

Standörtliche Differenzierung der Vorkommen von *Elodea canadensis* Michx. und *Elodea nuttallii* (Planch.) St. John in Gewässern der badischen Oberrheinebene

Horst Tresp

Site specification of the aquatic invasive species *Elodea canadensis* Michx. and *Elodea nuttallii* (Planch.) St. John in waters of the right Upper Rhine Floodplain

Synopsis

The invasive species *Elodea nuttallii* is the most frequent hydrophyte in waters of the Upper Rhine Floodplain. In the established phase this species as same as *Elodea canadensis* can be described as competitive and disturbance-tolerant (GRIME et al. 1990).

The invasive process of *Elodea*-species in running waters can be divided in four distinct phases. First, detachment of vegetative sprouts or complete disaggregation of the parent plant. Second, the free floating phase of sprouts. Third, sprouts becoming established and roots are built in the free floating phase or when they become buried from sediments. In the fourth stage *Elodea* spec. colonise suitable sites due to fast growing. Consequently for the first 2 (3) phases in which *Elodea*-species behave like pleustophytes, there is no need to stress the longstanding discussion if aquatic plants fulfill their nutrient demands exclusive from sediments or the surrounding water column.

There is no site specific limit of distribution of *Elodea nuttallii* in different running water types of the Upper Rhine Floodplain, but there is a clear tendency of mass occurrence in summerwarm running waters. In contrast *Elodea canadensis* becomes more and more restricted to stenothermic springs and their outflows. Analyses of presence of 27 most abundant vascular hydrophytes in mapped running water sections of 25-250 meters length divided in such with and without *Elodea nuttallii*, shows no decline of species richness due to *Elodea nuttallii* occurrence. This result is valid only for the scale of investigation. At smaller scale excessive growth of *Elodea nuttallii* may lead to displacement of other species.

Experimental results about species traits of genus *Elodea*, probably due to different experimental set-up, are far from consistent. Obviously the invasion process of *Elodea*-species as well the preconditions of their decline is more complex. Causal explanations based on unidirectional factors as nutrient avail-

ability or different growth characteristics of such euryoecious species give no full insights in the invasion phenomenon. Even the wide accepted displacement hypotheses (*E. nuttalli* - *E. canadensis*) has to be proven more rigorous.

Keywords: *Elodea nuttalli*, *Elodea canadensis*, invasive species, running waters, competition, hydrophyte-diversity

Schlüsselwörter: *Elodea nuttalli*, *Elodea canadensis*, Neophyten, Fließgewässer, Konkurrenz, Wasserpflanzen-Diversität, Nuttalls Wasserpest, Kanadische Wasserpest

1 Einführung

Obwohl erst seit 1976 für das Oberrheingebiet sicher nachgewiesen (WOLFF 1980), ist der nordamerikanische Neophyt *Elodea nuttalli* inzwischen die häufigste hydrophytische Art in Gewässern der südlichen badischen Oberrheinaue (FRITZ et al. 1998). In der Fließgewässerflora der Schwäbischen Alb und Oberschwabens ist, von wenigen Ausnahmen abgesehen, *Elodea canadensis* die häufigste Art. Dort besiedelt die Kanadische Wasserpest schwach-strömende Gewässer und zeigt nach SCHÜTZ (1995) keine weiteren Ausbreitungstendenzen. Weitere Angaben zur aktuellen Verbreitung der Arten in Südwest-Deutschland machen SEBALD et al. (1998), WESTERMANN & WESTERMANN (1998) und KOHLER (1995).

Nach verschiedenen Autoren hat *Elodea nuttalli* einen im Vergleich zu *Elodea canadensis* höheren Wärme- und Nährstoffbedarf (WOLFF 1980, SCHNEIDER 2000), dies wird gleichermaßen für die Ursprungsgebiete angenommen (CATLING & WOJTAS 1986). Beide Arten haben ihren ursprünglichen Verbreitungsschwerpunkt im temperaten Nordamerika. Bei *Elodea nuttalli* wird im Vergleich zu *Elodea canadensis* eine höhere Toleranz gegenüber Ammoniumbelastung der Gewässer vermutet (DENDÈNE et al. 1993; ROLLAND & TRÉMOLIÈRES 1995). Aufgrund der in Mitteleuropa seltenen Ausbildung von Blüten, werden in der Regel Blattmerkmale zur Differenzierung der beiden Arten herangezogen, die in Abhängigkeit von Nährstoffen, Wassertemperatur und allgemeinem Vitalitätszustand der Pflanzen einen weiten Überlappungsbereich aufweisen (COOK & URMI-KÖNIG 1985; CATLING & WOJTAS 1986).

Im Folgenden werden Häufigkeitsangaben zu *Elodea nuttalli* und *Elodea canadensis* für Gewässer der südbadischen Oberrheinaue gegeben; es erfolgt dabei eine Differenzierung nach Gewässertyp. Das Untersuchungsgebiet zeichnet sich durch eine enge Verzahnung unterschiedlichster Gewässer aus. Breite sommerwarme, trüb-eutrophe Altwässer finden sich hier neben klaren, oligotrophen kaltstenothermen Grundwasserbächen. Anhand des umfangreichen Datensatzes wird überprüft, ob das Auftreten von *Elodea nuttalli* auf die Artenzahlen der anderen Gefäßmakrophyten Einfluss nimmt. Es werden beste-

hende Hypothesen hinterfragt, inwieweit verschiedene Standortfaktoren der Gewässer wie Nährstoffbelastung, oder eher Arteigenschaften und Konkurrenz eine befriedigende Antwort hinsichtlich der derzeitigen Verbreitungsmuster geben können.

