



SCHLÜSSELFAKTOREN DER INVASIVITÄT
VON *ACACIA LONGIFOLIA*
- EXPERIMENTELLE UNTERSUCHUNGEN IM
VERGLEICH ZU HEIMISCHEN ARTEN
MEDITERRANER SANDÖKOSYSTEME

Dissertation zur Erlangung des
naturwissenschaftlichen Doktorgrades der
Universität Bielefeld

Ralf Peperkorn
aus Dortmund
Bielefeld, Februar 2005

SCHLÜSSELFAKTOREN DER INVASIVITÄT VON *ACACIA LONGIFOLIA*
- EXPERIMENTELLE UNTERSUCHUNGEN IM VERGLEICH ZU
HEIMISCHEN ARTEN MEDITERRANER SANDÖKOSYSTEME

KEY FACTORS OF INVASIVENESS OF *ACACIA LONGIFOLIA*
- EXPERIMENTAL COMPARISON WITH NATIVE SPECIES FROM MEDITERRANEAN
SAND ECOSYSTEMS

Dissertation zur Erlangung des naturwissenschaftlichen Doktorgrades der
Universität Bielefeld

Ralf Peperkorn

aus Dortmund
Bielefeld, Februar 2005

INHALTSVERZEICHNIS

Danksagung - Acknowledgement	IV
Abkürzungsverzeichnis	V
Zusammenfassung	1
Summary	3
1. Allgemeine Einführung	5
<hr/>	
1.1 Biologische Invasionen	5
1.2 Mediterrane Dünenökosysteme	6
1.3 Phänotypische Plastizität und Invasion	9
1.4 Ziele der Arbeit	9
2. Material und Methode	13
<hr/>	
2.1 Der Naturpark Tróia (Portugal), ein mediterranes Sanddünenökosystem	13
2.2 Artenbeschreibung	14
2.2.1 <i>Acacia longifolia</i> L.	14
2.2.2 <i>Halimium halimifolium</i> L. Willk.	15
2.2.3 <i>Pinus pinea</i>	16
2.2.4 <i>Scrophularia frutescens</i>	17
2.3 Keimung und Anzucht der Pflanzen	19
2.4 Ernte der Pflanzen	21
2.5 Messung von Bodennitrat und –ammonium	21
2.6 Index der phänotypischer Plastizität	21
2.7 Statistische Auswertung	23
3. Untersuchungen zur phänotypischen Plastizität der invasiven <i>A. longifolia</i> und den heimischen Arten bezüglich abiotischer Faktoren	25
<hr/>	
3.1 Zusammenfassung	25
3.2 Einführung	26
3.3 Material und Methode	28
3.3.1 Versuchsdesign	28
3.3.2 Messungen von morphologischen Parametern und Allokationsmustern	28
3.3.3 Messungen zur Physiologie der Pflanzen	29

3.4 Ergebnisse	30
3.4.1 Wachstumsrate (Sprosslängenwachstumsrate SER)	30
3.4.2 Morphologische Reaktionen	31
3.4.3 Physiologische Reaktionen	34
3.4.4 Phänotypische Plastizität	36
3.5 Diskussion	37
4. Vergleich zwischen <i>A. longifolia</i> und den heimischen Arten bezüglich der Wassernutzungseffizienzen bei Wassermangel	41
<hr/>	
4.1 Zusammenfassung	41
4.2 Einführung	42
4.3 Material und Methode	44
4.3.1 Versuchsdesign	44
4.3.2 ¹³ C-Isotopenanalyse (¹³ C/ ¹² C)	44
4.4 Ergebnisse	46
4.4.1 Blattwasserpotentiale (Ψ)	46
4.4.2 Einfluss von Wasserstress auf die Morphologie und Allokation von <i>A. longifolia</i> , <i>H. halimifolium</i> und <i>P. pinea</i>	47
4.4.3 Einfluss von Wasserstress auf die Physiologie von <i>A. longifolia</i> und <i>H. halimifolium</i>	49
4.4.4 Einfluss von Wasserstress auf das Δ ¹³ C-Verhältnis von <i>A. longifolia</i> , <i>H. halimifolium</i> und <i>P. pinea</i>	51
4.4.5 Phänotypische Plastizität und Wasserstress	52
4.5 Diskussion	53
5. Vergleich der Konkurrenzkraft von <i>A. longifolia</i> und der heimischen Arten	59
<hr/>	
5.1 Zusammenfassung	59
5.2 Einführung	60
5.3 Material und Methode	62
5.3.1 Design und Aufbau der Konkurrenzexperimente (Minirhizotron und Röhren)	62
5.3.2 Δ ¹⁵ N Methode	67
5.3.3 Relative competition intensity (RCI) und relative neighbour effect (RNE)	69
5.4 Ergebnisse	71
5.4.1 Rhizotron – Experiment (<i>K1</i>)	71
5.4.1.1 Root elongation rate (RER) und Wurzelarchitektur	71
5.4.1.2 Biomassenallokation und Blattmorphologie	73
5.4.1.3 Relative Neighbour Effect (RNE) – Minirhizotrone	75
5.4.2 Konkurrenzexperiment (<i>K2</i>)	76

5.4.2.1 Biomassenallokation und Blattmorphologie	76
5.4.2.2 Relative Neighbour Effect (RNE)	78
5.4.2.3 ¹⁵ N labelling Experiment	79
5.4.2.4 Phänotypische Plastizität	80
5.5 Diskussion	82
6. Synthese	91
<hr/>	
7. Literatur	99
<hr/>	
8. Anhang	115
<hr/>	
Curriculum vitae	119
Veröffentlichungen	120

DANKSAGUNG - ACKNOWLEDGEMENTS

Prof. Wolfram Beyschlag für die Überlassung des Themas, das Vertrauen, das er in mich setzte, sowie die hervorragende Ausstattung mit Messgeräten und die Bereitstellung von Mitteln zur Umsetzung meiner Arbeit.

Dr. Christiane Werner für die sehr gute und freundschaftliche Unterstützung bei wissenschaftlichen Fragen und Diskussionen wie auch die motivierenden Worte und Anregungen in schwierigen Phasen. Alle dies hat entscheidend zum Gelingen der Arbeit beigetragen.

To Ana Júlia Pereira for assisting me in my field observations and measurements and aiding me with her knowledge of the dune ecosystem in Portugal and the organization of the scientific equipment.

To Prof. Amélia and Dr. Cristina Máguas for providing scientific equipment and laboratory facilities in Portugal and for many information and ideas.

Ursula Herlth für ihre immense Hilfe bei allen Verwaltungsangelegenheiten und ihr reges Interesse an alle Belangen des Lebens und das immer sehr freundliche Klima.

Dr. Tom Steinlein für Unterstützung in Belangen der Statistik.

Maik, Marie, Tom, Ursula, Cristina für die Korrektur des Manuskripts.

Detlef Balten und Markus Höpfner für die Hilfsbereitschaft in allen Dingen von praktischen Belangen bezüglich der Anzucht und Pflege der Pflanzen.

Meinem Mitstreiter und Bürogefährten („Frostbeule“) Maik Bartelheimer für das sehr angenehme, freundschaftliche und heitere Arbeitsklima und die vielen Diskussionen und hilfreichen Anregungen.

Elke Furlkröger, Babsi Teichner und Christine Schlüter für die unermüdliche Hilfe und die vielen praktischen Tips in allen Belangen des Laboralltags. Ohne deren Hilfe ich diese Arbeit nicht hätte bewältigen können.

Allen denen, die mir bei meinen diversen Ernten zur Seite gestanden und die Pflanzen gewaschen, vermessen, zerschnitten und gescannt haben: Nils, Marcel, Maik, Biggi, Kim, Sven.

Nicht zuletzt meiner Familie: Biggi, Juri und Edda für ihre Liebe, unendliche Geduld und Unterstützung und all die Vernachlässigungen, die sie in Kauf genommen haben. Meinen Eltern für ihre Unterstützung in jeglicher Form und die erholsamen Zeiten in Dortmund.

ABKÜRZUNGSVERZEICHNIS

α	Lichtausnutzungseffizienz (light use efficiency)
A_{area}	Photosyntheserate pro Blattfläche
A_{mass}	Photosyntheserate pro Blattgewicht
A_{max}	maximale Photosyntheserate
C	Kohlenstoff
$\delta^{13}\text{C}$	stabiles Kohlenstoffisotopenverhältnis
$\Delta^{13}\text{C}$	Diskriminierung gegen ^{13}C
$\delta^{15}\text{N}$	stabiles Stickstoffisotopenverhältnis
$\Delta^{15}\text{N}$	Diskriminierung gegen ^{15}N
DW	Trockengewicht (dry weight)
F_{m}	maximale Fluoreszenz
F_0	minimale Fluoreszenz
F_v/F_m	photochemische Effizienz des Photosystem II
$\Delta F/F_m'$	effektive Quantenausbeute von PSII
LAR	Blattflächenverhältnis (leaf area ratio)
LMR	Blattgewichtsverhältnis (leaf mass ratio)
max.	Maximum
min.	Minimum
MPP	mittlere phänotypische Plastizität (mean phenotypic plasticity)
N	Stickstoff
PFD	Photosynthetische Flussdicht (photosynthetic flux density)
PPI	phänotypischer Plastizitätsindex (phenotypic plasticity index)
RCI	relative Konkurrenzintensität (relative competition intensity)
RER	relative Längenwachstumsrate (relative elongation rate)
RMR	Wurzelgewichtsverhältnis (root mass ratio)
RNE	relativer Effekt des Nachbarn (relative neighbour effect)
Rubisco	Ribulose-1,5-Bisphosphat-Carboxylase-Oxygenase
SD	Standartabweichung (standard deviation)
SE	Standartfehler (standard error)
SER	Sprosszuwachsrate (shoot elongation rate)
SLA	spezifische Blattfläche (specific leaf area)
SLM	spezifisches Blattgewicht (specific leaf mass)
SMR	Sprossgewichtsverhältnis (shoot mass ratio)
WUE	Wassernutzungseffizienz (water use efficiency)

ZUSAMMENFASSUNG

Die Invasion von nicht indigenen Arten ist in den letzten Jahrzehnten zunehmend in den Blick der Ökologie und Populationsbiologie gerückt. Begründet wird dies mit dem gravierenden Einfluss der Neobiota auf die native Ökosystemstruktur mit enormen negativen ökologischen und ökonomischen Konsequenzen. Obwohl bisher keine einheitlichen Schlüsseleigenschaften für alle invasiven Arten identifiziert werden konnten, wurden einige häufige Charakteristika für den invasiven Erfolg vieler Neophyten verantwortlich gemacht. Neben anderen werden eine große phänotypische Plastizität bezüglich abiotischer Umweltfaktoren, eine hohe Nährstoffaufnahme- und eine hohe Reproduktionsrate genannt.

Mitte des 20. Jahrhunderts wurden in Portugal 13 Akazienarten zur Dünenstabilisierung und zu ornamentalen Zwecken in die Küstenbereiche eingeführt. Seither sind in einige Teile Portugals mehrere *Acacia*-Arten, darunter *Acacia longifolia*, die heute eine der häufigsten *Acacia*-Arten in den Dünen entlang der portugiesischen Küste ist, in die natürlichen Ökosysteme eingewandert und dominieren nun diese Bereiche mit der Konsequenz, dass viele indigene Arten verdrängt und ersetzt wurden. Entlang eines Nord-Süd Gradienten, der verbunden ist mit einem ausgeprägten Gradienten im Klima (Niederschläge, Temperatur) und in Boden- und anthropogenen Faktoren (z.B. Störungen, Feuerereignisse), wurde ein sinkender Invasionsdruck von *A. longifolia* beobachtet. Diese Beobachtung war Ursprung der Frage nach der Plastizität von *A. longifolia* bezüglich biotischer (Konkurrenz) und abiotischer (Licht-, Nährstoff- und Wasserverfügbarkeit) Faktoren im Vergleich zu heimischen Arten (*Halimium halimifolium* und *Pinus pinea*) und der möglichen Konsequenz für ihre Invasivität. Diese Fragen wurden in der vorliegenden Arbeit in mehreren Experimenten bearbeitet:

- (1) In einem Keimlingsversuch wurde die Plastizität auf einen Nährstoffgradienten und unterschiedliche Lichtbedingungen der invasiven im Vergleich zu den indigenen Arten betrachtet.
- (2) Ein weiteres Experiment mit denselben Arten untersuchte ihre Empfindlichkeit und Plastizität gegenüber sukzessivem Wasserstress mit Hilfe der ^{13}C -Isotopenanalyse.
- (3) In zwei Konkurrenzexperimenten unterschiedlicher Laufzeit wurden die Konkurrenzkraft der bearbeiteten Arten und ihre plastische Reaktion auf biotische Interaktionen untersucht. Zudem wurde die Konkurrenz um Stickstoffressourcen unter Verwendung einer innovativen ^{15}N -Markierungsmethode untersucht.

Die Ergebnisse dieser Untersuchung konnten die invasiven Charakteristika auf wenige Parameter reduzieren, die *A. longifolia* den heimischen Arten teilweise überlegen macht. Ein

Hauptergebnis war die gleichgroße Plastizität der invasiven und indigenen Arten, unabhängig von den untersuchten Faktoren, quantifiziert mittels des phänotypischen Plastizitätsindex nach Valladares *et al.* (2000). Entgegen allgemeinen Beschreibungen, schließt dieses Ergebnis die phänotypische Plastizität als eine Triebkraft der Invasivität von *A. longifolia* aus. Es konnte dagegen gezeigt werden, dass *A. longifolia* in ihrer ober- und unterirdischen Wachstumsrate den nativen Arten deutlich überlegen war. Der Vorteil des schnellen Wachstums war bei allen Behandlungen vorhanden und nahm oberirdisch mit größerem Nährstoffangebot zu. Diese Eigenschaft war unabhängig von den untersuchten Wuchsbedingungen und kann als wichtig für den Invasionserfolg von *A. longifolia* angenommen werden. Die Ergebnisse zeigten, dass *A. longifolia* auf Grund einer größeren Wurzelbiomasse bzw. einer größeren Aufnahme von ^{15}N markiertem Ammonium und Nitrat deutlich effektiver Nährstoffe aufnehmen konnte als *H. halimifolium* und *P. pinea*. Zudem konnten Ammonium und Nitrat gleich gut von *A. longifolia* genutzt werden. Aus diesen Resultaten, ergänzt durch die Luftstickstofffixierung in den Wurzelknöllchen, folgt, dass *A. longifolia* gut an die nährstoffarmen Bedingungen in den mediterranen Küstendünen angepasst ist. Diese Anpassung ermöglicht ihr einen relativ großen Biomassenumsatz. Der Stickstoffstatus des Ökosystems kann durch das Einbringen großer Mengen der stickstoffreichen Biomasse von *A. longifolia* in einen höheren Bereich verschoben werden (z.B. Witkowski 1991). Diese Anreicherung fördert wiederum die Etablierung der eigenen Art stärker als die der heimischen Flora. In den Experimenten wies *A. longifolia* eine vergleichsweise große Toleranz gegenüber Konkurrenz und andererseits einen großen Effekt auf weniger konkurrenzstarke Arten auf, was in der Konsequenz zu einer Stabilisierung der eigenen Population und zur Verdrängung eines Teils der heimischen Flora führen kann. Durch die Kombination mit Störungen und/oder „nursery plants“ könnte das Ökosystem schnell von *A. longifolia* dominiert werden.

Diese Vorteile zeigten sich jedoch stark abhängig von Umweltfaktoren. So erwies sich *A. longifolia* im Gewächshaus als weniger tolerant gegenüber Wasserstress als die heimischen Arten. Trockene Umweltbedingungen zwingen *A. longifolia* ihre Photosynthese stärker zu reduzieren und bei starkem Wasserstress zur Abscission eines großen Teils ihrer Blätter. Die heimischen Arten konnten deutlich effektiver den Wasserverlust minimieren und ihre Assimilationsrate auf einem relativ hohen Niveau erhalten. Bei suboptimalen Umweltbedingungen kann sich *A. longifolia*, eingebracht in ein Ökosystem, an dem Standort halten, ist aber nicht in der Lage, die besser angepassten heimischen Arten zu dominieren.

SUMMARY

During the past decades invasion of alien species became an important research focus in ecology and population biology. Exotic species cause serious changes in natural ecosystems, having as a consequence enormous ecological and economical impacts. Even knowing that no key factors for the invasive success of alien species could be identified up to now, some common traits have been characterised: e.g. higher phenotypic plasticity to abiotic environmental factors, higher nutrient uptake rates and higher reproductive rates.

In the middle of the 20th century 13 *Acacia* species including *Acacia longifolia* were introduced into the sand dune ecosystems of the Portuguese Atlantic coast for dune stabilisation and ornamental purposes. In our days it became clear that *Acacia longifolia* became invasive and shows a clear dominance in the habitats. Particularly at sites that have been disturbed by fire and/or man action through tourism pressure. Along the North-South gradient of the Portuguese coast, which is associated with a clear gradient in climate (precipitation, temperature), edaphic and anthropogenic factors (e.g. disturbance, fire frequency), a decreasing invasive pressure of *A. longifolia* was observed. This fact the questions how plastic are the responses of *A. longifolia* to biotic (competition) and abiotic factors (resource availability) compared to native species (*Halimium halimifolium* and *Pinus pinea*) and what are the possible consequences for the invasive power of *A. longifolia*. The present work examines these questions with the following approaches:

- (1) A seedling experiment to compare the plasticity of the invasive and the indigenous species along a nutrient gradient and at different light treatments.
- (2) A drought experiment compare the adaptation and plasticity to successive water stress through carbon isotopes discrimination.
- (3) A competition experiment to evaluate the specific competition ability both short and long-term using ¹⁵N tracing and nitrogen uptake rates.

One major result is the similar plasticity, quantified according to the phenotypic plasticity index (Valladares 2000), of both, the invasive and native species, which was independent of the investigated parameters. Contrasting to numerous investigations on invasive species, this result excluded phenotypic plasticity as one main cause for the invasiveness of *A. longifolia* in sand dunes.

It could further be shown, that the growth rate (above- and belowground) of *A. longifolia* was significantly higher compared to native species. The advantage of a high growth rate was con-

sistent over all treatments and was enhanced (aboveground) under increasing nutrient availability. Since this trait was independent of growth conditions, it can be expected to be important for the invasive success of *A. longifolia*. The results from ^{15}N -tracer experiment indicated, that *A. longifolia* is able to take up nutrients more efficiently because of a higher root biomass and a higher N uptake rate of ammonia and nitrate, as a nitrogen source. Additionally, *A. longifolia* was able to use ammonia and nitrate equally efficient. Together with its capability for N_2 -fixation, which enables its high biomass production and turnover, *A. longifolia* seems to be well adapted to the nitrogen limited conditions of the Mediterranean coastal dunes. The nitrogen status of the ecosystem can be enriched by the high amount of nitrogen-rich litter of *A. longifolia* (e.g. Witkowski 1991). This accumulation in turn promotes *Acacia* more than the native flora and supports establishment of the invasive species. Results from the experiments indicate established *A. longifolia* plants as being tolerant against competition and as good competitors towards less competitive species. Consequently this leads to a stabilisation of the *Acacia* population and helps to replace native species. On the other hand, seedlings during establishment exhibited a less high competitiveness. However, after disturbance and/or “nursery plants” the competitive characteristics would help *A. longifolia* to dominate the ecosystem.

A. longifolia exhibited a lower tolerance to water deficits as compared to the native species. Dry environmental conditions force it to reduce photosynthesis and, at very negative water potentials, to reduce a high quantity of its photosynthetic area by leaf shedding. The native species were more efficient to minimise water loss and keep assimilation rate on a relatively high level. Under sub optimal conditions, *A. longifolia* once introduced into an ecosystem, can persist at the location but is not able to dominate the more tolerant native species.

KAPITEL 1.

ALLGEMEINE EINFÜHRUNG

1.1 Biologische Invasion

Die heutigen biologischen Invasionen sind die Konsequenz der anthropogen verursachten Erweiterung der Verbreitungsgebiete von Organismen. So werden Arten aus ihrem natürlichen Habitat, in welchem ihre Population durch die dort herrschenden Bedingungen kontrolliert wird, - gewollt oder ungewollt - entnommen und über natürliche Barrieren hinweg in Bereiche verbracht, in denen andere Bedingungen herrschen, die die Population in anderer Weise beeinflussen (Hierro *et al.* 2005). Die Charakteristika vieler – jedoch nicht aller – invasiven Pflanzen unterscheiden sich in ihrem natürlichen und im exotischen Habitat (Thébaud und Simberloff 2001). So wurden invasive Arten in exotischen verglichen mit nativen Habitaten unter anderem als größer wachsend (z.B. Blossy und Nötzold 1995), mehr Samen produzierend (z.B. Noble 1989), und langlebiger (z.B. Rees und Paynter 1997) beschrieben.

Biologischen Invasoren wurden in den letzten Jahrzehnten als grundlegendes Umweltproblem und als eine der größten Bedrohungen für die Biodiversität der Erde erkannt (Drake *et al.* 1989, Di Castri *et al.* 1990, Williamson 1996, Mooney 1999). Der Grund liegt in der nachhaltigen Beeinflussung und Veränderung der Ökosystemstruktur und –funktion durch invasive Arten (Chapin *et al.* 2000). Dadurch verursachen biologische Invasoren ernsthafte ökologische Probleme, weil sie die nativen Arten negativ beeinflussen. Dies kann bis hin zur Extinktion zum Teil auch endemischer Arten führen. Besonders für Dünenökosysteme ergeben sich weitere Konsequenzen: ein Wandel der Sedimentbewegungen, Veränderung im System der Feuerereignisse, Änderungen in der Bodenzusammensetzung und Einfüße auf Tier- und Pflanzengemeinschaften (van Wilgen *et al.* 1997). Der invasive Erfolg vieler exotischer Arten ist auf eine hohe Wachstumsrate der Pflanzen, eine große Samenbank mit im Boden langlebigen Samen und einer effizienten Samenverbreitung (Cronk und Fuller 1995), Stimulation der Keimung durch Feuerereignisse (Crawley 1997), und/oder das Fehlen der natürlichen Feinde in den neuen Habitaten (Callaway und Aschehoug 2000) zurück zuführen. Viele dieser Eigenschaften sind meist von den spezifischen klimatischen und Wachstumsbedingungen, der Invasivität des Habitats und den Interaktionen zwischen den Einwanderern und den heimischen Organismen abhängig (Daehler 2003, Dietz und Steinlein 2004). Insbesondere Störungen durch Entfernung von Biomasse, Änderungen im natürlichen Störungssystem und Ressourcenanreicherungen konnten in Verbindung mit Invasion als Ursache für die erhöhte Invasivi-

tät eines Habitates festgestellt werden (D'Antonio *et al.* 1999). Die Invasion exotischer Pflanzen konnte mit physischen Störung durch den Bau von Strassen, Bahngleisen und Gebäuden korreliert werden (z.B. Fine 2002, Ross *et al.* 2002).

Neben ökologischen Problemen ergeben sich auch ökonomische Konsequenzen (Daily *et al.* 1997), wodurch die Ergebnisse der Invasionsbiologie auch von wirtschaftlichem Interesse sind. Die Kosten, die durch biologische Invasionen verursacht werden, steigen rapide auf Grund von Schäden für die Agrarwirtschaft an (Perrings *et al.* 2002). Neben den hohen finanziellen Verlusten durch Invasion, müssen zusätzlich viele Millionen Dollar in die Bekämpfung invasiver Arten investiert werden, was z.B. in Südafrika und besonders in den USA bereits sehr hohe Kosten verursacht hat (van Wilgen *et al.* 2001).

1.2 Mediterrane Dünenökosysteme

Auf der Erde gibt es fünf Regionen, die ein mediterranes Klima aufweisen. Diese sind 32°-40° nördlich und südlich des Äquators angesiedelt (Abb. 1.1), jeweils an der westlichen Seite der Kontinente (Aschmann 1973b). Im einzelnen sind es: das Mittelmeerbecken, das Kalifornische Becken, Chile, Südafrika und Süd- und Südwestaustralien. Alle diese Bereiche umfassen 1 % bis 4 % der Erdoberfläche (di Castri 1981). Das mediterrane Klima ist durch seine hohe Variabilität im Jahresverlauf sehr unvorhersehbar (Cowling *et al.* 1996). Es ist charakterisiert durch eine extreme Saisonalität mit warmen, feuchten Wintern und heißen, trockenen Sommern. Das Vegetationsmuster im mediterranen Becken zeigt eine hohe zeitliche und räumliche Heterogenität von kleinräumiger (< 1 m²; Lavorel *et al.* 1994) bis zu lokaler und regionaler Skalierung (Shoshany 2000). Diese Heterogenität wird von Pflanzen als hohe zeitliche und räumliche Unberechenbarkeit von Umweltbedingungen erfahren (Baldocchi und Collineau 1994). Mediterrane Küstendünen sind hoch diverse und variable Lebensräume. Die Eigenheiten des mediterranen Klimas hat deutliche Auswirkungen auf die Lebensfunktionen der Pflanzen und begrenzt die Hauptwachstumsphasen auf die kurzen milden Perioden im Frühjahr und Herbst (Joffre *et al.* 1999). Das Wachstum im trockenem Sommer wird durch die Wasserverfügbarkeit limitiert, während, wenn Wasser verfügbar ist, die kalten Winterbedingungen das Wachstum hemmen (Rundel 1995). Dadurch ist im Allgemeinen die Vegetation in mediterranen Gebieten großem Stress durch Trockenheit, großem evaporativen Bedarf und großen Strahlungsintensitäten bei hohen Temperaturen im Sommer ausgesetzt (Figueroa *et al.* 1997, Lloret *et al.* 1999), im Winter können exzessive Strahlungsintensitäten bei gerin-

gem Energiebedarf der Blätter auftreten (García-Plazaola *et al.* 1999, Oliveira und Peñuelas 2000).

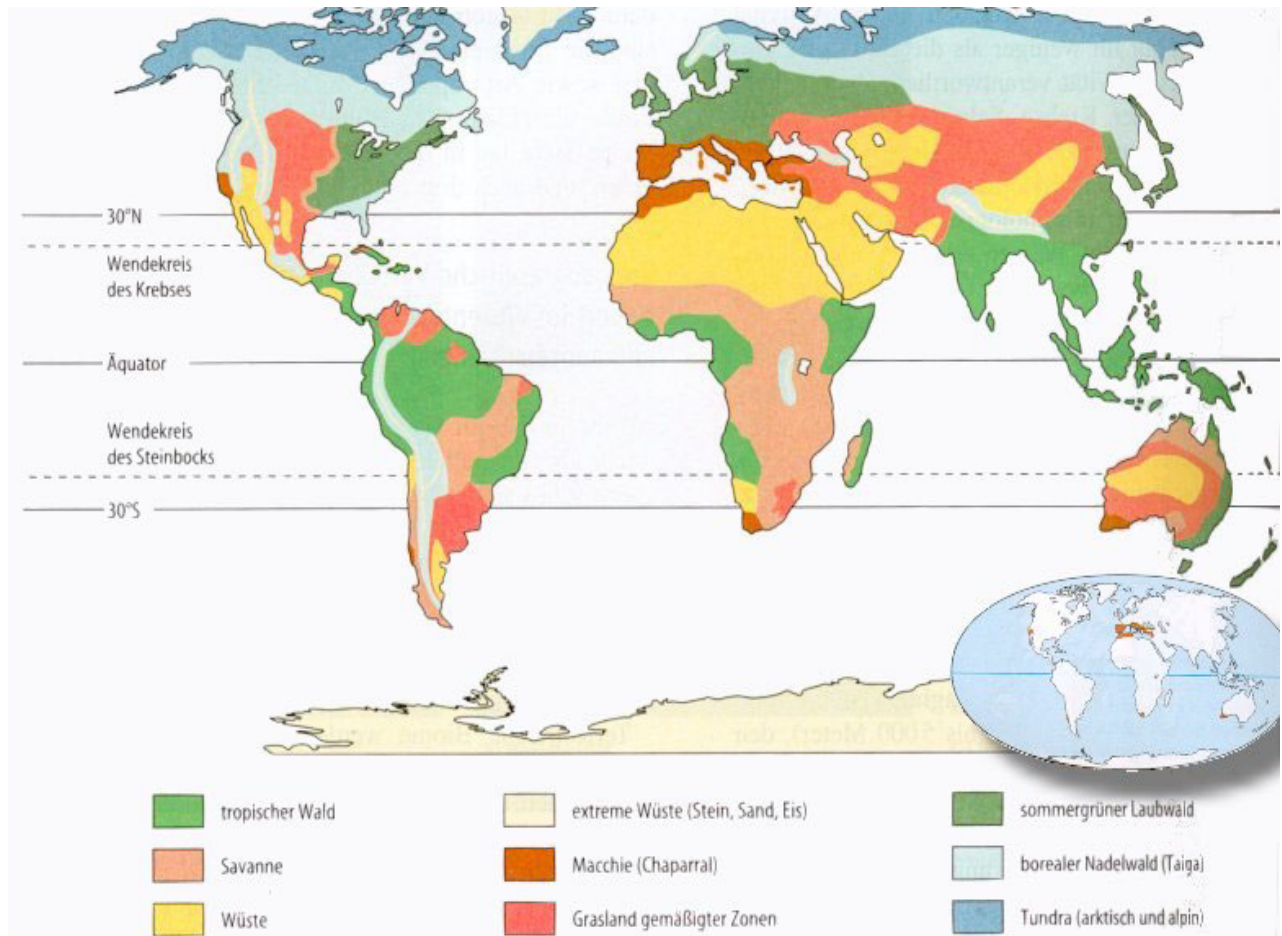


Abb. 1.1: Vegetationszone der Erde; eingefügte Karte: hervorgehobene mediterrane Klimabereiche (aus Campbell und Reece 2004). *Vegetation zones of the earth; insert Figure: highlighted zones of Mediterranean climate (from Campbell and Reece 2004).*

Beispielhaft sind in Abb. 1.2 zwei Klimadiagramme für Portugal dargestellt. Die Vegetation in Küstendünen im speziellen ist je nach Standort weiteren Stressfaktoren unterlegen. Diese umfassen Salzgischt, sehr permeable Substrate mit geringen Feldkapazitäten, trockenen Sand mit sehr hohen Temperaturen nahe der Oberfläche, intensive sowohl direkte wie indirekt Strahlung, starke Winde, und große Mobilität des Substrates (Hesp 1991). Dünenfelder weiter im Inland sind nicht mehr den Wellenbewegungen ausgesetzt und die Salzgischt nimmt stetig ab (Brown und McLachlan 1990).

Ökologisch verlangen diese Bedingungen der Vegetation große Widerstandskraft und spezielle Anpassungen ab. Dadurch hat sich ein Ökosystem natürlicher hoher Diversität der heimischer Flora entwickelt, die den Sand binden und den Effekt von Erosion minimieren und damit das Dünensystem stabilisieren (van der Putten und Peters 1995). Sanddünenökosysteme

sind jedoch empfindlich gegenüber Störungen durch natürliche und anthropogene Einflüsse (Hanson und Lindh 1993, Carter 1995). Das ursprüngliche Dünensystem der portugiesischen Küste ist immer seltener geworden, weil heimische Arten durch einige exotische Arten verdrängt wurden. Dies waren hauptsächlich *Acacia*-Arten, die ursprünglich aus Australien stammten (Marchante *et al.* 2003). Zu Beginn des 20. Jahrhunderts wurden 13 *Acacia* Arten in Portugal eingeführt, um die Dünen des Küstenökosystems zu stabilisieren. Darunter waren die Arten *A. melanoxylon* R.Br. in W.T.Aiton, *A. dealbata* Link. und *A. longifolia* (Andrews) Willd., die heute am stärksten in Portugal verbreitet sind (Marchante 2001, Marchante *et al.* 2003 und Literatur darin). Im Nord-Süd Verlauf der portugiesischen Küste ist ein Gradient der Intensität der Invasivität von Akazien beobachtet worden (münd. Mitteilung C. Maguas). Während im Norden ein hoher Invasionsdruck durch *Acacia* Arten herrscht, zeigen sich die Akazienbestände im Süden vergleichsweise stabil in ihrem Habitat.

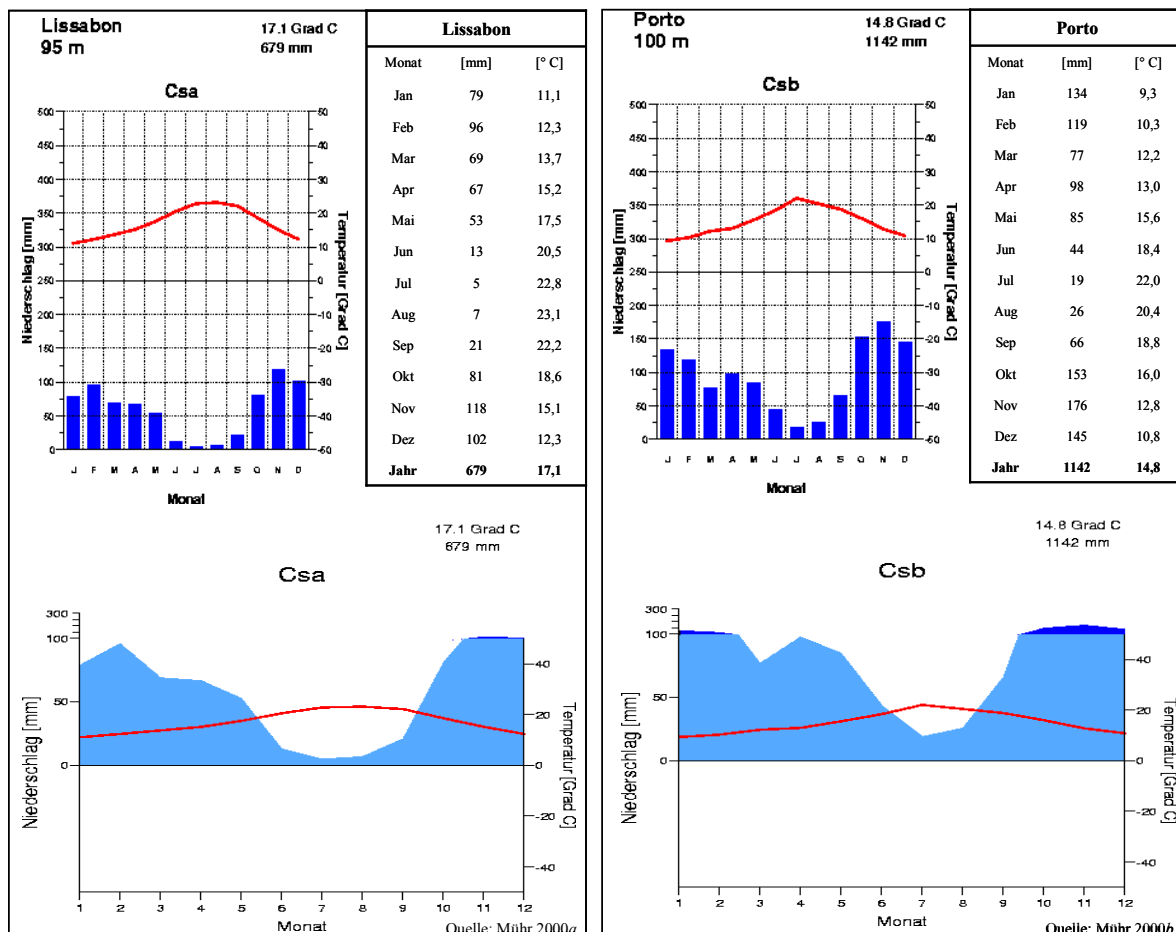


Abb. 1.2: Vergleich der Klimabedingungen zwischen Mittel- (Lissabon) und Nordportugal (Porto). (Quelle: Mühr 2000a, b).

1.3 Phänotypische Plastizität und Invasion

Pflanzen als sessile, photosynthetisch-aktive Organismen zeigen eine ausgeprägte Kapazität ihre Physiologie und Morphologie den herrschenden Umweltbedingungen anzupassen. Dieses Phänomen wird phänotypische Plastizität genannt (Valladares 2000, Pigliucci 2001). Phänotypische Plastizität kann gerade in Habitaten mit heterogenen und variablen Umweltbedingungen essentiell für das Überleben von Pflanzen sein (Pintado *et al.* 1997). Mediterrane Ökosysteme weisen neben ihren jahreszeitlichen Klimavariabilität eine Reihe von zufälligen Störungen auf, wie etwa Feuerereignissen, Rodungen, Fraßschäden und Änderungen in der Landnutzung (Walter 1973). Diese Störungen, insbesondere Feuer, sind schon seit langem als ein bestimmender ökologischer und evolutiver Faktor erkannt worden (Keeley 1991).

Die „Spezialisierungshypothese“ nach Lortie und Aarssen (1996) postuliert, dass eine Spezialisierung in Lebensräumen mit günstigen Umweltbedingungen zu einer Erhöhung der Plastizität führt, während diese bei ungünstigen Bedingungen die Plastizität reduziert. Das mediterrane Dünenökosystem ist ein Lebensraum mit einer Vielzahl ungünstigen Faktoren (z.B. große Trockenheit, hohe Lichtintensitäten, wenig Nährstoffe), was zu einer relativ geringen Plastizität und konservativen Lebensweise führen sollte. Dies wurde bereits für andere mediterrane Ökosysteme gezeigt (Valladares *et al.* 2000b).

Ein wichtiger Faktor, der die erfolgreiche Invasion eines Habitates forcieren kann, ist die phänotypische Plastizität (Yamashita *et al.* 2000, Durand und Goldstein 2001). Ein Hauptvorteil großer phänotypischer Plastizität einer invasive Art liegt in dem plastischen Vermögen der Eigenschaften, die direkt zur Fitness beitragen und die Nischengröße einer Population und damit das Spektrum der potentiell verfügbaren Ressourcen vergrößern (Sultan und Bazzaz 1993).

1.4 Ziele dieser Arbeit

Das generelle Ziel dieser Dissertation ist es, einen Beitrag zum dringend erforderlichen Wissen der Charakteristika invasiver Arten besonders in den sensiblen mediterranen Ökosystemen zu leisten und die schwierige Bestimmung wichtiger Invasionsparameter zu unterstützen. Die Bestimmung weniger Hauptfaktoren für die Invasion durch Neobiota allgemein ist grundlegend für die effektive Eindämmung der negativen Einflüsse und die gegebenenfalls notwendige Bekämpfung invasiver Arten.

In der hier vorgestellten Arbeit wird versucht mit Hilfe von verschiedenen Laborexperimenten einen oder mehrere kausale Faktoren für der Invasivität von *A. longifolia* in dem portugiesischem Dünenökosystem zu identifizieren. Ein Schwerpunkt wird auf den Vergleich der plastischen Eigenschaften bezüglich verschiedener abiotischer (Ressourcenverfügbarkeit) und biotischer (Konkurrenz) Faktoren gelegt.

Der Vergleich der invasiven *A. longifolia* mit ausgewählten indigenen Arten wird folgendermaßen vollzogen:

- zuerst wird in einem Keimlingsversuch die Plastizität bezüglich eines Nährstoffgradienten und unterschiedliche Lichtbedingungen der invasiven im Vergleich zu den indigenen Arten betrachtet
- anschließend wird die Empfindlichkeit der Arten und ihre Plastizität gegenüber sukzessiven Wasserstress untersucht
- zuletzt wird die Konkurrenzkraft der Arten und ihre plastische Reaktion auf biotische Interaktionen untersucht

Kapitel 1 gibt eine allgemeine Einführung in die Themen mediterrane Ökosysteme, biologische Invasionen und phänotypische Plastizität.

Kapitel 2 beschreibt die untersuchten Arten und ihre Ökologie, gibt Erläuterungen zu Anzucht- und Wachstumsbedingungen und erklärt die generellen Arbeitsmethoden.

Kapitel 3 stellt das Experiment zur Untersuchung der Reaktionen auf einen Nährstoffgradienten und auf verschiedene Lichtbedingungen vor, zeigt die Untersuchungsergebnisse auf und diskutiert sie bezüglich vorhandener Artunterschiede und der plastischen Reaktionen.

Kapitel 4 erklärt den Versuchsaufbau für den Vergleich der artspezifischen Reaktionen auf einen sukzessiven Wasserstress, beschreibt die Untersuchungsergebnisse und diskutiert sie im Bezug auf Anpassungen an Wasserdefizite und Unterschiede in der plastischen Reaktion. Es werden mögliche Rückschlüsse auf die Invasion von *A. longifolia* gezogen.

Kapitel 5 präsentiert das Konkurrenzverhalten der untersuchten Arten abhängig von ihrem ontogenetischem Stadium. Mit Hilfe von zwei experimentellen Ansätzen werden die Konkurrenzkräfte der invasiven mit den indigenen Arten in der Phase der Etablierung und während des expansiven Wachstums verglichen und diskutiert.

Kapitel 6 führt die Teilergebnisse aus den Kapiteln 3-5 zusammen und versucht aus dieser Synthese mit Hilfe von Literaturdaten ein Schema zum invasiven Prozess durch *A. longifolia* zu erarbeiten. Außerdem werden Hinweise zu weiterführenden Versuchen und Untersuchungsansätzen gegeben.

KAPITEL 2: MATERIAL UND METHODE

2.1 Der Naturpark Tróia (Portugal), ein mediterranes Sanddünenökosystem

Der Naturpark Tróia liegt in dem atlantischen Küstendünenstreifen der Halbinsel Tróia in der Nähe von Setúbal etwa 70 Kilometer südlich von Lissabon (Abb. 2.1). Die Dünen hier sind wie folgt zониert: embryonale Dünen, mobile Dünen, halbgefestigte Dünen und fixierte Dünen (Asensi Marfil *et al.* 1993). Auf dieser Fläche ist *Acacia longifolia* mit mehreren heimischen Arten vergesellschaftet. Einige für diese Fläche charakteristische Arten sind *Pinus pinna*, *Corema album*, *Helicrysum virescens*, *Cistus salvifolius*, *Halimium halimifolium*, *Scrophularia frutescens* and *Armeria pungens*.

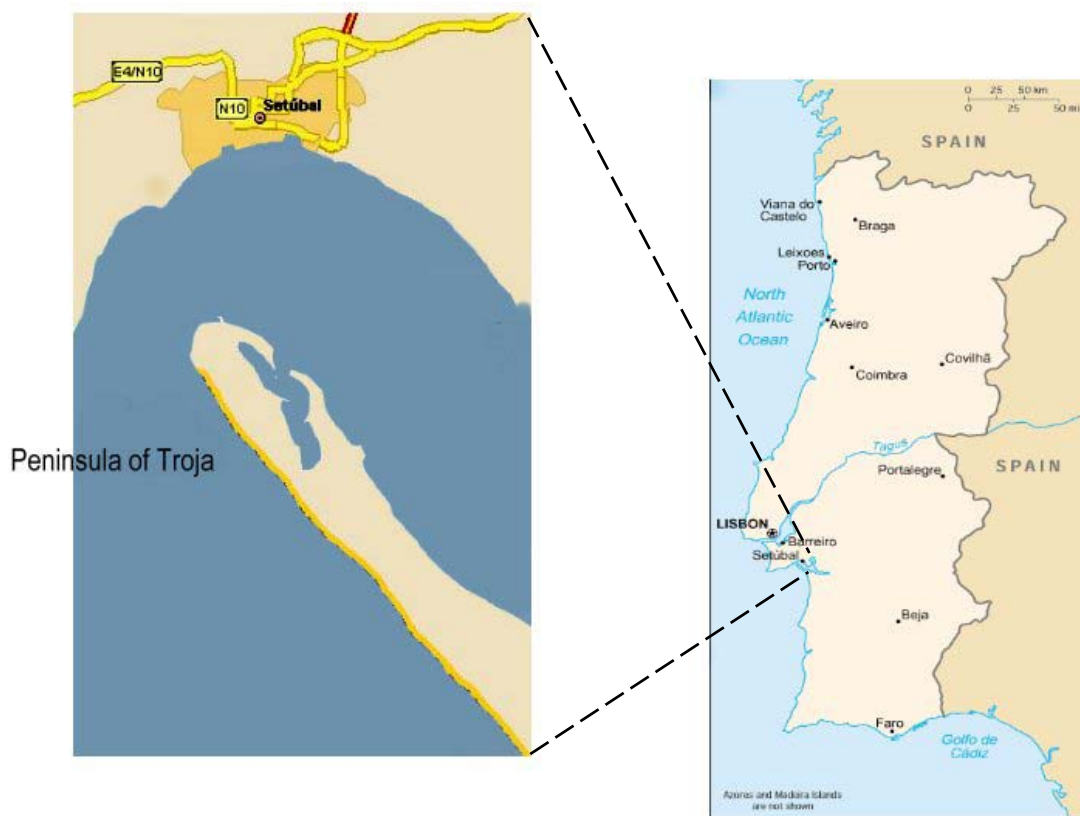


Abb. 2.1: Halbinsel Tróia, Ort des Dünenhabitates in der Nähe von Setúbal etwa 70 Kilometer südlich von Lissabon (*Peninsula of Troia, location of the dune habitat near Setúbal about 70 km south of Lisbon.*)

2.2 Artenbeschreibungen

2.2.1 *Acacia longifolia* L.

Die Gattung *Acacia* umfasst mehr als 1200 Arten, von denen eine Mehrzahl in Australien und Südafrika beheimatet ist (Whibley 1980). *Acacia longifolia* (Abb. 2.1) gehört zu der Familie der *Mimosaceae*. Die *Mimosaceae* umfassen einige der invasivsten Arten der Erde (Cronk und Fuller 1995). *Acacia longifolia* L., die Goldene oder Weidenakazie, ist ursprünglich in Süd-Ostaustralien beheimatet (Costermans 1981), einem Bereich mit Winterregen klimatisch ähnlich dem mediterranen Becken. Sie ist in Australien inzwischen unter anderem auch in Northland, Auckland City, Hamilton und Wellington etabliert (Webb *et al.* 1988). Auch außerhalb von Australien wurde *A. longifolia* zur Dünenbefestigung und ornamentalen Zwecken (z.B. in Portugal) angesiedelt und konnte sich gut etablieren, so dass sie in manchen Gebieten ein für die heimische Flora gefährlicher Eindringling geworden ist. In jüngster Zeit wurde sie auch in Südafrika bewusst eingeführt. Hier ist *A. longifolia* hauptsächlich im Fynbos des Süd-West Cape invasiv (Milton 1980, Witkowski 1991). Weitere Länder, in die *A. longifolia* eingeführt wurde, sind im pazifischem Randgebiet Neuseeland, Tasmanien und Indonesien (Java), im indischen Ozean Mauritius und Reunion, im Mittelmeerraum Israel, Spanien und Portugal, und in Amerika besonders Kalifornien.



