche Kronblätter und 4 längliche, kurz gestielte Staubblätter. In der Mitte des emersen Sprosses finden sich Zwitterblüten mit 4 Staub- und 4 Fruchtblättern, unterhalb davon folgt ein Bereich mit zwittrigen und weiblichen Blüten und am Ährengrund ein Bereich mit ausschließlich weiblichen Blüten. Diese besitzen zwei breit eiförmige, gefranste und begrannete Vorblätter, vier 1,5 - 3 mm lange Kronblätter und 4 Fruchtblätter, die leuchtend rote, federige Narben aufweisen. Die Tragblätter sitzen mit breitem Grund in 4 - 5 zähligen Quirlen und sind viel länger als die Blüten. Die Tragblätter sind 3 - 5 mm breit, ungeteilt, lanzettlich bis breit lanzettlich, zugespitzt, am Rande gezähnt bis kammförmig gesägt, dicklich, derb, kahnförmig und mit einer dunkel- bis olivgrünen Färbung. Die glänzenden Tragblätter setzen sich deutlich vom Laubspross ab (CASPER & KRAUSCH 1981).

3.5.2 Herkunftsgebiet der Art und weitere Vorkommen weltweit

Das Verschiedenblättrige Tausendblatt stammt ursprünglich aus dem südöstlichen Nordamerika und ist in Europa stellenweise eingebürgert (CASPER & KRAUSCH 1981, SHEPPARD 2006). Aus den USA wird berichtet, dass die Art dort stellenweise ein Problem für die Nutzung der jeweiligen Gewässer darstellt (BUGBEE et al. 2003, GETSINGER et al. 2003).

3.5.3 Die Verbreitung der Art in Europa

Myriophyllum heterophyllum ist als Neophyt aus verschiedenen europäischen Ländern bekannt. Funde aus Österreich (MELZER 1965), der Schweiz (JANCHEN 1966), Großbritannien (BRENAN & CHAPPLE 1949) und den Niederlanden (PEETERS 2004) sind beschrieben. In Deutschland gelang der Erstdnachweis des Verschiedenblättrigen Tausendblatts Ende der 1950er Jahre im Leipziger Hafenbecken und im Elster-Saale-Kanal in Leipzig (STRICKER 1962, CASPER et al. 1980). Es folgten weitere Funde in Deutschland, vor allem im nordwestdeutschen und westdeutschen Raum (SPANGHEHL & SCHARRENBURG 1985, WIMMER & SCHREI 1995, WIMMER 1997, HUSSNER et al. 2005b).

3.5.4 Die Verbreitung der Art in Nordrhein-Westfalen

Aus Nordrhein-Westfalen wurde das Verschiedenblättrige Tausendblatt erstmals von SPANGHEHL & SCHARRENBURG (1985) beschrieben. Das Vorkommen findet sich seit Ende der 1970er Jahre im Heider Bergsee bei Brühl. Aber auch in zwei weiteren Gewässern im Brühler Raum sowie in einigen Gewässern im Stadtgebiet von Düsseldorf ist die Art anzutreffen (Abb. 3.15, HUSSNER et al. 2005b). *Myriophyllum heterophyllum* bildet in diesen Gewässern z.T. sehr dichte Bestände aus, die in einigen Fällen auch einem Management unterliegen, wobei die Bestände u.a. durch den Einsatz von Mähbooten dezimiert werden.

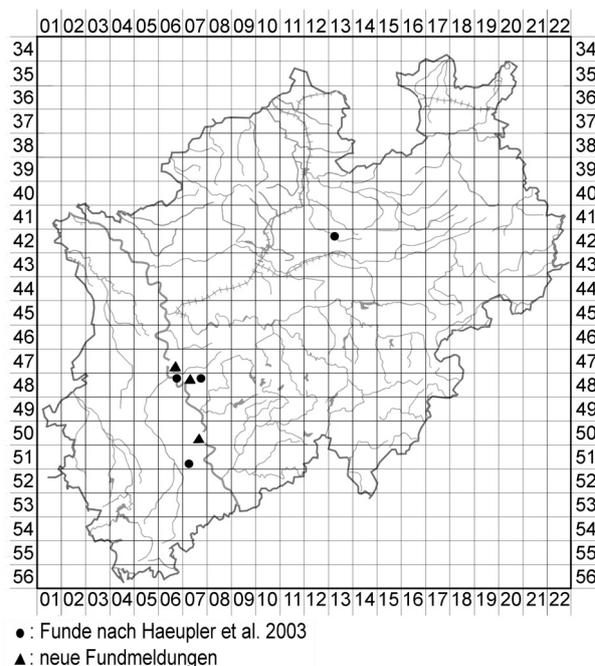


Abb. 3.15: Die Verbreitung von *Myriophyllum heterophyllum* in NRW

3.5.5 Der Lebenszyklus von *Myriophyllum heterophyllum*

Das Verschiedenblättrige Tausendblatt ist eine immergrüne Art, die keine großen interannuellen Schwankungen in ihren Bestandsgrößen zeigt (Abb. 3.16). Die Pflanzen blühen im Zeitraum Juni bis August. Die Art bildet in diesem Zeitraum auch emerse Triebe aus, welche bis zu 10-15 cm über die Wasseroberfläche ragen. Im Herbst und Winter werden die *Myriophyllum heterophyllum*-Bestände in den meisten Fällen merklich lichter, wobei die Triebe vor allem in den unteren Stängelbereichen ihre Blätter verlieren. Im Frühjahr verdichten sich die Bestände, wobei, ausgehend von den Nodien, neue Triebe gebildet werden.

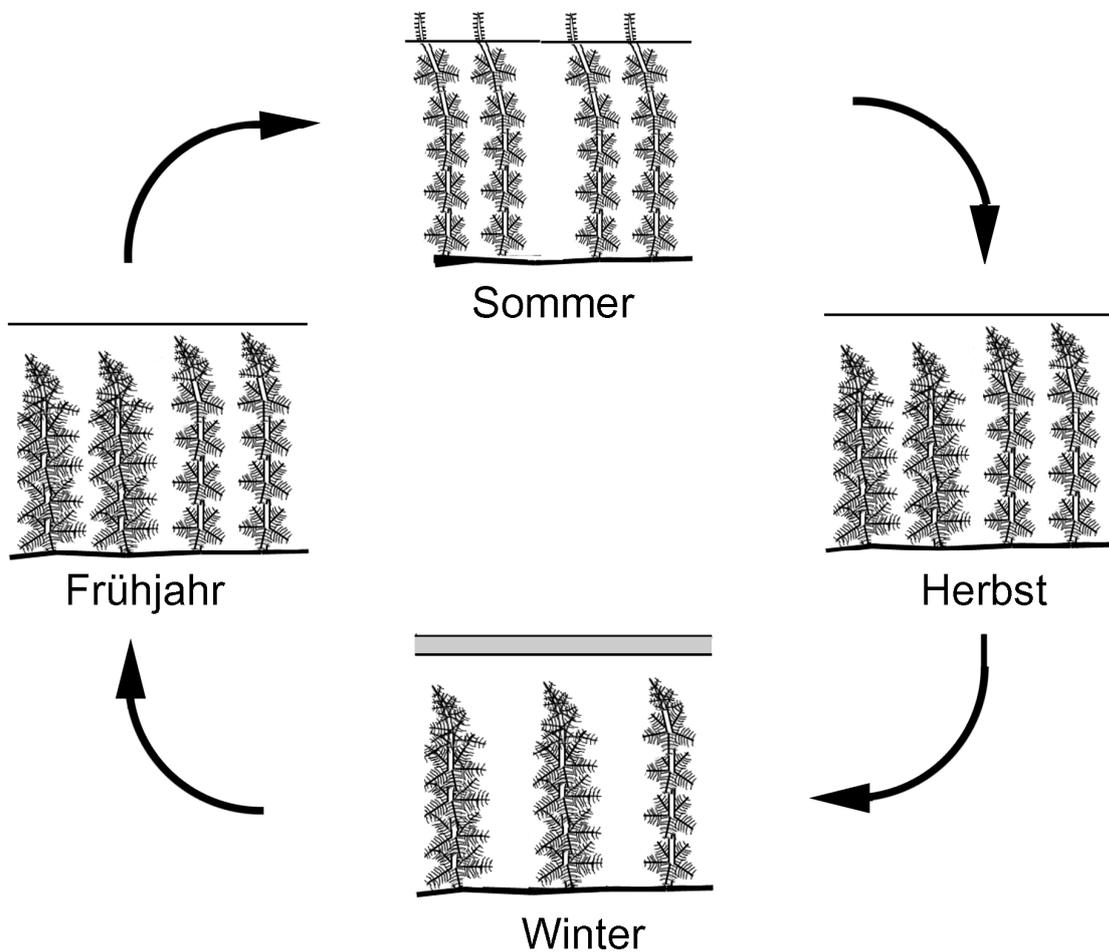


Abb. 3.16: Der Lebenszyklus von *Myriophyllum heterophyllum*

4 Ergebnisse

4.1 Die Entwicklung der Wasserpflanzenvegetation der Erft

In der Erft konnten in den Untersuchungsjahren 2003 (Tab. 4.1.), 2005 (Tab. 4.2.) und 2007 (Tab. 4.3.) insgesamt 14 indigene und 9 neophytische Wasserpflanzenarten nachgewiesen werden. Dabei konnte über die Jahre hinweg eine leichte Abnahme der submersen Makrophyten in der Erft festgestellt werden, wobei vor allem die im Jahr 2003 beobachteten Massenbestände einzelner einheimischer und neophytischer Arten in den Folgejahren nicht mehr nachgewiesen werden konnten. Während die Zahl der in der Erft anzutreffenden einheimischen Sippen im Untersuchungszeitraum gleich blieb, nahm die Zahl der in der Erft als etabliert anzusehenden Neophyten über die Jahre hinweg stetig zu. Während im Jahr 2003 fünf neophytische Wasserpflanzenarten in der Erft beobachtet werden konnten, waren es im Jahr 2005 bereits 9 nicht einheimische Wasserpflanzenarten. Zusätzlich zu den bereits im Jahr 2003 vorgefundenen neophytischen Taxa *Azolla filiculoides* (*A. filiculoides*, Abb. 4.2-4.4), *Egeria densa* (*E. densa*, Abb. 4.2-4.4), *Lemna minuta* (*L. minuta*, Abb. 4.2-4.4), *Myriophyllum aquaticum* (*M. aquaticum*, Abb. 4.2-4.4) und *Vallisneria spiralis* (*V. spiralis*, Abb. 4.2-4.4) konnten 2005 mit den beiden unbeständigen pleustophytischen Arten *Eichhornia crassipes* (*E. crassipes*, Abb. 4.3) und *Pistia stratiotes* (*P. stratiotes*, Abb. 4.3) sowie den, seit dem Zeitpunkt ihres Erstnachweises dauerhaft in der Erft anzutreffenden beiden Arten *Hydrocotyle ranunculoides* (*H. ranunculoides*, Erstnachweis 2004, Abb. 4.3 u. 4.4) und *Hygrophila polysperma* (*H. polysperma*, Erstnachweis 2005 Abb. 4.3 u. 4.4) vier weitere neophytische aquatische Makrophyten in der Erft nachgewiesen werden. Das Hauptverbreitungsgebiet aller aquatischen Neophyten in der Erft befand sich im Bereich Bedburg/Kaster flussabwärts bis Wevelinghoven. Einige Wasserpflanzenarten, darunter auch viele Neophyten, zeigten dabei z.T. starke interannuelle Schwankungen in ihrer Verbreitung bzw. in ihren Häufigkeiten. Die Bestandsentwicklung der alljährlich anzutreffenden Pleustophyten *Azolla filiculoides*, *Lemna minuta*, *Lemna minor* und *Spirodela polyrhiza* ist dabei beispielsweise stark abhängig von auftretenden Hochwässern, die für ein verstärktes Verdriften der Pflanzen flussabwärts sorgen können. Die Vorkommen der ephemeren, nicht frostresistenten pleustophytischen Neophyten *Pistia stratiotes* und *Eichhornia crassipes* sind zudem in jedem Jahr auf neue Ansalbungen angewiesen, da diese beiden Sippen, selbst in der thermisch anomalen Erft, den Winter nicht überdauern können. Ebenso wie die winterharten einheimischen Pleustophyten *Lemna minuta* und *Azolla filiculoides* profitierten jedoch auch sie von gleichbleibenden Wasserständen und geringen Fließgeschwindigkeiten sowie starker Sonneneinstrahlung im Sommer, ohne aber große Bestände ausbilden zu können. Aber auch

andere Arten (*Hydrocotyle ranunculoides* und *Hygrophila polysperma*) profitierten deutlich von starker Sonneneinstrahlung und zeigten insgesamt eine anhaltende Ausbreitungstendenz in der Erft, wobei jedoch der Große Wassernabel im Abschnitt 23 nach der Verdrängung des Brasilianischen Tausendblattes selbst einen anschließenden starken Rückgang verzeichnete, ohne dass die ehemals besiedelten Stellen von anderen Arten eingenommen wurden. Bemerkenswert ist zudem die stetige Zunahme an Zahl und Größe von Beständen der immergrünen neophytischen Art *Vallisneria spiralis*, die hinsichtlich ihrer Standortansprüche wohl eine große ökologische Amplitude besitzt. Die Wasserschraube findet sich sowohl in stehenden bis langsam fließenden als auch in schnell fließenden Abschnitten, auf schlammigem, sandigem oder kiesigem Untergrund, in klaren bis stark getrübbten Gewässerbereichen in Tiefen von bis zu 1 m. Dieses große Spektrum unterschiedlichster besiedelter Habitats ist einer der Gründe des Erfolgs von *Vallisneria spiralis* in der Erft. Mit ihrer anhaltenden Ausbreitung nahmen die ehemals ausgedehnten Vorkommen von *Sparganium emersum* deutlich ab (Tab. 4.1-4.3). Letztere findet sich nun insgesamt nur noch selten in der Erft und ist mit ihren verbliebenen Beständen meist auf Gewässerstellen



Abb. 4.1: Die Entwicklung eines *Hydrocotyle ranunculoides*-Bestandes im Abschnitt 23

(Fotos: Hussner, 2003, 2005, 2007)

beschränkt, die Wassertiefen von mehr als 1 m aufweisen. An diesen Stellen scheint *Sparganium emersum* sich noch gegen die sehr konkurrenzstarke, wintergrüne Art *Vallisneria spiralis* behaupten zu können. Ebenso wie *Sparganium emersum* zeigten auch andere Sippen im Untersuchungszeitraum einen starken Bestandsrückgang bzw. Schwankungen in ihren Bestandsgrößen. So wurde beispielsweise der Neophyt *Myriophyllum aquaticum* an einigen ehemals von dieser Art dominierten Standorten im Zeitraum 2003 bis 2005 von *Hydrocotyle*

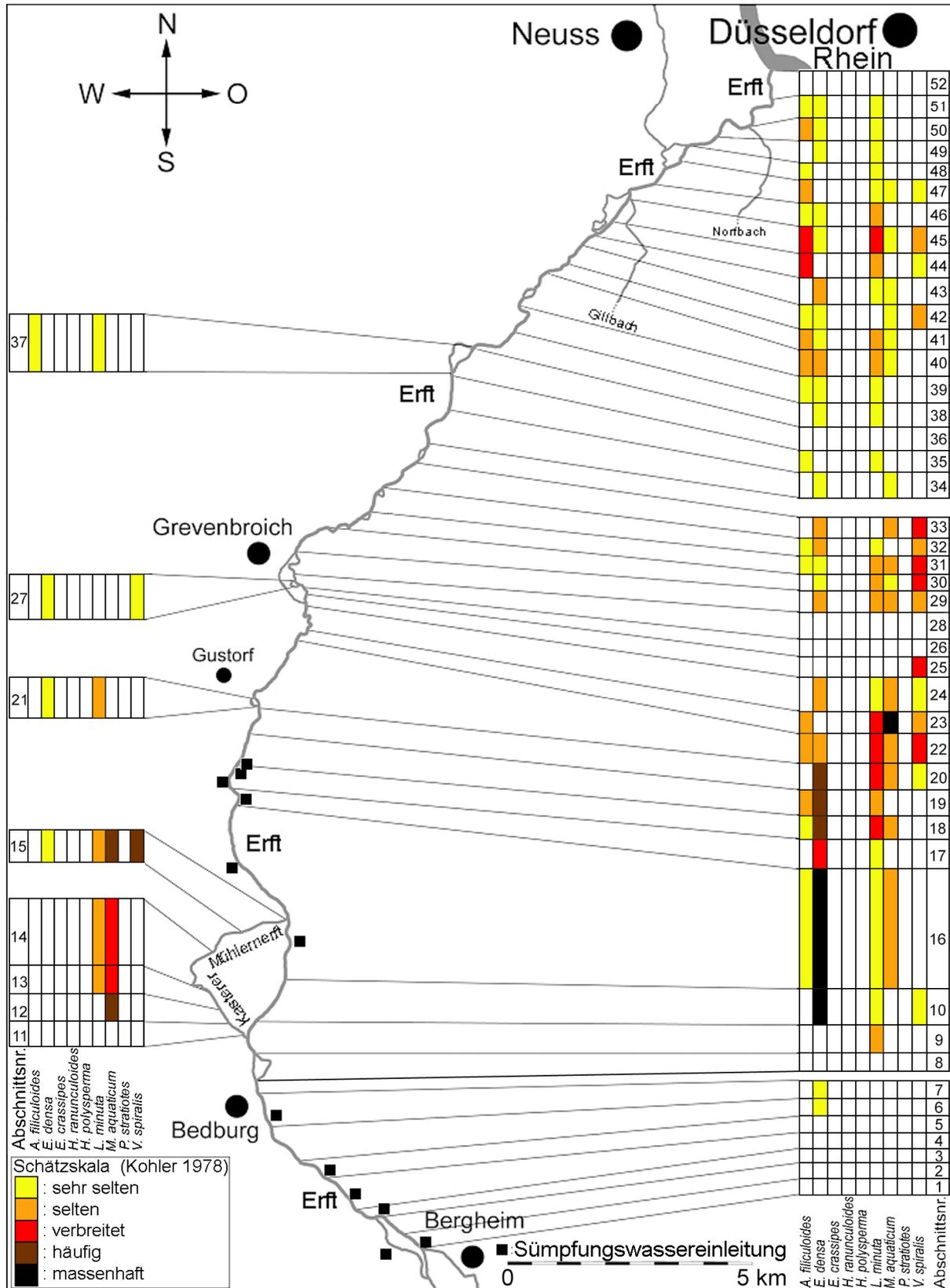


Abb. 4.2: Die Verbreitung neophytischer Wasserpflanzen in der Erft im Jahr 2003

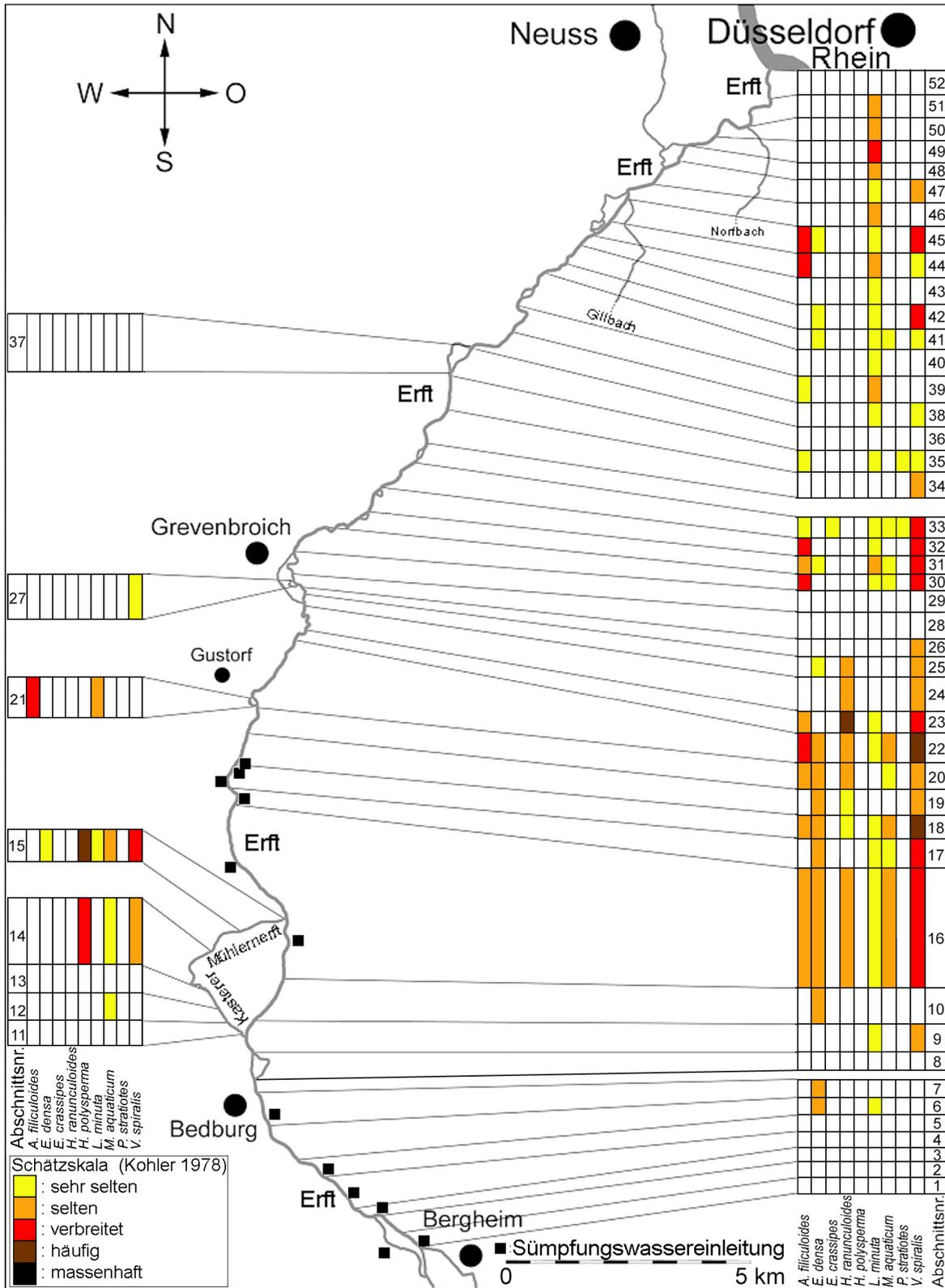


Abb. 4.3: Die Verbreitung aquatischer Neophyten in der Erft im Jahr 2005

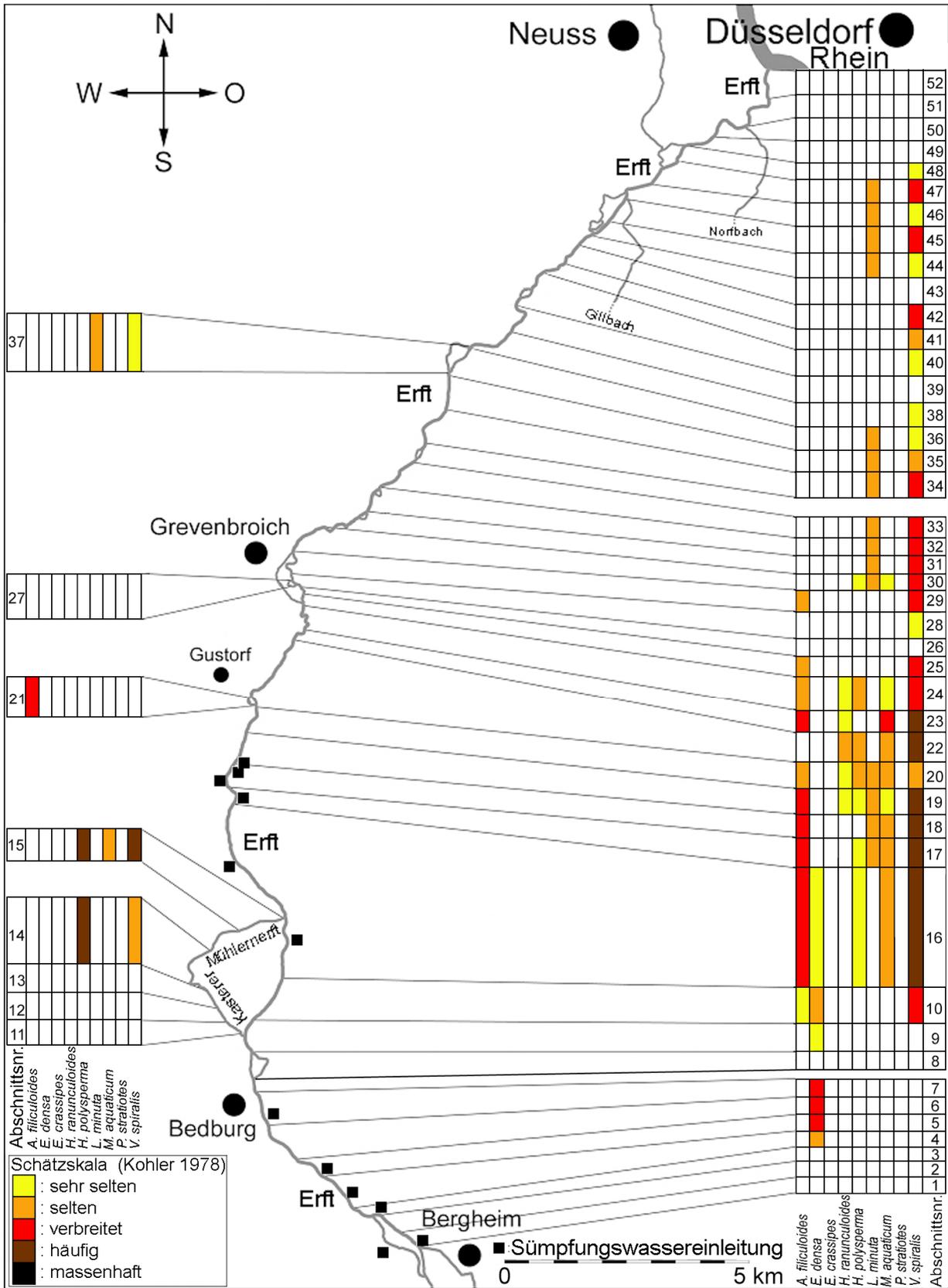
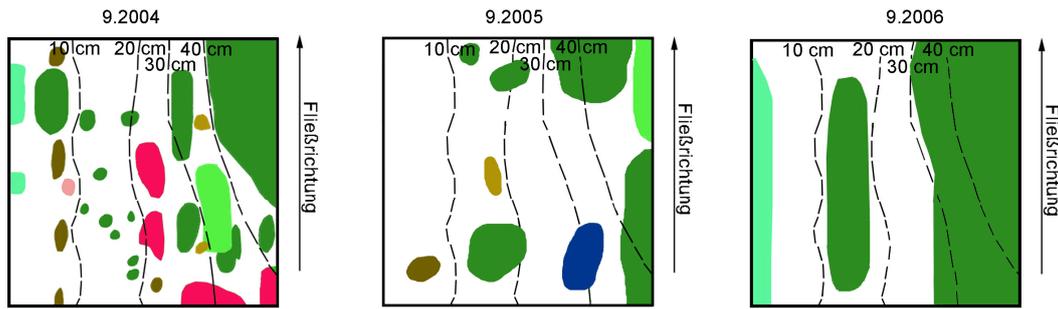
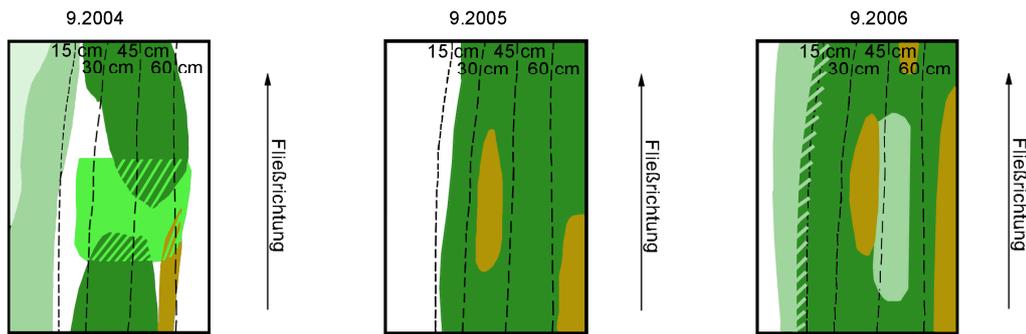


Abb. 4.4: Die Verbreitung aquatischer Neophyten in der Erft im Jahr 2007

1. Dauerfläche: Erft bei Neuss-Lepp



2. Dauerfläche: Kasterer Mühlenerft 50 m unterhalb der Überführung der Landstraße



3. Dauerfläche: Kasterer Mühlenerft 30 m unterhalb der Überführung der Landstraße

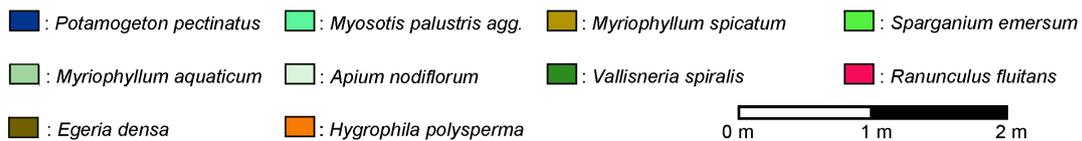
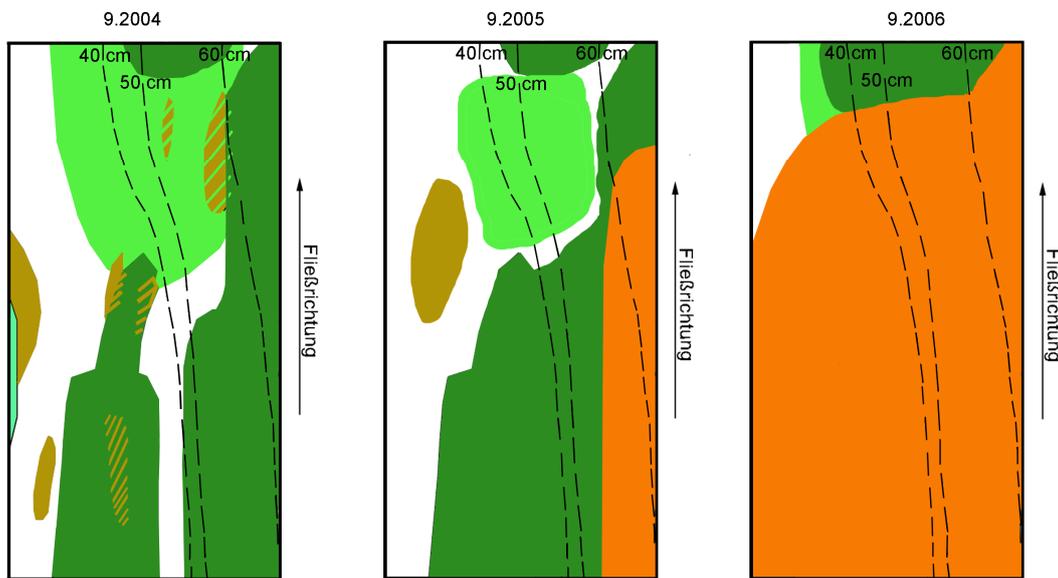


Abb. 4.5 (1 - 3): Die Entwicklung der Vegetationszusammensetzung an ausgesuchten Dauerflächen in der Erft

ranunculoides nahezu vollständig verdrängt (Abb. 4.1). Bestände der zwischenzeitlich im Jahr 2005 fast gänzlich verschwundenen neophytischen Art *Egeria densa* sowie die einheimische Art *Potamogeton natans* zeigten ebenfalls starke Schwankungen. Während die im Jahr 2003 von Massenbeständen der Wasserpestart *Egeria densa* bestandenen Flächen in der Folgezeit von anderen Sippen (z.B. *Vallisneria spiralis* und *Potamogeton pectinatus*) besiedelt wurden, waren die ehemals von *Potamogeton natans* bewachsenen Bereiche der Erft 2005 größtenteils völlig vegetationsfrei, so dass als Ursache für den Bestandsrückgang eine Verdrängung durch Neophyten auszuschließen ist. Vielmehr scheint es sich um natürliche interannuelle Schwankungen in den Bestandsgrößen zu handeln, da sich *Potamogeton natans* im Jahr 2007 wieder mit leicht vergrößerten Beständen und einer besseren Vitalität präsentierte. Ob das völlige Verschwinden des großen *Hydrocotyle ranunculoides*-Bestandes an der Erft (Abschnitt 23, Abb. 4.1) auch auf eine natürliche Bestandsschwankung oder auf eine Bekämpfungsmaßnahme zurückzuführen ist, konnte nicht eindeutig geklärt werden. Bei einer kleinräumigeren Betrachtung der Veränderungen in der Vegetationszusammensetzung über mehrere Jahre hinweg (Abb. 4.5) konnte jedoch beobachtet werden, dass manche neophytischen Arten, wie beispielsweise *Hygrophila polysperma* und *Vallisneria spiralis*, durchaus in der Lage sind, einheimische und in der Erft schon mehrere Jahre etablierte neophytische Sippen von ihren angestammten Wuchsplätzen lokal zu verdrängen (Abb. 4.5).

Zusammenfassend betrachtet muss *Vallisneria spiralis* mittlerweile als die häufigste Art in der Erft angesehen werden, konnte die Wasserschraube doch ihr Verbreitungsareal in der Erft in den Untersuchungsjahren deutlich vergrößern. Auch *Hygrophila polysperma* scheint sich aktuell in einer Expansionsphase zu befinden, während die anderen neophytischen Wasserpflanzenarten der Erft entweder keinen eindeutigen Trend zu einer weiteren Ausbreitung zeigen oder, wie beispielsweise *Myriophyllum aquaticum*, sogar in ihren Bestandsgrößen rückläufig sind.

Die einheimischen Sippen zeigen insgesamt gesehen keine vergleichbaren interannuellen Schwankungen in ihren Verbreitungsgraden wie sie viele der neophytischen Taxa (mit Ausnahme der immergrünen Wasserschraube) in der Erft zeigen, doch auch bei ihnen sind bei den meisten Arten im Untersuchungszeitraum deutliche Trends der Abnahme in den Bestandsgrößen zu erkennen.

4.2 Die Ausbreitung und Bestandsentwicklung von *Hydrocotyle ranunculoides* in Nordrhein-Westfalen

Im Jahr 2004 konnte der Große Wassernabel (*Hydrocotyle ranunculoides* L.fil.) im Rahmen dieser Arbeit erstmals für Deutschland in Nordrhein Westfalen nachgewiesen werden. Das Vorkommen fand sich in einem mit Erftwasser gespeisten Graben nahe der Erft. In der Folgezeit gelangen weitere Nachweise von *Hydrocotyle ranunculoides* in der Erft, in der Niers im Raum Mönchengladbach/Rheydt, in einem Artenschutzgewässer im Raum Wesel sowie im Offelter Bach im Raum Minden/Lübecke (s. Abb. 3.5). Ein durchgeführtes Langzeitmonitoring zeigte in der Folge deutlich, dass der Große Wassernabel unter günstigen Habitatbedingungen, d.h. in stehendem oder langsam fließendem Wasser, bei hohem Nährstoffgehalt im Sediment und unter starker Sonneneinstrahlung, auch unter hiesigen Bedingungen ein sehr explosives Wachstum zeigen kann. So erreichten die Bestände an einigen Stellen der Erft innerhalb von drei Vegetationsperioden Größen von mehreren 100 m² (Abb. 4.9). Die großen Bestände finden sich in der Erft und ihren Nebenläufen ausnahmslos in stark verschlammten Bereichen. An diesen Standorten wurde die z.T. vorhandene Gewässervegetation fast vollständig verdrängt. Während die Bestände der

submersen Vegetation aufgrund der starken Beschattung fast vollständig dezimiert wurden, wurden andere emers wachsende Arten, wie z.B. das Brasilianische Tausendblatt (*Myriophyllum aquaticum*), innerhalb kürzester Zeit überwuchert. Bemerkenswert war in diesem Zusammenhang, in welcher Geschwindigkeit sich die *Hydrocotyle ranunculoides*-Bestände vergrößern konnten (Tab. 4.4). Im Zeitraum von Anfang Juni bis Anfang Juli 2005 genügten rund drei Wochen sommerliches Wetter, um die Bestandsgröße der *Hydrocotyle*



Abb. 4.6 u. 4.7: Die Entwicklung eines *Hydrocotyle ranunculoides*-Bestandes im Zeitraum Mai (oben) bis Juni (unten) 2005 (Fotos: Hussner, 2005)

ranunculoides Bestände an diesem Fundort, wie an einigen anderen Fundorten in der Erft und ihren Nebenläufen auch, zu vervielfachen (Abb. 4.6 und 4.7). Lediglich bei den Vorkommen an sehr schattigen Standorten sowie an stark fließenden Gewässerstrecken kam es auch im Hochsommer nicht zur Bildung von Dominanzbeständen. An diesen Stellen blieben die Bestände auch lichter, und die Blätter erreichten nicht einmal ansatzweise die maximalen Blattgrößen von knapp 100 cm², die an den sonnenexponierten Standorten, bei guter Nährstoffversorgung und maximal nur langsam fließendem Wasser erreicht wurden.

Tab. 4.4: Die Bestandsentwicklung eines *Hydrocotyle ranunculoides*-Bestandes im Nebenlauf der Erft bei Gustorf im Jahr 2005 (Deckungsgrade nach LONDO 1974)

Gewässer	Nebenlauf der Erft bei Gustorf							
Fläche	1 x 1 m							
Wassertiefe	bis 20cm (+ 60 cm Schlamm)							
Datum	2.5.05	6.6.05	6.7.05	10.8.05	9.9.05	6.10.05	4.11.05	13.12.05
Deckung [%]	70	85	100	100	100	100	100	Eis
Artenzahl	5	5	4	4	3	3	3	.
Arten:								
<i>Hydrocotyle ranunculoides</i>	4.0	4.0	10.0	10.0	10.0	10.0	10.0	.
<i>Rorippa amphibia</i>	0.4	0.4	0.4	0.4	0.7	0.7	0.4	.
<i>Callitriche spec.</i>	4.0	4.0	2.0	0.7
<i>Myriophyllum spicatum</i>	+	+
<i>Mentha aquatica</i>	+	+	+	+	+	+	+	.

Die *Hydrocotyle ranunculoides*-Bestände unterlagen an einigen Stellen einem partiellen Fraßdruck durch die neozoische Art *Myocastor coypus*, der Nutria, die eine Vorliebe für die saftigen Blätter des Wassernabels zu haben scheint. So konnten an einigen Stellen mehrere m² große Flächen in den dichten Dominanzbeständen von *Hydrocotyle ranunculoides* beobachtet werden, die durch die Tiere vollkommen frei von Blattspreiten waren, wohingegen der Rest der Pflanze vollkommen unberührt und mit ungeminderter Bestandsdichte vorzufinden war (Abb. 4.8).



Abb. 4.8: Fraßspuren von Nutrias an Beständen des Großen Wassernabels (Foto: Hussner, 2006)

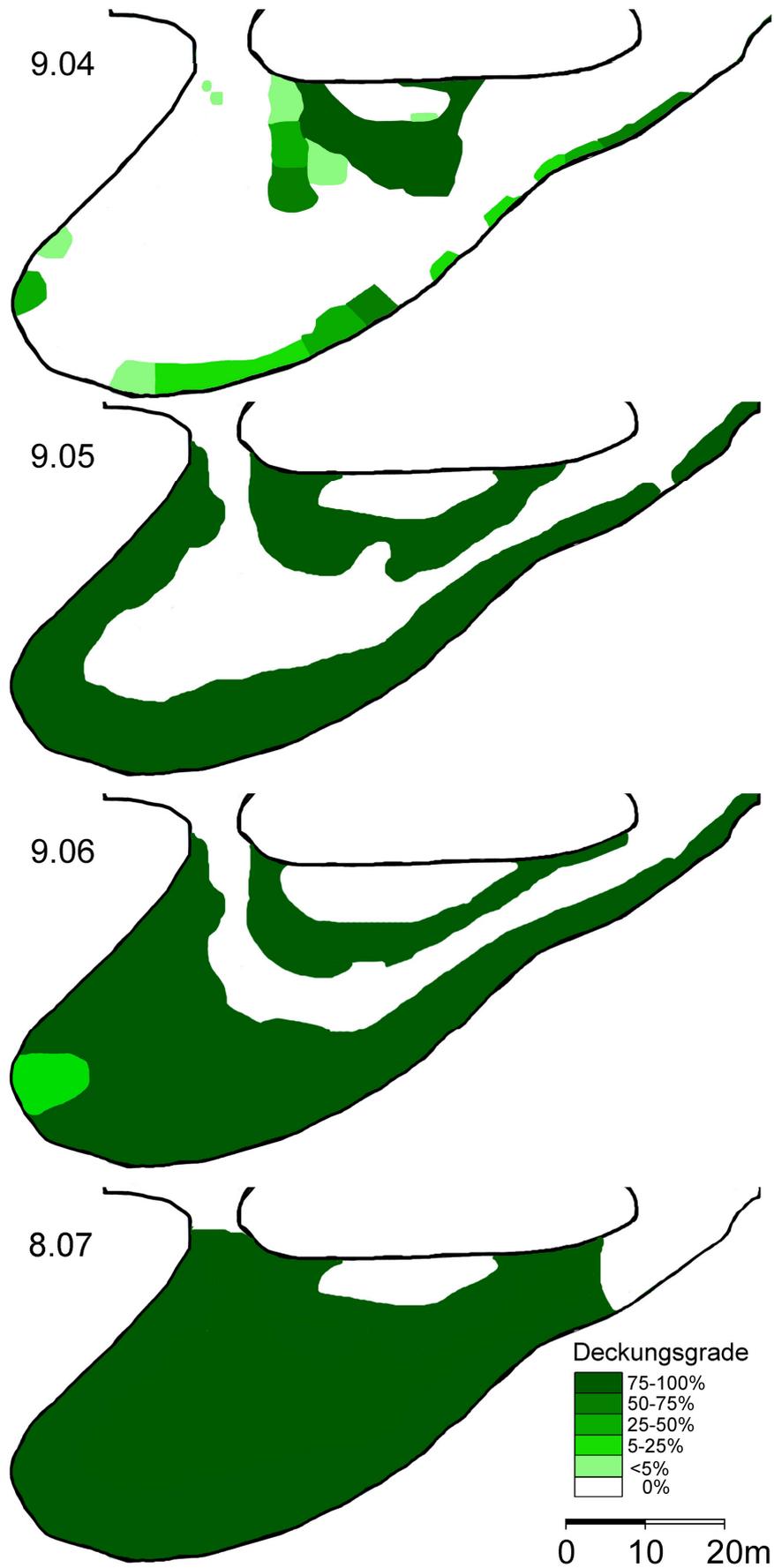


Abb. 4.9: Die Bestandsentwicklung eines *Hydrocotyle ranunculoides*-Bestandes an einem Nebenlauf der Erft im Zeitraum 2004-2007

4.3 Die Biomassen der untersuchten neophytischen Arten in ausgewählten Gewässern

4.3.1 *Crassula helmsii*

Die *Crassula helmsii*-Bestände im Fühlinger See zeichneten sich durch eine hohe Bestandsdichte aus, wobei die Biomassen der emersen und submersen Bestände signifikant ($p < 0,001$) unterschiedlich waren. Die größten Biomassen mit $10549 \pm 34,6 \text{ g TG m}^{-2}$ konnten im vernästen Uferbereich des Sees gemessen werden (Abb. 4.10). Der Boden im Uferbereich wies dabei ähnlich hohe Konzentrationen an pflanzenverfügbarem Stickstoff und Phosphor auf wie das Seesediment an den beprobten Stellen (Tab. 4.5).

Tab. 4.5: Die Gehalte an pflanzenverfügbaren Nährstoffen im Sediment an den Wuchsorten von *Crassula helmsii* im Fühlinger See (MW \pm SE, n=4)

	NH ₄ -N [mg/kg Boden]	NO ₃ -N [mg/kg Boden]	P ₂ O ₅ -P [mg/100g Boden]	P ₂ O ₅ -P _{tot} [mg/100g Boden]	Organischer Gehalt [%]
Ufer	16,0 \pm 1,0	13,8 \pm 2,4	0,8 \pm 0,3	27,4 \pm 1,3	8,8 \pm 1,2
0 – 2 m Tiefe	38,1 \pm 8,1	4,1 \pm 0,2	0,9 \pm 0,6	12,6 \pm 0,1	10,1 \pm 2,9
2 – 4 m Tiefe	33,3 \pm 10,0	3,0 \pm 1,8	1,9 \pm 0,8	9,5 \pm 3,5	6,8 \pm 4,2
4 – 6 m Tiefe	36,2 \pm 15,1	2,2 \pm 0,6	<0,1	10,4 \pm 0,5	3,3 \pm 0,4
6 – 8 m Tiefe	28,0 \pm 9,8	1,5 \pm 0,7	0,6 \pm 0,4	12,6 \pm 4,8	3,2 \pm 1,0

In dem mesotrophen Gewässer (Tab. 4.6) wuchsen die Pflanzen auch unter leicht variierenden Gehalten an pflanzenverfügbaren Nährstoffen im Sediment (Tab. 4.6) sehr einheitlich und erreichen bis in 8 m Tiefe durchschnittliche Bestandsdichten von $268,5 \pm 26,1 \text{ g TG m}^{-2}$.

Tab. 4.6: Die Nährstoffgehalte des Wassers des Fühlinger Sees (GEW 1996)

NH ₄ -N [mg/l]	NO ₃ -N [mg/l]	P ₂ O ₅ -P _{tot} [mg/l]
0 - 0,5	1,13 – 1,81	0 - 0,2

Lediglich bei einer Probe (in ca. 5 m Tiefe) wuchs auf der beprobten Fläche kein Einartbestand, vielmehr fand sich in geringen Anteilen ($< 5 \text{ g TG m}^{-2}$) *Chara globularis* in der Probe. Unterhalb der 8 m Grenze waren die Bestände von *Crassula helmsii* lückenhafter, und die Art fand sich hier oftmals in direkter Konkurrenz zu den im Fühlinger See dort vielerorts anzutreffenden und meist ausgedehnten Characeen-Rasen.

Insgesamt erwiesen sich die Bestände der immergrünen Art *Crassula helmsii* im Fühlinger See als sehr einheitlich. Im Zuge weiterer Tauchuntersuchungen konnte zudem beobachtet werden, dass die von *Crassula helmsii* besiedelten Flächen meist nur Einartbestände der Art aufwiesen. Die vom Helms' Dickblatt gebildeten Polster zeigten sich unter Wasser als ungemein dicht, so dass es für andere Wasserpflanzenarten unmöglich erschien,

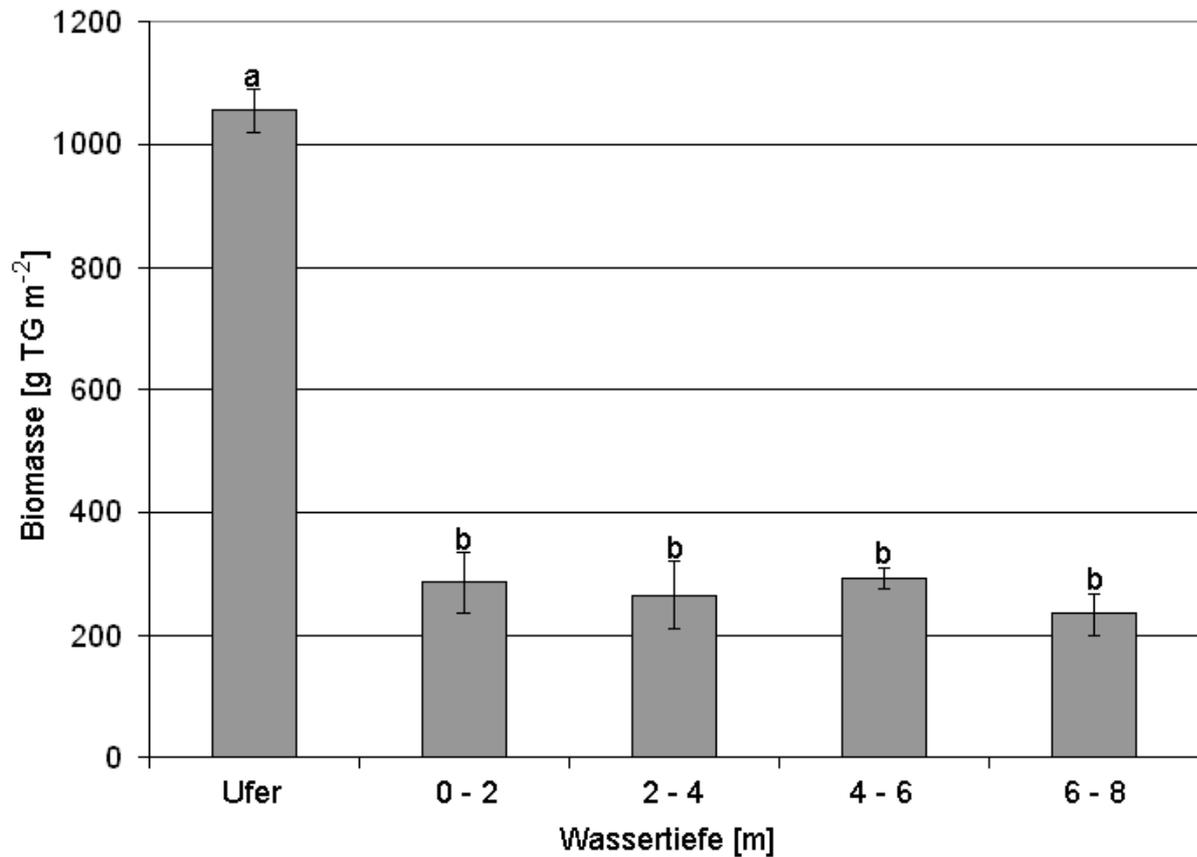


Abb. 4.10: Die in unterschiedlichen Wassertiefen geernteten Gesamtbiossamen von *Crassula helmsii* im Fühlinger See (MW \pm SE, n=4)

durch diese Bestände hindurch zu wachsen. Somit wiesen fast alle der großflächig mit *Crassula helmsii* bestandenen Bereiche eine stark verringerte α -Diversität auf, wobei direkt angrenzend an diese Flächen oftmals dichte und artenreiche Bestände einheimischer und neophytischer Wasserpflanzen anzutreffen waren.