2 Material und Methoden

In den Jahren 1995/1996 wurden im Rahmen des Forschungsvorhabens 'Submerse Makrophyten der südbadischen Oberrheinauen - Verbreitung, Ökologie, Bioindikation' u. a. Vorkommen und Häufigkeit von *Elodea nuttalli* und *Elodea canadensis* in insgesamt 608 Fließgewässerabschnitten von einer Gesamtlänge von 106 Kilometern erhoben. Die Kartierung reichte von der Möhlinau südlich von Breisach bis nach Neuburgweier bei Karlsruhe und umfasste elf Teilgebiete. Dabei erfolgte eine Differenzierung der Gewässer nach eutrophen rheinwassergespeisten Altrheinarmen, Grundwasserabflüssen und Mischgewässern. Bezüglich der Aufnahmemethodik der Wasserpflanzenvegetation sei auf KOHLER & JANAUER (1995) und FRITZ et al. (1998) verwiesen. Zur Differenzierung der Bedeutung verschiedener wasserchemischer Faktoren auf das Wachstum von *Elodea nuttalli* und *Elodea canadensis* wurde ihr Längenzuwachs nach 14 Tagen standardisierter Exposition (15.8.-29.8.95) in 15 Gewässern der Oberrheinaue bestimmt. Das Pflanzenmaterial bestand aus 6 cm langen verzweigungsfreien Sprossspitzen. Die Exposition erfolgte in durchlässigen, strömungsmindernden Kunststoff-Faltkisten. Durch die Wahl der Expositionsstellen wurde der Einfluss der Strömung herabgesetzt und dadurch als wachstumsbestimmender Faktor weitgehend ausgeschlossen.

In einem weiteren Versuch wurden entsprechend standardisierte *Elodea*-Sprosse im Freigelände der Universität Hohenheim über 4 Wochen (26.7.-23.8.95) kultiviert. Pflanzensprosse aus dem Oberrheingebiet wurden auf fünf, jeweils 27 Liter fassende Versuchsbecken, verteilt. Zehn standardisierte Sprosstücke wurden um nummerierte Glasringe von 1 cm Breite - um das Aufschwimmen der Sprosse zu verhindern - mit einem Flachgummiband befestigt. Die normierte Ausgangs-Sprosslänge und das Frischgewicht der Messgruppen stellten die Ausgangsdaten für den Versuch dar. Die fünf Versuchsvarianten in Dreifachwiederholung umfassten neben der Kontrolle (Bodensee-wasser ohne Nährstoffzugabe; Temperaturtagesgang):

- eine Temperaturvariante mit konstant 15° C
- eine Phosphatvariante mit 1 mg·l⁻¹ (PO₄³⁻)
- eine Ammonium-Stickstoffvariante mit 1 mg·l⁻¹ (NH₄⁺)
- eine kombinierte Phosphat-Ammonium-Variante.

Zur Herabsetzung des Grenzsichtwiderstandes an den Pflanzenblättern, wurde mit Eheim-Aquariumpumpen eine gleichförmig umlaufende Wasserströmung erzeugt. Als Vitalitätsparameter wurden Gewicht und Sprosslänge

wöchentlich gemessen, im gleichen Zeitraum die Nährlösungen erneuert. Messungengenauigkeiten durch Haftwasser verringerten sich durch kurzes Abtrocknen der Messgruppen auf Tissuepapier. Die Konzentrationen von Ammonium und Orthophosphat liegen bei Bodenseewasser unter $0,01 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$. Nach den Trinkwasseranalysen der Stadt Stuttgart beträgt die Nitratkonzentration $4,6 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$.

Über Längenmessungen wurde das Wachstum des Haupttriebs erfasst. Die in der Zwischenzeit ausgebildeten Nebensprosse gingen in diese Messgröße nicht ein. Daher wurde bevorzugt die Gewichtszunahme dargestellt. Die Gewichte gleichlanger Sprosse lagen bei *Elodea canadensis* systematisch niedriger als bei *Elodea nuttallii* (vgl. JAMES et al. 1999), so dass die Gewichtszunahme beim Kultivierungsversuch auf das Ausgangsgewicht bezogen wurde. Im kürzeren Expositionsversuch konnte der Längenzuwachs verwendet werden. Die statistische Auswertung der Daten erfolgte mit dem Computerprogramm Systat 9. Für die Hauptkomponentenanalyse wurden ausschließlich mindestens intervallskalierte Daten und hiervon die Mittelwerte verrechnet. Als Extraktionsmatrix wurde die standardisierte Korrelationsmatrix verwendet. Es wurde eine orthogonale Rotation (Varimax) der Achsen durchgeführt.