Abb. 2.2: *Acacia longifolia* L. Adultpflanzen im Dünenbereich der Halbinsel Troia (Quelle: C. Werner)

Acacia longifolia ist ein aufrechter Strauch oder kleiner Baum, der eine Höhe von etwa 6 (-9) m erreichen kann (Boke 1940). Dabei bildet sie einen kurzen Stamm und eine unregelmäßig geformte Krone. Nach der Etablierung bildet die Akazie dunkelgrüne, schmale und lanzettliche, moderat sklerophylle Phyllodien aus (Lange *et al.* 1987). Phyllodien sind Assimilationsorganen, die sich aus umgewandelten Blattstielen entwickelt haben. Die Phyllodien werden als 2. oder 3. Blattgeneration gebildet, nachdem die zuerst gebildeten Fiederprimärblätter abgefallen sind. In der Blütezeit im März entwickelt sie gelbe, bis 50 mm lange und 70 mm durchmessende Blüten (Pieterse und Cairns 1988). *A. longifolia* produziert eine sehr große Zahl an Samen mit harter Ummantelung und kann im Boden eine überaus große Samenbank mit einer Dichte von bis zu 34000 Samen * m⁻² ausbilden (Milton und Hall 1981, Dennill 1987). *Acacia longifolia* ist an gut drainierte, nährstoffarme Böden angepasst und kann häufige Feuerereignisse überstehen (Beadle 1981, Hicks *et al.* 2001). Vorwiegend wächst sie in Dünenökosystemen.

2.2.2 *Halimium halimifolium* (L.) Willk.

Die Familie der *Cistaceae*, zu denen *Halimium halimifolium* gehört, ist eine der wichtigsten Familien der mediterranen Flora. Sie ist in fünf Genera unterteilt: *Cistus*, *Fumana*, *Halimium*, *Helianthemum* und *Xolantha* (= *Tuberraria*) (Talavera *et al.* 1997). Auf der iberischen Halbinsel umfasst die Gattung *Halimium* die sechs Arten: *H. calycinum* (L.) K. Koch, *H. umbellatum* (L.) Spach, *H. halimifolium* (L.) Willk., *H. lasianthum* (Lam.) Spach, *H. ocymoides* (Lam.) Willk. und *H. atriplicifolium* (Lam.) Spach (Talavera *et al.* 1997). Das Verbreitungsgebiet von *H. halimifolium* – der Gelben Zistrose – umfasst den Süden und Westen der Iberischen Halbinsel (Spanien und Portugal), Italien, Griechenland und den Norden Marokkos (Zunzunegui *et al.* 1997, 2000) und wächst hier vorwiegend auf sandigem Substrat im Inland und an der Küste (Zunzunegui *et al.* 2000). Díaz Barradas *et al.* (1999a) beschreiben *H. halimifolium* als sehr plastisch in ihrer Wuchsform, was es ihr ermöglicht unterschiedliche Bereiche sowohl in stabilisierten, wie auch mobilen Dünensystemen zu besiedeln (Zunzunegui *et al.* 1999). Sie kann Dünenhabitats mit Grundwasserspiegeln von 2-4 m dominieren (Díaz Barradas *et al.* 1999b). *H. halimifolium* kann je nach Topographie des Habitats unterschiedliche Evolutionsverläufe aufweisen und kann im Verlauf der Sukzession 5-50 % der Biomasse eines Habitats stellen (Zunzunegui *et al.* 1997).



Abb. 2.3: *Halimium halimifolium* L., Laborpflanze (Quelle: R. Peperkorn)

H. halimifolium ist ein halb-immergrüner, aufrechter und stark verzweigter Strauch. Es bildet elliptische, beidseitig silberweiß behaarte Blättern aus und erreicht eine Höhe von bis zu 2 m. *H. halimifolium* bildet zwischen April und Juni große, gelbe Blüten aus, aus denen trockene Früchte hervorgehen. Wie bei den meisten mediterranen Sträuchern (Comstock *et al.* 1988, Evans & Black 1993) wird das vegetative Wachstum von *H. halimifolium* überwiegend im Frühjahr abgeschlossen. Das Wachstum der Pflanzen beginnt im März und endet im Juli und korreliert mit der Temperatur und Wasserverfügbarkeit (Zunzunegui *et al.* 1997, 2000). Pflanzengröße, Wachstumsrate, Blattzahl und -größe hängen von der Bodenfeucht ab (Aguilar *et al.* 1996). *H. halimifolium* ist ein Feuerkeimer, kann aber nach einem Feuerereignis selbst nicht neu austreiben (García Novo 1977).

2.2.3 *Pinus pinea*

Die Mittelmeerpinie ist ein Vertreter der *Pinaceae*. Sie ist neben *Pinus halepensis* die häufigste *Pinus*-Art, die in den Dünen vorkommt. Auf der iberischen Halbinsel ist *P. pinea* in tiefen bis mittleren Höhenlagen anzutreffen. Die Verbreitung im mediterranen Becken umfasst Portugal, Spanien, Süd-Frankreich, Italien, Griechenland und Süd Anatolien.



Abb. 2.4: *Pinus pinea*, Adultpflanze in den Dünen bei Troía (Quelle: R. Peperkorn)

P. pinea bildet einen 12-25 m hohen Baumhabitus aus. Die Assimilationsorgane sind 2-3 nadelige Kurztriebe mit 10-17 cm langen Nadeln. *Pinus pinea* ist einhäusig und bildet 10-15 cm lange, samentragende Zapfen aus. Die Samenbildung beginnt nach 15 – 20 Jahren (Tapias *et al.* 2001). *Pinus* kommt bevorzugt auf tiefgründigen, feuchten und gut drainierten Sand- und Kiesböden vor, die mäßig nährstoffreich bis nährstoffarm und basisch oder sauer sein können. *Pinus pinea* ist sensitiv gegenüber Feuerereignissen (Tapias *et al.* 2001).

2.2.4 *Scrophularia frutescens*

Das Strauchgewächs *S. frutescens* gehört zur Familie der *Scrophulariaceae*. Es ist ein kleines, Pioniergewächs mit einer Höhe von bis zu 0,5 m (Díaz Barradas & García Novo 1988). *S. frutescens* ist in Portugal und Westspanien beheimatet und bevorzugt marine Sanddünen. Im Frühjahr bildet sich an der Basis über der Sandoberfläche ein kleine Sprossbasis, an dessen Peripherie mehrere photosynthetisch aktive Sprossen sprießen. Diese können einen Anteil an der Gesamtphotosynthese von bis zu 49 % haben. An den Sprossen entwickeln sich dicke, ledrige Blätter. Am Ende der Vegetationsperiode im Juni bilden sich Blütenstände an den Spitzen der Sprosse aus. Nach der Fruchtreife und dem Verbringen der trockenen Früchte verbleiben die toten Blätter und Stängel bis zu einem Jahr an der Pflanze erhalten (Díaz Barradas & García Novo 1988).



Abb. 2.5: Scrophularia frutescens Strauch in den Dünen bei Troia (Quelle: R. Peperkorn)



Abb. 2.6: Samengrößenvergleich zwischen H. halimifolium, A. longifolia und P. pinea. (Quelle: R. Peperkorn)

2.3 Keimung und Anzucht der Pflanzen

Die Samen der mediterranen Arten und der invasiven Akazie wurden im September 2001 auf der Halbinsel Troía gesammelt. Die Samenproben wurden in den Graudünen von 5-10 Pflanzen pro Art in einem Bereich von ca. 2000 m² entnommen. Im Labor wurden die Samen vorbehandelt und gekeimt (Tabelle 2.1) und anschließend in die entsprechenden, mit gewaschenem Wesersand gefüllten Pflanzgefäße verpflanzt. Die Pflanzen wurden während des Versuches je nach Versuchsansatz mit modifizierter Hoagland-Lösung (Hoagland und Arnon 1950, Tabelle 2.1) gedüngt. Pflanzen in der Klimakammer wurden unter kontrollierten Langtagbedingungen (12 h Tag-Nacht-Rhythmus) bei 65 % relativer Luftfeuchtigkeit und Tag-Nacht-Temperaturen von 25° C bzw. 15° C gehalten. Die Lichteinstrahlung (PFD) betrug 450 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ als Lichtbehandlung.

Tabelle 2.1: Zusammensetzung der einfachen modifizierten Hoagland-Lösung
(*Composition of the normal Hoagland solution*)

Element	Konzentration
NH ₄ ⁺	7,5 mM
NO ₃ ⁻	7,35 mM
H ₂ PO ₄ ⁻	1,0 mM
K ⁺	5,95 mM
Ca ²⁺	2,45 mM
Mg ²⁺	2,0 mM
Fe ³⁺	0,5 mM
SO ₄ ²⁻	5,75 mM
Cl ⁻	2,5 mM
B	25 μM
Mn	2 μM
Cu	500 μM
Mo	500 μM

Die Klimabedingungen im Gewächshaus waren halbkontrolliert. Es herrschten ebenfalls Langtagbedingungen (12 h Tag-Nacht-Rhythmus). Die Temperaturen betragen tags mindestens 25° C und nachts 17° C. Die Lichtintensität war mindestens 300 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ plus einfallendes Tageslicht (bis zu maximal 1400 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) als Lichtbehandlung. Die genauen Licht- und Temperaturverläufe während der Experimente sind in Abb. 2.7 dargestellt.

Tabelle 2.2: Vorbehandlungen und Keimungsbedingungen der Samen der untersuchten mediterranen Arten (*Pre-treatment and germination conditions of the investigated Mediterranean species*)

Species	Pre-treatment	Germination conditions
<i>A. longifolia</i>	- testa of seeds were carefully cut with a sharp blade - cut seeds were kept in distilled water for 12 h	- seeds were placed on a moistened filter paper in Petri-dishes and kept dark at 20 °C - seeds germinate after a few days
<i>P. pinea</i>	- seeds were kept in distilled water for 12 h	- seeds were placed on a moistened filter paper in Petri-dishes and were exposed to day and night cycles at 20 °C and 15 °C, respectively - germination starts after about 7 days
<i>H. halimifolium</i>	- seeds were pre-treated with heat in an oven at 80 °C for 5 minutes	- seeds were placed on a moistened filter paper in Petri-dishes and kept dark at 15 °C - seeds germinate after a few days

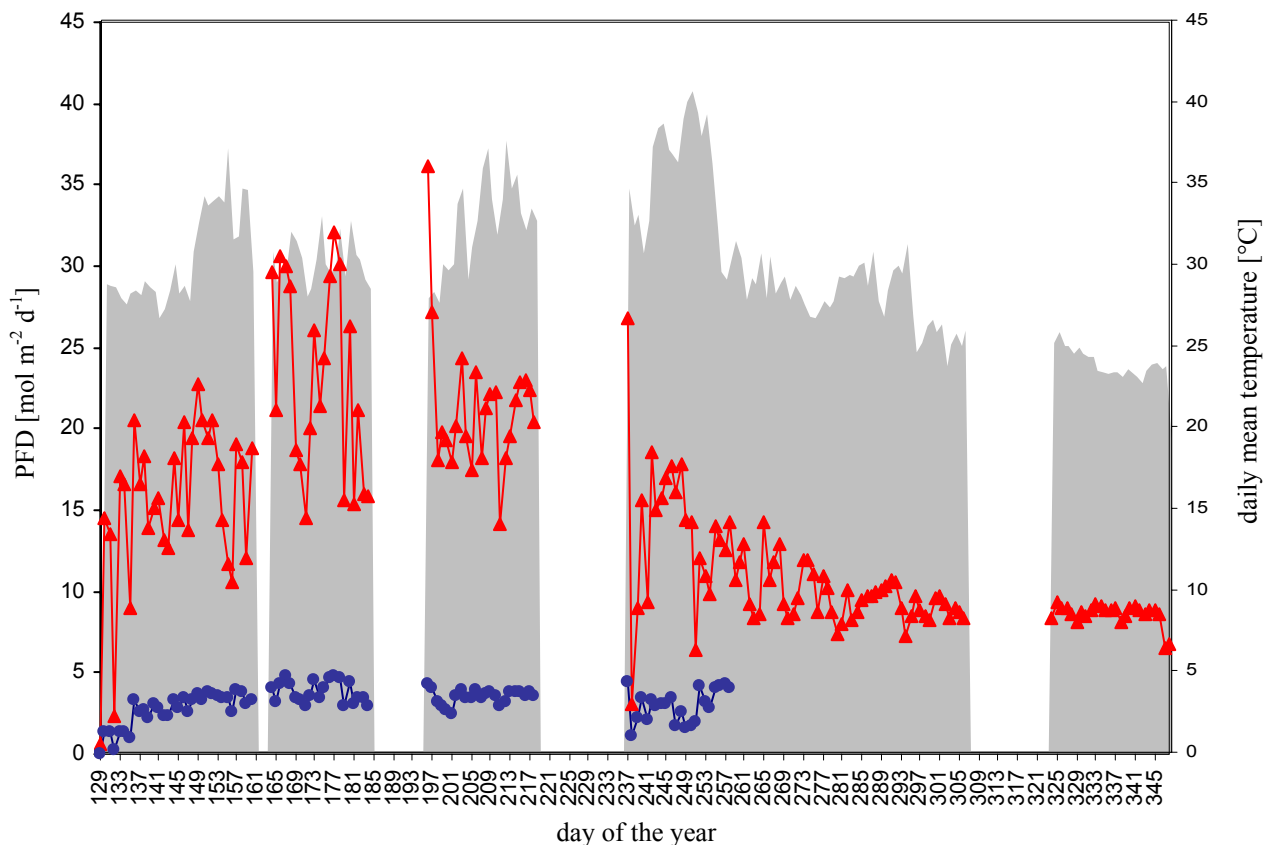


Abb. 2.7: Klimabedingungen im Gewächshaus während der Versuche im Jahr 2003, photosynthetisch aktive Strahlung im Licht (Dreiecke) und Schatten (Kreise) und mittlere Temperatur (grauer Bereich). (*Climate of the greenhouse chamber during the experiments in 2003, photosynthetic active radiation of light (triangles) and shade (circles) conditions and mean temperature (grey area).*)

2.4 Ernte der Pflanzen

Nach Beendigung der Versuche wurden die Pflanzen geerntet, gewaschen, vermessen und in ihre Fragmente (Blätter, Spross und Wurzeln) zerlegt. Die Blattflächen wurde mittels eines Delta-T Image Analyse Systems (Delta-T Image Analysis System, Delta-T Devices Ltd, England) ermittelt. Die Wurzellängen eines repräsentativen Wurzelfragments (Entnahme von etwa 1cm³ Wurzeln nach Zerkleinerung der Gesamtwurzel in ca. 0,5 cm lange Stücke und Durchmischung der Fragmente) wurden durch Scannen mit einem Flachbrettscanner (Snap Scan 1236, AGFA, Belgien) und der anschließenden Analyse mittels einer speziellen Analysesoftware (Win/MacRHIZO 2002, Régent Instruments Inc., Canada) bestimmt. Über die Biomasse wurden anschließend die gesamte Wurzellänge, -oberfläche und -volumen hochgerechnet. Die Fragmente wurden direkt nach den Messungen bei 70°C für 48 h getrocknet. Für weitere Analysen (C/N, Isotopen) wurden die getrockneten Blätter und Wurzeln mit einer Kugelmühle (Model MM-2000, Retsch GmbH & Co.KG, Deutschland) fein gemahlen.

2.5 Messung von Bodennitrat und -ammonium

Zur Bestimmung der Nitrat- und Ammonium – Gehalte im Boden musste dieser aufbereitet werden. Dazu wurden ca. 15 g des Substrates (jedoch nicht mehr als 15,2-15,3 g) mit 30 ml einer 0,01 molaren CaCl₂-Extraktionslösung versetzt und 1h bei 300 U/min geschüttelt. Anschließend wurde die Flüssigkeit in Zentrifugengläser dekantiert und 10 Minuten bei 4000 U/min zentrifugiert (Laborfuge A, Heraeus-Christ GmbH, Osterode/Harz, Deutschland). Der Überstand wurde dann in Szintillationsgefäße dekantiert und bis zur Messung eingefroren. Zur Messung wurden die Proben aufgetaut und die Nitrat- und Ammoniumgehalte in einer „continue flow“- Messung bestimmt (FIA-LAB II, MLE GmbH Dresden, Deutschland).

2.6 Index der phänotypischen Plastizität

Zur Berechnung der phänotypischen Plastizität haben Valladares *et al.* (2000), basierend auf dem Index der Plastizität (PI) von Robinson und Rorison (1988), den phenotypic plasticity index (PPI) definiert mit dessen Hilfe die plastische Reaktion von Pflanzen auf verschiedenen Umweltbedingungen (z.B. Variation von N oder PFD) bestimmt werden können. Der PPI wird nach Valladares *et al.* (2000) wie folgt berechnet:

$$\text{Phenotypic Plasticity Index (PPI)} = \frac{(P_{\max} - P_{\min})}{P_{\max}}$$

mit P_{\max} ist der größte Mittelwert eines Parameters und P_{\min} ist der kleinster Mittelwert des Parameters.

Tabelle 2.2: Parameter zur Berechnung des phänotypischen Plastizitätsindex, * Parameter konnten bei *P. pinea* nicht gemessen werden (*Parameters used for calculating the phenotypic plasticity index; * parameter could not be determined for P. pinea, for abbreviations see above, - not determined*)

Parameter	Chapter 3	Chapter 4	Chapter 5
Physiology*			
A_{\max}	X	X	-
A_{\max} (elevated CO ₂)	X	-	-
A_{mass}	X	-	-
Transpiration	X	X	-
Dark respiration	X	-	-
WUE	X	X	-
Compensation	X	-	-
F_v/F_m	X	X	-
$\Delta F/F_m'$ (400 PFD)	X	X	-
$\Delta F/F_m'$ (1500 PFD)	X	-	-
Morphology			
Shoot length	X	X	X
Root length	X	X	X
Leaf area	X	X	X
SLA	X	X	X
SLM	X	X	X
Allocation			
Leaf dry weight	X	X	X
Shoot dry weight	X	X	X
Root dry weight	X	X	X
Total dry weight	X	X	X
Root/shoot	X	X	X
Shoot elongation	X	-	-
Root elongation	-	-	X
$\Delta^{13}\text{C}$	-	X	-
Leaf N	-	-	X
^{15}N	-	-	X

Der PPI ist ein Index dessen Werte zwischen 0 und 1 liegen. Der Index wird für jede Variable und jede Art separat berechnet. Für jede Art kann zusätzlich eine mittlere phänotypische Plastizität ermittelt werden, indem die PPI Werte aller gemessenen Parameter gemittelt werden.

Der PPI ermöglicht die Erfassung der Variationen des Phänotyps auf Grund von Umweltbedingungen und den Vergleich der Plastizität von Arten, die bei gleichermaßen veränderlichen Umweltbedingungen wachsen. Der Vorteil eines Plastizitätsindex liegt in der Vergleichbarkeit von Parametern mit unterschiedlichen Einheiten, die an sich nicht vergleichbar sind (Valladares *et al.* 2002a, b). Zusätzlich können Parametergruppen gebildet und verglichen werden, die unterschiedliche spezifische Bereiche beschreiben, z.B. Physiologie, Morphologie, Allokation, etc. (Valladares *et al.* 2002b). Die im jeweiligen Experiment zur Berechnung des phänotypischen Plastizitätsindex verwendeten Parameter sind in Tabelle 2.2 dargestellt.

2.7 Statistische Auswertung

Um auf Unterschiede zwischen Arten und Behandlung (Kapitel 3, 5) zu testen, wurde eine One-Way Analyse der Varianz mit nachgeschaltetem Signifikanztest (ANOVA, LSD test, STATISTICA) durchgeführt. Unterschiede in der Lichtbehandlung (Kapitel 3) und zwischen gestressten und ungestressten Pflanzen (Kapitel 4) wurden mit einem T-Test für unabhängige Stichproben getestet. In dem Falle, dass die Stichproben nicht normal verteilt oder die Varianzen nicht homogen waren, wurden sie logarithmisch oder quadratisch transformiert. Auf Varianzhomogenität wurde mit dem Levene-Test getestet.

KAPITEL 3.

UNTERSUCHUNGEN ZUR PHÄNOTYPISCHEN PLASTIZITÄT DER INVASIVEN *A. LONGIFOLIA* UND DEN HEIMISCHEN ARTEN BEZÜGLICH ABIOTISCHER FAKTOREN

3.1 Zusammenfassung

Die phänotypische Plastizität der invasiven *Acacia longifolia* bezüglich Nährstoff- und Lichtverfügbarkeit verglichen mit den heimischen mediterranen Dünenarten *Halimium halimifolium* und *Pinus pinea* wurde in einem zweifaktoriellen Versuchsdesign (Stickstoff und Licht) untersucht. Im speziellen wurde die Hypothese überprüft, ob Unterschiede in der phänotypischen Plastizität die Invasivität von *A. longifolia* fördern, wie es für viele invasive Arten beschrieben wurde (z.B. Davis *et al.* 2000). Die Plastizität wurde anhand von 21 physiologischen und morphologischen Parametern untersucht, die mit Hilfe des phänotypischen Plastizitätsindex nach Valladares *et al.* (2000) verglichen wurden. Licht- und Nährstoffverfügbarkeit hatte nur einen geringen Effekt auf die meisten physiologischen Eigenschaften und Artunterschiede waren nicht signifikant. Anpassungen an Änderungen in der Ressourcenverfügbarkeit traten in morphologischen und Allokationsparametern hervor. So wurde auf Unterschiede in der Ressourcenverfügbarkeit vorwiegend mit Änderungen in der Biomassenbildung der Pflanzen reagiert, so dass physiologisch ähnliche Blätter in je nach Behandlung unterschiedlicher Menge gebildet wurden. Hier war *A. longifolia* die Art, die eine mittlere Reaktion verglichen mit den heimischen Arten zeigte. Besonders eine große Längenzuwachsrates erwies sich als bedeutender Vorteil von *A. longifolia*, weil sie unabhängig von der Ressourcenverfügbarkeit die der heimischen Arten übertraf und der Vorteil mit der Ressourcenverfügbarkeit zunahm. Eine Anreicherung von Nährstoffen (z.B. Stickstoff) im Habitat könnte die invasive Art bevorzugt fördern und damit einen Vorteil zur Invasion des Habitats bringen.

3.2 Einführungen

Sanddünenökosysteme sind generell durch geringe Gehalte an mineralischen Nährstoffen charakterisiert (Ripley und Pammenter 2004). Pflanzen, die dieses Ökosystem besiedeln zeigen Anpassungen an limitierte Nährstoffbedingungen (Hesp 1991) und Wassermangel (siehe Kapitel 4) wie unter anderem ein flexibles Allokationsmuster durch Umverteilung von Nährstoffen innerhalb der Pflanzen. Das Wachstum wird hier wie in vielen Ökosystemen vor allem durch die Stickstoff- und Phosphatverfügbarkeit limitiert (Pastor *et al.* 1984, Hikosaka 2000). In den letzten Jahrzehnten kam es zu einer zunehmenden atmosphärischen Stickstoffdeposition durch anthropogen verursachte Freisetzung von Stickoxiden auf Grund vermehrter Verbrennung von Erdöl, Kohle und anderer fossiler Brennstoffe. Eine Anreicherung von Stickstoff kann den Sukzessionsverlauf einer Pflanzengemeinschaft in eine bestimmte Richtung lenken, was bereits mehrfach beschrieben wurde (Berendse 1990, Aerts *et al.* 1990). Die Folgen können zum Beispiel eine Änderung der Ökosystem-typischen Artenzusammensetzung (Tilman 1988), eine verringerte Diversität (Aerts und Berendse 1988, Bobbink *et al.* 1988, Huenneke *et al.* 1990), oder eine vermehrte Verdrängung nativer durch nicht native Arten sein (Thurston 1969, Bobbink *et al.* 1988, Huenneke *et al.* 1990). Jedoch sind die Änderungen im Sukzessionsverlauf nicht eindeutig auf den Stickstoffeintrag zurückzuführen, weil auch andere Veränderungen auf Grund von Klimaänderungen ursächlich beteiligt sein können (Jones *et al.* 2004). Gesichert ist aber, dass der Eintrag von Stickstoff einen Einfluss auf eine Vielzahl an Parametern hat: zu diesen gehören eine Erhöhung der Biomasse in den mobilen und stabilen Dünen, der Anstieg des Deckungsgrads durch einige Arten in den stabilen Dünen und Dünentälern, jedoch zum Teil auch eine verringerte N Verfügbarkeit und ein Anstieg des C:N Verhältnisses in den stabilen Dünen durch Festlegung von Stickstoff in der erhöhten Biomasse und einer langsameren Mineralisierung (Jones *et al.* 2004). Die Invasion von Luftstickstoff-fixierenden Leguminosen wie etwa einiger *Acacia* –Arten, kann ebenfalls einen Stickstoffeintrag in den Boden mit ähnlichen Konsequenzen zur Folge haben. So wurde von Witkowski (1991) eine Erhöhung des Stickstoffgehaltes des Fynbos Ökosystems der Kapregion Süd-West Afrikas nach Invasion durch nichtheimische *Acacia* –Arten gefunden. Der Grund für diese Anreicherung war eine hohe Laubproduktion mit einem etwa dreifachen Stickstoffgehalt verglichen mit den heimischen Arten. Eine Erhöhung des N-Gehaltes konnte ebenfalls in den Dünenökosystemen in Coimbra im Norden Portugals gemessen werden (unveröffentlichte Daten, Magúas). Dieser Einfluss von *A. longifolia* könnte als Rückkopplungseffekt bezeichnet werden, weil aus der Luftstickstofffixierung gewonnener Stickstoff nach der Mineralisierung den Pflanzen - häufig der eigenen Art - wieder zur Verfügung steht. Dieser

Effekt ist wahrscheinliche von größerer Bedeutung im Dünengebiet in Portugal als der Eintrag von atmosphärischem Stickstoff, weil etwaige Luftverunreinigungen durch die Meerwinde ins Landesinnere verbracht werden. Wenn Umweltbedingungen durch stickstofffixierende Pflanzen oder vermehrten Eintrag atmosphärischen Stickstoffs verändert werden, hängt das Überleben von anderen Eigenschaften ab als in den natürlichen, weniger produktiven Lebensräumen. Das bedeutet, dass Arten, die sehr plastisch auf die veränderte Umwelt reagieren, von den neuen Umweltbedingungen profitieren und das Habitat dominieren können (Crick und Grime 1987).

Diese Untersuchung analysiert die Fähigkeiten von *A. longifolia*, *P. pinea* und *H. halimifolium* unterschiedliche Ressourcenverfügbarkeiten zu nutzen. Zu diesem Zweck wurde ein zweifaktorielles, experimentelles Design basierend auf Licht- und Nährstoffbehandlungen konzipiert. Ziel war es, Unterschiede zwischen den heimischen Arten und der invasiven *A. longifolia* zu ermitteln, die die Hypothese stützen, dass phänotypischen Plastizitätsunterschiede in physiologischen, morphologischen und/oder Allokationseigenschaften die Invasivität von *A. longifolia* fördern.

3.3 Material und Methode

3.3.1 Versuchsdesign

Keimlinge von *A. longifolia*, *P. pinea* und *H. halimifolium* wurden in mit gewaschenem Webersand gefüllte 6,65 l Röhren gepflanzt und im Gewächshaus der Universität Bielefeld unter halbkontrollierten Bedingungen (siehe Kapitel 2) angezogen. Fünf Pflanzen jeder Art wurden pro Behandlung verwendet. Ein zweifaktorielles Versuchsdesign mit vier Nährstoffstufen und zwei Lichtstufen wurde konzipiert, um den Effekt der Behandlungen auf verschiedene morphologische und physiologische Variablen zu untersuchen (Tabelle 3.1). Die Wahl der Düng- und Lichtverfügbarkeitsstufen ergaben sich aus einem Vorversuch (siehe Anhang, Tabelle 8.1 und 8.2) mit geringen Unterschieden in der Nährstoff- und Lichtverfügbarkeit. Grundlegendes Ergebnis war hier, dass geringe Unterschiede nur marginale Auswirkungen auf die untersuchten Parameter hatten. Die Pflanzen der Schattenbehandlung wurden mit einem neutralen Schattierungsfließ überdeckt und mit 50 ml einer $\frac{3}{4}$ modifizierten Hoagland-Lösung gedüngt. Für die Zusammensetzung der einfachen modifizierten Hoagland-Lösung siehe Kapitel 2. Die Photonendichte (PFD) betrug in der Schattenbehandlung maximal $250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. In der Lichtbehandlung wirkte das natürliche Tageslicht (bis zu einem Maximum von etwa $1400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) plus zusätzlichen $300 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ durch zusätzliche Beleuchtung. In der Lichtbehandlung wurden vier Nährstoffstufen durch wöchentliche Applizierung von 50 ml einer $\frac{1}{8}$, $\frac{3}{4}$, 1 oder 2fachen modifizierten Hoagland-Lösung erzeugt. Die Pflanzen wurden nach einer Kultivierungszeitraum von sieben Monaten geerntet (Dauer vom 10.02 bis 05.09.03).

Tabelle 3.1: Licht und Stickstoffkombination der Behandlungen
(Combination of light and nutrient treatments)

Nitrogen treatment	Light treatment
$\frac{1}{8}$	+
$\frac{3}{4}$	+
$\frac{3}{4}$	-
1	+
2	+

3.3.2 Messungen von morphologischen Parametern und Allokationsmustern

In regelmäßigen Intervallen wurde die Pflanzenhöhe im Versuchsverlauf gemessen und am Ende wurde aus der Zunahme der Sprosslänge die Sprosslängenzuwachsrates [in mm Woche⁻¹]

berechnet. Nach Beendigung des Versuches wurden die Pflanzen geerntet und die Biomassen, Blattfläche und die Wurzellängen bestimmt (siehe Kapitel 2). Aus diesen Daten wurden folgende abgeleitete Parameter berechnet: spezifische Blattfläche (SLA; Blattfläche pro Einheit Trockengewicht), spezifische Blattmasse (SLM; Blatttrockengewicht pro Einheit Blattfläche), Blattflächenverhältnis (LAR; Gesamtblattfläche pro gesamter Pflanzenbiomasse), Blattmassenverhältnis (LMR; Blattmasse pro gesamter Pflanzenbiomasse), Stammmassenverhältnis (SMR; Stammmasse pro gesamter Pflanzenbiomasse), Wurzelmassenverhältnis (RMR; Wurzelmasse pro gesamter Pflanzenmasse) und das Wurzel-Spross-Verhältnis (root/shoot; Wurzel-trockenmasse pro Spross-trockenmasse). Das Blatt-C/N-Verhältnis und der Gesamtblattstickstoffgehalt wurde mittels eines CNS-Analysators (Vario El, Elementar Analysensysteme GmbH, Deutschland) gemessen.

3.3.3 Messungen zur Physiologie der Pflanzen

An einem voll entwickelten und intakten Blatt von fünf Pflanzen von *A. longifolia* und *H. halimifolium* wurden Gaswechsellmessungen mit einem kompakten Mini-Küvetten-system (Walz, Effeltrich, Deutschland) durchgeführt. Messungen an *P. pinea* waren nicht möglich, weil die Nadeln zu kurz waren, um sie in die Blattküvette des Gaswechsellsystems ein zu spannen. Die maximale photosynthetische Lichtnutzungseffizienz wurde bei normaler (350 ppm) und erhöhter CO₂-Konzentration (> 2000 ppm) bestimmt. Die unterschiedliche PFD wurden mit einer Halogenlampe (FL-400, Walz, Effeltrich, Deutschland) und verschiedenen Graufiltern appliziert. Die Temperatur innerhalb der Küvette wurde konstant bei 25 °C gehalten und die relative Luftfeuchtigkeit wurde auf 65% gesetzt. Aus diesen Gaswechsell-daten wurden folgende Parameter berechnet: Photosyntheserate pro Blattfläche (A_{area} ; $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) und auf Trockengewichtsbasis (A_{mass} ; $\mu\text{mol kg}^{-1} \text{s}^{-1}$), maximale Photosyntheserate (A_{max}) bei normalem und erhöhtem CO₂, Dunkelatmung, Kompensationspunkt, Wassernutzungseffizienz (WUE; Nettophotosyntheserate pro Transpiration). Die Photosynthesemessungen wurden immer an Blättern desselben ontogenetischen Stadiums (voll entwickelte photosynthetisch aktive Blätter) durchgeführt, weil das ontogenetische Stadium die Kapazität der photosynthetischen Assimilation beeinflussen kann (z.B. Frak *et al.* 2001).

Die Chlorophyll *a* Fluoreszenz von fünf Pflanzen pro Art und Behandlung wurde mit einem tragbaren Fluorometer PAM-2000 (Walz, Effeltrich, Deutschland) mit Blattklammerhalterung (Modell 2030-B) gemessen. Lichtabhängigkeitskurven wurden mit Hilfe einer externen Halogenlampe (Model 2050-HB) gemessen. Maximale (F_m) und minimale Fluoreszenz (F_0) wurden gemessen, um die photochemische Effizienz des Photosystem II (PSII; F_v/F_m) nach 20

Minuten Dunkeladaptation mit einer Blattklammer zu berechnen. Die effektive Quantenausbeute von PSII ($\Delta F/F_m$) wurde bei $400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ und $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ bestimmt.

Die statistische Auswertung und die Berechnung der phänotypischen Plastizität erfolgte wie in Kapitel 2 beschrieben.

3.4 Ergebnisse

3.4.1. Wachstumsrate (Sprosslängenwachstumsrate SER)

Signifikante Unterschiede zwischen der invasiven *A. longifolia* und den heimischen Arten *P. pinea* und *H. halimifolium* wurden in den Wachstumsraten bei verschiedenen abiotischen Bedingungen sichtbar (Abb. 3.1).

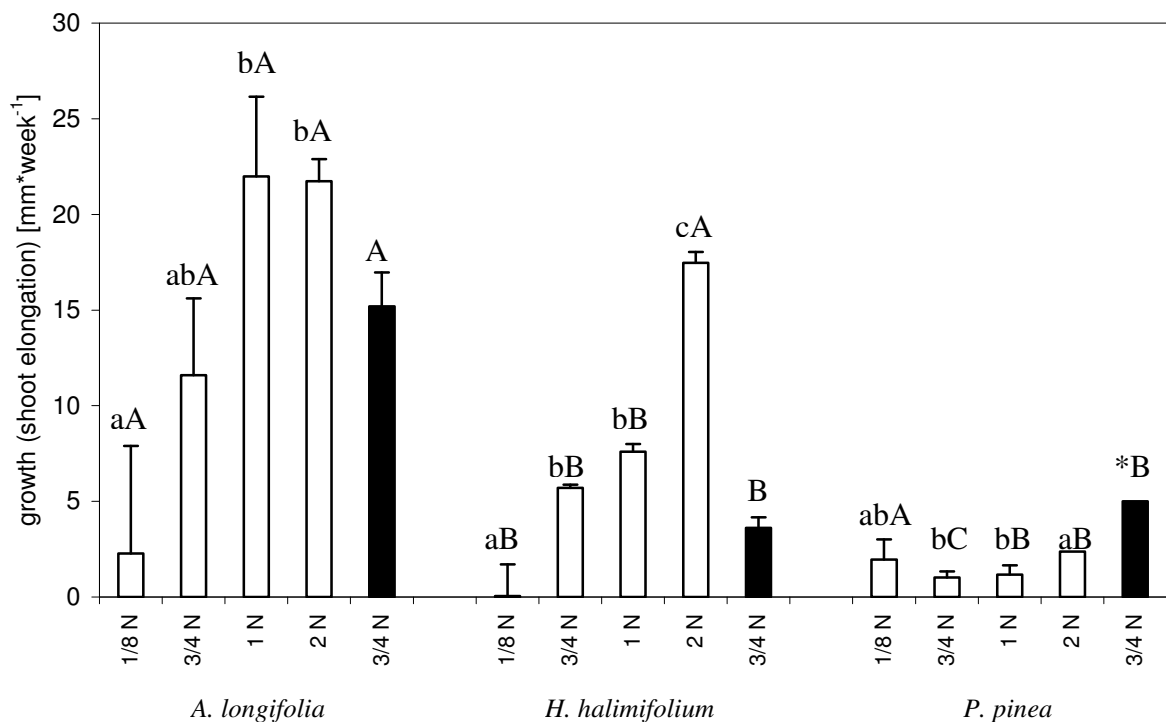


Abb. 3.1: Wachstum (Zuwachsrate der Sprosslänge, mm Woche⁻¹), berechnet aus dem Zuwachs der Sprosslänge im Zeitverlauf der invasiven und heimischen Arten, gewachsen bei unterschiedlichen Stickstoff- ($1/8 \text{ N}$, $3/4 \text{ N}$, 1 N , 2 fold N ; siehe Kapitel 2) und Lichtbedingungen (offene bzw. schwarze Balken stehen für Licht- und Schattenbedingungen), signifikante Unterschiede zwischen Stickstoffbehandlungen und Arten werden durch kleine bzw. große Buchstaben gekennzeichnet (ANOVA; $p < 0,05$), Sternchen kennzeichnen signifikante Unterschiede zwischen Licht- und Schattenbehandlungen (T-test, $p < 0,05$), Mittelwerte + SE ($n = 5$).

(Growth (shoot elongation rate; mm week⁻¹) calculated from the increase in stem length over time of the invasive and native species grown at different nutrient concentrations ($1/8 \text{ N}$, $3/4 \text{ N}$, 1 N , 2 fold N ; see chapter 2) and two light levels (open and closed bars indicate light and shade treatments, respectively); lower and upper case letters indicate significant differences between nutrient treatments and species, respectively, (ANOVA; $p < 0.05$), asterisk indicate significant differences between shade and high light treatments (T-test; $p < 0.05$), mean + SE ($n = 5$).

Unabhängig von der Stickstoffverfügbarkeit zeigte die invasive Art ein größeres Wachstum (Sprosslängenwachstumsrate, mm Woche⁻¹) als die nativen Arten. Diese Unterschiede vergrößerten sich mit steigender Stickstoffverfügbarkeit, und das Wachstum war bei der höchsten Stickstoffbehandlung etwa sechsmal höher verglichen mit den heimischen Arten. Während die unterschiedlichen Stickstoffkonzentrationen keinen Einfluss auf das Wachstum von *P. pinea* hatte, stieg das Wachstum von *A. longifolia* und *H. halimifolium* linear mit der N-Verfügbarkeit an. Dagegen zeigte die Lichtverfügbarkeit keinen Einfluss auf das Wachstum von *A. longifolia* und *H. halimifolium*, während die Schattenbehandlung das Längenwachstum von *P. pinea* steigerte. Auch in der Schattenbehandlung zeigt *A. longifolia* ein deutlich größeres Längenwachstum als die heimischen Arten.

3.4.2 Morphologische Reaktionen

Die spezifische Blattfläche (SLA) und das Blattflächenverhältnis (LAR) wiesen signifikante Unterschiede zwischen den Behandlungen und den Arten auf, wobei *A. longifolia* innerhalb des Bereiches der indigenen Arten rangierte (Tabelle 3.2, Abb. 3.2). Hohe Lichtintensitäten (PFD) führten bei allen Arten zu einer Reduktion von SLA und LAR um etwa 50 % bzw. 74 % im Vergleich mit den Schattenbedingungen (vergleiche + $\frac{3}{4}$ und - $\frac{3}{4}$ in Tabelle 3.2). SLA und LAR von *A. longifolia* wurden durch die Stickstoffverfügbarkeit nicht beeinflusst, während beides in *P. pinea* anstieg. *H. halimifolium* zeigte einen Anstieg der SLA mit Zunahme von Stickstoff. Die Biomassenallokation in Blätter, Stamm und Wurzeln (LMR, SMR bzw. RMR) unterschied sich nicht signifikant zwischen den Arten. *A. longifolia* zeigte bereits nach einem geringen Anstieg der N-Verfügbarkeit eine signifikante Erhöhung der Biomassenallokation in Blätter und Stamm und eine Reduktion der RMR. Eine weitere Erhöhung führte jedoch zu keiner zusätzlichen Reaktion. Eine höhere PFD resultierte in einer verstärkten Allokation in die Wurzeln und verringerten in den Stamm. *H. halimifolium* reagierte im Allokationsmuster ähnlich auf das Stickstoffaufkommen wie *A. longifolia*, während *P. pinea* erst bei hohen Stickstoffgaben eine Erhöhung von LMR und ein Reduktion von RMR zeigte.

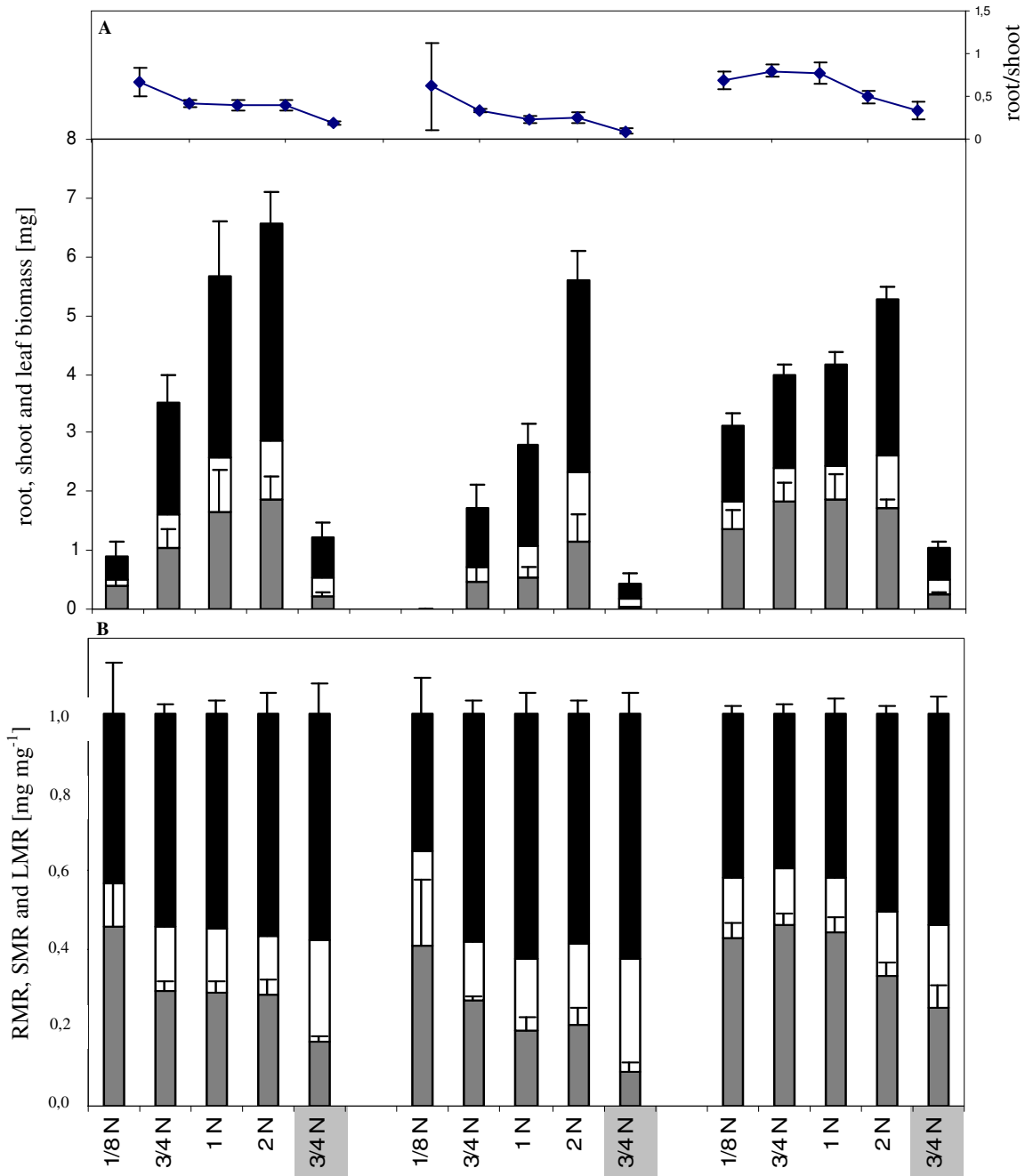


Abb. 3.2: Einfluss von Stickstoff (1/8, 3/4, 1, 2: modifizierte Hoagland Lösung) und Licht (Grau unterlegte Beschriftung kennzeichnet die Schattenbehandlung) auf (A) Blatt- (schwarze Balken), Spross- (offene Balken), Wurzelbiomasse (graue Balken) und das Wurzel-Spross-Verhältnis (Linien) und (B) die Allokation in Blatt (LMR, schwarze Balken), Stamm (SMR, offene Balken) und Wurzeln (RMR, graue Balken) von *A. longifolia*, *H. halimifolium* und *P. pinea*, **Signifikanzen sind in Tabelle 3.2 aufgeführt.**

(Influence of nutrient (1/8, 3/4, 1, 2: modified Hoagland solution) and light (grey-shaded lettering indicates shade treatment) onto (A) leaf (black bars), shoot (open bars), root (grey bars) biomass and root/shoot ratio (lines) and (B) the allocation pattern into leaf (LMR, black bars), stem (SMR, open bars) and root (RMR, grey bars) of the *A. longifolia*, *H. halimifolium* and *P. pinea*; significant differences see Table 3.2)

Tabelle 3.2: Reaktion der Morphologie und im Allokationsmuster auf abiotischer Faktoren

Mittelwerte und Standardabweichung der morphologischen und Allokationsparameter aller Arten und Behandlungen (Licht und Nährstoffe); N =Stickstoff, L = Licht (+)/Schatten (-); signifikante Unterschiede zwischen Stickstoffbehandlungen und Arten sind mit kleinen bzw. großen Buchstaben (ANOVA, $p < 0,05$), zwischen Lichtbedingungen bei $\frac{3}{4}$ N mit (*) gekennzeichnet (T-Test, $p < 0,05$).