4.3.2 *Hydrocotyle ranunculoides*

An den beiden beprobten Stellen zeigten sich deutliche Unterschiede in den vorhandenen Nährstoffgehalten im Boden (Tab. 4.7), während andere wichtige Standortparameter, wie die Sonneneinstrahlung, Fließgeschwindigkeit und Wassertiefe keine nennenswerten Unterschiede offenbarten. An der Probestelle 2, an der Erft direkt flussabwärts der Autobahnbrücke, lagen so die Nährstoffgehalte im Boden deutlich über den Werten der Probestelle 1 im Erft-Nebenlauf nahe Gustorf. Die Nährstoffgehalte des Wassers differierten nicht zwischen den beiden nur wenige hundert Meter voneinander entfernten Stellen (Tab. 4.8).

Tab. 4.7.: Die Nährstoffgehalte des Bodens an den beiden Standorten (MW \pm SE, n=3)

	NH ₄ -N [mg/kg Boden]	NO ₃ -N [mg/kg Boden]	P ₂ O ₅ -P [mg/100g Boden]	P ₂ O ₅ -P _{tot} [mg/100g Boden]	Organischer Gehalt [%]
Stelle 1 (Erft-Nebenlauf nahe Gustorf, auf Höhe des Kartierabschnitts 22)	<0,1	6,2 \pm 1,4	2,9 \pm 3,9	80,3 \pm 3,0	16,6 \pm 0,1
Stelle 2 (flussabwärts der Autobahnbrücke, Kartierabschnitt 23)	<0,1	11,5 \pm 3,0	61,9 \pm 0,9	163,9 \pm 6,3	21,1 \pm 1,4

Tab. 4.8.: Die Nährstoffgehalte des Erftwassers (Daten vom Erftverband, Bergheim)

	pH	N _{tot} [mg/l]	NO ₃ -N [mg/l]	P _{tot} [mg/l]
Minimum	7,0	1,26	0,88	0,15
Mittelwert	7,1	2,45	1,59	0,29
Maximum	7,2	5,67	3,15	0,87

Die an diesen beiden Orten beprobten Populationen von *Hydrocotyle ranunculoides* zeigten signifikante Unterschiede in ihren Bestandsdichten (Tab. 4.9, Abb. 4.11). Neben signifikanten Unterschieden in den geernteten Biomassen der einzelnen Pflanzenorgane ($p < 0,01$) und den Gesamtbiomassen ($p < 0,001$) konnten auch signifikante Unterschiede in der Dichte des Sprossgeflechtes (absolute Länge des Sprosses pro m², $p < 0,01$) und der Zahl ($p < 0,001$) und Größe ($p < 0,05$) der Blätter gefunden werden. Der Bestand unterhalb der Autobahnbrücke (Population 2) kompensierte die um rund 20% kleineren Blätter im Vergleich zur Population 1 mit einer 1,6 mal so hohen Blattzahl und erreichte so einen signifikant höheren Blattflächenindex (LAI) ($p < 0,05$) mit Werten von rund $5,47 \pm 0,16$. Zudem bildete dieser Bestand rund 1,5 mal mehr Sprossmasse und Sprosslänge aus. Insgesamt erreichte der

Bestand unterhalb der Autobahnbrücke eine rund 1,7 mal so große Gesamtbiomasse als der Bestand im Erft-Nebenlauf (Tab. 4.9, Abb. 4.11).

Tab. 4.9: Kenngrößen der Bestandsdichten der beiden beprobten *Hydrocotyle ranunculoides*-Bestände (MW \pm SE, n=3) (*: p<0,05; **: p<0,01; ***: p<0,001)

	TG gesamt [g/m ²] ^{***}	TG Blätter [g/m ²] ^{**}	TG Blattstängel [g/m ²] ^{**}	TG Sprosse [g/m ²] ^{**}	TG Wurzeln [g/m ²] ^{**}	root:shoot ratio
Population 1	312,2 \pm 31,5	71,06 \pm 5,80	124,2 \pm 23,4	78,92 \pm 10,26	38,04 \pm 5,45	0,15 \pm 0,03
Population 2	532,4 \pm 14,2	104,1 \pm 9,1	225,7 \pm 9,5	129,9 \pm 4,3	72,6 \pm 5,4	0,16 \pm 0,02

	absolute Sprosslänge [m/m ²] ^{**}	Zahl der Nodien ^{**}	Interno- dienlänge [cm]	Zahl der Blätter [pro m ²] ^{***}	Größe der Blätter [cm ²] [*]	LAI [*]
Population 1	141,0 \pm 13,5	1924 \pm 203	7,33 \pm 0,69	1549 \pm 70	28,12 \pm 3,50	4,36 \pm 0,65
Population 2	207,0 \pm 17,3	2664 \pm 203	7,77 \pm 0,70	2488 \pm 36	21,99 \pm 0,47	5,47 \pm 0,16

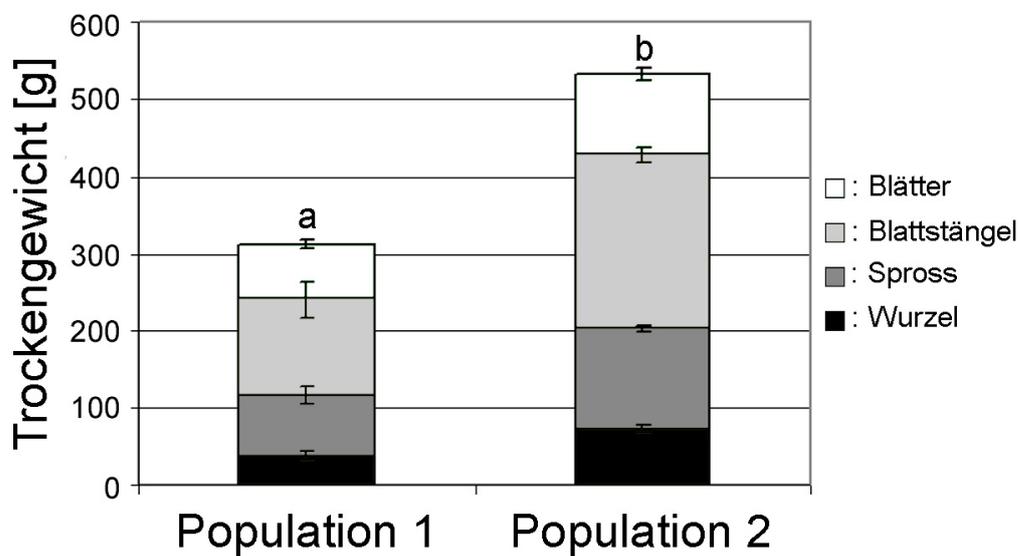


Abb. 4.11: Die an den beiden Standorten geernteten Biomassen im Vergleich (MW \pm SE, n=3)

Insgesamt zeigten beide Bestände große Bestandsdichten, und insbesondere die hohe Dichte des Sprossgeflechtes und der hohe Blattflächenindex sorgten für eine enorme Konkurrenzkraft der Art an den beiden Standorten.

4.3.3 *Myriophyllum aquaticum*

Das Untersuchungsgewässer in Heiligenhaus (Kreis Mettmann) war fast vollständig mit Einartbeständen von *Myriophyllum aquaticum* bewachsen. Lediglich eine ca. 2 m² große, vegetationsfreie Fläche in der Gewässermitte und ein wenige m² großer *Nymphaea spec.*-Bestand am Gewässerrand waren nicht vom Brasilianischen Tausendblatt bestanden. In dem leicht verschlammten, bis zu 1,5 m tiefen Gewässer, welches zur Erntezeit im Spätsommer nur relativ geringe Gehalte an pflanzenverfügbaren Nährstoffen im Sediment aufwies, erreichte der Bestand des Brasilianischen Tausendblatts Gesamtbiomassetrockengewichte von $2061,7 \pm 129,4$ g TG m⁻² (Tab. 4.11).



Abb. 4.12: Der *Myriophyllum aquaticum*-Dominanzbestand im Untersuchungsgewässer in Heiligenhaus (Foto: Fritschler, 2007)

Die Wurzelbiomasse hatte dabei einen Anteil von rund 20 % an der Gesamtbiomasse. Der überwiegende Teil der geernteten Biomasse (ca. 75 %) bestand aus den an der Wasseroberfläche treibenden und über diese hinaus ragenden emersen Sprosse und den emersen Blättern. Die emersen Sprosse reichten dabei bis zu 50 cm über die Wasseroberfläche hinaus. Die submersen Sprosse waren gänzlich unbeblättert. Am Ufer ragten an einige Stellen bereits emerse Sprosse in die Ufervegetation hinein.

Tab. 4.10.: Die Nährstoffgehalte des Sediments an den beprobten Stellen im Gewässer

(MW \pm SE, n=4)

NH ₄ -N [mg/kg Boden]	NO ₃ -N [mg/kg Boden]	P ₂ O ₅ -P [mg/100g Boden]	P ₂ O ₅ -P _{tot} [mg/100g Boden]	Organischer Gehalt [%]
0,2 \pm 0,2	6,3 \pm 1,8	2,9 \pm 1,0	35,3 \pm 4,1	8,1 \pm 0,7

Tab. 4.11.: Die Wurzel-, Spross und Gesamtbiomasse pro m² des *Myriophyllum aquaticum*-Bestandes in dem Gewässer in Heiligenhaus (MW \pm SE, n=4)

TG Wurzeln [g]	TG Sprosse [g]	TG Gesamt [g]
429,1 \pm 38,7	1632,6 \pm 92,7	2061,7 \pm 129,4

4.3.4 *Myriophyllum heterophyllum*

Die Probenahme von *Myriophyllum heterophyllum* erfolgte im Spätsommer unmittelbar nach der von der im Auftrag der Stadt Düsseldorf als Managementmaßnahme durchgeführten

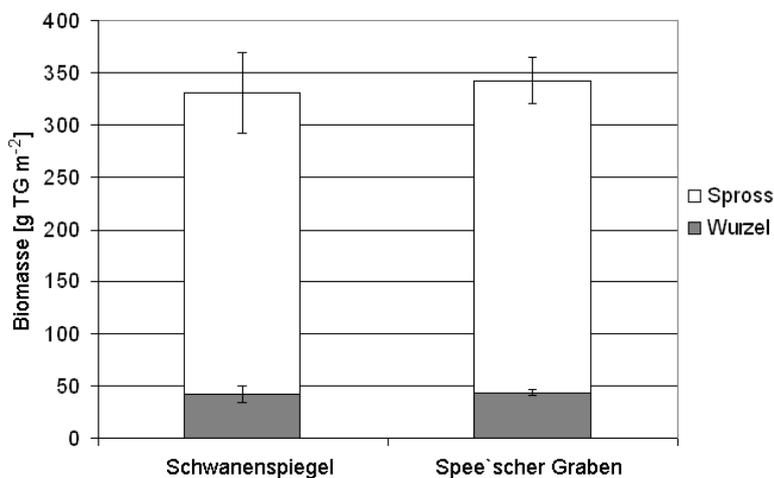


Abb. 4.13: Die in den beiden Düsseldorfer Stadtgewässer geernteten Biomassen im Vergleich (MW ± SE, n=4)

Mahd der Pflanzen. Die Proben, die in nicht gemähten Bereichen des Schwanenspiegels und Spee'schen Grabens genommen wurden, zeigten sowohl innerhalb eines Gewässers als auch im Gewässervergleich keine großen Unterschiede in ihren Bestandsdichten. In dem relativ nährstoffarmen Wasser (Tab. 4.12) wurden auf dem mäßig nährstoffreichen Substrat (Tab. 4.13) Gesamtbiossamen von $330,8 \pm 45,6$ (Schwanenspiegel) bzw. $342,1 \pm 23,5$ g TG m⁻² (Spee'scher Graben) ermittelt (Abb. 4.13). Die Wurzeln hatten in beiden Fällen einen Anteil von fast 13 % an der Gesamtbiossamen. Emerse Triebe, wie sie von der Art im Sommer auch ausgebildet werden, befanden sich nicht unter den geernteten Pflanzen, so dass die submersen Sprosse mit ihren Blättern einen Anteil von rund 87 % an der Gesamtbiossamen hatten.

Tab. 4.12: Die Nährstoffgehalte des Wassers in den Düsseldorfer Stadtgewässern

(Daten vom Umweltamt der Stadt Düsseldorf)

a) Schwanenspiegel

	NH ₄ -N [mg/l]	NO ₂ -N [mg/l]	NO ₃ -N [mg/l]	P _{tot} [mg/l]
Minimum	0,05	0,01	<0,1	<0,01
Mittelwert	0,09	0,02	1,19	0,03
Maximum	0,11	0,03	2,7	0,05

b) Spee'scher Graben

	NH ₄ -N [mg/l]	NO ₂ -N [mg/l]	NO ₃ -N [mg/l]	P _{tot} [mg/l]
	<0,01	0,01	<0,1	<0,01
	0,07	0,03	1,66	0,04
	0,1	0,04	3,2	0,07

Tab. 4.13: Die Nährstoffgehalte des Sediments in den beiden beprobten Gewässern (MW ± SE, n=4)

	NH ₄ -N [mg/kg Boden]	NO ₃ -N [mg/kg Boden]	P ₂ O ₅ -P [mg/100g Boden]	P ₂ O ₅ -P _{tot} [mg/100g Boden]	Organischer Gehalt [%]
Schwanenspiegel	15,7 ± 6,0	1,5 ± 0,9	9,5 ± 2,4	37,4 ± 6,1	7,2 ± 2,8
Spee'scher Graben	22,3 ± 8,3	3,2 ± 1,2	14,43 ± 3,1	49,1 ± 5,9	11,5 ± 2,9

4.4 Die Regenerationsfähigkeit der untersuchten Arten

Die untersuchten Sippen zeigten zum Teil deutliche Unterschiede in ihrer Regenerationsfähigkeit (Abb. 4.15). Alle Arten zeigten die höchsten Regenerationsraten aus Sprossbruchstücken mit Nodien und Blättern, wobei die Dauer der Bildung neuer Sprosse im Artvergleich deutlich variierte. Insbesondere *Hydrocotyle ranunculoides* (nach einer Woche hatten bereits alle Sprossbruchstücke mit Nodien und Blättern neue Triebe gebildet), *Myriophyllum aquaticum* und *Crassula helmsii* (2 Wochen) sowie *Ludwigia grandiflora* (3 Wochen) bewiesen eine sehr schnelle Regenerationsfähigkeit. Lediglich *Myriophyllum heterophyllum* zeigte eine im Vergleich zu den bereits genannten anderen Arten deutlich verlängerte Regenerationsdauer. Die Regeneration aus Sprossbruchstücken mit unbeblätterten

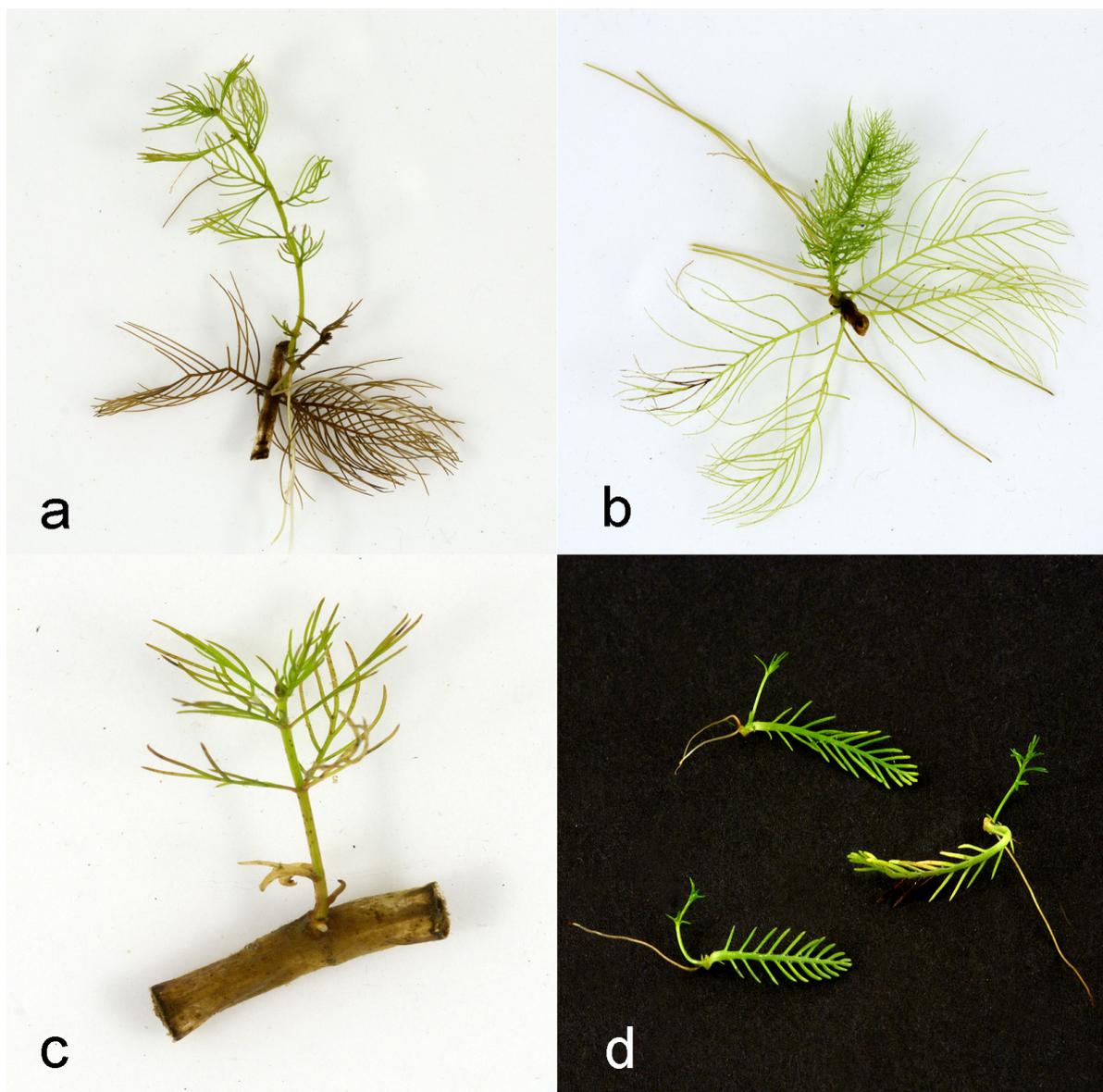


Abb. 4.14: Beispiele gebildeter neuer Sprosse; a) *Myriophyllum spicatum*; b) *Myriophyllum heterophyllum*; c) *Myriophyllum heterophyllum*; d) *Myriophyllum aquaticum*

Nodien gelang *Hydrocotyle ranunculoides* und *Ludwigia grandiflora* signifikant ($p < 0,0001$) besser als den anderen Taxa. Während auch *Crassula helmsii* wenigstens noch zu 60 % aus solchen Abschnitten neu austrieb, zeigten die *Myriophyllum*-Arten eine nur mäßige bis gar keine Bildung neuer Sprosse aus unbeblätterten Sprossabschnitten mit Nodien (Abb. 4.14 c). Im Gegensatz dazu bewies jedoch *Myriophyllum aquaticum* eine signifikant ($p < 0,0001$) höhere Regenerationsfähigkeit aus einzelnen, allerdings emersen, Blättern im Vergleich mit allen anderen Arten (Abb. 4.14 d, 4.15). *Ludwigia grandiflora* und *Myriophyllum heterophyllum* regenerierten sich zu ca. 10-15 % und *Myriophyllum spicatum* zu 1 % aus einzelnen Blättern, während *Hydrocotyle ranunculoides* und *Crassula helmsii* keine neuen Sprosse aus einzelnen Blättern bildeten (Abb. 4.15).

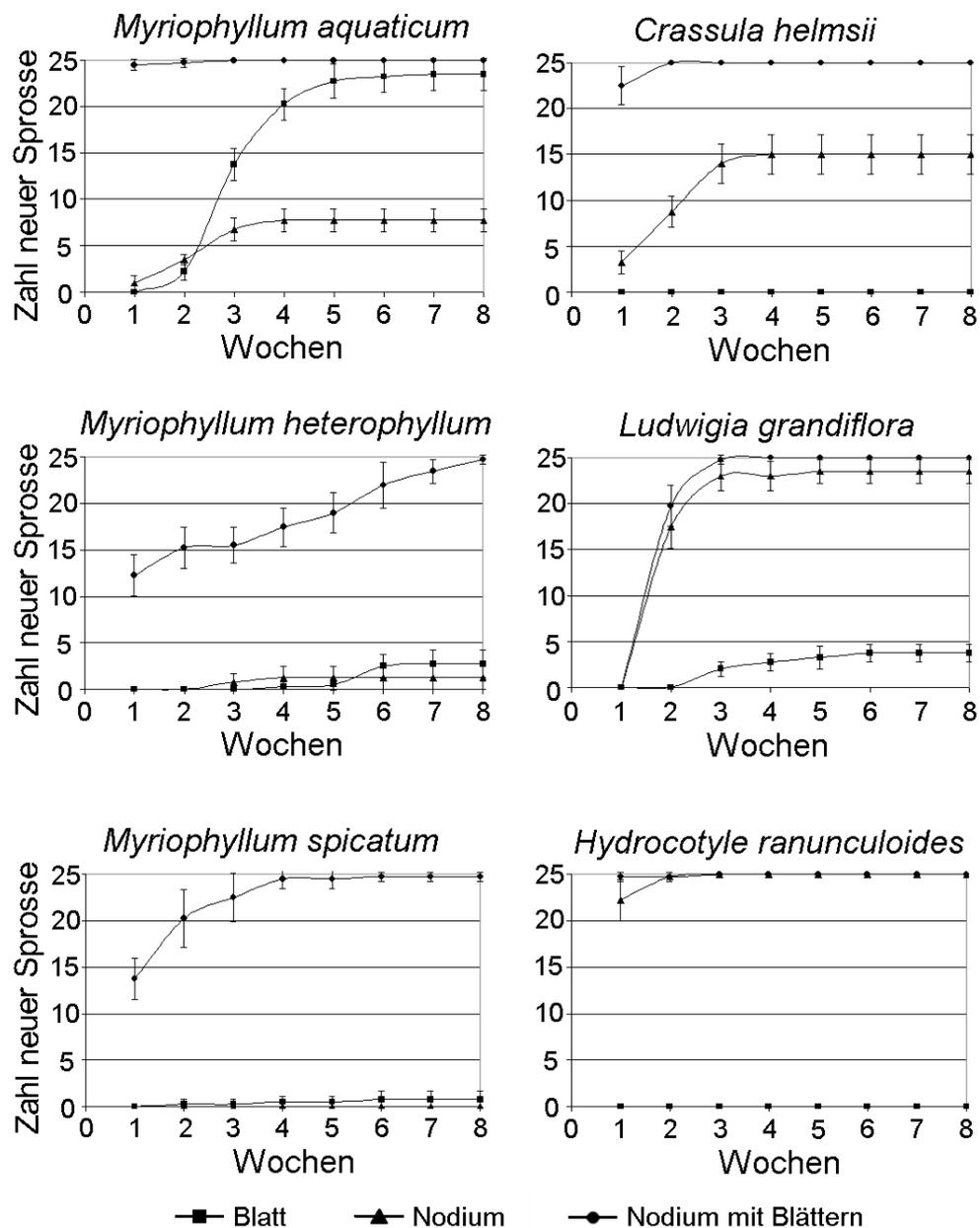


Abb. 4.15: Die Regenerationsfähigkeit der untersuchten Arten (MW \pm SE, n=4)

4.5 Das Wachstum der Arten bei unterschiedlichen Nährstoffverfügbarkeiten im Boden

Die Wachstumsversuche mit den einzelnen Arten sowie die vergleichende Untersuchung auf den verschiedenen Bodenmischungen wurden unabhängig voneinander im Zeitraum Juni bis August in den Jahren 2005 und 2006 durchgeführt, so dass bei den Versuchen keine einheitlichen klimatischen Bedingungen vorlagen (Tab. 4.14).

Tab. 4.14: Die klimatischen Bedingungen während der Wachstumsversuche (MW \pm SE)

Lufttemperatur bzw. Einstrahlung	<i>C. helmsii</i>	<i>M. aquaticum</i>	<i>H. ranunculoides</i>	<i>L. grandiflora</i>	vergleichender Versuch
Mittlere Tageshöchst-Temperatur [°C]	31,7 \pm 6,3	34,0 \pm 7,0	31,7 \pm 5,4	27,4 \pm 5,0	27,2 \pm 5,9
Tagesmitteltemperatur [°C]	21,8 \pm 1,0	28,7 \pm 3,0	22,0 \pm 6,6	18,6 \pm 3,0	18,9 \pm 6,6
Mittlere Tagestiefsttemperatur [°C]	18,3 \pm 1,1	18,8 \pm 1,5	15,1 \pm 2,4	13,0 \pm 3,1	13,3 \pm 5,0
Mittlere Tagessummen PAR [mol/m ²]	22,3 \pm 10,0	25,6 \pm 11,4	29,5 \pm 10,6	16,1 \pm 5,2	21,6 \pm 8,9

Die durchschnittlich höchsten Tagesmittelwerte herrschten mit fast 29 °C beim Wachstumsversuch mit *Myriophyllum aquaticum*, die größten Tagessummen der photosynthetisch aktiven Strahlung (PAR) konnte beim Wachstumsversuch mit *Hydrocotyle ranunculoides* gemessen werden. Beim Wachstumsversuch mit *Ludwigia grandiflora* herrschten die insgesamt niedrigsten Temperaturen und die geringste Einstrahlung. Beim vergleichenden Wachstumsversuch herrschten klimatische Bedingungen, die sich von den Bedingungen bei allen anderen Versuchen an den einzelnen Arten unterschieden. Die Temperaturen waren hierbei insgesamt etwas niedriger, doch lag die Tagessumme der photosynthetisch aktiven Strahlung mit rund 21,6 \pm 8,9 mol/m² etwas höher als beim Wachstumsversuch mit *Ludwigia grandiflora*, erreichte jedoch nicht die Werte, die bei den Wachstumsversuchen mit den drei anderen Sippen erreicht wurden (Tab. 4.14).

Die bei diesen Wachstumsversuchen genutzten Substratmischungen (Substrat 1 bis 5) wiesen stark unterschiedliche Nährstoffgehalte auf. Ausgehend vom Substrat 1 stiegen die Nährstoffkonzentrationen von Substrat zu Substrat an, und die Gehalte an pflanzenverfügbarem Stickstoff und Phosphor erreichten in der nährstoffreichen

Bodenmischung Werte, die um ein Vielfaches höher lagen als die Gehalte in der nährstoffarmen Bodenmischung 1 (Tab. 4.15).

Tab. 4.15: Die Nährstoffgehalte der fünf Bodenmischungen

Substrat	NH ₄ -N [mg/kg Boden]	NO ₃ -N [mg /kg Boden]	P ₂ O ₅ -P [mg/100g Boden]	P ₂ O ₅ -P _{tot} [mg/100g Boden]
1	0 - 2	4 - 6	0,2 – 0,5	1,5 –2,0
2	2,5 - 3,5	15 - 25	2 - 5	8 – 10
3	3,5 - 4,0	30 - 40	10 - 15	18 - 20
4	3,5 - 4,5	65 - 75	18 - 20	30 - 35
5	3,5 - 4,5	85 - 105	30 - 35	60 - 70

Im Rahmen der Versuche reagierten alle untersuchten Taxa auf eine Zunahme des Nährstoffgehaltes im Boden mit einer signifikante Zunahme der relativen Wachstumsraten und erreichten somit die höchsten Gesamtbiomassen bei einem Wachstum auf dem Substrat 5 (Abb. 4.16). Die größten Unterschiede ($p < 0,0001$) in den relativen Wachstumsraten bei den untersuchten Nährstoffverfügbarkeiten offenbarte dabei *Hydrocotyle ranunculoides*. Während der Große Wassernabel auf dem Substrat 1 mit $0,005 \pm 0,021 \text{ g g}^{-1} \text{ TG d}^{-1}$ die mit Abstand geringsten relativen Wachstumsraten der untersuchten Arten zeigte, lagen die Werte bei Substrat 5 mit rund $0,132 \pm 0,008 \text{ g g}^{-1} \text{ TG d}^{-1}$ am höchsten. Die anderen untersuchten Arten zeigten zwar ebenfalls signifikante Zunahmen der relativen Wachstumsraten bei zunehmenden Nährstoffgehalten im Boden (*L. grandiflora* $p < 0,001$, *M. aquaticum* $p < 0,001$, *C. helmsii* $p < 0,001$), doch war der Unterschied in den relativen Wachstumsraten bei *Hydrocotyle ranunculoides* ungleich höher als bei diesen Sippen (Abb. 4.18).

Fast alle untersuchten Arten reagierten zudem artspezifisch mit Veränderungen im Wurzel : Spross-Verhältnis auf unterschiedliche Nährstoffgehalte im Boden (Abb. 4.17). Während *Crassula helmsii* keine signifikanten Unterschiede im Wurzel : Spross-Verhältnis auf den unterschiedlichen Bodenmischungen zeigte, reagierten alle anderen Sippen mit einer signifikanten Abnahme (*L. grandiflora*: $p < 0,001$, *M. aquaticum*: $p < 0,001$, *H. ranunculoides* $p < 0,05$) des Wurzel : Spross Verhältnisses auf eine Zunahme der Nährstoffverfügbarkeit. Bei *Hydrocotyle ranunculoides* zeigte sich zudem, dass die Art auf dem Substrat 1 bei äußerst geringen Wachstumsraten nicht mit einer Veränderung im Wurzel : Spross-Verhältnisses den Nährstoffmangel im Boden zu kompensieren oder abzuschwächen vermochte. Lediglich bei den schon vergleichbar hohen relativen Wachstumsraten von $0,102 \pm 0,008 \text{ g g}^{-1} \text{ TG d}^{-1}$ auf dem Substrat 2 zeigte sich ein signifikant ($p < 0,05$) höherer Anteil der gebildeten Wurzel-

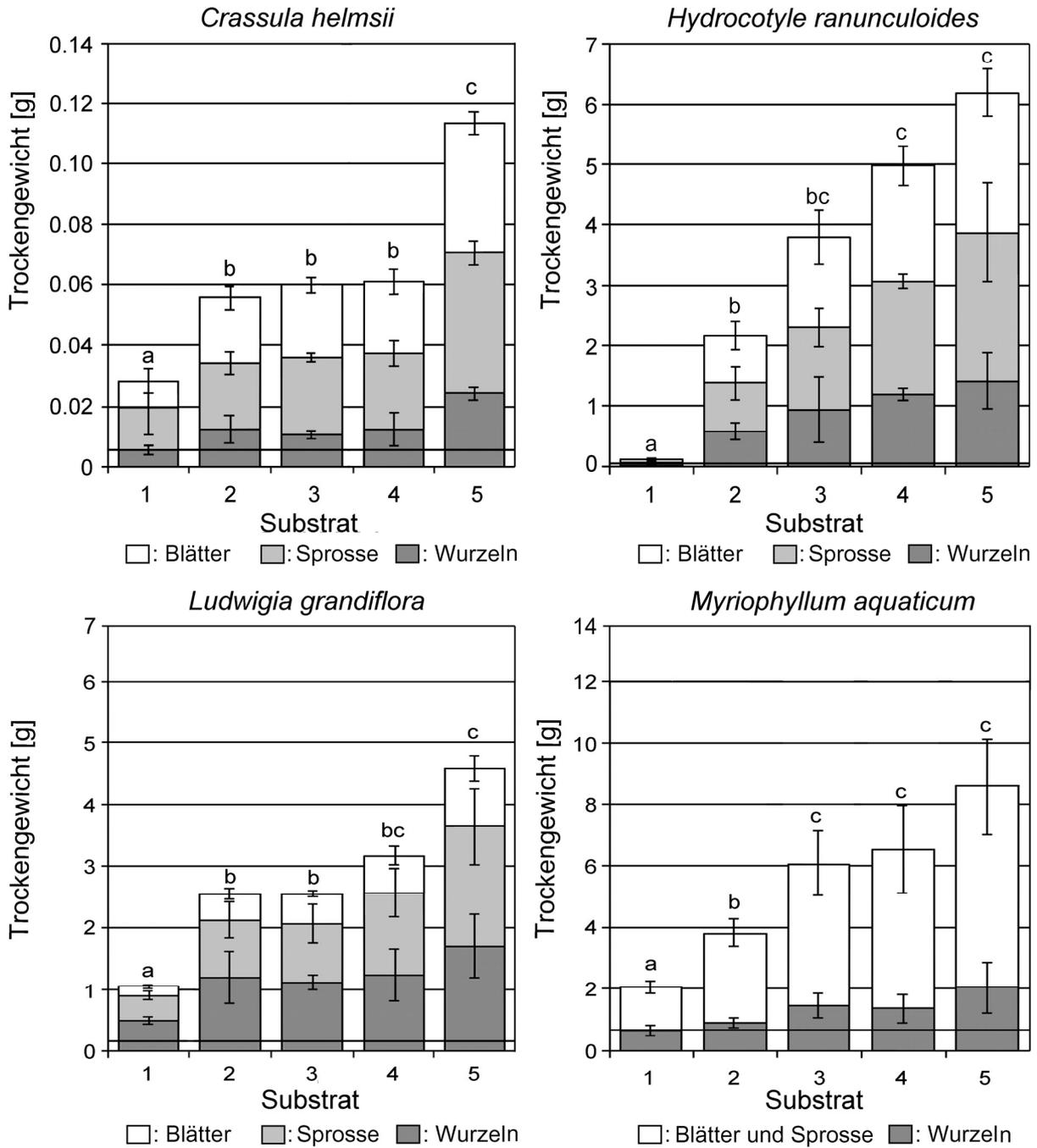


Abb. 4.16: Die gebildeten Gesamtbiomassen der einzelnen Arten bei unterschiedlichen Nährstoffverfügbarkeiten im Boden (MW ± SE, n=5; *H. ranunculoides* n=3, die schwarzen Linien kennzeichnen die Ausgangsgewichte; verschiedene Buchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede)

masse an der Gesamtbiomasse im Vergleich zum Wuchs unter den nährstoffreichen Bedingungen des Substrates 5 (Abb. 4.17). Dabei waren die Werte des Wurzel : Spross Verhältnisses für *Hydrocotyle ranunculoides* mit $0,36 \pm 0,02$ (auf dem Substrat 2) etwas höher als das Wurzel : Spross Verhältnis von *Myriophyllum aquaticum* ($0,30 \pm 0,06$) bei gleichen Nährstoffverfügbarkeiten. Insgesamt waren die Werte des Wurzel : Spross Verhältnisses dieser beiden Arten jedoch deutlich geringer als die Wurzel : Spross Verhältnisse von *Ludwigia grandiflora*, die auf nährstoffarmen Substrat ein Wurzel : Spross Verhältnis von $0,88 \pm 0,07$ erreichte. *Crassula helmsii* zeigte mit einem Wurzel : Spross Verhältnis von durchschnittlich rund 0,25 bei allen Substraten gleichbleibend niedrige Werte und reagierte somit nicht mit einer verstärkten Wurzelbildung auf die geringere Nährstoffverfügbarkeit im Boden.

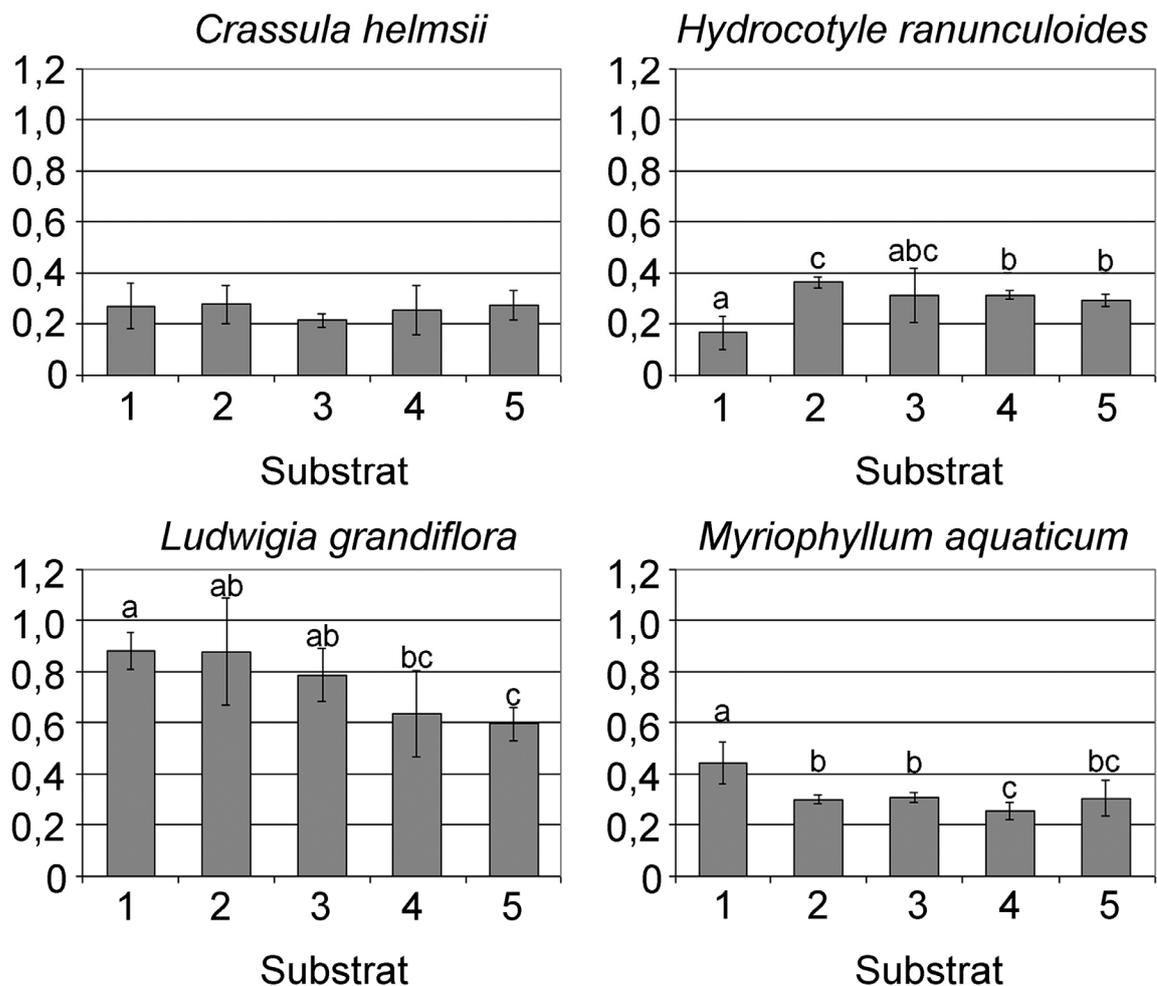


Abb. 4.17: Die Wurzel : Spross Verhältnisse der Arten unter dem Einfluss verschiedener Nährstoffgehalte im Boden (MW \pm SE, n=5; *H. ranunculoides* n=3, verschiedene Buchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede)

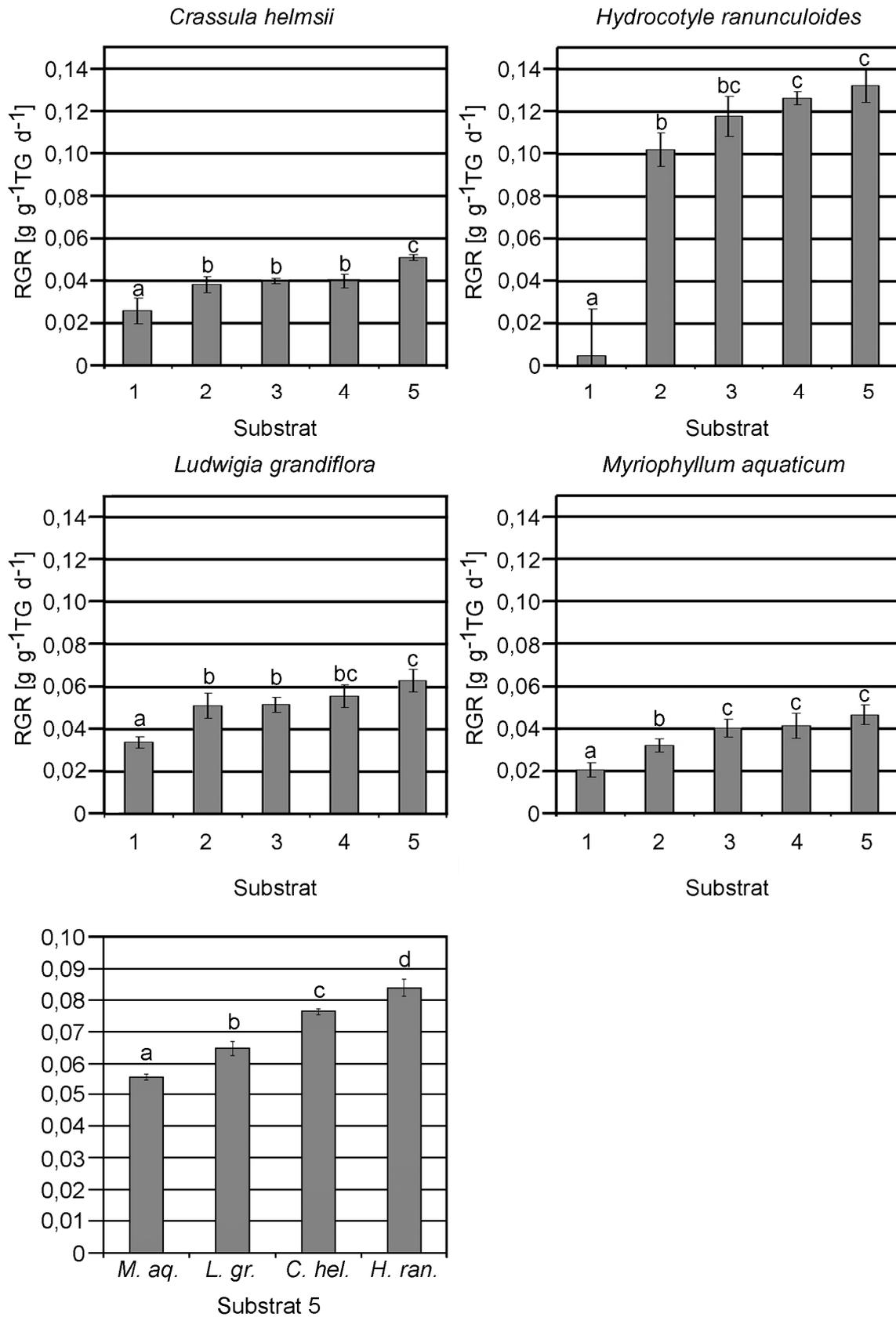


Abb. 4.18: Die relativen Wachstumsraten (RGR) der untersuchten Arten unter dem Einfluss unterschiedlicher Nährstoffverfügbarkeiten (MW ± SE, n=5; *H. ranunculoides* n=3, unterschiedliche Buchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede)

Im direkten Vergleich des Wachstums der untersuchten Arten bei gleichen klimatischen Bedingungen und hoher Nährstoffverfügbarkeit im Boden (Substrat 5, Tab. 4.16) wurden bei *Myriophyllum aquaticum* und *Ludwigia grandiflora* vergleichbar hohe relative Wachstumsraten erreicht wie in den Versuchen, in denen die Sippen auf unterschiedlichen Substraten kultiviert wurden, bei *Hydrocotyle ranunculoides* waren die erreichten Werte jedoch etwas geringer und bei *Crassula helmsii* höher (Abb. 4.18). Dennoch zeigte auch in diesem Versuch der Große Wassernabel signifikant ($p < 0,0001$) höhere relative Wachstumsraten als die anderen Taxa (Abb. 4.18), und auch die relativen Wachstumsraten von *Crassula helmsii*, *Ludwigia grandiflora* und *Myriophyllum aquaticum* unterschieden sich signifikant ($p < 0,0001$) voneinander. *Myriophyllum aquaticum* zeigte insgesamt die geringsten relativen Wachstumsraten unter den gegebenen klimatischen Bedingungen. Bei *Crassula helmsii* und *Hydrocotyle ranunculoides*, bei denen sich die klimatischen Bedingungen während der Wachstumsversuche mit der einzelnen Art deutlich von den Bedingungen während des vergleichenden Wachstumsversuches unterscheiden, zeigen die signifikanten Unterschiede in den relativen Wachstumsraten zwischen den beiden Versuchen, dass diese beiden Sippen in ihrem Wachstum stark durch die klimatischen Bedingungen beeinflusst werden. Bei *Ludwigia grandiflora* und *Myriophyllum aquaticum* manifestieren sich die, im Vergleich zum vorhergehenden Wachstumsversuch mit der einzelnen Art, leicht erhöhten bzw. verringerten Tagessummen der Einstrahlung bei vergleichbaren Temperaturbedingungen nicht in signifikant erhöhten bzw. verringerten relativen Wachstumsraten.