3 Ergebnisse

3.1 Häufigkeit und Verbreitung von *E. nuttallii* in Gewässern der südbadischen Oberrheinaue

In den untersuchten 608 Gewässerabschnitten ist *Elodea nuttallii* wesentlich häufiger als *Elodea canadensis*. Nur noch in 5% der untersuchten Gewässerabschnitte wurde die Kanadische Wasserpest gefunden, wohingegen *Elodea nuttallii* 61% der Gewässerabschnitte in meist hoher Dichte besiedelt. Lokal treten dabei Unterschiede auf; so ist im südlichen Rheingebiet zwischen Breisach und Burkheim *Elodea canadensis* häufiger vertreten.

Eine Differenzierung der Vorkommen von *Elodea nuttallii* in Grundwasser-, Mischwasser- und Rheinwasser-dominierten Gewässern zeigt, dass *Elodea nuttallii* in alle rheinnahen Gewässertypen (Abb. 1) vordringen kann. Die Fundorte von *Elodea nuttallii* verteilen sich auf 56% Rheinwasser-dominierte und zu 21% sowie 23% Grund- und Mischwasser-dominierte Gewässer. Der relativ höhere Anteil Rheinwasser-durchflossener Systeme hängt dabei lediglich mit der insgesamt größeren Häufigkeit dieses Gewässertyps zusammen (FRITZ et al. 1998). Abbildung 1 zeigt die relativen Mengenanteile von *Elodea nuttallii* in zwei der unterschiedlichen Gewässertypen. Danach nimmt die Mengenentwicklung in den Grundwasser-dominierten Gewässern ab und in Rheinwasser-dominierten Gewässern zu. Dies lässt eine Bevorzugung sommerwarmer Gewässer vermuten.

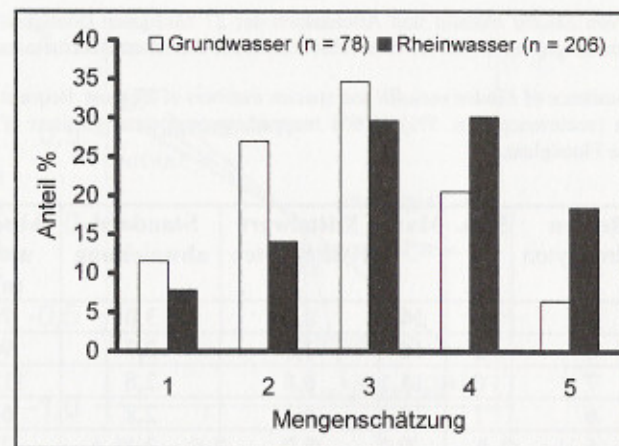


Abb. 1: Häufigkeit der Mengen von *Elodea nuttallii* in Grund- und Rheinwasser-dominierten Gewässern des Oberrheingebiets. Die Zahlen der Mengenschätzung entsprechen 1 - sehr selten, 2 - selten, 3 - verbreitet, 4 - häufig, 5 - sehr häufig bis massenhaft.

Fig. 1: Proportion of quantities of *Elodea nuttallii* in ground water-dominated and Rhine-water-dominated waters of the Upper Rhine Valley. The estimated quantities are 1 - very rare, 2 - rare, 3 - wider spread, 4 - frequent, 5 - very frequent.

3.2 Nimmt *Elodea nuttallii* Einfluss auf die Artendiversität?

Tabelle 1 zeigt eine perfekte positive Korrelation zwischen den Mengenschätzungen von *Elodea nuttallii* und den Lagemaßen Median und Mittelwert der Artenzahlen je Kartierabschnitt. Dies darf jedoch nicht darüber hinwegtäuschen, dass, wie die Minimum/Maximumwerte belegen, in allen Gewässertypen *Elodea nuttallii* monodominant auftreten kann, was im Einzelfall Konkurrenzausschluss bedeuten mag.

Die in Tabelle 1 angegebenen Artenzahlen beziehen sich auf die 27 häufigsten Gefäßmakrophyten (Hydrophyten). Seltener Arten gingen nicht in die Auswertung ein. Ebenso wenig Arten, die aufgrund ihrer Lebensform und damit raum-zeitlicher Einmischung kaum in Konkurrenz zu *Elodea nuttallii* treten.

Auf der betrachteten 'Maßstabsebene Gewässerabschnitt' nimmt Nuttalls Wasserpest demnach keinen negativen Einfluss auf die Artenzahlen euryöker Makrophyten, die aufgrund ihres Vorkommens und ihrer Saisonalität in Konkurrenz zu *E. nuttallii* stehen. Das Verbreitungsmuster der Wasserpflanzen muss für die gewählte Betrachtungsebene daher Konkurrenz-übergeordneten Faktoren zugeschrieben werden. Der Grad standörtlicher Differenzierung und die unterschiedliche Dynamik innerhalb der Gewässerabschnitte dürfte hierbei eine maßgebliche Rolle spielen.

Tab.1: Häufigkeit von *Elodea nuttallii* und Artenzahlen der 27 häufigsten (Stetigkeit bis 5%) Begleithydrophyten in 608 Gewässerabschnitten der südlichen Oberrheinaue.

