

Lebensstrategien seltener Stromtalpflanzen

**Autökologische Untersuchung von
Cnidium dubium, *Gratiola officinalis* und *Juncus atratus*
unter besonderer Berücksichtigung
ihrer Stressresistenz**

Dissertation
zur Erlangung des akademischen Grades
Doktor der Naturwissenschaften
(Dr. rer. nat.)
in der Wissenschaftsdisziplin

Ökologie

eingereicht an der
Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Universität Potsdam

von Katja Geißler
geboren am 9.4.1973 in Berlin

Potsdam, den 3.12.2007

Dieses Werk ist unter einem Creative Commons Lizenzvertrag lizenziert:
Namensnennung - Keine kommerzielle Nutzung - Weitergabe unter gleichen
Bedingungen 2.0 Deutschland

Um die Lizenz anzusehen, gehen Sie bitte zu:

<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/2.0/de/>

Elektronisch veröffentlicht auf dem
Publikationsserver der Universität Potsdam:
<http://opus.kobv.de/ubp/volltexte/2008/1746/>

urn:nbn:de:kobv:517-opus-17468

[<http://nbn-resolving.de/urn:nbn:de:kobv:517-opus-17468>]

Inhaltsverzeichnis

Abbildungsverzeichnis	I
Tabellenverzeichnis	IV
Kartenverzeichnis	VI
Abkürzungen	VII
1 Einleitung	1
2 Material und Methoden	8
2.1 <i>Das Untersuchungsgebiet Untere Havelniederung</i>	8
2.2 <i>Die Arten</i>	11
2.3 <i>Versuche zur generativen Fortpflanzung</i>	12
2.3.1 Verhalten in der Samenbank	12
2.3.2 Elementare Keimungseigenschaften	14
2.4 <i>Simulationsversuch Drachenberg</i>	15
2.5 <i>Freilanduntersuchung</i>	18
2.5.1 Standortbeschreibung	18
2.5.2 Datenerhebung an den Standorten C I und C II	20
2.5.3 Datenerhebung an den Standorten G I und G II	22
2.5.4 Datenerhebung an den Standorten J I und J II	22
2.5.5 Herbivore	23
2.6 <i>Analytik</i>	23
2.6.1 Druckventilation	23
2.6.2 Trockenmassebestimmung	23
2.6.3 Stickstoffhaushalt	23
2.6.4 Kohlenhydrathaushalt	24
2.7 <i>Datenanalyse</i>	25
2.7.1 Allgemein	25
2.7.2 Im Besonderen	25
3 Ergebnisse	27
3.1 <i>Generative Fortpflanzung</i>	27
3.1.1 Die Samenbank nach Winter/Frühjahrsüberflutung oder nach Trockenheit	27
3.1.2 Elementare Keimungseigenschaften	31
3.2 <i>Konkurrenz im Simulationsversuch</i>	37
3.2.1 Von den Stromtalarten ausgehende Konkurrenz (Konkurrenzeffekt)	37
3.2.2 Konkurrenzantwort	38
3.2.3 Konkurrenz nach abiotischem Stress	45

3.3	<i>Abiotischer Stress im Simulationsversuch</i>	46
3.3.1	Phänologie der Arten.....	46
3.3.2	Kohlenhydrathaushalt.....	48
3.3.3	Stickstoffhaushalt.....	53
3.4	<i>Die Pflanzen im Freiland</i>	59
3.4.1	Populationsbiologie.....	59
3.4.2	Kohlenhydrathaushalt der Überdauerungsorgane.....	75
3.4.3	Stickstoffdynamik im Verlauf der Vegetationsperiode.....	79
3.4.4	Stickstoffhaushalt der Überdauerungsorgane.....	84
3.4.5	Druckventilation.....	89
3.5	<i>Herbivore im Freiland</i>	89
4	Diskussion	91
4.1	<i>Generative Fortpflanzung</i>	91
4.1.1	Samenbank.....	91
4.1.2	Elementare Keimungseigenschaften.....	94
4.2	<i>Konkurrenz</i>	98
4.2.1	Konkurrenzkraft.....	98
4.2.2	Stickstofflimitierung.....	102
4.3	<i>Toleranz gegenüber abiotischem Stress</i>	106
4.3.1	Sommertrockenheit.....	106
4.3.2	Überflutung.....	110
4.4	<i>Populationsbiologie der Pflanzen im Freiland</i>	115
4.4.1	<i>C. dubium</i>	115
4.4.2	<i>G. officinalis</i>	120
4.4.3	<i>J. atratus</i>	123
4.5	<i>Schlussfolgerungen zu den Gefährdungsursachen der Arten und Konsequenzen für den Artenschutz</i>	124
5	Zusammenfassung und Ausblick	128
6	Literaturverzeichnis	133
7	Anhang	A-1

Abbildungsverzeichnis

Abb. 1	Lage des Untersuchungsgebietes.....	8
Abb. 2	Jahresverlauf der oberen Wasserstände der Havel 1999 bis 2004 am Wehr in Garz.....	9
Abb. 3	Verlauf der Tagesmitteltemperatur der Klimastation Seehausen in den Jahren 2000-2004 im Vergleich zum langjährigen Mittel (1961-1990).....	10
Abb. 4	Monatsmittel der Niederschläge im Untersuchungszeitraum sowie das langjährige Mittel.....	10
Abb. 5	<i>Cnidium dubium</i> (Schkuhr) Thell.....	11
Abb. 6	<i>Gratiola officinalis</i> L.....	11
Abb. 7	<i>Juncus atratus</i> Krocker.....	12
Abb. 8	Anfang und Ende der jährlichen, zeitlich versetzten Überflutungsperioden.....	13
Abb. 9	Schema der Topfbepflanzung.....	16
Abb. 10	Zeitlicher Rahmen der Versuchsanordnung.....	17
Abb. 11	Bodenwassergehalt der Standorte in zwei Bodentiefen.....	19
Abb. 12	Keimfähigkeit der Samenpopulationen verschiedener Erntejahre nach Winter/Frühjahrsüberflutung oder vollständiger Trockenheit für bis zu drei saisonale Zyklen.....	29
Abb. 13	Zusammenhang zwischen Keimung und der Tageszahl bis zum Keimungsbeginn.....	31
Abb. 14	Keimfähigkeit frisch gereifter Samen von <i>C. dubium</i> nach Gibberellinsäurevorbehandlung.....	35
Abb. 15	Keimruhezyklus vergrabener <i>C. dubium</i> Samen der Herbsternte 2004.....	35
Abb. 16	Keimungsphänologie von <i>C. dubium</i> und <i>G. officinalis</i> des Erntejahres 2000 im Freiland.....	36
Abb. 17	Konkurrenzeffekt der Testarten unter dem Einfluss von Winter/Frühjahrsüberflutung und Sommertrockenheit.....	37
Abb. 18	α -Aminostickstoffgehalt in den Blättern der drei Stromtalarten unter dem Einfluss von Konkurrenz, Winter/Frühjahrsüberflutung und Sommertrockenheit.....	38
Abb. 19	Zusammenhang zwischen der Abnahme des α -Aminosäuregehalts und dem Konkurrenzeffekt der drei Stromtalarten und zwischen ihrer Netto-Konkurrenzantwort.....	38
Abb. 20	Anzahl der Infloreszenzen (%) von <i>G. officinalis</i> in verschiedenen phänologischen Stadien unter dem Einfluss von Konkurrenz, Winter/Frühjahrsüberflutung und Sommertrockenheit.....	42
Abb. 21	Stärkegehalte der unterirdischen Organe der drei Stromtalarten im Herbst und im Frühjahr unter dem Einfluss von Winter/Frühjahrsüberflutung und Sommertrockenheit.....	49
Abb. 22	Freie Zuckergehalte der unterirdischen Organe der drei Stromtalarten im Herbst und im Frühjahr unter dem Einfluss von Winter/Frühjahrsüberflutung und Sommertrockenheit.....	49
Abb. 23	Zuckermuster der Wurzeln von <i>C. dubium</i> im Herbst und im Frühjahr unter dem Einfluss von Winter/Frühjahrsüberflutung und Sommertrockenheit.....	50
Abb. 24	Zuckermuster der unterirdischen Organe von <i>G. officinalis</i> im Herbst unter dem Einfluss von Winter/Frühjahrsüberflutung und Sommertrockenheit.....	51
Abb. 25	Zuckermuster der unterirdischen Organe von <i>G. officinalis</i> im Frühjahr unter dem Einfluss von Winter/Frühjahrsüberflutung und Sommertrockenheit.....	51
Abb. 26	Zuckermuster der unterirdischen Organe von <i>J. atratus</i> im Herbst und im Frühjahr unter dem Einfluss von Winter/Frühjahrsüberflutung und Sommertrockenheit.....	52
Abb. 27	Der Zusammenhang zwischen (a) dem relativen Glukosegehalt und dem Gesamtgehalt an freien Zuckern, (b) dem Gehalt an freien Zuckern und der Speicherstärke im Herbst und (c) dem Gehalt an freien Zuckern und der mobilisierten Stärke im Frühjahr in den unterirdischen Organen der drei Stromtalarten.....	52
Abb. 28	Mittlere Gesamtaminosäuregehalte der verschiedenen unterirdischen Organe der drei Stromtalarten im Herbst und im Frühjahr unter dem Einfluss von Winter/Frühjahrsüberflutung und Sommertrockenheit.....	54
Abb. 29	Aminosäuremuster der Wurzeln von <i>C. dubium</i> im Herbst und im Frühjahr unter dem Einfluss von Winter/Frühjahrsüberflutung und Sommertrockenheit.....	54

Abb. 30	Aminosäuremuster verschiedener Organe von <i>G. officinalis</i> im Herbst und im Frühjahr unter dem Einfluss von Winter/Frühjahrsüberflutung und Sommertrockenheit	56
Abb. 31	Aminosäuremuster der verschiedenen Organe von <i>J. atratus</i> im Herbst und im Frühjahr unter dem Einfluss von Winter/Frühjahrsüberflutung und Sommertrockenheit	57
Abb. 32	Wachstumsmuster von <i>C. dubium</i> an den Standorten C I und C II in einem Quadratraster.....	59
Abb. 33	Rametdichte von <i>C. dubium</i> während der Vegetationsperioden 2001 bis 2004 an den Standorten C I und C II mit und ohne einschürige Mahd.	60
Abb. 34	Überleben der Ausgangsramets von <i>C. dubium</i> vom Mai 2001 an den Standorten C I und C II mit und ohne einschürige Mahd	61
Abb. 35	Die relative Anzahl der durch Herbivore entfernten Ramets von <i>C. dubium</i> als Funktion ihrer oberirdischen Trockenmasse	62
Abb. 36	Erstes Auftreten (a) der 2002 und (b) der 2003 zur Blüte gelangten Ramets von <i>C. dubium</i> an den Standorten C I und C II.....	64
Abb. 37	Die relative Anzahl blühender Ramets von <i>C. dubium</i> in zwei verschiedenen Jahren jeweils als Funktion der vorjährigen oberirdischen Trockenmasse.....	64
Abb. 38	Maximale Höhe der Blütenstängel und Anzahl der Dolden pro Blütenstängel von <i>C. dubium</i> an den Standorten C I und C II der Jahre 2000 bis 2002	65
Abb. 39	Typisches Wachstumsmuster von <i>G. officinalis</i>	65
Abb. 40	Längenwachstum der Primärramets von <i>G. officinalis</i> in den Vegetationsperioden 2000 bis 2002 an den Standorten G I und G II.....	68
Abb. 41	Längenwachstum der Primärramets von <i>G. officinalis</i> am Standort G I in Abhängigkeit vom Zeitpunkt des Erreichens der Wasseroberfläche und dem aktuelle Wasserstand im Frühjahr 2001	68
Abb. 42	Anzahl der infloreszenztragenden Primärramets (%) pro Pflanze von <i>G. officinalis</i> in verschiedenen phänologischen Stadien und % herbivore Beschädigung in den Jahren 2000 bis 2002 an den Standorten G I und G II.	71
Abb. 43	Wachstumsmuster von <i>J. atratus</i>	71
Abb. 44	Rametdichte von <i>J. atratus</i> im Verlauf der Vegetationsperioden 2000 bis 2002 am Pionierstandort J I.	72
Abb. 45	Ramethöhe fertiler und infertiler Ramets von <i>J. atratus</i> im Verlauf der Vegetationsperioden 2000 bis 2002 am Pionierstandort J I und am Grünlandstandort J II.....	73
Abb. 46	Anzahl der infloreszenztragenden Primärramets (%) von <i>J. atratus</i> im Juli der Jahre 2000 bis 2002 an den Standorten J I und J II	74
Abb. 47	Stärkegehalte der unterirdischen Organe der drei Stromtalarten im Herbst und im Frühjahr an je zwei unterschiedlichen Standorten I und II in verschiedenen Jahren	75
Abb. 48	Zuckermuster der Wurzeln von <i>C. dubium</i> im Herbst und Frühjahr verschiedener Jahre an den Standorten C I und C II.....	76
Abb. 49	Zuckermuster der unterirdischen Organe von <i>G. officinalis</i> im Herbst verschiedener Jahre an den Standorten G I und G II	77
Abb. 50	Zuckermuster der unterirdischen Organe von <i>G. officinalis</i> im Frühjahr verschiedener Jahre an den Standorten G I und G II.	78
Abb. 51	Zuckermuster der unterirdischen Organe von <i>J. atratus</i> im Herbst 2001, im Frühjahr 2002 und im Herbst 2002 am Standort J I.	79
Abb. 52	Saisonale Veränderungen des relativen Stickstoff- und Kohlenstoffgehaltes der oberirdischen Pflanzenorgane der drei Stromtalarten in den Jahren 2000 bis 2002 an je zwei Standorten unterschiedlicher Ausprägung.	80
Abb. 53	Transportaminosäuremuster der unteren Blattstielabschnitte von vegetativ wachsenden Ramets von <i>C. dubium</i> der Standorte C I und C II im Jahresgang 2000 und 2001	81
Abb. 54	Transportaminosäuremuster der Basalinternodien von <i>C. dubium</i> Blütenstängeln der Standorte C I und C II im Jahresgang 2001.....	81

Abb. 55	Transportaminosäuremuster der Basalinternodien von <i>G. officinalis</i> der Standorte G I und G II im Jahresgang 2000 und 2001	82
Abb. 56	Transportaminosäuremuster der Basalinternodien von <i>J. atratus</i> im Jahresgang 2000 und 2001 und Aminosäuremuster im Gesamthalm im April der Standorte J I und J II.....	83
Abb. 57	Zucker/Aminosäure-Verhältnisse der unteren Sprossabschnitte der drei Stromtalarten an je zwei unterschiedlichen Standorten I und II im Jahresgang 2000 und 2001.....	84
Abb. 58	Aminosäuremuster der Wurzeln von <i>C. dubium</i> im Herbst und Frühjahr verschiedener Jahre an den Standorten C I und C II.....	85
Abb. 59	Aminosäuremuster der unterirdischen Organe von <i>G. officinalis</i> im Herbst verschiedener Jahre an den Standorten G I und G II.....	86
Abb. 60	Aminosäuremuster der unterirdischen Organe von <i>G. officinalis</i> im Frühjahr verschiedener Jahre der Standorte G I und G II.....	87
Abb. 61	Aminosäuremuster der unterirdischen Organe von <i>J. atratus</i> im Herbst 2001 und Frühjahr 2002 am Standort J I.....	88
Abb. 62	Vegetationstypen der Unteren Havelaue bei Gülpe im Querschnitt nach Tab. 50.....	90
Abb. 63	Vegetationstypen der Unteren Havelaue bei Gülpe im Querschnitt nach Tab. 51.....	90
Abb. 64	Mögliche Verschiebungen des ermittelten jährlichen Keimruhezyklus von <i>C. dubium</i> in Betrachtung der Zeitspanne der experimentellen Überflutungsperioden.....	93
Abb. 65	<i>Microtus arvalis</i> , die Feldmaus.....	117
Abb. 66	Sommerhochwasser 2002 der Elbe im Einzugsgebiet Havel.....	119
Abb. A1	Jahresverlauf der oberen Wasserstände der Havel 1999 bis 2004 am Wehr Havelberg.....	A-1
Abb. A2	Jahresverlauf der oberen Wasserstände der Havel von 1999 bis 2004 am Pegel Sandau.....	A-1
Abb. A3	Verlauf der Tagesmitteltemperatur der Klimastation Potsdam in den Jahren 2000-2004 im Vergleich zum langjährigen Mittel (1893-2005).....	A-2
Abb. A4	Zusammenhang zwischen a) der Blattlänge und der oberirdischen Trockenmasse und b) der Blütenstängellänge und der oberirdischen Trockenmasse von <i>C. dubium</i> am hochgelegenen Standort C I und am tiefergelegenen Standort C II der Jahre 2000, 2001 und 2002 mit Regressionskurven und -gleichungen.....	A-2
Abb. A5	Zusammenhang zwischen der Rametlänge und der oberirdischen Trockenmasse von <i>G. officinalis</i> am sandigen Pionierstandort G I und am auenlehmigen Grünlandstandort G II der Jahre 2000, 2001 und 2002 mit Regressionskurven und -gleichungen.....	A-3
Abb. A6	Zusammenhang zwischen der Ramet-(Halm)-länge und der oberirdischen Trockenmasse von <i>J. atratus</i> am offenen Pionierstandort J I und am genutzten Grünlandstandort J II der Jahre 2000, 2001 und 2002 mit Regressionskurven und -gleichungen.....	A-3

Tabellenverzeichnis

Tab. 1	Ausgewählte Bodenkennwerte und reale Überflutungszeiträume der Standorte von 1999-2004.....	18
Tab. 2	Stickstoffgehalte der Standorte in der Vegetationsperiode 2001.....	19
Tab. 3	Weitere Nährstoffgehalte und pH-Wert der Standorte in der Vegetationsperiode 2001	19
Tab. 4	Erntetermine der unterirdischen Organe der drei Stromtalarten an den Standorten im Freiland.....	21
Tab. 5	ANOVA zum Einfluss der Behandlung und der Anzahl der saisonalen Zyklen auf die Überlebenswahrscheinlichkeit der Samen der drei Stromtalarten verschiedener Erntejahre.....	27
Tab. 6	Überlebenswahrscheinlichkeit der Samenpopulationen der drei Stromtalarten verschiedener Erntejahre nach unterschiedlich langer Winter/Frühjahrsüberflutung oder nach totaler Trockenheit für bis zu drei saisonale Zyklen.....	28
Tab. 7	ANOVA zum Einfluss der Behandlung und der Anzahl der saisonalen Zyklen auf die Keimfähigkeit der Samen der drei Stromtalarten verschiedener Erntejahre.....	28
Tab. 8	ANOVA zum Einfluss der Behandlung und der Anzahl der saisonalen Zyklen auf die Anzahl der Tage bis zum Keimungsbeginn der Samen der drei Stromtalarten verschiedener Erntejahre.....	30
Tab. 9	Anzahl der Tage bis zum Keimungsbeginn der Samenpopulationen der drei Stromtalarten verschiedener Erntejahre nach unterschiedlich langer Winter/Frühjahrsüberflutung oder nach vollständiger Trockenheit für jeweils bis zu drei saisonale Zyklen.....	30
Tab. 10	Finale Keimung in % von frischen und über drei Monate kalt-feucht-stratifizierten reifen Samen der drei Stromtalarten bei vier konstanten und zwei fluktuierenden Temperaturen im Licht und bei vollständiger Dunkelheit	32
Tab. 11	ANOVA zum Einfluss (A) der Temperatur-Amplitude und (B) der Temperatur sowie jeweils des Lichtes und der Stratifizierung auf die finale Keimung (%) der drei Stromtalarten.....	32
Tab. 12	ANOVA zum Einfluss der Temperatur-Amplitude und der Stratifizierung auf den Keimungsbeginn und die Keimgeschwindigkeit der drei Stromtalarten im Licht.....	32
Tab. 13	Keimungsbeginn und mittlere Keimgeschwindigkeit von frischen und über drei Monate kalt-feucht-stratifizierten reifen Samen der drei Stromtalarten bei vier konstanten und zwei fluktuierenden Temperaturen im Licht.....	33
Tab. 14	ANOVA zum Einfluss der Temperatur und der Stratifizierung auf den Keimungsbeginn und die Keimgeschwindigkeit der drei Stromtalarten im Licht.....	34
Tab. 15	ANOVA zum Einfluss der Testart und abiotischen Umwelt auf den Konkurrenzeffekt.....	37
Tab. 16	ANOVA zum Einfluss von Konkurrenz und abiotischer Umwelt auf den Gehalt α -Aminostickstoffgehalt in den Blättern der drei Stromtalarten.....	38
Tab. 17	Ergebnisse der parameterfreien Analysen zum Einfluss von (A) Konkurrenz unter verschiedenen abiotischen Bedingungen und von (B) Sommertrockenheit und Überflutung separat auf verschiedene phänologische Parameter der drei Stromtalarten.....	39
Tab. 18	ANOVA zum Einfluss von Konkurrenz, Winter/Frühjahrsüberflutung und Sommertrockenheit auf verschiedene Parameter von <i>C. dubium</i>	39
Tab. 19	Phänologische Parameter von <i>C. dubium</i> nach zwei Jahren einzeln wachsend, unter intraspezifischer Konkurrenz und unter Konkurrenz mit <i>A. stolonifera</i> für jede abiotische Umweltparameterkombination aus Winter/Frühjahrsüberflutung und Sommertrockenheit	40
Tab. 20	AN(C)OVA zum Einfluss von Konkurrenz, Winter/Frühjahrsüberflutung und Sommertrockenheit auf verschiedene Parameter von <i>G. officinalis</i>	41
Tab. 21	Mittlere phänologische Parameter von <i>G. officinalis</i> nach zwei Jahren einzeln wachsend, unter intraspezifischer Konkurrenz und unter Konkurrenz mit <i>A. stolonifera</i> für jede abiotische Umweltparameterkombination aus Winter/Frühjahrsüberflutung und Sommertrockenheit.....	41
Tab. 22	ANOVA zum Einfluss von Konkurrenz, Winter/Frühjahrsüberflutung und Sommertrockenheit auf verschiedene rametmorphologische Parameter von <i>G. officinalis</i> und <i>J. atratus</i>	42
Tab. 23	Rametmorphologische Parameter von <i>G. officinalis</i> und <i>J. atratus</i> nach zwei Jahren einzeln wachsend, unter intraspezifischer Konkurrenz und unter Konkurrenz mit <i>A. stolonifera</i> für	

	jede abiotische Umweltparameterkombination aus Winter/Frühjahrsüberflutung und Sommer-trockenheit.....	42
Tab. 24	ANOVA zum Einfluss von Konkurrenz, Winter/Frühjahrsüberflutung und Sommertrockenheit auf die relative generative Fortpflanzung von <i>G. officinalis</i> und <i>J. atratus</i>	43
Tab. 25	Phänologische Parameter von <i>J. atratus</i> nach zwei Jahren einzeln wachsend , unter intraspezi-fischer Konkurrenz und unter Konkurrenz mit <i>A. stolonifera</i> für jede abiotische Umweltpara-meterkombination aus Winter/Frühjahrsüberflutung und Sommertrockenheit	44
Tab. 26	AN(C)OVA zum Einfluss von Konkurrenz, Winter/Frühjahrsüberflutung und Sommer-trockenheit auf verschiedene Parameter von <i>J. atratus</i>	44
Tab. 27	ANOVA oder Kruskal Wallis H-Test zum Einfluss von Winter/Frühjahrsüberflutung, Sommertrockenheit und des unterirdischen Pflanzenorgans auf den Stärkegehalt im Herbst, die Stärkemobilisierung im Frühjahr und den absoluten Zuckergehalt im Herbst und Frühjahr.....	48
Tab. 28	ANOVA zum Einfluss von Winter/Frühjahrsüberflutung, Sommertrockenheit und des unterir-dischen Pflanzenorgans auf den Gesamtaminosäuregehalt der drei Stromtalarten.....	53
Tab. 29	ANOVA mit Messwiederholungen zum Einfluss des Jahres, der Mahd und des Standortes auf die Anfangsdichte und Maximumdichte der Ramets von <i>C. dubium</i>	60
Tab. 30	ANOVA zum Einfluss des Mahd und des Standortes auf die kumulative Anzahl neuer Ramets pro Jahr, auf die pro Ramet kumulativ gebildete Anzahl von Blättern und die im Sommer erzeugte oberirdische Biomasse von <i>C. dubium</i> der Jahre 2001 und 2002.....	61
Tab. 31	Anzahl neu gebildeter Ramets pro Jahr, Anzahl kumulativ gebildeter Blätter pro Ramet und oberirdische Biomasse pro Ramet im Sommer von <i>C. dubium</i> an den Standorten C I und C II, unter zwei Mahdbehandlungen und in den Jahren 2001 und 2002.....	61
Tab. 32	Maximale Blattlänge der über zwei Jahre monatsweise kombinierten Blattkohorten von <i>C. dubium</i> der zwei Standorte C I und C II für zwei Mahdlevel	63
Tab. 33	Maximales Lebensalter und Halblebenszeit der Blätter von <i>C. dubium</i> an den Standorten C I und C II jeweils mit und ohne einschürige Mahd.....	63
Tab. 34	Merkmale der Samenpopulationen von <i>C. dubium</i> an den Standorten C I und C II des Jahres 2001 im t-Test-gestützten Standortvergleich.....	65
Tab. 35	Demografische Parameter von <i>G. officinalis</i> an den Standorten G I und G II im Standortvergleich und im Jahresvergleich.....	66
Tab. 36	Halbmonatliche demografische Parameter von <i>G. officinalis</i> an den Standorten G I und G II und der Einfluss der Jahreszeit	67
Tab. 37	ANOVA zum Einfluss des Standortes und Jahres auf die maximale Ramethöhe von <i>G. offi-cinalis</i>	68
Tab. 38	Morphometrische Parameter der Ramets von <i>G. officinalis</i> an den Standorten G I und G II in den Jahrgängen 2000, 2001 und 2002 im Jahres- und Standortvergleich.....	69
Tab. 39	Parameter der vegetativen Fortpflanzung von <i>G. officinalis</i> an den Standorten G I und G II der Jahre 2000 und 2001 im Standortvergleich.	70
Tab. 40	Demografische Parameter für <i>J. atratus</i> am offenen Pionierstandort J I und am genutzten Grünlandstandort J II.	72
Tab. 41	ANOVA zum Einfluss des Standortes und Jahres auf die maximale Höhe von fertilen und infertilen Ramets von <i>J. atratus</i>	74
Tab. 42	Mittlere Rametdicke von <i>J. atratus</i> an den Standorten J I und J II im Juni 2000 und in den Jahrgängen 2001 und 2002 im Standort- und Jahresvergleich.	74
Tab. 43	Mann-Whitney U-Test, Kruskal Wallis H-Test oder ANOVA zum Einfluss des Standortes, Untersuchungsjahres und unterirdischen Pflanzenorgans auf den Stärkegehalt im Herbst und auf die Stärkemobilisierung im Frühjahr	75
Tab. 44	ANOVA zum Einfluss des Standortes, Untersuchungsjahres und unterirdischen Pflanzen-organs auf den absoluten Zuckergehalt im Herbst und im Frühjahr.....	76
Tab. 45	ANOVA zum Einfluss von Standort und Monat auf das Zucker/AS-Verhältnis der basalen Sprossabschnitte der drei Stromtalarten	83

Tab. 46	ANOVA zum Einfluss des Standortes und der Jahreszeit auf den Gesamtaminosäuregehalt der Wurzeln von <i>C. dubium</i>	85
Tab. 47	Kruskal Wallis H-Test mit Mittelwertunterschieden nach Nemeny zum Einfluss des Organs auf den Gesamtaminosäuregehalt von <i>G. officinalis</i> im Herbst und Frühjahr.....	86
Tab. 48	ANOVA zum Einfluss des unterirdischen Organs und des Untersuchungsjahres auf den Gesamtaminosäuregehalt von <i>J. atratus</i> im Herbst.....	88
Tab. 49	Kleine Standortanalyse mittels Streifenfängen.....	89
Tab. 50	Erste Biotopanalyse zur Wiederbesiedlung der Unteren Havelaue nach dem Sommerhochwasser 2002	90
Tab. 51	Zweite Biotopanalyse zur Wiederbesiedlung der Unteren Havelaue nach dem Sommerhochwasser 2002	90
Tab. 52	Dritte Biotopanalyse zur Wiederbesiedlung der Unteren Havelaue nach dem Sommerhochwasser 2002	90
Tab. A1	Vegetationsaufnahmen der Untersuchungsstandorte C I, C II, G I, G II, J I und J II	A-4
Tab. A2	Laufmittelgradient der Aminosäuretrennung.....	A-6
Tab. A3	ANOVA zum Einfluss von Winter/Frühjahrsüberflutung und Sommertrockenheit auf die relativen Zuckergehalte der verschiedenen Organe der drei Stromtalpflanzen im Herbst und Frühjahr.....	A-6
Tab. A4	ANOVA oder Kruskal Wallis H-Test zum Einfluss von Winter/Frühjahrsüberflutung und Sommertrockenheit auf die relativen Aminosäuregehalte der Wurzeln von <i>C. dubium</i> im Herbst und Frühjahr.....	A-7
Tab. A5	ANOVA oder Kruskal Wallis H-Test mit multiplem Mittelwertvergleich nach Nemeny zum Einfluss von Winter/Frühjahrsüberflutung und Sommertrockenheit auf die relativen Aminosäuregehalte der unterirdischen Pflanzenorgane von <i>G. officinalis</i> im Herbst	A-7
Tab. A6	ANOVA oder Kruskal Wallis H-Test mit multiplem Mittelwertvergleich nach Nemeny zum Einfluss von Winter/Frühjahrsüberflutung und Sommertrockenheit auf die relativen Aminosäuregehalte der unterirdischen Pflanzenorgane von <i>G. officinalis</i> im Frühjahr.....	A-8
Tab. A7	ANOVA oder Kruskal Wallis H-Test mit multiplem Mittelwertvergleich nach Nemeny zum Einfluss von Winter/Frühjahrsüberflutung und Sommertrockenheit auf die relativen Aminosäuregehalte der unterirdischen Pflanzenorgane von <i>J. atratus</i> im Herbst.....	A-8
Tab. A8	ANOVA oder Kruskal Wallis H-Test mit multiplem Mittelwertvergleich nach Nemeny zum Einfluss von Winter/ Frühjahrsüberflutung und Sommertrockenheit auf die relativen Aminosäuregehalte der unterirdischen Pflanzenorgane von <i>J. atratus</i> im Frühjahr.....	A-9
Tab. A9	Aminosäuren als mögliche universelle Stressmarker im Frühjahr	A-9
Tab. A10	Aminosäuren als mögliche universelle Stressmarker im Herbst.....	A-10
Tab. A11	Spearman'sche Rankkorrelationsmatrix gepoolter relativer Aminosäuregehaltsdaten der unteren Sprossabschnitte von <i>C. dubium</i> und der Basalinternodien von <i>G. officinalis</i>	A-11
Tab. A12	Spearman'sche Rangkorrelationsmatrix gepoolter relativer Aminosäuregehaltsdaten der Basalinternodien von <i>J. atratus</i>	A-12
Tab. A13	Spearman'sche Rangkorrelationsmatrix gepoolter Aminosäuregehaltsdaten der Überdauerungsorgane von <i>C. dubium</i>	A-13
Tab. A14	Spearman'sche Rangkorrelationsmatrix gepoolter relativer Aminosäuregehaltsdaten der Überdauerungsorgane von <i>G. officinalis</i>	A-14
Tab. A15	Spearman'sche Rangkorrelationsmatrix gepoolter Aminosäuregehaltsdaten der Überdauerungsorgane von <i>J. atratus</i>	A-15

Kartenverzeichnis

Karte A1	Das Untersuchungsgebiet und Detailansicht der Lage der Untersuchungsstandorte	A-17
----------	---	------

Abkürzungen

Behandlungsvarianten

O ₂	120 Tage Winter/Frühjahrsüberflutung
Tr	60 Tage Sommertrockenheit
O ₂ + Tr	Kombination beider abiotischer Stressperioden
C	Kontrolle
noK	Einzelpflanze, keine Konkurrenz
iK	intraspezifische Konkurrenz
K	Konkurrenz mit <i>A. stolonifera</i>
M	Mahd

Statistik

ANOVA	Varianzanalyse	<i>P</i>	Signifikanzniveau
ANCOVA	Kovarianzanalyse	<i>r</i> ²	Bestimmtheitsmaß
Co	Kovariable	<i>r</i> _s	Spearman'scher Rangkorrelationskoeffizient
Z	Z-Wert		
U	U-Wert	Stabw	Standardabweichung
F	F-Wert	n	Stichprobenumfang
χ ²	χ ² -Wert	×	Interaktion zwischen zwei Faktoren
FG	Freiheitsgrade		

sonstige

ALA	Alanin	Σ	Gesamt-
ARG	Arginin	g	Gramm, Fallbeschleunigung
ASN	Asparagin	dm	Dezimeter
ASP	Aspartat	d	Tag
Fru, FRU	Fruktose	min	Minute(n)
HIS	Histidin	h	Stunde
GABA	γ-Aminobuttersäure	n	Anzahl
GLN	Glutamin	F	Feuchtezahl
GLU	Glutamat	L	Lichtzahl
Glu, GLU	Glukose	R	Reaktionszahl
GLY	Glycin	T	Temperaturzahl
ILEU	Isoleucin	Indiv.	Individuum
LEU	Leucin	Kap.	Kapitel
LYS	Lysin	kumul	kumulativ
MET	Methionin	N ₂	Stickstoff
ORN	Ornithin	N	Stickstoff (-zahl)
PHE	Phenylalanin	C	Kohlenstoff
Sacch	Saccharose	C/N	Kohlenstoff/Stickstoff-Verhältnis
SER	Serin	TM	Trockenmasse
THR	Threonin	Qu	Quadrat
TRY	Tryptophan	ü.NN	über Normalnullpunkt
TYR	Tyrosin	s.o.	siehe oben
VAL	Valin	vs.	versus

1 · *Einleitung*

Wasser ist die Grundlage allen Lebens auf unserer Erde. Wie ein großes Räderwerk vollzieht sich der Kreislauf des Wassers und erschafft dabei auf der Erdoberfläche, gleichsam im Vorbeifließen, die unterschiedlichsten Ökosysteme. Die Geschichte der menschlichen Zivilisation ist eng mit diesen Gebieten verknüpft. Von jeher versucht der Mensch, sie zu nutzen und zu seinen Zwecken umzugestalten, oftmals mit gravierenden Folgen. Obwohl die vielfältigen hydroökologischen Funktionen von Feuchtgebieten in den letzten Jahrzehnten intensiv erforscht und öffentlich gemacht wurden (van der Velde *et al.* 2006), hält die weltweite Zerstörung und Schädigung dieser Ökosysteme an (Wheeler 1995, Pfadenhauer & Groothjans 1999, Tockner & Stanford 2002).

Zu den wenigen im Binnenland Mitteleuropas verbliebenen und daher besonders schützenswerten Feuchtgebieten gehört die in Nordostdeutschland gelegene Niederung der unteren Havel. Nach zähem Ringen erlangte sie 1978 den Status eines „Feuchtgebietes von internationaler Bedeutung“ nach der Ramsar-Konvention.

Das Wasser ist der beherrschende ökologische Faktor im Gebiet. Wie für nahezu alle Tieflandauen der gemäßigten Klimazone, die stark vom Grundwasser beeinflusst sind (Schimmelmann 1993, Mohrlock 2003), ist der periodische Wechsel zwischen den Überschwemmungen im Winter/Frühjahr und den längeren Trockenperioden im Sommer prägend (Gerken 1988, Baskin & Baskin 1998, Kaden & Itzerott 2003, Hölzel & Otte 2004b,c). Diese auentypische Dynamik schafft zusammen mit der besonders abwechslungsreichen naturräumlichen Ausstattung der Niederung sowie den verschiedenen, extensiven Nutzungsformen zahlreiche ökologische Nischen, die einen außergewöhnlich hohen Artenreichtum begünstigen. Viele bedrohte und geschützte Arten finden hier einen Lebensraum, darunter eine stattliche Zahl sogenannter Stromtalpflanzen (Kummer & Burkart 1997). Das sind ausdauernde, krautige Feuchtgebietspflanzen mit kontinentaler oder subkontinentaler Verbreitung, die in Mitteleuropa in ihrem Vorkommen eng an die Flussauen gebunden sind (Vent & Benkert 1984, Burkart 2001).

Schon lange bekunden Botaniker ihr großes Interesse für Stromtalpflanzen, vor allem im deutschsprachigen Raum (Ascherson 1859, Loew 1879, Schulz 1907, Libbert 1931). Bieten sie doch ein Beispiel für eine klare Abhängigkeit einzelner Arten von einem augenfälligen Landschaftselement. Bislang fehlt es jedoch an überzeugenden Erklärungen dafür (Burkart 2001). In neuerer Zeit ist eine verstärkte Untersuchung dieser Arten unter zwei Gesichtspunkten angezeigt. Zum einen sind vornehmlich die bedrohten Arten unserer Biosphäre als Teil der biologischen Vielfalt für sich wertvoll und erhaltenswert. Zum anderen können Stromtalpflanzen aus naturschutzfachlicher Sicht Bedeutung für das Konzept der Zielarten erlangen. In diesem Konzept repräsentieren geeignet erscheinende Arten wie z.B. die Stromtalpflanzen bestimmte Lebensräume und Biotoptypen. Sie stellen gewissermaßen einen lebenden Indikator dar, mit dessen Hilfe unter anderem die Wirksamkeit von Naturschutzmaßnahmen kontrolliert und bewertet werden kann (Meyer-Cords & Boye 1999, de Nooij *et al.* 2006).

Sowohl Anstrengungen, bestehende Populationen einer sensiblen Art zu schützen oder neue Populationen zu etablieren, als auch die mögliche Nutzung jener Art als Bioindikator scheitern jedoch häufig an mangelnden Kenntnissen der biologischen Eigenschaften, der geografischen Verbreitung sowie der Anfälligkeit der betreffenden Pflanzenart gegenüber Umweltveränderungen (Schütz 1997, Bischoff 2002, Hölzel & Otte 2004b). Insbesondere die spezifische Konstellation der physiologischen Eigenschaften wird oft übersehen. Dabei gibt sie doch die Richtung des ökologischen Verhaltens vor.

Drei seltene Stromtalarten mit Vorkommen in der Unteren Havelniederung stehen im Mittelpunkt der

vorliegenden Arbeit: die Sumpf-Brenndolde *Cnidium dubium* (Schkuhr) Thell., die Schwarzblütige Binse *Juncus atratus* Krocker und das Gottes-Gnadenkraut *Gratiola officinalis* L.. Sie alle sind Rote-Liste-Arten Deutschlands und werden als „stark gefährdet“ eingestuft (Korneck *et al.* 1996). Abgesehen von ihrer geographischen Verbreitung und allgemeinen Standortansprüchen (Rijpert 1977, Vent & Benkert 1984, Ellenberg 1991, Peintinger 1994, Burkart *et al.* 1995, Burkart & Prasse 1996, Burkart 1995, 1998) sind viele grundlegende Aspekte ihrer Ökologie, vor allem ihrer Stoffwechselaktivität in Abhängigkeit von den Standortfaktoren, noch immer unzureichend verstanden.

Zunächst erscheint es angebracht, sich damit zu befassen, warum eine Art überhaupt selten ist. Diese fundamentale Frage ist von außerordentlich komplexer Natur.

1. Einige Arten gehören dazu, weil ihr Gesamtvorkommen trotz lokal großer Populationen gering ist (Rabinovitz 1981). Sie sind häufig Habitatspezialisten und damit genauso selten wie ihre typischen Habitate (Wolf *et al.* 1999). Die Zerstörung von Lebensräumen ist daher einer der bedeutendsten Gründe modernen Artensterbens (Ehrlich 1988, Kehr & Deguise 2004).
2. Andere Arten sind selten, weil sie die für sie günstigen Habitate nur unzureichend besiedeln (Rabinovitz 1981). Ihre Verbreitung ist ungesättigt (McKenna & Houle 2000). Folgende Eigenschaften einer Pflanzenart sind unter diesem Blickwinkel wesentlich (Keddy 1976, Fischer & Matthies 1998):

- **die Überdauerung der Samen im Boden**
- **die Fähigkeit sich zu etablieren**
- **die Fruchtbarkeit, d.h. die Fähigkeit sich im neuen Habitat zu vervielfältigen**
- **die Samenausbreitung in Raum und Zeit.**

Fraglos muss auch die wirkende Umwelt mit der fehlenden Sättigung in Zusammenhang gebracht werden. Mögliche Faktoren, die Einfluss nehmen können, sind:

- **das lokale Fehlen von Mutualisten**
- **die lokale Abundanz von Feinden: Konkurrenten, Fraßfeinde, Pathogene, Parasiten.**

Die Wirkungen dieser Kontrollfaktoren sind von den Eigenschaften der jeweiligen Art abhängig und nur auf diese bezogen definierbar. Sie müssen also in Beziehung gesetzt werden zu:

- **der Fähigkeit mit bereits etablierten Arten zu konkurrieren**
- **der Fähigkeit z.B. Fraßfeinde abzuwehren.**

Diese Übersicht weist die Vielfalt der möglichen Schwachpunkte einer seltenen Art aus. Dabei können mehrere dieser Eigenschaften kombiniert sein. Es wird ferner klar, dass verschiedene Lebensphasen einer Pflanze betroffen sein können. Im Zentrum der vorliegenden Arbeit steht nun die Analyse der spezifischen Konstellation der unter 2. aufgeführten Eigenschaften der drei seltenen Stromtalarten.

Da am Beginn des pflanzlichen Lebens häufig die Frage nach der Herkunft des Individuums steht, sollen zunächst Aspekte der generativen Fortpflanzung, speziell der Samenbank, behandelt werden.

Die drei betrachteten Stromtalarten zählen zu den ausdauernden Arten. Während die vegetative Fortpflanzung solcher Arten vor allem der räumlichen Vergrößerung der Individuen und der Erkundung benachbarter Areale dient, ist die generative Fortpflanzung für die Neubesiedlung weit entfernt gelegener Standorte mit neuen Individuen von grundsätzlicher Bedeutung (Eriksson 1992, Rea & Ganf 1994, Meyer & Schmid 1999). Fortpflanzung durch Samen dient ferner der Aufrechterhaltung der genetischen Vielfalt für das längerfristige Überleben einer Art in einer räumlich und zeitlich heterogenen Umwelt (Richards *et al.* 2004). Zugleich verfügen die Pflanzen mittels Bildung einer Samenbank über eine hervorragende Möglichkeit im lokalen Artenpool zu verbleiben, falls eine Störung die beste-

henden vegetativen Pflanzenteile vernichtet oder in ihrer Existenz bedroht (Van der Valk & Davis 1978, Middleton 2000).

Zu den natürlichen Störungen in der gemäßigten Klimazone zählen die rauen Umweltbedingungen des Winters. In diesem außerhalb der Vegetationsperiode liegenden Zeitraum ist in den staunässebeeinflussten Böden von Feuchtgebieten ein geringer Sauerstoffpartialdruck verbunden mit einer hohen Wassersättigung vorherrschend. Während somit eine überdurchschnittliche Austrocknungstoleranz der darin überdauernden Samen nicht zu erwarten ist, bedeuten Eigenschaften, die eine hohe Überlebensrate und unveränderte Keimfähigkeit der Samen in anoxischen Böden sicherstellen, einen Selektionsvorteil. Eine große Toleranz der Samen gegenüber Anoxie erweitert zudem die Ausbreitungsmöglichkeiten der Pflanzen. Ein längerer Transfer im fließenden Wasser (= Hydrochorie) wird ohne Vitalitätsverlust möglich (Murray 1986, Lopez 2001). In Flussnetzwerken ist die Neubesiedlung von Standorten mittels Hydrochorie ein weit verbreitetes und recht gut untersuchtes Phänomen (Coops & van der Velde 1995, Middleton 2000, Lopez 2001, Merritt & Wohl. 2002, Vogt *et al.* 2006).

Obwohl alle katabolischen Prozesse im pflanzlichen Gewebe einer effizienten und kontinuierlichen Sauerstoffversorgung bedürfen (Hendry 1994), scheinen die Samen zahlreicher Feuchtgebietsarten tatsächlich an eine mit einem Wasserüberschuss einhergehende niedrige Sauerstoffkonzentration angepasst zu sein (Morinaga 1926ab, Simpson 1966, Leck 1996, Bekker *et al.* 1998, Baskin *et al.* 2000, Keddy 2000, Lorenzen *et al.* 2000). Demgegenüber verlieren die Samen vieler dieser Arten unter trockenen Bedingungen ihre Vitalität (Bai *et al.* 1995, Budelsky & Galatowitsch 1999).

Die Keimung und Etablierung von Neuankömmlingen erfolgt in Feuchtgebieten vorzugsweise bei Niedrigwasser (Welling *et al.* 1988). In temperaten Flussauen beginnt diese günstige Periode meist im Frühjahr. Das Hochwasser geht zurück, die Böden erwärmen sich und mit der Luft tritt Sauerstoff ins Bodengefüge ein. Zu dieser Jahreszeit wäre eine Besiedlung aus der Samenbank oder aus dem Pool der wasserbreiteten Samen heraus besonders erfolgversprechend. Vor allem aber ist es möglich, dass die neuen Individuen in kürzester Zeit ihren Lebenszyklus bis zur Samenbildung durchlaufen. Wie erfolgreich eine solche Besiedlung ist, hängt nun im besonderen Maße davon ab, wie viele keimfähige Samen über die winterliche Ruheperiode hinweg im System verblieben sind. Ein erstes Ziel der vorliegenden Arbeit besteht daher darin, mit Hilfe eines experimentellen Ansatzes, der einen stufenweisen Hochwasserrückgang im Frühjahr simuliert, die auenspezifische Samenbankdynamik der drei gefährdeten Stromtalpflanzen *C. dubium*, *G. officinalis* und *J. atratus* zu charakterisieren.

Das Wissen um die nach dem Rückgang des Winter/Frühjahrhochwassers vorhandene Menge der Samen einschließlich ihrer Eigenschaften leitet zu der Frage über, wann und wo die Samenkeimung erfolgt. Bei den meisten Pflanzen ist der Übergang vom Samen zum Keimling/Jungpflanze die empfindlichste Phase im Lebenszyklus (Harper 1977). Für das Schicksal der Keimlingspopulation ist es daher von entscheidender Bedeutung, dass bereits die Samen günstige abiotische und biotische Bedingungen für eine nachfolgende Etablierung „erkennen“ (Grime 2001).

Der Zeitpunkt der Keimung wird sowohl von der Keimruhe (Dormanz) als auch von den Keimungsansprüchen reguliert. Nach Baskin & Baskin (1988) wird die Frühjahrskeimung durch eine angeborene (primäre) Keimruhe ermöglicht, die nur durch eine längere Kälteeinwirkung aufgehoben werden kann. Das sind natürlicherweise die Wintermonate. Nachfolgend gibt es ein Bedürfnis der Samen nach steigenden Temperaturen und Licht. Einige Autoren gehen ferner davon aus, dass auch eine Sensitivität gegenüber Tag/Nacht-Temperaturdifferenzen im Frühjahr keimauslösend wirkt, da ein zurückgehender Wasserstand im Frühjahr die Tag/Nacht-Temperaturamplitude merklich erhöht (Van Assche & Vanlerberghe 1989, Ekstam *et al.* 1999). Die Fähigkeit der Samen auf solche Temperaturdifferenzen

zu reagieren, gewährleistet darüber hinaus, dass eine Etablierung nur an geeigneten, bevorzugt vegetationsfreien Standorten stattfindet. Zusammen mit einem absoluten Lichtbedürfnis zur Auslösung der Keimung wird diese Sensitivität daher häufig auch als *gap-* oder *depth detection*-Mechanismus bezeichnet (Thompson & Grime 1983). Beide Eigenschaften sind unter Feuchtgebietsarten weit verbreitet (Thompson *et al.* 1977, Thompson & Grime 1983). Auch Pionierarten sowie generell konkurrenzschwache Arten könnten von solchen Fähigkeiten ihrer Samen profitieren. Einen zweiten Schwerpunkt der vorliegenden Arbeit bildet deshalb die Charakterisierung des spezifischen Keimverhaltens und der Keimruhe der Samen der drei gefährdeten Stromtalarten.

Artenvielfalt entsteht aber unter anderem auch im Ergebnis von Konkurrenz. In erfolgsversprechenden Schutzkonzepten zur Arterhaltung sollte daher stets die Wirkungsweise der intra- und interspezifischen Konkurrenz berücksichtigt werden. Obwohl es an experimentellen Belegen dafür fehlt, gelten seltene Arten häufig als konkurrenzschwach (Keddy 2000, McKenna & Houle 2000, Burkart 2001).

Eine schlüssige, auch für diese Arbeit gültige Definition von „Konkurrenz“ gibt Keddy (2000): **Konkurrenz ist die negative Wirkung einer Pflanze auf eine andere Pflanze, die durch den Verbrauch einer begrenzten Ressource oder durch die Kontrolle zu ihrem Zugang erzeugt wird.** Der Begriff „Ressource“ wird hier im weiteren Sinne gebraucht, er umfasst neben Licht, Wasser, CO₂ und Mineralstoffen auch Raum und Zeit. Alle lebenden Organismen benötigen dieselben Elemente zum Aufbau ihrer Körper. Es ist daher kaum überraschend, dass einige Organismen auf Kosten von anderen die Ressourcen akkumulieren und damit Wachstum, Überlebenswahrscheinlichkeit und Reproduktion ihrer Nachbarn einschränken. Sie üben auf diese Nachbarn einen Konkurrenzeffekt aus (Goldberg *et al.* 1987, 1991), der bereits in leichter Form physiologische Veränderungen verursachen kann (Schmid & Baldwin 2006).

Grundsätzlich können von starker Konkurrenz betroffene Pflanzenarten auf drei verschiedenen Wegen, deren Kombination Ausdruck ihrer allgemeinen Konkurrenzantwort ist, überleben:

1. **Eine Flucht in konkurrenzfreie Habitate** (Skellam 1951). Die Pflanzen investieren hierzu vermehrt in generative Verbreitungseinheiten (Gardner & Mangel 1999, van Kleunen *et al.* 2001). Sie sind dabei sowohl auf konkurrenzfreie Habitate als auch auf erfolgsversprechende Ausbreitungsmechanismen angewiesen (Harper 1977).
2. **Eine unmittelbare Erhöhung der eigenen Konkurrenzkraft.** Dies kann geschehen durch:
 - **Investitionen in die vegetative Fortpflanzung** (Schmid & Harper 1985, Winkler *et al.* 1999): Diese Anpassung wird vor allem für die kompakt wachsenden, so genannten Phalanx-Strategen (sensu Lovett-Doust 1981) als Verbesserung ihrer Konkurrenzfähigkeit angesehen.
 - **Verstärkte Allokation von Biomasse in die Wurzeln** (Cheplick 1997): Diese Strategie geht auf den Nährstoffstress als eine Ursache der Konkurrenz zurück. Er entsteht, wenn die konkurrierende Nachbarpflanze die Nährstoffe aus dem Boden schneller und besser aufnimmt.
 - **Verstärkte Investitionen in unterirdische Organe** (Suzuki & Stuefer 1999, Cheplick & Gutierrez 2000): Dies ist auch eine Möglichkeit Reservestoffe einzulagern, die später genutzt werden können, um ein zusätzliches klonales Wachstum bzw. eine generative Fortpflanzung sicherzustellen.
3. **Eine ausgeprägte abiotische Stresstoleranz.** Dieser Weg ist dem ersten Weg als Ausdruck einer Vermeidungsstrategie ähnlich. Konkurrenzschwache Arten werden von konkurrenzstärkeren Arten in periphere Habitate verdrängt, die nicht ihrem physiologischen Optimum entsprechen (Wisheu & Keddy 1992, Keddy 2000). Sie müssen dennoch eine größere Toleranz gegenüber den minderen Bedingungen dieser Habitate besitzen als die konkurrenzstarken Arten, die dort nicht über-

leben können und den Standort letztlich aufgeben. Daraus lässt sich folgende Aussage ableiten: Fehlen Störungen oder verschwinden gar die vorherrschenden Gradienten werden vor allem konkurrenzschwache Arten negativ beeinflusst. Konkurrenzkraft und Stresstoleranz erweisen sich somit als scheinbar komplementär. Diese Hypothese ist mit der CSR Theorie von Grime (2001) kompatibel, in der viele Feuchtgebietsarten als Stresstoleranzstrategen klassifiziert werden, die bei Fehlen des jeweiligen Stressors von anderen Arten verdrängt werden.

Vor dem Hintergrund der enormen Bedeutung der Konkurrenz im Überlebenskampf konkurrenzschwacher Arten besteht im Rahmen der vorliegenden Arbeit eine weitere wichtige Aufgabe darin, die Konkurrenzkraft (Konkurrenzeffekt + Konkurrenzantwort) der drei gefährdeten Stromtalarten experimentell einzuschätzen. In diesem Zusammenhang soll auch das Vorliegen einer Nährstoff-Limitation der Pflanzen am natürlichen Standort geprüft werden.

Es stellt sich nun die Frage, welche Eigenheiten es den möglicherweise konkurrenzschwachen Pflanzen gestatten, in die stressreichen Habitats der Aue auszuweichen. Zu den prägenden abiotischen Stressfaktoren in den mitteleuropäischen Flussauen zählen - wie bereits angesprochen - die Winter/Frühjahrsüberflutung und die Sommertrockenheit. Die jeweilige Stressintensität hängt vor allem von der Höhenlage des Standortes im Auenrelief ab. Während der Überflutungsgradient mit der Höhe abnimmt, steigt der Gradient der Sommertrockenheit an. Damit sind Überflutung und Trockenheit voneinander unabhängige Kontrollfaktoren im Sinne eines allgemeinen höhenabhängigen abiotischen Stressgradienten, wie er für andere Feuchtgebiete oft diskutiert wird (Lenssen *et al.* 1999, 2000).

Bei guter Wasserversorgung haben produktionsstarke, aber reichlich wasserbrauchende Pflanzen einen Konkurrenzvorteil gegenüber den Arten, deren Wasserumsatz- und Produktionsverhalten auf den sparsamen Verbrauch knapper Wasserressourcen ausgerichtet ist (Midgley & Moll 1993). Bei eingeschränkter Wasserverfügbarkeit reicht ihre Konkurrenzstärke nicht aus, den eigenen Wasserbedarf zu decken. Sie geben den Standort auf. Ähnliches ist auch infolge langanhaltender anoxischer Bedingungen denkbar, die im Zuge einer Überflutungsperiode auftreten. Ist die Stress-Situation vorüber, haben die sauerstoffmangel-intoleranten Arten den tolerantesten Arten das gesamte Feld mit seinen erschließbaren Ressourcen überlassen (Crawford *et al.* 1989, Grace 1990).

Vielfältige anatomisch-morphologische und physiologische Anpassungen von Feuchtgebietsarten an Staunässe sind bekannt. Dazu gehören ein sekundäres oberflächennahes Wurzelsystem, die Fähigkeit zu Aerenchymbildung, die aktive konvektive Druckventilation unterirdischer Organe und die Elongation des Sprosses (Armstrong *et al.* 1994, Bendix *et al.* 1994, Sorrell & Boon 1994, Blom & Voeselek 1996, Armstrong *et al.* 1996, Voeselek *et al.* 2006). Ein effektiver Kohlenhydratspeicherhaushalt der unterirdischen Organe ist sowohl Grundlage eines anoxieangepassten Energiehaushaltes (Haldermann & Brändle 1986, Woitke *et al.* 1997) als auch eine wichtige Voraussetzung, um postanoxische Schädigungen zu vermeiden (Crawford 1992). Verschiebungen im Aminosäurestoffwechsel, die zu Anreicherungen bestimmter Aminosäuren wie Alanin (ALA), Serin (SER) und γ -Aminobuttersäure (GABA) führen, sind das Kennzeichen alternativer Gärungswege (Kohl *et al.* 1987).

Als gegensätzliches, in temperaten Gebieten vor allem im Sommer auftretendes Extrem, führt Wassermangel bei Pflanzen zu Veränderungen, welche in erster Linie die Vermeidung von Trockenheitsschäden zum Ziel haben. Wesentliche Aspekte dieser Anpassungen sind eine verbesserte Wasseraufnahme, eine empfindliche Stomataregulation und auf metabolischer Ebene eine leistungsfähige Osmoregulation. Eine Vielzahl wasserlöslicher anorganischer und organischer Substanzen findet dabei Verwendung (Delauney & Verma 1994, Gzik 1996, 1998).

Es ist zu erwarten, dass kurzfristige Anpassungen der Pflanzen an Wasserverknappung modulativ und

damit ebenso kurzfristig reversibel erfolgen. Dennoch kann es durch die drastische Verringerung des CO₂-Nachschubs infolge Stomataverengung zu Einschränkungen im Kohlenstoffhaushalt kommen (Lawlor 1995), die nicht mehr hinreichend kompensiert werden können und damit Einfluss auch auf spätere Lebensphasen haben. Überdies kann es zu Beschädigungen einzelner Pflanzenteile kommen, die langfristig nachwirken. Viele Pflanzen reagieren auf Beschädigung mit einem ausgleichenden Wachstum (Paige 1992, Lennartsson *et al.* 1998). Maßgeblich sind der ontogenetische Zeitpunkt der Beschädigung, die Dauer und das Ausmaß. In vielen Fällen werden sekundäre Meristeme aktiviert. Begleitend findet ein Transfer von Ressourcen aus Speicherorganen zu den Meristemen statt. Ebenfalls nicht seltene Begleiterscheinung ist nach Painter & Detling (1981) jedoch auch eine Erhöhung der Photosyntheserate. Damit wird in diesem speziellen Fall deutlich, dass sowohl die Anpassungen an Trockenstress selbst als auch die Folgen möglicher Organverluste *trade-offs* repräsentieren können aber nicht müssen, denn letztlich erhöhen nur suboptimal gefüllte unterirdische Kohlenhydratspeicher später wiederum die Anfälligkeit der Arten gegenüber Staunässe im Winter/Frühjahr.

Nur selten werden aufgrund der Komplexität der Fragestellung der gesamte Lebenszyklus einer Pflanze betrachtet und Regulationszusammenhänge, Kausalitäten und Rückkopplungen zwischen den einzelnen, zeitlich voneinander getrennten Abschnitten analysiert. In der Mehrzahl der autökologischen Untersuchungen stehen die unmittelbaren Folgen einzelner Stressoren unterschiedlicher Ausprägung oder die direkten Reaktionen auf verschiedene, aber gleichzeitig wirkende Stressfaktoren im Mittelpunkt der Betrachtungen. Der zentrale Ansatz der vorliegenden Arbeit basiert auf der experimentellen Belastung von adulten klonal wachsenden Pflanzen der drei zu untersuchenden Stromtalarten durch eine Überflutung während der winterlichen Ruhephase und der Periode des Neuaustriebs sowie durch eine 6-wöchige Trockenheit im Sommer. Die zwei applizierten abiotischen Faktoren führen erst in ihrer zeitlich festgelegten Kombination mit den dazwischenliegenden Phasen der Regeneration zu bestimmten Anpassungsreaktionen der Pflanzen.

Zusammen mit der biotischen Stressgröße „Konkurrenz“ soll unter den definierten Bedingungen ein umfassendes Bild des Reaktionsvermögens der drei Arten gewonnen werden. Erkenntnisse zur jeweiligen generativen Fortpflanzungsstrategie vervollständigen das Wissen. Diese Grundlagen sollen ermöglichen, Charakteristika der Arten aufzudecken, die sie besonders empfindlich machen und somit in ihrem Vorkommen einschränken. Zudem sind die Ergebnisse unerlässlich, wenn es darum geht, in Zukunft neue Populationen dieser Arten an geeigneten Standorten zu etablieren.

Vor allem die Anpassungen der Stoffwechselprozesse in Reaktion auf die Umweltfaktoren spielen eine zentrale Rolle bei der Ausprägung einer bestimmten Toleranz der Pflanzen gegenüber Stress. Daher werden in dieser Arbeit vor allem Parameter, die das physiologische Leistungsvermögen der Pflanze charakterisieren und indirekt mit dem Wachstum und der Entwicklung verbunden sind, betrachtet. Dazu erfolgte die Bestimmung von Stärke-, Zucker- und Aminosäuregehalten. Schließlich wurden morphometrische Daten zur Charakterisierung des Pflanzenwachstums aber auch verschiedene Parameter zur Reproduktionsbiologie der Pflanzen erfasst.

Für das Verständnis der Überlebensstrategien der drei Stromtalpflanzen sind außerdem Untersuchungen an Populationen am natürlichen Standort erforderlich. Obwohl die Komplexität der wirkenden Umweltfaktoren im Freiland ungleich höher ist als im Experiment, ist es ein wichtiges Ziel der vorliegenden Arbeit, die aus dem Simulationsversuch gewonnenen Kriterien zu nutzen, um die am natürlichen Standort wirkende abiotische Umwelt als möglichen Überflutungs- oder Trockenstressor für die Pflanze zu erkennen und zu bewerten. Unter natürlichen Bedingungen wirken die beiden voneinander

unabhängigen Kontrollfaktoren jedoch meist nicht isoliert, sondern in Kombination mit anderen Einflussgrößen. Eine mögliche Nährstoff-Limitation wurde bereits erwähnt. Weiter gehören dazu:

1. **Die verschiedenen anthropogenen Nutzungsformen des Auengrünlandes wie Mahd und Beweidung:** Zahlreiche der verbliebenen temperaten Feuchtgebiete sind in ihrer heutigen Form das Ergebnis einer über viele Jahrhunderte stattfindenden extensiven Landnutzung (Müller *et al.* 1992, Härdtle *et al.* 2006). Viele experimentelle Studien in verschiedenen Feuchtgebieten belegen, dass insbesondere eine Störung durch extensives Mähen die Artenvielfalt signifikant erhöhen kann (z.B. Müller *et al.* 1992, Dumortier *et al.* 1996, Křenová & Lepš 1996). Konkurrenzstarke Arten werden aus der Gemeinschaft entfernt oder in ihrem Wachstum stark eingeschränkt. Die so erzeugte räumliche und zeitliche Konkurrenzarmut könnte gerade für potentiell konkurrenzschwache Arten vorteilhaft sein, unter der Voraussetzung, dass sie an diese Art von Störungen angepasst sind.
2. **Biologische Wechselwirkungen mit weiteren, über die Beweidung hinausgehenden Herbivoren:** Besonders in gefährdeten Lebensräumen ist das Verständnis biozönotischer Wechselwirkungen essentiell, um sinnvolle Schutzmaßnahmen durchführen zu können.
3. **„Katastrophale“ Störungsereignisse wie die Sommerflut 2002:** Natürlich ist nicht nur das Auftreten von Staunässe an sich bedeutsam für das Vorkommen der Arten, sondern auch Dauer (Moreno-Casasola & Vasquez 1999, Warwick & Brock 2003) und Zeitpunkt (Weiher & Keddy 1995, Toner & Keddy 1997) der Überflutung sind entscheidend. So ist davon auszugehen, dass eine Überflutung im Winter weniger starke Effekte hat als während der Wachstumsperiode.

Es wird in der vorliegenden Arbeit versucht, die experimentell erarbeitete Skizze der Überlebensstrategien der drei Arten mit den am natürlichen Standort beobachteten Reaktionen der Pflanzen auf die genannten Störungen in Beziehung zu setzen und in ihrer Aussagekraft einzuordnen.

Ziel ist letztlich ein tieferes, ökologisches Verständnis der drei für die Untere Havelniederung typischen Stromtalarten im Besonderen und seltener Arten im Allgemeinen. Auf dem Weg dorthin wurden verschiedene Fragenstellungen untersucht, die an dieser Stelle noch einmal schwerpunktmäßig zusammengefasst sind:

- (1) Haben vergrabene Samen aller drei Stromtalarten das Potential, ihre Keim- und Lebensfähigkeit auch nach periodischer Überflutung über lange Zeit aufrecht zu erhalten und zeigen sie eine überdurchschnittliche Empfindlichkeit gegenüber Austrocknung?
- (2) Finden sich Standortpräferenzen der drei Arten bereits auf Keimungsebene? Welche Mechanismen zur Steuerung des zeitlichen und räumlichen Auftretens einer Pflanze benutzen sie dabei?
- (3) Haben die drei Stromtalarten tatsächlich einen geringen Konkurrenzeffekt und wie reagieren sie ihrerseits - im Sinne einer Konkurrenzantwort - auf starken Konkurrenzstress?
- (4) Wachsen die drei Stromtalarten am natürlichen Standort nährstofflimitiert?
- (5) Welche Mechanismen besitzen die drei Arten, um den stressreichen Bedingungen einer temperaten Aue - Sommertrockenheit und Winter/Frühjahrsüberflutung - zu begegnen?
- (6) Welchen Einfluss haben Sommertrockenheit, Winter/Frühjahrsüberflutung, Mahd, Herbivorie und die Sommerflut 2002 auf die drei Arten am natürlichen Standort?

2 · *Material und Methoden*

2.1. Das Untersuchungsgebiet Untere Havelniederung

Das Untersuchungsgebiet befindet sich als Teil der pleistozän-geprägten Mittelelbeniederung im nordostdeutschen Tiefland etwa 80 km westnordwestlich von Berlin (Abb. 1) und erstreckt sich von Rathenow im Süden bis Havelberg und Quitzöbel im Norden beidseitig der Havel, einen kleinen Bereich des benachbarten Elbtals mit einschließend. Es umfasst sowohl Abschnitte in Brandenburg als auch in Sachsen-Anhalt und bildet das Rückrad des im Jahr 1998 eingerichteten Naturparks Westhavelland. Die Havel als typischer Binnentieflandfluss Mitteleuropas gibt dem Gebiet seinen Namen.



Abb. 1 Lage des Untersuchungsgebietes in Deutschland.

Das heutige naturräumliche Erscheinungsbild des Haveltals geht maßgeblich auf die glazigene Formgebung während der letzten mitteleuropäischen Inlandvereisung im Weichselglazial zurück (Kaden & Itzerott 2003, Itzerott & Kaden 2003). Der Abfluss enormer Schmelzwassermassen führte zunächst zu einer großflächigen Ausräumung der glazialen Bildungen und hinterließ in der Niederung ausgedehnte Talsandflächen. Sand bildet daher einen Basissubstrattyp im Gebiet.

In der Nacheiszeit schüttete die Elbe, deren Fließkraft infolge des anhaltenden Meeresspiegelanstieges der Nordsee immer stärker gehemmt wurde, allmählich ihr Flussbett auf. Der Grundwasserspiegel stieg an und bei Hochwasser ergoss sich das Elbwasser nun regelmäßig in die tiefergelegene Untere Havelniederung. Die charakteristische Lehmfracht der Elbe lagerte sich dort großflächig ab. Auenlehm, der aktuell eine Mächtigkeit zwischen 4 und 15 dm erreicht, und Torf bilden

somit zwei weitere Grund-Substrattyp im Gebiet. Heute wechseln sich in der Niederung deutlich emporragende, mehrere Terrassen bildende Talsandinseln, die selbst bei Hochwasser noch über den Wasserspiegel hinausragen, mit tiefergelegenen Auenlehmgebieten unterschiedlicher Höhengniveaus ab. In Übergangsbereichen, wo die Auenlehmdecke am Rand von Talsandhöhen auskeilt, können Sanddecken über Auenlehm oder Durchmischungen beider Substrate auftreten.

Das Gebiet der Unteren Havelniederung ist eine über Jahrhunderte existierende Überschwemmungslandschaft. Zuletzt bestimmte jedoch der Mensch in immer stärker werdendem Maße ihr Gesicht. Wasserbauliche Maßnahmen und eine gezielte Stauregulierung haben die Hochwasserdynamik kontinuierlich verändert. Große Teile der Niederung wurden schließlich dem direkten Einfluss des regelmäßigen Elbehochwassers entzogen. Die Ausbauaktivitäten nach 1900 führten darüber hinaus zu einem Absenken der mittleren Jahreshöchststände, das Ende der Hochwasserphase trat wesentlich früher ein und Sommerhochwässer wurden seltener (Knösche 2003). Dennoch ist auch die heutige Havelniederung als Kulturlandschaft ein hochdynamischer Lebensraum. Die mit einer geringen Fließgeschwindigkeit von maximal 0,8 km/h zwar nur langsam fließende Havel zeigt im Jahresverlauf und im Vergleich mehrerer Jahre stark schwankende Wasserstände (Abb. 2, Abb.A1 und A2 im Anhang). Die Grundwasserstände folgen in Abhängigkeit vom Grund-Substrattyp mit einer mehr oder weniger deutlichen Verzögerung dem Wasserstand des jeweiligen Vorfluters (Krüger 1983). Die Höhenlage eines Standortes bestimmt dabei den Grundwasserflurabstand (Schimmelmann 1993, Burkart 1998).

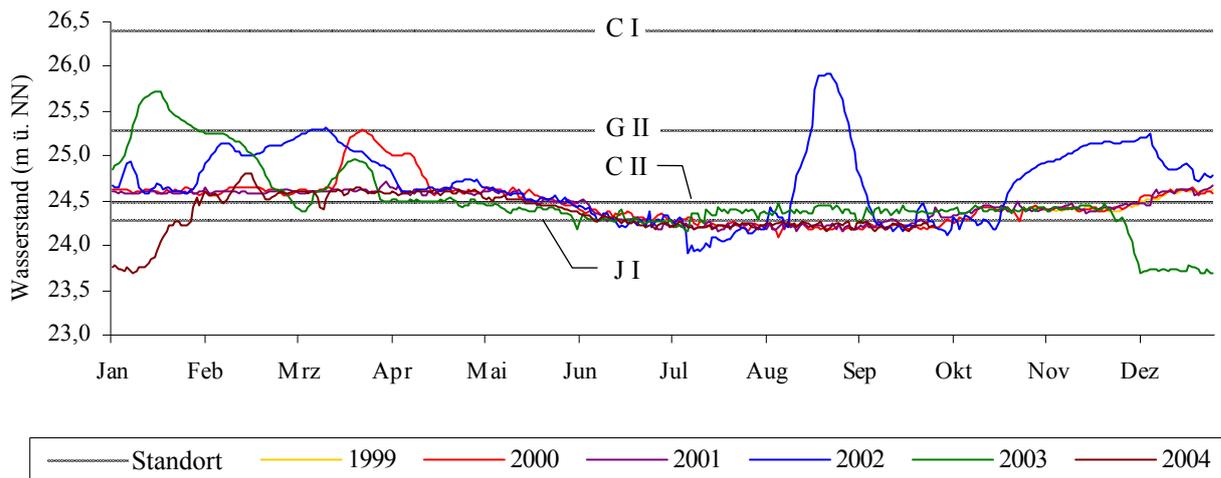


Abb. 2 Jahresverlauf der oberen Wasserstände der Havel von Ende 1999 bis zum Herbst 2004 am Wehr in Garz (freundlicherweise vom Wasser- und Schifffahrtsamt Brandenburg zur Verfügung gestellt) im Zusammenhang mit der Geländehöhe der Standorte C I, C II, G II, J I (siehe Kap. 2.5).

Heutige Hochwasserereignisse sind häufig als Rückstauereffekte der Elbe aufzufassen. Dabei kann es zu mehreren Hochwasserspitzen, vor allem in der ersten Jahreshälfte, kommen. Es werden je nach Höhenlage der Standorte Überflutungsdauern von etwas über 180 Tagen erreicht (Burkart 1998). Anfang Mai zieht sich das Wasser dann schlagartig zurück. Durch künstliche Stauhaltung wird die Auenüberschwemmung jedoch stets bis in die erste Juniwoche hinein verlängert. In Bereichen mit oberflächlich anstehendem lehmig-schluffigem Substrat (Auenlehm) kann das Wasser auch deutlich länger stehen. Klimatisch herrscht im Gebiet ein sehr variantenreicher Übergang zwischen ozeanischem Klima im Westen und kontinentalem Klima im Osten. Die Jahresdurchschnittstemperatur beträgt $8,6^{\circ}\text{C}$, wobei die Monatsmitteltemperaturen im Winter und Frühjahr häufig über den langjährigen Mitteltemperaturen von Nordwest-Brandenburg liegen (Burkart 1998, Itzerott & Kaden 2003). Die mittlere Niederschlagsmenge liegt bei 550 mm. Das Maximum der Niederschläge fällt im langjährigen Mittel in den Monaten Juni, Juli und August mit jeweils etwa 55-65 mm, ein Nebenmaximum mit etwa 45 mm liegt in den Monaten November und Dezember (Schimmelmann 1993). Dennoch sind die sommerlichen Niederschläge im bundesweiten Vergleich weit unterdurchschnittlich, was häufig zu einem angespannten Landschaftswasserhaushalt führt. Ausgedehnte sommerliche Trockenperioden sind keine Seltenheit. Selbst in überflutungsbestimmten Standorten ziehen sich die sommerlichen Grundwasserflurabstände auf für das Grünland durchaus kritische Werte zurück (unter Talsand > 12 dm, unter Auenlehm > 20 dm).

Die Untersuchungsjahre 2000-2004 sind durch sehr unterschiedliche Witterungsverläufe gekennzeichnet. (Abb. 3, Abb. 4). Im Vergleich zum langjährigen Mittel waren die Winter häufig milder und die Frühjahre stets wärmer. Die Witterungsbedingungen im Sommer der Jahre 2000 und 2004 waren überdurchschnittlich mild. Der Sommer 2002 erwies sich, vor allem in der zweiten Hälfte, als recht warm. In den Jahren 2001 und 2003 kam es zu einer starken Sommerhitze.

Auch die Niederschlagsverteilung war in den fünf Jahren sehr unterschiedlich und wich bis auf 2001 deutlich vom langjährigen Mittel ab. Die Jahresmengen lagen in den Jahren 2000 und 2004 leicht, im Jahr 2003 sogar stark unter dem Durchschnitt. Dagegen waren sie 2001 leicht und 2002 stark überdurchschnittlich, wobei sich 2002 von Juli bis November eine ausgesprochene Schlechtwetterperiode zeigte. Die starken Regenfälle - auch außerhalb Brandenburgs - mündeten schließlich ins so genannte

„Jahrtausendhochwasser“, der Sommerflut 2002. Ausgeprägt regenarme Zeiten traten nur in den übrigen Jahren auf: 2000 von April bis Juni, 2001 im Mai und Juli, 2003 von Februar bis Juni und im August sowie 2004 im März und im Mai/Juni.

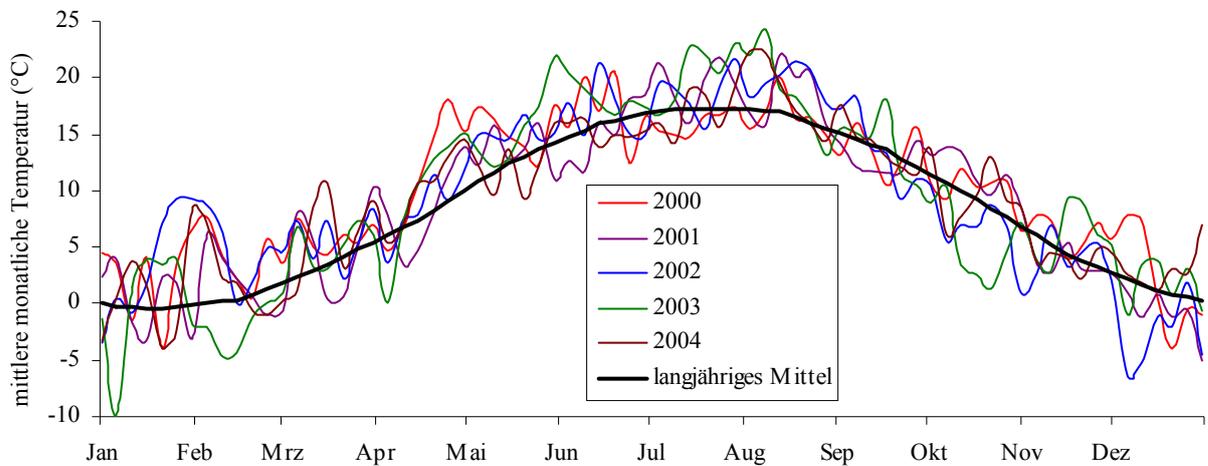


Abb. 3 Verlauf der Tagesmitteltemperatur der Klimastation Seehausen in den Jahren 2000-2004 im Vergleich zum langjährigen Mittel (1961-1990) der Messstation. Dargestellt ist der fünftägige gleitende Durchschnitt (Quelle: Deutscher Wetterdienst).

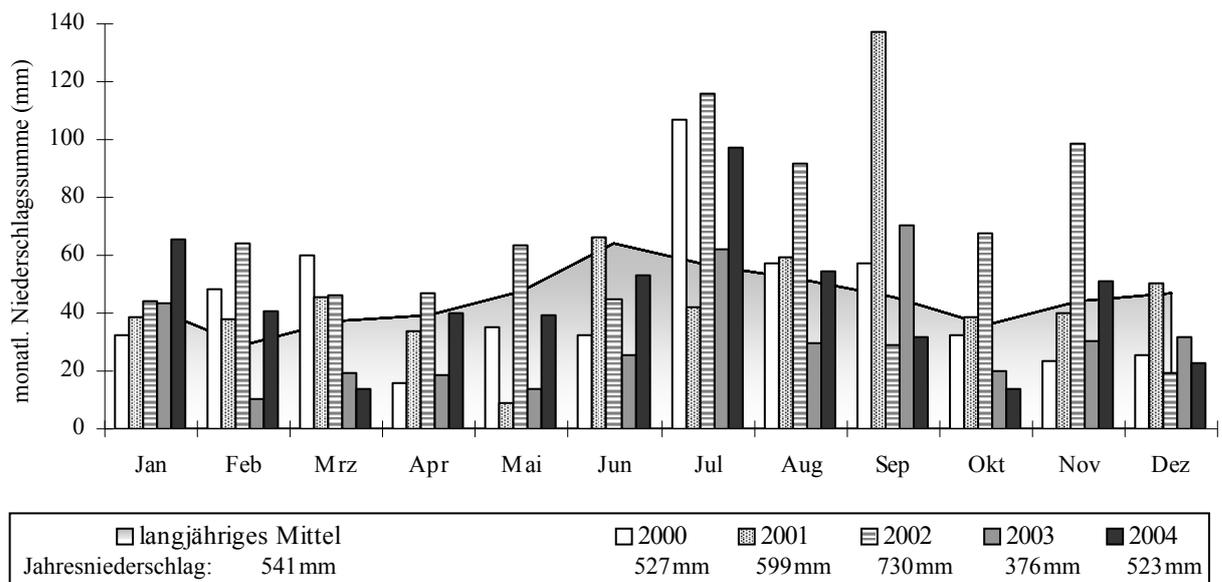


Abb. 4 Monatsmittel der Niederschläge der Klimastation Seehausen im Untersuchungszeitraum zusammen mit dem langjährigen Mittel (1961-1990) der Messstation (Quelle: Deutscher Wetterdienst).

Bis zum Ende des 18. Jahrhunderts wurde ein Großteil des unteren Flusslaufes der Havel von üppigem Auwald begleitet, der später jedoch zugunsten der landwirtschaftlichen Nutzung zurückgedrängt wurde. Aktuell bilden die umfangreichen Grünlandbereiche unter Mähweidennutzung den flächenmäßig bedeutendsten Anteil. Darüber hinaus gibt es zahlreiche unbewirtschaftete Röhrichte, Reste von Weichholzauenwäldern, aber auch Weidenpflanzungen sowie Äcker. Obwohl das Grünland für die heutige Artenvielfalt sicherlich prägend ist, war nach Schelski (1997) die Untere Havelniederung auch vor dem erkennbaren Beginn der menschlichen Nutzung nie ganz von geschlossenem Wald bedeckt.

2.2. Die Arten

***C. dubium* (Schkuhr) Thell., die Sumpf-Brenndolde**, gehört zur Familie der Doldengewächse (Apiaceae) (Abb.5). Nach der Keimung entwickelt die junge Pflanze die für Doldengewächse typische Pfahlwurzel (Asby 1973). Die Pflanze ist nicht zweijährig wie oftmals noch angegeben wird (Rothmaler 2005), sondern durch Bildung von Wurzelknospen an bis zu 20 cm langen Ausläufern ausdauernd (Kutschera & Lichtenegger 1992). Die Grundachse ist stark gestaucht und durch Wurzelzug 0-3 cm unter Flur liegend. Ihre aus zwei bis fünf Blättern bestehenden Rosetten sind Untereinheiten desselben Genotyps und können somit auch als Ramets bezeichnet werden. Das Alter der Ramets, ihre hierarchische Anordnung, die Abstände von der Mutterpflanze sowie die Identität eines gesamten Individuums können im Feld nicht ohne weiteres bestimmt werden, denn die Rametverbindungen liegen

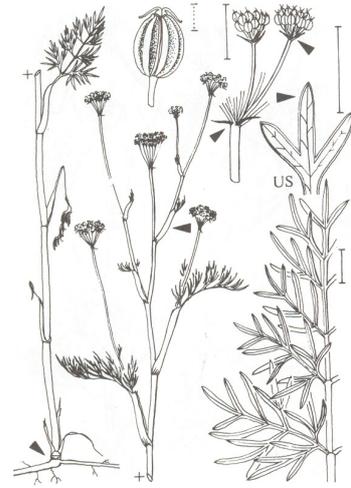


Abb. 5 *Cnidium dubium* (Schkuhr) Thell., aus Rothmaler (1995).

unter Flur und sind oft dünner als 1 mm. Die Blütezeit von *C. dubium* beginnt im August. Dabei kommt es zur Ausbildung eines charakteristischen, bis zu 100 cm hohen, häufig verzweigten Blütenstängels. Die Bildung der 2-4 mm großen Samen beginnt im Herbst und setzt sich bis zur Seneszenz der generativen Ramets im November fort. Einzelne Ramets beginnen auch in diesem Monat noch mit der Blüte. *C. dubium* ist Verbands-Charakterart der Brenndoldenwiesen, die im Gebiet der Havelniederung zum großflächig verbreiteten *Cnidio-Deschampsietum* Hundt ex Pass. 60 gehören (Burkart 1998). Die Art selbst hat eine subkontinentale Gesamtverbreitung, die bis nach Eurasien reicht. Ihr Vorkommen in Mitteleuropa bildet die Westgrenze ihres Verbreitungsareals. Sie wächst hier als Hemikryptophyt auf wechselfeuchten Wiesen, besonders im Bereich feuchter Mulden, aber auch im Saum von Auengebüschen und in höhergelegenen Auenbereichen (Oberdorfer 1994, Rothmaler 2005). Die sandigen bis reinen Tonböden sind mäßig nährstoff- und basenreich, neutral und humos. Ökologische Zeigerwerte der Art nach Ellenberg (1991) sind: L7, T7, F8w, R6 und N?. *C. dubium* ist sommerwärmeliebend. In der unteren Havelniederung finden sich die Bestände des *Cnidio-Deschampsietum* ab Höhen mit einer mittleren Überflutungsdauer von 120 Tagen bis zur mittleren Hochwasserlinie, aber auch oberhalb davon in Lagen, die nicht mehr regelmäßig alle Jahre überschwemmt werden (Burkart 1998).

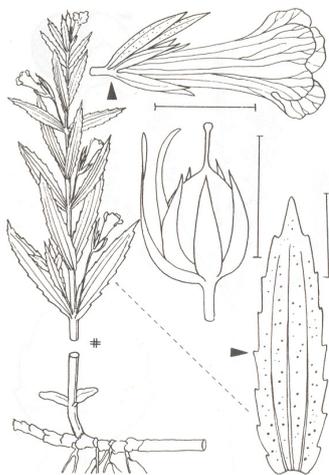


Abb. 6 *Gratiola officinalis* L., aus Rothmaler (1995).

***G. officinalis* L., das Gottes-Gnadenkraut**, gehört zur Familie der Braunwurzgewächse (Scrophulariaceae) (Abb.6). Die Pflanze ist ausdauernd (Rijpert 1977). Ihre Ausbreitung erfolgt kriechend über Rhizome und liegende Sprosse (=Ramets), wodurch sie dichte, flächige Bestände mit einer Höhe zwischen 20 und 55 cm formt. Die Blüte beginnt im Juni und dauert bis August. Viele kleine Samen (<0,4mm) werden vom Spätsommer an bis in den Herbst hinein gebildet. Die Art ist giftig und seit dem Mittelalter als Arzneipflanze bekannt (Hiller & Melzig 2006). *G. officinalis* ist eine schwache Verbands-Charakterart des *Cnidio-Deschampsietum*, sie findet sich auch in Flutrasen

des Verbandes Lolio-Potentillion anserinae. Ihre Gesamtverbreitung ist kontinental. In Europa wächst sie vorwiegend in der temperaten und submeridionalen Zone, in Großbritannien und Skandinavien fehlt sie. Als Hemikryptophyt wächst sie auf nass bis wechsellassen Moor- und Sumpfwiesen, an Gräben, Mulden und Weidengebüschen (Vent & Benkert 1984, Oberdorfer 1994, Rothmaler 2005). Die humosen Tonböden sind mäßig nährstoffreich, basenreich, oft kalkarm und neutral. Ökologische Zeigerwerte nach Ellenberg (1991) sind: L7, T7, F8w, R7 und N4. Die Art ist häufig Rohbodenpionier und sommerwärmeliebend (Rijpert 1977, Burkart 2001). Im Gebiet der Unteren Havel findet sie sich ab Höhen mit einer Überflutungsdauer von 180 Tagen bis zur mittleren Hochwasserlinie (Burkart 1998).

***J. atratus* Krocker, die Schwarzblütige Binse**, gehört zur Familie der Binsengewächse (Juncaceae) (Abb. 7). Ihr Wuchs ist locker horstförmig, die Halme wachsen bis zu einer Länge von 30-120 cm und sterben im Herbst ab. Die vegetative Ausbreitung erfolgt vorwiegend über Rhizome. Die Blütezeit beginnt bereits Ende Mai. Sie erfolgt innerhalb einer Population in mehreren synchronen Pulsen (Michalski & Durka 2007). Die kleinen Samen (< 0,2 mm) werden zur Sommermitte reif.

J. atratus ist nach Burkart (1996, 1998) keine typische Grünlandpflanze. Die meisten Vorkommen lassen sich zum Verband der Flutrasen des Potentillion anserinae R.Tx. 1947 stellen, nur wenige zum Verband Cnidion Bal.-Tul.1966 oder zur Pioniergesellschaft wie der *J. atratus* Gesellschaft. Die Art hat eine kontinentale Gesamtverbreitung, wobei das Untersuchungsgebiet Teil der westlichen Arealgrenze ist. In Deutschland galt sie lange Zeit als verschollen, bis vor wenigen Jahren in der Unteren Havelaue ihre Wiederentdeckung gelang. Mittlerweile sind dort elf Fundorte bekannt (Burkart *et al.* 1995, Burkart 1995, Kummer & Burkart 1997). Im übrigen Bundesgebiet kennt man zurzeit nur zwei weitere Wuchsorte. Auch in Osteuropa sind die Vorkommen deutlich zurückgegangen. Die Schwarzblütige Binse ist ein Hemikryptophyt (Rhizomknospen) nasser bis wechsellasser und überstauter Standorte. Sie besiedelt nährstoff- und basenreiche, mäßig saure, humose Kies-, Lehm- und Tonböden (Oberdorfer 1994, Rothmaler 2005). Ökologische Zeigerwerte der Art nach Ellenberg (1991) sind: L8, T7, F9w, R7 und N4. Darüber hinaus gilt sie als besonders pionierfreudig und sommerwärmeliebend (Burkart 1995, 2001). Im Gebiet der Unteren Havel findet sich *J. atratus* ab Höhen mit einer Überflutungsdauer von 180 Tagen bis zur mittleren Hochwasserlinie.

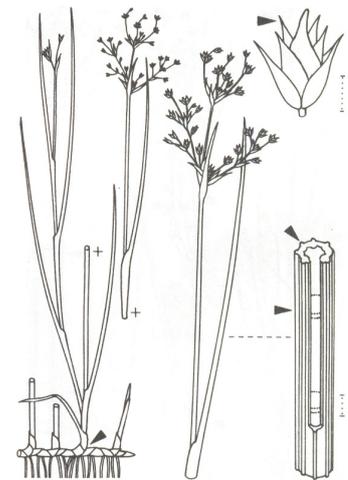


Abb. 7 *Juncus atratus* Krocker, aus Rothmaler (1995).

2.3. Versuche zur generativen Fortpflanzung

2.3.1. Verhalten in der Samenbank

Herkunft der Samen

Reife Samen von *C. dubium* wurden am 12.10.2000, 24.10.2001 und 30.10.2002 von zwei Populationen in der Havelaue bei Gülpe (Standorte C I, C II siehe Kap. 2.5.1) geerntet. Reife Samen von *G. officinalis* konnten im Jahr 2000 am 18.10., im Jahr 2001 am 24.10., aber nicht im Jahr 2002 geerntet werden. Die betreffenden Populationen, eine in Elbnähe bei Havelberg (Standort G I) und eine in der Havelaue bei Gülpe (G II), wurden 2002 durch das Sommerhochwasser ausgelöscht. Reife Samen von *J. atratus* wurden am 21.7.2001 von zwei Populationen in der Havelaue bei Gülpe (Standort

J I) und Havelberg (J II) geerntet. 2002 hatte auch hier das Sommerhochwasser eine Ernte verhindert. Im Jahr 2000 waren die zur Samenernte vorgesehenen und daher mit Gaze umspannten Blütenstände am Standort J II durch Beweidung vernichtet worden. Der Versuch wurde deshalb nicht angesetzt. Es handelte sich bis auf *G. officinalis* am Standort G I stets um Populationen aus mindestens 30 Individuen. Die erhaltenen Samen wurden gut durchmischt und bis zur Verwendung trocken gelagert. Zwischen Sammeldatum und Versuchsbeginn lagen 3 Tage.

Die Simulation von Winter/Frühjahrsüberflutung und Trockenheit

Kleine Nylonbeutel (5×5 cm, Netzweite: $0,15 \times 0,1$ mm) wurden entweder mit 50 Samen von *C. dubium* oder mit bis zu 100 Samen von *G. officinalis* bzw. von *J. atratus* bestückt, zugenäht und einzeln in 252 mit Boden aus dem Untersuchungsgebiet befüllte Pflanztöpfe (Höhe = Durchmesser = 6 cm) eingebracht. Pro Art und Erntejahr wurden 3 Töpfe zufällig auf 1 von 18 Plasttablets verteilt und unter ein nach-drei-Seiten-offenes Dach im Botanischen Garten der Universität Potsdam dem natürlichen Temperaturverlauf ausgesetzt (Abb. A3 im Anhang). Jeweils 3 Tablets wurden einer von 6 Behandlungen ausgesetzt: In Anlehnung an die naturnahen Überschwemmungsperioden in der Unteren Havelniederung (Burkart 1998) wurden zunächst 4 zeitlich versetzte Überflutungsereignisse von 30, 60, 120 und 180 Tagen simuliert (Abb. 8). Die Töpfe in den wassergefüllten Tablets dieser 4 Varianten standen im jeweiligen Zeitraum 5 cm unter Wasser. Darüber hinaus gab es eine trockene Variante. Die dazugehörenden 3 Tablets blieben gänzlich frei von Wasser, was bedeutet, dass die darin befindlichen Töpfe nur der natürlichen Luftfeuchte ausgesetzt waren. Die restlichen 3 Tablets waren mit Töpfen der Kontrolle bestückt, die durch einen konstant niedrigen Wasserstand von 1-2 cm im Tablett feucht gehalten wurden. Die Position aller Tablets wurde zweiwöchentlich randomisiert.

Während der überflutungsfreien Zeit im Sommer und Herbst wurden die Töpfe der Überflutungsvarianten wie die der Kontrolle gehalten. Die Samen wurden so bis zu drei Jahreszyklen ausgesetzt. In jedem Frühjahr wurde im Anschluss an die jeweilige Überflutungsperiode pro Art und Erntejahr ein Topf von jedem Tablett entnommen, die darin befindlichen Samen ausgegraben, gezählt und auf Keimfähigkeit überprüft. Die Kontrolle und die Trockenheitsvariante wurden zeitgleich mit der 30-Tage-Überflutungsvariante entnommen. Der Versuch endete geplant 2003, für *J. atratus* jedoch 2004.

Test auf Keimfähigkeit

Der lichtgebundene Tag/Nachtrhythmus eines Inkubators wurde auf 14/8 h festgelegt. Leuchtstoffröhren lieferten auf Höhe der Samen kaltes, weißes Fluoreszenzlicht mit einer Photonenflussdichte von etwa $20 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Der Tag/Nachtrhythmus der Temperatur betrug 22/15 °C bei 12/12 h. Die ausgegrabenen Samen eines Nylonbeutels wurden in Petrischalen auf mit destilliertem Wasser angefeuchtetes Filterpapier (Schleicher and Schüll, no. 595) gebracht. Die Petrischalen wurden mit Parafilm® abgedichtet und in den Inkubator überführt. Drei Wiederholungen zu je 50 Samen wurden pro Behandlungsvariante inkubiert. Die Beobachtungen erfolgten bis zum Keimungsbeginn täglich, danach alle 3 Tage. Die finale Anzahl gekeimter Samen wurde nach 32 Tagen ermittelt.

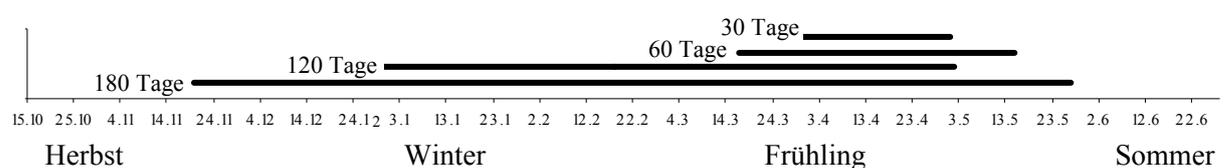


Abb. 8 Anfang und Ende der jährlich stattfindenden, zeitlich versetzten Überflutungsperioden.

Messgrößen

Es wurden je Keimungssequenz zwei Parameter festgehalten: der Keimungsbeginn und als Keimfähigkeit die finale Keimung in Prozent. Der Keimungsbeginn ergibt sich aus der Anzahl der Tage zwischen dem Auslegen einer Gruppe von Samen und der Keimung des ersten Samens. Tote Samen, die weich und farbverändert waren, gingen nicht in die Berechnung der Keimungsprozente mit ein.

2.3.2. Elementare Keimungseigenschaften

Herkunft der Samen

Für die ersten Experimente wurde eine Mischung reifer Samen jeder Art von je drei Populationen (siehe Kap. 2.3.1. und je eine benachbarte Population) benutzt. Samen von *C. dubium* wurden am 12.10.2000, Samen von *G. officinalis* am 18.9.2000 und Samen von *J. atratus* am 25.7.2002 gesammelt. Für die restlichen Experimente wurden nur Samen von *C. dubium* benutzt, die am 12.10.2000, 24.10.2001, 30.10.2002 und 25.10.2004 an einem einzelnen Standort geerntet wurden. Dieser lag im Höhenprofil der Aue direkt zwischen den späteren Untersuchungsstandorten C I und C II (siehe Kap. 2.5.1) und war im August 2002 durch die Sommerflut zwei Wochen lang überschwemmt. Alle Samen wurden vor Versuchsbeginn 3 Tage bei Raumtemperatur getrocknet.

Inkubation

Die Samen wurden in Petrischalen auf zwei Lagen, mit destilliertem Wasser angefeuchtetes Filterpapier (Schleicher and Schüll no. 595) gebracht. Die Petrischalen wurden mit Parafilm® abgedichtet, jene der Dunkelvarianten zusätzlich in doppelte Alufolie eingeschlagen. Drei Wiederholungen zu je 50 Samen wurden pro Behandlungsvariante inkubiert. Die Samen wurden als Dunkel- oder Lichtvariante (14 h tägliche Photoperiode von etwa $20 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PAR; kaltes, weißes Fluoreszenzlicht auf Höhe der Samen) in verschieden konstant temperierte Inkubatoren überführt (10, 15, 22 und 30 °C). Tag/Nacht-Wechsel-Temperaturen wurden manuell durch einen täglichen Transfer der Samen simuliert. Wurde nur ein Temperaturregime benötigt, wurde einer der Inkubatoren auf 22/15 °C eingestellt.

Die Beobachtung der Keimung erfolgte bei den Lichtvarianten täglich, bei den Dunkelvarianten alle drei Tage. Da bei vielen Arten kurze Lichtimpulse von geringer Intensität ausreichen, um die Keimung auszulösen, wurden die bereits beim Zählen dem Licht ausgesetzten Samen der Dunkelvarianten nicht mehr in den Versuch zurückgeführt. Um dennoch eine ausreichende Anzahl an Beobachtungsterminen zu gewährleisten (fünf), wurden bei den Dunkelvarianten 15 Wiederholungen zu je 50 Samen angesetzt. Die finale Anzahl gekeimter Samen wurde nach 36 Tagen ermittelt.

Licht- und Temperaturempfindlichkeit direkt nach der Samenreife

Frisch gereifte Samen wurden sowohl bei Licht als auch bei Dunkelheit unter zwei verschiedenen Tag/Nacht-Temperaturbedingungen von 22/15 und 22/10 °C sowie vier konstanten Temperaturen von 10, 15, 22 und 30 °C inkubiert.

Licht- und Temperaturempfindlichkeit nach einer 12-wöchigen kalten Stratifizierung

Da zahlreiche Samen feucht-kalte Bedingungen zur Aufhebung ihrer Keimruhe benötigen, wurde ein Teil der Samen bei 5 °C während einer Dauer von 12 Wochen Dunkelheit feucht-kalt stratifiziert und nachfolgend wie die frischen Samen unter allen möglichen Licht- und Temperaturregime inkubiert.

Der Effekt von Gibberellinsäure auf die Keimfähigkeit von *C. dubium*

Um die Tiefe der primären physiologischen Keimruhe zu bestimmen, wurden frische Samen von *C. dubium* der Jahre 2000-2002 und 2004 unter vier verschiedenen Gibberellinsäurekonzentrationen (GA₃)

0,01, 0,1, 1,0 und 10 mM (pH 6,0) 36 Tage lang im Licht bei 22/15 °C auf ihre Keimfähigkeit getestet.

Jahreszyklus der Keimruhe von *C. dubium*

Je 100 Samen der Ernte des Jahres 2004 wurden auf 10 Nylonbeutel verteilt und einzeln in 10 mit Boden aus dem Untersuchungsgebiet befüllte Pflanztöpfe eingebracht. Die Töpfe wurden unter ein nach-drei-Seiten-offenes Dach platziert und von Oktober bis April täglich und den Rest des Jahres wöchentlich bis zur Feldkapazität gewässert. Die Samen eines Beutels wurden von Oktober 2004 bis Juli 2005 jeweils am 25. des Monats als Lichtvariante bei 22/15 °C auf Keimfähigkeit getestet.

Messgrößen

Es wurden je Keimungssequenz der Keimungsbeginn in Tagen (t), die finale Keimung in Prozent (G) und die Keimgeschwindigkeit ($VG_{50\%}$) festgehalten. Zur Berechnung der Keimgeschwindigkeit (Gleichung 1) muss eine Keimkurve erstellt werden, aus der die benötigten Werte abzulesen sind.

$$VG_{50\%} (\% \cdot \text{Tag}^{-1}) = G_{50\%} \cdot (t_1 - t_2)^{-1} \quad (1)$$

- $VG_{50\%}$ - Keimgeschwindigkeit
- $G_{50\%}$ - die Hälfte der prozentualen finalen Keimung
- t_1 - Tage bis zum Erreichen von $G_{50\%}$
- t_2 - Tage bis zum Keimungsbeginn

Wenn nur sehr wenige Samen keimen, kommt es zu einer offensichtlich strukturellen Abhängigkeit der Keimgeschwindigkeit von der finalen Keimung. Aus diesem Grund gingen alle Fälle mit weniger als 10 % finaler Keimung nicht in die statistische Analyse der Keimgeschwindigkeit ein.

Phänologie der Samenkeimung

Je Art wurden je drei Wiederholungen á 100 frisch gereifter Samen in drei 15 cm-Töpfe mit halbsteriler Erde (die obersten 7 cm waren bei $T > 150$ °C hitzesterilisiert) vom natürlichen Standort gesät. Die eine Hälfte der Samen wurde auf die Oberfläche angedrückt, die andere gemäß einer auentypischen vertikalen Samenverteilung wie bei Hölzel & Otte (2004a) in 3 cm Bodentiefe vergraben. Die Töpfe wurden in wassergefüllte Schalen gestellt und im Botanischen Garten regengeschützt, aber lichtexponiert platziert. Die Töpfe wurden wöchentlich kontrolliert, die Keimlinge gezählt und anschließend entfernt.

2.4. Simulationsversuch Drachenberg

In natürlichen Ökosystemen ist es schwierig, Konkurrenzen unmittelbar zu beobachten. Deshalb wurde zur Einschätzung der Konkurrenzkraft der drei Stromtalarten ein experimenteller Topfversuch unter kontrollierten Bedingungen angewandt. Dabei sollte der Einfluss verschiedener für die Untere Havelniederung denkbarer Umweltszenarien auf die individuelle Konkurrenzkraft untersucht werden.