4.6 Das Wachstum von *Myriophyllum aquaticum*, *Ludwigia grandiflora* und *Hydrocotyle ranunculoides* unter dem Einfluss unterschiedlicher Hydroregime

4.6.1 Die Wurzel- und Sprossentwicklung von *Myriophyllum aquaticum* unter dem Einfluss unterschiedlicher Nährstoffverfügbarkeiten und Hydroregime (die Untersuchungen wurden in Zusammenarbeit mit Dr. Joachim Busch, Abt. Geobotanik durchgeführt)

Das Brasilianische Tausendblatt, *Myriophyllum aquaticum*, zeigte im Rahmen dieses Versuches, dass die Art auch unter trockenen Bodenbedingungen mehr als einfach nur überdauern kann. Obwohl die Art signifikant ($p < 0,0001$) niedrigere relative Wachstumsraten

Tab. 4.16: Die Nährstoffgehalte der beiden im Versuch mit *Myriophyllum aquaticum* eingesetzten Substrate (MW \pm SE)

	NH ₄ -N [mg/kg Boden]	NO ₃ -N [mg/kg Boden]	P ₂ O ₅ -P [mg/100g Boden]	P ₂ O ₅ -P _{tot} [mg/100g Boden]
Substrat 1	2,79 \pm 1,37	50,29 \pm 3,12	20,09 \pm 2,59	212,99 \pm 4,13
Substrat 2	2,45 \pm 0,17	6,41 \pm 2,96	4,54 \pm 0,07	111,10 \pm 3,15

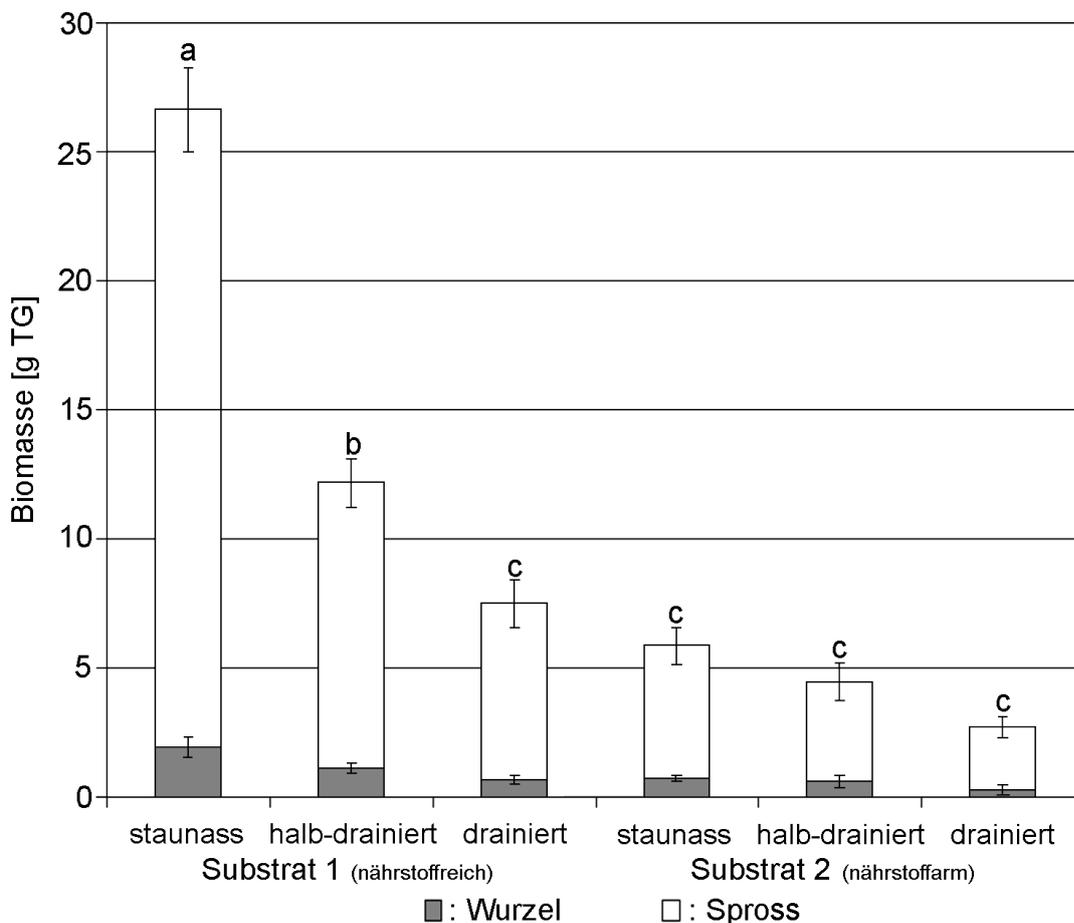


Abb. 4.19: Die unter verschiedenen Nährstoff- und Hydroregimebedingungen erreichten Gesamtbiomassentrockengewichte von *Myriophyllum aquaticum* (MW \pm SE, n=5; unterschiedliche Buchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede)

unter drainierten Bedingungen als unter staunassen Bedingungen erreichte (Abb. 4.20), lagen die relativen Wachstumsraten auf drainiertem Boden noch bei rund $28 \text{ mg g}^{-1} \text{ TG d}^{-1}$. Aber auch die unterschiedlichen Nährstoffgehalte in den genutzten Substraten (Tab. 4.16) hatten einen signifikanten ($p < 0,0001$) Einfluss auf die relativen Wachstumsraten der Pflanzen (Abb. 4.21). Insgesamt erreichten die Pflanzen die höchsten Gesamtbiomasse-Trockengewichte von $26,62 \pm 4,38 \text{ g}$ unter staunassen und nährstoffreichen Bedingungen (Abb. 4.19). Diese

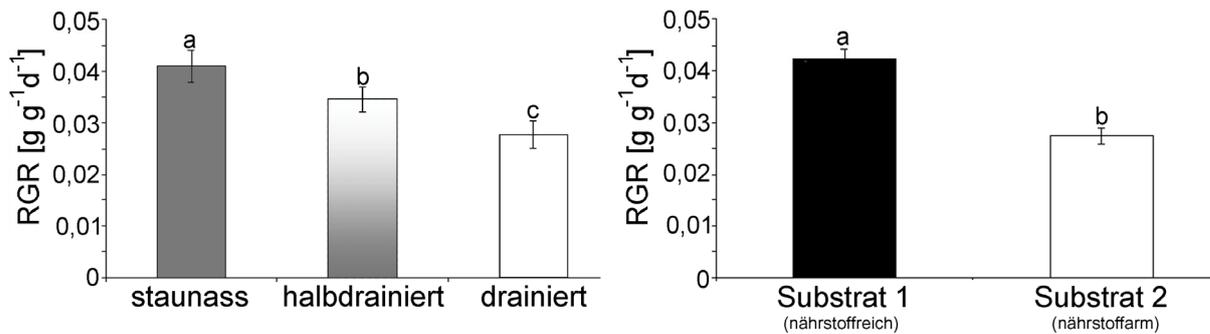


Abb. 4.20 (links) u. 4.21 (rechts): Der Einfluss vom Hydroregime (links) und Nährstoffverfügbarkeit (rechts) auf die relativen Wachstumsraten von *Myriophyllum aquaticum* (MW \pm SE, n=5, unterschiedliche Buchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede)

Gesamtbiomasse-Trockengewichte waren ca. 10 mal so hoch wie die unter drainierten und nährstoffarmen Bedingungen erreichten Werte von $2,72 \pm 1,18 \text{ g}$ Gesamtbiomasse-Trockengewicht. Dabei nahmen sowohl die Sprossbiomasse ($p < 0,0001$) als auch die Wurzelbiomasse ($p < 0,001$) unter dem Einfluss zunehmender Trockenheit und geringeren Nährstoffgehalten im Boden signifikant ab. Während die unterschiedlichen Wasserstände keine signifikanten Auswirkungen auf das Verhältnis der Biomasseentwicklung von Wurzel zu Spross (root : shoot ratio) hatten, nahm das Verhältnis von Wurzel- zu Sprossbiomasse mit

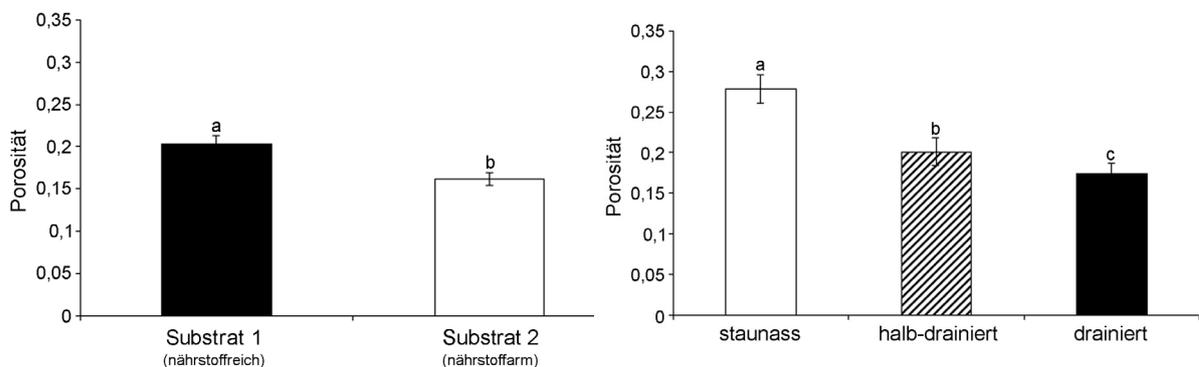


Abb. 4.22 (links) u. 4.23 (rechts): Die Aerenchymgehalte des Sprosses unter dem Einfluss verschiedener Nährstoffgehalte im Boden (links) und die Aerenchymgehalte der Wurzeln unter dem Einfluss unterschiedlicher Wasserstände (rechts) (MW \pm SE, n=5, unterschiedliche Buchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede)

abnehmender Nährstoffverfügbarkeit im Boden signifikant ($p=0,0011$) ab. Während die unterschiedlichen Nährstoffgehalte zudem einen signifikanten ($p=0,0016$) Einfluss auf den Aerenchymgehalt der Sprosse hatten (Abb. 4.22.), wurde der Aerenchymgehalt der Wurzeln vom Wasserstand signifikant beeinflusst ($p=0,0007$) (Abb. 4.23).

Des Weiteren konnten deutliche Unterschiede in der räumlichen Verteilung der Wurzeln sowie der Wurzelanzahl im Boden bei den verschiedenen Versuchsansätzen festgestellt werden (Abb. 4.24). So reichten unter nährstoffarmen Bedingungen die Wurzeln der Pflanzen bei allen drei untersuchten Wasserständen nur bis in ca. 30 cm Tiefe, während im nährstoffreicheren und feineren Substrat die Wurzeln unter drainierten Bedingungen bis zum Boden der Rhizotrone reichten. Des Weiteren zeigte sich bei beiden Substraten eine deutliche Abnahme der Zahl der Wurzeln bei abnehmender Wasserverfügbarkeit bzw. niedrigeren Wasserständen, die einherging mit einer signifikanten Abnahme der gebildeten Wurzelbiomasse ($p<0,0001$.) Die höchsten Wurzelichten wurden unter halbdrainierten, nährstoffreichen Bedingungen gemessen, doch reichten die Wurzeln in diesem Fall, ähnlich wie unter staunassen Bedingungen, in der Regel nicht tiefer als 30 cm in den Boden hinein.

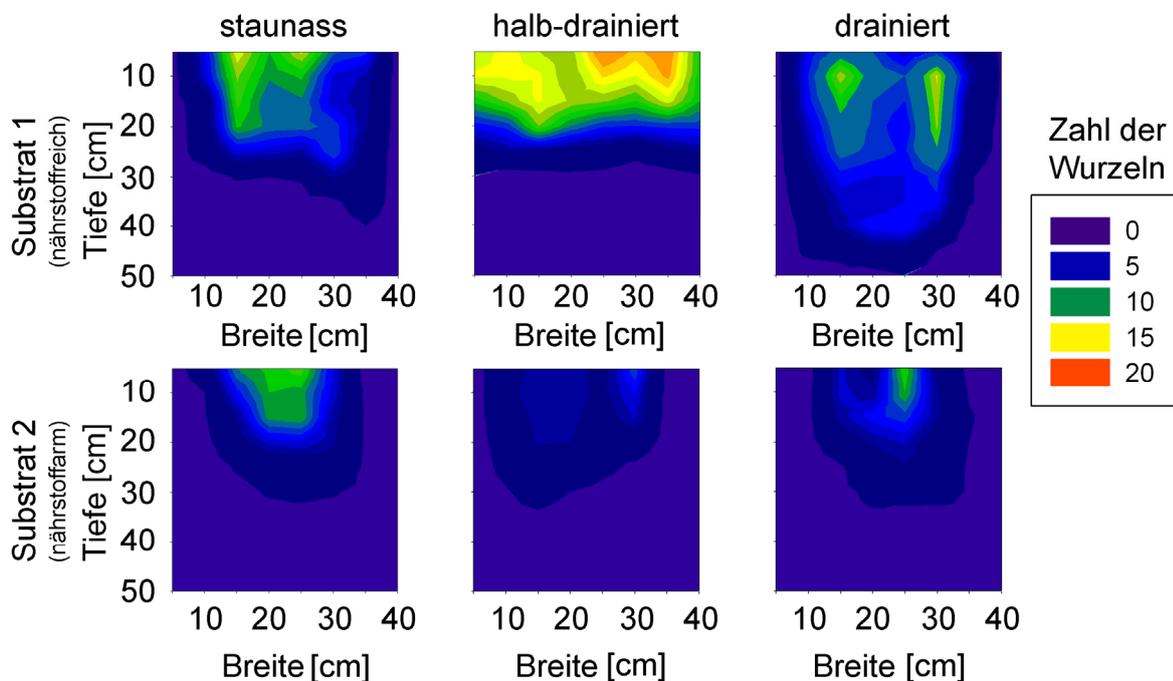


Abb. 4.24: Die Dichte und räumliche Verteilung der Wurzeln von *Myriophyllum aquaticum*-Pflanzen in Rhizotronkultur unter dem Einfluss hoher und niedriger Nährstoffverfügbarkeiten im Boden sowie staunassen, halb-drainierten und drainierten Bedingungen

Unter drainierten Bedingungen hingegen erreichten die Wurzeln nach wenigen Wochen den Boden der Rhizotrone, so dass nur eine Mindestangabe gemacht werden kann, wie tief die Wurzeln der Art unter solchen Bodenbedingungen in das Substrat reichen können.

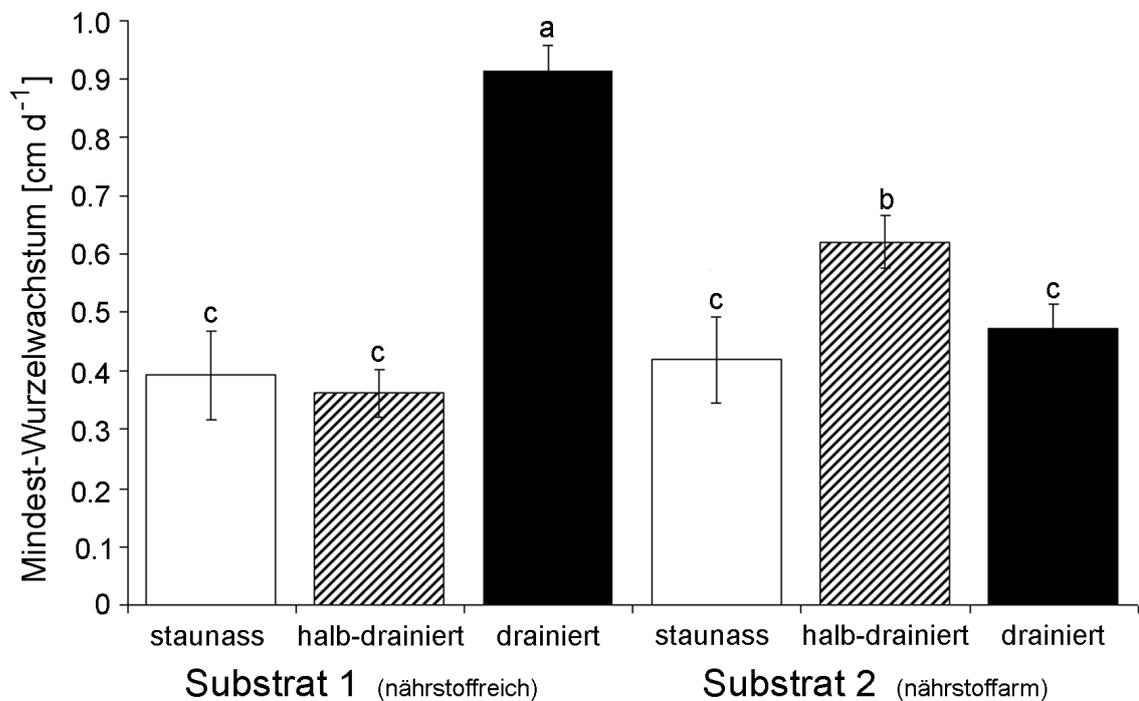


Abb. 4.25: Die Mindestwerte des Wurzelwachstums unter den verschiedenen Nährstoff- und Hydroregimebedingungen (MW ± SE, n=5, unterschiedliche Buchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede)

Bei der Bestimmung der Geschwindigkeit des Wurzelwachstums zeigten sich des weiteren signifikante ($p < 0,0001$) Unterschiede unter den verschiedenen Nährstoffbedingungen und Hydroregimen (Abb. 4.25), wobei die höchsten Geschwindigkeiten des Mindest-Wurzelwachstums mit rund $0,9 \text{ cm d}^{-1}$ unter drainierten Bedingungen auf nährstoffreichem Boden beobachtet werden konnten.

4.6.2 Das Wachstum und die Photosynthese von *Ludwigia grandiflora* unter dem Einfluss verschiedenen Wasserstände (die Untersuchungen wurden im Rahmen der Diplomarbeit von A.M. Jarosch 2007 in der Abteilung Geobotanik durchgeführt)

Das Großblütige Heusenkraut *Ludwigia grandiflora* zeigte im Rahmen dieses Versuches zwar eine gute Toleranz gegenüber trockenen Bodenbedingungen, doch offenbarten sich trotzdem signifikante Unterschiede der gebildeten Gesamtbiomasse der Pflanzen unter dem Einfluss unterschiedlicher Wasserstände sowie in der Verteilung der Biomasse auf die

Tab. 4.17: Der Gehalt an pflanzenverfügbaren Nährstoffen bei dem zur Kultur von *Ludwigia grandiflora* genutzten Substrat (MW \pm SE)

NH ₄ -N [mg/kg Boden]	NO ₃ -N [mg/kg Boden]	P ₂ O ₅ -P [mg/100g Boden]
4,26 \pm 1,08	35,99 \pm 10,05	44,56 \pm 7,35

unterschiedlichen Pflanzenorgane. Auf dem nährstoffreichen Substrat (Tab. 4.17) waren die geernteten Gesamtbiosmassen und die relativen Wachstumsraten auf drainiertem Boden mit 58,66 \pm 5,32 g Gesamtbiomasse bzw. 0,055 \pm 0,001 g g⁻¹ TG d⁻¹ RGR (Abb. 4.26 u. 4.27) zwar signifikant (TG: p<0,01 RGR: p<0,01) geringer als im halb-drainierten (TG: 79,42 \pm 11,7; RGR 0,060 \pm 0,001 g g⁻¹ TG d⁻¹) und staunassen Milieu (TG: 82,83 \pm 9,14 g, RGR: 0,061 \pm 0,002 g g⁻¹ TG d⁻¹), dennoch zeigte die Art auch unter diesen Bedingungen

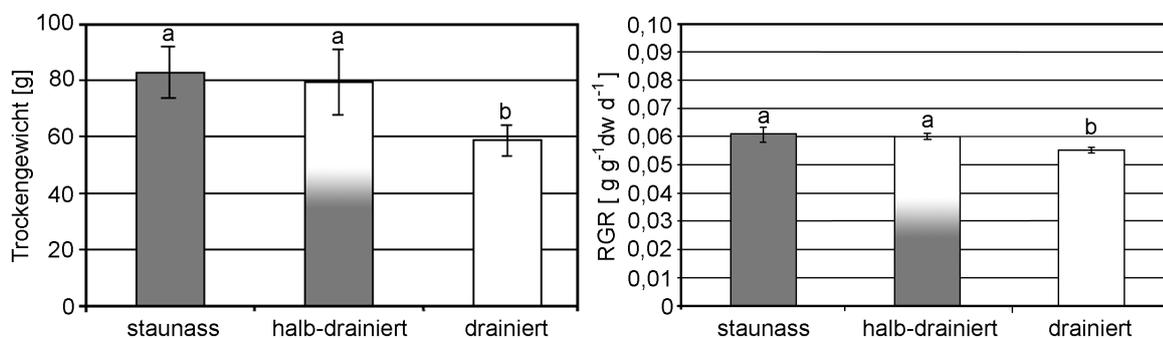


Abb. 4.26 (links) u. 4.27 (rechts): Die unter verschiedenen Hydroregimen gebildeten Biomassen von *Ludwigia grandiflora* (links) und die relativen Wachstumsraten im Vergleich (rechts) (MW \pm SE, n=4, unterschiedliche Buchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede)

einen relativ guten Wuchs. Die Pflanzen reagierten jedoch auf die zunehmende Trockenheit mit einer signifikanten Zunahme des Anteils der Wurzeln (p<0,0001) und der Blätter (p<0,05) an der Gesamtbiomasse. Im Gegenzug nahm der Anteil der Sprosse an der Gesamtbiomasse signifikant (p<0,0001) ab (Abb. 4.28 u. 4.29). Der stark erhöhte Anteil der Wurzeln an der Gesamtbiomasse in Verbindung mit leicht erhöhten Anteilen der Rhizome an der Gesamtbiomasse spiegeln sich dann auch in den signifikanten Veränderungen der Verhältnisse von unterirdischer zu oberirdischer Biomasse (belowground : aboveground ratio;

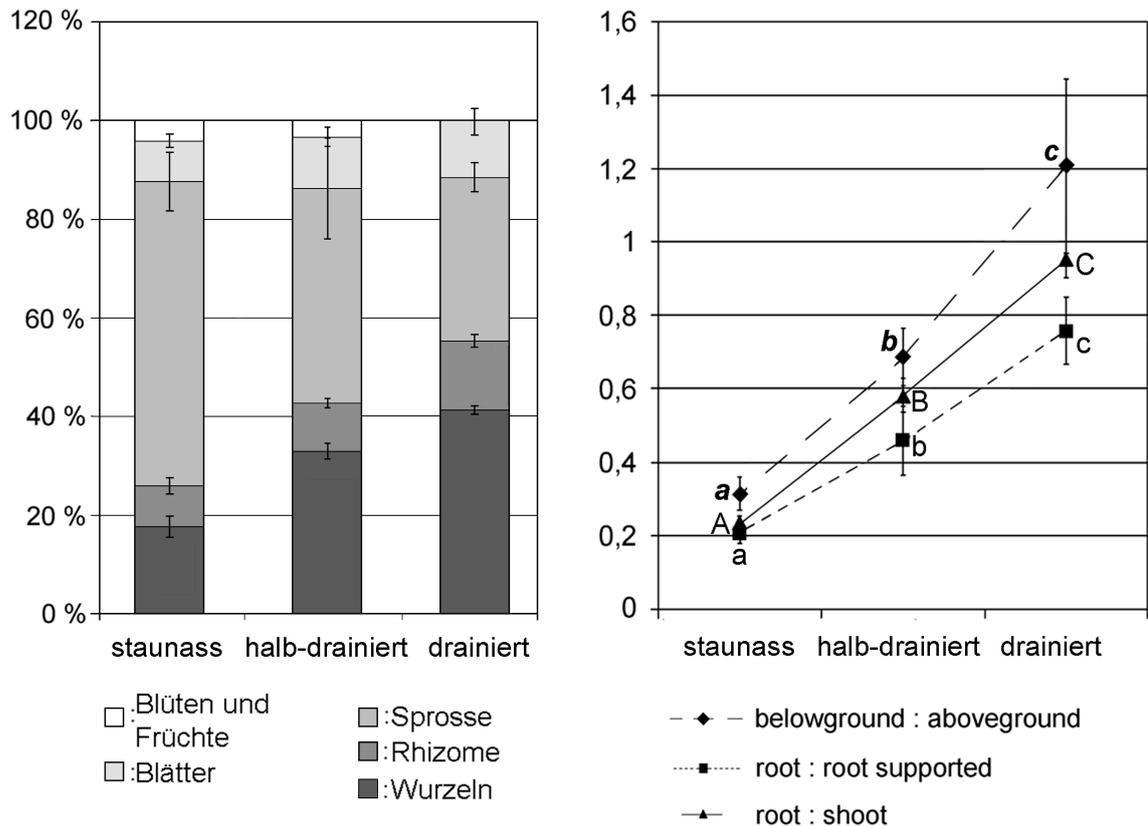


Abb. 4.28 (links) u. 4.29 (rechts): Die Anteile der verschiedenen Pflanzenorgane an der Gesamtbiomasse (links) und die Verhältnisse von unterirdischer zu oberirdischer Biomasse (belowground : aboveground), Wurzel zu Spross (root : shoot) und Wurzel zu wurzelunterstützter Biomasse (root : root-supported) (rechts) bei *Ludwigia grandiflora* unter verschiedenen Hydroregimen (MW ± SE, n=4, unterschiedliche Buchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede)

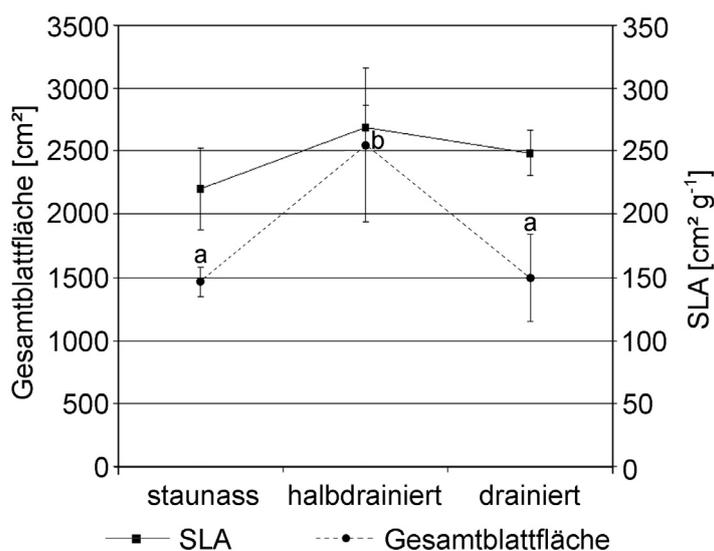


Abb. 4.30: Die gebildeten Gesamtblattflächen und die spezifischen Blattflächen (SLA) von *Ludwigia grandiflora* unter dem Einfluss verschiedener Wasserstände (MW ± SE, n=4)

p=0,0014), von Wurzel zu Spross (root : shoot ratio; p=0,0011) und Wurzel zu Wurzel-unterstützter Biomasse (root : root supported ratio; p<0,0001) wieder (Abb. 4.29). Die Art reagierte des Weiteren auf die unterschiedliche Wasserverfügbarkeit mit Veränderungen der gebildeten Gesamtblattfläche sowie der spezifischen Blattfläche (Abb. 4.30). Die größten Gesamtblattflächen (p=0,0012)

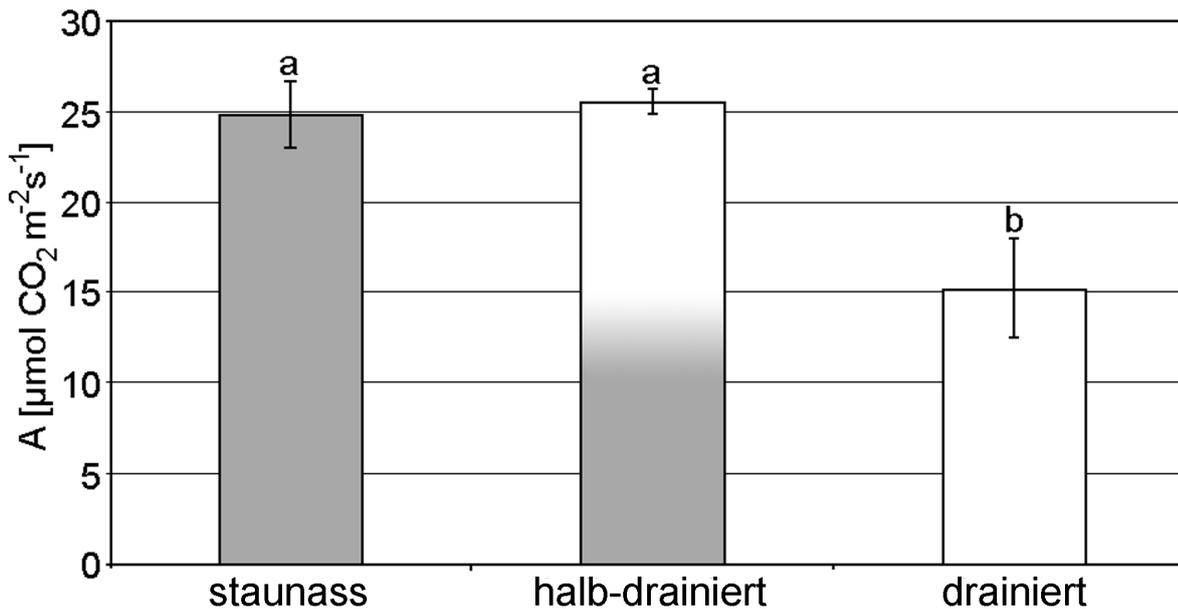


Abb. 4.31: Die maximalen Photosyntheseraten von *Ludwigia grandiflora* unter dem Einfluss verschiedener Wasserstände (MW \pm SE, n=4, unterschiedliche Buchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede)

wurden ebenso wie die größten spezifischen Blattflächen unter halbdrainierten Bedingungen erreicht. Bei den durchgeführten Gaswechselfmessungen zeigte *Ludwigia grandiflora* unter staunassen und halbdrainierten Bodenbedingungen mit rund $25 \mu\text{mol CO}_2 \text{m}^2 \text{s}^{-1}$ signifikant höhere, maximale Gaswechselraten als unter drainierten Bedingungen, wo die Art maximale Gaswechselraten von lediglich rund $15 \mu\text{mol CO}_2 \text{m}^2 \text{s}^{-1}$ erreichte (Abb. 4.31).

4.6.3 Das Wachstum und die Photosynthese von *Hydrocotyle ranunculoides* unter dem Einfluss verschiedener Wasserstände

Hydrocotyle ranunculoides zeigte in diesem Versuch signifikante Unterschiede in der Biomasseentwicklung unter dem Einfluss unterschiedlicher Wasserstände. Die relativen Wachstumsraten erreichten mit $0,097 \pm 0,004 \text{ g g}^{-1} \text{ TG d}^{-1}$ unter staunassen Bedingungen signifikant ($p < 0,001$) höhere Werte als unter halbdrainierten ($0,082 \pm 0,002 \text{ g g}^{-1} \text{ TG d}^{-1}$) und drainierten Bedingungen ($0,078 \pm 0,003 \text{ g g}^{-1} \text{ TG d}^{-1}$). Diese Unterschiede in den relativen Wachstumsraten (Abb. 4.33) manifestierten sich in signifikant unterschiedlichen gebildeten Gesamtbiosmassen (Abb.4.32).

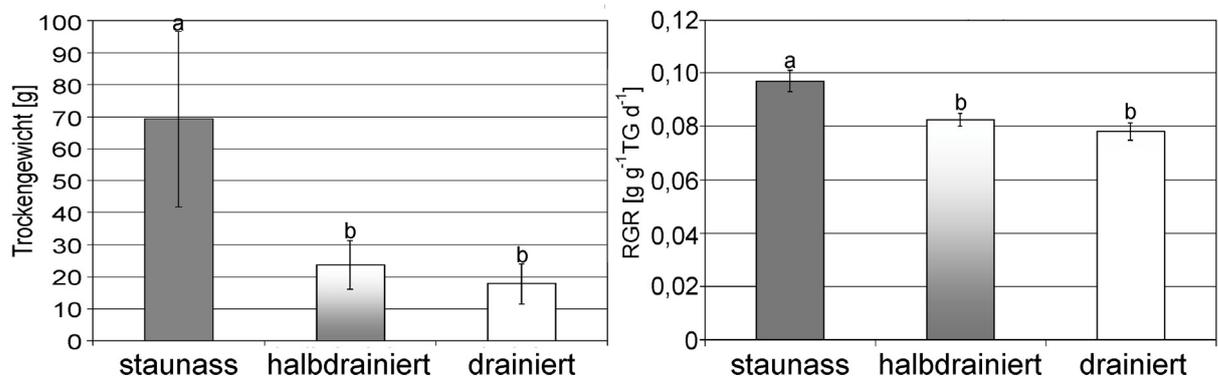


Abb. 4.32 (links) u. 4.33 (rechts): Die erreichten Gesamtbiosmassen und relativen Wachstumsraten von *Hydrocotyle ranunculoides* bei verschiedenen Hydroregimen (MW ± SE, n=5, unterschiedliche Buchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede)

Hydrocotyle ranunculoides zeigte im Rahmen dieses Versuches des weiteren phänotypische Anpassungen an die zunehmende Trockenheit des Substrates. So nahm beispielsweise die Länge der Internodien mit zunehmender Trockenheit signifikant ($p < 0,0001$) ab (Abb. 4.34),

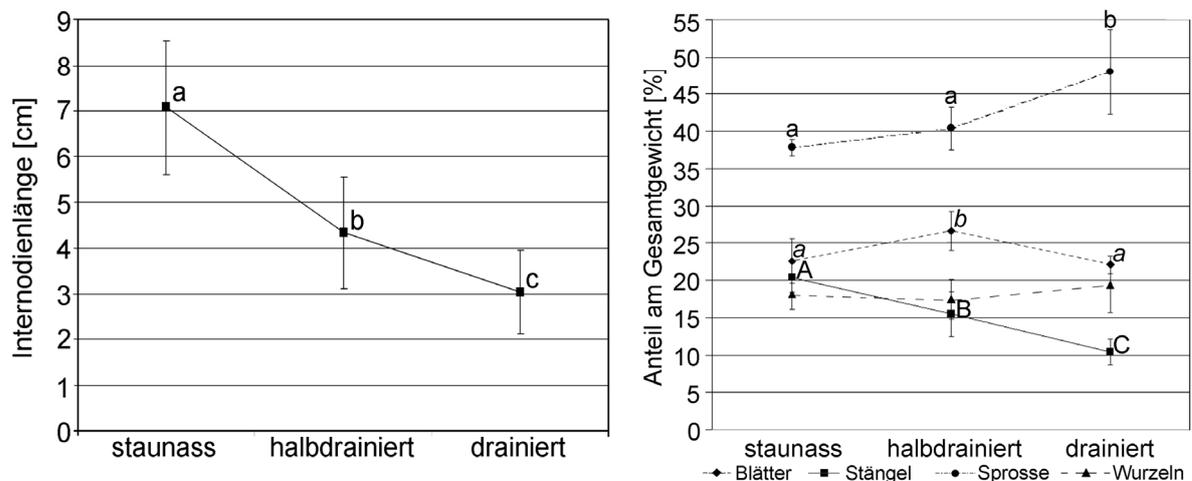


Abb. 4.34 (links) u. 4.35 (rechts): Die Länge der Internodien und die Anteile der verschiedenen Pflanzenorgane an der Gesamtbiossasse unter dem Einfluss verschiedener Wasserstände (MW ± SE, n=5, unterschiedliche Buchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede)

wohingegen im Gegenzug dazu der Anteil der Sprosse am Gesamttrockengewicht der Pflanze signifikant ($p < 0,01$) zunahm (Abb. 4.35). Die deutlich kürzeren Blattstängel bedingten eine signifikante ($p < 0,0001$) Abnahme des Anteils der Blattstängel an der Gesamtbiomasse (Abb. 4.35). Der Anteil der Blätter daran war im Gegensatz dazu unter halbdrainierten Bedingungen signifikant ($p < 0,05$) größer als unter staunassen und drainierten Bedingungen. Lediglich der Anteil der Wurzeln an der gebildeten Gesamtbiomasse blieb unter dem Einfluss unterschiedlicher Wasserverfügbarkeit unverändert.

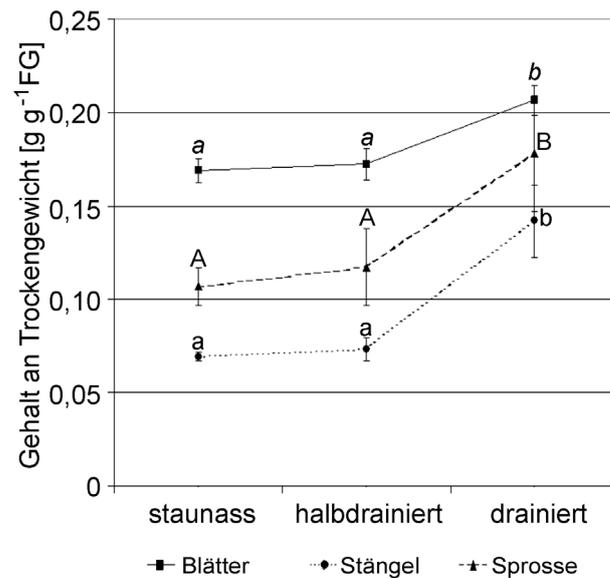


Abb. 4.36: Die Trockenmassanteile unterschiedlicher Pflanzenorgane unter dem Einfluss verschiedener Wasserstände im Vergleich (MW \pm SE, n=5, unterschiedliche Buchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede)

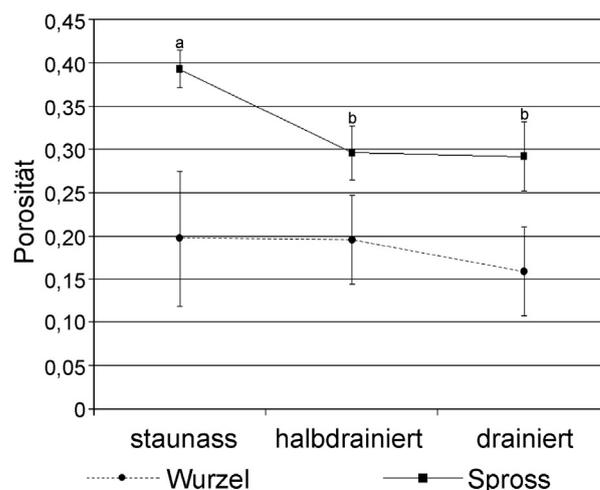


Abb. 4.37: Aerenchymgehalte von Spross und Wurzel bei *Hydrocotyle ranunculoides* unter dem Einfluss verschiedener Wasserstände (MW \pm SE, n=5, unterschiedliche Buchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede)

Der Gehalt an Trockenmasse am Frischmaterial (dry matter content) nahm sowohl im Blatt ($p < 0,0001$) und beim Blattstängel ($p < 0,0001$) als auch im Spross ($p < 0,001$) mit zunehmender Trockenheit des Bodens signifikant zu (Abb. 4.36), wobei die staunassen und halbdrainiert gehaltenen Pflanzen keine signifikanten Unterschiede im Trockenmasseanteil zeigten (Abb. 4.36). Als weitere Anpassung an die unterschiedlichen Bedingungen bei den verschiedenen Hydroregimen zeigte der Große Wassernabel eine signifikante ($p < 0,0001$) Zunahme aerenchymatischen Gewebes im Spross unter staunassen Bedingungen, wohingegen die Wurzel keine Änderungen in ihren Aerenchymanteilen zeigten (Abb. 4.37).

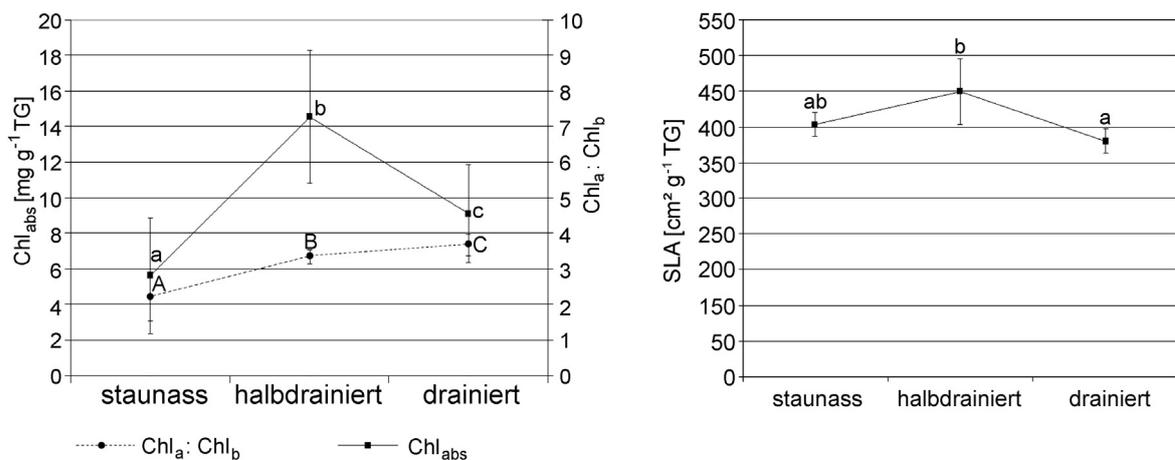


Abb. 4.38 (links) u. 4.39 (rechts): Die Chlorophyllgehalte und das Chl_a: Chl_b – Verhältnis der *Hydrocotyle ranunculoides*-Blätter und die spezifischen Blattflächen im Vergleich

(MW ± SE, n=5, unterschiedliche Buchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede)

Die Pflanze reagierte zudem mit Veränderungen im Chlorophyllgehalt ($p < 0,0001$) sowie im Chl_a : Chl_b - Verhältnis ($p < 0,0001$) auf die Unterschiede in der Wasserverfügbarkeit (Abb. 4.38). Die höchsten Chlorophyllgehalte in den Blättern erreichten die unter halbdrainierten Bodenbedingungen kultivierten Pflanzen. Das Verhältnis von Chl_a : Chl_b nahm dagegen mit zunehmender Trockenheit von rund 2:1 auf fast 4:1 signifikant zu.

Die größten spezifischen Blattflächen konnten bei den halbdrainiert kultivierten Pflanzen ermittelt werden. Sie waren somit tendenziell größer als bei den staunass kultivierten Pflanzen und signifikant größer ($p < 0,05$) als unter drainierten Bedingungen (Abb. 4.39).

Die Gaswechsellmessungen offenbarten deutliche Unterschiede in den maximalen Photosyntheseraten. Im staunassen Milieu konnten Werte von rund $17,5 \mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ gemessen werden, welche deutlich höher als die maximalen Photosyntheseraten bei halbdrainiert und drainiert kultivierten Pflanzen waren. Dieser signifikante ($p < 0,01$) Abfall

der maximalen Gaswechselraten mit zunehmender Trockenheit des Bodens (Abb. 4.40) ging einher mit einem signifikanten ($p < 0,01$) Rückgang der stomatären Leitfähigkeiten bei einem konstant gehaltenen Wasserdampfsättigungsdefizit (VPD) zwischen Blatt und Luft (Abb. 4.40).

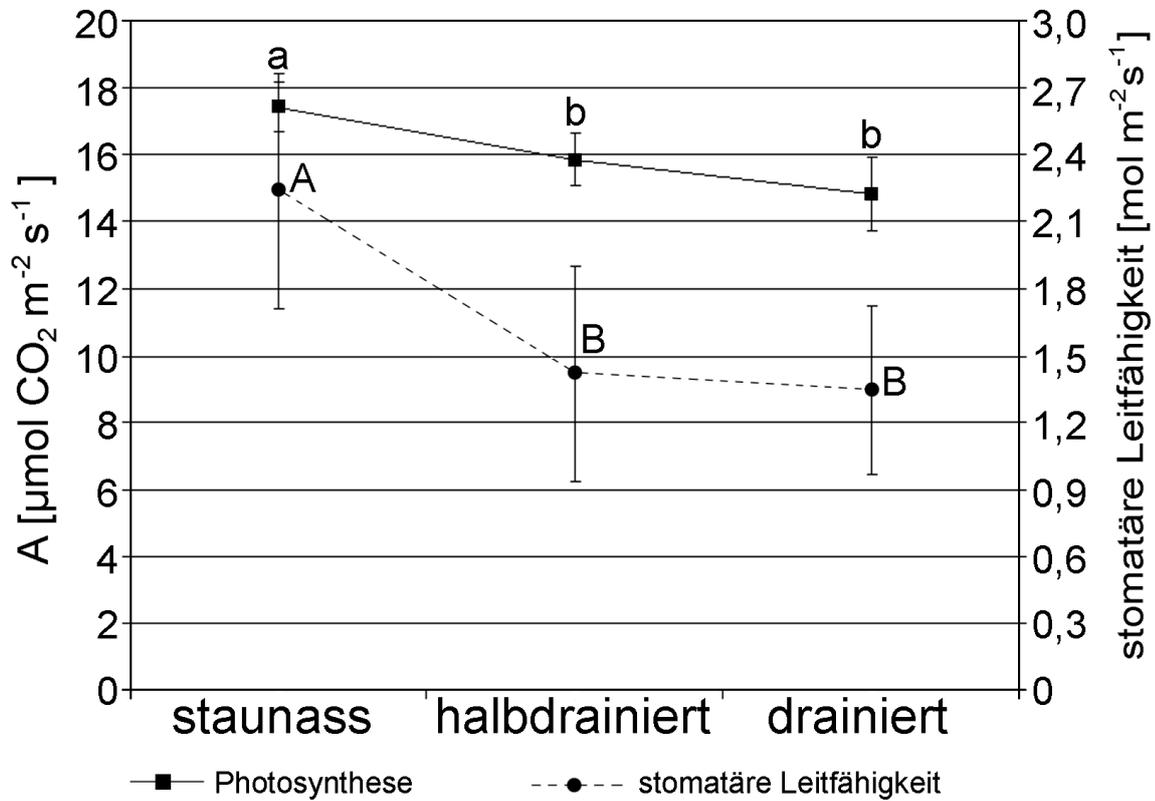


Abb. 4.40: Die maximalen Gaswechselraten und stomatären Leitfähigkeiten von *Hydrocotyle ranunculoides* bei verschiedenen Wasserständen

(MW \pm SE, n=5, unterschiedliche Buchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede)

4.7 Die spezifischen Blattflächen, Trockengewichtsanteile und Chlorophyllgehalte der emersen Blätter und Sprosse der mit dem LCA 4 untersuchten Arten

Die untersuchten Arten zeigen signifikante Unterschiede in ihren spezifischen Blattflächen (specific leaf area, SLA), den Chlorophyllgehalten (in mg Chl_{abs} pro g Trockengewicht Blatt, Tab. 4.19) sowie in ihren Gehalten an Trockensubstanz der Blätter (leaf dry matter content, LDMC) sowie der Sprosse (shoot dry matter content, SDMC) (Tab. 4.18).

Tab. 4.18: Die SLA, LDMC, SDMC und der Anteil der Blätter an den mit dem LCA 4 gemessenen Sprossen der einzelnen Arten im Vergleich (MW ± SE, n=5, n.b.: nicht bestimmt)

	SLA [cm ² g ⁻¹ TG]	LDMC [mg g ⁻¹]	SDMC [mg g ⁻¹]	Anteil der Blätter am gemessenen Sprossabschnitt [%]
<i>Crassula helmsii</i>	n.b.	75,8 ± 0,8	167,8 ± 11,8	49,41 ± 5,56
<i>Hydrocotyle ranunculoides</i>	583,6 ± 84,6	170,3 ± 3,6	n.b.	n.b.
<i>Ludwigia grandiflora</i>	221,6 ± 27,6	290,7 ± 2,4	n.b.	n.b.
<i>Myriophyllum aquaticum</i>	304,7 ± 16,0	150,6 ± 9,0	200,4 ± 34,7	60,80 ± 10,16

Die signifikant ($p < 0,0001$) größten spezifischen Blattflächen erreichte *Hydrocotyle ranunculoides* mit einem durchschnittlichen Wert von $583,6 \pm 84,6$ cm² g⁻¹ Trockengewicht des Blattes. Das Brasilianische Tausendblatt erreicht mit rund 300 cm² g⁻¹ nur knapp halb so große Werte und das Großblütige Heusenkraut zeigte mit rund 220 cm² g⁻¹ die geringsten spezifischen Blattflächen unter allen untersuchten Taxa (Tab. 4.18).

Bei *Crassula helmsii* und *Myriophyllum aquaticum*, bei denen aufgrund der Wuchsform der ganze emerse Spross in die Blattkammer des LCA 4 eingespannt werden musste, hatten die Blätter einen Anteil von rund 50 (*Crassula helmsii*) bzw. 60 % (*Myriophyllum aquaticum*) an der in der Messkammer befindlichen Gesamtbioasse (Tab. 4.18).

Die Ergebnisse der Chlorophyllbestimmungen erbrachten des weiteren deutliche Unterschiede zwischen den untersuchten Sippen. Die höchsten auf die Trockenmasse bezogenen Chlorophyllgehalte in den Blättern zeigte der Große Wassernabel mit $12,45 \pm 0,98$ mg Chl_{abs} g⁻¹ TG, und nur die Blätter von *Ludwigia grandiflora* wiesen mit $10,73$ mg Chl_{abs} g⁻¹ TG fast ähnlich hohe Chlorophyllgehalte auf. Den geringsten Chlorophyllgehalt in den Blättern zeigte *Crassula helmsii* mit $3,92$ mg Chl_{abs} g⁻¹ TG (Tab. 4.19).

Bezogen auf die Blattfläche ergeben sich für *Ludwigia grandiflora* die höchsten Chlorophyllkonzentrationen mit rund 484 mg Chl_{abs} m⁻², während *Hydrocotyle ranunculoides* und *Myriophyllum aquaticum* mit rund 213 mg Chl_{abs} m⁻² (*Hydrocotyle ranunculoides*) bzw. 199 mg Chl_{abs} m⁻² (*Myriophyllum aquaticum*) bedeutend geringere Chlorophyllgehalte aufweisen (Tab. 4.19).

Tab. 4.19: Die durchschnittlichen Chlorophyllgehalte der mit dem LCA 4 untersuchten, emersen Pflanzenorgane (MW ± SE, n=5, n.b.: nicht bestimmt)

	Chl _{abs} [mg g ⁻¹ TG]	Chl _{abs} [mg m ⁻²]
<i>Crassula helmsii</i> (Blätter)	3,92 ± 0,38	n.b.
<i>Crassula helmsii</i> (Sprosse)	0,43 ± 0,07	n.b.
<i>Hydrocotyle ranunculoides</i> (Blätter)	12,45 ± 0,98	213,33
<i>Ludwigia grandiflora</i> (Blätter)	10,73 ± 1,86	484,21
<i>Myriophyllum aquaticum</i> (Blätter)	6,07 ± 0,94	199,21
<i>Myriophyllum aquaticum</i> (Sprosse)	0,77 ± 0,08	n.b.

Die mit in die Blattkammer des LCA 4 eingespannten emersen Sprosse von *Crassula helmsii* und *Myriophyllum aquaticum* wiesen sehr geringe Chlorophyllkonzentrationen auf, die bei rund 11 % (*Crassula helmsii*) bzw. 13 % (*Myriophyllum aquaticum*) der Chlorophyllgehalte der emersen Blätter der Art lagen. Die in der Messkammer eingespannten Sprosse mit Blättern hatten demnach absolute Chlorophyllgehalte von rund 3,99 mg Chl_{abs} g⁻¹ TG (*Myriophyllum aquaticum*) bzw. 2,15 mg Chl_{abs} g⁻¹ TG (*Crassula helmsii*) (Tab. 4.19).

4.8 Gaswechsellmessungen an emersen Pflanzen

Die gemessenen Gaswechselraten zeigen deutliche Unterschiede zwischen den einzelnen Arten. Die höchsten Umsätze erreichten die Blätter von *H. ranunculoides* mit rund $3500 \mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ TG h}^{-1}$ bei einem Temperaturoptimum zwischen 25 und $35 \text{ }^\circ\text{C}$ und einem Lichtsättigungswert bei $\sim 800 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Abb. 4.41 a und b). Die Blattleitfähigkeiten zeigten dabei eine starke Abhängigkeit von den vorherrschenden Wasserdampfsättigungsdefiziten (VPD). Während die Blattleitfähigkeiten bei einem VPD von 1 kPa bei bis zu $2 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ lagen, erreichten die Werte bei einem VPD von 2 kPa gerade noch $0,5 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ und gingen bis zu einem VPD von 4 kPa weiter auf rund $0,35 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ zurück (4.41 c).