Tab. 1: Relative abundance of *Elodea nuttallii* and species numbers of 27 most frequent hydrophytes (occurrence min. 5%) of 608 mapped running water-sections of the Upper Rhine Floodplain.

Menge <i>E. nuttallii</i>	Median Hydrophyten	Min.	Max.	Mittelwert Hydrophyten	Standard- abweichung	Absch- nitte (n)
5	9	1	14	8,2	3,0	70
4	8	2	16	7,9	2,7	96
3	7	0	14	6,8	2,8	113
2	6	1	14	6,3	2,8	64
1	5	1	9	5,2	2,1	27
-	4	0	13	4,4	2,7	238

3.3 Ergebnisse der standardisierten Exposition beider *Elodea*-Arten in Gewässern der Oberrheinaue

Zur Differenzierung der Bedeutung verschiedener wasserchemischer Faktoren auf das Wachstum von *Elodea nuttallii* und *Elodea canadensis*, wurde ihr Längenzuwachs nach 14 Tagen standardisierter Exposition in 15 Gewässern unterschiedlichen Typs bestimmt. Die Gewässer lassen sich sowohl aufgrund ihrer Sommertemperaturen, als auch aufgrund des Summenparameters 'elektrische Leitfähigkeit' differenzieren. Wie die graphische Darstellung der Ergebnisse einer Hauptkomponentenanalyse verdeutlicht (Abb. 2) sind die Parameter Chloridbelastung und Härtegrad der Gewässer hochkorreliert. Diese Variablen bilden die erste Hauptachse der PCA (Abb. 2). Insgesamt wird 78% der Varianz aller Variablen durch die zwei dargestellten Faktoren erklärt. Die Gruppe der Nährstoffe Phosphat und Ammonium stehen orthogonal zum Wachstum (MLZ - mittlerer Längenzuwachs) der *Elodea*-Arten aufgrund dessen ihnen ein untergeordneter Wachstumseinfluss beigemessen wird. Modifizierende Einflussgrößen wie Wassertrübung und Beschattung der Expositionsorte - diese wurden geschätzt aber nicht gemessen - sind daher als weitere maßgeblich wachstumsbeeinflussende Faktoren heranzuziehen.

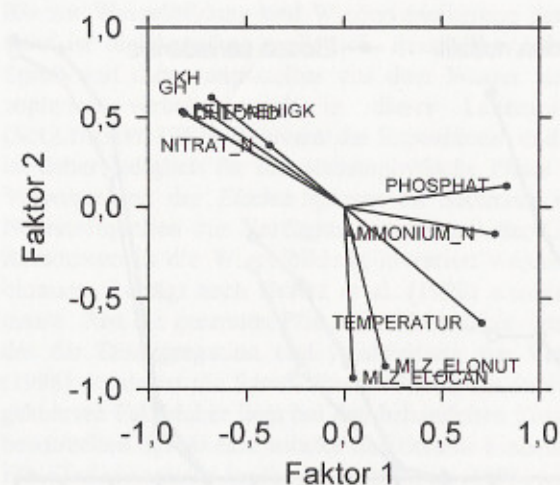


Abb. 2: Hauptkomponentenanalyse physikalisch-chemischer Wasserparameter und Längenzuwachs exponierter *Elodea*-Arten aus 15 Expositionsgewässern.

Fig. 2: Principal Components Analyses of physico-chemical water parameters and longitudinal growth of *Elodea*-species of 15 exposition sites.

3.4 Das Wachstum beider *Elodea*-Arten in Kultur

Bei der Temperaturvariante (15° C) stellten beide Arten nach 14 Tagen ihr ohnehin geringes Wachstum ein. Die geringen Nährstoffkonzentrationen des Kontrollbeckens (Abb. 3) sind von *Elodea canadensis* eher für den Biomasseaufbau nutzbar als für *Elodea nuttallii*. Die Ammonium + Phosphatvariante erbrachte, wie die reine Phosphatvariante, eine Vervierfachung des Ausgangsgewichts. Offenbar stellt bei dem gewählten Versuchsansatz mit Bodensee-wasser Phosphat einen limitierenden Faktor dar. Die Stagnation im Biomassezuwachs bei *E. nuttallii* wird auf eine effiziente Phosphat-Aufnahme bei *E. canadensis* zurückgeführt, wodurch im Medium die kritische Phosphatkonzentration für Nuttalls Wasserpest unterschritten wurde.

Das vorhandene Nitrat im Leitungswasser war ausreichend für das Wachstum der Kontrollgruppen der Kanadischen Wasserpest (Abb. 3). Bei der Ammonium-Variante wird das deutlich eingeschränkte Wachstum beider Arten auf das unausgeglichene Nährstoffangebot zurückgeführt.