Die Konkurrenzkraft einer Art setzt sich aus Konkurrenzeffekt und Konkurrenzantwort zusammen (Goldberg *et al.* 1987, 1991, Keddy *et al.* 1998). Da die Arten miteinander verglichen werden sollten, bot sich die sogenannte Phytometer-Methode an (Gaudet *et al.* 1995). Dabei wird das relative Konkurrenzverhalten jeder zu testenden Art einerseits über die Fähigkeit eingeschätzt, das Wachstum einer ausgewählten Phytometer-Art zu beeinflussen und andererseits über die Fähigkeit, unter Konkurrenzdruck, der in diesem Fall von der Phytometer-Art ausgeht, angemessen weiter zu wachsen.

Phytometer-Art war in diesem Ansatz das weiße Straußgras *Agrostis stolonifera* L. Diese Art ist in der Unteren Havelniederung weit verbreitet (Burkart 1998). Sie kommt sowohl auf sehr feuchten und im Frühjahr längere Zeit überstauten als auch auf eher trockenen Standorten vor. Die einzelnen Phytometer-

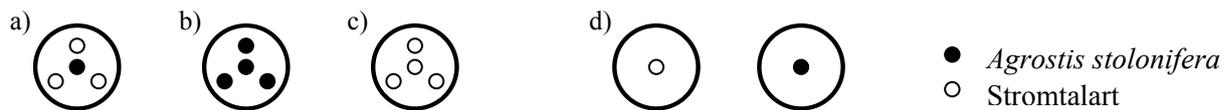


Abb. 9 Schema der Topfbepflanzung.

Pflanzen stammen von einer künstlichen Population auf dem Gelände des Botanischen Gartens der Universität Potsdam ab. Dieser Bestand wurde fünf Jahre zuvor aus Samen von Pflanzen aus der Unteren Havelaue etabliert. Pflanzen von *G. officinalis* und *C. dubium* entstammen aus Samenanzuchten im Gewächshaus vom September 2000 und Januar 2001. Die Samen wurden im Sommer bzw. Herbst von je drei im Auengradienten verschieden positionierten Populationen gesammelt (siehe auch Kap. 2.5.1). *J. atratus* ging wie *A. stolonifera* aus einer bereits vor drei Jahren auf dem Universitätsgelände etablierten Population hervor, die wiederum aus Samen verschiedener Populationen abstammt (Burkart pers. Mitt.). Die Pflanzen wurden im Winter 2000/2001 vegetativ im Gewächshaus vermehrt.

Je drei individuelle Sprosse jeder Testart ähnlicher Größe wurden im Frühjahr 2001 symmetrisch an den Rand eines mit Substrat vom natürlichen Standort gefüllten 1-Liter-Rosentopfs gepflanzt. Testarten waren *C. dubium*, *G. officinalis*, *J. atratus* und auch *A. stolonifera* selbst. Zum Test auf interspezifische (bei letzterer Art intraspezifische) Konkurrenz wurde bei der Hälfte der Töpfe in die Mitte die einzelne Phytometer-Pflanze *A. stolonifera* gesetzt (Abb. 9a, b). Phytometer wurden nach Größengleichheit ausgewählt. Zum Test auf intraspezifische Konkurrenz wurde bei der anderen Hälfte der Töpfe in die Mitte ein Spross der Stromtalart gesetzt (Abb. 9c). Darüber hinaus wurde zur Kontrolle jede der vier Arten einzeln in einen 1-Liter Topf gepflanzt (Abb. 9d). Eine Vereinheitlichung der oberirdischen Biomasse wurde durch Vermessen der Sprosse und der Anwendung der im Freiland ermittelten Ramet- bzw. Blattlängen/Trockenmasse-Regressionen erzielt (Abb. A4-A6 im Anhang).

Die Pflanzen hatten 5 Wochen Zeit, sich an die Bedingungen anzupassen. Ausfälle wurden nachgepflanzt, ehe der Versuch am 5. Juni 2001 gestartet wurde. Um zu verhindern, dass die Pflanzen der oberirdischen Konkurrenz ausweichen und mit Pflanzen anderer Töpfe interagieren, wurde jeder Topf mit 15 cm hohem Maschendraht umlegt. Unterirdische Konkurrenz wurde durch die Topfbegrenzung sichergestellt. Die 8 Wiederholungen wurden in zwei Versuchsfeldern in einem 2-faktoriellen, randomisierten Blockdesign (4 Blöcke) angeordnet mit Sommertrockenheit und Winter/Frühjahrsüberflutung als variablen Faktoren:

1. keine Sommertrockenheit + keine Überflutung (= Kontrolle)
2. keine Sommertrockenheit + **120 Tage Überflutung**
3. **42 Tage Sommertrockenheit** + keine Überflutung
4. **42 Tage Sommertrockenheit + 120 Tage Überflutung**

Alle Töpfe wurden zunächst durch zweimaliges tägliches Gießen oder durch Niederschlag ausreichend mit Wasser versorgt. Um Unterschiede im Wasserdargebot zu erreichen (Sommertrockenheit vs. ausreichende Wasserversorgung), wurden stärkere Niederschläge über einem der zwei Versuchsfelder durch Spannen einer halbtransparenten Folie abgehalten. Die betreffenden Töpfe wurden ab Mitte Juli für sechs Wochen alle zwei Tage einmal leicht gegossen. Der Bodenwassergehalt bei guter Wasserversorgung war 42 ± 4 % TM gegen 24 ± 9 % TM bei simulierter Trockenheit. Die Pflanzen zeigten keine Anzeichen des Verwelkens.

Eine Periode der Überflutung wurde erzeugt, indem die Töpfe nach dem Entfernen jeglicher verbliebener oberirdischer Biomasse Anfang Januar in mit Havelwasser gefüllte Wannen platziert wurden. Sie waren dort 30 cm überstaut. Nach dem Ende der Frostperiode wurde wöchentlich in jede Wanne

Frischwasser zugeführt, nach 120 Tagen das Wasser bis auf Höhe der Töpfe abgepumpt und nach drei weiteren Tagen die Töpfe mit den Pflanzen wieder auf die Versuchsfelder überführt. Nach einer weiteren Woche erfolgte eine Düngung mit 100 ml konzentrierter Hoagland-Lösung pro Topf. Schneckenfraß wurde durch einen Zaun, durch Absammeln und das Streuen von Ferramol Schneckenkorn (Wirkstoff: Fe_3PO_4 , Neudorff) ausgeschlossen.

Im Juni 2002 hatten die Pflanzen den Behandlungszyklus einmal vollständig durchlaufen (Abb. 10). Am 16. Juni 2003 - nach Abschluss des zweiten Behandlungszyklus - wurden zur Bestimmung des α -Aminostickstoffgehalts von jeder Art gegen 14 Uhr Blattproben entnommen und sofort in flüssigem Stickstoff eingefroren. Vom 17. bis 27. Juni 2003 erfolgte dann nach einer morphometrischen Charakterisierung aller Pflanzen die vollständige Ernte, eine Separierung in oberirdische und unterirdische Pflanzenteile sowie die Bestimmung der jeweiligen Trockenmassen. Für jede Versuchsvariante (abiotische Umwelt und Testart) wurde die finale Phytometerbiomasse benutzt, um die Stärke des Konkurrenzeffektes der Testarten auf die Phytometer-Pflanze zu errechnen (Gleichung 2).

$$KE = (P_{\text{Einzel}} - P_{\text{Mix}}) \cdot P_X^{-1} \quad X=\text{Einzel wenn } P_{\text{Einzel}} > P_{\text{Mix}} \text{ sonst } X=\text{Mix} \quad (2)$$

- KE - Konkurrenzeffekt
 P_{Einzel} - mittlere Trockenmasse des Phytometers in Einzelkultur
 P_{Mix} - mittlere Trockenmasse des Phytometers in Mixkultur mit drei Nachbarpflanzen einer Testart

Diese Gleichungen ergaben relative Werte für den Konkurrenzeffekt da P_X benutzt wurde, um die Umweltbedingungen zu standardisieren. Werte zwischen 0 und 1 reflektieren einen negativen Effekt der Testart auf den Phytometer, Werte zwischen -1 und 0 einen positiven (= fördernden) Effekt.

Die Netto-Konkurrenzantwort der Stromtalarten als Fähigkeit einer Unterdrückung durch *A. stolonifera* zu widerstehen berechnet sich ähnlich (Gleichung 3).

$$KA_{\text{Net}} = (TM_{\text{Einzel}} - TM_{\text{Mix}}) \cdot TM_X^{-1} \quad X=\text{Einzel wenn } TM_{\text{Einzel}} > TM_{\text{Mix}} \text{ sonst } X=\text{Mix} \quad (3)$$

- KA_{Net} - Netto-Konkurrenzantwort
 TM_{Einzel} - mittlere Trockenmasse der Stromtalart in Einzelkultur
 TM_{Mix} - mittlere Trockenmasse der Stromtalart interspezifisch mit einer Nachbarpflanze *A. stolonifera* oder intraspezifisch mit drei Nachbarpflanzen der gleichen Art

Je abiotische Umweltvariante und Stromtalart wurden zusätzlich 11 Einzelpflanzen in den Versuch integriert. Sie dienten der Analyse des Speicherhaushaltes der unterirdischen Organe unter kontrollierten Bedingungen. Einzelproben wurden immer gegen 14 Uhr sowohl an einem Tag im Herbst 2002 als auch im Frühjahr 2003 genommen, separiert, zu fünf Mischproben vereinigt, sofort in flüssigem Stickstoff eingefroren und bis zur Aufarbeitung bei -80°C gelagert.

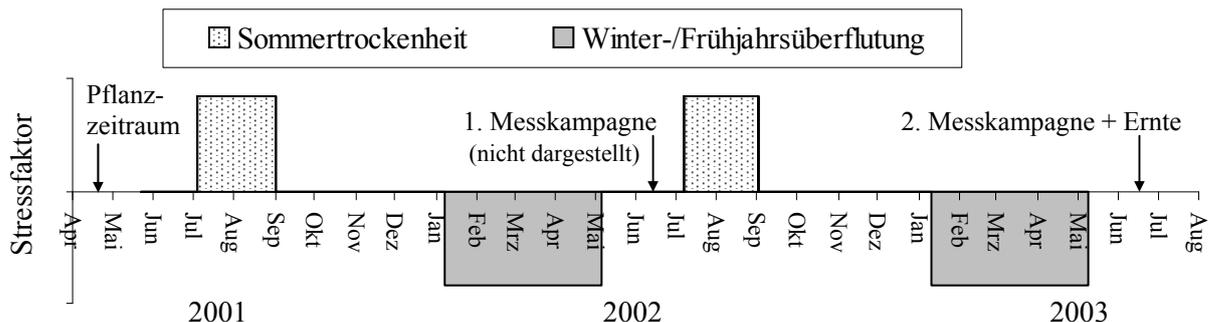


Abb. 10 Zeitlicher Rahmen der Versuchsanordnung.

2.5. Freilanduntersuchung

2.5.1. Standortbeschreibung

Ende Mai 2000 wurden je Art zwei Standorte ausgewählt, die sich in erster Linie hydrologisch unterscheiden sollten. Dies gelang für *C. dubium*, teilweise für *G. officinalis*, jedoch nicht für *J. atratus*. Die Lage der Flächen im Gebiet der Unteren Havelniederung ist in der Karte A1 (im Anhang) dargestellt. Die Absoluthöhe der jeweiligen Standorte wurde mittels Höhengivellement bestimmt. Aus den Tabellen 1-3, A1 (im Anhang) sowie der Abbildung 11 ergibt sich folgende allgemeine Charakterisierung:

Standort C I: hohe Lage im Gelände bei 26,4 m üNN im Übergangsbereich zwischen Talau und Talsandterrasse, ca. 400 m vom Fluss entfernt und nur in Jahren extremen Hochwassers wie der Sommerflut 2002 überschwemmt; grundwasserbeeinflusst, Grundwasser bei hohen Grundwasserständen unter Spannung, dennoch eher sommertrocken; ein- bis zweischürige, artenreiche Wiese des Cnidio-Deschampsietum Hundt ex Pass. 60, einer Gesellschaft der Wirtschaftswiesen- und weiden; kräuterdominiert vor allem durch *Achillea millefolium* und *Centaurea jacea*, *C. dubium* macht nur maximal 8 % der Bestandesbiomasse aus; nach Mundel (1996) oligo- bis mesotroph.

Standort C II: nur 30 m vom Fluss entfernt; niedrige Lage im Gelände bei 24,5 m üNN und jährlich - 2002 inklusive der Sommerflut - mit bis zu 120 Tagen überschwemmt; grundwasserbestimmt, Grundwasser bei hohen Grundwasserständen unter Spannung, sommerfeucht/frisch; zweischürige Wiese des Cnidio-Deschampsietum Hundt ex Pass. 60; grasdominiert vor allem durch *Poa pratensis* und *Alopecurus pratensis* nur wenige krautige Arten wie *Trifolium repens* und *Mentha arvensis* dominieren, *C. dubium* macht nur maximal 4 % der Bestandesbiomasse aus; oligo- bis mesotroph (Mundel 1996), wobei der Phosphatgehalt des Bodens zehnmal höher war als am Standort C I.

Tab. 1 Ausgewählte Bodenkennwerte und reale Überflutungszeiträume der Standorte von 1999-2004.

Standort	Humus	Substratfolge (0-40 cm)	min. / max. Grundwasser-Flurabstand (ohne Sommerflut 2002)	Überflutungsdauer und -zeiträume					
				Winter 1999/2000	Winter 2000/2001	Winter 2001/2002	Sommer 2002	Winter 2002/2003	Winter 2003/2004
C I OP Garz	Mull	sandiger Auenlehm	5 dm / 27 dm	0 Tage -	0 Tage -	0 Tage -	3 Tage 23.8.-26.8.	5 Tage 11.1.-16.1.	0 Tage -
C II OP Garz/ UP Grütz	Mull (stark humos)	sandiger Auenlehm	0 dm / 11 dm	71 Tage 5.2.-19.4.	61 Tage 19.2.-23.4.	103 Tage 25.1.-8.5.	25 Tage 15.8.-9.9.	156 Tage 25.10.-30.3.	68 Tage 10.2.-16.4.
G I	Initial	Sand	0 dm / 18 dm	95 Tage 3.2.-8.5.	51 Tage 23.3.-15.5.	120 Tage 27.1.-27.5.	38 Tage 13.8.-20.9.	204 Tage 21.9.-10.4.	75 Tage 7.2.-23.4.
G II OP Garz	Mull	sandiger Auenlehm	0 dm / 18 dm	72 Tage 5.2.-20.4.	63 Tage 26.2.-30.4.	92 Tage 9.1.-11.4.	25 Tage 15.8.-9.9.	157 Tage 25.10.-31.3.	84 Tage 11.2.-3.5.
J I OP Garz	Feucht moder	Sand	0 dm / 6 dm	146 Tage 19.12.-14.5.	155 Tage 17.12.-15.5.	183 Tage 13.12.-14.6.	25 Tage 15.8.-9.9.	156 Tage 25.10.-30.3.	93 Tage 2.2.-5.5.
J II Havelb.	Feuchtmull	Auenlehm / Sand	0 dm / 9 dm	69 Tage 8.2.-18.4.	40 Tage 1.3.-10.4.	164 Tage 27.1.-10.7.	32 Tage 10.8.-7.9.	-	-

Die Erfassung der Substrate erfolgte durch Bohrungen mit dem Bohrstock, die Ansprache der Humusform nach Augenschein. Der Grundwasserstand wird anhand der Höhenlage im Gelände, des Substrattyps, der Werte des nächstgelegenen Havelpegels sowie der Pegelstandsmessungen vergangener Jahre von Schimmelmann (1993) und Burkart (1998) abgeschätzt, die Überflutungszeiträume (± 7 Tage) gehen auf eigene Beobachtungen zurück.

Tab. 2 Mittlere Stickstoffgehalte (n = 3) der Standorte in der Vegetationsperiode 2001.

Tiefe (cm)	Datum Standort	NO ₃ ⁻ (mg · 100g ⁻¹ Boden)					NH ₄ ⁺ (mg · 100g ⁻¹ Boden)				
		17. Mai	18. Juni	17. Juli	15. Aug	17. Sep	17. Mai	18. Juni	17. Juli	15. Aug	17. Sep
0-10	CI	1,5	1,7	1,6	1,0	2,1	1,2	1,8	2,0	1,7	1,8
	CII	2,0	2,1	2,2	1,1	2,5	1,0	1,7	1,3	1,6	1,0
	GI	1,8	1,4	1,3	2,0	1,6	1,7	1,1	0,9	1,2	0,8
	GII	1,8	2,2	1,9	1,2	2,6	0,8	1,5	1,3	1,1	0,9
	JI	1,3	1,5	1,6	1,9	2,1	1,7	1,3	1,0	0,9	0,7
	JII	1,6	1,6	1,3	2,6	2,1	1,2	1,4	1,1	1,6	0,9
10-40	CI	1,1	1,4	1,2	0,9	1,8	0,7	1,4	1,5	1,2	1,0
	CII	1,2	1,7	1,6	1,1	1,3	0,8	1,2	0,9	0,9	0,8
	GI	1,4	1,1	1,2	1,2	1,3	1,0	0,9	0,8	0,8	0,6
	GII	1,6	1,8	1,7	0,9	2,0	0,6	0,9	0,9	0,8	0,7
	JI	1,7	1,6	1,6	1,3	2,0	0,7	1,0	0,9	0,7	0,7
	JII	1,4	1,1	1,4	0,9	1,1	1,0	0,9	1,0	0,7	0,7

Die Stabw war stets < 30 %; Je Standort wurden zehn 40 cm-tiefe Bohrkern gezogen, in zwei Tiefenbereiche getrennt und je drei Mischproben separat analysiert. Pflanzenverfügbares Nitrat und Ammonium wurden mittels 2 M KCl-Lösung aus dem Boden extrahiert und deren Konzentration nach der Cadmium-Reduktionsmethode kolorimetrisch bei 425 nm bestimmt.

Tab. 3 Weitere mittlere Nährstoffgehalte (n = 3) und pH-Wert der Standorte in der Vegetationsperiode 2001.

Tiefe (cm)	Datum Standort	PO ₄ ⁻ (mg · 100g ⁻¹ Boden)			K ⁺ (mg · 100g ⁻¹ Boden)			Mg ²⁺ (mg · 100g ⁻¹ Boden)			pH
		17. Mai	17. Juli	17. Sep	17. Mai	17. Juli	17. Sep	17. Mai	17. Juli	17. Sep	
0-10	CI	1,6	1,3	1,2	7,1	5,2	7,2	14,5	12,6	12,5	4,6
	CII	11,9	10,1	8,5	6,9	7,1	9,0	13,4	13,9	13,2	5,6
	GI	0,9	1,0	1,0	1,9	2,3	1,8	1,5	1,1	1,3	4,4
	GII	4,1	2,6	2,8	6,8	5,4	11,8	19,0	18,4	16,4	5,7
	JI	0,3	0,2	0,3	1,6	2,0	2,1	1,8	2,0	3,6	4,5
	JII	0,8	0,8	1,1	6,1	5,6	10,7	7,8	6,9	8,6	4,7
10-40	CI	0,5	0,3	0,5	3,6	3,0	3,8	7,6	5,8	6,1	4,7
	CII	4,0	1,9	3,1	4,1	3,4	5,3	12,8	12,9	11,5	6,1
	GI	0,5	0,5	0,6	1,3	1,1	1,1	0,9	0,7	0,7	4,5
	GII	0,4	0,6	0,4	4,6	3,5	4,2	13,4	14,3	14,6	6,5
	JI	0,2	0,3	0,2	1,0	1,1	1,5	1,7	1,8	1,7	9,5
	JII	0,4	0,4	0,4	2,6	3,7	2,8	6,5	5,0	3,4	5,0

Die Stabw war stets < 15 %; Je Standort wurden zehn 40 cm-tiefe Bohrkern gezogen, in zwei Tiefenbereiche getrennt und je drei Mischproben in der Landesanstalt für Landwirtschaft in Potsdam entsprechend den Richtlinien des VDLUFA (1991) analysiert: pH in 0,0125 M CaCl₂-Lösung, PO₄⁻ und K⁺ nach der Doppellaktatmethode, Mg²⁺ nach SCHACHTSCHABEL

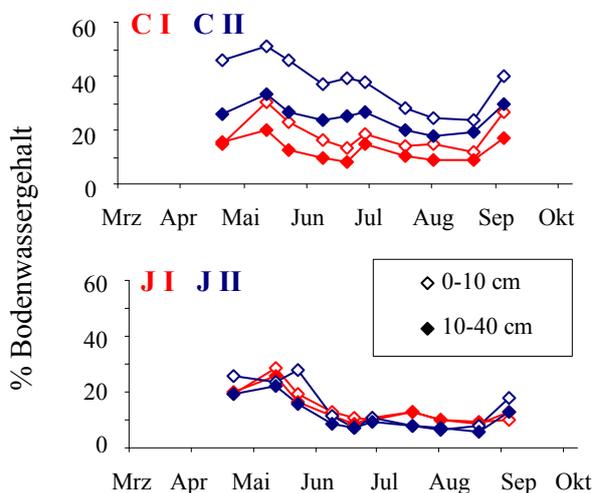


Abb. 11 Mittlerer Bodenwassergehalt im Hauptdurchwurzelungsbereich der Standorte im Jahr 2001 (n = 3) in zwei Bodentiefen 0-10 cm und 10-40 cm.

Je Standort wurden zehn Bohrkern gezogen, je Tiefenbereich drei Mischproben erzeugt und gravimetrisch vermessen, d.h. im Trockenschrank bei 105 °C bis zur Gewichtskonstanz getrocknet und mit dem Frischgewicht verrechnet.

Standort G I: niedrige Lage im Gelände bei 26,2 m üNN und jährlich mit bis zu 200 Tagen überflutet; durch die abgeschirmte Lage unmittelbar hinter dem Elbdeich qualmwasserbeeinflusst; Grundwasser frei fließend, eher sommertrocken (nach Scheffer & Schachtschabel 1998); unbewirtschafteter Flutrasen der *Glyceria fluitans*-*Agrostis stolonifera* - Gesellschaft, einer Gesellschaft des Verbandes *Potentillion anserinae*; gräserdominiert durch *Agrostis canina*, *Eleocharis palustris* und *Phalaris arundinacea*; oligo- bis mesotroph (Mundel 1996).

Standort G II: relativ hohe Lage im Gelände am Rand einer Senke bei 25,3 m üNN, ca. 400 m vom Fluss entfernt und dennoch jährlich - 2002 inklusive der Sommerflut - vor allem durch die benachbarte Senke mit bis zu 120 Tagen überschwemmt; grundwasserbestimmt; ein- bis zweischürige, artenreiche Wiese des *Cnidio-Deschampsietum Hundt ex Pass. 60* an der Grenze zu einem Röhricht des *Caricetum gracilis*; grasdominiert vor allem durch *Carex disticha* und *Festuca pratensis*; oligo- bis mesotroph (Mundel 1996), wobei im Mai der NH^{4+} -Gehalt des Bodens halb so hoch war wie am Standort G I.

Standort J I: stark strukturierte ehemals anthropogen genutzte Kiesgrube; Entfernung zur Stromhavel ca. 1800 m, zur Nietze ca. 650 m, der südlichen Verlängerung der Gülper Havel (Nebenarm) im Niveau der unteren Talsandterrasse im Randbereich der Talaue; niedrige Lage im Gelände bei 24,3 m üNN und jährlich - 2002 inklusive der Sommerflut - mit bis zu 180 Tagen überschwemmt; durch Havelnähe und Qualmwasseraufstieg trotz sandigen Substrates sommerfeucht, insgesamt wechsellössig; unbewirtschaftete Vegetationseinheit der *Juncus atratus* - Gesellschaft (Burkart 1998); als Pioniergesellschaft grasdominiert durch *Juncus bulbosus*, *J. conglomeratus*, *J. effusus*, *Agrostis canina*, *Eleocharis uniglumis* aber auch krautige Arten wie *Mentha arvensis* und *Ranunculus repens* sowie Gehölze wie *Salix spec.* kommen vor; oligo- bis mesotroph (Mundel 1996).

Standort J II: von Straßenböschungen eingerahmte Senke in ca. 500 m Entfernung zur Havel; der Auelehm keilt hier offenbar aus, denn bereits 3 dm unter Flur steht Sand an; dennoch niedrige Lage im Gelände bei 24,4 m üNN und jährlich - 2002 inklusive der Sommerflut - mit bis zu 150 Tagen überschwemmt, dauerfeucht, grundwasserbestimmt und nach niederschlagsreichen Perioden durch die wasserstauende Auenlehmdecke häufig Ansammlung von Oberflächenwasser; Rinderweidenutzung, Wiese des *Cnidio-Deschampsietum Hundt ex Pass. 60*; grasdominiert durch *Agrostis canina*, *Deschampsia cespitosa* und *Juncus spec.*, am Rand kommen Gehölze wie *Salix spec.* und *Populus nigra x canadensis* vor; oligo- bis mesotroph (Mundel 1996).

2.5.2. Datenerhebung an den Standorten C I und C II

Dauerquadrate

An den Standorten C I und C II wurden im April 2001 zufällig jeweils sechs Quadrate der Kantenlänge 1 m ausgewählt und mit vier kräftigen, langen und rot gefärbten Nägeln, die in die Erde getrieben wurden, markiert. Die Nägel ermöglichten es, wiederholt und exakt einen hölzernen Rahmen gleicher Kantenlänge anzupassen. Drei der Quadrate wurden zufällig an jedem Standort ausgewählt und - in Absprache mit den Landwirten - zu den jeweiligen Mahdterminen eingezäunt. Diese Quadrate gehören damit zur Behandlungsfläche „keine Mahd“, die anderen drei zur Fläche „eine Mahd“.

Die genaue Position der in den Quadraten wachsenden Ramets von *C. dubium* wurde zwischen Anfang April 2001 und Ende Oktober 2004 in regelmäßigen Abständen von 6-8 Wochen aufgenommen. Dadurch konnte 2001, 2002 und im Frühjahr 2003 (nach dem Jahrhundertssommerhochwasser 2002) die Populationsdynamik genau verfolgt werden. Es waren zwischen 14 und 18 Rasteraufnahmen je

Quadrat. Vor jeder Aufnahme wurde der Holzrahmen neu bespannt, um ein genaues 10×10 cm Raster zu erhalten. Keine Datenerhebung erfolgte bei Überschwemmung. In der Vegetationsperiode 2003 sowie am 2.6.2004 wurden nur die Dichten erfasst. 2004 waren die Standorte bereits vor der Einzäunung abgemäht worden. Die finalen Rametpositionen wurden daher nur in den Quadraten der Mahdvvariante kartiert, und zwar am 1.9. und am 27.10.2004.

Bei allen registrierten Ramets wurden die Anzahl der Blätter je Ramet gezählt sowie die Blatthöhe, Blattspreitenbreite und -länge vermessen. Falls sich innerhalb der Dauerquadrate Blütenstängel befanden, wurden die Höhe der Stängel sowie die Zahl der Dolden bestimmt. Bis zu 20 zusätzliche Blütenstängel wurden ebenso an jedem Standort außerhalb der Quadrate vermessen.

Um die Halblebenszeiten der monatsweise zusammengefassten Ramet- und Blattkohorten abzuschätzen, wurden für jedes Dauerquadrat (Ramets) und für jede Kohorte (Blätter) Überlebenskurven erstellt, aus denen die Zeit, nach der nur noch 50 % der anfänglichen Ramet- bzw. Blattanzahl existiert haben, abgelesen werden kann.

Pflanzenernte

Zur morphometrischen Charakterisierung und zur Erstellung der Blattlänge- bzw. Blütenstängelhöhe- TM^{-1} -Regressionsformel (siehe Abb. A4a, b im Anhang) wurden monatlich vom 15.5.2000 bis 15.11.2002 etwa 30 Blätter und 5 Blütenstängel in der Nähe der Dauerquadrate geerntet (gegen 14 Uhr), morphometrisch vermessen, getrocknet und anschließend gewogen. Mit Hilfe der Regressionsformel lässt sich später bei bekannter Blattlänge oder Blütenstängelhöhe die Biomasse beider Pflanzenorgane nichtdestruktiv bestimmen und bei Kenntnis der Blattlängen aller Ramets einer bestimmten Fläche, wie die der fünf Dauerquadrate, die oberirdische Biomasseakkumulation errechnen. Dieselben Blattproben wurden später homogenisiert und deren C/N-Verhältnis ermittelt. Zur Bestimmung der Transportkomponenten (Aminosäuren, Kohlenhydrate) wurden die Basalinternodien der fünf bereits geernteten Blütenstängel in fünf Abschnitte und die Blattstiele von 20 zusätzlichen, zufällig ausgewählten und geernteten Blättern in drei Abschnitte gleicher Länge geteilt. Diese Abschnitte wurden ihrer Nummerierung entsprechend zu fünf bzw. drei Mischproben zusammengefasst, sofort in flüssigem N_2 eingefroren und zur weiteren Bearbeitung im Tiefkühlschrank bei -20°C aufbewahrt. Die Überdauerungsorgane wurden in verschiedenen Jahren je einmal im Herbst und Frühjahr durch vorsichtiges Ausgraben der Ramets erhalten (Tab. 4). Die Wurzeln wurden noch am selben Tag mit $\text{H}_2\text{O}_{\text{dest}}$ gewaschen, gewogen und in flüssigem N_2 eingefroren. Für die Frühjahrsernte wurde jeweils im vorangegangenen Herbst die Position von etwa 25 Ramets pro Standort durch farbige Nägel markiert.

Samenernte und TTC-Test

Unmittelbar nach der Ernte wurden die Samen in leere und in potentiell keimfähige Samen sortiert. Mit Letzteren erfolgte ein klassischer TTC-Test: Die Samen wurden mit einer Rasierklinge geteilt und anschließend auf Filterpapier liegend bei Dunkelheit und 22°C in einer mit $0,05\text{ M NaPO}_4$ (pH 7,4) gepufferten $0,6\%$ igen 2,3,5-triphenyl-2H-tetrazoliumchlorid-Lösung inkubiert. Die Farbreaktion (Formazanbildung) lebender Samen wurde nach 24 h visuell überprüft.

Jahreszeit	1. Datum	Standorte	2. Datum	Standorte
Herbst 2000	24.10.	G I G II C I C II		
Frühjahr 2001	11.4.	G I G II C I C II	27.4.	G I
Herbst 2001	7.11.	G I G II C I C II J I		
Frühjahr 2002	11.4.	G II C I C II	20.4.	G I J I
Herbst 2002	7.11.	G I G II C I C II J I		
Herbst 2004	25.10.	C I C II		

Tab. 4 Erntetermine der unterirdischen Organe von *C. dubium*, *G. officinalis* und *J. atratus* an den Standorten im Freiland.

2.5.3. Datenerhebung an den Standorten G I und G II

Die Datenerhebung erfolgte 2000, 2001, 2002 & im Frühjahr 2003: Die flächenmäßige Ausdehnung der Individuen wurde durch eine visuelle Aufspaltung in messbare Rechtecke abgeschätzt. In regelmäßigen Abständen von 2-4 Wochen wurden die demografische Entwicklung erfasst, die Rametlängen von je 25 zufällig über alle Individuen hinweg ausgewählten Ramets gemessen und monatlich je fünf Ramets zur morphometrischen Charakterisierung, zur Erstellung der Rametlänge·TM⁻¹-Regression (Abb. A5 im Anhang) und zur Bestimmung des C/N-Verhältnisses geerntet (gegen 14 Uhr). Für die Analyse der Transportkomponenten (Aminosäuren, Kohlenhydrate) wurden die Basalinternodien dieser Ramets in fünf Abschnitte gleicher Länge geteilt, zu fünf Mischproben vereinigt und vor Ort in flüssigem N₂ eingefroren. Es wurden nur lebende Ramets berücksichtigt. Überdauerungsorgane wurden in verschiedenen Jahren einmal im Herbst und einmal im Frühjahr durch vorsichtiges Abtrennen einiger Ramets vom Rand der Individuen erhalten (Tab. 4). Wurzeln, Knospen und Rhizome wurden noch am selben Tag mit H₂O_{dest} gesäubert, separiert, gewogen und in flüssigem N₂ eingefroren.

Demographische Parameter wurden von den im Feld erhobenen Daten errechnet. Dazu gehören das Halb- bzw. monatliche Überleben der 1. Generation (= Anzahl der Primärramets im aktuellen Monat oder Halbmonat / Anzahl der Primärramets im vorangegangenen Monat oder Halbmonat), das Halb- bzw. monatliche Überleben der Sekundärramets (= Anzahl der Sekundärramets im laufenden Monat bzw. Halbmonat / Anzahl der Sekundärramets im vorangegangenen Monat bzw. Halbmonat), die Nettoerkrutierung (= Anzahl der Sekundärramets – Anzahl der Gesamt-Todesfälle) und die relative Rametproduktion (= Anzahl aktuell lebender Ramets / Anzahl lebender Ramets im vorangegangenen Monat bzw. Halbmonat).

2.5.4. Datenerhebung an den Standorten J I und J II

Dauerquadrate und markierte Horste

Am stark strukturierten, aber sehr dicht mit *J. atratus* bewachsenen Standort J I wurden fünf in unterschiedlicher Höhe und räumlicher Anordnung gelegene 1 m × 1 m Flächen abgesteckt. Die Anzahl und der Entwicklungsstand der in den Quadraten wachsenden Ramets (= Halme) von *J. atratus* wurde zwischen Juni 2000 und September 2002 in regelmäßigen Abständen von 2-4 Wochen aufgenommen.

Am Standort J II wurden 2001 50 Horste mit Hilfe von in die Erde gesteckten Nägeln markiert und ihre Position in einer Geländeskizze festgehalten. Sowohl die Anzahl der Ramets pro Horst als auch deren Entwicklungsstand wurden zwischen April 2001 und August 2002 in regelmäßigen Abständen von 2-3 Wochen aufgenommen. Je Standort wurden monatlich 25 Rametlängen gemessen.

Analog zu *G. officinalis* (siehe Kap. 2.5.3) wurden von den im Feld erhobenen Daten demographische Parameter errechnet.

Pflanzenernte

Um auch diese besonders gefährdete Art nicht unnötig zu beschädigen, wurden monatlich je Standort fünf Ramets sowohl zur morphometrischen Charakterisierung bzw. Erstellung der Rametlänge·TM⁻¹-Regression (Abb. A6 im Anhang) als auch zur Aminosäure/Kohlenhydratanalytik der Basalinternodien (fünf Mischproben wie bei *G. officinalis* erzeugt) geerntet (gegen 14 Uhr). Überdauerungsorgane wurden nur am Standort J I zweimal im Herbst und einmal im Frühjahr durch vorsichtiges Abtrennen einiger Ramets vom Rand der Individuen erhalten (Tab. 4). Wurzeln, Knospen und Rhizome wurden noch am selben Tag mit H₂O_{dest} gewaschen, separiert, gewogen und in flüssigem N₂ eingefroren. Es wurden ausschließlich lebende Ramets berücksichtigt.

2.5.5. Herbivore

Der Mäusebestand wurde mit bis zu 48 Fallen je Standort (12 Fallengruppen zu je 4 Fallen, Fallenfeld 0,25 ha, je 3 bis 5 Fallennächte, Wallnussköder) entweder als Streifenfang zur Biotopanalyse oder als Querschnittslinienfang zur Gebietsanalyse eingeschätzt (nach Sykora 1978). Die Untersuchungszeiträume waren: 30.10.-5.11.2001, 25.2.-28.2.2003, 11.3.-17.3.2003 und 11.12.-16.12.2003.

2.6. Analytik

2.6.1. Druckventilation

Hierzu wurden im August 2000 pro Stromtalart einige Pflanzen ausgesucht und vermessen. Der Druck in den Lakunen wurde mit einem Digital-Manometer (Merck) und die Gasflussrate mit einem Durchflussmesser (novodirekt) bestimmt. Das statische Druckdifferential des lebenden Sprosses, bzw. der Stoppel (= statischer Druck der Luftströmung in den unterirdischen Organen ohne pumpende Wirkung des Sprosses) wurde durch einen Direktanschluss des Manometers gemessen.

2.6.2. Trockenmassebestimmung

Die Proben wurden nach dem Wiegen zur Frischmassebestimmung mindestens 72 Stunden bei 65 °C bis zur Gewichtskonstanz im Trockenschrank getrocknet. Die Ermittlung der Trockenmasse erfolgte unmittelbar nach dem Erkalten mit einer Genauigkeit von 1 mg.

2.6.3. Stickstoffhaushalt

α -Aminostickstoff (nach Nehring & Hook 1971)

Die Blattproben wurden für mindestens 72 Stunden bei -20 °C in der Gefriertrocknungsanlage getrocknet und anschließend in der Kühlkammer mit einer Kugelmühle fein pulverisiert. Etwa 25 mg Probe wurden zunächst mit 5 ml 0,05 M Phosphatpuffer pH 6 versetzt und gut durchmischt. Dieses Gemisch wurde sodann 4 × 5 min mit zwischenzeitlicher Durchmischung im eisgekühlten Ultraschallbad belassen und danach 10 min bei 7 °C und 24652 × g zentrifugiert. 1 ml Überstand wurde mit 0,5 ml 0,5 %iger 1,2-Naphthochinon-4-sulfonsäure (= 2,5 g NCHS auf 500 ml 50 % EtOH) und 2 ml 0,05 M Boratpuffer pH 8,8 versetzt, kräftig geschüttelt und 40 min im 40 °C warmen Wasserbad inkubiert. Die Extinktion der nach der Reaktion mit Aminogruppen durch nukleophile Substitution der Sulfonsäuregruppierung in ihren Absorptionseigenschaften veränderte NCHS wurde nach 2 × 20 min Reaktionszeit und anschließendem Schütteln bei 472 nm am Spektralphotometer (UV mini 1240, Shimadzu) gemessen. Als Standard fungierte L-Alanin verschiedener Konzentrationen.

C/N-Verhältnisse

5 mg der im Trockenschrank getrockneten und mit einer Kugelmühle homogenisierten oberirdischen Pflanzenorgane wurden mit Hilfe einer Sartorius Hochpräzisionswaage in kleine Aluschiffchen portioniert. Die Bestimmung des N- und C-Gehaltes erfolgte als Doppelbestimmung mit dem CHNS-Analysator Vario EL (elementar Analysensysteme GmbH) nach dem Prinzip der katalytischen Rohrverbrennung mit nachfolgender Detektion der Gase über einen Wärmeleitfähigkeitsdetektor. Benutzte Kontrollsubstanz war Kreatin.

N-Rückverlagerung im Herbst: Sie berechnet sich aus der prozentualen Abnahme des relativen N-Gehaltes des oberirdischen pflanzlichen Gewebes, gemessen vom Zeitpunkt des beobachteten Wachs-

tumsendes bis zum letzten Erntetermin im Herbst. Wenn das Wachstum beendet ist, so wird angenommen, sind bei konstantem Kohlenstoffgehalt prozentuale N-Verluste im Gewebe reale N-Verluste.

Freie Aminosäuren

Zur Homogenisierung wurden nach dem Zufallsprinzip jeweils drei der fünf Mischproben ausgewählt, bei den Blattproben von *C. dubium* alle Mischproben und bei den Überdauerungsorganen fünf Einzelproben. Diese Proben wurden für mindestens 72 Stunden bei -20 °C in die Gefriertrocknungsanlage gegeben und danach unter Kühlung mit einer Kugelmühle fein pulverisiert. Für die Extraktion mit 80 %igem Ethanol wurden zunächst etwa 50 mg, mindestens jedoch 10 mg, der jeweiligen Probe eingewogen. Dazu wurden als interne Standards je 10 μl einer 10 mM Norvalin- und einer 10 mM Homoserinlösung sowie, im ersten von insgesamt drei Extraktionsgängen, 750 μl Ethanol gegeben und gut durchmischt. Die Proben wurden insgesamt 10 min im eisgekühlten Ultraschallbad belassen, wobei nach 5 min eine nochmalige Durchmischung erfolgte, danach bei $3448 \times g$ zentrifugiert (4 °C) und der Überstand in ein Eppendorfgefäß überführt. Dann wurde je einmal mit 500 μl und 250 μl Ethanol extrahiert und jeweils bei $3448 \times g$ zentrifugiert (4 °C). Die Überstände wurden zusammengeführt und das Gesamtvolumen mit einer Hamilton-Spritze ermittelt. Der Extrakt wurde durch Filtration gereinigt und 50 bis 200 μl in Laufmittel A (mit 200 mM CH_3COOH (pH 7,0) gepufferte methanolische 40 mM $\text{C}_2\text{H}_4\text{NaO}_2 \cdot 3\text{H}_2\text{O}$ -Lösung) aufgenommen (Gesamtvolumen 1 ml). Die Analyse der Aminosäuren erfolgte durch HPLC, bestehend aus einem Autosampler (MIDAS, Spark Holland), einem Pumpensystem (HPLC-PUMP 64, Knauer) sowie einem Fluoreszenzdetektor (RF-551 FLUORESCENCE MONITOR, Shimadzu). Die Aminosäuren wurden durch Vorsäulenderivatisierung mit OPA (ortho-Phthaldialdehyd) derivatisiert und nachfolgend auf einer Aminosäule (Aqua 5 μm C18 125A 250 \times 4,6 mm, phenomenex[®]) separiert. Für die Trennung, die als einfache Gradienten-Elution bei einer Säulentemperatur von 25 °C , einer Flussrate von $0,8\text{ ml min}^{-1}$ und einer Laufzeit von 70 min je Probe erfolgte (Injektionsvolumen 5–30 μl), wurden zwei Laufmittel eingesetzt, 40 mM Acetatpuffer pH 7 : Methanol (40 : 3; v : v) als Laufmittel A und 200 mM Acetatpuffer pH 7 : Methanol (25 : 75) als Laufmittel B (Tab. 2 im Anhang). Für die Identifizierung und Quantifizierung der Aminosäuren wurden Standardlösungen von Aminosäuren verschiedener Konzentrationen genutzt. Alle bekannten biogenen Aminosäuren außer Prolin wurden erfasst. Die Berechnung der Konzentrationen erfolgte nach einer softwaregestützten Integration der Peakflächen (Eurochrom[™] 2000 for Windows).

2.6.4. Kohlenhydrathaushalt

Lösliche Zucker

Die Bestimmung der löslichen Zucker erfolgte ebenfalls mit Hilfe der HPLC, und zwar aus dem selben reinen ethanolischen Extrakt, der bereits für die Aminosäureanalytik hergestellt wurde. Der Extrakt war bei -80 °C bis zu 6 Monate im Tiefkühlschrank aufbewahrt worden. Die Trennung der Zuckerkomponenten erfolgte isokratisch über eine Aminosäule (Eurospher-100 NH2 7 μm , Knauer) mit 75 % Acetonitril als Eluenten bei einer Flussrate von $1,0\text{ ml min}^{-1}$ und einer Laufzeit von 15 min je Probe. Zur Detektion wurde ein Differential-Refraktometer (Knauer A 0298) eingesetzt. Als Referenzsubstanzen dienten Fruktose, Glukose und Saccharose in bekannten Konzentrationen.

Stärke

Die Bestimmung der Speicherstärke erfolgte aus dem bei der Aminosäure/Kohlenhydratextraktion zurückgebliebenen Pellet. Dieses wurde zunächst mit 2 ml $\text{H}_2\text{O}_{\text{dest}}$ überdeckt, das Reagenzglas mit Parafilm[®] verschlossen und das Pellet 2 h einer Quellung bei 100 °C überlassen. Die Proben wurden

anschließend auf 25 °C abgekühlt. Der Aufschluss der aus Amylose und Amylopektin unterschiedlicher Kettenlängen vorliegenden Ethanol-unlöslichen Stärke in Glukose-Monomere erfolgte in zwei Etappen. Nach einer Zugabe von 1,2 ml Amyloglukosidase (AGS) und Amylase (A) in Na-Acetatpuffer pH 4,8 (314 U AGS + 3U A) wurde die Probe zunächst 17 h bei 37 °C im Schüttelwasserbad inkubiert. Ein zweiter Durchgang erfolgte mit einer Inkubationszeit von 2 h. Die Extrakte wurden vereinigt und mit H₂O_{dest} auf 10 ml aufgefüllt. Der Gehalt der darin aus der hydrolytischen Stärkespaltung vorliegenden Glukose wurde mit Hilfe der Anthronmethode bestimmt. 2 ml Filtrat wurden unter Kühlung mit 10 ml Anthronreagenz versetzt, homogenisiert und anschließend im Wasserbad 20 Minuten auf 100 °C erhitzt. Nach Abkühlung auf 25 °C wurde der Farbkomplex aufgrund seiner Absorption bei 625 nm am Spektralphotometer (UV mini 1240, Shimadzu) gemessen. Als Kontrolle dieser Messung diente ein D-Glukose-Standard in verschiedenen Konzentrationen von 10-400 µg ml⁻¹, als Kontrolle für die Hydrolyse fungierte ein Stärke-Standard in Mengen von 10-20 mg.

2.7. Datenanalyse

2.7.1. Allgemein

Für Mittelwertsvergleiche von mehr als zwei Datensätzen wurden ein- oder mehrfaktorielle Varianzanalysen (ANOVA) angewandt (Univariate Prozedur SPSS 12.). Mögliche Unterschiede wurden nach Tukey oder Bonferroni (LSD-Test) berechnet. Bei nur zwei zu vergleichenden Datensätzen wurde der studentische t-Test verwendet. Um die Voraussetzungen der Varianzanalyse Normalverteilung (Kolmogoroff-Smirnoff-Test) und Varianzhomogenität (Levene-Test) einzuhalten, wurden die Daten soweit notwendig transformiert. Bei Nichterfüllung der genannten Voraussetzungen wurde eine parameterfreie Kruskal-Wallis-Ranganalyse mit anschließendem multiplen Mittelwertsvergleich nach Nemeny gerechnet oder, bei nur zwei zu vergleichenden unabhängigen Stichproben, der U-Test (bindungskorrigiert).

Zur Abschätzung eines möglichen Zusammenhanges zwischen zwei gemessenen Parametern diente der Spearman'sche Rangkorrelationskoeffizient. Um einen funktionalen Zusammenhanges zu beschreiben, wurde eine Regression durchgeführt.

Soweit es unvermeidbar war, Datenreihen zur Überprüfung mehrerer Hypothesen heranzuziehen, wurden die benutzten Signifikanzniveaus rechnerisch nach Bonferroni adjustiert. Da im Text nur signifikante Ergebnisse beschrieben werden, erscheinen sie dort zumeist ohne das Wörtchen „signifikant“.

2.7.2. Im Besonderen

Keimung

Eine 2-faktorielle ANOVA mit Messwiederholungen auf dem Faktor Zyklus (= Jahre) wurde benutzt, um den interagierenden Einfluss der Behandlung (unterschiedliche Überflutungsdauer bzw. Trockenheit) und der Anzahl der durchlaufenen Zyklen auf das Überleben, die Keimfähigkeit und den Keimungsbeginn einer Samenpopulation zu charakterisieren. Je ein Topf pro Zyklus hatte sich auf dem selben Tablett befunden (= 3 Töpfe pro Tablett). Hatten 100 % der Samen in allen drei Wiederholungen überlebt, was vor allem nach dem ersten Zyklus häufig vorkam, wurden für die ANOVA zwei der Rohdaten um 1 %-Punkt verändert. Begannen die Samen aller drei Wiederholungen am selben Tag zu keimen, wurden zwei der Rohdaten um 0,2 Tage verändert. Falls Mauchly's Test dennoch keine Symmetrie der Kovarianzmatrizen ergab (Mauchly 1940), wurden die Freiheitsgrade nach Greenhouse

und Geisser (1959) korrigiert.

Eine 3-faktorielle ANOVA testete den Arteffekt auf das Überleben, die Keimfähigkeit und den Keimungsbeginn. Signifikante Wechselwirkungen mit Behandlung und Zyklusnummer werden im Text jedoch nicht genannt.

Da bei den Experimenten zu den Keimungseigenschaften die Einflüsse und Wechselwirkungen von Licht, Stratifikation und Temperatur bzw. Temperaturamplitude vor allem innerhalb einer Art interessiert, wurde jeweils eine 3-faktorielle ANOVA gerechnet (siehe Tabellen 11, 12, 14).

Die Faktoren wurden stets als fest betrachtet und die Keimungsprozente arcsin-transformiert.

Konkurrenzversuch Drachenberg

Die Biomasseparameter ergaben sich jeweils aus der Gesamtbiomasse pro Topf geteilt durch die Anzahl der am Ende des Experiments im Topf verbliebenden Individuen. Unterschiede zwischen den Stress- und Konkurrenzbehandlungen wurden zunächst für alle Biomasse- und Morphologieparameter mit Hilfe einer 3-faktoriellen Block-ANCOVA berechnet, mit je zwei Überflutungs- und Sommertrockenheitsstufen, drei Konkurrenzstufen und der Überlebensrate als Kovariable. Bei fehlender Signifikanz der Kovariable wurde eine zweite Analyse ohne sie durchgeführt (ANOVA). Der Block blieb auch bei fehlender Signifikanz in der ANOVA. Er wurde in diesem Fall nicht in der Tabelle aufgeführt. Die Varianzanalyse für *C. dubium* erfolgte aufgrund der Ausfälle stets ohne den Faktor Block.

Da die Beprobung für die umwelt- und organabhängigen Veränderungen im Stärkegehalt vom Herbst zum Frühjahr über die Blöcke hinweg erfolgt ist, besteht der Datensatz aus allen möglichen Differenzen zwischen je einem Herbstgehalt und einem Frühjahrsgehalt (je Variante gilt demnach $n = 9$).

Die Einflüsse von 120 Tagen Winter-/Frühjahrsüberflutung, Sommertrockenheit und Konkurrenz auf die Blühphänologie von *G. officinalis* wurden durch einen Test auf Unabhängigkeit in Dreiweg-Kontingenztafeln getestet. Vorher wurde für jedes phänologische Stadium in jeder Behandlung der Mittelwert errechnet.

Freilanduntersuchungen

Die Analyse der Populationseigenschaften wurde auf dem Niveau der Ramets durchgeführt. Da bei *C. dubium* die Messung der Rametdichte und der Anzahl der pro Jahr kumulativ neu gebildeten Ramets mehrmals für das gleiche Dauerquadrat vorgenommen wurde, wurde der Einfluss des Standortes und der Mahd durch eine ANOVA mit Messwiederholungen mit dem Faktor Jahr als der Messwiederholungsfaktor durchgeführt. Um innerhalb dieser Prozedur den Einfluss des Untersuchungsjahres auf die Rametdichte zu testen, wurde die (univariate) Methode der orthogonalen Kontraste benutzt. So vermeidet man das Problem einer seriellen Korrelation. Es wurden lineare und quadratische Kontraste benutzt, höhere Ordnungen sind biologisch kaum relevant.

Eine 2-faktorielle hierarchische ANOVA wurde benutzt, um den Effekt von Standort und Mahd auf die kumulative Anzahl der Blätter/Ramet und die oberirdische Biomasse per Ramet im Sommer zu bestimmen. Dabei war die Variable Dauerquadrat in Standort und Mahd geschachtelt.

Der Wilcoxon-Test für Paardifferenzen wurde benutzt um die Nullhypothese zu testen, dass die monatlich kombinierten Blattkohorten zwischen den beiden Standorten über den gesamten Verlauf der Vegetationsperiode hinweg unterschiedlich sind. Ausnahmen vom Globalergebnis werden genannt.

3 · Ergebnisse

3.1. Generative Fortpflanzung

3.1.1. Die Samenbank nach Winter/Frühjahrsüberflutung oder nach Trockenheit

Überleben

Die Überlebenswahrscheinlichkeit der Samen von *C. dubium* wurde unabhängig vom Erntejahr sehr stark von der Zykluszahl beeinflusst (Tab. 5). Sie sank mit steigender Zahl (Tab. 6). Dies galt jedoch bei der Samenpopulation des Erntejahres 2000 nur für die Samen der Überflutungsvarianten (signifikante B × Z Wechselwirkung): Nach 3 Zyklen hatten dort weniger als 70 % der Samen überlebt. Sowohl im Kontrollansatz als auch in der Trockenvariante überlebten unabhängig von Alter und Erntejahr 100 % der Samen die gesamte experimentelle Periode. Dieser Unterschied zu den Überflutungsvarianten ist bei der 2000er Samenpopulation die Ursache des Behandlungseffektes.

Bei *G. officinalis* und *J. atratus* war das Überleben der Samen, hier als Wiederfindungsrate gemessen, nicht durch die Behandlung (Überflutung oder Trockenheit) global beeinträchtigt (Tab. 5, Tab. 6). Die Zyklusnummer hatte nur bei *G. officinalis* einen Einfluss, und zwar einen verringerten. Dies galt besonders für die Überflutungsvarianten der kurzen Überflutungszeiten (signifikante B × Z Wechselwirkung). Die Ergebnisse zu beiden Arten sind gleichwohl mit Vorsicht zu behandeln, denn die geringen Samengrößen hatten eine exakte Bestimmung des jeweiligen Überlebens verhindert.

Finale Keimung

Eine mehrfaktorielle Varianzanalyse des gesamten Datensatzes der 2000er und 2001er Samenpopulationen deckte einen signifikanten Arteffekt auf (ANOVA: $P < 0,001$). Die Keimfähigkeit von *C. dubium* war kleiner als die von *G. officinalis* und die von *G. officinalis* kleiner als die von *J. atratus*.

C. dubium – Einige der Samen dieser Art, die zwei Überflutungszyklen überstanden hatten, waren vor dem Ausgraben bereits innerhalb der Nylonbeutel gekeimt. Für die noch Ungekeimten gilt folgendes:

Die Zyklusnummer hatte einen starken Einfluss auf den Keimerfolg (Tab. 7). Dabei zeigten vor allem die im Frühjahr 2003 beendeten Zyklen, die je nach Erntejahr der Samen unterschiedliche Nummern aufwiesen, eine stimulierende Wirkung (Abb. 12). Die über alle Versuchsvarianten hinweg bestimmte mittlere Keimfähigkeit der Samen beider Erntejahre 2000 und 2001 lag dort bei 50 %.

Tab. 5 ANOVA zum Einfluss der Behandlung (0, 30, 60, 120, 180 Tage Überflutung oder komplette Trockenheit) und der Anzahl der saisonalen Zyklen (1, 2 oder 3 Jahre) auf die Überlebenswahrscheinlichkeit der Samen von *C. dubium*, *G. officinalis* und *J. atratus* verschiedener Erntejahre (2000, 2001 und 2002).

Variations- ursache	<i>C. dubium</i>						<i>G. officinalis</i>				<i>J. atratus</i>	
	2000 ^a		2001 ^a		2002		2000 ^a		2001 ^a		2001 ^a	
	FG	F P	FG	F P	FG	F P	FG	F P	FG	F P	FG	F P
Zwischen den Tablettis												
Behandlung (B)	5	5,7 **	5	2,2 ns	5	1,3 ns	5	2,2 ns	5	0,1 ns	5	1,3 ns
Fehler	12		12		12		12		12		12	
Innerhalb der Tablettis												
Zykluszahl (Z)	2	37,6 ***	1	12,1 **			2	11,6 **	1	0,9 ns	2	3,2 ns
B × Z	10	5,8 **	5	2,6 ns			10	2,4 *	5	0,4 ns	10	2,1 ns
Fehler	24		12				24		12		24	

alle Daten wurden arcsin-transformiert

Signifikanzniveau: * $P < 0,05$ ** $P < 0,01$ *** $P < 0,001$ ns = nicht signifikant

a. korrigiert nach Greenhouse-Geisser

Auch die Keimung der 2002 geernteten Samenpopulation war in jenem Frühjahr mit bis zu 40 % vergleichsweise hoch. Global betrachtet kam es durch die moderate überflutungs- und die starke trockenheitsbedingte Abnahme der Keimung stets zu einem signifikanten, aber im Vergleich zum Zyklus weitaus schwächeren Effekt der Behandlung. Dabei veränderten sich die Wirkungen der einzelnen Überflutungsperioden von Zyklus zu Zyklus (signifikante B × Z Wechselwirkung: Tab. 7). Vollständige Trockenheit wirkte unabhängig von der Samenherkunft und der Zyklusnummer hemmend, und zwar teilweise mit einer Minderung von bis zu 99 %.

Tab. 6 Mittlere Überlebenswahrscheinlichkeit (± Stabw, n=3) der Samenpopulationen (á 50) von *C. dubium*, *G. officinalis* und *J. atratus* verschiedener Erntejahre 2000, 2001 und 2002 nach unterschiedlich langer Winter/Frühjahrsüberflutung oder nach totaler Trockenheit für bis zu drei saisonale Zyklen (1, 2 oder 3 Jahre).

Art / Behandlung	1. Zyklus	2. Zyklus	3. Zyklus	1. Zyklus	2. Zyklus	1. Zyklus
<i>C. dubium</i>	Erntejahr 2000			Erntejahr 2001		Erntejahr 2002
Kontrolle	100%	100%	100%	100%	100%	100%
Flutdauer: 30 d	100%	99±1%	63±1%	100%	83±15%	100%
60 d	100%	61±34%	70±10%	100%	61±33%	100%
120 d	100%	95±6%	58±7%	100%	98±2%	100%
180 d	100%	88±14%	64±9%	100%	89±17%	100%
Trockenheit	100%	100%	100%	100%	100%	100%
<i>G. officinalis</i>	Erntejahr 2000			Erntejahr 2001		
Kontrolle	90 ± 5%	90 ± 4%	88 ± 3%	89 ± 4%	88 ± 4%	
Flutdauer: 30 d	90 ± 1%	88 ± 4%	74 ± 7%	85 ± 6%	89 ± 3%	
60 d	90 ± 1%	87 ± 3%	72 ± 13%	86 ± 4%	90 ± 3%	
120 d	94 ± 3%	89 ± 3%	86 ± 5%	88 ± 6%	87 ± 5%	
180 d	90 ± 4%	78 ± 10%	88 ± 5%	87 ± 5%	89 ± 3%	
Trockenheit	88 ± 3%	89 ± 3%	92 ± 14%	87 ± 4%	89 ± 3%	
<i>J. atratus</i>	Erntejahr 2001					
Kontrolle	89 ± 6%	84 ± 7%	84 ± 5%			
Flutdauer: 30 d	88 ± 3%	85 ± 6%	54 ± 19%			
60 d	89 ± 8%	74 ± 8%	83 ± 6%			
120 d	84 ± 6%	77 ± 18%	86 ± 4%			
180 d	84 ± 6%	79 ± 13%	86 ± 7%			
Trockenheit	90 ± 3%	90 ± 9%	84 ± 7%			

Tab. 7 ANOVA zum Einfluss der Behandlung (0, 30, 60, 120, 180 Tage Überflutung oder komplette Trockenheit) und der Anzahl der saisonalen Zyklen (1, 2 oder 3 Jahre) auf die Keimfähigkeit der Samen von *C. dubium*, *G. officinalis* und *J. atratus* verschiedener Erntejahre (2000, 2001 und 2002).

Variations- ursache	<i>C. dubium</i>									<i>G. officinalis</i>									<i>J. atratus</i>		
	2000 ^{a,c}			2001 ^{b,c}			2002			2000 ^c			2001 ^c			2001 ^c					
	FG	F	P	FG	F	P	FG	F	P	FG	F	P	FG	F	P	FG	F	P			
Zwischen den Tablettis																					
Behandlung (B)	4	34,5***		3	12,4**		5	16,2***		5	36,2***		5	12,3***		5	2,7 ns				
Fehler	10			8			12			12			12			12					
Innerhalb der Tablettis																					
Zykluszahl. (Z)	2	123,6***		1	362,1***					2	700,1***		1	83,7***		2	6,7*				
B × Z	8	26,8**		3	13,4**					10	10,3***		5	4,5*		10	1,9 ns				
Fehler	20			8						24			12			24					

alle Daten wurden arcsin-transformiert

a. ohne die 120 Tage Überflutungsvariante b. ohne die 30 und 120 Tage Überflutungsvariante

Signifikanzniveau: * $P < 0,05$ ** $P < 0,01$ *** $P < 0,001$ ns = nicht signifikant c. korrigiert nach Greenhouse-Geisser

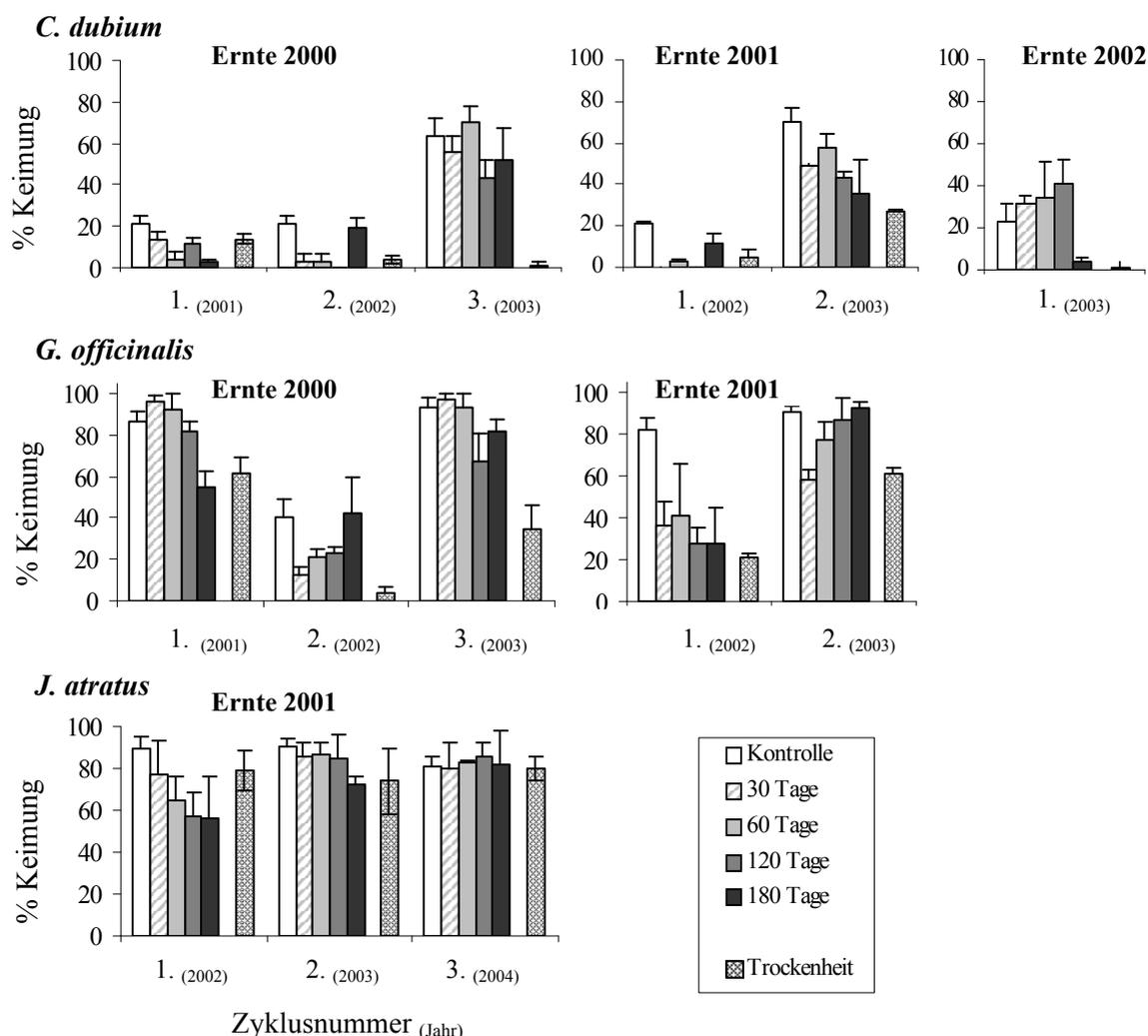


Abb. 12 Mittlere Keimfähigkeit (\pm Stabw, $n=3$) der Samenpopulationen (\acute{a} 50) von *C. dubium*, *G. officinalis* und *J. atratus* verschiedener Erntejahre 2000, 2001 und 2002 nach unterschiedlich langer Winter/Frühjahrsüberflutung (bis 180 Tage; Kontrolle: weiß) oder nach vollständiger Trockenheit (hellgrau außen) für bis zu drei saisonale Zyklen. Das Jahr des jeweils im Frühjahr beendeten Zyklus steht in Klammern.

G. officinalis – Auch bei dieser Art hatte die Zyklusnummer einen auffallend starken Einfluss auf den Keimerfolg (Tab. 7). Im Unterschied zu *C. dubium* hatte neben den im Frühjahr 2003 beendeten Zyklen auch der im Frühjahr 2001 beendete Zyklus eine im Vergleich zum dazwischenliegenden Jahr 2002 stimulierende Wirkung (Abb. 12). Im Mittel, d.h. über alle Versuchsvarianten hinweg, keimten die Samen beider Erntejahre in den Frühjahren 2001 und 2003 zu 80 %, während sie im Frühjahr 2002, je nach Samenpopulation, nur eine Keimfähigkeit von 30 bzw. 50 % erreichten.

Der stets signifikante, aber auch bei dieser Art im Vergleich zum Zyklus weitaus schwächer ausgeprägte Haupteffekt der Behandlung geht für die Keimung der 2000er Samenpopulation auf eine durch Überflutung schwächere und durch Trockenheit stärkere Hemmung zurück. Bei der 2001er Samenpopulation wirkten beide Behandlungsvarianten moderat hemmend.

Die Abnahme durch Trockenheit lag im Übrigen unabhängig von der Samenpopulation zwischen 30 und 70 %. Die Wirkung der einzelnen Überflutungsperioden veränderte sich wie bei *C. dubium* auch bei *G. officinalis* von Zyklus zu Zyklus, d.h. von Jahr zu Jahr, mitunter recht stark (signifikante $B \times Z$ Wechselwirkung: Tab. 7).

J. atratus - Die Keimfähigkeit der Samen dieser Art, die nur für Samen des Erntejahres 2001 getestet werden konnte, war anders als bei *C. dubium* und *G. officinalis* nur schwach von der Anzahl der durchlaufenen Zyklen beeinflusst (Tab. 7). Sie lag nach dem ersten Zyklus bei global 71 % und nach den beiden folgenden Zyklen bei 82 % (Abb. 12). Die Keimfähigkeit hatte hier offensichtlich mit der Zeit zugenommen. Sie war von der Behandlung (Überflutungsdauer oder Trockenheit) unabhängig.

Tab. 8 ANOVA zum Einfluss der Behandlung (0, 30, 60, 120, 180 Tage Überflutung oder komplette Trockenheit) und der Anzahl der saisonalen Zyklen (1, 2 oder 3 Jahre) auf die Anzahl der Tage bis zum Keimungsbeginn der Samen von *C. dubium*, *G. officinalis* und *J. atratus* verschiedener Erntejahre (2000, 2001 und 2002).

Variations- ursache	<i>C. dubium</i>						<i>G. officinalis</i>						<i>J. atratus</i>					
	2000 ^{a,c}			2001 ^{b,c}			2002			2000 ^c			2001 ^c			2001 ^c		
	FG	F	P	FG	F	P	FG	F	P	FG	F	P	FG	F	P	FG	F	P
Zwischen den Tablettis																		
Behandlung (B)	4	84,5	***	3	2,9	ns	5	170,4	***	5	13,3	***	5	1,3	ns	5	69,7	***
Fehler	10			8			12			12			12			12		
Innerhalb der Tablettis																		
Zyklusnr. (Z)	2	4,3	*	1	177,9	***				2	358,8	***	1	23,2	***	2	25,8	***
B × Z	8	283,3	***	3	2,1	ns				10	14,9	***	5	0,9	ns	10	18,6	***
Fehler	20			8						24			12			24		

a. ohne die 120 Tage Überflutungsvariante

b. ohne die 30 und 120 Tage Überflutungsvariante

Signifikanzniveau: * 0,01 < P < 0,05 *** P < 0,001 ns = nicht signifikant

c. korrigiert nach Greenhouse-Geisser

Tab. 9 Mittlere Anzahl der Tage bis zum Keimungsbeginn (± Stabw, n=3) der Samenpopulationen (á 50) von *C. dubium*, *G. officinalis* und *J. atratus* verschiedener Erntejahre 2000, 2001 und 2002 nach unterschiedlich langer Winter/Frühjahrsüberflutung von 0 Tagen (Kontrolle) bis 180 Tagen oder nach vollständiger Trockenheit für jeweils bis zu drei saisonale Zyklen.

	1. Zyklus	2. Zyklus	3. Zyklus	1. Zyklus	2. Zyklus	1. Zyklus
<i>C. dubium</i>						
	Erntejahr 2000			Erntejahr 2001		Erntejahr 2002
Kontrolle	6,3 ± 0,6	5,0 ± 1,0	2,0 ± 1,0	5,7 ± 0,6	3,0 ± 1,0	6,3 ± 1,2
30 Tage	4,3 ± 1,2	12,0 ± 1,0	1,0 ± 0,0	∞	1,1 ± 0,1	5,0 ± 0,6
60 Tage	7,3 ± 2,1	15,3 ± 0,6	1,5 ± 0,5	8,7 ± 1,5	3,5 ± 0,5	5,3 ± 0,6
120 Tage	6,0 ± 1,0	∞	2,0 ± 1,0	∞	3,5 ± 0,5	4,7 ± 0,6
180 Tage	13,0 ± 1,7	3,0 ± 1,0	2,7 ± 0,6	6,0 ± 1,0	2,5 ± 0,5	6,7 ± 1,5
Trockenheit	5,0 ± 1,0	5,7 ± 0,6	31,0 ± 1,0	8,0 ± 1,7	4,0 ± 1,0	21,0 ± 1,0
<i>G. officinalis</i>						
	Erntejahr 2000			Erntejahr 2001		
Kontrolle	1,0 ± 0,0	4,3 ± 0,6	2,7 ± 0,6	4,7 ± 0,6	3,0 ± 1,0	
30 Tage	1,0 ± 0,0	4,7 ± 0,6	3,0 ± 0,0	4,7 ± 1,2	3,0 ± 1,0	
60 Tage	1,0 ± 0,0	2,0 ± 0,0	2,0 ± 0,0	5,0 ± 1,0	2,0 ± 0,0	
120 Tage	1,0 ± 0,0	4,7 ± 0,6	2,0 ± 0,0	4,7 ± 0,6	2,5 ± 0,5	
180 Tage	1,0 ± 0,0	4,3 ± 0,6	2,3 ± 0,6	4,7 ± 0,6	2,2 ± 0,3	
Trockenheit	1,0 ± 0,0	6,7 ± 0,6	2,3 ± 0,6	7,7 ± 4,6	2,5 ± 0,5	
<i>J. atratus</i>						
	Erntejahr 2001					
Kontrolle	5,3 ± 0,3	4,0 ± 1,0	1,7 ± 0,6			
30 Tage	4,0 ± 1,0	3,3 ± 0,6	1,3 ± 0,6			
60 Tage	3,7 ± 1,2	2,7 ± 0,6	1,3 ± 0,6			
120 Tage	5,7 ± 1,2	2,3 ± 0,6	1,0 ± 0,0			
180 Tage	4,7 ± 0,6	3,0 ± 1,0	1,3 ± 0,6			
Trockenheit	8,3 ± 1,2	14,0 ± 3,1	14,7 ± 1,0			

Der Test auf Keimung erfolgte jeweils im Frühjahr.

Keimungsbeginn

Eine separate mehrfaktorielle Varianzanalyse deckte signifikante Artunterschiede beim Keimungsbeginn auf (ANOVA der 2000er und 2001er Samenpopulationen: $P < 0,001$). *G. officinalis* keimte mit 1-8 Tagen wesentlich eher als *J. atratus* mit 1-15 Tagen und *C. dubium* mit 1-31 Tagen. Der Unterschied zwischen den ersten beiden Arten verliert sich dabei ohne die Daten des Trockenheitsversuches.

Die Tage bis zum Beginn der Keimung wurden bei *C. dubium* und *G. officinalis* vor allem von der Zykluszahl beeinflusst (Tab. 8). Wenn es, wie bei den 2000er Samenpopulationen beider Arten auch einen Behandlungseffekt gab, dann ging dieser vor allem von der keimungsverzögernden Trockenvariante aus (Tab. 9). Das galt ebenso für die 2002er Samenpopulation von *C. dubium*. Die Trockenheit wirkte jedoch stets in Abhängigkeit von der Zykluszahl (signifikante $B \times Z$ Wechselwirkung). Dabei gilt wie bei der Keimfähigkeit auch hier, dass eine höhere Zykluszahl nicht zwangsläufig zu einem stärkeren Effekt führt.

Bei den Samen von *J. atratus* wurde die Anzahl der Tage bis zum Beginn der Keimung sowohl durch die Zykluszahl als auch durch die Behandlung bestimmt (Tab. 8). Überflutung verkürzte mit zunehmender Zykluszahl den Zeitraum, während Trockenheit ihn enorm verlängerte (signifikante $B \times Z$ Wechselwirkung: Tab. 8, Tab. 9).

Weiterhin zeigte sich, dass es bei *C. dubium* und *G. officinalis* einen starken negativen Zusammenhang zwischen dem prozentualen Keimerfolg und der Anzahl Tage bis zum Keimungsbeginn gab, und das sowohl im Überflutungs- als auch im Trockentoleranzversuch (Abb. 13). Bei *J. atratus* hingegen existierte dieser Zusammenhang nur schwach (Überflutung) bzw. gar nicht (Trockenheit).

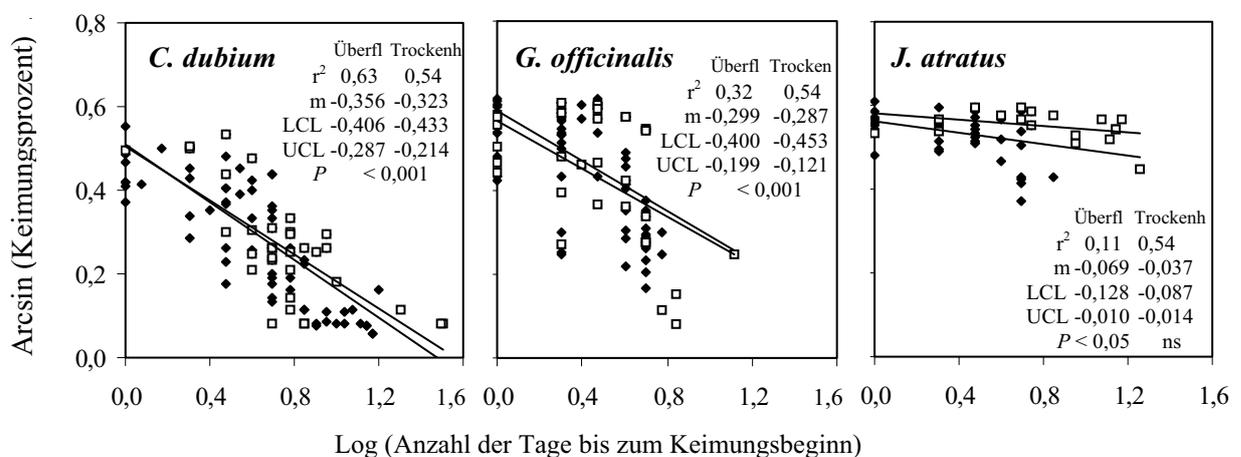


Abb. 13 Der Zusammenhang zwischen der prozentualen Keimung und der Anzahl der Tage bis zum Keimungsbeginn der Samen von *C. dubium*, *G. officinalis* und *J. atratus* mit einer Regressionsanalyse. Jeder Punkt steht für die Parameter der Samen eines vergrabenen Beutels; ♦Überflutungsversuch, □ Trockenheitsversuch; m = Anstieg, UKL/OKL=unteres/oberes Konfidenzlimit des Anstiegs, P = Signifikanz mit ns = nicht signifikant.

3.1.2. Elementare Keimungseigenschaften

Frische Samen: Steuerung des Keimungszeitpunktes und das Auffinden günstiger Keimungsstellen

C. dubium gelang es als einziger der drei Arten bei Dunkelheit zu keimen (Tab. 10). Der Keimerfolg dort war jedoch signifikant niedriger als im Licht (Tab. 11). *G. officinalis* und *J. atratus* keimten hingegen niemals ohne Licht. Deren Daten zur Dunkelkeimung gingen deshalb nicht in die statistischen Analysen ein. Die folgenden Ergebnisse beziehen sich somit ausschließlich auf die Keimung im Licht.

Tab. 10 Mittlere finale Keimung in % (\pm Stabw, n = 3 zu je 50 Samen) von frischen und über drei Monate kaltfeucht-stratifizierten reifen Samen von *C. dubium*, *G. officinalis* und *J. atratus* bei vier konstanten und zwei fluktuierenden Temperaturen (12/12 h) im Licht (14/8 h) und bei vollständiger Dunkelheit

Temp.(°C)	Licht						Dunkelheit					
	10	15	22	30	22/15	22/10	10	15	22	30	22/15	22/10
C. dubium												
frisch	0	3 \pm 2	1 \pm 1	3 \pm 2	39 \pm 8	27 \pm 1	0	1 \pm 1	1 \pm 2	1 \pm 1	4 \pm 0	9 \pm 1
stratifiziert	12 \pm 0	5 \pm 5	21 \pm 12	11 \pm 3	17 \pm 2	43 \pm 3	0	7 \pm 4	12 \pm 4	5 \pm 5	5 \pm 3	10 \pm 2
G. officinalis												
frisch	0	10 \pm 4	2 \pm 1	0	52 \pm 9	49 \pm 10	0	0	0	0	0	0
stratifiziert	77 \pm 3	98 \pm 3	91 \pm 2	58 \pm 3	94 \pm 2	96 \pm 2	0	0	0	0	0	0
J. atratus												
frisch	29 \pm 9	64 \pm 6	89 \pm 6	1 \pm 1	90 \pm 3	92 \pm 4	0	0	0	0	0	0
stratifiziert	51 \pm 1	75 \pm 9	73 \pm 4	8 \pm 4	83 \pm 7	70 \pm 12	0	0	0	0	0	0

Tab. 11 ANOVA zum Einfluss (A) der Temperatur-Amplitude (0K = 22/22 °C, 7K = 22/15 °C, 12 K = 22/10 °C) und (B) der Temperatur (10, 15, 22 und 30 °C) sowie jeweils des Lichtes und der Stratifizierung auf die finale Keimung (%) der Samen von *C. dubium*, *G. officinalis* und *J. atratus*.

(A)	Ursache	FG _{C/G/J}			F und P			(B)	Ursache	FG _{C/G/J}			F und P		
		<i>C. dubium</i>	<i>G. officinalis</i>	<i>J. atratus</i>	<i>C. dubium</i> ^a	<i>G. officinalis</i>	<i>J. atratus</i>								
Ampl. (A _T)	2	107,0***	119,0***	2,0 ns	Temp. (T)	2/3/3	1,4 ns	112,7***	180,1***						
Licht (L)	1	264,1***			Licht (L)	1	31,5***								
Strat. (S)	1	7,6**	590,6***	19,7***	Strat. (S)	1	20,1***	5458***	1,5 ns						
A _T × S	2	55,4***	103,0***	1,1 ns	T × S	2/3/3	4,2*	14,7***	9,1**						
A _T × L	2	19,5***			T × L	2	1,2 ns								
L × S	1	31,6***			L × S	1	11,3**								
A _T × L × S	2	17,1***			T × L × S	2	4,7*								
Fehler	24/12/12				Fehler	24/16/16									

a. ohne 10 °C

Signifikanzniveau: * $P < 0,05$ ** $P < 0,01$ *** $P < 0,001$ ns = nicht signifikant

Tab. 12 ANOVA zum Einfluss der Temperatur-Amplitude (0 K = 22/22 °C, 7 K = 22/15 °C und 12 K = 22/10 °C), und der Stratifizierung auf den Keimungsbeginn (Tage) und die Keimgeschwindigkeit (%/Tag) der Samen von *C. dubium*, *G. officinalis* und *J. atratus* im Licht.

Variations- ursache	Keimungsbeginn						Keimgeschwindigkeit					
	<i>C. dubium</i> ^a		<i>G. officinalis</i>		<i>J. atratus</i>		<i>C. dubium</i> ^{b,c}		<i>G. officinalis</i> ^c		<i>J. atratus</i>	
	FG	F P	FG	F P	FG	F P	F	F P	FG	F P	FG	F P
Amplitude (A _T)	2	1,7 ns	2	123,3***	2	0,5 ns	1	9,4 *	1	65,3***	2	45,2***
Stratifizierung (S)	1	39,2***	1	913,1***	1	0,1 ns	1	1,7 ns	1	87,0***	1	153,8***
A _T × S	2	8,0 *	2	86,2***	2	0,5 ns	1	5,0 ns	1	36,0***	2	27,2***
Fehler	12		12		12		8		8		12	

a. ln-transformiert, wegen inhomogener Varianzen ist das faktische Signifikanzniveau doppelt so hoch wie das gewählte (Lindquist 1953) b. (x+5)⁻¹-transformiert c. nur 7 und 12 K

Signifikanzniveau: * $P < 0,05$ ** $P < 0,01$ *** $P < 0,001$ ns=nicht signifikant

Vor allem Samen von *C. dubium* und *G. officinalis* reagierten sensibel auf im Tagesrhythmus fluktuierende Temperaturen (Tab. 11A, Tab. 12), denn im Vergleich zur Kontrolle (22 °C) erhöhte sich die finale Keimung beider Arten durch eine Temperaturamplitude (7 K = 22/15 °C, 12 K = 22/10 °C: Tab. 10). Samen von *C. dubium* keimten darüber hinaus etwa eine Woche eher (Tab. 13). Die Samen von *G. officinalis* keimten allerdings etwa eine Woche später. Samen beider Arten verringerten zudem bei größerer Amplitude ihre Keimgeschwindigkeit.

J. atratus zeigte weder bei der prozentualen Keimung noch beim Keimungsbeginn eine Reaktion auf eine Tag/Nacht-Temperaturdifferenz (Tab. 11A, Tab. 12). Bei 7 K erhöhte sich lediglich die Keimgeschwindigkeit (Tab. 12, Tab. 13).

Bei konstanten Temperaturen war der Keimerfolg von *C. dubium* stets äußerst gering (Tab. 10, Tab. 11B). Samen von *G. officinalis* keimten hier weder bei 10 °C noch bei 30 °C.

Ähnliche Resultate erzielten die Samen von *J. atratus*. Bei der niedrigsten Temperatur von 10 °C keimten nur 29 %, bei der höchsten Temperatur von 30 °C sogar nur 1 % aller Samen. Darüber hinaus waren bei beiden Temperaturen der Keimungsbeginn verzögert und die Keimgeschwindigkeit erniedrigt (Tab. 13, Tab. 14). Im Gegensatz zu den beiden anderen Arten waren die Samen von *J. atratus* jedoch prinzipiell in der Lage, in hohem Umfang zu keimen (Tab. 10). Das Maximum mit 89 % Keimung erreichten sie bei 22 °C. *C. dubium* und *G. officinalis* hatten jeweils ihren größten Keimerfolg mit nur 39 % bzw. 52 % bei 22/15 °C.

Die Wirkung einer feucht-kalten Stratifizierung

Kalt-feuchte Stratifizierung hatte keinen Einfluss auf das absolute Lichtbedürfnis der Samen von *G. officinalis* und *J. atratus*. Bei *C. dubium* bewirkte die Kälteeinwirkung eine starke Verbesserung der positiven Lichtwirkung (signifikante L × S Wechselwirkung: Tab. 11). Aber auch bei Dunkelheit keimten auffallend viele der stratifizierten Samen (Tab. 10).

Stratifizierung hob bei *C. dubium* und *G. officinalis* die stark positive Wirkung einer Tag/Nacht-Temperaturdifferenz mehr oder weniger deutlich auf (signifikante A × S Wechselwirkung bei der finalen Keimung und dem Keimungsbeginn: Tab. 11A, Tab. 12). Samen von *G. officinalis* keimten jetzt sowohl mit als auch ohne Temperaturfluktuation zu mehr als 90 %. Stratifizierte Samen von *C. dubium* keimten hingegen mit 43 % immer noch bei der größeren Amplitude von 12 K am besten. Immerhin verlor die kleinere Amplitude von 7 K ihren fördernden Effekt (21 % zu 17 % bei der Kontrolle).

Bei *J. atratus* hingegen zeigten die stratifizierten Samen ähnlich wie die frischen Samen weder bei der prozentualen Keimung noch beim Keimungsbeginn eine Reaktion auf eine Tag/Nacht-Temperaturdifferenz (keine signifikante A × S Wechselwirkung: Tab. 11A, Tab. 12). Lediglich die bereits genannte Erhöhung der Keimgeschwindigkeit durch eine Temperaturamplitude war bei stratifizierten Samen stärker als bei unstratifizierten (signifikante A × S Wechselwirkung: Tab. 12; Tab. 13).

Tab. 13 Mittlerer Keimungsbeginn (Tage nach Aussaat) und mittlere Keimgeschwindigkeit (%/Tag) (± Stabw, n = 3 zu je 50 Samen) von frischen und über drei Monate kalt-feucht-stratifizierten reifen Samen von *C. dubium*, *G. officinalis* und *J. atratus* bei vier konstanten und zwei fluktuierenden Temperaturen (12/12 h) im Licht (14/8 h).

Temp.(°C)	Tage bis zum Keimungsbeginn						Keimgeschwindigkeit					
	10	15	22	30	22/15	22/10	10	15	22	30	22/15	22/10
<i>C. dubium</i>												
frisch	—	10±2	15±9	13±1	7±1	12±2	—	—	—	—	6±2	3±2
stratifiziert	18±2	12±1	4±1	5±3	6±0	5±1	3±1	—	12±6	2±1	8±3	9±1
<i>G. officinalis</i>												
frisch	—	26±5	7±2	—	18±1	14±1	0	0,8±0,2	—	—	8±1	3±1
stratifiziert	8±1	4±1	1±1	1±1	2±0	3±0	21±11	78±19	41±21	117±25	48±6	26±2
<i>J. atratus</i>												
frisch	12±1	5±1	3±1	16±2	4±1	4±1	3±1	6±2	7±1	0,7±0,1	9±1	6±1
stratifiziert	10±1	3±1	4±1	23±1	4±1	4±1	4±1	6±1	2±1	1±1	5±1	4±1

— heißt, es waren entweder keine oder zu wenige Samen gekeimt, um die Parameter zu bestimmen.

Tab. 14 ANOVA zum Einfluss der Temperatur (10, 15, 22, 30 °C) und der Stratifizierung auf den Keimungsbeginn (Tage) und die Keimgeschwindigkeit (%/Tag) der Samen von *C. dubium*, *G. officinalis* und *J. atratus* im Licht.

Variations- ursache	Keimungsbeginn						Keimgeschwindigkeit					
	<i>C. dubium</i> ^a		<i>G. officinalis</i> ^b		<i>J. atratus</i>		<i>C. dubium</i> ^c		<i>G. officinalis</i> ^d		<i>J. atratus</i>	
	FG	F P	FG	F P	FG	F P	FG	F P	FG	F P	FG	F P
Temperatur (T)	2	0,3 ns	1	116,5***	3	302,8***	2	8,3 *	—	—	3	158,6 ***
Stratifizierung (S)	1	9,3*	1	180,8***	1	4,5 ns	—	—	1	224,0 ***	1	2,9 ns
T × S	2	4,4 ns	1	68,5***	3	24,0***	—	—	—	—	3	11,3 ***
Fehler	12		8		16		6		4		16	

a. ohne 10 °C, wegen inhomogener Varianzen ist das faktische Signifikanzniveau 3× höher als das gewählte (Lindquist 1953)

b. ohne 10, 30 °C c. nur stratifizierte Samen und ohne 15 °C d. nur 15 °C

— heißt es war kein Test möglich

Signifikanzniveau: * 0,01 < P < 0,05 *** P < 0,001 ns = nicht signifikant

Bei *C. dubium* bewirkte Stratifizierung insgesamt eine starke Verbesserung des zunächst nur geringen Keimerfolges der Samen (Tab. 10, Tab. 11). Unter konstanten Temperaturen gelang dies am deutlichsten bei 22 °C (signifikante T × S Wechselwirkung: Tab. 11B), wobei der maximale Keimerfolg dennoch nur bei 21 % lag. Gleichwohl keimten stratifizierte Samen im Vergleich mit unstratifizierten Samen signifikant zeitiger (Tab. 13, Tab. 12, Tab. 14).

Bei *G. officinalis* bewirkte die Kältebehandlung sowohl eine Erweiterung des unteren (10 °C) als auch des oberen Temperaturbereiches (30 °C), in dem Keimung überhaupt stattfinden kann (signifikante T × S Wechselwirkung: Tab. 11B). Darüber hinaus stieg der geringe Keimerfolg frischer Samen stark an. Bei optimalen 15 und 22 °C keimten nach der Stratifizierung mehr als 90 %! aller Samen. Darüber hinaus keimten stratifizierte Samen im Vergleich zu unstratifizierten Samen signifikant eher sowie mit höher Rate (Tab. 13, Tab. 12, Tab. 14).

Bei *J. atratus* erhöhte Stratifizierung den Keimerfolg bei 10 °C deutlich; eine echte Verbesserung im oberen Temperaturbereich blieb indes aus (signifikante T × S Wechselwirkung: Tab. 11B). Nur 8 % der Samen keimten bei 30 °C. Der Keimungsbeginn wurde bei dieser Temperatur weiter verzögert; bei 22 °C verringerte sich die Keimgeschwindigkeit (jeweils signifikante T × S Wechselwirkung: Tab. 14).

Eine mehrfaktorielle Varianzanalyse des gesamten Datensatzes (ANOVA: P < 0,05) offenbarte wie schon bei den Ergebnissen zum Samenbankverhalten, dass sowohl die finale Keimung als auch der Keimungsbeginn und darüber hinaus auch die Keimungsgeschwindigkeit stark artspezifisch waren. *J. atratus* begann mit der Keimung zuerst, gefolgt von *G. officinalis*, zuletzt keimte *C. dubium*. Mit der größten Geschwindigkeit keimte *G. officinalis*. Dieselbe Art erreichte auch die höchste finale Keimung. Auch *J. atratus* keimte mit beachtlichem Erfolg. Deutlich am schwächsten keimte *C. dubium*. Mit den Samen dieser Art wurde deshalb eine Reihe weiterer Analysen durchgeführt.

Der Effekt von Gibberellinsäure GA₃ auf die Keimfähigkeit von *C. dubium*

Die Keimfähigkeit frisch ausgereifter Samen war abhängig vom Jahr der Ernte. So war sie bei den Samenpopulationen der Jahre 2002 (Jahr des Sommerhochwassers) und 2004 am niedrigsten (siehe Abb. 14: Gibberellinsäure-Konzentration 0 mM).

Alle Populationen erhöhten mit steigender Gibberellinsäure-Konzentration ihre Keimung. Schließlich waren jeweils 90 % gekeimt. Die Samen zeigten offenbar eine Form der physiologischen Keimruhe. Diese war bei den 2002 und 2004 geernteten Samen am deutlichsten ausgeprägt, da sie empfindlicher auf Gibberellinsäure reagierten als die Samen der Erntejahre 2001 und 2003. Ihre Keimfähigkeit hatte

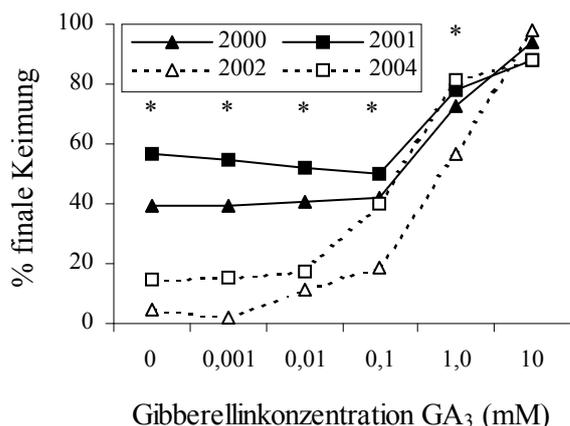


Abb. 14 Mittlere Keimfähigkeit (n=3 zu je 25 Samen) frisch gereifter Samen von *C. dubium* eines Standortes verschiedener Erntejahre - 2000, 2001, 2002 und 2004 - nach Gibberellinsäurevorbehandlung bei verschiedenen Konzentrationen.

Ein signifikanter Jahreseffekt ist durch * gekennzeichnet (ANOVA, $P < 0,05$). 2002 war das Jahr des Sommerhochwassers.

sich bereits bei den niedrigen Konzentrationen von 0,01 bzw. 0,1 mM GA₃ verbessert. Diese erntejahr-abhängigen Unterschiede blieben bis zu einer Gibberellinsäure-Konzentration von 1 mM erhalten.

Jahreszyklus der Keimruhe bei *C. dubium*

Die Keimruhe (= Dormanz) reifer *C. dubium* Samen der Ernte 2004 wurde in den folgenden Monaten nur teilweise aufgehoben. Lediglich 15 % der Ende September 2004 frisch ausgereiften Samen waren im Oktober und November keimfähig (Abb. 15). Ein erster Keimungshöhepunkt wurde im Dezember erreicht. Im Januar sank der Anteil keimfähiger Samen wieder deutlich ab, im Februar stieg er erneut an und erreichte mit 38 % im März einen zweiten Gipfel. Von April bis Juli keimten dann praktisch keine Samen mehr. Am 25. Juli stieg die Klimmakammer aus und unterband damit die Fortführung der Analyse. Interessanterweise benutzen danach in jedem der noch in der Kammer verbliebenen Ansätze (Dezember-Juli) etwa 20 % der Samen die Dunkelheit als Signal für eine Keimung.

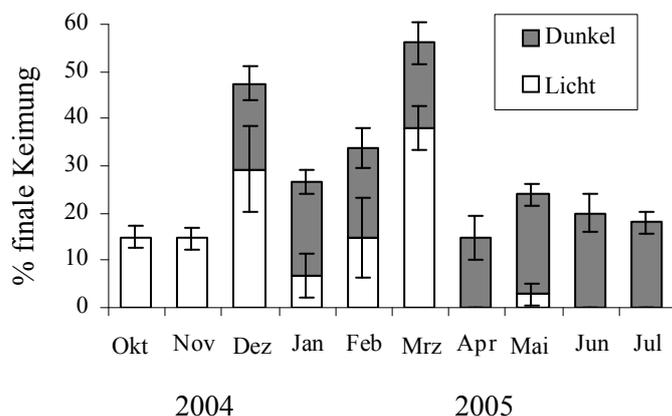


Abb. 15 Keimruhezyklus vergrabener *C. dubium* Samen der Herbsterte 2004.

Mittlere finale Keimungsprozente mit Standardabweichung (n=3 zu je 25 Samen) monatsweise ausgegrabener Samen nach 30 Tagen im Licht bei 22/15 °C Tag/Nacht-Temperatur 12/12 h; Dunkle Säulenabschnitte bezeichnen den Anteil gekeimter Samen in den bis August in der Kammer verbliebenen Petrischalen (ohne Oktober und November) nach zusätzlichen 14 Tagen Dunkelheit vom 25.7.05 - 8.8.05.

Phänologie der Samenkeimung

Die ersten der am 3. November 2000 auf die Bodenoberfläche gesäten frischen Samen von *G. officinalis* und *C. dubium* keimten im folgenden Frühjahr am 12. bzw. 17. April 2001 bei einer mittleren wöchentlichen Maximum/Minimum-Temperatur von 13/1 °C (Abb. 16a). Samen von *C. dubium* der Ernte 2002, die am 3. November 2002 auf die Bodenoberfläche gesät worden waren, keimten ebenso erst im folgenden Frühjahr, und zwar am 11. April 2003, bei allerdings ziemlich niedrigen Wochentemperaturen von 6/-6 °C (Abb. 16b). Immerhin ging dem eine dreiwöchige wärmere Periode von etwa 13/-1 °C voraus. Die am 2. August 2001 auf die Bodenoberfläche gesäten Samen von *J. atratus* be-

gannen hingegen nach einer kurzen lag-Phase, noch in der gleichen Vegetationsperiode am 13. August zu keimen. Die mittlere wöchentlichen Maximum/Minimum-Temperatur betrug hier 22/11 °C (Abb. 16b).

Die Keimphase von *C. dubium* dauerte für gewöhnlich bis Ende Mai/Anfang Juni. Nur wenige Samen des Erntejahres 2000 keimten erst im übernächsten Frühjahr am 5. Mai 2002. Die Keimphase von *G. officinalis* erstreckte sich fast über die gesamte Vegetationsperiode, und zwar bis Ende Juli. Bei *J. atratus* blieb sie dagegen relativ kurz. Die Keimphase dieser Art reichte bis Ende September, wobei vereinzelt auch Samen bis Mitte Oktober keimten.

Gerade einmal 3 % der im Jahr 2000 geernteten Samen von *C. dubium* waren insgesamt gekeimt. Die Samen der Herbsterte 2002 erzielten dagegen recht hohe 48 %. Dennoch war der artspezifische Keimerfolg verglichen mit 71 % von *G. officinalis* und 73 % von *J. atratus* relativ gering.

Vergrabene Samen von *C. dubium* liefen generell erst im 2. Frühjahr auf. Von der 2000er Population waren das 3 %. Sie begannen, am 3. Juni 2002 zu keimen. Von der 2002er Population keimte der erste Samen am 11. Mai 2004. Bis 16. Juli desselben Jahres waren immerhin 8 % der Samen aufgelaufen. Von den vergrabenen Samen von *G. officinalis* und *J. atratus* waren nur zwischen 2 und 4 % gekeimt.

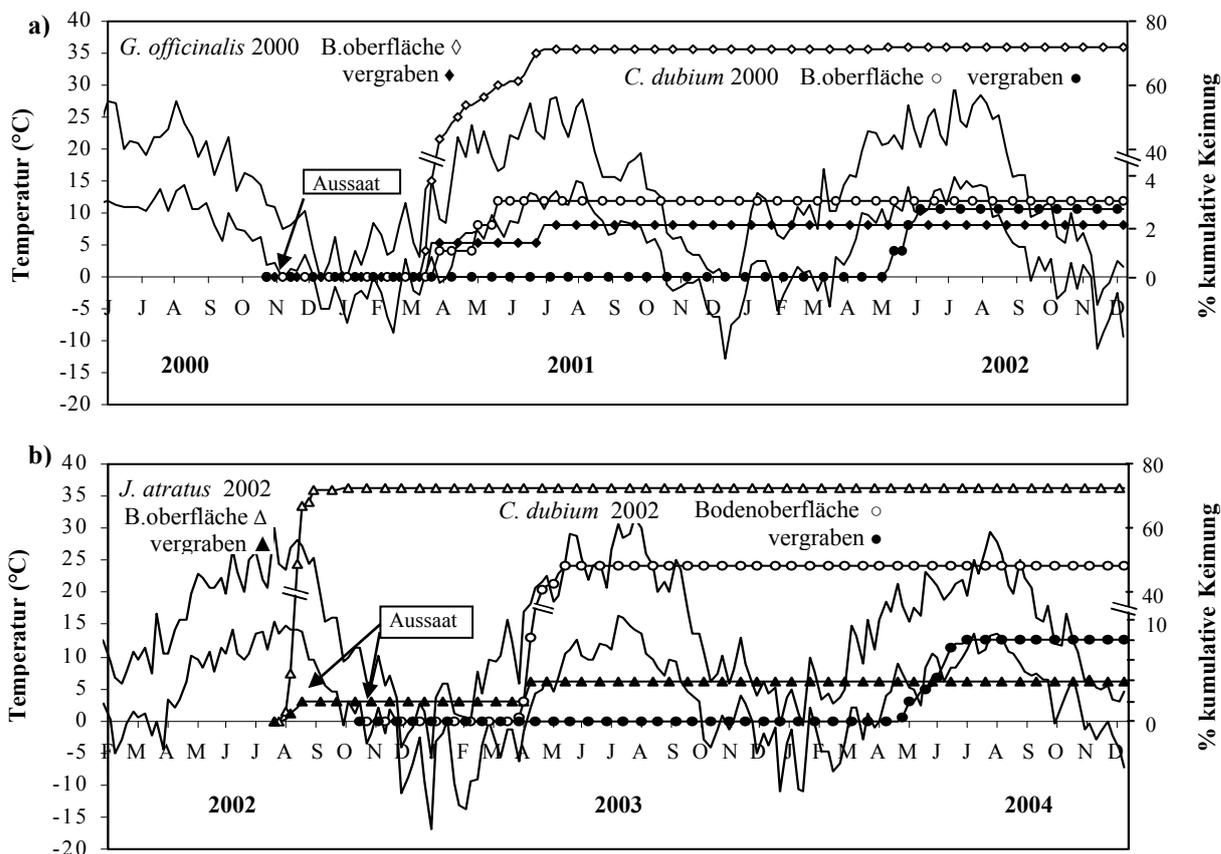


Abb. 16 Zweiwöchentliche Maximum- und Minimum-Lufttemperaturen in 5 cm Höhe über Grund (Quelle: Deutscher Wetterdienst) als durchgezogene Linien ohne Symbole und kumulative Keimungsprozente der Samen von **a)** *C. dubium* + *G. officinalis* Erntejahr 2000 **b)** *C. dubium* + *J. atratus* Erntejahr 2002 Offene Symbole = auf die Bodenoberfläche gesät, Geschlossene Symbole = vergraben in 3 cm Tiefe.

3.2. Konkurrenz im Simulationsversuch

3.2.1. Von den Stromtalarten ausgehende Konkurrenz (Konkurrenzeffekt)

Konkurrenzeffekt berechnet

Der Konkurrenzeffekt (Gleichung 2) variierte zwischen den Arten signifikant (Tab. 15, Abb. 17), d.h. die vier Testarten besaßen unterschiedliche Konkurrenzkräfte. Bonferroni adjustierte paarweise Vergleiche ergaben bezüglich der Konkurrenzkraft folgende Reihenfolge:

$$A. stolonifera > J. atratus \geq G. officinalis = C. dubium$$

(*J. atratus* ist signifikant verschieden von *C. dubium*.)