Ludwigia grandiflora zeigte zwar ebenso wie *Hydrocotyle ranunculoides* bei relativ hohen Temperaturen (25 - 35°C) ein physiologisches Optimum, und auch der Lichtsättigungswert bei $\sim 700 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ist mit dem Lichtsättigungsniveau von *Hydrocotyle ranunculoides* vergleichbar, doch trotzdem wurden mit maximalen Gaswechselraten von $2200 \mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ TG h}^{-1}$ nicht annähernd so hohe Werte wie beim Großen Wassernabel erreicht (Abb. 4.42 a und b). Im Gegensatz zu *Hydrocotyle ranunculoides* zeigte *Ludwigia grandiflora* jedoch deutlich höhere Blattleitfähigkeiten auch bei höheren Werten des Wasserdampfsättigungsdefizits zwischen Blatt und Luft, welche selbst bei einem VPD von $4,5 \text{ kPa}$ noch $0,8 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ erreichten (Abb. 4.42 c).

Crassula helmsii und *Myriophyllum aquaticum*, bei denen zu Messzwecken die gesamten Sprossspitzen in das Messgerät eingespannt werden mussten, zeigten im Vergleich zu den beiden bereits beschriebenen Arten bedeutend geringere Photosyntheseraten. *Myriophyllum aquaticum* zeigt zwar ein ähnliches, wenn auch im Vergleich zu *Ludwigia grandiflora* und *Hydrocotyle ranunculoides* leicht höher liegendes Temperaturoptimum zwischen 27°C - 37°C und einen Lichtsättigungswert bei $\sim 900 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, doch die Sprosse erreichten lediglich maximale Gaswechselraten von rund $400 \mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ TG h}^{-1}$ (Abb. 4.43 a und b).

Die im Vergleich zu allen anderen untersuchten Sippen geringsten Photosyntheseraten wurden bei *Crassula helmsii* gemessen. Bei einem Temperaturoptimum von 23 - 30°C und einem Lichtsättigungsbereich bei $\sim 300 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ lagen die maximalen Gaswechselraten der untersuchten Sprosse bei rund $200 \mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ TG h}^{-1}$ (Abb. 4.44).

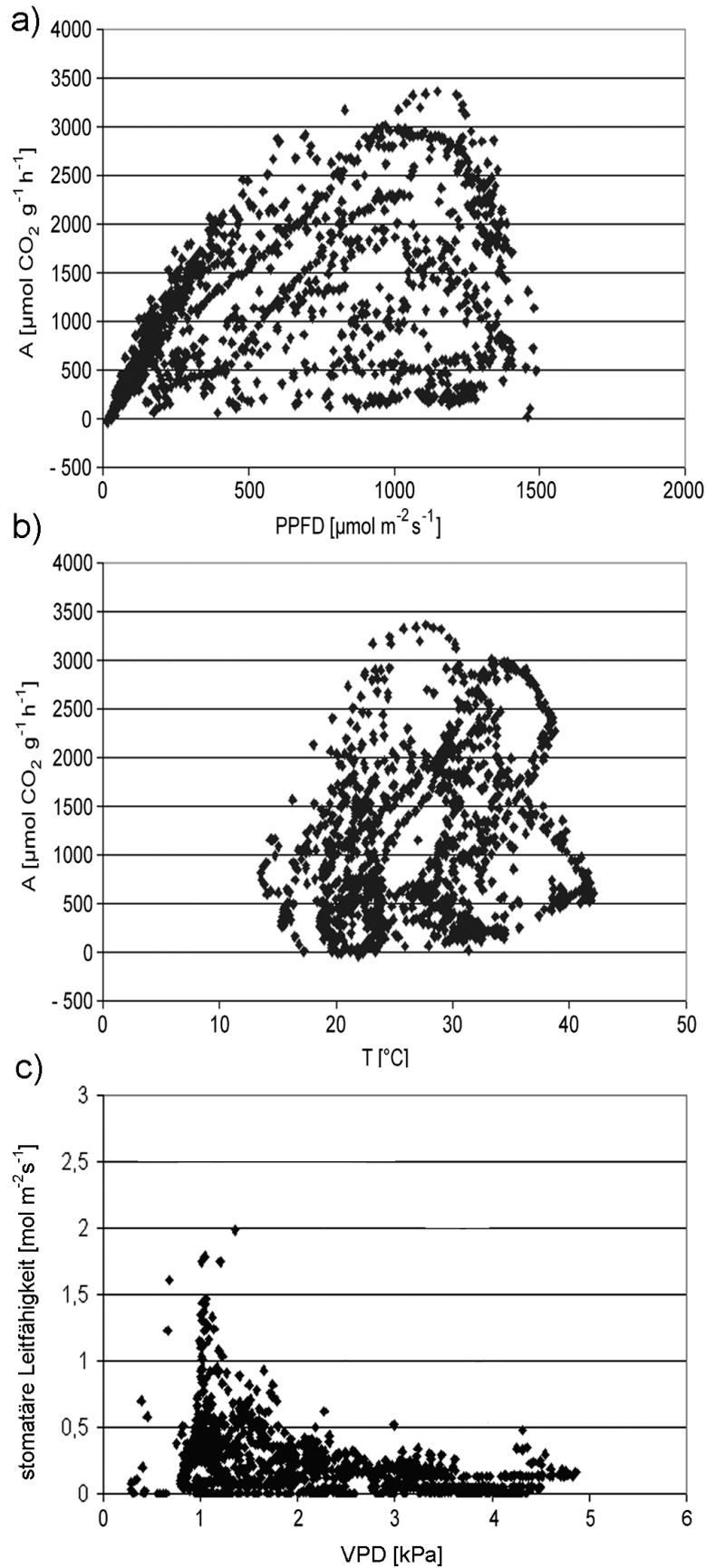


Abb. 4.41 a - c.: Der Einfluss von Photonenflussdichte (PPFD, oben) und Temperatur (Mitte) auf die Photosyntheseraten von *Hydrocotyle ranunculoides* sowie der Einfluss des VPD auf die stomatären Leitfähigkeiten der Art (unten)

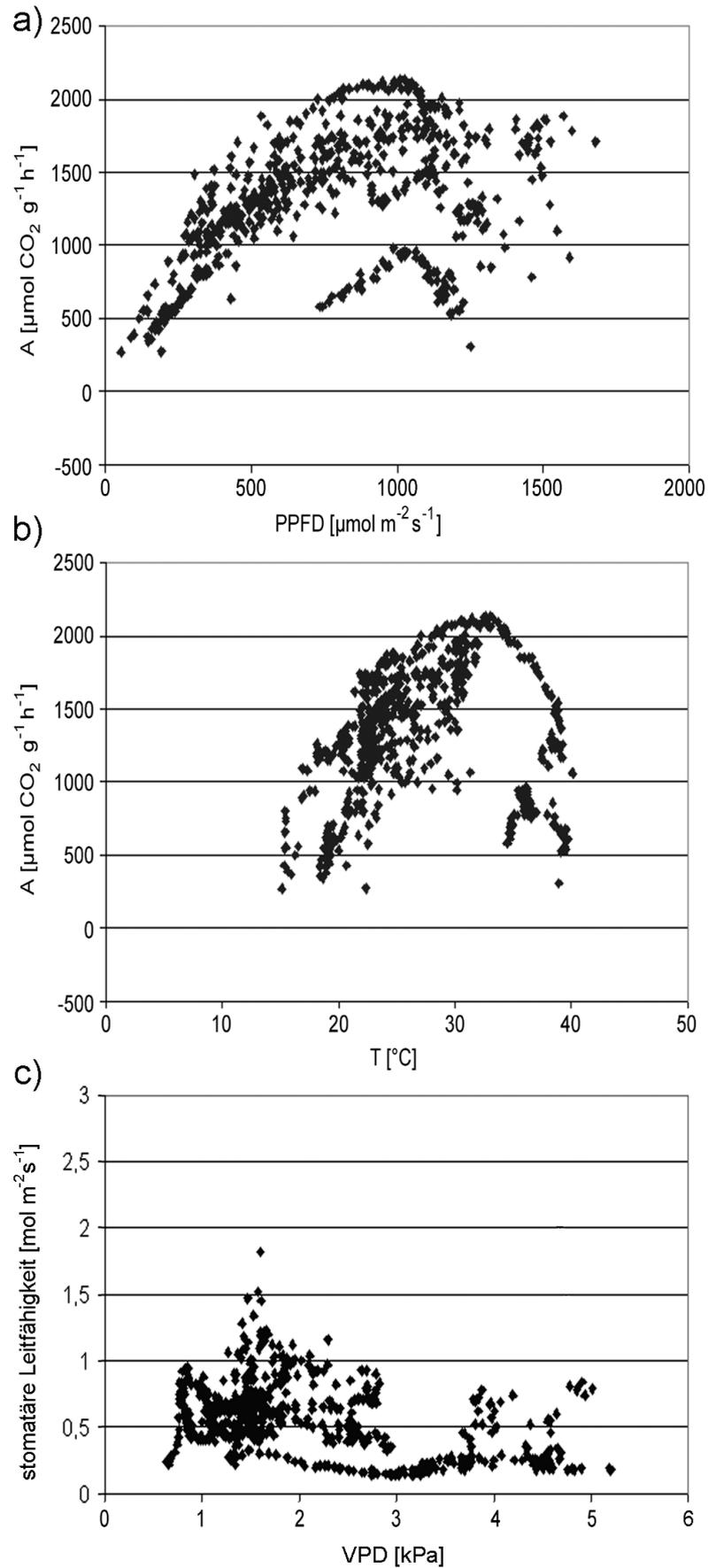


Abb. 4.42 a- c: Der Einfluss von Photonenflussdichte (PPFD, oben) und Temperatur (Mitte) auf die Photosyntheseraten von *Ludwigia grandiflora* sowie der Einfluss des VPD auf die stomatären Leitfähigkeiten der Art (unten)

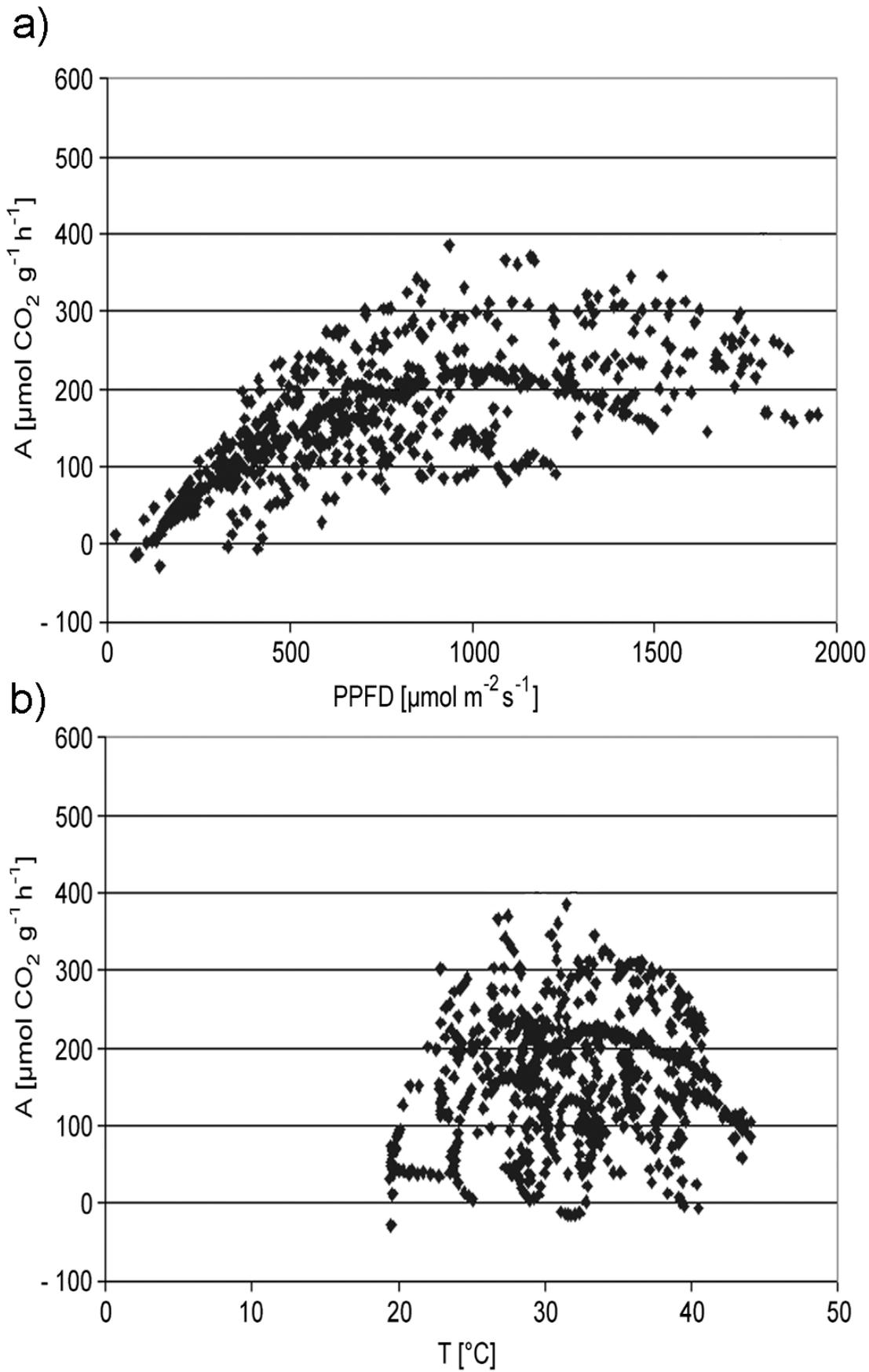


Abb. 4.43 a u. b: Der Einfluss von Photonenflussdichte (PPFD, oben) und Temperatur (unten) auf die Photosyntheseraten von *Myriophyllum aquaticum*

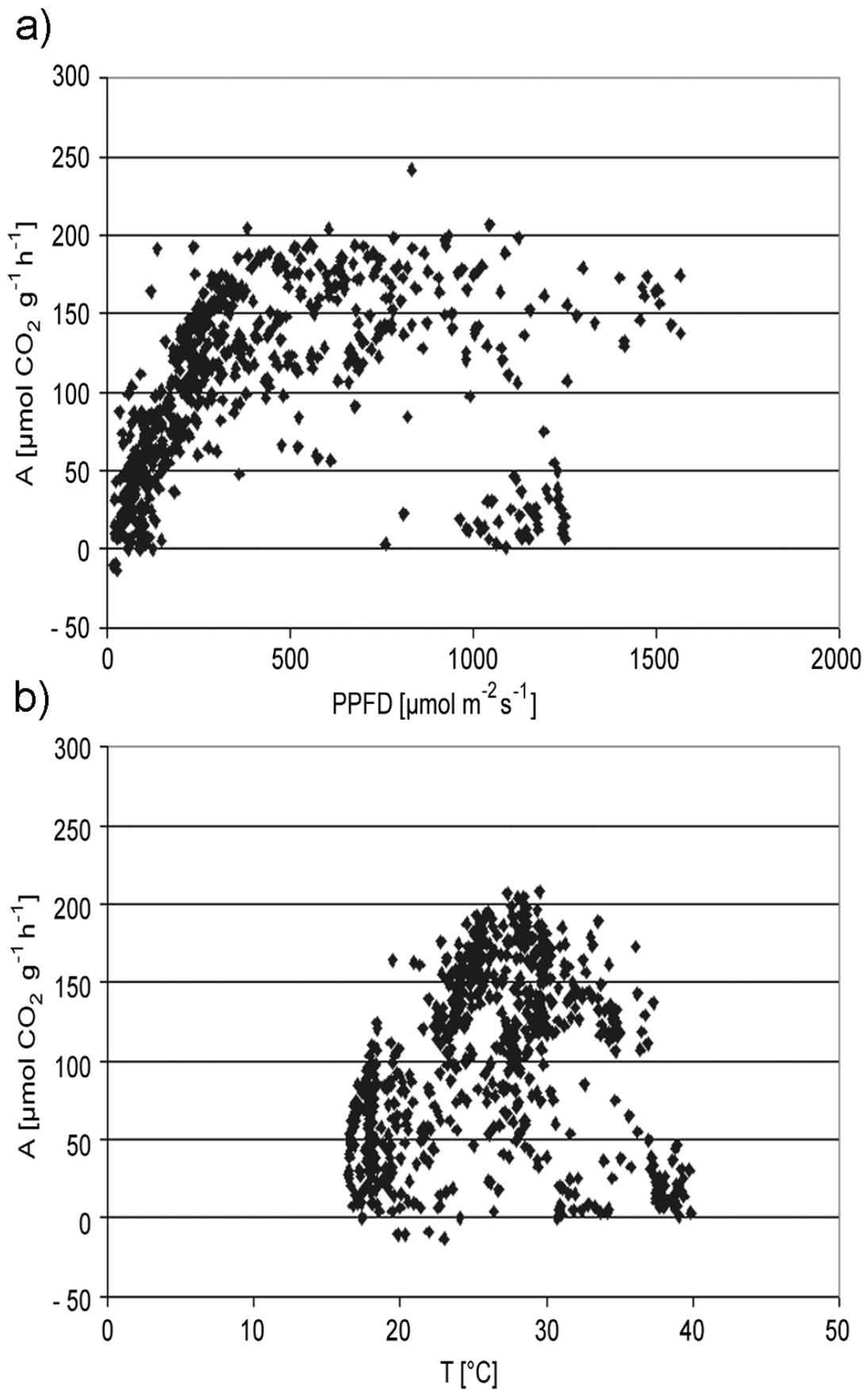


Abb. 4.44 a u. b: Der Einfluss von Photonenflussdichte (PPFD, oben) und Temperatur (unten) auf die Photosyntheseraten von *Crassula helmsii*

Zusammenfassend können *Hydrocotyle ranunculoides*, *Myriophyllum aquaticum* und *Ludwigia grandiflora* als sehr lichtbedürftige Taxa angesehen werden, die zudem erst bei relativ hohen Temperaturen ihr physiologisches Optimum erreichen. *Crassula helmsii* zeigte hingegen, dass die Art an Standorte mit geringer Sonneneinstrahlung angepasst ist und schon bei geringer Lichteinstrahlung maximale Photosyntheseraten erreicht.

4.9 Gaswechsellmessungen an submersen Pflanzen

Mit der neuen Durchflussapparatur ist es möglich, den Gaswechsel submerser Pflanzen direkt und in Echtzeit zu erfassen. Abb. 4.45 demonstriert, wie zeitnah Veränderungen im Gaswechsel der submersen Pflanzen erfasst werden können. Die Zeitspannen zwischen dem Verändern eines Parameters und dem Einstellen eines neuen Gaswechsel-Wertes ergeben

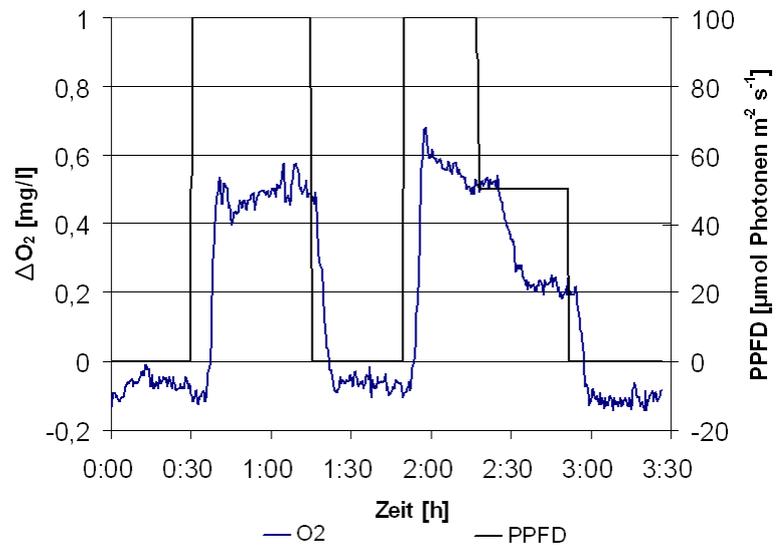


Abb. 4.45: Differenz des Sauerstoffgehaltes zwischen Zu- und Ablauf der Messkammer bei der Messung an einem *Myriophyllum heterophyllum*-Spross

sich durch den erforderlichen vollständigen Austauschs des Wassers in der Messkammer.

Die submersen Sprosse von *Crassula helmsii*, *Myriophyllum heterophyllum* und *Myriophyllum aquaticum* zeigten deutliche Unterschiede in ihren Chlorophyllgehalten und den erreichten maximalen TG-bezogenen Nettophotosyntheseraten (Tab. 4.21, Abb. 4.45, 4.46, 4.47) Die höchsten Umsätze erreichte dabei *Myriophyllum heterophyllum*, obwohl *Crassula helmsii* deutlich höhere Chlorophyllgehalte aufwies. Auffällig bei *Crassula helmsii* ist zudem der um ein Mehrfaches höhere Chlorophyllgehalt submerser Pflanzenteile (Tab. 4.20) im Vergleich zu den emersen Pflanzenteilen (Tab. 4.19).

Die Ergebnisse zeigen bei allen Arten einen Anstieg der Photosyntheseraten mit einem Anstieg der Temperatur. Bei *Crassula helmsii* und *Myriophyllum aquaticum* war dabei der Unterschied zwischen den maximal erreichten Nettophotosyntheseraten bei den einzelnen Temperaturstufen nicht ganz so hoch wie bei *Myriophyllum heterophyllum*, wo bei 15 °C lediglich 50 % der maximal gemessenen Nettophotosyntheserate erreicht wurde, die bei 25 °C ermittelt werden konnte. Bei *Crassula helmsii* und *Myriophyllum aquaticum* lagen die bei 15 °C maximal erreichten Werte aber immerhin auch noch gut 30 % unter der bei 25 °C erreichten Netto-Photosyntheserate.

Tab. 4.20: Die Chlorophyllgehalte und die erreichten maximalen Netto-Photosyntheseraten von submersen Sprossen von *Crassula helmsii*, *Myriophyllum aquaticum* und *Myriophyllum heterophyllum* (MW \pm SE, n=4)

	<i>Crassula helmsii</i>	<i>Myriophyllum aquaticum</i>	<i>Myriophyllum heterophyllum</i>
Chl _{abs} [mg g ⁻¹ TG]	13,62 \pm 1,82	4,82 \pm 1,46	8,22 \pm 1,29
Maximale Netto-Photosyntheseraten [mg O ₂ g ⁻¹ TG h ⁻¹]	16,23 \pm 0,43	23,70 \pm 4,53	43,94 \pm 2,39
Maximale Netto-Photosyntheseraten [μ mol O ₂ g ⁻¹ TG h ⁻¹]	507,18 \pm 13,12	740 \pm 140,62	1372,97 \pm 74,66

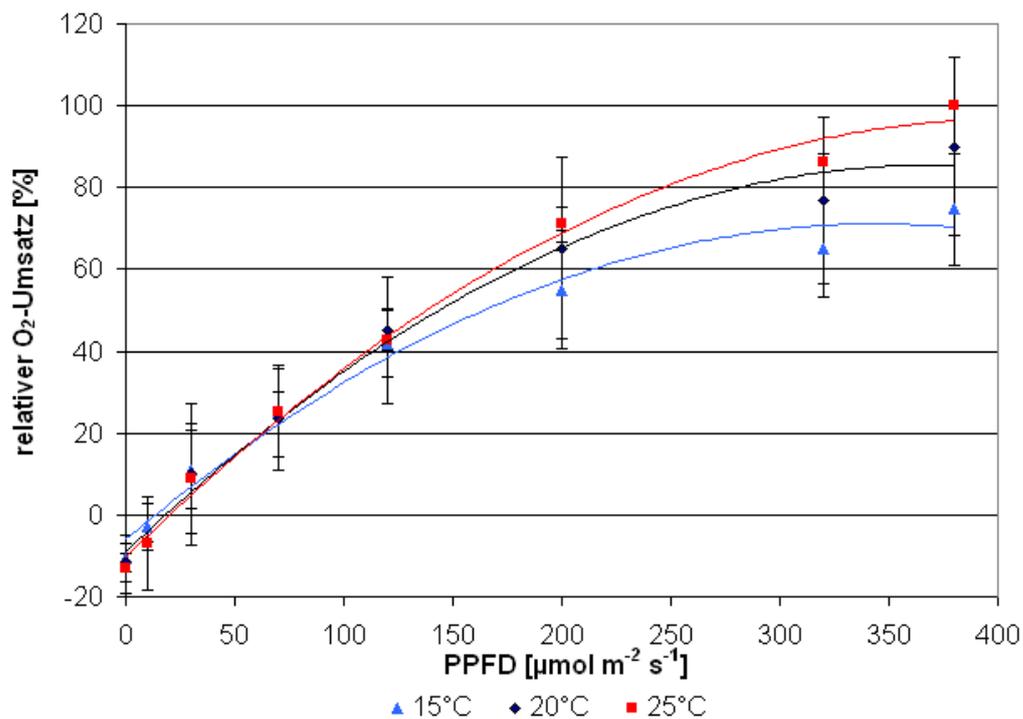


Abb. 4.46: Die relativen O₂-Umsatzraten (in % vom maximal erreichten O₂-Umsatz) von *Crassula helmsii* (MW \pm SE, n=4)

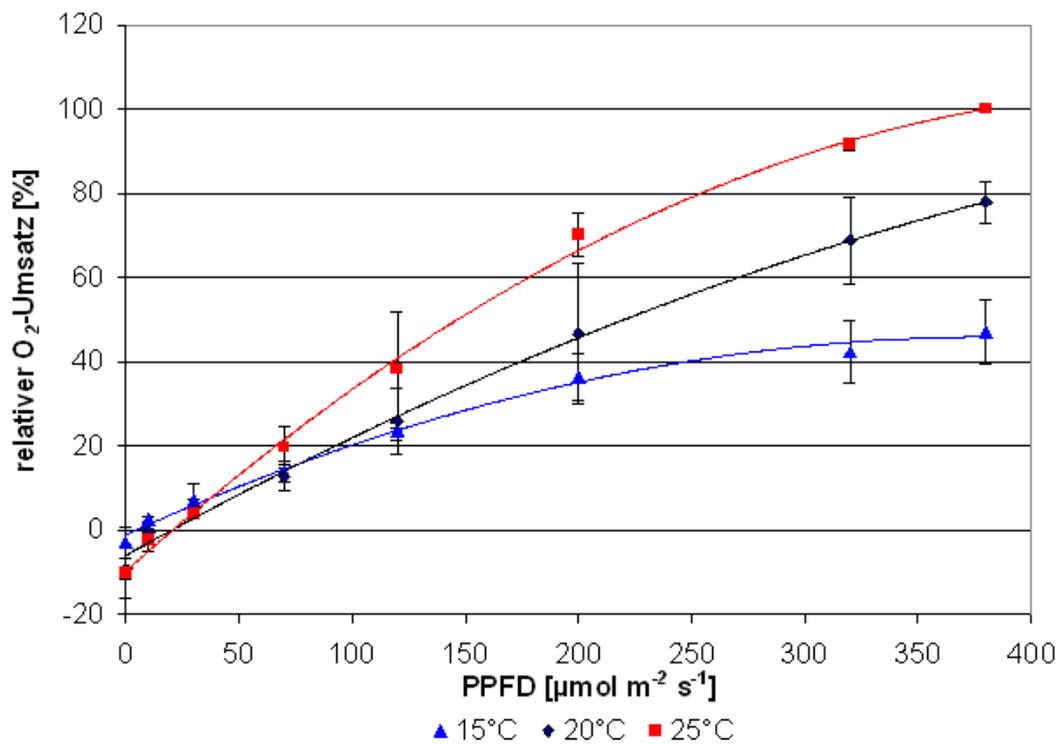


Abb. 4.47: Die relativen O₂-Umsatzraten (in % vom maximal erreichten O₂-Umsatz) von *Myriophyllum heterophyllum* (MW ± SE, n=4)

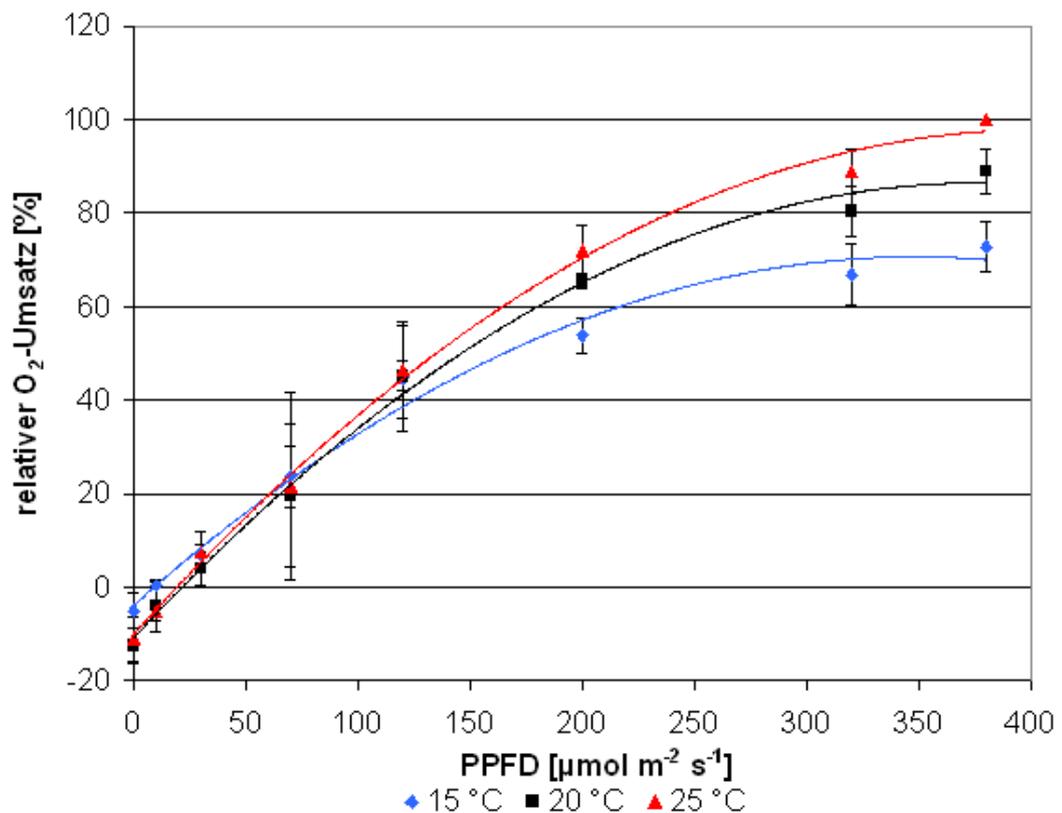


Abb. 4.48: Die relativen O₂-Umsatzraten (in % vom maximal erreichten O₂-Umsatz) von *Myriophyllum aquaticum* (MW ± SE, n=4)

Bei allen drei untersuchten Sippen zeigte sich zudem eine Verschiebung des Lichtkompensationspunktes mit der Veränderung der Temperatur. So erreichten alle drei Arten bei 15 °C bei rund 10-15 $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ihren Lichtkompensationspunkt, bei 25 °C benötigen sie rund 20 $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Des Weiteren beeinflusst die Temperatur auch die Lage der Lichtsättigungsniveaus. Während die drei Taxa bei einer Temperatur von rund 15°C bei durchschnittlich 250 $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ den Sättigungsbereich der gemessenen Nettophotosynthese erreichen, lagen die Lichtsättigungsbereiche der Arten bei einer Wassertemperatur von rund 25°C außerhalb des gemessenen Bereiches (Abb. 4.46, 4.47, 4.48)

5 Diskussion

5.1 Erftkartierung

Die Wasserpflanzenvegetation der Erft wird durch die dort verbreitet vorkommenden Neophyten geprägt. Auch wenn im Zuge der Ausbreitung neophytischer Wasserpflanzenarten in der Erft keine einheimischen submersen Makrophytenarten aus dem Gewässer gänzlich verschwunden sind, konnte lokal doch ein deutlicher Rückgang einheimischer Sippen festgestellt werden. Aus einigen Gewässerbereichen wurden die heimischen Wasserpflanzen sogar vollständig verdrängt, ähnlich wie dies COUNTRYMAN (1970), BARKO & SMART (1981), FEIJOO et al. (1996), BOYLEN et al. (1999), MOREIRA et al. (1999b) auch von anderen Gewässern beschreiben. KOWARIK (2003) weist in diesem Zusammenhang aber darauf hin, dass für die Vielfalt an Wasserpflanzen der Umfang des Nischenangebotes eine entscheidendere Rolle spielt als das Vorkommen von aquatischen Neophyten. So ist auch an vielen Stellen der Erft zu erkennen, dass gerade solche Stellen eine große Artenvielfalt aufweisen, die eine große Habitatvielfalt aufweisen, wie z.B. im Abschnitt 15 im renaturierten Unterlauf der Kasterer Mühlenerft.

Als sehr konkurrenzstarke, neophytische Sippen haben sich in der Erft in den letzten Jahren *Egeria densa*, *Hydrocotyle ranunculoides*, *Hygrophila polysperma*, *Myriophyllum aquaticum* und *Vallisneria spiralis* erwiesen. Während die auch aus anderen Regionen weltweit (u.a. COUNTRYMAN 1970, COOK & URMI-KÖNIG 1984, CATLING & WOJTAS 1986, HARAMOTO & IKUSIMA 1988, TANNER et al. 1990, WELLS et al. 1997, DUTARTRE et al. 1999, CHAMPION & TANNER 2000, CARILLO et al. 2006) als sehr konkurrenzstark und schnellwüchsig beschriebene *Egeria densa* (Dichte Wasserpest) im Jahr 2003 dichte Massenbestände ausbildete (HUSSNER & LÖSCH 2005), verschwand die Art in den Folgejahren fast gänzlich aus dem Gewässer und war nur noch mit wenigen, sehr kleinen Beständen anzutreffen (HUSSNER 2005). Allerdings befanden sich nun auch oberhalb der von DIEKJOBST & WOLFF (1995) als Ausbreitungsgrenze der Dichten Wasserpest beschriebenen Gewässerabschnitte bei Bedburg/Kaster kleinere Bestände. Solche Phänomene des „Zusammenbruchs“ vormals dominierender Pflanzenbestände wurden bereits von verschiedener Seite beschrieben (u.a. SIMBERLOFF & GIBBONS 2004); über die Ursachen dieser Vorgänge ist jedoch wenig bekannt. Im vorliegenden Fall von *Egeria densa* in der Erft könnten auch die gegebenen klimatischen Bedingungen, insbesondere die für die Pflanzen zur Verfügung stehenden Photonenflussdichten (PPFD) eine Rolle spielen. So war nach dem sehr strahlungsreichen Jahr 2003 die Einstrahlung in den Folgejahren viel geringer, so dass die Bedingungen in den

Folgejahren vielleicht nicht optimal für diesen Neophyten waren. Die Wassertemperatur im Winter dürfte indes keine entscheidende Rolle gespielt haben, da DUTARTRE et al. (1999) angeben, dass die Art auch unter einer 15 cm dicken Eisdecke überleben kann.

Anders dagegen verhielt es sich mit der Bestandsentwicklung von *Vallisneria spiralis*. Die immergrüne Wasserschraube, von der neben ihrem Vorkommen in der Erft in Deutschland nur wenige weitere, beständige und auch unbeständige Vorkommen beschrieben sind (ANT 1966, 1970, BETTINGER & WOLFF 2002), konnte ihr Verbreitungsareal in der Erft im Zeitraum 2003-2007 deutlich erweitern und ist derzeit in fast allen Abschnitten im Untersuchungsgebiet anzutreffen. Sie verdrängte vor allem in den Flachwasserbereichen die einheimische Art *Sparganium emersum*, die FRIEDRICH (1973) noch als weit verbreitet in der Erft beschrieb, die aber nun nur noch mäßig verbreitet in meist über 1 m tiefem Wasser kleine Bestände ausbildet. *Vallisneria spiralis* meidet nach Angaben von PRESTON & CROFT (1997) Wassertiefen über 1 m Tiefe. Neben dem guten Wuchs und der enormen Anpassungsfähigkeit an verschiedene Standorte im Gewässer könnte entscheidend für den Erfolg von *Vallisneria spiralis* im Wettbewerb mit der habituell ähnlichen indigenen Art sein, dass *Sparganium emersum* einen stark saisonalen Lebenszyklus zeigt (WIEGLEB 1991). Der Igelkolben zieht bereits im Oktober die Blätter ein, während *Vallisneria spiralis* das ganze Jahr über in voller Vitalität in der Erft anzutreffen ist. Die Ausbreitung der immergrünen Wasserschraube in der Erft scheint dabei noch nicht abgeschlossen, denn vor allem in den Erftabschnitten unterhalb von Grevenbroich ist die Art erst seit wenigen Jahren im Gewässer anzutreffen, und die Vorkommen wachsen in ihren Bestandsgrößen weiter an. Einen nicht zu unterschätzenden Beitrag zur weiteren Ausbreitung der *Vallisneria* haben auch die im Gewässerverlauf durchgeführten Mähmaßnahmen, die zum Ausreißen und Verdriften ganzer Pflanzen beitragen, welche sich dann an jedem geeigneten Gewässerabschnitt wieder ansiedeln können.

Der Große Wassernabel, *Hydrocotyle ranunculoides*, der im Jahr 2003 erstmals in der Erft nachgewiesen und 2004 als *Hydrocotyle ranunculoides* als solcher sicher bestimmt werden konnte (HUSSNER & VAN DE WEYER 2004, HUSSNER et al. 2005a), hat sich in den Folgejahren in der Erft nur wenig ausgebreitet. Die Art bildete zwar in den wenigen in der Erft anzutreffenden strömungsarmen Flachwasserbereichen z.T. große Einartbestände, doch blieb in den anderen, stark strömenden Bereichen die Zahl der Vorkommen sehr gering, und die Bestände waren in diesen Flussabschnitten in allen Fällen auch nur sehr klein. An den Flachwasserbereichen in der Erft und ihren Nebenläufen gelang es dem Großen Wassernabel

jedoch innerhalb weniger Jahre, dichte Massenbestände auszubilden (HUSSNER 2007, HUSSNER & LÖSCH 2007). An diesen Standorten verdrängte *Hydrocotyle ranunculoides* auch neben den dort vorkommenden einheimischen Wasserpflanzenarten den im Jahr 2003 an diesen Standorten noch mit dichten Dominanzbeständen vorkommenden Neophyten *Myriophyllum aquaticum*. Die Ursache für das völlige Verschwinden des großen *Hydrocotyle ranunculoides*-Bestandes im Flussabschnitt 23 konnte indes nicht geklärt werden. Ob dieser Bestand einem für die Erft angedachten Managementplan gegen *Hydrocotyle ranunculoides* zum Opfer gefallen ist (Pflanzenschutzdienst NRW, briefl. Mitt.), kann nur spekuliert werden. Aufgrund der Tatsache, dass an dieser Flachwasserstelle im Jahr 2007 jedoch überhaupt keine Vegetation anzutreffen war, ist eine Verdrängung durch eine andere Art auszuschließen. Auch eine intensive Bestandsreduzierung durch Nutrias, die in anderen Gewässerbereichen großflächig die Blattspreiten des Großen Wassernabels verzehren und richtige „Gänge“ in diese dichten Bestände hineinfressen, ist aufgrund der ursprünglichen Größe des Bestandes von über 300 m² und der Gesamtbiomasse von hochgerechnet über 2 t Frischmaterial auszuschließen.

Ebenso wie der Große Wassernabel wurde der Indische Wasserfreund *Hygrophila polysperma* erstmals in den letzten Jahren in der Erft nachgewiesen (HUSSNER 2005, HUSSNER et al. 2007). Die aus Indien stammende Art (ANDERSON 1876) ist als ein invasiver Neophyt aus den Bundesstaaten Florida und Texas der Vereinigten Staaten von Amerika sowie aus Mexiko beschrieben (ANGERSTEIN & LEMKE 1994, CUDA & SUTTON 2000), wo *Hygrophila polysperma* in Fließgewässern dichte Massenbestände ausbildete und die indigene Vegetation verdrängte (SPENCER & BOWES 1985, VAN DIJK et al. 1986, CUDA & SUTTON 2000, SUTTON & DINGLER 2000, OWENS et al. 2001). Auch für die Erft konnte in den Untersuchungsjahren eine starke Ausbreitung dieses Neophyten festgestellt werden, die aktuell noch nicht abgeschlossen zu sein scheint. Obwohl bei den im Rahmen dieser Arbeit durchgeführten Dauerflächenuntersuchungen kleinräumig eine Verdrängung einheimischer Sippen durch *Hygrophila polysperma* beobachtet werden konnte, ist in den nächsten Jahren aber noch nicht damit zu rechnen, dass der Indische Wasserfreund ähnliche Probleme in der Erft verursachen könnte, wie sie aus Florida berichtet werden (SPENCER & BOWES 1985, VAN DIJK et al. 1986).

Die pleustophytischen Neophyten *Azolla filiculoides* und *Lemna minuta* zeigen in der Erft zwar starke interannuelle Schwankungen in ihren Bestandsgrößen, doch konnte kein eindeutiger Trend einer Zunahme bzw. Abnahme beobachtet werden. Für die jährlichen

Bestandsentwicklungen der beiden Arten ist, ebenso wie bei den einheimischen und oftmals mit *Azolla filiculoides* und *Lemna minuta* vergesellschafteten Taxa *Lemna minor* und *Spirodela polyrhiza*, das Auftreten und die Häufigkeit von Hochwässern entscheidend, die oftmals für das Verdriften ganzer Bestände sorgen. Die von DIEKJOBST (1984) aus der Erft beschriebene Wasserlinse *Lemna aequinoctialis* konnte, anders als die anderen Wasserlinsenarten in der Erft, im Untersuchungszeitraum nicht mehr nachgewiesen werden.

Im Untersuchungsjahr 2005 wurden jedoch, wie bereits aus früheren Untersuchungen aus der Erft bekannt (DIEKJOBST 1984), die beiden unbeständigen Pleustophyten *Pistia stratiotes* und *Eichhornia crassipes* in der Erft nachgewiesen, die jedoch keine Massenbestände ausbildeten, wie dies aus anderen Regionen weltweit berichtet wird (DEN HOLLANDER et al. 1999). Die Nachweise dieser beiden Neophyten blieben auf das Jahr 2005 beschränkt, so dass bei diesen Sippen anscheinend die im Winter vorherrschenden Wassertemperaturen von rund 10 °C nicht ausreichend sind, damit Sie auf dem Gewässer den Winter unbeschadet überdauern könnten. Auch die von SAJNA et al. (2007) beschriebene Samenproduktion von *Pistia stratiotes*, die auf einem geothermisch erwärmten Gewässer in Slowenien beobachtet werden konnte, welches im Winter nicht unter 15 °C kalt wird und wo *Pistia stratiotes* nun seit einigen Jahren beständige Vorkommen ausbildet, wurde an der Erft nicht nachgewiesen. Somit sind alle wiederkehrenden Vorkommen von diesen beiden Arten auf erneute Ansaubungen zurückzuführen.

Die einheimischen Wasserpflanzen zeigten, vergleichbar mit den aquatischen Neophyten in der Erft, sehr artspezifische Muster der jährlichen Verbreitung. Während manche der einheimischen Sippen, wie bspw. *Myriophyllum spicatum*, jährlich mit vergleichbaren Vorkommen und Häufigkeiten in der Erft anzutreffen sind, zeigten andere Arten, z.B. *Potamogeton natans*, starke interannuelle Schwankungen in ihren Bestandsgrößen. So wurden nach einem starken Rückgang der Art im Jahr 2005 im Jahr 2007 wieder stark vergrößerte Bestände in der Erft angetroffen. Eine Verdrängung des Schwimmenden Laichkrauts durch *Egeria densa*, wie sie nach der Kartierung im Jahr 2003 (HUSSNER 2004) nicht ausgeschlossen werden konnte, wurde nicht beobachtet. Insgesamt haben die Anteile der mit indigenen Wasserpflanzen bestandenen Flächen am Gesamtaufkommen der submersen Makrophyten in der Erft zwar abgenommen, es konnte dort jedoch noch keine vollständige Verdrängung einheimischer Arten nachgewiesen werden.

Für die Zukunft ist damit zu rechnen, dass sich alle aquatischen Neophyten, die sich im Untersuchungszeitraum als beständig erwiesen haben, auch weiterhin in der Erft halten können. Für *Vallisneria spiralis*, *Hygrophila polysperma* und vielleicht auch *Hydrocotyle ranunculoides*, dem es jedoch an weiteren geeigneten Wuchsplätzen in der Erft fehlt, ist zudem mit einer weiteren Ausbreitung zu rechnen. Über das weitere Ausmaß dieser Ausbreitungen kann jedoch nur spekuliert werden. Es ist ferner nicht auszuschließen, dass sich ausgehend von der Erft auch weitere Vorkommen von *Hydrocotyle ranunculoides* und *Vallisneria spiralis* (sowie natürlich auch der anderen neophytischen Arten) in Rhein nahen bzw. Rhein angebundenen Gewässern etablieren können. Der Indische Wasserfreund, *Hygrophila polysperma*, scheint hingegen, aufgrund seiner geringen Winterhärte, auch in Zukunft nur in thermisch anomalen Gewässern einen Etablierungserfolg erzielen zu können. Vorkommen, die HUSSNER et al. (2007) aus dem Fühlinger See im Jahr 2006 beschrieben, konnten im Folgejahr nicht mehr bestätigt werden.

Ob und inwieweit in der Erft auch in Zukunft weitere neophytischen Wasserpflanzen auftreten werden, wird stark vom Ausmaß weiterer beabsichtigter und unbeabsichtigter Einbringungen von Neophyten in das Gewässer abhängen.

5.2 Produktionsbiologie von *Crassula helmsii*

Das Helms' Dickblatt zeigte in den Untersuchungen, dass die Art in der Lage ist, sowohl an feuchten Uferbereichen und als auch in Gewässern bis in einer Tiefe von 10 m zu wachsen. Somit dringt *Crassula helmsii* in hiesigen Regionen in deutlich tiefere Gewässerregionen vor als DAWSON & WARMAN (1987) dies für Großbritannien mit einer maximalen Wuchstiefe von 3 m angeben. Für Nordrhein-Westfalen kann zudem für die letzten Jahre eine deutliche Ausbreitung des Neophyten festgestellt werden, wobei allerdings nicht die enorme Ausbreitungsgeschwindigkeit erreicht wurde, wie sie DAWSON (1994, 1996) für Großbritannien angibt. Dabei besiedelt *Crassula helmsii*, die im deutschen Aquarienpflanzenhandel oftmals unter dem Synonym *Crassula recurva* vertrieben wird, in Nordrhein-Westfalen bislang ausschließlich stehende Gewässer. DAWSON & WARMAN (1987) weisen darauf hin, dass das Wachstum der Art in bis zu 0,32 m/s langsam fließendem Wasser noch besser ist. Doch auch nach diesen Autoren sind auch in Großbritannien bislang keine Populationen in Fließgewässern bekannt. In ihrem Ursprungsgebiet in Australien kommt das Helms' Dickblatt dagegen auch in Fließgewässern vor (DAWSON 1994). Dabei ist *Crassula helmsii* in der Lage, auch unter stark schwankenden Wasserständen zu gedeihen, was der Art am Fühlinger See, wo der Wasserstand unter dem Einfluss des nahegelegenen Rheins starken Schwankungen unterworfen ist, einen Standortvorteil verschafft (HUSSNER et al. i.V.). Die am Fühlinger See beprobten Bestände am Ufer wiesen enorm hohe Bestandsdichten auf, die mit rund 1,05 kg TG m⁻² (dies entspricht einem Frischgewicht von umgerechnet rund 10 kg m⁻²) vergleichbar sind mit den von DAWSON & WARMAN (1987) gemessenen Werten in Großbritannien, jedoch nicht ganz die Bestandsdichten erreichen, die DAWSON (1996) mit rund 45 kg FG m⁻² als maximale gemessene Bestandsmasse für England angibt. Bemerkenswert ist zudem, dass die gebildeten Biomassen des Helms' Dickblatt im Fühlinger See auch in Wassertiefen von 6 – 8 m nicht signifikant geringer sind als in den flacheren Gewässerbereichen. WESTLAKE (1975, in DAWSON & WARMAN 1987) stellte im Unterschied zu diesem Befund eine Abnahme der gebildeten Biomasse bei zunehmender Wassertiefe fest. Mit entscheidend für die sehr homogene Biomasseentwicklung im Fühlinger See dürfte vielleicht die Tatsache sein, dass *Crassula helmsii* immergrün ist und so nicht in jedem Jahr vollständig neue Bestände ausbilden muss.

Im Rahmen dieser Arbeit konnte des Weiteren beobachtet werden, dass das Helms' Dickblatt nur an zumindest mäßig beschatteten und feuchten Uferabschnitten zu finden ist. Dies geht einher mit Beobachtungen im Versuchsgarten der Abteilung, wonach die Pflanzen bei zu

starker Sonneneinstrahlung über einen längeren Zeitraum hinweg (über 3 Wochen konstant sommerliches Wetter) deutlich sichtbare Schwächungen erfuhr und die Pflanzen trotz Staunässe nahezu austrockneten. Es ist daher zu spekulieren, dass *Crassula helmsii* in Europa eher in Regionen mit ozeanisch geprägtem Klima die besten Standortbedingungen vorfindet. Aktuell ist die Art in Deutschland hauptsächlich in der westlichen Landeshälfte verbreitet (KLOTZ & SCHEUERER 2006). Es ist aber auch nicht auszuschließen, dass sich die derzeitige Verbreitungsgrenze in den nächsten Jahren östlich verlagern wird.