Traits	L	N	<i>Acacia longifolia</i>	<i>Halimium halimifolium</i>	<i>Pinus pinea</i>
SLA [m ² *kg ⁻¹]	+	$\frac{1}{8}$	10.62 ± 1.06 ^{aA}	19.84 ± 14.92 ^{aA}	7.49 ± 0.78 ^{aA}
	+	$\frac{3}{4}$	9.29 ± 0.66 ^{aA}	11.61 ± 0.38 ^{aB}	8.02 ± 1.06 ^{abC}
	+	1	9.94 ± 0.72 ^{aA}	12.97 ± 1.59 ^{aB}	9.71 ± 1.30 ^{cA}
	+	2	10.38 ± 0.72 ^{aA}	13.43 ± 1.64 ^{aB}	9.09 ± 0.46 ^{bcA}
	-	$\frac{3}{4}$	22.45 ± 2.73 ^{A*}	29.68 ± 4.11 ^{B*}	18.37 ± 2.30 ^{C*}
LAR [cm ² *g ⁻¹]	+	$\frac{1}{8}$	45.64 ± 14.08 ^{aA}	85.57 ± 3.31 ^{aA}	29.96 ± 3.77 ^{aA}
	+	$\frac{3}{4}$	50.60 ± 4.22 ^{aA}	59.90 ± 5.48 ^{bbB}	30.38 ± 4.81 ^{aC}
	+	1	54.50 ± 5.99 ^{aA}	77.78 ± 9.25 ^{cB}	40.19 ± 8.65 ^{bc}
	+	2	58.13 ± 4.41 ^{aA}	76.70 ± 11.26 ^{cB}	45.59 ± 1.96 ^{bc}
	-	$\frac{3}{4}$	129.70 ± 22.63 ^{A*}	178.28 ± 10.51 ^{B*}	98.17 ± 17.36 ^{C*}
LMR [g*g ⁻¹]	+	$\frac{1}{8}$	0.43 ± 0.13 ^{aA}	0.38 ± 0.08 ^{aA}	0.40 ± 0.02 ^{aA}
	+	$\frac{3}{4}$	0.55 ± 0.02 ^{ba}	0.54 ± 0.02 ^{ba}	0.38 ± 0.02 ^{aB}
	+	1	0.55 ± 0.03 ^{ba}	0.60 ± 0.03 ^{ba}	0.41 ± 0.04 ^{aB}
	+	2	0.56 ± 0.05 ^{ba}	0.57 ± 0.05 ^{ba}	0.50 ± 0.02 ^{bb}
	-	$\frac{3}{4}$	0.58 ± 0.08 ^A	0.60 ± 0.05 ^A	0.53 ± 0.04 ^{A*}
SMR [g*g ⁻¹]	+	$\frac{1}{8}$	0.11 ± 0.03 ^{aA}	0.21 ± 0.05 ^{aB}	0.15 ± 0.03 ^{aA}
	+	$\frac{3}{4}$	0.16 ± 0.02 ^{ba}	0.14 ± 0.02 ^{ba}	0.14 ± 0.02 ^{aA}
	+	1	0.16 ± 0.03 ^{ba}	0.18 ± 0.01 ^{abB}	0.14 ± 0.01 ^{aA}
	+	2	0.14 ± 0.03 ^{abA}	0.20 ± 0.04 ^{ab}	0.16 ± 0.04 ^{abB}
	-	$\frac{3}{4}$	0.26 ± 0.07 ^{A*}	0.28 ± 0.07 ^{A*}	0.21 ± 0.04 ^{A*}
RMR [g*g ⁻¹]	+	$\frac{1}{8}$	0.45 ± 0.14 ^{aA}	0.35 ± 0.14 ^{aA}	0.41 ± 0.04 ^{aA}
	+	$\frac{3}{4}$	0.29 ± 0.02 ^{ba}	0.25 ± 0.02 ^{ab}	0.44 ± 0.03 ^{aC}
	+	1	0.28 ± 0.03 ^{ba}	0.19 ± 0.03 ^{ab}	0.43 ± 0.04 ^{aC}
	+	2	0.28 ± 0.02 ^{ba}	0.20 ± 0.02 ^{ab}	0.33 ± 0.04 ^{ba}
	-	$\frac{3}{4}$	0.16 ± 0.02 ^{A*}	0.08 ± 0.02 ^{B*}	0.25 ± 0.05 ^{C*}
Root/shoot [g*g ⁻¹]	+	$\frac{1}{8}$	0.66 ± 0.16 ^{aA}	0.62 ± 0.51 ^{aA}	0.69 ± 0.11 ^{aA}
	+	$\frac{3}{4}$	0.41 ± 0.05 ^{ba}	0.33 ± 0.02 ^{ba}	0.80 ± 0.08 ^{aB}
	+	1	0.40 ± 0.06 ^{ba}	0.23 ± 0.05 ^{cb}	0.77 ± 0.12 ^{aC}
	+	2	0.39 ± 0.07 ^{ba}	0.25 ± 0.02 ^{bcB}	0.49 ± 0.08 ^{bc}
	-	$\frac{3}{4}$	0.19 ± 0.02 ^{A*}	0.09 ± 0.03 ^{A*}	0.34 ± 0.10 ^{B*}
Leaf [g DW]	+	$\frac{1}{8}$	0.38 ± 0.27 ^{aA}	0.01 ± 0.003 ^{abB}	1.31 ± 0.19 ^{aC}
	+	$\frac{3}{4}$	1.92 ± 0.47 ^{ba}	1.00 ± 0.40 ^{bbB}	1.56 ± 0.19 ^{abAB}
	+	1	3.07 ± 0.93 ^{ca}	1.74 ± 0.36 ^{cb}	1.72 ± 0.21 ^{bb}
	+	2	3.73 ± 0.54 ^{ca}	3.72 ± 0.24 ^{daB}	2.66 ± 0.22 ^{cb}
	-	$\frac{3}{4}$	0.70 ± 0.24 ^{A*}	0.26 ± 0.17 ^B	0.57 ± 0.09 ^{AB*}
Stem [g DW]	+	$\frac{1}{8}$	0.10 ± 0.08 ^{aA}	0.003 ± 0.002 ^{abB}	0.48 ± 0.05 ^{aC}
	+	$\frac{3}{4}$	0.56 ± 0.11 ^{ba}	0.26 ± 0.15 ^{bb}	0.58 ± 0.14 ^{aA}
	+	1	0.96 ± 0.46 ^{ca}	0.52 ± 0.13 ^{ca}	0.59 ± 0.11 ^{aA}
	+	2	0.97 ± 0.30 ^{ca}	1.16 ± 0.17 ^{da}	0.87 ± 0.19 ^{ba}
	-	$\frac{3}{4}$	0.33 ± 0.17 ^{A*}	0.13 ± 0.12 ^A	0.23 ± 0.06 ^{A*}
Root [g DW]	+	$\frac{1}{8}$	0.41 ± 0.23 ^{aA}	0.005 ± 0.002 ^{abB}	1.35 ± 0.35 ^{aC}
	+	$\frac{3}{4}$	1.04 ± 0.33 ^{ba}	0.47 ± 0.23 ^{bb}	1.84 ± 0.32 ^{aC}
	+	1	1.64 ± 0.73 ^{ca}	0.54 ± 0.16 ^{bb}	1.85 ± 0.46 ^{aA}
	+	2	1.88 ± 0.38 ^{ca}	1.17 ± 0.44 ^{cb}	1.74 ± 0.14 ^{aA}
	-	$\frac{3}{4}$	0.20 ± 0.09 ^{A*}	0.03 ± 0.02 ^B	0.26 ± 0.03 ^{A*}
Total biomass [g DW]	+	$\frac{1}{8}$	0.90 ± 0.53 ^{aA}	0.02 ± 0.01 ^{abB}	3.29 ± 0.56 ^{aC}
	+	$\frac{3}{4}$	3.53 ± 0.87 ^{ba}	1.89 ± 0.86 ^{bbB}	4.13 ± 0.61 ^{ba}
	+	1	5.70 ± 2.09 ^{ca}	2.92 ± 0.67 ^{bb}	4.23 ± 0.71 ^{baB}
	+	2	6.67 ± 1.06 ^{ca}	5.74 ± 0.99 ^{ca}	5.29 ± 0.30 ^{ca}
	-	$\frac{3}{4}$	1.23 ± 0.47 ^{A*}	0.44 ± 0.31 ^B	1.07 ± 0.12 ^{A*}
Total root length [m]	+	$\frac{1}{8}$	48.7 ± 31.2 ^{aA}	0.59 ± 0.3 ^{abB}	28.3 ± 7.3 ^{aA}
	+	$\frac{3}{4}$	77.7 ± 22.3 ^{abA}	48.3 ± 2.3 ^{abB}	32.8 ± 6.6 ^{abB}
	+	1	113.6 ± 60.8 ^{ba}	73.2 ± 35.6 ^{baB}	28.4 ± 8.7 ^{abB}
	+	2	109.4 ± 37.7 ^{ba}	137.4 ± 55.4 ^{ca}	33.5 ± 7.1 ^{abB}
	-	$\frac{3}{4}$	13.7 ± 5.92 ^{A*}	5.6 ± 1.94 ^{B*}	3.2 ± 0.78 ^{B*}

Anders als *A. longifolia* reagierten die heimischen Arten mit einer signifikanten Reduktion des Wurzel/Spross Verhältnisses (root/shoot) bei steigender N-Verfügbarkeit. Dagegen reagierten alle Arten mit einer Erhöhung des root/shoot und der Wurzellänge bei größerer Lichtverfügbarkeit. Die Gesamtwurzellänge von *P. pinea* war von der N-Verfügbarkeit unbeeinflusst, während *H. halimifolium* und *A. longifolia* einen Anstieg der Wurzellänge durch Bildung einer größeren Wurzelbiomasse zeigte. Die Blatt-, Stamm- und Gesamtbiomasse von *P. pinea* und auch die Wurzelbiomasse von *H. halimifolium* erhöhten sich mit steigender N-Gabe. *A. longifolia* hingegen zeigte eine Stagnation der Biomassenproduktion bei hoher Stickstoffverfügbarkeit, da die Reaktion bereits bei sehr niedriger N-Stufe erfolgte. Hohe Lichtintensitäten erhöhten signifikant die Biomassen von *A. longifolia* und *P. pinea*. Generell bildete *A. longifolia* gleichviel oder mehr Biomasse als die heimischen Arten.

3.4.3 Physiologische Reaktionen

In Tabelle 3.3 sind die physiologischen Parameter unter verschiedenen abiotischen Faktoren aufgeführt. Es zeigten sich keine signifikanten Effekte der Stickstoffbehandlungen in der effektiven Quantenausbeute des Photosystem II ($\Delta F/F_m$) bei Wachstums- und Starklichtbedingungen (400 bzw. $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Die Lichtnutzungseffizienzen aller Arten unterschieden sich nicht voneinander. Sinkende Stickstoffverfügbarkeit verringerte F_v/F_m bei *A. longifolia* signifikant ($p < 0,05$), was auch mit einer signifikanten Abnahme der Photosyntheseraten (A_{area} , A_{mass}) und der Photosynthesekapazität (bei sättigendem CO_2 und PFD, A_{max}) wie auch dem Lichtkompensationspunkt korrelierte. *P. pinea* und *H. halimifolium* hingegen blieben durch die N-Verfügbarkeit in den physiologischen Parametern unbeeinflusst. A_{area} , A_{mass} und A_{max} waren bei *A. longifolia* verglichen mit der heimischen *H. halimifolium* signifikant niedriger, während die anderen Variablen nicht verschieden waren. PFD hatte keinen Effekt auf einen der Fluoreszenzparameter von *H. halimifolium*. Hingegen war F_v/F_m im Schatten bei *A. longifolia* und *P. pinea* erhöhte. Die Werte von *A. longifolia* bewegten sich im Bereich der heimischen Arten, waren aber geringer als der Optimalwert ($0,84$, in Björkman und Demming 1987). Mit steigender Lichtintensität fiel $\Delta F/F_m$ in *A. longifolia* gemessen unter Starklichtbedingungen, während $\Delta F/F_m$ in *P. pinea* im Wuchslicht und die Lichtnutzungseffizienz fielen. In der Schattenbehandlung waren A_{mass} und die Wassernutzungseffizienz (WUE) sowohl bei *A. longifolia* wie auch bei *H. halimifolium* erhöht, was auch die Änderung in der Biomassenallokation widerspiegelt. *H. halimifolium* erreichte signifikant höhere A_{mass} -Werte ($368 \mu\text{mol kg}^{-1} \text{s}^{-1}$) als *A. longifolia*. Alle Gaswechselfparameter zeigten eine große Variabilität und signi-

signifikante Unterschiede waren innerhalb der verfügbaren Zahl an Replikationen ($n = 2-5$) schwer zu erfassen.

Tabelle 3.3: Physiologische Reaktion auf abiotische Faktoren

Mittelwerte und Standardabweichung der physiologischen Parameter aller Arten und Behandlungen (Licht und Nährstoffe); N = Stickstoff, L = Licht (+)/Schatten (-); signifikante Unterschiede zwischen Stickstoffbehandlungen und Arten sind mit kleinen bzw. großen Buchstaben (ANOVA, $p < 0,05$, $n = 2-5$, \pm SD), zwischen Lichtbedingungen bei $\frac{3}{4}$ N mit (*) gekennzeichnet (T-Test, $p < 0,05$), - nicht gemessen.

Traits	L	N	<i>Acacia longifolia</i>	<i>Halimium halimifolium</i>	<i>Pinus pinea</i>
A_{area} [$\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$]	+	$\frac{1}{8}$	10.0 ± 3.2^a	-	-
	+	$\frac{3}{4}$	15.3 ± 3.1^{bA}	18.3 ± 0.9^{aA}	-
	+	1	17.8 ± 2.6^{bA}	19.5 ± 3.8^{aA}	-
	+	2	14.8 ± 0.9^{bA}	15.0 ± 1.4^{aA}	-
	-	$\frac{3}{4}$	12.4 ± 1.6^A	$12.6 \pm 2.8^{A*}$	-
A_{mass} [$\mu\text{mol} \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$]	+	$\frac{1}{8}$	104 ± 23^a	-	-
	+	$\frac{3}{4}$	139 ± 19^{bA}	204 ± 3^{aB}	-
	+	1	174 ± 26^{cA}	252 ± 56^{aB}	-
	+	2	154 ± 19^{bcA}	202 ± 45^{aA}	-
	-	$\frac{3}{4}$	$278 \pm 44^{A*}$	$368 \pm 32^{B*}$	-
A_{max} [$\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$]	+	$\frac{1}{8}$	22.2 ± 4.7^a	-	-
	+	$\frac{3}{4}$	28.6 ± 3.4^{bA}	34.5 ± 5.1^{aA}	-
	+	1	30.0 ± 2.1^{bcA}	36.8 ± 4.4^{aB}	-
	+	2	33.1 ± 1.2^{cA}	31.1 ± 6.7^{aA}	-
	-	$\frac{3}{4}$	27.2 ± 3.9^A	25.5 ± 0.9^A	-
Dark respiration [$\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$]	+	$\frac{1}{8}$	-0.57 ± 0.51^a	-	-
	+	$\frac{3}{4}$	-0.31 ± 0.18^{aA}	-0.24 ± 0.17^{aA}	-
	+	1	-0.35 ± 0.14^{aA}	-0.23 ± 0.13^{aA}	-
	+	2	-0.51 ± 0.28^{aA}	-0.44 ± 0.12^{aA}	-
	-	$\frac{3}{4}$	-0.16 ± 0.03^A	-0.41 ± 0.16^B	-
WUE [$\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mmol H}_2\text{O}^{-1}$]	+	$\frac{1}{8}$	4.68 ± 0.47^a	-	-
	+	$\frac{3}{4}$	5.68 ± 0.61^{aA}	5.96 ± 0.07^{aA}	-
	+	1	6.93 ± 1.13^{bA}	6.17 ± 0.45^{aA}	-
	+	2	5.11 ± 0.44^{aA}	6.64 ± 0.77^{aB}	-
	-	$\frac{3}{4}$	$4.42 \pm 0.52^{A*}$	$4.66 \pm 0.66^{A*}$	-
F_v/F_m	+	$\frac{1}{8}$	0.69 ± 0.12^{aA}	-	0.74 ± 0.06^{aA}
	+	$\frac{3}{4}$	0.70 ± 0.04^{abA}	0.80 ± 0.02^{aB}	0.72 ± 0.03^{aA}
	+	1	0.78 ± 0.03^{bcA}	0.80 ± 0.01^{aA}	0.76 ± 0.01^{aA}
	+	2	0.78 ± 0.01^{bA}	0.80 ± 0.02^{aA}	0.77 ± 0.05^{aA}
	-	$\frac{3}{4}$	$0.80 \pm 0.01^{A*}$	0.78 ± 0.01^A	$0.78 \pm 0.01^{A*}$
$\Delta F/F_m (400)$	+	$\frac{1}{8}$	0.41 ± 0.14^{aA}	-	0.54 ± 0.02^{aA}
	+	$\frac{3}{4}$	0.46 ± 0.09^{aA}	0.59 ± 0.01^{aB}	0.41 ± 0.05^{bA}
	+	1	0.57 ± 0.05^{aA}	0.61 ± 0.01^{aA}	0.55 ± 0.02^{aA}
	+	2	0.50 ± 0.04^{aA}	0.59 ± 0.04^{aB}	0.54 ± 0.05^{aAB}
	-	$\frac{3}{4}$	0.53 ± 0.03^A	0.58 ± 0.04^A	$0.51 \pm 0.03^{A*}$
$\Delta F/F_m (1500)$	+	$\frac{1}{8}$	0.13 ± 0.06^{aA}	-	0.27 ± 0.03^{aB}
	+	$\frac{3}{4}$	0.14 ± 0.04^{aA}	0.24 ± 0.03^{aB}	0.18 ± 0.05^{bAB}
	+	1	0.33 ± 0.22^{bA}	0.29 ± 0.04^{aA}	0.29 ± 0.06^{aA}
	+	2	0.16 ± 0.02^{aA}	0.27 ± 0.07^{aA}	0.25 ± 0.08^{aA}
	-	$\frac{3}{4}$	$0.20 \pm 0.02^{A*}$	0.23 ± 0.04^A	0.24 ± 0.05^A
Light use efficiency (α) based on fluorescence	+	$\frac{1}{8}$	0.26 ± 0.05^{aA}	-	0.29 ± 0.01^{aA}
	+	$\frac{3}{4}$	0.28 ± 0.02^{aAB}	0.29 ± 0.01^{aA}	0.25 ± 0.02^{bB}
	+	1	0.30 ± 0.01^{aA}	0.31 ± 0.01^{aA}	0.29 ± 0.01^{aA}
	+	2	0.28 ± 0.03^{aA}	0.30 ± 0.01^{aA}	0.29 ± 0.01^{aA}
	-	$\frac{3}{4}$	0.29 ± 0.01^A	0.30 ± 0.002^A	$0.29 \pm 0.01^{A*}$

3.4.4 Phänotypische Plastizität

Die mittlere phänotypische Plastizität (MPP) bezogen auf die abiotischen Parameter wiesen keine deutlichen Unterschiede zwischen der invasiven Art und den nativen Arten auf (Abb. 3.2). Jedoch konnten Unterschiede festgestellt werden, wenn die Plastizität verschiedener Parameter separat betrachtet wurden. Unabhängig von der Art war die Plastizität signifikant höher in strukturellen als in physiologischen Parameter. Strukturvariablen wurden unterteilt in morphologische und Allokationsparameter. *P. pinea* wies die geringste Plastizität in strukturellen wie auch physiologischen Parametern auf und spiegelt den geringen Einfluss der Behandlungen auf diese Parameter wieder. Die größte Plastizität in diesen Parametern erreichte *H. halimifolium* (0,84 bzw. 0,97). *A. longifolia* zeigte die höchste jedoch nicht signifikante Plastizität in den physiologischen Parametern verglichen mit den anderen Arten. Dies scheint durch die relative starken Lichteffekte verursacht zu sein.

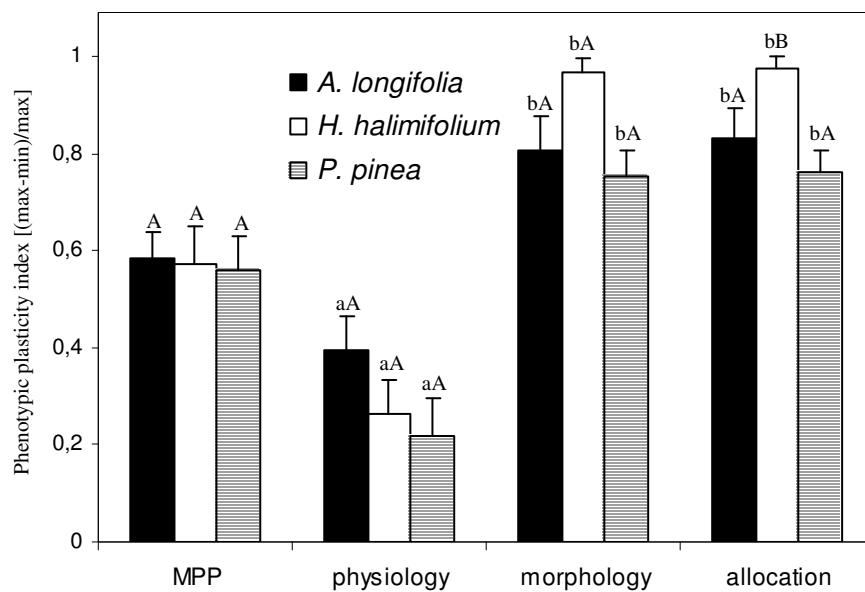


Abb. 3.2: Phänotypischer Plastizitätsindex der nativen und invasiven Arten bezüglich abiotischer Faktoren. MPP umfasst 20 Variablen. Signifikante Unterschiede zwischen Eigenschaften (Gruppen einer Art) und Arten (innerhalb einer Gruppe) sind mit kleinen bzw. großen Buchstaben gekennzeichnet (ANOVA, $p < 0,05$), Mittelwerte \pm SE, $n = 5-21$.

(Phenotypic plasticity index of the native and invasive species to abiotic (light and nutrients) factors. MPP comprises 20 variables. Lower and upper case letters indicate significant differences between trait (groups of one species) and species (within one trait group), respectively, (ANOVA $p < 0.05$), mean \pm SE, $n = 5-21$.)

3.5 Diskussion

Eine hohe phänotypische Plastizität gegenüber heimischen Arten wurde häufig als ein Charakteristikum invasiver Arten beschrieben (z.B. Davis *et al.* 2000, Yamashita *et al.* 2000; Durand und Goldstein 2001, Huxman und Smith 2001). Überraschenderweise wies die mittlere phänotypische Plastizität (MPP) bezüglich abiotischer Faktoren (Nährstoffe und Licht) keine Unterschiede zwischen den heimischen Arten und der invasiven Art auf (Abb. 3.2). Die Werte von 0,54 bis 0,57 waren vergleichbar mit denen von immergrünen Sträuchern tropischer Regenwälder (0,5–0,65; Valladares *et al.* 2000a), lagen aber über den typischen Plastizitätswerten mediterraner sklerophyller Arten (Valladares *et al.* 2000b). Dies mag an der unterschiedlichen Wertung der physiologischen und strukturellen Variablen liegen. Valladares *et al.* (2000b) fokussierten vorwiegend auf Blattparameter und berücksichtigten eine größere Anzahl Photosynthese-bezogener Parameter, die sich als weniger plastische erwiesen. Dies zeigt, dass die Verwendung einer unterschiedlichen Anzahl an Variablen zum Vergleich von Parametergruppen mit unterschiedlicher Plastizität ein Schwachpunkt des Plastizitätsindex ist, da die Parametergruppen einen deutlichen Effekt auf das Ergebnis haben. Trotzdem scheint ein Artvergleich anhand des Plastizitätsindex möglich zu sein, wenn die Basis der Berechnung gleich ist. Dann kann der Index hilfreich zur Identifizierung von Unterschieden sein.

Im Gegensatz zu der gleichen Gesamtplastizität zeigten sich Unterschiede zwischen der phänotypischen Plastizität der Parametergruppen, mit einer geringen plastischen Reaktion der physiologischen Parameter und einer vergleichsweise hohen Plastizität der morphologischen und der Allokationsparameter. Die physiologischen Charakteristika von *A. longifolia* waren nicht durchgehend verschieden von den heimischen Arten. Dies wurde schon von Smith und Knapp (2001) für andere invasive Arten beschrieben, und es scheint, dass physiologische Reaktionen auf sich ändernde Umweltbedingungen nicht der Schlüsselfaktor für die Invasion von mediterranen Dünenökosystemen ist. Dies wird unterstützt durch Ergebnisse von Kraaij und Cramer (1999), die ähnliches für den Erfolg der invasiven *Acacia* –Arten (*A. longifolia* und *A. saligna*) im Fynbos - Biom vermuteten. Diese Ergebnisse stehen im Gegensatz zu Ergebnissen einiger Autoren, die eine signifikant höhere maximale Photosyntheserate für invasive Arten gegenüber heimischen Arten beschrieben (Pattison *et al.* 1998, Durand und Goldstein 2001). Generell beruht die Invasion durch *A. longifolia* nicht auf physiologische Unterschiede und die Plastizität dieser Variablen scheint von geringer Wichtigkeit für die Anpassung an mediterrane Habitate zu sein.

Während die Physiologie weniger relevant zu sein scheint, waren in dieser Untersuchung morphologische und Allokationsvariablen vergleichsweise wichtig für die Anpassung an unterschiedliche Umgebungsbedingungen. Dies stimmt mit Befunden überein, dass in nährstoffarmen Umgebungen das Wachstum stärker limitiert wird als die Photosynthese (Poorter und Villar 1997, Poorter und Nagel 2000). Die größten Artunterschiede traten in der plastischen Reaktion der Allokationsparameter auf. *A. longifolia* zeigte hier eine mittlere Plastizität innerhalb der heimischen Arten mit einer signifikant geringeren Plastizität verglichen mit *H. halimifolium*. Das Allokationsmuster der Arten folgten mehr oder weniger den Vorhersagen der „functional equilibrium“-Theorie von Brouwer (1962, 1963), die besagt, dass oberirdische Pflanzenteile bevorzugt werden, wenn Licht oder CO₂ nur im geringen Maße verfügbar sind, und das Wachstum der unterirdischen Teile gefördert wird, wenn Wasser oder Mineralstoffe limitierend sind (Poorter und Nagel 2000, Arndt und Wanke 2002). Ein Indikator für dieses Allokationsmuster ist das root/shoot Verhältnis (Gower *et al.* 1992, Reynolds und Dantonio 1996, Garnier 1998, Perkins und Owens 2003). Sowohl die invasive wie auch die heimischen Arten verhielten sich wie erwartet, dass heißt ihre root/shoot Werte bewegten sich innerhalb des erwarteten Bereiches (z.B. 0,1 bis 4,8; Hilbert und Canadell 1995), welcher die Arten, als an trockene und nährstoffarme Orte angepasst, charakterisiert (Chapin 1980, Gedroc *et al.* 1996). Die morphologische Plastizität wies keine Artunterschiede auf, obwohl *H. halimifolium* tendenziell am plastischsten war. Allgemein schien die Plastizität der morphologischen und Allokationsparameter von vergleichsweise großer Wichtigkeit für die Adaptation der Arten an heterogene Umgebungen zu sein, jedoch scheint die Invasion der mediterranen Dünen durch *A. longifolia* nicht auf eine hohe Plastizität zurückzuführen zu sein, da weder die mittlere Plastizität noch physiologische, morphologische oder Allokationsparameter sich von denen der heimischen Arten unterschieden.

Die Ergebnisse dieser Untersuchung weisen auf unterschiedliche Wachstumsstrategien der untersuchten Arten hin, von denen *A. longifolia* die größte Wachstumsrate zeigt (Streckungswachstum des Sprosses; SER). LAR, einer der Faktoren, die verantwortlich für die relative Wachstumsrate (RGR) sind (Potter und Jones 1977, Poorter 1990), war ebenfalls signifikant höher in *A. longifolia* verglichen mit *P. pinea*, jedoch geringer im Vergleich zu *H. halimifolium*. Ihr schnelles Wachstum charakterisiert *A. longifolia* als eine Art mit einer Wachstumsstrategie, die typisch für Pionierpflanzen ist (Hicks *et al.* 2001). Ebenfalls zeigt *H. halimifolium* typische Eigenschaften von Pionierarten, wie etwa eine frühe Samenkeimung und einen sehr schnellen Anstieg der Populationsbiomasse (Díaz Barradas *et al.* 1999a). *P. pinea* auf der

anderen Seite hat ein moderates Wachstum (Gilman und Watson 1993) mit einem kompakten und dichten Habitus. Die hohe Wachstumsrate von *A. longifolia*, unabhängig von der Nährstoffverfügbarkeit, korrespondiert mit Ergebnissen, dass bei wachstumslimitierendem Nährstoffangebot die Wachstumsrate potentiell schnell wachsender Arten typischerweise größer ist als von langsam wachsenden Arten (Hull und Mooney 1990, Lambers und Poorter 1992, Van de Vijver et al. 1993, Fogarty und Facelli 1990). Die beschriebenen Unterschiede im Längenwachstum zwischen den heimischen und invasiven Arten erhöhten sich mit steigender Nährstoffverfügbarkeit. *P. pinea* war unempfindlich gegenüber Stickstoff. Dies zeigt entweder, dass das Wachstum nicht durch Stickstoff limitiert war oder dass zusätzlicher Stickstoff nicht effizient in ein größeres Wachstum umgesetzt werden konnte. Die Unempfindlichkeit spiegelt wieder, dass *P. pinea* gut an Böden mit geringen Nährstoffstatus angepasst ist (Richardson 1998). Im Gegensatz zu dieser Untersuchung haben einige Autoren (Prooter 1990; van der Werf 1996, Hunt und Cornelissen 1997) beschrieben, dass schnellwüchsige Arten tendenziell eine größere SLA haben als langsam wachsende Arten. Besonders im Vergleich mit der langsamwüchsigen *P. pinea*, einer typischen holzigen Arte mediterraner Breiten, war SLA der schnellwüchsigen *A. longifolia* unverändert. Diese Diskrepanz wurde bereits von Kraaij und Cramer (1999) bei dem Vergleich zweier *Acacia* –Arten mit Fynbos Arten in Südafrika. Sie argumentierten, dass die verschiedenen Lichtintensitäten in den Arbeiten ein Grund für die gegensätzlichen Ergebnisse sein könnte. Ein weiterer Grund könnte sein, dass der überwiegende Teil der verfügbaren Daten von Pflanzen temperater Bereiche stammt, unterdessen die Arbeit von Kraaij und Cramer (1999) und diese Arbeit auf Pflanzen mediterraner Ökosysteme fokussieren.

Während die phänotypische Plastizität bezüglich abiotischer Faktoren wie Licht und Nährstoffe weniger relevant für die Invasion mediterraner Dünenökosysteme zu sein scheint, kann gefolgert werden, dass eine hohe Wachstumsrate in der Nährstoff-limitierten mediterranen Umwelt absolut ein wichtiger Faktor für die Etablierung und Festsetzung der invasiven Art in dem neuen Habitat zu sein scheint, wie es generell für invasive Arten postuliert wird (Burke und Grime 1996). Des Weiteren kann *A. longifolia* als Leguminose eine zusätzliche Stickstoffquelle nutzen und damit ihren Vorteil gegenüber den nicht Stickstoff-fixierenden heimischen Arten noch weiter steigern. Zusätzlich gibt er Hinweise, dass Stickstoff-fixierende *Acacia* –Arten den Stickstoffgehalt des Ökosystems erhöhen, das sie erobern (Witkowski 1991), und damit die Bedingungen für die Etablierung ihrer Nachkommen verbessert, während die heimische Flora weniger durch die neuen Bedingungen gefördert wird.

KAPITEL 4:

VERGLEICH ZWISCHEN *A. LONGIFOLIA* UND DEN HEIMISCHEN ARTEN BEZÜGLICH DER WASSERNUTZUNGSEFFIZIENZEN BEI WASSERMANGEL

4.1 Zusammenfassung

Die Untersuchung zu Anpassungsstrategien von heimischen und nicht heimischen Arten an sukzessiven Wasserstress konnte keine deutlichen Vorteile der invasiven Art zeigen. Wasserstress induziert wie erwartet sowohl bei der invasiven *A. longifolia* wie auch den heimischen Arten einen Stomataschluss, der zu einer Erhöhung des WUE führt. Jedoch tritt dieser bei *A. longifolia* bei deutlich höherem Wasserstress ein als bei *H. halimifolium*. Den untersuchten Arten konnten im Weiteren drei verschiedene Mechanismen der Anpassung an Wasserstress zugewiesen werden. Diese können vermutlich als „water saver“ Strategie, „water spender“ Strategie und einer Mischstrategie von „water saver“ und Stressvermeidungsstrategie benannt werden. *P. pinea* scheint eine „water saver“ Strategie zu verfolgen, die sich in der ausschließlichen Regulation des Wasserverbrauchs durch Verringerung der stomatären Leitfähigkeit und erhöhter WUE äußert. *A. longifolia* hingegen beginnt erst bei sehr starkem Stress mit einer extremen Reduktion der Photosynthese bei geringfügiger Verringerung der Biomasse zu reagieren. *H. halimifolium* schließlich reguliert wie andere *Cistaceae* den Wasserverbrauch über eine starke Reduktion der photosynthetisch aktiven Biomasse und gleichzeitiger mäßiger Verringerung der photosynthetischen Leistung und deutlichen Erhöhung der WUE. *A. longifolia* weist anscheinend eine Strategie auf, die bei sehr geringer Wasserverfügbarkeit die wasserintensivste Strategie darstellt. Das verfügbare Wasser scheint soweit wie möglich verbraucht zu werden, um dann in einen Ruhezustand zu verfallen. Verglichen mit anderen invasiven Arten scheint *A. longifolia* physiologisch nicht besser als die heimischen Arten an Trockenheit angepasst zu sein und ihre Invasivität scheint nicht direkt aus dieser physiologischen Anpassung oder einer größeren Plastizität zu resultieren.

4.2 Einführung

In vielen Ökosystemen werden das Wachstum und die Entwicklung Höherer Pflanzen durch die Wasserverfügbarkeit beeinflusst. Trockenheit ist eine häufige Erscheinung vieler Lebensräume, vom tropischen Regenwald bis zur Wüste (Literatur). Insbesondere mediterrane Ökosysteme sind gekennzeichnet durch eine ausgeprägte Trockenperiode in den Sommermonaten (Aschmann 1973). Daher haben viele mehrjährige Pflanzen Mechanismen entwickelt, um unzureichende Wasserversorgung überstehen zu können. Die zwei Hauptmechanismen sind die Vermeidung und die Toleranz von Wasserstress. Pflanzen können Wasserstress vermeiden, indem sie ihre Wasseraufnahme maximieren, zum Beispiel durch Tiefenwurzeln (Jeffrey 1987), die das Grundwasser erreichen können, oder den Wasserverlust minimieren, beispielsweise durch Stomataschluss (Beyschlag *et al.* 1986, 1987; Tenhunen *et al.* 1987), der eine wichtige Rolle bei der Erhaltung der Produktivität spielt (Nativ *et al.* 1999). Die Wasserabgabe wird auch durch die Bildung kleiner, dicker Blätter (Levitt 1972), oder durch Blattabwurf (Werner *et al.* 1999) verbessert. Neben der Strategie der Wasserstressvermeidung gibt es die Strategie der Toleranz, die von einigen holzigen Pflanzen verfolgt wird. Zu den Toleranzmechanismen gehört die Turgoranpassung durch osmotische Adaptation (Kozłowski *et al.* 1991, Mohr und Schopfer 1995). Die osmotische Anpassung bedeutet die Verringerung des osmotischen Potentials durch aktive Anreicherung von osmotisch aktiven Stoffen. Eine weitere Anpassung bei mediterranen Pflanzen ist die Änderung der hydraulischen Leitfähigkeit (z.B. Villar-Salvador *et al.* 1997, Nardini *et al.* 1999).

Vermeidungsstrategien wie Stomataschluss bei Wasserdefizit erhöhen z.B. das stabile Kohlenstoffisotopenverhältnis ($\delta^{13}\text{C}$) in Photosyntheseprodukten von C_3 -Pflanzen. Die Zusammensetzung der Kohlenstoffisotope in Pflanzenblättern ($\delta^{13}\text{C}$) hängt von der Diskriminierung gegen ^{13}C ($\Delta^{13}\text{C}$) während der CO_2 -Fixierung durch Ribulose-1,5-bisphosphat Carboxylase/Oxygenase (Rubisco) ab. Letzteres wird durch physiologische Faktoren und Umweltfaktoren wie Lichtintensität, Luftfeuchtigkeit, Wasserverfügbarkeit und photosynthetische Kapazität der Blätter, beeinflusst (Farquhar *et al.* 1989). $\Delta^{13}\text{C}$ und die Wassernutzungseffizienz (WUE; Transpiration/Assimilation) sind beide abhängig von dem Verhältnis der blattinternen zur blattexternen CO_2 -Konzentration (C_i/C_a ; Farquhar *et al.* 1982a). In C_3 -Pflanzen sinkt $\Delta^{13}\text{C}$ mit steigender WUE bei limitiertem Bodenwasser. Daraus folgt ein positiverer $\delta^{13}\text{C}$ -Wert in Geweben von wassergestressten Pflanzen (Stewart *et al.* 1995). Diese Methode unterliegt jedoch den Voraussetzungen, dass Änderungen der WUE nur dann im $\Delta^{13}\text{C}$ sichtbar werden, wenn (a) sich nicht beide Parameter parallel ändern (Transpiration und Nettophotosynthese) und (b) sich die Änderung in der fixierenden Biomasse niederschlägt. Die Analyse der Zu-

sammensetzung der Kohlenstoffisotope ist unter zuvor angeführten Voraussetzungen ein gutes Hilfsmittel zur Bestimmung der Langzeitwassernutzungseffizienz (intrinsische Wassernutzungseffizienz, WUE) von Pflanzen (Farquhar *et al.* 1982a) und wurde unter anderem verwendet, um bei Freilandbedingungen die Wassernutzungseffizienz verschiedener Entwicklungsstadien einzelner Arten (Donovan und Ehleringer 1994) und unterschiedlicher Arten eines Ökosystems zu untersuchen (Valentini *et al.* 1992).

Viele Untersuchungen der Effekte von Wasserstress auf die Baumphysiologie und das Erscheinungsbild von Baumarten, wie auch für andere Wuchsformen, wurden vorwiegend in kontrollierten Gewächshausexperimenten durchgeführt. Derartige Untersuchungen haben Vorteile gegenüber Felduntersuchungen, die im mediterranen Bereich durchaus häufig sind (z.B. Nardini *et al.* 2000), weil sie die Möglichkeit der Induktion von kontrolliertem Wasserstress bieten, reproduzierbar und statistisch robust sind. Die Verwendung von Baumkeimlingen mit in Behältern eingeschlossenen Wurzelsystemen, in denen die Wurzelentwicklung eingeschränkt ist, werden die natürlichen Bedingungen nachgebildet (Arndt *et al.* 2000). Um die zuvor genannten Effekte zu minimieren, wurden in diesem Experiment hohe Röhren für die Keimlinge benutzt (bis zur 2,5fache Wurzeltiefe im Vergleich zur Pflanzenhöhe).

Da die Fitness mediterraner Arten grundsätzlich durch ihre Fähigkeiten Sommertrockenheit zu ertragen bestimmt wird (Castillo *et al.* 2002), würde eine größere Produktivität der invasiven *A. longifolia* bei Trockenstress gegenüber den heimischen Arten eine Eigenschaft sein, die ihre Invasivität fördert. Um die Trockenstressresistenz der heimischen und invasiven Arten zu untersuchen, wurde ein Wasserstressversuch mit sukzessiver Verringerung der Wasserverfügbarkeit konzipiert. Dies stellte sich so dar, dass mit fortschreitender Versuchsdauer die Wasserverfügbarkeit kontrolliert und schrittweise reduziert wurde. Neben morphologischen und physiologischen Parametern wurde auch die intrinsische Wassernutzungseffizienz mit Hilfe der $\delta^{13}\text{C}$ Analyse zur Untersuchung herangezogen.

4.3 Material und Methode

4.3.1 Versuchsdesign

Jeweils zehn Pflanzen der Arten *A. longifolia*, *H. halimifolium* und *P. pinea* wurden im Gewächshaus der Universität Bielefeld entweder sukzessive steigendem Wasserdefizit ausgesetzt (s.u.) oder als gut gewässerte Kontrollen herangezogen. Der Versuch wurde unter halb kontrollierten Bedingungen durchgeführt (Langtag: 8–20 h Beleuchtung durch Zusatzlampen, 25/15°C Tag-Nachtwechsel). Die Pflanzen wurden wöchentlich mit einer einfachen, modifizierten Hoagland Düngelösung (siehe Kapitel 2) gedüngt. Im Verlaufe der Stressphase reduzierte sich die Düngung für beide Behandlungen in dem Maße, indem sich auch die Bewässerung der Stressbehandlung reduzierte. Der sukzessive Wasserstress wurde für jede Pflanze einzeln berechnet und gravimetrisch eingestellt. Zu Grunde lag jeweils das Feuchtgewicht der zu Beginn der Stressphase gut bewässerten Pflanzen in ihren Pflanzgefäßen. Der Wassergehalt wurde aus der Differenz zu dem jeweiligen Trockengewicht der sandgefüllten Pflanzgefäße zu Beginn des Experiments ermittelt. In anfangs 20 %- ; später 10 %- Schritten bezogen auf den Wassergehalt zu Beginn der Stressphase wurde die Wasserverfügbarkeit reduziert, bis die Pflanzen erste Stresssymptome (Welkepunkt der Blätter) aufwiesen. Der Wassergehalt betrug dann im Durchschnitt etwa 20 % des Ausgangswassergehalts. Dieser Zustand wurde über den Rest des Versuchs beibehalten. Der Wassergehalt der Kontrollpflanzen wurde auf dem Niveau zu Beginn der Stressphase gehalten. Der Versuchszeitraum umfasste sieben Monate (Mai-Dezember 2003) mit Beginn der Stressphase nach drei Monaten (Juli).

Der Wasserzustand der Pflanzen wurde über das Wasserpotential mit Hilfe einer Druckmessapparatur nach Scholander bestimmt. Außerdem wurde die Änderung des Zustands der Photosysteme über die Fluoreszenzmessung der effektiven Quantenausbeute ($\Delta F/F_m$) bei $400 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^2 \cdot \text{s}^{-1}$ (PAM-2000, Walz, Effeltrich, Deutschland) und über die maximale Photosyntheserate im Gaswechsel (Kompakt Miniküvetten-system, Walz, Effeltrich, Deutschland) der Kontroll- und Stresspflanzen bestimmt. Am Ende der Stressperiode wurden die Pflanzen geerntet. Die Aufarbeitung der Versuchspflanzen erfolgte wie in Kapitel 2 beschrieben.

4.3.2 ^{13}C -Isotopenanalyse ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$)

Das Kohlenstoff-Isotopen-Verhältnis ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) wurde an jungen, vollständig entwickelten Blättern der untersuchten Arten bestimmt. Das Blattmaterial wurde bei der Ernte separat gesammelt, bei 70°C getrocknet und mit einer Schwingmühle (Model MM-2000, Retsch GmbH & Co.KG, Deutschland) staubfein zermahlen. $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ($\delta^{13}\text{C}$) wurde mit einem continuous

flow – Massenspektrometer (IsoPrime, GV Instruments, Manchester, UK) in Verbindung mit einem C/N – Analysator (vario EL, elementar Analysensysteme GmbH, Deutschland) als Verbrennungseinheit gemessen. Alle Daten wurden gegen einen Laborstandard, der mit einem internationalem IAEA-C₄ Standard aus Kauri-Wood kalibriert wurde, gemessen und relativ zu PDB dargestellt (-23,96 PDB, Pee Dee Belemit, Gestein aus Kalifornien). Die resultierende Delta Notation, $\delta^{13}\text{C}$, wurde nach folgender Gleichung festgestellt:

$$\delta^{13}\text{C} (\text{‰}) = \left[\frac{(^{13}\text{C}/^{12}\text{C})_{\text{sample}} - (^{13}\text{C}/^{12}\text{C})_{\text{standard}}}{(^{13}\text{C}/^{12}\text{C})_{\text{standard}}} \right] \times 1000$$

Die Kohlenstoff-Isotopen-Diskriminierung, $\Delta^{13}\text{C}$, wurde anschließend folgendermaßen berechnet:

$$\Delta^{13}\text{C} = \frac{\delta_{\text{air}} - \delta_{\text{plant}}}{1 + \delta_{\text{plant}}},$$

mit $\delta_{\text{air}} = -8 \text{‰}$. Der Wert entspricht dem stabilen troposphärische $\delta^{13}\text{C}$ Verhältnis und wurde auch in Luftproben aus dem Gewächshaus gemessen.

4.4 Ergebnisse

4.4.1 Blattwasserpotentiale (Ψ)

Für *A. longifolia* wie auch für *H. halimifolium* konnten nach Ende der Stressphase signifikant negativere Ψ -Werte im Vergleich zu den Kontrollpflanzen gemessen werden (Abb. 4.2a). Dieses Absinken kennzeichnet eine deutliche Einschränkung der Wasserversorgung der gestressten Pflanzen und damit eine erfolgreiche Induktion des Wasserstresses.

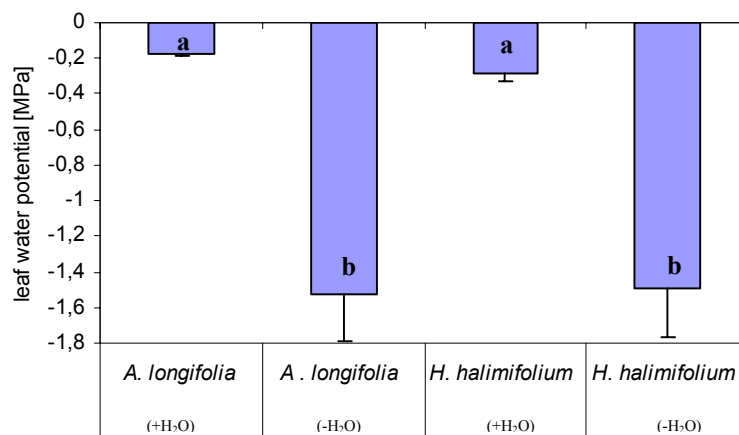


Abb. 4.2a: Blattwasserpotentiale der gestressten und Kontrollpflanzen von *A. longifolia* und *H. halimifolium*, verschiedenen Buchstaben zeigen signifikante Unterschiede zwischen Behandlungen und Arten an (ANOVA, LSD post-hoc test, $p < 0,05$, $n = 10$).

(Leaf water potential of control and stressed plants of *A. longifolia* and *H. halimifolium*, significant differences between treatments and species are indicated by different letters (ANOVA, LSD post-hoc test, $p < 0.05$, $n = 4-10$.)