Dabei sind die drei Stromtalarten mit Konkurrenzeffekten zwischen -0,32 und 0,34 als äußerst konkurrenzschwach einzustufen! *C. dubium* förderte sogar das Wachstum der zentralen Phytometer-Pflanze.

Variationsursache	FG	F	P
Testart	3	26,2	***
Umwelt	3	0,4	ns
Fehler	9		

Tab. 15 ANOVA zum Einfluss der Testart (Konkurrenzart) und der abiotischen Umwelt (120 d Winter/Frühjahrsüberflutung kombiniert mit 60 d Sommertrockenheit) auf den Konkurrenzeffekt als Maß für die von den Testarten ausgehende Konkurrenz.

ANOVA Modell ohne Wechselwirkung da einfache Zellenbesetzung
 Signifikanzniveau: *** $P < 0,001$ ns = nicht signifikant $P > 0,05$

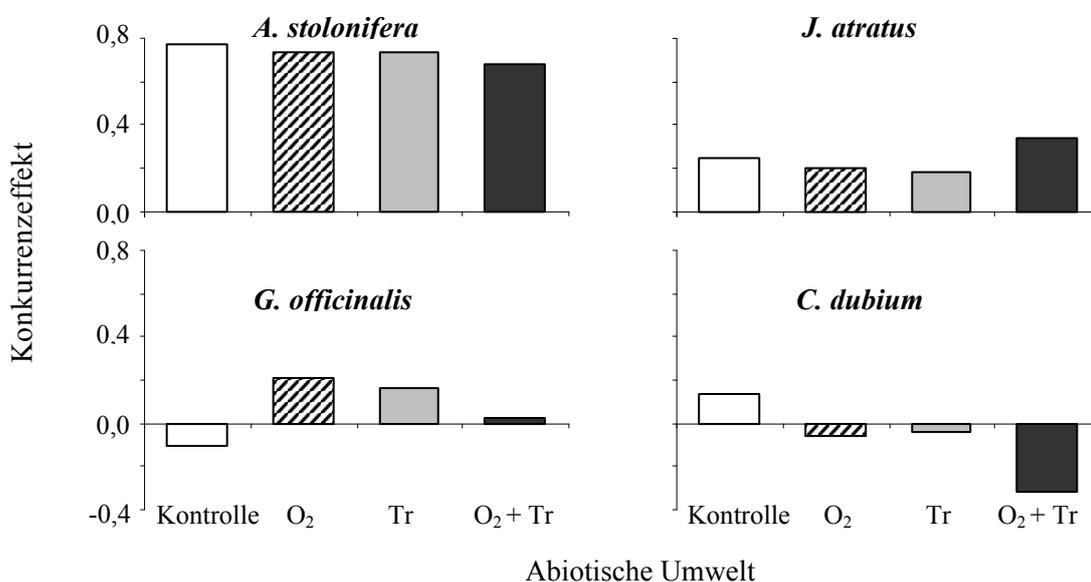


Abb. 17 Konkurrenzeffekt der drei Stromtalarten und *A. stolonifera*'s auf die einzeln wachsende Phytometer-Pflanze *A. stolonifera* unter dem Einfluss von vier Umweltparameterkombinationen aus 120 Tagen Winter/Frühjahrsüberflutung (O₂) und 60 Tagen Sommertrockenheit (Tr). Ernte 17.-27.6.2003.

α-Aminostickstoffgehalt

Bei den beiden konkurrenzstärkeren Stromtalarten *G. officinalis* und *J. atratus* nahm im Zusammenwachsen mit *A. stolonifera* der α-Aminostickstoffgehalt als Maß für den Pool freier Aminosäuren und niederer Peptide in den Blättern signifikant ab (Tab. 16, Abb. 18). Der Gehalt in den Blättern der konkurrenzschwächsten Art *C. dubium* blieb hingegen von der Konkurrenzsituation unbeeinflusst.

Tab. 16 ANOVA zum Einfluss von Konkurrenz und abiotischer Umwelt (120 d Winter/Frühjahrsüberflutung und 60 d Sommertrockenheit) auf den Gehalt α -Aminostickstoffgehalt in den Blättern der drei Stromtalarten.

Variations- ursache	FG	F und P		
		<i>C. dubium</i>	<i>G. officinalis</i>	<i>J. atratus</i>
Konkurrenz (K)	1	1,4	7,3 *	17,1 **
Umwelt (U)	3	4,7 *	1,5	6,2 **
K \times U	3	1,3	2,2	4,6 *
Fehler	16			

Alle Daten wurden vor der Analyse lg-transformiert Signifikanzniveau: * $P < 0,05$ ** $P < 0,01$ *** $P < 0,001$

Diese Ergebnisse deuten es bereits an: Die Abnahme des blattbürtigen α -Aminostickstoffes unter einer Konkurrenzsituation - als Differenz der Mittelwerte - und die Konkurrenzkraft der drei Stromtalarten - messbar als Konkurrenzeffekt - waren tatsächlich signifikant positiv miteinander korreliert (Spearman: Abb. 19).

3.2.2. Konkurrenzantwort

Die hohen Netto-Konkurrenzantworten deuten darauf hin, dass die von *A. stolonifera* ausgehende Konkurrenz überaus stark war. Dennoch konnte keine positive Korrelation zwischen der Netto-Konkurrenzantwort der Stromtalarten und dem Rückgang des blattbürtigen α -Aminostickstoffgehalts aufgedeckt werden (Spearman: Abb. 19).

Möglicherweise ist der Zusammenhang verdeckt, denn ohne die eingekreisten Datenpaare *G. officinalis*-Kontrolle und *C. dubium*-Sommertrockenheit ist er positiv (Spearman: $r_s = 0,855$ $P = 0,002$ $n = 10$).

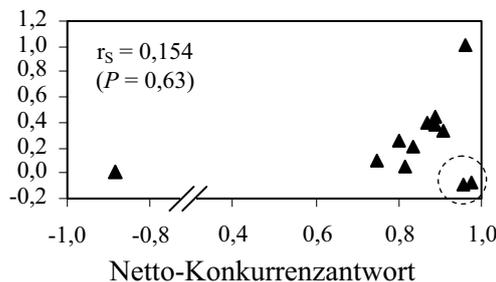
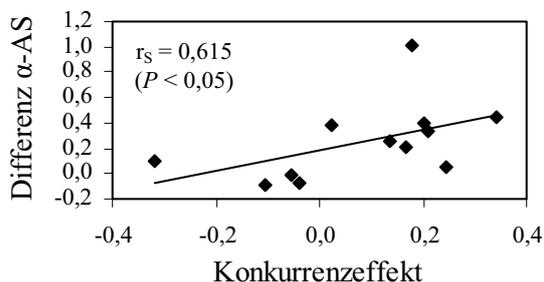


Abb. 19 Zusammenhang zwischen der konkurrenzbedingten Abnahme des α -Aminosäuregehalts und dem von den Stromtalarten ausgehenden Konkurrenzeffekt und zwischen ihrer Netto-Konkurrenzantwort.

C. dubium

Das Wachsen unter Konkurrenz hatte einen negativen Effekt auf die Überlebensrate und die Gesamtbiomasseproduktion der Individuen (Tab. 17A, Tab. 18), vor allem unter Konkurrenz mit *A. stolonifera*. So reduzierte sich die Überlebensrate unter intraspezifische Konkurrenz von global 80 % auf etwa 70 % und unter Konkurrenz mit *A. stolonifera* weiter auf etwa 60 % (Tab. 19). Auch das Dichtewachs-

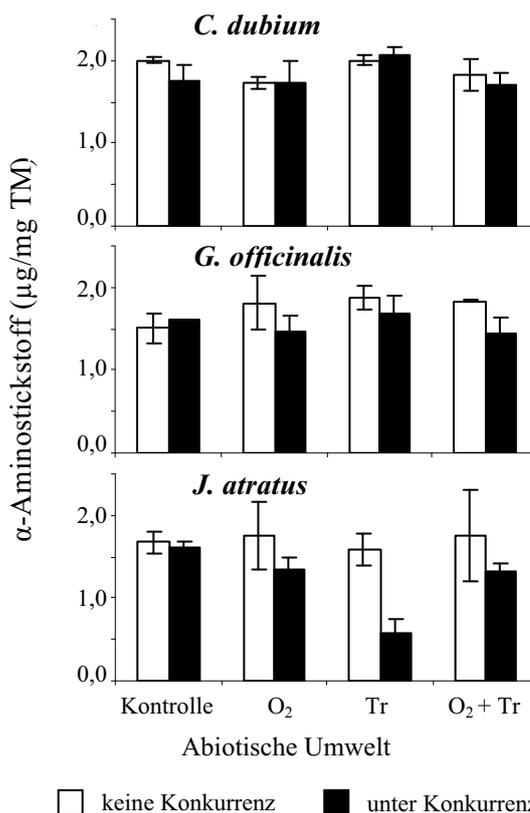


Abb. 18 Mittlerer α -Aminostickstoffgehalt in den Blättern der drei Stromtalarten mit Standardabweichung ($n = 3$) unter dem Einfluss von Konkurrenz und den vier Umweltparameterkombinationen aus 120 Tagen Winter/Frühjahrsüberflutung (O_2) und 60 Tagen Sommertrockenheit (Tr) am 17.6.2003.

tum der Individuen (= Ramets/Individuum) nahm konkurrenzbedingt ab (Tab. 18, Tab. 19). Andererseits erhöhte sich das Wurzel/Spross-Verhältnis signifikant (Tab. 18). Unter Konkurrenz mit *A. stolonifera* war es auf mehr als das Doppelte angestiegen (Tab. 19). Konkurrenten der eigenen Art zeigten hier keine Wirkung.

Worauf bei *C. dubium* die konkurrenzbedingte Allokationsdynamik basiert, ob auf unter- oder oberirdischen Modifikationen, bleibt aber unklar, denn sowohl die oberirdische Biomasse als auch die Wurzelbiomasse korrelierten stark mit der Gesamtbiomasse (Spearman: $r_{S\text{ Ober}} = 0,972$ $P < 0,001$ $n = 70$, $r_{S\text{ Wurzel}} = 0,987$ $P < 0,001$ $n = 70$).

Konkurrenz veränderte neben der Individuumsebene auch auf Rametebene einige Parameter, so die Blattanzahl pro Ramet und die oberirdische Trockenmasse pro Ramet (Tab. 18). Interessanterweise aktivierten die Ramets die Blattmeristeme, und zwar unter intraspezifischer Konkurrenz (Tab. 19).

Tab. 17 Ergebnisse der parameterfreien Analysen zum Einfluss von **(A)** Konkurrenz (3 Stufen) unter verschiedenen abiotischen Bedingungen und von **(B)** Sommertrockenheit und Überflutung (je 2 Stufen) auf verschiedene phänologische Parameter von *C. dubium*, *G. officinalis* und *J. atratus*.

Parameter	(A) χ^2 und P				(B) $FG_{m,n}$	Z und P	
	Konkurrenz					Sommer- trockenheit	Über- flutung
	Überflutung ohne mit		Sommertrockenheit ohne mit				
<i>C. dubium</i>							
% Überleben	13,8**	3,7	1,1	10,0**	1 _{40,38} ^a	0,91	3,26**
n Knospen/Individuum	5,5	9,2*	6,6	10,0**	1 _{36,34}	1,48	2,32†
n fertile Ramets/Indiv.	12,3**	5,8	5,5	5,5	1 _{36,34}	1,06	2,78**
n fertile Ramets/Knospen	1,1	1,3	1,1	0,6	1 _{36,34}	1,83	1,71
<i>G. officinalis</i>							
% Überleben	26,0***	13,7**	11,5**	31,5***	1 _{42,42}	1,05	0,32
<i>J. atratus</i>							
% Überleben	22,6***	28,7***	14,4**	37,8***	1 _{42,42} ^b	1,21	0,49
n fertile Ramets/Indiv.	1,6	4,7	2,3	1,3	1 _{40,32}	0,75	3,62***

m und n sind die Stichprobengrößen, die durch veränderte Überlebensraten unterschiedlich sind.

a. $FG_{m,n}$ bei Überflutung = 1_{39,39} b. $FG_{m,n}$ bei Überflutung = 1_{36,36}

Bonferroni adjustiertes Signifikanzniveau: † $P < 0,10$ (marginal signifikant) * $P < 0,05$ ** $P < 0,01$ *** $P < 0,001$

Variations- ursache	FG	F und P					
		Biomasse/ Indiv. ^a	n Ramets/ Indiv. ^b	Wurzel/ Spross ^a	n Blätter/ Ramet ^a	TM/ Ramet	Blatt- länge ^c
Konk	2	10,8***	15,7***	12,2***	10,0***	17,6***	14,1***
O ₂	1	27,7***	22,6***	1,5	1,8	4,8*	7,3**
Tr	1	0,1	0,6	1,2	12,5**	0,6	7,9**
O ₂ × Tr	1	1,7	0,7	8,7**	1,9	0,1	10,7**
Konk × O ₂	2	19,8***	8,5**	0,7	3,4*	7,4**	40,3**
Konk × Tr	2	11,1***	4,6*	0,6	4,5*	5,4**	15,5**
Konk × O ₂ × Tr	2	2,8†	2,4	1,1	4,8*	0,3	12,8**
Fehler	49						
Konkurrenz		noK=iK>K	noK>iK=K	noK=iK<K	noK=K<iK	K<noK<iK	noK=K<iK

a. Daten wurden vor der Analyse lg-transformiert oder b. $x^{-1/2}$ -transformiert

c. n = 25 zufällig aus bis zu 288 Blättern ausgewählt, Analyse ohne Block

Signifikanzniveau: † $P < 0,10$ * $P < 0,05$ ** $P < 0,01$ *** $P < 0,001$

Tab. 18 ANOVA zum Einfluss von Konkurrenz (Konk), 120 d Winter/Frühjahrsüberflutung (O₂) und 60 d Sommertrockenheit (Tr) auf verschiedene Parameter von *C. dubium*.

noK=einzeln, iK=intraspezifische Konkurrenz, K=Konkurrenz mit *A. stolonifera*.

Konkurrenz mit *A. stolonifera* zeigte hingegen keine Wirkung. Da sie aber wiederum zu einer Abnahme der oberirdischen Trockenmasse pro Ramet geführt hatte (Tab. 18, Tab. 19), war es hier offenbar zu einer Reduktion der Blattgröße gekommen. Die Blattlänge allein, die sich unter intraspezifischer Konkurrenz erhöht hatte, liefert jedoch für die Verminderung der Blattgröße unter Konkurrenz mit *A. stolonifera* keine schlüssige Erklärung (Tab. 18, Tab. 19).

Im Rahmen der Fortpflanzung hatte Konkurrenz sowohl einen negativen Einfluss auf die Anzahl der unterirdischen Knospen als auch auf die Anzahl fertiler Ramets pro Individuum (Tab. 17A, Tab. 19). Dies galt jedoch ausschließlich für die Konkurrenz mit *A. stolonifera*. Die Fertilität von *C. dubium* sank unter dieser Konkurrenzsituation gar auf null.

Das Verhältnis zwischen generativer und vegetativer Fortpflanzung, d.h. zwischen der Anzahl blütentragender Ramets und der Anzahl der Wurzelknospen, war für *C. dubium* von der biotischen Umwelt unabhängig (Tab. 17A), wobei jedoch Konkurrenz mit *A. stolonifera* aufgrund der vielen Nullwerte nicht in die Analyse eingegangen war (Tab. 19).

Tab. 19 Mittlere phänologische Parameter (\pm Stabw, n = 5) von *C. dubium* nach zwei Jahren einzeln wachsend (noK), unter intraspezifischer Konkurrenz (iK) und unter Konkurrenz mit *A. stolonifera* (K) für jede abiotische Umweltparameterkombination aus 120 Tagen Winter/Frühjahrsüberflutung und 60 Tagen Sommertrockenheit. Ernte 17.-27.6.2003.

Abiotische Umwelt		% Überleben	g Biomasse / Individuum	n Ramets/ Individ.	Wurzel / Spross	n Blätter/ Ramet	mg TM/ Ramet	cm Blattlänge (n=50)	n Wurzelknospen/ Individ.	n fertile Ramets/ Individ.
Winter/ Frühjahr	Sommer									
Einzelpflanze: keine Konkurrenz (noK)										
-	feucht	100	4,21 \pm 2,35	9 \pm 6	1,4 \pm 0,5	4 \pm 1	177 \pm 168	10,7 \pm 4,0	5 \pm 4	0,7 \pm 0,8
überflutet	feucht	43 \pm 53	0,06 \pm 0,02	1 \pm 1	1,0 \pm 0,5	2 \pm 1	26 \pm 16	4,0 \pm 3,0	1 \pm 1	0
-	trocken	100	5,50 \pm 2,39	9 \pm 2	1,3 \pm 0,3	4 \pm 1	321 \pm 220	10,3 \pm 4,0	2 \pm 2	1,5 \pm 1,9
überflutet	trocken	71 \pm 49	1,11 \pm 1,05	3 \pm 4	1,6 \pm 0,5	5 \pm 1	118 \pm 100	8,4 \pm 3,7	4 \pm 6	0
Monokultur: Intraspezifische Konkurrenz (iK)										
-	feucht	95 \pm 11	0,84 \pm 0,45	3 \pm 1	1,7 \pm 0,5	4 \pm 1	135 \pm 69	8,7 \pm 4,9	2 \pm 1	0,7 \pm 0,8
überflutet	feucht	50 \pm 32	1,24 \pm 1,11	2 \pm 1	1,4 \pm 1,1	4 \pm 1	256 \pm 141	11,0 \pm 5,4	12 \pm 19	0
-	trocken	89 \pm 13	1,40 \pm 0,70	3 \pm 1	1,1 \pm 0,4	5 \pm 1	280 \pm 177	10,4 \pm 4,6	2 \pm 2	1,5 \pm 1,9
überflutet	trocken	38 \pm 31	1,19 \pm 1,30	2 \pm 1	1,0 \pm 0,2	6 \pm 2	404 \pm 426	12,2 \pm 6,0	2 \pm 3	0
Mixkultur: Konkurrenz mit <i>A. stolonifera</i> (K)										
-	feucht	90 \pm 16	0,84 \pm 0,36	3 \pm 2	3,8 \pm 4,3	4 \pm 1	95 \pm 75	9,9 \pm 5,0	2 \pm 2	0
überflutet	feucht	76 \pm 25	0,55 \pm 0,28	2 \pm 1	2,4 \pm 0,7	3 \pm 1	75 \pm 49	10,2 \pm 4,6	1 \pm 1	0
-	trocken	22 \pm 27	0,14 \pm 0,04	2 \pm 1	1,8 \pm 0,6	3 \pm 1	40 \pm 32	7,2 \pm 3,1	0	0
überflutet	trocken	73 \pm 15	0,20 \pm 0,16	1 \pm 1	3,7 \pm 2,0	3 \pm 1	35 \pm 31	8,8 \pm 4,3	0	0

G. officinalis

Wie bei *C. dubium* hatte Konkurrenz auch bei *G. officinalis* einen negativen Einfluss auf die Überlebensrate, die Gesamtbiomasseproduktion der Individuen und das Dichtewachstum (= Ramets/Individuum: Tab. 17A, Tab. 20, Tab. 21), vor allem die Konkurrenz von *A. stolonifera*. Auch zahlenmäßig gab es bei den Veränderungen der Überlebensrate nur geringe Unterschiede zwischen beiden Arten.

Der oberirdische Verzweigungsgrad der Ramets, der neben der Rametdichte ein weiterer wichtiger Parameter des klonalen Wachstums ist, verringerte sich nur unter Konkurrenz mit *A. stolonifera* (Tab. 20, Tab. 21). Die Fähigkeit vieler klonal wachsender Pflanzen, ihre Ramets räumlich optimal in günstige Mikrohabitate zu platzieren, kommt u.a. in diesem Parameter zum Ausdruck, wobei in diesem Zusammenhang auch die Rhizomlänge eine ganz entscheidende Rolle spielt.

Die Rhizomlänge war bei *G. officinalis* aus Gründen der Handhabung nicht gemessen worden.

Tab. 20 AN(C)OVA zum Einfluss von Konkurrenz (Konk), 120 Tagen Winter/Frühjahrsüberflutung (O₂) und 60 Tagen Sommertrockenheit (Tr) auf verschiedene Parameter von *G. officinalis*.

Variations- ursache	FG +Co/-Co	F und P							
		g Biomasse/ Indiv. ^a	n Ramets/ Indiv. ^a	n Verzw./ Ramet ^a	% TM Wurzel	% TM ^b Rhizom	% TM Oberirdisch	n Knospen/ Indiv. ^c	n Blüten + Früch- te/Ramet
Überl. (Co)	1	5,5 *	8,3 **	-	-	-	-	-	-
Konk	2	145,4 ***	101,0 ***	4,1 *	6,4 **	6,3 **	0,3	67,6 ***	21,1 ***
O ₂	1	0,9	0,1	35,8 ***	15,2 **	0,1	32,3 ***	0,3	9,7 **
Tr	1	3,7 †	26,0 ***	2,8 †	0,1	2,5	1,8	7,0 *	1,4
O ₂ × Tr	1	0,5	0,4	0,4	0,1	0,1	3,5 †	0,1	0,8
Konk × O ₂	2	8,3 **	4,8 *	0,4	1,7	0,5	0,7	0,7	4,0 *
Konk × Tr	2	0,8	0,8	0,3	0,6	1,7	3,0 †	1,6	0,6
Konk × O ₂ × Tr	2	0,3	1,5	1,2	0,3	0,1	1,1	1,5	0,5
Fehler	65/66								
Konkurrenz		noK>iK>K	noK>iK>K	noK=iK>K	noK=iK>K	noK=iK<K		noK>iK>K	noK=iK>K

noK=einzeln, iK=intraspezifische Konkurrenz, K=Konkurrenz mit *A.stolonifera*

a. Alle Daten wurden vor der Analyse lg-transformiert. oder b. x^{-1/2}-transformiert

c. wegen inhomogener Varianzen ist das faktische Signifikanzniveau dreimal höher als das gewählte (Lindquist 1953)

Signifikanzniveau: † P < 0,10 * P < 0,05 ** P < 0,01 *** P < 0,001

Tab. 21 Mittlere phänologische Parameter (± Stabw, n=8) von *G. officinalis* nach zwei Jahren einzeln wachsend (noK), unter intraspezifischer Konkurrenz (iK) und unter Konkurrenz mit *A. stolonifera* (K) für jede abiotische Umweltparameterkombination aus 120 Tagen Winter/Frühjahrsüberflutung und 60 Tagen Sommertrockenheit. Ernte 17.-27. 6. 2003.

Abiotische Umwelt		% Überleben	g Biomasse/ Individuum	n Ramets/ Indiv.	n Verzwei- gungen/ Ramet	% TM Wurzel	% TM Rhizom	% TM Oberirdisch	n Knospen/ Indiv.	n Blüten + Früchte/ Ramet
Winter/ Frühjahr	Sommer									
Einzelpflanze: keine Konkurrenz (noK)										
-	feucht	100	8,13 ± 3,25	22 ± 10	2 ± 1	51 ± 5	11 ± 4	37 ± 4	24 ± 15	4 ± 2
überflutet	feucht	100	5,76 ± 1,48	21 ± 11	5 ± 2	49 ± 5	12 ± 5	39 ± 5	20 ± 6	3 ± 2
-	trocken	100	6,96 ± 2,58	16 ± 3	2 ± 1	53 ± 4	9 ± 1	38 ± 4	22 ± 14	4 ± 2
überflutet	trocken	100	4,45 ± 1,84	10 ± 3	6 ± 3	51 ± 8	9 ± 2	48 ± 10	15 ± 3	3 ± 2
Monokultur: Intraspezifische Konkurrenz (iK)										
-	feucht	93 ± 12	2,46 ± 0,44	6 ± 1	1 ± 1	54 ± 6	11 ± 2	35 ± 5	9 ± 2	6 ± 2
überflutet	feucht	61 ± 32	3,08 ± 2,22	9 ± 5	3 ± 1	44 ± 5	12 ± 3	45 ± 5	9 ± 5	2 ± 1
-	trocken	82 ± 24	3,24 ± 1,04	6 ± 3	2 ± 1	51 ± 7	10 ± 3	39 ± 5	9 ± 4	6 ± 4
überflutet	trocken	96 ± 9	1,58 ± 0,61	4 ± 1	4 ± 2	42 ± 5	10 ± 2	48 ± 3	6 ± 2	3 ± 2
Mixkultur: Konkurrenz mit <i>A. stolonifera</i> (K)										
-	feucht	73 ± 15	0,34 ± 0,10	3 ± 1	1 ± 2	46 ± 7	13 ± 4	41 ± 5	5 ± 2	1 ± 1
überflutet	feucht	81 ± 26	0,52 ± 0,23	3 ± 1	4 ± 3	42 ± 7	12 ± 3	45 ± 7	5 ± 2	1 ± 1
-	trocken	38 ± 23	0,56 ± 0,58	3 ± 2	2 ± 2	48 ± 13	20 ± 12	33 ± 9	3 ± 4	2 ± 4
überflutet	trocken	48 ± 26	0,50 ± 0,33	3 ± 1	4 ± 3	41 ± 9	13 ± 3	47 ± 10	3 ± 1	1 ± 1

Konkurrenz steigerte aber doch zumindest die relative Rhizombiomasse (Tab. 20, Tab. 21), obwohl dies nur für die Konkurrenz mit *A. stolonifera* gilt.

Die Wurzelallokation von Biomasse verminderte sich stets konträr zum Rhizom (Tab. 20, Tab. 21). Somit wird auch klar, warum bei *G. officinalis* Konkurrenz keinen Effekt auf die Allokation in die oberirdische Biomasse hatte (Tab. 20).

Die Morphologie der Ramets war hingegen eng mit der Konkurrenzsituation verknüpft (Tab. 22): Unter intraspezifischer Konkurrenz waren die Ramets länger aber nicht dicker (Tab. 23). Da auch ihre Trockenmasse unverändert geblieben war, hatte offenbar ihre Gewebedichte abgenommen.

Variations- ursache	<i>G. officinalis</i>						<i>J. atratus</i>					
	TM/ Ramet		Ramet- höhe ^a		Durchm. ^a		TM/ Ramet		Ramet- höhe ^{a,b}		Durchm. ^{a,b}	
	FG	F P	FG	F P	F P	FG	F P	FG	F P	F P	F P	
Konk	2	40,9***	2	10,3***	12,5***	1	2,0	1	1,4	18,2***		
O ₂	1	0,7	1	6,7*	2,6	1	66,7***	1	16,6***	97,4***		
Tr	1	7,2**	1	3,5†	3,9†	1	5,6*	1	2,5	4,0		
O ₂ × Tr	1	0,2	1	0,1	0,7	1	4,9*	1	4,4†	0,7		
Konk × O ₂	2	2,2	2	0,5	0,5	1	0,3	1	0,1	0,1		
Konk × Tr	2	0,6	2	1,0	1,2	1	0,1	1	3,4	0,6		
Konk × O ₂ × Tr	2	0,6	2	0,3	0,8	1	0,1	1	0,3	0,3		
Fehler	66		273			53		275				
Konkurrenz	noK=iK>K		K=noK≤iK		noK=iK>K					noK>iK>K		

noK=einzeln, iK=intraspezifische Konkurrenz, K=Konkurrenz mit *A.stolonifera*

Alle Daten wurden vor der Analyse lg-transformiert. a. n=24 aus bis zu 180

b. wegen inhomogener Varianzen ist das faktische Signifikanzniveau dreimal höher als das gewählte (Lindquist 1953)

Signifikanzniveau: † $P < 0,10$ * $P < 0,05$ ** $P < 0,01$ *** $P < 0,001$

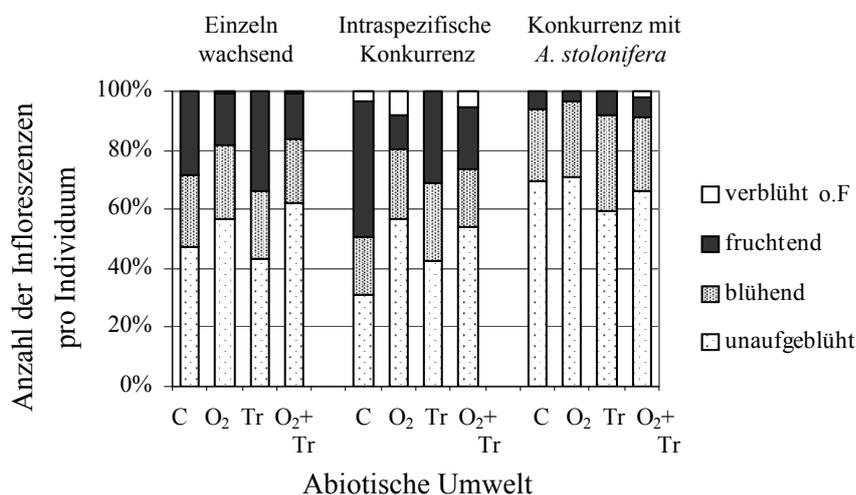
Abiotische Umwelt		<i>G. officinalis</i>			<i>J. atratus</i>		
Winter/ Frühjahr	Sommer	mg TM/ Ramet (n=8)	cm Ra- methöhe (n=24)	Durch- messer (n=24)	mg TM/ Ramet (n=8) ^a	cm Ramethöhe (n=24)	Durch- messer (n=24)
		(mm)			(mm)		
Einzelanlage: keine Konkurrenz (noK)							
-	feucht	144 ± 41	10 ± 4	2,4 ± 0,5	28 ± 10	12 ± 7	1,8 ± 0,5
überflutet	feucht	128 ± 63	12 ± 6	2,4 ± 0,4	71 ± 17	21 ± 13	2,6 ± 0,5
-	trocken	165 ± 51	11 ± 4	2,0 ± 0,6	48 ± 24	13 ± 8	2,0 ± 0,6
überflutet	trocken	223 ± 142	15 ± 6	2,4 ± 0,8	80 ± 44	18 ± 13	2,6 ± 0,8
Monokultur: Intraspezifische Konkurrenz (iK)							
-	feucht	140 ± 28	13 ± 4	2,4 ± 0,6	22 ± 5	12 ± 7	1,6 ± 0,4
überflutet	feucht	136 ± 55	14 ± 5	2,5 ± 0,5	67 ± 18	22 ± 13	2,2 ± 0,4
-	trocken	256 ± 211	14 ± 4	2,0 ± 0,6	35 ± 6	15 ± 7	1,7 ± 0,4
überflutet	trocken	190 ± 90	14 ± 5	2,2 ± 0,9	69 ± 28	20 ± 12	2,3 ± 0,6
Mixkultur: Konkurrenz mit <i>A. stolonifera</i> (K)							
-	feucht	48 ± 17	9 ± 4	1,8 ± 0,7	30 ± 27	12 ± 6	1,4 ± 0,3
überflutet	feucht	72 ± 35	12 ± 6	1,9 ± 0,6	67 ± 30	23 ± 11	2,0 ± 0,7
-	trocken	58 ± 29	11 ± 6	1,8 ± 0,6	22 ± 7	12 ± 8	1,6 ± 0,4
überflutet	trocken	90 ± 49	12 ± 6	1,8 ± 0,6	74 ± 32	14 ± 13	2,3 ± 0,9

Tab. 22 ANOVA zum Einfluss von Konkurrenz (Konk), 120 d Winter/Frühjahrsüberflutung (O₂) und 60 d Sommertrockenheit (Tr) auf verschiedene rametmorphologische Parameter von *G. officinalis* und *J. atratus*.

Tab. 23 Mittlere rametmorphologische Parameter (± Stabw) von *G. officinalis* und *J. atratus* nach zwei Jahren einzeln wachsend (noK), unter intraspezifischer Konkurrenz (iK) und unter Konkurrenz mit *A. stolonifera* (K) für jede abiotische Umweltparameterkombination aus 120 d Winter/Frühjahrsüberflutung und 60 d Sommertrockenheit. Ernte 17.-27. 6. 2003.

a. in Mixkultur n ≤ 5

Abb. 20 Anzahl der Infloreszenzen (%) pro Individuum *G. officinalis* in verschiedenen phänologischen Stadien o.F. = ohne zu Fruchten) unter dem Einfluss von 120 d Winter/Frühjahrsüberflutung (O₂), 60 d Sommertrockenheit (Tr) und drei Konkurrenzstufen (einzeln wachsend, intraspezifische Konkurrenz, Konkurrenz mit *A. stolonifera*) am Ende des 2-jährigen Versuchs. C=Kontrolle



Konkurrenz mit *A. stolonifera* erzeugte dagegen dünnere und - bei unveränderter Länge - auch leichtere Ramets (Tab. 23). Damit sind hier Veränderungen der Gewebedichte unwahrscheinlich.

Im Rahmen der Fortpflanzung hatte Konkurrenz sowohl einen negativen Einfluss auf die Anzahl der unterirdischen Knospen als auch auf die Anzahl fertiler Ramets pro Individuum und auch der Blüten + Früchte pro Ramet (Tab. 20, Tab. 21). Der Effekt auf den Parameter der vegetativen Fortpflanzung war am stärksten unter Konkurrenz mit *A. stolonifera*. Die Abnahme der beiden Parameter der generativen Fortpflanzung fand sich nur unter Konkurrenz mit *A. stolonifera*. Auch die Fruchtbildung verzögerte sich vor allem unter dieser Konkurrenzsituation ($\chi^2 = 14,6$ FG=6 $P < 0,019$; Abb. 20).

Das Verhältnis zwischen generativer und vegetativer Fortpflanzung war ebenfalls konkurrenzabhängig (Tab. 24): Die auf das Individuum hochgerechnete Anzahl der Blüten + Früchte verringerte sich unter Konkurrenz mit *A. stolonifera* sowohl relativ zur Anzahl der unterirdischen Knospen als auch zur Anzahl der oberirdischen Verzweigungen. Intraspezifische Konkurrenz zeigte jeweils keine Wirkung.

J. atratus

Das Wachsen unter Konkurrenz hatte auch bei dieser Art einen negativen Einfluss auf die Überlebensrate (Tab. 17, Tab. 25). Im Gegensatz zu den beiden anderen Arten verringerte sich die Rate jedoch erst unter der starken Konkurrenz mit *A. stolonifera*, dann aber deutlich auf etwa 40%.

Auch die Gesamtbiomasseproduktion verringerte sich (Tab. 26, Tab. 25). Hier zeigte Konkurrenz mit *A. stolonifera* die stärkste Wirkung.

Konkurrenz hatte außerdem einen negativen Einfluss auf das Dichtewachstum (= Ramets/Individuum) (Tab. 26, Tab. 25). Wie bei *G. officinalis* hatte dabei erneut das Zusammenwachsen mit *A. stolonifera* den stärksten Effekt.

Die Rhizomlänge als ein bereits erwähnter Parameter des klonalen Wachstums nahm unter Konkurrenz ab, und zwar auch hier wieder am stärksten im Ansatz mit *A. stolonifera* (Tab. 26, Tab. 25).

Etwas widersprüchlich dazu erscheint die Tatsache, dass sich die Biomasseallokation ins Rhizom konkurrenzbedingt erhöht hatte (Tab. 26, Tab. 25). Wie bei *G. officinalis* verminderte sich die Wurzelallokation, und zwar konträr zum Rhizom (Tab. 26, Tab. 25). Somit wird auch bei *J. atratus* klar, warum Konkurrenz nur einen marginalen Effekt auf die Allokation in die oberirdische Biomasse hatte.

Die einzelnen Ramets reagierten vor allem auf Konkurrenz von *A. stolonifera* mit einem eingeschränkten Dickenwachstum (Tab. 22, Tab. 23). Da sich bei *J. atratus* aber weder die Höhe noch die Trocken-

Variations- ursache	FG <i>G.o./J.a.</i>	<i>F</i> und <i>P</i>			
		<i>G. officinalis</i>		<i>J. atratus</i>	
		n Blü+Frü/ n Knospen ^b	n Blü+Frü/ n Verzwe. ^b	n fertile Ramets/ Halmknosp.	n fertile Ramets/ Rhi- zomlänge
Konk	2/1	40,1 ***	11,4 ***	0,8	26,5 ***
O ₂	1	4,1 *	71,2 ***	2,1	1,2
Tr	1	0,1	1,4	0,1	5,5 *
O ₂ × Tr	1	0,5	3,2 †	2,0	1,5
Konk × O ₂	2/1	1,0	4,6 **	0,1	0,5
Konk × Tr	2/1	5,2 **	0,5	0,6	1,2
Konk × O ₂ × Tr	2/1	0,7	0,2	1,2	0,3
Fehler	66/53				
Konkurrenz		noK=iK>K	noK=iK>K	noK=iK	noK<iK

Tab. 24 ANOVA zum Einfluss von Konkurrenz (Konk), 120 d Winter/ Frühjahrsüberflutung (O₂) und 60d Sommertrockenheit (Tr) auf die relative generative Fortpflanzung von *G. officinalis* und *J. atratus*.

Die Analyse von *J. atratus* erfolgte ohne die Mixkultur. noK=einzeln iK=intraspezifische Konkurrenz K=Konkurrenz mit *A.stolonifera*

a. Daten wurden vor der Analyse lg-transformiert oder Signifikanzniveau: † $P < 0,10$ * $P < 0,05$ ** $P < 0,01$ *** $P < 0,001$ b. $(x+1)^{-1/2}$ -transformiert

Tab. 25 Mittlere phänologische Parameter (\pm Stabw, $n=8$, in Mixkultur $n=5$) von *J. atratus* nach zwei Jahren einzeln wachsend (noK), unter intraspezifischer Konkurrenz (iK) und unter Konkurrenz mit *A. stolonifera* (K) für jede abiotische Umweltparameterkombination aus 120 Tagen Winter/Frühjahrsüberflutung und 60 Tagen Sommertrockenheit. Ernte 17.-27.6. 2003.

Abiotische Umwelt		% Überleben	g Biomasse/ Individuum	n Ramets/ Individ.	cm Rhizomlänge/ Individ.	% TM Wurzel	% TM Rhizom	% TM Oberirdisch	n Rhizomknospen/ Individ.	n fertile Ramets/ Individ.
Winter/ Frühjahr	Sommer									
Einzelpflanze: keine Konkurrenz (noK)										
-	feucht	100	6,90 \pm 1,09	22 \pm 10	22 \pm 8	77 \pm 5	16 \pm 3	7 \pm 2	2 \pm 2	0
überflutet	feucht	100	9,15 \pm 2,20	22 \pm 7	27 \pm 8	65 \pm 3	18 \pm 2	17 \pm 2	5 \pm 2	1,0 \pm 1,2
-	trocken	100	5,59 \pm 0,68	15 \pm 8	17 \pm 6	77 \pm 3	14 \pm 2	9 \pm 3	2 \pm 1	0
überflutet	trocken	100	7,24 \pm 0,58	21 \pm 9	23 \pm 6	63 \pm 3	17 \pm 2	19 \pm 2	5 \pm 1	0,6 \pm 0,8
Monokultur: Intraspezifische Konkurrenz (iK)										
-	feucht	89 \pm 13	2,70 \pm 0,23	9 \pm 2	12 \pm 3	71 \pm 2	21 \pm 2	7 \pm 1	2 \pm 1	0
überflutet	feucht	96 \pm 9	3,30 \pm 0,92	7 \pm 3	12 \pm 4	64 \pm 4	23 \pm 3	13 \pm 2	3 \pm 4	0,3 \pm 0,4
-	trocken	96 \pm 9	2,14 \pm 0,22	7 \pm 1	8 \pm 2	73 \pm 2	15 \pm 3	11 \pm 1	1 \pm 1	0,0 \pm 0,1
überflutet	trocken	100	2,14 \pm 0,60	6 \pm 2	9 \pm 3	62 \pm 4	21 \pm 3	17 \pm 3	2 \pm 1	0,1 \pm 0,3
Mixkultur: Konkurrenz mit <i>A. stolonifera</i> (K)										
-	feucht	71 \pm 30	1,28 \pm 0,65	3 \pm 3	7 \pm 3	66 \pm 7	29 \pm 5	6 \pm 2	2 \pm 2	0
überflutet	feucht	67 \pm 37	1,15 \pm 0,62	3 \pm 1	6 \pm 2	54 \pm 2	29 \pm 4	17 \pm 5	1 \pm 1	0,1 \pm 0,2
-	trocken	14 \pm 26	0,30 \pm 0,05	2 \pm 1	5 \pm 1	52 \pm 1	36 \pm 3	12 \pm 2	2 \pm 1	0
überflutet	trocken	24 \pm 32	0,80 \pm 0,37	3 \pm 2	4 \pm 1	50 \pm 4	25 \pm 9	25 \pm 9	2 \pm 1	0,5 \pm 0,5

Tab. 26 AN(C)OVA zum Einfluss von Konkurrenz (Konk), 120 Tagen Winter/Frühjahrsüberflutung (O₂) und 60 Tagen Sommertrockenheit (Tr) auf verschiedene Parameter von *J. atratus*.

Variations-ursache	FG +Co/-Co	F und P						
		Biomasse / Individ. ^{a, b}	n Ramets/ Individ. ^a	Rhizomlänge/ Individ. ^a	% TM Wurzel	% TM Rhizom	% TM Oberirdisch	n Rhizomknospen/ Individ.
Überl. (Co)	1	4,9 †	-	-	-	-	-	-
Konk	1	977,9 ***	67,8 ***	97,9 ***	7,0 **	32,9 ***	2,9 †	5,4 *
O ₂	1	35,9 ***	0,1	3,3 †	79,5 ***	19,7 ***	183,6 ***	14,9 ***
Tr	1	65,5 ***	3,7 †	14,1 ***	0,1	13,4 **	34,8 ***	1,4
O ₂ × Tr	1	3,6	0,5	0,5	2,2	3,7 †	0,2	0,0
Konk × O ₂	1	3,0	8,5 **	3,2 †	2,4	1,1	13,0 **	2,9 †
Konk × Tr	1	4,2 †	0,1	1,3	0,1	3,8 †	2,7	0,1
Konk × O ₂ × T	1	2,7	0,1	0,1	0,1	0,2	0,2	0,1
Fehler	52/53							
Konkurrenz		noK>iK	noK>iK	noK>iK	noK>iK	noK<iK	noK>iK	noK>iK

noK=einzeln, iK=intraspezifische Konkurrenz; Die Analyse erfolgte stets ohne die Daten der Mixkultur.

a. Alle Daten wurden vor der Analyse lg-transformiert

b. wegen inhomogener Varianzen ist das faktische Signifikanzniveau dreimal höher als das gewählte (Lindquist 1953)

Signifikanzniveau: † $P < 0,10$ * $P < 0,05$ ** $P < 0,01$ *** $P < 0,001$

masse pro Ramet verändert hatten, liegt der Schluss nahe, dass die Ramets unter Konkurrenz eine höhere Gewebedichte entwickelt haben.

Anders als bei *C. dubium* und *G. officinalis* hatte Konkurrenz keinen Einfluss auf die Anzahl der unterirdischen Knospen als Parameter der vegetativen Fortpflanzung (Tab. 26). Unter Konkurrenz mit *A. stolonifera* verringerte sich die Knospenanzahl (rhizombürtige Halmknospen) nur tendenziell (Tab. 25). Konkurrenz hatte auch keinen Effekt auf die Anzahl fertiler Ramets (Tab. 17A). Die Anzahl blütenträger Ramets war nur relativ auf Kosten der Rhizomlänge erhöht, jedoch nicht auf Kosten der am Rhizom angelegten Halmknospen (Tab. 24).

3.2.3. Konkurrenz nach abiotischem Stress

Konkurrenzeffekt

Die abiotische Umwelt hatte global gesehen, d.h. über alle Arten hinweg, keinen signifikanten Einfluss auf die von den Testarten ausgehende Konkurrenz (= Konkurrenzeffekt, Tab. 15). Auf Artebene gab es jedoch diesen Einfluss, der zwar nicht statistisch, aber verbal beschreibbar ist: Sowohl Sommertrockenheit als auch Überflutung schwächten den Konkurrenzeffekt von *C. dubium* ab. Am stärksten wirkten beide Umweltfaktoren zusammen (Abb. 17). Der Konkurrenzeffekt von *G. officinalis* wurde hingegen verstärkt, jedoch nur durch Überflutung oder Sommertrockenheit, nicht durch beide zusammen. Der Konkurrenzeffekt von *J. atratus* blieb gänzlich umweltunabhängig.

Ob die abiotische Umwelt den Konkurrenzeffekt oder auch die Konkurrenzantwort (siehe unten) der drei Stromtalarten verändert hat, zeigt sich des Weiteren an signifikanten Wechselwirkungen zwischen dem Faktor Konkurrenz und den Faktoren Überflutung und Sommertrockenheit (siehe Tab. 16, Tab. 18, Tab. 20, Tab. 22, Tab. 24, Tab. 26).

So verstärkte abiotischer Umweltstress bei *J. atratus* die konkurrenzbedingte Abnahme des α -Aminostickstoffgehalts der Blätter, vor allem nach Sommertrockenheit (Abb. 18). Bei den anderen beiden Arten kam es zu keinen signifikanten Modifikationen dieser Größe.

Konkurrenzantwort von *C. dubium*

Sommertrockenheit – Sommertrockenheit machte bei *C. dubium* die negative Wirkung von Konkurrenz auf das Überleben, die Biomasse, die Rametzahl und die Knospenzahl erst deutlich oder verstärkte sie. Die positive Wirkung auf die Blattlänge (interspezifische Konkurrenz) wurde kompensiert. Die konkurrenzbedingte Stimulation der Blattanzahl und TM pro Ramet wurde dagegen verstärkt.

Winter/Frühjahrsüberflutung – Die konkurrenzbedingte Abnahme des Überlebens, der Biomasseproduktion, der Rametzahl sowie der Fertilität wurde durch Winter/Frühjahrsüberflutung oft mehr als kompensiert. Die konkurrenzbedingte Zunahme der Blattlänge aber auch die Verringerung der Wurzelknospenzahl wurden erst sichtbar. Durch die starke überflutungsbedingte Abnahme der Blattzahl und TM pro Ramet in der Einzelkultur war es bei beiden Parametern sowohl zu einer Verschiebung der Konkurrenzverhältnisse als auch zu einer Umkehrung ihrer Richtung gekommen. Ohne Überflutung hatte nur Konkurrenz mit *A. stolonifera* einen Effekt, und zwar einen negativen. Mit Überflutung wurde dieser Effekt aufgehoben und es kam sogar zu einem stark fördernden Einfluss der intraspezifischen Konkurrenz.

Von allen Konkurrenzantworten waren bei *C. dubium* nur die relative Allokation in die Wurzeln und die in die generative Fortpflanzung resistent gegenüber der abiotischen Umwelt.

Konkurrenzantwort von *G. officinalis*

Sommertrockenheit – Die besonders folgenreiche Abnahme der Überlebensrate durch Konkurrenz wurde bei dieser Art durch Sommertrockenheit weiter verstärkt. Sie sank hier auf unter 40 %. Abgeschwächt wurde zudem die konkurrenzbedingte Allokation in die vegetative Fortpflanzung.

Winter/Frühjahrsüberflutung – Winter/Frühjahrsüberflutung hatte keine verstärkende, sondern eine abschwächende Wirkung. Dies galt für die konkurrenzbedingte Abnahme der Gesamtbiomasse, der Rametanzahl pro Individuum und die Abnahme der absoluten und relativen Fertilität.

Insgesamt blieben bei *G. officinalis* aber die meisten konkurrenzbedingten Veränderungen umweltresistent. Dazu gehören die Modifikationen der Biomasseproduktion, der relativen Allokationen in die ober- und unterirdischen Organe, der Verzweigung, der Rametmorphologie und der Knospenzahl.

Konkurrenzantwort von *J. atratus*

Sommertrockenheit – Auch bei dieser Art wurde durch Sommertrockenheit die konkurrenzinduzierte Reduktion des Überlebens weiter verstärkt. Die Rate unter Konkurrenz mit *A. stolonifera* sank auf unter 20%. Die konkurrenzbedingte Zunahme der relativen Rhizombiomasse (nur intraspezifisch) und die Abnahme der Gesamtbiomasse wurden zudem ausgeglichen.

Winter/Frühjahrsüberflutung – Die negative Wirkung von Konkurrenz auf die Halmknospenzahl, die Rametzahl und die konkurrenzbedingt veränderte Biomasseallokation in die oberirdischen Organe wurden durch die Überflutung sichtbar bzw. verstärkt. Zwar wurde keine der Konkurrenzantworten kompensiert. Das Überleben und die Gesamtbiomasse blieben aber unverändert.

Wie bei *G. officinalis* waren insgesamt auch bei *J. atratus* die meisten Konkurrenzantworten umwelt-resistent. Dies gilt vor allem für die bezüglich der Rametmorphologie und der Fortpflanzung.

3.3. Abiotischer Stress im Simulationsversuch

3.3.1. Phänologie der Arten

C. dubium

Sommertrockenheit – Sommertrockenheit blieb ohne Einfluss auf die Überlebensrate und die Rametdichte (Tab. 17B, Tab. 18). Interessanterweise verstärkte Sommertrockenheit die Gesamtbiossproduktion, allerdings nur in der Einzelkultur (signifikante Konk \times Tr Wechselwirkung: Tab. 18, Tab. 19). Die oberirdische Trockenmasse pro Ramet blieb dabei konstant, während die Blattbildung (Anzahl/Ramet) stimuliert wurde. Die Blattlänge veränderte sich jedoch abermals nicht gerichtet, sondern in Abhängigkeit von der Konkurrenzsituation (signifikante Konk \times Tr Wechselwirkung).

Zu einer trockenheitsbedingten Zunahme des Wurzel/Spross-Verhältnisses kam es nur bei überflutet gewesenen Pflanzen, sonst zu einer Abnahme (signifikante O₂ \times Tr Wechselwirkung).

Sowohl die vegetative als auch die generative Fortpflanzung und deren Verhältnis blieben von einer Sommertrockenheit unbeeinflusst (Tab. 17B, Tab. 19).

Winter/Frühjahrsüberflutung – Nur bei dieser Art verringerte Überflutung die Überlebensrate (Tab. 17B, Tab. 19). Während das Wurzel/Spross-Verhältnis unbeeinflusst blieb, nahm die Gesamtbioss ab (Tab. 18, Tab. 19), vor allem in der Einzelkultur (signifikante Konk \times O₂ Wechselwirkung). Dort hatte der Verlust bei dramatischen 85-95% gelegen.

Nach Überflutung waren sowohl die Rametanzahl pro Individuum als auch die oberirdische Trockenmasse des einzelnen Ramet dezimiert. Allerdings hatte sich der letzte Parameter unter intraspezifischer Konkurrenz gesteigert (signifikante Konk \times O₂ Wechselwirkung). Die Blattanzahl pro Ramet blieb von einer Überflutung unberührt. Aber die Blattlänge veränderte sich, wobei die Richtung wieder abhängig von der Konkurrenzsituation war (signifikante O₂ \times Tr Wechselwirkung).

Auf Ebene der Fortpflanzung hatte Überflutung sowohl einen negativen Effekt auf die Knospenzahl, es hatte häufig Totalausfälle gegeben, als auch auf die Fertilität (Tab. 17B, Tab. 19). Überflutete Pflanzen gelangten einzeln wachsend nie zur Blüte. Das Verhältnis zwischen der Anzahl blütentragender Ramets und der Anzahl der Wurzelknospen blieb allerdings von der abiotischen Umwelt unabhängig.

G. officinalis

Sommertrockenheit – Sie hatte keinen globalen gerichteten Einfluss auf die Überlebensrate dieser Art (Tab. 17B). Erst unter Konkurrenz mit *A. stolonifera* zeigte sich eine starke Abnahme (Tab. 21).

Sommertrockenheit verringerte die Gesamtbiomasseproduktion ebenso wie die Anzahl der Ramets pro Individuum (Tab. 20, Tab. 21).

Kompensatorisch zur abnehmenden Rametzahl steigerten sich der Verzweigungsgrad (Tab. 20, Tab. 21) und die absolute oberirdische Trockenmasse der Ramets (Tab. 22, Tab. 23). Die Ramets hatten an Höhe zu- aber gleichzeitig an Dicke abgenommen. Die relative Biomasseallokation in die oberirdischen Organe blieb dennoch von der Sommertrockenheit unbeeinflusst (Tab. 20, Tab. 21). Dies galt auch für die relative Allokation der Biomasse in die Wurzeln und ins Rhizom.

Von allen drei Arten gab es nur bei *G. officinalis* einen signifikanten Einfluss der Sommertrockenheit auf die Knospenanzahl. Sie wurde reduziert. Die generative Fortpflanzung blieb unbeeinflusst, und zwar sowohl die absolute als auch relative Form (Tab. 20, Tab. 24).

Winter/Frühjahrsüberflutung – Die Überlebensrate, die Gesamtbiomasse und die Rametanzahl pro Individuum blieben unverändert (Tab. 17B, Tab. 20). Im Kontext des klonalen Wachstums steigerte Überflutung jedoch deutlich den Verzweigungsgrad der Ramets (Tab. 20, Tab. 21), obwohl sich die TM pro Ramet global nicht verändert hatte (Tab. 22). Die Ramets waren zwar nach Überflutung stets länger, aber ihre Dicke blieb unbeeinflusst (Tab. 22, Tab. 23). Insgesamt konnte dennoch eine gerichtete Biomasseallokation von den Wurzeln in die oberirdische Biomasse aufgedeckt werden (Tab. 20, Tab. 21). Die relative Trockenmasse der Wurzeln reduzierte sich um etwa 10%.

Überflutung hatte keinen Einfluss auf die unterirdische Knospenanzahl. Auch die Fertilität hatte abgenommen und die Fruchtbildung wurde verzögert ($\chi^2 = 19,8$ FG = 9 $P < 0,019$; Abb. 20). Überflutung verringerte darüber hinaus die Anzahl der Blüten + Früchte sowohl relativ zur Anzahl der Rhizomknospen als auch zur Anzahl der Verzweigungen (Tab. 20, Tab. 24, Tab. 21).

J. atratus

Sommertrockenheit – Wie bei *G. officinalis* blieb Sommertrockenheit auch bei dieser Art global ohne gerichteten Einfluss auf die Überlebensrate (Tab. 17B), wirkte aber im Konkurrenzansatz mit *A. stolonifera* stark reduzierend (Tab. 25). Auch verringerten sich die Gesamtbiomasseproduktion und die Anzahl der Ramets pro Individuum (Tab. 26, Tab. 25), und der letzte Effekt verschwand unter Konkurrenz mit *A. stolonifera* (signifikante Konk \times Tr Wechselwirkung).

Auch stimulierte Sommertrockenheit ungeachtet der schwindenden Rametzahl die absolute oberirdische Trockenmasse pro Ramet (Tab. 22, Tab. 23). Die Ramets von *J. atratus* waren nun aber im Gegensatz zu denen von *G. officinalis* weder länger noch dicker gewachsen. Offenbar hatte sich die Gewebedichte stark erhöht. Insgesamt hatte dies zu einer verstärkten Allokation in die oberirdische Biomasse geführt (Tab. 26, Tab. 25), und zwar auf Kosten des Rhizoms. Dessen Länge als Parameter des klonalen Wachstums hatte sich schließlich verringert. Die Allokation in die Wurzeln blieb wie bei *G. officinalis* unbeeinflusst.

Wie bei *C. dubium* blieben sowohl die vegetative als auch die generative Fortpflanzung unbeeinflusst (Tab. 26, Tab. 17B). Zumindest relativ gesehen war die Anzahl blütentragender Halme auf Kosten der Rhizomlänge, jedoch nicht auf Kosten der angelegten Rhizomknospen erhöht (Tab. 24, Tab. 25).

Winter/Frühjahrsüberflutung – Die Überlebensrate blieb unbeeinflusst (Tab. 17B). *J. atratus* reagierte als einzige der 3 Arten auf Überflutung mit einer Zunahme der Gesamtbiomasse (Tab. 26, Tab. 25). Die Rametanzahl pro Individuum blieb dabei konstant. Gesteigert hatte sich stattdessen die absolute oberirdische Trockenmasse pro Ramet (Tab. 22, Tab. 23). Die Ramets waren nach einer Überflutung stets länger und dicker. Wie *G. officinalis* zeigte dann auch *J. atratus* eine verstärkte Allokation in die oberirdische Biomasse, und zwar auf Kosten der Wurzeln, denn die relative Trockenmasse der Wurzeln hatte um etwa 10 % abgenommen. Die relative Trockenmasse des Rhizoms hatte sich statt-

dessen erhöht, und zwar um bis zu 6 %. Überflutung steigerte die Rhizomlänge als Parameter des klonalen Wachstums vor allem ohne Konkurrenz (signifikante $O_2 \times \text{Konk}$ Wechselwirkung).

Nur bei dieser Art steigerte Überflutung die unterirdische Knospenanzahl und förderte die Blütenbildung (Tab. 26, Tab. 17B, Tab. 25). Die Anzahl blütentragender Halme war dabei allerdings weder auf Kosten der Rhizomlänge noch auf Kosten der angelegten Rhizomknospen erhöht (Tab. 24, Tab. 25).

3.3.2. Kohlenhydrathaushalt

Vergleich der Arten und der Jahreszeiten

Die Wurzeln waren bei allen drei Arten das wichtigste unterirdische Speicherorgan für die Stärke (Tab. 27A, Abb. 21). *C. dubium* und *J. atratus* lagerten dort im Herbst mit 125 bis 250 mg Glu/g TM zwei- bis viermal mehr Stärke ein als *G. officinalis*.

Während sich bis zum Frühjahr der Stärkegehalt aller Organe von *G. officinalis* und *J. atratus* nur um etwa 25 % verringerte, sank er bei *C. dubium* um etwa 50 %.

Bei den absoluten Zuckergehalten gab es zwischen den Arten und Jahreszeiten keine deutlichen Unterschiede (Abb. 22). Nur bei *J. atratus* fielen die Gehalte der Wurzel und Knospen vom Herbst zum Frühjahr um 50 % ab, bei *G. officinalis* im Rhizom um 30 %. Die Gehalte der Wurzeln lagen global, d.h. über alle Arten und Jahreszeiten hinweg, bei etwa 300 $\mu\text{mol/g}$ TM, die der Knospen bei 600 $\mu\text{mol/g}$ TM. Die verschiedenen abiotischen Stressperioden wirkten modifizierend (Tab. 27B).

Tab. 27 ANOVA oder Kruskal Wallis H-Test zum Einfluss der Winter/Frühjahrsüberflutung (O_2 , 120 d), der Sommertrockenheit (Tr, 60 d) und des unterirdischen Pflanzenorgans (Organ)

(A) auf den **Stärkegehalt** im Herbst bzw. auf die bis zum Frühjahr mobilisierte Stärkemenge und **(B)** auf den **Absolutgehalt freier Zucker** im Herbst und Frühjahr

Variations- ursache	<i>C. dubium</i>		<i>G. officinalis</i>		<i>J. atratus</i>	
	Herbst	Frühjahr	Herbst	Frühjahr	Herbst	Frühjahr
(A) Stärkegehalt bzw. mobilisierte Stärkemenge						
	FG _{C.d/G.o/J.a}	F P	F P	F ^a P	F P	F ^b P
O ₂	1/1/1	10,1 *	6,4 *	0,4	0,4	4,0
Tr	1/1/1	65,5 ***	220,2 ***	0,2	2,3	0,1
Organ	0/2/1			7,8 **	4,9 **	152,6 ***
O ₂ × Tr	1/1/1	0,1	0,1	1,3	3,1 †	0,1
Organ × O ₂	0/2/1			0,3	6,3 **	0,0
Organ × Tr	0/2/1			0,1	0,4	2,0
Organ × O ₂ × Tr	0/2/1			2,3	13,7 ***	0,2
Fehler	in Klammern	(8)	(32)	(24)	(96)	(16)
(B) Absolutgehalt freier Zucker						
	FG _{C.d/G.o/J.a}	χ^2 P	F P	F P	F P	F P
O ₂ , Tr, O ₂ +Tr	3/-/-	7,5 †				
O ₂	1/1/1		0,1	1,0	19,6 ***	0,4
Tr	1/1/1		41,1 ***	35,0 ***	11,4 **	1,4
Organ	-/2/1			202,4 ***	66,9 ***	762,7 ***
O ₂ × Tr	1/1/1		22,5 **	0,4	4,3 *	6,3 *
Organ × O ₂	-/2/1			2,9	2,0	0,3
Organ × Tr	-/2/1			0,3	0,5	0,6
Organ × O ₂ × Tr	-/2/1			1,1	0,5	0,1
Fehler	8/24/16					0,8

a. Alle Daten wurden vor der Analyse lg-transformiert
 b. wegen inhomogener Varianzen ist das faktische Signifikanzniveau dreimal höher als das gewählte (Lindquist 1953)
 Signifikanzniveau: † $P < 0,10$ * $P < 0,05$ ** $P < 0,01$ *** $P < 0,001$

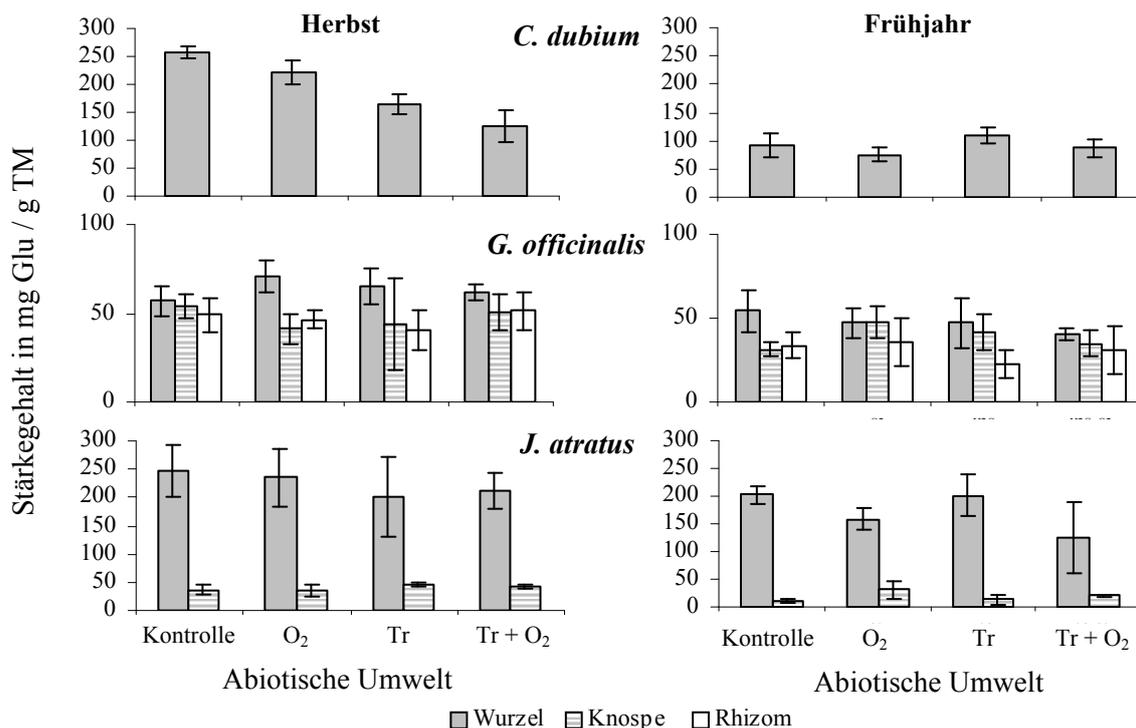


Abb. 21 Mittlere Stärkegehalte (\pm Stabw, $n = 5$) der verschiedenen unterirdischen Organe von *C. dubium*, *G. officinalis* und *J. atratus* unter dem Einfluss von 120 Tagen Winter/Frühjahrsüberflutung (O₂) und 60 Tagen Sommertrockenheit (Tr), linke Reihe im Herbst, rechte Reihe im Frühjahr. Ernte 14.11.2002 und 15.4.2003.

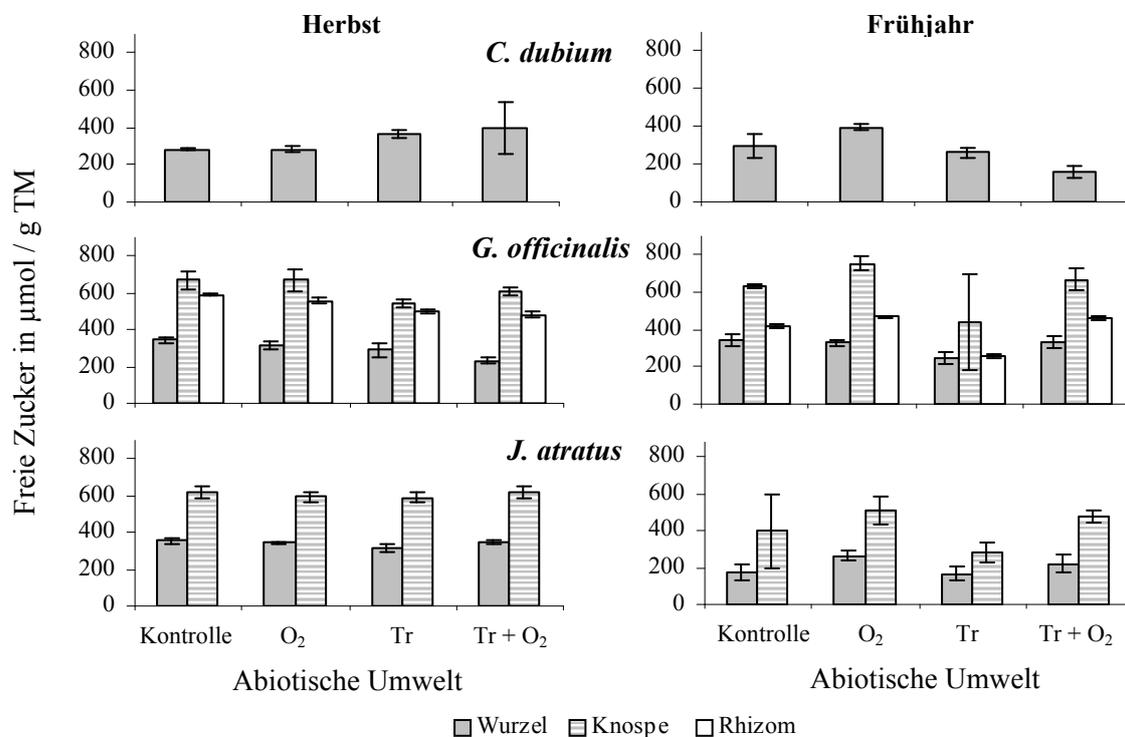


Abb. 22 Mittlere freie Zuckergehalte (\pm Stabw, $n = 3$) der verschiedenen unterirdischen Organe von *C. dubium*, *G. officinalis* und *J. atratus* unter dem Einfluss von 120 Tagen Winter/Frühjahrsüberflutung (O₂) und 60 Tagen Sommertrockenheit (Tr), linke Reihe im Herbst, rechte Reihe im Frühjahr. Ernte 14.11.2002 und 15.4.2003.

C. dubium

Herbst – Vor allem Sommertrockenheit aber auch Winter-/Frühjahrsüberflutung hatten einen negativen Einfluss auf die Menge der in den Wurzeln gespeicherten Stärke (Tab. 27A, Abb. 21). Folglich wurde dann am meisten Stärke eingelagert, wenn die Pflanzen im Sommer ausreichend mit Wasser versorgt gewesen waren und die winterliche Ruheperiode ohne Überflutung überstanden hatten, wie bei Standorten an der Überflutungskante. Das Ergebnis heißt aber auch, dass auch dann noch viel Stärke eingelagert wurde, wenn die sommerfeucht gewachsenen Pflanzen im Winter/Frühjahr überflutet waren (Abb. 21).

Nach einer kürzlich überstandener Sommertro-

ckenheit waren neben der verminderten Stärkespeicherung die absoluten Zuckergehalte der Wurzeln erhöht, besonders der relative Glukoseanteil (Tab. 27B, Abb. 22, Abb. 23, Tab. A3 im Anhang). Der Fruktose- und der Saccharoseanteil waren erniedrigt.

Die wesentlich länger zurückliegende Überflutung veränderte die Muster entgegengesetzt. Das heißt, wenn beide abiotischen Stressperioden auf die Pflanzen eingewirkt hatten, traten im herbstlichen Zuckermuster kaum Veränderungen auf, eine Trockenperiode bleibt somit unerkannt.

Frühjahr – Es scheint als sinke am Beginn der Vegetationsperiode der Stärkegehalt der Wurzeln unabhängig von der abiotischen Umwelt auf ein Schwellniveau ab (Abb. 21). Damit hatten Pflanzen, die im Sommer unter einer guten Wasserversorgung gewachsen waren und daher im Herbst am meisten Stärke eingelagert hatten, im folgenden Frühjahr mehr Stärke in ihren Wurzeln mobilisiert als die anderen Pflanzen (Tab. 27A). Die absoluten Zuckergehalte waren in diesen Wurzeln erhöht (Abb. 22, Tab. 27B), während sie bei den Sommertrockenheitsvarianten erniedrigt waren.

Überflutung als unmittelbar erlebte Stressperiode hatte interessanterweise einen leicht hemmenden Einfluss auf die Stärkemobilisierung im Frühjahr. Der freie Zuckergehalt veränderte sich jedoch ungerichtet, d.h. er war enorm von der Wasserversorgung der Pflanzen im Vorjahr abhängig (signifikante $O_2 \times Tr$ Wechselwirkung).

Verschiebungen im Zuckermuster der Wurzeln zeigten dagegen einen eindeutigen Einfluss der frühjährlichen Überflutung an (Abb. 23, Tab. A3). Es kam zu einer Abnahme des Glukose- und Fruktoseanteils bzw. zu einer Zunahme des Saccharoseanteils, was - wie oben beschrieben - bis in den Herbst hinein sichtbar blieb. Die länger zurückliegende Sommertrockenheit zeigte sich im Muster nur schwach.

G. officinalis

Herbst – Von dieser Art wurde nur wenig Stärke im Herbst gespeichert. Dabei lagerten die Wurzeln mehr ein als das Rhizom und die Knospen (Tab. 27A, Abb. 21). Auch die Gesamtzuckergehalte waren in den Wurzeln am höchsten und in den Knospen am niedrigsten (Tab. 27B, Abb. 22).

Die von den Pflanzen kürzlich erfahrene Wasserversorgung (= Sommertrockenheit) hatte weder einen Einfluss auf die Höhe noch auf den Ort der Stärkeeinlagerung (Tab. 27A). Nur die absoluten freien Zuckergehalte waren durch ein gestörtes sommerliches Wasserdargebot in allen Organen verringert

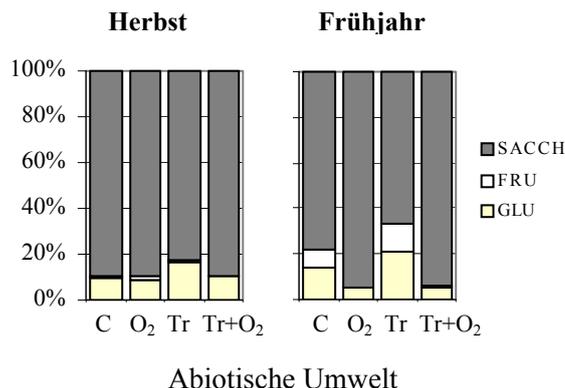


Abb. 23 Zuckermuster der Wurzeln von *C. dubium* unter dem Einfluss von Winter/Frühjahrsüberflutung (O₂, 120 d) und Sommertrockenheit (Tr, 60 d), C = Kontrolle; links im Herbst, rechts im Frühjahr. Ernte 14.11.2002 und 15.4.2003.

(Tab. 27B, Abb. 22). Die Glukose- und Fruktoseanteile am Gesamtzucker nahmen ebenfalls ab, der Saccharoseanteil nahm zu (Abb. 24, Tab. A3 im Anhang). Diese Musteränderung fand sich bei Pflanzen, die durch eine Überflutung vorgestresst waren, vor allem in den Wurzeln und bei Pflanzen ohne Vorstress im Rhizom und in den Knospen (jeweils signifikante $O_2 \times Tr$ Wechselwirkung). Die wesentlich länger zurückliegende Überflutung verursachte keine globalen Musteränderungen.

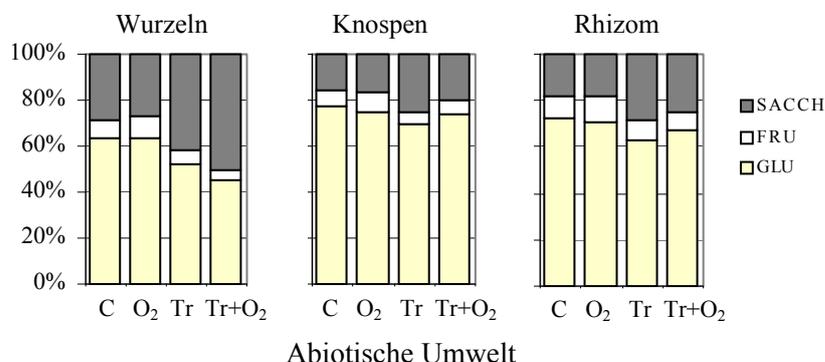


Abb. 24 Zuckermuster der unterirdischen Organe von *G. officinalis* im Herbst unter dem Einfluss von Winter/Frühjahrsüberflutung (O_2 , 120 d) und Sommertrockenheit (Tr, 60 d), C = Kontrolle. Ernte 14.11.2002.

Frühjahr – Das Rhizom und die Knospen hatten die stärkste bzw. die schwächste Stärkemobilisierung aller drei Organe im Frühjahr (Tab. 27A, Abb. 21). Wie im Herbst waren die absoluten freien Zuckergehalte in den Knospen am niedrigsten und in den Wurzeln am höchsten (Tab. 27B, Abb. 22). Insgesamt reagierten die Organe bei *G. officinalis* sehr uneinheitlich auf die verschiedenen Umweltperioden (signifikante Organ $\times O_2 \times Tr$ Wechselwirkung; Tab. 27A). Damit hatte eine unmittelbar erfahrene Überflutung keinen globalen Einfluss auf die Stärkemobilisierung. Es wurde stets etwa 40 % der eingelagerten Stärke mobilisiert. Nur in den Wurzeln wurde dieser Prozess zusätzlich durch eine Überflutung gesteigert (signifikante Organ $\times O_2$ Wechselwirkung).

Die absoluten freien Zuckergehalte erhöhten sich nach einer Überflutung in allen Organen (Tab. 27B), und zwar besonders bei durch Sommertrockenheit vorgestressten Pflanzen (signifikante $O_2 \times Tr$ Wechselwirkung).

Wie schon im Herbst reagierten die Zuckermuster in den Wurzeln und im Rhizom empfindlicher auf Veränderungen der abiotischen Umwelt als in den Knospen. Im Frühjahr nahm im Rhizom und in den Wurzeln der Glukoseanteil überflutungsbedingt zu, der Fruktose- und der Saccharoseanteil nahmen ab (Abb. 25, Tab. A3).

Sommertrockenheit als länger zurückliegender Stress hatte in Abhängigkeit von der Überflutungsvariante in allen Organen vor allem zu einer Abnahme der freien Zuckergehalte geführt (Tab. 27B, Abb. 22). Auch der relative Saccharosegehalt hatte trockenheitsbedingt abgenommen (Abb. 25, Tab. A3).

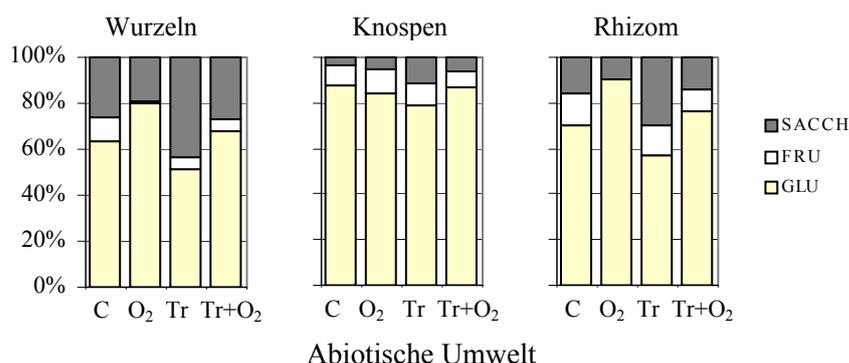


Abb. 25 Zuckermuster der unterirdischen Organe von *G. officinalis* im Frühjahr unter dem Einfluss von Winter/Frühjahrsüberflutung (O_2 , 120 d) und Sommertrockenheit (Tr, 60 d), C = Kontrolle. Ernte 15.4.2003

J. atratus

Herbst – Die meiste Speicherstärke dieser Art befand sich zu dieser Jahreszeit in den Wurzeln. Das war etwa fünf- bis sechsmal mehr als in den Knospen (Abb. 21).

Es konnte weder auf den Ort noch auf die Höhe der Einlagerung ein Umwelteffekt aufgedeckt werden (Tab. 27A). Auch die freien Zuckergehalte (Tab. 27B, Abb. 22) und sogar die Zuckermuster (Abb. 26, Tab. A3 im Anhang) blieben bei *J. atratus* konträr zu den anderen beiden Arten von der abiotischen Umwelt unbeeinflusst.

Frühjahr – Die Wurzeln mobilisieren stets mehr Stärke als die Knospen (Tab. 27A, Abb. 21). Sie mobilisierten besonders viel Stärke nach einer unmittelbar überstandenen Überflutung (signifikante O₂ × Organ Wechselwirkung). Als noch sensibler in Bezug auf eine Überflutung erwiesen sich die absoluten und relativen Zuckergehalte (Tab. 27B, Tab. A3).

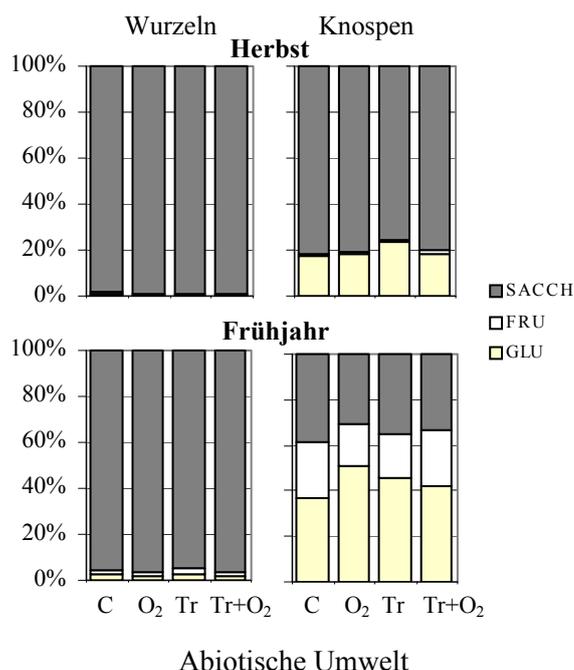


Abb. 26 Zuckermuster der unterirdischen Organe von *J. atratus* im Herbst und im Frühjahr unter dem Einfluss von Winter/Frühjahrsüberflutung (O₂, 120 d) und Sommertrockenheit (Tr, 60 d), C = Kontrolle. Ernte 14.11.2002 und 15.4.2003.

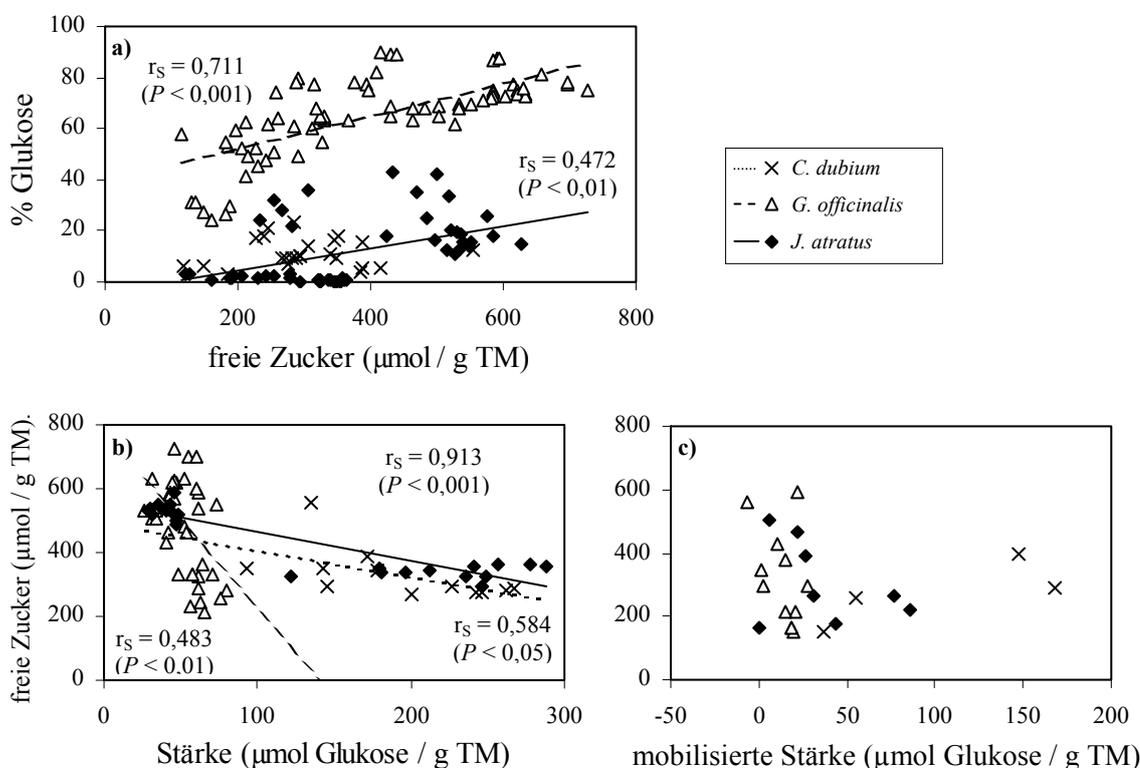


Abb. 27 Der Zusammenhang zwischen (a) dem relativen Glukosegehalt und dem Gesamtgehalt an freien Zuckern (Einzelproben), (b) dem Gehalt an freien Zuckern und der Speicherstärke im Herbst (Einzelproben) und (c) dem Gehalt an freien Zuckern und der mobilisierten Stärke im Frühjahr (beides Mittelwerte) in den unterirdischen Organen von *C. dubium*, *G. officinalis* und *J. atratus*. Durchgezogene Linien (*J. atratus*), grob gestrichelte Linien (*G. officinalis*) und fein gestrichelte Linien (*C. dubium*) zeigen jeweils signifikante Korrelationen.

Wie bei *G. officinalis* stiegen die Gesamtgehalte nach einer Überflutung organübergreifend an (Abb. 22). Die relativen Saccharosegehalte der Knospen verringerten sich, die der Wurzeln erhöhten sich (Abb. 26). Hier war auch die Abnahme von Glukose und Fruktose signifikant. In den Knospen hatte sich allerdings die Veränderung der Zuckermuster in ähnlicher Weise auch vom Herbst zum Frühjahr vollzogen.

Die länger zurückliegende Sommertrockenheit hatte auf keinen Parameter einen Späteinfluss (Tab. 27A, Tab. 27B, Tab. A3).

Allgemein

Saccharose bildete bei *C. dubium* und *J. atratus* mit bis zu 99 % den Hauptzucker. Bei *G. officinalis* war es Glukose mit 50-90 %. Nur bei dieser Art und bei *J. atratus* gab es einen positiven Zusammenhang zwischen der Höhe der freien Zuckergehalte und den relativen Glukosegehalten (Abb. 27a).

Des weiteren gab es im Herbst bei allen drei Arten über alle untersuchten Organe hinweg einen negativen Zusammenhang zwischen dem Gehalt an Speicherstärke und dem Gehalt an freien Zuckern (Abb. 27b). Nur in den Knospen von *J. atratus* waren beide Gehalte voneinander unabhängig, denn der globale Zusammenhang verschwand im organspezifischen Datensatz.

Für das Frühjahr wurde bei keiner Art eine Korrelation zwischen den Zuckergehalten und der Menge an mobilisierter Stärke aufgedeckt (Spearman $P = 0,05$: Abb. 27c).

3.3.3. Stickstoffhaushalt

Die oberirdischen Organe vieler Pflanzenarten sind während der Hauptwachstumsperiode in großem Maße auf eine Stickstoffzufuhr in Form löslicher Aminosäuren aus den unterirdischen Stickstoff-assimilations- und -speicherorganen angewiesen. Im Zuge der Seneszenz kehrt sich der Stoffstrom um. Für einen Einblick in dieses Geschehen können bei mehrjährigen Pflanzenarten die unterirdischen Überdauerungsorgane in ihrer wechselnden Funktion als Quelle und Senke herangezogen werden.

Relative Aminosäuregehalte erlauben darüber hinaus unabhängig von der Größe des Nährstoffangebots Rückschlüsse auf den physiologischen Zustand des zellulären Fließgleichgewichtes. Die Aminosäuremuster geben somit einen Einblick in den Stoffwechselzustand der unterirdischen Pflanzenorgane, insbesondere nach längeren Stressperioden wie einer Sommertrockenheit oder einer Winter/Frühjahrsüberflutung.

Tab. 28 ANOVA zum Einfluss von 120 Tagen Winter/Frühjahrsüberflutung (O₂), 60 Tagen Sommertrockenheit (Tr) und dem unterirdischen Pflanzenorgan (Organ) auf den Gesamtaminosäuregehalt von *C. dubium*, *G. officinalis* und *J. atratus*.

Variations- ursache	FG <i>C.d/G.o/J.a</i>	<i>F</i> und <i>P</i>					
		<i>C. dubium</i>		<i>G. officinalis</i>		<i>J. atratus</i>	
		Herbst	Frühjahr	Herbst	Frühjahr	Herbst	Frühjahr
O ₂	1	10,6 *	3,8	0,4	5,0 *	15,2 **	28,6 ***
Tr	1	0,3	0,8	0,0	23,8 ***	4,7 *	20,0 ***
Organ	-/2/1			7,8 **	29,9 ***	171,0 ***	83,6 ***
O ₂ × Tr	1	10,5 *	7,2 *	46,9 ***	17,8 ***	12,8 **	17,8 **
Organ × O ₂	-/2/1			2,1	0,5	39,9 ***	59,4 ***
Organ × Tr	-/2/1			1,3	6,3 **	9,4 **	13,6 **
Organ × O ₂ × Tr	-/2/1			2,0	2,7	0,1	3,1
Fehler	8/24/16						

Signifikanzniveau: † $P < 0,10$ * $P < 0,05$ ** $P < 0,01$ *** $P < 0,001$

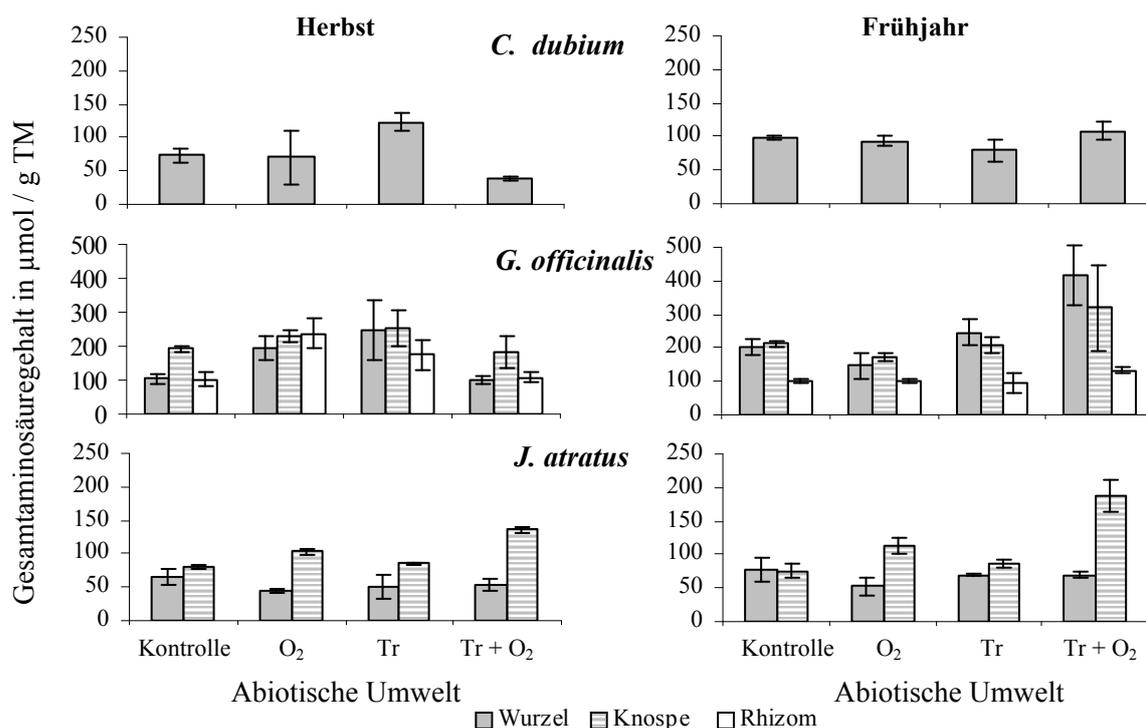


Abb. 28 Mittlere Gesamtaminosäuregehalte (± Stabw, n = 3) der verschiedenen unterirdischen Organe von *C. dubium*, *G. officinalis* und *J. atratus* im Herbst und im Frühjahr unter dem Einfluss von 120 Tagen Winter/Frühjahrsüberflutung (O₂) und 60 Tagen Sommertrockenheit (Tr). Ernte am 14.11.2002 und 15.4.2003.

C. dubium

Herbst – ARG war mit einem Gehalt von etwa 20 % die Hauptaminosäure der Wurzeln im Herbst. Sommertrockenheit als unmittelbar überstandener Stress hatte keinen gerichteten Einfluss auf den absoluten Aminosäuregehalt, denn ohne die länger zurückliegende Überflutung war dieser stark erhöht, mit Überflutung erniedrigt (signifikante O₂ × Tr Wechselwirkung: Tab. 28, Abb. 28).

Die Aminosäuremuster reagierten ähnlich abhängig. Zu sommertrockenheitsbedingten Änderungen kam es häufig nur in den Wurzeln der bereits durch Überflutung vorgestressten Pflanzen (signifikante O₂ × Tr Wechselwirkung bzw. Tr+O₂ ≠ Tr, O₂: Tab. A4 im Anhang). Dann erhöhten sich ASP, GLU, THR und TRY, während sich ASN und GLN verringerten (Abb. 29).

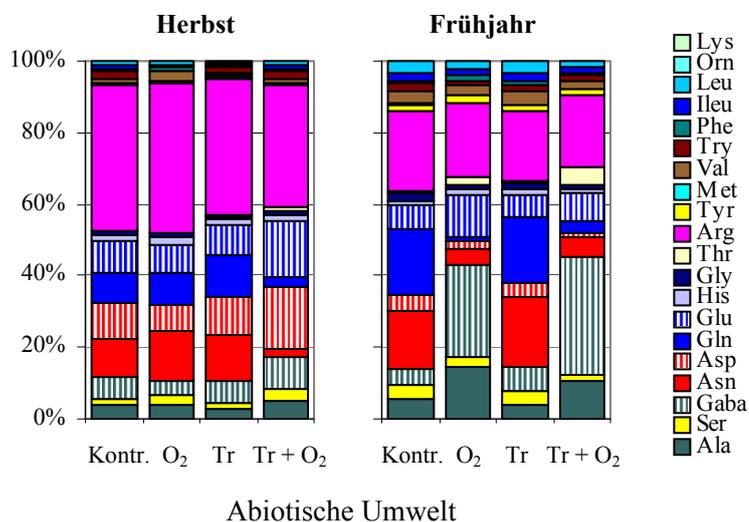


Abb. 29 Aminosäuremuster der Wurzeln von *C. dubium* im Herbst und im Frühjahr unter dem Einfluss von 120 Tagen Winter/Frühjahrsüberflutung (O₂) und 60 Tagen Sommertrockenheit (Tr). Kontr. = Kontrolle; Die Ernten erfolgten am 14.11.2002 und 15.4.2003.

Die länger zurückliegende Winter/Frühjahrsüberflutung hatte auch eine globale Wirkung. So verringerte sie den Gesamtaminosäuregehalt der Wurzeln (Tab. 28, Abb. 28). In den Mustern dieser Wurzeln waren als eine Art „Stressgedächtnis“ ALA und vor allem SER erhöht (Abb. 29, Tab. A4).

Frühjahr – Im Frühjahr war der absolute Aminosäuregehalt der Wurzeln in der Regel höher als im Herbst (Abb. 28). Wieder bildete ARG die Hauptaminosäure, obwohl sie nur noch etwa 10 % Anteil hatte. Je nach Überflutungsvariante kamen GLN, ASN einerseits und GABA andererseits hinzu.

Durch eine Winter/Frühjahrsüberflutung hatte sich der Gesamtaminosäuregehalt der Wurzeln, der direkt nach der Überflutung erfasst wurde, nur bei durch Sommertrockenheit vorgestressten Pflanzen verändert, und zwar erhöht (signifikante $O_2 \times Tr$ Wechselwirkung: Tab. 28, Abb. 28).

Der Blick auf das Aminosäuremuster der Wurzeln präzisiert die Wirkung der Überflutung (Abb. 29). Unabhängig von der Wasserversorgung der vorangegangenen Vegetationsperiode erhöhten sich GABA, ALA, GLU und THR, während GLN, ASN, ASP und SER abnahmen (Tab. A4). Auch der Gehalt vieler niedrigkonzentrierter Aminosäuren wie GLY, VAL, TRY, ILEU und LEU verringerte sich. Darüber hinaus hatten die überflutet gewesenen Pflanzen den im Frühsommer gemessenen α -Aminostickstoffgehalt ihrer Blätter reduziert (siehe Seite 38: Tab. 16, Abb. 18).

Die länger zurückliegende Sommertrockenheit war wie die Überflutung stärker im Aminosäuremuster als am Gesamtaminosäuregehalt zu erkennen. ASN und THR waren als „Gedächtnis“ bei allen durch Sommertrockenheit vorgestressten Pflanzen erhöht. ASP, GLU und SER waren erniedrigt.

G. officinalis

Herbst – In den Knospen war der absolute Aminosäuregehalt höher als in den Wurzeln und im Rhizom (Tab. 28, Abb. 28). GLN bildete mit über 80 % die Hauptaminosäure (Abb. 30). Demzufolge war es nur im kleinen Maßstab zu stressbedingten Musteränderungen gekommen.

Sommertrockenheit hatte den Gesamtaminosäuregehalt der unterirdischen Organe nur bei Pflanzen ohne Überflutungsvorstress erhöht (signifikante $O_2 \times Tr$ Wechselwirkung).

Die Aminosäuremuster der Wurzeln reagierten hingegen vor allem in überflutungsvorgestressten Pflanzen (Tab. A5 im Anhang). Dabei erhöhten sich ASP, ASN, GLY und TYR, während sich TRY verringerte. Darüber hinaus kam es in einzelnen Wurzeln zu einer starken Abnahme von GLN und einem Anstieg von GABA. Da diese Veränderungen nicht in allen Wurzeln aufgetreten waren, konnte für diese Aminosäuren kein statistischer Haupteffekt „Sommertrockenheit“ aufgedeckt werden.

Im Rhizom führte Sommertrockenheit stets zu einer Erhöhung von GLU, während sich TYR, ILEU, THR, ALA und GABA vor allem in Pflanzen ohne Überflutungsvorstress verringerten.

Auch in den Knospen stieg GLU nach Sommertrockenheit generell an. GLN sank hier von 82 % auf 75 %, allerdings auch dies nur in Pflanzen ohne Vorstress. Die anderen Aminosäuren reagierten kaum. Insgesamt war die Sommertrockenheit aus den Mustern der drei Organe nur schwach erkennbar.

Ein „Überflutungsstressgedächtnis“ war ebenso kaum ausgeprägt und nach überstandener Sommertrockenheit oft gar nicht mehr erkennbar. Die länger zurückliegende Winter/Frühjahrsüberflutung hatte auch beim Gesamtaminosäuregehalt keinen eindeutigen Effekt gezeigt (Tab. 28, Abb. 28).

Frühjahr – Im Vergleich zum Herbst war der absolute Aminosäuregehalt der Wurzeln im Frühjahr doppelt so hoch (Abb. 28). In den Knospen und im Rhizom gab es keine Veränderung. Daher ähnelten sich nun die Gehalte der Wurzeln und Knospen. Sie waren dort höher als im Rhizom. Wie schon im Herbst bildete GLN auch im Frühjahr mit großem Abstand die Hauptaminosäure der drei unterirdischen Organe. Je nach Überflutungsvariante kamen GABA und ALA hinzu.

Winter/Frühjahrsüberflutung führte nur in den unterirdischen Organen der Sommertrockenheitsvarianten zu einem Anstieg im Gesamtaminosäuregehalt (signifikante $O_2 \times Tr$ Wechselwirkung: Tab. 28), vor allem in den Wurzeln und Knospen (signifikante $Organ \times Tr$ Wechselwirkung). Die meisten überflutungsbedingten Veränderungen im Aminosäuremuster waren dagegen von einer vorrangegangenen Sommertrockenheit unabhängig. GABA und ALA waren in allen drei Organen erhöht, GLN, ASN und ASP verringert (Abb. 30, Tab. A6 im Anhang).

Es gab aber auch Unterschiede zwischen den Organen sowie sommertrockenheitsabhängige Reaktionen: Im Rhizom erhöhte sich der Gehalt von GABA vor allem bei den Pflanzen, die durch Sommertrockenheit vorgestresst waren. Im selben Organ und auch in den Wurzeln stieg stets der Gehalt von GLU. In Rhizom und Knospen sanken SER und VAL, in den Knospen vor allem nach Vorstress durch Sommertrockenheit. Das galt dort auch für ASP. ILEU sank nur in den Knospen, PHE nur in trocken vorgestressten Wurzeln. GLY stieg wiederum nur in nicht vorgestressten Wurzeln an.

Insgesamt war bei allen drei unterirdischen Organen der unmittelbar überstandene Überflutungsstress aus den Mustern sehr gut zu erkennen. Das „Stressgedächtnis“ für Sommertrockenheit war dagegen deutlich weniger ausgeprägt und wurde häufig erst nach einer Winter-/Frühjahrsüberflutung sichtbar (Abb. 30, Tab. A6).

Keinen Umwelteffekt hatte es auf den im Frühsommer erfassten α -Aminostickstoffgehalt der jungen Blätter von *G. officinalis* gegeben (siehe Seite 38: Tab. 16, Abb. 18).

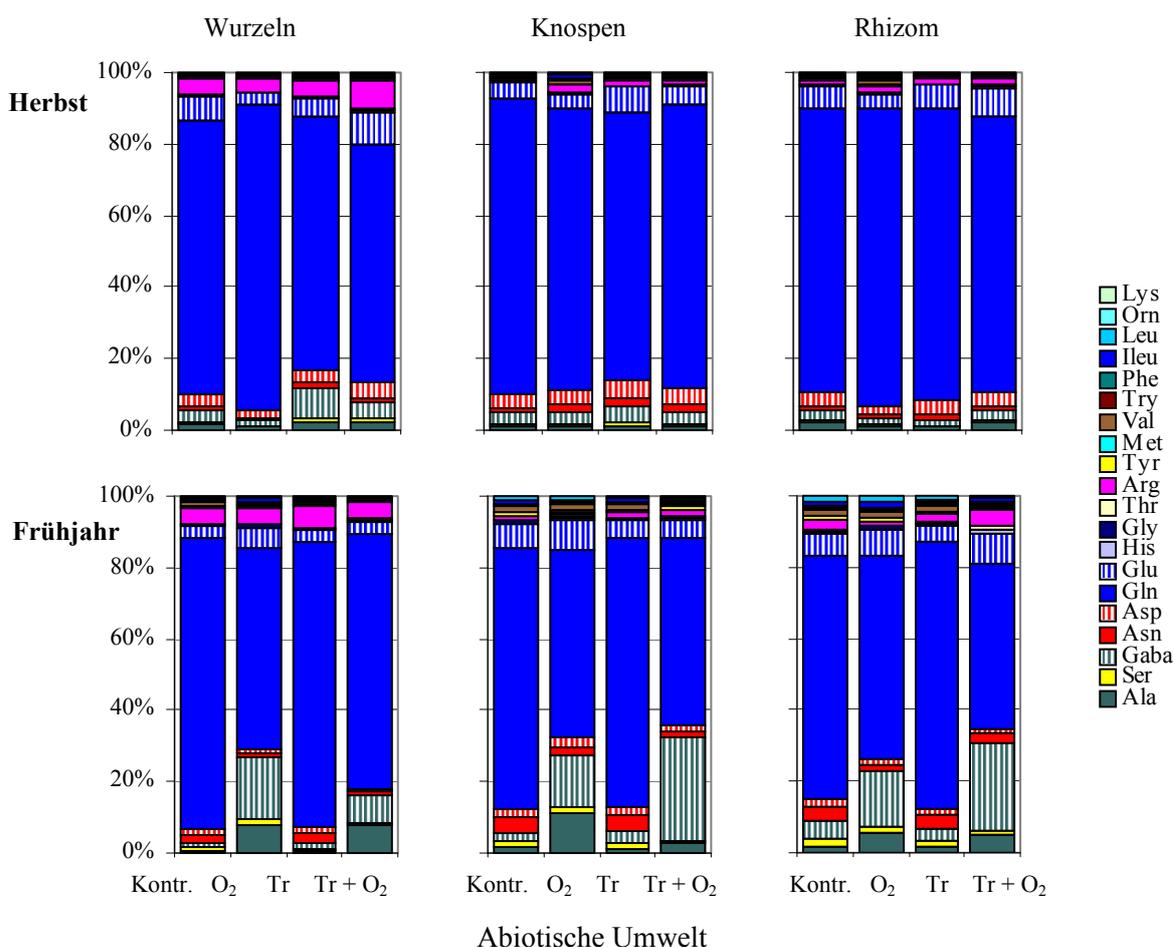


Abb. 30 Aminosäuremuster verschiedener Organe von *G. officinalis* im Herbst (oben) und im Frühjahr (unten) unter dem Einfluss von 120 Tagen Winter/Frühjahrsüberflutung (O_2) und 60 Tagen Sommertrockenheit (Tr). Kontr. = Kontrolle. Die Ernten erfolgten am 14.11.2002 und 15.4.2003.