In Wachstumsversuchen zeigte das Helms' Dickblatt ihre Fähigkeit, auch unter nährstoffarmen Bodenbedingungen zu wachsen, wenngleich die relativen Wachstumsraten mit zunehmender Nährstoffverfügbarkeit im Boden signifikant zunahmen. BROUWER & DEN HARTOG (1996) beschreiben so auch ein Vorkommen von *Crassula helmsii* im Uferbereich eines sauren (pH 4,5) nährstoffarmen Moores, wo die Art an einer durch abfließendes Wasser eines naheliegenden Ackers leicht gedüngten Uferpartie wächst.

Bei den durchgeführten Gaswechsellmessungen zeigte die Art, die einen Crassulaceen-Säurestoffwechsel (CAM) aufweist (NEWMAN & RAVEN 1995, KEELEY 1998, Lösch 2003), ein physiologisches Optimum, mit einer maximalen Gaswechselrate von rund $200 \mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ TG h}^{-1}$, bei einer Temperatur von 23-30°C und eine Lichtsättigung bei rund $300 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. NEWMAN & RAVEN (1995) stellten bei Untersuchungen von emersen Sprossen unter Laborbedingungen einen vergleichbaren Lichtsättigungswert von rund $250 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ fest, wobei sie allerdings keine Aussage über das Temperaturoptimum machen konnten, da die Messungen nur bei einer Temperatur von 15 °C durchgeführt wurden.

Crassula helmsii regenerierte sich bei den eigenen Untersuchungen aus den emersen Stängelabschnitten mit Nodium und Blättern zu 100 % und aus den unbeblätterten Stängelabschnitten mit Nodium zu 60 %. Somit konnte die von einigen Autoren (DAWSON & WARMAN 1987, KANE et al. 1993, LEACH & DAWSON 2000 und SHEPPARD et al. 2006) vermutete hohe Regenerationsfähigkeit der Art eindrucksvoll bestätigt werden. DAWSON & WARMAN (1987) weisen zudem darauf hin, dass sich submerse und emerse Stängelabschnitte bei Regenerationsversuchen hinsichtlich der Zahl der neu gebildeten Sprosse und Wurzeln unterscheiden. KANE et al. (1993) berichten des Weiteren von Unterschieden in der

Regenerationsfähigkeit, die nach Zugabe verschiedener Phytohormone beobachtet werden konnten.

Die hohe Regenerationsfähigkeit dürfte nach DAWSON & WARMAN (1987) und LEACH & DAWSON (2000) auch mit ursächlich dafür sein, dass *Crassula helmsii* sich auf den Britischen Inseln so schnell ausbreiten konnte. LEACH & DAWSON (2000) geben an, dass die Art innerhalb von drei Jahren nach ihrem ersten Auftreten die dominante Art in den jeweiligen Gewässern wurde und dies oftmals zu einer totalen Verdrängung einheimischer Sippen führte. Nicht zuletzt aus diesem Grunde wurden in den letzten Jahren verschiedene Kontrollmaßnahmen auf ihre Effektivität hin untersucht. Nach LEACH & DAWSON (2000) erwies sich das einfache Entfernen der Pflanzen als wenig erfolgreich und führte lediglich zu einer Abnahme der jeweiligen Biomasse von *Crassula helmsii* in den Gewässern. Auch Versuche mit chemischen Kontrollmaßnahmen brachten keine zufriedenstellenden Ergebnisse (DAWSON 1996, LEACH & DAWSON 2000).

5.3 Produktionsbiologie von *Hydrocotyle ranunculoides*

Die Ergebnisse der im Rahmen dieser Arbeit durchgeführten Untersuchungen offenbaren das große Potential, welches *Hydrocotyle ranunculoides* hinsichtlich einer weiteren Ausbreitung, auch bzw. vor allem unter den vorhergesagten starken Klimaveränderungen besitzt. Die Freilanduntersuchungen an den bislang bekannten Wuchsorten der Art in Deutschland zeigen, dass der Große Wassernabel auch in Nordrhein-Westfälischen Gewässern bestens wächst und unter günstigen Bedingungen innerhalb kürzester Zeit dichte und großflächige Bestände ausbilden kann, ähnlich wie dies BAAS & HOLVERDA (1996a), RUIZ-AVILA & KLEMM (1996), BAAS & DUISTERMAAT (1998), NEWMAN & DAWSON (1999) und POT (2002) auch aus anderen Ländern berichten. Die im Rahmen dieser Arbeit gemessenen Bestandsdichten von $532,4 \pm 14,2$ g TG m⁻² (dies entspricht einem Frischgewicht von rund 5,3 kg pro m⁻²) an den untersuchten Stellen erreichen nicht ganz die Bestandsdichten in anderen europäischen Ländern, wo *Hydrocotyle ranunculoides* bereits seit längerer Zeit bekannt ist. So berichten NEWMAN & DAWSON (1999) sowie NEWMAN et al. (1999) von Bestandsdichten von bis zu $71,1 \pm 3,6$ kg FG m⁻², die bei Untersuchungen in England gemessen wurden. Dort konnten Sprosslängenzuwachsraten von bis zu 20 cm pro Spross und Tag nachgewiesen werden. Es ist aber zu erwarten, dass mit anhaltender Etablierung des Neophyten in Nordrhein-Westfalen und zunehmendem Alter der Bestände die Bestandsdichten weiter zunehmen werden. Die im Rahmen dieser Arbeit beprobten Bestände waren zum Beprobungszeitpunkt erst zwei Jahre alt und bei nachfolgenden Untersuchungen konnte schon eine weitere offensichtliche Erhöhung der Bestandsdichten beobachtet werden.

Bei den Dauerflächenuntersuchungen konnte des Weiteren nachgewiesen werden, dass im Zuge der Bestandsvergrößerungen andere, einheimische sowie neophytische emers wachsende Arten von ihren bislang angestammten Wuchsplätzen verdrängt bzw. durch die auftretende starke Beschattung eliminiert wurden, ein Phänomen, worauf auch Autoren aus anderen Ländern hinweisen (NEWMAN & DAWSON 1999, VAN DER KRABBen & ROTTEVEEL 2004, EPPO 2006). So sind die gemessenen Blattflächenindizes von bis zu $5,5 \pm 2,2$ sowie die hohen Sprossdichten von 207 ± 17 m m⁻² ein sicheres Indiz dafür, dass auch submerse Wasserpflanzen unter den dichten Beständen von *Hydrocotyle ranunculoides* aufgrund des stark reduzierten Strahlungsangebotes keine Überlebenschance haben. Zudem ist durch eine verstärkte Sauerstoffzehrung unterhalb der dichten Bestände auch mit negativen Auswirkungen auf die Fauna des Gewässers zu rechnen, wie sie u.a. HILL (1999) auch beim Auftreten von Massenbeständen pleustophytischer Arten beschrieb. NEWMAN et al. (1999)

berichten des Weiteren von Problemen, die durch den behinderten Abfluss in Fließgewässern entstanden, wo der Wasserspiegel oberhalb der *Hydrocotyle ranunculoides*-Bestände deutlich erhöht wurde.

Unter den hiesigen klimatischen Bedingungen wurden sehr hohe relative Wachstumsraten von bis zu $0,132 \pm 0,008 \text{ g g}^{-1} \text{ TG d}^{-1}$ erreicht. In den Versuchsreihen wurde zudem deutlich, wie stark das Nährstoffangebot sowie die Strahlungsintensität in Verbindung mit der Temperatur die relativen Wachstumsraten beeinflussen. Die höchsten relativen Wachstumsraten konnten so auf sehr nährstoffreichem Substrat bei warmer Witterung und hoher Sonneneinstrahlung gemessen werden. Auch die Ergebnisse der Gaswechselfmessungen zeigen deutlich die Präferenz von *Hydrocotyle ranunculoides* für warme und strahlungsreiche Bedingungen. So konnten die höchsten Gaswechselfmessraten mit bis zu $3500 \mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ TG h}^{-1}$ bei Temperaturen zwischen 25 und 35 °C und mehr als $800 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ gemessen werden. Dies untermauert die Aussagen von RUIZ-AVILA & KLEMM (1996) und POT (2002), die der Art das beste Wachstum bei großer Nährstoffverfügbarkeit und sommerlichem Wetter bescheinigten. DE MARS & BOUMAN (2002) berichten zwar auch von einem Vorkommen von *Hydrocotyle ranunculoides* in einem Moor in den Niederlanden, doch ist nicht zu vermuten, dass *Hydrocotyle ranunculoides* dort vergleichbar große Bestände ausbilden kann, wie es von nährstoffreichen Standorten bekannt wurde.

Des Weiteren zeigte der Große Wassernabel die Fähigkeit, auch unter trockeneren Bedingungen zu überdauern und zu wachsen. Somit ist die Art, ähnlich wie einige Sumpfpflanzenarten (BUSCH 2000, KOTOWSKI et al. 2001, SMITH & BROCK 2007) an zwischenzeitliche trockenere Bedingungen angepasst. Neben Veränderungen im Trockengewichtsgehalt der Pflanzenorgane, was als typische Anpassung an verringerte Wasserverfügbarkeiten anzusehen ist (u.a. GENG et al. 2007a), zeigte *Hydrocotyle ranunculoides* hierbei Unterschiede in der Länge der Internodien und im Aerenchymgehalt der Sprosse. Die verkürzten Blattstängellängen bei drainierten Bodenbedingungen manifestierten sich zudem in einer signifikanten Abnahme des Anteils der Blattstängel an der gebildeten Gesamtbiomasse. GENG et al. (2006, 2007a) und PAN et al. (2006) beschrieben für die in großen Regionen verschiedener Kontinente invasive *Alternanthera philoxeroides* vergleichbare Anpassungen an unterschiedliche Standortbedingungen, was sie für den Erfolg dieser Art mit verantwortlich machen. Die Unterschiede in den Chlorophyllgehalten und im Chlorophyll a:b-Verhältnis der Blätter von *Hydrocotyle ranunculoides* bei unterschiedlichen

Hydroregimen sind ebenfalls als Anpassungen an unterschiedliche Habitatbedingungen anzusehen. Die höchsten absoluten Chlorophyllgehalte wurden beim Großen Wassernabel unter halbdrainierten Bedingungen erreicht, was ASHRAF & YASMIN (1991) auch von an Staunässe angepassten Poaceen beschrieben. MOMMER et al. (2005a) wiesen bei drainiert und submers kultivierten *Rumex thyrsiflorus*-Pflanzen vergleichbare, signifikante Unterschiede im Chlorophyll a:b-Verhältnis nach, wobei allerdings auch unter verschiedenen Lichtregimen signifikante Unterschiede gemessen wurden. Zudem stellten MOMMER et al. (2005b) fest, dass auch die Gesamtchlorophyllgehalte von Pflanzen unter dem Einfluss verschiedener Lichtbedingungen und Hydroregimen signifikant unterschiedlich waren. KITAJIMA & HOGAN (2003) stellten bei einigen tropischen Baumarten fest, dass eine Verringerung des N-Gehaltes der Blätter zu einer Erhöhung des Chlorophyll a:b-Verhältnisses führte. Diese Verringerung des N-Gehaltes der Blätter kann entweder bei gleichen Stickstoffverfügbarkeiten durch eine höhere Einstrahlung, verbunden mit einer höheren C-Assimilation, oder durch eine Verringerung der Stickstoffverfügbarkeiten bei gleichen Lichtbedingungen erreicht werden (HIKOSAKA & TERASHIMA 1995). Da in dem hier durchgeführten Versuch die Pflanzen unter gleichen Lichtbedingungen und gleichem Substrat kultiviert wurden, ist es wahrscheinlich, dass die Stickstoffaufnahme von *Hydrocotyle ranunculoides* unter trockeneren Bodenbedingungen erschwert war und nur eingeschränkt erfolgte.

Trotz der höchsten Chlorophyllgehalte bei halbdrainierten Pflanzen wurden die höchsten Gaswechselraten, in Kombination mit den höchsten stomatären Leitfähigkeiten (ca. $2,2 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ bei einem VPD von 1,5 kPa), bei staunass kultivierten *Hydrocotyle ranunculoides*-Pflanzen gemessen. Im Vergleich zum heimischen Wassernabel, *Hydrocotyle vulgaris*, für den KOTOWSKI et al. (2001) die besten Wachstumsbedingungen unter nicht staunassen und wenig eutrophierten Bedingungen nachwies, zeigt der Große Wassernabel insgesamt eine Präferenz für staunasse bis halbdrainierte und nährstoffreiche Bodenbedingungen, unter denen der nicht-native *Hydrocotyle ranunculoides* dann auch bedeutend höhere maximale Gaswechselraten zeigt als der indigene *Hydrocotyle vulgaris* (HUSSNER & LÖSCH 2007). Die maximalen Gaswechselraten von *Hydrocotyle ranunculoides* von $3500 \text{ } \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ wurden bei Temperaturen zwischen 25-35°C und einer Photonenflussdichte von über $800 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ erreicht, der einheimische Wassernabel *Hydrocotyle vulgaris* zeigt maximale Gaswechselraten bei einem Temperaturoptimum von 20 – 30 °C und einen Lichtsättigungswert von $\sim 350 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (HUSSNER & LÖSCH 2007).

Hydrocotyle ranunculoides zeigte bei unterschiedlichen Wasserdampfsättigungsdefiziten zwischen Blatt und Luft (VPD) starke Unterschiede in den stomatären Leitfähigkeiten. So wurden bei einem VPD von 1 kPa stomatäre Leitfähigkeiten von bis zu $2 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ gemessen und bei einem VPD von 2 kPa lagen die Werte nur noch bei rund $0,5 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.

Die hohe Regenerationsfähigkeit des Großen Wassernabels, die in den Untersuchungen nachgewiesen werden konnte, bestätigte die Aussagen von RUIZ-AVILA & KLEMM (1996) sowie NEWMAN & DAWSON (1999), dass eine mechanische Kontrolle der Bestände nur mäßig erfolgversprechend erscheint. Dennoch berichtet POT (2002) von einer erfolgreichen mechanischen Kontrolle eines Bestandes in den Niederlanden, wo - nach allerdings viermaliger mechanischer Kontrolle (mit dem Einsatz von Baggern, die die Bestände vollständig entfernten) des Bestandes innerhalb einer Vegetationsperiode - ein *Hydrocotyle ranunculoides*-Bestand nachhaltig bekämpft werden konnte. Eine Verhinderung des Verdriftens aller entstehenden Pflanzenfragmente hält jedoch auch POT (2002) für unmöglich. Auch deshalb bezeichnen NEWMAN & DAWSON (1999) die mechanische Bekämpfung von *Hydrocotyle ranunculoides* als uneffektive Methode, die zudem sehr hohe Kosten von bis zu 15.000 Euro pro km Gewässer verursacht. POT (2002) weist darauf hin, dass in den Niederlanden weitere Kosten bei der Entsorgung entnommener Pflanzen entstanden, da die Pflanzen sehr hohe Cd und Zn-Gehalte aufwiesen, was eine einfache Kompostierung verhinderte. NEWMAN & DAWSON (1999) beschreiben den Einsatz von 2,4-D als einzige in ihre Augen effektive und kostengünstige Managementmaßnahme, die innerhalb von sechs Wochen eine vollständige Eliminierung eines *Hydrocotyle ranunculoides*-Bestandes in Großbritannien bewirkte. Über die weiteren Auswirkungen dieses Herbizideinsatzes auf die übrige Flora und Fauna des Gewässers werden jedoch keine Auskünfte gegeben. Da durch den Einsatz von Herbiziden auch einheimische Wasserpflanzenarten vernichtet werden, ist zu befürchten, dass sich auf solcherart vegetationsfrei gemachte Flächen im Anschluss nur wieder neophytische Arten ausbreiten, die von der Ausschaltung der Konkurrenz heimischer Arten profitieren.

Ein wichtiger Aspekt für ein mögliches Management des Großen Wassernabels in europäischen Gewässern in der Zukunft ist die Möglichkeit einer biologischen Kontrolle. Während POT (2002) darauf hinweist, dass *Hydrocotyle ranunculoides* in den Niederlanden frei von jeglichem Schädlingsbefall war, konnte in Nordrhein-Westfalen bei Nutrias eine Präferenz für die saftigen Blätter von *Hydrocotyle ranunculoides* nachgewiesen werden.

Zudem waren Gewächshaus-Kulturen der Art mit weißen Fliegen (*Aleurodina spec.*) befallen. CORDO et al. (1982) berichten zudem von einer Käferart (*Listronotus elongatus*) als potentielles biologisches Kontrollagens für *Hydrocotyle ranunculoides*. SHEPPARD et al. (2006) verweisen ferner auf geplante Forschungsaktivitäten, um weitere natürliche Fraßfeinde der Art zu finden. In Kombination mit den schon bekannten Fraßfeinden lässt dies für die Zukunft erwarten, dass mit oder ohne entsprechende Unterstützung durch den Menschen allmählich eine biologische Bestandskontrolle des Großen Wassernabels möglich sein wird.

Zusammenfassend kann *Hydrocotyle ranunculoides* als eine sehr anpassungsfähige Art angesehen werden, die unter unterschiedlichen Habitatbedingungen eine große phänotypische Plastizität aufweist. Somit ist die der Große Wassernabel in der Lage, auch unter hiesigen klimatischen Bedingungen hervorragend zu wachsen, so dass der weiteren Ausbreitung des Neophyten nichts im Wege stehen dürfte.

5.3 Produktionsbiologie und erwartete Ausbreitung von *Ludwigia grandiflora*

Auch *Ludwigia grandiflora* kann unter hiesigen klimatischen Bedingungen überdauern. In Kulturen auf dem Freigelände der Universität Düsseldorf überstand die Art selbst die Winter unbeschadet und war in ihrer submersen Wuchsform zum Teil auch im Winter grün. Bei leicht erhöhten Wassertemperaturen konnte zudem beobachtet werden, wie die Art im Frühjahr gut 3-4 Wochen vor den übrigen Pflanzen emerse Triebe ausbildete. Alle Pflanzen produzierten reichlich Samen; ob diese jedoch auch in freier Natur auskeimen können, wurde noch nicht geklärt.

Bei den Wachstumsversuchen zeigte die bislang noch nicht in Deutschland nachgewiesene Art zwar eine Präferenz für stark nährstoffhaltigen Boden, erreichte aber auch unter nährstoffarmen Bedingungen relative Wachstumsraten von rund $0,03 \text{ g g}^{-1} \text{ TG h}^{-1}$. Diese waren immerhin gut halb so hoch die wie unter nährstoffreichen Bedingungen. REJMANKOVA (1992) wies auch für die verwandte Art *Ludwigia peploides* bei zunehmender Nährstoffverfügbarkeit im Boden einen Anstieg in der gebildeten Biomasse nach. *Ludwigia grandiflora* reagierte auf zunehmende Nährstoffverfügbarkeiten im Sediment mit einer Abnahme im Wurzel : Spross-Verhältnis, was CALOIN et al. (1980), CHAPIN (1980), BUSCH et al. (2004) und BONIFAS et al. (2005) auch für andere Pflanzenarten ganz allgemein als Anpassung an Nährstoffknappheit beschrieben.

SHEPPARD et al. (2006) geben 15 – 20 Tage als Verdopplungszeit der *Ludwigia grandiflora* Biomasse in stehenden Gewässern an; in fließenden Gewässern sind es 70 Tage. Dies deutet darauf hin, dass das Großblütige Heusenkraut die besten Wuchsbedingungen in stehenden Gewässern vorfindet.

Ludwigia grandiflora bildete bei den eigenen Untersuchungen die höchsten Gesamtbiomassen unter staunassen Bedingungen und reagierte auf niedrigere Wasserstände mit einer Zunahme der Wurzelbiomasse, wohingegen die gebildete Sprossbiomasse signifikant abnahm. Durch die Verringerung der oberirdischen Anteile an der Gesamtbiomasse erhöhte sich zudem das Verhältnis von Wurzel : Spross mit zunehmender Trockenheit, was BUSCH et al. (2004) und SALTMARSH et al. (2006) als typisch für Sumpfpflanzen ansehen. KERCHER & ZEDLER (2004) weisen darauf hin, dass die Höhe der Abnahme des Wurzel : Spross-Verhältnisses bei zunehmendem Wasserstand als ein Maß für die Überflutungstoleranz einer Art angesehen

werden kann. Anders als viele andere Pflanzenarten (ARMSTRONG et al. 1994, BLOM & VOESENEK 1996) reagierte *Ludwigia grandiflora* auf einen erhöhten Wasserstand nicht mit einer verstärkten Aerenchymbildung, sondern bildete spezielle, stark aerenchymhaltige und negativ geotrop wachsende Wurzeln aus, wie dies ELLMORE (1981a,b) auch für *Ludwigia peploides* beschrieb. Nach DANDELLOT et al. (2005) ist die Fähigkeit, auch unter variierenden Wasserständen zu wachsen, mit ausschlaggebend für die hohe Konkurrenzkraft des Großblütigen Heusenkrauts.

Ludwigia grandiflora erreicht ihre maximalen Gaswechselraten bei einer Temperatur zwischen 25 und 35 °C und einer Photonenflussdichte von über $\sim 700 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Dabei ist die stomatäre Leitfähigkeit der Art zwar vom VPD der Luft abhängig, aber weniger empfindlich als dies bei *Hydrocotyle ranunculoides* gemessen wurde. So erreichten die stomatäre Leitfähigkeit auch bei einem VPD von rund 5 kPa noch Werte von $0,8 \text{ mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Bei Gaswechsellmessungen an unterschiedlich kultivierten Pflanzen von *Ludwigia grandiflora* konnte des Weiteren festgestellt werden, dass die Art unter drainierten Bedingungen deutlich geringere maximale Gaswechselraten erreicht als unter halbdrainierten und drainierten Bedingungen. Dies ist eine typische Reaktion von Pflanzen von feuchten Standorten an zu trockene Standortbedingungen, die BUSCH (2000) auch bei drei Großseggen nasser Standorte nachwies. Auch LI et al. (2004) fanden bei *Typha latifolia* einen direkten Zusammenhang zwischen den erreichten maximalen Gaswechselraten und dem Wasserstand.

Ludwigia grandiflora hat eine beträchtliche Regenerationsfähigkeit. Neben den sehr hohen Regenerationszahlen, die bei den Sprossstücken beobachtet werden konnten, regenerierten sich auch aus 8 % der Blätter neue Pflanzen. Hinzu kommt die große Menge produzierter Samen, deren Keimungsfähigkeit unter hiesigen Bedingungen jedoch nicht getestet wurde. Nach SHEPPARD et al. (2006) ist eine Reproduktion der Art durch ausgebildete Samen möglich, DANDELLOT et al. weisen jedoch darauf hin, dass die aus Frankreich beschriebene polyploide ($2n=80$) *Ludwigia grandiflora* ssp. *hexapetala* oftmals steril ist, wohingegen die an vielen Stellen im mediterranen Raum anzutreffende diploide ($2n=16$) *Ludwigia peploides* ssp. *montevicensis* reichlich fruchtet und im Süden Frankreichs *Ludwigia grandiflora* ssp. *hexapetala* verdrängt und ersetzt hat.

Ein eventuelles Management von *Ludwigia grandiflora* wird durch die gute vegetative Vermehrung nur sehr eingeschränkt möglich sein. Mechanische Kontrollmaßnahmen erscheinen aufgrund der guten Regenerationsfähigkeit auch einzelner Sprossbruchstücke nur bedingt geeignet. Auch über biologische Kontrollmöglichkeiten ist wenig bekannt; lediglich MCGREGOR et al. (1996) berichten über Erfahrungen mit einer biologischen Kontrolle von *Ludwigia grandiflora* mit der Käferart *Lysathia ludoviciana* in den Vereinigten Staaten. Somit ist eine weitere Erforschung möglicher Managementmaßnahmen dringend erforderlich.

5.5 Produktionsbiologie und Ausbreitung von *Myriophyllum aquaticum*

Das Brasilianische Tausendblatt zeigte ein enormes Anpassungspotential an unterschiedliche Habitatbedingungen. Die Art bewies in den Wurzelwachstumsexperimenten in Rhizotronen eine enorme Fähigkeit, auch unter drainierten Bodenbedingungen zu wachsen, was entscheidend für die weitere Ausbreitung und Etablierung des Neophyten in Mitteleuropa sein könnte. Nach WHEELER (1999) ist die Fähigkeit von Wasser- und Sumpfpflanzen, unter trockenen Bodenbedingungen zu überdauern, entscheidend für die erfolgreiche Verbreitung einer Sippe. Auch die nachgewiesene, bislang von verschiedenen Autoren (CHICKEN 1977, MILNER 1979, DIEKJOBST & WOLFF 1995) unterschiedlich bewertete Winterhärte von *Myriophyllum aquaticum* dürfte einen nicht zu unterschätzenden Anteil an ihrer weiteren Ausbreitung in der Zukunft haben.

Die im Versuch nachgewiesene Anpassung an trockenere Hydroregime wird auch durch ein schnelles Wurzelwachstum der Art erreicht. Durch die erreichten größeren Wurzeltiefen können Pflanzen die Wasseraufnahme signifikant erhöhen (DAVIES & BACON 2003). Die bei abnehmender Nährstoffverfügbarkeit im Boden beobachtete Erhöhung des Wurzel : Spross-Verhältnisses von *Myriophyllum aquaticum* gilt als typisch für wurzelnde, aquatische Makrophyten (BARKO et al. 1991), und wurde auch bereits von einigen anderen Wasserpflanzenarten beschrieben (MANTAI & NEWTON 1982, JAMES et al. 2006, XIE et al. 2007). Die gemessenen Wurzel : Spross-Verhältnisse von 0,09 bis 0,16 sind vergleichbar mit den von SYTSMA & ANDERSON (1993a,d) gemessene Werten bei submersen *Myriophyllum aquaticum*-Pflanzen in kalifornischen Seen, wo Werte von 0,02 bis 0,13 ermittelt wurden. Sie liegen auch in ähnlichen Größenordnungen wie die in verschiedenen Untersuchungen bei *Myriophyllum spicatum* festgestellten Wurzel : Spross-Verhältnisse von 0,03 bis 0,14 (LOCZY et al. 1983) und 0,17 (KIMBEL & CARPENTER 1981).

Die Aerenchymgehalte der Wurzeln, die signifikant durch den Wasserstand beeinflusst wurden, liegen mit einer Porosität von 0,23 unter staunassen Bedingungen deutlich unter den Werten, die SUTTON & BINGHAM (1973) bei in tieferem Wasser gehaltenen Pflanzen beobachten konnten. Auch die Porosität des Sprosses war mit 0,2 unter staunassen Bedingungen geringer als die bei Pflanzen aus tieferem Wasser von SUTTON & BINGHAM (1973) gemessenen Werte von ca. 0,35. Ähnliche Aerenchymgehalte sind von *Myriophyllum heterophyllum* beschrieben, während SCHUETTE et al. (1994) bei *Myriophyllum spicatum* Aerenchymgehalte von rund 57 % feststellten.

Die Zunahme der relativen Wachstumsrate und der Gesamtbiossen bei zunehmender Nährstoffverfügbarkeit im Boden, wie sie für *Myriophyllum aquaticum* in dieser Arbeit nachgewiesen werden konnte, ist kennzeichnend für Arten, die nährstoffreiche Standorte bevorzugen. SUTTON (1985) und SYTSMA & ANDERSON (1993b,c,d) charakterisierten *Myriophyllum aquaticum* bereits in früheren Arbeiten als eine solche, nährstoffreiche Standorte bevorzugende Art. Trotzdem ist das Brasilianische Tausendblatt in der Lage, Bestände unter sehr unterschiedlichen Habitatbedingungen auszubilden (MOREIRA et al. 1999b, HUSSNER & LÖSCH 2005). Die Biomasseproben aus einem Kleingewässer in Heiligenhaus, mit Werten von mehr als 2 kg TG m⁻² (dies entspricht einem Frischgewicht von rund 20 kg m⁻²) zeigen die enormen Bestandsdichten an, die *Myriophyllum aquaticum* unter günstigen Bedingungen bereits innerhalb kurzer Zeit erreichen kann. MONTEIRO & MOREIRA (1990) berichten von noch etwas dichteren Populationen in Portugal, wo Werte von 22 bis 26 kg FG m⁻² gemessen wurden, und SYTSMA & ANDERSON (1993a) von Gesamtbiossen von bis zu 1 kg TG m⁻², die in Kalifornien erreicht wurden. SYTSMA & ANDERSON (1993a) geben an, dass der Trockengewichtsanteil der Art bei rund 20% liegt, was im Rahmen der vorliegenden Arbeit für die Sprosse ebenfalls festgestellt wurde. Der Trockengewichtsanteil der Blätter ist mit rund 15 % etwas geringer.

Bei den durchgeführten Gaswechsellmessungen zeigte *Myriophyllum aquaticum* ihr physiologisches Optimum bei Temperaturen von 27-37°C und einer Einstrahlung von über 900 µmol Photonen m⁻² s⁻¹. Die maximalen Gaswechselraten der Sprosse liegen bei rund 400 µmol CO₂ g⁻¹TG h⁻¹. SALVUCCI & BOWES (1982) geben für emerse Triebe von *Myriophyllum aquaticum* ebenfalls sehr hohe Lichtsättigungswerte der Photosynthese an.

Die hohe Regenerationsfähigkeit von *Myriophyllum aquaticum* ist eine der wesentlichen Faktoren für eine weitere Ausbreitung in Deutschland. Da hier, wie in allen anderen Regionen der Welt, in denen die Art als Neophyt auftritt (u.a. GUILLARMOD 1979, ORCHARD 1979, 1981, 1985, NELSON & COUCH 1985), nur weibliche Pflanzen vorkommen, ist die vegetative Reproduktion die einzige Möglichkeit, sich hier auf natürlichem Wege weiter auszubreiten. Regeneration erfolgt aus allen Pflanzenabschnitten, wobei die unbeblätterten Sprossabschnitte mit Nodien die geringste Regenerationsraten zeigten. Die Fähigkeit, sich aus einzelnen Blättern innerhalb weniger Wochen unter guten Bedingungen zu 100 % zu regenerieren, ist nach FRITSCHLER (2007) allerdings nur auf emerse Blätter beschränkt. Nach FRITSCHLER (2007) sind zudem die Lichtbedingungen, die Nährstoffverfügbarkeit sowie die Temperatur

mit entscheidend für die Regenerationsraten der Art. KANE et al. (1991) weisen des Weiteren darauf hin, dass experimentell auch durch den Zusatz von Phytohormonen die Regenerationsrate von *Myriophyllum aquaticum* erhöht werden kann.

Wohl nicht zuletzt durch die gute Regenerationsfähigkeit dürfte ein ausschließlich mechanisches Management des Brasilianischen Tausendblatts wenig Erfolg versprechen. GUILLARMOD (1979), SUTTON (1985) und MOREIRA et al. (1999a,b) verweisen auf Untersuchungen zur Möglichkeit einer chemischen Kontrolle der Sippe, die jedoch keine zufriedenstellenden Ergebnisse erbrachten. MOREIRA et al. (1999a) berichten, dass die auch in hiesigen Regionen in der Vergangenheit vielfach zur biologischen Kontrolle von Massenbeständen submerser Pflanzen ausgebrachten Grasfische (*Ctenopharynodon idella* Val.) das Brasilianische Tausendblatt bei Anwesenheit anderer Pflanzen nur sehr zögerlich verzehren. CILLIERS (1999a, b) weist auf die mögliche Eignung von Blattkäferarten (*Lysathia* spec.) als biologisches Kontrollagens hin, die in Experimenten von den getesteten Sippen ausschließlich *Myriophyllum aquaticum* befielen und die verwandte und bei uns indigene Art *Myriophyllum spicatum* verschmähten. SHEPPARD et al. (2006) erwähnen Untersuchungen mit einer weiteren Rüsselkäferart. PARKER et al. (2007) beschreiben des Weiteren eine stark ausgeprägte Fraßpräferenz des nordamerikanischen Bibers (*Castor canadensis*) für *Myriophyllum aquaticum*, der die Populationen der Art in Feldexperimenten deutlich dezimierte. Zusammenfassend scheint somit eine biologische Kontrolle des Brasilianischen Tausendblatts in der Zukunft nicht unmöglich, doch wird der Erfolg solcher Aktivitäten in den verschiedenen Regionen weltweit wohl sehr unterschiedlich sein.

5.6 Produktionsbiologie und Managementperspektiven bei *Myriophyllum heterophyllum*

Die mit *Myriophyllum heterophyllum* besiedelten Gewässer im Untersuchungsgebiet zeichnen sich durch geringe Nährstoffkonzentrationen aus, die noch unter den Werten liegen, die PIETSCH & JENTSCH (1984) für 28 verschiedene Siedlungsgewässer von *Myriophyllum heterophyllum* in Ostdeutschland angeben. BUGBEE et al. (2003) beschreiben aus den USA Vorkommen der Art in einem oligotrophen, 110 ha großen Gewässer, wo das Verschiedenblättrige Tausendblatt große Bestände ausbildet. Diese Autoren gehen davon aus, dass die Art in der Lage ist, Nährstoffe in großem Maße aus dem Seesediment aufzunehmen, was RÖNICKE et al. (2006) auch für den Neophyten *Elodea nuttallii* aus dem Tagebausee Goitsche beschreiben. CASPER et al. (1980) wiesen allerdings darauf hin, dass *Myriophyllum heterophyllum* auch in nährstoffreicheren Gewässern zu finden ist. Die in den Düsseldorfer Stadtgewässern durchgeführten Biomassesammlungen zeigten eine relativ hohe Bestandsdichte, die die Art in den flachen Gewässern erreicht. Dabei unterschieden sich die beiden beprobten Gewässer nicht signifikant voneinander und es wurden in beiden Gewässern Gesamtbiomassen von durchschnittlich rund 340 g TG m^{-2} ermittelt. Diese Werte sind vergleichbar mit den für *Myriophyllum spicatum* angegebenen Bestandsdichten, die u.a. LILLIE et al. (1997) und NEWMAN & BIESBOER (2000) ermittelten.

Ein Management von *Myriophyllum heterophyllum* wird von verschiedenen Autoren als sehr kostenintensiv und wenig erfolgversprechend beschrieben (u.a. HALSTEAD et al. 2003, HUSSNER et al. 2005). HALSTEAD et al. (2003) berichten von einem Wachstum von rund 2 cm pro Tag unter günstigen Bedingungen nach den erfolgten Mähmaßnahmen, KRAUSE (pers. Mitteilung) gibt für die Bestände in Düsseldorf Sprosslängenzuwachsraten von rund 5,6 cm pro Woche an. Neben der enormen Regenerationsfähigkeit des Verschiedenblättrigen Tausendblatts, die auch im Rahmen dieser Arbeit nachgewiesen werden konnte, ist wohl auch die Tatsache, dass die Art immergrün ist ein entscheidender Faktor für ihren Erfolg in den Gewässern. FRITSCHLER (2007) weist allerdings darauf hin, dass die Regenerationsfähigkeit von *Myriophyllum heterophyllum* von der Temperatur, den Nährstoffverhältnissen und den Lichtverfügbarkeiten maßgeblich beeinflusst wird, so dass eine Verschiebung der Managementmaßnahmen in den Winter hinein eine deutliche Verringerung der Gefahr der Bildung neuer Sprosse aus abgerissenen Sprossbruchstücken bedeuten könnte. Da zudem die in den betreffenden Gewässern anzutreffenden heimischen Wasserpflanzenarten den Winter nur in Form von Überdauerungsorganen überbrücken, würden diese Arten keine Schwächung

erfahren und im Frühjahr bessere Bedingungen neben den, dann stark dezimierten und über den Winter wohl auch nur schlecht von der Mahd erhaltenen *Myriophyllum heterophyllum*-Beständen erfahren.

5.7 Photooptische Photosynthesemessungen submerser Pflanzen

Mit der neu konstruierten Durchflussapparatur konnten in dieser Arbeit erstmals unter vollkommen gleichbleibenden Bedingungen die Auswirkungen von Licht und Temperatur auf die Photosynthese submerser Wasserpflanzen in Zeitreihen unter habitatgemäßen, aber kontrollierten Bedingungen gemessen werden. Auch wenn in früheren Arbeiten verschiedener Autoren versucht wurde, den Effekt verschiedener, sich leicht ändernder Parameter (wie z.B. des pH-Wertes und damit der Verfügbarkeit von CO₂) zu minimieren (u.a. BODNER 1994, MADSEN et al. 1996, ADAMEC 2006, BINZER et al. 2006), konnten die Bedingungen während der Messungen in nicht durchflossenen Messkammern nie über einen längeren Zeitraum konstant gehalten werden. Des Weiteren gab es große Unterschiede in der Art und Weise, wie die Nettophotosyntheseraten ermittelt wurden. Neben den zur Umsatz-Messung häufig verwendeten Sauerstoffelektroden (u.a. ADAMEC 2006, BINZER et al. 2006) wurden auch Wachstumsversuche genutzt, um den Einfluss von Temperatur und Lichtverfügbarkeit auf das Wachstum von submersen Pflanzen zu untersuchen (IMAMOTO et al. 2007). Diese stellen aber kein geeignetes Instrument dar, um kurzzeitige Veränderungen im Gaswechsel von submersen Pflanzen zu erfassen.

Die in den eigenen photooptischen Photosynthesemessungen ermittelten Gaswechselraten zeigen deutliche Unterschiede zwischen den untersuchten Arten. Während die bei *Myriophyllum heterophyllum* gemessenen Werte im Vergleich zu anderen submersen Pflanzenarten als relativ hoch eingeschätzt werden müssen (Tab. 5.1), liegen die bei *Crassula helmsii* und *Myriophyllum aquaticum* ermittelten Werte in dem Bereich, der von verschiedenen Studien als typisch für submerse Wasserpflanzen angegeben wird (Tab. 5.1). Eindeutig ist zudem, dass die maximalen Photosyntheseraten der drei untersuchten Taxa stark von der Wassertemperatur abhängig sind, was MADSEN & BRIX (1997) und BARKO & SMART (1981) auch bei anderen Wasserpflanzen nachwiesen. Dennoch werden auch bei der höchsten gemessenen Temperaturstufe von 25 °C nicht die von TITUS & ADAMS (1979) für *Myriophyllum spicatum* angeführten Lichtsättigungswerte von über 2000 µmol m⁻² s⁻¹ erreicht. Im Gegensatz dazu sind die ermittelten Lichtsättigungswerte für *Myriophyllum aquaticum* mit den Werten vergleichbar, die SALVUCCI & BOWES (1982) für diese Art angeben. Die dort genannten maximalen Gaswechselraten der submersen Sprosse liegen jedoch mit ~ 15 µmol CO₂ mg⁻¹ Chl_{abs} h⁻¹ um eine Zehnerpotenz niedriger als die hier ermittelten ~ 154 µmol O₂ mg⁻¹ Chl_{abs} h⁻¹. Des Weiteren geben SALVUCCI & BOWES (1982) einen bedeutend höheren Lichtkompensationspunkt an, der bei rund 45 µmol Photonen m⁻² s⁻¹

lag. Auch die in dieser Arbeit ermittelten maximalen Gaswechselraten von $\sim 37 \mu\text{mol O}_2 \text{ mg}^{-1} \text{ Chl}_{\text{abs}} \text{ h}^{-1}$ bei *Crassula helmsii* liegen deutlich über den von NEWMAN & RAVEN (1995) angegebenen Werten. Hier dürfte die neue Messmethodik und der immer konstant gehaltene CO_2 -Gehalt im Durchflusswasser im Vergleich zu den Messungen mit Sauerstoffelektroden in geschlossenen Systemen mit Abreicherung des beschränkten CO_2 -Vorrates entscheidend für die höheren gemessenen Gaswechselraten sein.

Die Lichtkompensationspunkte der untersuchten Sippen sind vergleichbar mit Angaben von TAVECHIO & THOMAZ (2003), während SAND-JENSEN (1988) und SAND-JENSEN & MADSEN (1991) von Lichtkompensationspunkten mariner Algen (*Ulva lactuca*) von $< 10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ berichten, wobei auch sie, ebenso wie OLESEN & SAND-JENSEN (1993), auf den Einfluss der Wassertemperatur hinweisen.

Tab.5.1: Maximale gemessene Netto-Photosyntheseraten ausgewählter submerser Makrophyten

(nach: ¹: NIELSEN & SAND-JENSEN 1989, Winkler-Titration; ²: MADSEN & BRIX 1997, O_2 -Elektrode; ³: diese Arbeit, photooptische Sauerstoffmessungen)

Art	PPFD [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$]	pH	Temperatur [°C]	Nettophotosynthese [$\text{mg O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ TG h}^{-1}$]
<i>Elodea canadensis</i> ²	300	k.A.	20	~ 32
<i>Ranunculus aquatilis</i> ²	300	k.A.	20	~ 19
<i>Potamogeton crispus</i> ¹	390	6,5	15	$38,39 \pm 4,15$
<i>Myriophyllum spicatum</i> ¹	390	6,5	15	$35,67 \pm 3,68$
<i>Elodea canadensis</i> ¹	390	6,5	15	$22,49 \pm 1,81$
<i>Potamogeton pectinatus</i> ¹	390	6,5	15	$8,98 \pm 0,53$
<i>Callitriche cophocarpa</i> ¹	390	6,5	15	$28,17 \pm 4,25$
<i>Crassula helmsii</i> ³	380	7	25	$16,23 \pm 0,43$
<i>Myriophyllum aquaticum</i> ³	380	7	25	$23,70 \pm 4,53$
<i>Myriophyllum heterophyllum</i> ³	380	7	25	$43,94 \pm 2,39$

5.8 Zusammenfassende Diskussion der Ergebnisse

Die untersuchten Arten bewiesen eindrucksvoll ihre Fähigkeit, auch unter hiesigen klimatischen Bedingungen zu überdauern und zu wachsen, wobei insbesondere *Hydrocotyle ranunculoides*, *Ludwigia grandiflora* und *Myriophyllum aquaticum* von weiter steigenden Temperaturen profitieren würden. Alle vier Taxa (*Crassula helmsii*, *Hydrocotyle ranunculoides*, *Myriophyllum aquaticum* und *Myriophyllum heterophyllum*) können unter hiesigen klimatischen Bedingungen große und dichte Bestände mit entsprechender Biomasse aufbauen. Die im Vergleich zu den anderen untersuchten Arten höchsten ermittelten Biomassen pro m² zeigte *Crassula helmsii*, was von den Ergebnissen der Wachstumsversuche unter kontrollierten Bedingungen und Gaswechsellmessungen nicht a priori erwartet werden konnte. Die stehende Biomasse ist aber in hohem Maße vom Bestandsalter abhängig und nicht nur von der aktuellen Nettoprimärproduktion. Die Bestände des immergrünen Helms' Dickblatt waren wohl viel älter als die Bestände der anderen Neophyten, so dass über die Jahre hinweg eine enorme Biomassenakkumulation erfolgen konnte. Auf diesen Vorteil, den immergrüne Pflanzen in aquatischen Habitaten gegenüber einjährigen Pflanzen haben, weisen GREULICH & BORNETTE (2003) hin. Die bei *Hydrocotyle ranunculoides* ermittelten Bestandsdichten waren weitaus geringer, als die der von NEWMAN & DAWSON (1999) sowie NEWMAN et al. (1999) beprobten Bestände in Großbritannien. Da die Pflanzen aber im Frühjahr zum Großteil aus den Vorjahressprossen wieder neu austreiben, ist zu erwarten, dass die Bestände in NRW in den nächsten Jahren erheblich an Dichte zunehmen werden. Auch bei dem nur ca. 2 Jahre alten beprobten Bestand von *Myriophyllum aquaticum* lagen die geernteten Gesamtbiomassen pro m² deutlich unter den von MONTEIRO & MOREIRA (1990) für Portugal angegebenen Werten. Aber auch beim Brasilianischen Tausendblatt ist zu erwarten, dass die beprobten Bestände in Zukunft in ihrer Bestandsdichte weiter zunehmen werden, da sie ebenfalls im Frühjahr aus den Vorjahres- und den überdauernden submersen Sprossen neu austreibt. So sollten die bis jetzt noch relativ jungen Bestände von *Myriophyllum aquaticum*, *Hydrocotyle ranunculoides* und auch der immergrünen Art *Myriophyllum heterophyllum* in NRW zunehmend dichter werden und das Vegetationsbild der von ihnen besiedelten Gewässer in immer stärkerem Maße prägen.

Die Bestandsdichten von *Myriophyllum heterophyllum* beweisen, wie ineffektiv Mähmaßnahmen an solchen Massenbeständen in Gewässern sind. So wurden von den hochgerechnet 7 t TG (dies entspricht 79,5 t FG) im Spee'schen Graben und den 9,5 t TG (108,5 t FG) im Schwanenspiegel und Kaiserteich der Parkanlagen Düsseldorfs lediglich

weniger als die Hälfte im Rahmen der Mäharbeiten entfernt (Umweltamt Düsseldorf). Vor allem entstehen bei solchen Mähmaßnahmen eine Vielzahl von Sprossbruchstücken, die neben der Bildung weiterer Bestände in den bisherigen Gewässern durch Verdriftung mit der fließenden Welle (die Düsseldorfer Stadtgewässer werden von der Düssel durchflossen, welche in ihrem späteren Verlauf in den Rhein mündet) oder durch Wasservögel in neue Gewässer gelangen können (BARRAT-SEGRETAIN 1996, GREEN et al. 2002, FIGUEROLA & GREEN 2002, 2004, FIGUEROLA et al. 2002, SANTAMARIA et al. 2002, NATHAN 2006).

Über einen ähnlich geringen Erfolg von Mähmaßnahmen wird auch von den Ruhrstauseen berichtet, wo die Bestände des Neophyten *Elodea nuttallii* bereits wenige Wochen nach der Mahd wieder die Gewässeroberfläche erreichen (VAN DE WEYER, mündliche Mitteilung). Insgesamt scheinen somit Mähmaßnahmen zur Eindämmung neophytischer Wasserpflanzen oft lediglich dem reinen Aktionismus zu dienen, aber keine nachhaltige Besserung der Verkrautungsproblematik in den betroffenen Gewässern zu bewirken. Es sei aber auch darauf hingewiesen, dass abgesehen von Einschränkungen der menschlichen Nutzung sowie einem subjektiv eventuell verringerten ästhetischen Wert der Gewässer, bislang keine negativen, biologischen Auswirkungen solcher dichten submersen Bestände aquatischer Makrophyten aus Deutschland bekannt wurden. EDWARDS et al. (2006) berichten hingegen von negativen Effekten von dichten Beständen neophytischer Wasserpflanzen auf die heimische Wasserpflanzenvegetation. Voraussichtlich werden zukünftig auch bei uns Massenvorkommen von *Hydrocotyle ranunculoides*, *Ludwigia grandiflora* oder *Myriophyllum aquaticum* Probleme durch starke Beschattung und durch starke Sauerstoffzehrungen im Gewässer mit sich bringen. Daraus resultierende Folgen für die Ökosysteme sind nur schwer abschätzbar. HILL & CILLIERS (1999) und HILL (1999) berichten von Beispielen aus anderen Ländern, wo es durch Massenbestände pleustophytischer Wasserpflanzen zu einem Sauerstoffmangel im Wasserkörper kam. HILL & CILLIERS (1999) heben des Weiteren Probleme hervor, die durch die negativen Veränderungen des Wassers (schlechter Geruch, Farbe und Trübung) für die Trinkwassergewinnung entstehen können.