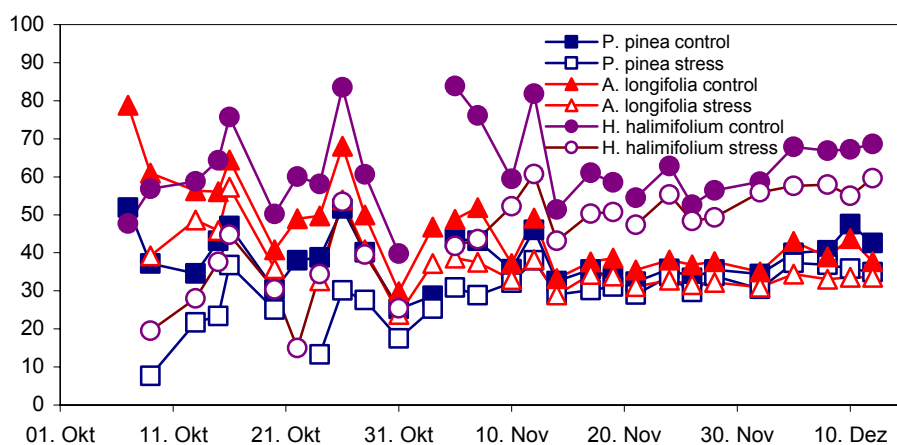


Abb. 4.2b: Wasserverlust der gestressten und Kontrollpflanzen während des sukzessiven Wasserstresses. (Water loss of control and stressed plants during the successive increase of water deficit.)

Die Wasserpotentiale beider Arten unterscheiden sich unabhängig von der Behandlung nicht signifikant, so dass eine gleichermaßen starke Wirkung des Wasserstresses zu Grunde gelegt werden kann. Zudem zeigen die nicht verschiedenen Wasserpotentiale der Kontrollpflanzen

an, dass trotz verschiedener Wuchsformen der Pflanzen die Werte vergleichbar sind. Aufgrund der geringen Größe der Nadeln von *P. pinea* konnten bei dieser Art keine Wasserpotentiale gemessen werden. Abb. 4.2b stellt den Wasserverlust der untersuchten Arten dar. Die Vergleiche des Wasserverlustes der Arten zeigt, dass alle Arten unter Wasserstress weniger Wasser verdunsteten als die Kontrollpflanzen. Hier zeigt sich auch, dass *P. pinea* ein ähnliches Verhalten zeigt wie die anderen Arten. Damit kann trotz fehlender Daten zu Wasserpotentialen dieser Arte auch hier eine erfolgreiche Induktion des Wasserstress angenommen werden.

4.4.2 Einfluss von Wasserstress auf die Morphologie und Allokation von *A. longifolia*, *H. halimifolium* und *P. pinea*

Ein Vergleich der durch Wasserstress induzierten Veränderungen in der Morphologie und den Allokationsmustern (Tabelle 4.1, Abb. 4.3) lässt deutliche, artspezifische Unterschiede erkennen. Während Keimlinge der mediterranen Pinie weder in der Morphologie noch in der Allokation signifikante Veränderungen durch den sukzessiven Wasserstress erkennen ließen, zeigten sich bei der invasiven *A. longifolia* und des indigenen *H. halimifolium* deutliche Reaktionen.

Tabelle 4.1: Änderungen der Allokations- und Morphologieeigenschaften bezüglich Wasserstress, signifikante Unterschiede zwischen den Behandlungen sind mit * ($p < 0,05$), ** ($p < 0,01$), *** ($p < 0,001$) (T-test) gekennzeichnet, signifikante Unterschiede zwischen den Arten innerhalb einer Behandlung sind mit Grossbuchstaben gekennzeichnet (ANOVA, LSD post-hoc test, $p < 0.05$), Mittelwert \pm SE ($n = 10$).

(Allocation and morphological traits in response to water stress; significant differences between treatments are indicated by * ($p < 0.05$), ** ($p < 0.01$), *** ($p < 0.001$) (T-Test); upper case letters indicate differences between species within one treatment (ANOVA, LSD post-hoc test, $p < 0.05$); mean \pm SE ($n=10$.)

	<i>A. longifolia</i>		<i>H. halimifolium</i>		<i>P. pinea</i>	
	+ H ₂ O	- H ₂ O	+ H ₂ O	- H ₂ O	+ H ₂ O	- H ₂ O
Leaf area	493 \pm 23 ^A	305 \pm 35 *** ^A	587 \pm 68 ^A	223 \pm 30 *** ^B	146 \pm 9 ^B	137 \pm 11 ^C
SLA	7.1 \pm 0.3 ^A	8.0 \pm 0.4 ^A	9.6 \pm 0.3 ^B	10.4 \pm 0.5 ^B	5.1 \pm 0.3 ^C	5.2 \pm 0.3 ^C
SLM	141 \pm 5.0 ^A	128 \pm 6.2 ^A	105 \pm 4.2 ^B	98 \pm 5.5 ^B	198 \pm 7.7 ^C	195 \pm 9.4 ^C
LAR	28 \pm 1.9 ^A	24 \pm 2.6 ^A	47 \pm 1.6 ^B	44 \pm 3.6 ^B	18 \pm 0.9 ^C	19 \pm 1.1 ^A
Root[gDW]	7.4 \pm 0.4 ^A	6.3 \pm 0.3 * ^A	4.6 \pm 0.5 ^B	2.3 \pm 0.3 ** ^B	4.3 \pm 0.3 ^B	3.9 \pm 0.2 ^C
Stem[gDW]	3.4 \pm 0.3 ^A	2.7 \pm 0.2 ^A	1.8 \pm 0.3 ^B	1.3 \pm 0.5 ^B	0.9 \pm 0.1 ^C	0.8 \pm 0.1 ^B
Leaf[gDW]	6.9 \pm 0.4 ^A	3.9 \pm 0.4 *** ^A	6.3 \pm 0.9 ^A	2.3 \pm 0.3 *** ^B	2.8 \pm 0.2 ^B	2.6 \pm 0.1 ^B
Total biomass [gDW]	17.8 \pm 3.0 ^A	12.8 \pm 0.6 *** ^A	12.6 \pm 1.7 ^B	5.9 \pm 1.3 ** ^B	8.0 \pm 0.5 ^C	7.2 \pm 0.3 ^B
LMR [g/g]	0.39 \pm 0.02 ^A	0.29 \pm 0.03 * ^A	0.49 \pm 0.01 ^B	0.42 \pm 0.02 ** ^A	0.36 \pm 0.01 ^A	0.36 \pm 0.01 ^{AB}
SMR [g/g]	0.19 \pm 0.01 ^A	0.21 \pm 0.01 ^A	0.14 \pm 0.01 ^B	0.17 \pm 0.02 ^A	0.11 \pm 0.01 ^C	0.11 \pm 0.01 ^B
RMR [g/g]	0.42 \pm 0.01 ^A	0.49 \pm 0.03 * ^A	0.37 \pm 0.01 ^B	0.41 \pm 0.01 * ^B	0.53 \pm 0.01 ^C	0.53 \pm 0.01 ^A
Root:leaf	1.1 \pm 0.07 ^A	1.5 \pm 0.1 ** ^A	0.7 \pm 0.04 ^B	1.0 \pm 0.08 * ^B	1.5 \pm 0.05 ^C	1.5 \pm 0.08 ^A
Root:shoot	0.7 \pm 0.04 ^A	0.9 \pm 0.05 * ^A	0.6 \pm 0.03 ^B	0.7 \pm 0.04 * ^B	1.2 \pm 0.05 ^C	1.2 \pm 0.06 ^C

Beide Arten reduzierten signifikant ($p < 0,001$) die Blattbiomasse und damit die photosynthetisch aktive Blattfläche. Gleichzeitig trat eine signifikante Reduktion der Wurzelbiomasse (*A. longifolia*: $p < 0,05$; *H. halimifolium*: $p < 0,01$) auf. Die Verringerung dieser Parameter war bei *H. halimifolium* deutlicher ausgeprägt. Die Reduzierung der Wurzel- und Blattbiomasse wirkte sich direkt auf die Gesamtbiomasse aus, die für beide Arten signifikant reduziert war *A. longifolia*: $p < 0,001$; *H. halimifolium*: $p < 0,01$). *A. longifolia* und *H. halimifolium* verringerten einerseits das Blattmassenverhältnis (LMR) und erhöhten andererseits das Wurzelmassenverhältnis (RMR), während die relative Biomassenallokation in den Stamm (SMR) konstant blieb. Damit trat für diese Arten sowohl eine signifikante Erhöhung des root:shoot- (R/S, $p < 0,05$) als auch des root/leaf-Verhältnisses (R/L, *A. longifolia*: $p < 0,01$; *H. halimifolium*: $p < 0,05$) ein, was zu einer Vergrößerung der Blattversorgenden Wurzelmasse führte. Dies war jedoch deutlicher bei *A. longifolia* ausgeprägt.

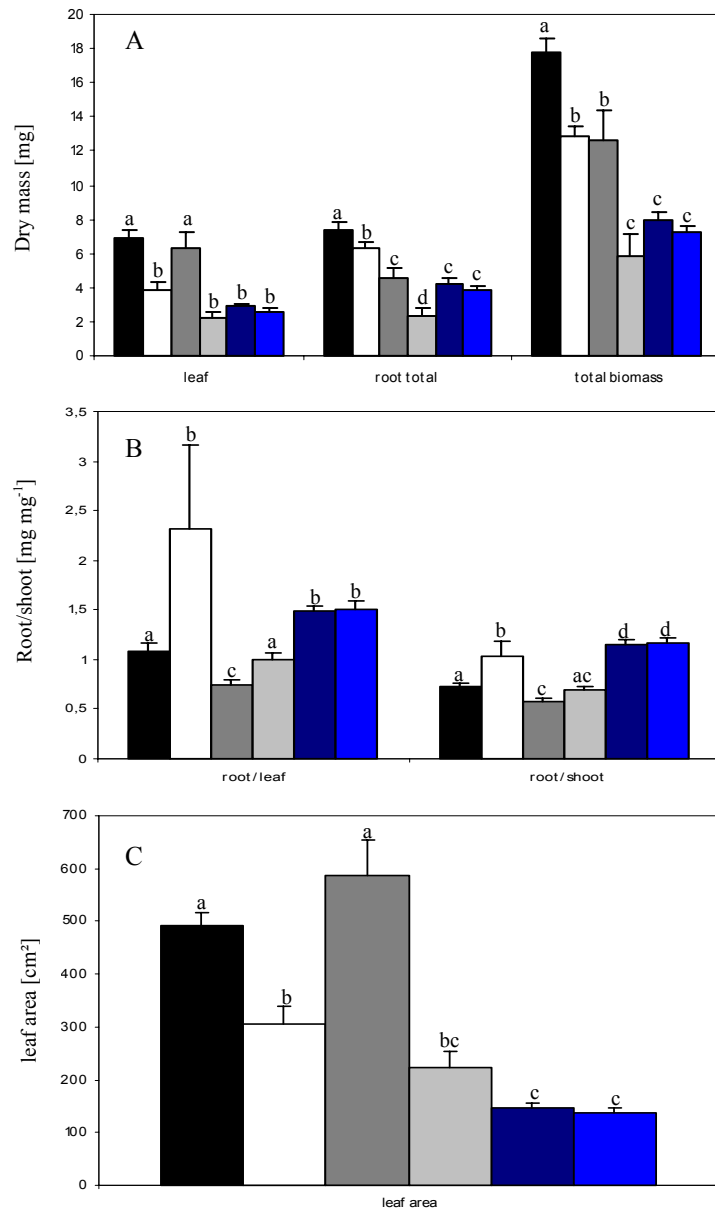


Abb. 4.3: Veränderungen der (A) Biomassenproduktion (Blatt-, Wurzel-, Gesamtbiomasse), (B) Wurzel/Blatt- und Wurzel/Spross-Verhältnisse und (C) der Blattfläche der untersuchten Arten im Vergleich zwischen Kontroll- und Stressbehandlung: *A. longifolia* (schwarze bzw. offene Balken), *H. halimifolium* (dunkelgraue bzw. hellgraue Balken) und *P. pinea* (dunkelblaue bzw. hellblaue Balken), Buchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede zwischen Arten und Behandlungen (ANOVA, $p < 0,05$).

(Changes in (A) biomass production (leaf, root, total biomass), (B) root/leaf and root/shoot ratios, (C) leaf area of the investigated species in comparison between control and stress treatment: *A. longifolia* (closed and open bars, resp.), *H. halimifolium* (dark grey and light grey bars, resp.) and *P. pinea* (dark blue striped and light blue bars, resp.), letters indicate significant differences between species and treatments (ANOVA, $p < 0.05$).

4.4.3 Einfluss von Wasserstress auf die Physiologie von *A. longifolia* und *H. halimifolium*

Photosyntheseparameter wie maximale Photosyntheserate (A_{\max}), Transpiration (E) und momentane Wassernutzungseffizienz (WUE_{ph} , $\mu\text{mol CO}_2/\text{mol H}_2\text{O}$) sind wichtige Parameter, die einen Einblick in die Strategien von Pflanzen im Umgang mit Stress durch Wassermangel ermöglichen (Abb. 4.4). A_{\max} und E der gestressten Pflanzen waren signifikant reduziert gegenüber den gut gewässerten Kontrollen. Während A_{\max} und E der invasive *A. longifolia* um 75% bzw. 89% reduziert waren, verringerten sich die Raten bei *H. halimifolium* um 48% bzw. 76%. Die Aktivität der Photosynthese von *H. halimifolium* bewegte sich jedoch auf einem deutlich höheren Niveau. Die Erhöhung der momentanen WUE_{ph} von *A. longifolia* am Ende der Stressperiode war nicht signifikant verschieden von *H. halimifolium*. *H. halimifolium* konnte aber bei gleicher WUE_{ph} in beiden Behandlungen gegenüber *A. longifolia* einen deutlich größeren Kohlenstoffgewinn erzielen, der in der Stressbehandlung bis zu zehnfach höher war als der von *A. longifolia*, da der von *A. longifolia* extrem gering war.

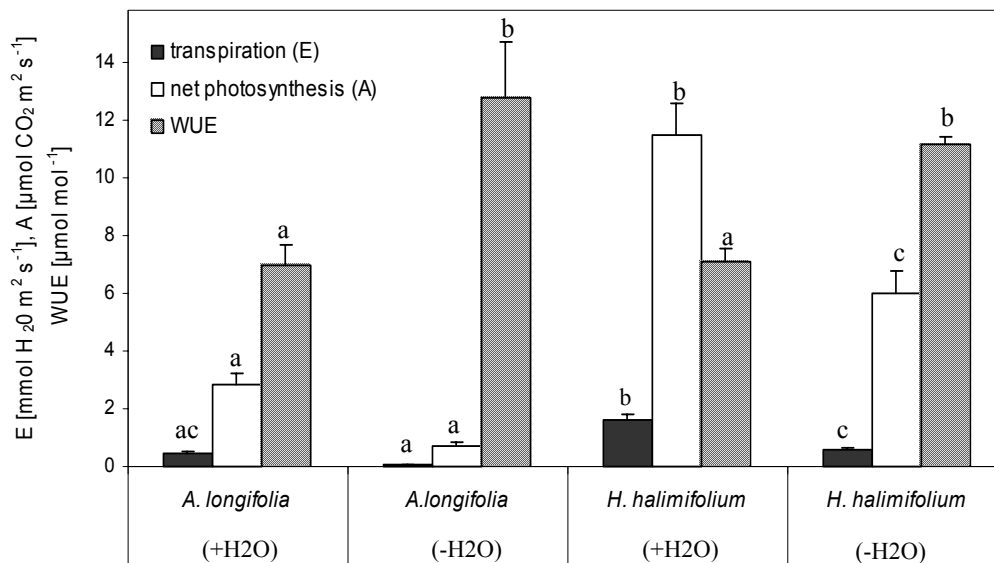


Abb. 4.4: Gaswechselformparameter [Photosyntheserate (A), Transpiration (E), Wassernutzungseffizienz (WUE)] der gestressten und Kontrollpflanzen von *A. longifolia* und *H. halimifolium* am Ende der Stressphase; Buchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede zwischen Behandlungen und Arten (ANOVA/MANOVA, LSD post-hoc Test, $p < 0,001$), Mittelwerte \pm SD ($n = 5$).

(Physiological gas exchange parameters [photosynthesis (A), transpiration (E), water use efficiency (WUE)] of control and stressed plants of *A. longifolia* and *H. halimifolium* at the end of the stress period, letters indicate significant differences between treatments and species; \pm SD ($n = 5$), (ANOVA/MANOVA, LSD post-hoc test; $p < 0.001$).

Im Verlauf des Experimentes zeigte sich eine deutlich schnellere Regulierung des Wasserhaushaltes von *H. halimifolium*, das bereits nach etwa fünf Wochen Stressperiode eine deutliche Erhöhung der WUE_{ph} aufwies (Abb. 4.5b).

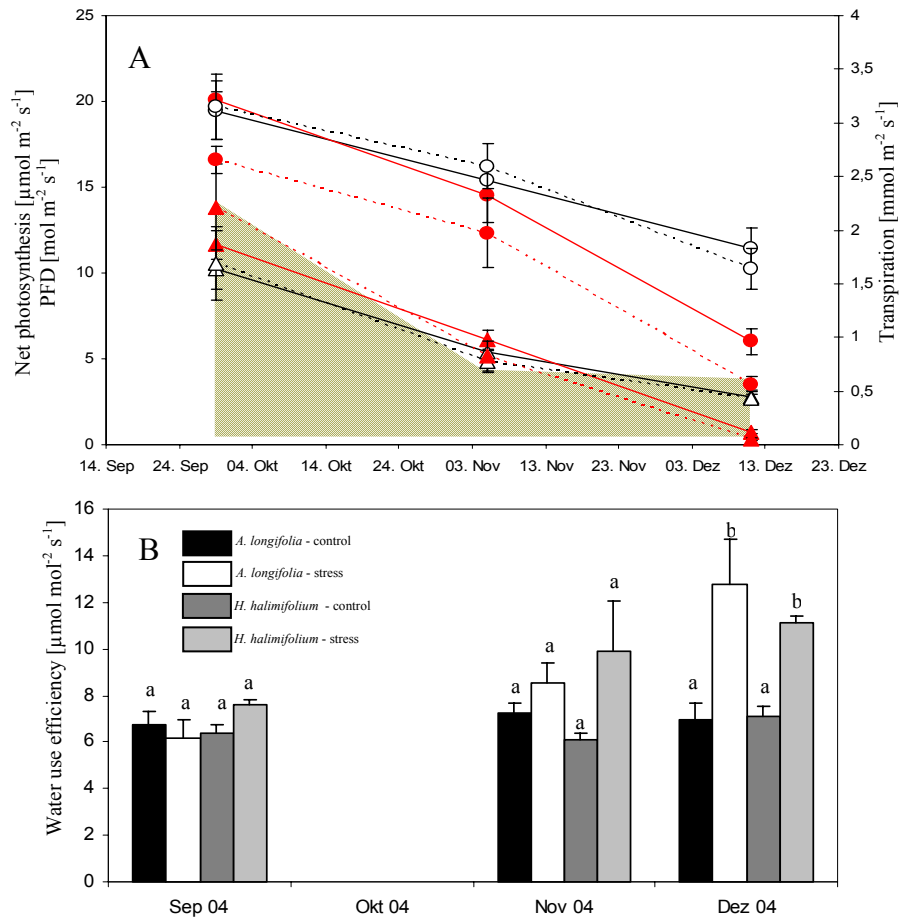


Abb. 4.5: (A) Anpassung des Photosyntheseapparates der gestressten (gefüllte Symbole) und Kontrollpflanzen (offene Symbole) von *A. longifolia* (Δ) und *H. halimifolium* (\circ) an sinkende PFD (schraffierte Fläche) vom Spätsommer bis Spätherbst; Nettophotosynthese (durchgezogene Linien) und Transpiration (gepunktete Linien); (B) Änderungen der Wassernutzungseffizienzen (WUE) der gestressten und Kontrollpflanzen von *A. longifolia* (schwarze bzw. weiße Balken) und *H. halimifolium* (dunkelgraue bzw. hellgraue Balken), Buchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede zwischen Arten und Behandlungen innerhalb eines Zeitpunktes; Mittelwerte \pm SD ($n = 5$).

(A) Adjustment of the photosynthetic apparatus of stressed (closed symbols) and control (open symbols) plants of *A. longifolia* (Δ) and *H. halimifolium* (\circ) to decreasing PFD levels (hatched array) from late summer to late autumn; net photosynthesis (solid lines) and transpiration (dotted lines); (B) changes in water use efficiency (WUE) of stressed and control plants of *A. longifolia* (black and white bars, respectively) and *H. halimifolium* (dark grey and light grey bars, respectively), letters indicate significant differences between species and treatments within one point of time; \pm SD ($n = 5$).

Zu diesem Zeitpunkt sind Unterschiede in der WUE_{Ph} zwischen den Behandlungen von *A. longifolia* nicht vorhanden. Für *P. pinea* konnten keine Gaswechselfparameter gemessen werden, weil die verfügbare Gaswechselfkuvette der verwendeten Anlage nicht geeignet war, die kleinen Nadeln der Keimlinge zu erfassen. Die sehr geringen Photosynthese- und Transpirationsraten auch der Kontrollpflanzen von *A. longifolia* gegenüber *H. halimifolium* erklärten sich aus ihrer stärkeren Reaktion auf die sich ändernden Lichtverhältnisse im Versuchsverlauf auf Grund des Übergangs in den Spätherbst (Abb. 4.5a). Die Lichtverhältnisse waren über den Versuchszeitraum halbkontrolliert, da eine Mindestlichtintensität mit zusätzlichem Tageslicht appliziert wurde, welche jahreszeitlichen Schwankungen unterlegen war.

4.4.4 Einfluss von Wasserstress auf das $\Delta^{13}\text{C}$ -Verhältnis von *A. longifolia*, *H. halimifolium* und *P. pinea*

Als integrierendes Maß für die CO_2 Fixierung über einen längeren Zeitraum kann das $\Delta^{13}\text{C}$ -Isotopenverhältnis Aufschluss über die intrinsische Wassernutzungseffizienz der Arten während der Periode des Wasserstresses geben, die abhängig von der blattinternen zur blattexternen CO_2 -Konzentration ist (Abb. 4.6b). Die $\Delta^{13}\text{C}$ Werte von *A. longifolia* und *H. halimifolium* waren mit dem p_i/p_a Verhältnis korreliert ($R^2 = 0,56$, n.s. bzw. $R^2 = 0,42$; $p < 0,05$), wobei *Acacia* nicht signifikant korrelierte. Außerdem ist eine starke Abweichung der Korrelation über beide Arten von der Regressionsgraden des theoretischen Korrelationsmodells nach Farquhar *et al.* (1982) zu erkennen. Die deutlich höhere intrinsische Wassernutzungseffizienz von *H. halimifolium* und *P. pinea* gegenüber *A. longifolia* unter Stressbedingungen geht aus der signifikanten Abnahme der $\Delta^{13}\text{C}$ Werte in den jungen, voll ausgebildeten Blättern der beiden Arten am Ende der Stressperiode hervor (Abb. 4.6a). Die Abnahmen be-

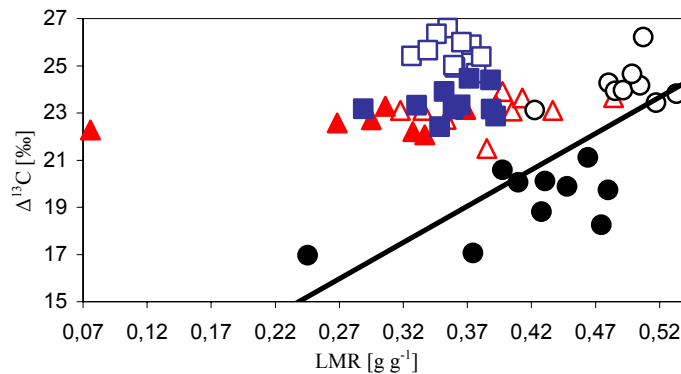


Abb. 4.6a: Korrelation zwischen Diskriminierung von C-Isotopen und des Blattgewichtverhältnisses (LMR) der gestressten (gefüllte Symbole) und der Kontrollpflanzen (offene Symbole) von *A. longifolia* (Δ), *H. halimifolium* (\circ ; $R^2 = 0.54$, $p < 0.001$) und *P. pinea* (\square); Regressionslinie kennzeichnet die signifikante Korrelation der Parameter von *H. halimifolium* ($R^2 = 0.54$, $p < 0.001$); Behandlungsunterschiede im $\Delta^{13}\text{C}$ von *H. halimifolium* und *P. pinea* waren hoch signifikant (ANOVA; $p < 0,001$) und Unterschiede im LMR waren signifikant für *H. halimifolium* (ANOVA; $p < 0,01$).

(Correlation between carbon isotope discrimination and leaf mass ratio (LMR) of control (open symbols) and stressed (closed symbols) plants of *A. longifolia* (Δ), *H. halimifolium* (\circ ; $R^2 = 0.54$, $p < 0.001$) and *P. pinea* (\square); regression line indicates significant correlation of traits for *H. halimifolium* ($R^2 = 0.54$, $p < 0.001$); treatment differences in $\Delta^{13}\text{C}$ for *H. halimifolium* and *P. pinea* were highly significant (ANOVA; $p < 0.001$) and differences in LMR were significant for *H. halimifolium* (ANOVA; $p < 0.01$).

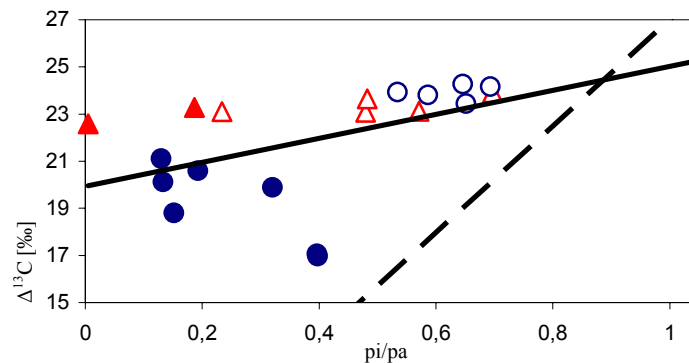


Abb. 4.6b: Korrelation zwischen C-Isotopdiskriminierung und p_i/p_a , berechnet aus den Gaswechsellmessungen der gestressten (gefüllte Symbole) und Kontrollpflanzen (offene Symbole) von *A. longifolia* (Δ) und *H. halimifolium* (\circ). Durchgezogene Linie kennzeichnet Regression über beide Arten, gestrichelte Linie kennzeichnet die theoretische Beziehung nach Farquhar et

al (1989): $\Delta = a \frac{P_a - P_i}{P_a} + b \frac{P_i}{P_a} = a + (b - a) \frac{P_i}{P_a}$, mit a als die Fraktionierung aufgrund der Diffusion in Luft (4.4%), b als die Nettofraktionierung verursacht durch die Carboxylierung (27‰).

(Correlation between carbon isotope discrimination and the ratio of intercellular and ambient partial pressure, p_i/p_a , calculated from the gas exchange measurements of control (open symbols) and stressed (closed symbols) plants of *A. longifolia* (Δ) and *H. halimifolium* (\circ). Solid line indicates the regression over both species, dashed line indicates the theoretical relationship of Farquhar et al.

(1989): $\Delta = a \frac{P_a - P_i}{P_a} + b \frac{P_i}{P_a} = a + (b - a) \frac{P_i}{P_a}$, where a is the fraction occurring due to diffusion in air (4.4%), b is the net fractionation caused by carboxylation (27‰).

trugen 4,9 ‰ für *H. halimifolium* bzw. 2,2 ‰ für *P. pinea*. *A. longifolia* hingegen zeigte keinen signifikanten Unterschied zwischen Kontroll- und Stressbehandlung und $\Delta^{13}\text{C}$ verringerte sich um nur 0,4 ‰. Die $\Delta^{13}\text{C}$ -Verhältnis von *A. longifolia* und *H. halimifolium* waren signifikant negativ mit der WUE_{Ph} korrelierten ($R^2 = 0,67$, $p = 0,014$ bzw. $R^2 = 0,56$, $p = 0,006$). Bei *H. halimifolium* war das Isotopenverhältnis zusätzlich signifikant negativ mit LMR korreliert ($R^2 = 0,54$, $p < 0,001$). Hier zeigt sich die starke Reduktion der Blattmasse von *H. halimifolium* als Reaktion auf Wasserstress. Für *P. pinea* konnte $\Delta^{13}\text{C}$ mit keinem morphologischen oder Allokationsparameter korreliert werden. Veränderungen, die zu der gemessenen Verschiebung von $\Delta^{13}\text{C}$ führten, müssen folglich in der Physiologie stattgefunden haben.

4.4.5 Phänotypische Plastizität und Wasserstress

Die mittlere Plastizität (MPP) von *A. longifolia* und *H. halimifolium* wiesen keine signifikanten Unterschiede auf. Artunterschiede wurden aber bei der Betrachtung der aufgeschlüsselten Plastizitäten deutlich. Die Pflanzen aller Arten reagierten auf Wasserstress deutlich weniger plastisch in morphologischen und Allokationsparametern (Abb. 4.7).

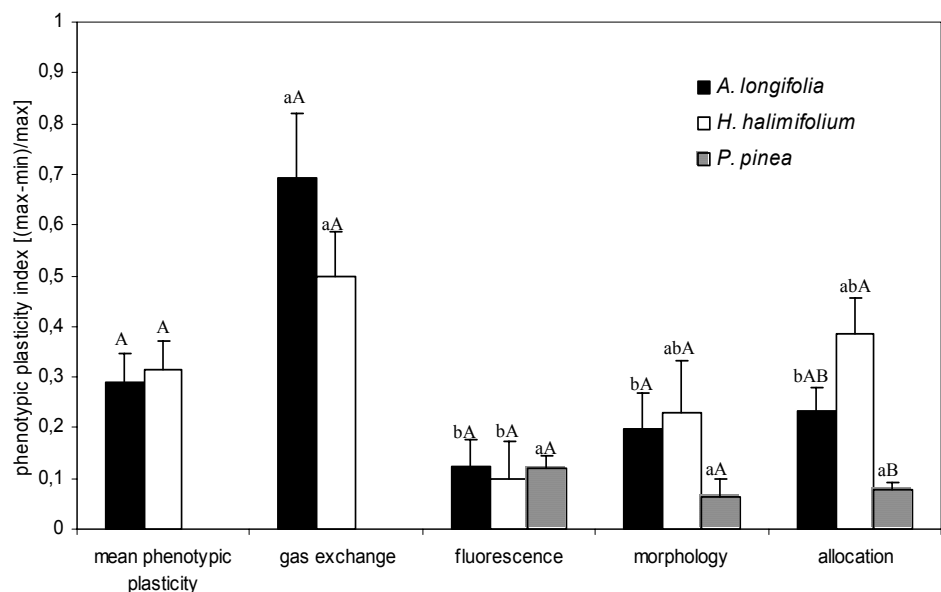


Abb. 4.7: Phänotypischer Plastizitätsindex von *A. longifolia*, *H. halimifolium* und *P. pinea*: Gesamtplastizität (MPP) der 17 Variablen und mittlere Plastizitäten der Parametergruppen, Groß- und Kleinbuchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede zwischen den Arten bzw. Parametergruppen; Mittelwerte \pm SE ($n = 4-18$). (Phenotypic plasticity index of *A. longifolia*, *H. halimifolium* and *P. pinea*: total mean phenotypic plasticity (MPP) for 17 variables and mean phenotypic plasticity of trait groups, upper and lower case letters indicate significant differences between species and trait groups, respectively; \pm SE ($n = 4-18$.)

Sehr große Plastizitätsindices konnten für *A. longifolia* und *H. halimifolium* bei den Gaswechselfparametern ermittelt werden. Dies spiegelt die stärkere Regulierung der Photosynthese gegenüber der Morphologie und Allokation wider. *A. longifolia* reagierte physiologisch plastischer als *H. halimifolium*, jedoch in der Allokation ist *H. halimifolium* signifikant plastischer. *P. pinea* war die Art, die die geringste plastische Reaktion auf Wasserstress zeigte. Eine Plastizität der Gaswechselfparameter konnte für *P. pinea* nicht ermittelt werden.

Aus diesem Grunde wurde für diese Art auch nicht die mittlere Plastizität berechnet, die nicht mit den anderen Arten vergleichbar ist.

4.5 Diskussion

In den letzten Jahrzehnten haben Untersuchungen zu pflanzlichen Anpassungen an Wasserstress mit Hilfe der Analyse des $\delta^{13}\text{C}$ Isotopenverhältnisses in Blättern in vielen Experimenten gezeigt, dass dies ein geeignetes Mittel zur Bestimmung der Langzeit-Wassernutzungseffizienzen (WUE) von Pflanzen ist, und hat allgemeine Akzeptanz erlangt (Ehleringer und Osmond 1989, Dawson und Ehleringer 1993, Dasmin *et al.* 1998). Dieses Erkenntnis basiert auf der Tatsache, dass $\Delta^{13}\text{C}$ -Werte von C_3 -Pflanzen die intrinsische WUE der Gesamtpflanze über einen integrierten Zeitraum reflektieren (Farquhar und Sharkey 1982, Farquhar und Richards 1984, Hubick *et al.* 1986) und damit ein Maß für den Einfluss von Wasserstress auf die Physiologie der Pflanzen sind. Der Zusammenhang basiert unter anderem auf Faktoren wie der stomatären Kontrolle des Verhältnisses von momentaner Photosynthese- zur Transpirationsrate (Farquhar und Sharkey 1982b) und dem Grad der Diskriminierung durch das Enzym Rubisco gegen ^{13}C im Calvin-Zyklus mit sich änderndem Verhältnis von blattinterner zu blattexterner CO_2 -Konzentration (c_i/c_a) (Farquhar und Richards 1984). Grundsätzlich resultiert ein geringer c_i/c_a -Wert aus einer geringeren stomatären Leitfähigkeit, einer höheren Photosyntheserate oder einer Kombination aus beiden Reaktionen (Araus *et al.* 1997, Brugnoli *et al.* 1998). In den letzten Jahren ist jedoch eine Diskussion darüber aufgekommen, ob $\Delta^{13}\text{C}$ immer ein geeignetes Maß für die integrierte WUE über einen langen Zeitraum ist. Es hat sich gezeigt, dass in Blättern von immergrünen, langsam wachsenden Pflanzen mediterraner Ökosysteme der Effekt variierender Umweltbedingungen auf $\Delta^{13}\text{C}$ durch die Langlebigkeit der Blätter (z.B. durch blattinternen Kohlenstoffumsatz) abgepuffert wird (Werner 2001b). Zusätzlich könnte es unter ressourcenlimitierten Bedingungen zu Fehlinterpretationen der ^{13}C Diskriminierung kommen, weil eine Regulation durch stomatäre Begrenzung der CO_2 Diffusion und der Verringerung der Photosynthesekapazität parallel stattfinden könnte, was in einer unveränderten WUE resultieren würde. Dies sind auch Gründe dafür, dass die $\Delta^{13}\text{C}$ der Arten sich nicht mit der theoretischen Abhängigkeit von c_i/c_a nach dem Modell von Farquhar *et al.* (1982) decken (Abb. 4.6b), das ursprünglich für punktuelle Gaswechselfmessungen konzipiert wurde. Zur Lösung des Problems der Missinterpretation von $\Delta^{13}\text{C}$ Daten wurde die Analyse des Sauerstoffisotopenverhältnisses ($\delta^{18}\text{O}$) im Blattmate-

rial vorgeschlagen, weil diese im umgekehrten Verhältnis zur Transpirationsrate steht (Farquhar und Lloyd 1993). Dieser Zusammenhang kann mit dem Péclet Effekt erklärt werden. Der Péclet Effekt beschreibt die Transpirationskonvektion von nicht angereichertem („leichtem“) Wasser in Richtung der evaporativen Orte (Transpirationshöhlen der Blätter) und der entgegen gerichteten Diffusion von angereichertem („schwerem“) Wasser in das Blatt hinein (Barbour und Farquhar 2003). Bei einer hohen Transpirationsrate wird die Rückdiffusion des angereicherten ^{18}O in das Blatt reduziert (Barbour *et al.* 2000), was zu einer größeren Diskriminierung in der Pflanzenmasse resultiert. Damit ermöglicht die Kombination von $\delta^{13}\text{C}$ - und $\delta^{18}\text{O}$ -Analysen eine Differenzierung zwischen der stomatären Regulation und der Kohlenstoffassimilation (Farquhar *et al.* 1998). Mit dieser Diskussion im Hintergrund muss die Interpretation von ^{13}C Diskriminierungsdaten mit Vorsicht erfolgen und möglichst mit zusätzlichen $\delta^{18}\text{O}$ -Analysen oder Gaswechselfmessungen abgeglichen werden.

Die deutliche Reaktion des Blattwasserpotentials (Ψ) von *A. longifolia* und *H. halimifolium* auf defizitäre Wasserversorgung (Abb. 4.2a) belegt, dass Wasserstress erfolgreich induziert werden konnte und demzufolge regulierende Pflanzenreaktionen zu erwarten waren, die den Wasserverlust durch Transpiration reduzieren und damit eine bessere Wassernutzungseffizienz (WUE) gewährleisten. Für *P. pinea* zeigt die reduzierte Verdunstung (Abb. 4.2b) die Induktion des Wasserstress an, die nicht über die Wasserpotentiale bestimmt werden konnten. Die Ψ -Werte von etwa -1,6 MPa der gestressten Gewächshauspflanzen sind vergleichbar mit im Freiland gemessenen Wasserpotentialen moderat gestresster Pflanzen semi-arider (Shrestha *et al.* 2003) und mediterraner Gebiete (Dasmin *et al.* 1998, Tognetti *et al.* 2000, Zunzunegui *et al.* 2000). Die Werte entsprechen denen von im Gewächshaus gewachsenen *A. saligna* Pflanzen zu Mittagszeit, die einem ähnlich starkem Wasserstress ausgesetzt waren (Nativ *et al.* 1999). Wasserpotentiale vergleichbar mit stark gestressten Pflanzen im Freiland sind im Gewächshaus nicht zu erreichen, weil Freilandpflanzen mit ihren großen Wurzelsystemen ein sehr viel größeres Wassereinzugsgebiet haben und sehr negative Wasserpotentiale Nachts durch Wasseraufnahme ausgleichen können. Deshalb ist ein direkter Vergleich zwischen im Gewächshaus gewachsenen Pflanzen und Freilandpflanzen maximal bei Keimlingsvergleichen und nur unter Vorbehalten möglich, weil viele ältere Pflanzen im Freiland neben dem großen Wurzelsystem auch Zugang zu Grundwasserressourcen haben. Das haben vergleichende Freiland- und Gewächshausuntersuchungen für einige Arten gezeigt (z.B. Arndt *et al.* 2000). Für *A. longifolia* konnte hingegen festgestellt werden, dass sie im Freiland keine Grundwasserressourcen erreicht (unpublizierte Daten, C. Máguas). Weiterhin treten im Frei-

land Effekte wie Herbivorie und Konkurrenz auf, die im Gewächshaus aufgeschlossen sind. Ein weiterer Punkt ist, dass größere Pflanzen in Töpfen im Wurzelwachstum derart beschränkt sind, dass sich dies auf das Wachstum der Gesamtpflanze auswirkt. Gleichwohl sind Rückschlüsse auf Strategien möglich, mit denen die Arten auf moderaten Wasserstress reagieren können.

Mit Bezug auf die zuvor diskutierten Punkte der beschränkten Übertragbarkeit der Daten sollen nun die Ergebnisse aus diesem Experiment auf unterschiedliche Strategien der Arten hin diskutiert werden. *H. halimifolium* reagierte mit einer Verringerung der stomatären Leitfähigkeit in Folge von Stomataschluss und daraus resultierender reduzierter Photosyntheserate auf eine verringerte Wasserverfügbarkeit. Die Photosyntheserate von *H. halimifolium* war mit mehr als 50 % ($6 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) der Photosyntheserate der Kontrollpflanzen vergleichsweise hoch und die momentane WUE war signifikant gegenüber der Kontrolle erhöht. Zusätzlich zu den morphologischen Eigenschaften wie eine starke, weißliche Behaarung der Blätter von *H. halimifolium*, eine typische Anpassungen an aride Gebiete (z.B. Grammatikopoulous und Manetas 1994, Espigares und Peco 1995), hat eine Analyse der Blattfarbe und Lichtreflektion an Blättern von *H. halimifolium* gezeigt, dass die Blätter weniger grün waren und eine höhere Lichtreflektion aufwiesen als andere mediterrane Sträucher (Zunzunegui *et al.* 1997). Diese Verringerung der Lichtabsorption ist eine weitere Anpassung an aride Klimate oder intensive Sonneneinstrahlungen (Ehleringer 1981, Ehleringer und Comstock 1987). Neben einer Verminderung der Luftkonvektion am Blatt verringern diese Anpassungen die Transpiration von *H. halimifolium* und fördern damit die WUE. Es zeigt sich, dass *H. halimifolium* einesteils Wasserstress tolerieren kann, wie es kürzlich auch von Ain-Lhout *et al.* (2004) für diese Art beschrieben wurde. Anderenteils verfolgt *H. halimifolium* eine Strategie der Vermeidung von Wasserstress, die sich in einer deutlichen Abnahme der Blattbiomasse äußert. Dieser Blattabwurf führt zu einer Reduktion der transpirierenden Oberfläche und damit zu einer Reduktion des Wasserbedarfs der Gesamtpflanze, andererseits kann die Photosyntheseleistung bei reduzierter Blattfläche auf verhältnismäßig hohem Niveau gehalten werden. Die Verringerung der Blattbiomasse führt zu einer Erhöhung des Wurzel/Blatt-Verhältnisses. Das ermöglicht eine bessere Versorgung der verbliebenen Blätter mit Wasser (Parker 1949, Ewers *et al.* 2000). In folge dessen kann *H. halimifolium* neue Blätter bilden, die dann dem Neuaustrieb nach Ende der Stressperiode dienen können. Eine ähnliche Strategie der Stressvermeidung konnte auch für andere Cistaceen beschrieben werden (Werner *et al.* 1999, 2000).

Während *H. halimifolium* deutliche physiologische und morphologische Anpassungen an Wasserstress zeigt, verfolgt *A. longifolia* eine andere Strategie. Zwar reagiert sie wie *H. halimifolium* mit einem Stomataschluss, dieser tritt jedoch erst sehr spät ein (Abb. 4.5b) und ist dann so ausgeprägt, dass die Pflanzen mit einer Photosyntheserate von 25 % der Kontrollpflanzen ($0.7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) deutlich weniger CO_2 fixieren können als *H. halimifolium* ungeachtet gleicher WUE. Es ist zu beachten, dass bei sehr geringen Assimilations- u Transpirationsraten der Messfehler sehr hoch sein kann und damit auch die WUE Werte überschätzt werden können. Ungeachtet dessen genügt diese geringe Assimilation möglicherweise eben zum Erhalt eines größeren Anteils der Biomasse (Erhaltungsaerobic und Mineralstofftransporte; Mooney 1972), so dass keine oder nur marginal neue Biomasse gebildet und damit auch keine signifikante Erhöhung des $\delta^{13}\text{C}$ -Verhältnisses in den Blättern gemessen werden kann. Obwohl WUE und $\Delta^{13}\text{C}$ wie bei vielen C_3 -Pflanzen (Review in Ehleringer *et al.* 1993) signifikant negativ korrelieren, tritt in *A. longifolia* keine Änderung von $\Delta^{13}\text{C}$ auf und folglich wird auch kein CO_2 in neuer Biomasse festgelegt. Dies lässt sich mit dem späten und extremen Stomataschluss der Blättern bei gleichzeitiger deutlicher Reduktion der Photosynthese erklären, was, wie oben diskutiert, die WUE nicht verändert und demnach auch keine Änderung im $\Delta^{13}\text{C}$ auftritt. Hier gelangt die $\delta^{13}\text{C}$ -Methode allein an ihre Grenzen. Die geringe, verzögerte Regulation der Physiologie wie auch der Erhalt eines deutlich größeren Teils der Biomasse im Vergleich zu *H. halimifolium* deuten auf eine Form von „water-spender“ Strategie hin, die möglicherweise von *A. longifolia* verfolgt wird. *A. longifolia* könnte so ausgelegt sein, dass sie solange Wasser in einem Mindestmaß zur Verfügung steht assimiliert, um danach die Physiologie drastisch zudrosseln und in eine Art Ruhe zu fallen. Dies wäre eine „Gradwanderung“, die in ungewöhnlich trockenen Jahren zu gravierenden Schäden bis hin zum Absterben die Pflanzen führen würde. Diese könnte für den sehr heißen und trockenen Sommer 2003 zutreffen, in dem in den Dünen auf Tróia viele *Acacia*-Pflanzen die meisten Blätter verloren haben und sich zu Teil nicht wieder regenerieren konnten (pers. Beobachtung). Dies steht im Gegensatz dazu, dass die sklerophyllen Phyllodien von *A. longifolia* mit ihren dicken Kutikulen weitgehend als Anpassung an Wasserstress angesehen werden (Elias 1981, Boughton 1986) und eine bessere WUE und eine längere Lebensdauer ermöglichen sollen (Brodribb und Hill 1993). Phyllodien vermeiden durch eine vertikale Ausrichtung die heiße Mittagssonne und erreichen ihre größte Produktivität zu Beginn und am Ende des Tages. Damit sind Phyllodien effektiv an Standorte hoher Strahlungsintensitäten angepasst, andererseits aber weniger produktiv, wie Untersuchungen von Brodribb und Hill (1993) zeigten. Trotz der morphologischen Anpassungen scheint *A. longifolia* eine andere Strategie bei Was-

serstress zu verfolgen als *H. halimifolium*, das unter Versuchsbedingungen deutlich produktiver und wassersparender ist. Eine weniger gute Anpassung an Trockenheit wurde auch von Lange *et al.* (1987) auf Grund der Tatsache vermutet, dass sie charakteristisch für feuchtere Habitats in Australien ist (Beadle 1981). Die geringe physiologische Anpassung an Wasserdefizite steht konträr zu anderen invasiven Arten, die bessere Anpassungen als die heimische Flora aufwiesen (z.B. *Tamarix ramosissima*; Cleverly *et al.* 1997 und mehrere afrikanische Grasarten; Williams und Baruch 2000).

A. longifolia und *H. halimifolium* verfolgen eine unterschiedlich stark ausgeprägte Mischstrategie aus einer Reduktion der Biomasse und der Photosynthese. Hingegen reagiert *P. pinea* ausschließlich physiologisch und ist damit am deutlichsten an Wasserstress angepasst. Wasserdefizit führte zu einer signifikanten Reduktion im $\Delta^{13}\text{C}$, dabei erfolgte aber keine Anpassung über eine Biomassenreduktion. Innerhalb der untersuchten Arten kann *P. pinea* am effektivsten über die Regulation der Physiologie die Wassernutzungseffizienz steigern. Dies wird gestützt durch Untersuchungen von Castillo *et al.* (2002), die eine geringe Sensibilität gegenüber Änderungen im Bodenwassergehalt und eine starke stomatare Regulation der Transpiration für *P. pinea* feststellen konnten.