J. atratus

Herbst – Der absolute Aminosäuregehalt war in den Knospen generell höher als in den Wurzeln (Tab. 28, Abb. 28). Hinsichtlich ihrer Aminosäuremuster unterschieden sich die beiden untersuchten Organe weiter. Hauptaminosäuren waren GLN und ASN mit Gehalten zwischen 10 und 40 %. Dazu kamen vor allem in den Wurzeln ARG (bis 40 %) und in den Knospen GLU (10 %).

Nach einer unlängst überstandenen Sommertrockenheit erhöhte sich der Gesamtaminosäuregehalt nur in den Knospen (signifikante Organ × Tr Wechselwirkung). Dies geschah vor allem in den Pflanzen, die durch Überflutung vorgestresst waren (signifikante O₂ × Tr Wechselwirkung).

Sommertrockenheit führte in den Knospen auch zu Veränderungen im Aminosäuremuster, diesmal jedoch ausschließlich nach Vorstress durch Überflutung (Abb. 31, Tab. A7 im Anhang). ASN erhöhte sich, SER und ALA verringerten sich. Die Muster der Wurzeln blieben generell unbeeinflusst.

Als eine Art „Stressgedächtnis“ für eine Winter-/Frühjahrsüberflutung waren in den Knospen ILEU, ARG und VAL erniedrigt und in den Wurzeln HIS erhöht. Der Gesamtaminosäuregehalt hatte sich erneut nur in den Knospen verändert (signifikante Organ × O₂ Wechselwirkung: Tab. 28, Abb. 28). Er war angestiegen. Die Wurzeln zeigten somit abermals keine Reaktion.

Frühjahr – Im Vergleich zum Herbst war der mittlere absolute Aminosäuregehalt beider Organe im Frühjahr kaum erhöht (Abb. 28). Damit besaßen die Knospen immer noch einen deutlich höheren Gehalt als die Wurzeln (Tab. 28). Die Frühjahrsgehalte der jeweiligen Hauptaminosäuren waren denen vom Herbst ähnlich (Abb. 31).

Nach einer Überflutung stieg der Gesamtaminosäuregehalt wie schon im Herbst nur in den Knospen an (signifikante Organ × O₂ Wechselwirkung). Dies geschah vor allem in Pflanzen, die durch Sommertrockenheit vorgestresst waren (signifikante O₂ × Tr Wechselwirkung).

Überflutung führte jedoch in beiden Organen zu Veränderungen im Aminosäuremuster (Tab. A8 im Anhang): In den Wurzeln erhöhten sich GABA, ALA, GLU, THR, TYR, VAL, PHE, ILEU und LEU, während sich ASP, ASN, GLN und ARG verringerten (Abb. 31). Die Veränderungen von ALA, ASN und GLN waren noch deutlicher bei durch Sommertrockenheit vorgestressten Pflanzen.

In den Knospen erhöhten sich ALA und - in den Wurzeln noch abnehmend – ASP nach einer Überflutung, während sich ASN, SER, GLY, VAL, ARG, ILEU, TYR und PHE verringerten.

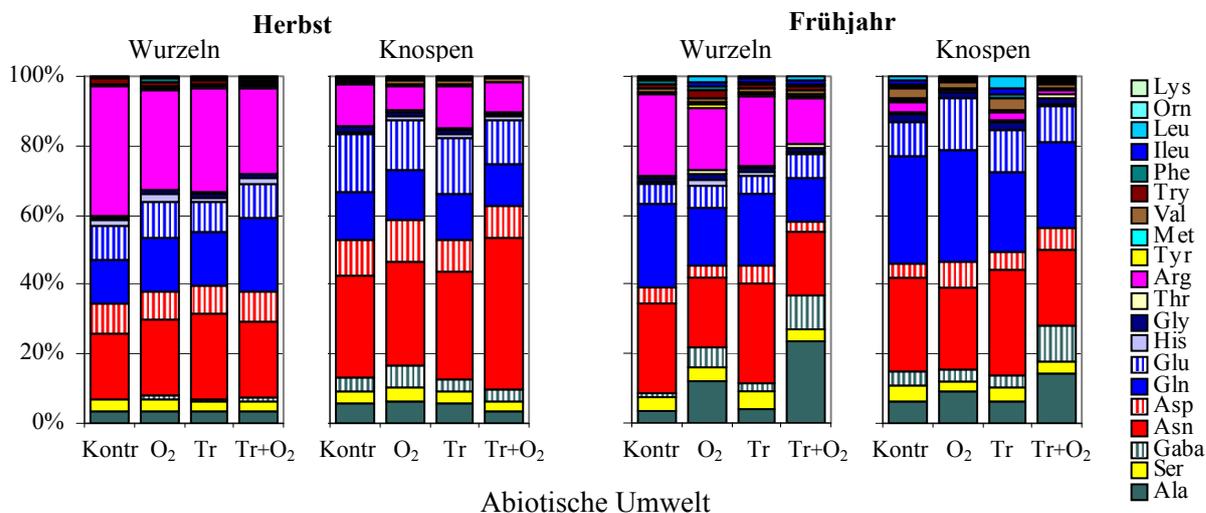


Abb. 31 Aminosäuremuster der verschiedenen Organe von *J. atratus* im Herbst und im Frühjahr unter dem Einfluss von 120 Tagen Winter/Frühjahrsüberflutung (O₂) und 60 Tagen Sommertrockenheit (Tr). Kontr = Kontrolle. Die Ernten erfolgten nur am Standort J I am 14. 11. 2002 und 15. 4. 2003.

Die Gehalte der letzten vier Aminosäuren waren in den Wurzeln noch überflutungsbedingt erhöht gewesen. Die Veränderungen von GABA und THR traten nur bei durch Sommertrockenheit vorgestressten Pflanzen auf. Die Veränderungen von ALA waren dort verstärkt.

Das „Stressgedächtnis“ in bezug auf Sommertrockenheit war bei *J. atratus* nicht sehr ausgeprägt. In den Wurzeln aller vorgestressten Pflanzen war nur GABA leicht erhöht, in den Knospen war GLN erniedrigt. Freilich waren die Gesamtgehalte in den Knospen der unter Sommertrockenheit gewachsenen Pflanzen erhöht (signifikante Organ \times Tr Wechselwirkung: Tab. 28, Abb. 28). Erinnert sei auch bei dieser Art an den α -Aminosäuregehalt der Blätter im Frühsommer. Dieser Gehalt wurde anders als bei den anderen zwei Arten bei *J. atratus* durch Sommertrockenheit vermindert (Tab. 16, Abb. 18).

Synthese

Ziel der Synthese ist es, aus allen gewonnenen Aminosäuremustern Kriterien herauszufiltern, die es am natürlichen Standort gestatten, die dort wirkende abiotische Umwelt als möglichen Überflutungs- oder Trockenstressor für die Pflanze zu erkennen. Darüber hinaus erlaubt ein Vergleich der Ergebnisse aus dem Simulationsversuch mit denen vom natürlichen Standort eine genauere qualitative Einordnung der Stressreaktionen.

ASN eignet sich hervorragend als Marker für einen unmittelbar erlebten Überflutungsstress im Frühjahr. Die Aminosäure nahm in 100 % der Fälle ab (Tab. A9 im Anhang). Wenn sie im Frühjahr zusätzlich als sommerliches Trockenstressgedächtnis auftrat, was nur für die Wurzeln von *C. dubium* zutreffend war, dann zunehmend. Das heißt, wenn man im Frühjahr eine Abnahme ihres relativen Gehaltes beobachtet, dann wäre diese Abnahme bei allen drei Arten mit hoher Wahrscheinlichkeit auf einen Überflutungsstress o.ä. zurückzuführen.

Genauso geeignet erscheinen die beiden Aminosäuren **ALA** und **GABA**. Sie stiegen nach einer Überflutungsperiode stets deutlich an (siehe auch Abb. 29, Abb. 30, Abb. 31). Als Spätreaktion auf sommerlichen Wassermangel nahm ihre Summe, anders als die diffusen Reaktionen der Einzelaminosäuren, immer nur bei überflutungsgestressten Pflanzen zu. Das heißt ein Anstieg der Summe beider Aminosäuren muss im Frühjahr als eindeutige Reaktion auf Überflutung interpretiert werden.

Nur etwas weniger sensibel als ALA, GABA und ASN reagierten GLU und GLN auf Überflutung. GLU stieg in 87 % aller Fälle und GLN sank in 87 % aller Fälle. GLN ist als Marker für Überflutungsstress dennoch nicht geeignet, da seine Reaktion im Frühjahr nicht von einem eventuellen sommerlichen Wassermangel abzugrenzen ist. Die Reaktion von **GLU** kann hingegen durch vorrangegangenen sommerlichen Wasserstress höchstens abgeschwächt werden. Hier weist eine Zunahme im Frühjahr also immer auch auf einen überstandenen Überflutungsstress hin.

Ein reines „Trockenstressgedächtnis“ existiert im Frühjahr nicht. Die Aminosäuren, die sich in ihren Gehalten wenn, dann gerichtet veränderten, reagierten immer auch auf Überflutung.

Im Herbst waren einige Wochen nach dem sommerlichen Trockenstress generelle Veränderungen im Aminosäurestoffwechsel der drei untersuchten Arten nicht sehr deutlich (Tab. A10 im Anhang). Art-spezifische Reaktionen sind wahrscheinlich. Die Aminosäure Prolin wurde zudem nicht erfasst.

Dennoch ist zumindest **ASP** als Marker für Sommertrockenheit geeignet. ASP gehörte zu den Aminosäuren ganz ohne Überflutungsstressgedächtnis und war nach einer Sommertrockenheit im Herbst erhöht, allerdings nur in 33 % aller Fälle signifikant. Das heißt ein fehlender Anstieg dürfte im Umkehrschluss nicht mit einer ausreichenden sommerlichen Wasserversorgung in Verbindung gebracht werden.

Auch **GLU** war im Herbst nach sommerlichem Wasserstress zumindest bei *C. dubium* und *G. officinalis* erhöht. Auch hier darf ein fehlender Anstieg im Umkehrschluss nicht mit einer ausreichenden sommerlichen Wasserversorgung in Verbindung gebracht werden. Bei *J. atratus* zum Beispiel wurde die Glutamatreaktion durch vorrangegangenen Überflutungsstress abgeschwächt.

Als Folge einer Überflutungsperiode zu Beginn der Vegetationsperiode reagierten im folgenden Herbst immerhin noch vier Aminosäuren eindeutig. Davon waren **HIS** und **PHE** gegenüber der sommerlichen Wasserversorgung robust. Diese beiden Aminosäuren wären also gut als sogenanntes „Überflutungsstressgedächtnis“ geeignet.

3.4. Die Pflanzen im Freiland

3.4.1. Populationsbiologie

C. dubium

Im Feld kann die Identität einzelner biologischer Individuen nicht zerstörungsfrei ermittelt werden. Daher befasst sich diese Arbeit maßgeblich mit den Ramets.

Rametdichte - Die lockere, aber unregelmäßige Verteilung der Ramets im Raum war standortunabhängig und ist offenbar charakteristisch für diese Art (Abb. 32).

Die Dichtedynamik war spezifisch für alle Quadrat-subpopulationen (Abb. 33). Es werden daher keine mittleren Dichtekurven präsentiert.

Die ersten Ramets des Jahres tauchten am trockenen, höher gelegenen Standort C I im zeitigen April und am feuchten, tiefer gelegenen Standort C II unmittelbar nach dem Rückgang des Hochwassers auf. Im ersten Untersuchungsjahr 2001 erreichten die Dichten ihren Höhepunkt zwischen Mai und Juli. Das waren am Standort C I 41-82 Ramets pro m² und am Standort C II 84-140 Ramets pro m². Während es am Standort C I auf drei Teilquadraten im Herbst zu einem zusätzlichen Dichtemaximum kam (Quadrat 3, 2M, 3M), nahmen die Dichten am C II auf allen Quadraten zum Herbst hin ab, und zwar um 30 %. Beide Aspekte, das zweite Maximum im Herbst sowie die herbstliche Dichteabnahme, fehlten im folgenden Jahr 2002. Es war das Jahr des Sommerhochwassers. Die Dichteabnahme am Standort C II fehlte sogar bis zum Ende des Untersuchungsprogramms im Jahr 2004.

Eine 2-faktorielle ANOVA mit Messwiederholungen ergab einen marginal signifikanten Einfluss des Standortes auf die Rametdichte (Tab. 29, Abb. 33). Danach waren sowohl die Anfangs- als auch die Maximumdichte am Standort C I geringer als am Standort C II. Beide Dichten nahmen von 2001 bis 2004 ab (linearer Trend beim Faktor Jahr).

Dennoch war die Jahr zu Jahr Fluktuation der Anfangsdichte hoch (signifikanter quadratischer Term: Tab. 29), und zwar besonders am Standort C II (signifikanter quadratischer Term der Jahr × Standort Wechselwirkung). Eine einschürige Mahd hatte dabei keinen Einfluss auf die Anfangs- und Maximumdichte der Ramets.

Rametproduktion und Mortalität - Die Bildung neuer Ramets trat unabhängig von der Mahd kontinuierlich bis in den Herbst hinein auf (Rohdaten nicht gezeigt). An beiden Standorten war sie im Früh-

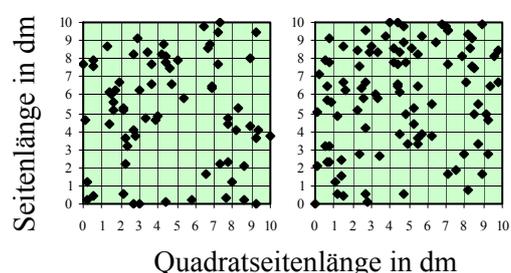


Abb. 32 Wachstumsmuster von *C. dubium* am Standort C I (links) und am Standort C II (rechts) im Sommer 2001 auf einem 1 × 1 m Quadratraster.

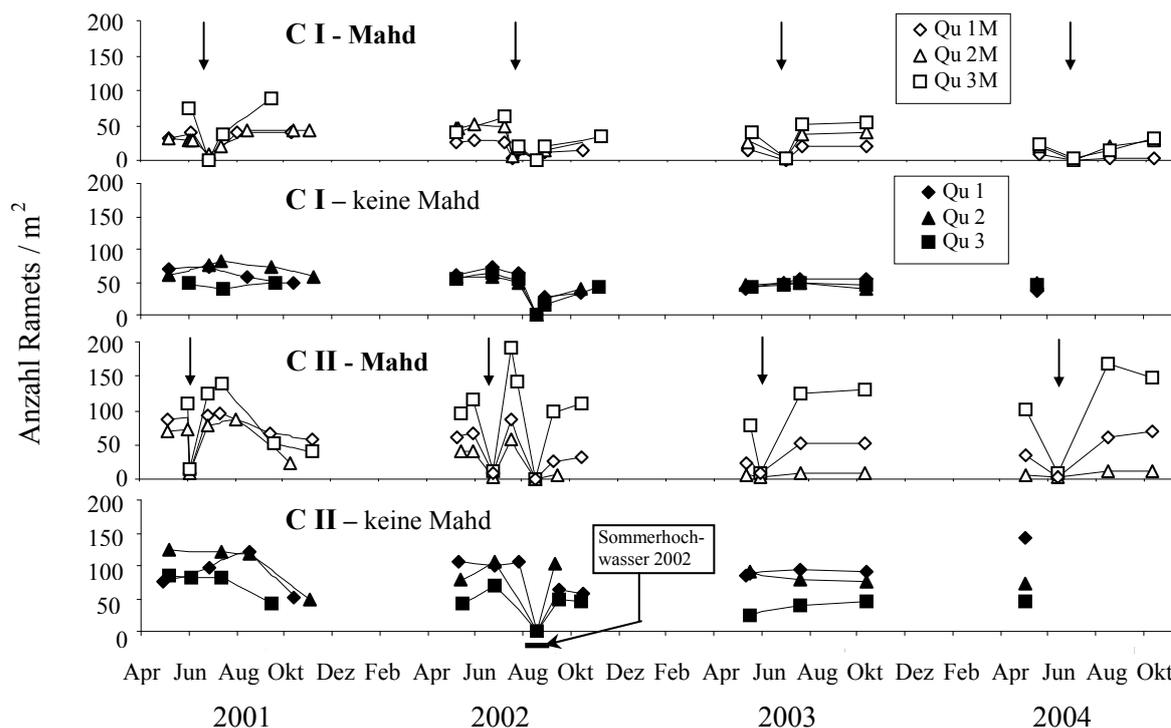


Abb. 33 Rametdichte von *C. dubium* im Verlauf der Vegetationsperioden der Jahre 2001 bis 2004 an den Standorten C I und C II sowohl mit als auch ohne einschürige Mahd. Es gab je Standort und Mahdvariante drei Teilquadrate (Qu 1-3, M=Mahd). Die Mahd ist mit einem Pfeil gekennzeichnet. Zum Wintertermin im Januar bzw. Februar blieben 0-5 nicht dargestellte Ramets je Quadrat oberirdisch erhalten.

Tab. 29 ANOVA mit Messwiederholungen zum Einfluss des Jahres (2001-2004), der Mahd und des Standortes (C I, C II) auf die Anfangsdichte und Maximumdichte der Ramets von *C. dubium*.

Variationsursache	FG	F und P	
		Anfangsdichte	Maximumdichte
Mahd	1	2,41	0,14
Standort	1	4,73 †	4,84 †
Mahd × Standort	1	0,01	0,16
Fehler	8		
Jahr			
linear	3	7,05 *	22,90 ***
quadratisch	3	22,93 **	3,99
Jahr × Standort			
linear	3	0,06	2,67
quadratisch	3	20,61 **	1,68
Jahr × Mahd			
linear	3	1,49	0,34
quadratisch	3	0,36	1,33
Jahr × Standort × Mahd			
linear	3	0,50	0,11
quadratisch	3	0,01	3,15
Fehler	8		

Signifikanzniveau: † $P < 0,10$ * $P < 0,05$ ** $P < 0,01$ *** $P < 0,001$

jahr am größten. Mahd und Sommerhochwasser hatten im Jahresverlauf keinen unmittelbar hemmenden oder fördernden Effekt.

Zwischen 40 und 70 % aller im Frühjahr 2002 wachsenden Ramets waren Neulinge. Im Frühjahr 2001 als die Untersuchungen begonnen hatten war es selbstredend noch nicht möglich gewesen, neue und alte Ramets voneinander zu unterscheiden. Darum wurden in die ANOVA Statistik zur pro Jahr kumulativ gebildeten Anzahl neuer Ramets für das Jahr 2001 nur Ramets, die nach dem Mai entstanden sind, aufgenommen. Somit konnte aber auch der Einfluss des Sommerhochwassers 2002, der in der Variationsursache Jahr steckt, nicht statistisch herausgearbeitet werden und der Faktor „Jahr“ in der Tabelle 30 nicht berücksichtigt werden. Die pro Jahr kumulativ gebildete Anzahl neuer Ramets wurde danach aber zumindest vom Standort beeinflusst (Tab. 30). Sie war am C II höher als am C I (Tab. 31). Mahd zeigte keinen Effekt (Tab. 30).

Tab. 30 ANOVA zum Einfluss der Mahd und des Standortes (C I und C II) auf die kumulative Anzahl neuer Ramets pro Jahr, auf die pro Ramet kumulativ gebildete Anzahl von Blättern und die im Sommer erzeugte oberirdische Biomasse von *C. dubium* der Jahre 2001 und 2002.

Variationsursache	kumulative neue Ramets / Jahr			kumulative Blätter / Ramet ^a						oberirdische Biomasse / Ramet ^a					
	Jahre 2001+2002			Jahr 2001		Jahr 2002		Jahr 2001			Jahr 2002				
	FG	F	P	FG	F	P	FG	F	P	FG	F	P	FG	F	P
Mahd (M)	1	1,53		1	5,35 *		1	4,39 †		1	38,00 ***		1	8,14 *	
Standort (S)	1	8,95 *		1	1,35		1	0,01		1	39,21 ***		1	3,06	
Mahd × Standort	1	0,66		1	2,24		1	0,53		1	5,88 *		1	0,09	
Quadrat (M.S)	-			8	3,86 ***		8	1,07		8	2,20 *		8	2,02 *	
Fehler	8			276			240			348			264		

a. Alle Daten wurden vor der Analyse lg-transformiert
 Signifikanzniveau: † $P < 0,10$ * $0,01 < P < 0,05$ *** $P < 0,001$

Tab. 31 Mittlere Anzahl neu gebildeter Ramets pro Jahr (n = 3), mittlere Anzahl kumulativ gebildeter Blätter pro Ramet (n = 25) und mittlere oberirdische Biomasse pro Ramet im Sommer (in mg, n = 25) von *C. dubium* an zwei verschiedenen Standorten C I und C II, unter zwei Mahdbehandlungen und in zwei verschiedenen Jahren 2001 und 2002, jeweils ± Stabw.

	2001				2002			
	Standort C I		Standort C II		Standort C I		Standort C II	
	Kontrolle	Mahd	Kontrolle	Mahd	Kontrolle	Mahd	Kontrolle	Mahd
neue Ramets / Jahr	27 ± 6 ^a	33 ± 20 ^a	64 ± 45 ^a	42 ± 17 ^a	47 ± 6	27 ± 12	135 ± 35	90 ± 70
kumul. Blätter / R.	3,2 ± 1,7	3,3 ± 1,6	3,2 ± 1,4	4,4 ± 1,9	3,4 ± 1,8	3,5 ± 1,8	3,2 ± 1,7	3,5 ± 1,6
Biomasse / Ramet	121 ± 98	35 ± 27	315 ± 296	101 ± 71	80 ± 80	45 ± 61	77 ± 92	83 ± 113

^a Nur Ramets, die nach dem Mai 2001 entstanden waren, wurden gezählt, da im Frühjahr 2001 nicht zwischen neu entstanden und bereits älteren Ramets unterschieden werden konnte.

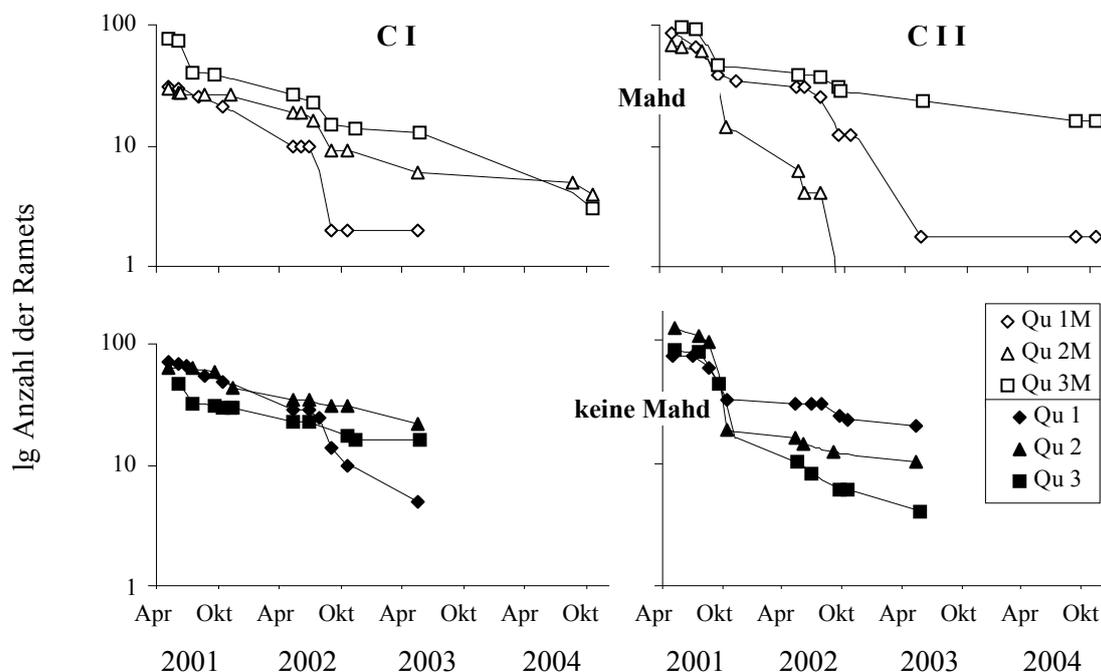


Abb. 34 Überleben der Ausgangsramets (Alter jedoch unbekannt) von *C. dubium* vom Mai 2001 am trockenen, höher gelegenen Standort C I und am feuchten, tiefer gelegenen Standort C II jeweils mit und ohne einschürige Mahd, verfolgt auf je drei Teilquadraten (Qu 1-3, M = Mahd) und bis Oktober 2004.

Die in der Abbildung 34 beispielhaft gezeigten Überlebenskurven der Ramets offenbaren Jahre mit höherer Sterblichkeit und Jahre mit geringerer Sterblichkeit, wobei sich die Teilpopulationen in den sechs Quadraten unterschiedlich verhielten. Die Phasen der höchsten Sterblichkeit traten stets im zweiten Abschnitt der Vegetationsperiode auf, und zwar zwischen Juli und Oktober.

Am trockenen Standort C I lagen die Halblebenszeiten der Kohorten, die einen Monat nach Beginn der Untersuchungen im Mai 2001 in den Quadraten existierten (siehe Abb. 34), mahdunabhängig zwischen 0,5 und 1,3 Jahren. Am feuchten Standort C II lagen sie zwischen 0,4 und 0,5 Jahren. Natürlich kann hier keine Angabe zum wirklichen Alter der Ramets, die sich bereits am Beginn der Untersuchungen in den Quadraten befanden hatten, gemacht werden. Die Halblebenszeiten der April und Mai-Kohorten des folgenden Jahres 2002 (nicht dargestellt) lag an beiden Standorten zwischen 0,3 und 0,6 Jahren, die der Juli/August-Kohorten am Standort C I zwischen 0,2 und 1,1 Jahren und am Standort C II zwischen 0,1 und 1,0 Jahren. Standortübergreifend wurden Maximallebenszeiten einzelner Ramets von 4,0 Jahren beobachtet, wobei das tatsächliche Maximum diesen Wert etwas überschreiten dürfte.

Eine Regressionsanalyse belegt, dass es bei *C. dubium* am Standort C II einen deutlich positiven Zusammenhang zwischen dem Anteil der im Herbst 2001 durch Herbivorie fehlenden Ramets (y) und der oberirdischen Trockenmasse dieser Ramets im Sommer 2001 (x in mg) gegeben hatte (Abb. 35: $y = 78,4 \cdot x - 25,2$). Das heißt, vor allem die kräftigen Ramets wurden konsumiert.

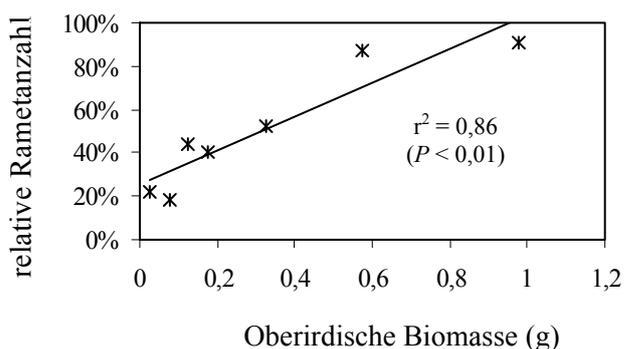


Abb. 35 Die relative Anzahl der durch Herbivorie entfernten Ramets von *C. dubium* am Standort C II im Herbst 2001 als Funktion ihrer oberirdischen Trockenmasse vom Sommer. Grundlage waren 110 Ramets. Die Trockenmassen wurden über eine Blattlängen/TM-Regression bestimmt (siehe Abb. A3 im Anhang).

Individuelles Rametwachstum - Unabhängig von Mahd und Standort wurden bis in den November hinein kontinuierlich neue Blätter gebildet. Im Juli gab es eine Phase verstärkter Blattbildung (Rohdaten nicht gezeigt). Die Ergebnisse einer ANOVA wiesen jedoch nach, dass die Mahd im Jahr 2001 einen fördernden Einfluss auf die kumulativ pro Ramet gebildeten Blätter hatte (Tab. 30, Tab. 31). Am Standort C II wurden im Durchschnitt 0,8 Blätter und am Standort C I 0,1 Blätter pro Ramet und Jahr zusätzlich gebildet, wobei der Standorteffekt global nicht signifikant war (Tab. 30).

Interessanterweise reichte die stimulierte Blattbildung nicht aus, um die unmittelbar durch die Mahd verursachten Biomasseverluste zu kompensieren. Die Mahd hatte stattdessen einen bemerkenswert deutlichen negativen Einfluss auf die oberirdische Rametbiomasse im Sommer, besonders am Standort C I (signifikante Mahd × Standort Wechselwirkung: Tab. 30, Tab. 31). So verringerte sich dort die Biomasse von 121 auf 35 mg pro Ramet sowie am Standort C II von 315 auf 101 mg pro Ramet.

Schließlich wurde die enorme Wirkung der Mahd auch an der Reduzierung der maximalen Blattlängen der für das Jahr 2001 monatsweise zusammengefassten Blattkohorten deutlich (Tab. 32). Ein Blatt von *C. dubium* erreichte seine maximale Länge für gewöhnlich nach einem Monat.

Ohne Mahd waren die Blätter am Standort C II länger als am Standort C I (Wilcoxon Zwei-Stichproben-Test, $P < 0,001$). Dieser Befund bestätigte sich im Jahr der Sommerflut 2002 ($P < 0,01$). Nur der Einfluss der Mahd war im Vergleich zum Vorjahr etwas weniger stark ausgeprägt, und dies obwohl

Tab. 32 Mittlere maximale Blattlänge (\pm Stabw, n = 25, in cm) der über zwei Jahre monatsweise kombinierten Blattkohorten von *C. dubium* der zwei Standorte C I und C II für zwei Mahdlevel (Kontrolle, eine Juni/Julimahd). Mahdtermine waren 2001 am 10.Juli (C I) und am 18.Juni (C II), 2002 erst am 31.Juli (C I) und am 10.Juli (C II). – bedeutet für diese Kohorten waren keine Messwerte existent und ein Test damit unmöglich.

Monat	2001						2002					
	C I			C II			C I			C II		
	Kontrolle	Mahd	P									
A	12.4 \pm 3.2	12.8 \pm 4.7		15.1 \pm 7.3	11.6 \pm 6.6	***	11.8 \pm 3.9	7.8 \pm 2.5	***	12.2 \pm 7.2	10.2 \pm 4.8	
M	14.5 \pm 3.2	12.1 \pm 3.7	***	21.9 \pm 8.0	18.2 \pm 7.9	***	16.9 \pm 6.4	14.0 \pm 5.7	***	18.3 \pm 9.8	19.3 \pm 9.8	
J	10.9 \pm 3.3	9.8 \pm 3.4		20.8 \pm 6.6	18.5 \pm 9.1		–	11.6 \pm 6.3	–	–	14.9 \pm 7.5	–
J	11.8 \pm 4.2	6.9 \pm 1.8	***	22.4 \pm 7.3	10.9 \pm 3.3	***	15.7 \pm 6.7	8.8 \pm 5.9	***	17.3 \pm 8.9	10.3 \pm 4.8	***
A	11.4 \pm 4.2	7.4 \pm 2.0	***	15.0 \pm 7.6	12.3 \pm 4.1	*	14.6 \pm 6.6	–	–	13.2 \pm 7.0	–	–
S	8.2 \pm 3.1	6.6 \pm 2.1	***	14.2 \pm 6.2	8.5 \pm 4.3	***	11.2 \pm 3.5	7.2 \pm 2.2	***	13.0 \pm 4.4	14.3 \pm 4.3	
O	7.8 \pm 3.2	6.0 \pm 1.9	**	–	9.7 \pm 3.5	–	9.4 \pm 3.6	7.3 \pm 2.6	**	10.5 \pm 4.5	10.3 \pm 5.3	
N	5.6 \pm 2.1	5.0 \pm 1.5		8.4 \pm 4.2	5.1 \pm 1.8	**	10.6 \pm 4.2	6.3 \pm 2.0	***	–	–	–

Signifikanzniveau: * $P < 0,05$ ** $P < 0,01$ *** $P < 0,001$

Tab. 33 Maximales Lebensalter und Halblebenszeit der Blätter von *C. dubium* am trockenen, höher gelegenen Standort C I und am feuchten, tiefer gelegenen C II jeweils mit und ohne einschürige Mahd (10.7.2001 am C I, 18.6.2001 am C II).

Die im selben Monat entstandenen Blätter wurden zu einer Kohorte zusammengefasst. – bedeutet nicht mehr bestimmbar, - heißt keine Kohorte.

Monat der Kohorten-Emergenz	Standort ^{Behandlung}			
	C I _{Kontr.}	C I _{Mahd}	C II _{Kontr.}	C II _{Mahd}
Maximalalter in Tagen				
Apr	224	90	218	190
Mai	186	180	182	185
Jun	149	149	131	131
Jul	142	148	112	119
Aug	–	–	–	–
Sep	–	–	–	–
Halblebenszeit in Tagen				
Apr	81	71	91	45
Mai	118	46	91	50
Jun	45	17	43	35
Jul	74	70	40	43
Aug	57	70	36	45
Sep	33	–	–	47

In jenem Jahr erreichten die Blätter von *C. dubium* ein Maximalalter von 224 Tagen (Tab. 33). An beiden Standorten waren stets zwischen 80 und 99 % der bestehenden Blätter von der Mahd betroffen. Unübersehbar verringerte dies die Halblebenszeit der in den vorrangegangenen zwei Monaten gebildeten Blattkohorten (Tab. 33). Bei älteren Kohorten führte die Mahd zu einer verminderten Maximallebenszeit. Interessanterweise erzielten alle anderen Kohorten die Halblebenszeiten und Maximallebenszeiten unabhängig von der Mahd, wobei die Blätter der Ramets am trockenen, höher gelegenen Standort C I länger aktiv blieben als die am feuchten, tiefer gelegenen Standort C II.

die Daten noch vor dem Hochwasser erhoben wurden: Während sich die maximale Blattlänge aller Blattkohorten am Standort C I mahdbedingt verringerte, ergab sich am Standort C II kaum ein Unterschied zur Kontrolle (Tab. 32). Immerhin nahm die im Sommer erzielte oberirdische Rametbiomasse an beiden Standorten unter Mahdeinfluss ab (Tab. 30, Tab. 31). Die Blattanzahl pro Ramet und Jahr erhöhte sich nur marginal.

Der Standort hatte im Jahr 2002 keinen Einfluss auf die Biomasse und die Blattzahl (Tab. 30). Nur waren die Ramets am Standort C II 2002 wesentlich kleiner als 2001 (Tab. 31).

In jenem Jahr waren alle Blätter kurze Zeit nach dem Auftreten der Sommerflut abgestorben. Eine Neubildung erfolgte unmittelbar nach dem Ende der Überschwemmung.

Um allgemeingültigere Aussagen hinsichtlich der Blattlebenszeit bei *C. dubium* zu treffen, werden an dieser Stelle nur Daten von Blättern, die im Jahr 2001 gebildet wurden, präsentiert.

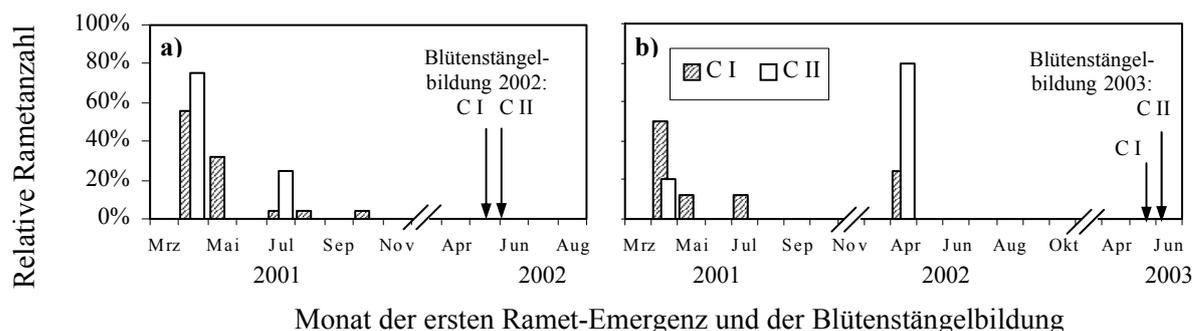


Abb. 36 Erstes Auftreten (a) der 2002 und (b) der 2003 zur Blüte gelangten Ramets von *C. dubium* an den Standorten C I und C II, dargestellt als relative Rametzahl (= Emergenzwahrscheinlichkeit).

Generative Fortpflanzung - Nur Ramets, die bereits in einer der vorangegangenen Vegetationsperioden neu gebildet wurden, waren aktuell in der Lage, in die generative Fortpflanzungsphase einzutreten. (Abb. 36). Dabei bildeten jene Ramets mit einem frühen vegetativen Emergenzmonat, April oder Mai, den größten bzw. alleinigen Anteil an den späteren Blütenstängeln.

Das reproduktive Wachstum, d.h. die Bildung der für *C. dubium* charakteristischen Blütenstängel, begann am trockenen Standort C I in den Jahren 2002 und 2003 Ende Mai (Abb. 36) und im Jahr 2001 Anfang Juni (nicht dargestellt). Am feuchten Standort C II setzte das Wachstum stets etwa ein bis zwei Wochen später ein (Abb. 36). Hauptblütezeit war im Juli und August. Die zeitliche Verzögerung zwischen den Standorten blieb bestehen und setzte sich bis zur Fruchtbildung und Samenreife fort. Die post-reproduktive Sterblichkeit lag bei 100 %. Die Ramets sind also monokarpisch, d.h. sie pflanzen sich nur einmal in ihrem Leben fort, wobei das Individuum möglicherweise polykarpisch bleibt.

Die beispielhafte Regressionsanalyse in der Abb. 37 verdeutlicht, dass es bei *C. dubium* einen starken positiven Zusammenhang zwischen dem relativen Anteil generativer Ramets (y) und ihrer oberirdischen Trockenmasse vom Sommer des Vorjahres (x in mg) gab, und zwar sowohl im Jahr 2002 ($y = 215,4 \cdot x - 12,8$) als auch im Jahr 2003 ($y = 207,8 \cdot x - 16,3$). Die oberirdische Trockenmasse der Rosetten (x) erklärte jedoch nur wenig von der Varianz der Trockenmasse der aus ihnen hervorgehenden Blütenstängel (y), obwohl beide Parameter 2003 in einem positiven Zusammenhang standen: ($y = 58,9 \cdot x + 59,5$ $r^2 = 0,254$ $P = 0,03$).

Dieser Zusammenhang fehlte jedoch 2002 ($r^2 = 0,264$ $P = 0,36$).

Die Wahrscheinlichkeit für Ramets, die 2001 existierten, im nächsten Jahr 2002 in die generative Fortpflanzungsphase einzutreten, lag ohne Mahd am Standort C I bei 11,6 % und am Standort C II bei nur 0,5 %. Mit Mahd lag sie jeweils bei 2,4 % und 2,6 %.

In den Jahren 2000 und 2001 bildeten die Pflanzen am Standort C I kleinere Blütenstände und weniger Dolden pro Blütenstand (nur 2001) als am Standort C II (Abb. 38). Im Jahr der Sommerflut war dieser Unterschied verschwunden.

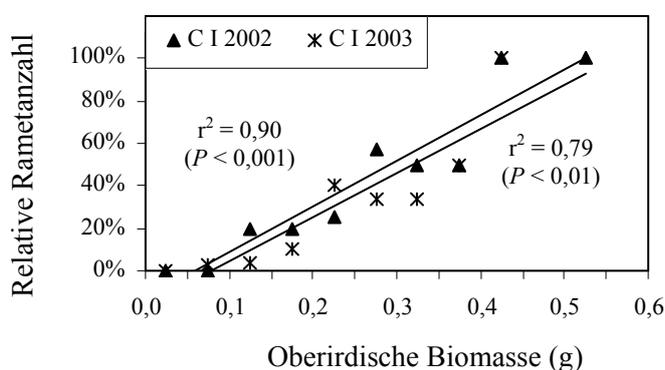


Abb. 37 Die relative Anzahl blühender Ramets von *C. dubium* in zwei verschiedenen Jahren jeweils als Funktion der oberirdischen Trockenmasse vom Sommer des vorangegangenen Jahres. Grundlage waren 131 Ramets im Jahr 2002 und 159 Ramets 2003, jeweils am Standort C I. Die Trockenmassen wurden über eine Blattlängen/TM-Regression bestimmt (siehe Abb. A3 im Anhang).

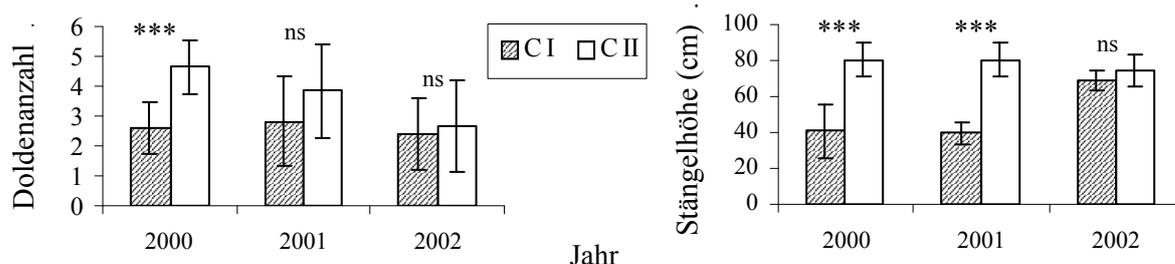


Abb. 38 Mittlere maximale Höhe der Blütenstängel (n = 25) und der Doldenzahl pro Blütenstängel (n = 25) von *C. dubium* am trockenen, höher gelegenen Standort C I und am feuchten, tiefer gelegenen Standort C II in den Jahren 2000 bis 2002. Die Balken bezeichnen die Standardabweichung. Die Sterne markieren signifikante Unterschiede (t-Test): *** $P < 0,001$ ns = nicht signifikant da $P > 0,05$.

Tab. 34 Mittlere Merkmale (\pm Stabw, n = 10) der Samenpopulationen von *C. dubium* an den Standorten C I und C II des Jahres 2001 im t-Test-gestützten Standortvergleich.

Standort / Testparameter	Samen / Dolde (Anzahl)	potentiell keimfähige Samen (% Gesamtzahl)	physiologisch aktiv (% der potentiell Keimfähigen) ^a	gekeimt (% der potentiell Keimfähigen) ^b
C I	623 \pm 110	60 \pm 8	77 \pm 14	22 \pm 19
C II	416 \pm 76	43 \pm 8	77 \pm 10	18 \pm 13
t-Wert	4,90	4,58	0,02	0,56
P-Wert	***	***	ns	ns

a. n=8, TTC-Test b. n=7
 Signifikanzniveau: *** $P < 0,001$ ns = nicht signifikant $P > 0,05$

Das Höhenwachstum der Blütenstängel am Standort C I war 2002 verglichen mit den beiden Vorjahren stimuliert, die Doldenbildung am Standort C II war verringert.

Im Jahre 2001 durchgeführte Arbeiten zur Fortpflanzungskapazität von *C. dubium* verweisen auf einen „trade-off“ zwischen der Doldenzahl pro Ramet und der Samenanzahl, denn die Samenanzahl pro Dolde war am Standort C I höher als am Standort C II. Ein ähnlicher Zusammenhang deutete sich zwischen der Doldenzahl pro Ramet und der reproduktiven Effizienz, in Form des Anteils potentiell keimfähiger (nichtleerer) Samen an.

Der Anteil physiologisch aktiver Samen (TTC-Test, 77 %) und der finale Keimerfolg (20 %) waren standortunabhängig (Tab. 34). Am Standort C I nahm innerhalb der Dolde nur die Samenanzahl von innen nach außen zu (Spearman: $\theta = 0,704$ $P < 0,001$ n = 22). Der Anteil potentiell keimfähiger Samen war dagegen an beiden Standorten unabhängig von der internen Doldenposition (Spearman: $P > 0,1$).

G. officinalis

Auch diese Art ist eine klonal wachsende, aus mehreren vegetativen Einheiten - den Ramets - bestehende Pflanze. Im Gegensatz zu *C. dubium* kann die Identität der biologischen Individuen im Feld meistens gut bestimmt werden. Einzelne, nebeneinander stehende Triebe tragen direkt zum Aufbau des Individuums bei.

Individuumwachstum & Rametdichte - Das kompakte Wachstumsmuster von *G. officinalis* ist charakteristisch (Abb. 39). Sowohl am sandigen Standort G I als auch am auenlehmigen Standort G II konnte von 2000 bis 2002 ein



Abb. 39 Typisches Wachstumsmuster von *G. officinalis*

Flächenwachstum beobachtet werden. Die Rametdichte war am Standort G II größer als am Standort G I. Am Standort G I war sie im Vergleich der Jahre 2001 größer als 2002, am Standort G II war es umgekehrt (Tab. 35).

Rametproduktion und Mortalität - An beiden Standorten begann die Rametproduktion sehr zeitig im Frühjahr. Mitunter waren die Flächen noch überflutet.

Es wird zunächst nur eine große rhizombürtige Rametserie produziert, jedoch können im Verlauf der Vegetationsperiode kleinere Serien folgen (Tab. 36). Vor allem nach Beschädigung durch Phytophagen werden bis in den Herbst hinein neue Schosser gebildet, die dann aus den unteren Achselknospen bereits existierender Ramets entspringen. Bis zu 873 Ramets pro Individuum wurden gezählt.

Das klonale Wachstum war 2001 nur am sandigen Standort G I von der Jahreszeit, d.h. vom Monat, abhängig. 2002 galt dies für beide Standorte, und zwar ohne den verhängnisvollen Einfluss des Sommerhochwassers. Beeinflusst wurden Parameter wie die Anzahl an Sekundärschossern, deren Sterberate, die Nettorekrutierung von Ramets und die relative Rametproduktion.

An beiden Standorten wurden die meisten Sekundärschosser im Juni bzw. Anfang Juli gebildet. Gleichzeitig waren am auenlehmigen Standort G II die Gesamtanzahl abgestorbener Ramets maximal und die Nettorekrutierung und die relative Rametproduktion minimal. Am sandigen Standort G I war es umgekehrt, auch beim zweiten massiven Schosserwachstum im September 2001. Die Gesamtanzahl abgestorbener Ramets war in diesem Fall im Vormonat August maximal und die Nettorekrutierung zusammen mit der relativen Rametproduktion minimal. Am auenlehmigen Standort G II gab es generell kein zweites kräftiges Schosserwachstum im Herbst.

Wie das klonale Wachstum war auch das Überleben der Primärramets im Jahr 2001 nur am sandigen Standort G I von der Jahreszeit abhängig. Die Ramets begannen bereits im August abzusterben. Am auenlehmigen Standort G II überlebten dagegen fast alle Primärramets bis Mitte September. 2002 überlebten keine Primärramets bis zu diesem Monat, und zwar an beiden Standorten. Der Grund war die fatale Wirkung des Sommerhochwassers.

Die Gesamtanzahl der im Frühjahr gebildeten Primärramets war stets im Jahr 2002 größer als 2001 (Tab. 35). Einen Standortunterschied gab es nicht. Die Gesamtzahl kumulativ gebildeter Sekundärramets war hingegen am Standort G I größer als am Standort G II. 2001 war sie am Standort G I stärker und am Standort G II schwächer als 2002. Die Veränderungen der Rametdichte vollzogen sich analog. Dennoch wuchsen am Standort G II die Individuen insgesamt dichter als am Standort G I.

	Testpa- rameter	n	Rametdichte (Anzahl / dm ²)	Primärramets (Anzahl / Individuum)	Sekundärramets (Anzahl / Individuum)
Standort	G I	14	8 ± 3	192 ± 158	117 ± 148
	G II	6	14 ± 3	364 ± 310	15 ± 21
	Z P		-2,887 **	-1,444 ns	-2,393 *
GI Jahr	2001	7	9 ± 3	165 ± 149	178 ± 184
	2002	7	8 ± 3	218 ± 175	57 ± 70
	Z P		-2,366 *	-2,366 *	-2,201 *
G II Jahr	2001 ^a	3	12 ± 2	280 ± 280	2 ± 2
	2002 ^a	3	16 ± 3	447 ± 376	28 ± 25

Tab. 35 Mittlere demografische Parameter (± Stabw) von *G. officinalis* am sandigen Standort G I und am auenlehmigen Standort G II im Standortvergleich über alle Individuen und Untersuchungsjahre (U-Test) sowie im Jahresvergleich über alle Individuen (Wilcoxon Test für Paardifferenzen).

a. n = 3 ist zu klein, um einen signifikanten Unterschied aufzudecken
Signifikanzniveau: * P < 0,05 ** P < 0,01 ns = nicht signifikant

Tab. 36 Mittlere halbmonatliche demografische Parameter von *G. officinalis* am sandigen Standort G I (n = 7) und am auenlehmigen Standort G II (n = 3) und der Einfluss der Jahreszeit (Monat), getestet durch den parameterfreien Friedmann-Test oder den Kruskal Wallis H-Test. Die Tests erfolgten 2001 ohne die Oktoberdaten und 2002 ohne die Septemberdaten als jeweils offensichtliches Ende der Vegetationsperiode. *H* = vor allem durch Fraß

Standort	Datum	Total lebende Ramets (Anzahl)	lebende 1. Generation (Anzahl)	Sekundär-ramets (Anzahl)	Sekundär-ramet - Todesfälle (Anzahl)	Gesamt-Todesfälle (Anzahl)	Halb- bzw. monatliches Überleben der 1. Generation	Halb- bzw. monatliches Überleben der Sekundär-ramets	Netto-Rekrutierung (Anzahl)	relative Rametproduktion	
G I	18. Mai 01	165	165	-	-	-	-	-	-	-	
	7. Jun 01	165	165	0	-	0	1,00	-	0	1,00	
	19. Jun 01	165	165	0	0	0	1,00	-	0	1,00	
	5. Jul 01	204	163	41	0	2	0,97	0,94	39	1,15	
	18. Jul 01	198	160	0	3	6	0,99	-	-6	0,99	
	15. Aug 01	68	33	22	25	152 <i>H</i>	0,49	1,00	-130	0,64	
	17. Sep 01	152	11	115	9	31	0,17	0,00	84	2,51	
	15. Okt 01	0	0	0	141	152	0,00	-	-152	0,00	
	23. Mai 02	218	218	-	-	-	-	-	-	-	
	4. Jun 02	219	208	12	-	10	0,96	1,00	1	1,01	
	22. Jun 02	242	204	23	0	0	0,99	0,88	23	1,11	
	10. Jul 02	236	190	9	1	15	0,94	0,58	-6	0,98	
	1. Aug 02	214	170	13	15	35	0,93	1,00	-22	0,93	
	12. Aug 02	204	160	0	0	10	0,92	-	-10	0,93	
	17. Sep 02	0	0	0	44	204	0,00	-	-204	0,00	
	G II	18. Mai 01	280	280	-	-	-	-	-	-	-
		7. Jun 01	276	276	0	-	4	0,99	-	-4	0,99
19. Jun 01		264	264	0	0	12	0,93	-	-12	0,93	
5. Jul 01		250	248	2	0	16	0,97	1,00	-14	0,99	
18. Jul 01		250	248	0	0	0	1,00	-	0	1,00	
15. Aug 01		250	248	0	0	0	1,00	-	0	1,00	
17. Sep 01		246	244	0	0	4	0,98	-	-4	0,98	
15. Okt 01		0	0	0	2	246	0,00	-	-246	0,00	
23. Mai 02		447	447	-	-	-	-	-	-	-	
4. Jun 02		444	442	3	-	5	0,97	0,50	-3	0,98	
22. Jun 02		319	292	25	1	151 <i>H</i>	0,67	0,74	-125	0,72	
10. Jul 02		303	282	0	6	16	0,97	-	-16	0,95	
1. Aug 02		284	279	0	16	19	0,98	-	-19	0,94	
12. Aug 02		284	279	0	0	0	1,00	-	0	1,00	
17. Sep 02		0	0	0	5	284	0,00	-	-284	0,00	
G I 2001		χ^2	12,134	32,588	32,290	16,604	24,643	21,364	-	17,195	15,500
		FG	6	6	5	5	5	5	-	5	5
	<i>P</i>		***	***	**	***	**		**	**	
G II 2001	χ^2	15,290	17,413	12,000	0,000	10,222	9,556	-	11,200	8,838	
	FG	6	6	6	5	5	5	-	6	5	
	<i>P</i>	*	**	ns	ns	ns	ns		ns	ns	
G I 2002	χ^2	23,375	38,772	14,027	17,818	24,072	22,169	6,140 ^a	20,950	21,317	
	FG	6	6	5	4	5	5	3	5	5	
	<i>P</i>	ns	***	ns	**	*	ns	ns	ns	ns	
G II 2002	χ^2	17,709	17,696	13,182	10,175	13,173	12,653	1,800 ^a	12,714	12,714	
	FG	6	6	5	4	5	5	1	5	5	
	<i>P</i>	*	*	*	*	ns	ns	ns	ns	ns	

Signifikanzniveau: * *P* < 0,05 ** *P* < 0,01 *** *P* < 0,001 ns = nicht signifikant

Individuelles Rametwachstum - Wenn die Pflanzen nicht vorher abgemäht wurden wie im Jahr 2000 am Standort G II, wurde die volle Wuchshöhe der Ramets jeweils im Juni erreicht (Abb. 40). Am auenlehmigen Standort G II wurden die Ramets signifikant größer als am sandigen G I (Tab. 37), und zwar bis zu 25 cm. Im feuchten Jahr 2002 wurden die Ramets größer als in den beiden trockeneren

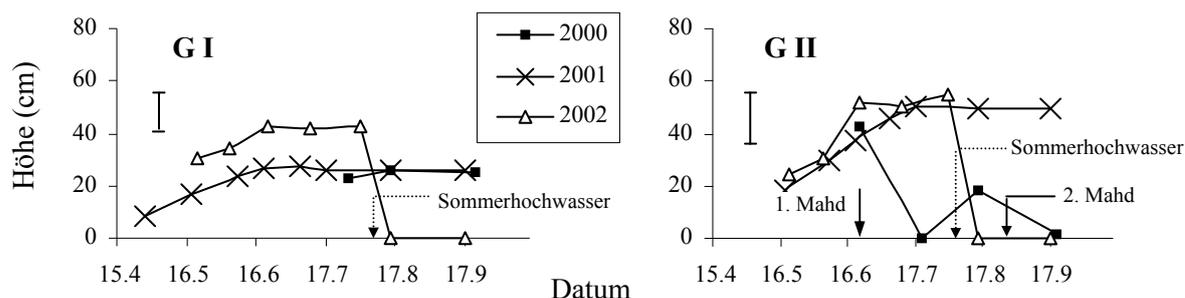


Abb. 40 Mittleres Längenwachstum (n = 50) der Primärramets von *G. officinalis* in den Vegetationsperioden 2000 bis 2002 am sandigen Standort G I und am auenlehmigen Standort G II. Der Balken jeweils links bezeichnet die maximale Standardabweichung. Die Mahd fand nur 2001 statt, das Sommerhochwasser nur 2002.

Jahren 2000 und 2001, zumindest am Standort G I (signifikante Standort × Jahr Wechselwirkung). Es gibt andererseits Hinweise darauf, dass die Ramets an diesem sandigen Standort G I in den Jahren 2002 und 2001 leichter waren, d.h. weniger Biomasse akkumuliert hatten als 2000: Die Regressionskurve der Ramethöhe/TM-Relation 2000 verlief wesentlich steiler als die der Jahre 2001 und 2002 (Abb. A4 im Anhang). Im Standortvergleich waren die Ramets am G I offensichtlich stets schwerer als die am G II (ebenda).

Die Ramets reagierten in ihrem Wachstum sehr flexibel auf die im Frühjahr in ihren Mikrohabitaten vorgefundenen Wasserstände. Ramets, die durch eine Wassersäule hindurchwachsen mussten oder gerade erst Kontakt zur darüber liegenden Luft hergestellt hatten, waren größer als die, die bereits längere Zeit aerob gewachsen waren (Abb. 41). Je länger die Überflutung andauerte, um so stärker war der Wachstumsvorsprung. Dennoch erreichten alle Subpopulationen im Juni die gleiche Endhöhe. Das beschriebene Phänomen trat unabhängig vom Standort und Untersuchungsjahr auf. Ehe nun zur Beschreibung der Rametmorphologie übergegangen werden kann, muss noch der Unterschied zwischen Seitentrieb und Verzweigung dargelegt werden. Die Position neuer Triebe an den alten Ramets der 1. Generation reichte von den untersten bis zu den obersten Internodien. Als Verzweigung

Tab. 37 ANOVA zum Einfluss des Standortes (G I, G II) und des Jahres (2000, 2001, 2002) auf die maximale Ramethöhe von *G. officinalis*.

Variationsursache	maximale Ramethöhe (cm)		
	FG	F	P
Standort	1	12,9	***
Jahr	2	61,2	***
Standort × Jahr	2	30,5	***
Fehler	284		

Modell III mit Jahr als zufälligem Effekt. Signifikanzniveau: *** $P < 0,001$

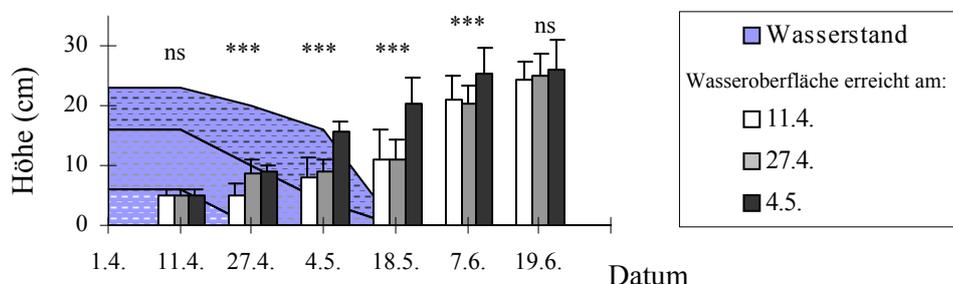


Abb. 41 Mittleres Längenwachstum (+ Stabw, n = 20) der Primärrametgruppen von *G. officinalis* am Standort G I in Abhängigkeit vom Zeitpunkt des Erreichens der Wasseroberfläche zusammen mit dem aktuellen Wasserstand im Frühjahr 2001. Der Standort war im Höhenprofil stark strukturiert und zeigte daher unterschiedliche Wasserstände. Ein Vergleich der Rametgruppen erfolgte mittels 1-faktorieller ANOVA und am 19.6. mittels Kruskal Wallis H-Test, das Signifikanzniveau steht über den Säulen: *** $P < 0,001$ ns = nicht signifikant $P > 0,05$.

wurden Seitentriebe gewertet, die aus der oberen Hälfte des bestehenden Primärramets zur Seite weg wuchsen. Sie waren meist dünner und kürzer als die bereits erwähnten echten Sekundärramets. Mitunter sind beide jedoch nicht klar voneinander abgrenzbar. Dennoch konnte wie schon bei der Anzahl der Sekundärramets gezeigt werden, dass am sandigen Standort G I mehr Verzweigungen gebildet wurden als am auenlehmigen Standort G II (Tab. 38). Zusätzlich waren die Primärramets am G I dicker als am G II. Auf die Anzahl der Internodien pro Ramet hatte der Standort keinen Einfluss. Anders wirkte der Faktor Untersuchungsjahr, denn die Internodienzahl im Juni war an beiden Standorten im Jahr 2002 im Vergleich zu 2001 erhöht, ebenso wie die Verzweigungen am Standort G II. Im August war dann der Jahreseffekt auf beide Parameter an beiden Standorten verschwunden. Die Dicke der Ramets war dagegen sowohl im Juni als auch im August stets unabhängig vom Jahr.

Vegetative Fortpflanzung - Es konnte nur einmal ein signifikanter Standorteffekt auf die Größe der im Herbst von *G. officinalis* gebildeten rhizombürtigen Knospen aufgedeckt werden (Tab. 35). Immerhin bestätigt er den aus den anderen Daten hervorgehenden Trend zu schwereren Knospen am auenlehmigen Standort G II verglichen mit dem sandigen Standort G I. Im Frühjahr 2001 unterschieden sich die Knospen zwischen den beiden Standorten nicht. Es ist bemerkenswert, dass zu diesem Zeitpunkt die Knospen an beiden Standorten deutlich schwerer waren als im Herbst 2000.

Tab. 38 Mittlere morphometrische Parameter (\pm Stabw, n = 5) der Ramets von *G. officinalis* am Standort G I und am Standort G II in den Jahrgängen 2000, 2001 und 2002 im Jahres- und Standortvergleich.

Datum	Verzweigungen (Anzahl)		Internodien (Anzahl)		Rametdicke (mm)		
	Standort	G I	G II	G I	G II	G I	G II
27.Jul 00		5 \pm 4	- ^a	- ^c	- ^a	- ^c	- ^a
14.Aug 00		7 \pm 3	- ^a	- ^c	- ^a	- ^c	- ^a
21.Sep 00		3 \pm 2	- ^a	26 \pm 4	- ^a	4,0 \pm 0,6	- ^a
18.Mai 01		0 \pm 0	0 \pm 0	8 \pm 2	9 \pm 3	- ^c	- ^c
19.Jun 01		4 \pm 2	0 \pm 0	11 \pm 3	12 \pm 3	3,7 \pm 0,3	2,8 \pm 0,4
17.Jul 01		5 \pm 3	0 \pm 0	16 \pm 5	19 \pm 1	4,3 \pm 0,2	2,9 \pm 0,3
15.Aug 01		7 \pm 4	2 \pm 3	21 \pm 3	20 \pm 6	4,1 \pm 0,2	3,3 \pm 0,4
17.Sep 01		6 \pm 2	4 \pm 4	24 \pm 4	24 \pm 2	3,9 \pm 0,5	3,3 \pm 0,3
25.Apr 02		0 \pm 0	0 \pm 0	- ^b	10 \pm 2	- ^b	3,5 \pm 0,5
22.Mai 02		3 \pm 2	1 \pm 1	17 \pm 1	12 \pm 4	4,7 \pm 0,8	3,0 \pm 0,8
20.Jun 02		3 \pm 1	1 \pm 1	26 \pm 2	18 \pm 4	3,5 \pm 0,6	2,7 \pm 0,6
18.Jul 02		7 \pm 3	3 \pm 3	24 \pm 3	25 \pm 5	4,4 \pm 0,4	3,4 \pm 0,8
12.Aug 02		9 \pm 4	2 \pm 2	25 \pm 2	28 \pm 7	4,4 \pm 0,6	2,9 \pm 0,7
17.Sep 02		- ^d		- ^d	- ^d	- ^d	- ^d
Jahr		Aug Jun	Aug Jun	Aug Jun	Aug Jun	Aug Jun	Aug Jun
FG		2 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1
F		0,3 1,8	0,1 1,9 ^c	4,0 245,8	3,1 5,2	1,2 0,1	0,9 1,7
P		ns ns	ns *	ns ***	ns *	ns ns	ns ns
Standort		gesamt Jun	gesamt Jun	gesamt Jun	gesamt Jun	gesamt Jun	gesamt Jun
FG		1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1
F		32,4 ^f 5,3 ^g		0,0 4,1		74,0 45,7	
P		*** *		ns ns		*** ***	

Die Analyse zum Jahreseffekt erfolgte jeweils mit den August- und mit den Juni-Daten (1-faktorielle ANOVA). Die Analyse zum Standorteinfluss erfolgte einmal über alle Monate hinweg (1-faktorielle Block ANOVA) und einmal, analog zum Simulationsversuch Kapitel 3.3.1, nur mit den Juni-Daten.

keine Werte: a. durch Mahd b. da Knospen c. durch fehlerhafte Messung d. durch das Sommerhochwasser

Ausnahmen: e. U-Test mit Z-Wert

f. ohne Monate mit 0

g. nur Juni 2002, da 2001 keine Verzweigungen am G II

Signifikanzniveau: * $P < 0,05$ ** $P < 0,01$ *** $P < 0,001$ ns = nicht signifikant

Datum	Standort / Testparameter	n	FM/Knospe (mg)	TM/Knospe (mg)	Knospen-Höhe (cm)
24.Okt 2000	G I	5	86 ± 2	25 ± 5	-
	G II	5	116 ± 13	25 ± 3	-
	U P		0 **	7 ns	
11.Apr 2001	G I	15	360 ± 240	56 ± 37	7,0 ± 1,5
	G II	8	340 ± 100	48 ± 15	6,4 ± 1,5
	Z P		-0,516 ns	-0,065 ns	-0,503 ns
7.Nov 2001	G I	23	100 ± 70	19 ± 14	2,4 ± 1,4
	G II	17	170 ± 140	39 ± 33	2,9 ± 1,9
	Z P		-1,231 ns	-1,546 ns	-0,629 ns

Tab. 39 Mittlere Parameter (± Stabw) der vegetativen Fortpflanzung von *G. officinalis* am sandigen Standort G I und am auenlehmigen Standort G II der Jahre 2000 und 2001 im Standortvergleich.

Die dargestellte Testgröße ist abhängig vom Stichprobenumfang.

- kennzeichnet fehlende Daten.

Signifikanzniveau: * $P < 0,05$ ** $P < 0,01$ ns = nicht signifikant

Generative Fortpflanzung - Das Untersuchungsjahr hatte einen signifikanten Effekt auf die Frucht- und Samenbildung von *G. officinalis* ($\chi^2 = 105,8$ FG = 4 $P < 0,001$: Kreuztabelle mit den Daten von August ohne das Jahr 2000), wobei die Unterschiede zwischen den Jahren am sandigen Standort G I gravierender waren als am auenlehmigen G II (Abb. 42).

Der Standortfaktor hatte ebenso einen Einfluss auf die Blühphänologie ($\chi^2 = 157,0$ FG = 4 $P < 0,001$). Generell versuchten am Standort G II wesentlich weniger Ramets den Wechsel von der vegetativen zur generativen Lebensphase als am Standort G I.

Am sandigen Standort G I betrug im Juli 2000 der Anteil blühender Ramets nur 20 %. Im September waren bereits alle Ramets fruchtend (100 %). Die größeren von ihnen besaßen zusätzliche Blüten.

In der darauffolgenden Vegetationsperiode 2001 begann die Blütezeit Anfang Juni (Abb. 42). Es blühten nur durchschnittlich 15 % aller Ramets, obwohl nahezu alle von ihnen Blüten angelegt hatten. Bereits Mitte Juni waren kaum noch blühende Exemplare zu beobachten. Anfang Juli hatten sich dann die wenigen verbliebenen Blüten zu samentragenden Kapseln weiterentwickelt. Die erst Mitte Juli angelegten Blüten (nur 1 % Anteil) gelangten dagegen alle bis Mitte August zur Fruchtbildung.

Auch 2002 begann die Blütezeit wie schon im Vorjahr mit Anfang Juni sehr früh. Die Blüten wurden in der Folgezeit nur langsam angelegt. Mitte Juli blühten dann mehr als 90 % aller Ramets. Auffällig war, dass nur ein kleiner Teil davon später Früchte ausbildete. Der größte Anteil der Ramets (mehr als 60 %) trug hingegen vertrocknete, offenbar unbefruchtet verblühte Blüten. Von den Sekundärtrieben gelangten 2001 immerhin 3 % noch vor Ende der Vegetationsperiode zur Blüte, 2002 war es 1 %. Die verschiedenen Individuen blühten asynchron.

Der Anteil blühender Sprosse lag im Juni des Jahres 2000 am auenlehmigen Standort G II bei 28 % und sank danach bedingt durch die Mahd auf 0 % (nicht dargestellt). 2001 begann die Blüte erst im Juli (Abb. 42). Es blühten zwischen 35 und 85 % der Sprosse eines Individuums. Im September waren 50 bis 95 % der Sprosse fruchtend. 2002 begann die Blüte wieder etwas zeitiger im Juni. Es wechselten jedoch nur etwa 25 % der Sprosse von der vegetativen in die generative Lebensphase.

An beiden Standorten fanden sich stets bis zu 6 Samenkapseln pro Spross. 2001 wurden am Standort G I signifikant weniger Samen pro Kapsel angelegt als am Standort G II. Die Maximalzahlen unterschieden sich dabei jedoch mit 569 zu 589 kaum. Nur am Standort G I fanden sich auch Kapseln mit 100 % sterilen Samen, die als undefinierbare Samenhaufen sichtbar waren. Lässt man diese Kapseln aus dem Standortvergleich heraus, ergaben sich weder beim relativen Anteil steriler Samen noch beim

Anteil keimfähiger Samen oder tatsächlich gekeimter Samen signifikante Standortunterschiede (U-Test, $P = 0,05$). Der Anteil lag jeweils bei etwa 50 %.

Es ist unklar, auf welche Art der Verbiss im Mai und Juli 2001 am Standort G I zurückzuführen ist (Abb. 42). 2002 wurden von Mai bis Juli an den Pflanzen fressende Raupen beobachtet, die zur Federermottenart *Stenoptilia bipunctidactyla* (Scopoli, 1763) gehören.

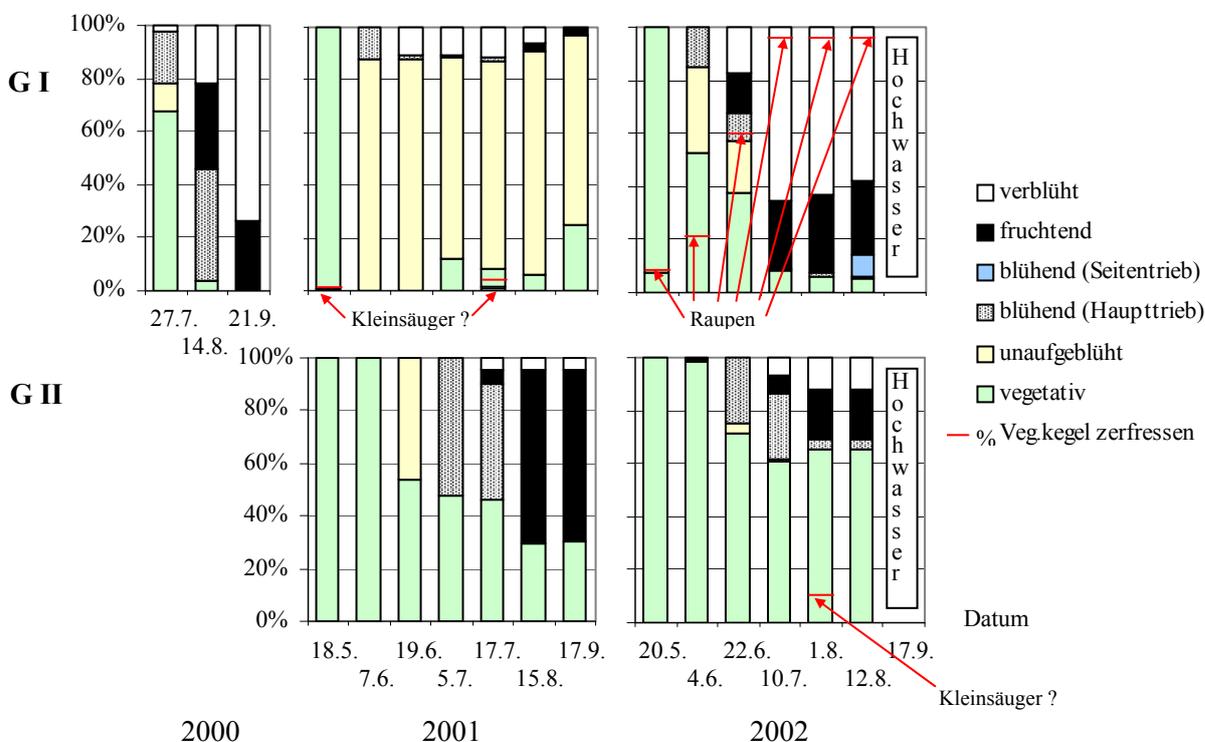


Abb. 42 Mittlere Anzahl der infloreszenztragenden Primärramets (%) pro Pflanze von *G. officinalis* in verschiedenen phänologischen Stadien (vegetativ, Blüten unaufgeblüht, Blüten blühend, fruchtend, verblüht ohne zu Fruchten) und % herbivore Beschädigung in den Jahren 2000 bis 2002 an den Standorten G I und G II.

J. atratus

Auch *J. atratus* ist eine klonal wachsende, aus mehreren vegetativen Einheiten - den Ramets - bestehende Pflanze. Ein Ramet entspricht dabei einem Halm. Obwohl die Pflanze horstig wächst, kann die Identität einzelner biologischer Individuen im Feld wie bei *C. dubium* nicht eindeutig und zerstörungsfrei ermittelt werden.

Individuumwachstum & Rametdichte - Das Wachstumsmuster von *J. atratus* ähnelt einem Übergang zwischen dem kompakten Wachstumsmuster von *G. officinalis* und der lockeren, unregelmäßige Verteilung der Ramets von *C. dubium* (Abb. 43).

Im Mai 2001 schwankte die Rametdichte im Grünland des auenlehmgigen Standortes J II zwischen 3, wenn nur vereinzelte Horste auftraten, und 92 Ramets pro m², wenn mehrere Individuen zusammen wuchsen. Die Dichte lag im Mittel bei 37 ± 37 Ramets pro m².

Eine fortlaufende Angabe der mittleren Dichte dieses Standortes war wegen der Zerstörung der Zählquadrate durch weidende und trampelnde Rinder nicht möglich.



Abb. 43 Wachstumsmuster von *J. atratus*

Immerhin lag die mittlere Rametdichte am sandigen, offenen und nur auf den ersten Blick mit *J. atratus* relativ homogen bewachsenen Pionierstandort J I im gleichen Monat Mai bei 74 ± 92 Ramets pro m² (Abb. 44). Sie war damit doppelt so hoch wie am Standort J II. Die Streuung war noch höher. Die Minimaldichte betrug 7, die Maximaldichte 245 Ramets pro m².

Im Juni des Vorjahres 2000 war bei einer ähnlichen Maximaldichte die mittlere Dichte noch einmal doppelt so hoch gewesen. Tatsächlich hatte 2001 im Vergleich zu 2000 die Anzahl der Ramets auf den Quadraten 3 und 5 auf 1/30 bzw. 1/10 abgenommen.

2002 erzielten die Pflanzen beider Quadrate wieder ähnliche Dichten wie im Jahr 2000.

Die größte mittlere Rametdichte wurde im Jahresverlauf 2000 im Juni und in den Jahren 2001 und 2002 im Juli erreicht. Im Jahr 2000 gab es auf den beiden dichtbewachsenen Zählquadraten 3 und 4 ein zweites Dichtemaximum im August. Das heißt zwischen den ausgewählten Zählquadraten ergaben sich Unterschiede in der Dichtedynamik zwar hauptsächlich im Vergleich der Jahre, aber auch innerhalb einer Vegetationsperiode.

Rametproduktion und Mortalität - Wie bei *G. officinalis* begann auch bei *J. atratus* die Rametproduktion unabhängig von der Überflutung bereits Anfang April. Die Ramets waren in der Lage, rasch durch das Stauwasser hindurchzuwachsen. Es wird zunächst nur eine große rhizombürtige Rametserie produziert. Im Verlauf der Vegetationsperiode können jedoch neue Ramets, sogenannte Sekundärramets, nachgeschoben werden. Dies geschah vor allem zwischen Juni und Juli (Abb. 44, Tab. 40: relative Rametproduktion). Das Jahr 2002 war für beide Standorte in dieser Hinsicht besonders eindrucksvoll. Das Schicksal der Sekundärramets und auch der ersten Rametgeneration konnte jedoch nur am Standort J II verfolgt werden. Nur hier wurden einzelne Bulte mit nur wenigen Halmen untersucht. Die niedrige Überlebensrate der dort im Juli 2001 gebildeten Sekundärhalme war hauptsächlich auf die Fraß- und Trittaktivität der weidenden Rinder zurückzuführen, die im übrigen auch das Überleben

Tab. 40 Demografische Parameter für *J. atratus* am offenen Pionierstandort J I und am genutzten Grünlandstandort J II.

Standort	J I		J II	
	relative Rametproduktion	relative Rametproduktion	Monatliches Überleben der 1.Generation	Überleben der Sekundärramets
Datum				
12.Jun 00	-	keine Daten, da noch nicht im regelmäßigen Untersuchungsprogramm		
19.Jul 00	0,93			
16.Aug 00	0,93			
21.Sep 00	0,16			
19.Jun 01	1,24	0,30	0,30	-
17.Jul 01	2,11	2,02	0,55	0,09
15.Aug 01	0,55	0,10	0,06	-
17.Sep 01	0,01	0,00	0,00	-
22.Jun 02	1,23	Bis Juni war keine exakte Datenerhebung aufgrund des Hochwassers möglich, später folgte ein Totalschaden durch Rinderbeweidung.		
10.Jul 02	1,21			
1.Aug 02	1,07			
12.Aug 02	0,83			
15.Sep 02	0,01			

Wegen der Überflutung erfolgte die erste Datenerhebung im Mai. Die Parameter konnten somit erst für Juni berechnet werden.

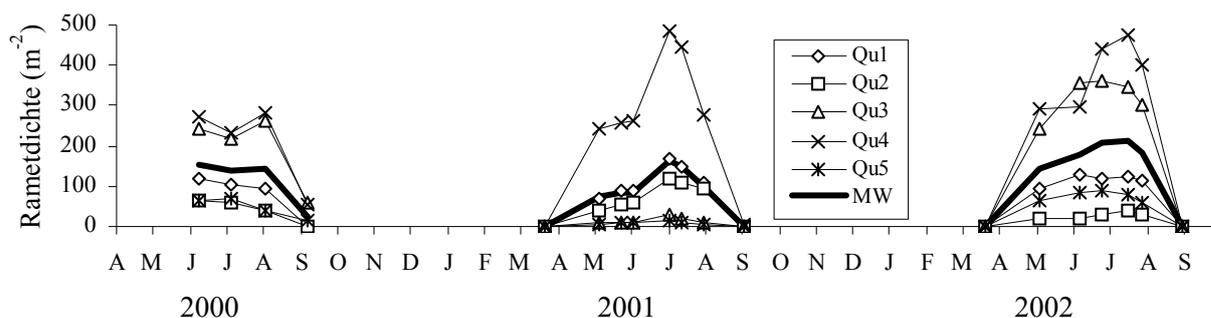


Abb. 44 Rametdichte von *J. atratus* auf fünf Teilquadraten (Qu 1-5) und mittlere Rametdichte (MW) im Verlauf der Vegetationsperiode der Jahre 2000 bis 2002 am sandigen, offenen Pionierstandort J I.

der ersten Generation stark beeinträchtigt hatten. Möglicherweise war dadurch die Vegetationsperiode 2001 am Standort J II wesentlich eher beendet als am Standort J I.

Aus dem Standortvergleich ist festzuhalten, dass die Beweidung offenbar keinen grundsätzlichen Einfluss darauf hatte, ob eine Sekundärrametbildung im Juli stattfindet oder nicht. Inwieweit sie modifizierend gewirkt hat bleibt unbekannt, denn 2002 als mögliches Vergleichsjahr war eine Datenerhebung am Standort J II nur am 4. Juni möglich gewesen:

Zunächst hatte das lang anhaltende Hochwasser eine frühere Begehung verhindert. Trotz der Überschwemmung hatten die *J. atratus*-Pflanzen bis dahin eine dem Vorjahr vergleichbare Anzahl Ramets gebildet. Die mittlere Rametanzahl über fünf zufällige Gruppen zu je 10 Bulten betrug am 4.6.2002 145 ± 40 Ramets und am 18.5.2001 143 ± 64 Ramets (gleiche Gruppen).

Eine Vielzahl der immer noch im Wasser stehenden Ramets war jedoch am 4. 6.2002 bereits ganz (57 %) oder teilweise umgeknickt (27 %). Die umgeknickten Halme bzw. deren Blätter lagen schwimmend auf der Wasserfläche. Vorhandene Blüten ragten senkrecht nach oben. Einige Ramets ließen sich sogar leicht aus dem Boden herausziehen. Am 10.7.2002 war die Fläche dann ohne Wasser, die verbliebenen Pflanzen aber bis auf einige am Rand stehende von den weidenden Rindern zerstört.

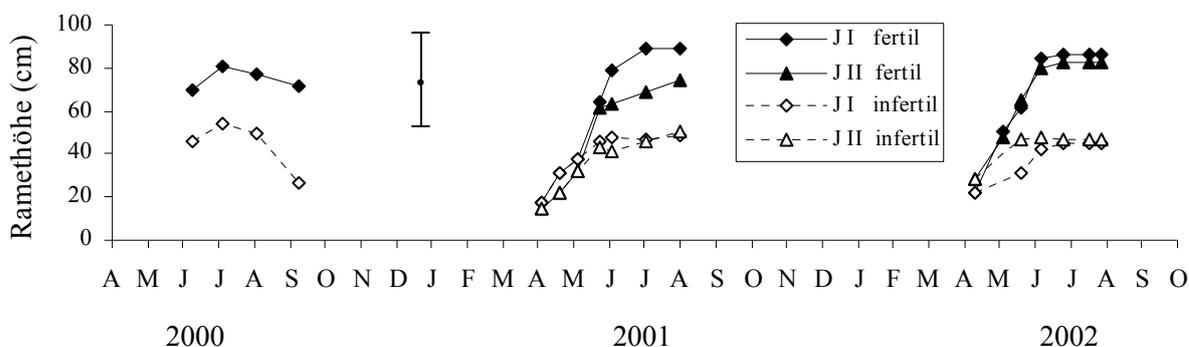


Abb. 45 Mittlere Ramethöhe (n = 25) fertiler und infertiler Ramets von *J. atratus* im Verlauf der Vegetationsperiode der Jahre 2000 bis 2002 am sandigen, offenen Pionierstandort J I und am auenlehmgigen, zum Teil weidengenutzten Grünlandstandort J II. Die Daten am J II stammen ab Juli 2002 von einem durch die Rinder unbeeinflussten Bereich. Die maximale Standardabweichung ist als Balken dargestellt.

Die Mortalität am Standort J I war dagegen von Rindern unbeeinflusst. Sie konnte, wie aus der relativen Rametproduktion des Jahres 2000 sichtbar wird, durchaus bereits im Juli beginnen (der Wert ist <1: Tab. 40) und zeigte sich im Freiland zunächst durch ein langsames Absterben der größeren vegetativen Ramets. Der relative Anteil generativer Ramets stieg damit an. Im August begannen auch die großen blütentragenden Ramets umzuknicken, das Längenwachstum aller Ramets wurde eingestellt, die mittlere Ramethöhe nahm ab (Abb. 45). In den beiden folgenden Jahren war die im Juli beginnende Mortalität der großen Ramets durch die Rekrutierung von Sekundärramet überlagert.

Im August wuchsen die kleineren Ramets offenbar noch weiter, denn die mittlere Ramethöhe blieb konstant.

Individuelles Rametwachstum - Die volle Wuchshöhe der blütentragenden Ramets wurde unabhängig von Untersuchungsjahr und Standort im Juli erreicht, die der Ramets ohne Blüten zumindest 2001 und 2002 bereits im Juni (Abb. 45). Fertile Ramets waren im Mittel bis zu 40 cm größer als infertile Ramets. Sie waren 2001 am J I größer als am J II (signifikante Standort × Jahr Wechselwirkung: Tab. 41), was möglicherweise mit der Beweidung in jenem Jahr zusammenhängt. Bei den infertilen Ramets hatten weder der Standort noch das Jahr einen Einfluss auf die maximale Ramethöhe.

Tab. 41 ANOVA zum Einfluss des Standortes (J I, J II) und Jahres (2001, 2002) auf die maximale Höhe von fertilen und infertilen Ramets von *J. atratus*.

Variations- ursache	FG	F und P	
		maximale Ramethöhe (cm)	
		fertil	infertil
Standort	1	1,8 ns	0,2 ns
Jahr	1	0,5 ns	0,0 ns
Standort × Jahr	1	6,7 *	1,1 ns
Fehler	96		

Modell I mit Jahreszeit als festem Effekt, falls keine signifikante Wechselwirkung auftraten, sonst Modell III mit Jahr als zufälligem Effekt, n = 25.

Signifikanzniveau: * $P < 0,05$ ns = nicht signifikant

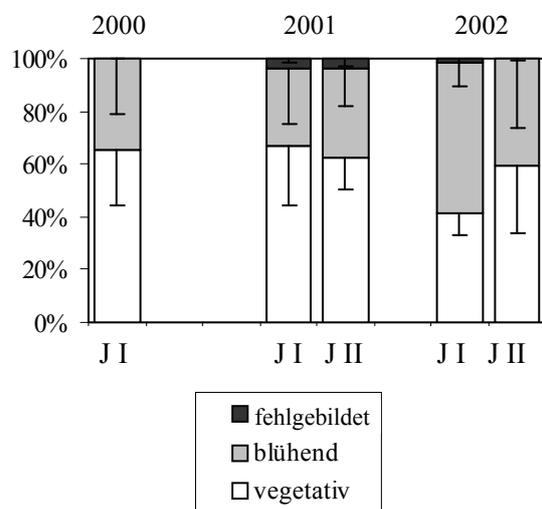


Abb. 46 Mittlere Anzahl der infloreszenztragenden Primärramets (%) von *J. atratus* im Juli der Jahre 2000 bis 2002 an den Standorten J I und J II. Die Standardabweichung ist als Balken dargestellt.

Tab. 42 Mittlere Rametdicke (\pm Stabw, n = 25) von *J. atratus* an den Standorten J I und J II im Juni 2000 (nur J I) und in den Jahresgängen 2001 und 2002 im Standort- und Jahresvergleich.

Datum	Rametdicke (mm)				
	Standort	J I	J II		
22.Jun 00		19 \pm 2			
19.Apr 01		20 \pm 10	26 \pm 6		
18.Mai 01		24 \pm 7	25 \pm 5		
18. Jun 01		27 \pm 7	22 \pm 6		
17.Jul 01		28 \pm 9	20 \pm 4		
15.Aug 01		28 \pm 5	20 \pm 7		
17.Sep 01		28 \pm 3			
25.Apr 02		26 \pm 6			
20.Mai 02		37 \pm 9	43 \pm 6		
20.Jun 02		36 \pm 13	33 \pm 16		
18.Jul 02		31 \pm 10	36 \pm 11		
12.Aug 02		34 \pm 8	30 \pm 2		
Standort	F		0,5		
	FG		1		
	P		ns		
Jahr		Aug	Jun	Aug	Jun
	F	30,3	20,8	30,1	20,9
	FG	1	2	1	1
	P	***	***	***	***

Die Analyse zum Standorteinfluss erfolgte über alle Monate (1-faktorielle Block ANOVA), die Analyse zum Jahreseffekt erfolgte mit den August-Daten und analog zum Simulationsversuch Kapitel 3.3.1 mit den Juni-Daten (1-faktorielle ANOVA)

Signifikanzniveau: *** $P < 0,001$ ns = nicht signifikant da $P > 0,05$

Die Ramets am Standort J II hatten eine größere Dichte als die am J I, denn der Kurvenverlauf der Ramethöhe/TM-Regression ist für den Standort J II wesentlich flacher als für J I (Abb. A5 im Anhang). Es gab keinen Einfluss des Standortes auf die Rametdicke (Tab. 42). Anders wirkte das Untersuchungs-jahr, denn an beiden Standorten waren sowohl im Juni als auch im August die Halme im Jahr 2002 dicker als im Jahr 2001. Am Standort J I waren die Halme des Jahres 2001 wiederum dicker als die des Jahres 2000.

Generative Fortpflanzung - Die Blütenbildung setzte an beiden Standorten zwischen Ende Mai und Anfang Juni ein. In den Jahren 2000 und 2001 blühten im Juli auf beiden Standorten etwa ein Drittel aller bestehenden Ramets (Abb. 46). Im feuchten Jahr 2002 stieg der Anteil auf etwa die Hälfte an, vor allem am Standort J I. Die Absolutzahlen (nicht dargestellt) lassen darauf schließen, dass vor allem Primärramets und nur einzelne Sekundärramets blühten. An beiden Standorten gab es darüber hinaus Ramets mit fehlgebildeten Blütenständen, besonders im Jahr 2001. Standortunabhängig konnten zwischen 13 und 127 Blüten je Blütenstand gezählt werden.

3.4.2. Kohlenhydrathaushalt der Überdauerungsorgane

Der Umfang der Assimilateinlagerung in die Überdauerungsorgane zum Ende der Vegetationsperiode ist bedeutsam für die Konkurrenzkraft der Pflanzenarten in Gebieten mit winterlicher Überflutung. Er wird für die drei Arten zusammen mit den im Frühjahr verbliebenen Gehalten in der Abbildung 47 dargestellt.

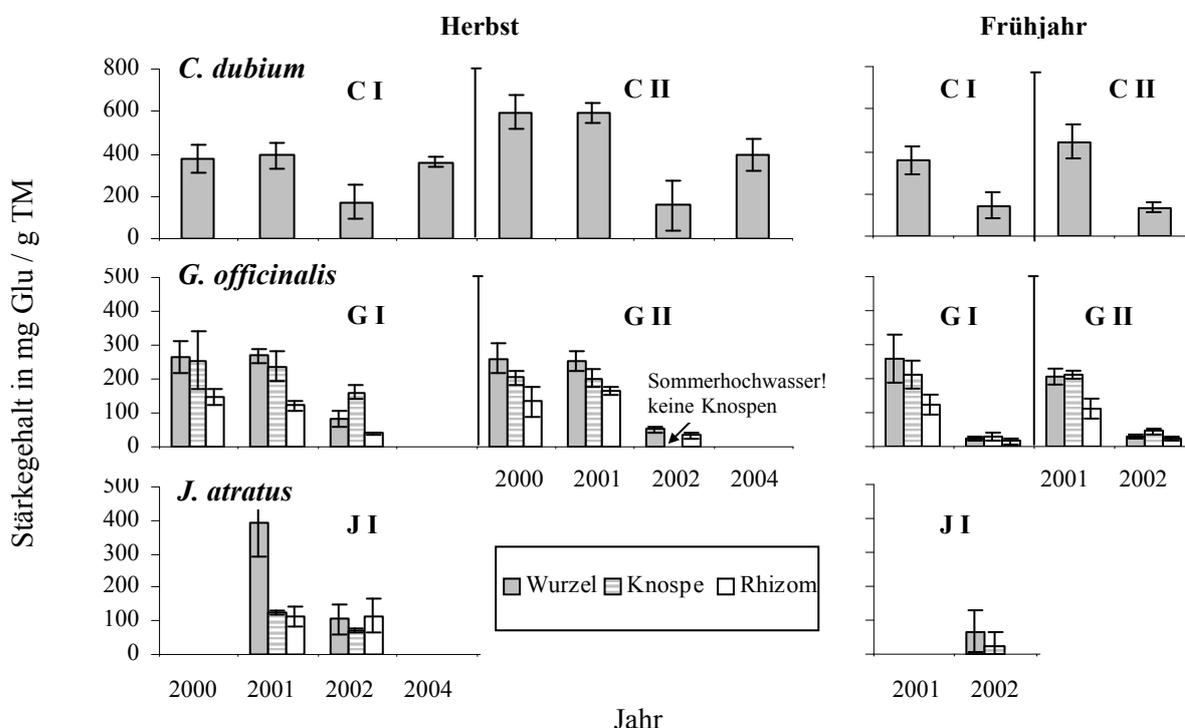


Abb. 47 Mittlere Stärkegehalte (\pm Stabw) der verschiedenen unterirdischen Organe von *C. dubium*, *G. officinalis* und *J. atratus* an je zwei unterschiedlichen Standorten I und II (außer *J. atratus*) in verschiedenen Jahren. Die linke Reihe zeigt die Herbstgehalte, die rechte Reihe die im Frühjahr (Erntetermine siehe Tab. 4, Seite 21).

Tab. 43 Mann-Whitney U-Test, Kruskal Wallis H-Test oder ANOVA zum Einfluss des Standortes, Untersuchungsjahres (Jahr) und unterirdischen Pflanzenorgans (Organ) auf den Stärkegehalt im Herbst und auf die Stärkemobilisierung im Frühjahr.

Variations- ursache	<i>C. dubium</i>			<i>G. officinalis</i>						<i>J. atratus</i>								
	Herbst		Frühjahr ^b	Herbst 1 ^a			Herbst 2 ^a			Frühjahr			Herbst ^a		Frühjahr ^a			
	FG	Z/ χ^2	P	FG	F	P	FG	F	P	FG	F	P	FG	F	P	FG	F	P
Standort (S)	2,7*	1	248,2***	1	0,9	1	2,9	1	0,1									
Jahr (J)	3	18,6***	1	492,8***	1	0,1	2	323,2***	1	34,4†	1	1,8						
Organ (O)					2	71,1***	1	133,8***	2	1,1	2	2,9	1	29,4**				
S \times J			1	4,4	1	2,7	2	2,8	1	0,4								
O \times S					2	3,0	1	1,9	2	1,5								
O \times J					2	0,1	2	0,1	2	3,0	2	9,9**						
O \times S \times J					2	3,1	2	2,0	2	12,2**								
Fehler			96			48		48		288		24		48				

Wenn keine Wechselwirkungen auftraten Modell I mit festen Effekten, sonst Modell III mit Jahr als zufälligem Effekt.

a. Alle Daten wurden vor der Analyse lg-transformiert b. wegen inhomogener Varianzen ist das faktische Signifikanzniveau dreimal höher als das gewählte (Lindquist 1953)

Signifikanzniveau: † $P < 0,10$ * $P < 0,05$ ** $P < 0,01$ *** $P < 0,001$

Tab. 44 ANOVA zum Einfluss des Standortes, Untersuchungsjahres (Jahr) und unterirdischen Pflanzenorgans (Organ) auf den absoluten Zuckergehalt im Herbst und im Frühjahr.

Variations- ursache	FG und F und P							
	<i>C. dubium</i>		<i>G. officinalis</i>			<i>J. atratus</i>		
	Herbst	Frühjahr ^a	Herbst 1 ^a	Herbst 2 ^a	Frühjahr ^{a,c}	Herbst ^b	Frühjahr	
Standort (S)	1 21,7***	1 2,1	1 44,8***	1 0,1	1 0,1			
Jahr (J)	1 24,7***	1 3,2	1 3,4†	2 0,1	1 4,9	1 21,8***		
Organ (O)			2 3,6*	1 0,3	2 2,0	2 26,5***	1 1,7	
S × J	1 0,6	1 0,9	1 1,0	2 1,3	1 2,1			
O × S			2 2,4	1 0,8	2 0,3			
O × J			2 2,4	2 0,9	2 0,5	2 1,3		
O × S × J			2 2,1	2 79,9***	2 6,0*			
Fehler	32	16	48	48	48	24	8	

Wenn keine Wechselwirkungen auftraten Modell I mit festen Effekten, sonst Modell III mit Jahr als zufälligem Effekt.

a. Alle Daten wurden vor der Analyse lg-transformiert

b. Alle Daten wurden vor der Analyse x^{-1/2}-transformiert

c. wegen inhomogener Varianzen ist das faktische Signifikanzniveau dreimal höher als das gewählte (Lindquist 1953)

Signifikanzniveau: † P < 0,10 * P < 0,05 ** P < 0,01 *** P < 0,001

Vergleich der Arten und Jahreszeiten

C. dubium und *J. atratus* lagerten im Herbst stets etwa eineinhalb bis zweieinhalb mal mehr Stärke in die Wurzeln ein als *G. officinalis*. Die größten Stärkegehalte mit 600 mg Glukoseeinheiten je g TM wurden in den Wurzeln von *C. dubium* am feuchten Standort C II gefunden.

Bis zum Frühjahr verringerte sich der Stärkegehalt bei *C. dubium* um 5-25 % im Jahr 2001 und um 60-75 % im Jahr 2002, bei *G. officinalis* um 3-20 % im Jahr 2001 und um 90 % im Jahr 2002 und bei *J. atratus* um 80 % im Jahr 2002 (nur 1 Jahr gemessen). Zu Beginn der Vegetationsperiode war damit der Gehalt in den Wurzeln von *C. dubium* stets höher als in den Wurzeln von *J. atratus*, während er hier wiederum höher war als in den Wurzeln von *G. officinalis*.

C. dubium

Herbst – Die Pflanzen hatten am eher feuchten Standort C II signifikant mehr Stärke in den Wurzeln gespeichert als am trockeneren Standort C I (Tab. 43, Abb. 47). Beim absoluten Zuckergehalt war das Verhältnis umgekehrt (Tab. 44, Abb. 48). Der relative Glukosegehalt als potentieller Indikator von Sommertrockenheit (siehe Simulationsversuch S.50) war nur im Jahr 2001 am Standort C I größer als am Standort C II (Abb. 48: t-Test P < 0,05). In den Jahren 2000 und 2003 war es umgekehrt.

Im Jahr des Sommerhochwassers 2002 gab es keinen Standorteinfluss. Dafür waren in diesem Jahr der absolute Zuckergehalt stets höher (Tab. 44, Abb. 48) und der Stärkegehalt (Tab. 43, Abb. 47) zusammen mit dem relativen Glukosegehalt (nicht statistisch getestet) stets niedriger als 2000, 2001 und 2003.

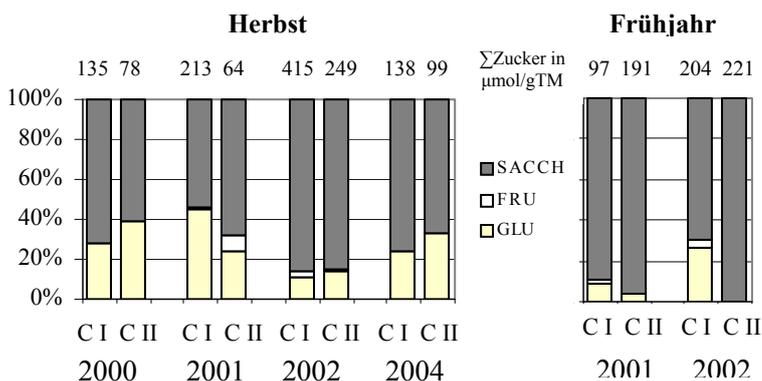


Abb. 48 Zuckermuster der Wurzeln von *C. dubium* im Herbst und Frühjahr verschiedener Jahre an den Standorten C I und C II. Die mittleren Gesamtabsolutgehalte (ΣZucker) befinden sich über den Säulen.

Frühjahr – Die Stärkemobilisierung in den Wurzeln war im Frühjahr 2002 stärker als im Frühjahr 2001 und am Standort C II stärker als am Standort C I (Tab. 43, Abb. 47).

Der Standort und das Untersuchungsjahr hatten keinen Einfluss auf den absoluten Zuckergehalt der Wurzeln (Tab. 44). Immerhin waren die Glukose- und Fruktoseanteile am tatsächlich überflutet gewesenen Standort C II erwartungsgemäß (siehe Simulationsversuch S.50) niedriger als am Standort C I (Abb. 48: t-Test $P < 0,05$). Bei Saccharose war es entsprechend umgekehrt.

G. officinalis

Herbst – Da es nach dem Sommerhochwasser am Standort G II keine Knospen gegeben hatte, wurde die ANOVA zum Stärkegehalt bzw. Zuckergehalt zunächst ohne die Daten des Untersuchungsjahres 2002 durchgeführt (Tab. 43, Tab. 44: Herbst 1). Danach zeigten im Organvergleich die Wurzeln die signifikant höchste und das Rhizom die signifikant niedrigste Stärkespeicherung (Abb. 47). Die Knospen lagen dazwischen. Beim absoluten Zuckergehalt war die Reihenfolge umgekehrt (Abb. 49).

Der Standort und das Untersuchungsjahr hatten nach dieser Analyse keinen Einfluss auf die Menge der im Herbst in die Überdauerungsorgane eingelagerten Stärke (Tab. 43). Dagegen waren die absoluten freien Zuckergehalte am auenlehmigen Standort G II größer als am sandigen G I und im Jahr 2001 größer als im Jahr 2000 (Tab. 44, Abb. 49).

Standortabhängige Veränderungen im Zuckermuster waren eher ungerichtet. So war zwar im Herbst 2000 und 2001 der relative Fruktosegehalt im Rhizom erwartungsgemäß (siehe Simulationsversuch S. 50) am eher feuchteren Standort G II größer als am G I (Abb. 49: t-Test $P < 0,05$), beim relativen Fruktosegehalt der Knospen und beim Glukosegehalt der Wurzeln war es 2001 jedoch umgekehrt. Der Saccharosegehalt verhielt sich entsprechend.

Führt man die ANOVA mit den Daten von 2002, aber ohne den Datensatz der Knospen durch, müssen zunächst die Signifikanzniveaus adjustiert werden.