Die im Rahmen dieser Arbeit untersuchten Neophyten zeigten alle eine signifikante Zunahme der Gesamtbiomassen bzw. der relativen Wachstumsraten bei zunehmenden Nährstoffverfügbarkeiten im Boden. Somit konnten die Vermutungen von SUTTON (1985), DAWSON & WARMAN (1987), SYTSMA & ANDERSON (1993b,c,d), DAWSON (1994), RUIZ-AVILA & KLEMM (1996) & POT (2002) bestätigt werden, die diese Arten als Pflanzen nähr-

stoffreicher Standorte beschreiben. Während *Myriophyllum aquaticum* ($\sim 0,02 \text{ g g}^{-1} \text{ TG d}^{-1}$), *Crassula helmsii* ($\sim 0,25 \text{ g g}^{-1} \text{ TG d}^{-1}$) und *Ludwigia grandiflora* ($\sim 0,35 \text{ g g}^{-1} \text{ TG d}^{-1}$) auch auf dem nährstoffarmen Substrat relativ guten Wuchs zeigten, konnte *Hydrocotyle ranunculoides* auf diesem Substrat keinen vergleichbaren Zuwachs vorweisen. Auf nährstoffreichem Substrat unter gleichen klimatischen Bedingungen erreichte die Art aber die höchsten relativen Wachstumsraten unter allen hier untersuchten Taxa (s. Tab. 5.2)

Tab. 5.2: Die maximalen relativen Wachstumsraten verschiedener aquatischer Makrophyten im Vergleich

Art	Maximale relative Wachstumsrate (RGR) [$\text{g g}^{-1} \text{ TG d}^{-1}$]	Quelle
<i>Alternanthera philoxeroides</i>	0,027	GENG et al. 2007b
<i>Azolla filiculoides</i>	0,14	JANES 1997
<i>Crassula helmsii</i>	0,072	diese Arbeit
<i>Elodea canadensis</i>	0,066	JAMES et al. 2006
<i>Elodea nuttallii</i>	0,086	JAMES et al. 2006
<i>Hydrocotyle ranunculoides</i>	0,132	diese Arbeit
<i>Hygrophila polysperma</i>	0,025	DOYLE et al. 2003
<i>Ludwigia grandiflora</i>	0,067	diese Arbeit
<i>Ludwigia peploides</i>	0,17	REJMANKOVA 1992
<i>Ludwigia repens</i>	0,025	DOYLE et al. 2003
<i>Myriophyllum aquaticum</i>	0,055 bzw. 0,06	diese Arbeit; SYSTMA et al. 1993b
<i>Myriophyllum spicatum</i>	0,139	HOFMANN et al. 1984

Im Vergleich zu anderen, in verschiedenen Regionen weltweit als „aquatic weeds“ betrachteten Wasserpflanzenarten liegen die hier gemessenen Werte durchaus in vergleichbaren Dimensionen. Die bei *Hydrocotyle ranunculoides* ermittelten Werte von rund $0,132 \text{ g g}^{-1} \text{ TG d}^{-1}$ liegen im oberen Bereich der bislang bekannten relativen Wachstumsraten, erreichten in den Versuchen jedoch nicht ganz den für *Ludwigia peploides* angegeben Wert von $0,17 \text{ g g}^{-1} \text{ TG d}^{-1}$. *Ludwigia grandiflora* hingegen zeigte weniger als halb so hohe Werte als die verwandte Art *Ludwigia peploides*. Dies könnte ein weiterer Erklärungspunkt für die Substitution der bereits einige Jahrzehnte früher nach Frankreich eingeführten Art *Ludwigia grandiflora* durch *Ludwigia peploides* in Südfrankreich sein (DANDELLOT et al. 2005). *Myriophyllum aquaticum* kam in den Versuchen auf vergleichbar hohe Werte wie die von SYSTMA (1993b) ebenfalls in Kulturversuchen für diese Art ermittelten $0,0595 \text{ g g}^{-1} \text{ TG d}^{-1}$, die jedoch weniger als halb so hoch sind wie die von HOFMANN et al. (1984) angegebenen

Zahlen für die verwandte Art *Myriophyllum spicatum*, die insbesondere in den großen Seen in den USA große Probleme verursacht (u.a. MADSEN et al. 1988, BOYLEN et al. 1999). Die Präferenz der untersuchten aquatischen Neophyten für nährstoffreiche Standorte lässt vermuten, dass diese von einer Eutrophierung der Gewässer erheblich profitieren dürften. ZEDLER & KERCHER (2004) und INDERJIT (2005) erläutern in diesem Zusammenhang ganz allgemein, dass nährstoffreiche Standorte in der Regel anfälliger für Invasionen neophytischer Pflanzenarten sind.

Die vier im Rahmen dieser Arbeit untersuchten Sippen reagierten in den Wachstumsversuchen artspezifisch sehr unterschiedlich mit Veränderungen in ihrer Biomassenverteilung auf die verschiedenen Nährstoffverfügbarkeiten. Während *Ludwigia grandiflora* und *Myriophyllum aquaticum* mit signifikanten Zunahmen des Wurzel : Spross-Verhältnisses auf abnehmende Nährstoffgehalte im Substrat reagierten, was als typische Anpassung von Pflanzen an nährstoffarme Bedingungen angesehen wird (MANTAI & NEWTON 1982, BARKO et al. 1991, JAMES et al. 2006, GENG et al. 2007b und XIE et al. 2007), zeigte *Crassula helmsii* keine Veränderungen. Bei *Hydrocotyle ranunculoides* ist, wie bei *Myriophyllum aquaticum* und *Ludwigia grandiflora*, eine signifikante Abnahme des Wurzel : Spross-Verhältnisses bei zunehmender Nährstoffverfügbarkeit im Boden zu erkennen, wobei der ungewöhnlich geringe Wert auf dem nährstoffarmen Substrat 1 vermutlich durch das unter diesen Bedingungen fast nicht existente Wachstum der Pflanzen zu erklären ist.

Die deutlichen Unterschiede in den erreichten relativen Wachstumsraten in den artspezifischen und vergleichenden Wachstumsversuchen offenbaren zudem den großen Einfluss, den die klimatischen Bedingungen auf das Wachstum bzw. die relativen Wachstumsraten haben. *Crassula helmsii* profitierte von kühleren und strahlungsärmeren Bedingungen. Dieser Befund deckt sich mit den Ergebnissen der Gaswechsellmessungen emerser Sprosse, obwohl DAWSON & WARMAN (1987) darauf hinweisen, dass das Helms' Dickblatt in Großbritannien gerade an sonnigen Standorten die dichtesten Bestände ausbildet. Ein Grund für diese unterschiedlichen Beobachtungen könnten die unterschiedlichen großklimatischen Bedingungen im stark atlantisch geprägten Großbritannien einerseits und dem weniger stark atlantisch geprägtem Klima in Nordrhein-Westfalen andererseits sein. Die beim Großen Wassernabel beobachteten Unterschiede in den relativen Wachstumsraten stehen im Einklang mit den Beobachtungen aus den Niederlanden, wo *Hydrocotyle ranunculoides* in den Jahren mit wärmeren und strahlungsreicheren Bedingungen schneller

große Bestände aufbauen konnte als in anderen Jahren (POT 2002). Dies wird des Weiteren durch die Ergebnisse der Gaswechsellmessungen untermauert, wo die Art auch eine deutliche Präferenz für warmes und strahlungsreiches Kulturmilieu zeigte.

Überflutung tolerierende Makrophyten haben eine ganze Reihe verschiedener Anpassungen an Staunässe und die in der Regel damit einhergehende Sauerstoffarmut im Boden. Neben morphologischen Anpassungen, wie der Bildung von Adventivwurzeln, der Aerenchymbildung oder ganz einfach der Bildung neuer, oberflächennaher Wurzeln (BLOM et al. 1990, ARMSTRONG et al. 1994, BUSCH 2000), haben Pflanzen auch die Möglichkeit, über physiologische und hormonelle Anpassungen ihr Überleben an solchen Standorten zu sichern (ERNST 1990, JACKSON 1990).

Hydrocotyle ranunculoides, *Ludwigia grandiflora* und *Myriophyllum aquaticum* zeigten beim Wachstum unter dem Einfluss verschiedener Hydroregime artspezifisch sehr unterschiedliche Anpassungen an die verschiedenen Wasserstände. Während *Myriophyllum aquaticum* bei einem Anstieg des Wasserstandes und unter dem Einfluss anaerober Bedingungen in der Pedosphäre eine Erhöhung des Aerenchymgehaltes der Wurzeln erfuhr - eine Anpassung flutresistenter Arten an Überflutung, wie von SMIRNOFF & CRAWFORD (1983), JUSTIN & ARMSTRONG (1987), BLOM & VOESENEK (1996) und BUSCH (2000) auch bei anderen Pflanzenarten gezeigt - offenbarten die Aerenchymgehalte der Wurzeln von *Ludwigia grandiflora* und *Hydrocotyle ranunculoides* bei unterschiedlichen Wasserständen keine signifikanten Unterschiede. Im Gegensatz zu *Hydrocotyle ranunculoides*, der keine morphologischen Anpassungen der Wurzeln, wohl aber der Sprosse an unterschiedliche Wasserstände zeigte, fallen bei *Ludwigia grandiflora* unter staunassen Bedingungen negativ geotrop wachsende, stark aerenchymhaltige Wurzeln auf. JAROSCH (2007) bezeichnete sie als Luftschnorchel und ELLMORE (1991a,b) beschrieb solche Strukturen auch für die verwandte Art *Ludwigia peploides*. Bei *Crassula helmsii* zeigten Vorversuche keine Anpassungen im Wurzelraum der Pflanzen auf sinkende Wasserstände. Es ist zu vermuten, dass die leicht blattsukkulente Art, anders als die anderen untersuchten Sippen, die wohl eher eine Vermeidungsstrategie besitzen, eine höhere Toleranz gegenüber Wassermangel hat.

Ludwigia grandiflora zeigte des Weiteren Unterschiede in der Biomasseverteilung unter dem Einfluss der verschiedenen Hydroregime. Eine zunehmende Erhöhung des Anteils der Sprosse an der Gesamtbiomasse bei erhöhtem Wasserstand ist eine typische Anpassung von

Feuchtgebietspflanzen an steigende Wasserstände (*Phragmites australis*: VRETARE et al. 2001, *Eleocharis cellulosa*: EDWARDS et al. 2003, *Juncus arcticulatus* und *Glyceria australis*: SMITH & BROCK 2007, *Alternanthera philoxeroides*: GENG et al. 2007b). Eine solche Verschiebung der Relationen zwischen der oberirdischen und unterirdischen Biomasse ergab sich auch in den vorliegenden Studien an *Ludwigia grandiflora*, wo das Verhältnis der unterirdischen zur oberirdischen Biomasse sich von 0,3 (staunass) auf 1,2 (drainiert) drastisch erhöhte. KERCHER & ZEDLER (2004) weisen darauf hin, dass die Höhe des Anstiegs im Verhältnis von Wurzel : Sprossbiomasse ein Hinweis auf die Empfindlichkeit einer Art gegenüber Staunässe sein kann.

Myriophyllum aquaticum und *Hydrocotyle ranunculoides* zeigten im Unterschied zu *Ludwigia grandiflora* keine Veränderungen im Wurzel : Spross-Verhältnis, wobei beide Taxa jedoch bei fallenden Wasserständen und einer anschließenden Austrocknung des Bodens, genau wie

Tab. 5.3: Die maximalen Geschwindigkeiten des Wurzelwachstums bei einer fortschreitenden Austrocknung des Bodens

Ludwigia grandiflora, eine verstärkte Tiefenerschließung des Substrates durch intensives Wurzelwachstum zeigten. Hierbei unterschieden sich die Sippen signifikant in den Geschwindigkeiten des Wurzelwachstums (Tab. 5.3). Am schnellsten wuchsen die

Art	maximale Geschwindigkeit des Wurzelwachstums [cm / d]
<i>H. ranunculoides</i>	0,59 ± 0,14
<i>L. grandiflora</i>	2,03 ± 0,37
<i>M. aquaticum</i>	0,95 ± 0,29

Wurzeln von *Ludwigia grandiflora*. Alle drei untersuchten Arten überdauerten nach dem Ablassen des Stauwassers mehr als zwei Monate ohne Wasserzufuhr ohne Anzeichen von Trockenstress. Dies belegt, dass alle drei Neophyten hervorragend an Trockenperioden angepasst sind und die im Rahmen des Klimawandels prognostizierten starken Wasserstandsschwankungen (SPEKAT 2007, IPCC 2007) der Gewässer tolerieren dürften. Nach EDWARDS et al. (2003) reagieren Pflanzen ganz allgemein besser auf zunehmende als auf abnehmende Wasserstände. Bei *Hydrocotyle ranunculoides*, *Ludwigia grandiflora* und *Myriophyllum aquaticum* konnte beobachtet werden, dass sie zeitweiliges Überfluten ohne Probleme überdauerten. Nach HAYBALL & PEARCE (2004), WESTWOOD et al. (2006a,b) und SMITH & BROCK (2007) nimmt die Häufigkeit der Wasserstandsschwankungen ebenso wie die erreichte Wasserstandshöhe Einfluss auf die Entwicklung der Pflanzenbestände. Somit ist für die Zukunft mit einer starken Veränderung der Vegetation heimischer Gewässer zu

rechnen. *Hydrocotyle ranunculoides*, *Ludwigia grandiflora* und *Myriophyllum aquaticum* besitzen mit der Fähigkeit, stark schwankende Wasserstände zu tolerieren, einen großen Vorteil gegenüber vielen einheimischen Wasserpflanzenarten. Viele einheimische Sippen (z.B. *Myriophyllum spicatum* oder *Potamogeton crispus*) müssten beispielsweise nach einem völligen Trockenfallen eines Gewässers aus Überdauerungsorganen neu austreiben, während die drei oben aufgeführten Neophyten mit ungeminderter Bestandsgröße überdauern können. Nach dem Ende solcher Trockenperioden hätten einheimische Sippen daher vermutlich nur geringe Chancen, alte Bestandsgrößen wieder aufzubauen. Ob es in der Natur tatsächlich zu solchen Veränderungen kommen wird, kann derzeit nur spekuliert werden. Weitere Hinweise auf die Auswirkungen verstärkter Wasserstandsschwankungen auf die Vegetation heimischer Gewässer könnten aber Versuche erbringen, bei denen in direkter Konkurrenzsituation zwischen heimischen und neophytischen Hydro- und Hygrophyten Wasserstandsschwankungen simuliert werden.

Hydrocotyle ranunculoides, *Ludwigia grandiflora* und *Myriophyllum aquaticum* unterschieden sich in ihren spezifischen Blattflächen. Die mit Abstand höchsten derartigen Werte wurden bei *Hydrocotyle ranunculoides* gemessen. Nach Angaben von POORTER & VAN DER WERF (1988) sind hohe spezifische Blattflächen allgemein ein Anzeichen für produktive Blätter, was auch für den Großen Wassernabel bestätigt werden kann. COLEY et al. (1985) und GRIME et al. (1996) weisen aber auch darauf hin, dass diese Blätter in der Regel aber auch nur kurzlebig und anfällig für Herbivorie sind. Nach WILSON et al. (1999) wachsen Arten mit hohen spezifischen Blattflächen zudem gerne an sehr nährstoffreichen Standorten, was, wie oben bereits erwähnt, auch für die hier aufgeführten vier Taxa zutrifft. *Ludwigia grandiflora* und *Myriophyllum aquaticum* haben im Vergleich zu anderen Sumpfpflanzenarten (MEZIANE & SHIPLEY 1999) nur durchschnittliche spezifische Blattflächen. Nach BARUCH & GOLDSTEIN (1999) sowie LAKE & LEISHMAN (2004) können hohe spezifische Blattflächen auch ein Hinweis auf eine hohe Invasivität einer Art sein. Die Unterschiede in den spezifischen Blattflächen bei *Hydrocotyle ranunculoides* machen jedoch deutlich, dass dieser „functional trait“ nur sehr eingeschränkt als Hinweis auf eine eventuelle Invasivität einer Art geeignet ist. So hängt die spezifische Blattfläche stark von der Menge der in das Blatt eingelagerten Stoffe ab, was auch als mögliche Ursache für die gemessenen Unterschiede der spezifischen Blattflächen beim Großen Wassernabel in Betracht gezogen werden muss.

Die Arten zeigten große Unterschiede in den maximalen Gaswechselraten. Bezogen auf die Blattfläche erreichte *Ludwigia grandiflora* die höchsten Werte, wobei die Pflanzen auch die mit Abstand höchsten Chlorophyllgehalte pro Fläche aufwiesen (Tab. 5.4). Anders verhält es sich jedoch bei den auf das Trockengewicht berechneten Gaswechselraten. Hier offenbart der Große Wassernabel, der wie bereits erwähnt die größten spezifischen Blattflächen der vier untersuchten Taxa aufwies, seine herausragende Stellung, die sich auch in den höchsten gemessenen relativen Wachstumsraten widerspiegelt. Trotz des nur um knapp 20 % höher liegenden Chlorophyllgehaltes pro Gramm Trockengewicht erreichten die Pflanzen rund 1,5 mal so hohe Gaswechselraten als *Ludwigia grandiflora*. Da die Chlorophyllgehalte pro Fläche bei *Ludwigia grandiflora* jedoch mehr als doppelt so hoch sind als bei *Hydrocotyle ranunculoides*, dürfte die bessere Lichtverfügbarkeit in *Hydrocotyle ranunculoides* – Blättern entscheidend für die höheren Gaswechselraten sein.

Die maximalen Photosyntheseraten von *Myriophyllum aquaticum* und *Crassula helmsii* liegen deutlich unter den von *Hydrocotyle ranunculoides* und *Ludwigia grandiflora* erreichten Werten. Dies erklärt sich durch die großen Unterschiede in den Gesamtchlorophyllmengen, welche die in den Messkammern des LCA 4 eingespannten Pflanzenteile pro Trockengewichts-Einheit aufwiesen. *Hydrocotyle ranunculoides* erreichte maximale Gaswechselraten von rund $3500 \mu\text{mol CO}_2 \text{ h}^{-1} \text{ g}^{-1} \text{ TG}$ bei einem Chlorophyllgehalt von rund $14,5 \text{ mg Chl g}^{-1} \text{ TG}$, *Ludwigia grandiflora* $2200 \mu\text{mol CO}_2 \text{ h}^{-1} \text{ g}^{-1} \text{ TG}$ ($\sim 10,7 \text{ mg Chl g}^{-1} \text{ TG}$), *Myriophyllum aquaticum* $400 \mu\text{mol CO}_2 \text{ h}^{-1} \text{ g}^{-1} \text{ TG}$ ($\sim 4,0 \text{ mg Chl g}^{-1} \text{ TG}$) und *Crassula helmsii* rund $200 \mu\text{mol CO}_2 \text{ h}^{-1} \text{ g}^{-1} \text{ TG}$ ($\sim 2,2 \text{ mg Chl g}^{-1} \text{ TG}$). Zudem wurde deutlich, dass *Crassula helmsii* als einzige der vier untersuchten Sippen hierzulande als eine Art schattiger und halbschattiger Standorte angesehen werden muss. Die Pflanzen des Helms' Dickblatt erreichten bereits bei einer Einstrahlung von rund $300 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ihre maximalen Gaswechselraten, während die anderen Arten Lichtsättigungswerte von rund $700 - 900 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ aufwiesen.

LARCHER (1994) gibt als Mittelwerte der Chlorophyllgehalte von Pflanzen von Sümpfen und Marschen rund 3 g m^{-2} sowie für Pflanzen der Binnengewässer rund $0,2 \text{ g m}^{-2}$ an. Die hier ermittelten Werte für die emersen Blätter von *Hydrocotyle ranunculoides*, *Ludwigia grandiflora* und *Myriophyllum aquaticum* liegen somit in dem von ihm angegebenen Bereich für Sumpfpflanzen (Tab. 5.4). Dabei sind die Chlorophyllgehalte der *Hydrocotyle ranunculoides*-

Pflanzen abhängig vom Wasserstand, was TALBOT & ETHERINGTON (1987), LI et al. (2004) und BROWN & PEZESHKI. (2007) auch für andere Pflanzenarten nachwiesen.

Tab. 5.4: Übersicht über die physiologischen Charakteristika der untersuchten Arten

	<i>Crassula helmsii</i>	<i>Hydrocotyle ranunculoides</i>	<i>Ludwigia grandiflora</i>	<i>Myriophyllum aquaticum</i>
SLA [cm ² /g]	n.b.	583,6 ± 84,6	221,6 ± 27,6	304,7 ± 16,0
LDMC [mg/g]	75,8 ± 0,8	170,3 ± 3,6	290,7 ± 2,4	150,6 ± 9,0
Chl_{abs} [mg/g TG]				
Blätter	3,92 ± 0,38	12,45 ± 0,98	10,73 ± 1,86	6,07 ± 0,94
Sprosse	0,43 ± 0,07	n.b.	n.b.	0,77 ± 0,08
Chl_{abs} [mg/m ²]	n.b.	213,3	484,2	199,2
Anteil der Blätter [%]	49,41 ± 5,56	100	100	60,80 ± 10,16
Sprosse [%]	50,59 ± 5,56	0	0	39,20 ± 10,16
in der Messkammer				
Temperaturoptimum [°C]	23 - 30	25 - 35	25 - 35	27 - 37
Lichtsättigung [μmol Photonen m ⁻² s ⁻¹]	~ 300	~ 800	~ 700	~ 900
Maximale Gaswechselraten emerser Sprosse				
[μmol CO ₂ h ⁻¹ g ⁻¹ TG]	~ 200	~ 3500	~ 2200	~ 400
[μmol CO ₂ m ⁻² s ⁻¹]	n.b.	~ 17	~ 27	n.b.
Maximale Gaswechselraten emerser Sprosse bei verschiedenen Wasserständen				
[gemessen bei 25°C und 1500 μmol Photonen m ⁻² s ⁻¹]				
stauass [μmol CO ₂ m ⁻² s ⁻¹]	n.b.	~ 17,5	~ 25	n.b.
halbdrainiert [μmol CO ₂ m ⁻² s ⁻¹]	n.b.	~ 16	~ 25	n.b.
drainiert [μmol CO ₂ m ⁻² s ⁻¹]	n.b.	~ 15	~ 15	n.b.
kultivierte Pflanzen				

Bei den photooptischen Gaswechselfmessungen an submersen Sprossen zeigte *Crassula helmsii*, ebenso wie bei den IRGA-Messungen an emersen Sprossen, deutliche Unterschiede in den Gaswechselraten bei den verschiedenen Temperaturen. Während die maximale Photosyntheserate bei einer Temperatur von 15 °C bereits bei einer Photonenflussdichte von ~ 250 μmol Photonen m⁻² s⁻¹ erreicht wird, was mit den Angaben von NEWMAN & RAVEN (1995) übereinstimmt, benötigten die Pflanzen bei höheren Temperaturen höhere Photonenflussdichten, um maximale Photosyntheseraten zu erreichen. Auch bei den anderen

untersuchten Arten war ein vergleichbarer Trend zu beobachten. Die höchsten Gaswechselraten erreichte dabei *Myriophyllum heterophyllum* mit $\sim 1373 \mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ TG h}^{-1}$, obwohl *Crassula helmsii* deutlich höhere Chlorophyllgehalte aufwies. Bezogen auf die Chlorophyllgehalte der untersuchten Taxa ergaben sich maximale Gaswechselraten von $\sim 167 \mu\text{mol O}_2 \text{ mg}^{-1} \text{ Chl}_{\text{abs}} \text{ h}^{-1}$ bei *Myriophyllum heterophyllum*, $\sim 154 \mu\text{mol O}_2 \text{ mg}^{-1} \text{ Chl}_{\text{abs}} \text{ h}^{-1}$ bei *Myriophyllum aquaticum* und $\sim 37 \mu\text{mol O}_2 \text{ mg}^{-1} \text{ Chl}_{\text{abs}} \text{ h}^{-1}$ bei *Crassula helmsii*. Der deutliche Unterschied in den maximal erreichten Gaswechselraten zwischen den *Myriophyllum*-Arten einerseits und *Crassula helmsii* andererseits ist vermutlich eine Folge des unterschiedlichen Gasaustauschs aufgrund der Unterschiede in der Blattanatomie der Pflanzen.

Bei *Myriophyllum aquaticum* erreichten die submersen Sprosse mit rund $\sim 154 \mu\text{mol O}_2 \text{ mg}^{-1} \text{ Chl}_{\text{abs}} \text{ h}^{-1}$ rund 55 % höhere Gaswechselraten als die emersen Sprosse, welche maximale Gaswechselraten von $\sim 100 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mg}^{-1} \text{ Chl}_{\text{abs}} \text{ h}^{-1}$ aufwiesen. Diese Ergebnisse stehen im Widerspruch zu den Ergebnissen von SALVUCCI & BOWES (1982), die insbesondere für die submersen Sprosse deutlich geringere Gaswechselraten angeben. Die Unterschiede dürften aus den unterschiedlichen Messmethoden resultieren. Während SALVUCCI & BOWES (1982) geschlossene Messkammern verwendeten, die keinen Gasaustausch mit der Atmosphäre erlaubten und in der somit keine gleichbleibende CO_2 -Versorgung gewährleistet war, wurde durch die in den eigenen Versuchen verwendete Durchflussapparatur ein kontinuierlicher Wasseraustausch ermöglicht, der ständig für einen ausreichenden Nachschub von CO_2 für die Pflanze sorgte. Somit konnte während der Messungen jegliche CO_2 - Mangelsituationen der Pflanzen ausgeschlossen werden.

Die maximalen Gaswechselraten der submersen Sprosse von *Crassula helmsii* erreichten mit $\sim 500 \mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ TG h}^{-1}$ deutlich höhere Werte als die der emersen Sprosse ($\sim 200 \mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ TG h}^{-1}$). Allerdings war der Chlorophyllgehalt der submersen Sprosse mit $\sim 13,6 \text{ mg g}^{-1} \text{ TG}$ fast sechs mal so hoch wie der Chlorophyllgehalt der emersen Sprosse des Helms' Dickblatts ($\sim 2,2 \text{ mg g}^{-1} \text{ TG}$). Die errechneten Gaswechselraten der emersen Sprosse von $\sim 91 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mg}^{-1} \text{ Chl}_{\text{abs}} \text{ h}^{-1}$ sind daher mehr als doppelt so hoch als die maximal gemessenen Gaswechselraten submerser Sprosse von $\sim 37 \mu\text{mol O}_2 \text{ mg}^{-1} \text{ Chl}_{\text{abs}} \text{ h}^{-1}$. Dies beweist, dass der Gaswechsel von *Crassula helmsii* unter Wasser stark eingeschränkt ist. Die gemessenen Gaswechselraten submerser Sprosse von $\sim 37 \mu\text{mol O}_2 \text{ mg}^{-1} \text{ Chl}_{\text{abs}} \text{ h}^{-1}$ sind aber dennoch bedeutend höher als die von NEWMAN & RAVEN (1995) angegebenen maximalen Gaswechselraten von $\sim 25 \mu\text{mol O}_2 \text{ mg}^{-1} \text{ Chl}_{\text{abs}} \text{ h}^{-1}$. Auch hier dürfte die neue

Messmethodik und der immer konstant gehaltene CO₂-Gehalt im Durchflusswasser im Vergleich zu den Messungen mit Sauerstoffelektroden in geschlossenen Systemen mit beschränkten CO₂-Vorrat entscheidend für die höheren gemessenen Gaswechselraten sein.

Im direkten Vergleich von *Crassula helmsii* und *Myriophyllum aquaticum* ist festzuhalten, dass *Crassula helmsii* aufgrund der Ergebnisse der Gaswechselfmessungen als emerse Art angesehen werden muss, die nur sekundär submerse Formen ausbildet, während es sich bei *Myriophyllum aquaticum* genau entgegengesetzt dazu darstellt. Somit scheinen solche Untersuchungen Hinweise darauf geben zu können, welche als aquatisch geltenden Pflanzenarten primär oder nur sekundär als submerse Wasserpflanzen auftreten. Weitere Untersuchungen an anderen Wasserpflanzenarten in der Zukunft werden zeigen, ob dieser Sachverhalt auch bei anderen Wasserpflanzenarten nachgewiesen werden kann und somit eine Unterscheidung von primären und sekundären submersen Makrophyten erfolgen kann.

Zusammenfassend können alle untersuchten Neophyten als „potentiell invasiv“ für Mitteleuropa eingestuft werden. Alle untersuchten Sippen weisen mit ihren hohen Regenerationsfähigkeiten, ihrem schnellen Wachstum, ihren hohen Bestandsdichten und ihrer Fähigkeit viele unterschiedliche Habitate zu besiedeln typische Charakteristika erfolgreicher invasiver Arten auf (REJMANEK & RICHARDSON 1996, WILLIAMSON & FITTER 1996, DAVIS & THOMPSON 2000, SUTHERLAND 2004, BLUMENTHAL 2005). SPEKAT (2007) und das IPCC (2007) prognostizierten im Rahmen des zu erwartenden Klimawandels starke Wasserstandsschwankungen der Fließgewässer. Die bei *Hydrocotyle ranunculoides*, *Ludwigia grandiflora* und *Myriophyllum aquaticum* festgestellte hohe Toleranz gegenüber starken Niveauveränderungen des Wasserspiegels lässt erwarten, dass diese Taxa auch unter sich ändernden Klimabedingungen beste Wuchsbedingungen vorfinden und vermutlich besser als viele einheimische Wasserpflanzenarten mit den neuen Bedingungen auskommen würden. Die Ergebnisse der Wachstumsversuche lassen zudem erwarten, dass alle vier (*Crassula helmsii*, *Hydrocotyle ranunculoides*, *Ludwigia grandiflora*, *Myriophyllum aquaticum*) als konkurrenzstark beschriebenen Sippen von einer zunehmenden Eutrophierung der Gewässer profitieren können. Die im Zuge einer Einführung und weiteren Ausbreitung der Arten zu erwartenden Massenbestände (von *Hydrocotyle ranunculoides*, *Ludwigia grandiflora* und *Myriophyllum aquaticum*) werden durch ihre starke Beschattung darunter liegender Wasserschichten für Probleme in bislang in Deutschland nicht gekanntem Ausmaß führen, da es in diesen Fällen zu Veränderungen der gesamten hydrochemischen Bedingungen, bis hin zur Anaerobie, kommen kann. Die Untersuchungsergebnisse zeigen deutlich auf, dass dies in absehbarer Zeit Realität sein kann, da alle untersuchten Neophyten schon unter den jetzigen Bedingungen das Potential haben, sich in der heimischen Flora zu etablieren.

6 Zusammenfassung

Biologische Invasionen werden weltweit als ein wesentlicher Bestandteil des „Global Change“ betrachtet. Sie werden neben der Veränderung in der Landnutzung, der zunehmenden Eutrophierung und der globalen Erwärmung als eine der größten Gefahren für die biologische Vielfalt angesehen. Dabei spielen auch aquatische Neophyten eine immer größer werdende Rolle. So führen Dominanzbestände von neophytischen Wasserpflanzenarten Probleme für die menschliche Nutzung der betroffenen Gewässer herbei und beeinträchtigen die α -Biodiversität naturnaher Gewässer.

Von den bisher nachgewiesenen 23 aquatischen Neophyten in Deutschland kommen 19 in Nordrhein-Westfalen vor (Erstfunde für 3 Taxa im Rahmen der vorliegenden Arbeit). In dieser Studie werden fünf Arten vorgestellt, die sowohl national als auch international immer wieder als aquatische „Problemarten“ betrachtet werden. Neben den bereits aus deutschen Gewässern bekannten aquatischen Neophyten *Crassula helmsii* (Kirk) Cockayne, *Hydrocotyle ranunculoides* L.fil, *Myriophyllum aquaticum* (Velloso) Verdcourt und *Myriophyllum heterophyllum* Michaux wurde auch *Ludwigia grandiflora* (Michx.) Greuter & Burdet eingehender untersucht, da für diese Art in Zukunft mit einer Einfuhr nach Deutschland gerechnet werden muss.

Kartierungen an der Erft, dem neophytenreichsten Fließgewässer Deutschlands, erbrachten Kenntnisse zu den langfristigen Auswirkungen expandierender neophytischer Wasserpflanzen auf die Vegetationszusammensetzung der Gewässer. Die Kartierungsergebnisse zeigen eine große Dynamik in der Zusammensetzung der Vegetation und in den Häufigkeiten der einzelnen Arten im Gewässer, wobei trotz einer anhaltenden Zunahme der Bestände neophytischer Arten keine vollständige Verdrängung einheimischer Arten beobachtet werden konnte. Die meisten Neophyten zeigten dabei, genauso wie die meisten einheimischen Arten, interannuelle Schwankungen in ihren Häufigkeiten. Lediglich bei der immergrünen *Vallisneria spiralis* konnte eine deutliche Ausbreitung im Gewässer nachgewiesen werden. Der in der Erft 2005 erstmals für Deutschland nachgewiesene Indische Wasserfreund, *Hygrophila polysperma*, zeigte zwar seit der Einführung eine anhaltende Ausbreitung im Gewässer, über die weitere Entwicklung der Bestände dieser Art kann jedoch keine genaue Vorhersage gemacht werden.

Crassula helmsii, *Hydrocotyle ranunculoides*, *Myriophyllum aquaticum* und *Myriophyllum heterophyllum* produzieren in den einheimischen Gewässern z.T. enorme Bestandsdichten.

Alle Arten zeigen einen guten Wuchs und bewiesen, ebenso wie die noch nicht in Deutschland nachgewiesene Art *Ludwigia grandiflora*, eine gewisse Winterhärte.

In kontrollierten Kulturversuchen wurden die Auswirkungen einer Zunahme an pflanzenverfügbaren Nährstoffen und der Wasserverfügbarkeit im Boden auf das Wachstum der Arten untersucht sowie Experimente zur Regenerationsfähigkeit der einzelnen Sippen durchgeführt. Alle Taxa demonstrierten eindrucksvoll ihre hohen Regenerationsfähigkeiten. Während in allen Fällen Regeneration aus Stängelabschnitten mit beblätterten und unbeblätterten Nodien möglich war, bildeten *Myriophyllum aquaticum* und *Ludwigia grandiflora* selbst aus einzelnen emersen Blättern neue Triebe aus.

Die emersen Pflanzen von *Crassula helmsii*, *Hydrocotyle ranunculoides*, *Ludwigia grandiflora* und *Myriophyllum aquaticum* zeigten eine signifikante Zunahme der relativen Wachstumsraten (RGR) bei einer Zunahme der pflanzenverfügbaren Nährstoffe im Boden. Die höchsten relativen Wachstumsraten besaß dabei der Große Wassernabel (*Hydrocotyle ranunculoides*) mit $0,132 \pm 0,008 \text{ g g}^{-1} \text{ TG d}^{-1}$. *Hydrocotyle ranunculoides*, *Ludwigia grandiflora* und *Myriophyllum aquaticum* bewiesen des Weiteren eindrucksvoll ihre Fähigkeit, auch unter dem Einfluss unterschiedlicher Wasserstände große Bestände aufbauen zu können. Dabei waren die Formen der phänotypischen Anpassungen an die unterschiedlichen Hydroregime artspezifisch sehr unterschiedlich.

Konventionelle Gaswechsellmessungen an emersen Pflanzentrieben zeigten unterschiedliche physiologische Optima der untersuchten Arten. Erstmals konnten darüber hinaus mit einer neu konstruierten Apparatur mit einer Durchflusskammer photooptische Gaswechsellmessungen an submersen Pflanzen durchgeführt werden. Anders als bisher üblich können mit dieser Apparatur alle die Photosynthese submerser Pflanzen beeinflussenden Parameter (vor allem Wassertemperatur, pH-Wert des Wassers und der CO_2 -Gehalt des Wassers) konstant gehalten werden. So wurde der Einfluss der Parameter Temperatur und Lichtverfügbarkeit auf die submersen Gaswechselraten im Zeitverlauf in hoher Messwerte-Auflösung verfolgt.

Die emersen Blätter des Großen Wassernabels erreichten mit rund $3500 \mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ TG Blatt h}^{-1}$ bei einem Temperaturoptimum zwischen 25 und 35 °C und einem Lichtsättigungswert bei $\sim 800 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ die höchsten Gaswechselraten aller untersuchten Taxa. Die von *Ludwigia grandiflora* erreichten Werte ($\sim 2200 \mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ TG Blatt h}^{-1}$ bei einem Lichtsättigungswert von $\sim 700 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ und einem Temperaturoptimum von

25 - 35°C), ebenso wie die von *Crassula helmsii* ($\sim 200 \mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ TG Spross h}^{-1}$ bei einem Lichtsättigungswert von $\sim 300 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ und einem Temperaturoptimum von 23 - 30°C) und *Myriophyllum aquaticum* ($\sim 400 \mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ TG Spross h}^{-1}$ bei einem Lichtsättigungswert von $\sim 900 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ und einem Temperaturoptimum von 27 - 37°C) lagen deutlich unter denen, die von *Hydrocotyle ranunculoides* erreicht wurden.

Die submersen Triebe von *Crassula helmsii* (Gaswechsel: $507 \pm 13 \mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ TG h}^{-1}$), *Myriophyllum aquaticum* ($740 \pm 140 \mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ TG h}^{-1}$) und *Myriophyllum heterophyllum* ($1372 \pm 75 \mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ TG h}^{-1}$) erreichten bei der höchsten gemessenen Temperatur von 25 °C die höchsten photosynthetischen Umsatzraten. Die Temperatur hatte dabei einen entscheidenden Einfluss sowohl auf die Lage der Lichtkompensationspunkte als auch auf die der Lichtsättigungsbereiche der Arten. Bemerkenswert ist der Vergleich der Gaswechselwerte emerser und submerser Blätter der verschiedenen Arten beim Chlorophyllgehalt als Bezugsbasis: Bei *Myriophyllum aquaticum* erreichten die submersen Sprosse mit rund $154 \mu\text{mol O}_2 \text{ mg}^{-1} \text{ Chl}_{\text{abs}} \text{ h}^{-1}$ rund 55 % höhere Gaswechselraten als die emersen Sprosse, welche maximale Gaswechselraten von $100 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mg}^{-1} \text{ Chl}_{\text{abs}} \text{ h}^{-1}$ aufwiesen. *Crassula helmsii* hingegen erzielte mit den emersen Sprossen mit rund $91 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mg}^{-1} \text{ Chl}_{\text{abs}} \text{ h}^{-1}$ mehr als doppelt so hohe Gaswechselraten als mit den submersen Sprossen (rund $37 \mu\text{mol O}_2 \text{ mg}^{-1} \text{ Chl}_{\text{abs}} \text{ h}^{-1}$). Diese Ergebnisse deuten darauf hin, dass *Myriophyllum aquaticum* eine Wasserpflanzenart ist, die nur sekundär Bereiche oberhalb der Wasseroberfläche besiedelt, während *Crassula helmsii*, genau entgegengesetzt zu *Myriophyllum aquaticum*, primär eine emerse Pflanzenart ist, die nur sekundär submerse Formen ausbildet.

Alle untersuchten aquatischen Neophytenarten bewiesen ihre Fähigkeit, unter den hiesigen klimatischen Bedingungen zu überdauern und große Bestände ausbilden zu können. Für alle Arten ist somit eine weitere Ausbreitung in Mitteleuropa zu erwarten. Aufgrund ihrer physiologischen Charakteristika ist zumindest für *Hydrocotyle ranunculoides*, *Ludwigia grandiflora* und *Myriophyllum aquaticum* zu vermuten, dass sie im Zuge der prognostizierten Klimaveränderungen zunehmend bessere Wachstumsbedingungen in Deutschland vorfinden werden. Im Zuge ihrer Ausbreitung kann es dann zu ähnlichen Konflikten bei der menschlichen Nutzung der Gewässer sowie der Erhaltung der heimischen Wasserpflanzenvegetation kommen, wie dies bereits aus anderen europäischen Ländern beschrieben wurde.

7 Summary

Biological invasions are a widespread and significant component of human-caused “global change”. They are one of the major threats of loss of biodiversity. Non-indigenous aquatic plant species play an increasing role in invasion biology. They cause serious problems for human use of water bodies and biodiversity and some species became nuisance. In Germany, a total of 23 non-indigenous are reported, 19 occurring in North Rhine-Westphalia.

In this study, I investigated five aquatic plant species, which are considered as strong invaders in European water bodies. *Crassula helmsii* (Kirk) Cockayne, *Hydrocotyle ranunculoides* L.fil, *Myriophyllum aquaticum* (Velloso) Verdcourt and *Myriophyllum heterophyllum* Michaux are known from German water bodies and *Ludwigia grandiflora* (Michx.) Greuter & Burdet seems to be one of the next invaders in German waters.

Macrophyte mapping at the River Erft, which is known for a high number of alien aquatic plants, clearly showed a long-term effect of expanding alien aquatic plants on plant community structure. Results of the macrophyte mapping shows a great dynamic of aquatic macrophyte community structure and abundance of indigenous and non indigenous aquatic plants in the River Erft. In spite of the increasing number and abundance of non-indigenous plants in this river, no native species was outcompeted yet. Most of the alien plant species underwent interannual changes of their abundance; only size and number of stocks of non-native evergreen *Vallisneria spiralis* increased continuously during the investigation period from 2003 to 2007. *Hygrophila polysperma*, which was first recorded for Germany in 2005 during this study, increased also continuously, but it is hard to say anything about the further spread of this species.

Population biology of the five species was investigated in the field and in heated ponds to get information about the life cycle of each species. *Crassula helmsii*, *Hydrocotyle ranunculoides*, *Myriophyllum aquaticum* and *Myriophyllum heterophyllum* form dense stands in water bodies in North Rhine-Westphalia. These species are obviously growing well in German waters and show a certain winter hardiness. This can be expected in the future also for *Ludwigia grandiflora*, which was cultivated in some outdoor ponds in the laboratory garden.

Growth experiments were done to determine the influence of nutrient availability and different hydroregimes on growth of this species. Also regeneration capacities of each species

were investigated. All demonstrate high regeneration capacity. They can regenerate from small shoot fragments with a node with or without leaves, and *Myriophyllum aquaticum* and *Ludwigia grandiflora* regenerate even from single leaves.

In growth experiments, emerging shoots of *Crassula helmsii*, *Hydrocotyle ranunculoides*, *Myriophyllum aquaticum* and *Ludwigia grandiflora* showed a significant increase of relative growth rate (RGR) at increasing nutrient availabilities in the soil. Floating Pennywort, *Hydrocotyle ranunculoides*, reached highest RGR of $0.132 \pm 0.008 \text{ g g}^{-1} \text{ dw d}^{-1}$. In addition, *Hydrocotyle ranunculoides*, *Ludwigia grandiflora* and *Myriophyllum aquaticum* showed a high ability, to grow well under different water levels. The species reacted on different hydroregimes with species specific phenotypic plasticity.

Gas exchange measurements of emerged leaves (*Hydrocotyle ranunculoides* and *Ludwigia grandiflora*) and shoots (*Crassula helmsii* and *Myriophyllum aquaticum*) were done to get information about physiological characteristics. A new device, a flow through chamber combined with photooptical oxygen measurements, was constructed to investigate the gas exchange of submerged plants. In contrast to investigations of photosynthesis of aquatic plants in the past, with this approach, all important parameters (particular $[\text{CO}_2]$, pH and temperature of the surrounding water) could be adjusted and kept constant to measure the influence of a single factor (e.g. light and temperature) on gas exchange of submerged plants.

Gas exchange measurements of emerging shoots of *Crassula helmsii*, *Hydrocotyle ranunculoides*, *Ludwigia grandiflora* and *Myriophyllum aquaticum* showed the species specific physiological characters of each species. *Hydrocotyle ranunculoides* showed highest photosynthetic rates, reaching a maximum of $\sim 3500 \mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ dw leaf h}^{-1}$ at 25 and 35 °C and $\sim 800 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. This was reasonably higher than maximum of photosynthetic rates of *Ludwigia grandiflora* ($\sim 2200 \mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ dw leaf h}^{-1}$ at $\sim 700 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ and 25 - 35°C), *Crassula helmsii* ($\sim 200 \mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ dw shoot h}^{-1}$ at $\sim 300 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ and 23 - 30°C) and *Myriophyllum aquaticum* ($\sim 400 \mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ dw shoot h}^{-1}$ at $\sim 900 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ and 27 - 37°C).

Photooptical gas exchange measurements of *Crassula helmsii*, *Myriophyllum aquaticum* and *Myriophyllum heterophyllum* quantified the influence of temperature and light on photosynthesis of submerged plants. The three species reached their maximum at the highest

used temperature level of 25 °C. Light compensation point and light saturation range were influenced drastically by temperature. Comparing gas exchange of submerged and emerged shoots, submerged shoots of *Myriophyllum aquaticum* reached 55 % higher gas exchange rates ($\sim 154 \mu\text{mol O}_2 \text{ mg}^{-1} \text{ Chl}_{\text{abs}} \text{ h}^{-1}$) than emerged shoots ($\sim 100 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mg}^{-1} \text{ Chl}_{\text{abs}} \text{ h}^{-1}$). In contrast, emerged shoots of *Crassula helmsii* reached higher ($\sim 91 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mg}^{-1} \text{ Chl}_{\text{abs}} \text{ h}^{-1}$) gas exchange rates than submerged shoots ($\sim 37 \mu\text{mol O}_2 \text{ mg}^{-1} \text{ Chl}_{\text{abs}} \text{ h}^{-1}$). This indicates that *Myriophyllum aquaticum* may be described as a submerged aquatic plant, only secondary settling in emerged habitats. In contrast, *Crassula helmsii* has to be characterised as a primarily emerged species, only secondary settling in submerged habitats.

The investigated species showed their high potential to grow and spread successfully in Central Europe. Each species is able to form dense populations, and a further spread of them can be expected. Based on the physiological characteristics quantified, at least *Hydrocotyle ranunculoides*, *Ludwigia grandiflora* and *Myriophyllum aquaticum* will profit from the predicted climate change. In this case, dense monospecific stands of these species will cause problems for human use of water bodies and loss of biodiversity in infested waters.