Bei der Interpretation der Resultate muss vor allem auf die Bedeutung des Bezugspunktes Ausgangsbiomasse (FG) hingewiesen werden. Bei Längenzuwachs der Hauptachse als Vitalitätsparameter, zeigte sich in allen Varianten

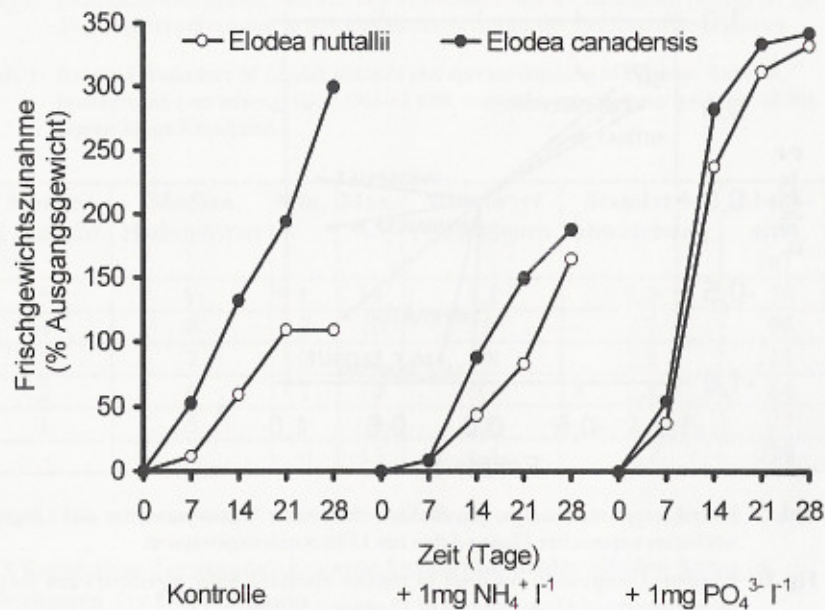


Abb. 3: Frischgewichtszunahme von *E. nuttallii* und *E. canadensis* bei Kultivierung in Bodenseewasser, bei einer Stickstoff- und einer Phosphatvariante.

Fig. 3: Increase of fresh weight of *E. nuttallii* and *E. canadensis* cultivated in water of the Lake of Constance (tap water) with additions of ammonium and phosphate.

Nuttalls Wasserpest der Kanadischen Wasserpest überlegen. In erster Linie ist dies auf die stärkere Internodienstreckung zurückzuführen. Diese stellt aufgrund der Kultivierung im Tageslicht keine Reaktion auf Schwachlichtbedingungen dar. Die Versuchsergebnisse deuten auf eine unterschiedliche Ressourcennutzung der beiden Arten hin. Bei geringem Ressourcenangebot ist die Kanadische Wasserpest Nuttalls Wasserpest hinsichtlich der Produktivität überlegen.

4 Diskussion

Der Erfolg der Gattung *Elodea* liegt in erster Linie in ihrer Produktivität und der Disaggregation (VÖGE 1995) der leicht zerbrechlichen Sprosse (Zugfestigkeit bei Nuttalls Wasserpest: $1,9 \pm 0,5$ N) begründet. In von Fließgewässern durchzogenen Landschaften ist dies eine äußerst effiziente Ausbreitungsstrategie.

Bis zur Wurzelbildung und Wiederverankerung der *Elodea*-Sprosse im Sediment ist die Annahme realistisch, dass Nährstoffe lediglich über Blatt und Sproß und daher unmittelbar aus dem Wasser aufgenommen werden. Rhizophyten verhalten sich in dieser Lebensphase wie Pleustophyten (SCULTHORPE 1967). Relevanz der Expositions- und Kultivierungsexperimente ist daher lediglich für die pleustophytische Phase gegeben. Mit Beginn der Verwurzelung der *Elodea*-Sprosse im Sediment stehen den Arten weitere Nährstoffquellen zur Verfügung, wobei bei der Gattung *Elodea* nur wenig Ressourcen in die Wurzelbildung investiert werden. Der Anteil der Wurzelbiomasse beträgt nach GRIME et al. (1990) weniger als 3% der Gesamtbiomasse. Fast die gesamten Pflanzen stehen daher - zumindest theoretisch - wieder für Disaggregation und Ausbreitung zur Verfügung. Nach EUGELINK (1998) dominiert die Sproß-Wurzel Translokation von Phosphat über den umgekehrten Fall, daher liegt bei den behandelten *Elodea*-Arten bereits beim unbewurzelten Spross eine autarke funktionelle Einheit vor.

Für *Elodea nuttallii* fanden ROBACH et al. (1995) keine korrelative Beziehung zwischen Phosphat in Pflanzen und Gesamtphosphat in Gewässersedimenten, was die Autoren im Sinne der bevorzugten Aufnahme des Nährstoffes über die Blätter interpretieren. Die Möglichkeit der ausschließlichen Phosphatnahrung über das Blatt wird auch durch die eigenen Versuche belegt, da die Versuchspflanzen nur in der Endphase des Versuchs Wurzeln ausgebildet hatten. Das deutlich stärkere Wachstum von *Elodea canadensis* in phosphatarmem Medium steht ebenfalls in Übereinstimmung mit Untersuchungen von EUGELINK (1998), nach denen die Art Phosphat effizienter als *Elodea nuttallii* über das Blatt aufnehmen kann. Auch die vergleichsweise höhere Wachstumsrate - i.S.v. Hauptsprossverlängerung - bei *Elodea nuttallii* steht in Übereinstimmung mit Resultaten von EUGELINK (1998). Längenwachstum ist, bedingt durch die Ausbildung von Seitenverzweigungen, aber nicht gleichbedeutend mit der gesamten Biomassezunahme. Hinsichtlich ihrer Produktivität - i. S. v. Gesamtbiomassezunahme - sind bei guter Nährstoffversorgung beide Arten vergleichbar.