Der globale Organeffekt auf beide Parameter bleibt nur bei der Stärke erhalten (Tab. 43, Tab. 44: Herbst 2). Zusätzlich ergab sich ein Einfluss des Jahres, der die deutlich hemmende Wirkung des Sommerhochwassers 2002 illustriert: In Rhizom und Wurzeln sank der Gehalt 2002 verglichen mit den Vorjahren um drei Viertel, in den Knospen um ein Viertel (Abb. 47).

Die Zuckergehalte stiegen hingegen 2002 um ein Vielfaches an, außer im Rhizom am Standort G II (signifikante $O \times S \times J$ Wechselwirkung: Tab. 44). Der Gehalt im erwähnten Rhizom war im Vergleich zu den Vorjahren um mehr als 95 % gesunken!

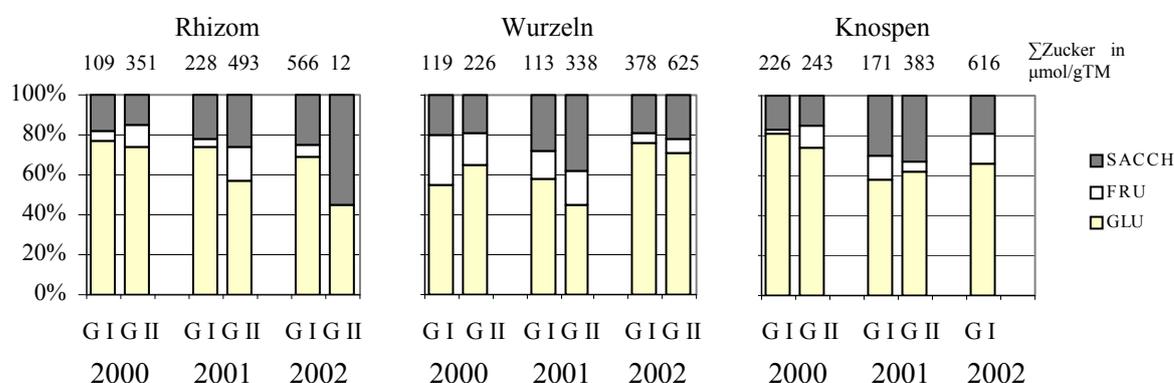


Abb. 49 Zuckermuster der unterirdischen Organe von *G. officinalis* im Herbst verschiedener Jahre an den Standorten G I und G II. Die mittleren Gesamtabsolutgehalte (ΣZucker) befinden sich über den Säulen, n=5.

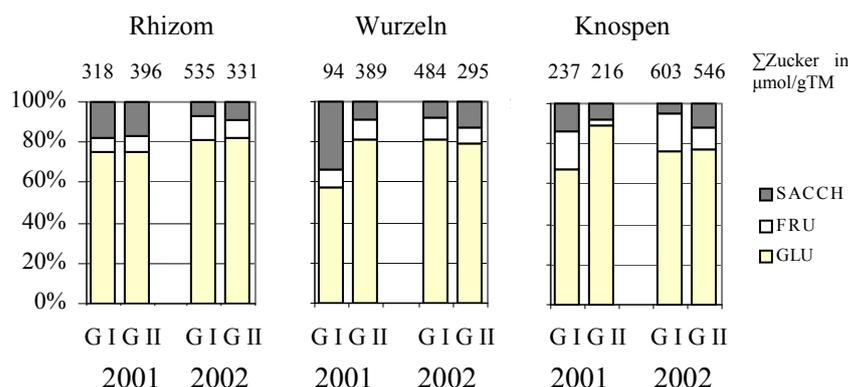


Abb. 50 Zuckermuster der unterirdischen Organe von *G. officinalis* im Frühjahr verschiedener Jahre an den Standorten G I und G II.

Die mittleren Gesamtabolutgehalte (Σ Zucker) befinden sich über den Säulen, n=5.

Frühjahr – Die Organe unterschieden sich in ihrem Gesamtzucker Gehalt nicht. Variabler war der Stärkegehalt. Das Rhizom hatte zwar im Frühjahr 2001 nach wie vor den niedrigsten und die Wurzeln den höchsten Gehalt aller drei Organe. Im folgenden Frühjahr 2002 waren die Organe jedoch nicht mehr voneinander unterscheidbar. Die Stärkemobilisierung war in diesem Jahr in allen Organen besonders kräftig ausgefallen, vor allem am Standort G I (signifikante $O \times S \times J$ Wechselwirkung: Tab. 43). Vom Herbst 2001 zum Frühjahr 2002 wurde fast alles mobilisiert, vom Herbst 2000 zum Frühjahr 2001 fast nichts! Der Gehalt, der in den Organen verbliebenen Stärke war 2002 somit wesentlich niedriger als 2001 (Abb. 47).

Die genannten Unterschiede zwischen den Jahren sind möglicherweise mit dem Erntetermin im Frühjahr verknüpft: 2001 hatte ein späterer Termin einen fördernden Einfluss auf die Stärkemobilisierung der Überdauerungsorgane (nicht dargestellt). Die Zuckergehalte waren dabei unverändert geblieben.

Der Standort hatte dagegen keinen globalen Einfluss auf die Mobilisierung (Tab. 43). Im Gegensatz dazu veränderten sich zwar die freien Zuckergehalte, sie taten dies aber auch nicht einheitlich (signifikante $O \times S \times J$ Wechselwirkung: Tab. 44): 2001 unterschieden sich die Standorte beim Zuckergehalt nur in den Wurzeln, mit dem höheren Gehalt am Standort G II (Abb. 50). 2002 unterschieden sie sich nur im Rhizom, mit dem niedrigeren Gehalt am Standort G II.

Die Zuckermuster gaben da schon eher Hinweise auf typische Standortunterschiede. Der relative Fruktosegehalt als potentieller Negativindikator für überstandenen Überflutungsstress (siehe Simulationsversuch S.51) war im Frühjahr 2002 in allen Organen am Standort G II signifikant kleiner als am Standort G I (Abb. 50: t-Test $P < 0,05$). Im Frühjahr 2001 war der relative Glukosegehalt in den Wurzeln und Knospen am Standort G II größer als am Standort G I, beim Saccharosegehalt der Wurzeln und beim Fruktosegehalt der Knospen war es umgekehrt.

J. atratus

Herbst – Zum Schutz dieser Art war nur ein Standort untersucht worden. Dennoch war der Stärkegehalt der verschiedenen Organe in unterschiedlichem Grad von der Umwelt abhängig, d.h. in diesem Falle vom Untersuchungsjahr (signifikante $O \times J$ Wechselwirkung: Tab. 43): 2001 hatten die Wurzeln dreimal mehr Stärke gespeichert als die Knospen und das Rhizom. Im Herbst 2002, nach dem Sommerhochwasser hatten die Wurzeln ihren Stärkegehalt an das zum Vorjahr unverändert gebliebene Niveau von Knospen und Rhizom angeglichen (Abb. 47).

Der Gesamtzucker Gehalt war stets in den Knospen am höchsten (Tab. 44, Abb. 51). Er wurde aber auch vom Untersuchungsjahr beeinflusst. Die Gehalte waren 2002 im Jahr des Sommerhochwassers höher als 2001. Die herbstlichen Zuckermuster der einzelnen Organe blieben hingegen, wie aus dem Simulationsversuch zu erwarten war, vom Untersuchungsjahr unbeeinflusst (Abb. 51: t-Test $P = 0,5$).

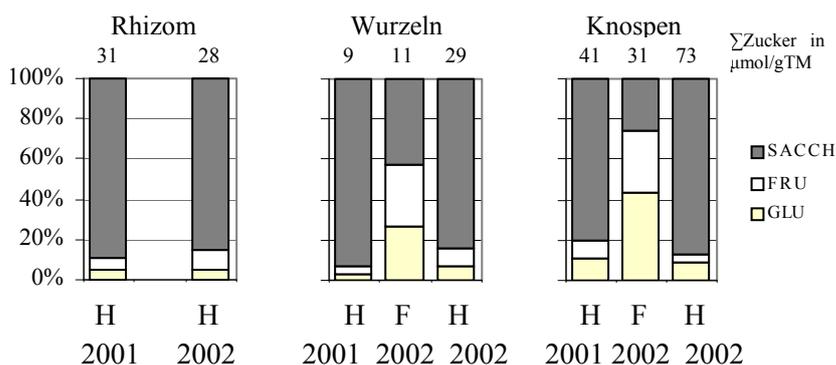


Abb. 51 Zuckermuster der unterirdischen Organe von *J. atratus* im Herbst 2001, im Frühjahr 2002 und im Herbst 2002 am Standort J I.

Die mittleren Gesamtabolutgehalte (Σ Zucker) in $\mu\text{mol/gTM}$ befinden sich über den Säulen, $n=5$.

H = Herbst, F = Frühjahr

Frühjahr – Der Stärkegehalt hatte vom Herbst zum Frühjahr um fast 90 % abgenommen (Abb. 47). Die Mobilisierung war dabei in den Wurzeln noch stärker als in den Knospen (Tab. 43). Der Unterschied der Organe im Gesamtzuckergehalt war jedoch - anders als im Herbst - nicht mehr signifikant. Nur eine Tendenz blieb weiterhin sichtbar (Tab. 44, Abb. 51).

In Bonferroni adjustierten Vergleichen der Zuckermuster im Frühjahr mit denen im Herbst zeigten sich sowohl in den Knospen als auch in den Wurzeln die gleichen Veränderungen wie bei den Knospen der überflutungsgestressten Pflanzen im Simulationsversuch: Die Glukose- und Fruktosegehalte nahmen zu, der Saccharosegehalt nahm ab (Abb. 51: t-Test $P = 0,05$).

3.4.3 Stickstoffdynamik im Verlauf der Vegetationsperiode

Saisonale Unterschiede im relativen Stickstoffgehalt pflanzlicher Gewebe sind Ausdruck der Stickstoff und Kohlenstoffdynamik. Die Aminosäuremuster der unteren Sprossabschnitte sollen einen tieferen Einblick in das Stofftransportgeschehen während der Wachstumsperiode geben.

Die wichtigste Transportverbindung im intermediären N-Stoffwechsel war bei allen drei Arten das GLN. ASN als sehr stickstoffreiches Amid und ARG spielten jeweils nur eine untergeordnete Rolle.

C. dubium

Der relative Stickstoffgehalt der oberirdischen Pflanzenorgane – Er war im April maximal (Abb. 52). *C. dubium* erreichte mit 4 % den mit Abstand höchsten Gehalt aller drei Arten. Unabhängig vom Untersuchungsjahr war er am Standort C II größer als am Standort C I.

Während der relative Kohlenstoffgehalt bei allen drei Arten über die gesamte Vegetationsperiode hinweg konstant blieb, senkte sich der N-Gehalt im weiteren Verlauf rasch auf ein Minimum ab.

In den Blütenstängeln von *C. dubium* sank er in beiden Jahren kontinuierlich zum Spätsommer hin bis auf unter 1 %, und zwar am Standort C I deutlich schneller als am Standort C II. Der daraus berechenbare Absolutgehalt Stickstoff je Halm blieb jedoch konstant. Es kam durch das schnelle Wachstum quasi zu einem Verdünnungseffekt. Nach dem Wachstumsende im August, d.h. während der Seneszenz, sank der relative N-Gehalt der Stängel nur schwach oder gar nicht. Eine Rückverlagerung von nicht mehr benötigtem Stickstoff in die unterirdischen Organe fand somit offenbar kaum statt.

Durch die Art der Probenahme sind die Rosetten diesbezüglich nicht zu beurteilen. 2001 unterschieden sich deren Gehalte an beiden Standorten bis zu Mahd nicht. 2002 waren die N-Gehalte dagegen am Standort C II kleiner als am Standort C I.

Mahd führte bei *C. dubium* an beiden Standorten zu einem Wiederanstieg des N-Gehaltes.

Das Sommerhochwasser 2002 steigerte den Gehalt der vegetativen Ramets am höher gelegenen Standort C I nochmals, der damit im Herbst sogar fast das Ausgangsniveau vom Frühjahr erreichte. Am tiefer gelegenen Standort C II fehlte dieser besondere Überflutungseffekt.

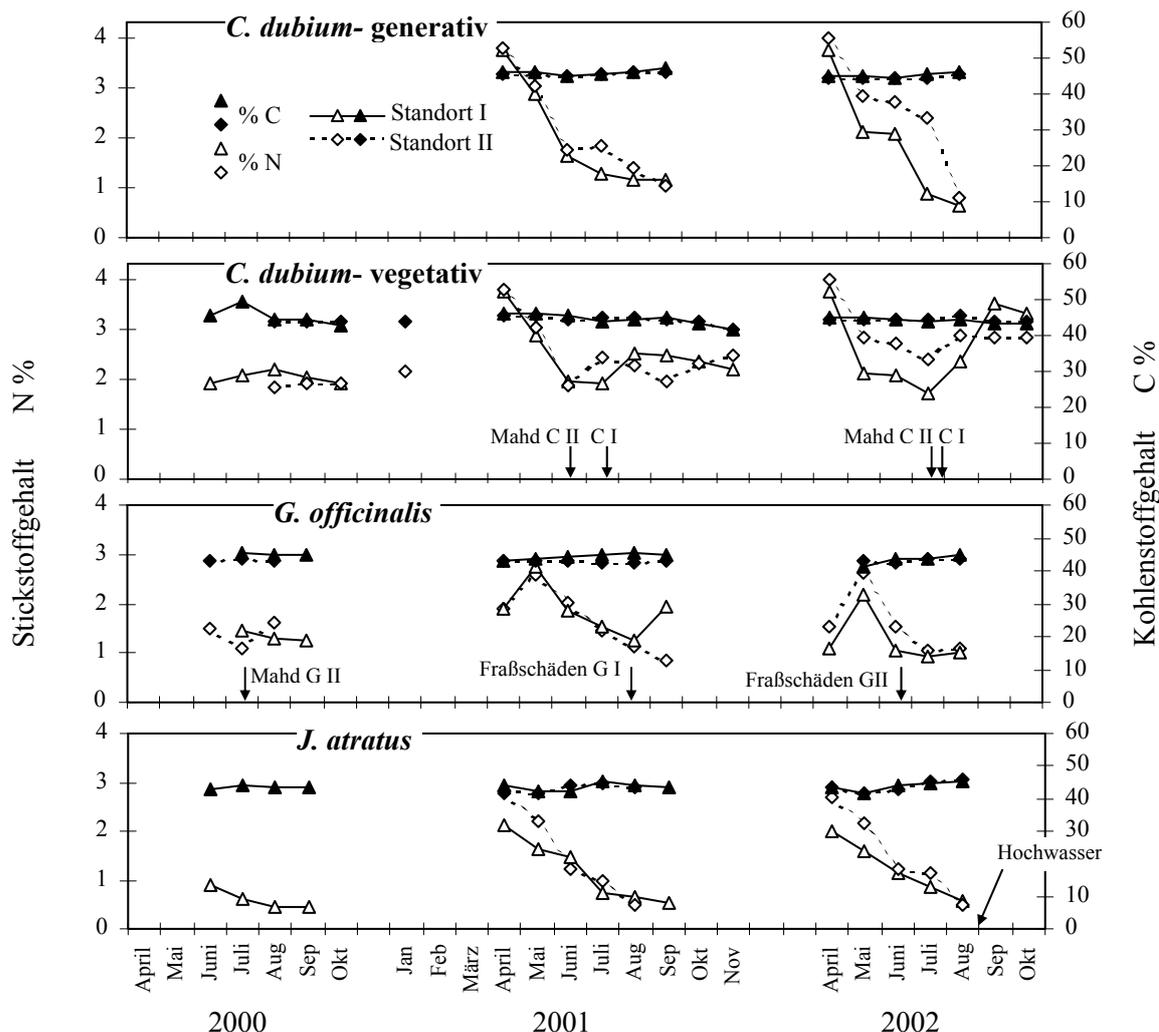


Abb. 52 Saisonale Veränderungen des relativen Stickstoff- und Kohlenstoffgehaltes (N und C in % Trockenmasse) der oberirdischen Pflanzenorgane von *C. dubium*, *G. officinalis* und *J. atratus* in den Jahren 2000 bis 2002 an je zwei Standorten unterschiedlicher Ausprägung (C I und C II, G I und G II, J I und J II).

Transportaminosäuren - Im Jahr 2000 unterschieden sich die Aminosäuremuster der Rosetten beider *C. dubium* Populationen nicht (Wilcoxon-Test für Paardifferenzen: $P > 0,05$; Abb. 53). Im Jahr 2001 hingegen war während der gesamten Vegetationsperiode der relative Gehalt der Haupttransportaminosäure GLN am trockeneren Standort C I größer als am feuchteren Standort C II ($P = 0,05$). Bei den Indikatoren von Sommertrockenheit (siehe Simulationsversuch S.58) GLU und ASP war es umgekehrt! Erst im November waren ihre relativen Gehalte am Standort C I größer als am Standort C II. GLU zählt neben ASN, ALA und GABA auch zu den Stressindikatoren für einen unmittelbar erfahrenen Überflutungsstress (siehe Simulationsversuch S.58). Nach der winterlichen Überflutungsperiode war im Frühjahr 2001 der relative GLU-Gehalt an beiden Standorten gleich niedrig (Abb. 53). Dagegen war die Summe aus ALA+GABA am tatsächlich überflutet gewesenen Standort C II deutlich höher als am C I. Der Gehalt von ASN war niedriger. Das heißt, diese drei Aminosäuren sind ein deutliches Indiz für Überflutungsstress am C II. Allerdings erscheint der ALA+GABA-Gehalt mit 26 % relativ niedrig für einen Stressindikator unmittelbar nach dem Ende der Stressperiode. Auch gab es am Standort C II bei ALA+GABA keinen Unterschied zwischen dem Mai- und dem Juni-Muster. Anders als bei den vegetativen Ramets von *C. dubium* unterschieden sich die Transportaminosäuremuster der Blütenstängel beider Standorte 2001 nicht signifikant (Abb. 54).

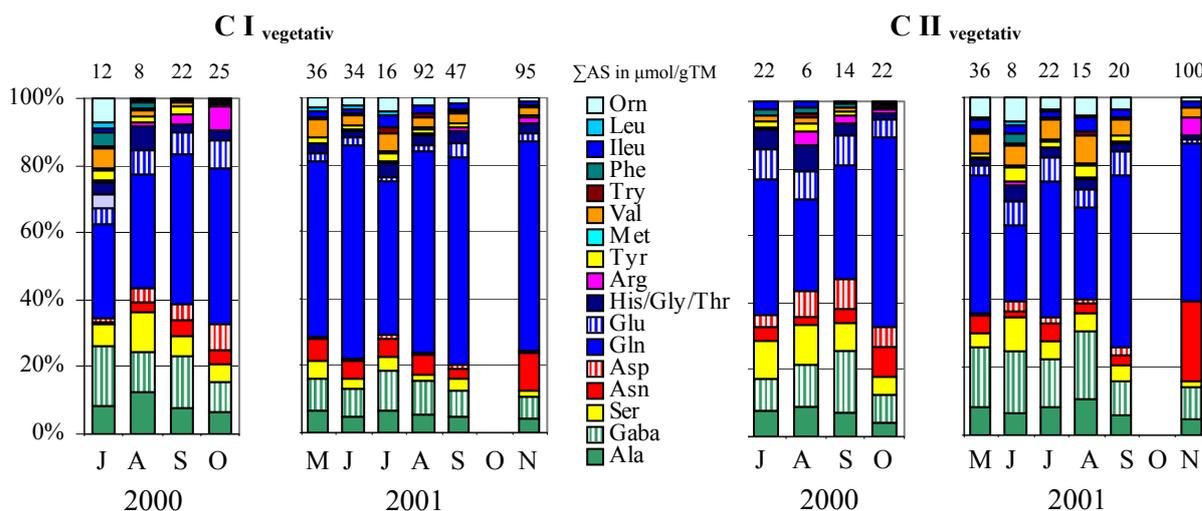


Abb. 53 Transportaminosäuremuster der unteren Blattstielabschnitte (1 cm) von vegetativ wachsenden *C. dubium* Ramets der Standorte C I und C II im Jahresgang 2000 und 2001. Die mittleren Gesamtabsolutgehalte (ΣAS) befinden sich über den Säulen, n=3.

Offenbar wurde hier die unterschiedliche, vorerfahrene Umwelt auf dem Weg zur Fortpflanzungseinheit herausgefiltert.

Im Herbst, dem Zeitraum einer möglichen Rückverlagerung von Stickstoff in die Speicherorgane, kam es sowohl in den Rosetten als auch in den Blütenstängeln häufig zu einer Zunahme im Gesamtaminosäuregehalt und im relativen Gehalt der stickstoffreichsten Aminosäuren GLN, ASN und ARG.

Der auffällig starke Anstieg von PHE im August 2001 in den Blütenstängeln am Standort C II ist eine zusätzliche, hervorzuhebende Besonderheit.

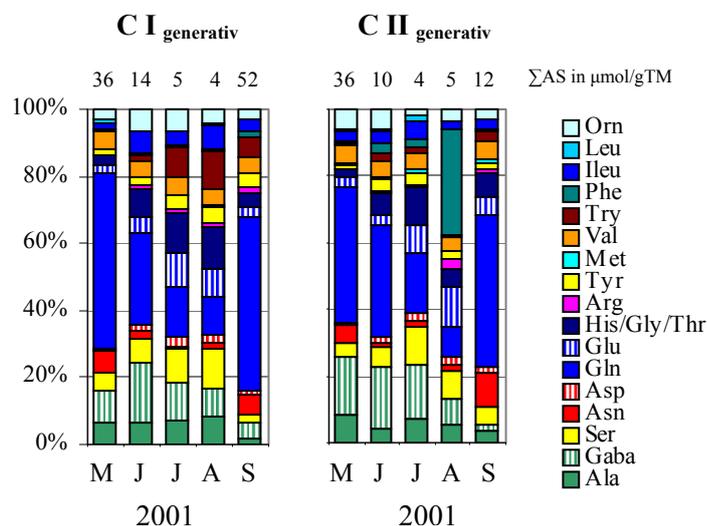


Abb. 54 Transportaminosäuremuster der Basalinternodien von Blütenstängeln von *C. dubium* der Standorte C I und C II im Jahresgang 2001. Die mittleren Gesamtabsolutgehalte (ΣAS) befinden sich über den Säulen, n=3.

G. officinalis

Der relative N-Gehalt der oberirdischen Pflanzenorgane war bei *G. officinalis* erst im Mai maximal (Abb. 52). Die nachfolgende Abnahme wurde nur durch Herbivorie, wie 2001 am Standort G I, oder durch Mahd, wie 2000 am Standort G II, unterbrochen. Dann kam es zu einem Wiederanstieg.

Bei *G. officinalis* wurde der nach dem Wachstumsende nicht mehr benötigte Stickstoff offenbar in beachtenswertem Ausmaß in die unterirdischen Speicherorgane zurücktransportiert. Im Jahr 2001 waren es am auenlehmigen Standort G II 42 % und am sandigen Standort G I 30 %. Ein massives durch Fraß induziertes Sekundärrametwachstum am Standort G I (siehe Kap. 3.4.1, S.67) hob diesen Effekt jedoch im September wieder auf. Möglicherweise steht auch der niedrige N-Gehalt der Pflanzen dieses Standortes zu Beginn des folgenden Jahres 2002 damit im Zusammenhang. Im Herbst 2002 wurden hier nur 13 % des Gesamtstickstoffes rückverlagert. Am Standort G II war dieser Anteil zwar auch geringer als im Vorjahr, er lag aber immer noch bei deutlichen 30 %.

Die Transportaminosäuremuster der beiden *G. officinalis* Populationen unterschieden sich 2001, dem einzigen vollständigen Untersuchungsjahr, nicht signifikant (Wilcoxon-Test für Paardifferenzen, $P = 0,05$: Abb. 55). Die Muster änderten sich aber im Verlauf der Vegetationsperiode. Am Standort G I waren im Jahr 2001 die möglichen Indikatoren einer Sommertrockenheit ASP und GLU (siehe Simulationsversuch S.58) im Juni bzw. im Juli im Vergleich zum Mai bzw. August leicht erhöht. Am Standort G II war ASP im September erhöht. Interessanterweise war im Juli des Vorjahres GLU am Standort G II doppelt so hoch wie am Standort G I.

GLU als potentieller Überflutungsstressindikator (siehe Simulationsversuch S.58) zeigte an beiden Standorten im Frühjahr keinen Stress an. Der Gehalt war jeweils gleich oder niedriger als in den Sommermonaten. Auch ASN zeigte keinen Stress an. Der Gehalt dieser Aminosäure war generell niedrig. Lediglich der ALA+GABA Gehalt der Pflanzen am Standort G I war im Mai im Vergleich zu den folgenden Monaten leicht erhöht.

Im Zuge einer möglichen N-Rückverlagerung kam es im Herbst weder zu einer Zunahme im Gesamtaminosäuregehalt noch zu einer Zunahme der relativen Gehalte der stickstoffreichen Aminosäuren GLN, ASN und ARG. Am Standort G II stieg zumindest ORN an.

Eine nennenswerte Besonderheit der Aminosäuremuster ist, dass es im August 2001 am Standort G I sowohl im Vergleich zum Vormonat als auch im Vergleich zum Standort G II zu einer massiven Erhöhung des relativen GLN-Gehaltes kam, und zwar auf über 60 %.

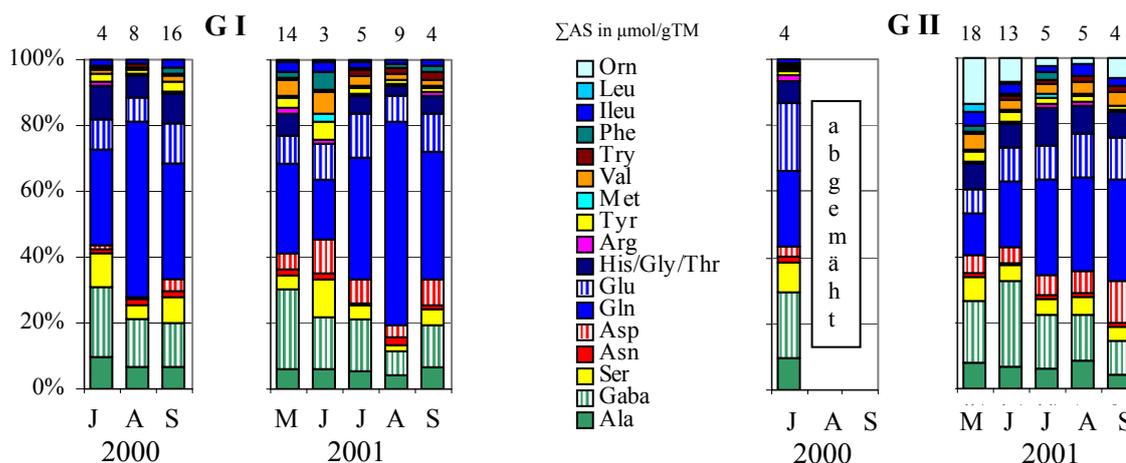


Abb. 55 Transportaminosäuremuster der Basalinternodien der Ramets von *G. officinalis* der Standorte G I und G II im Jahresgang 2000 u. 2001. Die mittleren Gesamtabsolutgehalte (ΣAS) befinden sich über den Säulen, $n=3$.

J. atratus

Wie bei *C. dubium* war auch bei *J. atratus* der relative N-Gehalt der oberirdischen Pflanzenorgane im April maximal (Abb. 52). Ebenso trat ein vom Untersuchungsjahr unabhängiger Einfluss des Standortes auf. Der N-Gehalt war am Standort J II größer als am Standort J I.

Die berechnete Stickstoffrückverlagerung aus den absterbenden Ramets in die unterirdischen Organe war mit Werten zwischen 50 % und 65 % bei dieser Art besonders deutlich. Sowohl die Standorte als auch die Jahre unterschieden sich dabei kaum.

Die Transportaminosäuremuster der beiden untersuchten Populationen unterschieden sich im Jahr 2001 nicht (Wilcoxon-Test für Paardifferenzen $P = 0,05$: Abb. 56). Aber auch bei dieser Art änderten sich die Muster im Verlauf der Vegetationsperiode. Als mögliche Indikatoren einer Sommertrockenheit (siehe Simulationsversuch S.58) stiegen im Juni an beiden Standorten die Gehalte von ASP und GLU stark an und blieben bis August bzw. September erhöht.

Wie bei *G. officinalis* wies der potentielle Überflutungsstressindikator GLU (siehe Simulationsversuch S.58) an beiden Standorten auf einen im Frühjahr fehlenden Überflutungsstress hin. Gleiches traf auf ALA+GABA zu, wobei am Standort J II zumindest ALA alleine, d.h. ohne GABA, im Frühjahr erhöht war. Aber auch ASN zeigte keinen Stress an, denn der Gehalt dieser Aminosäure war im April bereits um ein Vielfaches höher als in den Folgemonaten.

Konträr zum bisher beschriebenen Basalinternodium waren die Überflutungsstressmerkmale im Gesamthalm von *J. atratus* zumindest am Standort J II im April recht deutlich ausgeprägt (Abb. 56).

Im Zuge einer möglichen N-Rückverlagerung kam es im Herbst auch bei *J. atratus* zu keiner Zunahme im Gesamtaminosäuregehalt. Auch die relativen Gehalte der stickstoffreichen Aminosäuren GLN, ASN und ARG nahmen nicht zu. Einzig ORN stieg am Standort J I an.

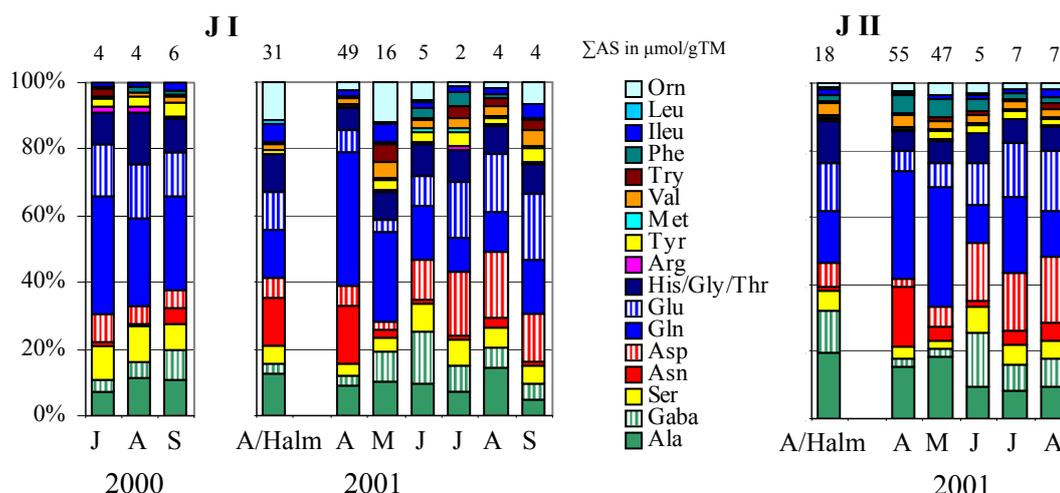


Abb. 56 Transportaminosäuremuster der Basalinternodien der Ramets von *J. atratus* im Jahrgang 2000 und 2001 und Aminosäuremuster des Gesamthalms im April der Standorte J I und J II. Die mittleren Gesamtabsolutgehalte (ΣAS) befinden sich über den Säulen, n=3.

Bei *J. atratus* und *C. dubium* waren der GLN- und ASN-Gehalt sowohl mit dem Gesamtgehalt freier Aminosäuren als auch mit dem N-Pool dieser Fraktion signifikant positiv korreliert (Tab. A11 und A12 im Anhang). Für die anderen Aminosäuren war diese Korrelation negativ oder insignifikant. Bei *G. officinalis* galt dies jedoch für alle Aminosäuren.

Stickstofflimitation

Das Verhältnis von löslichen Zuckern zu löslichen Aminosäuren der unteren Sprossabschnitte als Maß für eine Stickstofflimitation war während der Hauptwachstumsphase im Jahr 2001 bei allen drei Arten vor allem vom Monat und weniger vom Standort abhängig (Abb. 57, Tab. 45).

Tab. 45 ANOVA zum Einfluss von Standort und Monat auf das Zucker/AS-Verhältnis der basalen Sprossabschnitte der drei Arten *C. dubium* (Rosetten=veg. und Blütenstängel=gen.), *G. officinalis* und *J. atratus*.

Variationsursache	FG Cd/Go/Ja	F und P				
		<i>C. dubium</i>		<i>G. officinalis</i>	<i>J. atratus</i>	
		2000 veg	2001 veg	2001 gen	2001	2001
Standort	1/1/1	0,7	5,8 *	1,3	16,5 **	15,2 **
Monat	5/4/4	103,3 ***	7,9 ***	24,7 ***	28,9 ***	72,1 ***
Standort × Monat	5/4/4	8,2 **	8,0 ***	4,5 **	14,2 ***	10,3 ***
Fehler	in Klammern	(16)	(24)	(20)	(20)	(20)

Signifikanzniveau: * P<0,05 ** P<0,01 *** P<0,001

Die N-Limitierung beider Ramettypen war im September an beiden Standorten extrem gering, besonders am Standort C I. Die Abbildung 57 legt die Vermutung nahe, dass bei den vegetativen Ramets die Limitierung wesentlich schwächer war als bei den Blütenstängeln (nicht statistisch getestet).

Bei *G. officinalis* war die N-Limitierung ähnlich hoch wie bei den Blütenstängeln von *C. dubium*. Pflanzen am auenlehmigen Standort G II waren im Sommer stärker limitiert als am sandigen Standort G I. Zu Beginn der Vegetationsperiode im Mai und Juni war es umgekehrt.

Bei *J. atratus* war die N-Limitierung ähnlich niedrig wie bei den vegetativen Ramets von *C. dubium*. Die beiden Standorte J I und J II unterschieden sich im April, Juli und August mit einer stärkeren Limitierung am sandigen Pionierstandort J I. Über den Gesamthalm gesehen wuchsen jedoch die Pflanzen am beweideten Grünlandstandort J II zu Beginn des Sprossaustriebes im April stärker stickstofflimitiert als am offenen Pionierstandort J I. Im Juli trat bei dieser Art die stärkste Limitierung auf.

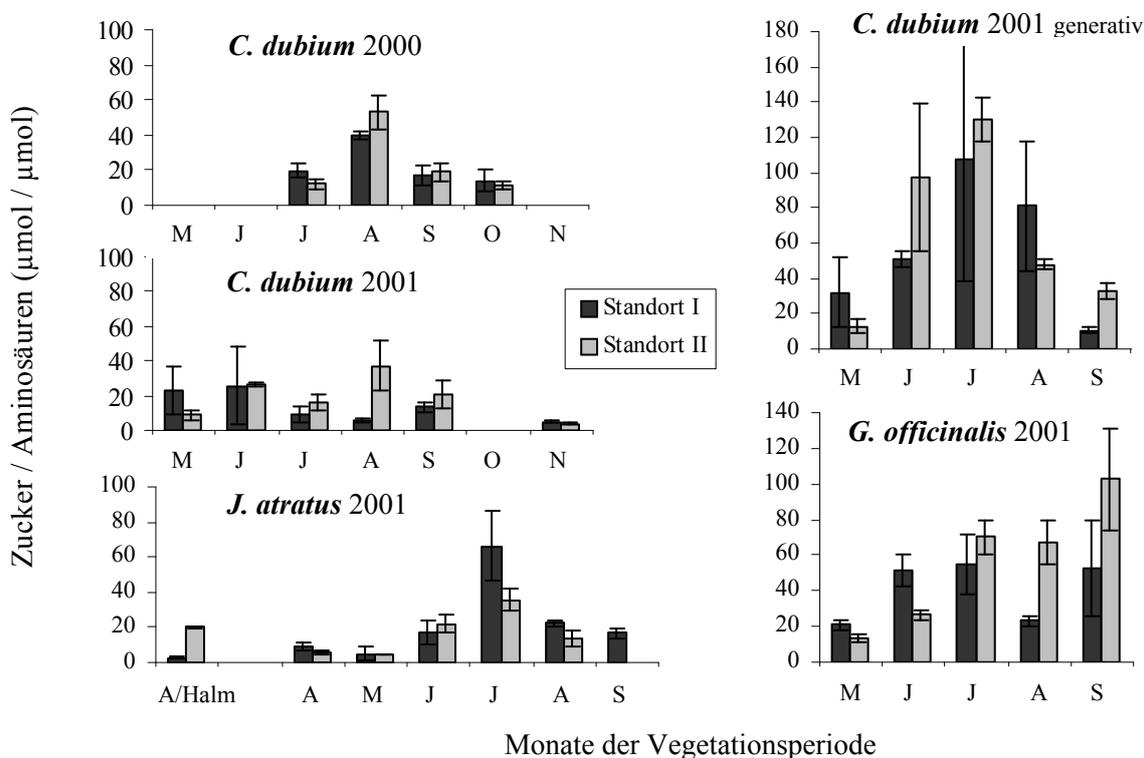


Abb. 57 Mittlere Zucker/Aminosäure-Verhältnisse (n=3) der unteren Sprossabschnitte von *C. dubium*, *G. officinalis* und *J. atratus* an je zwei unterschiedlichen Standorten I und II im Jahresgang 2000 (nur *C. dubium*) und 2001. Die Balken bezeichnen die Standardabweichung.

3.4.4 Stickstoffhaushalt der Überdauerungsorgane

Insbesondere die Muster der stickstoffassimilierenden Wurzeln sollen einen Einblick in den Stoffwechselzustand zum Beginn und zum Ende der Hauptwachstumsperiode geben.

C. dubium

Der Gesamtaminosäuregehalt der Wurzeln war im Frühjahr höher als im Herbst aber in keinem Jahr zwischen den Standorten C I und C II signifikant verschieden (Tab. 46).

Die wichtigsten Speicheraminosäuren des intermediären N-Stoffwechsel der Wurzeln waren sowohl im Herbst als auch im Frühjahr ARG, GLN und zum Teil auch ASN mit Einzelgehalten von bis zu 50 % (Abb. 58). Bei den Mustern gab es jahreszeitabhängige Standortunterschiede.

Bis auf den Juli 2000 und Mai 2001 galt für die vegetativen *C. dubium*-Ramets stets: Unterschieden

Tab. 46 ANOVA zum Einfluss des Standortes (C I oder C II) und der Jahreszeit (Herbst 2000, 2001, 2002, 2004 bzw. Frühjahr 2001, 2002) auf den Gesamtaminosäuregehalt der Wurzeln von *C. dubium*.

Ursache	FG	F	P
Standort	1	1,4	ns
Jahreszeit	5	10,8	***
Standort × Jahreszeit	5	0,4	ns
Fehler	48		

Modell I mit Jahreszeit als festem Effekt da die Wechselwirkung nicht signifikant war, n=5. Daten wurden vor der Analyse x^{-1/2}-transformiert. Signifikanzniveau: *** P < 0,001 ns = nicht signifikant mit P > 0,05

sich die beiden Standorte, dann waren die Ramets am Standort C II stärker N-limitiert als am C I.

Bei den generativen Ramets gab es keinen globalen, sondern nur einen monatsabhängigen Standortunterschied: Im Juni und September 2001 fand sich die stärkere Limitierung am Standort C II, sonst unterschieden sich die Standorte nicht.

Herbst – Die relativen Gehalte der potentiellen Stressindikatoren einer Sommertrockenheit GLU und ASP (siehe Simulationsversuch S.58) waren nur in den Jahren 2000 und 2001 für jeweils eine der beiden Aminosäuren am eher trockeneren Standort C I größer als am feuchteren Standort C II (t-Test, P < 0,05). Die *C. dubium*-spezifischen „Indikatoren“ THR,

TRY, GLN und ASN (siehe S.54) zeigten jedoch am Standort C I weiteren möglichen Stress an: In allen vier Jahren war der TRY-Gehalt dort größer als am Standort C II. Für THR galt dies 2000 und 2001. Der GLN-Gehalt war 2001 und der ASN-Gehalt 2001 und 2002 kleiner als am Standort C II. Damit war der Standortunterschied hinsichtlich einer Beeinflussung durch Sommertrockenheit am deutlichsten im Jahr 2001, gefolgt vom Jahr 2000, dann dem Jahr 2002 und zuletzt dem Jahr 2004. Der ALA-Gehalt war als eine Art „Sauerstoffstressgedächtnis“ nur im Jahr 2000 am tiefergelegenen Standort C II größer als am höhergelegenen Standort C I.

Frühjahr – Von den allgemeinen „Überflutungsstressindikatoren“ ASN, GLU, und der Summe aus ALA+GABA (siehe Simulationsversuch S.58) war im Frühjahr beider Untersuchungsjahre nur der relative Gehalt von ALA+GABA am tatsächlich überflutet gewesenen Standort C II signifikant höher als am Standort C I. Von den zahlreichen *C. dubium*-spezifischen „Indikatoren“ (siehe S.55) zeigten die Einzelaminosäuren ALA und GABA in beiden Jahren, sowie GLN im Jahr 2002 weiteren Überflutungsstress am Standort C II an. Damit war der Standortunterschied hinsichtlich einer Beeinflussung durch Überflutung im Frühjahr 2002 deutlicher als im Frühjahr 2001.

Im Bonferroni adjustierten Vergleich der Frühjahrmuster mit den Herbstmustern war der relative Ge-

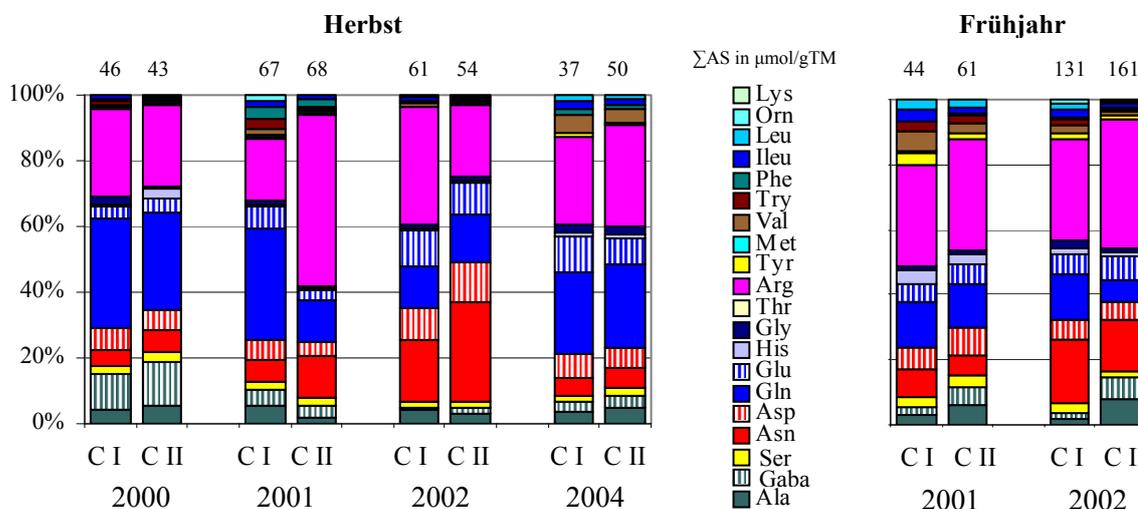


Abb. 58 Aminosäuremuster der Wurzeln von *C. dubium* im Herbst (links) und Frühjahr (rechts) verschiedener Jahre am Standort C I und C II. Die mittleren Gesamtabsolutgehalte (ΣAS) befinden sich über den Säulen, n=5.

halt der Summe aus ALA+GABA als allgemeiner „Stressindikator“ wenn, dann nur am überfluteten Standort C II signifikant erhöht. Dies galt für den Übergang vom Herbst 2001 zum Frühjahr 2002 aber nicht vom Herbst 2000 zum Frühjahr 2001.

G. officinalis

Herbst – Die Wurzeln und Knospen hatten zu dieser Jahreszeit einen höheren Gesamtaminosäuregehalt als das Rhizom (Tab. 47, Abb. 59). Die wichtigste Aminosäure des intermediären N-Stoffwechsel der unterirdischen Organe von *G. officinalis* war wie schon im Simulationsversuch mit Gehalten von bis zu 90 % GLN. Es kam folglich wieder nur im kleinen Maßstab zu Musteränderungen.

Der Gesamtaminosäuregehalt der Wurzeln war in allen drei Untersuchungs Jahren am Standort G I kleiner als am Standort G II. Der Gesamtaminosäuregehalt im Rhizom war hingegen nur im Jahr 2002 und der Gehalt in den Knospen war nur im Jahr 2001 standortabhängig (t-Test, $P = 0,05$ Bonferroni adjustiert). Obendrein war er jeweils am Standort G I größer als am Standort G II.

Im Jahr 2002 war übrigens bei den Knospen ein Standortvergleich unmöglich, denn die Pflanzen am Standort G II hatten nach dem Sommerhochwasser keine Knospen gebildet.

Behandlungen	FG _{m,n,o}	χ^2	P
Im Herbst Organe	2 _{20,20,20}	11,8	** Wurzel = Knospe > Rhizom
Im Frühjahr Organe	2 _{20,20,20}	20,1	*** Wurzel > Knospe = Rhizom

Tab. 47 Kruskal Wallis H-Test mit Mittelwertunterschieden nach Nemeny zum Einfluss des Organs auf den Gesamtaminosäuregehalt von *G. officinalis* im Herbst und Frühjahr.

m, n und o sind die Stichprobengrößen 2000 und 2001 (Herbst) bzw. 2001 und 2002 (Frühjahr) vereint.

Bonferroni adjustierte Signifikanzlevel: ** P<0,01 *** P<0,001

Ein Standortunterschied anhand der potentiellen Indikatoraminosäuren für Sommertrockenheit (siehe Simulationsversuch S.58) trat nur in den Wurzeln und Rhizomen auf (t-Test/U-Test, $P = 0,05$). ASP und GLU - nach Stress ansteigend - verwiesen im Jahr 2000 auf eine wider Erwarten schlechtere Wasserversorgung am auenlehmigen Standort G II als am sandigen G I. Dass im Jahr 2001 GLU im Rhizom am Standort G I größer war als am Standort G II, entspricht da schon eher der Erwartung einer besseren Wasserversorgung am auenlehmigen Standort G II. Dies zeigten im Jahr 2002 ASP im Rhizom sowie ASP und GLU in den Wurzeln.

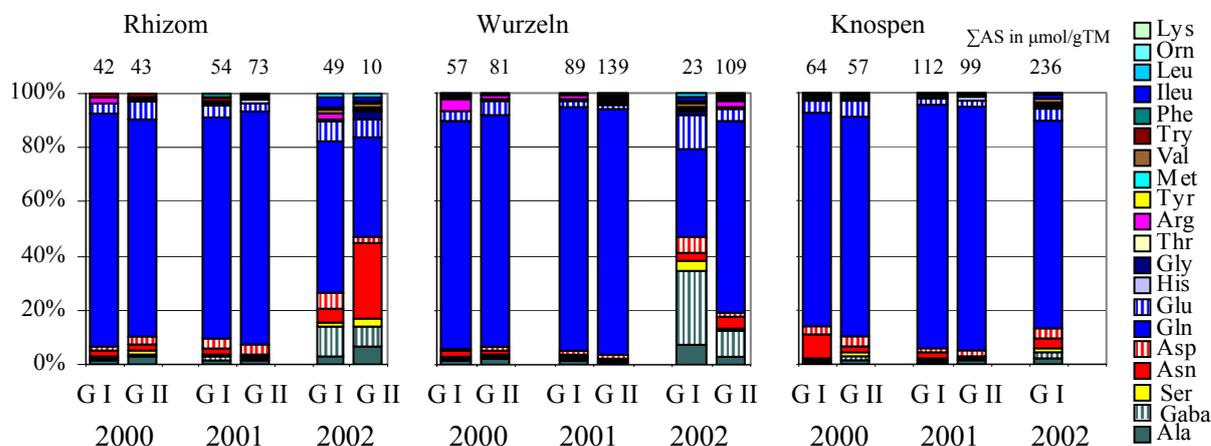


Abb. 59 Aminosäuremuster der unterirdischen Organe von *G. officinalis* im Herbst verschiedener Jahre am Standort G I und G II. Die mittleren Gesamtabsolutgehalte (ΣAS) befinden sich über den Säulen, n=5.

Auch die *G. officinalis*-spezifischen „Trockenstressindikatoren“ TRY, ILEU, GLY und TYR (siehe S.55) deuteten auf Standortunterschiede. In den Wurzeln wies TRY - nach Stress abnehmend - wie schon ASP und GLU für das Jahr 2000 auf den unerwarteten Wassermangel am Standort G II hin.

Im Jahr 2001 war dann wie erwartet ILEU im Rhizom der Pflanzen am sandigen G I niedriger als am auenlehmigen G II. 2002 waren es TYR im Rhizom sowie GLY und TRY in den Wurzeln. Damit trat der Standortunterschied hinsichtlich der Wasserversorgung im Jahr 2002 deutlicher hervor als 2001. Die Ergebnisse zum Jahr 2000 sind widersprüchlich.

Es gab im Herbst sowohl zwischen den beiden Standorten als auch zwischen den drei Organen weitere jahresabhängige Musterunterschiede. So kam es 2002 nach dem Sommerhochwasser in den Wurzeln und im Rhizom an beiden Standorten zu einem deutlichen Anstieg von ALA und GABA. Ferner stieg im Rhizom der Pflanzen am Standort G II der ASN-Gehalt auf das 10fache der Vorjahre an.

Frühjahr – Im Vergleich zum Herbst waren die mittleren absoluten Aminosäuregehalte der Wurzeln im Frühjahr meist höher und die der Knospen meist niedriger. Die Rhizome zeigten keine eindeutige Veränderung. Die Wurzeln hatten nach wie vor die höchsten Gesamtgehalte (Tab. 47, Abb. 60) und GLU blieb in allen drei Organen die Hauptaminosäure.

Der Standort hatte nur im Jahr 2001 einen Einfluss auf den Gesamtaminosäuregehalt. In den Knospen war der Gehalt am Standort G I größer als am Standort G II (t-Test, $P = 0,05$), in den Wurzeln war er kleiner (t-Test, $P = 0,10$). Die Rhizome beider Standorte unterschieden sich hierin nicht.

Die Aminosäuremuster hingegen veränderten sich vor allem im Rhizom, aber auch in den Knospen jedoch kaum in den Wurzeln.

Von den allgemeinen „Stressindikatoren“ ASN, GLU und der Summe aus ALA+GABA (siehe Simulationsversuch S.58) verwiesen stets letztere zwei auf einen größeren Überflutungstress im Frühjahr am Standort G II als am Standort G I (t-Test/U-Test, $P = 0,05$). Der Gehalt von GLU war in den Knospen, der von ALA+GABA in den Knospen und im Rhizom am Standort G II höher als am Standort G I. Dieser Unterschied war im Frühjahr 2001 besonders deutlich.

Von den zahlreichen *G. officinalis*-spezifischen „Überflutungsstressindikatoren“ (siehe S.56) bestätigte stets ASP diesen Standortunterschied im Rhizom. In den Knospen taten dies die Einzelaminosäuren ALA und GABA sowie im Jahr 2001 GLN. In den Wurzeln waren es im Jahr 2001 ASP und ALA sowie im Jahr 2002 PHE und GLY.

Die relativen Gehalte der meisten soeben erwähnten potentiellen Indikatoraminosäuren waren nach 4 Wochen am diesbezüglich getesteten Standort G I unverändert (nicht dargestellt). Nur ASN war in diesem Zeitraum angestiegen, und zwar in allen drei Organen (t-Test, $P = 0,05$).

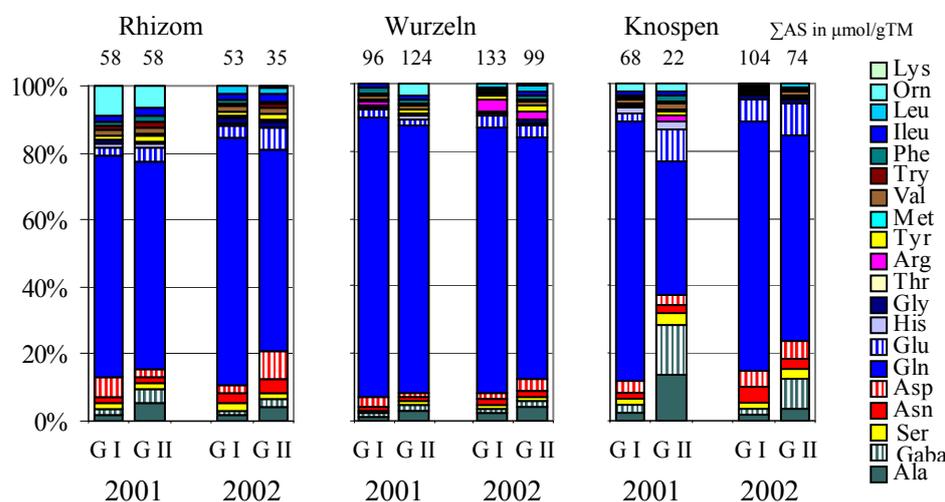


Abb. 60 Aminosäuremuster der unterirdischen Organe von *G. officinalis* im Frühjahr verschiedener Jahre der Standorte G I und G II.

Die mittleren Gesamtaminosäuregehalte (ΣAS) befinden sich über den Säulen, n=5.

J. atratus

Von dieser Art wurden wie bereits berichtet nur Pflanzen am Standort J I untersucht.

Herbst – Die Knospen hatten höhere Gesamtaminosäuregehalte als das Rhizom und die Wurzeln (Tab. 48, Abb. 61). Die wichtigsten Speicheraminosäuren des intermediären N-Stoffwechsel der unterirdischen Organe im Herbst waren mit Einzelgehalten von bis zu 60 % ARG in Rhizom und Wurzeln, GLN und ASN in den Knospen und GLU und ASP in allen drei Organen.

Der Gesamtaminosäuregehalt war vom Untersuchungsjahr unabhängig. Die relativen Gehalte der potentiellen Stressindikatoren einer Sommertrockenheit ASP und GLU - nach Stress ansteigend - (siehe Simulationsversuch S.58) waren im Rhizom und in den Knospen 2002 größer als 2001 (t-Test, $P = 0,05$). Bei ASP in den Wurzeln war es jedoch umgekehrt. Ähnlich zu letzterem waren die Reaktionen der artspezifischen „Trockenstressindikatoren“ ASN, SER und ALA (siehe S.57). Sie deuteten in allen Organen darauf hin, dass 2001 das trockenere von beiden Jahren war. Der Vergleich der Jahre auf Grundlage der Aminosäuremuster ist damit nicht eindeutig.

Frühjahr – Verglichen mit dem Herbst waren die Gesamtaminosäuregehalte ähnlich oder etwas geringer. Die Knospen hatten einen signifikant höheren Gehalt als die Wurzeln (t-Test, $P = 0,05$), wobei die Rhizome der geernteten Pflanzen keine ausreichende Analysemenge ergeben hatten.

Die wichtigsten Speicheraminosäuren waren GLU in den Knospen und ALA in den Wurzeln, mit Einzelgehalten von fast 40 %.

Ein Einfluss des Untersuchungsjahres auf den Gesamtaminosäuregehalt konnte bei der vorhandenen Datenlage nicht ermittelt werden. Der relative Gehalt des allgemeinen „Überflutungsstressindicators“ ALA+GABA (siehe Simulationsversuch S.58) war aber in beiden untersuchten Organen zumindest vom Herbst zum Frühjahr signifikant angestiegen (t-Test, $P = 0,05$ Bonferroni adjustiert).

Variationsursache	FG	F und P
Jahr	1	2,1 ns
Organ	2	10,6 ***
Jahr × Organ	2	1,2 ns
Fehler	24	

Tab. 48 ANOVA zum Einfluss des unterirdischen Organs (Knospe, Rhizom, Wurzeln) und des Untersuchungsjahres (2001, 2002) auf den Gesamtaminosäuregehalt von *J. atratus* im Herbst.

Modell I mit Jahr als festem Effekt, da keine signifikante Wechselwirkung aufgetreten ist; n = 5.

*** $P < 0,001$ ns = nicht signifikant $P > 0,05$

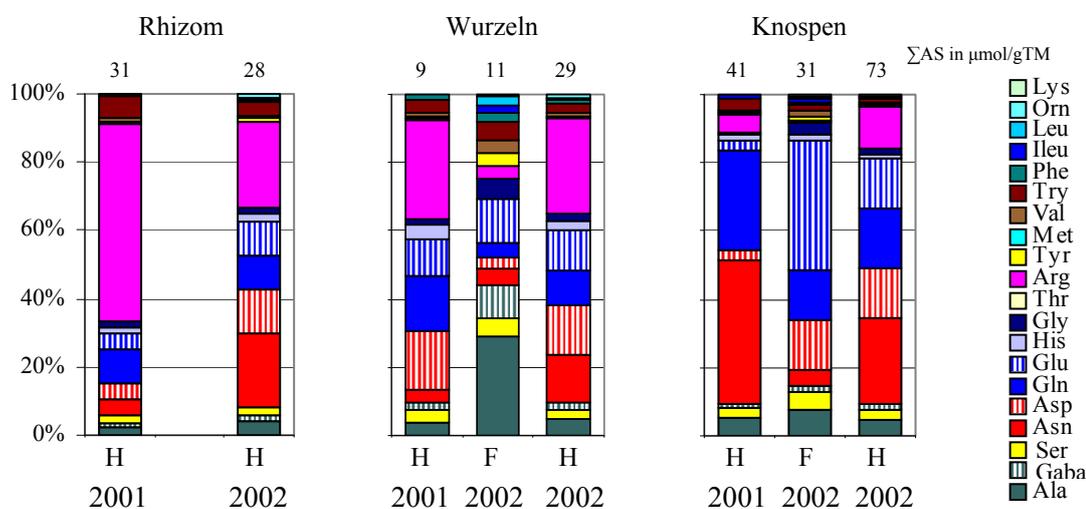


Abb. 61 Aminosäuremuster der unterirdischen Organe von *J. atratus* im Herbst 2001 und im Frühjahr 2002 am Standort J I. Die mittleren Gesamtabsolutgehalte (ΣAS) in $\mu\text{mol/gTM}$ befinden sich über den Säulen, n=5. H = Herbst, F = Frühjahr

Korrelationen

Eine breit angelegte Korrelationsanalyse mit artspezifischen Datensätzen deckte innerhalb der Aminosäurefraktion der unterirdischen Organe verschiedene Beziehungen auf (Tab. A13-A15 im Anhang). Bei allen drei Arten korrelierte der absolute Gehalt der Mehrzahl der Aminosäuren signifikant positiv mit dem Gesamtaminosäuregehalt. Ausnahmen bildeten LYS bei *C. dubium*, ARG, PHE, MET und LEU bei *J. atratus* und HIS, LEU und LYS bei *G. officinalis*.

Die meisten Aminosäuren korrelierten bezüglich ihrer Absolutgehalte auch untereinander positiv. Bei *C. dubium* zeigte PHE die schwächsten und auch die wenigsten Korrelationen, bei *G. officinalis* HIS und LYS und bei *J. atratus* ARG, HIS, MET und TRY. Diese Aminosäuren sind damit möglicherweise Bestandteile eines von der Stickstoffversorgung weitestgehend unbeeinflussten Pools.

Zwischen den relativen Aminosäuregehalten traten insgesamt weniger Korrelationen auf. Bei *C. dubium* korrelierten ASN, ARG, LEU und ORN signifikant positiv sowohl mit dem Gesamtaminosäuregehalt als auch mit dem N-Pool dieser Fraktion, bei *G. officinalis* nur GLN und bei *J. atratus* nur ASN. Bei den letzten beiden Arten gab es zahlreiche negative Korrelationen.

Die Schlüsselkomponenten im N-Stoffwechsel GLU und ASP korrelierten bei *C. dubium* und *J. atratus* zwar signifikant positiv miteinander, zeigten jedoch keinen Zusammenhang zu den relativen Gehalten ihrer eigenen Amide GLN und ASN, die bei *C. dubium* selbst miteinander signifikant negativ korrelierten. Bei *G. officinalis* gab es dagegen sowohl zwischen GLU und ASP eine signifikant positive Korrelation als auch zwischen ASP und ASN. Dennoch korrelierte auch bei dieser Art ASN signifikant negativ mit GLN.

3.4.5 Druckventilation

Einige Feuchtgebietspflanzen können länger anhaltenden, anoxischer Verhältnissen mit einer aktiven Druckventilation ihrer unterirdischen Organe begegnen. Die Überprüfung des Vorkommens dieser Vermeidungsstrategie bei den Stromtalarten *C. dubium*, *G. officinalis* und *J. atratus* zeigte keine positiven Ergebnisse. Die Pflanzen besitzen keine aktive Druckventilation ihrer unterirdischen Organe.

3.5 Herbivore im Freiland

Im Herbst 2001 wurden zum ersten Mal systematisch Fallen ausgebracht, um die herbstlichen Standortunterschiede bei der Rametdichte von *C. dubium* zu analysieren (siehe Abb. 33, S.60). Die Fangdaten sind in der Tabelle 49 zusammengefasst.

Während der vier Untersuchungstage wurde an beiden Standorten überwiegend die Feldmaus *Microtus arvalis* (PALLAS, 1778) gefangen. Am Standort C I, dem Standort ohne herbstliche Dichteabnahme, waren es 24 Tiere, am Standort C II, dem Standort mit der deutlichen Dichteabnahme im Herbst, waren es 16 Tiere. Zusätzlich gingen je Standort zwei Individuen *Microtus oeconomus* (PALLAS, 1776) sowie am C II drei Tiere *Sorex araneus* (L. 1758) in die Falle. Ohne Fangerfolg waren von 60 Ködern am Standort C I 27 und am Standort C II 15 Köder gefressen.

Tab. 49 Kleine Standortanalyse – je Standort ein Streifenfang zu je 15 Fallen an 4 Tagen zwischen dem 30.10.- 9.11. 2001. o.F. = ohne Fangerfolg

Kleinsäugerart	Standort	Anzahl	
		C I trocken	C II feucht
Typ <i>Cnidio-Deschampsietum</i>			
<i>Microtus arvalis</i>		24	16
<i>Microtus oeconomus</i>		2	2
<i>Sorex araneus</i>		0	3
o.F. Köder weg, Falle ausgelöst		27	15

Tab. 50 Erste Biotopanalyse zur Wiederbesiedlung der Unteren Havelaue nach dem Sommerhochwasser 2002: 25.2.-28.2.2003. Je Vegetationstyp wurde ein Fallenstreifen zu je 48 Fallen ausgelegt. Siehe auch **Abb. 62**

Kleinsäugerart	Anzahl					
	Diantho-Armerietum	Cnidio-Deschampsietum trocken	Cnidio-Deschampsietum feucht	Cnidio-Deschampsietum (Übergang zu P)	Diantho-Armerietum (Übergang zu CD)	Diantho-Armerietum
<i>Microtus arvalis</i>	1	-	-	-	-	-
<i>Microtus oeconomus</i>	1	-	-	-	-	-
<i>Sorex araneus</i>	-	-	-	-	-	-

P = *Phalaridetum*, CD = *Cnidio-Deschampsietum*

Abb. 62 Vegetationstypen der Unteren Havelaue bei Gülpe im Querschnitt.

Je dunkler die Färbung ist, desto feuchter ist der Standort.
verändert nach Burkart (1998)



Tab. 51 Zweite Biotopanalyse zur Wiederbesiedlung der Unteren Havelaue nach dem Sommerhochwasser 2002: 11.3.-17.3.2003. Je Vegetationstyp wurde ein Fallenstreifen zu je 48 Fallen ausgelegt, siehe auch **Abb. 62**.

Kleinsäugerart	Anzahl					
	Diantho-Armerietum	Cnidio-Deschampsietum trocken	Cnidio-Deschampsietum feucht	Cnidio-Deschampsietum (Übergang zu P)	Diantho-Armerietum (Übergang zu CD)	Diantho-Armerietum
<i>Microtus arvalis</i>	1	-	-	-	-	-
<i>Microtus oeconomus</i>	-	-	-	-	-	-
<i>Sorex araneus</i>	-	-	-	-	-	-

P = *Phalaridetum*, CD = *Cnidio-Deschampsietum*

Tab. 52 Dritte Biotopanalyse zur Wiederbesiedlung der Unteren Havelaue nach dem Sommerhochwasser 2002: 11.12.-16.12.2003. Diesmal wurde ein Querschnittslinienfang entlang eines Auentransekts mit 44 Fallen zu je 4 Fallen je Vegetationstyp durchgeführt, siehe auch **Abb. 63**.

Kleinsäugerart	Anzahl											
	DA trocken	DA feucht	DA Übergang zu P	P gemäht	CG gemäht	CG gemäht	CG gemäht + Streuauflage	RA	CD	CD gemäht	DA	
<i>Microtus arvalis</i>	5	-	2	-	-	-	-	-	6	-	-	
<i>Microtus oeconomus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Sorex araneus</i>	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	

DA = *Diantho-Armerietum*, P = *Phalaridetum*, CG = *Caricetum gracilis*, RA = *Ranunculo Alupecuretum*, CD = *Cnidio-Deschampsietum*

Abb. 63 Vegetationstypen der Unteren Havelaue bei Gülpe im Querschnitt.

Je dunkler die Färbung ist, desto feuchter ist der Standort.
verändert nach Burkart 1998



Nach dem Sommerhochwasser 2002 war jegliche herbivore Aktivität zum Erliegen gekommen (Tab. 50, Abb. 62). Die Wiederbesiedlung der Flussau mit Kleinsäufern erfolgte bis zum Winter 2003 nur sehr langsam (Tab. 51, Abb. 62 und Tab. 52, Abb. 63).

4 · *Diskussion*

4.1 Generative Fortpflanzung

4.1.1 Samenbank

Winter/Frühjahrsüberflutung

Die Kenntnis langfristiger Veränderungen in der Lebensfähigkeit von Samen ist unabdingbare Voraussetzung, um das Überleben der Samen in der Samenbank einzuschätzen (Pons 1991). Von allen drei untersuchten Stromtalarten überlebten in der Kontrolle stets etwa 100 % der vergrabenen Samen die gesamte Laufzeit des Experiments von 36 Monaten. Das spricht für eine Langlebigkeit der Samen. Neben einem Lichtbedürfnis zum Auslösen der Keimung und einer Keimruhe frischer Samen (nur *C. dubium*, *G. officinalis*) erfüllen sie damit ein wichtiges Kriterium zum Aufbau einer zumindest kurzlebigen persistenten Samenbank (Thompson *et al.* 1997). Die Arten sind somit besser gegen ein lokales Aussterben abgepuffert als Arten mit einer temporären (transienten) Samenbank. Grundsätzlich gilt, je länger die Lebensdauer der Samen ist, um so widerstandsfähiger ist die Population gegen stochastische Ereignisse, die entweder zum Absterben der Pflanzen führen oder die Samenausbreitung verhindern (Bakker *et al.* 1996, Stöcklin & Fischer 1999, Hölzel & Otte 2004c).

Im Überflutungsexperiment fielen jedoch bei *C. dubium* 1 % der Samen durch unterirdische Keimung aus der künstlichen Samenbank heraus. Durch längere Winter/Frühjahrsüberflutungen waren nach 20 Monaten weitere 30 % vernichtet. Dieser Anteil nahm mit der Zeit weiter zu. Offenbar verliert ein Teil der Samen beständig an Widerstandskraft gegenüber einer Überflutung (Voeselek & Blom 1992). Hierfür sprechen auch die Untersuchungen von Hölzel & Otte (2004c) zur Samenbankpersistenz in Brenndoldenwiesen am nördlichen Oberrhein. Leider fehlen bis heute umfassende Untersuchungen zum Samenvorrat der Böden aus dem Gebiet der Unteren Havelniederung. Für eine erfolgreiche Renaturierung von Pflanzengesellschaften, insbesondere der Brenndoldenwiesen, an periodisch überfluteten Standorten ist die Limitierung des Überlebens bestimmter Samen unbedingt zu berücksichtigen.

Im Gegensatz zu *C. dubium* war die Lebensfähigkeit der Samen von *G. officinalis* und *J. atratus* scheinbar kaum durch eine Überflutung beeinträchtigt. Solche Toleranzstrategien sind bei Pflanzenarten in Überflutungsgebieten häufig anzutreffen (Voeselek & Blom 1992, Souza *et al.* 1999). Bekker *et al.* (1998) konnten sogar zeigen, dass das Überleben der Samen von Feuchtgebietsarten im Vergleich zu Trockenrasenarten unter anoxischen Verhältnissen gefördert wird. Allerdings galt dies in dieser Arbeit nicht für Juncaceen.

Es gab weitere Hinweise auf die hohe Überflutungstoleranz der Samen von *J. atratus*. Die Samen dieser Art konnten neben ihrem Überleben auch ihre besonders gute Keimfähigkeit nach längerer und häufiger Überflutung aufrechterhalten. Bei *G. officinalis* und vor allem bei *C. dubium* fanden sich hingegen eindeutig hemmende Effekte. Dabei waren die Reaktionen auf die verschiedenen Überflutungsperioden stark vom Untersuchungs- und vom Erntejahr abhängig.

Es liegt zunächst auf der Hand, dass verschiedene Erntejahre Unterschiede im Keimverhalten von Samenpopulationen verursachen können. Zahlreiche Studien belegen, dass die primäre Keimruhe über die Mutterpflanze beeinflusst wird. Faktoren wie Temperatur, Lichtqualität und Photoperiodik spielen eine Rolle (Hayes & Klein 1974, Simpson 1990, Gutterman 1992, Langens-Gerrits *et al.* 2001). So ist die schwache primäre Keimruhe der Samenpopulation von *C. dubium* des Erntejahres 2002 vermutlich das

Resultat der anoxischen Bedingungen der Sommerflut, denen die Mutterpflanzen ausgesetzt waren. *Rumex maritimus* und *Chenopodium rubrum* hatten bei Van der Sman *et al.* (1993) ähnlich reagiert.

Andererseits ist auch bekannt, dass zahlreiche abiotische Faktoren den primären Keimruhezustand der Samen im Boden modifizieren können, woraus dann im Experiment primär eine Abhängigkeit der Keimfähigkeit vom Zyklus, aber bei genauerer Analyse tatsächlich vom Untersuchungsjahr resultierte. Dazu zählt in erster Linie die Temperatur (Courtney 1968, Bouwmeester & Karssen 1992, 1993, Schütz 2002, Battla & Benech-Arnold 2003). Vanlerberghe & Van Assche (1986) konnten sogar zeigen, dass je höher die Temperatur ist, desto tiefer ist die ausgelöste sekundäre Keimruhe. Die Ergebnisse für *C. dubium* und *G. officinalis* demonstrieren, dass die Wettervariabilität, die zwischen den Jahren auftritt, die Keimfähigkeit und Keimruhe der Samen nachhaltig beeinflussen kann. Bei *G. officinalis* war der Keimerfolg im Jahr 2002 stets niedriger als 2001 und 2003. Die Samen dieser Art treten vermutlich im Sommer in eine temperaturabhängige sekundäre Keimruhe ein. Keimfähigkeit und lag-Phase waren stark positiv miteinander korreliert. Die Länge der lag-Phase wird häufig als ein Maß für die Tiefe der Keimruhe angesehen (Courtney 1968, Schütz 2000). Im Jahr 2001 gab es von Anfang April bis Mitte April und von Ende Juni bis Anfang Juli jeweils verglichen mit dem Jahr 2000 und 2002 eine etwa zweiwöchige Wärmeperiode als möglichen Auslöser einer sekundären Keimruhe.

Eine zweite Ursache für die klare Abhängigkeit der Keimruhe bei *G. officinalis* vom Untersuchungs-jahr kann aber auch in der kurzen Winterperiode 2001/2002 verglichen mit 2000/2001 und vor allem 2002/2003 liegen (siehe Abb.16). Winterliche Kälteperioden brechen bekanntlich die Samenruhe. Aus diesem Blickwinkel heraus scheinen auch die Samen von *C. dubium* nachhaltig vom Winter beeinflusst worden zu sein.

Die vielfältigen jahresabhängigen Effekte der unterschiedlich langen Überflutungsperioden weisen bei *C. dubium* und *G. officinalis* auf komplexe Modifikationen der primär erntejahr- und wetterabhängigen Keimruhe hin. Es wäre unzulässig, die Wirkung der Überflutung als zentralen Aspekt der Untersuchungen zu verallgemeinern. Zahlreiche Feuchtgebietsarten benötigen zwar den niedrigen Sauerstoffpartialdruck als Reiz, um mit der Keimung zu beginnen (Morinaga 1926ab, Leck 1996, Keddy 2000, Lorenzen *et al.* 2000). Manche verlieren durch eine Überflutung nachweislich ihre Keimruhe (Simpson 1966, Baskin *et al.* 1989, 1996, 2000), andere tun es jedoch nicht (Morávcová *et al.* 2001). Daneben gibt es im Sinne einer Vermeidungsstrategie infolge ungünstiger Etablierungsbedingungen Fälle, in denen die Keimruhe durch Überflutung induziert wird (Honek & Martinkova 1992, Mollard *et al.* 2007). Die fehlende überflutungsbedingte Förderung der Samenkeimung von *C. dubium* und *G. officinalis* legt daher folgenden Schluss nahe: Längere Überflutungsperioden sind keineswegs eine notwendige Voraussetzung, die Keimruhe nach einer unzureichenden Kälteperiode (Stratifizierung) zu brechen. Sie fungieren eher als Auslöser, um bei einem Teil der Samen die an sich günstige Keimung im Frühjahr zu verzögern.

Bei vielen Arten der gemäßigten Klimazone unterliegt die Keimruhe jahreszeitlichen Veränderungen, mit einem Verlust der Keimruhe im Frühjahr (Bouwmeester & Karssen 1993, Hölzel & Otte 2004a, Jensen 2004). Zeitmuster dieser Form leiten sich aus den Umweltansprüchen der Samen und Keimlinge ab und sind normalerweise an unabhängige Zeitverläufe in der Umwelt angepasst. Auch die Samen von *C. dubium* besitzen in der Tat einen typischen, temperaten Keimruhe-Zyklus. Obwohl dieser Nachweis bei *G. officinalis* fehlt, so ist immerhin erwiesen, dass die Samen bis zum Frühjahr ihre bedingte Keimruhe verlieren. Baskin *et al.* (1989) haben bei vergrabenen Samen von *Gratiola viscidula* einen jährlichen Zyklus zwischen einer bedingten und einer fehlenden Keimruhe dokumentiert.

Bei den Stromtalarten wird nun das Nachlassen der Keimruhe mit großer Wahrscheinlichkeit von den letzten Wochen der Frühjahrsüberflutung überlagert. Während Baskin *et al.* (2000) eine Modifikation der Keimruhe-Rhythmik durch eine Überflutungsperiode bei der einjährigen Schlickpflanzens-Art *Schoenoplectus purshianus* beobachtet haben, fanden Baskin *et al.* (1993) bei *Leptochloa panicoides* keine Zyklusveränderungen. Bei den mehrjährigen Stromtalarten *C. dubium* und *G. officinalis* wird die Vorstellung einer Modifikation der Keimruhe-Rhythmik durch die signifikante positive Korrelation zwischen der prozentualen Keimung und der Zeit zwischen Aussaat und Beginn der Keimung (lag-Phase) gestützt. Die für jede Samenpopulation durchgeführte Varianzanalyse konnte allerdings nicht immer einen Überflutungseffekt auf die Länge der lag-Phase aufdecken. Das mag daran liegen, dass die ausgegrabenen Samen sich bereits in einem Zustand befanden, in dem kleinste Veränderungen in der Tiefe der Keimruhe (gemessen in Tagen!) zu großen Veränderungen der Keimfähigkeit geführt haben. Die meisten Keimungsergebnisse von *C. dubium* sprechen aber dafür, dass eine Überflutung sowohl das Ende der primären Keimruhe als auch die Induktion einer (temperaturabhängigen?) sekundären Keimruhe verzögert (Abb. 64a,b). Andere Resultate könnten als Hinweis gedeutet werden, dass überflutete Samen in eine sekundäre Keimruhe übergehen, die erst nach der Flut gebrochen wird (Abb. 64c). Die von den Daten gelieferten Anhaltspunkte für Verschiebungen im jährlichen Keimruhe-Zyklus von *C. dubium* würden letztlich dazu führen, dass für den größten Teil der Samen eine Keimung unter Wasser vermieden wird und sich in ein Zeitfenster nach der Überflutung verlagert. So lassen die Befunde mit Bezug auf die Überflutungstoleranz der Samenbank den Schluss zu, dass Einschränkungen des Überlebens der Samen im Boden und der Keimfähigkeit überlebender Samen im Widerspruch zu Hölzel & Otte (2004b) direkt mit den natürlichen Vorkommen der drei untersuchten Arten entlang des Höhengradienten verknüpft sind. Dies gilt, obwohl die Dauer der Überflutung, diesmal in Übereinstimmung mit Hölzel & Otte (2004b), letztlich kaum eine Rolle gespielt hat.

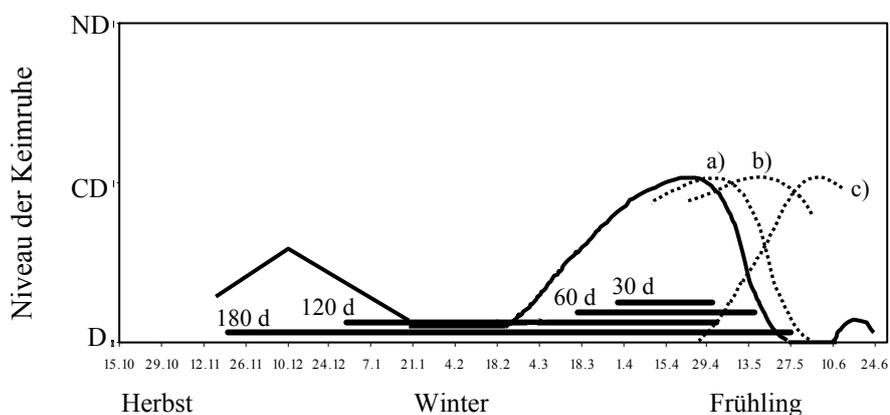


Abb. 64 Schema des für Samen von *C. dubium* im Versuch ermittelten jährlichen Keimruhezyklus (durchgezogene Linie, modifiziert nach Abb.15) zusammen mit speulierten Verschiebungen (gepunktete Linien; a), b), c) siehe Text) und mit der Zeitspanne der vier verschiedenen experimentellen Überflutungsperioden. D = Keimruhe, CD = bedingte Keimruhe, ND = fehlende Keimruhe.

Trockentoleranz

Es gibt keine universelle Austrocknungstoleranz der Samen von Feuchtgebietspflanzen (z.B. Grime *et al.* 1981, Leck 1996, Schütz 1997, 2000). Berichten über eine verringerte Keimfähigkeit nach trockener Lagerung stehen Befunde gegenüber, wonach eine Stimulierung der Keimung einsetzt.

Die drei Stromtalarten zeigten ein entsprechendes Verhalten. Während Trockenheit die Keimfähigkeit der bedingt dormanten Samen von *G. officinalis* und *C. dubium* reduziert hat, waren die Samen von *J. atratus* ohne ausgeprägte Keimruhe extrem trockentolerant. Stokes (1965) argumentiert, dass Samen, die eine Kälteperiode zur Auflösung der Keimruhe benötigen, gequollen sein müssen, damit die Kälteperiode überhaupt wirken kann. Das heißt die trockenen Samen von *G. officinalis* und *C. dubium* waren einer Trockenheit gegenüber nicht intolerant, sondern wahrscheinlich einfach nur dormant geblieben. Diese Ansicht wird durch die Regressionsgeraden, die den Zusammenhang zwischen prozentualer Keimung und Anzahl der Tage bis zum Auftreten des ersten Keimlings beschreiben, gestützt (Abb.13). Die Geraden unterscheiden sich kaum zwischen Trocken- und Überflutungsversuch. Eine trotz Trockenheit unverändert gute Keimung, wie sie *J. atratus* zeigte, kann als Anpassung an eine Samenausbreitung im Sommer gedeutet werden. Dennoch war bei dieser Art der Beginn der Keimung stark verzögert und muss wohl im Zusammenhang mit Veränderungen innerhalb der Samen gesehen werden. Berjak & Villiers (1972) fanden eindeutige Hinweise für eine solche Verzögerung, die durch das Reparieren von strukturellen Schäden bewirkt wurde. Möglicherweise ist dies auch bei *C. dubium* die Ursache für die äußerst verspätete Keimung einiger Samen.

Insgesamt ist abzuleiten, dass die Samen aller drei Stromtalarten gut an Trockenheit angepasst sind. Entsprechende Eigenschaften sind in stark wechselfeuchten Gebieten wie den mitteleuropäischen Stromtälern, die durch häufige Sommertrockenheit geprägt sind, als positiv einzuschätzen.

4.1.2 Elementare Keimungseigenschaften

Die Samen der drei Arten besitzen eine breite Palette unterschiedlicher Keimungseigenschaften. Zahlreiche Autoren beschreiben eine große Vielfalt im Keimungsverhalten von Feuchtgebietspflanzen (Thompson & Grime 1979, Leck 1996, Hölzel & Otte 2004a, Jensen 2004).

Lichtbedürfnis allgemein

Die kleinen Samen von *G. officinalis* und *J. atratus* (Durchmesser < 0,4 mm) besaßen ein absolutes Lichtbedürfnis zum Auslösen der Keimung. Dieses Verhalten kann als Etablierungsstrategie kleinsamiger Arten betrachtet werden (Pearson *et al.* 2002). Die beschränkte Kapazität der Keimlinge zur Verlängerung des Epi- bzw. Hypocotyls verursacht oft Schwierigkeiten beim Durchwachsen des Bodens (Harper *et al.* 1967). *C. dubium* war als fakultativer Lichtkeimer die einzige Art im Versuch, deren Samen zweifellos in der Lage waren, bei Dunkelheit oder wenn sie vergraben waren zu keimen. Diese Art bildet vergleichsweise große Samen (Durchmesser 2-4 mm).

Zusammen mit einer geringen Samengröße (Eriksson 2005) gilt ein absolutes Lichtbedürfnis auch als ein hervorragender Mechanismus, störungsabhängige Offenenstellen in der Vegetation zu erkennen (Grime *et al.* 1981, Baskin & Baskin 2002). Obwohl viele vor allem in den Tropen durchgeführte Arbeiten gerade diesen Zusammenhang in Frage stellen (siehe Figueroa & Lusk 2001), wurde bei kleinsamigen temperaten Arten früher Sukzessionsstadien (Jensen & Gutekunst 2003) und bei Feuchtgebietsarten, darunter zahlreichen Juncaceen, tatsächlich ein absolutes Lichtbedürfnis gefunden (Grime *et al.* 1981, Baskin *et al.* 1989). Auch *G. officinalis* und *J. atratus* sind kleinsamige, temperate Feuchtgebietsarten und wachsen nicht selten auf Auenstandorten am unteren Ende des Überflutungsgradienten. Dort ist die Dynamik im Sinne einer Störungshäufigkeit besonders hoch. Samengröße und Lichtbedürfnis könnten demnach Ausdruck des Pioniercharakters beider Arten sein. Drei Dinge sind jedoch anzumerken. Erstens keimten im Experiment vereinzelt vergrabene Samen. Da aber die entsprechenden Keimlinge keine verlängerten Epi- bzw. Hypocotyle zeigten, waren die Samen vermutlich nicht unterirdisch gekeimt, sondern möglicherweise nur durch die Aktivität von Bodentieren an die Boden-

oberfläche gelangt. Zweitens ist die geringe Samengröße eine familienspezifische Eigenschaft. Nahezu alle temperaten *Juncus*- und *Gratiola*-Arten haben kleine Samen. Und drittens gibt es Juncaceen wie *J. filiformis*, die tatsächlich eine geringe Keimung bei Dunkelheit aufweisen (Jensen 2004).

Eigenschaften der Samen unmittelbar nach der Samenreife

Frisch gereifte Samen von *G. officinalis* zeigten zusätzlich zur Lichtabhängigkeit eine erhöhte Sensitivität gegenüber Tag/Nacht-Temperaturdifferenzen. Neben dem bereits diskutierten absoluten Lichtbedürfnis zum Auslösen der Keimung, ist diese Fähigkeit ein weit verbreitetes Merkmal von Arten, die auf feuchten, häufig gestörten Standorten vorkommen, sowie von Feuchtgebietsarten im allgemeinen (Thompson *et al.* 1977, Thompson & Grime 1983, Schütz 1999, Ekstam *et al.* 1999). Auch frisch gereifte Samen von *C. dubium* zeigten diese Sensitivität. Das Erkennen von Tag/Nacht-Temperaturdifferenzen wird in der Keimungsökologie auch als *gap* - oder *depth detection* bezeichnet (Thompson *et al.* 1977). Der Samen ist in der Lage, die Qualität seiner Umgebung zu erfassen, denn eine Bodenschicht, Wasserfläche oder Vegetationsdecke wirken thermisch ausgleichend. Bei *G. officinalis* und *C. dubium* ist offenkundig eine Vermeidungsstrategie gegeben, solche temperatenausgleichenden Standorte direkt nach der Samenreife zu besiedeln.

Die hohen Keimungsprozente der Samen beider Arten bei 22/10 °C und 22/15 °C Tag/Nacht-Temperatur weisen weiter darauf hin, dass eine substantielle Keimung durchaus in der laufenden Vegetationsperiode erwartet werden kann. Voraussetzung ist jedoch, dass die Samenausbreitung mit diesen sommerlichen Temperaturen einhergeht. Das kann zwar bei *G. officinalis* das eine oder andere Jahr geschehen, ist aber aufgrund der Kürze der verbleibenden Vegetationsperiode als ungünstig anzusehen. Samen von *C. dubium* werden hingegen grundsätzlich erst im Herbst bei wesentlich tieferen Temperaturen verbreitet. Die Sensitivität gegenüber den getesteten Tag/Nacht-Temperaturdifferenzen spielt dann keine Rolle. Obwohl die Wirkung einer Tag/Nacht-Temperaturdifferenz auch bei niedrigeren Temperaturen denkbar ist, sprechen die Freilandergebnisse beider Arten gegen eine unmittelbare Keimung der im Spätsommer bzw. Herbst gereiften Samen.

Im Gegensatz zu *G. officinalis* und *C. dubium* zeigten frisch gereifte Samen von *J. atratus* keine Sensitivität gegenüber einer Tag/Nacht-Temperaturdifferenz. Damit dürfte deren Keimung weder durch eine Wasserfläche noch durch eine Vegetationsdecke behindert werden (Thompson *et al.* 1977). Die Samen sollten sich allerdings ausreichend dicht an der Bodenoberfläche befinden, damit der Lichtfaktor nicht limitierend wirkt.

Bei der Entwicklung einer Pflanze vom Samen zum Keimling spielt die Keimruhe (Dormanz) eine besonders wichtige Rolle. Sie optimiert den Zeitpunkt und den zeitlichen Ablauf der Keimung und hat damit eine enorme Bedeutung für die Bildung von Samenbanken (Grime *et al.* 1981, Thompson *et al.* 2003). Für die Beurteilung der Fähigkeit einer Art eine Samenbank zu bilden reicht es nicht aus, nur das allenfalls vorhandene Lichtbedürfnis zu berücksichtigen, obwohl es das am weitesten verbreitete Merkmal von Arten ist, die eine persistente Samenbank bilden können. Die Samen aller drei Untersuchungsarten wiesen zum Zeitpunkt der Samenreife scheinbar eine bedingte Keimruhe auf. Lebensfähige Samen ohne Keimruhe keimen über die gesamte artspezifische Palette der günstigen Umweltbedingungen hinweg, Samen mit bedingter Keimruhe keimen innerhalb eines beschränkten Rahmens (Baskin & Baskin 2004). Die verminderte Keimfähigkeit der drei Arten sowohl bei niedrigen als auch bei hohen Temperaturen kann im gemäßigten Klima eine Keimung im heißen Sommer und im Herbst unterbinden. Die Keimung würde dann auf das zeitige Frühjahr verschoben, wenn die Bedingungen für das Überleben und Wachstum der Keimlinge günstiger sind (Baskin & Baskin 1988). Dies ist besonders in Flussauen mit ihren überlebensfeindlichen aber dennoch vorhersehbaren Winter/Frühjahrs-

überflutungen vorteilhaft (Voesenek & Blom 1992). Somit besitzen alle drei Arten auch gemäß den erzielten Ergebnissen zur Licht- und Temperaturempfindlichkeit der Keimung das Potential zur Bildung einer zumindest kurzlebigen persistenten Samenbank.

Die Rolle der Stratifizierung

12 bzw. 77 % der Samen von *C. dubium* bzw. *G. officinalis* erlangten nach einer experimentellen, mehrwöchigen, feuchten Kälteperiode (Stratifizierung) die Fähigkeit, bei niedrigen Temperaturen von 10 °C zu keimen. Somit könnten beide Arten bereits sehr zeitig im Frühjahr mit der Keimung beginnen. Die jeweils im Freiland beobachtete Keimungsphänologie bestätigt dies. Dass eine Stratifizierung bei *C. dubium* und *G. officinalis* die Palette der günstigen Umweltbedingungen erweitert, ist zudem der Nachweis für das Vorhandensein einer primären Keimruhe. Dass Stratifizierung die primäre Keimruhe brechen kann, wird von vielen temperaten Pflanzenarten berichtet (Baskin & Baskin 1988, 1998, Schütz & Rave 1999).

Bei *G. officinalis* hebt Stratifizierung überdies die Notwendigkeit einer Tag/Nacht-Temperaturamplitude auf. Dies ist (meines Wissens) für andere Arten in der Literatur nicht beschrieben. *G. officinalis* kann somit die Keimung im Frühjahr nicht über das Erfassen eines sinkenden Wasserspiegels kontrollieren (van Assche & Vanlerberghe 1989, Ekstam *et al.* 1999). Sie bevorzugt offensichtlich temperatenausgleichende Standorte. Besäße sie das Potential unter Wasser zu keimen, könnte sie mit dieser Strategie einen Konkurrenzvorteil erlangen. Maßnahmen zum Arterhalt von *G. officinalis* sollten daher auf Folgendem basieren: Günstige Keimungsstellen für Samen dieser Art befinden sich im Frühjahr nach der Samenausbreitung auf einem stabilen, vielleicht unter Wasser stehenden, jedoch nicht licht-limitierten Substrat.

Die bereits angesprochene fördernde Wirkung einer feuchten (winterlichen) Kälteperiode auf die Keimung von *C. dubium* wurde auch bei der Untersuchung ihres jährlichen Keimruhe-Zyklus deutlich. Die Samen keimten am besten im Frühlingsmonat März. Trotzdem blieb wie auch in den anderen Versuchen der Prozentsatz aufkommender Keimlinge niedrig. Der verglichen mit *G. officinalis* und *J. atratus* insgesamt sehr geringe Keimerfolg dieser Art bestätigt die Ergebnisse von Hölzel & Otte (2004a). Möglicherweise leitet sich daraus bei dieser Art der hohe relative Stellenwert der vegetativen zur generativen Fortpflanzung ab. Der geringe Keimerfolg könnte aber auch Ausdruck eines Keimungs-Polymorphismus sein, der sich nach Silvertown *et al.* (1993) evolutiv herausbildet, um das hohe Sterblichkeitsrisiko eines synchronen Keimlingsaufkommens herabzusetzen.

Stratifizierung löste zwar bei *C. dubium* eine rasche und verbesserte Keimung aus, die besten Resultate wurden allerdings erst nach einer Behandlung mit Gibberellinsäure erzielt. Dieses Hormon ist bekannt dafür, bei vielen Arten eine Kältebehandlung zu ersetzen (Pinfield & Stobart 1972). Gibberellinsäure hebt zum einen die mit ABA zusammenhängende embryonale Keimruhe auf. Zum anderen kann sie Hemmungen abbauen, die durch den Embryo umgebende Gewebe verursacht werden (Foley 1992, Arana *et al.* 2006). Interessanterweise zeigten die *C. dubium*-Samen verschiedener Jahre Unterschiede in ihrer Gibberellin-Sensitivität. Der Befund fügt sich widerspruchsfrei in das oben dargelegte Bild, nach dem die Umwelt der Mutterpflanze die Ausprägung der primären Keimruhe beeinflussen kann. Van der Sman *et al.* (1993) erwähnten für überflutete Pflanzen von *Rumex maritimus* und *Chenopodium rubrum* eine Verringerung im Keimruheniveau. Basierend auf der hohen Gibberellin-Sensitivität und auch auf dem überdurchschnittlich guten Keimerfolg im Freiland nach einer natürlichen, winterliche Kältebehandlung (50 %! Keimung im Frühjahr 2003) wurde womöglich auch bei *C. dubium* die Keimruhe der 2002 gebildeten Samen durch die anoxischen Verhältnisse während der Sommerflut abgeflacht. Im Widerspruch dazu steht jedoch, dass die Keimfähigkeit un behandelter, unstratifizierter,

frischer Samen derselben Samenpopulation extrem niedrig war. Als mögliche Erklärung bietet sich nur an, dass in den Samen von *C. dubium* verschiedene Formen der Keimruhe vorkommen, die sich zum einen abhängig vom Stresszustand der Mutterpflanze entgegengesetzt entwickeln und zum anderen unterschiedlich sensibel auf Gibberellinsäure reagieren. Eine Kombination zwischen morphologischer Keimruhe, z.B. ein unausgewachsener Embryo, und physiologischer Keimruhe wird für viele Apiaceen berichtet (Grushvitzky 1967).

Bei *C. dubium* ist ein weiterer Punkt erwähnenswert. Der beobachtete jährliche Keimruhe-Zyklus muss zwar nicht zwingend die tatsächlichen Veränderungen der Keimruhe dieser Art am natürlichen Standort reflektieren, er weist aber nach, dass es saisonalen Veränderungen bei der Keimruhe gibt. Das Verhalten der Samen im Versuch, im späten Frühling erneut in einen Zustand der Keimruhe einzutreten, ist jedoch typisch für temperate Frühlingskeimer (Baskin & Baskin 1998, Brändel 2006). Zu denen zählt auch *C. dubium*. Es bleibt die Frage, wie lange es bei *C. dubium* am natürlichen Standort dauert, die Keimruhe aller ausgebreiteten Samen aufzuheben. Eine Verteilung des Sterblichkeitsrisikos der Keimlinge über die Zeit erscheint besonders in dynamischen Ökosystemen zweckmäßig. Andererseits gibt es im Boden eine Vielzahl von Gefährdungen, die eine erhöhte Samensterblichkeit nach sich ziehen (Chambers & Mc Mahon 1994). Im Überflutungsexperiment waren bereits nach zwei Jahren etwa 30 % der vergrabenen Samen leer. Anoxische Zersetzung, Pilzbefall oder Fraß müssen als Ursachen in Betracht gezogen werden. Obwohl es sich um einen Artefakt gehandelt haben könnte, so hat es doch scheinbar eine konstante Fraktion negativ photoblastischer Samen gegeben, die ausschließlich in der Dunkelheit keimte. Gibt es diesen Anteil tatsächlich, der hier etwa 20 % betragen hatte, dann würde er sicherstellen, dass auch nach starken Störungen eine Keimung innerhalb der Samenpopulation stattfinden kann.

Im Zusammenhang mit dem Auftreten von Störungen ist auch bedeutsam, dass *C. dubium* die einzige Art im Versuch war, deren Samen über eine Sensitivität gegenüber einer Tag/Nacht-Temperaturdifferenz stets in der Lage sind, Lücken in der Vegetation zu erfassen.

Zusammenfassend sind für *C. dubium* folgende naturschutzrelevante Schlussfolgerungen abzuleiten: Günstige Keimungsbedingungen sind im Freiland vor allem im Frühling, wenn das Überflutungswasser zurückgeht, zu erwarten. Vegetationslücken im Grünland bilden dabei die lokale Grundlage für die an der Bodenoberfläche liegenden Samen. Später in der Vegetationsperiode ist eine Keimung nur noch aus den im Boden ruhenden, negativ photoblastischen Samen möglich.

Im Gegensatz zu *C. dubium* und *G. officinalis* blieben stratifizierte Samen von *J. atratus* scheinbar im Zustand der bedingten Keimruhe. Zwei Aspekte sprechen dafür. Erstens wurde der Keimerfolg bei hohen Temperaturen nicht verbessert. Zweitens keimten die Samen weder eher noch mit erhöhter Keimungsgeschwindigkeit. Andererseits können wie bereits oben diskutiert lange lag-Phasen in Verbindung mit geringen Keimungsraten eine besonders tiefe Keimruhe anzeigen (Courtney 1968, Baskin & Baskin 1983, Schütz 2000). Das heißt fehlende Veränderungen beider Parameter reflektieren fehlende Veränderungen im Grad der Keimruhe und umgekehrt. Daraus würde folgen, dass frische Samen von *J. atratus* im Gegensatz zu denen von *C. dubium* und *G. officinalis* nur eine schwache Keimruhe aufwiesen. Sie verfügten stattdessen über ein artspezifisches Temperaturbedürfnis (Bouwmeester & Karssen 1993) mit einem oberen Temperaturlimit. Bestätigt wird die schwache Keimruhe durch die große vergleichende Studie von Grime *et al.* (1981). Die Autoren fanden in vielen Juncaceen eine hohe anfängliche Keimfähigkeit verbunden mit einer geringen Reaktion auf eine feuchte Kälteperiode. Auch im Freilandexperiment keimten reife Samen von *J. atratus* nach der Sommeraussaat sowohl

rasch als auch mit großem Erfolg. Jensen (2004) fand allerdings bei *Juncus filiformis* eine deutliche keimruheaufhebende Wirkung einer feucht-kalten Stratifizierung.

Baskin & Baskin (1988) gehen davon aus, dass Arten mit fehlender Keimruhe hervorragend an Standorte mit häufig wechselnden Wasserständen angepasst sind. Das wären offene Pionierstandorte, die aufgrund des absoluten Lichtbedürfnisses für die Etablierung von *J. atratus* bereits als günstig eingestuft worden sind. Auf der anderen Seite steigen die Temperaturen an offenen Bodenoberflächen tagsüber stark an (Balisky & Burton 1993, Morecroft *et al.* 1998), und *J. atratus* besitzt mit seinem oberen Temperaturlimit eine ganz klare Vermeidungsstrategie, diese Standorte zu besiedeln. Eine mögliche Erklärung für diese Diskrepanz liegt in der Annahme, dass sich die Bodenoberflächentemperatur an geeigneten, offenen Keimungsstellen gar nicht stark erhöhen kann. Beispielsweise bleiben sehr feuchte Standorte aufgrund der guten Wärmeleitfähigkeit von Wasser kalt. Daraus leitet sich eine weitere Erkenntnis für den Schutz dieser Art ab. Optimale Keimungsbedingungen für *J. atratus* finden sich das ganze Jahr über bei Bodentemperaturen von über 10 °C. Die Keimungsstellen sollten offen und im Sommer nass sein. Sie können überflutet sein, solange der Lichtfaktor nicht limitierend wirkt.

4.2 Konkurrenz

4.2.1 Konkurrenzkraft

Die experimentellen Untersuchungen bestätigten die Hypothese, dass die drei seltenen Stromtalarten nur eine geringe Konkurrenzkraft besitzen. Zahlreiche Autoren sehen in einer mangelhaften Konkurrenzkraft eine der Hauptursachen für die Seltenheit von Pflanzenarten im Allgemeinen (Wisheu & Keddy 1994, Keddy 2000, McKenna & Houle 2000), aber auch für die Seltenheit von Stromtalarten im Besonderen (Burkart 2001). Im Detail ergab sich ein differenzierteres Bild. Betrachten wir dabei zunächst die Fähigkeit einen anderen Konkurrenten zu unterdrücken, den **Konkurrenzeffekt**.

C. dubium als häufigste der drei Arten hatte den geringsten Konkurrenzeffekt. Mehr noch, sie gibt uns unter verschiedenen Umweltstressbedingungen sogar ein Beispiel für mutualistisches Wachstum. Von zentraler Bedeutung ist hierbei vermutlich die beobachtete starke Mykorrhizierung der *C. dubium* Wurzeln. Mykorrhiza-Pilze wirken vor allem bei der Phosphaterschließung förderlich (Grime *et al.* 1987, Barea *et al.* 2005). Extensive, artenübergreifende Mykorrhizanetze - so wird diskutiert - können die interspezifischen Unterschiede bei der Erschließung von Ressourcen ausgleichen und damit die Konkurrenz zwischen benachbarten Arten verringern (Hartnett & Wilson 2002 und darin zitierte Literatur). Ein zweiter Aspekt, der für Nachbarpflanzen von *C. dubium* förderlich sein kann, ist die lockere oberirdische Wuchsform von *C. dubium*, die *per se* genügend Raum lässt. *C. dubium* profitiert also unter Umständen selbst von einwachsenden Pflanzen. Tatsächlich war *C. dubium* im Zusammenwachsen mit anderen Pflanzen uneingeschränkt überlebensfähig geblieben und wurde in den Überflutungsvarianten sogar gefördert.

G. officinalis und *J. atratus*, die beiden Arten mit dem etwas stärker hemmenden Einfluss auf die Phytometerart *A. stolonifera*, wachsen vor allem als Phalanxstrategen. Es leuchtet ein, dass allein ihr kompaktes Wachstum die Konkurrenzfähigkeit verbessern kann (Schmid & Harper 1985, Winkler *et al.* 1999). Die Konkurrenzintensität erhöht sich mit erhöhter Nährstoffnachfrage relativ zum Angebot (Taylor *et al.* 1990). Damit würden nach Wilson & Tilman (1995) Pflanzen mit größerer Biomasse pro Raumeinheit wie *G. officinalis* und *J. atratus* einen stärkeren Konkurrenzeffekt ausüben als Pflanzen mit vergleichsweise kleiner Biomasse wie *C. dubium*. Konkurrenz führte nun bei *G. officinalis* und *J. atratus* aber nicht bei *C. dubium* zu einer signifikanten Abnahme des α -Aminostickstoffgehalts in

den Blättern. Der Gehalt als Maß für die Menge freier Aminosäuren und niederer Peptide war somit scheinbar Ausdruck des von den drei Arten ausgehenden Konkurrenzeffekts.