8 Literatur

- ADAMEC, L. (1997):** Photosynthetic characteristics of the aquatic carnivorous plant *Aldrovandra vesiculosa*. *Aquatic Botany* 59: 297-306
- ADAMEC, L. (2006):** Respiration and photosynthesis of bladders and leaves of aquatic *Utricularia* species. *Plant Biology* 8: 765-768
- ADOLPHI, K. (1995):** Neophytische Kultur- und Anbaupflanzen als Kulturflüchtlinge des Rheinlandes. *Nardus* Band 2, Martina Galunder-Verlag, Wiehl, 272 S. & Anhang
- AIKEN, S.G. (1981):** A conspectus of *Myriophyllum* (Haloragaceae) in North America. *Brittonia* 33(1): 57-69
- ALLAN, H.H. (1961):** Flora of New Zealand. Government Printer, Wellington
- ALLENDORF, F.W. & LUNDQUIST, L.L. (2003):** Introduction: Population Biology, Evolution, and Control of Invasive Species. *Conservation Biology* 17: 24-30
- ANDERSON T. (1876):** An Enumeration of the Indian Species of Acanthaceae. *The Journal of the Linnean Society of London, Botany* 9: 425-526
- ANDERSON, L.W.J. (2003):** A review of aquatic weed biology and management research conducted by the United States Department of Agriculture - Agricultural Research Service. *Pest Management Science* 59: 801-813
- ANDRÄ, C.J. (Hrsg.) (1867):** Verhandlungen des naturhistorischen Vereines der Rheinlande und Westphalens, Jahrgang 24, Heft 3, Max Cohen & Sohn, Bonn
- ANDRES, L.A. (1977):** The economics of biological control of weeds. *Aquatic Botany* 3: 111-123
- ANGERSTEIN, M.B. & LEMKE, D.E. (1994):** First records of the aquatic weed *Hygrophila polysperma* (Acanthaceae) from Texas. *Sida* 16(2): 365-371
- ANT, H. (1966):** *Vallisneria spiralis* (Hydrocharitaceae) in der Lippe. *Archiv für Hydrobiologie* 61: 537-539
- ANT, H. (1970):** Zur Ausbreitung der Sumpfschraube, *Vallisneria spiralis* (Hydrocharitaceae), im Norden ihres Areals. *Decheniana* 122: 195-197
- ARIM, M., ABADES, S.R., NEILL, P.E., LIMA, M. & MARQUET, P.A. (2006):** Spread dynamics of invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103 (2): 374-378
- ARMSTRONG, W., BRÄNDLE, R. & JACKSON, M.B. (1994):** Mechanism of flood tolerance in plants. *Acta Botanica Neerlandica* 43 (4): 307-358

- ASHRAF, M. & YASMIN, H. (1991):** Differential waterlogging tolerance in three grasses of contrasting habitats: *Aeluropus lagopoides* (L.) Trin., *Cynodon dactylon* (L.) Pers. And *Leptochloa fusca* (L.) Kunth. Environmental and Experimental Botany 31: 437-445
- ASHTON, G., BOOS, K., SHUCKSMITH, R. & COOK, E. (2006):** Risk assessment of hull fouling as a vector for marine non-natives in Scotland. Aquatic Invasions 1 (4): 214-218
- BAAS, W.J. & DUISTERMAAT H. (1998):** De opmars van Grote waternavel (*Hydrocotyle ranunculoides* L.f.) in Nederland, 1996-1998. Gorteria 24: 77-82
- BAAS, W.J. & HOLVERDA, W.J. (1996a):** *Hydrocotyle ranunculoides* L.f.: infiltrant in waterland? Gorteria 21: 193-198.
- BAAS, W.J. & HOLVERDA, W.J. (1996b):** *Hydrocotyle ranunculoides* L.f. (Grote waternavel): de stand van zaken. Gorteria 22: 164-165
- BANK-SIGNON, I. & PATZKE, E. (1988):** *Myriophyllum aquaticum* (Velloso) Verdcourt im „Blauen See“ (TK 5204/4) bei Langenbroich, Rheinland. Decheniana 141: 141-142
- BARKO, J.W. & SMART, R.M. (1981):** Comparative influences of light and temperature on the growth and metabolism of selected submersed freshwater macrophytes. Ecological Monographs 51: 219-235
- BARKO, J.W. & SMART, R.M. (1986):** Sediment-related mechanisms of growth limitation in submersed macrophytes. Ecology 67 (5): 1328-1340
- BARKO, J.W., HARDIN, D.G. & MATTHEWS, M.S. (1982):** Growth and morphology of submersed freshwater macrophytes in relation to light and temperature. Canadian Journal of Botany 60: 877-887
- BARKO, J.W., ADAMS, M.S. & CLESCERI, N.L. (1986):** Environmental factors and their consideration in the management of submersed aquatic vegetation. Journal of Aquatic Plant Management 24: 1-10
- BARKO, J.W., GUNNISON, D. & CARPENTER, S.R. (1991)** Sediment interactions with submersed macrophyte growth and community dynamics. Aquatic Botany 41: 41 – 65
- BARRAT-SEGRETAIN, M.H. (1996):** Strategies of reproduction, dispersion, and competition in river plants: a review. Vegetatio 123: 13-37
- BARRAT-SEGRETAIN, M.H., BORNETTE, G. & HERING-VILAS-BOAS, A. (1998):** Comparative abilities of vegetative regeneration among aquatic plants growing in disturbed waters. Aquatic Botany 60 (3): 201-211
- BARRAT-SEGRETAIN, M.H., ELGER, A., SAGNES, P. & PUIJALON, S. (2002):** Comparison of three life-history traits of invasive *Elodea canadensis* Michx. and *Elodea nuttallii* (Planch.) St. John. Aquatic Botany 74: 299-313

- BARRAT-SEGRETAIN, M.H. & LEMOINE, D.G. (2007):** Can snail herbivory influence the outcome of competition between *Elodea* species? *Aquatic Botany* 86: 157-162
- BARRETO, R., CHARUDATTAN, R., POMELLA, A. & HANADA, R. (2000):** Biological control of neotropical aquatic weeds with fungi. *Crop Protection* 19: 697-703
- 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
- BAUCHAU, V., LEJEUNE, A. & BOUHARMONT, J. (1984):** Maintien et expansion de *Ludwigia uruguayensis* (Camb.) Hara en Brabant. *Dumortiera* 28: 8-9
- BERNEZ, I., DANIEL, H., HAURY, J. & FERREIRA, M.T. (2004):** Combined effects of environmental factors and regulation on macrophyte vegetation along three rivers in western France. *River Research and Applications* 20: 43-59
- BEST, E.P.H., BUZZELLI, C.P., BARTELL, S.M., WETZEL, R.L., BOYD, W.A., DOYLE, R.D. & CAMPBELL, K.R. (2001):** Modeling submersed macrophyte growth in relation to underwater light climate: modeling approaches and application potential. *Hydrobiologia* 444: 43-70
- BETTINGER & WOLFF (2002):** Vegetation des Saarlandes und seiner Randgebiete, Teil 1. Ministerium für Umwelt des Saarlandes, 1. Auflage, 377 S.
- BINZER, T. & SAND-JENSEN, K. (2002a):** Importance of structure and density of macroalgae communities (*Fucus serratus*) for photosynthetic production and light utilisation. *Marine Ecology Progress Series* 235: 53-62
- BINZER, T. & SAND-JENSEN, K. (2002b):** Production in aquatic macrophyte communities: A theoretical and empirical study of the influence of spatial light distribution. *Limnology and Oceanography* 47 (6): 1742-1750
- BINZER, T., SAND-JENSEN, K. & MIDDELBOE, A.L. (2006):** Community photosynthesis of aquatic macrophytes. *Limnology and Oceanography* 51 (6): 2722-2733
- BLOM, C.W.P.M., BÖGEMANN, G.M., LAAN, P., VAN DER SMAN, A.J.M., VAN DE STEEG, H.M. & VOESENEK, L.A.C.J. (1990):** Adaptations to flooding in plants from river areas. *Aquatic Botany* 38: 29-47
- BLOM, C.W.P.M. & VOESENEK, L.A.C.J. (1996):** Flooding: the survival strategies of plants. *Trends in Ecology and Evolution* 11 (7): 290-295
- BLOSSEY, B. (1999):** Before, during and after: the need for long-term monitoring in invasive plant species management. *Biological Invasions* 1: 301-311
- BLUMENTHAL, D. (2005):** Interrelated causes of plant invasions. *Science* 310: 243-244

- BODNER, M. (1994):** Inorganic carbon source for photosynthesis in the aquatic macrophytes *Potamogeton natans* and *Ranunculus fluitans*. *Aquatic Botany* 48 (2): 109-120
- BONIFAS, K.D., WALTERS, D.T., CASSMANN, K.G. & LINDQUIST, J.L. (2005):** Nitrogen supply affects root: shoot ratio in corn and velvetleaf. *Weed research* 53: 670-675
- BOSSENBROEK, J.M., MCNULTY, J. & KELLER, R.P. (2005):** Can ecologists heat up the discussion on invasive species? *Risk Analysis* 25 (6): 1595-1597
- BOSTON, H.L., ADAMS, M.S. & MADSEN, J.D. (1989):** Photosynthetic strategies and productivity in aquatic systems. *Aquatic Botany* 34: 27-57
- BOYLEN, C.W., EICHLER, L.W. & MADSEN, J.D. (1999):** Loss of native aquatic plant species in a community dominated by Eurasian watermilfoil. *Hydrobiologia* 415: 207-211
- BOWMER, K.H., JACOBS, S.W.L. & SAINTY, G.R. (1995):** Identification, biology and management of *Elodea canadensis*, Hydrocharitaceae. *Journal of Aquatic Plant Management* 33: 13-19
- BRAUN-BLANQUET, J. (1964):** Pflanzensoziologie. Springer Verlag, New York, 865 S.
- BRENAN, J.P.M. & CHAPPLE, J.F.G. (1949):** *Myriophyllum verrucosum* Lindl. in Britain. *Watsonia* 1: 63-70
- BROUWER, E. & DEN HARTOG, C. (1996):** *Crassula helmsii* (Kirk) Cockayne, een adventief op droogvallende, zandige oevers. *Gorteria* 22: 149-152
- BROWN, C.E. & PEZESHKI, S.R. (2007):** Threshold for recovery in the marsh halophyte *Spartina alterniflora* grown under the combined effects of salinity and soil drying. *Journal of Plant Physiology* 164: 274-282
- BUGBEE, G.J., WHITE, J.C. & KROL, W.J. (2003):** Control of variable watermilfoil in Bashan Lake, CT with 2,4-D: Monitoring of lake and well water. *Journal of Aquatic Plant Management* 41: 18-25
- BUNDESAMT FÜR NATURSCHUTZ (2004):** Daten zur Natur 2004. Bundesamt für Naturschutz (BfN) (Hrsg.). 474 S., Bonn.
- BURTON, R.M. (1996):** Botanical records for 1995, with a note on computerization. *The London Naturalist* 75: 137-146
- BURTON, R.M. (1998):** Botanical records for 1997. *The London Naturalist* 77: 225-236
- BUSCH, J. (2000):** Gaswechsel und strukturelle Anpassungen einheimischer Seggen unter dem Einfluß unterschiedlicher edaphischer und atmosphärischer Standortbedingungen. Cuvillier Verlag, Göttingen, 269 S.

- BUSCH, J., MEDELSSOHN, I.A., LORENZEN, B., BRIX, H. & MIAO, S.L. (2004):** Growth responses of the Everglades wet prairie species *Eleocharis cellulosa* and *Rhynchospora tracyi* to water level and phosphate availability. *Aquatic Botany* 78: 37-54
- BUSCH, J., MENDELSSOHN, I.A., LORENZEN, B., BRIX, H. & MIAO, S.L. (2006):** A rhizotron to study root growth under flooded conditions tested with two wetland Cyperaceae. *Flora* 201: 429-439.
- BÜSCHER, D., RAABE, U. & WENTZ, E.M. (1990):** *Crassula helmsii* (T.Kirk) Cockayne in Westfalen. *Floristische Rundbriefe* 24(1): 8-9
- CALLAWAY, R.M. & MARON, J.L. (2006):** What have exotic plant invasions taught us over the past 20 years? *Trends in Ecology and Evolution* 21 (7): 369-374
- CALLAWAY, R.M. & RIDENOUR, W.M. (2004):** Novel weapons: invasive success and the evolution of increased competitive ability. *Frontiers in Ecology and the Environment* 2: 436-443
- CALLAWAY, R.M., THELEN, G.C., RODRIGUEZ, A. & HOLBEN, W.E. (2004):** Soil biota and exotic plant invasion. *Nature* 427: 731-733
- CALOIN, M., KHODRE, A.E. & ATRY, M. (1980):** Effect of nitrate concentration on the root : shoot ratio in *Dactylis glomerata* L. and on the kinetics of growth in the vegetative phase. *Annals of Botany* 46: 165-173
- CANFIELD, D.E., LANGELAND, K.A., LINDA, S.B. & HALLER, W.T. (1985):** Relations between water transparency and maximum depth of macrophyte colonization in lakes. *Journal of Aquatic Plant Management* 23: 25-28
- CARILLO, Y., GUARIN, A. & GUILLOT, G. (2006):** Biomass distribution, growth and decay of *Egeria densa* in a tropical high-mountain reservoir (Neusa, Colombia). *Aquatic Botany* 85: 7-15
- CARR, G.M., DUTHIE, H.C. & TAYLOR, W.D. (1997):** Models of aquatic plant productivity: a review of the factors that influence growth. *Aquatic Botany* 59: 195-215
- CASPER, S.J. & KRAUSCH, H.D. (1980):** Süßwasserflora von Mitteleuropa, Pteridophyta und Anthophyta, 1. Teil. Band 23, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 403 S.
- CASPER, S.J. & KRAUSCH, H.D. (1981):** Süßwasserflora von Mitteleuropa, Pteridophyta und Anthophyta, 2. Teil, Band 24, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 532 S.
- CASTROVIEJO, S., AEDO, C., BENEDI, C., LAINZ, M., GARMENDIA, F.M., FELINER, G.N. & PAIVA, J. (1997):** Flora Iberica, Vol. 8, Haloragaceae - Euphorbiaceae. Servicio de Publicaciones del CSIC, Vitruvio, 375 S.
- CATLING, P.M. & WOJTAS, W. (1986):** The waterweeds (*Elodea* and *Egeria*, Hydrocharitaceae) in Canada. *Canadian Journal of Botany* 64 (8): 1525-1541

- CESKA, O. & CESKA, A. (1985):** *Myriophyllum* (Haloragaceae) in British Columbia: problems with identification. Pp. 39-50. In: ANDERSON, L.W. (ed.): Proceedings of the First Symposium on watermilfoil (*Myriophyllum spicatum*) and related Haloragaceae species. Aquatic Plant Management Society Vicksburgh, Mississippi
- CHAMBERS, P.A., BARKO, J.W. & SMITH, C.S. (1993):** Evaluation of invasions and declines of submersed aquatic macrophytes. *Journal of Aquatic Plant Management* 31: 218-220
- CHAMPION, P.D. & TANNER, C.C. (2000):** Seasonality of macrophytes and interaction with flow in a New Zealand lowland stream. *Hydrobiologia* 441: 1-12
- CHAPIN, F.S. (1980):** The mineral nutrition of wild plants. *Annual Reviews of Ecology, Evolution and Systematics* 11: 233-260
- CHAPIN, F.S., ZAVALITA, E.S., EVINER, V.T., NAYLOR, R.L., VITOUSEK, P.M., REYNOLDS, H.L., HOOPER, D.U. et al. (2000):** Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405: 234-242
- CHAPMAN, V.J., BROWN, J.M.A., HILL, C.F. & CARR, J.L. (1974):** Biology of excessive weed growth in the hydro-electric lakes of the Waikato river, New Zealand. *Hydrobiologia* 44 (4): 349-363
- CHICKEN, E. (1977):** *Myriophyllum aquaticum* (Velloso) Verdc. (*M. brasiliense* Camb.) in Britain. *Watsonia*, 11: 375-376
- CHRISTENSEN, E. (1993):** *Crassula helmsii* (T.Kirk) Cockayne - neu in Schleswig-Holstein. *Kieler Notizen* 22: 1-7
- CHRISTENSEN, E. (1993):** *Crassula helmsii* (T.Kirk) Cockayne - neu in Schleswig-Holstein. *Kieler Notizen* 22: 1-7
- CILLIERS, C.J. (1999a):** *Lysathia* n. sp. (Coleoptera: Crysomelidea), a host-specific beetle for the control of the aquatic weed *Myriophyllum aquaticum* (Haloragaceae) in South Africa. *Hydrobiologia* 415: 271-276
- CILLIERS, C.J. (1999b):** Biological control of parrot's feather, *Myriophyllum aquaticum* (Vell.) Verdc. (Haloragaceae), in South Africa. *African Entomology Memoir* 1: 113-118
- CLAYTON, J.S. (1982):** Effects of fluctuations in water level and growth of *Lagarosiphon major* on the aquatic vascular plants in Lake Totoma, 1973-80. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 16: 89-94
- COCKERILL, D.I. (1980):** *Crassula helmsii* (T.Kirk) Cockayne. *Watsonia* 13: 165
- COFFEY, B.T. & CLAYTON, J.S. (1988):** Contrasting deep-water macrophyte communities in two highly transparent New Zealand lakes and their possible association with freshwater crayfish, *Paranephros* spp. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 22: 225-230

- COLEY, P.D., BRYANT, J.P. & CHAPIN, F.S. (1985):** Resource availability and plant anti-herbivore defense. *Science* 230: 895-899
- COOK, C.D.K. & URMI-KÖNIG, K (1984):** A revision of the genus *Egeria* (Hydrocharitaceae). *Aquatic Botany* 19: 73-96
- COOLEN, F. (2006):** Parelvederkruid in de Romeinenweerd. *Natuurhistorisch Maandblad* 95 (6): 154-155
- CORDO, H.A. & DE LOACH, C.J. (1982):** The weevils *Lixellus*, *Tanysphiroideus*, and *Cyrtobagous* that feed on *Hydrocotyle* and *Salvinia* in Argentina. *Coleopterists Bulletin* 36: 279-286
- COUNTRYMAN, WM.D. (1970):** The history, spread and present distribution of some immigrant aquatic weeds in New England. *Hyacinth control journal* 8: 50-52
- CUDA, J.P. & SUTTON, D.L. (2000):** Is the Aquatic Weed *Hygrophila*, *Hygrophila polysperma* (Polemoniales: Acanthaceae), a Suitable Target for Classical Biological Control? *Proceedings of the X International Symposium on Biological Control of Weeds*: 337-348
- CULLINEY, T.W. (2005):** Benefits of classical biological control for managing invasive plants. *Critical Reviews in Plant Science* 24: 131-150
- DANDELOT, S., VERLAQUE, R., DUTARTRE, A. & CAZAUBON, A. (2005):** Ecological, dynamic and taxonomic problems due to *Ludwigia* (Onagraceae) in France. *Hydrobiologia* 551: 131-136
- DAVIES, W.J. & BACON, M.A. (2003):** Adaptation of roots to drought. In: DE KROON, H. & VISSER, E.J.W. (eds): *Root ecology – Ecological Studies*. 168. Springer, Berlin, Germany, S. 173 – 192
- 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
- DAVIS, M.A., GRIME, J.P. & THOMPSON, K. (2000):** Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology* 88: 528-534
- DAWSON, F.H. (1988):** The alien aquatic *Crassula helmsii* continues to expand its distribution in Britain. *BSBI News* 49: 43
- DAWSON, F.H. (1989):** Some attempts at the control of the alien aquatic plant *Crassula helmsii* (T. Kirk) Cockayne. *BSBI News* 51: 46
- DAWSON, F.H. (1994):** Spread of *Crassula helmsii* in Britain. In: de Waal, L.C., Child, L.E., Wade, P.M. & Brock, J.H. (eds.): *Ecology and Management of Invasive Riverside Plants*, Wiley, S. 1-14

- DAWSON, F.H. (1996):** *Crassula helmsii*: attempts at elimination using herbicides. *Hydrobiologia* 340: 241-245
- DAWSON, F.H. & WARMAN, E.A. (1987):** *Crassula helmsii* (T. Kirk) Cockayne: Is it an aggressive alien aquatic plant in Britain? *Biological Conservation* 42: 247-272
- DAWSON, F.H. & SZOSZKIEWICS, K. (1999):** Relationships of some ecological factors with the associations of vegetation in British rivers. *Hydrobiologia* 415: 117-122
- DEHNEN-SCHMUTZ, K., TOUZA, J., PERRINGS, C. & WILLIAMSON, M. (2007a):** The horticultural trade and ornamental plant invasions in Britain. *Conservation Biology* 21 (1): 224-231
- DEHNEN-SCHMUTZ, K., TOUZA, J., PERRINGS, C. & WILLIAMSON, M. (2007b):** A century of the ornamental plant trade and its impact on invasion success. *Diversity and Distribution* 13: 527-534
- DE MARS, H. & BOUMAN, A. (2002):** Grote waternavel ook een bedreiging voor zwak gebufferde vennen. *De Levende Natuur* 103(1): 22-25
- DENDENE, M.A., ROLLAND, T., TREMOLIERE, M. & CARBIENER, R. (1993):** Effect of ammonium ions on the net photosynthesis of three species of *Elodea*. *Aquatic Botany* 46 (3-4): 301-315
- DENFFER, D. VON, EHRENDORFER, F., MÄGDEFRAU, K. & ZIEGLER, H. (1978):** Lehrbuch der Botanik. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York, 1078 S.
- DEN HOLLANDER, N.G., SCHENK, I.W., DIOUF, S., KROPFF, M. & PIETERSE, A.H. (1999):** Survival strategy of *Pistia stratiotes* L. in the Djoudj National Park in Senegal. *Hydrobiologia* 415: 21-27
- DENYS, L. & PACKET, J. (2004):** *Crassula helmsii* ook in brak water. *Dumortiera* 82: 27-28
- DENYS, L., PACKET, J. & VAN LANDUYT, W. (2004):** Neofyten in het Vlaamse water: signalement van vaste waarden en rijzende sterren. *Natuur.focus* 3(4): 120-128
- DERICKS, G. (2006):** Ökophysiologie und standörtliche Einbindung neophytenreicher Gattungen (*Impatiens*, *Solanum*) der Rheintalau. Dissertation, Universität Düsseldorf, 217 S.
- DI NINO, F., THIEBAUT, G. & MULLER, S. (2005):** Response of *Elodea nuttallii* (Planch.) H. St. John to manual harvesting in the North-East of France. *Hydrobiologia* 551: 147-157
- DIDHAM, R.K., TYLIANAKIS, J.M., HUTCHISON, M.A., EWERS, R.M. & GEMMELL, N.J. (2005):** Are invasive species the drivers of ecological change? *Trends in Ecology and Evolution* 20 (9): 470-474

- DIEKJOBST, H. (1983):** Zur gegenwärtigen Verbreitung von *Lemna minuscula* Herter in der unteren Erft. Göttinger Floristische Rundbriefe 17: 168-173
- DIEKJOBST, H. (1984):** *Pistia stratiotes* L. und *Lemna aequinoctialis* Welwitsch vorübergehend im Gebiet der unteren Erft. Göttinger Floristische Rundbriefe 18 (3/4): 90-95
- DIEKJOBST, H. & WOLFF, P. (1995):** Das Mexikanische Eichenblatt (*Shinnersia rivularis*) und andere aquatische Neophyten in der unteren Erft. Natur am Niederrhein 10 (2): 41-48
- DOYLE, R.D., FRANCIS, M.D. & SMART, R.M. (2003):** Interference competition between *Ludwigia repens* and *Hygrophila polysperma*: two morphologically similar aquatic plants. Aquatic Botany 77: 223-234
- DUKES, J.S. & MOONEY, H.A. (1999):** Does global change increase the success of biological invaders? Trends in Ecology and Evolution 14 (4): 135-139
- DUTARTRE, A., HAURY, J. & JIGOREL, A. (1999):** Succession of *Egeria densa* in a drinking water reservoir in Morbihan (France). Hydrobiologia 415: 243-247
- EDWARDS, T. & CLAYTON, J. (2002):** Aquatic vegetation in Lakes Dudding, Wiritoa, Horowhenua and Pukepuke Lagoon. NIWA Client Report, Hamilton, Neuseeland, 24. S.
- EDWARDS, A.L., LEE, D.L. & RICHARDS, J.H. (2003):** Responses to a fluctuating environment: effects of water depth on growth and biomass allocation in *Eleocharis cellulosa* Torr. (Cyperaceae). Canadian Journal of Botany 81: 964-975
- EDWARDS, T., CLAYTON, J. & DE WINTON, M. (2006):** The condition of lakes in the Waikato region using LakeSPI. Environment Waikato technical Report, Hamilton, Neuseeland, 38 S.
- ELLMORE, G.S. (1981a):** Root dimorphism in *Ludwigia peploides* (Onagraceae): Structure and gas content of mature roots. American Journal of Botany 68(4): 557-568
- ELLMORE, G.S. (1981b):** Root dimorphism in *Ludwigia peploides* (Onagraceae): Development of two roots types from similar primordia. Botanical Gazette 142 (4): 525-533.
- ELS, M., FALCKE, H., GEBEL, D., HÄHNLE, J., HAIDER, J., HOOF, U., KIRCHNER, W. et al. (1999):** Gewässergütebericht 1997. Landesumweltamt Nordrhein-Westfalen, Essen, 147 S.
- EPPO (2006):** *Hydrocotyle ranunculoides*. EPPO Bulletin 36: 3-6
- ERHARD, D. & GROSS, E. (2006):** Allelopathic activity of *Elodea canadensis* and *Elodea nuttallii* against epiphytes and phytoplankton. Aquatic Botany 85: 203-211

- ERNST, W.H.O. (1990):** Ecophysiology of plants in waterlogged and flooded environments. *Aquatic Botany* 38: 73-90
- FEIJOO, C.S., MOMO, F.R., BONETTO, C.A. & TUR, N.M. (1996):** Factors influencing biomass and nutrient content of the submersed macrophyte *Egeria densa* Planch. in a pamastic stream. *Hydrobiologia* 341: 21-26
- FERREIRA, T. & MOREIRA, I. (1990):** Weed evolution and ecology in drainage canals of central Portugal. *Proceedings EWRS 8th Symposium on Aquatic weeds*: 97-102
- FERREIRA, M.T. & MOREIRA, I.S. (1999):** River plants from an Iberian basin and environmental factors influencing their distribution. *Hydrobiologia* 415: 101-107
- FERREIRA, M.T., CATARINO, L. & MOREIRA, I. (1998):** Aquatic weed assemblages in an Iberian drainage channel system and related environmental factors. *Weed Research* 38 (4): 291-300
- FERNANDEZ-ALAEZ, C., FERNANDEZ-ALAEZ, M. & BECARES, E. (1999):** Influence of water level fluctuation on the structure and composition of the macrophyte vegetation in two small temporary lakes in the northwest of Spain. *Hydrobiologia* 415: 155-162
- FIGUEROLA J. & GREEN, A.J. (2002):** Dispersal of aquatic organism by waterbirds: a review of past research and priorities for future studies. *Freshwater Biology* 47: 483-494
- FIGUEROLA, J. & GREEN, A.J. (2004):** Effects of seed ingestion and herbivory by waterfowl on seedling establishment: a field experiment with gigeongrass *Ruppia maritima* in Donana, south-west Spain. *Plant Ecology* 173: 33-38
- FIGUEROLA, J., GREEN, A.J. & SANTAMARIA, L. (2002):** Comparative dispersal effectiveness of wigeongrass seeds by waterfowl wintering in south-west Spain: quantitative and qualitative aspects. *Journal of Ecology* 90: 989-1001
- FREEMAN, T.E. (1977):** Biological control of aquatic weeds with plant pathogens. *Aquatic Botany* 3: 175-184
- FRIEDRICH, G. (1973):** Ökologische Untersuchungen an einem thermisch anomalen Fließgewässer (Erft/Niederrhein). Schriftenreihe der Landesanstalt für Gewässerkunde und Gewässerschutz des Landes Nordrhein-Westfalen, Heft 33, 126 S. & Anhang
- FRIEDRICH, G. (2000):** Die untere Erft – Ein subtropischer Fluß. In: Landesumweltamt Nordrhein-Westfalen, Gewässergütebericht 2000: 101-103
- FRITSCHLER, N. (2007):** Regenerationsfähigkeit von indigenen und neophytischen Wasserpflanzen. Diplomarbeit, Universität Düsseldorf, 72 S.
- FROST-CHRISTENSEN, H. & SAND-JENSEN, K. (1992):** The quantum efficiency of photosynthesis in macroalgae and submerged angiosperms. *Oecologia* 91: 377-384

- GALUNDER, R., PATZKE, E. & WOIKE, S. (1989):** *Egeria densa* Planch. (Dichte Wasserpest) im NSG „Stallberger Teiche“ (TK 5109/3) bei Siegburg Nordrhein-Westfalen und im NSG „Neandertal“ (TK 4707/4), Kreis Mettmann, Nordrhein-Westfalen. Decheniana 142: 42-43
- GANTES, H.P. & CARO, A.S. (2001):** Environmental heterogeneity and spatial distribution of macrophytes in plain streams. Aquatic botany 70 (3): 225-236
- GARNIER, E., SHIPLEY, B. ROUMET, C. & LAURENT, G. (2001):** A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. Functional Ecology 15: 688-695
- GASSMANN, A., COCK, M.J.W., SHAW, R. & EVANS, C.R. (2006):** The potential for biological control of invasive alien aquatic weeds in Europe: a review. Hydrobiologia 570: 217-222
- GENG, Y.P., PAN, X.Y., XU, C.Y., ZHANG, W.J., LI, B. & CHEN, J.K. (2006):** Phenotypic plasticity of invasive *Alternanthera philoxeroides* in relation to different water availability, compared to its native congener. Acta Oecologica 30: 380-385
- GENG, Y.P., PAN, X.Y., XU, C.Y., ZHANG, W.J., LI, B., CHEN, J.K., LU, B.R. et al. (2007a):** Phenotypic plasticity rather than locally adapted ecotypes allow the invasive alligator weed to colonize a wide range of habitats. Biological Invasions 9: 245-256
- GENG, Y.P., PAN, X.Y., XU, C.Y., ZHANG, W.J., LI, B. & CHEN, J.K. (2007b):** Plasticity and ontogenetic drift of biomass allocation in response to above- and belowground resource availabilities in perennial herbs: a case study of *Alternanthera philoxeroides*. Ecological Research 22: 255-260
- GETSINGER, K.D., SPRECHER, S.L. & SMAGULA, A.P. (2003):** Effects of Triclopyr on variable-leaf watermilfoil. Journal of Aquatic Plant Management 41: 124-126
- GIGON, A. & WEBER, E. (2005):** Invasive Neophyten in der Schweiz: Lagebericht und Handlungsbedarf. Bericht zu Händen des Bundesamtes für Umwelt, Wald und Landschaft in Bern, 41 S.
- GLÜCK, H. (1936):** Süßwasser-Flora Mitteleuropas (Hrg. Pascher, A.) 15 Pteridophyten und Phanerogamen. 486 S.
- GOODWIN, B.J., MCALLISTER, A.J. & FAHRIG, L. (1999):** Predicting invasiveness of plant species based on biological information. Conservation Biology 13 (2): 422-426
- GRATWICKE, B. & MARSHALL, B.E. (2001):** The impact of *Azolla filiculoides* Lam. on animal biodiversity in streams in Zimbabwe. African Journal of Ecology 39: 216-218
- GREEN, A.J., FIGUEROLA, J. & SANCHEZ, M.I. (2002):** Implications of waterbird ecology for the dispersal of aquatic organism. Acta Oecologia 23: 177-189

- GREULICH, S. & BORNETTE, G. (2003):** Being evergreen in an aquatic habitat with attenuated seasonal contrasts - a major competition advantage? *Plant Ecology* 167: 9-18
- GRIME, J.P., CORNELISSEN, J.H.C., THOMPSON, K. & HODGSON, J.G. (1996):** Evidence of a causal connection between anti-herbivore defence and the decomposition rate of leaves. *Oikos* 77: 489-494
- GROTKOPP, E. & REJMANEK, M. (2007):** High seedling relative growth rate and specific leaf area are traits of invasive species: phylogenetically independent contrasts of woody angiosperms. *American Journal of Botany* 94 (4): 526-532
- GUILLARMOD, J.A. (1979):** Water weeds in Southern Africa. *Aquatic Botany* 6: 377-391
- HAEUPLER, H., JAGEL, A. & SCHUMACHER, W. (2003):** Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen in Nordrhein-Westfalen. Hrsg.: Landesanstalt für Ökologie, Bodenordnung und Forsten NRW, Recklinghausen, 616 S
- HALLER, W.T., FOX, A.M. & SHILLING, D.G. (1990):** *Hydrilla* control program in the upper St. Johns River, Florida, USA. *Proceedings EWRS 8th Symposium on Aquatic Weeds*: 111-116.
- HALSTEAD, J., MICHAUD, J., HALLAS-BURT, S. & GIBBS, J.P. (2003):** Hedonic analysis of effects of a nonnative invader (*Myriophyllum heterophyllum*) on New Hampshire (USA) lakefront properties. *Environmental Management* 32 (3): 391-398.
- HAMEL, K.S. & PARSONS, J.K. (2001):** Washington's aquatic plant quarantine. *Journal of Aquatic Plant Management* 39: 72-75.
- HARAMOTO, T. & IKUSIMA, I. (1988):** Life cycle of *Egeria densa* Planch, an aquatic plant naturalized in Japan. *Aquatic Botany* 30: 389-403
- HÄRDTLE, W. & WEDI-PUMPE, S. (2001):** Zur Bestandsentwicklung von *Crassula helmsii* in den Holmer Teichen (Lüneburger Heide). *Floristische Notizen aus der Lüneburger Heide* 9: 30-33
- HÄRDTLE, W., DIERBEN, K. & ROMAHN, K.S. (2000):** Nachträge zur Liste der Farn- und Blütenpflanzen des Naturschutzgebietes "Lüneburger Heide". *Floristische Notizen aus der Lüneburger Heide* 8: 15-20
- HAYBALL, N. & PEARCE, M. (2004):** Influences of simulated grazing and water-depth on the growth of juvenile *Bolboschoenus caldwellii*, *Phragmites australis* and *Schoenoplectus validus* plants. *Aquatic Botany* 78: 233-242
- HEGER, T. & TREPL, L. (2003):** Predicting biological invasions. *Biological Invasions* 5: 313-321
- HEGI, G. (1995):** Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Band 4, Teil 2A, 3.Auflage. Blackwell Wissenschafts-Verlag, Berlin, 693 S.

- HENDERSON, J.E., KIRK, J.P., LAMPRECHT, S.D. & HAYES, W.E. (2003):** Economic impacts of aquatic vegetation to angling in two South Carolina reservoirs. *Journal of Aquatic Plant Management* 41: 53-56
- HIKOSAKA, K. & TERASHIMA, I. (1995):** A model of the acclimation of photosynthesis in the leaves of C₃ plants to sun and shade with respect to nitrogen use. *Plant, Cell & Environment* 18: 605-618
- HILL, M.P. (1999):** The world's worst aquatic weed. *Pesticide Outlook* 10: 58-62
- HILL, M.P. & CILLIERS, C.J. (1999):** *Azolla filiculoides* Lamarck (Pteridophyta: Azollaceae), its status in South Africa and control. *Hydrobiologia* 415: 203-206
- HILT, S. (2006):** Allelopathic inhibition of epiphytes by submerged macrophytes. *Aquatic Botany* 85: 252-256
- HILT S., GHOBRIAL M. & GROSS E.M. (2006a):** In situ allelopathic potential of *Myriophyllum verticillatum* (Haloragaceae) against selected phytoplankton species. *Journal of Phycology* 42: 1189-1198
- HILT, S., GROSS, E.M., HUPFER, M., MORSCHIED, H., MÄHLMANN, J., MELZER, A., POLTZ, J. et al. (2006b):** Restoration of submerged vegetation in shallow eutrophic lakes – guideline and state of the art in Germany. *Limnologia* 36: 155-171
- HOFMANN, J.P., COLMAN, J.A., KUTCHERA, K.M., NORDHEIM, E.V. & ANDREWS, J.H. (1984):** A laboratory culture system for pathological and physiological studies of rooted aquatic plants. *Canadian Journal of Botany* 62: 2290 – 2296
- HOFFMANN, W.A. & POORTER, H. (2002):** Avoiding bias in calculations of relative plant growth rate. *Annals of Botany* 80: 37-42
- HOFSTRA, D.E., CLAYTON, J., GREEN, J.D. & AUGER, M. (1999):** Competitive performance of *Hydrilla verticillata* in New Zealand. *Aquatic Botany* 63: 305-324.
- HORSTHUIS, M.A.P. & ZONDERWIJK, M. (2003a):** Extra aandacht voor *Watercrassula (Crassula helmsii* (Kirk) Cockayne): *Gorteria* 29: 1-6
- HORSTHUIS, M.A.P. & ZONDERWIJK, M. (2003b):** *Watercrassula (Crassula helmsii* (Kirk) Cockayne): een nieuwe soort voor Oost-Nederland. *Hypericum* 1: 8-12
- 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.
- HOWARD-WILLIAMS, C. & DAVIES, J. (1988):** The invasion of lake Taupo by the submerged water weed *Lagarosiphon major* and its impact on the native flora. *New Zealand Journal of Ecology* 11: 13-19

- HUSSNER, A. (2004):** Die Makrophytenvegetation der Erft und ihrer Ufer unter besonderer Berücksichtigung der Neophyten. Diplomarbeit, Abt. Geobotanik, Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf, 110 S.
- HUSSNER, A. (2005):** Zur Verbreitung aquatischer Neophyten in der Erft (Nordrhein-Westfalen). Frankfurter Geobotanische Kolloquien 19: 55-58
- HUSSNER, A. (2006):** Die aquatischen Neophyten in Nordrhein-Westfalen. Decheniana 159: 39-50
- HUSSNER, A. (2007):** Zur Biologie des aquatischen Neophyten *Hydrocotyle ranunculoides* L.f. (Apiaceae) in Nordrhein-Westfalen. Floristische Rundbriefe 40: 19-24
- HUSSNER, A. & VAN DE WEYER, K. (2004):** *Hydrocotyle ranunculoides* L.f. (Apiaceae) - Ein neuer aquatischer Neophyt im Rheinland. Floristische Rundbriefe 38(1/2): 1-6
- HUSSNER, A. & LÖSCH, R. (2005):** Alien aquatic plants in a thermally abnormal river and their assembly to neophyte-dominated macrophyte stands (River Erft, Northrhine-Westphalia). Limnologia 35: 18-30
- HUSSNER, A. & LÖSCH, R. (2007):** Growth and photosynthesis of *Hydrocotyle ranunculoides* in North Rhine-Westphalia. Flora 202: 653-660
- HUSSNER, A., VAN DE WEYER, K. & WIEHLER, K.-H. (2005a):** Zum gegenwärtigen Stand der Ausbreitung des Großen Wassernabels (*Hydrocotyle ranunculoides* L. fil.) in Nordrhein-Westfalen. Decheniana 158: 19-24
- HUSSNER, A., NIENHAUS, I. & KRAUSE, T. (2005b):** Zur Verbreitung von *Myriophyllum heterophyllum* Michx. in Nordrhein-Westfalen. Floristische Rundbriefe 39: 113-120
- HUSSNER, A., JOSEPHS, M. & SCHMITZ, U. (2007):** Über *Hygrophila polysperma* (Roxb.) T. Anderson und *Pontederia cordata* L. in Nordrhein-Westfalen. Floristische Rundbriefe 40: 25-30
- IMAMOTO, H., HORIYA, K., YAMASAKI, M. & WASHITANI, I. (2007):** An experimental system to study ecophysiological responses of submerged macrophytes to temperature and light. Ecological Research 22: 172-176
- INDERJIT (2005):** Plant invasions: habitat invasibility and dominance of invasive plant species. Plant and Soil 277: 1-5
- IPCC (2007):** Climate Change 2007: Impacts, adaptation and vulnerability. Summary for policymakers. The IPCC 4th Assessment Report, Brussels.
- IUCN THE WORLD CONSERVATION UNION (2000):** IUCN Guidelines for the prevention of biodiversity loss due to biological invasions. IUCN Council (www.iucn.org)

- JACKSON, M.B. (1990):** Hormones and development change in plants subjected to submergence or soil waterlogging. *Aquatic Botany* 38: 49-72
- JANCHEN, E. (1966):** *Catalogous Florae Austriae*. 1. Teil, 3. Ergebnisheft. Wien, 84 S.
- JAHNKE, L.S., EIGHMY, T.T. & FAGERBERG, W.R. (1991):** Studies of *Elodea nuttallii* grown under photorespiratory conditions. 1. Photosynthetic characteristics. *Plant, Cell & Environment* 14: 147-156
- JAMES, C.S., EATON, J.W. & HARDWICK, K. (2006):** Responses of three invasive aquatic macrophytes to nutrient enrichment do not explain their observed field displacement. *Aquatic Botany* 84: 347-353
- JANES, R. (1997):** Growth and survival of *Azolla filiculoides* in Britain. 1. Vegetative reproduction. *New Phytologist* 138: 367-377
- JAROSCH, A.M. (2007):** Reaktionen vier potentiell invasiver neuweltlicher Helophyten auf unterschiedliche Hydroregime und Bodentemperaturen. Diplomarbeit, Universität Düsseldorf, 98 S.
- JOHNSON, P. & BROOKE, P. (1989):** *Wetland Plants in New Zealand*. DSIR Publishing, Wellington, 319 S.
- JOHNSON, L.E., RICCIARDI, A. & CARLTON, J.T. (2001):** Overland dispersal of aquatic invasive species: a risk assessment of transient recreational boating. *Ecological Applications* 11 (6): 1789-1799
- JOHNSTONE, I.M., COFFEY, B.T. & HOWARD-WILLIAMS, C. (1985):** The role of recreational boat traffic in interlake dispersal of macrophytes: a New Zealand case study. *Journal of Environmental Management* 20: 263-279
- JOHNSTONE, I.M. & ROBINSON, P.W. (1987):** Light level variation in Lake Tutira after transient sediment inflow and its effect on the submersed macrophytes. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 21: 47-53
- JONES, I. (2005):** The metabolic cost of bicarbonate use in the submerged plant *Elodea nuttallii*. *Aquatic Botany* 83: 71-81
- JUSTIN, S.H.F.W. & ARMSTRONG, W. (1987):** The anatomical characteristics of roots and plant response to soil flooding. *New Phytologist* 106: 465-495
- KADONO, Y., NAKAMURA, T. & SUZUKI, T. (1997):** Genetic uniformity of two aquatic plants, *Egeria densa* Planch. and *Elodea nuttallii* (Planch.) St. John, introduced in Japan. *The Japanese Journal of Limnology* 58: 197-203
- KANE, M.E. & ALBERT, L.E. (1989):** Comparative shoot and root regeneration from juvenile and adult aerial leaf explants of Variable-Leaf Milfoil. *Journal of Aquatic Plant Management* 27: 1-10.

- KANE, M.E., GILMAN, E.F. & JENKS, M.A. (1991):** Regenerative capacity of *Myriophyllum aquaticum* tissues cultured in vitro. *Journal of Aquatic Plant Management* 29: 102-109
- KANE, M.E., PHILMAN, N.L., BARTUSKA, C.A. & McCONNELL, D.B. (1993):** Growth regulator effects on in vitro shoot regeneration of *Crassula helmsii*. *Journal of Aquatic Plant Management* 31: 59-64
- KAY, S.H. & HOYLE, S.T. (2001):** Mail Order, the Internet, and invasive aquatic weeds. *Journal of Aquatic Plant Management* 39: 88-91
- KEANE, R.M. & CRAWLEY, M.J. (2002):** Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology and Evolution* 17 (4): 164-170
- KEELEY, J.E. (1998):** CAM photosynthesis in submerged aquatic plants. *The Botanical Review* 64 (2): 121-175
- KELLER, F. (1982):** Statistik für naturwissenschaftliche Berufe, 3. Aufl., pmi-pharm & medical inform. Verlags GmbH, Frankfurt/ Main, Zürich
- KEIL, P. (1999):** Ökologie der gewässerbegleitenden Agriophyten *Angelica archangelica* ssp. *litoralis*, *Bidens frondosa* und *Rorippa austriaca* im Ruhrgebiet. *Dissertationes Botanicae* 321, Cramer Verlag, Berlin/Stuttgart, 186 S.
- KERCHER, S.M. & ZEDLER, J.B. (2004):** Flood tolerance in wetland angiosperms: a comparison of invasive and noninvasive species. *Aquatic Botany* 89-102
- KIMBEL, J.C. & CARPENTER, S.C. (1981)** Effects of mechanical harvesting on *Myriophyllum spicatum* L. regrowth and carbohydrate allocation to roots and shoots. *Aquatic Botany* 11, 121 -127
- KITAJIMA, K. & HOGAN, K.P. (2003):** Increases of chlorophyll a/b ratios during acclimation of tropical woody seedlings to nitrogen limitation and high light. *Plant, Cell & Environment* 26: 857-865
- KLEE, O. (1998):** Wasser untersuchen. 3. Auflage, Quelle & Meyer Verlag, 263 S.
- KLEUVER, J.J. & HOLVERDA, W.J. (1995):** *Ludwigia uruguayensis* (Camb.) Hara (Onagraceae), verwilderd. *Gorteria* 21: 99-100
- KLOTZ, J. & SCHEUERER, M. (2006):** *Crassula helmsii* jetzt auch in Südbayern, mit einer aktuellen Übersicht zur Verbreitung in Deutschland. *Hoppea* 67: 465-469
- KNOBLAU, B., BUITKAMP, U., BUSCH, D., EISELER, F., GELLERT, G., HOOF, U., JUNGE, U. et al. (1997):** Gewässergütebericht 1996. Landesumweltamt Nordrhein-Westfalen, 91 S.
- KOHLER, A. (1978):** Methoden der Kartierung von Flora und Vegetation von Süßwasserbiotopen. *Landschaft & Stadt* 10 (2): 73-85

- KOHLER, A. (1995):** Neophyten in Fließgewässern. Schriftenreihe für Vegetationskunde 27 (Sukopp-Festschrift): 405-412
- KOLAR, C.S. & LODGE, D.M. (2001):** Progress in invasion biology: predicting invaders. Trends in Ecology and Evolution 16 (4): 199-204
- KORNAS, J. (1968):** Geograficznohistoryczna klasyfikacja roślin synantropijnych. A geographical-historical classification of synanthropic plants. Mater Zakł Fitosoc Stos U W Warszawa- Białowieża 25: 33–41
- KOTOWSKI, W., ANDEL, J. VAN, DIGGELEN, R. VAN & HOGENDORF, J. (2001):** Responses of fen plant species to groundwater level and light intensity. Plant Ecology 155: 147-156
- KOWARIK, I. (2003):** Biologische Invasionen – Neophyten und Neozoen in Mitteleuropa. Stuttgart, Ulmer, 380 S.
- KOZHOVA, O.M. & IZHBOLDINA, L.A. (1993):** Spread of *Elodea canadensis* in Lake Baikal. Hydrobiologia 259: 203-211
- KÜPPER, F., KÜPPER, H. & SPILLER, M. (1996):** Eine aggressive Wasserpflanze aus Australien und Neuseeland: *Crassula helmsii* (Kirk) Cockayne. Floristische Rundbriefe 30 (1): 24-29
- LACOUL, P. & FREEDMAN, B. (2006a):** Environmental influences on aquatic plants in freshwater ecosystems. Environmental Research 14: 89-136
- LACOUL, P. & FREEDMAN, B. (2006b):** Relationships between aquatic plants and environmental factors along a steep Himalayan altitudinal gradient. Aquatic Botany 84: 3-16
- LAKE, J.C. & LEISHMAN, M.R. (2004):** Invasion success of exotic plants in natural ecosystems: the role of disturbance, plant attributes and freedom from herbivores. Biological Conservation 117: 215-226
- LAMPERT, W. & SOMMER, U. (1999):** Limnoökologie. 2. Auflage, Thieme Verlag, Stuttgart / New York, 489 S.
- LANDESUMWELTAMT NORDRHEIN-WESTFALEN (2002):** Gewässergütebericht 2001. Landesumweltamt Nordrhein-Westfalen, Essen, 272 S.
- LANG, W. (1981):** *Crassula recurva* (Hook) Ostenf., eine neue adventive Art in der Bundesrepublik Deutschland. Göttinger Floristische Rundbriefe 15: 41-44
- LANGDON, S.J. (2004):** *Crassula helmsii* questionnaire. BSBI-News: 50-52
- LARCHER, W. (1994):** Ökophysiologie der Pflanzen. 5. Auflage, Eugen Ulmer Verlag, Stuttgart, 394 S.