Nach Versuchsergebnissen von ROLLAND & TRÉMOLIÈRES (1995) erhöht sich bei Ammoniumzugabe die Biomasse bei *Elodea nuttallii* im Vergleich zu *Elodea canadensis*. Bei Ammoniumkonzentrationen von $4 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$ wiesen OZIMEK et al. (1993) bereits einen toxischen Effekt bei *Elodea canadensis* nach. Auch SCHNEIDER (2000) vermutet aufgrund von Freilandhebungen, dass die Möglichkeit der Verwertung bzw. die Toleranz gegenüber Ammonium bei *Elodea nuttallii* vergleichsweise höher ist. Bei dem hier durchgeführten Kultivierungsexperiment ($1 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1} \text{ NH}_4^+$) zeigten beide *Elodea*-Arten ein im Vergleich zur Phosphat-Variante verringertes Wachstum.

Beiden Arten wird im Hinblick auf die Nährstoffversorgung eine opportunistische Strategie unterstellt, d. h. sie nutzen Nährstoffe aus der jeweils besser

verfügbaren Quelle (Kompartiment Sediment oder Wasserkörper). Zu diesem Themenkomplex liegen bei der Gattung *Elodea* allerdings auch sich widersprechende experimentelle Ergebnisse und Freilandhebungen vor (CARIGNAN & KALFF 1980; ROBACH et al. 1995).

In diesem Zusammenhang sind Betrachtungen der wechselseitigen Bedingtheit zwischen Sediment und Wasserpflanzen angebracht. So sind Sedimenteigenschaften wie Nährstoffgehalt und -verfügbarkeit von der sedimentierten Partikelfraktion abhängig. Wasserpflanzen-Schwaden in ihrer unterschiedlichen Morphologie und Zusammensetzung differenzieren den Sedimentationsvorgang (SAND-JENSEN 1998).

Von experimentellen Untersuchungen, die immer eine starke Vereinfachung der tatsächlichen Geländesituation darstellen, kann hier keine Klärung erwartet werden. Die hier durchgeführten Experimente machen lediglich deutlich, dass *E. canadensis* bei geringerem Nährstoffangebot eher als *E. nuttallii* zu einer deutlichen Biomassesteigerung imstande ist. Allerdings darf hierbei der Faktor Kohlendioxidversorgung für die hochproduktiven *Elodea*-Arten nicht unterschätzt werden. In den Expositionsgewässern liegen pH-Werte meist über 7 bzw. 8, was sich aufgrund der niedrigen CO_2 -Verfügbarkeit bereits negativ auf die Photosyntheseleistung auswirken kann (JONES et al. 2000).

Kennzeichnend für beide *Elodea*-Arten ist ihre große photosynthetisch aktive Oberfläche im Verhältnis zur Biomasse (BEST & DASSEN 1987, SHER-KAUL et al. 1995). Eine effiziente Nutzung verfügbarer C-Quellen (CO_2 ; HCO_3^-) sollte für beide Arten gleichermaßen möglich sein.

Im Oberrheingebiet wächst *Elodea canadensis* fast nur noch in Grundwasser-austritten. Sowohl Standort als auch die relativ starke Isolation dieser Gewässerkopfpunkte scheinen in ursächlicher Weise das weitere Fortbestehen der *Elodea canadensis*-Populationen zu bedingen. Auch die Beobachtungen von WOLFF (1980), wonach die Kanadische Wasserpest sich in kühlen Moorniederungsgewässern noch von *E. nuttallii* absetzen kann, weisen in diese Richtung. In diesem Zusammenhang ist auch ihre hohe Toleranz gegenüber Beschattung (ABERNETHY et al. 1996) zu erwähnen, die ihr an entsprechenden Wuchsorten zumindest ein längerfristiges Überdauern ermöglicht.

Die Geländehebungen geben keinen eindeutigen Anhaltspunkt, ob tatsächlich ein Verdrängen durch Wachstumskonkurrenz die überragende Rolle bei den Dominanzveränderungen zwischen den *Elodea*-Arten spielt. Zunahme von Nuttalls Wasserpest als auch Rückgang der Kanadischen Wasserpest sind ebenso gut ohne direkte Wechselbeziehungen zwischen den Arten denkbar. Dafür spricht, dass beide Arten eher Ruderalstrategen sind, deren Ausbreitung äußerst dynamisch erfolgt, ebenso ihre Massenentwicklung an wuchsgünstigen Gewässerstandorten. Zufälligkeiten spielen hierbei eine bedeutende Rolle. Dies gilt auch für die Reinvansion verlorengegangener Wuchsorte. So wird von GRIME et al. (1990) das Kolonisationsmuster von *Elodea canadensis* als "von

starken Schwankungen geprägt" beschrieben. Danach kommt es regelmäßig nach einem schnellen Anwachsen zu einem Gleichgewichtszustand und nachfolgend zu einem Zusammenbruch der lokalen Population.