Der Pool freier Aminosäuren stellt eine zentrale Komponente im Proteinhaushalt dar. Er gewährleistet die für die Proteinsynthese notwendige Nachlieferung von Stickstoff. Der relativ zur Kontrolle verminderte Gehalt an freien Aminosäuren kann nun einerseits aus einer Hemmung der Aminosäuresynthese, andererseits aus einer Stimulation der Proteinsynthese resultieren. Da der Proteingehalt eines lebenden Gewebes aus einem Fließgleichgewicht zwischen Auf- und Abbau entsteht und der Abbau, der nicht energiebedürftig ist, auch in konkurrenzausübenden Pflanzen weiterläuft, könnte das Zusammenspiel von stimuliertem Aufbau und weiterlaufendem Abbau zu einem erhöhten Proteingehalt und einem gesenkten Gehalt an freien Aminosäuren führen. Das ist jedoch unwahrscheinlich. Schmidt & Baldwin (2006) fanden zwar in ihrer Arbeit zu den der Konkurrenzfähigkeit unterliegenden molekularen Mechanismen bei *Solanum nigrum*, dass unter Konkurrenz einige regulatorische Gene wie z.B. die für eine Proteinkinase (Enzym=Protein) aktiviert wurden. Vor allem aber wurden Gene des Primärstoffwechsels herunterreguliert, so auch die der Aminosäuresynthese. Hierin läge natürlich eine mögliche Ursache eines konkurrenzbedingt niedrigeren Aminosäuregehaltes, allerdings nur im Sinne einer Konkurrenzantwort. Die Verbindung zum Konkurrenzeffekt bleibt weiterhin unklar. Vielleicht liegt die Antwort im Sekundärstoffwechsel. Ein verstärkter Aufbau stickstoffhaltiger Sekundärstoffe könnte prinzipiell ein Absinken des Aminosäurespiegels nach sich ziehen. *Juncus effusus* vermeidet z.B. einen Konkurrentenaufwuchs allelopatisch, d.h. durch die Abgabe schädigender chemischer Substanzen (Ervin & Wetzel 2000). Nur konnten gerade die stickstoffhaltigen Alkaloide bei den Juncaceen bis auf wenige Ausnahmen (Hultin & Torssell 1965) nicht nachgewiesen werden. Auch eigene, unveröffentlichte Voruntersuchungen an *J. atratus* waren hierzu negativ.

Ein verminderter Gehalt an freien Aminosäuren kann theoretisch noch aus zwei weiteren Quellen gespeist werden, nämlich aus der Photosynthese und aus der Stickstoffaufnahme. Es ist sehr wohl möglich, dass durch ein eingeschränktes Angebot von Aminosäurevorstufen die Synthese von Aminosäuren gehemmt wird. Schließlich spricht auch die Beobachtung von Strengbom *et al.* (2002), dass zuge-setzter Stickstoff in Form von NO_3 und NH_4 die Aminosäuregehalte unter Konkurrenz anheben kann dafür, dass zumindest eine der Ursachen der Störung im Mangel an Stickstoff liegt, wie er von den Wurzeln her aus dem Boden geliefert wird. Der α -Aminostickstoffgehalt würde damit, wie bereits das Herunterregulieren der Gene des Primärstoffwechsels (siehe Schmidt & Baldwin 2006) vermuten lassen, eher als ein physiologischer Stressindikator im Sinne einer Reaktion auf Konkurrenz fungieren. Dennoch war diese Annahme für die drei untersuchten Stromtalarten nicht in jedem Fall tauglich. Die Korrelation zwischen dem Absinken des Aminostickstoffgehalts und der Konkurrenzantwort war nur ohne zwei „Ausreißerdatenpaare signifikant. Obwohl wir damit bereits mitten im Geschehen zu den Auswirkungen von Konkurrenz sind, bleibt die ökologische Frage, warum es *G. officinalis* und *J. atratus* anders als *C. dubium* zumindest versuchen, einen Konkurrenzdruck auf *A. stolonifera* auszuüben. Beide Arten gelten in den mitteleuropäischen Flussauen als charakteristische Pionierarten (Rijpert 1977, Burkart 1995, Burkart & Prasse 1996). Pionierarten sind über einen längeren Zeitraum gesehen nicht sehr konkurrenzfähig und somit gezwungen, eine Konkurrenz so lange wie möglich auszuschließen.

Fraglos müssen wir also die Fähigkeit Konkurrenzdruck auszuüben mit der Reaktion auf Konkurrenz zusammenbringen, d.h. mit der **Konkurrenzantwort**. Konkurrenzeffekt und Konkurrenzantwort sind nicht zwangsläufig positiv miteinander gekoppelt (Wilson & Tilman 1995, Keddy *et al.* 1998). Erst zusammen ergeben sie die Konkurrenzfähigkeit einer Art (Goldberg 1990).

Eine der bereits diskutierten Ursachen für ein Absinken der Aminosäuregehalte unter Konkurrenz war ein Mangel an Stickstoff, wie er von den Wurzeln her aus dem Boden geliefert wird. Auch anderer Nährstoffmangel ist nicht auszuschließen. Die Beobachtung einiger Autoren (Wilson & Tilman 1995, Cheplick 1997), dass eine Allokation von Biomasse in den Wurzelbereich vor allem unter Nährstoffstress auftritt, der dann entsteht, wenn die konkurrierende Nachbarpflanze den Nährstoff schneller und besser aufnimmt (Wilson 1988, Tilman 1990), konnte jedoch weder für *G. officinalis* noch für *J. atratus* gefunden werden. Nach Li *et al.* (1999) kann zwar auch die morphologische Plastizität die Konkurrenzfähigkeit einer Art bestimmen. Dazu gehört das Vermögen, die räumliche Verteilung der Wurzeln, die spezifische Wurzellänge aber auch die relative und spezifische Blattfläche zu ändern. Andere Möglichkeiten umfassen physiologische Anpassungen bei den Aufnahme- oder der Nährstoffnutzungseffizienz (Casper & Jackson 1997). Die verminderten Aminostickstoffgehalte sprechen jedoch insgesamt eher für eine fehlende Kompensation bei *G. officinalis* und *J. atratus*. Im Gegensatz dazu war *C. dubium* in der Lage, den konkurrenzbedingten Nährstoffmangel über ein enorm verstärktes Wurzelwachstum zumindest so zu kompensieren, dass der wichtige Pool freier Aminosäuren und niederer Peptide unbeeinflusst geblieben war.

Verstärkte Investitionen in unterirdische Organe werden nicht nur als Reaktion auf Konkurrenz um Bodennährstoffe angesehen, sondern von einigen Autoren auch als Möglichkeit Reservestoffe einzulagern, die später benutzt werden, um ein zusätzliches klonales Wachstum bzw. eine sexuelle Fortpflanzung sicherzustellen (Chapin *et al.* 1990, Suzuki & Stuefer 1999, Cheplick & Gutierrez 2000). *C. dubium* als einzige Art mit konkurrenzbedingtem verstärktem relativen Wurzelwachstum reagierte dennoch nicht mit einer ebenso verstärkten Bildung von Wurzelknospen oder blüentragender Ramets, weder absolut noch relativ bezogen auf die Gesamtbiomasse oder Wurzelbiomasse (nicht dargestellt). *G. officinalis* und *J. atratus* investierten unter Konkurrenz zumindest verstärkt in die Rhizome.

Prinzipiell nahm das Dichtewachstum, der Verzweigungsgrad der Ramets und der Abstand der Ramets (direkt oder nur indirekt bestimmt) bei allen drei Arten unter starker Konkurrenz ab. In vielen Arbeiten wird reduziertes klonales Wachstum unter Konkurrenz sowohl mit dem Verlust an Ressourcen als auch mit dem Verlust an Raum in Verbindung gebracht (Goldberg 1990, Marshall 1990, Cheplick 1997, Cheplick & Gutierrez 2000). Das Spross- und Rhizomwachstum ist vor allem unter starker unterirdischer Konkurrenz enormen mechanischen und physiologischen Zwängen ausgesetzt, in deren Folge ein wesentlich kompakteres Erscheinungsbild der Pflanze entstehen kann (Cheplick 1997).

Des Weiteren sagen Gardner & Mangel (1999) voraus, dass unter behinderter Raum- und Ressourcen-eroberung durch klonales Wachstum, die Pflanze in sexuelle Verbreitungseinheiten investiert. Dies würde im Rahmen einer sogenannten Fluchtstrategie (Harper 1977) eine Ausbreitung in neue, günstiger zu besiedelnde Standorte ermöglichen (Prati & Schmid 2000). Unsere Befunde fügen sich zum Teil recht gut in dieses Bild ein. So war *J. atratus* in der Lage, die Anzahl seiner fertilen Sprosse pro Pflanze (auch bezogen auf die Gesamtsprosse und Gesamtbiomasse) konkurrenzunabhängig konstant zu halten. Ins Verhältnis gesetzt zu den Parametern der vegetativen Fortpflanzung ergab sich damit unter interspezifischer Konkurrenz, vor allem aber unter Konkurrenz mit *A. stolonifera*, eine relative Investition in generative Fortpflanzung, ganz im Gegensatz zu *C. dubium*. Bei dieser Art ging unter Konkurrenz mit *A. stolonifera* die Fertilität sogar auf Null zurück. Die Erklärung dafür geht aber auf ein anderes Prinzip zurück. Viele ausdauernde, monokarpe Pflanzen müssen eine bestimmte Mindestgröße erreichen, bevor sie überhaupt in die generative Lebensphase eintreten (de Jong *et al.* 1986, Schmid *et al.* 1995, Chaloupecká & Lepš 2004). Obwohl sich bei *C. dubium* die Anzahl der Blätter je

Ramet unter Konkurrenz nicht vermindert hatte, waren die Ramets insgesamt stark verkleinert. Sie konnten die nötige Schwellgröße für die Ausbildung generativer Ramets nicht erreichen.

Eine relative Investition in die vegetative Fortpflanzung, wie es im Rahmen einer Persistenzstrategie denkbar wäre, trat jedoch bei *C. dubium* ebenso wenig auf. Sie wird vor allem bei häufiger Störung als Konkurrenzvorteil für sogenannte Guerilla-Strategen (Lovett-Doust 1981) diskutiert (Winkler *et al.* 1999, van Kleunen *et al.* 2001). Diese Investition als Reaktion auf starke Konkurrenz fand sich stattdessen bei der phalanxartig wachsenden *G. officinalis*. Schmid & Harper (1985) und Winkler *et al.* (1999) gehen davon aus, dass klonal wachsende Pflanzen des Phalanx-Typs, die definitionsgemäß sehr kompakt wachsen (Lovett-Doust 1981), unter hoher Dichte durchaus ihre Konkurrenzkraft mit einem verstärkten vegetativen Wachstum erhöhen können.

Prinzipiell scheint es aber in klonal wachsenden Pflanzensippen keine generelle adaptive Antwort bezüglich der einen oder der anderen Fortpflanzungsstrategie zu geben (Jongejans *et al.* 2006). Festzuhalten ist, dass bei *G. officinalis* unter intraspezifischer Konkurrenz, die offenbar weniger Konkurrenzdruck erzeugte als das Zusammenwachsen mit *A. stolonifera*, keine veränderte Allokation in die Fortpflanzung auftrat. Dies galt, obwohl diese eher moderate Konkurrenz bereits einen deutlichen negativen Effekt auf das Überleben, die Gesamtbiomasse, die Fertilität und die Knospenanzahl hatte. Auch bei *J. atratus* waren auf dieser Konkurrenzstufe viele wichtige Parameter negativ beeinflusst, aber nicht das Überleben. Bei *C. dubium* hatte der moderate Konkurrenzdruck der intraspezifischen Konkurrenz sogar eine eher fördernde Wirkung, zumindest auf Rametebene. Auch dies hatte aber aus dem bekannten Mangel an Größe der Ramets letztlich nicht ausgereicht, bei dieser Art die generative Fortpflanzung zu stimulieren.

Richten wir an dieser Stelle unser Augenmerk auf den konkurrenzmodifizierenden Einfluss der abiotischen Umwelt. Der Konkurrenzeffekt von *C. dubium* und *G. officinalis*, d.h. die Fähigkeit einen anderen Konkurrenten zu unterdrücken, hatte sich unter den beiden getesteten Stressbedingungen kaum verändert, der von *J. atratus* blieb sogar umweltunabhängig.

Viele Autoren haben Modifikationen in der Konkurrenzfähigkeit von Pflanzen unter verschiedenen Umweltbedingungen gefunden (Mehrhoff & Turkington 1990, Keddy *et al.* 1994, Wilson & Tilman 1995, Smith & Brock 1996, Navas *et al.* 1999). Bei der Konkurrenzantwort sind in mathematischen Modellen nur kleine Veränderungen nötig, um eine Koexistenz von Arten entlang von Bodengradienten zu erhalten (Tilman 1988). Auf der etwas größeren Skala der Pflanzengesellschaften erscheinen Konkurrenzinteraktionen hingegen umweltunabhängig (Gaudet & Keddy 1995, Keddy *et al.* 2000).

Auch in unserem Versuch zeigte sich, dass die drei Arten unter abiotischem Stress keine wirkliche Verbesserung ihrer Konkurrenzkraft, im Sinne einer Konkurrenzantwort, erlangt haben. Sommertrockenheit führte bei allen drei Arten, aber vor allem bei *G. officinalis* und *J. atratus* zu einer höheren Sensibilität gegenüber Konkurrenz. Mit Überflutung federte *G. officinalis* die Wirkung einer Konkurrenz ab. *J. atratus* gelang dies nur teilweise. Bei *C. dubium* aber ist von einer mutualistischen Wirkung jeglicher mitwachsender Pflanzen in den Überflutungsvarianten auszugehen.

Positive Effekte von Lebewesen auf die Abundanz bestimmter Ressourcen sind allgemein bekannt (z.B. Richards & Caldwell 1987, Bradshaw & Goldberg 1989). Viele Pflanzenarten können für eine verbesserte Bodenbelüftung während der Überflutungsperiode sorgen (Armstrong *et al.* 1994, Callaway & King 1996). Befunde über einen überlebensfördernden Effekt auf andere Arten, wie die von Setter & Belford (1990) und Schat (1984), liegen jedoch kaum vor. Ob *A. stolonifera* und vor allem *C. dubium* so wirken können bleibt auch in der vorliegenden Arbeit unklar.

Prinzipiell kommt es zu Veränderungen einer (interspezifischen) Art/Art Interaktion wenn sich 1. die Fähigkeit der Arten verändert, Ressourcen zu verbrauchen oder 2. sich die Fähigkeit der Arten verändert, reduzierte Ressourcenlevel zu tolerieren (Goldberg 1990), oder 3. wenn sich die Natur der limitierten Ressource verändert. *J. atratus* konkurrierte hiernach offenbar stets um Wasser. Für *G. officinalis* aber und vor allem für *C. dubium* bildete Wasser hingegen nur bei tatsächlicher Sommertrockenheit den limitierenden Konkurrenzfaktor. Bei ausreichender Wasserversorgung sind folglich andere Nährstoffe limitierend.

Überflutung und damit einhergehender Sauerstoffmangel hatte keine Wirkung auf die meisten unter 2. im Sinne einer Konkurrenzantwort genannten Fähigkeiten von *J. atratus* und *G. officinalis*. Bei *G. officinalis*, die unter Konkurrenz bereits an einem Minimum angelangt war, verringern offensichtlich die Kosten einer abiotischen Stressresistenz Investitionen in eine verbesserte Konkurrenzkraft. Es herrscht ein *trade-off* (Grime 2001). Bei *J. atratus* reicht die hohe Produktivität unter Überflutung nicht aus, die von *A. stolonifera* reduzierten Ressourcenlevel zu tolerieren.

4.2.2 Stickstofflimitierung

Sowohl die experimentellen Untersuchungen als auch die Untersuchungen am natürlichen Standort bestätigten die Hypothese, dass zumindest zwei der drei seltenen Stromtalarten Schwierigkeiten haben, wachstumslimitierende Ressourcen rasch aufzunehmen und/oder effizient umzusetzen.

Stickstoff wird in höchsten Mengen von Pflanzen benötigt. Seine große Bedeutung in der pflanzlichen Ernährung hängt damit zusammen, dass dieses Element über die Eiweißbildung und damit auch den Aufbau der verschiedenen Enzymkomplexe eine zentrale Rolle beim Wachstum der Pflanze spielt. Der Stoffwechsel des Stickstoffes steht in enger Beziehung zur Photosynthese, sowohl auf energetischer als auch auf stofflicher Ebene.

Kinzel (1982) hat aus der Literatur die relativen Gesamtstickstoffgehalte einiger Arten und Standorte zusammengetragen. Danach erreichte *C. dubium* im Frühjahr mit 4 % den Bereich der sehr gut mit Stickstoff versorgten Pflanzen, *G. officinalis* und *J. atratus* sind mit Gehalten zwischen 2 und 3 % moderat versorgt. Aufgrund der gesteigerten Wachstumsintensität am Beginn der Vegetationsperiode sind natürlich hohe Stickstoffgehalte keine Seltenheit. Später im Jahr nahmen die relativen Gehalte aller drei Arten jedoch beträchtlich ab, vor allem bei *J. atratus* und *G. officinalis*. Offenbar ist dann die Stickstoffaufnahme durch die Pflanzen limitiert. Diese Annahme deckt sich mit der Vorstellung wonach konkurrenzärmere Arten höhere Stickstoffgehalte zum Aufbau ihrer Biomasse benötigen (Fargione & Tilman 2006)

Die tatsächliche Nährstoffsituation der untersuchten Auenstandorte ist nach Mundel (1996) von einer moderaten bis niedrigen Verfügbarkeit des Bodenstickstoffs an allen Standorten gekennzeichnet. Der Einfluss durch Einträge aus der Luft oder durch überströmendes Hochwasser im Winter/Frühjahr scheint gering zu sein. Da sich die Pflanzen der jeweils zwei verschiedenen Standorte in ihren relativen Stickstoffgehalten nur wenig unterscheiden, sind aber auch andere limitierende Faktoren wie z.B. Phosphat nicht auszuschließen. Der Eintrag von Phosphat aus der im Frühjahr über die Ufer tretenden Havel ist zwar nicht sehr groß, wie die in dieser Jahreszeit gemessene Gesamt P-Konzentration des Havelwassers vermuten lässt (Knösche 2003). Andererseits können bei Sauerstoffabwesenheit punktuell erhebliche Phosphatmengen aus Aueböden freigesetzt werden (Knösche 2003 und darin zitierte Literatur). Phosphatmangel kann sich bei Pflanzen über eine gehemmte Photosynthese (Rao & Terry 1989) und folgenden Mangel an mobilisierbaren Assimilaten (de Groot *et al.* 2003) sicher indirekt auf den Stickstoffstoffwechsel auswirken.

Die stickstoffassimilierenden Wurzeln und die Rhizome sind mit dem wachsenden Spross durch den basalen Sprossabschnitt verbunden. Die Analyse seiner löslichen Aminosäure- und Zuckerfraktion kann somit Hinweise auf den ernährungsphysiologischen Zustand der Pflanzen geben. Ein großer Pool freier Aminosäuren deutet auf eine unbegrenzte Stickstoffversorgung, während ein kleiner Pool in Verbindung mit einer großen Menge an freien Zuckern als potentielle N-Akzeptoren auf eine Limitierung hinweist (Kohl *et al.* 1995, 1998). Danach wuchs während der Hauptwachstumsphase vor allem *G. officinalis* stickstofflimitiert. Aber auch *J. atratus* und teilweise auch *C. dubium* zeigten in diesem Zeitraum eine zunehmende N-Limitierung.

Die Aminosäuremuster unterstützen diese Interpretation teilweise: Der relative GLN- und der relative ASN-Gehalt waren bei *C. dubium* und *J. atratus* sowohl mit dem Gesamtgehalt freier Aminosäuren als auch mit dem N-Pool dieser Fraktion signifikant positiv korreliert. Für alle anderen Aminosäuren war diese Korrelation negativ oder insignifikant. Bei *G. officinalis* wurden für keine Aminosäure diese Korrelationen aufgedeckt. Der relative GLN-Gehalt lag hier aber während der Hauptwachstumsphase abgesehen von den durch eine spätsommerliche Sekundärhalmbildung bedingten Musteränderungen stets unter 40 %. Er war damit sehr gering.

Bei *J. atratus* kam es zu einer stetigen Abnahme der relativen GLN- und ASN-Gehalte in Verbindung mit einer Zunahme der relativen GLU- und ASP-Gehalte. Kohl *et al.* (1998) interpretieren solch eine relative Zunahme als ein Zeichen der Erschöpfung unterirdischer Stickstoffreserven. Das bedeutet, dass die Muster der basalen Sprossabschnitte mit hoher Wahrscheinlichkeit indirekt den metabolischen Status der Organe reflektieren, von denen der Stickstofftransport ausgeht. Dies wären im Frühjahr die Wurzeln und Rhizome sowie im Sommer zusätzlich der Spross. Aus diesem Blickwinkel heraus funktionierte bei den vegetativen Ramets von *C. dubium* die Stickstoffassimilation interessanterweise recht gut. Der relative GLN-Gehalt war gleichbleibend hoch. Dagegen schienen die generativen Ramets dieser Art zunächst auf unterirdische Stickstoffspeicher zurückzugreifen, die im August schließlich erschöpft waren. Scheinbar funktionierte von da an die Stickstoffversorgung über intraklonale Verbindungen zu vegetativen Ramets, denn die Herbstmuster beider Ramettyten unterschieden sich nicht. Viele Untersuchungen klonaler Pflanzen sprechen dafür, dass Ressourcen akropetal, d.h. von basalen Pflanzenabschnitten bzw. älteren Ramets hin zu sich entwickelnden Abschnitten oder Ramets, transportiert werden (Slade & Hutchings 1987, Zemlin 2003).

GLN bildete bei allen drei Arten häufig die alleinige Transportform. Während der Hauptphase des aufwärtsgerichteten N-Transports waren die Aminosäuremuster der basalen Sprossabschnitte den Mustern im Xylemsaft verschiedener Arten ähnlich, die GLN als Haupttransportkomponente benutzen (Lohaus *et al.* 1998, Plassard *et al.* 2000). Die dominierende Aminosäure ist möglicherweise artspezifisch. Sie kann andererseits aber auch von der Stickstoffquelle und vom Grad der Stickstoffversorgung abhängig sein. Es gibt Untersuchungen von Murphy & Lewis (1987), in denen Maispflanzen, die unter Ammonium gewachsen waren, den Stickstoff bevorzugt als ASN transportieren, während bei ausschließlicher Nitraternährung GLN die Hauptform bildete. Bei anderen Arten aber war es umgekehrt (Clarkson *et al.* 1992, Flaig & Mohr 1992), wieder andere zeigten keine Veränderung (Plassard *et al.* 2000). Darüber hinaus haben Lohaus *et al.* (1998) gezeigt, dass beim Mais eine ausgeprägte wurzelbürtige Kapazität zur Aminosäuresynthese via Nitratreduktion zu erhöhten ASN-Gehalten im Xylem führt. Eine starke Auslastung der Nitratassimilation in den Wurzeln der drei untersuchten Arten durch ein hohes Nitratangebot im Boden müsste danach ausgeschlossen werden.

Die bereits erwähnten hohen relativen Stickstoffgehalte der Pflanzen am Anfang der Vegetationsperiode können darauf hindeuten, dass zunächst Reserven mobilisiert werden, die bereits im vorangegan-

genen Herbst unterirdisch angelegt worden sind. Viele Pflanzen schalten nach Beendigung des Hauptwachstums in eine neue Stoffwechselphase um. Im Zuge der Sprossseneszenz werden mobilisierbare Kohlenhydrate und phloemmobile Spaltprodukte, die beim Abbau von Proteinen, Chlorophyllen und Nukleinsäuren entstehen, aus den Blättern in unterirdische Speichergewebe transportiert. Die Berechnungen haben ergeben, dass *J. atratus* bis zu 65 % des Sprossstickstoffs in Richtung der unterirdischen Überdauerungsorgane ableiten kann. *G. officinalis* ist mit etwa 30 % weitaus schlechter dazu in der Lage. Bei *C. dubium* war für die Rosetten keine direkte Berechnung möglich. Die Blütentriebe lagerten 0 % Stickstoff um. Es ist bekannt, dass vor allem Pflanzen nährstoffarmer Standorte eine N-Retranslokation zeigen (Lippert *et al.* 1999, Gloser 2005). Wenn nun die Muster der basalen Sprossabschnitte tatsächlich den metabolischen Status der Organe reflektieren, von denen der Stickstofftransport ausgeht, dann wäre dies im Herbst der oberirdische Spross. Dennoch scheinen die Ergebnisse der herbstlichen Transportaminosäuremuster im Widerspruch zu den eben angeführten Befunden zur N-Retranslokation zu stehen, denn gerade bei *G. officinalis* und *J. atratus* stiegen im Gegensatz zu *C. dubium* weder die relativen Gehalte der stickstoffreichen Amide noch der absolute Gesamtaminosäuregehalt an. Dabei müssten eigentlich all jene Aminosäuren zusätzlich transportiert werden, die während der Seneszenz von proteolytischen Enzymen aus den Proteinen freigesetzt wurden.

Ein Rücktransport der verschiedensten organischen Verbindungen und anorganischen Ionen aus den Blättern in die anderen Pflanzenorgane erfolgt bekanntermaßen über das Phloem (van Bel 1993, Lalonde *et al.* 2003). Bei vielen Pflanzenarten kommt dabei den Aminosäuren eine essentielle Bedeutung zu (Fischer & Matthies 1998, Caputo & Barneix 1999, Gloser 2005, Persson *et al.* 2006), denn die Mobilität des Stickstoffes ist in dieser Form recht gut. Der Mechanismus der Phloembelastung verändert dabei die Komposition der Aminosäuren nicht (Riens *et al.* 1991, Lohaus *et al.* 1998). Daher kann aus den vorliegenden Daten zu *G. officinalis* und *J. atratus* auf keinen Transport von Aminosäuren vom Spross hinab zu den unterirdischen Organen geschlossen werden. Kohl *et al.* (1998) haben aufgrund ähnlicher Widersprüche beim Schilf spezielle Untersuchungen zur tatsächlichen Kompartimentierung zwischen Xylem und Phloem gefordert, obwohl die Konzentration im Phloem häufig um das 10 bis 100-fache größer ist. Vermutlich spielen auch phloemmobile Polyamine (Antognoni *et al.* 1998) oder proteolytische Oligopeptide (Oparka & Santa Cruz 2000, Stacey *et al.* 2002, Miranda *et al.* 2003) eine größere Rolle bei der lebenswichtigen Retranslokation von Stickstoff im Herbst als bisher angenommen. Nitrat ist dagegen im Phloem nahezu immobil (Schobert & Komor 1992). Schließlich muss auch die Aufnahmekapazität der potentiellen Senken beachtet werden. Ist diese trotz voller Phloeme gering, denn eine entropiegetriebene Seneszenz findet immer statt, kommt es zu einem Anstau der Spaltprodukte, obwohl sich der absolute N-Gehalt der oberirdischen Biomasse - wie z.B. bei den Blütenstängeln von *C. dubium* - nur wenig ändert. Höhere Exportraten am Beginn des Tages oder in der Nacht im Vergleich zur Mitte des Tages sind hingegen unwahrscheinlich (Windt *et al.* 2006).

Die Aminosäuremuster der unterirdischen Speicherorgane am natürlichen Standort und im Simulationsversuch unterstützen die überschätzte Bedeutung der Aminosäuren: Jene Aminosäuren, die sowohl signifikant positiv mit dem Gesamtgehalt an freien Aminosäuren als auch mit dem N-Pool dieser Fraktion korreliert waren, stellten neben einzelnen anderen auch die anteilig stärksten Speicheraminosäuren aller drei Arten dar. Bei *J. atratus* und *C. dubium* waren das (je nach Organ) die stickstoffreichen ASN und ARG und bei *G. officinalis* GLN. Für das sehr stickstoffreiche ORN waren diese Korrelationen auch bei *C. dubium* signifikant. Diese Aminosäure spielte allerdings hier im Gegensatz zu anderen N-retranslozierenden Arten (Lipson *et al.* 1996a) nur eine untergeordnete Rolle.

Im Herbst lagen nun die Gehalte der Hauptaminosäuren je nach Organ und Jahr bei *J. atratus* zwischen niedrigen 4 und 42 %, bei *C. dubium* (nur Wurzeln) zwischen eher niedrigen 25 und moderaten 60 %. Nur bei *G. officinalis* lag der Gehalt der Hauptaminosäure stets bei über 80 %. Dennoch entsprach bei dieser Art wie auch bei *C. dubium* und *J. atratus* der Gesamtaminosäuregehalt der unterirdischen Organe sowohl im Herbst als auch im Frühjahr nur einem prozentualen Stickstoffgehalt von weniger als 0,5 % TM. Andere Arten, deren unterirdische N-Speicherung hauptsächlich auf Aminosäuren beruht, erreichen Anteile von über 5 % (Gloser 2002) bis zu eindrucksvollen 50 % (Nordin & Nasholm 1997). Das heißt für die drei Stromtalarten ist die Bedeutung von Stickstoff in dieser Form für eine N-Speicherung vernachlässigbar gering. Leider fehlen uns für die unterirdischen Organe aller drei Arten die betreffenden Gesamtstickstoffgehalte, die Nitrat- und die Proteingehalte.

Bei vielen Pflanzen wird der Stickstoff hauptsächlich in Form von Proteinen gespeichert (Chapin *et al.* 1990, Jaeger & Monson 1992, Staswick 1994). Nur bei einem ausreichenden Stickstoffangebot ist eine signifikante Menge auch in Form freier Aminosäuren präsent (Monson *et al.* 2006). Deren Gesamtgehalt zeigt dann eine deutliche saisonale Dynamik mit einem blattseneszenzbedingten Anstieg im Herbst und einer Abnahme während des Wachstums im Sommer (Lipson *et al.* 1996b). Bei *C. dubium* und *J. atratus* deuten die hohen ARG-Gehalte in den Überdauerungsorganen nach Mifflin & Lea (1977) tatsächlich auf eine Proteinspeicherung hin. Im Transportaminosäurepool fehlt diese Aminosäure dann häufig, da der saure pH-Wert im Xylem die Mobilität einiger basischer Aminosäuren, zu denen auch ARG zählt, stark herabsetzt (Pate 1980). Stattdessen wird sie vermutlich enzymatisch in ORN umgewandelt (Nyman *et al.* 1993, Nabais *et al.* 2005). Die Transportaminosäuremuster von *C. dubium* und *J. atratus* sprechen dafür. Sie legen ferner den Schluss nahe, dass die gespeicherten Reserven bei *C. dubium* im Jahr 2000 im Sommer aufgebraucht waren, während sie im Jahr 2001 kontinuierlich bis September eine Rolle spielten. Bei *J. atratus* am Standort J I gingen danach die Reserven im Juli zur Neige. Die Ergebnisse korrespondieren recht gut mit den Befunden zur N-Limitierung, die sich aus den Zucker/Aminosäure-Verhältnissen ergeben hatten.

Auf welchem Wege die herbstliche N-Retranslokation bei den drei Stromtalarten schließlich stattfindet und wie der Stickstoff gespeichert wird, die fehlende Stickstofflimitierung von *J. atratus* im Frühjahr in Form eines geringen Zucker/Aminosäure-Verhältnisses und auch in Form hoher relativer ASN-Gehalte unterstreicht die gute Stickstoffversorgung dieser Art am Beginn der Vegetationsperiode. *G. officinalis* hatte dagegen von der berechneten herbstlichen Rückverlagerung weniger gut profitieren können. Der Anstieg im prozentualen N-Gehalt im Frühjahr während der Wachstumsphase, einer Phase mit einem außerordentlich hohen Nährstoffbedarf, spricht bei dieser Art jedoch für eine zeitige Stickstoffassimilation aus der Bodenlösung. *G. officinalis* ist damit möglicherweise stärker von einem überflutungs- und vielleicht auch vogelkotgebundenen (Olson *et al.* 2005) Nährstoffeintrag im Frühjahr abhängig als *J. atratus*. Schließlich könnte auch die Tatsache, dass im Frühjahr der absolute Aminosäuregehalt in den Wurzeln von *G. officinalis* und *C. dubium* stets größer war als im Herbst, auf eine frühzeitig beginnende Assimilation von bodenbürtigem Stickstoff verweisen. *J. atratus* war im Rahmen dieser Interpretation dazu nicht in der Lage.

Die Annahme, dass der N-Speicherhaushalt bei *J. atratus* stärker ausgeprägt ist als bei *G. officinalis* und auch bei *C. dubium*, wird neben der bereits oben diskutierten stetigen Abnahme der relativen GLN- und ASN-Gehalte im Basalinternodium in Verbindung mit einer Zunahme der relativen GLU- und ASP-Gehalte weiter dadurch gestützt, dass die Aminosäuren GLU und ASP zumindest im Rhizom und in den Wurzeln einen größeren Anteil bilden können als ihre Amide GLN und ASN. Dies deutet auf die wichtige Funktion beider Organe als Senke hin. Das Potential wird aber scheinbar nur ungenü-

gend ausgeschöpft. Vermutlich liegt hierin eine der Schwächen von *J. atratus*. Die Art ähnelt durch den internen N-Kreislauf und die guten unterirdischen Speicherkapazitäten einem Translokationstyp, der an nährstoffärmere Standorte angepasst ist (Kohl *et al.* 1995, Kühl *et al.* 1997, Lippert *et al.* 1999). Eine rasche Aufnahme von Stickstoff aus der Bodenlösung gelingt ihr als solcher nicht. *G. officinalis* gehört dagegen eher zum Assimilationstyp, der eigentlich nährstoffreichere Standorte bevorzugt und durch einen relativ offenen Stickstoffkreislauf weniger von eingelagerten Reservestoffen abhängig ist. Die Art ist damit zumindest im Frühjahr auf hohe N-Gehalte angewiesen. *C. dubium* kann vermutlich sowohl Nährstoffe speichern als auch rasch aufnehmen. Sie ordnet sich somit dazwischen ein.

4.3 Toleranz gegenüber abiotischem Stress

4.3.1 Sommertrockenheit

Erfasst wurden vor allem die Auswirkungen einer Sommertrockenheit auf das Wachstum im folgenden Frühsommer, also 10 Monate nach dem Ende der Stressperiode.

Ohne Konkurrenzdruck waren alle drei Arten *C. dubium*, *G. officinalis* und *J. atratus* hinsichtlich ihrer Überlebenswahrscheinlichkeit sehr trockenheitstolerant; ein konkurrenzbedingtes Ausweichen auf höher gelegene Standorte in der Aue erscheint damit möglich. *C. dubium* steigerte darüber hinaus auch seine Gesamtbiomasse. Ursächlich dafür war, dass im folgenden Frühjahr eine erhöhte Anzahl an Blattmeristemen gleichzeitig stimuliert wurde. (Es gab eine positive Korrelation zwischen Blattanzahl und BM: $n = 70$ $r_s = 0,536$ $P < 0,001$ $r^2_{\text{linear}} = 0,142$). Ein typisches Symptom allgemein regenerativen Wachstums ist die intensivere Versorgung aktiver Meristeme mit Ressourcen.

Im Gegensatz zu *C. dubium* sanken die Gesamtbiomassen von *G. officinalis* und *J. atratus* jedoch stark ab. Letztere Art beendet ihre Vegetationsperiode bereits Ende Juli. Hier hatte die Zeit für ein kompensatorisches Wachstum nach dem Ende der Sommertrockenheitsperiode offenbar nicht ausgereicht. Eine Biomasseabnahme im nächsten Jahr erscheint somit folgerichtig.

Während *C. dubium* die Sommertrockenheit unabhängig von einem Konkurrenzdruck überlebte, wurden *G. officinalis* und *J. atratus* unter intraspezifischem Konkurrenzstress sehr empfindlich. Es ist möglich, dass die Bodenfeuchte während der Sommertrockenheit durch den Konkurrenten weiter herabgesetzt wurde (Clary *et al.* 2004), wodurch einige Pflanzen beider Arten ihre Mortalitätsschwelle erreichten. *C. dubium* gehört dagegen laut Burkart (1998) zu den trockenoleranteren Arten im Wirtschaftsgrünland der Unteren Havelaue. Sie reagierte nur auf Rametebene auf eine mögliche Konkurrenz um Wasser, aber auch dann verringerte sich die Rametzahl je Individuum nur schwach. Ähnliche Resultate wurden bei der Wurzelknospenanzahl als zukünftige Rametzahl je Individuum erzielt. Die Gesamtbiomasse und die Blattanzahl der Ramets stiegen jedoch unter Konkurrenz nicht weiter an. Da beide Parameter zumindest konstant geblieben waren, ist davon auszugehen, dass *C. dubium* als Folge einer Sommertrockenheit im nächsten Frühjahr eher auf die Bildung kleinerer Ramets verzichtet.

Interessanterweise blieben bei *J. atratus* trotz Biomasseverlust sowohl das Dichtewachstum als auch die Rhizomknospenanzahl von der Sommertrockenheit unbeeinflusst, jeweils mit und ohne Konkurrenz. Das oberirdische Wachstum wurde sogar auf Kosten der Rhizome gesteigert, und zwar nicht nur relativ, sondern auch absolut. Zunächst aus Sicht des Rhizoms betrachtet, führt die gehemmte Photosynthese bei *J. atratus* vermutlich dazu, dass im Herbst weniger rhizombürtiges Kohlenhydratspeichergewebe benötigt wird und auch gebildet wird. Hauptspeicherort waren ja bekanntermaßen die Wurzeln. In diesem Falle würden die Rhizome vor allem als flexibles Speicherorgan fungieren. Obwohl ihr Stärkegehalt aufgrund der geringen Probengröße nicht gemessen werden konnte, könnten die

von einer Sommertrockenheit unabhängigen (konstitutiven!), auf die Trockenmasse bezogenen Gehalte der Knospen und Wurzeln darauf hindeuten.

Neben der Speicherung erfüllt das Rhizom bei vielen klonal wachsenden Pflanzen eine weitere Funktion bei der vegetativen Ausbreitung. Vor allem in weniger geeigneten Habitaten ist darüber eine Anpassung in Form eines schnelleren Durchwachsens gegeben. Dennoch wurde bei *J. atratus* auch diese Funktion der Rhizome von einer Sommertrockenheit negativ beeinflusst: Die Rhizomlänge pro Pflanze hatte abgenommen. Möglicherweise ist die Ausbreitung der Speicherfunktion untergeordnet.

Die Bildung größerer, kräftigerer Halme von *J. atratus* als Reaktion auf eine länger zurückliegende Sommertrockenheitsperiode ist dennoch ungewöhnlich. Zumindest war sie, wie gerade erläutert wurde, vor allem auf Kosten der Rhizombiomasse erfolgt und nicht auf Kosten der Wurzeln. Üblicherweise reagieren die meisten Pflanzen auf osmotischen Stress sogar mit einer Verschiebung der Biomasse hin zu den das Bodenwasser extrahierenden Wurzeln (Joslin & Wolfe 1998, Kolarovič *et al.* 2006, Slama *et al.* 2007, Wang *et al.* 2007). Nur wenige Autoren fanden eine Abnahme im Wurzel/Spross-Verhältniss (Liu *et al.* 2005, Omami & Hammes 2006).

Aber auch *G. officinalis* zeigte die typische Verschiebung in Richtung der Wurzeln nicht. Die Pflanzen der trockenoleranteren *C. dubium* investierten in die Wurzeln, aber nur wenn sie zusätzlich im Frühjahr überflutet wurden. Wahrscheinlich tritt eine Investition in dieses Organ prinzipiell nur unmittelbar während oder kurz nach einer widerfahrenen Stressperiode auf (DaCosta & Huang 2006); Feinwurzeln haben nur eine Lebensdauer von 1 bis 2 Wochen. Ein verstärktes oberirdisches Wachstum im nächsten Frühjahr bzw. Frühsommer, wie es bei *C. dubium* ohne zusätzlichen Überflutungsstress und bei *J. atratus* generell auftrat, sichert den Pflanzen dagegen eine optimale Produktivität in einer Periode ausreichender Wasserversorgung (Subramanian & Maheswari 1992). Vermutlich erzielen sie dadurch bei einem späteren Mangel eine größere Toleranz (DaCosta & Huang 2006). Auch eine erhöhte Netto-Photosyntheserate ist als eine solche Adaptation bekannt (Jensen *et al.* 2000).

G. officinalis war demnach scheinbar schlechter an eine eventuell auftretende Sommertrockenheit angepasst als *J. atratus* und *C. dubium*. Ein insgesamt verstärktes oberirdisches Wachstum der Individuen blieb aus. Zudem verringerten sich im Gegensatz zu den anderen beiden Arten das Dichtewachstum und die Rhizomknospenanzahl deutlich. Andererseits steigerten die Ramets ihren Verzweigungsgrad. Möglicherweise führt eine büscheligere Wuchsform zu einem luftfeuchteren Mikroklima, wie es von Pflanzen mediteraner Vegetationstypen bekannt ist (Lösch 2001).

Auch kam es bei *G. officinalis* zu einer trockenheitsbedingten Entstehung schwererer Ramets. Dies könnte durchaus als Kennzeichen einer gesteigerten Produktivität in einer Periode ausreichender Wasserversorgung gewertet werden. Auch strukturelle Besonderheiten, die die Wasserabgabe bei späterem Trockenstress herabsetzen, sind als Ursache denkbar. Dickere Zellwände oder mehrschichtige Epidermen sind wiederholt beschrieben worden (Cutler 1977, Lösch 2001, Reddy *et al.* 2003). Allerdings waren die Ramets von *G. officinalis* nicht dicker gewachsen, sie hatten stattdessen in der Länge zugelegt. Insgesamt hatte die Biomasse der einzelnen Individuen trotzdem abgenommen. Besonders hervorzuheben ist an dieser Stelle aber, dass *G. officinalis* dennoch die Kapazität besaß, den räumlichen Ausfall einzelner Pflanzen durch ein enormes vegetatives Wachstum, d.h. durch die Bildung neuer Ramets, auszugleichen. Die Signifikanz der genannten individuellen, trockenheitsbedingten Biomasseverringernungen (gesamt und oberirdisch) hatte sich erst nach einer Kovarianzanalyse mit dem prozentualen Überleben als Kovariable ergeben.

Sommertrockenheit führte bei *G. officinalis* weder zu einer Hemmung noch zu einer Stimulation der generativen Fortpflanzung (Anzahl der Blü+Frü), sowohl absolut als auch relativ zur vegetativen Fort-

pflanzung. In Übereinstimmung mit der oben aufgeführten Diskussion zur generativen Fortpflanzung als „Fluchtstrategie“ ließe sich daraus schlussfolgern, dass die Art trotz der Einbußen bei der Biomasse auf sommertrockenen Standorten zumindest ausharrt.

Die Schwierigkeiten einer solchen Strategie offenbaren sich aber spätestens in der starken Konkurrenzanfälligkeit der Pflanzen, die wohl auf die enormen Anpassungskosten bei Sommertrockenheit zurückgeht. Auch der gesteigerte Verzweigungsgrad der Ramets lässt sich mit dem erhöhten Stress in Verbindung bringen, insbesondere dann, wenn eine verspätete Blütenbildung der Sekundärtriebe angenommen werden kann, die im Juni noch nicht erfasst wurde. Ein ähnliches Phänomen wurde von Van Oosterom *et al.* (2003) an einer Varietät der Perlhirse (*Pearl millet*) beobachtet. Sekundärsprosse entwickelten unter Trockenstress ihre Blüten zu einem anderen Zeitpunkt als Primärsprosse. Die Autoren schließen daraus, dass dadurch das Risiko einer durch Wassermangel scheiternden generativen Fortpflanzung herabgesetzt werden kann. Auch Obeso (2004) vermutet darin eine besondere pflanzliche Überlebensstrategie. Bei *G. officinalis* könnte somit die erhöhte Verzweigung der Ramets eine Fluchtstrategie begünstigen. Der vielfach angenommene allometrische Zusammenhang zwischen Pflanzengröße und generativer Fortpflanzung (z.B. Shipley 1992) trifft hingegen nicht zu, denn unter Konkurrenz hatte sich bei *G. officinalis* die relative generative Fortpflanzung bereits im Frühsommer im Sinne einer „Fluchtstrategie“ gesteigert, und das obwohl die Pflanzen um ein Vielfaches kleiner waren als ohne Konkurrenz unter Sommertrockenheit.

Bei *J. atratus* hatte die generative Fortpflanzung zumindest bezogen auf die Länge der Rhizome als Eigenschaft zur Platzierung von Ramets in neue, günstige Mikrohabitate bereits zum Erntetermin im Frühsommer zugenommen, wenn die Pflanzen im Vorjahr einer Sommertrockenheit ausgesetzt waren. Für diese Art wären damit trotz guter Anpassungen sommertrockene Habitate eindeutig suboptimal, die „Fluchtstrategie“ wird gefördert. Bei *C. dubium* hingegen war die relative generative Fortpflanzung unbeeinflusst geblieben. Diese Art setzt danach in sommertrockenen Habitaten auf eine Persistenzstrategie, was durchaus mit der guten Trockentoleranz der Pflanzen korrespondiert.

Der Einfluss von Sommertrockenstress auf den herbstlichen Stärkegehalt der Überdauerungsorgane scheint hingegen bei den trockenempfindlicheren Arten *G. officinalis* und *J. atratus* nur geringfügig zu sein. Bei der trockenoleranteren Art *C. dubium* nahm der Gehalt überraschend ab. Auch andere Pflanzen vermögen ihren normalen Stärkehaushalt nach osmotischem Stress nur eingeschränkt aufrechterhalten (Vassey & Sharkey 1989, Castrillo 1992).

Unmittelbare, auf eine gestörte Wasserbilanz zurückgehende Störungen sind zunächst Gründe für eine eingeschränkte CO₂-Assimilation. Vor allem führt der reduzierte Turgor zu Spaltenverengung und zu verzögertem Gasaustausch. Durch Verschiebungen im CO₂-Fixierungsmuster wird der Kohlenstoff-Fluss unwirtschaftlicher; ein Abfall von Stärke ist die Folge. Auch eine gehemmte Ableitung von Assimilaten wird als Folge von Trockenstress diskutiert (Vassey & Sharkey 1989, Castrillo 1992). Ob sich diese Folgen wie bei *C. dubium* im herbstlichen, auf die Trockenmasse bezogenen Stärkegehalt der unterirdischen Speicherorgane niederschlagen, hängt natürlich stark vom Zeitpunkt der Bildung des betreffenden Speicher- bzw. Akkumulationsgewebes ab. Dieser Prozess scheint bei *G. officinalis* und *J. atratus* mit dem eigentlichen Auffüllen zusammenzufallen. Darauf wurde schon eher hingewiesen. Hinzu kommt, dass es bei beiden Arten trotz der Gesamtbiomasseverringerung zu keiner relativen Abnahme der Biomasse der Wurzeln als dem Hauptspeicherort für Stärke gekommen war. Die Kohlenhydratzulieferung aus dem Sprossbereich war demzufolge keineswegs gehemmt. Offenbar hatte die Reservestoffeinlagerung bei beiden Arten oberste Priorität. Sie kann nur sekundär als Ursache der

Trockenstressempfindlichkeit gesehen werden, insbesondere dann, wenn daraufhin möglicherweise weniger Ressourcen zur Erhöhung der Austrocknungsresistenz zur Verfügung gestanden haben.

Bei *C. dubium* könnten die vermeintlichen Störungen der Photosynthese mit ihrer Fähigkeit zu wirkungsvoller Osmoregulation und damit zu rascherer Stabilisierung ihres Wasserhaushaltes in Zusammenhang gebracht werden. Bei dieser Art fanden sich in den Wurzeln erhöhte Gehalte löslicher Kohlenhydrate. Eine Anhäufung von Kohlenhydraten, namentlich von Saccharose, ist im Falle osmotischer Belastung wiederholt beobachtet worden (Hsiao 1973, Gao *et al.* 1998, Kolarovič *et al.* 2006) und wird als eine von zahlreichen osmoregulatorischen Maßnahmen bei Abfall des Wasserpotentials im Medium angesehen. Als Folge einer relativ zur ADP-Glukosephosphorylase, einem Schlüsselenzym der Stärkesynthese, höheren α -Amylase-Produktion wird Speicherstärke zu osmotisch wirksamen Oligo- und Monosacchariden abgebaut (Jacobsen *et al.* 1986, Zeid & Shedeed 2006).

Bei *G. officinalis* hatte der Gehalt freier Zucker in allen unterirdischen Organen abgenommen. Dies ist sicherlich eine Folge der gehemmten Photosynthese bei gleichzeitiger Aufrechterhaltung einer angemessenen unterirdischen Kohlenhydratspeicherung. Bei *J. atratus* war der Zuckergehalt unverändert geblieben. Interessant ist, dass es gerade bei *C. dubium* zu einem relativen Anstieg von Glukose kam. Natürlich nehmen bei besonders osmotoleranten Arten auch die Monosaccharide zu, allerdings in geringerem Ausmaß als Saccharose (z.B. El-Shourbagy & Kishk 1975). Aber auch andere osmotolerante Arten zeigen solche erwarteten Veränderungen nicht (Hartzendorf & Rolletschek 2001).

Insgesamt scheinen die Veränderungen im Pool der löslichen Kohlenhydrate bei den drei Stromtalarten wie auch im gesamten Pflanzenreich keinesfalls regelmäßig zu sein. Es darf nicht übersehen werden, dass die vermehrte Speicherung von löslichen Kohlenhydraten einen viel bescheideneren Beitrag zum osmotischen Potential leistet als Elektrolytspeicherung. Vor allem aber muss die relativ lange Zeitspanne beachtet werden, die zwischen dem Ende der Stressperiode und der Analyse der unterirdischen Organe lag. Zucker werden relativ kurzfristig wieder metabolisiert. Schließlich betrifft ein weiterer Aspekt der Kohlenhydratakkumulation die dadurch geförderte Nachlieferung von Kohlenstoffgerüsten, an der bei Vorliegen diverser Stressbedingungen die Prolinsynthese ansetzt (Stewart 1972, Delauney & Verma 1993, Gzik 1996, 1998).

Da mit der in dieser Arbeit benutzten Analytik Prolin als Indikatoraminosäure für Trockenstress nicht erfasst wurde, kann auf diese Aminosäure im folgenden nicht weiter eingegangen werden. Bekannt ist aber, dass auch ein Anstieg der Gesamtkonzentration an freien Aminosäuren zu den osmoregulatorischen Anpassungen von Pflanzen an Trockenstress gehört (Zeid & El-Semary 2001). Neben der Synthese spezifischer Aminosäuren wurde eine Förderung des hydrolytischen Proteinabbaus mehrfach bestätigt (Zeid & Shedeed 2006). Die Neigung im Herbst Aminosäuren anzuhäufen, war bei allen drei Arten im Simulationsversuch in den Knospen am größten. Dies geht mit den Befunden konform, dass die Rametdichten nur wenig beeinträchtigt wurden. Allerdings waren sowohl bei *C. dubium* als auch bei *G. officinalis* die Gesamtaminosäuregehalte der unterirdischen Organe nach einer Sommertrockenheit nur angestiegen, wenn die Pflanzen in ihrer zweijährigen Wachstumsphase von einer frühjährlichen Überflutung verschont geblieben waren. Mit Überflutungsvorstress kam es stattdessen zu einer Abnahme. Die gewonnenen Ergebnisse sind somit wie bei den Zuckern widersprüchlich. Sie belegen eher die mit den löslichen Zuckern vergleichbare Rolle der Aminosäuren bei der Bewältigung vorübergehender Stresssituationen. Immerhin wird die scheinbar hohe Überflutungssensibilität der Wurzeln von *C. dubium* und *G. officinalis* weiter unten noch einmal thematisiert.

Bezüglich der Verteilung der freien Aminosäuren sind die Ergebnisse etwas klarer. Es konnte gezeigt werden, dass es vor allem in den überflutungsvorgestressten Überdauerungsorganen dieser beiden

Arten *C. dubium* und *G. officinalis* nach einer Sommertrockenheit zu einem Anstieg von ASP und GLU bzw. zu einer Abnahme von GLN kam. Die wichtigsten Enzyme der N-Assimilation Nitratreduktase und Glutaminsynthetase werden durch Wassermangel in ihrer Wirksamkeit vermindert (Becker & Fock 1986, Kumar & Srivastava 1992), entweder durch Substratmangel oder durch die direkte Wirkung eines abgesenkten Turgors auf die Aktivität bzw. Neusynthese der Enzyme. So führte milder Wasserstress in den Blättern von Gerste zu einer Abnahme im GLN/GLU-Verhältnis (Wingler *et al.* 1999). Durch CO₂-Verknappung infolge verengter Stomata erhöht Wassermangel jedoch auch die Lichtatmung relativ zur CO₂-Fixierung. Da GLU im zyklischen Prozess der Photorespiration verbraucht wird während GLN entsteht, würde dies wiederum das GLN/GLU-Verhältnis ansteigen lassen. Novitskaya *et al.* (2002) haben allerdings gezeigt, dass sowohl der GLN-Gehalt als auch das GLN/GLU-Verhältnis nicht mit der berechneten Photorespirationsrate korrelierten, sondern vielmehr mit der Photosynthese und der N-Assimilation in engem Zusammenhang stehen. Tatsächlich lässt die Photorespiration das GLY/SER-Verhältnis ansteigen und den ASP- und ALA-Gehalt absinken (Novitskaya *et al.* 2002), und zwar nicht nur im Blatt selbst, sondern nach Lohaus & Fischer (2002) auch im exportierenden Phloem. Bei den Stromtalpflanzen traten diese typischen Veränderungen organabhängig nur bei den weniger toleranten *J. atratus* und *G. officinalis* auf. Besonderes Interesse verdient dabei, dass der ASP-Gehalt bei *J. atratus* unverändert geblieben war, während er bei *G. officinalis* und bei der trockentoleranteren *C. dubium* sogar angestiegen war. Die Ursachen dafür sind unklar.

4.3.2 Überflutung

Sowohl *J. atratus* als auch *G. officinalis* waren hinsichtlich ihrer Überlebenswahrscheinlichkeit und ihres Dichtewachstums äußerst überflutungstolerant. Beide gehören laut Burkart (1998) zu den überstauungstolerantesten Arten im Wirtschaftsgrünland der Unteren Havelaue. Ein konkurrenzbedingtes Ausweichen auf extremere, suboptimale Standorte im unteren Bereich des Überflutungsgradienten erscheint damit für beide Arten möglich.

Die Beobachtung, dass *J. atratus* als einzige der drei Arten unter diesen Bedingungen zusätzlich eine gesteigerte Biomasseakkumulation zeigte, lässt sogar den Schluss zu, dass *J. atratus* nicht auf diese Standorte verwiesen wird, sondern dort sein physiologisches Optimum findet. Ähnliche Effekte wurden auch bei anderen überflutungstoleranten Arten beobachtet (Justin & Armstrong 1987, Gebauer *et al.* 1995). Möglicherweise hatten die anaeroben Bedingungen zu einer erhöhten Nährstoffmobilität geführt (Baldwin & Mitchell 2000, Keddy 2000), von der Pflanzen mit einem intakten, gut geschützten Wurzelsystem profitieren können.

C. dubium hingegen überlebte die Winter/Frühjahrsüberflutung nur mangelhaft, vor allem in der Einzel- und Monokultur. Darüber hinaus zeigten die überlebenden Individuen nachfolgend eine starke Reduktion ihrer Rametdichte und Biomasse. Nur die Blattanzahl/Ramet war konstant geblieben. Dieser Befund zeigt, dass zumindest die meristematischen Zellen gut gegen anoxische und postanoxische Schäden geschützt sind (mögliche Mechanismen siehe Reichheld *et al.* 1999). Interessanterweise hatten auch die überfluteten konkurrenzfrei wachsenden Pflanzen von *G. officinalis* trotz gleichbleibender Rametdichte weniger Gesamtbiomasse akkumuliert. Dieser Effekt kann bei beiden Arten ein deutliches Zeichen für eine Schädigung der nährstoffaufnehmenden Organe sein. Die Wurzeln gelten als besonders sensibel gegenüber Sauerstoffmangel (Ruhland & Ramshorn 1938, Roberts *et al.* 1992, Ricard *et al.* 1994). Tatsächlich hatte ihre absolute Biomasse abgenommen, bei *G. officinalis* auch ihre relative.

Ferner ist zu bedenken, dass im Frühjahr die für das heterotrophe Wachstum unterirdisch eingelager-

ten Nährstoffreserven durch einen beschleunigten anaeroben Verbrauch stark limitiert sein können und somit das Wachstum verlangsamen. Bei zahlreichen anoxie-intoleranten Pflanzen kommt es nach dem Umschalten des Zellstoffwechsels auf Gärung zu einem messbaren Pasteur-Effekt (Summers *et al.* 2000, Gibbs & Greenway 2003). Die Fähigkeit kohlenhydratkonsumierende Prozesse zu drosseln ist dagegen ein Merkmal überflutungstoleranter Arten (Schlüter & Crawford 2001, Fukao & Bailey-Serres 2004). Dennoch nimmt man an, dass umfangreiche Mengen leicht mobilisierbarer Energiereserven die Voraussetzung sind, um längere Sauerstoffmangelperioden zu überstehen und später deren Folgen abzapfen (Crawford & Brändle 1996, Vartapetian 2006). Freie Kohlenhydrate sind bei der Aufrechterhaltung fermentativer Prozesse effektiver als Lipide (Kolb *et al.* 2002). Bei Pflanzen steht dabei oft die Mobilisierung von Stärke im Mittelpunkt des Geschehens (Steinmann & Brändle 1984, Loreti *et al.* 2003, Vartapetian 2006).

Die Wurzeln und nicht das Rhizom waren sowohl im Versuch als auch am natürlichen Standort das wichtigste Stärkespeicherorgan der drei untersuchten Stromtalarten. Dieser Befund scheint Untersuchungen anderer Feuchtgebietsarten zu widersprechen, bei denen eine gesteigerte Überflutungstoleranz mit einer enormen Kohlenhydratspeicherung im Rhizom in Verbindung gebracht wird (Steinmann & Brändle 1984, Haldemann & Brändle 1986, Weber & Brändle 1996, Cisková *et al.* 2001, Steinbachová-Vojtíšková *et al.* 2006). Allerdings werden zu den Wurzeln dieser Arten keine Befunde mitgeteilt.

Die Stärkemengen, die im Herbst in die Wurzeln eingelagert wurden, waren bei der überflutungstoleranten Art *J. atratus* und interessanterweise auch bei der sensiblen Art *C. dubium* wesentlich höher als bei der offenbar verbrauchseffizienteren überflutungstoleranten Art *G. officinalis*. Dafür zeigte *C. dubium* im Frühjahr eine ausgeprägte Mobilisierung, die durch eine Überflutung nur leicht gehemmt wurde. Der Enzymapparat, der für die Mobilisierung der Reserven verantwortlich ist, war offenbar kaum beschädigt oder in seiner Synthese gehemmt (Vartapetian 2006).

Auch im Rhizom von *G. officinalis* spielte die Umwelt keine Rolle bei der Stärkemobilisierung. Dafür wurden aber - wie aus der geringen Einlagerung erwartet - im Vergleich mit den anderen beiden Arten stets nur geringe Mengen Stärke mobilisiert. In den Wurzeln erfolgte die Mobilisierung dagegen eindeutig als Reaktion auf die Überflutung. Das galt im übrigen ebenso für *J. atratus*. Bei diesen beiden Arten wurde demnach ein Teil der leicht mobilisierbaren Speicherstärke tatsächlich funktionsgebunden in die Wurzeln eingelagert. Bei *J. atratus* ist zusätzlich auch die verstärkte Allokation von Biomasse in die Rhizome ein Indiz für eine gezielte Anpassung an einen überflutungsgefährdeten Standort. Bei gleichbleibender Stärkekonzentration ergibt sich auch daraus ein Plus an Stärke.

Nun kann man weiter annehmen, dass die im Herbst gespeicherte Stärkemenge von der Photosyntheseleistung während der Vegetationsperiode abhängt. Die Ergebnisse zu *G. officinalis* und *J. atratus* lassen sich mit dieser Hypothese jedoch nicht vereinbaren. Pflanzen beider Arten wuchsen zwar, wie bereits erläutert, durch eine Sommertrockenheit limitiert, dennoch wurde ihre unterirdische Stärkespeicherung im Gegensatz zu der von *C. dubium* nicht durch einen offensichtlichen Wassermangel negativ beeinflusst. Die nötigen Speicher-Gewebe wurden bei *G. officinalis* und *J. atratus* vermutlich in zeitlicher Nähe zu ihrem Gefülltwerden gebildet, während sie bei *C. dubium* wesentlich früher angelegt worden sind.

Millard (1988) machte den Vorschlag das Phänomen der pflanzlichen Stoffspeicherung in die beiden Teilaspekte „Speicherung“ und „Akkumulation“ zu unterteilen. Der erste Begriff ist dabei für Stoffe reserviert, die aus einem Gewebe heraus mobilisiert werden, um das Wachstum eines anderen Gewebes zu stimulieren, während der letztere sich auf Stoffe bezieht, die sich anhäufen, wenn das Angebot

die Nachfrage übersteigt (Monson *et al.* 2006). Chapin *et al.* (1990) stellten in diesem Zusammenhang weiter fest, dass sich die Speicherung von Reservestoffen auf Kosten des Wachstums vollzieht, während sich die reine Akkumulation aus einem Überschuss rekrutiert. *G. officinalis* und *J. atratus* zeigten demnach eine echte Stärkespeicherung, während *C. dubium* die Stärke „nur“ akkumulierte.

An die Nutzung dieser Reserven knüpfen sich für die Stromtalpflanzen einige wichtige Konsequenzen an, vor allem wenn man bedenkt, dass der Beginn der Wachstumsperiode häufig mit der letzten Phase der Winter/Frühjahrsüberflutung zusammenfällt. Auf die Fähigkeit überflutungstoleranter Arten kohlenhydratkonsumierende Prozesse zu drosseln (Schlüter & Crawford 2001, Fukao & Bailey-Serres 2004), ist bereits hingewiesen worden. Hinzu kommt nach dem Ende der Stressperiode ein effektiver Energiestoffwechsel, der postanoxischen Schäden entgegenwirkt (Crawford & Brändle 1996). Schließlich wird eine verbesserte Wettbewerbsfähigkeit der Pflanzen unter den Bedingungen der Flussaue auch dadurch begünstigt, falls das Wachstum noch während der Überschwemmung angekurbelt wird. Der Energiestoffwechsel basiert dann auf Gärung. Ausgangssubstrate der unter Sauerstoffmangel einsetzenden Gärung sind freie Zucker. Der Gesamtgehalt der freien Zucker reflektiert damit das Gleichgewicht zwischen Stärkemobilisierung, Transportkapazitäten und gärungsbedingtem Zuckerverbrauch.

In den unterirdischen Organen aller drei Arten, außer bei den durch Sommertrockenheit vorgestressten *C. dubium* Pflanzen, kam es durch die Überflutung im Frühjahr zu einem Anstieg im absoluten Zuckergehalt. Abgesehen von der genannten Ausnahme konnte die Verbrauchsrate der Gärung offenbar nicht mit der Freisetzung der Zucker aus der Stärke mithalten. Somit kann zunächst bei keiner der drei Arten auf eine generell unter Anoxiestress verringerte α -Amylase Aktivität geschlossen werden (Arapagus *et al.* 2000), auch nicht bei *C. dubium*, obwohl die leicht gehemmte Stärkemobilisierung dies eigentlich vermuten lassen würde (siehe oben).

Unwahrscheinlich ist danach aber auch die für viele anoxietolerante Arten nachgewiesene deutlich erhöhte Aktivität des Gärungsenzyms ADH (Kolb *et al.* 2002, Fukao & Bailey-Serres 2004). ADH katalysiert die Übertragung von NADH_2 auf Acetaldehyd (decarboxiliertes Pyruvat). Es entstehen Ethanol und regeneriertes NAD. Freie Zucker werden verbraucht. Nur die Beobachtung, dass die relativen Hexosegehalte (Fruktose+Glukose) in den Wurzeln von *C. dubium* und *J. atratus* nach Überflutungstress signifikant erniedrigt waren, spricht für einen gesteigerten Hexoseverbrauch und damit für eine zumindest moderate Aktivitätserhöhung der Gärungsenzyme beider Arten.

Es bleibt das Problem der fehlenden Anoxietoleranz von *C. dubium*. Eine mögliche Erklärung ist eine ungünstige Zusammensetzung ihrer Gärungsendprodukte (Kolb *et al.* 2002). Denn falls das auf dem Glykolyseweg entstehende Pyruvat selbst als Wasserstoffakzeptor zur Regeneration von NAD dient, entstünde nicht Ethanol sondern Laktat. Bei weniger toleranten Arten kann Laktat zu einer cytoplasmatischen Ansäuerung führen (Vartapetian 2006). Dies zieht Dysfunktionen im Stoffwechsel nach sich, die unter Umständen bis zum Zelltod reichen (Kennedy *et al.* 1992). Das im Rahmen der ADH-katalysierten Gärung entstehende Ethanol entweicht hingegen sehr leicht aus dem Gewebe (Kennedy *et al.* 1992). Gefährliche Level werden kaum erreicht. Ethanol kann jedoch nach der Überflutung unter beginnender Sauerstoffzufuhr zum hochtoxischen Acetaldehyd konvertieren (Pfister-Sieber & Brändle 1994). Antioxidanzien wie Ascorbinsäure schützen die Gewebe vieler Arten vor post-anoxischer Schädigung (Crawford & Brändle 1996). Da aber der Kohlenhydratstoffwechsel eng mit der Ascorbatproduktion verbunden ist (Smirnoff & Wheeler 2000), sind relativ kohlenhydratverarmte Wurzeln, wozu womöglich die von *C. dubium* gehören, weniger gut dazu in der Lage.

Auch dass die im aeroben Stoffwechsel produzierten Enzyme Katalase, Peroxidase und Superoxid-

dismutase nicht mehr oder noch nicht wieder in hinreichender Menge verfügbar sind, könnte eine mögliche Ursache der fehlenden Anoxietoleranz von *C. dubium* sein. Die daraus resultierende Unfähigkeit postanoxischen Schäden auf zellulärer Ebene entgegenzuwirken, kann zunächst nur zum beobachteten Absterben der Wurzeln führen. Erst nachfolgend stirbt dann die ganze Pflanze ab.

Eine dritte mögliche Erklärung ergibt sich aus der Entstehung phytotoxischer Ionen im reduzierten Milieu des überfluteten Bodens (Pezeshki 2001).

Worin letztlich die Ursache der Intoleranz von *C. dubium* zu suchen ist, das beobachtete Vermögen der Pflanzen, unabhängig von einer Überflutung mit dem Austreiben der Blätter zu beginnen, spricht sowohl für das Auftreten postanoxischer Schäden als auch für eine Schädigung der Wurzeln während der Überflutung. Bei letzterem würde schließlich das Umschalten in die autotrophe Wachstumsphase fehlschlagen.

Sehr eingehend wurde auch der Stickstoffmetabolismus der Stromtalpflanzen unter dem Einfluss erhöhter Hypoxie untersucht. Im Simulationsversuch waren in den Wurzeln und Knospen aller drei Arten vor allem die Gehalte von ALA, GABA und GLU auf Kosten von GLN, ASP, ASN angestiegen.

In der Literatur gelten ALA und GABA schon lange als Indikatoren eines anaeroben oder hypoxischen Stoffwechsels (Dubinina 1961, Kohl & Henning 1987, Haldemann & Brändle 1988, Good & Muench 1993, Reggiani *et al.* 1997, Vartapetian 2006). Eine verhinderte Atmungskettenphosphorylierung führt über den Pasteureffekt zu einem erhöhten Pool glykolytischer Zwischenprodukte (Pyruvat und Phosphoenolpyruvat) und einem Anstau von Reduktionsäquivalenten (NADH₂). ASP liefert nach Desaminierung Oxalacetat (OAA). OAA wird zum Succinat reduziert und das bei der Glycolyse entstandene NADH₂ regeneriert. Die Aminogruppe vom ASP wird durch Transaminierung von Pyruvat (oder 3-Phosphoglycerat) zu ALA (oder SER) konserviert. Durch den Abzug der C₃-Körper wird auf elegantem Wege die Glykolyse angetrieben (Good & Muench 1993).

Über einen geschwächten Energiestoffwechsel kann Sauerstoffmangel des weiteren dramatische Auswirkungen auf den cytosolischen pH-Wert haben. Bereits Roberts (1988) vermutete Regulationsstörungen der Tonoplasten ATP-ase in Verbindung mit einer H⁺-Permeabilitätserhöhung was einen Ausstrom von Protonen aus der Vakuole ins Cytoplasma zur Folge hat. GABA, welches durch Dekarboxylierung von GLU entsteht, wirkt nach Crawford *et al.* (1994) dieser Ansäuerung effektiv entgegen.

Ferner kann ein angespannter Energiestoffwechsel zu einer verminderten ATP-abhängigen Synthese von GLN und ASN führen. Die Gehalte der dazugehörigen Aminosäuren GLU und ASP steigen an. Im Zusammenspiel mit der GABA- und ALA-Synthese, die wiederum GLU- und ASP verbrauchen, müsste sich ein Gleichgewicht einstellen. Die Beobachtung aber, dass nur GLU angestiegen war, legt den Schluss nahe, dass die GLU-Synthese stimuliert wurde. Reggiani *et al.* (2000) berichten für Reiswurzeln über eine Anoxie-bedingte Förderung der Synthese wichtiger Enzyme des GS/GOGAT-Zyklus (Glutamin-Synthetase und Glutamat-Synthase), dem Herzstück des Aminosäurestoffwechsels.

In Übereinstimmung mit den bisherigen Ergebnissen zeigte *C. dubium* im Simulationsversuch in der Phase des Neuaustriebes im April den stärksten anaeroben Stoffwechsel, und zwar vor *G. officinalis* und *J. atratus*. Während in den Wurzeln von *C. dubium* der ALA+GABA-Gehalt bei über 40 % lag, war er in den unterirdischen Organen von *G. officinalis* und *J. atratus* unter 30 % geblieben. Das heißt, diese beiden Arten konnten im Frühjahr zum Ende der Überflutungsperiode tatsächlich eine vergleichsweise gute Sauerstoffversorgung ihrer unterirdischen Organe realisieren.

Neben dem angepassten Kohlenhydrathaushalt muss auch dem starken oberirdischen Wachstumsschub beider Arten eine wichtige Funktion bei der Bewältigung des Überflutungsstress zugeschrieben werden. Die Pflanzen durchdringen mittels eines raschen Austriebes ihrer hochgewachsenen

Schösser schon nach kurzer Zeit den Wasserkörper und stellen damit den Kontakt zur sauerstoffreichen Luft her. Dieses oftmals nur ethylengetriebene Phänomen (Voesenek *et al.* 2004) ist vor allem unter Wasserpflanzen weit verbreitet (Sauter 2000, Peeters *et al.* 2002, Fukao & Bailey-Serres 2004). *C. dubium* bleibt hier aufgrund seiner ontogenetisch festgelegten Wuchsform chancenlos.

Bei *G. officinalis* gewährleisten ausgedehnte Aerenchyme das Kontinuum aus Wurzel, Rhizom, Spross und Luft. *J. atratus* besitzt zumindest hohle Stängel mit gekammerten Blättern. Alle drei anatomischen Besonderheiten sind innerhalb einer konstitutiven Vermeidungsstrategie Kennzeichen an Staunässe angepasster Pflanzen (Justin & Armstrong 1987, Vartapetian 2006). Oftmals sind die Wurzeln dieser Pflanzen mit Plaques aus oxidiertem Eisen und Mangan bedeckt (St-Cyr & Crowder 1989, Emerson *et al.* 1999). Die Salze fallen im Kontakt mit dem entsprechend des vorherrschenden Konzentrationsgefälles aus den Pflanzen unterirdisch ausgeschiedenen Sauerstoffs aus (Mendelssohn *et al.* 1995). Dies zeigte sich auch bei *G. officinalis* und *J. atratus*. Die ebenso weit verbreitete Fähigkeit zur konvektiven Druckventilation der unterirdischen Organe (Brix *et al.* 1992, Bendix *et al.* 1994, Sorrell & Boon 1994, Grosse 1996) besitzen beide Arten jedoch nicht.

Überflutung hatte bei *J. atratus* einen positiven Effekt auf die vegetative Fortpflanzung, sie hatte bei *G. officinalis* keinen Einfluss, während bei *C. dubium* die Knospenbildung eingeschränkt wurde. Das unterstreicht die gute Anpassungsfähigkeit der ersten beiden Arten an überflutungsgeprägte Standorte. *J. atratus* hatte in diesem Zusammenhang auch die Länge seiner Rhizome vergrößert. Wie bereits unter dem Speicheraspekt diskutiert hatten die Pflanzen sogar aktiv ins Rhizomwachstum investiert. Man könnte also neben der Biomasseakkumulation auch hieraus schlussfolgern, dass für *J. atratus* überflutete Habitats optimal sind. Andererseits wurde bei *J. atratus* auch die generative Fortpflanzung gefördert, während sie bei *G. officinalis* genauso wie bei *C. dubium* gehemmt wurde.

Wie bereits erläutert sehen viele Autoren in der generativen Fortpflanzung auch eine Möglichkeit, ungünstige Habitats zu verlassen (Sakai 1995, Gardner & Mangel 1999, Prati & Schmid 2000, Chaloupecká & Lepš 2004). Eine verringerte Samenproduktion würde im Umkehrschluss auf günstige Umweltbedingungen hinweisen.

Entscheidend ist der relative Beitrag der generativen Fortpflanzung im Verhältnis zur vegetativen Fortpflanzung. Dieses Verhältnis veränderte sich weder bei *C. dubium* noch bei *J. atratus*, was freilich für *C. dubium* im eklatanten Widerspruch zu den bisher dargelegten Ergebnissen und Überlegungen steht. Bei *G. officinalis* nahm es ab. Diese Art bevorzugt demnach Standorte, die von einer langanhaltenden Winter/Frühjahrsüberflutung geprägt sind.

Der gesteigerten Verzweigungsgrad ihrer Sprosse ist ein weiteres Indiz dafür. Eine unter Optimalbedingungen erhöhte Verzweigung wurde mehrfach bestätigt, sowohl an Feuchtgebietspflanzen als auch bei Pflanzen anderer Ökosysteme (Rautio *et al.* 2005, Wu *et al.* 2006). Abgesehen von einer verbesserten Lichtkonkurrenz (Wu *et al.* 2006) kann diese architektonische Eigenschaft die Kapazität von klonalen Pflanzen bestimmen, ihre Ramets über die Bildung von Ausläufern in neue, benachbarte Mikrohabitats zu platzieren, und zwar zusätzlich zum Rhizomwachstum (Wildová *et al.* 2007). Eine starke Verzweigung kann andererseits aber auch Teil der bereits diskutierten Überlebensstrategie mancher Pflanzen sein, die generative Fortpflanzung unter erhöhten Stressbedingungen auf unterschiedliche Zeiträume auszudehnen (Obeso 2004). Insgesamt sind damit die Ergebnisse zur relativen generativen Fortpflanzung recht schwer zu interpretieren. Sie lassen keine klaren Aussagen in Bezug auf eine Überflutungstoleranz der drei Arten zu.

4.4 Populationsbiologie der Pflanzen im Freiland

4.4.1 *C. dubium*

Der Einfluss des Standortes - Bei *C. dubium* waren sowohl die Populationsdichte als auch die Anzahl der pro Jahr kumulativ gebildeten Ramets am tiefer gelegenen Standort C II größer als am höher gelegenen C I. Dieselben Unterschiede ergaben sich auf Rametebene: die maximale Blattlängen, die Blatt-Turnover-Raten und die oberirdische Biomasse pro Ramet waren stets am Standort C II größer als am Standort C I. Und schließlich ging auch die Erholung von der Sommerflut 2002 zügiger vonstatten, worauf die am Standort C II ermittelten hohen Fluktuationen der jährlichen Ausgangsdichte hinweisen. Ein Vergleich der Rametdichten vom Jahre 2003 mit 2004 verdeutlicht dies (Abb.33).

Die Wasserverfügbarkeit der Standorte mag der wichtigste Kontrollfaktor für das Wachstum von *C. dubium* sein. Eine trockenheitsbedingte Schwächung des Populationswachstums und des einzelnen Individuums wurden mehrfach bestätigt, sowohl an Gräsern als auch bei Dikotylen (z.B. Baruch 1994, Lennartsson & Oostermeijer 2001, Eckstein 2005). Doch passt dies nicht mit den Ergebnissen des bereits diskutierten Simulationsversuches zusammen. *C. dubium* zeigte dort 9 Monate nach der Sommertrockenheit kein gehemmtes Wachstum. Vielmehr deuten die Befunde auf eine hohe Trockentoleranz dieser Art. Die Pflanzen reagierten auf Sommertrockenheit überaus flexibel. Sie zeigten ein besonders gutes Regenerationsvermögen. Das heißt die beobachteten Wachstumsunterschiede am natürlichen Standort haben höchstwahrscheinlich andere Ursachen als sommerlichen Wassermangel.

Ein wichtiger Aspekt ist wohl in diesem Zusammenhang die Nährstoffversorgung der Standorte. In temperaten Feuchtgebieten kommt es mit eintretender Wassersättigung - bedingt durch die Überflutung - vor allem im Frühjahr zu reduzierenden Bedingungen im Boden. Mit der damit verknüpften Reduktion verschiedener Verbindungen werden die in ihnen festgelegten Elemente in eine mobilere und z.T. pflanzenverfügbare Form überführt. Hierdurch wird vor allem die Nährstoffversorgung tiefer gelegener Standorte erhöht (Baldwin & Mitchel 2000, Keddy 2000). Auch das Flusswasser selbst führt dort zu einem verstärkten Nährstoffeintrag. Tatsächlich waren am tiefer gelegenen Standort C II die PO_4^{4-} - und Mg-Verfügbarkeit größer als am höher gelegenen Standort C I. Das heißt, die Nährstoffversorgung der Standorte könnte das Wachstumsverhalten von *C. dubium* in wesentlich stärkerem Maße bestimmen als bisher angenommen. Zahlreiche Untersuchungen in Feuchtgebieten liefern Anhaltspunkte dafür, dass die Bodennährstoffversorgung mit der pflanzlichen Biomasse positiv korreliert ist (Keddy 2000). Auch zeigen z.B. nach Reich *et al.* (1992) Pflanzen nährstoffreicherer Standorte schnellere Blatt-Turnover-Raten. Diese Befunde stützen somit die Annahme, dass die Nährstoffversorgung der *C. dubium* Pflanzen am Standort C II ausgeglichener war als am Standort C I. Es muss zu diesen Ausführungen allerdings in Erinnerung gebracht werden, dass die N-Limitation während der Vegetationsperiode, die sich aus dem Verhältnis von löslichen Zuckern zu löslichen Aminosäuren ergeben hatte, überraschenderweise am Standort C I geringer war als am Standort C II. Nur am Beginn der Vegetationsperiode war es umgekehrt. Die entscheidende Wachstumsphase scheint also gerade in diesem Zeitraum zu liegen. Die Vermutung, dass die Eigenschaften von *C. dubium* hauptsächlich von der sommerlichen Wasserversorgung kontrolliert werden, wird letztlich auch durch die Tatsache infrage gestellt, dass die kumulative Blattanzahl pro Ramet unbeeinflusst vom Standort geblieben war. Im Simulationsversuch war sie durch Sommertrockenheit erhöht worden. Lediglich die Ergebnisse zum Speicherhaushalt der Wurzeln sprechen für eine Beeinträchtigung durch Sommertrockenheit.

Eine eindeutige Aussage ist aus physiologischer Sicht der Überdauerungsorgane jedoch kaum möglich. Obwohl die an beiden Standorten im Herbst gemessenen Parameter des Kohlenhydrathaushaltes

(Stärke und freie Zucker) und auch die stofflichen Veränderungen im Stickstoffhaushalt (freie Aminosäuren) entsprechend des Simulationsversuches Anhaltspunkte für einen negativen Einfluss der Wasserversorgung am Standort C I geben, werden natürlich vor allem im Freiland mehrere Impulse zusammenwirken. Das heißt die physiologischen Unterschiede mögen zwar einer unterschiedlichen, sommerlichen Wasserversorgung zuzuordnen sein, die zusätzliche Einschränkung des Wachstums wird dennoch von anderen Mangelsituationen herbeigeführt. Wenn beispielsweise Phosphat den limitierenden Faktor im Frühjahr darstellt, so kann die unter diesen Bedingungen maximal mögliche Entwicklung eben unter sehr verschiedenen osmotisch bedingten Verhältnissen erreicht werden. Darüber hinaus könnte solch ein Mangel auch zu ähnlichen physiologischen Indizien führen. Andererseits zeigte sich, dass die anhand der physiologischen „Trockenstressmarker“ entsprechend dem Grad der Sommertrockenheit vorausgesagte Rangfolge der Jahre mit 2001>2000>2002u.2004 relativ gut mit den gemessenen Niederschlagswerten im Juli und August der Jahre übereinstimmt (siehe Abb.4).

Dass *C. dubium* die tiefer gelegenen Standorte im Gebiet der Unteren Havel meidet (Burkart 1998), unterstützt dagegen den experimentell erarbeiteten Nachweis ihrer Intoleranz gegenüber anoxischen Verhältnissen, sowohl auf physiologischer als auch auf phänotypischer und entwicklungsbiologischer Ebene. Auf dem intermediär gelegenen Standort C II waren die Überflutungsstressmerkmale des Simulationsversuches, wie erhöhte ALA und GABA-Gehalte und erniedrigte Glu und Fru-Gehalte im Vergleich zum höher gelegenen, nichtüberfluteten Standort C I deutlich zu erkennen. Diese physiologischen Indizien waren im Frühjahr 2002 nochmals stärker als im Frühjahr 2001. Da die Überflutung in jenem Jahr bereits 30 Tage eher begonnen hatte, bleibt kein Zweifel an der enormen Stresswirkung einer Winter-/Frühjahrsflut auf die Stromtalart *C. dubium*. Allerdings war die Speicherstärke der Wurzeln erneut auf ein vom Standort unabhängiges Schwellniveau abgesunken. Die Mobilisierung war somit am Standort C II ausgeprägter als am Standort C I. Ob sie am Standort C II überflutungsbedingt oder wie am Standort C I ausschließlich wachstumsbedingt mobilisiert worden ist, ist nicht bekannt. Die Tatsache, dass es oberirdisch noch zu keinem Wachstum gekommen war, dürfte für erstere Hypothese sprechen, scheint aber andererseits dem Befund des Simulationsversuchs zu widersprechen. Fest steht, dass die Stressresistenz, die laut Simulationsversuch nicht zwangsläufig mit der Höhe der eingelagerten Reserven verknüpft ist, ausgereicht hat, um nach dem Ende der 80-tägigen Stressperiode ungehindert und entsprechend der Nährstoffverfügbarkeit des Standortes zu wachsen. Im Simulationsversuch hatten die zusätzlichen 40 Tage Überflutung im Winter dies noch verhindert.

Die bereits diskutierte Beobachtung, dass *C. dubium* in der Aue auf Standorten im oberen Bereich des Höhengradienten mehr Schwierigkeiten hat als im mittleren Bereich, wird durch die vergleichsweise geringe Größe der Blütenstängel und ihrer jeweiligen Doldenzahl am Standort C I weiter manifestiert. Andererseits waren hier sowohl die Anzahl der Samen pro Dolde als auch die reproduktive Effizienz, d.h. der Anteil fertiler Samen erhöht. Solche *trade-off's* kompensieren vermutlich ungünstige Standorteigenschaften. Die Parameter waren im Simulationsversuch nicht erfasst worden.

In der Regel wird die generative Fortpflanzung bei Pflanzen als ein Mechanismus zur Ausbreitung der Art angesehen. Sehr überzeugend ist aber das mehrfach erwähnte Konzept, diese Form der Fortpflanzung mit einer Flucht vor ungünstigen Bedingungen zu verknüpfen (Sakai 1995, Gardner & Mangel 1999, Prati & Schmid 2000, Chaloupecká & Lepš 2004); es wurde bereits mehrfach darauf hingewiesen. Direkte Nährstofflimitierungen oder interspezifische Konkurrenz, die die Nährstoffverfügbarkeit indirekt verringert, führen zu einer Allokation der pflanzlichen Ressourcen zugunsten der generativen Fortpflanzung (Gardner & Mangel 1999, van Kleunen *et al.* 2001). Vaughton & Ramsey (1998) haben gezeigt, dass eine eingeschränkte Ressourcenverfügbarkeit die Samenanzahl positiv

beeinflusst. Auch Unterschiede im reproduktiven Angebot (=Samenanzahl) einzelner Körbchen, wie sie bei Pflanzen am Standort C I gefunden wurden, werden mit der Verfügbarkeit von Ressourcen in Zusammenhang gebracht (Vaughton & Ramsey 1997). Andererseits ist es denkbar, dass ein eingeschränktes Ressourcenbudget das im Sprossmeristem festgelegte Verzweigungsmuster der Blütenstände als Maß für die spätere Doldenanzahl negativ beeinflusst. Piippo *et al.* (2005) demonstrierten an *Erysium strictum*, dass die Verzweigung der Blütenstängel von der Nährstoffversorgung während der vegetativen Wachstumsperiode, also dem Rosettenstadium, abhängig war.

Ein hervorragendes Kriterium bei *C. dubium*, die Wahrscheinlichkeit einer Blütenbildung im nächsten Jahr vorherzusagen, war die Biomasse der sterilen Rosetten. Die Befunde bestätigen das für diese Art bereits im Rahmen der Konkurrenz diskutierte Phänomen, dass ausdauernde, monokarpe Kräuter erst dann in die sexuelle reproduktive Phase eintreten, wenn sie eine kritische Mindestgröße erreicht haben (de Jong *et al.* 1986, Schmid *et al.* 1995, Chaloupecká & Lepš 2004). Der von Groth *et al.* (1996) bei *Trapa natans* gefundene lineare Zusammenhang zwischen der vegetativen und generativen Biomasse wurde allerdings nicht bestätigt.

Die Wirkung von Herbivoren – Der unerwartete Befund, dass im Jahr 2002 nur wenige Ramets am Standort C II in die generative Lebensphase eingetreten waren, lässt sich auf die außerordentlich hohe fraßbedingte Sterblichkeit der Ramets im vorrausgegangen Herbst zurückführen. Vor allem die Ramets der höheren Größenklassen waren im Herbst 2001 gefressen worden. Diese hohe Mortalität mag neben der gehemmten Reproduktion auch für die verringerte Jahresanfängsdichte, die geringe Rametbiomasse sowie den schwachen Mahdeffekt im Jahr 2002 ursächlich gewesen sein.

Drei verschiedene Kleinsäuger kamen als Herbivore in Betracht. Da die nordische Wühlmaus oder Supfmaus (*Microtus oeconomus*) und die Waldspitzmaus (*Sorex araneus*) andere Nahrungsquellen bevorzugen - erstere ernährt sich bevorzugt von Binsenstängeln, letztere von Regenwürmern und Insekten - ist anzunehmen, dass die Feldmaus (*Microtus arvalis*) der gesuchte Konsument ist (Abb. 65). Fraßpräferenzversuche belegen, dass *M. arvalis* an *C. dubium* frisst (Eccard & Mühle unveröffentl.). *M. arvalis* gehört zu den Kleinsäufern mit bester Anpassung an eine offene Kulturlandschaft (Wieland 1991). Die Aktivitätsdichte dieser Art war 2001 standortunabhängig. Dennoch wurde *C. dubium* nur am tiefergelegenen, feuchten Standort C II konsumiert. Wie bereits dargelegt enthielten die Wurzeln dort als Ausdruck der besseren Wasser- bzw. Nährstoffversorgung während der Vegetationsperiode zum Ende derselben mehr Stärke als am fraßverschonten Standort C I. Vermutlich stieg dadurch im Gegenzug ihre Konsumentenattraktivität. Was möglicherweise als Anpassung an die jährlich bevorstehende Winter-/Frühjahrsüberschwemmung gedacht war, zwar eher im Sinne eines raschen Austreibens als einer direkt erhöhten Stresstoleranz, stellt sich bei genauerer Betrachtung als *trade-off* bezüglich einer Konsumentenattraktivität dar.

Immerhin hatte sich der herbstliche Herbivorieeffekt des Jahres 2001 auf die Populationsdichte der Pflanzen im folgenden Frühjahr 2002 nur schwach ausgewirkt. Am Standort C II war die Dichte nach beiden Faktoren - Herbivorie und Winterflut - immer noch deutlich größer als am Standort C I.

Obwohl in der Literatur angenommen wird, dass nicht der Kohlenhydratgehalt sondern der Stickstoffgehalt den Nahrungswert von Pflanzen bestimmt (Bozinovic *et al.* 1997, Harju & Hakkarainen 1997, Guichon *et al.* 2003), gibt es nur wenige Arbeiten zu den Ursachen der primären pflanzlichen Herbivorenattrakti-



Abb. 65 *Microtus arvalis*, die Feldmaus, (Quelle Internet).

vität in Feuchtgebieten. Nager, insbesondere die Feldmaus *Microtus arvalis*, bilden selbst ein wichtiges Glied im Nahrungsgefüge. Sie werden von Füchsen, Mauswieseln, Greifvögeln und auch Störchen erbeutet. Denkbar ist, dass eine große Feldmauspopulation für den Erhalt seltener Tierarten (z. B. *Microtus oeconomus*) günstig ist, da sich der Prädationsdruck auf jene verringert.

Die Auswirkungen der Mahd – Die weiter oben angestellten Betrachtungen zum Zusammenhang zwischen der Mindestgröße der Rosetten und dem Auftreten der reproduktiven Phase leiten zu der Frage über, welche Konsequenzen sich aus der Mahd für die Fortpflanzung ergeben. Die meisten Ramets verharrten in ihrer vegetativen Lebensphase. Sie wuchsen nicht bis zur kritischen Mindestgröße heran und blieben deshalb nicht reproduzierend, und das, obwohl sich durch das Mähen die jährliche kumulative Blattanzahl pro Ramet *C. dubium* signifikant erhöht hatte. Viele rosettenbildende Pflanzenarten sind nach Beschädigung des primären Sprossapikalmeristems in der Lage, ihre bis dahin dormanten basalen Blattknospen zu aktivieren (Lehtila 2000). Die von Asby (1973) für *C. dubium* erwähnte maximale Blattanzahl von 7 wurde in der Mahdvariante der vorliegenden Studie mit bis zu 12 Blättern weit übertroffen. Dennoch war das regenerative Wachstum unvollständig, denn die nachwachsenden Blätter blieben klein. Letztlich war die gesamte photosynthetisierende Biomasse pro Ramet zu niedrig und damit der herbstliche Assimilattransfer in die Hauptwurzel offenbar nicht ausreichend. Das „Schlüsselsignal“ für den Beginn der Blütenbildung im nächsten Frühling wurde nicht ausgelöst. Andere Pflanzen mit aufbrauchender Endknospe können dagegen eine Beschädigung vollständig kompensieren, manche reagieren sogar mit einer Überkompensation (Paige 1992, Lennartsson *et al.* 1998). Die mäßige Regeneration von *C. dubium* würde Darstellungen entsprechen, wonach die (Über-)kompensation beschädigter Pflanzen von der unmittelbaren Ressourcenverfügbarkeit abhängig ist (siehe Rautio *et al.* 2005). Ressourcen könnten durch die fehlende Fähigkeit der Pflanze sie zu mobilisieren limitiert sein oder aber durch ein fehlendes Vorkommen *per se*. Schließlich ist eine erfolgreiche Regeneration mit (über-)kompensierender Wirkung auch stark vom Zeitpunkt der Beschädigung abhängig (Lennartsson *et al.* 1998, Marshall *et al.* 2005). Womöglich waren die Nährstoffspeicher der Rosetten von *C. dubium* zum Mahdtermin im Juni noch nicht ausreichend gefüllt (Cisková *et al.* 2001, Woolf & Madsen 2003).

Einen anderen Ansatz beschreibt Lehtila (2000). Danach ist unvollständiges regeneratives Wachstum einfach nur die Folge einer natürlichen graduellen Aktivierung der Knospen. Das hieße die Blattknospen verlieren über die Vegetationsperiode ihre Dormanz mit der Zeit von selbst, auch ohne Mahd. Tatsächlich ergaben die Freilandbeobachtungen bei *C. dubium* eine kontinuierliche Blattbildung von April bis November. Darüber hinaus wurde durch die Mahd im Mittel pro Ramet weniger als ein Blatt zusätzlich aktiviert. Auch die Lebensdauer der Blätter war unverändert geblieben.

Insgesamt entstand von der Blattentwicklung bei *C. dubium* das Bild eines relativ unplastischen Merkmals, zumindest was die Fähigkeit betrifft, auf Nährstoffverluste durch zeitiges Mähen zu reagieren. Aus diesem Blickwinkel heraus scheinen die bei der Blattentwicklung aufgetretenen Standortunterschiede eher ökotypischer Natur zu sein.

Interessanterweise gab es an beiden Standorten keinen signifikanten Einfluss der Mahd auf die Rametdichte. Die Vermehrung von *C. dubium* war offenbar mahdunabhängig. Obwohl es nicht möglich war, Keimlinge von wurzelknospenbürtigen Ramets zu unterscheiden, ist die dichtebezogene Mahdverträglichkeit sicherlich ein wichtiger Aspekt zum Verständnis, warum die artenreichen Brenndoldenwiesen (Verband Cnidion) zu den verbliebenen Pflanzengesellschaften der mitteleuropäischen Flussauen gehören, in denen die ungedüngte Aue ausschließlich durch extensives Mähen bewirtschaftet wird (Burkart 2001, Härdtle *et al.* 2006).

Der Einfluss des Sommerhochwassers 2002 (Abb. 66) – Die Erholung der Populationen nach der Sommerflut 2002 ging nur langsam voran. *C. dubium* benötigte zur Wiederherstellung der „normalen“ Rametdichten mehr als ein Jahr. Zunächst waren die meisten Blätter durch die Flut abgestorben. Dennoch kam es nach dem Rückgang des Wassers zu einem raschen Neuaustrieb. Viele Ramets hatten offenbar unterirdisch überlebt. Vermutlich waren zum Zeitpunkt des Hochwassers im August ihre dort befindlichen Assimilatspeicher recht gut gefüllt (Cisková *et al.* 2001, Woolf & Madsen 2003). In eine ähnliche Richtung weisen der Abfall des Stärkegehaltes und die Erhöhung der Zucker- und Stressaminosäuregehalte der Wurzeln im Herbst. Alle drei Phänomene waren im Vergleich zu den anderen Jahren aufgetreten. Obwohl die Menge der unterirdisch eingelagerten Stärke bei *C. dubium* scheinbar keinen Einfluss auf das Überleben einer Überflutung während der winterlichen Ruheperiode hat, kann in den beschriebenen herbstlichen Veränderungen eine physiologische Reaktion gesehen werden, die zunächst das reine Überleben einer plötzlich eingetretenen Sauerstoffmangelperiode sicherstellt, und zwar in einer Phase höchster Stoffwechselaktivität. Ein Teil der verbliebenen Assimilate wird für den Neuaustrieb der Blätter genutzt. Die fortgeschrittene Vegetationsperiode hat dann jedoch zur Konsequenz, dass es an Zeit mangelt, eine optimale unterirdische Assimilateinlagerung zu erzielen.

Im folgenden Jahr 2003 hatte die Rametdichte an beiden Standorten spürbar abgenommen. Entweder haben einige Ramets wegen fehlender Assimilate die winterliche Ruheperiode nicht überstanden oder neugebildete Ramets von *C. dubium* entstammen generell aus Wurzelknospen, die bereits im Vorjahr angelegt werden. Wurzeln sind äußerst empfindlich gegenüber anoxischen Bedingungen (Ruhland & Ramshorn 1938, Roberts *et al.* 1992, Ricard *et al.* 1994). Fehlende Wurzeln bzw. Wurzelknospen aufgrund der Sommerflut 2002, gefolgt von einer niedrigen Rametdichte 2003 fügen sich widerspruchsfrei in dieses Bild ein. Vorangegangener herbstlicher Fraß als Grund für die niedrige Dichte kann ausgeschlossen werden, da nach dem sogenannten „Jahrtausendhochwasser“ jegliche herbivore Aktivität zum Erliegen gekommen war. Die Wiederbesiedlung der Flussaue mit Kleinsäugetern erfolgte in Übereinstimmung mit Wijnhoven *et al.* (2005, 2006) bis zum Winter 2003 nur sehr langsam. Auch im Herbst 2003, ein Jahr nach dem Extremereignis war es demzufolge zu keiner spürbaren Konsumtion von *C. dubium* gekommen. Das heisst die Pflanzen-Population konnte sich von der Sommerflut „ungestört“ erholen.

Die generative Fortpflanzung schien hingegen unmittelbar von der Sommerflut in Mitleidenschaft gezogen worden sein. Die in dem betreffenden Jahr 2002 gesteigerte Blütenstängelhöhe am Standort C I bzw. die verminderte Doldenanzahl am Standort C II, verglichen jeweils mit den Jahren 2000 und 2001, deuten dabei auf eine unabhängige Regulation beider Parameter hin. Hochgewachsene Blüten-sprosse ermöglichen es der überstauten Pflanze, ihre Blüten und Samen weit über die Wasseroberfläche zu erheben. Es ist insbesondere ein erhöhter Ethylenspiegel, der bei der intensivierten Sprossstreckung überstauter Pflanzen eine wichtige Rolle spielt (Voeselek *et al.* 2006).



2002. S. Itzerott (GFZ) und M. Zebisch (TUB/PIK)



2002. S. Itzerott (GFZ) und M. Zebisch (TUB/PIK)

Abb. 66 Sommerhochwasser 2002 der Elbe im Einzugsgebiet Havel 29.8.2002

(Fotos: Marc Zebisch)

Allgemein – Das frühe Austreiben der Wurzelknospen überlebender Ramets direkt nach der Frühjahrsüberflutung und der rasche Übergang zum autotrophen Wachstum verschafft *C. dubium* einen Konkurrenzvorteil gegenüber anderen Arten zeitweise überfluteter Habitate. Das Wachstumsmuster war charakteristisch und standortunabhängig. Die lockere, aber unregelmäßige Verteilung der Ramets im Raum entspricht einem typischen Guerilla-Verhalten (Lovett-Doust 1981). Im Verlauf der 4-jährigen Studie kam es immer wieder zu starken Fluktuationen der Rametdichte. Diese bemerkenswerte, kleinflächige Mobilität kann mit der „Guerilla“-Strategie des klonalen Wachstums dieser Art in Zusammenhang gebracht werden. Herben *et al.* (1993) sehen darin einen typischen Anpassungsmechanismus von Rosettenpflanzen, die „naturgemäß“ kaum in der Lage sind, sich vertikal, d.h. im Raum, vegetativ auszubreiten. Darüber hinaus fehlen ihnen oft kompakte Rhizome, die es ihnen gestatten würden, länger in einem gegebenen Areal zu verharren.

Die Mortalität der *C. dubium* Ramets war räumlich-zeitlich indifferent. Einige Arbeiten über klonal wachsende Pflanzen führen an, dass aufgrund der intraspezifischen Konkurrenz höhere Dichten eine höhere Sterblichkeit zur Folge haben (Bullock *et al.* 1994, Groth *et al.* 1996). Für *C. dubium* wurden beträchtliche Teilpopulationsdichten von mehr als 180 Ramets/m² beobachtet. Die genauere Analyse ergab jedoch keine dichteabhängige Ramet-Sterblichkeit. Abgesehen von dem bereits erwähnten Einfluss von Herbivoren, beruhen die Unterschiede zwischen den Quadraten und Jahren offenbar auf anderen, von der Dichte unabhängigen Faktoren.

Herkunft, Lebensphase und Grad der physiologischen Integration der Ramets sind biologisch äußerst bedeutsam (Slade & Hutchings 1987, Münzbergová *et al.* 2005, Brežina *et al.* 2006, Zhang *et al.* 2006). Pitelka (1984) vermutet, dass die individuelle Pflanze durch diese Integration in der Lage ist, das Rametwachstum sehr fein im Sinne einer minimierten Gesamtsterblichkeit abzustimmen. Leider war es bei *C. dubium* im Freiland weder möglich die Ordnung der verschiedenen Ramets noch den Grad des Ressourcenaustausches untereinander zu erfassen. Es gab freilich physiologische Anhaltspunkte für einen Ressourcenaustausch zwischen generativen und vegetativen Ramets.

4.4.2 *G. officinalis*

Der Einfluss des Standortes – Ähnlich wie bei *C. dubium* war auch bei *G. officinalis* die Rametdichte pro Fläche am feuchteren Standort größer als am trockeneren. Das Flächenwachstum und die Anzahl der Primärramets je Individuum waren dagegen standortunabhängig. Immerhin sterben die Ramets am trockeneren Standort G I eher ab als am feuchteren G II. Die Vermutung, dass *G. officinalis* auf trockenen Standorten mehr Schwierigkeiten hat als auf feuchten, wird durch die vergleichsweise schwache Investition in die vegetative Fortpflanzung (Knospengröße) und die starke Investition in die generative Fortpflanzung weiter untermauert. Erinnerung sei auch hier erneut an die Funktion der generativen Fortpflanzung als Flucht vor ungünstigen Bedingungen (Sakai 1995, Gardner & Mangel 1999, Prati & Schmid 2000, Chaloupecká & Lepš 2004).