Während die Anpassung an Wasserstress artspezifische Unterschiede aufwies, traten Unterschiede in der plastischen Reaktion auf Wassermangel nicht signifikant zu Tage. Invasive Arten werden vorwiegend als plastischer gegenüber variierender Umweltbedingungen beschrieben als die native Flora (Daehler 2003). *A. longifolia* hingegen zeigt sich ähnlich plastisch wie die heimischen Arten, wie es bereits in Kapitel 3 für die plastische Reaktion auf Nährstoff- und Lichtverfügbarkeit diskutiert wurde. Dennoch sind in der Tendenz die unterschiedlichen Strategien auch aus den Plastizitätswerten abzulesen. *A. longifolia* reagiert etwas plastischer im Gaswechsel als *H. halimifolium*. Sie spiegeln die stärkere Reduktion der Photosynthese durch *Acacia* und die effizientere Physiologie von *H. halimifolium* wider. Andererseits zeigt die signifikant höhere Plastizität der Allokation von *H. halimifolium* ihre deutliche Reaktion auf Biomassenebene auf. Die invasive *A. longifolia* kann nicht plastischer auf Wasserstress reagieren als die heimischen Arten und damit auch keinen Vorteil gegenüber den heimischen Arten aus einer besseren Adaptation an Wasserstress ziehen.

KAPITEL 5.

VERGLEICH DER KONKURRENZKRAFT VON *A. LONGIFOLIA* UND DER HEIMISCHEN ARTEN

5.1 Zusammenfassung

Abhängig vom jeweiligen Entwicklungsstadium (Etablierungsphase und Expansionsphase) wurde in zwei additiven Konkurrenzversuchen die Konkurrenz zwischen der invasiven *A. longifolia* und den heimischen Arten *P. pinea* und *H. halimifolium* betrachtet. Die Konkurrenzkraft von *A. longifolia* zeigte eine klare Abhängigkeit vom jeweiligen ontogenetischen Stadium der Pflanzen. Während diese Art in der Etablierungsphase stark auf Konkurrenz sowohl mit einer geringen Konkurrenztoleranz wie auch mit einer hohen Plastizität reagiert (insbesondere auf intraspezifische Konkurrenz), zeigen etablierte *A. longifolia*-Pflanzen eine hohe Toleranz gegenüber intraspezifischer wie auch interspezifischer Konkurrenz. *A. longifolia* scheint sich folglich besser unter artfremden Pflanzen etablieren zu können als unter Pflanzen derselben Art. Dies deutet auf eine „nursery plant“-Strategie hin, die für *Acacia* auch nach Freilandbeobachtungen in Portugal vermutet wird. *A. longifolia* reagiert während der Etablierung in der Wurzelarchitektur plastisch auf Konkurrenz und scheint so Konkurrenz ausweichen zu können. Zudem zeigt sie eine deutlich größere Zuwachsrates des Wurzelsystems als die heimischen Arten, so dass *Acacia* schneller den Boden penetrieren und vorhandene Ressourcen nutzen kann. Etabliert wies *A. longifolia* eine große Konkurrenzkraft auf, die sich unabhängig von der Art der Konkurrenz in einem geringen RNE und einer hohen ¹⁵N-Aufnahme manifestierte. Die große Konkurrenzkraft der etablierten *A. longifolia* wurde auch im Plastizitätsindex deutlich, der eine geringe Reaktion auf biotische Interaktionen anzeigte. Phänotypische Stabilität deutet hier also Konkurrenzstärke an. Konsequenter wies der weniger konkurrenzstarke Nachbar (*H. halimifolium*) das gegenteilige Verhalten auf.

5.2 Einführungen

Konkurrenz ist eine der wichtigsten Pflanze-Pflanze Interaktionen, die die Artenzusammensetzung eines Lebensraums beeinflusst. Die Invasionsbiologie hat schon früh eine starke Konkurrenzskraft nicht indigener Arten als einen möglichen Schlüsselfaktor für die erfolgreiche Invasion neuer Habitats erkannt (Baker 1965, Roy 1990). Andererseits scheint in einigen Fällen Konkurrenzausschluss durch heimische Arten eine Hauptkraft zu sein, eine Invasion zu unterbindet (Keane and Crawley 2002). Beide Konkurrenzphänomene konnten in einigen Untersuchungen nicht als treibende Kraft für die Invasion oder für die Unterbindung von Invasion ausgemacht werden, so dass andere Eigenschaften für die jeweiligen Effekte verantwortlich sein mussten (siehe Dietz und Steinlein 2004). Die Invasion eines Habitats bzw. Ökosystems durch nicht indigene Arten wird häufig durch eine erhöhte Ressourcenaufnahmerate (z.B. Licht oder Raum), der invasive Arten gegenüber den heimische Arten erklärt (Dietz und Steinlein 2004). Die interspezifische Konkurrenz zwischen Invasoren und nativen Arten wird als einer der wichtigsten Prozesse angesehen, der die Wahrscheinlichkeit einer Pflanzeninvasion festlegt (Crawley 1990) und die Anzahl der eingeführten Arten in einem Ökosystem beeinflusst. So sind natürliche Gemeinschaften, z.B. natürliche Wälder und Wiesen, relativ resistent gegenüber Invasoren, während unnatürliche, ephemere Gesellschaften, vor allem Agrarflächen, die Invasion von vielen nicht-heimischen Arten fördern (Crawley 1986), weil diese eine durch Störungen herbeigeführte Instabilität des Systems erfahren. Es gibt aber auch natürliche und naturnahe Habitats, die einer Invasion nicht-heimischer Arten ausgesetzt sind. Zu diesen gehören auch Dünen, die in frühen Stadien häufigen Störungen durch Wind und Übersandungen oder in späteren Stadien Störungen durch Tiere und Menschen ausgesetzt sind (Carter 1995). Im Gegensatz zu spontan ablaufenden Invasionen durch ungewollt eingeschleppte Arten, wurde in das sensible Dünenökosystemen in Portugal neben anderen nicht heimischen Arten *A. longifolia* zur Dünenbefestigung gewollt angesiedelt. Nach einer Übergangsphase hat *A. longifolia* ihre vorgegebenen Standorte verlassen und ist in Teilen Portugals in das natürliche Ökosystem eingewandert und hat die native Flora zum Teil verdrängt. Um den Einfluss der Konkurrenz bei der Invasion des Dünenökosystems abzuschätzen, wurde in der vorliegenden Arbeit die Konkurrenzkraft der invasiven *A. longifolia* in zwei Lebenszyklusphasen untersucht: dem Etablierungsstadium und dem Stadium des expansiven Wachstums der Keimlinge. Konkurrenzkraft wird in diesem Fall sowohl als Konkurrenzeffekt, also die Fähigkeit das Wachstum und die Reproduktion der Nachbarpflanzen zu beeinflussen oder zu unterdrücken, verstanden, als auch als Konkurrenztoleranz, d.h. die Fähigkeit den negati-

ven Wirkungen der Nachbarn zu widerstehen (Goldberg 1990). Ein großer Konkurrenzeffekt wie auch eine große Toleranz sind notwendig, damit eine Art sich in einem Ökosystem etablieren und dort langfristig bestehen kann. Das Keimlingsstadium kennzeichnet eine wichtige und kritische Phase (Harper 1977), die festlegt, ob eine Art langfristig in einem Ökosystem überdauern kann. Interaktionen von Keimlingen sind jedoch am ehesten von Bedeutung, wenn alle Keimlinge in einer Pflanzengemeinschaft zur ungefähr gleichen Zeit aus Samen hervorgehen, wie es in frühen Sukzessionsstadien, in Lücken von nicht zusammenhängenden Gesellschaften, oder in annuellen Pflanzengesellschaften vorkommen kann (Goldberg 1990). Keimling – Keimling Interaktionen scheinen in mediterranen Dünenökosystemen nicht die Regel zu sein und treten vorwiegend dann in Erscheinung, wenn eine Störung z.B. ein Feuerereignis - Feuer scheint ein wichtiger Faktor in Portugal zu sein - oder der Tod eines raumbesetzenden Individuums Lücken schafft. Interaktionen zwischen adulten Individuen und Keimlingen sind weit häufiger.

Die beiden Lebenszyklusstadien wurden bezüglich der Konkurrenzeffekte in zwei „replacement“ –Experimenten untersucht. Ein Rhizorton -Versuch (bezeichnet mit *K1*) repräsentiert das Etablierungsstadium, ein etwa 7 monatiges Langzeitkonkurrenzexperiment in Röhren (bezeichnet mit *K2*) repräsentiert das Stadium des expansiven Wachstums.

Aufgrund der oben beschriebenen Bedeutung der Konkurrenz für die Invasion eines Habitats und der Korrelation der Konkurrenz mit der phänotypischen Plastizität (Daehler 2003), war die Erwartung, dass *A. longifolia* sowohl eine deutlich größere Konkurrenzkraft wie auch eine höhere Plastizität im Vergleich mit den heimischen Arten aufweist.

5.3 Material und Methode

5.3.1 Design und Aufbau der Konkurrenzexperimente (Minirhizotron und Röhren)

Unterschiede im Wurzelraum der beiden Experimente waren durch die Verwendung unterschiedlichen Gefäße vorhanden. Dies stellte jedoch kein Hindernis für Vergleiche zwischen den Experimenten dar. Folgende Gründe sprechen für einen legitimen Vergleich der Ergebnisse: (1) solange die Pflanzenabstände vergleichbar sind, ist die Topfgröße erstmal unerheblich, weil Interaktionen der Pflanzen im Etablierungsstadium von den Pflanzenabständen abhängen und in zweiter Linie vom Wurzelraum; (2) der Untersuchungszeitraum war ausreichend kurz, so dass der Wurzelraum nicht limitierend wirkte, (3) die Verwendung des „relativ neighbour effect“ (RNE) konnten viele Unterschiede heraus gerechnet werden.

Konkurrenzexperiment im Minirhizotron (K1)

Zur Ermittlung des Einflusses der unterirdischen Konkurrenz auf das Wurzelwachstum von *A. longifolia*, *H. halimifolium* und *P. pinea* im Etablierungsstadium wurde die Minirhizotron-technik gewählt. Diese Methode hat den bedeutenden Vorteil, dass sie kontrollierte Experimente und ein nicht destruktives Verfolgen des Wurzelwachstums derselben Wurzel ermöglicht (Majdi 1996). Zu beachten bei dieser Methode sind die bedingte Übertragbarkeit der Daten und die artifiziellen Wachstumsbedingungen in den Rhizotronen.

Die in diesem Versuch verwendeten Minirhizotrone (Abb. 5.1) waren aus PVC gefertigt und hatten eine Höhe von 50 cm, eine Breite von 30 cm und eine Tiefe von 3,5 cm (Maße umspannen den zur Verfügung stehenden Wurzelraum, dieser umfasst damit ein Volumen von 5,25 dm³). Um den Wurzelraum zu verringern und damit für den kurzen Untersuchungszeitraum (11 Wochen) eine ausreichende Konkurrenz zu gewährleisten, wurde das Volumen mit Hilfe einer Metallschiene halbiert. Eine 4 mm starke Glasscheibe (50 cm * 30 cm) diente als Sichtfenster. Um das Belichten des Wurzelraumes zu verhindern, wurde eine schwarze PVC-Platte als Abdeckung vor die Glasscheibe geschoben. Die Rhizotrone wurden mit gewaschenem Wesersand der Korngröße 0-1 mm gefüllt. Eine ausreichende Wasserversorgung wurde durch wöchentliches Gießen mit 50 ml entionisiertem Wasser gewährleistet. Wöchentlich wurden die Kammern mit 50 ml $\frac{3}{4}$ Hoagland-Lösung gedüngt. Die Minirhizotrone wurden im Gewächshaus unter halbkontrollierten Bedingungen (d.h. Grundeinstellungen mit zusätzlichen externen Einflüssen: Langtag: 8–20 h Beleuchtung, 400 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ durch die Lampen plus externes Tageslicht, 25/15°C Tag-Nachtwechsel; siehe Abb. 5.2) aufgestellt.

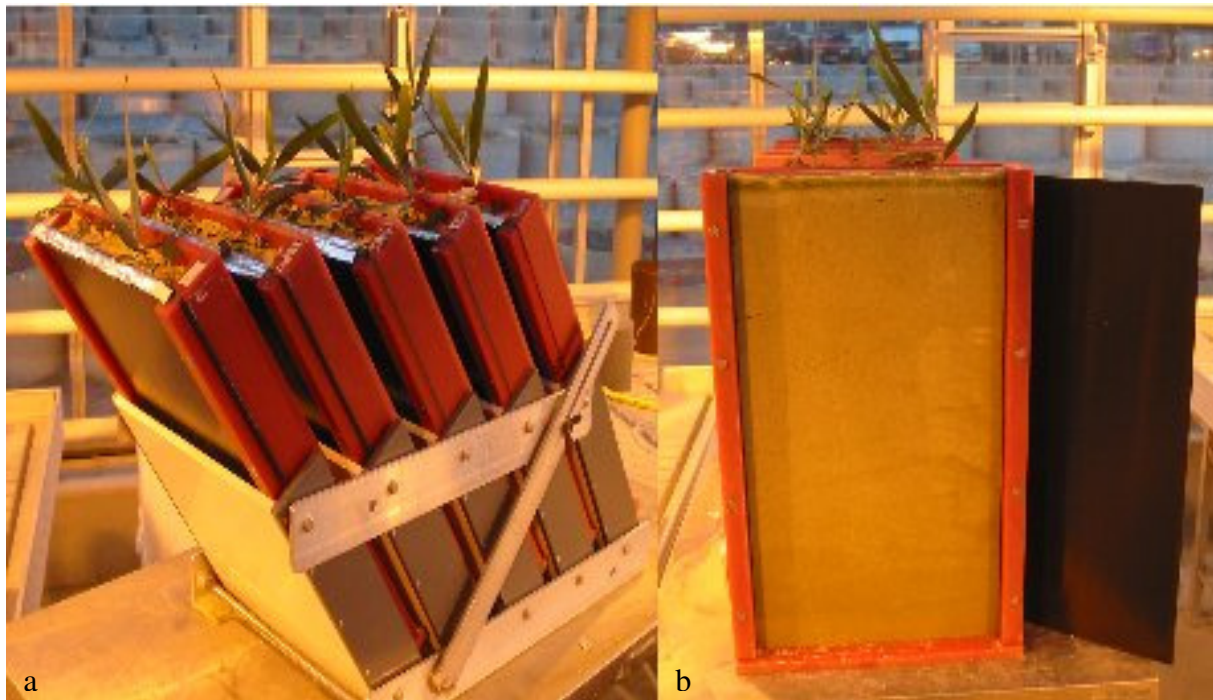


Abb. 5.1: Ansichten eines Minirhizotron: (a) fünf Rhizotrone in einem Ständer mit 45° Schrägstellung, (b) Frontansicht eines Rhizotron mit schwarzer PVC-Platte zur Abdeckung.

Als Versuchsdesign wurde ein additives Design gewählt. Einzelpflanzen von *A. longifolia*, *H. halimifolium* und *P. pinea* dienten als Kontrolle. In der intraspezifischen Konkurrenzbehandlung wurden vier Pflanzen einer Art und in der interspezifischen Konkurrenzbehandlung wurden je zwei Pflanzen von zwei Arten alternierend in Reihe mit 5 cm Abstand gepflanzt. Insgesamt wurden 38 Kammern bepflanzt. Die Konkurrenzbehandlungen, Artenkombinationen und die Anzahl der Replikationen sind in Tabelle 5.1 dargestellt. Die Keimlinge wurden direkt nach der Keimung in die Minirhizotrone pikiert und gegebenenfalls nach einigen Tagen nachgepflanzt. Der Wurzelzuwachs wurde durch wöchentliches Abzeichnen der Wurzeln erfasst. Dazu wurde eine PVC-Folie vor die Glasscheibe eines jeden Minirhizotron geschoben und die Wurzeln mit einem wasserfesten Stift auf die Folie übertragen. Anschließend wurden die Folien mit Hilfe eines Flachbrettdurchlichtscanners (Snap Scan 1236, AGFA, Belgien) erfasst und mit einem Bildbearbeitungsprogramm (PhotoImpact 8.0, Ulead Systems, Inc.) bearbeitet, so dass die Wurzeln jeder Pflanze separat in einem Bild zur Verfügung standen. Einige Beispielbilder sind in Abb. 5.2 dargestellt. Die Wurzellängenmessung erfolgte computerunterstützt mit Hilfe einer speziellen Software (WinRhizo 4.0, Version 2002c, REGENT INSTRUMENTS INC. Kanada).

Tabelle 5.1: Behandlungen, Arten Kombinationen und Zahl der Replikationen im Konkurrenzexperiment mit Hilfe der Minirhizotronentechnik. (*Treatments, species combinations and number of replications used in the competition experiment in Minirhizotron-technique*).

Treatment	Species combination	No. of Replication
Control	<i>Acacia longifolia</i>	5
Control	<i>Halimium halimifolium</i>	4
Control	<i>Pinus pinea</i>	4
Intraspecific	<i>A. longifolia</i> vs. <i>A. longifolia</i>	5
Intraspecific	<i>H. halimifolium</i> vs. <i>H. halimifolium</i>	5
Intraspecific	<i>P. pinea</i> vs. <i>P. pinea</i>	5
Interspecific	<i>A. longifolia</i> vs. <i>H. halimifolium</i>	5
Interspecific	<i>A. longifolia</i> vs. <i>P. pinea</i>	5

Der Versuch wurde nach 11 Wochen beendet, nachdem die Wurzeln der Pflanzen den Boden des Minirhizotron erreicht hatten. Dann wurden die Minirhizotrone geöffnet und die Pflanzen entnommen, gewaschen und in Wurzel, Spross und Blätter geteilt. Die Wurzeln wurden vollständig gescannt und analysiert. Anschließend wurden die Pflanzenfragmente bei 70°C für 48 h bis zur Gewichtskonstanz getrocknet und die Biomassen bestimmt.

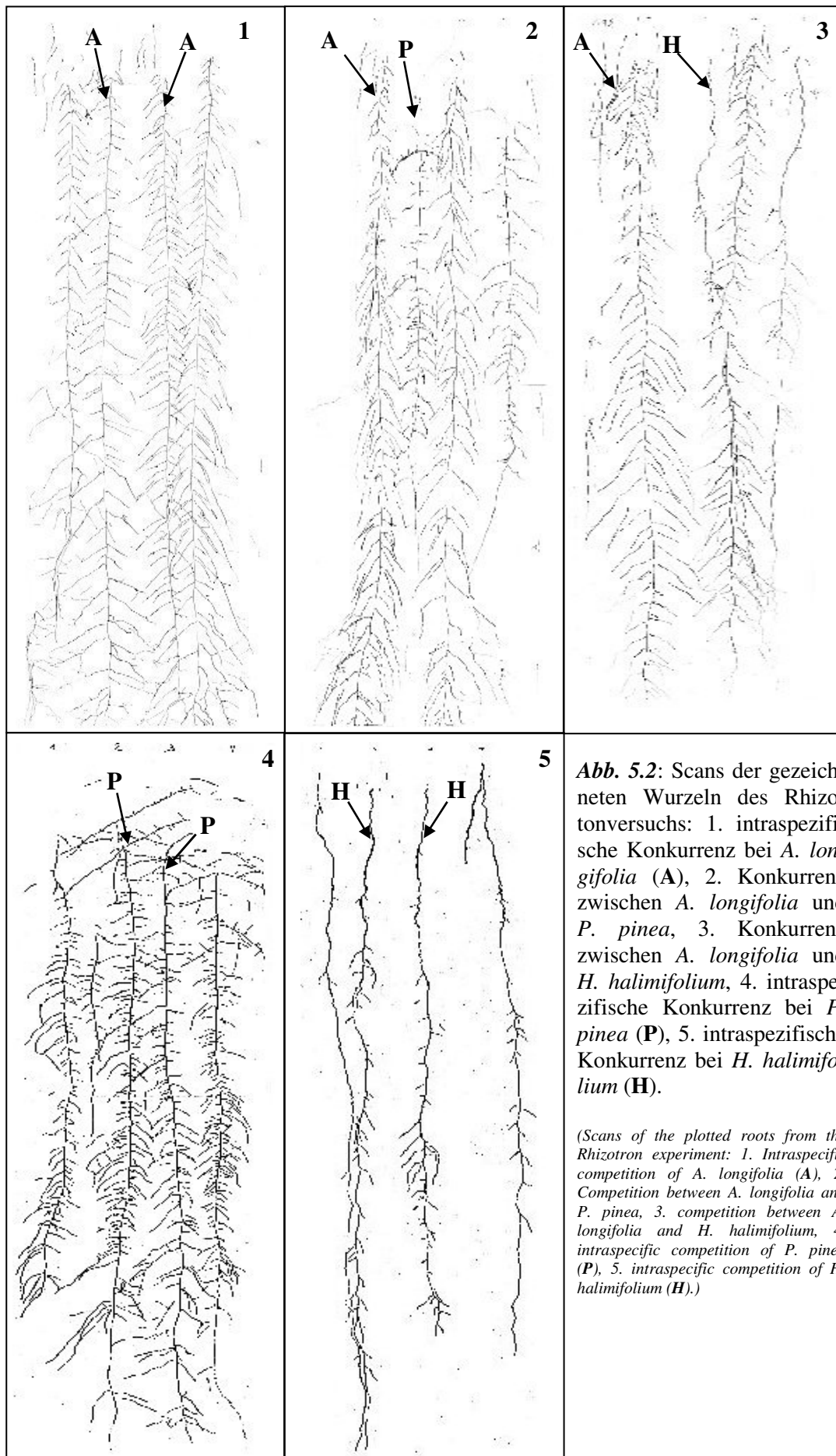


Abb. 5.2: Scans der gezeichneten Wurzeln des Rhizotronversuchs: 1. intraspezifische Konkurrenz bei *A. longifolia* (A), 2. Konkurrenz zwischen *A. longifolia* und *P. pinea*, 3. Konkurrenz zwischen *A. longifolia* und *H. halimifolium*, 4. intraspezifische Konkurrenz bei *P. pinea* (P), 5. intraspezifische Konkurrenz bei *H. halimifolium* (H).

(Scans of the plotted roots from the Rhizotron experiment: 1. Intraspecific competition of *A. longifolia* (A), 2. Competition between *A. longifolia* and *P. pinea*, 3. competition between *A. longifolia* and *H. halimifolium*, 4. intraspecific competition of *P. pinea* (P), 5. intraspecific competition of *H. halimifolium* (H).)

Konkurrenzexperiment in Röhren (K2)

Das zweite Konkurrenzexperiment konzentrierte sich auf das Konkurrenzverhalten der Arten in der Phase des expansiven Wachstums, d.h. die Pflanzen können am natürlichen Standort als etabliert betrachtet werden und beginnen den verfügbaren Raum zu erschließen (Urbanska 1992). Der Versuch wurde im Gewächshaus unter halbkontrollierten Bedingungen durchgeführt (Langtag: 8–20 h Beleuchtung durch Zusatzlampen, 25/15°C Tag-Nachtwechsel). Die Klimabedingungen sind in Abb. 5.3 dargestellt.

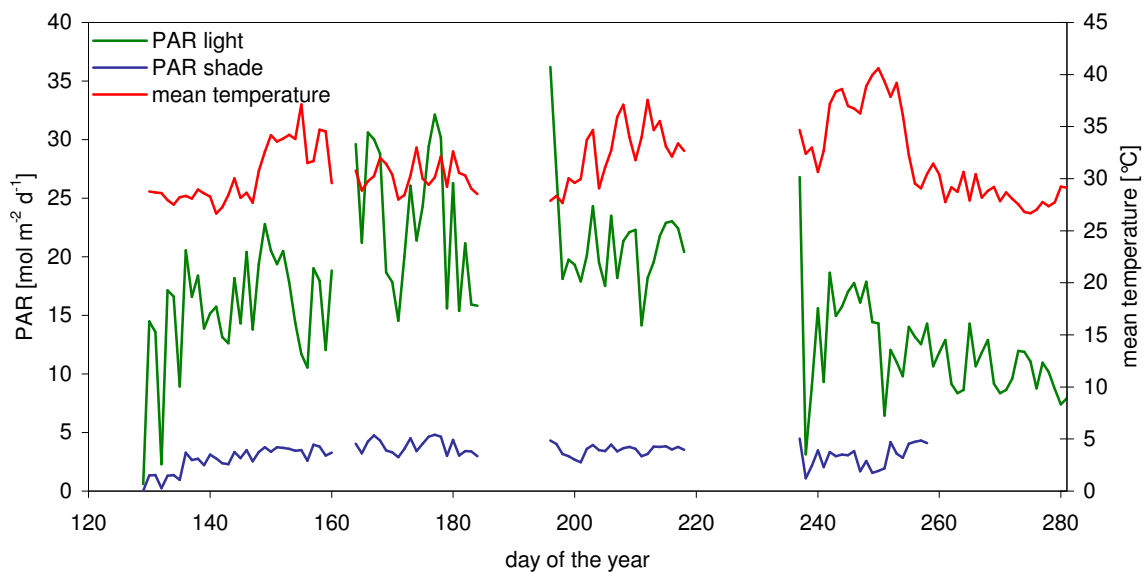


Abb. 5.3: Licht- und Temperaturverlauf im Gewächshaus während der letzten 151 Tage des Konkurrenzexperiments (*Light and temperature of the greenhouse during the final 151 days of the competition experiment*).

Als Pflanzgefäße dienten PVC-Röhren mit einer Höhe von 70 cm und einem Durchmesser von 10,5 cm. Das Volumen in den Röhren betrug somit 6,65 dm^3 . Die Röhren wurden mit gewaschenem Wesersand der Korngröße 0-1 mm befüllt. Damit sich keine Staunässe bilden konnte, waren die Röhren sowohl an der Unterseite wie auch am unteren Ende mit Löchern versehen. Um einen Sandverlust durch die Löcher zu verhindern, wurde ein feines Flies über die Löcher gelegt. Die Röhren wurden zudem auf metallene Lochplatten gestellt, um eine gute Belüftung und Staunässe zu vermeiden.

In Pikierkisten bis zum ersten Blatt vorgezogene Keimlinge der drei Versuchspflanzenarten wurden in einem additiven Versuchsdesign gepflanzt. Eine Einzelpflanze diente als Kontrolle. Die intraspezifische Konkurrenzbehandlung bestand aus zwei Pflanzen einer Art und die interspezifische Behandlung aus je zwei Pflanzen der konkurrierenden Arten. Die Anordnung erfolgte wie in Abb. 5.4 dargestellt.

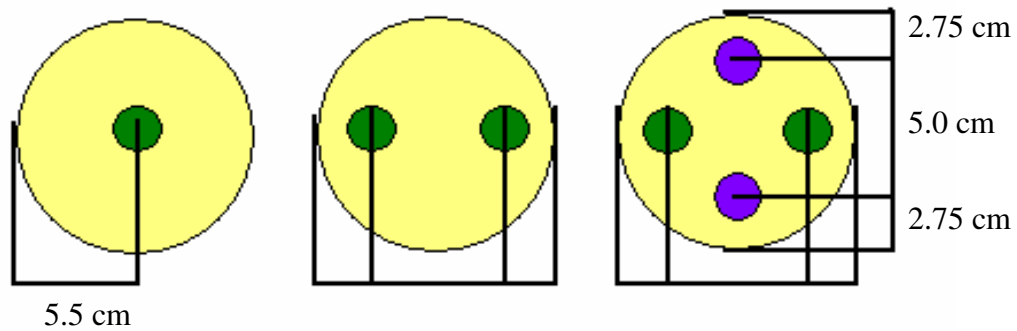


Abb. 5.4: Experimentelles, additives Konkurrenzdesign des Gewächshausexperiments, Kreise und Farben symbolisieren einzelne Pflanzen bzw. Arten (*Experimental additive competition design of the greenhouse experiment, circles and colours indicate single plants and species, respectively*).

Alle Pflanzen wurden wöchentlich mit 100 ml einer einfachen Hoagland-Lösung gedüngt (Zusammensetzung siehe Kap. 2). Die Röhren wurden während des 31 Wochen dauernden Versuchs wöchentlich rotiert, um einen Effekt durch uneinheitliche Lichtverhältnisse und möglichen Luftzug in Türnähe zu vermeiden.

Nach Beendigung des Experiments wurden die Pflanzen geerntet, gewaschen und in die Pflanzenkompartimente Blatt, Spross und Wurzeln geteilt. Es wurden Blattzahl und -fläche, Sprosslänge und spezifische Wurzellänge, -oberfläche und -volumen mittels Flachbrettscanner und Analysesoftware (s.o.) bestimmt. Mit Hilfe der Biomasse des gescannten Wurzelfragments und der gesamten Wurzelbiomasse wurde anschließend auf die gesamte Wurzellänge, -oberfläche und -volumen hochgerechnet.

5.3.2 $\Delta^{15}\text{N}$ Methode

Die Konkurrenz um Stickstoff wurde mittels markiertem $^{15}\text{NH}_4$ bzw. $^{15}\text{NO}_3$ untersucht. 48 h vor der Ernte des Konkurrenzexperiments (Röhrenexperiment) wurde die Markierung durchgeführt. 10 ml einer 1:2 Mischlösung in Form von Ammoniumsulfat ($(^{15}\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$; 95 % angereichert) und Kaliumnitrat (K^{15}NO_3 ; 99 % angereichert) (Fa. Chemotrade, Leipzig, Deutschland) wurden mit Hilfe einer Spritze etwa 5 cm tief in den Boden injiziert. Die Injektion wurde genau in der Mitte der konkurrierenden Pflanzen durchgeführt. Nach exakt 48 h Inkubation wurden die Pflanzen geerntet und aufgearbeitet (siehe oben). Anschließend wurde die Anreicherung von ^{15}N mit einem continuous flow- Massenspektrometer (IsoPrime, GV Instruments, Manchester, UK) in Verbindung mit einem C/N-Analysator (vario EL, Elementar Analysensysteme GmbH, Hanau) als Verbrennungseinheit gemessen. Die Häufigkeit von ^{15}N wurde gemessen als

$$\delta^{15}\text{N} (\text{‰}) = 1000 \cdot (\text{R}_{\text{sample}} - \text{R}_{\text{standard}}) / \text{R}_{\text{standard}} \quad (1)$$

mit $\text{R} = {}^{15}\text{N} / {}^{14}\text{N}$ und relativ zum atmosphärische $\delta^{15}\text{N} (= 0)$ ausgedrückt (Shearer and Kohl 1989). Die Analysengenauigkeit lag über $\pm 0.2 \text{ ‰}$. Anschließend wurde der ${}^{15}\text{N}$ -Überschuss gegenüber dem natürlichen ${}^{15}\text{N}$ Gehalt wie folgt berechnet:

Umstellung der Formel (1) nach ${}^{15}\text{N}/{}^{14}\text{N}$ mit $\text{R}_{\text{standard}} = 3,7137 \cdot 10^{-3}$ (das natürliche Verhältnis der Luft ${}^{15}\text{N}:{}^{14}\text{N} = 0,368:99,63$):

$$\frac{{}^{15}\text{N}}{{}^{14}\text{N}} = (\delta + 1000) * 3,7137 * 10^{-6} \quad (2)$$

Berechnung des atomaren, prozentualen Anteils ${}^{15}\text{N}$ in der Biomasse aus (2)

$$\text{Atom \% } {}^{15}\text{N} = \frac{{}^{15}\text{N} / {}^{14}\text{N}}{1 + {}^{15}\text{N} / {}^{14}\text{N}} \quad (3)$$

Berechnung des N-Gehaltes in μmol aus der Trockenmasse und dem N % der Biomasse (erhalten aus der Isotopenanalyse):

$$\text{N}_{\text{DW}} [\text{g}] = \frac{\text{N}}{\text{gesamt Biomasse}} = \frac{\text{Biomasse} [\text{g}]}{\% \text{ N der Biomasse}} * 100 \quad (4)$$

$$\text{N}_{\text{DW} [\mu\text{mol}]} = \frac{\text{N}_{\text{DW}} [\text{g}]}{14,007 * 10^6} \quad (5)$$

Berechnung des ${}^{15}\text{N}$ Gehaltes aus den Ergebnissen der Formeln (3) und (5) in nmol:

$${}^{15}\text{N} [\text{nmol}] = \frac{\text{N}_{\text{DW}} [\mu\text{mol}]}{\text{Atom \% } {}^{15}\text{N}} \quad (6)$$

Berechnung des natürlichen ^{15}N Gehaltes der Biomasse

$$^{15}\text{N}_{\text{nat}} = \frac{^{15}\text{N} [\mu\text{mol}]}{0,386 * 10^5} \quad (7)$$

Die Differenz zwischen den Ergebnissen aus (6) und (7) ergibt den Überschuss an ^{15}N in der Biomasse, also die aufgenommenen Menge an Stickstoffisotopen.

5.3.3 Relative competition intensity (RCI) und relative neighbour effect (RNE)

In der Literatur werden sehr viele verschiedene Indices verwendet, um Konkurrenz zu beschreiben. Eine detaillierte Ausführung und Diskussion einiger der verschiedenen Indices wurde von Weigelt und Jolliffe (2003) durchgeführt. Einer der gebräuchlichsten Indices ist dabei der relativ competitive intensity - Index (RCI), der das Auftreten einer Art (Yield, Biomasse, RGR, Deckung, u.a.) in Konkurrenz mit dem Auftreten der Art ohne Konkurrenz in Beziehung setzt. Wilson und Keddy (1986) bezogen die Konkurrenz auf einzeln wachsende Kontrollpflanzen und berechneten den RCI (als diffuse competition) als:

$$\text{RCI} = \frac{(P_{\text{contr}} - P_{\text{mix}})}{P_{\text{contr}}}$$

mit P = Performance (Leistung) einer Art in Konkurrenz (mix) bzw. als Kontrolle (contr).

RCI ist somit der Anteil der Verringerung der Leistung bezogen auf die Gegenwart von Nachbarn. Er ist 0, wenn die Nachbarn keinen Effekt auf die Leistung haben, und 1, wenn Konkurrenzausschluss auftritt. Ist die Leistung einer Pflanze in Gegenwart von Nachbarn größer, wird der RCI negativ und man spricht von Förderung. Förderung tritt häufig bei harschen Umweltbedingungen auf (Bertness & Hacker 1994). Bei starker Förderung kann der RCI sehr negativ werden (< -1). In diesem Fall kann es zu einer Überbewertung der Förderung gegenüber der Konkurrenz aufgrund einer verzerrten Datenverteilung kommen (Markham & Chanway 1996). Aus diesem Grund haben Markham und Chanway (1996) den relative neighbour effect - Index (RNE) vorgeschlagen. Der RNE ist eine Modifikation des RCI berechnet nach Wilson und Keddy (1986). Markham und Chanway (1996) beziehen in ihrer Berechnung die Differenz zwischen Kontrolle und Konkurrenzbehandlung auf die Pflanze mit

der größten Leistung. Der RNE erreicht somit Werte zwischen 1 und -1, wobei ein negativer Wert für Förderung, ein positiver für Konkurrenz steht. Der Vorteil gegenüber dem RCI liegt in der Beschränkung der Werte auf den Bereich zwischen 1 und -1 und eine ausgewogene Datenverteilung wird gewährleistet.

Der relative neighbour effect (RNE) berechnet sich nach folgender Formel (Markham & Chanway 1996):

$$\text{RNE} = \frac{(P_{\text{contr.}} - P_{\text{mix}})}{x}, \quad x = P_{\text{contr.}} \text{ wenn } P_{\text{contr.}} > P_{\text{mix}}; P_{\text{mix}} \text{ wenn } P_{\text{mix}} > P_{\text{contr.}}$$

Für die Berechnung des RNE wurden verschiedene Kontrollen herangezogen, um einen Dichteeffekt, der durch das Versuchsdesign entstand, zu minimieren. Bei der Berechnung des RNE für die intraspezifischen Konkurrenz wurde auf die Einzelkontrolle Bezug genommen und für die Berechnung der interspezifischen Konkurrenz auf die intraspezifischen Konkurrenzbehandlung. Durch den Bezug auf unterschiedliche Kontrollen, wurden der Versuch in zwei Parallelexperimente aufgeteilt, die auf Grund der Parallelkultur bei gleichen Bedingungen und der Verwendung des RNE, der zur allgemeinen Vergleichbarkeit entwickelt wurde, direkt miteinander vergleichbar sind.

Datenauswahl

„Ratios are very effective at obscuring knowledge of relationships between variables“ („Verhältnisse sind sehr wirksam im Verschleiern von Beziehungen zwischen Variablen“), mit dieser Aussage von Jasienski und Bazzaz (1999) wird eines der grundlegenden Probleme der Verwendung von Verhältnissen beschrieben. Ein Verlust an Informationen im Vergleich zu den Ausgangsdaten ist unvermeidbar die Folge einer Vermengung von mehreren Variablen in einem Index (Jolliffe 2000, Weigelt & Jolliffe 2003). Darüber hinaus wird die statistische Qualität mit der Zahl der verwendeten Parameter bei der Bildung eines Index schwerer nachvollziehbar (Firbank & Watkinson 1990, Jasienski & Bazzaz 1999). Alle Nachteile von Verhältnissen – Informationsverlust, Verschleierungen von Verhältnissen und ein Verlust an statistischer Qualität - werden mit der Anzahl der verwendeten Parameter oder mit der Verwendung von Verhältnissen zur Bildung von Verhältnissen schwerwiegender (Jasienski & Bazzaz 1999, Weigelt & Jolliffe 2003). Aus diesem Grunde wurden ausschließlich Primärdaten (Biomassen, Blattfläche, etc.) zur Berechnung des RNE herangezogen.

5.4 Ergebnisse

5.4.1 Rhizotron – Experiment (K1)

Das Rhizotron - Experiment betrachtet das Konkurrenzverhalten der invasiven Art gegenüber den heimischen Arten während der Etablierungsphase.

5.4.1.1 Root elongation rate (RER) und Wurzelarchitektur

RER wurde aus dem wöchentlichen Zuwachs der durch das Sichtfenster erkennbaren Wurzeln über den Versuchsverlauf in cm pro Woche ermittelt. In Abb. 5.5 ist die RER in Abhängigkeit von der Konkurrenzbehandlung aufgetragen. Unabhängig von der Art der Konkurrenz zeigte *A. longifolia* die größten Wurzelzuwächse. Während die interspezifische Konkurrenz mit *P. pinea* und die intraspezifische Konkurrenz keine Auswirkung auf die RER hatten, war sie in der interspezifischen Konkurrenz mit *H. halimifolium* signifikant um 54% ($p < 0.05$) gegenüber der Kontrolle reduziert. *P. pinea* wurde durch die Konkurrenzbehandlungen nicht signifikant in der RER beeinflusst. Dasselbe Ergebnis konnte für *H. halimifolium* ermittelt werden, wobei die Zuwächse hier die signifikant niedrigsten Werte aufwiesen.

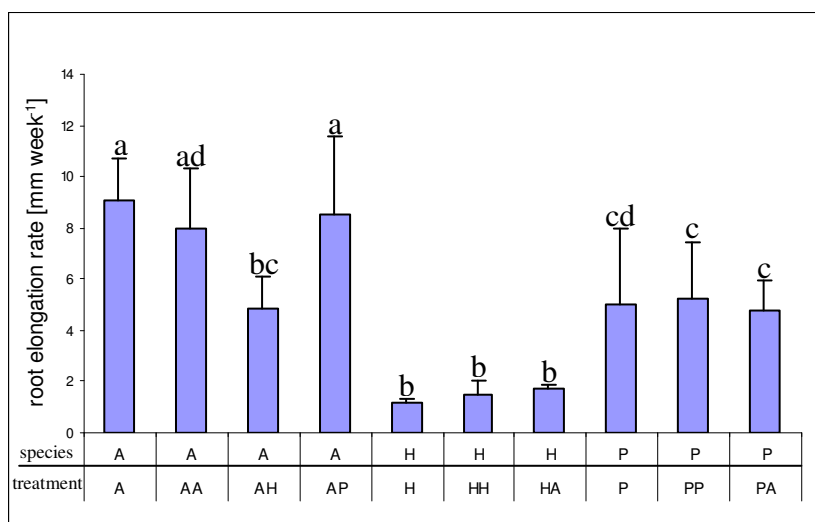


Abb. 5.5: Wurzelzuwachsrate [mm*week⁻¹] von *A. longifolia*, *H. halimifolium* und *P. pinea* als Einzelkontrolle (A, H, P), bei intraspezifischer (AA, HH, PP) und interspezifischer Konkurrenz (AH, AP), Buchstaben zeigen signifikante Unterschiede zwischen Behandlungen und Arten (one-way ANOVA, $p < 0.05$, $n = 4-5$)

(Root elongation rate [mm*week⁻¹] of *A. longifolia*, *H. halimifolium* and *P. pinea* as single control plant (A, H, P), in intraspecific competition (AA, HH, PP) and interspecific competition (AH, AP); lower case letters indicate significant differences between treatments and species (one-way ANOVA, $p < 0.05$, $n = 4-5$).

Die Wurzelarchitektur der Arten, ermittelt aus den Wurzeln der geernteten Pflanzen, wurde durch Konkurrenz unterschiedlich beeinflusst (Tab. 5.2). Konkurrenz reduzierte die Verzweigungshäufigkeit und die Zahl der Wurzelenden von *A. longifolia* signifikant. Wurzelvolumen,

-oberfläche und -länge erfuhren ebenfalls eine Reduktion, die aber statistisch nicht signifikant war. Während die intraspezifische Konkurrenz den geringsten Einfluss zeigte, führte die interspezifische Konkurrenz mit *H. halimifolium* zu einer starken Verringerung der Wurzellänge, -verzweigung und -enden. *P. pinea* wurde in allen morphologischen Wurzelparametern außer in der Wachstumsrate signifikant beeinflusst. Konkurrenz führte jeweils zu einer Reduktion der Parameter, die intraspezifisch stärker ausfiel (nicht signifikant). *H. halimifolium* wurde in seiner Wurzelarchitektur nicht sichtbar beeinflusst, was möglicherweise auf die kleinen Werte zurückzuführen ist. Einzig die Verzweigung der Wurzeln war in Konkurrenz mit *A. longifolia* signifikant erhöht.

Tabelle 5.2: Root architecture during seedling establishment dependent on competition

Mittelwerte und Standardabweichung der Wurzelmorphologie aus dem Rhizotronexperimenten aller Arten als Einzelkontrolle (A, H, P) und in Konkurrenz: intraspezifisch (AA, HH, PP) und interspezifisch (AH, AP, HA, HP), kleine Buchstaben zeigen signifikante Unterschiede zwischen den Behandlungen an (ANOVA, $P < 0,05$; $n = 5$).

Mean values and standard deviation of root morphology from the Rhizotron experiment of each species grown as single control plant (A, H, P) and in competition: intraspecific (AA, HH, PP) and interspecific (AH, AP, HA, PA); lower case letters indicate significant differences between treatments (ANOVA, $P < 0.05$; $n = 5$).

		Root surface area [m ²]	Root volume [m ³]	Root length [m]	Root forks	Root tips
<i>A. longifolia</i>						
control	A	518 ± 199 ^a	30 ± 14 ^a	1525 ± 561 ^a	2477 ± 1189 ^a	1956 ± 751 ^a
Intraspecific competition	AA	381 ± 173 ^a	20 ± 11 ^a	1146 ± 418 ^a	1382 ± 767 ^{ab}	1186 ± 425 ^{ab}
Interspecific competition	AH	268 ± 167 ^a	14 ± 9 ^a	783 ± 488 ^a	324 ± 441 ^b	817 ± 534 ^b
Interspecific competition	AP	252 ± 104 ^a	12 ± 6 ^a	861 ± 270 ^a	1091 ± 1001 ^b	922 ± 192 ^b
<i>H. halimifolium</i>						
control	H	5.6 ± 3.1 ^a	0.09 ± 0.08 ^a	82.8 ± 26.7 ^a	68 ± 47 ^a	139 ± 56 ^a
Intraspecific competition	HH	5.1 ± 2.8 ^a	0.10 ± 0.09 ^a	70.7 ± 26.6 ^a	94 ± 116 ^a	96 ± 27 ^a
Interspecific competition	HA	6.9 ± 3.3 ^a	0.12 ± 0.09 ^a	88.6 ± 21.1 ^a	1312 ± 531 ^b	88 ± 8 ^a
<i>P. pinea</i>						
control	P	889 ± 224 ^a	64 ± 18 ^a	1116 ± 364 ^a	1597 ± 1187 ^a	4773 ± 1677 ^a
Intraspecific competition	PP	426 ± 84 ^b	30 ± 8 ^b	577 ± 184 ^b	540 ± 370 ^a	2028 ± 747 ^b
Interspecific competition	PA	532 ± 140 ^b	36 ± 8 ^b	723 ± 283 ^{ab}	845 ± 309 ^a	2086 ± 743 ^b

Die aus den Zeichnungen ermittelten Wurzellängen am Ende des Versuchs korrelierten bei *P. pinea* gut mit der tatsächlichen Wurzellänge der Pflanzen ($R^2 = 0,65$). Die tatsächlich Wurzellänge am Versuchsende wurde hier um etwa 60 % unterschätzt, d.h. mehr als die Hälfte der Wurzeln waren außerhalb des Sichtbereiches in tieferen Schichten des Rhizotrons. Die Wurzellängen von *A. longifolia* und *H. halimifolium* korrelierten kaum mit den tatsächlichen Längen ($R^2 = 0,05$ bzw. $R^2 = 0,03$). Bei *A. longifolia* betrug die Abweichung von der tatsächlichen Wurzellänge 65-75 %, bei *H. halimifolium* 10-40 %. Für diese Abweichungen von den tatsächlichen Wurzellängen müssen einerseits methodische Ungenauigkeiten beim Abzeich-

nen, die aufgrund der zum Teil feinen, durchscheinenden und farblosen und damit schwer erkennbaren Wurzeln entstanden sind, wie andererseits auch die Tatsache, dass nur ein kleiner Teil der Wurzeln sichtbar war, verantwortlich gemacht werden. Dies deutet jedoch auch auf eine stärkere Durchwurzelung des Wurzelraumes durch *A. longifolia* hin. Trotz der Einschränkungen erlaubt diese Methode eine nicht destruktive Ermittlung von Wurzelwachstum und Wurzelarchitektur und lässt eindeutige Schlüsse über das Wurzelwachstum der Arten im Vergleich zu.