Zweifellos ist die Annahme von ausschließender Konkurrenz eine direkte und einfache Erklärung des Phänomens der beobachteten Invasionswellen beider *Elodea*-Arten. Andererseits zitieren LOHMEYER & SUKOPP (1992) verschiedene Beispiele, wonach *Elodea canadensis* schon Jahrzehnte vor der Einführung von *Elodea nuttallii* einen starken Rückgang erfahren hat. Inwieweit die Verdrängungshypothese - *E. nuttallii* verdrängt *E. canadensis* - wahrscheinlich ist, oder ob der Rückgang von *E. canadensis* von Konkurrenzphänomenen völlig unabhängig erfolgt, beispielsweise durch Schädlinge (WEBER-OLDECOP 1976) und Nuttalls Wasserpest lediglich 'nachrückt', erscheint nicht eindeutig geklärt. Es sei in diesem Zusammenhang auch die Verwendung von Neophyten als Standortsindikatoren kritisch betrachtet; gerade weil sie ihr Verbreitungsoptimum oft nicht erreicht haben und ebenso rasch wieder in den Hintergrund treten können.

Inwieweit die Massenentwicklung von *Elodea nuttallii* tatsächlich einen Einfluss auf die α -Diversität von Gewässern und Gewässerabschnitten nimmt (KUNDEL 1990; KUMMER & JENTSCH 1997) ist ebenso zu hinterfragen. Für Gräben ergeben sich aufgrund unterschiedlicher Wuchsmorphologie Konkurrenzvorteile für Nuttalls Wasserpest. Hierfür steht das vergleichsweise stärkere Längenwachstum durch größere Internodienabschnitte bei dieser Art (KUNDEL 1990), wodurch sie *E. canadensis* überwachsen kann. Diese Eigenschaft verliert allerdings angesichts der strukturell-dynamischen Vielfältigkeit der Fließgewässerhabitate des Oberrheingebiets ihre absolute Bedeutung. GRIME et al. (1990) gehen von einer insgesamt höheren phänotypischen Plastizität bei *Elodea nuttallii* aus. Diese in ihrer Bedeutung für die Fülle spezifischer Standort-Situationen zu belegen, steht allerdings noch aus. Ist direkter Konkurrenz-ausschluss zwischen beiden *Elodea*-Arten mit weitestgehend überlappender ökologischer Nische nicht eindeutig geklärt, kann dann Verdrängung von anderen Wasserpflanzen mit nur teilweise identischen Standortsansprüchen a priori angenommen werden? Der Vergleich der Artenzahlen der 28 hochstetigen Gefäßhydrophyten zwischen Fließgewässerabschnitten mit und ohne *Elodea nuttallii* zeigt, dass die Artenzahlen in Gewässerabschnitten mit höchster *E. nuttallii*-Deckung höher sind als bei geringer Deckung bzw. Abwesenheit der Art. Es wird daher die Hypothese aufgestellt, dass der Grad an Nischendifferenzierung innerhalb von Fließgewässerabschnitten für die Wasserpflanzendiversität bedeutsamer ist, als das Vorhandensein dominierender invasiver Arten. Damit soll die für Wasserpflanzengemeinschaften bislang nur von wenigen Autoren (WIEGLEB et al. 1989, JAX et al. 1996) betrachtete Skalenabhängigkeit der Veränderungsdynamik betont werden.

6 Danksagung

Herrn Dipl.-Biol. R. Fritz, Frau Dipl. Agr. Biol. S. Strohmeier und Frau D. Waidelich ein herzliches Dankeschön für aufwendige Geländeerhebungen und Betreuung von Experimenten. Herrn Dr. G. Schmitz sei für Literaturhinweise gedankt.