Auch auf Ebene der Ramets stehen die meisten Ergebnisse bezüglich einer Trockenstressempfindlichkeit im Einklang mit dem Simulationsversuch (z.B. Biomasse und Verzweigungsgrad). Dass die Ramets am trockeneren Standort G I verstärkt ins Dickenwachstum investiert hatten, anstatt in die Höhe zu wachsen, mag mit der besonderen Herbivorensituation zusammenhängen, die noch besprochen wird. Die Internodienzahl blieb im übrigen standortunabhängig.

Obwohl natürlich auch hier gilt, dass im Freiland der Nachweis einzelner Stressoren durch eine Reihe zusätzlich wirksamer Faktoren erschwert wird, scheint die sommerliche Wasserverfügbarkeit tatsächlich ein wichtiger Kontrollfaktor des Wachstums von *G. officinalis* sein. Die morphometrischen Ver-

änderungen der Ramets am Standort G I im Vergleich unterschiedlicher Jahre ergaben allerdings auch, dass trockenvorgestresste Pflanzen in der folgenden Vegetationsperiode, die von einer ausreichenden Wasserversorgung gekennzeichnet ist, vor allem bezüglich Ramethöhe, -gewicht und -dichte verstärkt kompensatorisch wachsen. Auch die Anzahl der im Juni zählbaren, d.h. bereits interkalar gewachsenen Internodien war erhöht, wenngleich es bei der finalen Internodienzahl keinen Einfluss des Untersuchungsjahres gegeben hatte. Ähnliche Befunde liegen aus dem landwirtschaftlichen Bereich für die extrem trockentolerante Leguminose *Vigna unguiculata* vor (Subramanian & Maheswari 1992).

Drei Aspekte werden deutlich. Erstens wird das aktuelle Wachstumsmuster stark von den Umweltbedingungen des Vorjahres geprägt. Dieses Phänomen ist von vielen mehrjährigen Arten bekannt (Pearson & Mansfield 1994, Gloser 2005). Zweitens gibt es konstitutive Merkmale wie die finale Internodienzahl. In der Literatur werden sowohl eine genetisch festgelegte Zahl diskutiert (Zopfi 1993, Kühl *et al.* 1999, Zaitsev & Khavkin 2004) als auch Zusammenhänge zwischen Internodienzahl und Umweltbedingungen beschrieben (Pearson & Mansfield 1994, Ramesh & Mahadevaswamy 2000). Drittens modifiziert die Pflanze ihr Wachstum im Rahmen des vorgegebenen Musters nach den aktuellen Umweltbedingungen, d.h. nach der aktuellen Wasserversorgung, und schafft damit wiederum die Basis für das Wachstum im nächsten Jahr. Die Frage, ob das Wachstum von *G. officinalis* von der Wasserversorgung abhängt, wird also durch den Zeitfaktor sehr kompliziert. Leider konnte infolge der Sommerflut 2002 kein weiteres Jahr untersucht werden. Die Befunde bestätigen aber die Hypothese einer zeitweisen Persistenz dieser Art unter sommertrockenen Bedingungen.

Weitere Anhaltspunkte für einen eher negativen Einfluss der Wasserversorgung am Standort G I geben die an beiden Standorten in zwei Jahren im Herbst gemessenen Parameter des Kohlenhydrathaushaltes. Widersprüchlich waren dagegen die stofflichen Veränderungen im Stickstoffhaushalt. Sie zeigten nur im trockenen Jahr 2001 einen interpretierbaren Standorteffekt. Ob der Wasserfaktor in jedem Jahr der entscheidende Umweltfaktor für die beobachteten Standortunterschiede ist, kann somit zwar nicht sicher belegt werden, die fehlenden Konkurrenten am Standort G I ermöglichen es den Pflanzen aber ohne weitreichende Konsequenzen auf mögliche Mangelsituation zu reagieren.

Ein anderer wichtiger Faktor, der das Wachstum in der Flussaue bestimmt, ist die Winter-/Frühjahrsüberflutung. Typische Stressmerkmale wie erhöhte GLU, ALA, GABA und Glu-Gehalte bzw. erniedrigte Fru- und Sacch-Gehalte waren in den Überdauerungsorganen der Pflanzen am Standort G II im Vergleich zum Standort G I deutlich zu erkennen. Am Standort G II hatte die Überflutungsperiode in beiden Untersuchungsjahren zwischen 2,5 und 4,5 Wochen eher begonnen, was sich offenbar direkt im Aminosäure- und Zuckermuster der unterirdischen Organe niederschlug.

Der Befund, dass die stressphysiologischen Indizien im Frühjahr 2001 nochmals stärker waren als im Frühjahr 2002 passt hingegen nicht in dieses Konzept. 2001 hatte die Überflutung fast sechs Wochen später begonnen als 2002. Es muss daraus der Schluss gezogen werden, dass die schädigende Wirkung einer Überflutung nicht zwangsläufig mit ihrer Dauer zusammenhängt. So bestimmt z.B. die Wassertemperatur in großem Maße die pflanzliche Respiration (van Eck *et al.* 2005). Darüber hinaus ist in kaltem Wasser die Sauerstoffkonzentration relativ hoch (Pedersen *et al.* 1998). Vergleicht man die beiden Frühjahre, dann fällt aber auf, dass 2002 stets wärmer war als 2001 (siehe Abb.3). Die wahrscheinlichste Lösung des Widerspruchs ergibt sich nach Mallin *et al.* (2006) in der Annahme eines stark erhöhten biologischen Sauerstoffbedarfs (BOD), der durch hohe Nährstoffgehalte des Überflutungswassers gefördert wird.

Dennoch war die Stärkemobilisierung im Frühjahr 2002 ausgeprägter als im Frühjahr 2001. Eine plausible Erklärung für diesen scheinbaren Widerspruch zur Höhe der Stressindikatoren liegt in der relati-

ven Lage des Erntetermins begründet. Je weiter fortgeschritten die Vegetationsperiode zum Termin bereits ist, um so mehr Stärke ist durch normales, entwicklungsbedingt heterotrophes Wachstum verbraucht. Die möglicherweise stressbedingte Mobilisierung würde dadurch überlagert. Tatsächlich waren die Ramets im Frühjahr 2002 in ihrer Entwicklung bereits weiter als im Vorjahr zum gleichen Erntetermin. Kurzfristig gemessene Standortunterschiede im Stärkegehalt können somit kaum als universaler Gradmesser für Überflutungsstress herangezogen werden.

Generell scheint die winter-/frühjährliche Überflutung für *G. officinalis* etwas weniger bedeutsam zu sein als die Sommertrockenheit. Dies zeigen die fehlenden Parallelen des Standortvergleiches zum Simulationsversuch bezüglich der Dichte, der Verzweigung und des Durchmesser der Ramets. Auch lag der relative Indikatoraminosäuregehalt ALA+GABA, ohne den der Knospen am Standort G II im Jahr 2001, stets deutlich unter 30 %. Andererseits korrespondieren die am Standort G II im Vergleich zum Standort G I geringere TM pro Ramet und größere Ramethöhe sowie die geringere Fertilität mit den Ergebnissen des Experiments. Ob allerdings die größere Ramethöhe tatsächlich eine unmittelbare Folge stärkeren Überflutungsstresses ist, muss bezweifelt werden. Denn obwohl das Längenwachstum der Ramets in Übereinstimmung mit Voesenek (2006) durch eine aktuelle Überflutungssituation stimuliert wurde, wurden diese Ramets stets von den am selben Standort bereits viele Tage länger ohne Staunässe wachsenden Ramets eingeholt.

Im übrigen konnten die im Simulationsversuch im Frühjahr beobachteten diversen physiologischen Veränderungen trockenvorgestresster Pflanzen nicht nachgewiesen werden. Das heißt entweder konnten die Auswirkungen jeglicher Wasserknappheit kompensiert werden oder es war im Vorjahr kein starker Wassermangel aufgetreten.

Die Wirkung von Herbivoren – Trotz der Giftigkeit von *G. officinalis*, die vor allem dem Vorhandensein von zytotoxisch wirkenden Cucurbitacinen zugeschrieben wird (Hiller & Melzig 2006), wurde an den Pflanzen rege gefressen. So hatten im Jahr 2001 am Standort G I Vögel oder Kleinsäuger ganze Ramets unbeobachtet abgebissen. Im folgenden Jahr 2002 wurden Raupen der Federmottenart *Stenoptilia bipunctidctyla* (Scopoli, 1763) als Herbivore identifiziert. Sie hatten bis Ende Juli 95 % aller Vegetationskegel zerstört. Am anderen Standort G II wurden im selben Jahr etwa 10 % der Ramets wiederum von Vögeln oder Kleinsäufern vollständig abgebissen.

Als positive Reaktion der Pflanzen auf die jeweilige Beschädigung wurden scheinbar zunächst viele neue Ramets gebildet. Ausgleichendes Wachstum ist - wie bereits bekannt - im Pflanzenreich weit verbreitet (Rautio *et al.* 2005). Der Befund, dass sich die Sekundärrametbildung am feuchteren Standort G II synchron zum Absterben vieler Primärramets vollzieht, während sie am trockenen Standort G I zeitverzögert auftritt, ließe sich auf die unmittelbare Ressourcenverfügbarkeit zurückführen (Rautio *et al.* 2005).

Ob die beobachtete Beeinträchtigung der generativen Fortpflanzung ähnlich kausal erfolgt ist, bleibt dagegen unklar. Warum sollten die überlebenden Ramets in die Blütenbildung investieren, wenn es doch nicht zur Befruchtung bzw. Samenreife kommt. Die Zusammenhänge sind augenscheinlich komplexer. Auch die Tatsache, dass es nachfolgend nur am Standort G I zu einem Anstieg des relativen N-Gehaltes der oberirdischen Sprosse und des relativen GLN-Gehaltes im Transportaminosäuremuster gekommen war, ist widersprüchlich. Wahrscheinlich befand sich unter den fünf geernteten Ramets am Standort G II anders als am Standort G I kein Sekundärramet. Eindeutig sind dagegen die Folgen einer Zerstörung des Vegetationskegels, was dazu führt, dass keine weiteren Internodien ausgebildet werden. Die Pflanze reagiert stattdessen mit Verzweigungen oder sie investiert, wie am Standort G I beobachtet wurde, vermehrt ins Dickenwachstum. Dies sind typische Reaktionen apikaldominierter Pflan-

zenarten (Rautio *et al.* 2005).

Der Einfluss des Sommerhochwassers 2002 – Im Gegensatz zu *C. dubium* war *G. officinalis* nicht in der Lage, die ungünstigen Verhältnisse einer Sommerflut zu ertragen. Dies steht im eklatanten Widerspruch zu der Auffassung von van Eck *et al.* (2004, 2006), nach der in einer Flussaue die untere Grenze des Vorkommens einer Art entlang des Überflutungsgradienten in erster Linie von der Überflutungstoleranz der jeweiligen Art während der Vegetationsperiode bestimmt wird.

Offensichtlich fehlte es *G. officinalis* zu diesem Zeitpunkt sowohl an geeigneten Anpassungen zur Stressvermeidung als auch zur Stresstoleranz. So spiegelte sich in den veränderten Aminosäuremustern der unterirdischen Organe der enorme Stress wider, vor allem in den Wurzeln. Möglicherweise waren bei dieser Art die unterirdischen Kohlenhydratspeicher Mitte August noch nicht ausreichend aufgefüllt (Ciskova *et al.* 2001, Woolf & Madsen 2003). Da ein intakter Energiestoffwechsel Voraussetzung für das Überleben einer solchen Überflutung ist, kommt auch seiner Regulation eine zentrale Bedeutung zu. Die bei *G. officinalis* stets vergleichsweise niedrigen unterirdischen Stärkegehalte zum Ende der Vegetationsperiode deuten darauf hin, dass diese Art den Winter mit seinen regelmäßigen, längeren Überflutungen nur durch einen Eintritt ins Ruhestadium überleben kann. Falls bei *G. officinalis* dieser Übergang regulär erst im Herbst erfolgen kann, muss eine Sommerflut bei voller Stoffwechselaktivität und niedrigen Reservengehalten zwangsläufig vernichtend wirken. Die niedrigen Stärkegehalte der stark beschädigten Pflanzen im Herbst 2002 sind somit Ausdruck der fehlenden Regenerationsfähigkeit. Die Pflanzen können sich nach solch einem Ereignis oft nur noch aus Samen der Samenbank regenerieren.

Allgemein – Das zeitige Austreiben der Knospen noch während der Frühjahrsüberflutung verschafft *G. officinalis* einen enormen Konkurrenzvorteil gegenüber Arten wie *C. dubium*, die erst nach dem Rückgang des Wassers erfolgreich zu wachsen beginnen. Im weiteren Verlauf der Vegetationsperiode kann die Art aufgrund der Produktion kleinerer, sekundärer Rametserien flexibel auf die herrschende Umwelt reagieren. Dabei dürften neben dem erfassten Stress durch herbivore Beschädigung auch andere Faktoren eine Rolle spielen. Auch die Mortalität der *G. officinalis* Ramets war nur teilweise auf die beobachtete Herbivorie zurückzuführen. Ein Zusammenhang zwischen Rametdichte und Sterblichkeit ist möglich (Bullock *et al.* 1994, Groth *et al.* 1996), wurde aber nicht direkt bestimmt. Immerhin wurden beträchtliche Dichten von mehr als 1800 Ramets/m² beobachtet.

4.4.3 *J. atratus*

Der Einfluss des Standortes – Der Standortvergleich bringt bei dieser Art wenig substantielle Erkenntnisse im Hinblick auf die Rolle der beiden näher untersuchten abiotischen Faktoren. Zunächst unterstützen die Ergebnisse zur Blütenbildung den im Simulationsversuch herausgearbeiteten stimulierenden Einfluss der Überflutung. An beiden Standorten war es im Jahr 2002 im Vergleich mit den Vorjahren zu einer gesteigerten Blüte gekommen. Das Hochwasser war im Frühjahr 2002 tatsächlich besonders langanhaltend gewesen. Die physiologischen Stressmarker, insbesondere der enorm hohe ALA+GABA Gehalt der Wurzeln am Standort J I, fügen sich in dieses Bild ein. Schließlich deutet auch die größere Biomasse pro Ramet (=Halm) in jenem Jahr darauf hin. Im Falle dieses Parameters liegt sogar der berechnete Schluss nahe, dass der Überflutungsstress am Standort J II stets höher war als am Standort J I. Sommertrockenheit hatte hingegen insgesamt keine Rolle gespielt.

Die Wirkung von Herbivoren – Die Fraß- und Trittwirkung der Rinder am Standort J II war ein Alles-oder-Nichts Phänomen. Zweifellos verändern sich durch starke Beweidung die demographischen Kennzeichen einer Population, vor allem die Überlebensraten (Ehrlén *et al.* 2005, Maron

& Crone 2006). Bei *J. atratus* war die Vegetationsperiode 2001 durch die Beweidung am Standort J II wesentlich eher beendet als am Standort J I.

Der Einfluss des Sommerhochwassers 2002 – Im Gegensatz zu den anderen beiden Arten hatte *J. atratus* seinen Lebenszyklus im August bereits abgeschlossen. Lediglich der geringe Stärkegehalt und die hohen Zuckergehalte der überdauernden Wurzeln im Herbst deuten auf eine anaerobe Periode, die es galt, bereits vor der alljährlichen Winter-/Frühjahrsflut zu überstehen. Da aber die indikatori-schen Aminosäuren eines hypoxischen Stoffwechsels nicht angestiegen waren liegt der Schluss nahe, dass es sich hier um eine Kohlenhydratmobilisierung im Sinne einer echten Stresstoleranz anstelle einer Stressvermeidung gehandelt hat.

Allgemein – Wie bei *G. officinalis* verschafft das zeitige Austreiben der Knospen noch während der Frühjahrsüberflutung auch *J. atratus* einen enormen Konkurrenzvorteil gegenüber anderen Arten.

Das auf Populationsebene auftretende Wachstumsverhalten ist offenbar Resultat der vorherrschenden Konkurrenzsituation. Prinzipiell ähnelt das Wachstumsmuster von *J. atratus* einem Übergang zwischen typischem Phalanx- und Guerilla-Verhalten zur Raumbesetzung (Lovett-Doust 1981). Am offenen Pionierstandort ohne starke Konkurrenten entspricht es eher dem Phalanx-Typ mit seiner dichten Anordnung der einzelnen Ramets, während es am Grünlandstandort J II dem Guerilla-Typ mit einer entsprechend lockeren Anordnung seiner Ramets nahe kommt. Die Stellung einer Pflanze im Guerilla-Phalanx-Gradienten ist in Abhängigkeit von den biotischen und abiotischen Umweltbedingungen veränderlich (Slade & Hutchings 1987, Carlsson & Callaghan 1994, Van Kleunen & Fischer 2001). Auch bei der nahe verwandten Gliederbinse *Juncus articulatus* wurde eine Kombination dieser Strategien beschrieben und als Anpassung an Schwankungen von Wassertiefe und Nährstoffgehalt im Uferbereich interpretiert (Bernhardt 1995). Darüber hinaus sprechen vor allem die Untersuchungen an *Ranunculus reptans* für eine genetische Variabilität und eine damit verbundene Selektivität dieser Strategien (Van Kleunen *et al.* 2002, Fischer *et al.* 2004).

Im Gegensatz dazu scheinen zeitliche Aspekte des Lebenszyklus von *J. atratus* weit weniger variabel zu sein. Auch morphologische Merkmale wie die Halmdicke und vor allem die maximale Halmgröße zeigten bei dieser Art eine geringe Plastizität, wobei für den einzelnen Halm das Erreichen der maximalen Größe mit Sicherheit ressourcenabhängig ist. Genetisch vorprogrammierte Muster unterliegen prinzipiell einer gewissen phänotypischen Plastizität. Im Falle der Halmdicke ist die stark modifizierende Wirkung der unterschiedlichen Jahre besonders hervorzuheben. Ursächlich müssen Faktoren sein, die für beide Standorte gleichermaßen gültig sind, wie das Wetter. Zemlin *et al.* (2000) berichten allerdings beim Schilf (*Phragmites australis*) von fehlenden Zusammenhängen zwischen der jährlichen Temperatursumme und verschiedenen morphologischen Größen, die von den Halmen verschiedener Klone am Ende der Vegetationsperiode erreicht wurden.

Da bei *J. atratus* fertile Ramets im Mittel bis zu 40 cm größer waren als infertile Ramets liegt die Vermutung nahe, dass es auch bei dieser Art einen Zusammenhang zwischen der Blütenbildung und der Größe der vegetativen Ramets gibt (Schmid *et al.* 1995, Chaloupecká & Lepš 2004).

4.5 Schlussfolgerungen zu den Gefährdungsursachen der Arten und Konsequenzen für den Artenschutz

Die vorgelegten Ergebnisse demonstrieren, dass jede der untersuchten Arten ganz eigene Merkmalskombinationen besitzt, die ihr die Einnischung in eine mitteleuropäische Flussauenlandschaft ermöglichen. Gemeinsamkeiten, die eine Gruppierung als Stromtalpflanzen rechtfertigen, beschränken sich

auf ihre geografische Verbreitung (Burkart 2001) und ihre geringe Konkurrenzkraft. Dies ist keineswegs überraschend und bestätigt den autökologischen Ansatz der vorliegenden Arbeit. Denn trotz vielfältiger Eingriffe des Menschen in die Hydrodynamik der Fließgewässer ist die standörtliche Vielfalt der heutigen Flussaue recht hoch. Grundlage ist, wie bereits einleitend dargelegt, das komplexe Zusammenspiel zwischen Substrat, Geländehöhe, Grundwasserstandsschwankungen, Überflutung, Trockenfallen und Bewirtschaftung. Zum Gedeihen in diesen Ökosystemen werden daher alle Pflanzen befähigt sein, die auf Grund ihrer physiologischen, morphologischen und entwicklungsbiologischen Konstitution fähig sind, der jeweils vorliegenden Kombination von Faktoren standzuhalten. Dazu haben die verschiedenen Pflanzen verschiedenartige Strategien entwickelt.

Die Untersuchung der Frage, welche Kombination Eigenschaften bei einer konkreten Pflanzenart zur Gefährdung bzw. Seltenheit beiträgt, kann sicher nicht abschließend beurteilt werden. Die dazu gewonnenen Kenntnisse fügen sich derzeit noch nicht in allen Punkten zu einem geschlossenen Bild.

Dennoch lassen sich aus den Ergebnissen der vorliegenden Arbeit für *C. dubium* zumindest fünf Schwachpunkte ableiten:

1. Unter dem Aspekt sich aus der Samenbank heraus zu etablieren ist *C. dubium* als einzige der drei Arten unter den abiotischen Bedingungen einer temperaten Flussaue als gefährdet einzustufen, insbesondere dann, wenn es den Pflanzen auf jährlich überfluteten Standorten nicht gelingt, regelmäßig neue Samen zu bilden.
2. Zudem zeigt *C. dubium* die mit Abstand anfälligste Keimungsbiologie.
3. Die Art ist relativ konkurrenzschwach. Die zwei genannten Strategien, Fluchtstrategie = mehr Samen oder persistieren = mehr vegetative Biomasse können unter Konkurrenz trotz bemerkenswert guter Überlebensfähigkeit nicht umgesetzt werden.
4. *C. dubium* ist intolerant gegenüber längerer Überflutung im Winter/Frühjahr, es sei denn, sie wächst mutualistisch, d.h. mit den richtigen Partnern zusammen.
5. Höhere Gehalte unterirdisch eingelagerter Assimilate verbessern die Überflutungsstressresistenz im Winter/Frühjahr nicht zwangsläufig.

Folgt man den Punkten, dann könnte ein verbessertes Schutzkonzept für diese Art etwa folgende Prämissen enthalten:

- Mahd ja, aber mit verringerter Häufigkeit oder - vor allem bei frühen Mahdterminen - mit einem rosettenschonenden, d.h. nicht zu tiefem Schnitt
- bei künstlicher Stauhaltung keine verlängerte Überflutung bis in den Frühsommer hinein.

Auch für *G. officinalis* lassen sich aus den vorgestellten Ergebnissen fünf Schwachpunkte ableiten:

1. Als obligater Lichtkeimer ist ihre Keimung an die Bodenoberfläche gebunden.
2. Da die untersuchten Populationen eher zum Assimilationstyp gehören, der nährstoffreichere Standorte bevorzugt und durch einen relativ offenen Stickstoffkreislauf weniger von eingelagerten Reservestoffen abhängig ist, wäre *G. officinalis* nach Kühl *et al.* (1997) besonders anfällig gegenüber mechanischem Stress wie häufige Mahd und herbivore Beschädigung.
3. Die Art ist sehr konkurrenzschwach und würde auf nährstoffärmere Standorte verdrängt werden. Vermutlich ist sie daher zumindest im Frühjahr auf hohe N-Gehalte im Boden angewiesen. Sie investiert allerdings durch eine stimulierte vegetative Fortpflanzung in eine Persistenzstrategie.
4. Die Art ist unter Konkurrenz äußerst intolerant gegenüber Sommertrockenheit. Kann sie jedoch an gefährdeten Standorten konkurrenzfrei wachsen, so sind die Auswirkungen einer Sommertrockenheit kaum sichtbar. Das weitere Wachstum der überlebenden Individuen steht

dann im Vordergrund und kann sogar zu Massenbeständen führen wie am Standort G I oder anderswo (Röller 2003).

5. *G. officinalis* verträgt keine Überflutung im Sommer.

Ein verbessertes Schutzkonzept für diese Art könnte hiernach etwa folgende Prämissen enthalten:

- keine Mahd
- die Offenhaltung eher sommertrockener Standorte
- keine häufigen Sommerhochwasser.

Für *J. atratus* lassen sich aus der Arbeit ebenso fünf Schwachpunkte ableiten:

1. Als obligate Lichtkeimer ist die Keimung ihrer Samen an die Bodenoberfläche gebunden.
2. Da die eine untersuchte Population von *J. atratus* eher zum „Translokationstyp“ gehört, der sich durch einen internen Stickstoffkreislauf auszeichnet und nährstoffärmere Standorte bevorzugt, wäre die Art nach Kühl *et al.* (1997), zumindest an diesem Standort, besonders anfällig gegen ein übermäßiges Nährstoffangebot.
3. Die Art ist konkurrenzschwach. Sie investiert in eine „Fluchtstrategie“.
4. Sie verträgt Sommertrockenheit vergleichsweise schlecht und investiert stets unabhängig von der Konkurrenzsituation in eine samengebundene „Fluchtstrategie“.
5. Obwohl sie auf überfluteten Standorten ihr Optimum hat, bleibt sie dort konkurrenzschwach.

Ein verbessertes Schutzkonzept für diese Art ist hieraus schwer zu formulieren. Abgesehen vom Erhalt des typischen, temperaten Überflutungsregimes müsste es folgendem Anspruch genügen:

- die gezielte Schaffung offener, nährstoffarmer Standorte, die am unteren Ende des Überflutungsgradienten liegen.

All diese abgeleiteten Handlungsvorschläge und ihre nun folgende abschließende Diskussion verstehen sich als Brückenschlag zwischen einem reinen Erkenntnisgewinn und einer anwendungsorientierten Forschung. Vieles muss darum spekulativ erscheinen. Es darf nicht vergessen werden, dass über Grundlagenforschung erworbene Kenntnisse, zwar die Basis darstellen, um die effektivste Vorgehensweise zur Erreichung einer definierten naturschutzfachlichen Zielvorstellung zu finden, dass sie aber nicht die daran anknüpfende angewandte Forschung ersetzen kann.

So legen die Befunde bei *C. dubium* nahe, dass gezielte Störungen, die einerseits länger bestehende Lücken im Grünland erzeugen und andererseits das Eingraben der Samen beschleunigen, wie Mahd und Beweidung aber auch tunnelgrabende Kleinsäuger, sowohl die äußerst schwache Vermehrung über Samen aktiv unterstützen könnten (Kotorová & Lepš 1999) als auch die vegetative Ausbreitung über Ausläufer. Andererseits sollte das Mahdregime aber grundsätzlich eine Blütenstängelbildung zulassen, denn die dargelegten Ergebnisse zeigen, dass die Produktivität von *C. dubium* auf dem Niveau der Ramets durch das herrschende Mahdregime enorm beeinträchtigt wird. Aufgrund der Tatsache, dass die Ramets erst dann in die sexuelle reproduktive Phase eintreten, wenn sie eine kritische Mindestgröße erreicht haben, hat dies weitreichende Konsequenzen für die Samenbildung.

Im Gegensatz zu *C. dubium* ist die Samenkeimung von *J. atratus* und *G. officinalis* kein Grund für ihre die Seltenheit. Beide Arten keimten sehr leicht. Auch sie müssten als obligate Lichtkeimer von den für *C. dubium* empfohlenen Maßnahmen wie z.B. Mahd profitieren. Da aber ihre Keimung an die Bodenoberfläche gebunden ist, könnten auch die Nähe zum Wasser und auch das Überflutungsregime, d.h. die Stromtalbindung, bei der Schaffung und dem Erreichen geeigneter Standorte wesentlich sein. Zumindest hatten sich ihre Samen als sehr überflutungstolerant gezeigt.

Eine gezielte Bewirtschaftung wie Mahd, Beweidung und Viehtritt scheint dennoch durch das Entfer-

nen konkurrenzstärkerer Wiesenpflanzen für viele konkurrenzschwache Arten grundsätzlich vorteilhaft zu sein. Unter dem Naturschutzaspekt der Artenvielfalt wäre sie damit wünschenswert. So war im Grünland die Dichte der rosettenförmigen Ramets von *C. dubium* als Maß für das vegetative Vermehrungspotential dieser Art von der Mahd unabhängig geblieben.

Aber auch nährstoffarme Standorte können *per se* eine Konkurrenzarmut gewährleisten (Keddy 2000). Daneben kann ein für temperate Flussauen typisches Überflutungsregime, mit dem Wechsel zwischen Staunässe im Winter/Frühjahr und Trockenfallen der Standorte im Sommer/Herbst als natürliche Störung die Etablierung staunässeempfindlicher Konkurrenten verhindern.

Da die konkurrenzschwache Art *G. officinalis* wahrscheinlich sowohl gegenüber Nährstoffarmut als auch Mahd und Sommertrockenheit anfällig ist, müsste sie ihre spezifische Nische demnach auf Standorten finden, die von einer Winter/Frühjahrsüberflutung und einem Nährstoffeintrag im Frühjahr geprägt sind. Ob die Pflanzen auch eine vollständige Überflutung bis in den Frühsommer hinein überleben ist dabei unklar. Die im Zuge des Klimawandels prognostizierte Verlagerung der Niederschläge in die winterliche Ruheperiode ist in diesem Zusammenhang äußerst relevant. Auch die Häufigkeit von sommerlichen Hochwasserereignissen könnte sich erhöhen. Dies schränkt jedoch die ökologische Nische von *G. officinalis* nachweislich ein, es sei denn sie findet genügend neue Etablierungsstellen im System. Andere Arten wie *C. dubium* könnten hingegen von häufigen Sommerhochwassern profitieren. Angesichts der vorliegenden Daten ist bei dieser Art nur die Verlängerung der Winter/Frühjahrsüberflutung in die Vegetationsperiode hinein problematisch. Die Details der vorgestellten Arbeit zeigen, dass *C. dubium* aufgrund der hohen Flexibilität gegenüber Sommertrockenheit ihre spezifische Nische offenbar auf Standorten findet, die von der Wechselwirkung zwischen Überflutung und Nährstoffverfügbarkeit geprägt sind. Längere Überflutungsperioden, die weit in die stoffwechselaktive Vegetationsperiode hineinragen, schränken den günstigen Bereich entlang dieses Gradienten ein. Postanoxische Schäden oder direkte Wurzelschäden sind dann vermutlich durch wachstumsbedingt fehlende Assimilate nicht mehr zu vermeiden.

Bei *C. dubium* wird deutlich, dass Investitionen in ein rasches, heterotrophes Wachstum im Frühjahr für das Überleben im Grünland als konkurrenzschwache Art enorm wichtig sind. Eine damit einhergehende gesteigerte Wurzelkonsumentenattraktivität wird in Kauf genommen und gut toleriert. Anzumerken ist, dass in einer Flussaue der Beweidungsdruck durch Herbivore im Vergleich zu anderen Ökosystemen aber insgesamt vermindert ist (Wijnhoven *et al.* 2006).

J. atratus wäre die Einzige der drei Arten, die von einer längeren winterlichen Überschwemmung und häufigeren Sommerüberflutungen profitieren könnte. Bei dieser Art, so legen die Befunde nahe, weichen ökologisches und physiologisches Optimum nur wenig voneinander ab.

Aus den hier abgeleiteten Vorschlägen für Maßnahmen zum Erhalt und zur Vergrößerung bestehender Populationen der drei gefährdeten Stromtalarten, die gleichzeitig der Verbesserung der Metapopulationsstruktur dienen, wird deutlich, dass der im Naturschutz weit verbreitete Focus auf einzelne Arten das Überleben anderer Arten erschweren kann und nicht zu Unrecht häufig kritisiert wird. Freilich kann es im Einzelfall hilfreich sein, die sensiblen Eigenschaften einer Art und ihre Ursachen in der Planungsphase von Maßnahmen zu berücksichtigen, denn individuenreiche Restpopulationen sind nach Rosenthal (2006) der Schlüssel zum Arterhalt im europäischen Feuchtgrünland. Entscheidend aber ist in der Auenlandschaft wohl neben dem Festhalten an der räumlichen Vielfalt auch das Festhalten an der „zeitlichen Vielfalt“, sowohl in der Hydrologie als auch bei der Bewirtschaftung.

5 · Zusammenfassung und Ausblick

Feuchtgebiete und ihre Lebensgemeinschaften sind weltweit in ihrer Existenz bedroht. So gelten die ausdauernden, krautigen Stromtalpflanzen *Cnidium dubium* (Schkuhr) Thell., *Gratiola officinalis* L. und *Juncus atratus* Krocker, die in Mitteleuropa in ihrem Vorkommen eng an Flussaue gebunden sind, in Deutschland stark gefährdet.

Sowohl zum Schutz dieser sensiblen Arten als auch zu ihrer möglichen Nutzung als Bioindikatoren sind grundlegende Kenntnisse ihres Lebenszyklus und ihrer ökologischen Ansprüche an die hochdynamischen Bedingungen einer Flussaue erforderlich.

In der vorliegenden Arbeit wurden daher das Samenbank- und Keimverhalten, die Konkurrenzkraft und die abiotische Stresstoleranz aller drei Arten untersucht.

Zur Simulation autotypischer Überschwemmungsperioden in der Samenbank wurden im ersten Versuch vergrabene Samen vier zeitlich versetzten winterlichen Überflutungsereignissen von 30, 60, 120 und 180 Tagen ausgesetzt. Eine Variante unter vollständiger Trockenheit ergänzte den Versuch. Erfasst wurden das Überleben, die Keimfähigkeit und der Keimungsbeginn nach 1, 2 und 3 Jahren.

Im Fokus einer zweiten Versuchsreihe standen elementare Keimungseigenschaften. Untersucht wurden die einzelne und kombinierte Wirkung von Licht, Temperatur, Tag-/Nacht-Temperaturdifferenzen und einer 3monatigen feucht-kalten Stratifizierung. Bei *C. dubium* wurden ergänzend dazu der Effekt von Gibberellinsäure geprüft und der Jahreszyklus der Keimruhe verfolgt.

Schließlich wurde im Freiland ein zweijähriger Pflanzversuch angelegt, um die Wirkung von Konkurrenz, 6 Wochen Sommertrockenheit und 120 Tagen Winter-/Frühjahrsüberflutung - allein und in Kombination - auf das Überleben, das Wachstum, die Fortpflanzung und den Speicherhaushalt (Kohlenhydrate und Stickstoff) adulter Pflanzen zu erfassen. Zusätzlich wurden die an den Versuchspflanzen gewonnenen Ergebnisse mit denen von Pflanzen an jeweils zwei natürlichen Standorten im „Feuchtgebiet Internationaler Bedeutung“ Untere Havelniederung verglichen. Die Pionierarten *J. atratus* und *G. officinalis* wachsen dort eher auf tiefer gelegenen, überflutungsgefährdeten Standorten, während *C. dubium* als typische Art des Wirtschaftsgrünlandes bevorzugt höher gelegene, sommertrockenheitsgefährdetere Standorte besiedelt. In der Havelniederung erfolgten zusätzliche Messungen zur Populationsbiologie, Nährstoffdynamik und zur Störungsresistenz (Mahd, Herbivorie, Sommerhochwasser) der drei Arten. Die wichtigsten Ergebnisse lauten wie folgt:

1. Eine jährliche Überflutung verringerte nur bei *C. dubium* das Überleben in der Samenbank. Zudem hemmte sie bei den überlebenden Samen die Keimfähigkeit. Auch überflutete Samen von *G. officinalis* keimten nur mit minderem Erfolg. Bei beiden Arten nahm diese Hemmung vermutlich als Maß für die Tiefe der Keimruhe weder mit der Überflutungsdauer noch mit den Jahren zu. Stattdessen war sie stark vom aktuellen Untersuchungs- und vom Erntejahr der Samen abhängig.
2. Trockenheit hatte bei keiner Art einen Einfluss auf die Überlebensrate in der Samenbank. Nur auf die Keimfähigkeit wirkte sie bei *C. dubium* stark und bei *G. officinalis* moderat hemmend.
3. Die kleinen Samen der beiden typischen Pionierarten *G. officinalis* und *J. atratus* zeigten vor allem durch ihr absolutes Lichtbedürfnis eine Bindung an offene Standorte. Bei *J. atratus* wirkten hohe Temperaturen jedoch keimhemmend. Über das Erfassen einer Tag/Nacht-Temperaturdifferenz sind Samen von *J. atratus* nie, von *G. officinalis* nur im Spätsommer und von *C. dubium* stets fähig, Lücken in der Vegetation oder einen sinkenden Wasserspiegel zu erkennen. Das Niveau der primären Keimruhe war bei *C. dubium* ausreichend, um eine sofortige Keimung im Herbst zu ver-

- hindern. Vergrabene Samen zeigten einen jährlichen Keimruhezyklus. Feucht-kalte Stratifizierung wirkte nur teilweise, eine hohe Gibberellinsäure-Konzentration vollständig keimruheaufhebend.
4. Die experimentellen Untersuchungen bestätigten die Hypothese, dass die drei seltenen Stromtalar-ten nur eine geringe Konkurrenzkraft besitzen. Der Konkurrenzeffekt, d.h. die Konkurrenz-
wirkung, die von den drei Arten ausgeht, war äußerst gering. *C. dubium* wirkte sogar mutualistisch.
Bei allen drei Arten kam es unter Konkurrenz, die auf sie selbst einwirkt, zu Einschränkungen des
Überlebens, der Produktivität und des Wachstums. Morphologische Veränderungen waren bei
G. officinalis am ausgeprägtesten. Eine Biomasseallokation in die unterirdischen Organe fand sich
bei allen, eine Fluchtstrategie über eine relativ vermehrte Samenbildung nur bei *J. atratus*.
Auf stressphysiologischer Ebene führte Konkurrenz nur bei *G. officinalis* und *J. atratus*, nicht aber
bei *C. dubium*, zu Veränderungen. Gemessen wurde der α -Aminostickstoffgehalt der Blätter.
Sommertrockenheit führte generell, aber vor allem bei *G. officinalis* und *J. atratus* zu einer höhe-
ren Sensibilität gegenüber Konkurrenz. Mit Überflutung federte *G. officinalis* die Wirkung ab.
J. atratus gelang dies nur teilweise. *C. dubium* wuchs dagegen mutualistisch.
 5. Sowohl die physiologischen Befunde des Simulationsversuches als auch die der Untersuchungen
am natürlichen Standort bestätigten, dass zumindest *G. officinalis* und auch *J. atratus* Schwierig-
keiten haben, wachstumslimitierende Ressourcen wie Stickstoff rasch aufzunehmen und/oder effi-
zient umzusetzen. Berechnungen haben ergeben, dass *J. atratus* bis zu 65 % und *G. officinalis* et-
wa 30 % des Sprossstickstoffs am Ende der Vegetationsperiode in Richtung der unterirdischen
Überdauerungsorgane ableiten.
 6. Alle drei Arten waren im Hinblick auf ihre Überlebensrate sehr sommertrockenheitstolerant; ein
konkurrenzbedingtes Ausweichen auf höher gelegene, sommertrockenheitsgefährdetere Standorte
erscheint damit möglich.
Während *C. dubium* sogar seine Biomasse steigerte, sank die Biomasseproduktion bei *J. atratus*
und *G. officinalis* enorm ab. *J. atratus* gelang zwar auf Populationsebene ein kompensatorisches
Wachstum, beide Arten zeigten auch morphologische Anpassungen, dennoch gab es sowohl bei
G. officinalis als auch bei *J. atratus* starke Indizien für eine samengebundene Fluchtstrategie.
Die hohen Kosten, die mit dem Überstehen einer Sommertrockenheit verbunden sind, offenbaren
sich bei beiden Arten in einer starken Abnahme ihrer Überlebensrate unter Konkurrenz. Anderer-
seits besitzen überlebende Individuen von *G. officinalis* das Potential, den freigewordenen Raum
über eine starke Rametneubildung rasch wiederzubesetzen. Bei beiden Arten war es nicht oder
nicht mehr möglich, eine Osmoregulation über Kohlenhydrate nachzuweisen. Nur trockenstressty-
pische Veränderungen im Aminosäurestoffwechsel dokumentieren den im Vergleich zu *C. dubium*
stärkeren Stress. Grundlage für die flexible Reaktion von *C. dubium* auf Sommertrockenstress sind
Investitionen in die Wurzeln und wahrscheinlich eine geglückte Osmoregulation.
 7. Sowohl *J. atratus* als auch *G. officinalis* waren im Hinblick auf ihre Überlebensrate und ihr Dich-
tewachstum äußerst überflutungstolerant. Ein konkurrenzbedingtes Ausweichen auf extremere
Standorte im unteren Bereich des Überflutungsgradienten erscheint somit für beide Arten möglich.
J. atratus steigerte sogar seine Produktivität.
Von *C. dubium* überlebten hingegen nur wenige Individuen, die zudem ein stark reduziertes
Wachstum zeigten. Nur ihre Blattmeristeme waren anoxietolerant. Vergleiche der Aminosäure-
muster belegen, dass *C. dubium* in der Phase des Neuaustriebes im April tatsächlich einen stärker
anaeroben Stoffwechsel und angespannteren Energiehaushalt besitzt als *G. officinalis* und *J. atra-
tus*. Die Intoleranz von *C. dubium* basiert entweder auf allgemeinen postanoxischen Schäden oder

auf direkten Wurzelschäden. *J. atratus* und *G. officinalis* vermeiden Überflutungsstress, indem ihre hochgewachsenen Schosser den Wasserkörper rasch durchdringen. Zudem besitzt *G. officinalis* ausgedehnte Aerenchyme und *J. atratus* hohle Stängel mit gekammerten Blättern. Beiden fehlt jedoch die Fähigkeit zur konvektiven Druckventilation ihrer unterirdischen Organe. Bei allen drei Arten, d.h. auch bei *C. dubium*, fehlen klare Indizien für eine Fluchtstrategie nach Überflutung.

8. Das wichtigste Stärkespeicherorgan war stets die Wurzel und nicht das Rhizom. *J. atratus* und *G. officinalis* zeigten eine echte Speicherung, während *C. dubium* die Stärke „nur“ akkumulierte.
9. Am natürlichen Standort im Grünland wächst *C. dubium* sehr variabel in Raum und Zeit mit Dichten zwischen 2–180 Ramets/m². Die Halblebenszeit der verschiedenen Rametkohorten lag zwischen 0,1 und 1,3 Jahren. Einzelne Ramets wurden älter als 4 Jahre. Die Ramets vermehren sich nur einmal in ihrem Leben. Die höchste Wahrscheinlichkeit für einen vegetativen Ramet, sich in einen generativen Ramet umzuwandeln, lag bei 11,6 %. Es gelang indirekt nachzuweisen, dass die Stickstoffversorgung letzterer im Herbst über intraklonale Verbindungen zu vegetativen Ramets funktioniert. Dass *C. dubium* in der Aue auf Standorten im oberen Bereich des Höhengradienten mehr Schwierigkeiten hat als im mittleren Bereich, zeigte sich auf physiologischer, phänotypischer und entwicklungsbiologischer Ebene. Die unterschiedliche Wasserversorgung der Standorte ist dafür nicht ursächlich. Stattdessen wurden Unterschiede bei der N-Limitierung des Pflanzenwachstums nachgewiesen. Lediglich die Ergebnisse zum Speicherhaushalt der Wurzeln sprechen für eine Beeinträchtigung durch Sommertrockenheit. Dass *C. dubium* die tiefer gelegenen Standorte im Gebiet der Unteren Havelniederung meidet, unterstützt dagegen den experimentell erarbeiteten Nachweis ihrer Intoleranz gegenüber anoxischen Verhältnissen. Auf Populationsebene toleriert *C. dubium* Störungen durch Herbivorie, Mahd und Sommerflut. Die Feldmaus *Microtus arvalis* (Pallas, 1778) war der Konsument besonders stärkereicher Pfahlwurzeln.
10. *G. officinalis* kann mit kleinen, sekundären Rametserien flexibel auf wechselnde Umweltbedingungen reagieren. Alle Ramets sterben am Ende der Vegetationsperiode ab. Es wurden beträchtliche Dichten von mehr als 1800 Ramets/m² und 870 Ramets/Individuum beobachtet. Die meisten phänotypischen, entwicklungsbiologischen und physiologischen Standortunterschiede untermauern die im Simulationsversuch nachgewiesene Trockenstressempfindlichkeit dieser Art. Die Ergebnisse bestätigen aber auch die Hypothese einer zeitweisen Persistenz unter sommertrockenen Bedingungen. Typische physiologische Überflutungsstressmerkmale fanden sich, obwohl sie nicht sehr ausgeprägt waren, an beiden Standorten. Standortunterschiede beim Wachstum und der Phänologie lassen sich in Anlehnung an den Simulationsversuch nicht auf Effekte der winter-/frühjährlichen Überflutung zurückführen. Die Reaktionen auf herbivore Beschädigung waren typisch für apikaldominante Pflanzenarten. *G. officinalis* war nicht in der Lage, eine Sommerflut zu ertragen.
11. Das Wachstumsmuster von *J. atratus* war im Gegensatz zu zeitlichen Aspekten des Lebenszyklus und vieler morphologischer Merkmale variabel. Einige Ergebnisse am natürlichen Standort unterstützen den im Simulationsversuch herausgearbeiteten stimulierenden Einfluss der Überflutung. Sommertrockenheit spielte hingegen keine Rolle. Die Art beendet ihren Lebenszyklus im August. Eine nachfolgende Störung durch Sommerhochwasser übersteht sie unterirdisch überdauernd mit einer echten Stresstoleranz- statt einer Stressvermeidungsstrategie.

Die Ergebnisse der Arbeit erlauben es, einige spezifische Gefährdungsursachen der drei Stromtalarten abzuleiten. Auf deren Grundlage gibt die Arbeit Handlungsempfehlungen für einen verbesserten Artenschutz

Im abschließenden Ausblick sei auf zahlreiche weiterführende wissenschaftliche Untersuchungen hingewiesen, die sich aus der vorliegenden Arbeit ergeben haben:

Die dargelegten Ergebnisse zur Keimungsökologie können einen wichtigen Beitrag leisten, erfolgversprechende Schutzkonzepte zu entwickeln, bei deren Umsetzung die Neuetablierung von Populationen aller drei Arten begünstigt wird. In diesem Kontext sind aber weitere Untersuchungen gefordert. Dabei sollten Erkenntnisse zum Keimverhalten bei niedrigem Sauerstoffgehalt und zu Schwimmfähigkeit der Samen von *G. officinalis* und *J. atratus* gewonnen werden. Die Fähigkeit von Samen zu schwimmen und nach einer gewissen Zeit auf den Grund zu sinken (Coops *et al.* 1995), könnte beispielsweise dazu beitragen, dass die Samen im Frühling direkt auf die Bodenoberfläche gelangen. Es zeichnet sich weiterhin ab, dass Keimlinge dieser beiden Arten, die sehr spät in der Saison auftreten, sowohl niedrige Wintertemperaturen als auch die Winter/Frühjahrsüberflutung tolerieren müssen. Auch hierzu sind zusätzliche Studien nötig.

Unklar bleibt bei der Keimung von *J. atratus* aus der überfluteten Samenbank heraus die Interpretation der mit den Jahren, d.h. mit der Zahl der Überflutungszyklen, kürzer werdenden lag-Phasen, denn bei den Samen dieser Art gab es keinen Zusammenhang zwischen der Länge der lag-Phase als Maß für die Keimruhe und dem Keimungserfolg (siehe Abb.13).

Geprüft werden müsste neben dem Vorkommen der drei Arten in der Samenbank verschiedener Standorte der Unteren Havelniederung auch das tatsächlich Keimlingsaufkommen aller drei Arten im Freiland. Ob für *J. atratus* eine Ursache des fehlenden Vorkommens auf trockenen, konkurrenzfreien Standorten, trotz recht guter Sommertrockenheitstoleranz adulter Pflanzen, tatsächlich auf Samen- und Keimlingsebene liegt, sollte weiter verfolgt werden. Es gab ja bereits eine Hemmung der Keimung bei hohen Temperaturen. Auch über die Ausbreitung der drei Arten ist bislang noch wenig bekannt.

In der vorliegenden Arbeit wurde die geringe Konkurrenzkraft der drei Arten erstmals experimentell nachgewiesen. Bei *C. dubium* fielen zwei Besonderheiten auf. Erstens hatte die Art das Wachstum der zentralen Phytometerart *A. stolonifera* gefördert. Zweitens profitierte sie in den Überflutungsvarianten selbst vom Zusammenwachsen mit anderen Pflanzen. Beide mutualistischen Phänomene sollten Gegenstand zukünftiger Untersuchungen an dieser Art sein. Vor allem im Rahmen des ersten Punktes müsste die Rolle der beobachteten starken Mykorrhizierung der *C. dubium* Wurzeln evaluiert werden.

Bezüglich der Stickstoffernährung der drei Arten sind weitere Fragen aufgeworfen worden.

Die Ergebnisse der herbstlichen Transportaminosäuremuster standen im Widerspruch zur berechneten N-Retranslokation. Einen tieferen Einblick in die Transportprozesse würden Untersuchungen zum Xylem und Phloemsaft erwarten lassen. Die Analyse der jeweiligen Transportkomponenten könnte klären, welche Stoffgruppe sich in erster Linie für den N-Transport verantwortlich zeichnet. Vor allem interessiert, ob tatsächlich - wie vermutet - Polyamine und proteolytische Oligopeptide eine bedeutende Rolle spielen. Ob die dominierende Transportaminosäure artspezifisch ist und inwiefern sie von der Stickstoffquelle (Nitrat oder Ammonium) und dem Grad der Stickstoffversorgung abhängig sein, müsste über Ernährungsversuche geklärt werden.

Bedeutsam ist in diesem Zusammenhang auch die Speicherung von Stickstoff in den Überdauerungsorganen. Aminosäuren konnten als Hauptspeicherform ausgeschlossen werden. Die Kenntnis der Dynamik im N-Speicherhaushalt der unterirdischen Organe könnte weitere Rückschlüsse auf die störungssensiblen Phasen der Pflanzen (Mahd, Herbivorie) zulassen. Im Zusammenhang mit an dieser Stelle auch empfohlenen Untersuchungen zur Nitratreduktaseaktivität der Wurzeln im Jahresverlauf würden damit auch Interpretationen zur Abhängigkeit der Pflanzen von bodenbürtigem Stickstoff oder

gespeichertem Stickstoff erleichtert werden, die sich im Rahmen der vorliegenden Arbeit vor allem aus den Transportaminosäuremustern ergeben hatten.

Einsicht in die jahreszeitabhängige Dynamik der unterirdischen Assimilatverteilung am natürlichen Standort erweitert das Wissen um die störungssensiblen Phasen der Arten. Ob die verschiedenen Organe eine „echte“ Speicherung oder „nur“ eine Akkumulation von Kohlenhydraten zulassen, ist dabei eher von grundlegendem wissenschaftlichem Interesse. Bei *C. dubium* können sich daraus jedoch auch wichtige Einblicke in die Ursachen ihrer Anoxieintoleranz ergeben. Der Befund, dass die Höhe der Assimilatmenge keine Rolle bei der Toleranz spielt, sollte kritisch überprüft werden. Es bieten sich Versuche mit abgestuften Überflutungsdauern an, z.B. 20, 40, 60, 80, 120 Tage. Wesentlich ist dabei die Verknüpfung des Ausmaßes der Stärkemobilisierung sowohl mit dem bereits unter Wasser erfolgten Wachstum als auch mit dem Zeitpunkt der Wiederbelüftung. Dazu müsste zusätzlich das Ende der Überflutungsperiode variiert werden.

Auch die vermutete postanoxische Schädigung von *C. dubium* könnte vertiefend untersucht werden, und zwar indem einzelne enzymatische Aktivitäten getestet werden. Eine weitere Hypothese, die überprüft werden sollte, ist, ob das verminderte Überleben der Wurzelsysteme von *G. officinalis* und *C. dubium* mit ihrer Resistenz gegen Phytotoxine zusammenhängt.

Bezüglich der Toleranz der drei Arten gegenüber Sommertrockenheit sei das Phänomen der „versteckten“ Fluchtstrategie von *G. officinalis* hervorgehoben. Es wurde vermutet, dass die Ramets durch einen erhöhten Verzweigungsgrad eine verspätete Blütenbildung der Sekundärtriebe realisieren und somit das Risiko einer gescheiterten Samenbildung minimieren. Eine Überprüfung fehlt bislang.

Das Regenerationsvermögen der drei Arten 10 Monate nach einer Sommertrockenheit wurde in dieser Arbeit recht gut erfasst. Stressmarker wie Prolin könnten das unmittelbare Ausmaß eines Trockenstresses anzeigen.

Die tatsächliche Bedeutung der abiotischen Faktoren und auch der Nährstoffversorgung müsste bei *C. dubium* im Auentransekt über mehrere Populationen hinweg weiter verifiziert werden.

Darüber hinaus war es bei dieser Art im Freiland weder möglich die Ordnung der verschiedenen Ramets noch den Grad des Ressourcenaustausches untereinander zu erfassen. Auch diese beiden Aspekte könnten Gegenstand zukünftiger, experimenteller Forschung sein. Ebenso muss überprüft werden, ob die empfohlenen Veränderungen im Mahdregime tatsächlich zu einer verbesserten Populationsstruktur führen können. Ganz wesentlich sollte dabei die Analyse der genetischen Variabilität und der Größe der klonalen Individuen sein. Das gilt im übrigen auch für die anderen beiden Arten. Dem Erhalt hochdynamischer Flusssysteme mit einer Vielzahl ökophysiologisch differenzierter Populationen kommt in diesem Zusammenhang enorme Bedeutung zu.

Ein letzter interessanter Aspekt ergab sich 2002 aus den Beobachtungen an *J. atratus* an dem bis weit in den Frühsommer hinein überfluteten Standort J II. So fiel auf, dass die Halme einer mechanischen Belastung kaum standhalten können. Sie knickten auffallend leicht um. Offensichtlich sind die Halme von *J. atratus* weder besonders steif und fest, noch sind sie flexibel und dehnbar. Es ist zu überlegen, ob nicht auch in der fehlenden mechanischen Belastbarkeit eine der Ursachen für die Seltenheit dieser Art zu suchen ist, denn viele Feuchtgebietsarten folgen zumindest einer der beiden Adaptationsstrategien: hohe Bruchfestigkeit oder hohe Biegesteifigkeit (Koehl 1982, Brewer & Parker 1990).

Einige der Ergebnisse sollten darüber hinaus in Modelle einfließen, die die Populationsentwicklung der 3 Arten in der Unteren Havelniederung bei veränderter Abiotik und Nutzung vorraussagen können.

6 · Literaturverzeichnis

- Antognoni, F., Fornale, S., Grimmer, C., Komor, E., Bagni, N., 1998. Long distance transport of polyamines in phloem and xylem of *Ricinus communis* L.. *Planta* 204: 520-527.
- Arana, M.V., de Miguel, L.C., Sánchez, R.A., 2006. A phytochrome-dependent embryonic factor modulates gibberellin responses in the embryo and micropylar endosperm of *Datura ferox* seeds. *Planta* 223(4): 847-857.
- Armstrong, J., Armstrong, W., Beckett, P.M., Halder, J.E., Lythe, S., Holt, R., Sinclair, A., 1996. Pathways of aeration and the mechanisms and beneficial effects of humidity- and venturi-induced convections in *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.. *Aquat. Bot.* 54: 177-197.
- Armstrong, W., Brändle, R., Jackson, M.B., 1994. Mechanisms of flood tolerance in plants. *Acta Bot. Neerl.* 43(4): 307-358.
- Arpagaus, G., Brändle, R., 2000. The significance of α -amylase under anoxia stress in tolerant rhizomes (*Acorus calamus* L.) and nontolerant tubers (*Solanum tuberosum* L. var Desiree). *J. Exp. Bot.* 51(349): 1475-1477.
- Asby, G., 1973. Development of Root Buds in *Cnidium dubium* and some other herbaceous plants. *Bot. Tidsskrift* 68 (1): 30-40.
- Ascherson, P., 1859. Pflanzengeographische Studien über die Flora der Mark Brandenburg. II. Über die dem Alluvium, Diluvium (und den älteren Bildungen) eigentümlichen Gefäßpflanzen (mit Pflanzenverzeichnis). *Verh. Bot. Vereins der Provinz Brandenburg.* 1: 27-41.
- Bai, Y., Romo, J.T., Young, J.A., 1995. Influences of temperature, light and water stress on germination of fringed sage (*Artemisia frigida*). *Weed Sci.* 43: 219-225.
- Bakker, J.P., Poschod, P., Strykstra R.J., Bekker, R.M., Thompson, K., 1996. Seed banks and seed dispersal: important topics in restoration ecology. *Acta Bot. Neerl.* 45; 461-490.
- Baldwin, D.S., Mitchell, A.M., 2000. The effects of drying and re-flooding on the sediment and soil nutrient dynamics of lowland river-floodplain systems: A synthesis. *Regul. Rivers: Res. Manage.* 16(5): 457-467.
- Balisky, A.C., Burton, P.J., 1993. Distinction of soil thermal regimes under various experimental vegetation covers. *Can. J. Soil Sci.* 73(4): 411-420.
- Barea, J.M., Pozo, M.J., Azcon, R., Azcon-Aguilar, C., 2005. Microbial co-operation in the rhizosphere. *J. Exp. Bot.* 56(417): 1761-1778.
- Baruch, Z., 1994. Responses to drought and flooding in tropical forage grasses. I. Biomass allocation, leaf growth and mineral nutritions. *Plant Soil* 164: 87-96.
- Baskin, J.M., Baskin, C.C., 1983. Germination ecology of *Veronica arvensis*. *J. Ecol.* 71: 57-68.
- Baskin, C.C., Baskin, J.M., 1988. Germination ecophysiology of herbaceous plant species in a temperate region. *Am. J. Bot.* 75(2): 286-305.
- Baskin, C.C., Baskin, J.M., Spooner, D.M., 1989. Role of temperature, light and date: seeds were exhumed from soil on germination of four wetland perennials. *Aquat. Bot.* 35: 387-394.
- Baskin, C.C., Baskin, J.M., Chester, E.W., 1993. Germination ecology of *Leptochloa panicoides*, a summer annual grass of seasonally dewatered mudflats. *Acta Ecol.* 14(5): 693-704.
- Baskin, C.C., Chester, E.W., Baskin, J.M., 1996. Effect of flooding on annual dormancy cycles in buried seeds of two wetland *Carex* species. *Wetlands* 16: 84-88.
- Baskin, C.C., Baskin, J.M., 1998. *Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination.* Academic Press, San Diego.
- Baskin, C.C., Baskin, J.M., Chester, E.W., 2000. Effect of flooding on the annual dormancy cycle and on germination of seeds of the summer annual *Schoenoplectus purshianus* (Cyperaceae). *Aquat. Bot.* 67: 109-116.
- Baskin, C.C., Baskin, J.M., 2002. Achene Germination Ecology of the Federally Threatened Floodplain Endemic *Boltonia decurrens* (Asteraceae). *Am. Midl. Nat.* 147: 16-24.
- Baskin, J.M., Baskin, C.C., 2004. A classification system for seed dormancy. *Seed Sci. Res.* 14: 1-16.
- Batlla, D., Benech-Arnold, R.L., 2003. A quantitative analysis of dormancy loss dynamics in *Polygonum aviculare* L. seeds: Development of a thermal time model based on changes in seed population thermal parameters. *Seed Sci. Res.* 13(1): 55-68.
- Becker, T.W., Fock, H.P., 1986. The activity of nitrate reductase and the pool sizes of some amino acids and some sugars in water-stressed maize leaves. *Photosynthesis Res.* 8: 267-274.
- Bekker, R.M., Oomes, M.J.M., Bakker, J.P., 1998. The impact of groundwater on soil seed bank survival. *Seed Sci. Res.* 8: 399-404.
- Bendix, M., Tornbjerg, T., Brix, H., 1994. Internal gas transport in *Typha latifolia* L. and *Typha angustifolia* L. 1. Humidity-induced pressurization and convective throughflow. *Aquat. Bot.* 49: 75-89.

- Bernhardt, K.G., 1995. Unterschiedliche Besiedlungsstrategien von *Juncus articulatus* als kolonisierende Art an Stillgewässern. *Verh. Ges. f. Ökologie* 24: 93-98.
- Berjak, P., Villiers, T.A., 1972. Ageing in plant embryos. II. Age-induced damage and its repair during early germination. *New Phytol.* 71, 135-144.
- Bischoff, A., 2002. Dispersal and establishment of floodplain grassland species as limiting factors in restoration. *Biol. Conserv.* 104: 25-33.
- Blom, C.W.P.M., Voeselek, L.A.C.J., 1996. Flooding: the survival strategies of plants. *Trends Ecol. Evol.* 11, 290-295.
- Bouwmeester, H.J., Karssen, C.M., 1992. The Dual Role of Temperature in the Regulation of the Seasonal-Changes in Dormancy and Germination of Seeds of *Polygonum-Persicaria* L. *Oecologia* 90(1): 88-94.
- Bouwmeester, H.J., Karssen, C.M., 1993: Annual changes in dormancy and germination in seeds of *Sysimbrium officinale*. *Plant Physiol.* 124: 179-191.
- Bozinovic, F., Novoa, F.F., Nespolo, R.F., 1997. Effect of dietary composition on food selection and assimilation in the leaf-eared mouse (*Phyllotis darwini*) inhabiting central Chile. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 70(2): 289-295.
- Bradshaw, L., Goldberg, D.E., 1989. Resource levels in undisturbed vegetation and mole mounds in old fields. *Am. Midl. Nat.* 121: 176-183.
- Brändel, M., 2006. Effect of temperature on dormancy and germination in three species in the Lamiaceae occurring in northern wetlands. *Wetlands Ecol. Manage.* 14: 11-28.
- Brewer, C.A., Parker, M., 1990. Adaptation of macrophytes to life in moving water: upslope limits and mechanical properties of stems. *Hydrobiologia* 194: 133-142.
- Brežina, S., Koubek, T., Münzbergová, Z., Herben, T., 2006. Ecological benefits of integration of *Calamagrostis epigejos* ramets under field conditions. *Flora* 2001: 461-467.
- Brix, H., Sorrell, B.K., Orr, P.T., 1992. Internal Pressurization and Convective Gas-Flow in Some Emergent Fresh-Water Macrophytes. *Limnol. Oceanogr.* 37(1): 1420-1433.
- Budelsky R.A., Galatowitsch, S.M., 1999. Effects of moisture, temperature, and time on seed germination of five wetland Carices: Implications for restoration. *Restor. Ecol.* 7(1): 86-97.
- Bullock, J.M., Hill, B.C., Silvertown, J., 1994. Tiller dynamics of 2 grasses – responses to grazing, density and weather. *J. Ecol.* 82 (2): 331-340.
- Burkart, M., 1995. *Juncus atratus* KROCKER in Nordostdeutschland. *Verh. Bot. Ver. Berlin Brandenburg* 128: 83-107.
- Burkart, M., Kummer, V., Fischer, W., 1995. Floristische Neu- und Wiederfunde im Gebiet der Unteren Havel. *Mitt. Flor. Kart. Halle* 20: 24-36.
- Burkart, M., Prasse, R., 1996. Zur pflanzlichen Besiedlung wechsellasser Pionierstandorte im Elbhavekwinkel. *Untere Havel Naturkundliche Berichte* 5: 38–50.
- Burkart, M., 1998. Die Grünlandvegetation der unteren Havelaue in synökologischer und syntaxonomischer Sicht. *Arch. Naturwiss. Dissertat.*, Bd. 7, Martina Galunder, Wiehl, 1-157.
- Burkart, M., 2001. River corridor plants (Stromtalpflanzen) in Central European lowland: a review of a poorly understood plant distribution pattern. *Global Ecol. Biogeogr.* 10: 449-468.
- Callaway, R.M., King, L., 1996. Temperature-driven variation in substrate oxygenation and the balance of competition and facilitation. *Ecology* 77: 1189-1195.
- Caputo, C., Barneix A. J., 1999. The Relationship between Sugar and Amino Acid Export to the Phloem in Young Wheat Plants. *Ann. Bot.* 84: 33-38.
- Carlsson, B.A., Callaghan, T.V., 1994. Impact of Climate-Change Factors on the Clonal Sedge *Carer Bigelowii* - Implications for Population-Growth and Vegetative Spread. *Ecography* 17(4): 321-330.
- Casper, B.B., Jackson, R.B., 1997. Plant competition underground. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 28: 545-570.
- Castrillo, M., 1992. Sucrose metabolism in bean plants under water deficit. *J. Exp. Bot.* 43(12): 1557-1561.
- Chaloupecká, E., Lepš, J., 2004. Equivalence of competitor effects and tradeoff between vegetative multiplication and generative reproduction: case study with *Lychnis flos-cuculi* and *Myosotis nemorosa*. *Flora* 199(2): 157-167.
- Chambers, J.C., Mac Mahon, J.A., 1994. A day in the life of of a seed: movements and fates of seeds and their implications for natural and managed systems. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 25: 263-292.
- Chapin, F.S., Schulze, E.-D., Mooney, H.A., 1990. The ecology and economics of storage in plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 21: 423-447.
- Cheplick, G.P., 1997. Responses to severe competitive stress in a clonal plant: differences between genotypes. *Oikos* 79: 581-591.
- Cheplick, G.P., Gutierrez, C.M., 2000. Clonal growth and storage in relation to competition in genets of the rhizomatous perennial *Amphibromus scabrivalvis*. *Can. J. Bot.* 78: 537-546.

- Cisková, H., Istvanovics, V., Bauer, V., Balats, L., 2001. Low levels of reserve carbohydrates in reed (*Phragmites australis*) stands of Kis-Balaton, Hungary. *Aquat. Bot.* 69: 209-216.
- Clarkson, D.T., Jones, L.P.H., Purves, J.V., 1992. Absorption of nitrate and ammonium by *Lolium perenne* from flowing solution cultures at low root temperature. *Plant Cell Environ.* 15: 99-106.
- Clary, J., Save, R., Biel, C., De Herralde, F., 2004. Water relations in competitive interactions of Mediterranean grasses and shrubs. *Ann. Appl. Biol.* 144(2): 149-155.
- Coops, H., Van der Velde, G., 1995. Seed dispersal, germination and seedling growth of six helophyte species in relation to water-level zonation. *Freshw. Biol.* 34, 13-20.
- Courtney, A.D., 1968. Seed dormancy and field emergence in *Polygonum aviculare*. *J. Appl. Ecol.* 5: 675-684.
- Crawford, R.M.M., Studer, C., Studer, K., 1989. Deprivation indifference as a survival strategy in competition – advantages and disadvantages of anoxia tolerance in wetland vegetation. *Flora* 182 (3-4): 189-201.
- Crawford, R.M.M., 1992. Oxygen availability as an ecological limit to plant distribution. *Adv. Ecol. Res.* 23: 93-184.
- Crawford, R.M., Brändle, R., 1996. Oxygen Deprivation Stress in a Changing Environment. *J. Exp. Bot.* 47(2): 145-159.
- Crawford, L.A., Bown, A.W., Breikreuz, K.E., Guinel, F. C., 1994. The Synthesis of [gamma]-Aminobutyric Acid in Response to Treatments Reducing Cytosolic pH. *Plant Phys.* 104(3): 865-871.
- Cutler, J.M., Rains, D.W., Loomis, R.S., 1977. Importance of Cell-Size in Water Relations of Plants. *Physiol. Plant.* 40 (4): 255–260.
- DaCosta, M., Huang, B.R., 2006. Changes in carbon partitioning and accumulation patterns during drought and recovery for colonial bentgrass, creeping bentgrass, and velvet bentgrass. *J. Am. Soc. Hort. Sci.* 131 (4): 484-490.
- De Groot, C.C., Marcelis, L.F.M., Van den Boogaard, R., Lambers, H., 2003. Growth and dry-mass partitioning in tomato as affected by phosphorus nutrition and light. *Plant, Cell Environ.* 24(12): 1309-1317.
- De Jong T.J., Klinkhammer P.G.L., Prins A.H., 1986. Flowering behaviour of the monocarpic perennial *Cynoglossum officinale* L. *New Phytol.* 103: 219-229.
- De Nooij, R.J.W., Verberk, W.C.E.P., Lenders, H.J.R., Leuven, R.S.E.W., Nienhuis, P.H., 2006. The importance of hydrodynamics for protected and endangered biodiversity of lowland rivers. *Hydrobiologia* 565: 153-162.
- Delauney, A.J., Verma, D.P.S., 1993. Proline biosynthesis and osmoregulation in plants. *Plant J.* 4(2): 215-223.
- Deutscher Wetterdienst, Homepage. 29.9.2007. 29.9.2007 <http://www.dwd.de>
- Dubinina, I.M., 1961. Metabolism of roots under various levels. of aeration. *Soviet Plant Physiol.* 8: 395-406 (in Russisch mit englischem Abstrakt).
- Dumortier, M., Verlinden, A., Beeckman, H., van der Mijnsbrugge, K., 1996. Effects of harvesting dates and frequencies on above and below-ground dynamics in Belgian wet grasslands. *Ecoscience* 3: 190-198.
- Eckstein, R.L., 2005. Differential effects of interspecific interactions and water availability on survival, growth and fecundity of three congeneric grassland herbs. *New Phytol.* 166 (2): 525-536.
- Ehrlén, J., Syrjänen, K., Leimu, R., Garcia, M.B., Lehtilä, K., 2005. Land use and population growth of *Primula veris*: an experimental demographic approach. *J. Appl. Ecol.* 42(2): 317-326.
- Ehrlich, P.R., 1988. The loss of diversity: causes and consequences. In *Biodiversity*, E.O.Wilson & F.M.Peter (eds.), pp. 21-27, National Academy Press, Washington D.C.
- Ekstam, B., Johannesson, R., Milberg, P., 1999. The effect of light and number of diurnal temperature fluctuations on germination of *Phragmites australis*. *Seed Sci. Res.* 9: 165-170.
- Ellenberg, H., 1991. In: *Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa*. H. Ellenberg, H.E. Weber, R. Düll, V. Wirth, W. Werner, D. Paulißen (Eds). 3. Aufl. *Scripta Geobotanica* 18, Göttingen, S. 9-166.
- El-Shourbagy, M.N., Kishk, H.T., 1975. Sodium Chloride Effects on the Sugar Metabolism of Several Plants. *Phyton (Austria)* 17: 101-108.
- Emerson, D., Weiss, J.V., Megonigal, J.P., 1999. Iron-oxidizing bacteria are associated with ferric hydroxide precipitates (Fe-plaque) on the roots of wetland plants. *Appl. Environ. Microbiol.* 65(6): 2758-2761.
- Eriksson, O., 1992. Evolution of seed dispersal and recruitment in clonal plants. *Oikos* 63: 449-453.
- Eriksson, O., 2005. Game theory provides no explanation for seed size variation in grasslands. *Oecologia* 144(1): 98-105.
- Ervin, G.N., Wetzel, R.G., 2000. Allelochemical Autotoxicity in the Emergent Wetland Macrophyte *Juncus effusus* (Juncaceae), *Amer. J. Bot.* 87(6): 853-860.
- Fargione, J., Tilman, D., 2006. Plant species traits and capacity for resource reduction predict yield and abundance under competition in nitrogen-limited grassland. *Funct. Ecol.* 20(3): 533-540.
- Figuerola, J.A., Lusk, C.H., 2001. Germination requirements and seedling shade tolerance are not correlated in a Chilean temperate rain forest. *New Phytol.* 152(3): 483-489.

- Fischer, M., Matthies, D., 1998. Experimental demography of the rare *Gentianella germanica*: Seed bank formation and microsite effects on seedling establishment. *Ecography* 21: 269-278.
- Fischer, M., van Kleunen, M., Schmid, B., 2004. Experimental life-history evolution: selection on growth form and its plasticity in a clonal plant. *J. Evol. Biol.* 17: 331-341.
- Flaig, H., Mohr, H., 1992. Assimilation of nitrate and ammonium by the Scots Pine (*Pinus sylvestris*) seedlings under conditions of high nitrogen supply. *Physiol. Plant.* 84: 568-576.
- Foley, M.E., 1992. Effect of soluble sugars and gibberellic-acid in breaking dormancy of excised wild oat (*Avena-fatua*) embryos. *Weed Sci.* 40(2): 208-214.
- Fukao, T., Bailey-Serres, J., 2004. Plant responses to hypoxia - is survival a balancing act? *Trends Plant Sci.* 9: 449-456.
- Gao, Z.F., Sagi, M., Lips, S.H., 1998. Carbohydrate-metabolism in leaves and assimilate partitioning in fruits of tomato (*Lycopersicon esculentum* L.) as affected by salinity. *Plant Sci.* 135: 149-159.
- Gardner, S.N., Mangel, M., 1999. Modelling investments in seed, clonal offspring, and translocation in a clonal plant. *Ecology* 80: 1202-1220.
- Gaudet, C.L., Keddy, P.A., 1995. Competitive performance and species distribution in shoreline plant communities: a comparative approach. *Ecology* 76: 280-291.
- Gebauer, R.L.E., Reynolds, J.F., Tenhunen, J.D., 1995. Growth and allocation of the arctic sedges *Eriophorum angustifolium* and *E. vaginatum*: effects of variable soil oxygen and nutrient availability. *Oecologia* 104(3): 330-339.
- Gerken, B., 1988. *Auen – verborgene Lebensadern der Natur*. Rombach Verlag, Freiburg.
- Gibbs, J., Greenway, H., 2003. Mechanisms of anoxia tolerance in plants. I. Growth, survival and anaerobic catabolism. *Funct. Plant Biol.* 30(1):1-47.
- Gloser, V., 2002. Seasonal changes of nitrogen storage compounds in a rhizomatous grass *Calamagrostis epigeios*. *Biol. Plant.* 45 (4): 563-568.
- Gloser, V., 2005. The consequences of lower nitrogen availability in autumn for internal nitrogen reserves and spring growth of *Calamagrostis epigeios*. *Plant Ecol.* 179 (1): 119-126.
- Goldberg, D.E., Fleetwood, L., 1987. Competitive effect and response in four annual plants. *J. Ecol.* 75: 1113-1143.
- Goldberg, D.E., 1990. Components of resource competition in plant communities. In J.B. Grace & D. Tilman (eds), *Perspectives on Plant Competition*. The Blackburn Press, Caldwell. pp.27-49.
- Goldberg, D.E., Landa, K., 1991. Competitive effect and response: hierarchies and correlated traits in the early stages of competition. *J. Ecol.* 79: 1013-1030.
- Good, A. G., Muench, D. G., 1993. Long-Term Anaerobic Metabolism in Root Tissue (Metabolic Products of Pyruvate Metabolism). *Plant Phys.* 101(4): 1163-1168.
- Grace, J.B., 1990. On the relationship between plant traits and competitive ability. In J.B. Grace & D. Tilman (eds), *Perspectives on Plant Competition*. The Blackburn Press, Caldwell. pp.51-65.
- Greenhouse, S.W., Geisser, S., 1959. On methods in the analysis of profile data. *Psychometrika* 24: 95-112.
- Grime, J.P., Mason, G., Curtis, A.V., Rodman, J., Band, S.R., Mowforth, M.A.G., Neal, A.M., Shaw, S., 1981. A comparative study of germination characteristics in a local flora. *J. Ecol.* 69: 1017-1059.
- Grime, J.P., Mackay, J.M.L., Hillier, S.H., Read, D.J., 1987. Floristic diversity in a model system using experimental microcosms. *Nature* 328: 420-422.
- Grime, J.P., 2001. *Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties*. John Wiley & Sons, Chichester.
- Grosse, W., 1996. Pressurised ventilation in floating-leaved aquatic macrophytes. *Aquat. Bot.* 54(2-3): 137-150.
- Groth, A.T., Lovett-Doust, L., Lovett-Doust, J., 1996. Population density and module demography in *Trapa natans* (Trapaceae), an annual, clonal aquatic macrophyte. *Am. J. Bot.* 83 (11): 1406-1415.
- Grushvitzky, I.V., 1967. After-ripening of seeds of primitive tribes of Angiosperms, conditions and peculiarities. In: H. Borris (Ed.) *Physiologie, Ökologie und Biochemie der Keimung*, 1st edn, Ernst-Moritz-Arndt-Universität, Greifswald.
- Guichon, M.L., Benitez, V.B., Abba, A., Borgnia, M., Cassini, M.H., 2003. Foraging behaviour of coypus: Why do coypus consume aquatic plants? *Acta Oecol.- Intern. J. Ecol.* 24(5-6): 241-246.
- Gutterman, Y., 1992. Maternal effects on seeds during development. In: Fenner, M. (Ed.) *Seeds. The Ecology of Regeneration in Plant Communities*, 1st edn, CAB International, Wallingford.
- Gzik, A., 1996. Accumulation of proline and pattern of α -amino acids in sugar beet plants in response to osmotic, water and salt stress. *Environ. Exp. Bot.* 36(1): 29-38.
- Gzik, A., 1998. Reaktionen charakteristischer Flussauengräser auf verschiedene Stressoren in Abhängigkeit von der Stressinduktion. *Verh. Ges. Oekol.* Bd.28: 91-97.

- Haldemann, C., Brändle, R., 1986: Seasonal-variations of reserves and of fermentation processes in wetland plant rhizomes at the natural site. *Flora* 178(5): 307-313.
- Haldemann, C., Brändle, R., 1988: Amino acid composition in rhizomes of wetland species in their natural habitat and under anoxia. *Flora* 180: 407-411.
- Härdtle, W., Redecker, B., Assmann, T., Meyer, H., 2006. Vegetation responses to environmental conditions in floodplain grasslands: Prerequisites for preserving plant species diversity. *Basic Appl. Ecol.* 7(3): 280-288.
- Harju, A., Hakkarainen, O., 1997. Effect of protein and birch-bark powder on selection of food by rodent voles (*Microtus oeconomus*). *J. Mammal.* 78 (2): 563-568.
- Harper, J.L., Obeid, M., 1967. Influence of seed size and depth of sowing on the establishment and growth of varieties of fiber and oil seed flax. *Crop Sci.* 7: 527-532.
- Harper, J.L., 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press, London.
- Hartnett, D.C., Wilson, G.W.T., 2002. The role of mycorrhizas in plant community structure and dynamics: lessons from grasslands. *Plant Soil* 244(1-2): 319-331.
- Hartzendorf, T., Rolletschek, H., 2001. Effects of NaCl-salinity on amino acid and carbohydrate contents of *Phragmites australis*. *Aquat. Bot.* 69: 195-208.
- Hayes, R.G., Klein, W.H., 1974. Spectral quality influence of light during development of *Arabidopsis thaliana* plants in regulating seed germination. *Plant Cell Physiol.* 15: 643-653.
- Hendry, G.A.F., 1994. Oxygen and environmental stress in plants: an evolutionary context. *Proc. R. Soc. Edinb. Sect. A* 102B: 155-165.
- Herben, T., Krahulec, F., Hadincová, V., Kovářová, M., 1993. Small-scale spatial dynamics of plant species in a grassland community over six years. *J. Veg. Sci.* 4: 171-178.
- Hiller, K., Melzig, M.F., 2006. *Lexikon der Arzneipflanzen und Drogen*. area verlag, Erfstadt.
- Hölzel, N., Otte, A., 2004a. Ecological significance of seed germination characteristics in flood-meadow species. *Flora* 199, 12-24.
- Hölzel, N., Otte, A., 2004b. Inter-annual variation in the soil seed bank of flood-meadows over two years with different flooding patterns. *Plant Ecol.* 174(2): 279-291.
- Hölzel, N., Otte, A., 2004c. Assessing soil seed bank persistence in flood-meadows: The search for reliable traits. *J. Veg. Sci.* 15(1): 93-100.
- Honek, A., Martinkova, Z., 1992. The induction of secondary seed dormancy by oxygen deficiency in a barnyard grass *Echinochloa crus-galli*. *Experientia* 48: 904-906.
- Hultin, E., Torssell, K., 1965. Alkaloid-Screening of Swedish Plants. *Phytochemistry* 4, 425-433.
- Hsiao, T.C., 1973. Plant responses to water stress. *Annu. Rev. Plant Phys.* 24: 519-570.
- Itzerott, S., Kaden, K., 2003. Die hydrologischen Verhältnisse in der Unteren Havelniederung. *Brandenburgische Umwelt Ber.* 13: 27-52.
- Jacobsen, J.V., Hanson, A.D., Chandler, P.C., 1986. Water stress enhances expressions of an α -amylase gene in barley (*Hordeum vulgare* cultivar Betzes) leaves. *Plant Physiol.* 80: 350-359.
- Jaeger, C.H., Monson, R.K., 1992. The adaptive significance of nitrogen storage in *Bistorta bistortoides*, an alpin herb. *Oecologia* 92: 578-585.
- Jensen, C.R., Jacobsen, S.E., Andersen, M.N., Nunez, N., Andersen, S.D., Rasmussen, L., Mogensen, V.O., 2000. Leaf gas exchange and water relation characteristics of field quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) during soil drying. *Eu. J. Agron.* 13 (1): 11-25.
- Jensen, K., Gutekunst, K., 2003. Effects of litter on establishment of grassland plant-species: the role of seed size and successional status. *Basic Appl. Ecol.* 4(6): 579-587.
- Jensen, K., 2004. Dormancy patterns, germination ecology, and seed-bank types of twenty temperate fen grassland species. *Wetlands* 24(1): 152-166.
- Jongejans, E., De Kroon, H., Berendse, F., 2006. The interplay between shifts in biomass allocation and costs of reproduction in four grassland perennials under simulated successional. *Oecologia* 147(2): 369-378.
- Joslin, J.D., Wolfe, M.H., 1998. Impacts of water input manipulations on fine root production and mortality in a mature hardwood forest. *Plant Soil* 2004(2):165-174.
- Justin, S.H.F.W., Armstrong, W., 1987. The anatomical characteristics of roots and plant response to soil flooding. *New Phyt.* 105: 465-495.
- Kaden, K., Itzerott, S., 2003. Eine landschaftliche Charakteristik der Unteren Havelniederung bei Gülpe. *Brandenburgische Umwelt Ber.* 13, 16-26.
- Keddy, P.A., 1976. Lakes as islands: the distributional ecology of two aquatic plants, *Lemna minor* L. and *Lemna trisulca* L. *Ecology* 57: 353-359.
- Keddy, P.A., Twolan-Strutt, L., Wisheu, I.C., 1994. Competitive effect and response rankings in 20 wetland plants: are they consistent across three environments? *J. Ecol.* 82: 635-643.

- Keddy, P.A., Fraser, H.L., Wisheu, I.C., 1998. A comparative approach to examine competitive response of 48 wetland plant species *J. Veg. Sci.* 9: 777-786.
- Keddy, P.A., 2000. *Wetland ecology principles and conservation* (Cambridge studies in Ecology). Cambridge University Press, Cambridge.
- Keddy, P.A., Gaudet, C., Fraser, L.H., 2000. Effects of low and high nutrients on the competitive hierarchy of 26 shoreline plants. *J. Ecol.* 88: 413-423.
- Kehr, J.T., Deguise, I., 2004. Habitat loss and the limits to endangered species recovery. *Ecol. Lett.* 7: 1163-1169.
- Kennedy, R.A., Rumpho, M.E., Fox, T.C., 1992. Anaerobic Metabolism in Plants. *Plant Phys.* 100(1):1-6
- Kinzel, H., 1982. *Pflanzenökologie und Mineralstoffwechsel*. 1. Auflage, Ulmer Verlag, Stuttgart.
- Knösche, R., 2003. Zur Phosphatrücklösung aus Augewässersedimenten unter veränderter Hochwasserdynamik. *Brandenburgische Umwelt Ber.* 13: 102-113.
- Koehl, M.A.R., 1982. The interaction of moving water and sessile organisms. *Sci. Am.* 247: 110-122.
- Kohl, J.G., Henning, M., 1987. Amino acid content and pattern as an indicator of the hyperfertilisation of regressive stands of common reed (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steudel). *Arch. Hydrobiol.* 27: 203-210.
- Kohl, J.G., Voitke, P., Kuhl, H., Henze, R., Merkel, C., 1995. Characterization of the nitrogen budget of the above-ground biomass in *Phragmites australis* at littoral lake sites of different trophical status in relation to reed decline. *EUREED, Final Report No. 4*.
- Kohl, J.G., Voitke, P., Kühl, H., Dewender, M., König, G., 1998. Seasonal changes in dissolved amino acids and sugars in basal culm internodes as physiological indicators of the C/N-balance of *Phragmites australis* at littoral sites of different trophic status. *Aquat. Bot.* 60(3): 221-240.
- Kolarovič, L., Luxová, M., Valentovič, P., 2006. Effect of osmotic stress in early stages of ontogenesis on root respiration, growth, sugar content, and cell injury in maize seedlings differing in drought sensitivity. *J. Integrative Plant Biology* 48(7): 814-822.
- Kolb, R.M., Rawyler, A., Braendle, R., 2002. Parameters affecting the early seedling development of four neotropical trees under oxygen deprivation stress. *Ann. Bot.* 89(5): 551-558.
- Korneck, D., Schnittler, M., Vollmer, I., 1996. Rote Liste der Farn- und Blütenpflanzen (Pteridophyta et Spermatophyta) Deutschlands. In: *Rote Liste gefährdeter Pflanzen Deutschlands. Schriftenreihe Vegetationskunde* 28: 21-187. Bonn-Bad Godesberg.
- Kotorová I., Lepš J., 1999: Comparative ecology of seedling recruitment in an oligotrophic wet meadow. *J. Veg. Sci.* 10: 175-186.
- Křenová, Z., Lepš, J., 1996. Regeneration of a *Gentiana pneumonanthe* population in an oligotrophic wet meadow. *J. Veg. Sci.* 7: 107-112.
- Krüger, W., 1983. Zur Dynamik oberflächennahen Grundwassers im Untersuchungsgebiet bei Gülpe. *Wiss. Z. Pädagog. Hochschule Potsdam, Math.-Naturwiss. Reihe* 27(3): 517-529.
- Kühl, H., Voitke, P., Kohl, J.G., 1997. Strategies of nitrogen cycling of *Phragmites australis* at two sites differing in nutrient availability. *Int. Rev. Gesamten Hydrobiol.* 82(1): 57-66.
- Kühl, H., Koppitz, H., Rolletschek, H., Kohl, J.G., 1999. Clone specific differences in a *Phragmites australis* stand I. Morphology, genetics and site description. *Aquat. Bot.* 64(3-4): 235-246.
- Kummer, V., Burkart, M., 1997. Die Flora der Stromtalwiesen an der unteren Havel und andere botanische Besonderheiten. *Havelreport 1, Die untere Havelniederung und ihre herausragende Bedeutung für den Naturschutz*: 30-39. Eberswalde, Böhne.
- Kumar, R., Srivastava, G.C., 1992. Effect of water stress on ammonia assimilating enzymes in the leaves of sunflower (*Helianthus annuus* L.) *Indian J. Plant Physiol.* 35: 140-144.
- Kutschera, L., Lichtenegger, E., 1992. *Wurzelatlas mitteleuropäischer Grünlandpflanzen*, Band 2/Teil 1. G. Fischer Verlag, Stuttgart.
- Lalonde, S., Tegeder, M., Throne-Holst, M., Frommer, W.B., Patrick, J.W., 2003. Phloem loading and unloading of sugars and amino acids. *Plant Cell Environ.* 26(1): 37-56.
- Lamb, E.G., Cahill, J.F., 2006. Consequences of differing competitive abilities between juvenile and adult plants. *Oikos* 112: 502-512.
- Langens-Gerrits, M.M., Nashimoto, S., Croes, A.F., de Klerk, G.J., 2001. Development of dormancy in different lili genotypes regenerated in vitro. *Plant Growth Reg.* 34(2): 215-222.
- Lawlor, D.W., 1995. The effects of water deficit on photosynthesis. In: N. Smirnoff (Ed.), *Environment and plant metabolism*. Bios Scientific Publishers, Oxford, pp. 129-160.
- Leck, M.A., 1996. Germination of macrophytes from a Delaware River tidal freshwater wetland. *Bull. Torrey Bot. Club* 123(1): 48-67.

- Lehtila, K., 2000. Modelling compensatory regrowth with bud dormancy and gradual activation of buds. *Evol. Ecol.* 14 (4-6): 315-330.
- Lennartsson, T., Nilsson, P., Tuomi, J., 1998. Induction of overcompensation in the field gentian, *Gentianella campestris*. *Ecology* 79 (3): 1061-1072.
- Lennartsson, T., Oostermeijer, J.G.B., 2001. Demographic variation and population viability in *Gentianella campestris*: effects of grassland management and environmental stochasticity. *J. Ecol.* 89 (3): 451-463.
- Lenssen, J.P.M., Menting, F.B.J., van der Putten, W.H., Blom, C.W.P.M., 1999. Control of plant species richness and zonation of functional groups along a freshwater flooding gradient. *Oikos* 86(3): 523-534.
- Lenssen, J.P.M., Menting, F.B.J., van der Putten, W.H., Blom, C.W.P.M., 2000. Vegetative reproduction by species with different adaptations to shallow-flooded habitats. *New Phyt.* 145(1): 61-70.
- Li, B., Suzuki, J., Hara, T., 1999. Competitive ability of two *Brassica* varieties in relation to biomass allocation and morphological plasticity under varying nutrient availability. *Ecol. Res.* 14: 255-266.
- Libbert, W., 1931. Die Pflanzengesellschaften im Überschwemmungsgebiet der unteren Warthe in ihrer Abhängigkeit vom Wasserstande. *Jahrbuch des naturwissenschaftlichen Vereins der Neumark* 3: 25-40.
- Lindquist, E.F., 1953. *Design and Analysis of Experiments in Psychology and Education*. Houghton Mifflin Company, Boston.
- Lippert, I., Rolletschek, H., Kühl, H., Kohl, J.G., 1999. Internal and external nutrient cycles in stands of *Phragmites australis* - a model for two ecotypes. *Hydrobiologia* 409: 343-348.
- Lipson, D., Raab, T.R., Monson, R.K., 1996a. δ -Acetylornithine as a mayor nitrogen storage compound in *Bistorta bistortoides*. *Phytochemistry* 41: 29-30.
- Lipson, D., Bowman, W.D., Monson, R.K., 1996b. Luxury consumption and storage of nitrogen in the alpine herb, *Bistorta bistortoides*. *Ecology* 77, 1277-1285.
- Liu, F., Liu, Q., Liang, X., Huang, H., Zhang, S., 2005. Morphological, anatomical, and physiological assessment of ramie [*Boehmeria nivea* (L.) Gaud.] tolerance to soil drought. *Genet. Resour. Crop Evol.* 52: 497-506.
- Loew, E., 1879. Über Perioden und Wege ehemaliger Pflanzenwanderungen im norddeutschen Tieflande. *Linnaea* 42: 511-660.
- Lohaus, G., Büker, M., Hußmann, M., Soave, C., Heldt, H.W., 1998. Transport of amino acids with special emphasis on the synthesis and transport of asparagin in the Illinois Low Protein and Illinois High Protein strains of maize. *Planta* 205: 181-188.
- Lohaus, G., Fischer, K., 2002. Intracellular and intercellular transport of nitrogen and carbon. In: Foyer, C.H., Noctor, G., eds. *Photosynthetic nitrogen assimilation and associated carbon and respiratory metabolism. Advances in Photosynthesis Research*, Vol. 12, Amsterdam, Kluwer, 239-263.
- Lopez, O.R., 2001. Seed flotation and postflooding germination in tropical *terra firme* and seasonally flooded forest species. *Funct. Ecol.* 15: 763-771.
- Lorenzen, B., Brix, H., McKee, K.L., Mendelssohn, I.A., ShiLi, M., 2000. Seed germination of two Everglades species, *Cladium jamaicense* and *Typha domingensis*. *Aquat. Bot.* 66: 169-180.
- Loreti, E., Alpi, A., Perata, P., 2003. alpha-amylase expression under anoxia in rice seedlings: An update. *Russ. J. Plant Physiol.* 50(6):737-742.
- Lösch, R., 2001. *Wasserhaushalt der Pflanzen*. 1. Auflage, Quelle und Meyer, Wiebelsheim.
- Lovett-Doust, L., 1981. Population dynamics and local specialization in a clonal perennial (*Ranunculus reptans*). I. The dynamics of ramets in contrasting habitats. *J. Ecol.* 69: 743-755.
- Mal, T.K., Lovett-Doust, J., Lovett-Doust, L., 1997. Time-dependent competitive displacement of *Typha angustifolia* by *Lythrum salicaria*. *Oikos* 79: 26-33.
- Mallin, M.A., Johnson, V.L., Ensign, S.H., MacPherson, T.A., 2006. Factors contributing to hypoxia in rivers, lakes, and streams. *Limnol. Oceanogr.* 51(1): 690-701.
- Maron, J.L., Crone, E., 2006. Herbivory: effects on plant abundance, distribution and population growth. *Proc. R. Soc., Ser. B: Biol. Sci.* 273(1601): 2575-2584.
- Marshall, D.L., Abrahamson, N.J., Avritt, J.J., Hall, P.M., Medeiros, J.S., Reynolds, J., Shaner, M.G.M., Simpson, H.L., Trafton, A.N., Tyler, A.P., Walsh, S., 2005. Differences in plastic responses to defoliation due to variation in the timing of treatments for two species of *Sesbania* (Fabaceae). *Ann. Bot.* 95 (6): 1049-1058.
- Marshall, E.J.P., 1990. Interference between sown grasses and the growth of rhizomes of *Elymus repens* (couch grass). *Agric. Ecosyst. Environ.* 33 : 11-22.
- Mauchly, J.W., 1940. Significance test for sphericity of a normal n-variate distribution. *Ann. Math. Stat.* 29: 204-209.
- McKenna, M.F., Houle, G., 2000. Under-saturated distribution of *Floerkea proserpinacoides* Willd. (Limnaceae) at the northern limit of its distribution. *Ecoscience* 7(4): 466-473.

- Mehrhoff, L.A., Turkington, R., 1990. Microevolution and site-specific outcomes of competition among pasture plants. *J. Ecol.* 78: 745-756.
- Mendelssohn, I.A., Kleiss, B.A., Wakeley, J.S., 1995. Factors Controlling the Formation of Oxidized Root Channels - A Review. *Wetlands* 15(1): 37-46.
- Merritt, D.M., Wohl, E.E., 2002. Processes governing hydrochory along rivers: Hydraulics, hydrology, and dispersal phenology. *Ecol. Appl.* 12: 1071-1087.
- Meyer, A., Schmid, B., 1999. Seed dynamics and seedling establishment in the invading perennial *Solidago altissima* under different experimental treatments. *J. Ecol.* 87, 26-41.
- Meyer-Cords, C., Boye, P., 1999. Schlüssel-, Ziel-, Charakterarten - Zur Klärung einiger Begriffe im Naturschutz. *Natur und Landschaft* 74 (3): 99-101.
- Michalski, S.D., Durka, W., 2007. Synchronous Pulsed Flowering: Analysis of the Flowering Phenology in *Juncus* (Juncaceae). *Ann. Bot.* 100: 1271-1285.
- Middleton, B., 2000. Hydrochory, seed banks, and regeneration dynamics along the landscape boundaries of a forested wetland. *Plant Ecol.* 146: 169-184.
- Midgley, G.F., Moll, E.J., 1993. Gas exchange in arid-adapted shrubs: when is efficient water use a disadvantage? *S. Afr. J. Bot.* 59: 491-495.
- Mifflin, B.J., Lea, P.J., 1977. Amino-Acid Metabolism. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 28: 299-329.
- Millard, P., 1988. The accumulation and storage of nitrogen by herbaceous plants. *Plant Cell Environ.* 11: 1-8.
- Miranda, M., Borisjuk, L., Dietrich, T., Rentsch, D., Weber, H., Wobus, U., 2003. Peptide and amino acid transporters are differentially regulated during seed development and germination in faba bean. *Plant Physiol.* 132: 1950-1960.
- Mohrlock, U., 2003. Prediction of changes in groundwater dynamics caused by relocation of river embankments. *Hydrol. Earth Syst. Sci.* 7(1): 67-74.
- Mollard, F.P.O., Insausti, P., Sánchez, R.A., 2007. Flooding induces secondary dormancy in *Setaria parviflora* seeds. *Seed Sci. Res.* 17(1): 55-62.
- Monson, R.K., Rosenstiel, T.N., Forbis, T.A., Lipson, D.A., Jaeger, C.H., 2006. Nitrogen and carbon storage in alpine plants. *Integr. Comp. Biol.* 46(1): 35-48.
- Morávcová, L., Zákavský, P., Hroudová, Z., 2001. Germination and seedling establishment in *Alisma gramineum*, *A. plantago-aquatica* and *A. lanceolatum* under different environmental conditions. *Folia Geobot.* 36: 131-146.
- Morecroft, M.D., Taylor, M.E., Oliver, H.R., 1998. Air and soil microclimates of deciduous woodland compared to an open site. *Agric. For. Meteorol.* 90(1-2): 141-156.
- Moreno-Casasola, P., Vasquez, G., 1999. The relationship between vegetation dynamics and water table in tropical dune slacks. *J. Veg. Sci.* 10: 515-524.
- Morinaga, T., 1926a. The favorable effect of reduced oxygen supply upon the germination of certain seeds. *Am. J. Bot.* 13: 159-166.
- Morinaga, T., 1926b. Germination of seeds under water. *Am. J. Bot.* 13: 126-140.
- Müller, J., Rosenthal, G., Uchtmann, H., 1992. Vegetationsveränderungen und Ökologie nordwestdeutscher Feuchtgrünlandbrachen. *Tuexenia* 12: 223-244.
- Mundel, G. (1996): Auensedimentation und Niedermoorbildung in der Unteren Havelaue (Große Grabenniederung). *Arch. Für Nat.-Lands.* Vol.35: 33-59.
- Münzbergová, Z., Křivánek, M., Bucharová, A., Jukličková, V., Herben, T., 2005. Ramet performance in two tussock plants – Do the tussock-level parameters matter? *Flora* 200: 275-284.
- Murphy, A.T., Lewis, O.A.M., 1987. Effect of nitrogen feeding source on the supply of nitrogen from root to shoot and the site of nitrogen assimilation in maize (*Zea mays* L. CV. R201). *New Phyt.* 107 (2): 327-333.
- Murray, D.R., 1986. Seed dispersal by water. In: *Seed Dispersal*, D.R. Murray (ed.), pp 49-85. Academic Press. Australia.
- Nabais, C., Hagemeyer, A., Freitas, H., 2005. Nitrogen transport in the xylem sap of *Quercus ilex*: The role of ornithine. *J. Plant Phys.* 162(5): 603-606.
- Navas, M., Garnier, E., Austin, M.P., Gifford, R.M., 1999. Effect of competition on the responses of grasses and legumes to elevated atmospheric CO₂ along a nitrogen gradient: differences between isolated plants, monocultures and multi-species mixtures. *New Phytol.* 143: 323-331.
- Nehring, H., Hock, A., 1971. Eine verbesserte Methode zur Bestimmung von Aminostickstoff. *Pharmazie* 26: 616-619.
- Nordin, A., Nasholm, T., 1997. Nitrogen storage forms in nine boreal understorey plant species. *Oecologia* 110(4): 487-492.

- Novitskaya, L., Trevanion, S., Driscoll, S.D., Foyer, C.H., Noctor, G., 2002. How does photorespiration modulate leaf amino acid contents? A dual approach through modelling and metabolite analysis. *Plant Cell Environ.* 25: 821-836.
- Nyman, S., Soderman, A., Simola, L.K., 1993. Metabolism of Arginine and Ornithine in Suspension-Cultured Cells and Aseptic Roots of Intact Plants of *Atropa-Belladonna*. *J. Exp. Bot.* 44(5): 869-877.
- Oberdorfer, E., 1994. *Pflanzensoziologische Exkursionsflora*, 7. Auflage, Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- Obeso, J.R., 2004. A hierarchical perspective in allocation to reproduction from whole plant to fruit and seed level. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 6(4): 217-225.
- Olson, M.H., Hage, M.M., Binkley, M.D., Binder, J.R., 2005. Impact of migratory snow geese on nitrogen and phosphorus dynamics in a freshwater reservoir. *Freshw. Biol.* 50(5): 882-890.
- Omami, E.N., Hammes, P.S., 2006. Interactive effects of salinity and water stress on growth, leaf water relations, and gas exchange in amaranth (*Amaranthus spp.*). *N.Z.J. Crop Hortic. Sci.* 34 (1): 33-44.
- Oparka, K.J., Santa Cruz, S., 2000. The great escape: Phloem transport and unloading of macromolecules. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 51: 323-347.
- Paige, K.N., 1992. Overcompensation in response to mammalian herbivory: From mutualistic to antagonistic interactions. *Ecology* 73: 2076-2085.
- Painter, E.L., Detling, J.K., 1981. Effects of Defoliation on Net Photosynthesis and Regrowth of Western Wheatgrass. *J. Range Management* 34(1) : 68-71.
- Pate J.S., 1980. Transport and Partitioning of Nitrogenous Solutes. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 31: 313-340.
- Pearson, M., Mansfield, T.A., 1994. Effects of Exposure to Ozone and Water-Stress on the Following Seasons Growth of Beech (*Fagus-Sylvatica* L.). *New Phyt.* 126(3): 511-515.
- Pearson T.R.H., Burslem D.F.R.P., Mullins C.E., Dalling J.W., 2002: Germination ecology of neotropical pioneers: Interacting effects of environmental conditions and seed size. *Ecology* 83(10): 2798-2807.
- Pedersen, O., Borum, J., Duarte, C.M., Fortes, M.D., 1998. Oxygen dynamics in the rhizosphere of *Cymodocea rotundata*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 169: 283-288.
- Peeters, A.J.M., Cox, M.C.H., Benschop, J.J., Vreeburg, R.A.M., Bou, J., Voeselek, L.A.C.J., 2002. Submergence research using *Rumex palustris* as a model; looking back and going forward. *J. Exp. Bot.* 53(368): 391-398.
- Peintinger, M., 1994. Verbreitung, Rückgang und Soziologie von *Gratiola officinalis* L. am Bodensee. *Carolinea* 52: 25-34.
- Persson, J., Gardestrom, P., Nasholm, T., 2006. Uptake, metabolism and distribution of organic and inorganic nitrogen sources by *Pinus sylvestris*. *J. Exp. Bot.* 57 (11): 2651-2659.
- Pezeshki, S.R., 2001. Wetland plant responses to soil flooding. *Environ. Exp. Bot.* 46(3): 299-312.
- Pfadenhauer, J., Groothjans, A., 1999. General aspects of wetland restoration in Central Europe: aims and methods. *Appl. Veg. Sci.* 2, 95-106.
- Pfister-Sieber, M, Brändle, R., 1994. Aspects of plant behaviour under anoxia and post-anoxia. *Proc. R. Soc. Edinb., Ser. B: Biol. Sci.* 120B: 313-324.
- Piippo, S., Huhta, A.P., Rautio, P., Tuomi, J., 2005. Resource availability at the rosette stage and apical dominance in the strictly biennial *Erysimum strictum* (Brassicaceae). *Can. J. Bot./Rev. Can. Bot.* 83 (4): 405-412.
- Pinfield, N.J., Stobart, A.K., 1972. Hormonal regulation of germination and early seedling development in *Acer pseudoplatanus* (L.). *Planta* 104: 134-137.
- Pitelka, L.F., 1984. Application of the -3/2 power law to clonal herbs. *Am. Nat.* 123: 442-449.
- Plassard, C., Bonafos, B., Touraine, B., 2000. Differential effects of mineral and organic N sources, and of ectomycorrhizal infection by *Hebeloma cylindrosporum*, on growth and N utilization in *Pinus pinaster*. *Plant Cell Environ.* 23(11): 1195-1205.
- Pons, T.L., 1991. Dormancy, germination and mortality of seeds in a chalkgrassland flora. *J. Ecol.* 79(3): 765-780.
- Prati, D., Schmid, B., 2000. Genetic differentiation of life-history traits within populations of the clonal plant *Ranunculus reptans*. *Oikos* 90: 442-456.
- Rabinowitz, D., 1981. Seven forms of rarity. In: Synge, H. (Eds.), *The biological aspects of rare plant conservation*. Wiley, New York, pp. 205-217.
- Ramesh, P., Mahadevaswamy, M., 2000. Effect of formative phase drought on different classes of shoots, shoot mortality, cane attributes, yield and quality of four sugarcane cultivars. *J. Agron. Crop Sci. Z. Acker Pflanzenbau* 185 (4): 249-258.
- Rao, I.M., Terry, N., 1989. Leaf Phosphate Status, Photosynthesis, and Carbon Partitioning in Sugar-Beet .1. Changes in Growth, Gas-Exchange, and Calvin Cycle Enzymes. *Plant Physiol.* 90(3): 814-819.