5.4.1.2 Biomassenallokationsmuster und Blattmorphologie

Die Muster der Biomassenallokation in der Etablierungsphase unterschieden sich deutlich zwischen der invasiven und den heimischen Arten (Tabelle 5.3). Während die Konkurrenz marginalen oder keinen Einfluss auf das Allokationsmuster der heimischen Arten hatte (*P. pinea* wies eine Reduktion der RMR und eine Erhöhung von LMR bei interspezifischer Konkurrenz mit *A. longifolia* auf), wurde die relative Biomassenallokation der invasiven *A. longifolia* signifikant vom Typ der Konkurrenz beeinflusst. Bei intra- bzw. interspezifischer Konkurrenz mit *H. halimifolium* wurde 45 % bzw. 47 % mehr Biomasse in die Wurzeln (RMR) verlagert und weniger in die Blätter (LMR), was zu einem erhöhten root/shoot Verhältnis führte. *P. pinea* hatte keinen Effekt auf diese Parameter, während es seinerseits in Anwesenheit von *Acacia* ein geringeres root/shoot aufwies. *H. halimifolium* andererseits wies keinen signifikanten Einfluss im root/shoot durch Konkurrenz auf. SLA und SLM aller Arten wurden durch die Behandlungen nicht signifikant beeinflusst. Die Blattbiomasse von *A. longifolia* war in Konkurrenz gegenüber der Kontrolle reduziert. Auch die Gesamtbiomasse war signifikant bei interspezifischer Konkurrenz um ca. 60 % reduziert.

Tabelle 5.3: Veränderungen der Morphologie und der Allokation auf Grund von Konkurrenz während der Etablierung der Keimlinge

Mittelwerte und Standardabweichung aus dem Rhizotronversuch aller Arten als Einzelkontrolle (A, H, P) und in Konkurrenz: intraspezifisch (AA, HH, PP) und interspezifisch (AH, AP, HA, PA); kleine Buchstaben zeigen signifikante Unterschiede zwischen Behandlungen an (ANOVA, $p < 0.05$; $n = 5$).

(Mean values and standard deviation of parameters from the Rhizotron experiment of each species grown as single control plant (A, H, P) and competition: intraspecific (AA, HH, PP) and interspecific (AH, AP, HA, PA); lower case letters indicate significant differences between treatments (ANOVA, $P < 0.05$; $n = 5$)

		Leaf [mg DW]	Stem [mg DW]	Root [mg DW]	Total [mg DW]	LMR [g*g ⁻¹]	SMR [g*g ⁻¹]	RMR [g*g ⁻¹]	Root/shoot [g*g ⁻¹]	Leaf area [cm ²]	SLA [m ² *kg ⁻¹]	SLM [kg*m ⁻²]
<i>A. longifolia</i>												
control	A	210 ± 75 ^a	28 ± 9 ^a	153 ± 73 ^a	391 ± 146 ^a	0.54 ± 0.06 ^a	0.07 ± 0.01 ^a	0.38 ± 0.07 ^a	0.64 ± 0.20 ^a	21.1 ± 7.8 ^a	10.0 ± 0.4 ^a	99 ± 4 ^a
Intraspecific competition	AA	93 ± 45 ^b	15 ± 6 ^a	121 ± 48 ^a	229 ± 99 ^{ab}	0.40 ± 0.03 ^b	0.07 ± 0.01 ^a	0.53 ± 0.03 ^b	1.15 ± 0.12 ^{bc}	8.5 ± 1.9 ^b	10.2 ± 3.0 ^a	105 ± 32 ^a
interspecific competition	AH	84 ± 20 ^b	18 ± 6 ^a	114 ± 39 ^a	216 ± 54 ^b	0.35 ± 0.04 ^b	0.09 ± 0.04 ^a	0.56 ± 0.08 ^b	1.19 ± 0.32 ^b	6.8 ± 0.6 ^b	7.4 ± 1.3 ^a	146 ± 18 ^a
interspecific competition	AP	92 ± 54 ^b	17 ± 10 ^a	74 ± 31 ^a	182 ± 95 ^b	0.49 ± 0.03 ^a	0.09 ± 0.01 ^a	0.43 ± 0.05 ^a	0.75 ± 0.17 ^{ac}	8.9 ± 5.8 ^b	5.4 ± 1.0 ^a	107 ± 10 ^a
<i>H. halimifolium</i>												
control	H	6.6 ± 2.1 ^a	2.0 ± 0.4 ^a	7.5 ± 3.0 ^a	16.0 ± 5.1 ^a	0.41 ± 0.01 ^a	0.13 ± 0.04 ^a	0.46 ± 0.04 ^a	0.85 ± 0.15 ^a	0.5 ± 0.2 ^a	8.6 ± 2.7 ^a	126 ± 40 ^a
Intraspecific competition	HH	8.8 ± 2.3 ^a	2.5 ± 0.6 ^a	6.8 ± 2.1 ^a	18.2 ± 4.1 ^a	0.49 ± 0.08 ^a	0.14 ± 0.01 ^a	0.37 ± 0.08 ^a	0.62 ± 0.22 ^a	0.6 ± 0.1 ^a	7.1 ± 1.4 ^a	144 ± 29 ^a
interspecific competition	HA	7.5 ± 3.0 ^a	2.7 ± 1.2 ^a	8.1 ± 4.5 ^a	18.3 ± 8.5 ^a	0.42 ± 0.03 ^a	0.16 ± 0.05 ^a	0.43 ± 0.06 ^a	0.75 ± 0.17 ^a	0.7 ± 0.3 ^a	8.8 ± 1.7 ^a	116 ± 20 ^a
<i>P. pinea</i>												
control	P	749 ± 298 ^a	134 ± 61 ^a	742 ± 256 ^a	1625 ± 598 ^a	0.46 ± 0.03 ^a	0.08 ± 0.01 ^a	0.46 ± 0.03 ^a	0.85 ± 0.12 ^a	37.3 ± 13.6 ^a	5.1 ± 0.5 ^a	199 ± 21 ^a
Intraspecific competition	PP	575 ± 102 ^a	114 ± 30 ^a	492 ± 157 ^a	1182 ± 262 ^a	0.49 ± 0.06 ^{ab}	0.10 ± 0.01 ^a	0.41 ± 0.05 ^{ab}	0.71 ± 0.17 ^{ab}	34.6 ± 9.6 ^a	6.0 ± 0.9 ^a	171 ± 25 ^a
interspecific competition	PA	675 ± 180 ^a	106 ± 30 ^a	437 ± 101 ^a	1218 ± 297 ^a	0.55 ± 0.03 ^b	0.09 ± 0.01 ^a	0.36 ± 0.04 ^b	0.57 ± 0.09 ^b	35.8 ± 7.5 ^a	5.4 ± 1.0 ^a	189 ± 31 ^a

5.4.1.3 Relative Neighbour Effect (RNE) - Minirhizotrone

Der RNE ermöglicht Aussagen über die Toleranz einer Art gegenüber Konkurrenten bzw. den Effekt einer Art auf deren Konkurrenten. Damit ist es möglich ein Konkurrenzgefüge zwischen Arten in einem Ökosystem zu beschreiben.

In Abb. 5.6a-d ist der RNE bezüglich der Biomassen während der Etablierungsphase der Arten dargestellt. In Hinblick auf die Gesamtbiomasse erwies *A. longifolia* sich selbst als größter Konkurrent. *P. pinea* hatte den geringsten Effekt auf *A. longifolia* und wurde seinerseits im Wachstum nicht beeinflusst. *H. halimifolium* hatte einen stärkeren Effekt auf *A. longifolia*, wurde aber in Anwesenheit von *A. longifolia* seinerseits beeinträchtigt.

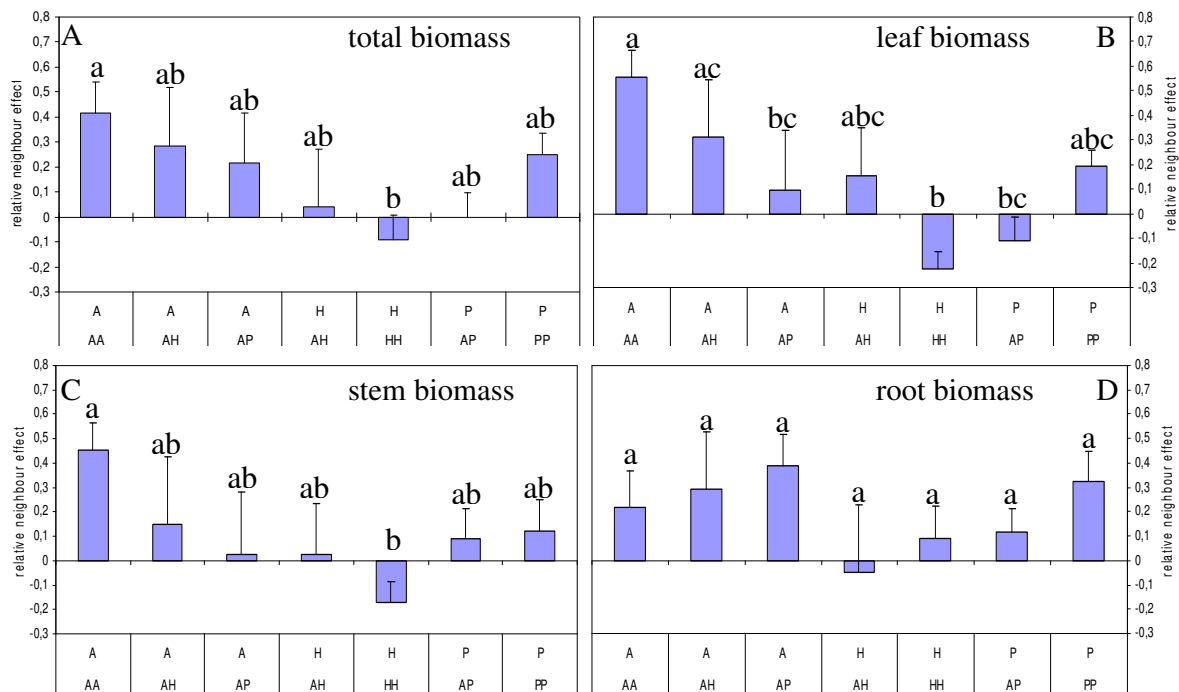


Abb. 5.6a-d: Relative neighbour effect (RNE) der intraspezifischen (AA, HH, PP) und interspezifischen Konkurrenz (AH, AP) der Biomassenparameter während der Pflanzenetablierung. A: Gesamtbiomasse, B: Blattbiomasse, C: Stammbiomasse, D: Wurzelbiomasse; Kleinbuchstaben zeigen signifikante Unterschiede Zwischen den Behandlungen an (ANOVA $p < 0.05$); Mittelwert mit S.E.

(Relative Neighbour Effect (RNE) of intraspecific competition (AA, HH, PP) and interspecific competition (AH, AP) on biomass parameters during plant establishment. A: total biomass, B: leaf biomass, C: stem biomass, D: root biomass; lower case letters indicate significant differences between treatments (ANOVA $p < 0.05$); mean \pm S.E. ($n = 5$).

Intraspezifisch waren die größten Effekte in der Blatt- und Sprossbiomasse von *A. longifolia* zu erkennen. Besonders die Wurzelbiomasse (Reduktion um 48 %) wurde in Anwesenheit von *P. pinea* beeinträchtigt. Die heimischen Arten wurden in allen Fragmenten durch die Anwesenheit von *A. longifolia* relativ geringfügig beeinflusst.

5.4.2 Konkurrenzexperiment (K2)

Das zweite Konkurrenzexperiment betrachtet das Konkurrenzverhalten zwischen der invasiven *A. longifolia* und den heimischen Arten nach der Etablierung. Wenn sich Pflanzen etablieren konnten wird hier sichtbar, wie durchsetzungsfähig sie bei steigendem Konkurrenzdruck sind.

5.4.2.1 Biomassenallokationsmuster und Blattmorphologie

Mit Ausnahme von root/shoot wurden die in Tabelle 5.3 und Abb. 5.7 dargestellten morphologischen Parameter und relativen Biomassenallokationen von *A. longifolia* und *H. halimifolium* durch die Konkurrenzbehandlungen nicht signifikant verändert. Das root/shoot Verhältnis von *A. longifolia* wurde

bei Konkurrenz gegenüber der Kontrolle verringert. Die Pflanzen bildeten hier relativ weniger Wurzelbiomasse. *H. halimifolium* hatte bei intraspezifischer Konkurrenz das geringste root/shoot Verhältnis während bei der Einzelpflanze root/shoot am größten war. *P. pinea* zeigte eine deutliche Veränderung in den dargestellten Allokationsparametern zwischen Kontrolle und Konkurrenzbehandlungen. Die Kontrollbehandlung zeigte eine signifikant geringere relative Allokation in die Blätter und den Stamm und eine höhere Allokation in die Wurzeln. Damit war das root/shoot Verhältnis signi-

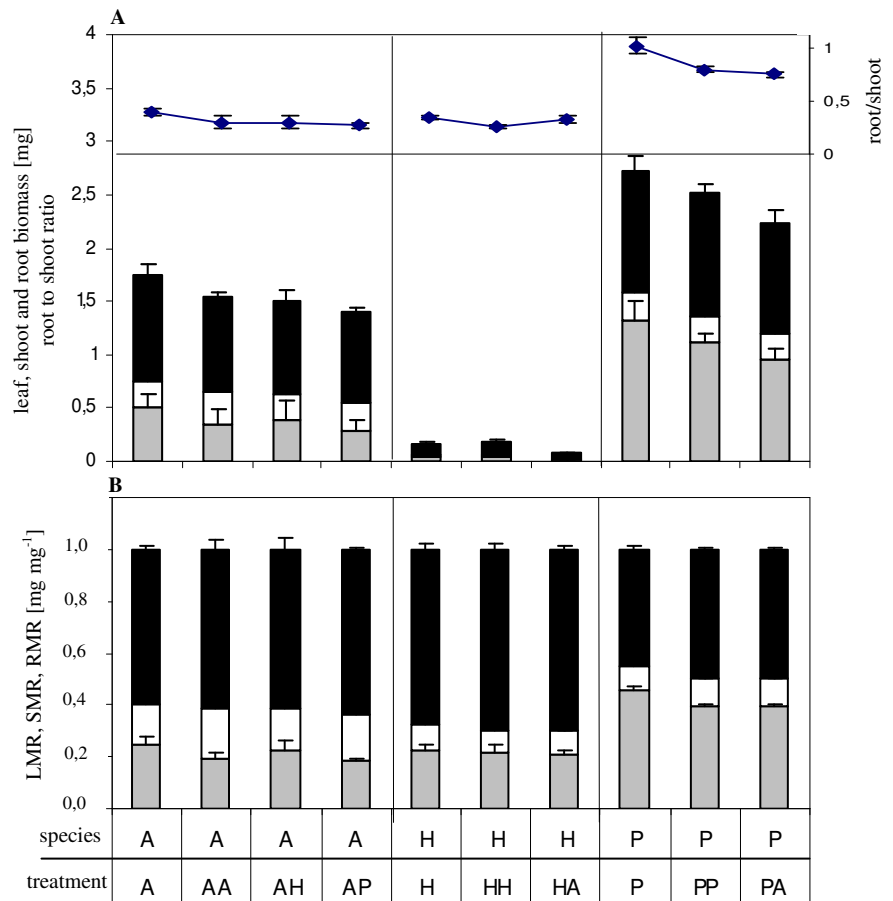


Abb.5.7: Einfluss der Konkurrenzbehandlungen auf (A) Blatt- (schwarze Balken), Stamm- (offene Balken), Wurzelbiomassen (graue Balken) und Wurzel-Spross-Verhältnis (Linien) und (B) die Allokation in Blätter (LMR, schwarze Balken), Stamm (SMR, offene Balken) und Wurzeln (RMR, graue Balken) der untersuchten Arten *A. longifolia*, *H. halimifolium* und *P. pinea*; **signifikante Unterschiede siehe Tabelle 5.4.**

(Influence of competition treatment onto (A) leaf (black bars), shoot (open bars), root (grey bars) biomass and root/shoot ratio (lines) and (B) the allocation pattern into leaf (LMR, black bars), stem (SMR, open bars) and root (RMR, grey bars) of the investigated species *A. longifolia*, *H. halimifolium* and *P. pinea*; significant differences see Table: 5.4)

Table 5.4: Morphologische und Allokationsänderungen auf Grund der Konkurrenz zwischen etablierten Keimlingen

Mittelwerte und Standardabweichung aus dem Konkurrenzversuch aller Arten als Einzelkontrolle (A, H, P) und in Konkurrenz: intraspezifisch (AA, HH, PP) und interspezifisch (AH, AP, HA, PA); kleine Buchstaben zeigen signifikante Unterschiede zwischen Behandlungen an (ANOVA, $p < 0.05$; $n = 7-10$).

Mean values and standard deviation of parameters from the competition experiment of each species grown as single control plant (A, H, P) and competition: intraspecific (AA, HH, PP) and interspecific (AH, AP, HA, PA); lower case letters indicate significant differences between treatments (ANOVA, $P < 0.05$; $n = 7-10$)

		Leaf [mg DW]	Stem [mg DW]	Root [mg DW]	Total [mg DW]	LMR [g*g ⁻¹]	SMR [g*g ⁻¹]	RMR [g*g ⁻¹]	Root/shoot [g*g ⁻¹]	Leaf area [cm ²]	SLA [m ² *kg ⁻¹]	LAR [cm ² *g ⁻¹]
<i>A. longifolia</i>												
control	A	989 ± 378 ^a	255 ± 126 ^a	500 ± 293 ^a	1743 ± 716 ^a	0.58 ± 0.05 ^a	0.15 ± 0.05 ^a	0.24 ± 0.08 ^a	0.39 ± 0.16 ^a	126 ± 49 ^a	12.8 ± 1.2 ^a	74 ± 10 ^a
Intraspecific competition	AA	893 ± 480 ^a	307 ± 255 ^a	337 ± 158 ^{ab}	1536 ± 743 ^a	0.59 ± 0.12 ^a	0.19 ± 0.13 ^a	0.19 ± 0.05 ^a	0.29 ± 0.10 ^b	109 ± 53 ^a	12.7 ± 1.5 ^a	75 ± 19 ^a
interspecific competition	AH	870 ± 552 ^a	248 ± 178 ^a	389 ± 277 ^{ab}	1486 ± 946 ^a	0.59 ± 0.14 ^a	0.16 ± 0.03 ^a	0.22 ± 0.12 ^a	0.30 ± 0.07 ^b	109 ± 69 ^a	12.7 ± 1.5 ^a	74 ± 18 ^a
interspecific competition	AP	859 ± 340 ^a	253 ± 111 ^a	264 ± 123 ^b	1398 ± 555 ^a	0.61 ± 0.03 ^a	0.18 ± 0.03 ^a	0.18 ± 0.03 ^a	0.27 ± 0.06 ^b	115 ± 46 ^a	13.6 ± 1.7 ^a	84 ± 13 ^a
<i>H. halimifolium</i>												
control	H	112 ± 73 ^a	16 ± 10 ^a	41 ± 26 ^a	168 ± 105 ^a	0.65 ± 0.06 ^a	0.09 ± 0.03 ^a	0.22 ± 0.07 ^a	0.35 ± 0.13 ^a	22 ± 16 ^a	19.6 ± 2.2 ^a	128 ± 19 ^a
Intraspecific competition	HH	95 ± 39 ^a	12 ± 6 ^a	34 ± 25 ^{ab}	140 ± 56 ^a	0.68 ± 0.10 ^a	0.08 ± 0.03 ^a	0.22 ± 0.10 ^a	0.26 ± 0.07 ^b	19 ± 7 ^a	20.1 ± 2.8 ^a	138 ± 28 ^a
interspecific competition	HA	50 ± 23 ^b	5 ± 2 ^b	17 ± 5 ^b	72 ± 27 ^b	0.68 ± 0.05 ^a	0.08 ± 0.02 ^a	0.21 ± 0.05 ^a	0.32 ± 0.06 ^{ab}	10 ± 4 ^b	19.5 ± 2.1 ^a	132 ± 12 ^a
<i>P. pinea</i>												
control	P	1140 ± 566 ^a	248 ± 136 ^a	1329 ± 483 ^a	2717 ± 1131 ^a	0.42 ± 0.04 ^a	0.09 ± 0.01 ^a	0.42 ± 0.05 ^a	1.01 ± 0.19 ^a	77 ± 49 ^a	6.5 ± 0.8 ^a	27 ± 5 ^a
Intraspecific competition	PP	1149 ± 372 ^a	253 ± 95 ^a	1120 ± 394 ^{ab}	2514 ± 842 ^a	0.46 ± 0.03 ^b	0.10 ± 0.01 ^b	0.36 ± 0.05 ^b	0.79 ± 0.11 ^b	74 ± 25 ^a	6.6 ± 0.6 ^a	31 ± 4 ^b
interspecific competition	PA	1039 ± 346 ^a	240 ± 95 ^a	964 ± 360 ^b	2243 ± 779 ^a	0.47 ± 0.03 ^b	0.11 ± 0.01 ^b	0.37 ± 0.04 ^b	0.75 ± 0.12 ^b	67 ± 22 ^a	6.5 ± 0.4 ^a	31 ± 2 ^b

fikant höher als bei Konkurrenz. Dies weist auf eine ausgesprochene Konkurrenz um Licht hin. Biomassen und Blattfläche der Arten wurden durch die Behandlungen nicht signifikant verändert.

5.4.2.2 Relative Neighbour Effect (RNE)

Die Effekte der Konkurrenzbehandlungen auf die Biomassen der Arten sind in Abb. 5.8a-d dargestellt. *A. longifolia* wurde bei der Bildung der Gesamtbiomasse weder durch *H. halimifolium* noch durch *P. pinea* nennenswert beeinträchtigt. Der RNE lag zwischen 0,07 und 0,17 und beschreibt *A. longifolia* als tolerant gegenüber den heimischen Arten. *P. pinea* erwies sich mit einem RNE von 0,1 ähnlich tolerant gegenüber *A. longifolia*, obwohl eine Erhöhung bezogen auf die intraspezifischen Konkurrenz festgestellt wurde. Der Konkurrenzeffekt war bei *H. halimifolium* am deutlichsten. Der RNE war mit 0,62 mehr als vierfach erhöht gegenüber *A.*

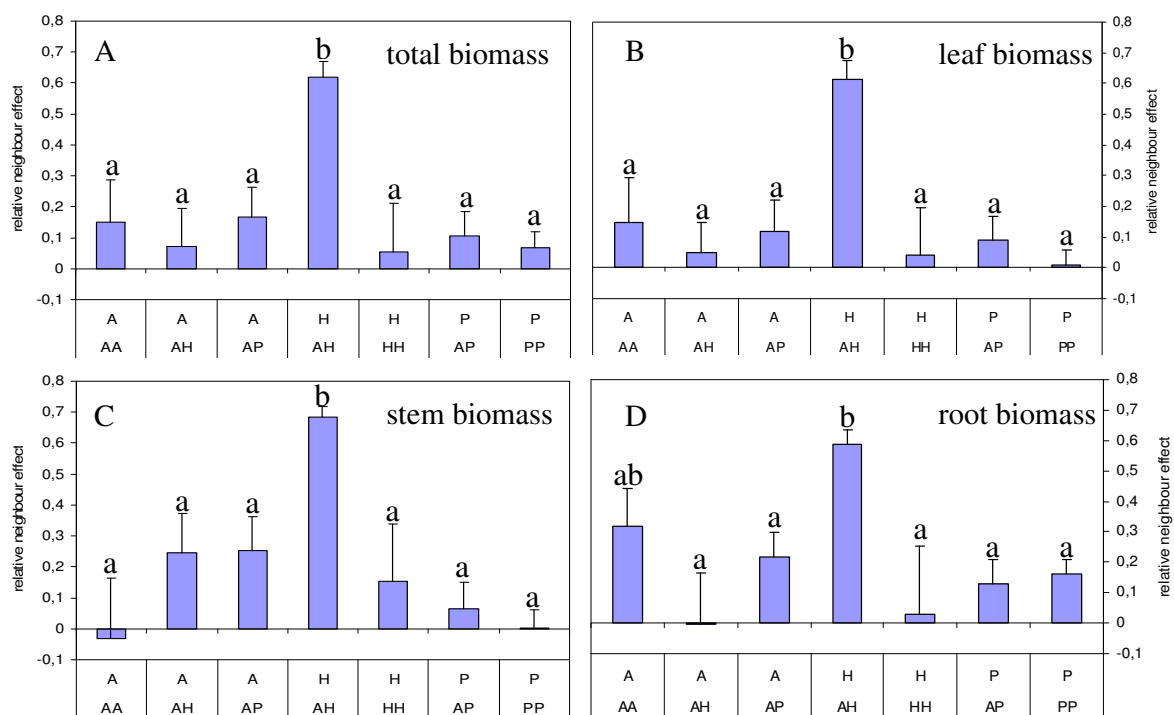


Abb. 5.8a-d: Relative neighbour effect (RNE) der intraspezifischen (AA, HH, PP) und interspezifischen Konkurrenz (AH, AP) der Biomassenparameter während der Pflanzenetablierung. A: Gesamtbiomasse, B: Blattbiomasse, C: Stammbiomasse, D: Wurzelbiomasse; Kleinbuchstaben zeigen signifikante Unterschiede zwischen den Behandlungen an (ANOVA $p < 0.05$); Mittelwert mit S.E.

(Relative Neighbour Effect (RNE) of intraspecific competition (AA, HH, PP) and interspecific competition (AH, AP) on established plants on biomass parameters. A: total biomass, B: leaf biomass, C: stem biomass, D: root biomass; lower case letters indicate significant differences between treatments (ANOVA $p < 0.05$); mean \pm S.E. ($n = 7-10$.)

longifolia und *P. pinea*. In dieser Größenordnung rangierte der RNE auch für die in Blatt, Spross und Wurzeln aufgedielerte Gesamtbiomasse von *H. halimifolium*. *A. longifolia* war am stärksten in Konkurrenz mit *H. halimifolium* in der Sprossbiomasse beeinflusst, während

die Blatt- und Wurzelbiomasse unbeeinflusst waren. Die Blattbiomasse war bei interspezifischer Konkurrenz mit *P. pinea* gering beeinflusst und vergleichbar mit dem der intraspezifischen Konkurrenz. Stärker beeinflussend war die Anwesenheit von *P. pinea* mit einem RNE von 0,25 bzw. 0,21 bei der Spross- bzw. Wurzelbiomasse von *A. longifolia*. Die intraspezifische Konkurrenz wirkte deutlich weniger stark auf die Sprossbiomasse aber stärker auf die Wurzelbiomasse. *P. pinea* war in allen Biomassen weniger beeinflusst als die anderen Arten. Dennoch war der RNE der interspezifischen Konkurrenz geringfügig erhöht gegenüber der intraspezifischen.

5.4.2.3 ¹⁵N labelling Experiment

Der ¹⁵N-Überschuss der Wurzel war bei *A. longifolia* am größten, d.h. diese Art konnte am meisten Stickstoff in der verfügbaren Zeit von 48 h aufnehmen. *P. pinea* und *H. halimifolium* wiesen trotz signifikant verschiedener Wurzelbiomassen einen ähnlich großen ¹⁵N-Überschuss auf (Abb. 5.9). Konkurrenz wirkte sich unterschiedlich auf die Stickstoffaufnahme der Arten aus. *A. longifolia* zeigte im Vergleich zur Kontrolle eine tendenzielle, nicht signifikante Reduktion der Stickstoffaufnahme und der Wurzelbiomasse als Reaktion auf Konkurrenz. Auffällig war, dass die Aufnahme in der interspezifischen Konkurrenz mit *Halimium* um etwa 25 % über der Rate der intraspezifischen Konkurrenz lag obwohl die spezifische ¹⁵N-Aufnahme von *H. halimifolium* größer war (siehe Anhang, Abb. 8.2). Die Aufnahme war mit der Wurzelbiomasse ($R^2 = 0.545$, $p < 0.001$) korreliert. Der Einfluss von Konkurrenz auf die Nährstoffaufnahme von *H. halimifolium* war abhängig von der Nachbarart. Die invasive *A. longifolia* führte zu einer signifikanten Abnahme der N-Aufnahme von *H. halimifolium*, während intraspezifische Konkurrenz keinen Einfluss verglichen mit der Kontrolle hatte. Die Abnahme war stark mit der Wurzelbiomasse korreliert ($R^2 = 0.879$, $p < 0.001$). *P. pinea* reagierte vorwiegend mit einer Reduktion der Wurzelbiomasse, die in Konkurrenz mit *A. longifolia* am stärksten war. Die Nährstoffaufnahme blieb andererseits relativ konstant und war daher marginal mit der Wurzelbiomasse korreliert ($R^2 = 0.238$, $p < 0.001$). Trotz signifikant geringerer Wurzelbiomasse war die Wurzeloberfläche von *A. longifolia* und *P. pinea* gleich (Abb. 5.9, eingefügter Graph). Die Wurzeloberfläche von *H. halimifolium* war um ca. 90 % signifikant kleiner. Die interspezifische Konkurrenz von *A. longifolia* mit *P. pinea* bzw. mit *H. halimifolium* hatte einen nicht signifikanten Effekt auf die Wurzeloberflächen. Im Vergleich zur jeweiligen Kontrolle führte die Konkurrenz mit *P. pinea* zu einer Reduktion der Wurzeloberfläche von *A. longifolia* und die Konkurrenz mit *H. halimifolium* zu einer Reduktion der Wurzeloberfläche der letzteren.

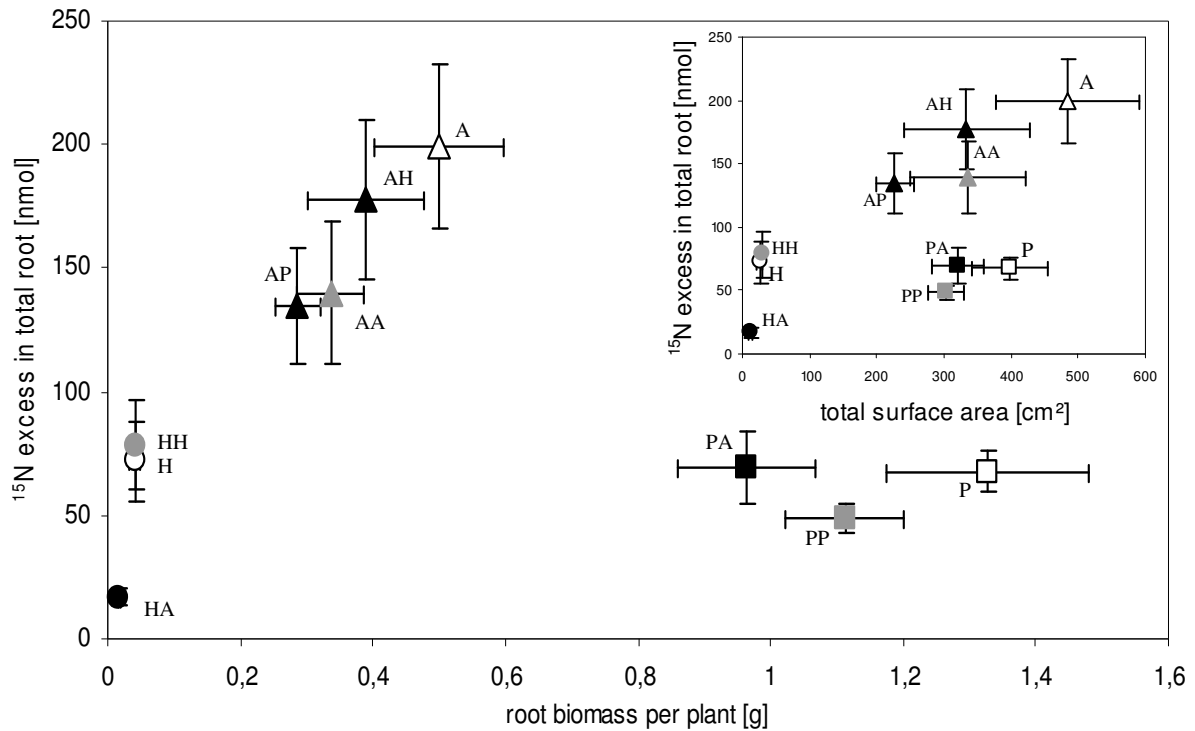


Abb. 5.9: ¹⁵N Isotopenkonzentration der Wurzeln gegen die Wurzelbiomasse der Einzelkontrollen (offene Symbole bezeichnet mit A = *A. longifolia*, H = *H. halimifolium*, P = *P. pinea*), intraspezifische Konkurrenz (graue Symbole bezeichnet mit AA, HH bzw. PP) und interspezifische Konkurrenz (schwarze Symbole bezeichnet mit AH, AP, HA bzw. PA), Δ = *A. longifolia*, ○ = *H. halimifolium*, □ = *P. pinea*; eingefügter Graph: ¹⁵N Isotopenkonzentration der Wurzeln gegen berechnete Gesamtwurzeloberfläche, Mittelwert mit SE, n = 10.

(¹⁵N isotope concentration in roots vs. root biomass of single control plants (open symbols marked with A = *A. longifolia*, H = *H. halimifolium*, P = *P. pinea*), intraspecific competition (grey symbols marked with AA, HH, PP, respectively) and interspecific competition (black symbols marked with AH, AP, HA, PA), Δ = *A. longifolia*, ○ = *H. halimifolium*, □ = *P. pinea*; insert: ¹⁵N isotope concentration in roots vs. calculated total root surface area, mean ± SE, n = 5-10.)

5.4.2.4 Phänotypische Plastizität

Alle Arten reagierten mit Plastizitätswerten unter 0,5 relativ unplastisch auf Konkurrenz (Abb. 5.10). Dennoch traten deutliche ontogenetische und Artunterschiede zu Tage. Während der Etablierung (5.10a) war *A. longifolia* sowohl berechnet auf die gesamte Pflanze als auch berechnet auf morphologische und Allokationsparameter die signifikant plastischste Art. Zwischen der Morphologie und der Allokation zeigte sie wie auch *H. halimifolium* keine Unterschiede in der Plastizität. *P. pinea* hingegen war im Allokationsverhalten plastischer als in der Morphologie. Nach der Etablierung (Abb. 5.10b) war das Bild vollständig verändert. *H. halimifolium* war im Mittel etwa doppelt so plastische wie *A. longifolia* und *P. pinea*. Morphologisch waren alle Arten weniger plastisch als im Allokationsverhalten. Die Allokation wies signifikante artspezifische Unterschiede zwischen *H. halimifolium* und den beiden anderen Arten auf, die etwa halb so plastische waren. Allgemein war *P. pinea* tendenziell die Art mit

der geringsten und *H. halimifolium* mit der größten Plastizität. *A. longifolia* reagierte morphologisch plastischer als und in der Allokation ähnlich plastisch wie *P. pinea*.

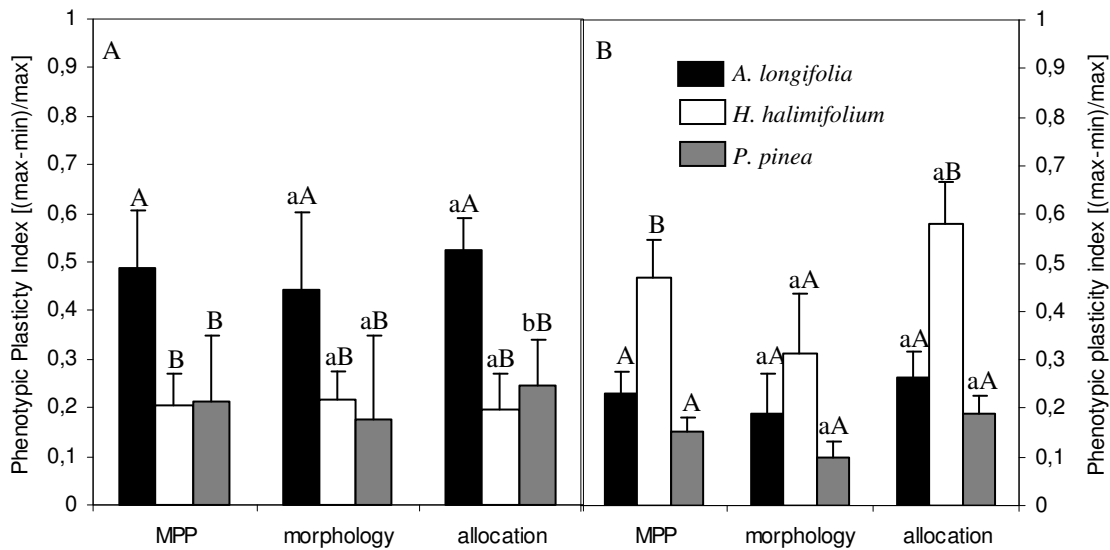


Abb. 5.10: Phänotypischer Plastizitätsindex der nativen und invasiven Arten bezüglich biotischer Faktoren (Konkurrenz) während der Etablierung (a) und als etablierte Pflanzen (b). MPP umfasst 20 Parameter. Kleine und große Buchstaben zeigen signifikante Unterschiede zwischen den Eigenschaften (Gruppen einer Art) bzw. den Arten (innerhalb einer Eigenschaftengruppe), (ANOVA, $p < 0.05$, Mittelwerte mit SE, $n = 5-20$).

(Phenotypic plasticity index of the native and invasive species to biotic factors (competition) during establishment (a) and as established plants (b). MPP comprises 20 parameters. Lower and upper case letters indicate significant differences between traits (groups of one species) and species (within one trait group), respectively, (ANOVA, $p < 0.05$), mean \pm SE, $n = 5-20$.)

5.5 Diskussion

Konkurrenz ist ein wichtiger Faktor, der die Invasivität einer Art in einem neuen Ökosystem beeinflussen kann. *A. longifolia* ist auf den Dünen in einigen Landesteilen Portugals durch invasive Prozesse zu einer potentiellen Bedrohung des natürlichen Ökosystems durch Verdrängung eines Teils der nativen Flora geworden. Wie sich in Kapitel 3 zeigte, konnte ihre Invasivität nicht mit einer höheren phänotypischen Plastizität bezogen auf abiotische Umweltbedingungen begründet werden. Mit diesen Experimenten soll nun die Konkurrenzkraft der invasiven Art mit einigen heimischen Arten verglichen werden.

Größenabhängigkeit der Konkurrenz

Wenn untersucht werden soll, ob nicht-indigene Arten den heimischen Arten überlegene Konkurrenten sind, treffen im Zusammenhang mit der Größe der Konkurrenten zwei gegensätzliche Meinungen aufeinander: (1) auf Grund der Tatsache, dass größere Konkurrenzeffekte auftreten, wenn die eingeführte Art nicht den Charakteristika der heimischen Arten entsprechen (Chapin *et al.* 1995), sollten heimische und invasive Arten gleicher Lebensformen untersucht werden, zumal unterschiedliche Wuchsformen sehr verschieden auf Konkurrenz reagieren (Gerry und Wilson 1995); (2) wenn invasive Arten häufig einen Konkurrenzvorteil auf Grund einer anderen, konkurrenzkräftigeren Wuchsform (abhängig vom Ökosystem, z.B. Übershattung von Konkurrenten) haben, dann ist diese Differenz ein Grund für ihren Konkurrenzvorteil (Vilà und Weiner 2004) und es ist damit sinnvoll Arten unterschiedlicher Wuchsformen zu vergleichen.

Konkurrenz wird in dieser Arbeit vor allem im Keimlingsstadium betrachtet. Bei jungen Pflanzen ist (a) die Samengröße prägend für die Anfangsbiomasse und (b) die Anfangsbiomasse ein artspezifisches Charakteristikum („species trait“). Die Samengewichte der untersuchten Pflanzen unterscheiden sich signifikant voneinander (*Acacia* = 19.1 ± 3.1 mg, *Pinus* = 676.9 ± 144.4 mg, *Halimium* = 0.56 ± 0.14 mg; $p < 0.001$, Abb. 2.6 in Kapitel 2). Für mediterrane Waldgebiete konnte eine positive Korrelation zwischen Samengewicht und Keimlingsgröße gefunden werden (Stock *et al.* 1990). Diese liegt in einer größeren Unabhängigkeit von mineralischen Bodenressourcen der Keimlinge von Arten mit größeren Samen begründet (Atkinson 1973, Jurado und Westoby 1992, Lloret *et al.* 1999), die zum Zeitpunkt der Keimung im feuchten Herbst und/oder Frühjahr für das Wachstum limitierend sind. Große Samen sollten die Allokation von Ressourcen in die Wurzeln versus Spross erhöhen (Salisbury 1974, Baker 1972). Damit könnten Pflanzen aus größeren Samen mit einem erhöhten Wurzelwachs-

tum auch bei geringer Nährstoffversorgung schneller in den Boden eindringen und folglich auch den Bodenraum besetzen. Die Samen- bzw. Anfangsgröße kann daher einschneidend den Ausgang der Konkurrenz beeinflussen, reflektiert aber eben die natürliche Situation und muss als gegebene Eigenschaft diskutiert werden. Diese verschiedenen Punkte deuteten darauf hin, dass *H. halimifolium* einen deutlichen Nachteil durch ihre geringe Anfangsbiomasse gegenüber *P. pinea* und *A. longifolia* hat.

In der Etablierungsphase der untersuchten Arten war das root/shoot Verhältnis von *P. pinea*, der Art mit der deutlich schwersten Samenbiomasse, nicht verschieden von dem des *H. halimifolium*, der Art mit der kleinsten Samenbiomasse. *A. longifolia* hatte das geringste Verhältnis. Erst nach der Etablierung war das Wurzel-Spross Verhältnis stark erhöht im Vergleich zu den beiden anderen Arten. Jedoch unterschieden sich *A. longifolia* und *H. halimifolium* nun nicht mehr. Jedoch war die Wurzelbiomasse von *A. longifolia* in beiden Stadien deutlich größer als von *H. halimifolium*.

Es zeigt sich, dass die Anfangsbiomasse ein kritischer Punkt in der vergleichenden Untersuchung der verwendeten Arten ist und für „replacement series“ allgemein wird gemutmaßt, dass sie sehr viel sinnvoller seien, wenn die Anfangsbiomasse (Propagulen oder Keimlingsbiomasse) der Konkurrenten in der Analyse eingeschlossen wird (Connolly 1986). Rees und Bergelson (1997) haben anhand eines Modells ermittelt, dass, wenn die Konkurrenz um Licht asymmetrisch ist, die Wahrscheinlichkeit steigt, dass der Ausgang der Konkurrenz zwischen Pflanzen gleicher Wachstumsstrategien abhängig von der Ausgangsbiomasse ist. Weiner (1986, 1990) hatte bereits abgeleitet, dass unterirdische Konkurrenz als größensymmetrisch und oberirdische als größenasymmetrisch betrachtet werden kann, was mehrfach bestätigt (Weiner et al 1997, Cahill und Casper 2000) und auch in diesen Experimenten gefunden wurde (siehe unten). Dies ergibt sich aus der Tatsache, dass Licht eine uni-direktionale Ressource ist und damit die Aufnahme proportional zur absorbierenden Biomasse verläuft und sich damit ein steiler Gradient im dichten Pflanzenbestand ergibt. Bodenressourcen sind hingegen multidirektionale Ressourcen, die einerseits aufgenommen und andererseits durch den Abbau organischer Substanzen freigesetzt werden (Rees und Bergelson 1997).

Ein letzter Punkt, der Vergleiche zwischen den untersuchten Keimlingen mit unterschiedlicher Anfangsgröße weniger problematisch erscheinen lässt ist, dass, wie oben erwähnt, unterirdische Konkurrenz symmetrisch und damit größenunabhängig ist und eine Symmetrie der Konkurrenz in nährstoffarmer, strahlungsintensiver Umwelt beschrieben wurde (Newman 1973, Wilson 1988).

Konkurrenz und der Einfluss der Ontogenese

Die erfolgreiche Invasion von Habitaten durch nicht heimische Arten kann in vier Stadien untergliedert werden: (1) Einschleppung, (2) Etablierung, (3) Einbürgerung und (4) Massenvermehrung (Williamson und Fitter 1996). Die Faktoren, die die einzelnen Stadien bedingen, können deutlich verschieden sein und auch die Rolle der Konkurrenz zwischen heimischen und invasiven Arten kann mehr oder weniger prägen (Vilá und Weiner 2004). Viele phänotypische Eigenschaften, die auch Einfluss auf die Konkurrenzkraft einer Art haben, verändern sich im Laufe des Pflanzenwachstums und der Pflanzenentwicklung (Gedroc *et al.* 1996) - der von Evans (1972) definierten ontogenetischen Drift. Häufig wurde bei krautigen Pflanzen beobachtet, dass das Verhältnis der Wurzel- zur Sprossbiomasse (root:shoot) auf Grund von anfangs starkem Wurzelwachstum und sehr hoher Wurzeletablierung im Boden hoch ist. Nach einigen Wochen fällt das Verhältnis jedoch innerhalb weniger Wochen rapide ab (Bazzaz *et al.* 1989). Während der Etablierung wiesen *A. longifolia* und *H. halimifolium* wie erwartet ein hohes root:shoot auf, das nach der Etablierung um bis zu 75 % verringert war. *P. pinea* hingegen zeigte keine bzw. nur eine geringe Veränderung im root:shoot, was sich möglicherweise mit dem enormen Ressourcenspeicher der deutlich größeren Samen und der relativ guten Anpassung an nährstoffarme Habitats erklären lässt. Demnach scheint im Untersuchungszeitraum eine mehr oder weniger starke, artspezifische ontogenetische Entwicklung und den damit verbundenen Verschiebungen in der Allokation stattgefunden zu haben. Ein Vergleich von morphologischen und Allokationsparametern unter Konkurrenzbedingungen während und nach der Pflanzenetablierung (Tabelle 5.3 bzw. 5.4) verdeutlicht die Bedeutung der ontogenetischen Drift für die Konkurrenz (vergl. auch Abb. 5.6a-d und 5.8a-d). So hat das ontogenetische Stadium einen starken Effekt auf die Konkurrenzkraft von *A. longifolia*. Während der Keimlingsetablierung führte Konkurrenz bei *A. longifolia* zu relativ hohen RNE Werten, wobei die Konkurrenztoleranz bei intraspezifischer Konkurrenz geringer war als bei interspezifischer Konkurrenz. Gleichzeitig war auch der Konkurrenzeffekt gering. Die Toleranz von *A. longifolia* gegenüber *P. pinea* war, unabhängig vom ontogenetischen Stadium, vergleichsweise hoch. Diese Ergebnisse scheinen wichtig für die Etablierung von *A. longifolia* zu sein. Im Dünenhabitat in Portugal konnte sich im Jahr 2001 von bis zu 70 Keimlingen unter adulten *Acacia* -Pflanzen keiner etablieren, während vereinzelte, etablierte Keimlinge vorwiegend unter *P. pinea* aber auch unter anderen Arten vorzufinden waren (pers. Beobachtung). *A. longifolia* scheint sich bei intraspezifischer Konkurrenz mit adulten *Acacia* -Pflanzen sehr schwer durchsetzen zu können, was einerseits möglicherweise auf eine Abreicherung der verfügbaren Ressourcen (Wasser, Nährstoffe) durch die adulten Pflanzen auf ein

Niveau, das die Keimlinge nicht tolerieren können, zurückzuführen ist, wie es im Toleranzmodell der Sukzession von Connell und Slatyer (1977) zugrunde gelegt wird. Die Abreicherung von Ressourcen erhöht die unterirdische Konkurrenz um die noch vorhandenen Ressourcen (Tilman 1988; Wilson und Tilman 1991, 1993), der die Keimlinge möglicherweise nicht standhalten können. Andererseits könnte auch eine extrem starke Durchwurzelung des Bodens durch die adulten Pflanzen das Eindringen der Keimlingswurzeln in den Boden unterbinden. So wären die Keimlinge trotz hoher Humusschicht, wie sie unter den *Acacia*-Pflanzen in den Dünen vorherrscht (pers. Beobachtung), nicht in der Lage längere Zeit zu überstehen. Damit ist *A. longifolia* eventuell auf eine Etablierung unter Pflanzen anderer Arten (nursery plants), deren Konkurrenzkraft weniger stark ist, oder auf die Entstehung von Lücken durch den Tod der Mutterpflanzen (z.B. nach sehr trockenen Jahren oder Feuerereignissen; Vegetationsanalysen deuten letzteres an; pers. Mitteilung, Máguas) angewiesen. Ein Konkurrenzvorteil von adulten Pflanzen gegenüber Keimlingen derselben Art, der bis zum Konkurrenzausschluss führen kann, wurde zuvor bereits beschrieben. Dieser Vorteil beruhte auf einer starken Proliferation, die zur besseren Erschließung der vorhandenen Ressourcen Wasser (Aguilera und Lauenroth 1993, 1995), Nährstoffe und Licht führt.