7 Literatur

- ABERNETHY, V. J., SABBATINI, M. R. & MURPHY K. J. (1996): Response of *Elodea canadensis* Michx. and *Myriophyllum spicatum* L. to shade, cutting and competition in experimental culture. *Hydrobiologia* **340**: 219-224.
- BEST, E. P. H., & DASSEN J. H. A. (1987): A seasonal study of growth characteristics and the levels of carbohydrates and proteins in *Elodea nuttallii*, *Polygonum amphibium* and *Phragmites australis*. *Aquatic Botany* **28**: 353-372.
- CARIGNAN, R. & KALFF J. (1980): Phosphorus sources for aquatic weeds: water or sediments? *Science* **207**: 987-989.
- CATLING, P. M. & WOJTAS W. (1986): The waterweeds (*Elodea* and *Egeria*, Hydrocharitaceae) in Canada. *Can. J. Bot.* **64**: 1525-1541.
- COOK, C. D. K. & URMI-KÖNIG K. (1985): A revision of the genus *Elodea* (Hydrocharitaceae). *Aquatic Botany* **21**: 111-156.
- DENDÈNE, M. A., ROLLAND, T., TRÉMOLIÈRES, M. & CARBIENER R. (1993): Effect of ammonium ions on the net photosynthesis of three species of *Elodea*. *Aquatic Botany* **46**: 301-315.
- EUGELINK, A. H. (1998): Phosphorus uptake and active growth of *Elodea canadensis* Michx. And *Elodea nuttallii* (Planch.) St. John. *Water Science & Technology* **37** (3): 59-65.
- FRITZ, R., TREMP, H. & KOHLER A. (1998): Klassifizierung und Bewertung der süd-badischen Rheinseitengewässer mit Wasserpflanzen. *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie* **28**: 117-122.
- GRIME, J. P., HODGSON, J. G. & HUNT R. (1990): The abridged comparative plant ecology. Chapman & Hall., 403 S.
- JAMES, C. S., EATON, J. W. & HARDWICK K. (1999): Competition between three submerged macrophytes, *Elodea canadensis* Michx., *Elodea nuttallii* (Planch.) St. John and *Lagarosiphon major* (Ridl.) Moss. *Hydrobiologia* **415**: 35-40.
- JAX, K., POTTHAST, T. & WIEGLEB G. (1996): Skalierung und Prognose-unsicherheit bei ökologischen Systemen. *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie*, **26**: 527-535.
- JONES, J. I., EATON, J. W. & HARDWICK K. (2000): The effect of changing environmental variables in the surrounding water on the physiology of *Elodea nuttallii*. *Aquatic Botany* **66** (2): 115-129.
- KOHLER, A. (1995): Neophyten in Fließgewässern. Beispiele aus Süddeutschland und dem Elsaß. *Schr.-R. f. Vegetationskde., Sukopp-Festschrift* **27**: 405-412.
- KOHLER, A. & JANAUER G. A. (1995): Zur Methodik der Untersuchung von aquatischen Makrophyten in Fließgewässern. In: STEINBERG, C., BERNHARDT, H. & KLAPPER, H. (Hrsg.). *Handbuch angewandte Limnologie. VIII-1.1.3.* Ecomed Verlag: 1-22.
- KUMMER, V. & JENTSCH H. (1997): *Elodea nuttallii* (Planch.) St. John nun auch in Brandenburg. *Verh. Bot. Ver. Berlin Brandenburg* **130**: 185-197.
- KUNDEL, W. (1990): *Elodea nuttallii* (Planchon) St. John in Flußmarschgewässern bei Bremen. *Tuexenia* **10**: 41-47.
- LOHMEYER, W. & SUKOPP H. (1992): Agriophyten in der Vegetation Mitteleuropas. *Schriftenreihe für Vegetationskunde* **25**, 185 S.
- OZIMEK, T., VAN DONK, E. & GULATI R. D. (1993): Growth and nutrient uptake by two species of *Elodea* in experimental conditions and their role in nutrient accumulation in a macrophyte-dominated lake. *Hydrobiologica* **251**: 13-18.
- ROBACH, F., HAJNSEK, I., EGLIN, I. & TRÉMOLIÈRES, M. (1995): Phosphorous sources for aquatic macrophytes in running waters - water or sediment. *Acta bot. Gallica* **142** (6): 719-731.
- ROLLAND, T. & TRÉMOLIÈRES M. (1995): The role of ammonium nitrogen in the distribution of two species of *Elodea*. *Acta Botanica Gallica* **142** (6): 733-739.
- SAND-JENSEN, K. (1998): Influence of submerged macrophytes on sediment composition and near-bed flow in lowland streams. *Freshwater Biology* **39**: 663-679.
- SCULTHORPE, C. D. (1967): *The biology of aquatic vascular plants.* Edward Arnold Ltd. London, 610 S.
- SCHNEIDER, S. (2000): Entwicklung eines Makrophytenindex zur Trophieindikation in Fließgewässern. *Dissertation Technische Universität München.* Shaker Verlag, 182 S.
- SCHÜTZ, W. (1992): Struktur, Verbreitung und Ökologie der Fließwasserflora Oberschwabens und der Schwäbischen Alb. *Dissertationes Botanicae* **192**, 195 S.
- SEBALD, O., SEYBOLD, S., PHILIPPI, G. & WÖRZ, A. (Hrsg.) (1998): *Die Farn- und Blütenpflanzen Baden-Württembergs, Band 7*, 595 S.
- SHER-KAUL, S., OERTLI, B., CASTELLA, E. & LACHAVANNE J.-B. (1995): Relationship between biomass and surface area of six submerged aquatic plant species. *Aquatic Botany* **51** (1-2): 147-154.
- VÖGE, M. (1995): Langzeitbeobachtungen an *Elodea nuttallii* (Planch.) St. John in norddeutschen Seen. *Floristische Rundbriefe* **29** (2): 289-193.
- WEBER-OLDECOP, D. W. (1976): Neues vom "grünen Gespenst". *Kosmos* **72** (4): 175-176.

- WESTERMANN, K. & WESTERMANN, S. (1998): Die Quellgewässer und ihre Vegetation in der südbadischen Oberrheinniederung. Naturschutz südl. Oberrhein 2: 1-93.
- WIEGLEB, G., HERR, W. & TODESKINO, D. (1989): Ten years of vegetation dynamics in two rivulets in Lower Saxony. Vegetatio, 82: 163-178.
- WOLFF, P. (1980): Die Hydrilleae (Hydrocharitaceae) in Europa. Gött. Flor. Rundbr. 14 (2): 33-56.

Adresse:

Dr. Horst Tresp
Universität Hohenheim
Institut für Landschafts- und Pflanzenökologie (320)
D - 70593 Stuttgart