- Rautio, P., Huhta, A.P., Piippo, S., Tuomi, J., Juenger, T., Saari, M., Aspi, J., 2005. Overcompensation and adaptive plasticity of apical dominance in *Erysimum strictum* (Brassicaceae) in response to simulated browsing and resource availability. *Oikos* 111 (1): 179-191.
- Rea, N., Ganf, G.G., 1994. The role of sexual reproduction and water regime in shaping the distribution patterns of clonal emergent aquatic plants. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.* 45: 1469-1479.
- Reddy, T.Y., Reddy, V.R., Anbumozhi, V., 2003. Physiological responses of groundnut (*Arachis hypogea* L.) to drought stress and its amelioration: a critical review. *Plant Growth Reg.* 41(1):75-88.
- Reggiani, R., Bertini, F., Mattana, M., 1997. Incorporation of nitrate nitrogen in rice seedlings transferred to anaerobic conditions. *Amino Acids* 13(2): 183-188.
- Reggiani, R., Nebuloni, M., Mattana, M., Brambilla, I., 2000. Anaerobic accumulation of amino acids in rice roots: role of the glutamine synthetase/glutamate synthase cycle. *Amino Acids* 18(3): 207-217.
- Reich, P.B., Walters, M.B., Ellsworth, D.S., 1992. Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecol. Monogr.* 62(3): 365-392.
- Reichheld, J.P., Vernoux, T., Lardon, F., Van Montagu, M., Inze, D., 1999. Specific checkpoints regulate plant cell cycle progression in response to oxidative stress. *Plant J.* 17(6): 647-656.
- Ricard, B., Couée, I., Raymond, P., Saglio, P.H., Saint-Ges, V., Pradet, A., 1994. Plant metabolism under hypoxia and anoxia. *Plant Physiol. Biochem.* 32 (1): 1-10.
- Richards, C.L., Hamrick, J.L., Donovan, L.A., Mauricio, R., 2004. Unexpectedly high clonal diversity of two salt marsh perennials across a severe environmental gradient. *Ecol. Lett.* 7 (12): 1155-1162.
- Richards, J.H., Caldwell, M.M., 1987. Hydraulic lift: Substantial nocturnal water transport between soil layers by *Artemisia tridentata* roots. *Oecologia* 73: 486-489.
- Riens, B., Lohaus, G., Heineke, D., Heldt, H.W., 1991. Amino-Acid and Sucrose Content Determined in the Cytosolic, Chloroplastic, and Vacuolar Compartments and in the Phloem Sap of Spinach Leaves. *Plant Physiol.* 97(1): 227-233.
- Rijpert, J.M.S., 1977. Ecological demands of *Gratiola officinalis* L. (Scrophulariaceae) in the Netherlands. *Proc. Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, Amsterdam, Series C* 80 (3): 190-200.
- Roberts, J.K.M., 1988. Cytoplasmic acidosis and flooding tolerance in crop plants. In: D.D. Hook (eds), *The Ecology And Management Of Wetlands*. Vol. 1: Ecology of Wetlands: 392-397.
- Roberts, J.K.M., Hooks, M.A., Miaullis, A.P., Edwards, S., Webster, C., 1992. Contribution of malate and amino-acid-metabolism to cytoplasmic pH regulation in hypoxic maize root tips studied using nuclear-magnetic-resonance spectroscopy. *Plant Physiol.* 98 (2): 480-487.
- Röller, O., 2003. Gnadenkraut (*Gratiola officinalis*) – ein Massenvorkommen in der Oberrheinebene. *Pollichia Kurier* 19(4): 15-16.
- Rosenthal, G., 2006. Restoration of wet grasslands – Effects of seed dispersal, persistence and abundance on plant species recruitment. *Basic Appl. Ecol.* 7: 409-421.
- Rothmaler, W., 2005. *Exkursionsflora von Deutschland, Band 4., Gefäßpflanzen: Kritischer Band*. 10. Auflage, Gustav Fischer Verlag, Jena.
- Rothmaler, W., 1995. *Exkursionsflora von Deutschland, Band 3., Gefäßpflanzen: Atlasband*. 9. Auflage, Gustav Fischer Verlag, Jena.
- Ruhland, W., Ramshorn, K., 1938. Aerobe Gärung in aktiven pflanzlichen Meristemen. *Planta* 28: 471-514.
- Sakai, S., 1995. Optimal resource allocation to vegetative and sexual reproduction of a plant growing in a spatially varying environment. *J. Theor. Biol.* 175: 271-282.
- Sauter, M., 2000. Rice in deep water: 'how to take heed against a sea of troubles'. *Naturwissenschaften* 87 (7), 289-303.
- Schat, H., 1984. A Comparative Ecophysiological Study on the Effects of Waterlogging and Submergence on Dune Slack Plants - Growth, Survival and Mineral-Nutrition in Sand Culture Experiments. *Oecologia* 62(2): 279-286.
- Scheffer, F., Schachtschabel, P., 1998. *Lehrbuch der Bodenkunde*. 14. durchgesehene Aufl. Stuttgart. Enke. 491 S.
- Schelski, A., 1997. *Untersuchungen zur holozänen Vegetationsgeschichte an der unteren Havel*. Diss. Univ. Potsdam, 172 S. und Anhang
- Schimmelmann, M., 1993. *Das oberflächennahe Grundwasser in der Unteren Havelniederung im Raum Gülpe*. Diss. Univ. Potsdam, 149 S. und Anhang.
- Schlüter, U., Crawford, R.M.M., 2001. Long-term anoxia tolerance in leaves of *Acorus calamus* L. and *Iris pseudacorus* L. *J. Exp. Bot.* 52(364): 2213-2225.
- Schmid, B., Harper, J.L., 1985. Clonal growth in grassland perennials. I. Density and pattern-dependent competition between plants with different growth forms. *J. Ecol.* 73: 793-808.

- Schmid, B., Bazzaz, F. A., Weiner, J., 1995. Size dependency of sexual reproduction and of clonal growth in two perennial plants. *Can. J. Bot.* 73, 1831-1837.
- Schmidt, D.D., Baldwin, I.T., 2006. Transcriptional responses of *Solanum nigrum* to methyl jasmonate and competition: a glasshouse and field study. *Funct. Ecol.* 20: 500-508.
- Schobert, C., Komor, E., 1992. Transport of nitrate and ammonium into the phloem and xylem of *Ricinus communis* seedlings. *J. Plant Physiol.* 140: 306-309.
- Schulz, A., 1907. Über die Entwicklungsgeschichte der gegenwärtigen phanerogamen Flora und Pflanzendecke des norddeutschen Tieflandes II. *Ber. Deut. Bot. Gesellschaft* 25: 536-553.
- Schütz, W., 1997. Primary dormancy and annual dormancy cycles in seeds of six temperate wetland sedges. *Aquat. Bot.* 59: 75-85.
- Schütz, W., 1999. Germination responses of temperate *Carex*-species to diurnally fluctuating temperatures - a comparative study. *Flora* 194: 21-32.
- Schütz, W., Rave, G., 1999. The effect of cold stratification and light on the seed germination of temperate sedges (*Carex*) from various habitats and implications for regenerative strategies. *Plant Ecol.* 144: 215-230.
- Schütz, W., 2000. Ecology of seed dormancy and germination in sedges (*Carex*). *Persp. Plant Ecol. Evol. Sys.* 3(1): 67-89.
- Schütz, W., 2002. Dormancy characteristics and germination timing in two alpine *Carex* species. *Bas. Appl. Ecol.* 3(2): 125-134.
- Setter, T.L., Belford, B., 1990. Waterlogging: How it reduces plant growth and how plants can overcome its effects. *J. Agric. W. A.* 31: 51-55.
- Shipley, B., Dion, J., 1992. The Allometry of Seed Production in Herbaceous Angiosperms. *Am. Nat.* 139(3): 467-483.
- Silvertown, J., Franco, M., Pisanty, I., Mendoza, A., 1993. Comparative plant demography – relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *J. Ecol.* 81(3): 465-476.
- Simpson, G.M., 1966. A study of germination in the seed of wild rice (*Zizania aquatica*). *Can. J. Bot.* 44: 1-9.
- Simpson, G.M., 1990. *Seed Dormancy in Grasses*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Skellam, J.G., 1951. Random dispersal in theoretical populations. *Biometrika* 38: 196-218.
- Slade, A.J., Hutchings, M.J., 1987. Clonal Integration and Plasticity in Foraging Behaviour in *Glechoma Hederacea*. *J. Ecol.* 75(4): 1023-1036.
- Slama, I., Ghnaya, T., Messedi, D., Hessini, K., Labidi, N., Savoure, A., Abdelly, C., 2007. Effect of sodium chloride on the response of the halophyte species *Sesuvium portulacastrum* grown in mannitol-induced water stress. *J. Plant Res.* 120 (2): 291-299.
- Smirnoff, N., Wheeler, G.L., 2000. Ascorbic acid in plants: biosynthesis and function. *Crit. Rev. Biochem. Mol. Biol.* 35: 291-314.
- Smith, R.G.B., Brock, A.M., 1996. Coexistence of *Juncus articulatus* L. and *Glyceria australis* C.E.Hubb. in a temporary shallow wetland in Australia. *Hydrobiologia* 340: 147-151.
- Sorrell, B.K., Boon, P.I., 1994. Convective gas flow in *Eleocharis sphacelata* R. Br.: methane transport and release from wetlands. *Aquat. Bot.* 47: 197-212.
- Souza de, A.F., Andrade de, A.C.S., Ramos, F.N., Loureiro, M.B., 1999. Ecophysiology and morphology of seed germination of the neotropical lowland tree *Genipa americana* (Rubiaceae). *J. Trop. Ecol.* 15: 667-680.
- Stacey, G., Koh, S., Granger, C., Becker, J.M., 2002. Peptide transport in plants. *Trends Plant Sci.* 7: 257-263.
- Staswick, P.E., 1994. Storage Proteins of Vegetative Plant-Tissue. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 45: 303-323.
- Steinbachová-Vojtíšková, L., Tylová, E., Soukup, A., Novická, H., Votrubová, O., Lipavská, H., Cizková, H., 2006. Influence of nutrient supply on growth, carbohydrate, and nitrogen metabolic relations in *Typha angustifolia*. *Environ. Exp. Bot.* 57(3): 246-257.
- Steinmann, F., Brändle, R., 1984. Carbohydrate and Protein-Metabolism in the Rhizomes of the Bulrush (*Schoenoplectus-Lacustris* (L) Palla in Relation to Natural Development of the Whole Plant. *Aquat. Bot.* 19(1-2): 53-63.
- Steward, C.R., 1972. Proline content and metabolism during rehydration of wilted excised leaves in the dark. *Plant Physiol.* 50: 679-681.
- Stöcklin, J., Fischer, M., 1999. Plants with longer-lived seeds have lower local extinction rates in grassland remnants 1950-1985. *Oecologia* 120(4): 539-543.
- Stokes, P., 1965. Temperature and seed dormancy. In: Ruhland, W. (Ed.), *Encyclopedia of Plant Physiology*, Vol. 15/2, Springer-Verlag, Berlin, pp. 746-803.

- Strengbom, J., Nordin, A., Näsholm, T., Ericson, L., 2002. Parasitic fungus mediates change in nitrogen-exposed boreal forest vegetation. *J. Ecol.* 90: 61-67.
- St-Cyr, L., Crowder, A.A., 1989. Factors Affecting Iron Plaque on the Roots of *Phragmites-Australis* (Cav) Trin Ex Strudel. *Plant Soil* 116(1): 85-93.
- Subramanian, V.B., Maheswari, M., 1992. Compensatory growth-responses during reproductive phase of cowpea after relief of water-stress. *J. Agron. Crop Sci. Z. Acker Pflanzbau* 168 (2): 85-90.
- Summers, J.E., Ratcliffe, R.G., Jackson, M.B., 2000. Anoxia tolerance in the aquatic monocot *Potamogeton pectinatus*: absence of oxygen stimulates elongation in association with an unusually large Pasteur effect. *J. Exp. Bot.* 51(349): 1413-1422.
- Suzuki, J.-I., Stuefer, J.F., 1999. On the ecological and evolutionary significance of storage in clonal plants. *Plant Species Biol.* 14: 11-17.
- Sykora, W., 1978. Methodische Hinweise zur Kleinsäugetierforschung. *Abh. u. Ber. Naturkundl. Mus. "Mauritanum" Altenburg* 10: 1-33.
- Taylor, D.R., Aarssen, L.W., Loehle, C., 1990. On the relationship between r/K selection and environmental carrying capacity: a new habitat templet for plant life history strategies. *Oikos* 58(2): 239-250.
- Thompson, K., Grime, J.P., Mason, G., 1977. Seed germination in response to diurnal fluctuations of temperature. *Nature* 267: 147-149.
- Thompson, K., Grime, J.P., 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *J. Ecol.* 67: 893-921.
- Thompson, K., Grime, J.P., 1983. A comparative study of germination responses to diurnally-fluctuating temperatures. *J. Appl. Ecol.* 20: 141-156.
- Thompson, K., Bakker, J.P., Bekker, R.M., 1997. *The soil seed bank of North Western Europe: methodology, density and longevity*. Cambridge University Press.
- Thompson, K., Ceriani, R.M., Bakker, J.P., Bekker, R.M., 2003. Are seed dormancy and persistence in soil related? *Seed Sci. Res.* 13(2): 97-100.
- Tilman, D., 1988. *Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities*. Princeton University Press, New Jersey, USA.
- Tilman, D., 1990. Mechanisms of plant competition for nutrients: The elements of a predictive theory of competition. In: Grace, J.B., Tilman, D. (Eds.), *Perspectives on Plant Competition*. Academic Press, San Diego, pp. 117-141.
- Timson, J., 1966. The germination of *Polygonum convolvulus* L. *New Phytol.* 65: 423-428.
- Tockner, K., Stanford, J.A., 2002. Riverine floodplains: Present state and future trends. *Environ. Conserv.* 29 : 308-330.
- Toner, M., Keddy, P., 1997. River hydrology and riparian wetlands: A predictive model for ecological assembly. *Ecol. Appl.* 7(1): 236-246.
- Van Assche, J.A., Vanlerberghe, K.A., 1989. The role of temperature on the dormancy cycle of seeds of *Rumex obtusifolius* L. *Funct. Ecol.* 3: 107-115.
- Van Bel, A.J.E., 1993. Strategies of Phloem Loading. *Annu. Rev. Plant Phys. Plant Mol. Biol.* 44: 253-281.
- Van der Sman, A.J.M., Joosten, N.N., Blom, C.W.P.M., 1993. Flooding regimes and life-history characteristics of short-lived species in river forelands. *J. Ecol.* 81: 121-130.
- Van der Valk, A.G., Davis, C.B., 1978. The role of seed banks in the vegetation dynamics of prairie glacial marshes. *Ecology* 59: 322-335.
- Van der Velde, G., Leuven, R.S.E.W., Ragas, A.M.J., Smits, A.J.M., 2006. Living rivers: trends and challenges in science and management. *Hydrobiologia* 565: 359-367.
- Van Eck, W.H.J.M., Van de Steeg, H.M., Blom, C.W.P.M., De Kroon, H., 2004. Is tolerance to summer flooding correlated with distribution patterns in river floodplains? A comparative study of 20 terrestrial grassland species. *Oikos* 107(2): 393-405.
- Van Eck, W.H.J.M., Lenssen, J.P.M., Rengelink, R.H.J., Blom, C.W.P.M., De Kroon, H., 2005. Water temperature instead of acclimation stage and oxygen concentration determines responses to winter floods. *Aquat. Bot.* 81(3): 253-264.
- Van Eck, W.H.J.M., Lenssen, J.P.M., Van de Steeg, H.M., Blom, C.W.P.M., De Kroon, H., 2006. Seasonal dependent effects of flooding on plant species survival and zonation: a comparative study of 10 terrestrial grassland species. *Hydrobiologia* 565: 59-69.
- Van Kleunen, M., Fischer, M., 2001. Adaptive evolution of plastic foraging responses in a clonal plant. *Ecology* 82(12): 3309-3319.
- Van Kleunen, M., Fischer, M., Schmid, B., 2001. Effects of intraspecific competition on size variation and reproductive allocation in a clonal plant. *Oikos* 94: 515-524.

- Van Kleunen, M., Fischer, M., Schmid, B., 2002. Experimental life-history evolution: Selection on the allocation to sexual reproduction and its plasticity in a clonal plant. *Evolution* 56(11): 2168-2177.
- Van Oosterom, E.J., Bidinger, F.R., Weltzien, E.R., 2003. A yield architecture framework to explain adaptation of pearl millet to environmental stress. *Field Crops Res.* 80(1): 33-56.
- Vanlerberghe, K.A., Van Assche, J.A., 1986. Dormancy phases in seeds of *Verbascum thapsus* L. *Oecologia* 68: 479-480.
- Vartapetian, B.B., 2006. Plant anaerobic stress as a novel trend in ecological physiology, biochemistry, and molecular biology: 2. Further development of the problem. *Russ. J. Plant Physiol.* 53(6): 711-738.
- Vassey, T.L., Sharkey, T.D., 1989. Mild water stress of *Phaseolus vulgaris* plants leads to reduced starch synthesis and extractable sucrose phosphate synthase activity. *Plant Physiol.* 89: 1066-1070.
- Vaughton, G., Ramsey, M., 1997. Seed mass variation in the shrub *Banksia spinulosa* (Proteaceae): Resource constraints and pollen source effects. *Int. J. Plant Sci.* 158(4): 424-431.
- Vaughton, G., Ramsey, M., 1998. Sources and consequences of seed mass variation in *Banksia marginata* (Proteaceae). *J. Ecol.* 86(4): 563-573.
- VDLUFA-Methodenbuch, 1991. Die *Untersuchung von Böden*. VDLUFA-Verlag, Darmstadt, Bd. I, 4.Aufl., Bassler, R. (Hrsg.).
- Vent, W., Benkert, D., 1984. Verbreitungskarten brandenburgischer Pflanzenarten. 2. Reihe, Stromtalpflanzen (1). *Gleditschia* 12 (2): 213-238.
- Voesenek, L.A.C.J., Blom, C.W.P.M., 1992. Germination and emergence of *Rumex* in river flood-plains. I. Timing of germination and seedbank characteristics. *Acta Bot. Neerl.* 41(3): 319-329.
- Voesenek, L.A.C.J., Rijnders, J.H.G.M., Peeters, A.J.M., Van de Steeg, H.M.V., De Kroon, H., 2004. Plant hormones regulate fast shoot elongation under water: From genes to communities. *Ecology* 85(1): 16-27.
- Voesenek, L.A.C.J., Colmer, T.D., Pierik, R., Millenaar, F.F., Peeters, A.J.M., 2006. How plants cope with complete submergence. *New Phyt.* 170(2): 213-226.
- Vogt, K., Rasran, L., Jensen, K., 2006. Seed deposition in drift lines during an extreme flooding event - Evidence for hydrochorous dispersal. *Basic Appl. Ecol.* 7: 422-432.
- Wang, T., Zhang, X., Li, C., 2007. Growth, abscisic acid content, and carbon isotope composition in wheat cultivars grown under different soil moisture. *Biol. Plant.* 51 (1): 181-184.
- Warwick, N.W.M., Brock, M.A., 2003. Plant reproduction in temporary wetlands: the effects of seasonal timing, depth and duration of flooding. *Aquat. Bot.* 77(2): 153-167.
- Weber, M., Brändle, R., 1996. Some aspects of the extreme anoxia tolerance of the sweet flag, *Acorus calamus* L. *Folia Geobot. Phytotaxon.* 31(1): 37-46.
- Weiher, E., Keddy, P.A., 1995. The assembly of experimental wetland plant-communities. *Oikos* 73(3): 323-335.
- Welling, C.H., Pederson, R.L., Van der Valk, A.G., 1988. Temporal patterns in recruitment from the seed bank during drawdowns in a prairie wetland. *J. Appl. Ecol.* 25: 999-1007.
- Wheeler, B.D., 1995. Introduction: Restoration and wetlands. In: Wheeler B.D., Shaw S.C., Fojt J., Robertson R.A. (eds.). *Restoration of temperate wetlands*. John Wiley & Sons, New York.
- Wieland, H., 1991. Beiträge zur Ökologie der Feldmaus *Microtus arvalis* (PALLAS, 1779): Populationsökologie von Kleinsäugerarten, Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg, Wissenschaftliche Beiträge, 1990/34 (P42), 163-170.
- Wijnhoven, S., Van Der Velde, G., Leuven, R.S.E.W., Smits, A.J.M., 2005. Flooding ecology of voles, mice and shrews: the importance of geomorphological and vegetational heterogeneity in river floodplains. *Acta Theriologica* 50(4): 453-472.
- Wijnhoven, S., Van Der Velde, G., Leuven, R.S.E.W., Smits, A.J.M., 2006. Modelling recolonisation of heterogeneous river floodplains by small mammals. *Hydrobiologia* 565: 135-152.
- Wildová, R., Gough, L., Herben, T., Hershock, C., Goldberg, D.E. 2007. Architectural and growth traits differ in effects on performance of clonal plants: an analysis using a field-parameterized simulation model. *Oikos* 116(5): 836-852.
- Wilson, J.B., 1988. A review of evidence on the control of root:shoot ratio, in relation to models. *Ann. Bot.* 61: 433-449.
- Wilson, S.D., Tilman, D., 1995. Competitive Response of eight old-field plant species in four environments. *Ecology* 76(4): 1169-1180.
- Windt, C.W., Vergeldt, F.J., De Jager, P.A., Van As, H., 2006. MRI of long-distance water transport: a comparison of the phloem and xylem flow characteristics and dynamics in poplar, castor bean, tomato and tobacco. *Plant, Cell Environ.* 29(9): 1715-1729.

- Wingler, A., Quick, W.P., Bungard, R.A., Bailey, K.J., Lea, P.J., Leegood, R.C., 1999. The role of photorespiration during drought stress: an analysis utilizing barley mutants with reduced activities of photorespiratory enzymes. *Plant, Cell Environ.* 22(4): 361-373.
- Winkler, E., Fischer, M., Schmid, B., 1999. Modelling the competitiveness of clonal plants by complementary analytical and simulation approaches. *Oikos* 85: 217-233.
- Wisheu, I. C., Keddy, P.A., 1994. Competitive ability of shoreline flora. *Biol. Conserv.* 68: 247-252.
- Wisheu, I. C., Keddy, P.A., 1992. Competition and Centrifugal Organization of Plant-Communities - Theory and Tests. *J. Veg. Sci.* 3(2) : 147-156.
- Woitke, P., Kiehl, A., Kühn, H., Kohl, J.G., 1997. Nitrogen and carbohydrate pools of two rhizome types of *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steudel. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 82: 161-168.
- Wolf, A., Brodman, P.A., Harrison, S., 1999. Distribution of the rare serpentine sunflower, *Helianthus exilis* (Asteraceae): The roles of habitat availability, dispersal limitation and species interactions. *Oikos* 84: 69-76.
- Woolf, T. E., Madsen, J. D., 2003. Seasonal biomass and carbohydrate allocation patterns in southern Minnesota curlyleaf pondweed populations. *J. Aquat. Plant Manage.* 41: 113-118.
- Wu, Z.H., Yu, D., Tu, M.H., Wang, J.W., Li, Z.Q., 2006. Competitive performance of *Nymphoides peltata* (Gmel.) O. Kuntze growing in microcosm. *Hydrobiologia* 571: 41-49.
- Zaitsev, V.S., Khavkin, E.E., 2004. Polymorphism of the Stamina pistilloida gene in pea plants. *Russ. J. Plant Physiol.* 51(3): 392-395.
- Zeid, I.M., Shedeed, Z.A., 2006. Response of alfalfa to putrescine treatment under drought stress. *Biol. Plant.* 50(4): 635-640.
- Zeid, I.M., El-Semary, N.A., 2001. Response of two differentially drought tolerant varieties of maize to drought stress. *Pakistan J. Biol. Sci.* 4: 779-784.
- Zemlin, R., Kühn, H., Kohl, J.G., 2000. Effects of seasonal temperature on shoot growth dynamics and shoot morphology of common reed (*Phragmites australis*). *Wetlands Ecol. Manage.* (8): 447-457.
- Zemlin, R., 2003. *Untersuchung zur genotypischen und phänotypischen Variabilität verschiedener Schilfklone (Phragmites australis)*. Diss. Humboldt-Univ. Berlin, 152 S.
- Zhang, X.Q., Liu, J., Welham, C.V.J., Liu, C.C., Li, D.N., Chen, L., Wang, R.Q., 2006. The effects of clonal integration on morphological plasticity and placement of daughter ramets in black locust (*Robinia pseudoacacia*). *Flora* 201: 547-554.
- Zopfi, H.J., 1993. Ecotypic Variation in *Rhinanthus-Alectorolophus* (Scopoli) Pollich (Scrophulariaceae) in Relation to Grassland Management .2. The Genotypic Basis of Seasonal Ecotypes. *Flora* 188(2): 153-173.

Anhang

7 · Anhang

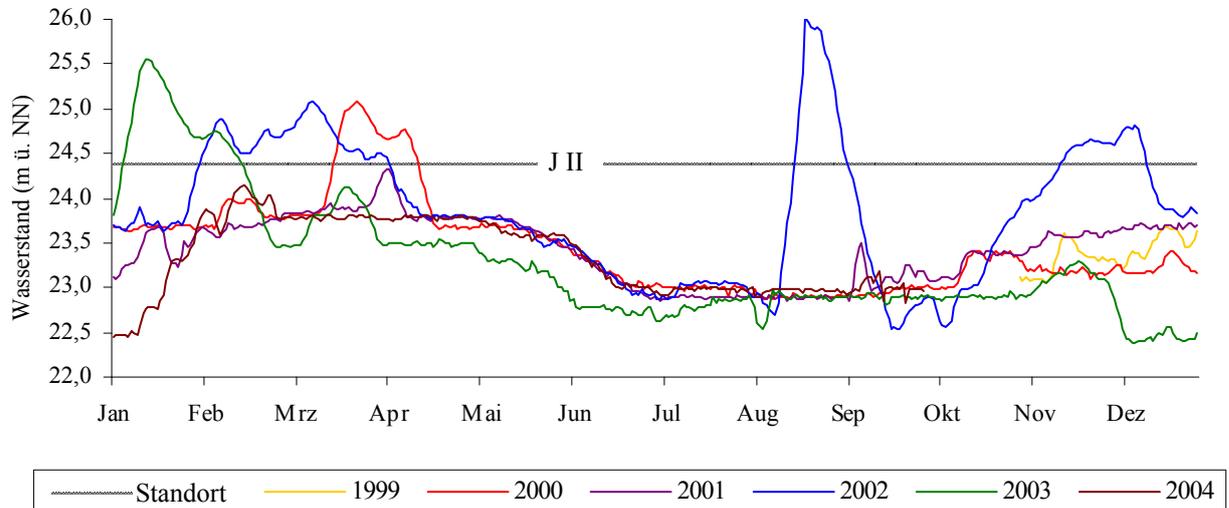


Abb. A1 Jahresverlauf der oberen Wasserstände der Havel von Ende 1999 bis zum Herbst 2004 am Wehr Havelberg (freundlicherweise vom Wasser- und Schifffahrtsamt Brandenburg zur Verfügung gestellt) im Zusammenhang mit der Geländehöhe des Standortes J II (siehe Kap. 2.5).

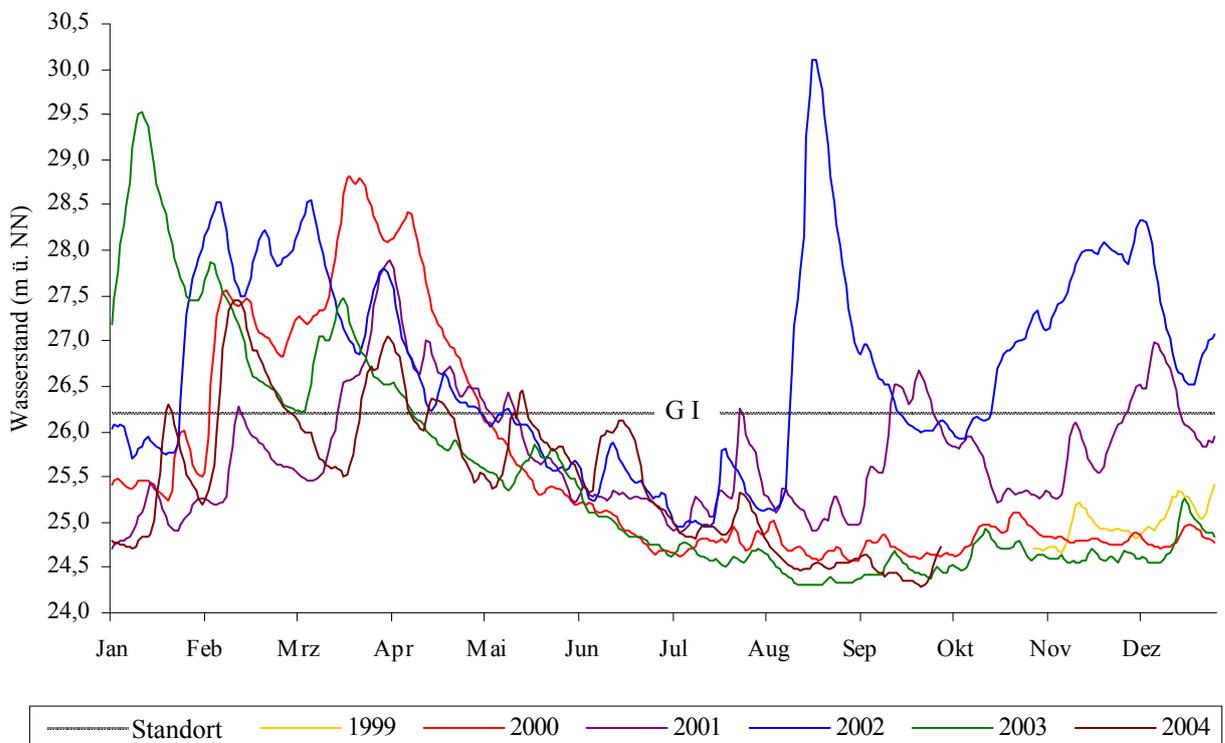


Abb. A2 Jahresverlauf der oberen Wasserstände der Havel von Ende 1999 bis zum Herbst 2004 am Pegel Sandau (freundlicherweise vom Wasser- und Schifffahrtsamt Magdeburg zur Verfügung gestellt) im Zusammenhang mit der Geländehöhe des Standortes G I (siehe Kap. 2.5).

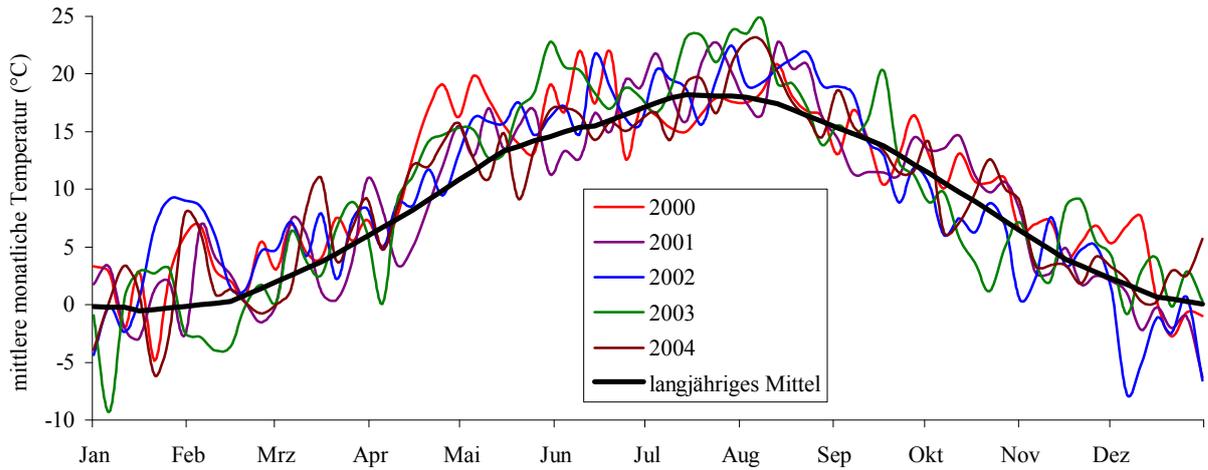


Abb. A3 Verlauf der Tagesmitteltemperatur der Klimastation Potsdam in den Jahren 2000-2004 im Vergleich zum langjährigen Mittel (1893-2005) der Messstation. Dargestellt ist der fünftägige gleitende Durchschnitt (Quelle: Deutscher Wetterdienst).

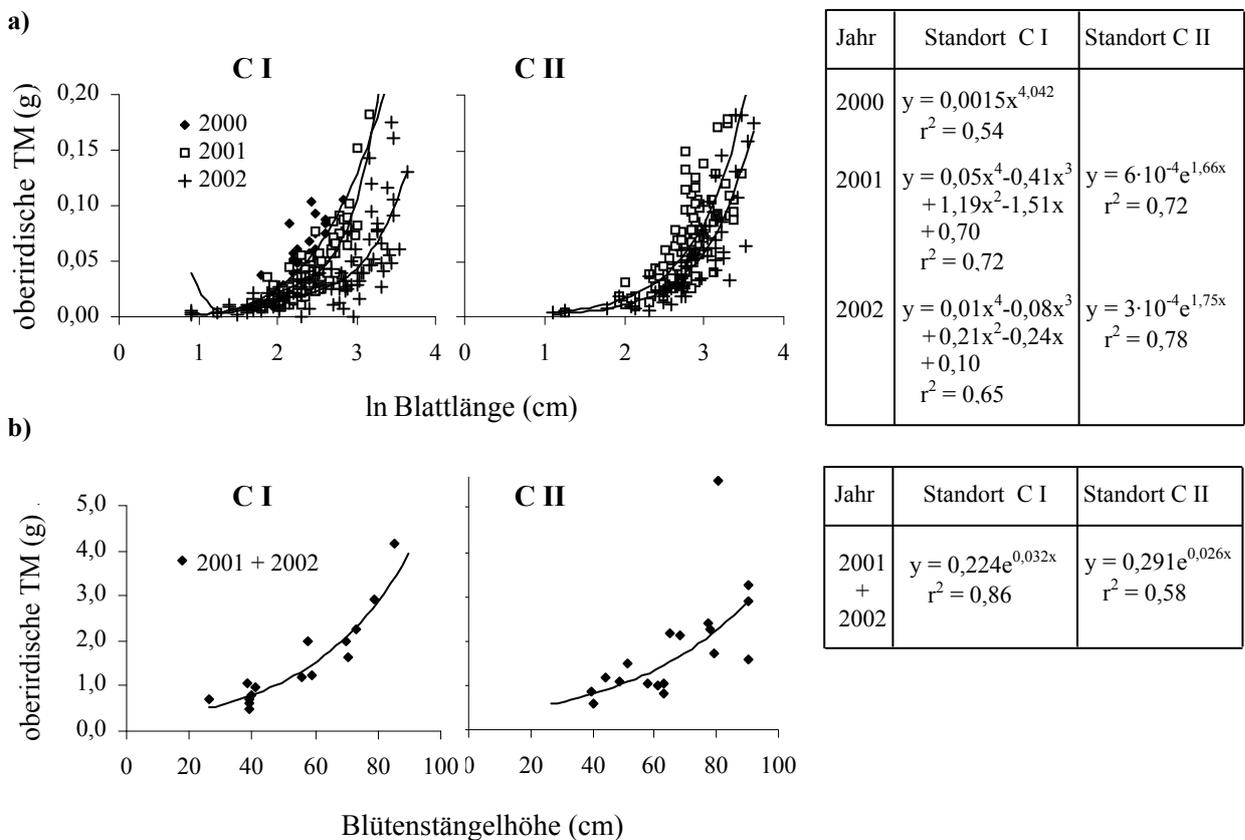
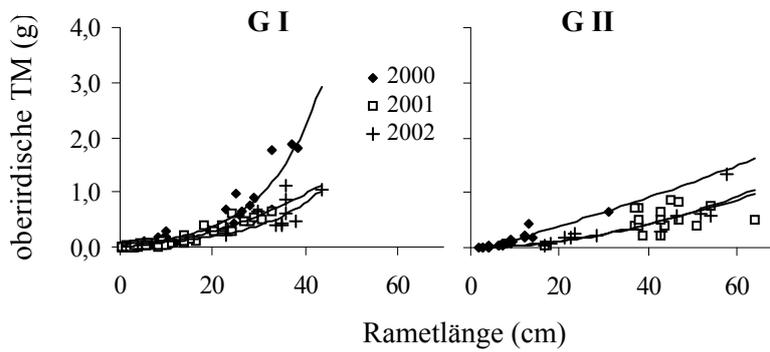
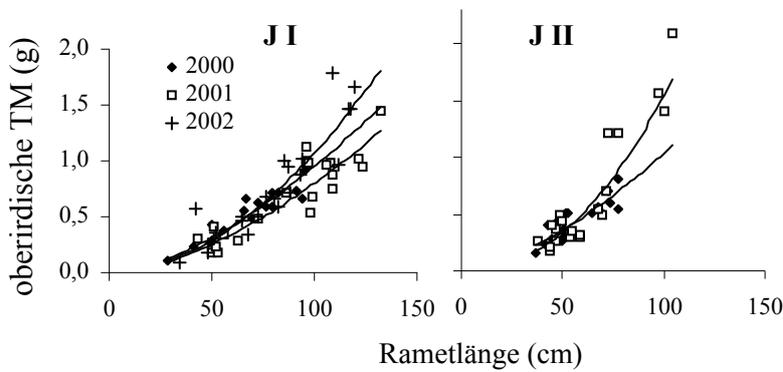


Abb. A4 Zusammenhang zwischen **a)** der Blattlänge und der oberirdischen Trockenmasse und **b)** der Blütenstängelhöhe und der oberirdischen Trockenmasse von *C. dubium* am hochgelegenen Standort C I und am tiefergelegenen Standort C II der Jahre 2000, 2001 und 2002 mit Regressionskurven und -gleichungen.



Jahr	Standort G I	Standort G II
2000	$y = 0,0015x^{4,042}$ $r^2 = 0,54$	$y = 7 \cdot 10^{-5}x^2 + 0,022x - 0,082$ $r^2 = 0,87$
2001	$y = 0,0005x^2 + 0,042x - 0,0015$ $r^2 = 0,94$	$y = 0,0005x^{1,807}$ $r^2 = 0,56$
2002	$y = 0,047e^{0,071x}$ $r^2 = 0,52$	$y = 0,0003x^{1,951}$ $r^2 = 0,87$

Abb. A5 Zusammenhang zwischen der Rametlänge und der oberirdischen Trockenmasse von *G. officinalis* am sandigen Pionierstandort G I und am auenlehmigen Grünlandstandort G II der Jahre 2000, 2001 und 2002 mit Regressionskurven und -gleichungen.



Jahr	Standort J I	Standort J II
2000	$y = 6 \cdot 10^{-4}x^{1,59}$ $r^2 = 0,93$	
2001	$y = 4 \cdot 10^{-4}x^{1,65}$ $r^2 = 0,82$	$y = 8 \cdot 10^{-4}x^{1,54}$ $r^2 = 0,74$
2002	$y = 2 \cdot 10^{-4}x^{1,89}$ $r^2 = 0,82$	$y = 7 \cdot 10^{-5}x^{2,18}$ $r^2 = 0,81$

Abb. A6 Zusammenhang zwischen der Ramet-(Halm)-länge und der oberirdischen Trockenmasse von *J. atratus* am offenen Pionierstandort J I und am genutzten Grünlandstandort J II der Jahre 2000, 2001 und 2002 mit Regressionskurven und -gleichungen

Tab. A1 Vegetationsaufnahmen der Untersuchungsstandorte C I, C II, G I, G II, J I und J II
 Substrat: Al Auenlehm, S Sand Nutzung: MW Mähweide, Wr-Rinderweide, U ungenutzt
 Relief: K Kuppe, E Ebene, R Rinne, Au Ausstich, S Senke
 Deckungsangaben: v knapp außerhalb vorkommend, die übrigen Angaben nach BRAUN-BLANQUET-SKALA;
 Gruppierung nach Burkart (1998).

Standort	C I	C II	G I	G II	J I	J I (Burkart 1998)	J II (Burkart 1998)	J II (Burkart 1996)
Aufnahmedatum		15.6. – 25.6. 2000			2000	1993	1994	9.6./22.9.94
Fläche (m ²)	10	10	10	10	3x1	10	10	10
Nutzung	MW	MW	U	MW	U	U	Wr	Wr
Relief	K	E	E	R	Au	Au	S	S
Substrat	Al	Al	S	Al	S	S	Al	Al
Vegetationshöhe (cm)	60	100	50	135	80	120	80	
Deckung obere Krautschicht (%)	7	10	40	15	50	70 (ges)	85 (ges)	15 (ges)
Deckung mittlere Krautschicht (%)			40		2			
Deckung untere Krautschicht (%)	65	95	15	95	25			
Deckung Moose (%)	40	1	5	1	12	15	15	
Deckung Streuschicht (%)	30			50	12			
Anteil offener Boden (%)	1	3	7	3	1		5	
Artenzahl Gefäßpflanzen	38	26	10	43	23	26	50	46
1. Senecio aquaticus-Gruppe								
Senecio aquaticus							1	
Viola stagnina							+	
Gratiola officinalis			2	2		+	1	+
Inula britannica				1		+	1	+
2. Cnidium dubium-Gruppe								
Cnidium dubium	1	2		1	+		1	
Ranunculus auricomus agg.		+					+	
Sanguisorba officinalis	1							
Deschampsia cespitosa	+			1			2	+
Serratula tinctoria	2							
Veronica serpyllifolia	+						1	
Achillea ptarmica (Begleitart)	1				1		1	
3. Potentilla anserina-Gruppe								
Potentilla anserina		V		1				
Plantago intermedia		+		+		1	1	1
Alopecurus geniculatus		1	+				1	
Rumex crispus	+		+	+				+
Agrostis stolonifera (Begleitart)		1	+	1		1	1	1
4. Ranunculus repens-Gruppe								
Ranunculus repens		1		1	3		1	
Poa trivialis		2		1				
Trifolium repens	V	3		1		1	1	+
5. Alopecurus pratensis-Gruppe								
Alopecurus pratensis		3		1			1	+
Poa pratensis agg.	1	1		1				1
Taraxacum officinalis	1	1		1				
Agropyron repens		1		1			1	
Cerastium holosteoides		V						+
Vicia cracca	1	2		1			1	
6. Centaurea jacea-Gruppe								
Centaurea jacea	2							
Festuca pratensis	1			2				
Euphorbia esula	1							
Plantago lanceolata	1			1			+	1
Lotus corniculatus		1		1			1	+
7. Cirsium arvense-Gruppe								
Cirsium arvense	1	1		1			1	
Glechoma hederacea	1	1		1			+	
Veronica serpyllifolia	+						1	
Potentilla reptans	1			1			1	
8. Veronica arvensis-Gruppe								
Veronica arvensis	1							
Bromus hordeaceus								
Trifolium dubium	+			1				1
9. Holcus lanatus-Gruppe								
Holcus lanatus	1							+
Lathyrus pratensis				1			1	
Rumex acetosa	1			1				
Anthoxanthum odoratum	2				+			
10. Rumex thyrsiflorus-Gruppe								
Rumex thyrsiflorus	+						+	+
Achillea millefolium	2				+		+	1
Galium verum	1				+			

11. <i>Sium latifolium</i> -Gruppe						
<i>Sium latifolium</i>				+		
<i>Galium palustre</i>	1	1			+	
<i>Carex gracilis</i>		1	1		v	
12. <i>Mentha arvensis</i> -Gruppe						
<i>Poa palustris</i>	+	1				1
<i>Mentha arvensis</i>	1	1	2		2	1
<i>Lysimachia vulgaris</i> (Begleitart)				+		
<i>Lychnis flos-cuculi</i> (Begleitart)	1	1				
<i>Carex vulpina</i> (Begleitart)		1				+
						r
13. <i>Ranunculus flammula</i> -Gruppe						
<i>Ranunculus flammula</i>				+	1	
<i>Veronica scutellata</i>		+	1	1	+	+
<i>Alisma lanceolatum</i> (Begleitart)					1	1
<i>Phalaris arundinacea</i> (Begleitart)	1	3	1		1	
14. <i>Juncus atratus</i> -Gruppe						
<i>Juncus atratus</i>				2	1	1
<i>Juncus bulbosus</i>				2	2	1
<i>Gratiola officinalis</i>		2	2		+	1
15. <i>Agrostis canina</i> -Gruppe						
<i>Agrostis canina</i>		2			2	4
<i>Juncus conglomeratus</i>				2		
<i>Juncus effusus</i>				2	1	+
16. Begleiter :Phragmitetea-Arten						
<i>Glyceria fluitans</i>		+				
<i>Eleocharis palustris</i>		2				1
17. <i>Poa annua</i> -Gruppe						
<i>Polygonum aviculare</i> agg.						+
<i>Pulicaria vulgaris</i>						1
<i>Juncus compressus</i>						1
<i>Juncus bufonius</i>						+
<i>Limosella aquatica</i>						+
18. übrige Arten:						
<i>Hypochaeris radicata</i>	+			+		
<i>Agrostis tenuis</i>	1			1		
<i>Festuca trachyphylla</i>	1					
<i>Viola canina</i>	+					
<i>Rhinantus minor</i>	2					
<i>Agrostis vineales</i>	+					
<i>Inula salicina</i>	2					
<i>Leucanthemum vulgare</i>	1					
<i>Stellaria graminea</i>	1					
<i>Dianthus deltoides</i>	1					
<i>Cerastium arvense</i>	1					
<i>Erophila verna</i>	1					
<i>Leontodon autumnalis</i>			1			
<i>Carex cuprina</i>						
<i>Carex acutiformis</i>		1				
<i>Bidens frondosa</i>				1		
<i>Euphorbia cyparissas</i>						
<i>Tanacetum vulgare</i>						1
<i>Cardamine pratensis</i>	+		1			
<i>Iris pseudacorus</i>	+					
<i>Stellaria palustris</i>	+		1			
<i>Lysimachia nummularia</i>			1			+
<i>Thalictrum flavum</i>			1			
<i>Oenanthe fist</i>			1			
<i>Myosotis caes</i>			1			
<i>Myosotis palustris</i>			1			
<i>Carex disticha</i>			2			
<i>Caltha palustris</i>			+			
<i>Eleocharis uniglumis</i>		1			2	1
<i>Bidens tripartita</i>					1	
<i>Peplis portula</i>					1	1
<i>Lythrum salicaria</i>					+	
<i>Symphytum officinale</i>						+
<i>Equisetum arvense</i>						+
<i>Veronica longifolia</i>						+
<i>Agrimonia eupatoria</i>						+
<i>Linaria vulgaris</i>						+
<i>Trifolium hybridum</i>						+
<i>Myosurus minimus</i>						+
<i>Alisma plantago-aquatica</i>						+
<i>Chenopodium polyspermum</i>						+
<i>Elatine alsinastrum</i>						+
<i>Conyza canadensis</i>						1
<i>Rumex acetosella</i> aggr.						1
<i>Odontites rubra</i>						1
<i>Gnaphalium uliginosum</i>						+

Juncus tenageia					2
Carex praecox					1
Artemisia vulgaris					+
Hieratium umbellatum					+
Trifolium pratense					+
Ranunculus acris r.					+
18. Gehölze					
Populus nigra et x canadensis			r		1
Salix spec.					+
Salix viminalis					+
Salix cinerea		v	2		
Salix alba		+	1		
Salix purpurea		v	v		
Salix triandra					+

Tab. A2 Laufmittelgradient der Aminosäuretrennung

Zeit (min:s)	Laufmittel A	Laufmittel B
00:00	85	15
00:01	85	15
08:40	70	30
30:00	40	60
35:00	25	75
40:00	40	60
68:00	85	15
70:00	85	15

Tab. A3 ANOVA zum Einfluss von Winter/Frühjahrsüberflutung (O₂, 120 d) und Sommertrockenheit (Tr, 60 d) auf die relativen Zuckergehalte der verschiedenen Organe von *C. dubium*, *G. officinalis* und *J. atratus* im Herbst und Frühjahr.

Art	Organ	Zucker	F und P							
			Herbst				Frühjahr			
			Ursache FG	O ₂ 1	Tr 1	O ₂ × Tr 1	Fehler 8	O ₂ 1	Tr 1	O ₂ × Tr 1
<i>C. dubium</i>	Wurzel	Glu	18,2**	34,2***	11,1*		85,4***	4,4	3,3	
		Fru	17,1**	37,4***	35,1***		57,5***	1,8	0,2	
		Sacch	25,6**	23,6**	23,0**		87,4***	6,5*	3,9	
<i>G. officinalis</i>	Wurzel	Glu	7,1*	116,***	6,4*		93,3***	47,6***	0,0	
		Fru	0,1	20,8**	3,3		106,***	4,1	98,6***	
		Sacch	3,3	110,***	6,6*		42,1***	52,5***	4,1	
	Knospen	Glu	4,4	126,***	101,***		2,3	2,9	12,2*	
		Fru	7,5*	14,0**	6,6*		0,2	1,9	1,0	
		Sacch	12,5**	107,***	13,2**		0,5	12,0**	7,5*	
	Rhizom	Glu	0,6	39,2***	6,8*		198,***	94,5***	0,3	
		Fru	0,4	59,9***	10,0*		15,9**	6,4*	13,4**	
		Sacch	0,8	83,6***	3,3		25,4**	19,5**	5,6*	
<i>J. atratus</i>	Wurzel	Glu	3,1	1,2	2,6		20,5**	0,4	0,4	
		Fru	0,2	1,0	0,2		9,6*	4,2	0,3	
		Sacch	0,9	0,2	0,0		12,5**	1,3	0,0	
	Knospen	Glu	3,3	0,5	1,3		0,8	0,4	2,0	
		Fru	7,2*	0,0	0,1		0,3	0,9	1,3	
		Sacch	2,3	0,6	1,4		21,5**	0,1	3,0	

Daten wurden arcsin(x/n)^{-1/2}-transformiert
 Signifikanzniveau: * P < 0,05 ** P < 0,01 *** P < 0,001

Aminosäure	Herbst					Frühjahr						
	O ₂	Tr	O ₂ × Tr	O ₂ , Tr, O ₂ +Tr	Post-hoc Vergleich	O ₂	Tr	O ₂ × Tr	O ₂ , Tr, O ₂ +Tr			
	FG	1	1	1		1	1	1				
	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P	χ ²	P
LYS	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
ORN											1,3	
LEU	2,7		6,0*		2,1	23,7**		0,7		1,0		
ILEU	0,1		0,1		3,9	24,2**		0,7		7,6*		
PHE	0,7		2,4		6,0*	4,8		4,9		1,0		
TRY						6,5*	O ₂ < Tr+O ₂	7,4*		0,0		5,0
VAL	2,1		1,8		0,3	51,7***		0,8		9,8*		
MET											0,8	
TYR											0,4	
ARG											0,4	
THR						9,5*	Tr, O ₂ < Tr+O ₂	297,4***	30,8**	35,0***		
GLY						2,3		12,1**		1,2		0,9
HIS						1,1		3,0		1,9		0,4
GLU	13,5*		9,2*		15,4**			90,4***	25,3**	24,7**		
GLN						8,1*	Tr, O ₂ > Tr+O ₂	434,1***	4,1	4,0		
ASP	0,8		21,8**		25,2**			198,1***	8,8*	3,8		
ASN						8,0*	Tr, O ₂ > Tr+O ₂	146,7***	5,6 *	0,1		
GABA						3,8		167,0***	5,3	0,2		
SER	44,9***		3,6		5,3			42,3***	16,0**	8,3*		
ALA						8,7*	Tr < O ₂ , Tr+O ₂	47,0***	3,7	0,4		

Signifikanzniveau: * P < 0,05 ** P < 0,01 *** P < 0,001

Tab. A4 ANOVA oder Kruskal Wallis H-Test zum Einfluss von Winter/Frühjahrsüberflutung (O₂, 120 d) und Sommertrockenheit (Tr, 60 d) auf die relativen Aminosäuregehalte der Wurzeln von *C. dubium* im Herbst und Frühjahr.

Daten wurden vor der Analyse arcsin(x/n)^{-1/2}-transformiert. Nur signifikante Differenzen sind in den Ungleichungen gezeigt.

Tab. A5 ANOVA oder Kruskal Wallis H-Test mit multipltem Mittelwertvergleich nach Nemeny zum Einfluss von 120 Tagen Winter/Frühjahrsüberflutung (O₂) und 60 Tagen Sommertrockenheit (Tr) auf die relativen Aminosäuregehalte der unterirdischen Pflanzenorgane von *G. officinalis* im Herbst.

Aminosäure	Wurzeln					Knospen					Rhizom						
	O ₂	Tr	O ₂ × Tr	O ₂ , Tr, O ₂ +Tr	Post-hoc	O ₂	Tr	O ₂ × Tr	O ₂ , Tr, O ₂ +Tr	Post-hoc	O ₂	Tr	O ₂ × Tr	O ₂ , Tr, O ₂ +Tr	Post-hoc		
	FG	1	1	1	h	1	1	1		Vergleich	1	1	1		Vergleich		
	F	P	F	P	P	χ ²	P	F	P	F	P	F	P	F	P	χ ²	P
LYS	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
ORN																	
LEU	0,1		0,5		1,2			1,0		1,0		1,0		1,0			
ILEU	1,6		4,9		0,1			7,7*		2,6		6,9*				7,8*	O ₂ > Tr
PHE	1,1		0,7		10,8*			20,2**		0,0		9,5*		9,9*		16,0**	7,0*
TRY	24,5**		10,0*		45,9***									2,7		7,0*	Tr < Tr+O ₂
VAL	1,0		3,0		1,6			0,1		0,9		20,2**					6,6
MET														4,4			6,7
TYR	5,1		7,9*		0,2									4,1			1,2
ARG								3,6		0,1		23,8**		3,9		5,7*	1,2
THR														4,0		0,0	0,0
GLY	0,0		9,3*		8,6*												
HIS																	
GLU	0,0		2,3		6,6*			21,0**		28,4**		2,4		6,5*		2,7	10,9*
GLN								0,1		15,1**		16,8**		6,1*		0,0	10,2*
ASP	0,9		7,7*		8,7*			0,2		2,9		0,6		0,2		7,5*	4,2
ASN	5,5*		16,1**		0,0			6,0*		3,7		8,5*		3,4		5,0	1,4
GABA								1,1		2,3		0,5		2,7		3,7	2,1
SER								0,2		1,3		1,8		0,1		0,2	23,5**
ALA								0,6		1,0		0,0		0,9		0,0	5,1
														0,4		1,3	33,8***

Daten wurden vor der Analyse arcsin(x/n)^{-1/2}-transformiert. In den Ungleichungen sind nur signifikante Differenzen gezeigt. Signifikanzniveau: * P < 0,05 ** P < 0,01 *** P < 0,001

Tab. A6 ANOVA oder Kruskal Wallis H-Test mit multiplem Mittelwertvergleich nach Nemeny zum Einfluss von 120 Tagen Winter/Frühjahrsüberflutung (O₂) und 60 Tagen Sommertrockenheit (Tr) auf die relativen Aminosäuregehalte der unterirdischen Pflanzenorgane von *G. officinalis* im Frühjahr.

Aminosäure FG	Wurzeln					Knospen					Rhizom				
	O ₂	Tr	O ₂ × Tr	O ₂ , Tr, O ₂ +Tr	Post-hoc	O ₂	Tr	O ₂ × Tr	O ₂ , Tr, O ₂ +Tr	Post-hoc	O ₂	Tr	O ₂ × Tr	O ₂ , Tr, O ₂ +Tr	Post-hoc
	F	P	F	P	χ ² P	F	P	F	P	χ ² P	F	P	F	P	χ ² P
LYS	-	-	-			-	-	-			-	-	-		
ORN	-	-	-			-	-	-		Kontr.,					
LEU	3,9	20,2**	9,0*			1,0	21,6**	4,9	7,5*	O ₂ ,Tr < Tr+O ₂	0,1	44,1***	7,1*		
ILEU	3,1	14,5**	9,8*			20,2**	12,4**	4,4						7,1	
PHE	60,5***	57,1***	32,9***			1,0	0,4	0,2			2,6	71,4***	29,6**		
TRY	0,2	25,2**	36,3***			1,0	8,5*	4,2			0,3	0,0	0,9		
VAL	4,3	9,0*	4,7			17,2**	12,7**	5,6*			16,6**	25,7**	11,2*		
MET				2,1					7,5*	Kontr. > Tr+O ₂					1,7
TYR	3,5	25,5**	13,2**						1,3		4,3	8,6*	2,5		
ARG	4,2	5,8*	1,8			4,6	12,7**	14,**			0,0	16,7**	35,1***		
THR				4,3					5,1					10,4*	Kontr. > Tr+O ₂
GLY	15,1**	61,6***	71,7***						1,1		5,5*	11,8**	6,4*		
HIS	3,1	0,5	0,9			0,2	0,0	0,8			0,4	4,3	13,0**		
GLU	7,0*	4,7	3,0			2,5	10,9*	0,6			15,0**	0,0	2,8		
GLN	14,2**	2,2	3,2			44,0***	0,0	0,6			22,8**	0,7	3,8		
ASP	16,5**	3,0	2,6			5,8*	28,6**	6,8*			5,6*	3,5	0,4		
ASN	48,9***	0,9	4,5			106,***	0,7	1,4			32,3***	1,9	2,9		
GABA				9,3*	Kontr. < O ₂				9,9*	Kontr. < Tr+O ₂	152,3***	2,9	10,5*		
SER	4,9	18,9**	4,7			9,4*	34,2***	14,**			6,3*	7,8*	0,6		
ALA	84,3***	0,0	0,0			205,0***	88,2***	72,4***			129,5***	0,5	0,4		

Daten wurden vor der Analyse arcsin(x/n)^{-1/2}-transformiert.
 In den Ungleichungen sind nur signifikante Differenzen gezeigt (Kontr = Kontrolle).
 Signifikanzniveau: * P < 0,05 ** P < 0,01 *** P < 0,001

Aminosäure FG	Wurzeln					Knospen				
	O ₂	Tr	O ₂ × Tr	O ₂ , Tr, O ₂ +Tr	Post-hoc	O ₂	Tr	O ₂ × Tr	O ₂ , Tr, O ₂ +Tr	Post-hoc
	F	P	F	P	χ ² P	F	P	F	P	χ ² P
LYS	-	-	-			-	-	-		
ORN	0,0	0,0	0,0			0,1	0,0	0,0		Kontr., Tr < Tr+O ₂
LEU				2,1					8,8*	
ILEU	4,4	0,7	3,8			11,0*	0,0	0,3		
PHE	5,1	1,5	15,4**			3,6	1,7	0,7		
TRY				4,0					1,2	
VAL				4,6		7,9	0,1	5,4		
MET				2,1					8,4*	Kontr. < O ₂
TYR	0,4	0,5	3,3			3,6	0,1	0,1		
ARG	3,0	2,3	0,0			38,8	2,6	1,1		
THR	0,2	0,5	0,1			0,8	2,2	3,6		
GLY	0,1	0,1	1,9			2,3	1,2	3,5		
HIS	6,6	1,5	0,3			1,8	0,3	0,6		
GLU	0,1	0,6	0,0			4,8	0,9	0,3		
GLN				4,9		0,0	3,5	0,8		
ASP	0,0	0,0	0,0			1,0	4,9	2,4		
ASN	0,1	0,9	1,2			7,1	8,9	6,7		
GABA				3,2					6,4	
SER	0,1	1,1	0,1			1,0	8,7	13,9		
ALA	0,1	0,2	0,0			16,5**	53,0***	43,3***		

Tab. A7 ANOVA oder Kruskal Wallis H-Test mit multiplem Mittelwertvergleich nach Nemeny zum Einfluss von 120 Tagen Winter / Frühjahrsüberflutung (O₂) und 60 Tagen Sommertrockenheit (Tr) auf die relativen Aminosäuregehalte der unterirdischen Pflanzenorgane von *J. atratus* im Herbst.

Alle Daten wurden vor der Analyse arcsin(x/n)^{-1/2}-transformiert.
 Nur signifikante Differenzen sind in den Ungleichungen gezeigt (Kontr = Kontrolle).

Signifikanzniveau: * P < 0,05 ** P < 0,01 *** P < 0,001

Aminosäure	Wurzeln				Knospen					
	O ₂	Tr	O ₂ × Tr	O ₂ , Tr, O ₂ +Tr	O ₂	Tr	O ₂ × Tr	O ₂ , Tr, O ₂ +Tr	Post-hoc	
	FG	1	1	1	1	1	1	1		
	F	P	F	P	F	P	F	P	χ ² P	
LYS	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
ORN				3,0	-	-	-			
LEU	92,5***	1,7	0,6						8,4*	O ₂ < Tr
ILEU	13,7	3,0	3,9		47,0***	0,7	0,9			
PHE	7,3*	5,2	7,2*		26,8**	4,7	0,0			
TRY	0,7	13,4	14,4		5,0	1,6	0,1			
VAL	6,0*	1,8	1,8		78,2***	0,2	0,0			
MET	3,1	0,3	1,0						6,2	
TYR	116,7***	0,9	17,0**		85,9***	0,3	1,6			
ARG	6,4*	1,9	0,0						7,5*	Kontr. > O ₂
THR	32,1***	2,3	1,5		15,6**	8,7*	18,3**			
GLY	0,2	0,0	8,3*		28,8**	0,1	0,3			
HIS	0,2	3,3	2,7		0,0	0,6	1,3			
GLU	5,7*	0,2	0,0		35,1***	4,0	70,4***			
GLN	61,1***	18,3**	1,1		0,9	37,7***	0,0			
ASP	5,2*	0,2	0,7		48,9***	0,1	13,2**			
ASN	28,2**	0,4	2,8		11,8**	0,1	1,5			
GABA	137,7***	13,0**	5,1		31,1***	38,2***	63,9***			
SER	3,7	0,2	2,3		10,3*	0,2	1,1			
ALA	189,9***	20,7**	13,8**		126,7***	20,8**	31,0***			

Signifikanzniveau: * P < 0,05 ** P < 0,01 *** P < 0,001

Tab. A8 ANOVA oder Kruskal Wallis H-Test mit multiplem Mittelwertvergleich nach Nemeny zum Einfluss von 120 Tagen Winter/ Fröhjahrsüberflutung (O₂) und 60 Tagen Sommertrockenheit (Tr) auf die relativen Aminosäuregehalte der unterirdischen Pflanzenorgane von *J. atratus* im Fröhjahr.

Alle Daten wurden vor der Analyse arcsin(x/n)^{-1/2}-transformiert. Nur signifikante Differenzen sind in den Ungleichungen gezeigt (Kontr = Kontrolle).

Aminosäure	Veränderung			Aminosäure	Veränderung		
	>	<	keine		>	<	keine
ASN	100%		0%	SER	67%		33%
GLN	83%		17%	VAL	50%		50%
ASN+GLN	83%		17%	ILEU	50%		50%
SER	67%		33%	LEU	50%		50%
ILEU	67%		33%	ASN+GLN	33%		67%
ARG	50%		50%	ASP	33%		67%
PHE	50%		50%	GLU	33%		67%
LEU	33%		67%	GLN	33%		67%
MET	17%		83%	GLY	33%		67%
TRY	17%		83%	TYR	33%		67%
ASP	83%	17%	0%	PHE	33%		67%
ALA		100%	0%	THR		50%	50%
GABA		100%	0%	ARG		50%	50%
ALA+GABA		100%	0%	ASN		17%	83%
GLU		83%	17%	ALA+GABA		33%	67%
THR		67%	33%	HIS			100%
ORN		33%	67%	LYS			100%
LYS			100%	ORN			100%
HIS			100%	ALA	17%	33%	50%
GLY	50%	33%	17%	GABA	17%	50%	33%
TYR	17%	17%	67%	MET	17%	17%	67%
VAL	67%	17%	17%	TRY	33%	17%	50%

Tab. A9 Aminosäuren als mögliche universelle Stressmarker im Fröhjahr

- A) nach Überflutungsstress aktuell
- B) als Sommertrockenheitsstress-, „gedächtnis“

Dargestellt sind die Häufigkeit und die Richtung der Veränderungen im Muster aller Proben im Fröhjahr in Abhängigkeit vom Stress der n=6 Muster aller untersuchten Organe von *C. dubium*, *G. officinalis* und *J. atratus*.

Die Faktoreinflüsse wurden aus den 2-faktoriellen ANOVAs bestimmt; potentiell geeignete Kandidaten bzw. Kandidatengruppen sind durch graue Schattierungen hervorgehoben, die Ausgewählten sind fettgeschrieben.

(A) Aminosäure	Veränderung			(B) Aminosäure	Veränderung		
	>	<	keine		>	<	keine
LEU	33%		67%	HIS	50%		50%
SER	17%		83%	GLY	33%		67%
GLN	17%		83%	SER	17%		83%
ALA	17%		83%	PHE	17%		83%
GABA	17%		83%	ASP			100%
VAL	17%		83%	GLN			100%
ILEU	17%		83%	THR			100%
GLU		50%	50%	ARG			100%
ASP		33%	67%	GABA			100%
ASN		33%	67%	TYR			100%
GLY		17%	83%	MET			100%
THR		17%	83%	LYS			100%
TYR		17%	83%	ORN			100%
HIS			100%	ASN	33%	33%	33%
ARG			100%	TRY	33%	17%	50%
MET			100%	ILEU	17%	33%	50%
LYS			100%	GLU	17%	17%	67%
PHE			100%	ALA	17%	17%	67%
ORN			100%	VAL	17%	17%	67%
TRY	17%	17%	67%	LEU	17%	17%	67%

Tab. A10 Aminosäuren als mögliche universelle Stressmarker im Herbst

- A) nach Sommertrockenheitsstress aktuell
 B) als Überflutungsstress-„gedächtnis“

Dargestellt sind die Häufigkeit und die Richtung der Veränderungen im Muster aller Proben im Herbst in Abhängigkeit vom Stress der n=6 Muster aller untersuchten Organe von *C. dubium*, *G. officinalis* und *J. atratus*.

Die Faktoreinflüsse wurden aus den 2-faktoriellen ANOVAs bestimmt; potentiell geeignete Kandidaten sind durch graue Schattierungen hervorgehoben, die Ausgewählten sind fettgeschrieben.

Tab. A11 Spearman'sche Rangkorrelationsmatrix gepoolter relativer Aminosäuregehaltsdaten der unteren Sprossabschnitte von *C. dubium* (20 Aminosäuren, 2 Standorte je 3 Mischproben, 10 Monate) und *G. officinalis* (20 Aminosäuren, 2 Standorte je 3 Mischproben, 10 Monate). Oben rechts stehen die Korrelationen bei *C. dubium*, unten links die Korrelationen bei *G. officinalis*. Gesamt = Gesamtgehalt freier Aminosäuren, AminoN = Gesamtstickstoff gebunden in der freien Aminosäurefraktion. Signifikanzniveau: * $P < 0,05$ ** $P < 0,01$ *** $P < 0,001$

		C. dubium Transport: Rangkorrelation zwischen den Relativgehalten der Einzelamino- oder Aminosäuregruppen % Gesamtamino- oder Aminosäuregehalt n = 60																		
	Gesamt	ASP	GLU	ASN	SER	GLN	HIS/GLY/THR	ARG	ALA	GABA	TYR	MET	VAL	TRY	PHE	ILEU	LEU	ORN	AminoN/gTMJ	
Gesamt		-0,470 ***	-0,517 ***	0,532 ***	-0,621 ***	0,583 ***	-0,519 ***	-0,018	-0,294 *	-0,253	-0,519 ***	-0,222	-0,125	-0,372 **	-0,431 ***	-0,161	-0,179	-0,222	0,993 ***	
ASP	-0,213		0,613 ***	-0,268 *	0,534 ***	-0,284 *	0,295 *	0,283	0,182	0,146	0,225	-0,200	-0,350 **	-0,013	0,238	-0,262	-0,109	-0,254	0,638 ***	
GLU	-0,276 *	0,415 **		-0,371 **	0,581 ***	-0,414 **	0,387 **	0,146	0,339 **	0,144	0,352 **	-0,010	-0,199	0,165	0,302 *	-0,137	-0,083	-0,149	0,747 ***	
ASN	-0,046	0,090	-0,002		-0,480 ***	0,533 ***	-0,499 ***	0,179	-0,285 *	-0,339 **	-0,517 ***	-0,259	-0,205	-0,421 **	-0,463 ***	-0,255	-0,225	-0,322 *	0,733 ***	
SER	-0,216	0,207	0,204	0,103		-0,533 ***	0,502 ***	0,013	0,407 **	0,289 **	0,472 ***	0,064	-0,047	0,192	0,465 ***	0,014	0,108	0,055	0,893 ***	
GLN	-0,046	-0,200	0,007	0,205	-0,310 *		-0,499 ***	0,048	-0,408 **	-0,407 **	-0,520 ***	-0,258	-0,240	-0,346 **	-0,464 ***	-0,305	-0,204	-0,326 *	0,855 ***	
HIS/GLY/THR	-0,068	-0,046	0,081	-0,227	0,227	-0,174		0,135	0,197	0,214	0,576 ***	0,272	0,108	0,505 ***	0,499 ***	0,267	-0,070	0,180	0,750 ***	
ARG	-0,236	0,187	0,212	0,231	0,270 *	-0,184	0,086		-0,168	-0,290 *	-0,108	-0,303 *	-0,508 ***	-0,134	-0,017	-0,314	-0,386 **	-0,420 **	0,005	
ALA	-0,196	-0,049	0,059	-0,020	0,290 *	-0,141	0,194	0,204		0,415 **	0,194	0,000	0,203	-0,044	0,207	-0,054	0,306	0,096	0,440 *	
GABA	0,147	-0,201	-0,169	-0,184	0,232	-0,415 **	0,134	0,162	0,165		0,261 *	0,078	0,266	-0,020	0,240	0,157	0,285	0,259	0,378 *	
TYR	0,187	0,077	-0,135	-0,132	0,198	-0,374 **	0,174	0,138	-0,007	0,308 *		0,449 ***	0,254	0,554 ***	0,438 ***	0,415	0,187	0,343	0,737 **	
MET	0,029	0,082	0,002	-0,196	0,064	-0,111	-0,163	0,245	-0,196	0,167	0,161		0,535 ***	0,538 ***	0,188	0,533 ***	0,286	0,498	0,328 **	
VAL	0,121	0,168	0,037	-0,201	0,165	-0,565 *	-0,081	0,226	-0,163	0,200	0,313 *	0,260 *		0,321 *	0,193	0,494	0,367	0,590 ***	0,161	
TRY	0,020	0,042	0,099	-0,152	-0,231	0,216	-0,214	-0,160	-0,215	-0,271 *	-0,194	0,203	0,222		0,330 *	0,513 ***	0,070	0,412	0,513 ***	
PHE	0,154	0,108	-0,165	0,114	0,220	-0,208	-0,179	0,037	-0,183	0,152	0,194	0,346 **	0,154	0,026		0,172	-0,011	0,213	0,646 ***	
ILEU	0,081	0,164	0,002	-0,222	0,185	-0,297 *	0,143	0,152	0,015	0,218	0,320 *	0,185	0,435 ***	0,081	0,185		0,172	0,520 ***	0,237 ***	
LEU	0,495	-0,082	-0,162	-0,222	-0,148	-0,205	-0,256 *	-0,162	-0,175	0,201	0,215	0,275 *	0,278 *	0,181	0,463	0,215		0,221	0,159	
ORN	0,300	0,033	-0,044	-0,277 *	0,018	-0,203	0,214	-0,140	0,013	0,161	0,200	0,044	0,214	0,187	-0,110	0,235	0,172		0,244	
AminoN	0,978 ***	-0,236	-0,295 *	-0,156 *	-0,268 *	0,042	-0,064	-0,276 *	-0,244	0,086	0,160	-0,011	0,125	0,103	0,095	0,108	0,234	0,205		AminoN
Gesamt		ASP	GLU	ASN	SER	GLN	HIS/GLY/THR	ARG	ALA	GABA	TYR	MET	VAL	TRY	PHE	ILEU	LEU	ORN	AminoN	

G. officinalis Transport: Rangkorrelation zwischen den Relativgehalten der Einzelamino- oder Aminosäuregruppen % Gesamtamino- oder Aminosäuregehalt n = 60

Tab. A12 Spearman'sche Rangkorrelationsmatrix gepoolter Aminosäuregehaltsdaten der Basalinternodien von *J. atratus* (20 Aminosäuren, 2 Standorte je 3 Mischproben, 5 bzw. 9 Monate). Gesamt = Gesamtgehalt freier Aminosäuren, AminoN = Gesamtstickstoff gebunden in der freien Aminosäurefraktion. Signifikanzniveau: * $P < 0,05$ ** $P < 0,01$ *** $P < 0,001$

		J. atratus Transport: Rangkorrelation zwischen den Relativgehalten der Einzelamino säuren oder Aminosäuregruppen % Gesamtamino säuregehalt n = 52																					
	Gesamt	ASP	GLU	ASN	SER	GLN	HIS/GLY/ THR	ARG	ALA	GABA	TYR	MET	VAL	TRY	PHE	ILEU	LEU	ORN	AminoN /gTMJ				
Gesamt																							
ASP	-0,369 ***																						
GLU	-0,293 **	0,515 ***																					
ASN	0,379 **	-0,164	-0,181																				
SER	-0,455 ***	0,282	0,222	-0,416 **																			
GLN	0,338 *	-0,243	0,174	-0,199	-0,199																		
HIS/GLY/ THR	-0,464 ***	0,186	0,479 ***	0,252 **	0,233	-0,137 *																	
ARG	-0,323 *	0,202	0,198	-0,325 *	0,233	0,233																	
ALA	0,203	-0,191	-0,071	0,158	0,022	-0,220	0,022																
GABA	-0,159	0,147	0,142	-0,230	0,146	-0,365 **	-0,203																
TYR	-0,271	0,055	0,099	-0,299 *	0,248	-0,220	0,169	-0,242	0,236														
MET	-0,176	0,199	0,220	-0,238	0,033	0,171	-0,110	0,249	0,187	0,236													
VAL	-0,093	-0,060	0,082	0,236	-0,252	-0,126	0,250	-0,104	0,275	0,170	0,187												
TRY	-0,225	0,186	0,203	-0,170	-0,159	-0,164	0,362 **	0,170	0,170	0,170	0,170	0,170	0,170	0,170	0,170	0,170	0,170	0,170	0,170	0,170	0,170	0,170	0,170
PHE	0,115	-0,164	0,077	0,077	-0,214	-0,180	0,038	0,022	0,022	0,022	0,022	0,022	0,022	0,022	0,022	0,022	0,022	0,022	0,022	0,022	0,022	0,022	0,022
ILEU	-0,479	0,224	-0,212	-0,212	0,158	-0,246	0,173	0,299 *	0,299	0,299	0,299	0,299	0,299	0,299	0,299	0,299	0,299	0,299	0,299	0,299	0,299	0,299	0,299
LEU	0,256	-0,352 *	0,245	0,245	0,063	0,145	0,231	0,175	0,175	0,175	0,175	0,175	0,175	0,175	0,175	0,175	0,175	0,175	0,175	0,175	0,175	0,175	0,175
ORN	0,234	-0,298 *	-0,292 *	0,050	-0,269 **	0,106	-0,198	0,227	0,177	0,177	0,177	0,177	0,177	0,177	0,177	0,177	0,177	0,177	0,177	0,177	0,177	0,177	0,177
AminoN	0,978 **	-0,648 *	-0,654 **	0,714 **	-0,802 **	0,753 **	-0,879 ***	0,115	0,434	0,434	0,434	0,434	0,434	0,434	0,434	0,434	0,434	0,434	0,434	0,434	0,434	0,434	0,434
Gesamt																							
ASP																							
GLU																							
ASN																							
SER																							
GLN																							
HIS/GLY/ THR																							
ARG																							
ALA																							
GABA																							
TYR																							
MET																							
VAL																							
TRY																							
PHE																							
ILEU																							
LEU																							
ORN																							
AminoN																							

Tab. A13 Spearman'sche Rangkorrelationsmatrix gepoolter Aminosäuregehaltsdaten der Überdauerungsorgane von *C. dubium* (20 Aminosäuren, je 5 und 1×4 Wurzelproben von 2 Standorten, 4 Herbst, 2 Frühjahr). Oben rechts steht die Korrelation zwischen den Relativgehalten, unten links die Korrelation zwischen den Absolutgehalten. Gesamt = Gesamtgehalt freier Aminosäuren, AminoN = Gesamtstickstoff gebunden in der freien Aminosäurefraktion. Signifikanzniveau: * $P < 0,05$ ** $P < 0,01$ *** $P < 0,001$

		Rangkorrelation zwischen den Relativgehalten der Einzelamino- oder Aminosäuregruppen % Gesamtamino- säuregehalt n = 56																				
	Ges	ASP	GLU	ASN	SER	GLN	HIS	GLY/THR	ARG	ALA	GABA	TYR	MET	VAL	TRY	PHE	ILEU	LEU	LYS	ORN	AminoN	
Ges																						
ASP	0,406 **																					
GLU	0,600 ***	0,219 **																				
ASN	0,749 ***	0,410 **	0,530 ***																			
SER	0,769 ***	0,098 **	0,393 **	0,453 ***																		
GLN	0,572 ***	0,193 **	0,179 **	0,241 **	0,440 ***																	
HIS	0,520 ***	0,007 **	0,223 **	0,293 **	0,636 ***	0,220 **																
GLY/THR	0,533 ***	0,438 ***	0,468 ***	0,186 **	0,508 ***	0,346 **	0,314 **															
ARG	0,846 ***	0,258 **	0,433 **	0,692 ***	0,658 ***	0,290 **	0,428 **	0,494 ***														
ALA	0,541 ***	0,209 **	0,378 **	0,237 **	0,583 ***	0,389 **	0,436 **	0,218 **	0,255 **													
GABA	0,358 **	-0,016 **	-0,126 **	0,009 **	0,461 ***	0,443 **	0,356 **	0,153 **	0,152 **	0,624 ***												
TYR	0,458 ***	-0,077 **	0,310 **	0,184 **	0,741 ***	0,165 **	0,656 ***	0,597 ***	0,419 **	0,305 **	0,275 **											
MET	0,539 ***	0,130 **	0,443 ***	0,285 **	0,656 ***	0,361 **	0,421 **	0,538 ***	0,482 ***	0,289 **	0,052 **	0,577 ***										
VAL	0,443 ***	0,020 **	0,451 ***	0,217 **	0,600 ***	0,207 **	0,662 ***	0,584 ***	0,397 ***	0,291 **	0,071 **	0,831 ***	0,740 ***									
TRY	0,526 ***	-0,013 **	0,351 **	0,327 **	0,684 ***	0,245 **	0,581 ***	0,386 ***	0,437 ***	0,388 ***	0,245 **	0,739 ***	0,347 **	0,534 ***								
PHE	0,344 **	-0,001 **	0,112 **	0,171 **	0,373 **	0,299 **	0,046 **	0,233 **	0,346 **	0,173 **	0,305 **	0,306 **	0,326 **	0,246 **	0,153 **							
ILEU ⁿ⁼²⁶	0,737 ***	0,325 **	0,489 ***	0,345 **	0,843 ***	0,623 **	0,815 ***	0,938 ***	0,753 ***	0,458 **	0,737 ***	0,832 ***	0,779 ***	0,906 ***	0,650 ***	0,802 ***	0,271 **	0,626 **	0,626 **	0,442 **	0,962 ***	
LEU ⁿ⁼²⁶	0,778 ***	0,529 ***	0,689 ***	0,520 **	0,806 ***	0,426 **	0,763 ***	0,778 ***	0,785 ***	0,504 **	0,593 **	0,693 ***	0,474 **	0,555 **	0,909 ***	0,536 ***	0,776 ***	-0,669 ***	0,830 ***	0,154 **	0,300 **	
LYS ⁿ⁼²⁶	0,435 **	-0,406 ***	-0,262 **	0,047 **	0,550 **	0,715 **	0,649 **	0,715 **	0,471 **	0,285 **	0,762 **	0,674 **	0,726 **	0,941 ***	-0,624 **	0,776 ***	0,829 ***	-0,225 **				
ORN ⁿ⁼²⁶	0,538 ***	0,479 ***	0,643 ***	0,380 **	0,458 **	0,505 **	0,167 **	0,392 **	0,256 **	0,491 **	0,375 **	0,261 **	0,326 **	0,181 **	0,468 **	0,315 **	0,656 ***	0,865 ***	-0,489 **		0,322 **	
AminoN	0,962 ***	0,324 **	0,516 **	0,777 ***	0,725 ***	0,479 **	0,469 **	0,512 **	0,941 ***	0,393 **	0,258 **	0,436 **	0,507 **	0,415 **	0,505 **	0,341 **	0,712 ***	0,762 ***	0,418 **	0,424 **		
Ges		ASP	GLU	ASN	SER	GLN	HIS	GLY/THR	ARG	ALA	GABA	TYR	MET	VAL	TRY	PHE	ILEU	LEU	LYS	ORN	AminoN	

Tab. A14 Spearman'sche Rangkorrelationsmatrix gepoolter Aminosäuregehaltsdaten der Überdauerungsorgane von *G. officinalis* (20 Aminosäuren, bis zu 5 Einzelproben von 3 Organen an 2 Standorten, 3 Herbst, 2 Frühjahr). Oben rechts steht die Korrelation zwischen den Relativgehalten, unten links die Korrelation zwischen den Absolutgehalten. Gesamt = Gesamtgehalt freier Aminosäuren, AminoN = Gesamtstickstoff gebunden in der freien Aminosäurefraktion. Signifikanzniveau: * $P < 0,05$ ** $P < 0,01$ *** $P < 0,001$

		Rangkorrelation zwischen den Relativgehalten der Einzelamino- oder Aminosäuregruppen %Gesamtamino- säuregehalt n = 143																				
	Ges	ASP	GLU	ASN	SER	GLN	HIS	GLY/THR	ARG	ALA	GABA	TYR	MET	VAL	TRY	PHE	ILEU	LEU	LYS	ORN	AminoN	
Ges																						
ASP	0,275																					
GLU	0,437	0,744																				
ASN	0,530	0,592	0,576																			
SER	0,453	0,544	0,511	0,482																		
GLN	0,975	0,173	0,326	0,438	0,314																	
HIS ⁿ⁼⁵⁰	0,184	-0,127	0,043	-0,101	0,089	0,203																
GLY/THR ⁿ⁼⁵⁰	0,579	0,746	0,664	0,385	0,905	0,403	0,076															
ARG	0,557	0,218	0,401	0,404	0,232	0,520	0,358	0,255														
ALA	0,420	0,348	0,621	0,288	0,672	0,280	0,216	0,737	0,329													
GABA	0,281	0,427	0,566	0,433	0,657	0,130	0,031	0,798	0,201	0,763												
TYR	0,404	0,413	0,328	0,405	0,806	0,276	0,249	0,806	0,271	0,581	0,524											
MET	0,235	-0,112	-0,013	0,014	0,207	0,200	-0,047	0,001	0,155	0,342	0,251	0,250										
VAL	0,428	0,387	0,287	0,403	0,812	0,287	0,199	0,874	0,221	0,627	0,547	0,860	0,334									
TRY	0,537	0,005	0,040	0,206	0,150	0,537	0,264	-0,114	0,467	0,196	0,049	0,290	0,380	0,331								
PHE	0,177	0,316	0,244	0,189	0,606	0,093	0,320	0,749	0,178	0,454	0,375	0,635	0,209	0,622	0,283							
ILEU ⁿ⁼⁸³	0,538	0,266	0,211	0,348	0,514	0,523	0,271	0,295	0,529	0,310	-0,011	0,734	0,285	0,846	0,712	0,594						
LEU ⁿ⁼⁸³	0,166	0,558	0,499	0,286	0,340	0,125	0,511	0,231	0,291	0,298	0,124	0,303	-0,228	0,119	-0,079	0,137	0,045					
LYS ⁿ⁼¹⁰	0,370	0,406	0,297	0,297	0,515	0,418			0,176	0,552	-0,127	0,442	-0,006	0,673	0,374	0,867	0,564					
ORN ⁿ⁼¹¹³	0,251	0,094	0,103	0,167	0,555	0,182	0,237	0,772	0,082	0,442	0,232	0,633	0,257	0,646	0,249	0,379	0,303	-0,061	0,522			
AminoN	0,996	0,234	0,393	0,512	0,405	0,987	0,177	0,514	0,562	0,369	0,229	0,368	0,226	0,384	0,549	0,150	0,537	0,145	0,455	0,234		
Ges		ASP	GLU	ASN	SER	GLN	HIS	GLY/THR	ARG	ALA	GABA	TYR	MET	VAL	TRY	PHE	ILEU	LEU	LYS	ORN	AminoN	

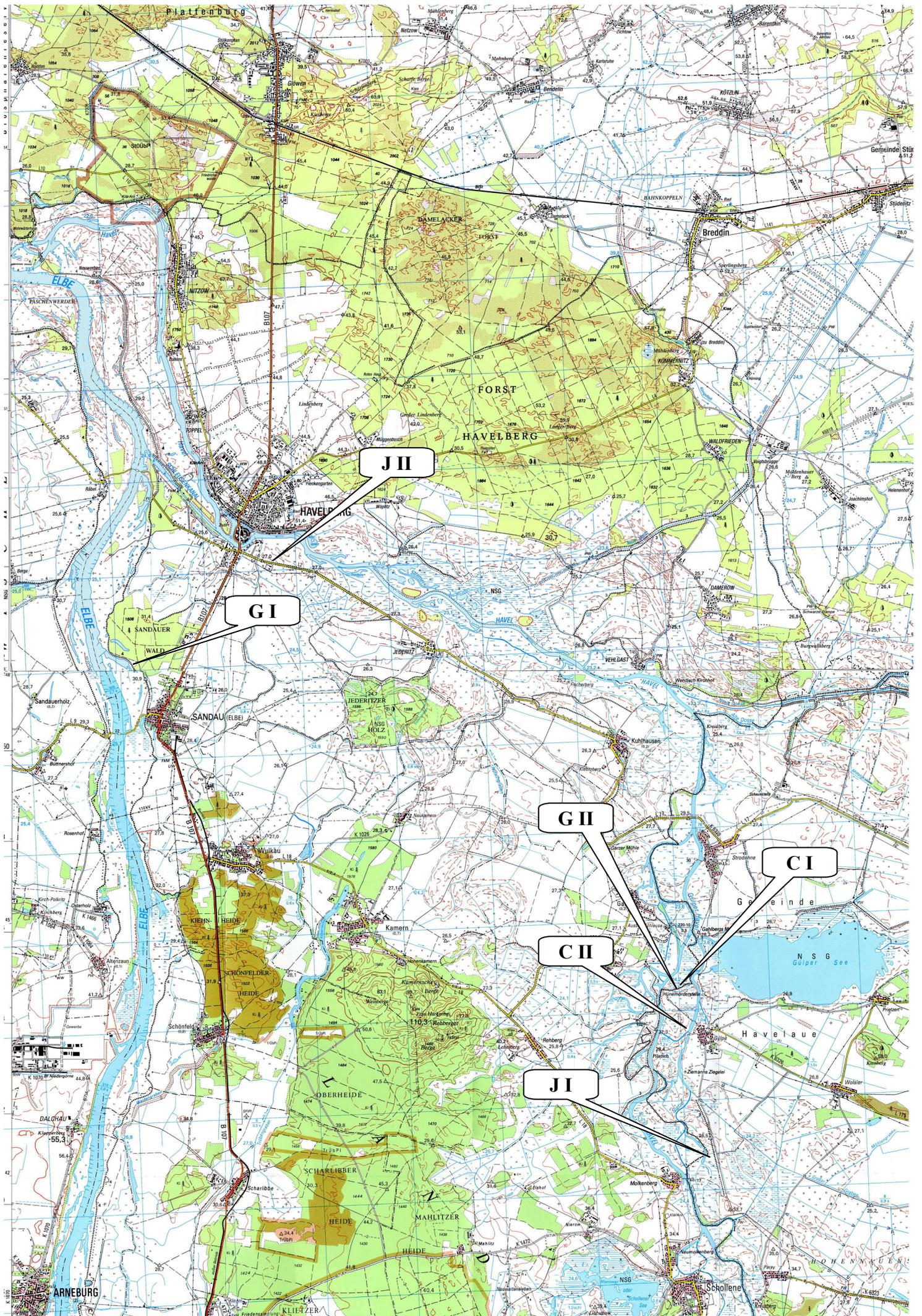
Rangkorrelation zwischen den Absolutgehalten der Einzelamino- oder Aminosäuregruppen µmol/gTM

Tab. A15 Spearman'sche Rangkorrelationsmatrix gepoolter Aminosäuregehaltsdaten der Überdauerungsorgane von *J. atratus* (20 Aminosäuren, 1 Standort je bis zu 5 Einzelproben von bis zu 3 Organen, 2 Herbst, 1 Frühjahr). Oben rechts steht die Korrelation zwischen den Relativgehalten, unten links die Korrelation zwischen den Absolutgehalten. Gesamt = Gesamtgehalt freier Aminosäuren, AminoN = Gesamtstickstoff gebunden in der freien Aminosäurefraktion. Signifikanzniveau: * $P < 0,05$ ** $P < 0,01$ *** $P < 0,001$

		Rangkorrelation zwischen den Relativgehalten der Einzelamino- bzw. von Aminosäuregruppen % Gesamtamino- bzw. von Aminosäuregruppen % Gesamtamino- bzw. von Aminosäuregruppen																				
	Ges	ASP	GLU	ASN	SER	GLN	HIS	GLY/THR	ARG	ALA	GABA	TYR	MET	VAL	TRY	PHE	ILEU	LEU	LYS	ORN	AminoN	
Ges																						
ASP	0,700 ***																					
GLU	0,703 ***	0,763 ***																				
ASN	0,893 ***	0,647 **	0,580 **																			
SER	0,899 ***	0,583 **	0,755 ***	0,764 ***																		
GLN	0,852 ***	0,628 **	0,504 *	0,744 ***	0,711 ***																	
HIS ⁿ⁼¹⁷	0,559 *	0,255 *	0,377 *	0,360 *	0,600 *	0,527 *																
GLY/THR ⁿ⁼¹⁷	0,775 **	0,887 ***	0,892 ***	0,571 *	0,824 ***	0,578 *	0,431 *															
ARG	0,370 *	0,395 *	0,008 *	0,514 *	0,082 *	0,389 *	-0,037 *	0,069 *														
ALA	0,635 **	0,295 *	0,601 **	0,504 *	0,791 ***	0,269 *	0,505 *	0,882 ***	0,002 *													
GABA	0,490 *	0,266 **	0,556 **	0,440 **	0,668 **	0,110 *	0,304 *	0,819 ***	0,016 *	0,887 ***												
TYR	0,519 *	0,051 *	0,496 *	0,268 **	0,643 **	0,258 **	0,382 **	0,694 **	-0,267 **	0,784 ***	0,671 **											
MET	-0,242 *	-0,415 **	-0,611 **	-0,193 **	-0,280 **	-0,246 **	-0,155 **	-0,621 **	0,297 **	-0,134 **	-0,185 **	-0,253 **										
VAL	0,625 **	0,312 **	0,670 **	0,373 **	0,834 ***	0,381 **	0,603 *	0,743 **	-0,280 **	0,814 ***	0,663 **	0,776 ***	-0,259 **									
TRY	0,598 **	0,152 **	0,205 **	0,641 **	0,495 **	0,474 **	0,279 **	0,262 **	0,383 **	0,427 **	0,241 **	0,318 **	0,247 **	0,338 **								
PHE	0,256 **	0,318 **	0,657 **	0,013 **	0,431 **	0,055 *	0,235 **	0,704 **	-0,243 **	0,611 **	0,498 **	0,616 **	-0,365 **	0,618 **	0,108 **							
ILEU	0,748 ***	0,193 **	0,517 **	0,586 **	0,818 ***	0,471 **	0,600 *	0,612 **	-0,115 **	0,780 ***	0,603 **	0,795 ***	-0,139 **	0,802 ***	0,544 **	0,341 **						
LEU	0,215 **	0,138 **	0,572 **	0,028 **	0,487 **	-0,144 **	0,292 **	0,876 ***	-0,512 **	0,721 ***	0,686 ***	0,696 ***	-0,387 ***	0,758 ***	-0,003 **	0,719 ***	0,508 **					
LYS																						
ORN	0,526 *	0,714 ***	0,780 **	0,532 **	0,556 **	0,245 **	0,193 **	0,810 ***	0,150 **	0,473 **	0,464 **	0,315 **	-0,427 **	0,421 **	0,220 **	0,572 **	0,279 **	0,524 **				
AminoN	0,940 ***	0,668 ***	0,552 **	0,919 ***	0,759 ***	0,819 **	0,505 **	0,625 **	0,606 **	0,495 **	0,353 **	0,305 **	-0,067 **	0,411 **	0,692 **	0,086 **	0,593 **	0,003 **				
Ges		ASP	GLU	ASN	SER	GLN	HIS	GLY/THR	ARG	ALA	GABA	TYR	MET	VAL	TRY	PHE	ILEU	LEU	LYS	ORN	AminoN	

Rangkorrelation zwischen den Absolutgehalten der Einzelamino- bzw. von Aminosäuregruppen oder Aminosäuregruppen µmol/g TM

Karte A1 Das Untersuchungsgebiet und Detailansicht der Lage der Untersuchungsstandorte, Maßstab 1:50 000.



JII

GI

GII

CI

CII

JI

Danksagung

Ich möchte mich bei allen bedanken, die mich in den letzten Jahren auf unterschiedlichste Weise unterstützt haben und so zum Gelingen der Arbeit beigetragen haben.

Ein besonders herzlicher Dank gilt natürlich meinem Betreuer Prof. Dr. Axel Gzik, der diese Arbeit mit viel Geduld begleitet, intensiv betreut und durch kritische Diskussionen immer wieder vorange-trieben hat.

Die Auswahl der Arten geht auf Anregungen von Herrn Dr. Michel Burkart zurück, der mir darüber hinaus vor allem bei den Vegetationsaufnahmen hilfreich zur Seite gestanden hat.

Ein ganz herzliches Dankeschön auch an Dr. Udo Mühle für die zahlreichen Diskussionen zum Thema und oft auch darüber hinaus, für die vielen Anregungen zum Schreiben der Arbeit, die Hinweise auf Quellen, die Durchsicht eines Teils der Arbeit und natürlich für die gelungene Zusammenarbeit beim Mäusefang mit allem drum und dran.

Der restlichen Crew der ökologischen Station in Gülpe, Frau Kraft und Herr Schlüter, sei für die unkomplizierte Beherbergung und Hilfe in allen Lebenslagen auf Gülpe gedankt.

Einen besonders herzlichen Dank auch an Gabriele Gehrman für die fröhliche Arbeitsatmosphäre im Labor, die Hilfe bei den „Fließbandaufarbeitungen“ und für die Sicherheit guter Messungen an der HPLC. Karin, meiner Mitdotorandin, danke ich sehr herzlich für ihre aufmunternde Art, ihre ständige Hilfsbereitschaft und das Lesen vieler Seiten.

Für die finanzielle und ideelle Unterstützung möchte ich mich bei der Deutschen Bundesstiftung Umwelt bedanken. Die jährlichen, fachübergreifenden Stipendiatenseminare waren ein echtes Highlight in meinem Doktorandendasein. Ein besonderer Dank für ihre außerordentlich nette und individuelle Betreuung geht dabei an Frau Dr. Schlegel Starmann.

Eine Anschlussfinanzierung wurde mir schnell und unbürokratisch von der Frauenförderung der MathNat-Fakultät der Universität Potsdam bewilligt, danke auch dafür.

Ich danke der Agrargenossenschaft Gülpe, insbesondere Herrn Görne für die freundliche Zusammenarbeit auf den Wiesen. Dr. Rüdiger Knösche half mir beim Nehmen einiger Bodenproben und ermöglichte mir in seinem Labor in netter, entspannter Zusammenarbeit mit Gabi Wende diese zu analysieren. Prof. Ingo Schneider sterilisierte freundlicherweise Boden für die Keimversuche. Frau Dr. Heide Kraudelt vom Institut für Geoökologie half bei der C/N-Bestimmung, ebenso wie Uschi Stendel von der Biologischen Bundesanstalt in Berlin. PD Dr. Klaus Kaden litt mit mir eisern bei Wind und Wetter während der Höhenvermessung einiger Standorte, danke dafür.

Den Gärtnern vom Botanischen Garten in Potsdam danke ich für die Hilfe bei der Pflanzenanzucht und insbesondere Herrn Meyling für seinen tatkräftigen Einsatz auf dem Drachenberg.

Danke an das Umweltministerium des Landes Brandenburg für die Erlaubnis zur Begehung der Flächen im Naturpark Westhavelland und an Herrn Haase von der Unteren Naturschutzbehörde für die Gestattung weiterer Ausnahmen.

Dr. Robert Hahn danke ich vor allem für seine Freundschaft und für die leider viel zu kurze Zeit der Zusammenarbeit in der Arbeitsgruppe von Prof. Gzik. Ich habe die anregende Arbeitsatmosphäre in unserem Kellerraum, die vielen Diskussionen und seinen wunderbaren Pragmatismus sehr vermisst.

Meinen herzlichen Dank möchte ich an dieser Stelle auch meinen langjährigen Freunden Katja, Sven, Steffi, Xenia, Christian, Eva, Mailis, Mark, Elli, Diana und all den anderen für die Unterstützung aussprechen, die ich von ihnen in den letzten Jahren in vielerlei Hinsicht erhalten habe. Tanja und Thomas, danke für Eure tolle Hilfe beim Endspurt.

Bedanken möchte ich mich aber auch ganz besonders bei meinen beiden kleinen „Nervensägen“ Erik und Aljoscha, die meine häufige Abwesenheit, vor allem geistiger Art, mal mit mehr und mal mit weniger Geduld ertragen haben. Vor allem Erik muss nun nicht mehr „seine“ Computerzeit verschieben oder gar auf sie verzichten.

Meinen Eltern, Ute und Gunther Geißler und meiner Schwester Anke möchte ich für Alles danken mit dem sie meinen Lebens- und Ausbildungsweg begleitet haben und mir vor allem im letzten Jahr den Rücken gestärkt haben. Unverzichtbar war die Hilfe meiner lieben Mutti bei so vielem, aber vor allem beim Abernten des Simulationsversuches. Ohne Sie hätte ich es nicht rechtzeitig geschafft. Danke!

Der größte Dank aber gebührt Torsten, der trotz der räumlichen Belastung gerade im letzten Jahr versucht hat, wo es nur ging mich zu unterstützen. Auch seine praktische Hilfe beim Pflanzen war grandios. Durch seinen moralischen Beistand in allen Lebensphasen der Arbeit hat er wohl mit den größten Anteil daran hat, dass diese Arbeit überhaupt fertig werden konnte. Den liebsten Dank dafür...