- LAUNDON, J.R. (1961):** An australian species of *Crassula* introduced into Britain. *Watsonia* 5(2): 59-63
- LEACH, J. & DAWSON, F.H. (2000):** Is resistance futile? The battle against *Crassula helmsii*. *Journal of Practical Ecology and Conservation* 4: 7-17
- LES, D.H. & MEHRHOFF, L.J. (1999):** Introduction of nonindigenous aquatic vascular plants in southern New England: a historical perspective. *Biological Invasions* 1: 281-300
- LEUNG, B., LODGE, D.M., FINNOFF, D., SHOGREN, J.F., LEWIS, M.A. & LAMBERTI, G. (2002):** An ounce of prevention or a pound of cure: bioeconomic risk analysis of invasive species. *Proceedings of the Royal Society of London* 269: 2407-2413
- LEUNG, B., BOSSENBROEK, J.M. & LODGE, D.M. (2006).** Boats, pathways, and aquatic biological invasions; estimating dispersal potential with gravity models. *Biological Invasions* 8: 241-254
- LI, S., PEZESHKI, S.R. & GOODWIN, S. (2004):** Effects of soil moisture regimes on photosynthesis and growth in cattail (*Typha latifolia*). *Acta Oecologia* 25: 17-22
- LILLIE, R.A., BUDD, J. & RASMUSSEN, P.W. (1997):** Spatial and temporal variability in biomass density of *Myriophyllum spicatum* L. in a northern temperate lake. *Hydrobiologia* 347: 69-74
- LOCKWOOD, J.L., CASSEY, P. & BLACKBURN, T. (2005):** The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends in Ecology and Evolution* 20 (5): 223-228
- LOCZY, S., CARIGNAN, R. & PLANAS, D. (1983):** The role of roots in carbon uptake by the submerged macrophytes *Myriophyllum spicatum*, *Vallisneria americana* and *Heteranthera dubia*. *Hydrobiologia* 98: 3-7
- LODGE, D.M. (1993):** Biological invasions: lessons for ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 8 (4): 133-137
- LONDO, G. (1974):** The decimal scale for relevés of permanent quadrats. In: Knapp, R. (ed.): *Sampling methods in Vegetation Science*. W. Junk Publishers, The Hague/Boston/London, S. 45-49
- LONSDALE, W.M. (1999):** Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology* 80: 1522-1536
- LÖSCH, R. (2003):** *Wasserhaushalt der Pflanzen*. Quelle & Meyer, Wiebelsheim, 595 S.
- MACISAAC, H.J., GRIGOROVICH, I.A. & RICCIARDI, A. (2001):** Reassessment of species invasions concepts: the Great Lakes basin as a model. *Biological Invasions* 3: 405-416

- MACISAAC, H.J., ROBBINS, T.C. & LEWIS, M.A. (2002):** Modeling ships ballast water as invasion threats to the Great Lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 59: 1245-1256.
- MACK, R.N., SIMBERLOFF, D., LONSDALE, W.M., EVANDS, H., CLOUT, M. & BAZZAZ, F. (2000):** Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences and control. *Issues in Ecology* 5: 3-20
- MADSEN, J.D. & ADAMS, M.S. (1989):** The distribution of submerged aquatic macrophyte biomass in a eutrophic stream, Badfish Creek: the effect of environment. *Hydrobiologia* 171: 111-119
- MADSEN, T.V. & BRIX, H. (1997):** Growth, photosynthesis and acclimation by two submerged macrophytes in relation to temperature. *Oecologia* 110: 320-327
- MADSEN, T.V. & SAND-JENSEN, K. (1994):** The interactive effects of light and inorganic carbon on aquatic plant growth. *Plant, Cell and Environment* 17: 955-962
- MADSEN, T.V. & MABERLY, S. (2003):** High internal resistance to CO₂ uptake by submerged macrophytes that use HCO₃⁻: measurements in air, nitrogen and helium. *Photosynthesis Research* 77: 183-190
- MADSEN, J.D., EICHLER, L.W. & BOYLEN, C.W. (1988):** Vegetative spread of Eurasian Watermilfoil in Lake George, New York. *Journal of Aquatic Plant Management* 26: 47-50
- MADSEN, J.D., HARTLEB, C.F. & BOYLEN, C.W. (1991):** Photosynthetic characteristics of *Myriophyllum spicatum* and six submersed aquatic macrophyte species native to Lake George, New York. *Freshwater Biology* 26: 133-240
- MADSEN, T.V., MABERLY, S.C. & BOWES, G. (1996):** Photosynthetic acclimation of submersed angiosperms to CO₂ and HCO₃⁻. *Aquatic Botany* 53 (1-2): 15-30
- MAKI, K. & GALATOWITSCH, S. (2004):** Movement of invasive aquatic plants into Minnesota (USA) through horticultural trade. *Biological Conservation* 118: 389-396
- MANTAI, K.E. & NEWTON, M.E. (1982):** Root growth in *Myriophyllum*: a specific plant response to nutrient availability? *Aquatic Botany* 13: 45-55
- MARGOT, J. (1983):** La végétation aquatiques des Springputten en forêt de Meerdael. Evolution et présences floristiques. *Les Naturalistes Belges* 64: 199-221
- MARON, J.L. & VILA, M. (2001):** When do herbivores affect plant invasion? Evidence for the natural enemies and the biotic resistance hypotheses. *Oikos* 95: 361-373
- McFADYEN, R.E.C. (1998):** Biological control of weeds. *Annual Review of Entomology* 43: 369-393

- MCGREGOR, M.A., BAYNE, D.R., STEEGER, J.G., WEBBER, E.C. & REUTEBUCH, E. (1996):** The potential for biological control of water primrose (*Ludwigia grandiflora*) by the Water Primrose Flea Beetle (*Lysathia ludoviciana*) in the Southeastern United States. *Journal of Aquatic Plant Management* 34: 74-76
- MEILINGER, P. (2003):** Makrophyten als Bioindikatoren zur leitbildbezogenen Bewertung von Fließgewässern. Ein Beitrag zur Umsetzung der EG-Wasserrahmenrichtlinie. Dissertation an der TU München, 128 S. & Anhang
- MELZER, H. (1965):** Neues zur Flora von Steiermark (VIII). Mitteilungen des Naturwissenschaftlichen Vereines Steiermark 95:140-151
- MEYER, S. (2002):** Parelvederkruid, een nieuwe plaag in het watermilieu? *H2O* 1: 11
- MEZIANE, D. & SHIPLEY, B. (1999).** Interacting determinants of specific leaf area in 22 herbaceous species: effects of irradiance and nutrient availability. *Plant, Cell & Environment* 22: 447-459
- MEZIANE, D. & SHIPLEY, B. (2001).** Direct and indirect relationships between specific leaf area, leaf nitrogen and leaf gas exchange. Effects of irradiance and nutrient supply. *Annals of Botany* 88: 915-927
- MIDDELBOE, A.L., & MARKAGER, S. (1997):** Depth limits and minimum light requirements of freshwater macrophytes. *Freshwater Biology* 37: 553-568
- MILNER, J.M. (1979):** *Myriophyllum aquaticum* (Velloso) Verdc. in East Sussex. *Watsonia* 12: 259
- MITCHELL, C.E. & POWER, A.G. (2003):** Release of invasive plants fungal and viral pathogens. *Nature* 421: 625-627
- MOMMER, L., DE KROON, H., PIERIK, R., BÖGEMANN, G.M. & VISSER, E.J.W. (2005a):** A functional comparison of acclimation to shade and submergence in two terrestrial plant species. *New Phytologist* 167: 197-206
- MOMMER, L., PONS, T.L., WOLTERS-ARTS, M., VENEMA, J.H. & VISSER, E.J.W. (2005b):** Submergence-induced morphological, anatomical, and biochemical responses in a terrestrial species affect gas diffusion resistance and photosynthesis performance. *Plant Physiology* 139: 497-508
- MONTEIRO, A. & MOREIRA, I. (1990):** Chemical control of Parrotfeather (*Myriophyllum aquaticum*). *Proceedings EWRS 8th Symposium on Aquatic Weeds*: 163-164
- MOREIRA, I., FERREIRA, T., MONTEIRO, A., CATARINO, L. & VASCONCELOS, T. (1999a):** Aquatic weeds and their management in Portugal: insights and the international context. *Hydrobiologia* 415: 229-234

- MOREIRA, I., MONTEIRA, A. & FERREIRA, T. (1999b):** Biology and Control of Parrotfeather (*Myriophyllum aquaticum*) in Portugal. *Ecology, Environment & Conservation* 5 (3): 171-179
- MURPHY, K.J. (1988):** Aquatic weed problems and their management: a review. 2. Physical control measures. *Crop Protection* 7: 283-302
- NAGASAKA, M., YOSHIZAWA, K., ARIIZUMI, K. & HIRABAYASHI, K. (2002):** Temporal changes and vertical distribution of macrophytes in Lake Kawaguchi. *Limnology* 3: 107-114
- NAGASAKA, M. (2004):** Changes in biomass and spatial distribution of *Elodea nuttallii* (Planch.) St. John, an invasive submerged plant, in oligomesotrophic Lake Kizaki from 1999 to 2002. *Limnology* 5: 129-139
- NATHAN, R. (2006):** Long-distance dispersal of plants. *Science* 313: 786-788
- NELSON, E.N. & COUCH, R.W. (1985):** History of the Introduction of *Myriophyllum aquaticum* in North America. In: L.W.J. Anderson (ed.): *First International Symposium Watermilfoil and Related Haloragaceae Species*: 19-26
- NEWMAN, R.M. & BIESBOER, D.D. (2000):** Decline of eurasian watermilfoil in Minnesota associated with the milfoil weevil, *Euhrychiopsis lecontei*. *Journal of Aquatic Plant Management* 38: 105-111
- NEWMAN, J.R. & DAWSON, F.H. (1999):** Ecology, distribution and chemical control of *Hydrocotyle ranunculoides* in the U.K. *Hydrobiologia* 415: 295-298.
- NEWMAN, J.R. & RAVEN, J.A. (1995):** Photosynthetic carbon assimilation by *Crassula helmsii*. *Oecologia* 101: 494-499
- NEWMAN, J., GRIEVE, N. & WATSON, R. (1999):** *Hydrocotyle ranunculoides* L.f. – a major flood risk? *Proceedings of the 1999 34th MAFF Conference of River and Coastal Engineers*: 1.5.1.
- NICHOLS, S.A. (1991):** The interaction between biology and the management of aquatic macrophytes. *Aquatic Botany* 41: 225-252
- NICHOLS, S.A. & SHAW, B.H. (1986):** Ecological life histories of the three aquatic nuisance plants, *Myriophyllum spicatum*, *Potamogeton crispus* and *Elodea canadensis*. *Hydrobiologia* 131: 3-21
- NIELSEN, S.L. & SAND-JENSEN, K. (1989):** Regulation of photosynthetic rates of submerged rooted macrophytes. *Oecologia* 81: 364-368
- OLESEN, B. & SAND-JENSEN, K. (1993):** Seasonal acclimatization of eelgrass *Zostera marina* growth to light. *Marine Ecology Progress Series* 94: 91-99

- ORCHARD, A.E. (1979):** *Myriophyllum* (Haloragaceae) in Australasia. 1. New Zealand: A revision of the genus and a synopsis of the family. *Brunonia* 2: 247-287
- ORCHARD, A.E. (1981):** A revision of South American *Myriophyllum* (Haloragaceae), and its Repercussion on some Australian and north American species. *Brunonia* 4: 27-65
- ORCHARD, A.E. (1985):** *Myriophyllum* (Haloragaceae) in Australasia II. The Australian species. *Brunonia* 8: 173–291 + 58 pp microfiche.
- OWENS, C.S., MADSEN, J.D., SMART, R.M. & STEWART, R.M. (2001):** Dispersal of native and nonnative aquatic plant species in the San Marcos River, Texas. *Journal of Aquatic Plant Management* 39: 75-79
- OZIMEK, T., DONK, E. VAN & GULATI, R.D. (1993):** Growth and nutrient uptake by two species of *Elodea* in experimental conditions and their role in nutrient accumulation in a macrophyte-dominated lake. *Hydrobiologia* 251: 13-18
- PAGANO, A.M. & TITUS, J.E. (2004):** Submersed macrophytes grow at low pH: contrasting responses of three species to dissolved inorganic carbon enrichment and sediment type. *Aquatic Botany* 79: 65-74
- PAN, X., GENG, Y.P., ZHANG, W., LI, B. & CHEN, J. (2006):** The influence of abiotic stress and phenotypic plasticity on the distribution of invasive *Alternanthera philoxeroides* along a riparian zone. *Acta Oecologia* 30: 333-341
- PARKER, J.D. & HAY, M.E. (2005):** Biotic resistance to plant invasions? Native herbivores prefer non-native plants. *Ecology letters* 8: 959-967
- PARKER, J.D., CAUDILL, C.C. & HAY, M.E. (2007):** Beaver herbivory on aquatic plants. *Oecologia* 151: 616-625
- PEETERS (2004):** Een vreemd vederkruid in het Zwartwater: *Myriophyllum heterophyllum* Michx.. *Natuurhistorisch Maandblad* 93(8): 251-252
- PIANEZZOLA, A. & SEZNEC, G. (2004):** Observations de deux nouvelles adventices en Lorraine: *Centranthus calcitrapae* (L.) Dufresne et *Crassula helmsii* (T. Kirk) Cockayne. *Le Monde des Plantes* 482: 3
- PIETERSE, A.H. (1977):** Biological control of aquatic weeds: perspectives for the tropics. *Aquatic Botany* 3: 133-141
- PIETSCH, W. & JENTSCH, H. (1984):** Zur Soziologie und Ökologie von *Myriophyllum heterophyllum* Mich. in Mitteleuropa. *Gleditschia* 12: 303-335
- PIMENTEL, D., LACH, L., ZUNIGA, R. & MORRISON, D. (2000):** Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States. *BioScience* 50 (1): 53-65

- PIMENTEL, D., ZUNIGA, R. & MORRISON, D. (2005):** Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. *Ecological Economics* 52: 273-288
- POLLUX, B.J.A., JONG, M. DE, STEEGH, A., OUBORG, N.J., GROENENDAEL, J.M. VAN DE & KLAASSEN, M. (2006):** The effect of seed morphology on the potential dispersal of aquatic macrophytes by the common carp (*Cyprinus carpio*). *Freshwater Biology* 51: 2063-2071
- POORTER, L. (1999):** Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits. *Functional Ecology* 13: 396-410
- POORTER, H. & VAN DER WERF, A. (1998):** Is inherent variation in RGR determined by LAR at low irradiance and by NAR at high irradiance? A review of herbaceous species. In: Lambers, H., Poorter, H., Vuuren, M.M.I. van (eds.): *Inherent variation in plant growth, physiological mechanisms and ecological consequences*. Blackhuys, Leiden, Nederlande, 309-336
- POT, R. (1993):** Vegetation zones along watercourses: inter-relationships and implications for mechanical control. *Journal of Aquatic Plant Management* 31: 157-162
- POT, R. (2002):** Invasion and management of Floating Pennywort (*Hydrocotyle ranunculoides* L.f.) and some other alien species in the Netherlands. *Proceedings of the 11 EWRS International Symposium on Aquatic Weeds*: 435-438
- POT, R. (2003):** Veldgids Water- en oeverplanten. KNNV Uitgeverij, Utrecht & Stowa, Utrecht.
- PRESTON, C.D. & CROFT, J.M. (1997):** *Aquatic plants in Britain and Ireland*. Harley Books, Colchester, Essex, 365 S.
- PUTH, L.M. & POST, D.M. (2005):** Studying invasion: have we missed the boat? *Ecology Letters* 8: 715-721
- PYŠEK, P., RICHARDSON, D.M., REJMANEK, M., WEBSTER, G.L., WILLIAMSON, M. & KIRCHNER, J. (2004):** Alien plants in checklists and floras: towards better communication between taxonomists and ecologists. *Taxon* 53 (1): 131-143
- QUENÉ-BOTERENBROOD, A.J. & MENNEMA, J. (1974):** *Pistia stratiotes* L.; een nieuw "aquariumadventief" von Nederland. *Gorteria* 7 (2): 28-29
- REJMANEK, M. & RICHARDSON, D.M. (1996):** What attributes make some plant species more invasive? *Ecology* 77 (6): 1665-1661
- REJMANKOVA, E. (1992):** Ecology of creeping macrophytes with special reference to *Ludwigia peploides* (H.B.K.) Raven. *Aquatic Botany* 43: 283-299

- REMY, D. (1993a):** Anthropogener Einfluß auf die Vegetation kleiner Fließgewässer unter besonderer Berücksichtigung des Lichtes als Standortfaktor. Berichte der Naturhistorischen Gesellschaft Hannover 135: 49-71
- REMY, D. (1993b):** Licht als begrenzender Faktor für die Verbreitungsmöglichkeit von Makrophyten in unterschiedlichen Gewässertypen. Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie 22: 285-288
- REMY, D. (1993c):** Auswirkungen von Strömung und Schwebstoffführung auf die Verbreitung und Verteilung von Fließgewässermakrophyten. Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie 22: 279-284
- RICHARDSON, D.M., PYŠEK, P., REJMANEK, M., BARBOUR, M.G., PANETTA, F.D. & WEST, C.J. (2000):** Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. Diversity and Distributions 6: 93-107
- RIIS T. & BIGGS, B.J.F. (2001):** Distribution of macrophytes in New Zealand streams and lakes in relation to disturbance frequency and resource supply - a synthesis and conceptual model. New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research 35: 255-267
- RIIS, T., SAND-JENSEN, K. & LARSEN, S.E. (2001):** Plant distribution and abundance in relation to physical conditions and location within Danish stream systems. Hydrobiologia 448: 217-228
- RIIS, T. & SAND-JENSEN, K. (2002):** Abundance-range size relationships in stream vegetation in Denmark. Plant Ecology 161: 175-183.
- RIKLI, M (1903/1904):** Die Anthropochoren und der Formenkreis des *Nasturtium palustre* DC. Berichte der Züricher Botanischen Gesellschaft 8: 71–82. In: Berichte der Schweizer Botanischen Gesellschaft 13
- RIXON, C.A.M., DUGGAN, I.C., BERGERON, N.M.N., RICCIARDI, A. & MACISAAC, H.J. (2005):** Invasion risks posed by the aquarium trade and live fish markets on the Laurentian Great Lakes. Biodiversity and Conservation 14: 1365-1381
- ROBERTS, D.E., CHURCH, A.G. & CUMMINS, S.P. (1999):** Invasion of *Egeria* into the Hawkesbury-Nepean River, Australia. Journal of Aquatic Plant Management 37: 31-34
- ROBERTS, D.E, SAINTY, G.R., CUMMINS, S.P., HUNTER, G.J. & ANDERSON, L.W.J. (2001):** Managing submersed aquatic plants in the Sydney international regatta centre, Australia. Journal of Aquatic Plant Management 39: 12-17.
- ROBSON, T.O. (1977):** Perspectives of biological control of aquatic weeds in temperate climatic zones. Aquatic Botany 3: 125-131
- RÖNICKE, H., ANGELSTEIN, S., SCHULTZE, M. & GELLER, W. (2006):** Invasion submerser Makrophyten im Tagebausee Goitsche. Deutsche Gesellschaft für Limnologie, Tagungsbericht Karlsruhe 2005: 139-143

- RUNGE, F. (1972):** Die Flora Westfalens. 2. Auflage, Verlag Westfälische Vereinsdruckerei Münster, 550 S.
- RUIZ-AVILA, R.J. & KLEMM, V.V. (1996):** Management of *Hydrocotyle ranunculoides* L.f., an aquatic invasive weed of urban waterways in Western Australia. *Hydrobiologia* 340: 187-190
- RYDL, V. (2004):** Kartierung der submersen Makrophyten im Fühlinger See. *Vasa-Köln*, 18 S. , (www.vasa-koeln.de)
- SAINTY, G.R. & JACOBS, S.W.L. (1982):** Waterplants of New South Wales. Water Resources Commission, New South Wales. 550 S.
- SAITO, K., MATSUMOTO, M., SEKINE, T. & MURAKOSHI, I. (1989):** Inhibitory substances from *Myriophyllum brasiliense* on growth of blue-green algae. *Journal of Natural Products* 52 (6): 1221-1226
- SAJNA, N., HALER, M., SKORNIK, S. & KALIGARIC, M. (2007):** Survival and expansion of *Pistia stratiotes* L. in a thermal stream in Slovenia. *Aquatic Botany* 87: 75-79
- SAKAI, A.K., ALLENDORF, F.W., HOLT, J.S., LODGE, D.M., MOLOFSKY, J., WITH, K.A., BAUGHMAN, S. et al. (2001):** The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 32: 305-332
- SALTMARSH, A., MAUCHAMP, A. & RAMBAL, S. (2006):** Contrasted effects of water limitation on leaf functions and growth of two emergent co-occurring plant species, *Cladium mariscus* and *Phragmites australis*. *Aquatic Botany* 84: 191-198
- SALVUCCI, M.E. & BOWES, G. (1982):** Photosynthetic and photorespiratory responses of the aerial and submerged leaves of *Myriophyllum brasiliense*. *Aquatic botany* 13: 147-164
- SAND-JENSEN, K. (1988):** Photosynthetic responses of *Ulva lactuca* at very low light. *Marine Ecology Progress Series* 50: 195-201
- SAND-JENSEN, K. & MADSEN, T.V. (1991):** Minimum light requirements of submerged freshwater macrophytes in laboratory growth experiments. *Journal of Ecology* 79: 749-764
- SAND-JENSEN, K. & FROST-CHRISTENSEN, H. (1998):** Photosynthesis of amphibious and obligately submerged plants in CO₂-rich lowland streams. *Oecologia* 117: 31-39
- SAND-JENSEN, K. & FROST-CHRISTENSEN, H. (1999):** Plant growth and photosynthesis in the transition zone between land and stream. *Aquatic Botany* 63: 23-35
- SAND-JENSEN, K., BINZER, T. & MIDDELBOE, L. (2007):** Scaling of photosynthetic production of aquatic macrophytes - a review. *Oikos* 116: 280-294

- SANTAMARIA, L., CHARALAMBIDOU, I., FIGUEROLA, J. & GREEN, A.J. (2002):** Effect of passage through duck gut on germination of fennel pondweed seeds. *Archiv für Hydrobiologie* 156 (1): 11-22
- SCHAUMBURG, J., KÖPF, B., SCHRANZ, C., SCHNEIDER, S., MEILINGER, P., STELZER, D., HOFMANN, G., GUTOWSKI, A., FOERSTER, J. & PFISTER, P. (2002):** Vorläufige Kartieranleitung für Makrophyten und Phytobenthos. Bayrisches Landesamt für Wasserwirtschaft, München, 39 S.
- SCHMITZ, U. (2002):** Untersuchungen zum Vorkommen und zur Ökologie neophytischer Amaranthaceae und Chenopodiaceae in der Ufervegetation des Niederrheins. *Dissertationes Botanicae* 364, Cramer Verlag, Berlin/Stuttgart, 140 S.
- SCHMITZ, U. (2006):** Increase of alien and C₄ plants in annual river bank vegetation of the River Rhine. *Phytocoenologia* 36 (3): 393-402
- SCHRADER, G. (2004):** Risikoanalyse gebietsfremder Pflanzen - Das neue Arbeitsprogramm der Europäischen Pflanzenschutzorganisation. *Berichte der Reinhold-Tüxen-Gesellschaft* 16: 7-15
- SCHÜLLER, H. (1969):** Die CAL-Methode, eine neue Methode zur Bestimmung des pflanzenverfügbaren Phosphates in Böden. *Zeitschrift für Pflanzenernährung, Düngung und Bodenkunde* 123: 48-63
- SCHUETTE, J.L., KLUG, M.J. & KLOMPARENS, K.L. (1994):** Influence of stem lacunar structure on gas transport: relation to the oxygen transport potential of submersed vascular plants. *Plant, Cell and Environment* 17: 355 – 365
- SCHWARZ, A.M. & HOWARD-WILLIAMS, C. (1993):** Aquatic weed-bed structure and photosynthesis in two New Zealand lakes. *Aquatic Botany* 46 (3-4): 263-281
- SCHWARZ, A.M. & HAWES, I. (1997):** Effects on changing water clarity on characean biomass and species composition in a large oligotrophic lake. *Aquatic Botany* 56: 169-181
- SCHWARZ, A.M., HOWARD-WILLIAMS, C. & CLAYTON, J. (2000):** Analysis of relationships between maximum depth limits of aquatic plants and underwater light in 63 New Zealand lakes. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 34: 157-174
- SHAW, R.H. (2003):** Biological control of invasive weeds in the UK: opportunities and challenges. In: Child, L.E., Brock, J.H., Brundu, G., Prach, K., Pysek, P., Eade, P.M. & Williamson, M. (eds.): *Plant invasions: Ecological threats and management sciences*. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands, pp. 337-354
- SHEPPARD, A.W., SHAW, R.H. & SFORZA, R. (2006):** Top 20 environmental weeds for classical biological control in Europe: a review of opportunities, regulations and other barriers to adoption. *Weed Research* 46: 93-117

- SIMBERLOFF, D. (2000):** Global climate change and introduced species in the United States forests. *The Science of the Total Environment* 262: 253-261
- SIMBERLOFF, D. (2003):** How much information on population biology is needed to manage introduced species? *Conservation Biology* 17 (1): 83-92
- SIMBERLOFF, D. & GIBBONS, L. (2004):** Now you see them, now you don't! - population crashes of established introduced species. *Biological Invasions* 6: 161-172
- SLEMBROUCK, J. & MOLENAAR, E. (2001):** *Crassula helmsii* (Kirk) Cockayne, een nieuwe bedreiging voor onze waterflora? *Dumortiera* 78: 20-23
- SMIRNOFF, N. & CRAWFORD, R.M.M. (1983):** Variation in the structure and response to flooding of root aerenchyma in some wetland plants. *Annals of Botany* 51: 237-249
- SMITH, R.G.B. & BROCK, M.A. (2007):** The ups and downs of life on the edge: the influence of water level fluctuation on biomass allocation in two contrasting aquatic plants. *Plant Ecology* 188: 103-118
- SPANGEHL, B. & SCHARRENBERG, U. (1985):** Das Wechselblättrige Tausendblatt (*Myriophyllum heterophyllum* Michaux) im Heider Bergsee bei Brühl (Erftkreis, NRW). *Floristische Rundbriefe* 85(2): 98-100
- SPEKAT, A, WOLFGANG ENKE, W. & KREIENKAMP, F (2007):** Neuentwicklung von regional hoch aufgelösten Wetterlagen für Deutschland und Bereitstellung regionaler Klimaszenarios auf der Basis von globalen Klimasimulationen mit dem Regionalisierungsmodell WETTREG auf der Basis von globalen Klimasimulationen mit ECHAM5/MPI-OM T63L31 2010 bis 2100 für die SRES-Szenarios B1, A1B und A2. Publikationen des Umweltbundesamtes. Berlin
- SPENCE, D.H.N. & CHRYSTAL, J. (1970):** Photosynthesis and zonation of freshwater macrophytes. *New Phytologist* 69: 217-227
- SPENCER, W. & BOWES, G. (1985):** *Limnophila* and *Hygrophila*: A review and physiological assessment of their weed potential in Florida. *Journal of Aquatic Plant Management* 23: 7-16
- SPICER, K.W. & CATLING, P.M. (1988):** The biology of canadian weeds. 88. *Elodea canadensis* Michx. *Canadian Journal of Plant Science* 68: 1035-1051
- STOLLER, J. (1919):** *Hydrocotyle natans* Cyrillo aus dem Altdiluvium bei Hannover. *Zeitschrift für Botanik* 11: 507-509
- STOLWIJK, P.F., ZIJSTRA, O.G. & BIELEN, J.W. (2003):** Watercrassula (*Crassula helmsii* (Kirk) Cockayne): een nieuwe soort voor Oost-Nederland. *Hypericum* 1: 8-12
- STOTT, P. A., STONE, D. A. & ALLEN, M. R. (2004):** Human contribution to the European heatwave of 2003. *Nature* 432: 610-614

- STRICKER, W. (1962):** Das Leipziger Hafengelände - Einwanderungstor seltener und fremder Pflanzenarten. Sächsisches Heimatblatt 8: 464-473
- SUKOPP, H. (2001):** Neophyten. Bauhinia 15: 19-37
- SUTHERLAND, S. (2004):** What makes a weed a weed: life history traits of native and exotic plants in the USA. Oecologia 141: 24-39
- SUTTON, D.L. & BINGHAM, S.W. (1973):** Anatomy of emersed Parrotfeather. Hyacinth Control Journal 11: 49 – 54
- SUTTON, D.L. & DINGLER, P.M. (2000):** Influence of sediment nutrients on growth of emergent *Hygrophila*. Journal of Aquatic Plant Management 38: 55-61
- SYTSMA, M.D. & ANDERSON, L.W.J. (1993a):** Biomass, nitrogen, and phosphorus allocation in parrotfeather (*Myriophyllum aquaticum*). Journal of Aquatic Plant Management 31: 244-248
- SYTSMA, M.D. & ANDERSON, L.W.J. (1993b):** Transpiration by an emergent macrophyte: source of water and implications for nutrient supply. Hydrobiologia 271: 97-108
- SYTSMA, M.D. & ANDERSON, L.W.J. (1993c):** Criteria for assessing nitrogen and phosphorous deficiency in *Myriophyllum aquaticum*. Journal of Freshwater Ecology 8 (2): 155-163
- SYTSMA, M.D. & ANDERSON, L.W.J. (1993d):** Nutrient limitation in *Myriophyllum aquaticum*. Journal of Freshwater Ecology 8 (2): 165-176
- TALBOT, R.J. & ETHERINGTON, J.R. (1987):** Comparative studies of plant growth and distribution in relation to waterlogging. New Phytologist 105: 575-583
- TANNER, J.S., CLAYTON, J.S. & COFFEY, B.T. (1990):** Submerged-vegetation changes in Lake Rotoroa (Hamilton, New Zealand) related to herbicide treatment and invasion by *Egeria densa*. New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research 24: 45-57
- TANNER, C.C., CLAYTON, J.S. & WELLS, R.D.S. (1993):** Effects of suspended solids on the establishment and growth of *Egeria densa*. Aquatic Botany 45: 299-310
- TAVECHIO, W.L.G. & THOMAZ, S.M. (2003):** Effects of light on the growth and photosynthesis of *Egeria najas* Planchon. Brazilian Archives of Biology and Technology 46 (2): 203-209
- THIEBAUT, G. (2005):** Does competition for phosphate supply explain the invasion pattern of *Elodea* species? Water Research 39: 3385-3393
- THIEBAUT, G. (2007):** Invasion success of non-indigenous aquatic and semi-aquatic plants in their native and introduced ranges. A comparison between their invasiveness in North America and France. Biological Invasion 9: 1-12

- TIMMER, C.E. & WELDON, L.W. (1967):** Evapotranspiration and pollution of water by water hyacinth. *Hyacinth Control Journal* 6: 34-37
- TITUS, J.E. & ADAMS, M.S. (1979):** Coexistence and the comparative light relations of the submersed macrophytes *Myriophyllum spicatum* L. and *Vallisneria americana* Michx. *Oecologia* 40: 273-286
- TREMP, H. (2001):** Standörtliche Differenzierung der Vorkommen von *Elodea canadensis* Michx. und *Elodea nuttallii* (Planch.) St. John in Gewässern der badischen Oberrheinebene. *Berichte des Instituts für Landschafts- und Pflanzenökologie der Universität Hohenheim* 10: 19-32
- VAN, T.K., HALLER, W.T. & BOWES, G. (1976):** Comparison of the photosynthetic characteristics of three submersed aquatic plants. *Plant Physiology* 58: 761-768
- VAN DER KRABBen, K.P.M. & ROTTEVEEL, A.J.W. (2004):** Draft Report of a pest risk assessment of *Hydrocotyle ranunculoides*. Plant protection Service, Wageningen, 2 S.
- VAN DER MEIJDEN, R. (1969):** An annotated key to the south-east asiatic, malesian, mascarene, and african species of *Myriophyllum* (Haloragaceae). *Blumea* 17 (2): 304-311
- VAN DIJK, G.M., THAYER, D.D. & HALLER, W.T. (1986):** Growth of *Hygrophila* and *Hydrilla* in flowing water. *Journal of Aquatic Plant Management* 24: 85-87
- VAN DUIN, E.H.S., BLOM, G., LOS, F.J., MAFFIONE, R., ZIMMERMANN, R., CERCO, C.F., DORTCH, M. & BEST, E.P.H. (2001):** Modeling underwater light climate in relation to sedimentation, resuspension, water quality and autotrophic growth. *Hydrobiologia* 444: 25-42
- VAN WILGEN, B.W., RICHARDSON, D.M., LE MAITRE, D.C., MARAIS, C. & MAGADLELA, D. (2001):** The economic consequences of alien plant invasions: examples of impacts and approaches to sustainable management in South Africa. *Environment, Development and Sustainability* 3: 145-168
- VAN ZON, J.C.J. (1977):** Introduction to biological control of aquatic weeds. *Aquatic Botany* 3: 105-109
- VAUTHEY, M., JEANMONOD, D. & CHARLIER, P. (2003):** La jussie - *Ludwigia grandiflora* (Michx.) Greuter & Burdet - une nouvelle espece pour la Suisse et un nouvel envahisseur. *Saussurea* 33: 109-117
- VERLOOVE F. & G. HEYNEMAN, G. (1999):** *Hydrocotyle ranunculoides* (Grote waternavel), snel uitbreidend in de omgeving van Gent. *Dumortiera* 74: 16-20
- VERLOOVE F. & VANHECKE, L. (2000):** *Myriophyllum aquaticum*: expansieve waterneofiet in Vlaanderen. *Dumortiera* 76: 28-29

- VELLINGA, P. & VAN VERSEVELD, W.J. (2000):** Climate Change and Extreme Weather Events. WWF-World Wide Fund For Nature, Gland, Switzerland: WWF.
- VERSCHOOR, G. (2005):** Het Gevaar Watercrassula. *Naturhistorisch Maandblad* 94: 121-126
- VILE, D., GARNIER, E., SHIPLEY, B., LAURENT, G., NAVAS, M.L., ROUMET, C., LAVOREL, S. et al. (2005):** Specific leaf area and dry matter content estimate thickness in laminar leaves. *Annals of Botany* 96: 1129-1136
- VITOUSEK, P.M., D'ANTONIO, C.M.D., LOOPE, L.L., REJMANEK, M. & WESTBROOKS, R. (1997a):** Introduced species: a significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology* 21 (1): 1-16
- VITOUSEK, P.M., MOONEY, H.A., LUBCHENCO, J. & MELILLO, J.M. (1997b):** Human domination of earth's ecosystems. *Science* 277: 494-499
- VÖGE, M. (1980):** *Elodea nuttallii* (Planch.) St. John im Öjendorfer See in Hamburg. *Kieler Notizen* 12: 7.
- VÖGE, M. (1994):** Tauchbeobachtungen in Siedlungsgewässern von *Elodea nuttallii* (Planch.) St. John. *Tuexenia* 14: 335-342
- VÖGE, M. (1995):** Langzeitbeobachtungen an *Elodea nuttallii* (Planch.) St. John in norddeutschen Seen. *Floristische Rundbriefe* 29 (2): 189-193
- VON WILLERT, D.J., MATYSSEK, R. & HERPPICH, W. (1995):** Experimentelle Pflanzenökologie. Thieme Verlag, Stuttgart, 344 S.
- VRETARE, V., WEISNER, S.E.B., STRAND, J.A. & GRANLI, W. (2001):** Phenotypic plasticity in *Phragmites australis* as a functional response to water depth. *Aquatic Botany* 69: 127-145
- WALTHER, G.-R., HUGHES, L., VITOUSEK, P. & STENSETH, N.C. (2005):** Consensus on climate change. *Trends in Ecology and Evolution* 20 (12): 648-649
- WANG, H.Y., HUANG, S.F., HE, C.G., FAN, H.N. & SHENG, L.X. (2006):** Invasive species in wetland ecosystems, China. *Wetland Science* 4 (1): 7-12
- WARD, J.C., TALBOT, J.M. & STEWART, I.D. (1987):** Aboveground biomass and productivity of submerged macrophytes in Lake Alexandrina, New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 21: 215-221
- WARRINGTON, P. D. (1985):** Factors Associated with the Distribution of *Myriophyllum* in British Columbia. Proceedings of the 1 st. International Symposium on Watermilfoil (*Myriophyllum spicatum*) and Related Haloragaceae Species. July 23-24, Vancouver British Columbia. Published by the Aquatic Plant Management Society.
- WATSON, W. (1999):** Amphibians & Crassula helmsii. [Electronic version]. *Froglog* 31

- WATSON, W. (2001):** An Unwelcome Invader! [Electronic version]. Worcestershire Record 10
- WATTENDORF, J. (1964):** *Elodea nuttallii* (Planch.) St. John im Teich des Botanischen Gartens zu Münster (Westf.). Natur und Heimat 24: 86-91
- WEBER- OLDECOP, D.W. (1974):** *Elodea nuttallii* (Planch.) St. John im Maschsee in Hannover. Göttinger Floristische Rundbriefe 8: 63-64
- WEBER- OLDECOP, D.W. (1977):** *Elodea nuttallii* (Planch.) St. John (Hydrocharitaceae), eine neue limnische Phanerogame der deutschen Flora. Archiv für Hydrobiologie 79: 397-403
- WELLS, R.D., DE WINTON, M.D. & CLAYTON, J.S. (1997):** Successive macrophyte invasions within the submerged flora of Lake Tarawera, Central North Island, New Zealand. New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research 31: 449-459
- WESTLAKE, D.F. (1975):** Primary production of freshwater macrophytes in photosynthesis and productivity in different environments. In: Copper, J.P. (ed.): International Biological Programme, 3, Cambridge university Press, Cambridge, S. 189-206
- WESTWOOD, C.G., TEEUW, R.M., WADE, P.M., HOLMES, N.T.H. & GUYARD, P. (2006a):** Influence of environmental conditions on macrophyte communities in drought-affected headwater streams. River Research and Applications 22: 703-726
- WESTWOOD, C.G., TEEUW, R.M., WADE, P.M., HOLMES, N.T.H. (2006b):** Prediction of macrophyte communities in drought-affected groundwater-fed headwater streams. Hydrological Processes 20: 127-145
- WHEELER, B. (1999):** Water and plants in freshwater wetlands. In: Baird, A.J. & Wilby, L.J. (eds.): Eco-hydrology – Plants and water in terrestrial and aquatic. Routledge, London, UK, S. 127 – 180
- WIEGLEB, G. (1991):** Die Lebens- und Wuchsformen der makrophytischen Wasserpflanzen und deren Beziehung zur Ökologie, Verbreitung und Vergesellschaftung der Arten. Tuexenia 11: 135-147
- WILLIAMSON, M. (2006):** Explaining and predicting the success of invading species at different stages of invasion. Biological Invasions 8: 1561-1568
- WILLIAMSON, M.H. & FITTER, A. (1996):** The characters of successful invaders. Biological Conservation 78: 163-170
- WILSON, P.J., THOMPSON, K. & HODGSON, J.G. (1999):** Specific leaf area and dry matter content as alternative predictors of plant strategies. New Phytologist 143: 155-162
- WIMMER, W. (1997):** *Myriophyllum heterophyllum* Michaux in Niedersachsen und Bremen sowie seine Bestimmung im vegetativen Zustand. Floristische. Rundbriefe 31: 23-31

- WIMMER, W. & SCHREI, J. (1995):** Verschiedenblättriges Tausendblatt *Myriophyllum heterophyllum* Michaux in Niedersachsen eingebürgert. Naturschutz Nachrichten Salzgitter 15/16: 20-22
- WOLFF, P. & U. RAABE (1991):** *Lemna turionifera* LAND. in Westfalen. Berichte des Naturwissenschaftlichen Vereins Bielefeld und Umgebung 32: 381 – 385
- WOOTEN, J.W. (1986):** Variations in leaf characteristics of six species of *Sagittaria* (Alismataceae) caused by various water levels. Aquatic Botany 23: 321-327
- WÖRLEIN, F. (1992):** Pflanzen für Garten, Stadt und Landschaft. Taschenkatalog, Wörlein Baumschulen, Dießen
- WRIGHT, I.J. & WESTOBY, M. (2001):** Understanding seedling growth relationships through specific leaf area and leaf nitrogen concentration: generalisations across growth forms and growth irradiance. Oecologia 127: 21-29
- WRIGHT, I.J., REICH, P.B., WESTOBY, M., ACKERLY, D.D., BARUCH, Z., BONGERS, F., CAVENDER-BARES, J. et al. (2004):** The worldwide leaf economics spectrum. Nature 428: 821-827
- XIE, Y., DENG, W. & WANG, J. (2007):** Growth and root distribution of *Vallisneria natans* in heterogenous sediment environments. Aquatic Botany 86: 9-13
- ZARDINI, E.M.H., GU, H. & RAVEN, P.H. (1991):** On the separation of 2 species within the *Ludwigia uruguayensis* Complex (Onagraceae). Systematic Botany 16: 242-244
- ZEDLER, J.B. & KERCHER, S. (2004):** Causes and consequences of invasive plants in wetlands: opportunities, opportunists, and outcomes. Critical Reviews in Plant Sciences 23 (5): 431-452
- ZONDERWIJK, M., SCHMIDT, G., STEGEMAN-BROOS, E., GERARD, R., TEEKENS, HJ., HUISINTVELD, A., CROESE, T. et al. (2004):** Uitheemse plaagplanten in Twentse wateren. 24 S.
- ZOU, J., ROGERS, W.E. & SIEMANN, E. (in press):** Increased competitive ability and herbivory tolerance in the invasive plant *Sapium sebiforum*. Biological Invasions

Veröffentlichungen

- HUSSNER, A., MEYER, C. & BUSCH, J.** (submitted): The influence of water level and nutrient availability on growth and root system development of *Myriophyllum aquaticum* (Vell.) Verdcourt. Weed Research.
- HUSSNER, A.** (im Druck): Die Auswirkungen des Klimawandels auf die Makrophytenvegetation heimischer Fließgewässer. Arnsberger Umweltgespräche.
- FRITSCHLER, N., HUSSNER, A. & BUSCH, J.** (im Druck): Regenerationsfähigkeit von indigenen und neophytischen Wasserpflanzen. Deutsche Gesellschaft für Limnologie (DGL) - Tagungsbericht 2007 (Münster).
- BUSCH, J., JAROSCH, A.M. & HUSSNER, A.** (im Druck): Reaktion vier potentiell invasiver amerikanischer Neophyten auf unterschiedliche Hydroregime und Substrattemperaturen. Deutsche Gesellschaft für Limnologie (DGL) - Tagungsbericht 2007 (Münster).
- VAN DE WEYER, K. & HUSSNER, A.** (im Druck): Die aquatischen Neophyten Deutschlands. Deutsche Gesellschaft für Limnologie (DGL) - Tagungsbericht 2007 (Münster).
- HUSSNER, A.** (im Druck): Zur Ökologie und Ökophysiologie von drei invasiven, aquatischen Neophyten. Deutsche Gesellschaft für Limnologie (DGL) - Tagungsbericht 2007 (Münster).
- VAN DE WEYER, K., NIENHAUS, I., TIGGES, P., HUSSNER, A. & HAMANN, U.** (2007): Die Makrophyten des Schaalsees. Kieler Notizen zur Pflanzenkunde 35: 9-20
- HUSSNER, A. & LÖSCH, R.** (2007): Growth and photosynthesis of *Hydrocotyle ranunculoides* L.fil. in Central Europe. Flora 202 : 653-660
- HUSSNER, A.** (2007): Zur Biologie des aquatischen Neophyten *Hydrocotyle ranunculoides* L.f. (Apiaceae) in Nordrhein-Westfalen. Floristische Rundbriefe 40: 19-24
- HUSSNER, A., JOSEPHS, M. & SCHMITZ, U.** (2007): Über *Hygrophila polysperma* (Roxb.) T. Anderson und *Pontederia cordata* L. in Nordrhein-Westfalen. Floristische Rundbriefe 40: 25-30

- WEYER, K. VAN DE, NIENHAUS, I., TIGGES, P., **HUSSNER, A.**, HAMANN, U. (2007): Eine einfache und kosteneffiziente Methode zur flächenhaften Erfassung von submersen Pflanzenbeständen in Seen. *Wasser und Abfall* 9 (1-2): 20-22
- HUSSNER, A.** (2006): Die aquatischen Neophyten in Nordrhein-Westfalen. *Decheniana* 159: 39-50
- HUSSNER, A.** (2006): NOBANIS – Invasive Alien Species Fact Sheet – *Azolla filiculoides*. – From: Online Database of the North European and Baltic Network on Invasive Alien Species - NOBANIS; www.artportalen.se/nobanis
- HUSSNER, A.** (2005): Zur Verbreitung aquatischer Neophyten in der Erft (Nordrhein-Westfalen). *Frankfurter Geobotanische Kolloquien* 19: 55-58
- HUSSNER, A.**, NIENHAUS, I. & KRAUSE, T. (2005): Zur Verbreitung von *Myriophyllum heterophyllum* Michx. in Nordrhein-Westfalen. *Floristische Rundbriefe* 39: 113-120
- HUSSNER, A.**, VAN DE WEYER, K. & WIEHLER, K-H. (2005): Zum gegenwärtigen Stand der Ausbreitung des Großen Wassernabels (*Hydrocotyle ranunculoides* L. fil.) in Nordrhein-Westfalen. *Decheniana* 158: 19-24
- HUSSNER, A.** & LÖSCH, R. (2005): Alien aquatic plants in a thermally abnormal river and their assembly to neophyte-dominated macrophyte stands (River Erft, Northrhine-Westphalia). *Limnologia* 35: 18-30
- HUSSNER, A.** & LÖSCH, R. (2005): Die EU-Wasser-Rahmen-Richtlinie und die Bewertung thermisch anomaler, neophytenreicher Fließgewässer: das Beispiel der Erft. *Deutsche Gesellschaft für Limnologie (DGL) - Tagungsbericht 2004 (Potsdam)*: 100-104
- HUSSNER, A.** (2005): Großer Wassernabel (*Hydrocotyle ranunculoides* L.fil.). - Steckbrief erstellt im Auftrag des Bundesamtes für Naturschutz; <http://www.floraweb.de/neoflora/handbuch/hydrocotyleranunculoides.html>
- HUSSNER, A.** & VAN DE WEYER, K. (2004): *Hydrocotyle ranunculoides* L.fil. (Apiaceae) - Ein neuer aquatischer Neophyt im Rheinland. *Floristische Rundbriefe* 38 (1/2): 1-6

Poster

- Hussner, A. & Busch, J. (2007):** Comparative investigations of life cycle, regeneration capacity, growth and photosynthesis of four invasive aquatic plant species. Poster präsentiert beim 14. EWRS Symposium in Hamar, Norwegen.
- Busch, J., Meyer, C. & **Hussner, A. (2007):** Shoot and root system responses of the invasive aquatic plant *Myriophyllum aquaticum* to hydroregime and nutrient availability. Poster präsentiert beim 14. EWRS Symposium in Hamar, Norwegen.
- Busch, J., Jarosch, A.M. & **Hussner, A. (2007):** Response of four potential invasive New World helophytes to different hydroregimes and soil temperatures. Poster präsentiert beim 14. EWRS Symposium in Hamar, Norwegen.
- Hussner, A. (2005):** Ecology and Ecophysiology of *Hydrocotyle ranunculoides* L.fil. in North Rhine-Westphalia. Poster präsentiert beim „Themadag Exoten: Bestrijding van exoten in de praktijk“, Den Haag.
- Hussner, A. & van de Weyer, K. (2005):** Alien aquatic plants of North Rhine-Westphalia. . Poster präsentiert beim „Themadag Exoten: Bestrijding van exoten in de praktijk“, Den Haag.
- Hussner, A. & Lösch, R. (2004):** Die EU-Wasser-Rahmen-Richtlinie und die Bewertung thermisch anomaler, neophytenreicher Fließgewässer: das Beispiel der Erft. Poster präsentiert auf der DGL-Tagung in Potsdam. (**Posterpreis**)

Vorträge

- Hussner, A. (2007):** Zur Ökologie und Ökophysilogie von drei invasiven, aquatischen Makrophyten. Vortrag im Rahmen der DGL-Tagung in Münster.
- Hussner, A. (2007):** Der Handel mit aquatischen Neophyten in Deutschland - Notwendigkeit zum Handeln? Kurzvortrag im Rahmen der DGL-Tagung in Münster.
- Hussner, A. (2007):** Die Auswirkungen des Klimawandels auf die Vegetation heimischer Fließgewässer. Vortrag bei den Arnsberger Umweltgesprächen in Arnsberg.
- Hussner, A. (2007):** *Myriophyllum heterophyllum*. Vortrag auf Einladung des Umweltamtes der Stadt Düsseldorf.
- Hussner, A. (2007):** Neophyten und Neozoen. Vortrag auf Einladung des NABU Düsseldorf.

- Hussner, A.** (2006): Über den derzeitigen Kenntnisstand der Verbreitung aquatischer Neophyten in NRW und die Notwendigkeit einer intensiveren Betrachtung in der Zukunft. Vortrag beim Rheinischen Floristentag 2006 in Bonn.
- Hussner, A.** (2005): Erfassung und Bewertung der Wasserpflanzenvegetation der Erft. Vortrag auf der Tagung des BUND NRW e.V. in Kooperation mit der Natur- und Umweltschutz-Akademie Nordrhein-Westfalen (NUA) in Grevenbroich.
- Hussner, A.** (2005): Die außergewöhnliche Wasserpflanzenvegetation eines thermisch anomalen Fließgewässers (Erft/Niederrhein). Vortrag auf dem Westfälischen Floristentag in Münster.
- Hussner, A.** (2005): Aquatic neophytes in Central Europe - a hardly considered phenomenon. Vortrag beim Treffen des BioTeams in Bonn.
- Hussner, A.** (2005): *Hydrocotyle ranunculoides* L. fil.: Ein weiterer aquatischer Neophyt in Nordrhein-Westfalen. Kurzvortrag beim Rheinischen Floristentag 2005 in Bonn.
- Hussner, A.** (2004): Die Erft - ein außergewöhnliches Fließgewässer. Vortrag beim Treffen der Botanischen Arbeitsgemeinschaft des Vereins Niederrhein in der Biologischen Station im Kreis Neuss.

Gutachtertätigkeiten für folgende Zeitschriften:

Flora

Aquatic Botany

Danksagung

Ein großer Dank gilt Herrn Prof. Dr. Lösch für die Vergabe des Themas und die Betreuung der Arbeit.

Herrn Prof. Dr. Jahns danke ich herzlich für die Übernahme des Zweitgutachtens.

Herrn Dr. J. Busch danke ich ebenfalls herzlich für die gute Zusammenarbeit in den letzten Jahren, gemeinsames publizieren sowie Anregungen zur Auswertung von erhobenen Daten.

Herrn Dr. U. Schmitz danke ich für Anmerkungen zum Manuskript.

Dipl. Biol. C. Meyer danke ich ganz herzlich für die Hilfe bei den Ernten, für viele nette Gespräche über die Arbeit und das Leben und das stets freundschaftliche Verhältnis.

Großer Dank gilt auch Dipl. Biol. A.M. Jarosch, die im Rahmen ihrer Diplomarbeit Untersuchungen an *Ludwigia grandiflora* durchführte, sowie Dipl. Biol. N. Fritschler, die weiterführende Untersuchungen zur Regenerationsfähigkeit von Wasserpflanzen machte.

Herzlicher Dank gilt auch Frau S. Miljanovic und K. Kiefer für die netten Gespräche, aufmunternde Worte in schlechten Zeiten sowie für stets „offene Ohren“.

Ein großer Dank gilt auch den Mitarbeitern der Zentralwerkstatt Biologie der Universität Düsseldorf für die stets schnelle, unkomplizierte, freundliche und höchst kompetente Hilfe bei der Planung und Erstellung neuer Apparaturen.

Den Mitarbeitern des Botanischen Gartens, insbesondere Herrn Thielen und Herrn Fischbach, danke ich ganz herzlich für die stets schnelle und unkomplizierte Hilfe in den letzten Jahren.

Ein großer Dank gilt auch Herrn Dr. U. Rose (Erftverband, Bergheim) für die freundliche Unterstützung in den letzten Jahren und für die Bereitstellung von Gewässerdaten. Ebenso danke ich dem Niersverband, dem Sportamt der Stadt Köln sowie Herrn K. Adolphy (Kreis Mettmann) für die nötigen Untersuchungserlaubnisse. Den Mitarbeitern des Umweltamtes der Stadt Düsseldorf (Herrn Bode, Herrn Dipl. Geograph T. Krause und Herrn Dipl. Geograph M. Philipp) danke ich für die freundliche Hilfe bei den Untersuchungen an *Myriophyllum heterophyllum* in den Düsseldorfer Stadtgewässern in den letzten Jahren.

Ein ganz, ganz herzlicher Dank geht an Dr. K. van de Weyer (Nettetal), für die gute Zusammenarbeit und die Unterstützung in den vergangenen Jahren, die weit über den sonst üblichen kollegialen Rahmen hinausgingen.

Herzlichst danken möchte ich auch meinem Tauchlehrer und Tauchpartner Horst Wirtz, der mich bei den Biomassesammlungen im Fühlinger See begleitete.

Dank gilt auch J. Bruinsma (Breugel, Niederlande) für den guten Informationsaustausch und informative Exkursionen in den Niederlanden in den letzten Jahren.

Herrn Prof. Dr. G. Friedrich (Krefeld), der mit seiner Dissertation vor mehr als 30 Jahren den Grundstein für meine Diplomarbeit und diese Doktorarbeit legte, danke ich sehr herzlich für viele Jahre, in denen er erst in vielen Lehrveranstaltungen meine Begeisterung für die Limnologie weckte und später immer als Ansprechpartner und Ratgeber zur Verfügung stand.

Für Meldungen von neuen Funden der in dieser Arbeit behandelten Arten danke ich Herrn N. Neikes (Kleve), Dr. P. Keil (Oberhausen), D. Büscher (Dortmund), K. Adolphy (Mettmann), K.H. Wiehler (Hessisch Oldendorf), B. Hussner (Mönchengladbach) sowie Dr. Klaus van de Weyer (Nettetal). Herrn Klingenstein (BfN, Bonn) danke ich für viele weitere Informationen zum Thema aus anderen Bundesländern.

Allen weiteren, die zu dieser Arbeit mit beigetragen haben und die nicht gesondert aufgeführt wurden sei ebenfalls herzlich gedankt.

Meinen Eltern danke ich sehr, sehr herzlich für die vielen großen und kleinen Hilfen im Leben sowie die finanzielle Unterstützung in den letzten Jahren, die die vielen Fahrten zu Probestellen im Gelände und die Teilnahme an Tagungen überhaupt erst ermöglichten.

Meiner Freundin Verena Brune danke ich ganz, ganz herzlich für viel Verständnis und Unterstützung in den letzten Phasen dieser Arbeit.

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 9.1.2008

(Andreas Hussner)