In dieser Untersuchung zeigte sich, dass etablierte *Acacia*-Pflanzen sowohl intra- wie auch interspezifisch eine sehr viel größere Konkurrenztoleranz unabhängig von der konkurrierenden Art aufwiesen und zudem der Konkurrenzeffekt von *A. longifolia* auf *H. halimifolium* signifikant war (Abb. 5.8). Kann sich eine *Acacia*-Pflanze etablieren, scheint sie sich auf Grund einer großen Konkurrenzkraft an dem Standort halten und weniger konkurrenzstarke Arten verdrängen zu können. Dies Ergebnis unterstreicht, dass die Etablierung ein sehr kritisches Stadium im Leben einer Pflanze ist (Harper 1977).

Konkurrenz und der Einfluss auf die Morphologie und Allokationsmuster

In nährstoffarmen Habitaten tritt Konkurrenz auf Grund von limitierten Nährstoffvorkommen vorwiegend im unterirdischen Bereich auf (Belcher *et al.* 1995, Twolan-Strutt und Keddy 1996, Cahill 1999, Rebele 2000). Es ist wahrscheinlich, dass die ersten Interaktionen zwischen habitatfremden Pflanzen, die in ein Ökosystem eingebracht werden, und der heimischen Flora die Konkurrenz um limitierende Ressourcen wie Nährstoffe, Licht und/oder Wasser ist (Vilá und Weiner 2004), letzteres nicht zuletzt in mediterranen Habitaten (z.B. Mooney 1981, Llorens *et al.* 2003). Deshalb könnte unterschiedliches Wurzelwachstum ein entscheidender Faktor bei der Beurteilung von Konkurrenzkraft und Invasivität einer Art bzw. eines Habitates sein. In diesem Zusammenhang erscheint es wichtig, dass, wie bereits für den Spross dis-

kutiert (vergleiche Kap. 4), auch unterirdisch die Zuwachsraten der Wurzellängen von *A. longifolia* unabhängig von der Behandlung sehr groß waren (Abb. 5.5) und die der heimischen Arten deutlich übertrafen (One-way ANOVA, $p < 0.008$). Dies deutet darauf hin, dass *A. longifolia* möglicherweise auf Grund einer schnellen Erschließung des Bodens und deutlich größerer Biomassen während und nach der Etablierung sich gegenüber *H. halimifolium* trotz anfangs eingeschränkter Konkurrenztoleranz durchsetzen kann.

Die Plastizität des root:shoot soll die optimale Biomassenallokation zur best möglichen Ressourcenaufnahme widerspiegeln (optimal partitioning hypothesis; Bloom *et al.* 1985, Gedroc *et al.* 1996). Die Anpassung der Allokation könnte das Erreichen der am stärksten limitierenden Ressource maximieren, so dass alle Ressourcen gleichermaßen limitierend werden (Bloom, Chapin und Mooney 1985, Chapin *et al.* 1987). Viele Untersuchungen untermauern die Erwartung, dass die Ressourcenverfügbarkeit die Biomassenallokation von Einzelpflanzen beeinflusst (Wilson 1988), mit dem generellen Trend, dass root:shoot bei Nährstoffmangel ansteigt und bei Lichtlimitation sinkt. Treten Pflanzeninteraktionen auf, wird vermutet, dass interspezifische Variation und phänotypische Plastizität des root:shoot wichtig sind, um die Aufnahme jener Ressourcen zu maximieren, die durch Nachbarpflanzen am stärksten limitiert werden (Tilman 1985, Grime *et al.* 1991). Das bedeutet, dass Änderungen im root:shoot die relative Bedeutung der oberirdischen im Vergleich zur unterirdischen Konkurrenz widerspiegelt (Casper, Cahill und Hyatt 1998). In diesen Konkurrenzexperimenten scheint die Lichtlimitation bedeutender zu sein als die Nährstofflimitation, weil sich im Vergleich zur jeweiligen Kontrolle die root:shoot Werte verringerten (Tabelle 5.3). Demzufolge spielt oberirdische Konkurrenz unter Versuchsbedingungen besonders bei *A. longifolia* und *P. pinea* eine wichtigere Rolle als die unterirdische Konkurrenz, unabhängig ob die Konkurrenz intraspezifisch oder interspezifisch zwischen diesen Arten ist.

Die Analyse des Wurzelsystems ist, obwohl die Konkurrenzeffekte in diesem frühen Stadium im Wurzelraum gering sind, wichtig, da das Wurzelwachstum und die Wurzelarchitektur die Ressourcenzugang und -verteilung beeinflussen. So hat die Wachstumsrate einen Einfluss auf Biomassenunterschiede zwischen Arten (Turner und Rabinowitz 1983) und damit auf die Proliferation des Bodens durch konkurrierende Keimlinge und wirkt so nachhaltig auf den Ausgang der Konkurrenz (Schwinning und Weiner 1998). Die RNE Werte der etablierten Pflanzen (Abb. 5.8) unterstützen die Vermutung, dass nur geringe Konkurrenzeffekt im Wurzelraum auftreten, zumindest in der Konkurrenz zwischen *A. longifolia* und *H. halimifolium*. Die Konkurrenz zwischen *P. pinea* und *A. longifolia* war sowohl ober- wie auch unterirdisch gleichermaßen gering. Die Veränderungen der Biomasse (Tabelle 5.4) der beiden Arten waren

vergleichbar gering (Verringerung um ca. 20 %). Die etablierten Keimlinge dieser beiden Baumarten zeigen eine gegenseitige Toleranz, die eine Koexistenz in diesem Stadium ermöglicht. Die ausgewiesen an nährstoffarme Habitate angepasste *P. pinea* (Richardson 1998) kann trotz Nährstoffabreicherung des Bodens durch *A. longifolia* ausreichend Ressourcen aufnehmen, um unbeeinträchtigt wachsen zu können. Das folgt aus der signifikant schnelleren ¹⁵N-Aufnahme von *A. longifolia* gegenüber *P. pinea* und *H. halimifolium* (One-Way ANOVA, $p < 0.001$; Abb. 5.9). Diese hohe Aufnahmerate ist einerseits mit der Biomasse korreliert ($R^2 = 0,56$, $p < 0.001$) und andererseits auf eine große Wurzeloberfläche zurückzuführen (Abb. 5.9). *H. halimifolium* bildet deutlich weniger Wurzelbiomasse als *A. longifolia* und kann dadurch trotz höherer spezifischer ¹⁵N-Aufnahme (One-Way ANOVA, $p < 0.001$, siehe Anhang, Abb. 8.2) signifikant weniger Stickstoff binden. Dies unterstützt die Hypothese von Weiner (1986) von der größensymmetrischen Konkurrenz um Nährstoffe. Der starke Konkurrenzeffekt in Verbindung mit der hohen Konkurrenztoleranz etablierter *Acacia*-Keimlinge gegenüber *Halimium*-Keimlinge (Abb. 5.8) unterstützt die Hypothese, dass im Vergleich zu den Nachbarpflanzen relativ kleine Individuen das Nährstoffangebot nicht soweit verringern können, dass ein signifikanter Einfluss auf das Wachstum des Nachbarn genommen werden könnte, der später das eigene Wachstum beeinflusst (Goldberg 1990). Dieser Effekt ist stark dichteabhängig. *P. pinea* hingegen bildet eine größere Wurzelbiomasse als *A. longifolia*, hat aber eine vergleichbare Wurzeloberfläche und eine geringere spezifische Stickstoffaufnahme ($p < 0.001$). Das führt zu einer geringeren gesamten Stickstoffaufnahme. Die invasive *Acacia* zeigt eine deutlich schnellere gesamte Stickstoffaufnahme im Vergleich zu den heimischen Arten und kann vorhandene Stickstoffressourcen effizient binden. Bei nicht toleranten Arten mit einer weniger effizienten Stickstoffaufnahme führt diese Nährstoffabreicherung im Boden zu einem Nährstoffmangel, der sich in einer reduzierten Biomasse und geringeren Konkurrenzkraft äußert und schließlich zu einer Verdrängung dieser Arten führen kann. Normalerweise wird erwartet, dass intraspezifische Konkurrenz stärker ist als interspezifische Konkurrenz (Hodge *et al.* 2000, Olson und Blicher 2003), da Pflanzen derselben Art dieselben Umweltbedingungen benötigen. Die Diskrepanz zwischen der Erwartung und den aktuellen Resultaten impliziert, dass *A. longifolia* und *P. pinea* unter den gewählten Versuchsbedingungen gleich konkurrenzkräftig in Bezug auf Nährstoffaufnahme sind. *H. halimifolium* war andererseits signifikant weniger konkurrenzkräftig als *A. longifolia*, was in einem großen Konkurrenzdruck durch *A. longifolia* resultiert mit einer signifikant verringerten Biomasse und Blattfläche von *H. halimifolium*.

Konkurrenz und Plastizität

Invasivität von nicht-heimischen Arten wird häufig im Zusammenhang mit phänotypischer Plastizität gesehen. Tendenziell weisen invasive Arten eine höhere Plastizität auf als die konkurrierende heimische Flora (Daehler 2003 und Referenzen darin). Anhand des phänotypischen Plastizitätsindex (Abb. 5.10) konnte eine Unterscheidung der Plastizität zwischen den untersuchten ontogenetischen Stadien der Arten bezüglich biotischer Interaktionen gefunden werden. Generell war die Plastizität für alle Arten verhältnismäßig gering. Während die invasive *A. longifolia* in der Etablierungsphase eine wie erwartet deutlich größere Plastizität als die heimischen Pflanzen aufwies, konnte dieser Trend für etablierte Pflanzen dieser Art nicht bestätigt werden. Die plastische Reaktion auf biotische Interaktionen wies signifikante Artunterschiede der etablierten Pflanzen auf. Die mittlere phänotypische Plastizität von *H. halimifolium* war größer als die der beiden anderen Arten, die sich ihrerseits nicht unterschieden. Die Allokationsparameter scheinen für diesen Unterschied verantwortlich zu sein, ähnlich dem Plastizitätsmuster, das bezüglich abiotischer Faktoren (siehe Kapitel 3) gefunden wurde. Dies deutet darauf hin, dass konkurrierende Nachbarpflanzen die Verfügbarkeit der unterirdischen Ressourcen verändern und damit Nachbarn in ähnlicher Weise beeinflussen wie Variationen der abiotischen Ressourcen (Crick und Grime 1987, Robinson und Robinson 1988).

Alle Arten zeigen tendenziell eine Reduktion der Wurzelbiomasse unabhängig von der Art der Konkurrenz. Dies ist eine Auswirkung der Konkurrenz um Ressourcen, die dichte- (Harper 1977) und artabhängig (Callaway *et al.* 2003) ist. Jedoch ist nicht nur die Biomasse sondern auch die ober- und unterirdische Architektur der Pflanzen ausschlaggebend für den Konkurrenzgang. So führt Konkurrenz während der Etablierung von *A. longifolia* je nach Konkurrent zu einer mehr oder weniger starken Reduktion der Wurzelbiomasse, jedoch auch zu einer Veränderung der Wurzelarchitektur. Das Wurzelsystem verändert sich von stark verzweigten, breiten zu weniger verzweigten, tiefen Wurzeln. Dies deutet auf eine Anpassung an einen jeweiligen Konkurrenten hin, die möglicherweise eine bessere Erschließung der Bodenressourcen ermöglicht. Dasselbe Verhalten der Wurzelarchitektur konnte auch in der Tendenz für *P. pinea* gezeigt werden, während *H. halimifolium* keine Veränderungen der Wurzelarchitektur zeigte. Da eine hohe phänotypische Plastizität die Toleranz gegenüber Konkurrenz erhöhen kann (Schmitt *et al.* 1999), könnte die hohe Plastizität der Wurzelsysteme während der Etablierung von *P. pinea* und *A. longifolia* die Konkurrenzkraft nach der Etablierung fördern. Andererseits führt eine geringere Plastizität während der Etablierung von *H. halimifolium* zu einer geringeren Konkurrenzkraft der etablierten Pflanzen.

Weiterführenden Untersuchungen zur Invasivität von *A. longifolia* sollten verstärkt Konkurrenz in Bezug auf unterirdische Ressourcen betrachten. In einem Vorversuch (siehe Anhang, Abb. 8.1) hat sich gezeigt, dass nicht alle Arten dieselbe Stickstoffform bevorzugt aufnehmen. Hier könnte eine mögliche Erklärung für die Konkurrenz und Koexistenz von Arten begründet liegen. Zudem kann *A. longifolia* mit Hilfe von Wurzelknöllchen Luftstickstoff nutzen. Dieser Vorteil muss auch Auswirkungen auf die Konkurrenz haben und das Konkurrenzkräfte im Ökosystem möglicherweise zu Gunsten von *A. longifolia* verschieben.

KAPITEL 6.

SYNTHESE

Invasive Arten sind in den letzten Jahrzehnten zunehmend als großes, ökologisches Problem und gravierende Gefahr für die Biodiversität der Erde erkannt worden (Drake *et al.* 1989, Di Castri *et al.* 1990, Williamson 1996, Mooney 1999). Der invasive Charakter vieler Neophyten basiert auf Eigenschaften, die sie den heimischen Arten überlegen machen und dem Fehlen der natürlichen Feinde und Konkurrenten. Jedoch sind diese meist von den spezifischen klimatischen und Wachstumsbedingungen, der Invasivität des Habitats und den Interaktionen zwischen den Einwanderern und den heimischen Organismen abhängig (Daehler 2003, Dietz und Steinlein 2004). Zu den invasiven Eigenschaften gehören neben anderen eine hohe phänotypische Plastizität (Yamashita *et al.* 2000, Durand und Goldstein 2001, Daehler 2003), eine hohe Wachstumsrate (z.B. Pattison *et al.* 1998), eine größere Blattfläche und geringere Kosten zur Gewebsbildung im Vergleich zu den heimischen Arten (Daehler 2003) und/oder eine hohe reproduktive Produktion (Radford und Cousens 2000). Viele dieser Eigenschaften konnten auch bei einigen *Acacia*-Arten beschrieben werden (z.B. Polley *et al.* 1997).

An der portugiesischen Atlantikküste wurde ein interessanter Nord-Süd Intensitätsgradient der Invasivität von *Acacia longifolia* mit einem starken Invasionsdruck im Norden (z.B. Coimbra) und einer großen Stabilität im Süden (z.B. Troía) beobachtet (pers. Kommunikation mit C. Maguás). Aus dieser Beobachtung hat sich die Fragestellung ergeben: welche invasive Eigenschaften charakterisieren *Acacia longifolia* (z.B. phänotypische Plastizität, Wachstumsraten und Konkurrenzkraft) und unterscheiden sie von ausgewählten heimischen Arten und inwiefern sind diese abhängig von Umweltbedingungen (z.B. Nährstoffe, Licht und Wasser)? Die Ergebnisse sollen mögliche neue Kenntnisse zur Invasivität von *A. longifolia* und Ansätze für die weiterführende Forschung geben. Die Ergebnisse dieser Dissertation eingebunden in Literaturdaten sind schematisch in Abb. 6.1 dargestellt.

Entgegen der generellen Annahme, dass invasive Arten häufig eine höhere Plastizität als heimische Arten aufweisen (z.B. Yamashita *et al.* 2000, Durand und Goldstein 2001, Daehler 2003), zeigt *A. longifolia* konsequent eine mit *H. halimifolium* und *P. pinea* vergleichbare Plastizität. Basierend auf dem Plastizitätsindex nach Valladares *et al.* (2000a) konnten keine Unterschiede zwischen *H. halimifolium*, *P. pinea* und *A. longifolia* bezüglich der plastischen Reaktion auf Änderung von abiotischen (Stickstoff, Licht und Wasser siehe Kapitel 3

und 4) wie auch biotischen Faktoren (Konkurrenz siehe Kapitel 5) ermittelt werden. Eine höhere phänotypische Plastizität scheint folglich in keinem kausalen Zusammenhang mit dem invasiven Erfolg von *A. longifolia* zu stehen. Dies ist ein für invasive Arten nicht häufig gefundenes Resultat (Review in Daehler 2003).

Eine weitgehende, von Veränderungen der Umweltbedingungen unabhängige Beständigkeit von Schlüsseleigenschaften wie die Photosyntheseleistung der Pflanzen, die die Fitness einer Art beeinflussen, ist ein Kennzeichen der adaptiven phänotypischen Plastizität (Schlichting und Pigliucci 1998). Daraus kann für alle untersuchten Arten gleichermaßen abgeleitet werden, dass die geringe phänotypische Plastizität der Gesamtpflanze und insbesondere der Physiologie auf eine relativ große phänotypische Stabilität hindeutet. Die phänotypische Stabilität steht wie häufig beschrieben im Zusammenhang mit einer Anpassung an widrige Umweltbedingungen (z.B. Lortie und Aarssen 1996, Balaguer *et al.* 2001), zu denen mediterrane Dünenökosysteme mit ihren extremen Bedingungen gezählt werden müssen. Die ähnliche Plastizität der untersuchten Arten scheint nicht überraschend, da alle Arten aus einem mediterranen Lebensraum stammen und somit an diese Bedingungen angepasst sein sollten. Die Stabilität wird jedoch von den Arten auf unterschiedliche Weise erreicht. Besonders deutlich wird dies in Phasen geringer Wasserverfügbarkeit (siehe Kapitel 4). In denen reagieren die heimischen *H. halimifolium* und *P. pinea* in erster Linie mit einer effektiven Regulation der Wassernutzungseffizienz und einer mäßigen Reduktion der Biomasse. Damit können diese Arten die Photosyntheserate und die Biomassen relativ konstant halten. Die invasive Akazie hingegen betreibt Photosynthese bis an die Grenze der Wasserverfügbarkeit und verwendet so das verfügbare Wasser ineffizient, was jedoch innerhalb eines begrenzten Zeitraumes eine höhere Assimilation gewährleistet. Bei anhaltendem Wasserstress führt dieses Verhalten schließlich zu einer extremen Reduktion der Photosyntheseleistung. Letztendlich verhindert *A. longifolia* durch eine Reduktion der photosynthetisch aktiven Biomasse einen weiteren Wasserverlust. Im Freiland kann dies bis zum Totalverlust der Blattmasse führen (pers. Beobachtung). *A. longifolia* scheint, wie ebenfalls zuvor vermutet (Lange *et al.* 1987), weniger gut an Wasserstressbedingungen angepasst zu sein als die heimischen Arten, was in Jahren mit extremer Trockenheit, wie etwa dem Jahr 2003, zum Tode einzelner Pflanzen führen kann. Diese geringere Wasserstresstoleranz steht im Gegensatz zu Ergebnissen auf Untersuchungen an anderen *Acacia* –Arten, die diese als Stresstolerant beschrieben (z.B. González-Rodríguez *et al.* 2000). Die relativ größere Empfindlichkeit gegenüber Wasserstress könnte daher rühren, dass *A. longifolia* in ihrem australischen Ursprungshabitat feuchtere Gegenden bevorzugt (Lange *et al.* 1987) und damit nicht an extreme Wasserdefizite angepasst ist. Auch für einige andere

Acacia –Arten wurde eine Empfindlichkeit gegenüber starken Trockenstress festgestellt (Gaol und Fox 2002). Dennoch ist *A. longifolia* häufig in der Lage nach Ende der Stressphase einen Neuaustrieb zu beginnen, was möglicherweise aber einen anschließend feuchten Winter voraussetzt (Gaol und Fox 2002).

Die beschriebenen Reaktionen von *A. longifolia* auf Wasserstress führen zu einem relativ großen Biomassenumsatz durch die Reduktion der Biomasse. Hier stellt sich die Frage, wie *A. longifolia* den großen Ressourcenbedarf für die hohe Biomassenproduktion decken kann. Neben anderen Nährstoffen ist insbesondere Stickstoff, der in den mediterranen Dünen limitiert ist, für die Bildung der Biomasse notwendig. Die verschiedenen Stickstoffquellen, die von *A. longifolia* genutzt werden können, scheinen in diesem Zusammenhang eine entscheidende Bedeutung zu haben. *A. longifolia* ist in der Lage dem Boden effizient Stickstoff (NH_4 und NO_3 , siehe Anhang, Abb. xx) zu entziehen (siehe Kapitel 5), was es ihr ermöglicht nach Ende der Trockenzeit schnell neue Blätter zu bilden. Die Verfügbarkeit wird zudem durch eine Stickstoffanreicherung im Habitat, die durch einen hohen Stickstoffgehalt der Blättern von *A. longifolia* (Witkowski 1991) und ihren großen Biomassenumsatz (Lebenszeit von Blättern anderer *Acacia*-Arten ca. 1 Jahr, Wright und Westoby 2002) bewirkt wird, begünstigt. Als Leguminose kann *A. longifolia* Luftstickstoff als weitere Stickstoffquelle nutzen. Dies ist besonders in nährstoffarmen Habitaten wie den mediterranen Küstendünen bedeutend, in denen sich unter *A. longifolia* der Stickstoff im Boden durch den Abbau der Biomasse anreichert (Marchante 2001). All diese Voraussetzungen können zum einen den hohen Biomassenumsatz von *Acacia longifolia* bedingen. Zum anderen wird durch den zusätzlichen Stickstoff das Wachstum der Keimlinge deutlich gefördert (siehe Kapitel 3) und Vorteil gegenüber den heimischen Arten (z.B. hohe Wachstumsrate) verstärken sich mit der Stickstoffverfügbarkeit.

Die weniger gute Anpassung an Wasserstress könnte eine Ursache dafür sein, dass *A. longifolia* im klimatisch feuchteren Nordportugal invasiver auftritt, im arideren Süden relativ stabile Populationen ausbildet (siehe Klimadiagramme Kapitel 1, Abb.1.2). Dies korrespondiert mit Hinweisen dahingehend, dass die Konkurrenzkraft von heimischen Arten gegenüber invasiven Arten durch eine verringerte Wasserverfügbarkeit erhöht ist (Smith und Brock 1996, Daehler 2003), so dass in ariden Gebieten *A. longifolia* heimische Arten nicht oder nur auf sehr lange Sicht (z.B. mit Hilfe von „nursery plants“, die weniger konkurrenzstark sind oder ein lockeres Wurzelsystem haben; siehe Kapitel 5) verdrängen und ersetzen kann.

Die Bildung stabiler Populationen scheint einerseits auf die relativ große Konkurrenztoleranz von etablierten *A. longifolia* (siehe Kapitel 5) zurückzuführen zu sein. Andererseits können auf Grund von z.B. Trockenstress abgestorbene *Acacia*-Pflanzen schnell aus der enormen Samenbank, die von *A. longifolia* gebildet wird (Pieterse and Cairns 1988a, pers. Beobachtungen), ersetzt werden.

Neben der größeren Wasserverfügbarkeit in Nordportugal scheint ein aus Beobachtungen vermutetes höheres Aufkommen von Störungen (z.B. Feuerereignisse; pers. Kommunikation mit H. Marchante – noch nicht quantifiziert) die größere Invasivität von *A. longifolia* zu fördern. Hier hat ebenfalls die oben erwähnte enorme Samenbank von *A. longifolia* eine entscheidende Bedeutung. Störungen schaffen freie, nährstoffreichere Flächen (Clinton *et al.* 2003, Campbell und Reece 2004), auf denen Konkurrenzeffekte relativ gering sind. Wie das heimische *H. halimifolium* (Zunzunegui *et al.* 1997, Diaz Barradas *et al.* 1999a) ist auch *A. longifolia* ein Pyrophyt (Feuerkeimer; Pieterse und Cairns 1988a), d.h. Feuer bricht die Keimruhe der Samen, indem die Samenschale durch Hitze porös und damit Wasser- und Luftdurchlässig wird, und stimuliert die Keimung. Bei verschiedenen *Pinus*-Arten (*P. pinea* toleriert leichte Feuerereignisse; Tapias *et al.* 2001, 2004) bewirkt Feuer das Öffnen der Zapfen. Anders als die nativen Arten bildet *A. longifolia* eine deutlich größere Samenbank mit einer enormen Dichte (z.B. in Südafrika vor der biologischen Bekämpfung 34.000 Samen/m²; Hicks *et al.* 2001) an langlebigen Samen (Cronk und Fuller 1995) aus. Aus diesem Samenreservoir kann nach einer Störung ein dichter Keimlingsbestand entstehen (Pieterse und Cairns 1988a), der eine Reetablierung heimischer Arten unterbinden kann. Zudem werden Vorteile im Wachstum von *A. longifolia* (Wachstumsrate des Sprosses und möglicherweise der Wurzeln, siehe Kapitel 3) stark durch Stickstoff gefördert, während die heimischen Arten entweder nicht (*P. pinea*; Anpassung an nährstoffarme Habitate; siehe auch Tapias *et al.* 2004) oder vergleichsweise weniger (*H. halimifolium*) von der größeren Nährstoffverfügbarkeit profitieren können. Folglich kann auch der zusätzlich Stickstoffeintrag über die Blätter von *A. longifolia* (Witkowski 1991) die Etablierung der Nachkommen nach einem Störereignis fördern und ein Überwachsen der heimischen Vegetation ermöglichen. Der Zusammenhang zwischen erhöhter Invasion und größerer Nährstoffverfügbarkeit in einem Habitat ist bereits häufiger beschrieben worden (z.B. Wilson und Tilman 2002, Dietz und Steinlein 2004).

Ist *A. longifolia* etabliert, erweist sie sich sowohl als relativ konkurrenzstark wie auch konkurrenztolerant (siehe Kapitel 5) und kann sich an dem Standort festsetzen. Treten zudem häufi-

ger Störungen auf und kann *A. longifolia* ihre Vorteile in Keimung, Nährstoffaufnahme und Wachstum zum tragen bringen, sie sich im Ökosystem ausbreiten.

Die hier vorgestellte Untersuchung zeigt, daß *A. longifolia* in der Tat einige Eigenschaften aufzeigen, die in der Literatur als typisch für Invasoren genannt werden. Andere, dort ebenfalls aufgeführte Fähigkeiten fehlen jedoch offensichtlich. So scheint *A. longifolia* nicht auf Grund einer höheren Plastizität in dem mediterranen Ökosystem invasiv zu sein. Vielmehr scheinen einige wenige Unterschiede zu den nativen Arten im Reproduktions- und Wachstumsverhalten für die Invasivität von *A. longifolia* entscheidend zu sein. Zu diesen gehören eine deutlich größere ober- und unterirdische Wachstumsrate unabhängig von der Nährstoffverfügbarkeit, eine größere Samenbank mit langlebigen und schnell keimenden Samen, eine effiziente Nährstoffaufnahme und der daraus resultierenden Konkurrenzkraft. Diese Unterschiede ermöglichen es der nicht heimischen Art sich in dem Ökosystem zu behaupten. Jedoch scheint die Invasion von *A. longifolia* stark abhängig von abiotischen und biotischen Faktoren wie Wasserverfügbarkeit und Störungen durch z.B. Feuer, Herbivorie oder anthropogene Einflüsse zu sein. Wie von Daehler (2003) zu bedenken gegeben wurde, sind viele Eigenschaften, die eine Art invasive machen von den Umweltbedingungen abhängig und es sollte bei Untersuchungen zur Invasivität von Arten auch dieser Aspekt nicht übersehen werden (s.u.). Weiterführende Untersuchungen sollten sich folglich auch mit diesen Zusammenhängen beschäftigen.

Ausblick

Aufgrund der oben angeführten Tatsachen erscheint für eine vollständige Kausalanalyse der Invasivität von *A. longifolia* die Untersuchung der Auswirkungen abiotischer Umweltfaktoren auf die Konkurrenz zwischen *A. longifolia* und heimischen Vertretern unabdingbar. Zu den Faktoren, in diesem Zusammenhang besonders wichtig erscheinen, gehören (1) die Nährstoffverfügbarkeit, (2) die Wasserverfügbarkeit bzw. Staunässe, (3) die Temperaturabhängigkeit.

1. Die Nährstoffverfügbarkeit sollte in zwei Richtungen genauer untersucht werden: (a) eine höhere Nährstoffverfügbarkeit sollte die Invasivität eines Habitats steigern (z.B. Witkowski 1991b, Huenneke *et al.* 1990, Fogarty und Facelli 1999), d.h. die Konkurrenzkräfte sollten sich zu Gunsten von *A. longifolia* verschieben, (b) in nährstofflimitierten Habitaten sollte die Invasion von nicht nativen Arten erschwert sein (Fogarty und Facelli 1999, Wilson und Tilman 2002), d.h. hier sollten eine Verschiebung der Konkurrenzkräfte zu Gunsten der indigenen Arten auftreten. Ergänzend zum letzten

Punkt könnte eine Abhängigkeit der Konkurrenz von der Nodulation mit der Frage nach dem Einfluss von Knöllchen auf die Konkurrenz untersucht werden.

2. In dieser Arbeit hat sich gezeigt, dass *A. longifolia* weniger gut an Wasserstress angepasst ist als die heimischen Arten (siehe Kapitel 4). Dieses Charakteristikum sollte folglich auch einen Einfluss auf den Ausgang von Konkurrenz haben. Dies liegt darin begründet, dass *A. longifolia* früher ihre Photosynthese einstellen muss als die heimischen Arten und damit über das Jahr betrachtet weniger Assimilate bilden kann. Auch muss hier die Reaktion der Pflanzen nach Ende der Stressperiode in Bezug auf die Geschwindigkeit der Erholung und den damit in Zusammenhang stehenden Assimilatgewinnen betrachtet werden.
3. Für mediterrane Pflanzen kann auch der Winter potentiell mit sehr großem Stress einhergehen (Oliveira und Peñuelas 2001). Die Ursache für diesen Stress liegt in einer hohen Sonneneinstrahlung an kalten Wintertagen, was zu einem Ungleichgewicht zwischen hohen Lichtenergieeinstrahlungen und ihrer Nutzung zur Kohlenstofffixierung führt (z.B. García-Plazaola *et al.* 1999, Oliveira und Peñuelas 2000). Auch hier könnten Unterschiede zwischen der invasiven und den indigenen Arten vorliegen, die Einfluss auf die Invasivität haben könnten.

Diese weiterführenden Untersuchungen sollten zum einen unter kontrollierten Gewächshausbedingungen und zum anderen im Freiland stattfinden, um eine Einschätzung des Stellenwertes der jeweiligen abiotischen Faktoren für die Invasivität abschätzen zu können. Zu den Freilandexperimenten sollten ebenfalls Untersuchungen zur Bedeutung von „nursery plants“ (siehe Kapitel 5) und zur Überprüfung der Ergebnisse zur Etablierung in Kapitel 5 unter artgleichen und artfremden adulten Pflanzen gehören.

In einem Vorversuch hatte sich gezeigt, dass Pflanzen im Artenvergleich Ammonium und Nitrat unterschiedlich gut nutzen können (siehe Anhang, Abb.8.1). Diese Experimente sollten intensiviert werden, weil sich hier möglicherweise eine Begründung für die ähnliche Konkurrenzstärke von *A. longifolia* und *P. pinea* (siehe Kapitel 5) und der daraus vermuteten Koexistenz dieser Arten ergeben könnte.

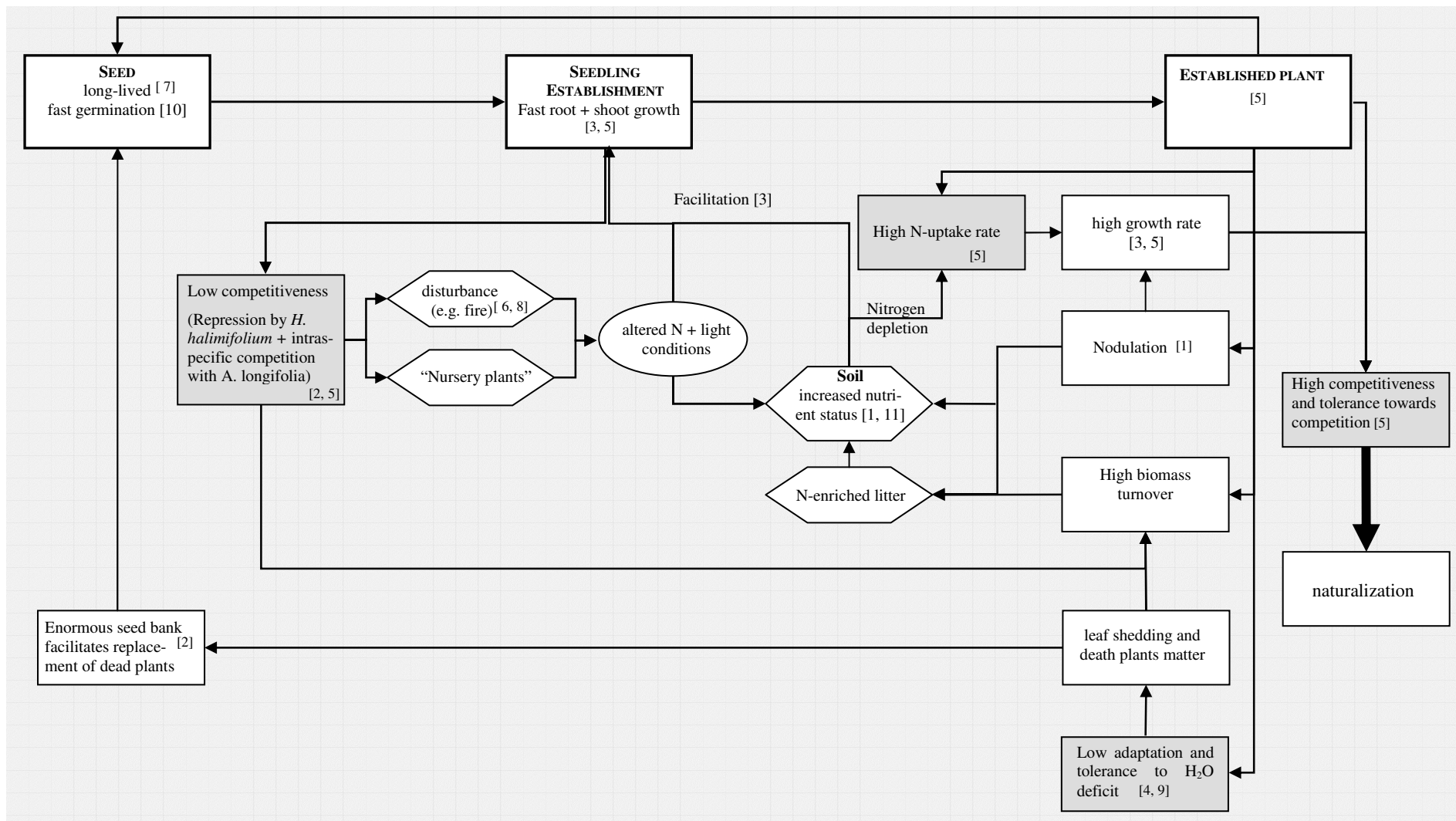


Abb. 6.1: Schematische Darstellung der experimentellen Ergebnisse und Literaturdaten im möglichen Zusammenhang mit dem Invasionsprozess von *A. longifolia* (Schematic presentation of the experimental results and results from literature in the possible context of the invasion process of *A. longifolia*.)

Reference: **1:** Witkowski 1991; **2:** Pieterse and Cairns 1988a; **3:** Chapter 3; **4:** Chapter 4; **5:** Chapter 5; **6:** Pieterse and Cairns 1986; **7:** Pieterse and Cairns 1988b; **8:** Milton and Hall 1981; **9:** Lange et al. 1987; **10:** McDowell and Moll 1981; **11:** Marchante 2001

KAPITEL 7

LITERATUR

- Aerts R., Berendse F. 1988. The effect of increased nutrient availability on vegetation dynamics in wet heathlands. *Vegetatio* **76**, 63-69.
- Aerts R., Berendse F., de Cluwe H. 1990. Competition in heathland along an experimental gradient of nutrient availability. *Oikos* **57**, 310-318.
- Aguilar S.F.J., Díaz Barradas M.C., Zunzunegui M. 1996. Growth of *Halimium halimifolium* shrub under simulated and natural browsing in Donana National Park (SW Spain). *Journal of Vegetation Science* **7**, 609-614.
- Aguilera M.O., Lauenroth W.K. 1993. Seedling establishment in adult neighbourhoods – intraspecific constraints in the regeneration of the bunchgrass *Bouteloua gracilis*. *Journal of Ecology* **81**, 253-261.
- Aguilera M.O., Lauenroth W.K. 1995. Influence of gap disturbance and types of microsites on seedling establishment in *Bouteloua gracilis*. *Journal of Ecology* **83**, 87-97.
- Ain-Lhout F., Díaz Barradas M.C., Zunzunegui M., Rodríguez H., García Novo F., Vargas M.A. 2004. Seasonal differences in photochemical efficiency and chlorophyll and carotenoids contents in six Mediterranean shrub species under field conditions. *Photosynthetica* **42**, 399-407.
- Araus J.L., Bort J., Ceccarelli S., Grando S. 1997. Relationship between leaf structure and carbon isotope discrimination in field grown barley. *Plant Physiology and Biochemistry* **35**, 533-541.
- Arndt S.K., Wanek W., Clifford S.C., Popp M. 2000. Contrasting adaptations to drought stress in field-grown *Ziziphus mauritiana* and *Prunus persica* trees: water relations, osmotic adjustment and carbon isotope composition. *Australian Journal of Plant Physiology* **27**, 985-996.
- Arndt S.K., Wanek W. 2002. Use of decreasing foliar carbon isotope discrimination during water limitation as a carbon tracer to study whole plant carbon allocation. *Plant, Cell and Environment* **25**, 609-616
- Aschmann H. 1973. Distribution and peculiarity of Mediterranean ecosystems. In: “*Mediterranean type ecosystems: origin and structure*”. (Eds. F. di Castri, H.A. Mooney) pp. 11-19 (Springer Verlag, Berlin, Germany).
- Aschmann H. 1973b. Man’s impact on the several regions with Mediterranean climates. In: “*Mediterranean type ecosystems: origin and structure*”. (Eds. F. di Castri, H.A. Mooney) pp. 363-371 (Springer Verlag, Berlin, Germany).
- Asensi Marfil A., Diez Garretas B., van der Maarel E. 1993. Dry coastal ecosystems of Portugal. In: “*Dry Coastal Ecosystems – Ecosystems of the world 2A*” (Ed. E. van der Maarel) pp. 341-348 (Elsevier, Amsterdam, London, New York, Tokyo).
- Atkinson D. 1973. Some general effects of phosphorous deficiency on growth and development. *New Phytologist* **72**, 101-111.
- Baker H.G. 1965. Characteristics and modes of origin of weeds. In: “*The genetics of colonizing species*”. (Eds. Baker H.G., Stebbins G.L.) pp. 147-172 (Academic Press, New York, USA).

- Baker H.G. 1972. Seed weight in relation to environmental conditions in California. *Ecology* **53**, 997-1010.
- Balaguer L., Martínez-Ferri E., Valladares F., Pérez-Corona M.E., Baquedano F.J., Castillo F.J., Manrique E. 2001. Population divergence in the plasticity of the response of *Quercus coccifera* to the light environment. *Functional Ecology* **15**, 124-135.
- Baldocchi D., Collineau S. 1994. The physical nature of solar radiation in heterogeneous canopies: spatial and temporal attributes. In: "Exploitation of environmental heterogeneity by plants". (Eds. M.M. Caldwell, R.W. Pearcy) (Academic Press: San Diego, CA, USA).
- Barbour M.M., Sehurr U., Henry B.K., Wong S.C., Farquhar G.D. 2000. Variation in the oxygen isotope ratio of phloem sap sucrose from castor bean. Evidence in support of the Pécelet effect. *Plant Physiology* **123**, 671-679.
- Barbour M.M., Farquhar G.D. 2003. Do pathways of water movement and leaf anatomical dimensions allow development of gradients in H₂¹⁸O between veins and the sites of evaporation within leaves? *Plant, Cell and Environment* **27**, 107-121.
- Bazzaz F.A., Garbutt K., Reekie E.G., Williams W.E. 1989. Using growth analysis to interpret competition between a C₃ and a C₄ annual under ambient and elevated CO₂. *Oecologia* **79**, 223-235.
- Beadle N.L.W. 1981. *The vegetation of Australia*. (Fischer: Stuttgart, New York).
- Belcher J.W., Keddy P.A., Twolan-Strutt L. 1995. Root and shoot competition intensity along a soil depth gradient. *Journal of Ecology* **83**, 673-682.
- Berendse F. 1990. Organic matter accumulation and nitrogen mineralization during secondary succession in heathland ecosystems. *Journal of Ecology* **78**, 413-427.
- Bertness M.D., Hacker S.D. 1994. Physical stress and positive associations among marsh plants. *American Naturalist* **144**, 363-372.
- Beyschlag W., Lange O.L., Tenhunen J.D. 1986. Photosynthese und Wasserhaushalt der immergrünen mediterranen Hartlaubpflanze *Arbutus unedo* L. im Jahreslauf am Freilandstandort in Portugal. I. Tagesläufe von CO₂-Gaswechsel und Transpiration unter natürlichen Bedingungen. *Flora* **178**, 409-444.
- Beyschlag W., Lange O.L., Tenhunen J.D. 1986. Photosynthese und Wasserhaushalt der immergrünen mediterranen Hartlaubpflanze *Arbutus unedo* L. im Jahreslauf am Freilandstandort in Portugal. II. Charakteristische Gaswechselfparameter von CO₂-Aufnahme und Transpiration. *Flora* **179**, 399-420.
- Björkman O., Demming B. 1987. Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77K among vascular plants of diverse origins. *Planta* **170**, 489-504.
- Bloom A.J., Chapin F.S., Mooney H.A. 1985. Resource limitation in plants – an economic analogy. *Annual Review of Ecology and Systematics* **16**, 363-392.
- Bobbink R., Bik L., Willems J.H. 1988. Effects of nitrogen fertilization on vegetation structure and dominance of *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv. in chalk grassland. *Acta Botanica Neerlandica* **37**, 231-242.
- Boke N.H. 1940. Histogenesis and morphology of the phyllode in certain species of *Acacia*. *American Journal of Botany* **27**, 73-90.

- Blossey B., Nötzold R. 1995. Evolution of increased competitive ability in invasive non indigenous plants: a hypothesis. *Journal of Ecology* **83**, 887-889.
- Boughton V.H. 1986. Phyllode structure, taxonomy and distribution in some Australian acacias. *Australian Journal of Botany* **34**, 663-674.
- Brodribb T., Hill R.S. 1993. A physiological comparison of leaves and phyllodes in *Acacia melanoxylon*. *Australian Journal of Plant Physiology* **41**: 293-305.
- Brouwer R. 1962. Nutritive influences on the distribution of dry matter in the plant. *Netherlands Journal of Agricultural Sciences* **10**, 361-376
- Brouwer R. 1963. Some aspects of the equilibrium between overground and underground plant parts. In 'Jaarboek van het Instituut voor Biologisch en Scheikundig onderzoek aan Landbouwgewassen` pp. 31-39. (SPB Academic Publishing, The Hague).
- Brown A.C., McLachlan A. 1990. Ecology of sandy shores. (Elsevier: Amsterdam).
- Brugnoli E., Scartazza A., Lauteri M., Monteverdi M.C., Maguas C. 1998. Carbon isotope discrimination in structural and non-structural carbohydrates in relation to productivity and adaptation to unfavourable conditions. In: 'Stable isotopes: integration of biological, ecological and geochemical processes`. (Ed. H. Griffiths) pp. 133-146. (Bios, Oxford, UK).
- Burke M.J.W., Grime J.P. 1996. An experimental study of plant communities invasibility. *Ecology* **77**, 776-790.
- Cahill J.F. 1999. Fertilization effects on interactions between above- and belowground competition in an old field. *Ecology* **80**, 466-480.
- Cahill J.F., Casper B.B. 2000. Investigating the relationship between neighbour root biomass and belowground competition: field evidence for symmetric competition belowground. *Oikos* **90**, 311-320.
- Callaway, R.M., Aschehoug E.T. 2000. Invasive plants versus their new and old neighbours: a mechanism for exotic invasion. *Science* **290**, 521-523.
- Callaway R.M., Pennings S.C., Richards C.L. 2003. Phenotypic plasticity and interactions among plants. *Ecology* **84**, 1115-1128.
- Campbell N.A., Reece J.B. 2004. *Biologie*. 6. Auflage. (Spektrum Akademischer Verlag: Hamburg, Berlin, Oxford).
- Carter R.W.G. 1995. *Coastal environments: An introduction to the Physical, Ecological and Cultural Systems of Coastlines*. (Academic Press: London).
- Casper B.B., Cahill J.F., Hyatt L.A. 1998. Above-ground competition does not alter biomass allocation to roots in *Abrus theophrasti*. *New Phytologist* **140**, 231-238.
- Castillo J.M., Rubo Casal A.E., Luque C.J., Figueroa M.E. 2002. Comparative field summer stress of three species co-occurring in Mediterranean coastal dunes. *Photosynthetica* **40**, 49-56.
- Chapin F.S., III. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* **11**, 233-260.
- Chapin F.S., Bloom A.J., Field C.B., Waring R.H. 1987. Plant responses to multiple environmental factors. *BioScience* **37**, 49-57.

- Chapin F.S., Lubchenco J., Reynolds H.L. 1995. Biodiversity and ecosystem functioning: basic principles. In *'Global diversity assessment'*. (Ed. V.H. Heywood) pp. 289-301 (Cambridge University Press, Cambridge, UK).
- Chapin F.S., Zavaleta E.S., Eviner V.T., Naylor R.L., Vitousek P.M., Reynolds H.L., Hooper D.H., Lavorel S., Sala O.E., Hobbie S.E., Mack M.C., Díaz S. 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature* **405**, 234-242.
- Cleverly J.R., Smith S.D., Sala A., Devitt D.A. 1997. Invasive capacity of *Tamarix ramosissima* in a Mojave Desert floodplain: the role of drought. *Oecologia* **111**, 12-18.
- Clinton B.D., Vose J.M., Knoepp J.D., Elliott K.J. 2003. Stream nitrate response to different burning treatments in southern Appalachian forests. In: *'Proceedings of Fire Conference 2000: The First National Congress on Fire Ecology, Prevention, and Management.'* (Eds: K.E.M. Galley, R.C. Klinger, N.G. Sugihara) pp. 174-181 (Miscellaneous Publication No. 13, Tall Timber Research Station, Tallahassee, FL.).
- Comstock J.P., Cooper T.A., Ehleringer J. 1988. Seasonal patterns of canopy development and carbon gain in nineteen warm desert shrub species. *Oecologia* **75**, 327-335.
- Connolly J. 1986. On difficulties with replacement-series methodology in mixture experiments. *Journal of Applied Ecology* **23**, 125-137.
- Costermans L. 1981. *Native trees and shrubs of South-Eastern Australia*. (Rigby: Adelaide).
- Cowling R.M., Rundel P.W., Lamont B.B., Arroyo M.K., Arianoutsou M. 1996. Plant diversity in Mediterranean-climate regions. *Trends in Ecology and Evolution* **11**, 352-360.
- Crawley M.J. 1986. The population biology of invaders. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* **314**, 711-731.
- Crawley M.J. 1990. The population dynamics of plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* **330**, 125-140.
- Crawley M.J. 1997. Biodiversity. In: *"Plant Ecology"* (Ed. M.J. Crawley) (Blackwell Science: Cambridge).
- Crick J.C., Grime J.P. 1987. Morphological plasticity and mineral nutrition capture in two herbaceous species of contrasted ecology. *New Phytologist* **107**, 403-414.
- Cronk Q.B., Fuller J.L. 1995. *Plant invaders*. (Chapman and Hall: London).
- Daehler C.C. 2003. Performance comparisons of co-occurring native and alien invasive plants: Implications for conservation and restoration. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* **34**, 183-211.
- Daily G.C., Alexander S., Ehrlich P.R., Goulder L., Lubchenco J., Matson P.A., Mooney H.A., Postel S., Schneider S.H., Tilman D., Woodwell G.M. 1997. Ecosystem services: Benefits supplied to human societies by natural ecosystems. *Issues in Ecology* **2**, 1-18.
- D'Antonio C.M., Dudley T.M., Mack M. 1999. Disturbance and biological invasions: direct effects and feed backs. In: *'Ecosystems of Disturbed Ground'*. (Ed. L.R. Walker) pp. 413-452. (Elsevier Publisher: Amsterdam).

- Dasmin C., Rambal R., Joffre R. 1998. Seasonal and annual changes in leaf $\delta^{13}\text{C}$ in two co-occurring Mediterranean oaks: relations to leaf growth and drought progression. *Functional Ecology* **12**, 778-785.
- Davis M.A., Grime J.P., Thompson K. 2000. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invisibility. *Journal of Ecology* **88**, 528-534.
- Dawson T.E., Ehleringer J.R. 1993. Gender-specific physiology, carbon isotope discrimination, and habitat distribution in boxelder, *Acer negundo*. *Ecology* **74**, 798-815.
- Dennill G.B. 1987. The importance of understanding host plant phenology in the biological control of *Acacia longifolia*. *Annals of Applied Biology* **111**, 661-666.
- Díaz Barradas M.C., García Novo F. 1988. Canopy profiles of organ diversity in Mediterranean scrub. In: "Diversity and pattern in plant communities". (Eds. H.J. During, M.J.A. Werger, J.H. Willems) pp. 15-23. (SPB Academic Press, The Hague, Netherlands).
- Díaz Barradas M.C., Zunzunegui M., García Novo F. 1999a. Autoecology traits of *Halimium halimifolium* under Mediterranean type climate. *Folia Geobotanica* **43**, 189-208.
- Díaz Barradas M.C., Zunzunegui M., Tirado M., Ain-Lhout F., García Novo F. 1999b. Plant functional types and ecosystem function in Mediterranean shrubland. *Journal of Vegetation Science* **10**, 709-716.
- Di Castri F. 1981. Mediterranean-type shrublands of the world. In: "Ecosystems of the world 11: Mediterranean-type shrublands". (Eds. F. di Castri, D.W. Goodall, R.L. Specht) pp. (Elsevier Scientific Publishing Company).
- Di Castri F., Hansen F., Debussche M. 1990. *Biological invasions in Europe and the Mediterranean basin*. (Kluwer Academic Publisher, Netherlands).
- Dietz H., Steinlein T. 2003. Recent advances in understanding plant invasions. In: 'Progress in Botany'. (Eds. Esser K., Lüttiger U., Beyschlag W., Murata J.) Vol. 65, pp. 539-573 (Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, Germany).
- Donovan L.A., Ehleringer J.R. 1994. Water stress and use of summer precipitation in a Great Basin shrub community. *Functional Ecology* **8**, 289-297.
- Drake J.A., Mooney H.A., Di Castri F., Groves R.H., Kruger F.J., Rejmárek M., Williamson M. 1989. *Biological invasions: a global perspective*. (John Wiley & Sons, New York, USA).
- Durand L.Z., Goldstein G. 2001. Photosynthesis, photoinhibition, and nitrogen use efficiency in native and invasive ferns in Hawaii. *Oecologia* **126**, 345-354.
- Ehleringer J.R. 1981. Leaf absorptance of Mohave and Sonoran desert plants. *Oecologia* **49**, 366-370.
- Ehleringer J.R., Comstock J. 1987. Leaf absorptance and leaf angle: Mechanisms for stress tolerance. In: 'Plant response to stress'. (Eds. J. Tenhunen, W. Oechel, F. Catarino, O. Lange) pp. 55-76. (Springer, Berlin, Heidelberg, Germany).
- Ehleringer J.R., Osmond C.B. 1989. Stable isotopes. In: 'Plant Physiological Methods. Field Methods and Instrumentation' (Eds. R.W. Pearcy, J.R. Ehleringer, H.A. Mooney, R.W. Rundel) pp. 281-300. (Chapman and Hall, London, UK).
- Ehleringer J.R., Hall A.E., Farquhar G.D. (Eds.) 1993. *Stable isotopes and plant carbon – water relations*. (Academic press: San Diego).

- Elias T.S. 1981. Mimosoideae. In: *Advances in Legume Systematics*. (Eds. R.M. Polhill and P.H. Raven) pp. 143-151. (Kew Gardens, UK).
- Espigares T., Peco B. 1995. Mediterranean annual pasture dynamics: impact of autumn drought. *Journal of Ecology* **83**, 135-142.
- Evans G.C. 1972. *The quantitative analysis of plant growth*. (University of California Press, Berkley, USA)
- Evans R.D., Black A.R. 1993. Growth, photosynthesis, and resource investment for vegetative and reproduction modules of *Artemisia tridentata*. *Ecology* **74**, 1561-1528.
- Ewers B.E., Oren R., Sperry J.S. 2000. Influence of nutrient versus water supply on hydraulic architecture and water balance in *Pinus taeda*. *Plant, Cell and Environment* **23**, 1055-1066.
- Farquhar G.D., O'Leary M.H., Berry J.A. 1982a. On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves. *Australian Journal of Plant Physiology* **9**, 121-137.
- Farquhar G.D., Sharkey T.D. 1982b. Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* **33**, 317-345.
- Farquhar G.D., Richards R.A. 1984. Isotopic composition of plant carbon correlates with water use efficiency of wheat genotypes. *Australian Journal of Plant Physiology* **11**, 539-552.
- Farquhar G.D., Ehleringer J.R., Hubick K.T. 1989. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* **40**, 503-537.
- Farquhar G.D., Lloyd J. 1993. Carbon and oxygen isotope effects in the exchange of carbon dioxide between terrestrial plants and the atmosphere. In: *Stable isotopes and plant carbon-water relations*. (Eds. J.R. Ehleringer, A.E. Hall, G.D. Farquhar) pp. 47-70 (Academic Press: San Diego).
- Farquhar G.D., Barbour M.M., Henry B.K. 1998. Interpretation of oxygen isotope composition of leaf material. In: *Stable isotopes – integration of biochemical, ecological and geochemical processes*. (Ed. H. Griffiths) pp. 23-62 (BIOS Scientific Publisher Ltd: Oxford).
- Fenner M. 1983. Relationships between seed weight, ash content and seedling growth in twenty-four species of Compositae. *New Phytologist* **95**, 697-706.
- Figuerola M.E., Fernández-Baco L., Luque T., Davy A.J. 1997. Chlorophyll fluorescence, stress and survival in populations of Mediterranean grassland species. *Journal of Vegetation Science* **8**, 881-888.
- Fine P.V.A. 2002. The invasibility of tropical forests by exotic plants. *Journal of Tropical Ecology* **18**, 687-705.
- Fogarty G., Facelli J.M. 1999. Growth and competition of *Cytisus scoparius*, an invasive shrub, and Australian native shrubs. *Plant Ecology* **144**, 27-35.
- Frak E., Le Roux E., Millard P., Dreyer E., Jaouen G., Saint-Joanis B., Wedler R. 2001. Changes in total leaf nitrogen and partitioning, of leaf drive photosynthetic acclimation to light in fully developed walnut leaves. *Plant, Cell and Environment* **18**, 605-618.
- Gaol M.L., Fox J.E.D. 2002. Reproductive potential of *Acacia* species in the central wheatbelt: variation between years. *Conservation Science Western Australia* **4**, 147-157.

- García Novo, F. 1977. The effect of fire on the vegetation of Doñana National Park. *Proc. Symp. Environm. Cons. Fire Fuel Manag. Medit. Ecosyst.*, 571-592.
- García-Plazaola J.I., Artetxe U., Becerril J.M. 1999. Diurnal changes in antioxidant and carotenoid composition in the Mediterranean sclerophyll tree *Quercus ilex* (L) during winter. *Plant Science* **143**, 125-133.
- Garnier E. 1998. Interspecific variation in plasticity of grasses in response to nitrogen supply. In: *'Population biology of grasses.'* (Ed. Cheplick G.P.) pp. 155-182 (Cambridge University Press: Cambridge)
- Gedroc J.J., McConnaughay K.D.M., Coleman J.S. 1996. Plasticity in root/shoot partitioning: optimal, ontogenetic, or both? *Functional Ecology* **10**, 44-50.
- Gerry A.K., Wilson S.D. 1995. The influence of initial size on the competitive response of six plant species. *Ecology* **76**, 272-279.
- Gilman E.F., Watson D.G. 1993. *Pinus pinea*: stone pine. ENH-631, Institute of Food and Agricultural Science, University of Florida.
- Goldberg D.E. 1990. Components of Resource Competition in Plant Communities. In: *'Perspectives on Plant Competition'* (Eds. J.B. Grace, D. Tilman) pp. 27-49. (Academic Press, San Diego, USA).
- González-Rodríguez H., Cantú Silva I., Gómez Meza M.V., Jordan W.R. 2000. Seasonal plant water relationships in *Acacia berlandieri*. *Arid Soil Research and Rehabilitation* **14**, 343-357.
- Gower S.T., Vogt K.A., Grier C.C. 1992. Carbon dynamics of Rocky Mountain Douglas-fir: influence of water and nutrient availability. *Ecological Monographs* **62**, 43-65.
- Grace J.B. 1995. On the measurement of plant competition intensity. *Ecology* **76**, 305-308.
- Grammatikopoulous G., Manetas Y. 1994. Direct absorption of water by hairy leaves of *Phlomes fruticososa* and its contribution to drought avoidance. *Canadian Journal of Botany* **72**: 1805-1811.
- Grime J.P. 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. (John Wiley and Sons, Chichester, UK).
- Hanson H., Lindh G. 1993. Coastal erosion – an escalating environmental threat. *Ambio*. **22**, 188-195.
- Harper J.L. 1977. *The population biology of plants*. (Academic Press: New York, USA)
- Hesp P.A. 1991. Ecological processes and plant adaptations on coastal dunes. *Journal of Arid Environments* **2**, 165-191.
- Hicks D.L., Campbell D.J., Atkinson I.A.E. 2001. Options for managing the Kaimaumu wetland, Northland, New Zealand. *Science for Conservation* **155** (Department of Conservation, Wellington, New Zealand.)
- Hierro J.L., Maron J.L., Callaway R.M. 2005. A biogeographical approach to plant invasions: the importance of studying exotics in their introduced and native range. *Journal of Ecology* **93**, 5-15.
- Hikosaka K., Hirose T. 2001. Nitrogen uptake and use by competing individuals in a *Xanthium canadense* stand. *Oecologia* **126**, 174-181.

- Hilbert D.W., Canadell J. 1995. Biomass partitioning and resource allocation of plants from Mediterranean-type ecosystems: possible responses to elevated atmospheric CO₂. In: *'Global Change and Mediterranean-type Ecosystems'*. (Eds. Lange E.O., Mooney H.A.) pp. 76-101. (Springer Verlag: New York)
- Hoagland D.R., Arnon I. 1950. The water culture method for growing plants without soil. (California Agriculture Experiment Station: Berkeley) *Circular No. 347*.
- Hodge A., Stewart J., Robinson D., Griffiths B.S., Fitter A. 2000. Spatial and physical heterogeneity of N supply from soil does not influence N capture by two grass species. *Functional Ecology* 14, 645-653.
- Hubick K.T., Farquhar G.D., Shorter R. 1986. Correlation between water use efficiency and carbon isotope discrimination in diverse peanut (*Arachis*) germplasm. *Australian Journal of Plant Physiology* 13, 803-816.
- Hull J.C., Mooney H.A. 1990. Effects of nitrogen on photosynthesis and growth-rates of 4 California annual grasses. *Acta Oecologica* 11, 453-468.
- Huenneke L.F., Hamburg S.P., Koide R., Mooney H.A., Vitousek P.M. 1990. Effects of soil resources on plant invasion and community structure in California serpentine grassland. *Ecology* 71, 478-491.
- Hunt R., Cornelissen J.H.C. 1997. Components of relative growth rate and their interrelations in 59 temperate plant species. *New Phytologist* 135, 395-417.
- Huxman T.E., Smith S.D. 2001. Photosynthesis in an invasive grass and native forbs at elevated CO₂ during an El Niño year in the Mojave Desert. *Oecologia* 128, 193-201.
- Jasienski M., Bazzaz F.A. 1999. The fallacy of ratios and the testability of models in biology. *Oikos* 84, 321-326.
- Jeffrey D.W. 1987. *Plants and Water. Soil-Plant Relationships*. (Croom Helm, London; Sydney Timber Press, Portland).
- Joffre R., Rambal S., Damesin C. 1999. Functional Attributes in Mediterranean-type Ecosystems. In: *"Handbook of functional plant ecology"*. (Eds. F.I. Pugnaire, F. Valladares) pp. 347-380 (Marcel Dekker Inc.: New York, Basel).
- Jolliffe P. 2000. The replacement series. *Journal of Ecology* 88, 371-385.
- Jones M.L.M., Wallace H.L., Norris D., Brittain S.A., Jones R.E., Rhind P.M., Reynolds B.R., Emmett B.A. 2004. Changes in vegetation and soil characteristics in coastal sand dunes along a gradient of atmospheric nitrogen deposition. *Plant Biology* 6, 598-605.
- Jurado E., Westoby M. 1992. Seedling growth in relation to seed size among species of arid Australia. *Journal of Ecology* 80, 407-416.
- Keane R.M., Crawley M.J. 2002. Exotic plant invasion and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology and Evolution* 17, 164-170.
- Keeley J.E. 1991. Seed germination and life history syndromes in the California chaparral. *Botanical Review* 57, 81-116.
- Kraaij T., Cramer M.D. 1999. Do the gas exchange characteristics of alien acacias enable them to successfully invade the fynbos? *South African Journal of Botany* 63, 232-238.

- Kozlowski T.T., Kramer P.J., Pallardy S.G. 1991. *The physiological ecology of woody plants*. (Academic Press, San Diego, USA).
- Lambers H., Poorter H. 1992. Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. *Advances in Ecological Research* **23**, 187-261.
- Lange O.L., Ullmann I., Tenhunen J.D., Bannister P. 1987. Stomatal conductance and transpiration of the two faces of *Acacia phyllodes*. *Trees* **1**, 110-122.
- Lavorel S., Lepart J., Debussche M., Lebreton J.D., Beffy J.L. 1994. Small scale disturbances and the maintenance of species diversity in Mediterranean old fields. *Oikos* **70**, 455-473.
- Levitt J. 1972. *Responses of Plants to Environmental Stress*. (Academic Press, New York, USA).
- Llorens L., Casanovas C., Peñuelas J. 1999. Seedling survival of Mediterranean shrubland species in relation to root:shoot ratio, seed size and water and nitrogen use. *Functional Ecology* **13**, 210-216.
- Llorens L., Peñuelas J., Estiarte M. 2003. Ecophysiological responses of two Mediterranean shrubs, *Erica multiflora* and *Globularia alypum*, to experimentally drier and wamer conditions. *Physiologia Plantarum* **119**, 232-243.
- Lortie C.J., Aarssen L.W. 1996. The specialization hypothesis for phenotypic plasticity in plants. *International Journal of Plant Science* **157**, 484-487.
- Majdi H. 1996. Root sampling methods - applications and limitations of the minirhizotron technique. *Plant and Soil* **185**, 255-285.
- Marchante H. 2001. Invasion of the Portuguese dune ecosystem by *Acacia*: a threat to native biodiversity. Master of Science, University of Coimbra.
- Marchante H., Marchante E., Freitas H. 2003. Invasion of the Portuguese dune ecosystems by the exotic species *Acacia longifolia* (Andrews) Willd.: effects at the community level. In: "Plant Invasions: Ecological Threats and Management Solutions" (Eds. L.E. Child, J.H. Brock, G. Brundu, K. Prach, P. Pysek, P.M. Wade, M. Williamson) pp. 75-85 (Backhuys Publisher, The Netherlands: Leiden).
- Markham J.H., Chanway C.P. 1996. Measuring plant neighbour effects. *Functional Ecology* **10**, 548-549.
- McDowell C.R., Moll E.J. 1981. Studies of seed germination and seedling competition in *Virgilia oroboides* (Berg.) Salter, *Albizia lophantha* (Willd.) Benth. and *Acacia longifolia* (Andr.) Willd. *Journal of South African Botany* **47**, 653-685.
- Milton S.J. 1980. Australian acacias in the S.W. Cape: pre-adaptation, predation and success. In: 'Proceedings of the third National Weeds Conference in South Africa'. (Eds. S. Naser, A.L.P. Cairns) pp. 69-78 (A.A. Balkema, Cape Town, South Africa).
- Milton S.J., Hall A.V. 1981. Reproductive biology of Australian *Acacia* in the South-Western Cape province, South Africa. *Transactions of the Royal Society of South Africa* **44**, 465-487.
- Mohr H., Schopfer P. 1995. *Pflanzenphysiologie*. (Springer Verlag, Berlin, Germany).
- Mooney H.A. 1972. The carbon balance of plants. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* **3**, 315-346

- Mooney H.A. 1981. Primary production in Mediterranean-climate regions. In: *'Ecosystems of the world 11: Mediterranean-type shrublands'*. (Eds. F. Di Castri, D.W. Goodall, R.L. Specht) pp. 249-255 (Elsevier Scientific Publishing, Amsterdam, Netherlands).
- Mooney H.A. 1999. Species without frontiers. *Nature* **397**, 665-666.
- Mühr B. 2000a. „Klimadiagramme der Welt. Lissabon, Portugal.“
<http://www.klimadiagramme.de/Europa/lissabon.html>. (10. Mai 2000)
- Mühr B. 2000b. „Klimadiagramme der Welt. Porto, Portugal.“
<http://www.klimadiagramme.de/Europa/porto.html>. (10. Mai 2000)
- Nardini A., Lo Gullo M.A., Salleo S. 1999. Competitive strategies for water availability in two Mediterranean *Quercus* species. *Plant, Cell and Environment* **22**, 109-116.
- Nardini A., Salleo S., Lo Gullo M.A., Pitt F. 2000. Different responses to drought and freeze stress of *Quercus ilex* L. growing along a latitudinal gradient. *Plant Ecology* **148**, 139-147.
- Nativ R., Ephrath J.E., Berliner P.R., Saranga Y. 1999. Drought resistance and water use efficiency in *Acacia saligna*. *Australian Journal of Botany* **47**, 577-586.
- Newman E.I. 1973. Competition and diversity in herbaceous vegetation. *Nature* **244**, 310.
- Noble I. 1989. Attributes of invaders and the invading process terrestrial and vascular plants. In: *'Biological invaders: a global perspective'* (Eds.: J.A. Drake, H.A. Mooney, M. Rejmanek, A. Williamson) pp. 301-313 (Wiley, Chichester, West Sussex, UK).
- Oliveira G., Peñuelas J. 2000. Comparative photochemical and phenomorphological responses to winter stress of an evergreen (*Quercus ilex* L.) and a semi-deciduous (*Cistus albidus* L) Mediterranean woody species. *Acta Oecologica* **21**, 97-107.
- Oliveira G., Peñuelas J. 2001. Allocation of absorbed light energy into photochemistry and dissipation in a semi-deciduous and an evergreen Mediterranean woody species during winter. *Australian Journal of Plant Physiology* **28**, 471-480.
- Olson B.E., Bilcker P.S. 2003. Response of the invasive *Centaurea maculosa* and two grasses to N-pulses. *Plant and Soil* **254**, 457-467.
- Parker J. 1949. Effects of variation in the root/leaf ratio on transpiration rate. *Plant Physiology* **24**, 739-743.
- Pastor J., Aber J.D., McClaugherty C.A., Melillo J.M. 1984. Aboveground production and N and P cycling along a nitrogen mineralization gradient on Blackhawk Island, Wisconsin. *Ecology* **65**, 256-268.
- Pattison R.R., Goldstein G., Ares A. 1998. Growth, biomass allocation and photosynthesis of invasive and native Hawaiian rainforest species. *Oecologia* **117**, 449-459
- Perkins S.R., Owens M.K. 2003. Growth and biomass allocation of shrub and grass seedlings in response to predicted changes in precipitation seasonality. *Plant Ecology* **168**, 107-120.
- Perrings C., Williamson M., Barbier E.B., Delfino D., Dalmazzone S., Shogren J., Simmons P., Watkinson A. 2002. Biological invasion risks and the public good: an economic perspective. *Conservation Ecology* 6, 1 [online] URL: <http://www.consecol.org/vol6/iss1/art1>.

- Pieterse P.J., Cairns A.L.P. 1986. The effect of fire on an *Acacia longifolia* seed bank in the south-western Cape. *South African Journal of Botany* **52**, 233-236.
- Pieterse P.J., Cairns A.L.P. 1988a. The population dynamics of the weed *Acacia longifolia* (Fabaceae) in the absence and presence of fire. *South African Forestry Journal* **145**, 25-27.
- Pieterse P.J., Cairns A.L.P. 1988b. Factors affecting the reproductive success of *Acacia longifolia* (Andr.) Willd. in the Banhoek Valley, south-western Cape, Republic of South Africa. *South African Journal of Botany* **54**, 461-464.
- Pigliucci M. 2001. *Phenotypic plasticity beyond nature and nurture*. (Johns Hopkins University Press: Baltimore).
- Pintado A., Valladares F., Sancho L.G. 1997. Exploring phenotypic plasticity in the lichen *Ramalina capitata*: Morphology, water relations and chlorophyll content in North- and South-facing populations. *Annals of Botany* **80**, 345-353.
- Polley H.W., Johnson H.B., Mayeux H.S. 1997. Leaf physiology, production, water use, and nitrogen dynamics of the grassland invader *Acacia smallii* at elevated CO₂ concentrations. *Tree Physiology* **17**: 89-96.
- Poorter H. 1990. Interspecific variation in relative growth rate. In: *Causes and Consequences of variation in growth rate and productivity of higher plants*. (Ed. H. Lambers) pp. 45-68. (SPB Academic Publishing by The Hague).
- Poorter H., Villar R. 1997. Chemical composition of plants: causes and consequences of variation in allocation of C to different plant constituents. In *Plant resource allocation*. (Eds. F Bazzaz and J Grace) pp. 39-72. (Academic Press: New York).
- Poorter H., Nagel O. 2000. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: a quantitative review. *Australian Journal of Plant Physiology* **27**, 595-607.
- Potter J.R., Jones J.W. 1977. Leaf area partitioning as an important factor in growth. *Plant Physiology* **59**, 10-14.
- Radford I.J., Cousens R.D. 2000. Invasiveness and comparative life-history traits of exotic and indigenous *Senecio* species in Australia. *Oecologia* **125**, 531-542.
- Rebele F. 2000. Competition and coexistence of rhizomatous perennial plants along a nutrient gradient. *Plant Ecology* **147**, 77-94.
- Rees M., Bergelson J. 1997. Asymmetric light competition and founder control in plant communities. *Journal of Theoretical Biology* **184**, 353-358.
- Rees M., Paynter Q. 1997. Biological control of Scotch broom: modelling the determinants of abundance and the potential impact of introduced insect herbivores. *Journal of Applied Ecology* **34**, 1203-1221.
- Reynolds H.L., Dantonio C. 1996. The ecological significance of plasticity in root weight ratio in response to nitrogen. *Plant and Soil* **185**, 75-97.
- Richardson D.M. 1998. *Ecology and Biogeography of Pinus*. (Cambridge University Press: Cambridge, UK)

- Ripley B.S., Pammenter N.W. 2004. Physiological characteristics of coastal dune pioneer species from the Eastern Cape, South Africa, in relation to stress and disturbance. In: "Coastal Dunes – Ecology and Conservation". (Eds. M.L. Martínez, N.P. Psuty) pp. 137-154 (Springer Verlag: Berlin, Heidelberg).
- Robinson D., Rorison I.H. 1988. Plasticity in grass species in relation to nitrogen supply. *Functional Ecology* **2**, 249-257.
- Ross K.A., Fox B.J., Fox M.D. 2002. Changes to plant species richness in forest fragments: fragment age, disturbance and fire history may be as important as area. *Journal of Biogeography* **29**, 749-765.
- Roy J. 1990. In search of the characteristics of plant invaders. In: 'Biological invasions in Europe and the Mediterranean basin'. (Eds. F. Di Castri, A.J. Hansen, M. Debussche) pp. 333-352 (Kluwer Academic Publisher, The Hague, Netherlands).
- Rundel P.W. 1995. Adaptive significance of some morphological and physiological characteristics in Mediterranean plants: facts and fallacies. In: 'Time Scale of Biological Responses to Water Constraint'. (Eds. J. Roy, J. Aronson, F. di Castri) pp. 119-139 (SPB Academic Publishing, The Netherlands: Amsterdam).
- Salisbury E.J. 1974. Seed size and mass in relation to environment. *Proceedings of the Royal Society of London B* **186**, 83-88.
- Schlichting C.D., Pigliucci M. 1998. *Phenotypic evolution: a reaction norm perspective*. (Sinauer Press, Sunderland, MA, USA).
- Schmitt J., Dudley S.A., Pigliucci M. 1999. Manipulative approaches to testing adaptive plasticity: phytochrome mediated shade-avoidance responses in plants. *American Naturalist* **154**, S43-S54.
- Schwinning S., Weiner J. 1998. Mechanisms determining the degree of size asymmetry in competition among plants. *Oecologia* **113**, 447-455.
- Shoshany M. 2000. Satellite remote sensing of natural Mediterranean vegetation: a review within an ecological context. *Progress in Physical Geography* **24**, 153-178.
- Shrestha M, Stock W.D., Ward D., Golan-Goldhirsh A. 2003. Water status of isolated Negev desert populations of *Acacia raddiana* with different mortality levels. *Plant Ecology* **168**, 297-397.
- Smith M.D., Knapp A.L. 2001. Physiological and morphological traits of exotic, invasive exotic, and native plant species in tallgrass prairie. *International Journal of Plant Science* **162**, 785-792.
- Smith R.G.B., Brock M.A. 1996. Coexistence of *Juncus articulatus* and *Glyceria australis* C.E. Hubb. in a shallow wetland in Australia. *Hydrobiologia* **340**, 147-151.
- Stewart G.R., Turnbull M.H., Schmidt S., Erskine P.D. 1995. ¹³C natural abundance in plant communities along a rainfall gradient: a biological integrator of water availability. *Australian Journal of Plant Physiology* **22**, 52-55.
- Stock W.D., Pate J.S., Delfs J. 1990. Influence of seed size and quality on seedling development under low nutrient conditions in five Australian and South African members of the Proteaceae. *Journal of Ecology* **78**, 1005-1020.
- Sultan S.E., Bazzaz F.A. 1993. Phenotypic plasticity in *Polygonum persica*. III. The evolution of ecological breath for nutrient environment. *Evolution* **47**, 1050-1071.

- Talavera S., Gibbs P.E., Arista M. 1997. Reproductive biology of *Halimium atriplicifolium* (Lam.) Spach and *H. halimifolium* (L.) Willk. (Cistaceae). *Lagascalia* **19**, 571-578.
- Tapias R., Gil L., Fuentes-Utrilla P., Pardos J.A. 2001. Canopy seed banks in Mediterranean pines of south-eastern Spain: a comparison between *Pinus halepensis* Mill., *P. pinaster* Ait., *P. nigra* Arn. And *P. pinea* L. *Journal of Ecology* **89**, 629-638.
- Tapias R., Climent J., Pardos J.A., Gil L. 2004. Life histories of Mediterranean pines. *Plant Ecology* **171**, 53-68.
- Tenhunen J.D., Beyschlag W., Lange O.L., Harley P.C. 1987. Changes during summer drought in leaf CO₂ uptake rates of macchia shrubs growing in Portugal: Limitations due to photosynthetic capacity, carboxylation efficiency, and stomatal conductance. In: *'Plant response to stress'*. (Eds. J.D. Tenhunen, F.M. Catarino, O.L. Lange, W.C. Oechel) pp. 305-327. (Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, London, Paris, Tokyo).
- Thébaud C., Simberloff D. 2001. Are plants really larger in their introduced range? *American Naturalist* **157**, 231-236.
- Thurston J. 1969. The effect of limiting and fertilizers on the botanical composition of permanent grassland, and on the yield of hay. In: *'Ecological Aspects of the Mineral Nutrition of Plants.'* (Ed. I. Rorison) pp. 3-10. (Blackwell Scientific: Oxford)
- Tilman D. 1985. The resource-ratio hypothesis of plant succession. *The American Naturalist* **125**, 827-852.
- Tilman D. 1988. *Plant strategies and the dynamics and structures of plant communities*. (Princeton University Press, Princeton, NJ).
- Tognetti R., Minnocci A., Peñuelas J., Raschi A., Jones B. 2000. Comparative field water relations of three Mediterranean shrub species co-occurring at a natural CO₂ vent. *Journal of Experimental Botany* **51**, 1135-1146.
- Turner M.D., Rabinowitz D. 1983. Factors affecting frequency distributions of plant mass: the absence of dominance and suppression in competing monocultures of *Festuca paradoxa*. *Ecology* **64**, 469-475.
- Twolan-Strutt L., Keddy P.A. 1996. Above- and belowground competition intensity in two contrasting wetland plant communities. *Ecology* **77**, 259-270.
- Urbanska K.M. 1992. *Populationsbiologie der Pflanzen*. (Gustav Fischer Verlag, Jena, Germany).
- Valentini R., Scarascia-Mugnozza G.E., Ehleringer J.R. 1992. Hydrogen and carbon isotope ratios of selected species of a Mediterranean macchia ecosystem. *Functional Ecology* **6**, 627-631.
- Valladares F. 2000. Light and plant evolution: adaptation to the extremes versus phenotypic plasticity. In: *'Advanced studies in plant biology'* (Ed. H. Greppin) (University of Geneva: Geneva).
- Valladares F., Wright S.J., Lasso E., Kitajima K., Pearcy R.W. 2000a. Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a Panamanian rainforest. *Ecology* **81**, 1925-1936.
- Valladares F., Martínez-Ferri E., Balaguer L., Perez-Corona E., Manrique E. 2000b. Low leaf-level response to light and nutrients in Mediterranean evergreen oaks: a conservative resource-use strategy? *New Phytologist* **148**, 79-91.

- Valladares F., Balaguer L., Martinez-Ferri E., Perez-Corona E., Manrique E. 2002a. Plasticity, instability and canalization: is the phenotypic variation in seedlings of sclerophyll oaks consistent with the environmental unpredictability of Mediterranean ecosystems? *New Phytologist* **156**, 457-467.
- Valladares F., Chico J.M., Aranda I., Balaguer L., Dizengremel P., Manrique E., Dreyer E. 2002b. The greater seedling high-light tolerance of *Quercus robur* over *Fagus sylvatica* is linked to a greater physiological plasticity. *Trees* **16**, 395-403.
- Valladares F., Pearcy R.W. 2002. Drought can be more critical in the shade than in the sun: a field study of carbon gain and photoinhibition in a Californian shrub during a dry El Niño year. *Plant, Cell and Environment* **25**, 749-759.
- Van de Vijver C.A.D.M., Boot R.G.A., Poorter H., Lambers H. 1993. Phenotypic plasticity in response to nitrate supply of an inherently fast-growing species from a fertile habitat and an inherently slow-growing species from an infertile habitat. *Oecologia* **96**, 548-554.
- Van der Putten W.H., Peters B.A.M. 1995. Possibilities for management of coastal foredunes with deteriorated stands of *Ammophila arenaria* (marram grass). *Journal of Coastal Conservation* **1**, 29-39.
- Van Wilgen B.W., Little P.R., Chapman R.A., Görgens A.H.M., Willems T., Marais C. 1997. The sustainable development of water resources: History, financial cost, and benefits of alien plant control programmes. *South African Journal of Science* **93**, 404-411.
- Van Wilgen B.W., Richardson D.M., Le Maitre D.C., Marais C., Magadlela D. 2001. The economic consequences of alien plant invasions: examples of impacts and approaches to sustainable management in South Africa. *Environment, Development and Sustainability* **3**, 145-168.
- Van der Werf A. 1996. Growth analysis and photo-assimilate partitioning. In: *Photo-assimilate distribution in plants and crops: Source-sink relationship* (Eds. E. Zamski, A.A. Schaffer) Ch.1, pp. 1-20. (Marcel Dekker Inc.: New York)
- Vilá M., Weimer J. 2004. Are invasive species better competitors than native species? – evidence from pair-wise experiments. *Oikos* **105**, 229-238.
- Villar-Salvador P., Castro-Díez P., Perez-Rontome C., Montserrat-Martí G. 1997. Stem xylem features in three *Quercus* (*Fagaceae*) species along a climatic gradient in NE Spain. *Trees* **12**, 90-96.
- Walter H. 1973. *Vegetation of the earth in relation to climate and ecophysiological conditions*. (Springer: New York, USA).
- Webb C.J., Sykes W.R., Garnock-Jones P.J. 1988. Flora of New Zealand. Vol. 4 *Botany Division*, Department of Science and Industrial Research, Christchurch, New Zealand.
- Weigelt A., Jolliffe P. 2003. Indices of plant competition. *Journal of Ecology* **91**, 707-720.
- Weiner J. 1986. How competition for light and nutrients affect size variability in *Ipomoea tricolor* populations. *Ecology* **67**, 1425-1427.
- Weiner J., Wright D.B., Castro S. 1997. Symmetry of below-ground competition between *Kochia scoparia* individuals. *Oikos* **79**, 85-91.
- Werner C., Correia O., Beyschlag W. 1999. Two different strategies of Mediterranean macchia plants to avoid photoinhibitory damage by excessive radiation levels during summer drought. *Acta Oecologia* **20**, 15-23.

- Werner C., Ryel R., Correia O., Beyschlag W. 2001. Structural and functional variability within the canopy and its relevance for carbon gain and stress avoidance. *Acta Oecologia* **22**, 129-138.
- Werner C., Maia R., Máguas C. 2001. Are carbon and oxygen isotope compositions of bulk leaf material reliable predictors of water use efficiency in slow-growing drought adapted species? *PS 2001 Proceeding: 12th international congress on photosynthesis*. (CRISO Publishing: Melbourne, Australia).
- Whibley D.J.E. 1980. *Acacias of South Australia*. (D.J. Woolman: South Australia).
- Williams D.G., Baruch Z. 2000. African grass invasion in the Americas: ecosystem consequences and the role of ecophysiology. *Biological Invasions* **2**, 123-140.
- Williamson M., Fitter A.H. 1996. The varying success of invaders. *Ecology* **77**, 1661-1666.
- Wilson S.D., Keddy P.A. 1986. Measuring diffuse competition along an environmental gradient: results from a shoreline plant community. *American Naturalist* **127**, 862-869.
- Wilson S.D. 1988. The effect of initial advantage on the course of plant competition. *Oikos* **51**, 19-24.
- Wilson S.D., Tilman D. 1991. Components of plant competition along a productivity gradient. *Ecology* **72**, 1050-1065.
- Wilson S.D., Tilman D. 1993. Plant competition and resource availability in response to disturbance and fertilization. *Ecology* **74**, 599-611.
- Wilson S.D., Tilman D. 2002. Quadratic variation in old-field species richness along gradients of disturbance and nitrogen. *Ecology* **83**, 492-504.
- Witkowski E.T.F. 1991. Effects of invasive alien *Acacias* on nutrient cycling in the coastal lowlands of the Cape Fynbos. *Journal of Applied Ecology* **28**, 1-15.
- Witkowski E.T.F. 1991b. Growth and competition between seedlings of *Protea repens* (L.) L. and the alien invasive, *Acacia saligna* (Labill.) Wendl. in relation to nutrient availability. *Functional Ecology* **5**, 101-110.
- Wright I.J., Westoby M. 2002. Leaves at low versus high rainfall: coordination of structure, lifespan and physiology. *New Phytologist* **155**, 403-416.
- Yamashita N., Koike N., Ishida A. 2000. Leaf ontogenetic dependence of light acclimation in invasive and native subtropical trees of different successional status. *Plant, Cell and Environment* **25**, 1341-1356
- Zunzunegui M., Díaz Barradas M.C., García Novo F. 1997. Autoecological notes of *Halimium halimifolium* at Doñana National Park. *Lagascalia* **19**, 725-736.
- Zunzunegui M., Fernandez Baco L., Díaz Barradas M.C., García Novo F. 1999. Seasonal changes in photochemical efficiency in leaves of *Halimium halimifolium*, a Mediterranean semideciduous shrub. *Photosynthetica* **37**, 17-31.
- Zunzunegui M., Díaz Barradas M.C., García Novo F. 2000. Different phenotypic response of *Halimium halimifolium* in relation to groundwater availability. *Plant Ecology* **148**, 165-174.

KAPITEL 8.

ANHANG

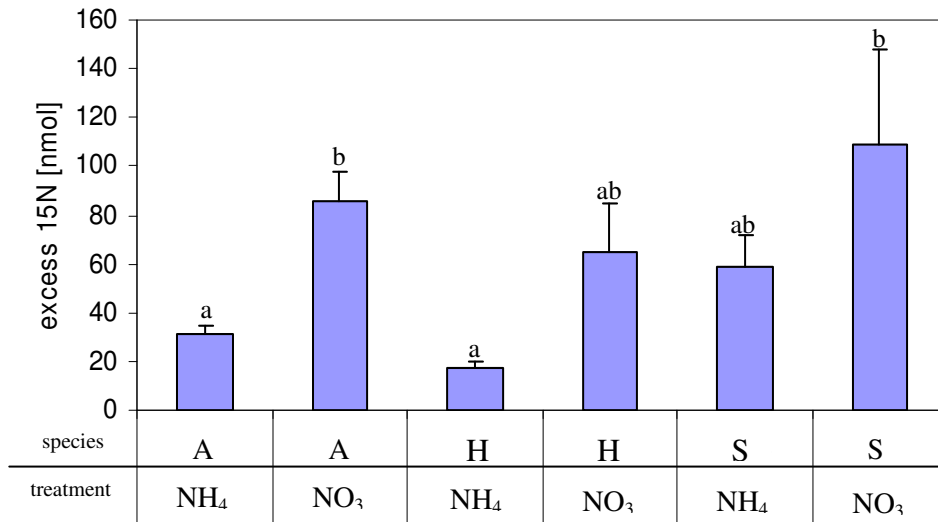


Abb. 8.1: Ammonium- und Nitrataufnahme von *A. longifolia* (A), *H. halimifolium* (H) und *S. frutescens* (S) in einem Vorversuch mit angereichertem ($^{15}\text{NH}_4$)₂SO₄ und K $^{15}\text{NO}_3$; verschiedene Buchstaben zeigen signifikante Unterschiede zwischen den Behandlungen und Arten an (ANOVA/MANOVA, $p < 0,05$, $n = 6-10$).

(Ammonia and nitrate uptake of *A. longifolia* (A), *H. halimifolium* (H) and *S. frutescens* (S) from a pre experiment using enriched ($^{15}\text{NH}_4$)₂SO₄ and K $^{15}\text{NO}_3$; letters indicate differences between species and treatments (ANOVA/MANOVA, $p < 0.05$, $n = 6-10$.)

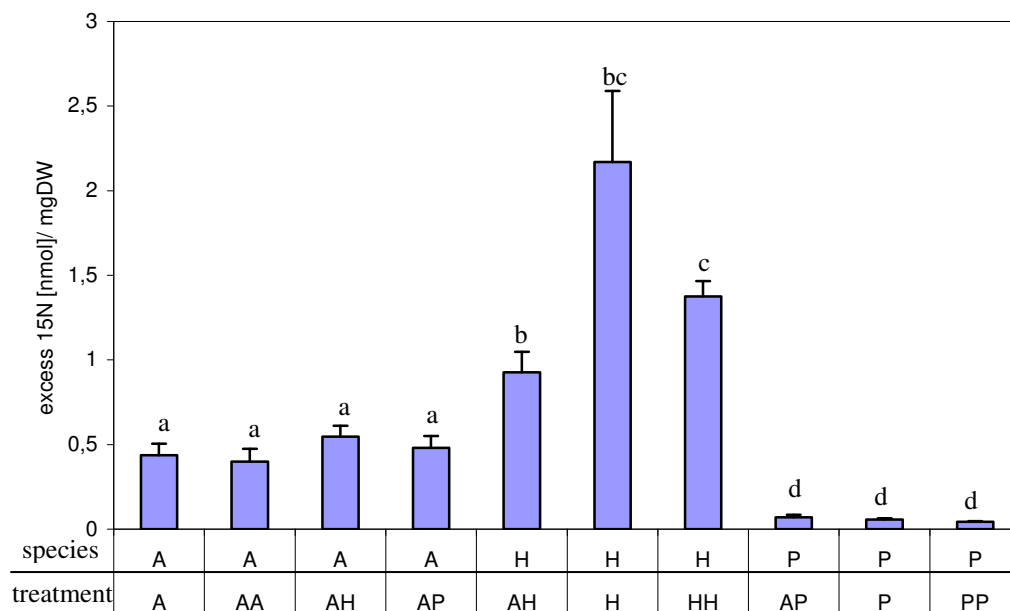


Abb. 8.2: Spezifische ^{15}N Aufnahme der Wurzeln von *A. longifolia* (A), *H. halimifolium* (H) und *P. pinea* (P) als Kontrollpflanze (A, H, P) und in Konkurrenzbehandlung (AA, AP, AH, HH, PP), Buchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede zwischen den Behandlungen und Arten, ANOVA, $p < 0,05$, $n = 7-10$.

(specific ^{15}N uptake of root of control plants (A, H, P) and in competition (AA, AP, AH, HH, PP) of *A. longifolia* (A), *H. halimifolium* (H) and *P. pinea* (P), letters indicate significant differences between treatments and species, ANOVA, $p < 0.05$, $n = 7-10$.)

Tabelle 8.1: Morphologische und Allokationsparameter

Mittelwerte und Standardabweichungen der morphologischen und Allokationseigenschaften aller Arten und Behandlungen, Klein- und Großbuchstaben zeigen signifikante Unterschiede zwischen den Stickstoffbehandlungen bzw. Arten an (ANOVA, $p < 0,05$; $n = 10$); * kennzeichnet signifikante Unterschiede zwischen den Lichtbehandlungen (t-test, $p < 0,05$), N = Stickstoff (+, -), L = PFD (+, -).

(Mean values and standard deviation of morphological and allocation traits of all species and treatments; N = nitrogen; lower and upper case letters indicate significant differences between nitrogen treatments (lc) and species (uc) (ANOVA, $p < 0.05$; $n = 10$) and between light treatments (*) (t-test, $p < 0.05$), abbreviations see material and methods.)

Traits	N	L	<i>Acacia longifolia</i>	<i>Halimium halimifolium</i>	<i>Scrophularia frutescens</i>	<i>Pinus pinea</i>
SLA [m ² *kg ⁻¹]	*	+	5.61 ± 0.74 ^{AA}	6.24 ± 0.57 ^{AA}	3.57 ± 0.59 ^{AB}	5.62 ± 0.97 ^{AA}
	+	+	5.98 ± 1.22 ^{AA}	6.62 ± 0.86 ^{AA}	3.62 ± 0.80 ^{AB}	6.02 ± 1.00 ^{AA}
	*	*	8.18 ± 0.83 ^{BA}	9.94 ± 1.53 ^{BB}	5.25 ± 1.21 ^{BC}	8.12 ± 0.90 ^{AA}
	+	*	8.73 ± 1.02 ^{BA}	10.36 ± 1.64 ^{BB}	6.18 ± 1.21 ^{BC}	7.59 ± 0.80 ^{BD}
LAR [cm ² *g ⁻¹]	*	+	22.8 ± 3.8 ^{AA}	24.1 ± 3.7 ^{AA}	12.5 ± 2.9 ^{AB}	17.2 ± 3.9 ^{BC}
	+	+	23.7 ± 6.3 ^{AA}	27.6 ± 6.7 ^{AA}	15.3 ± 2.7 ^{AB}	16.2 ± 2.7 ^{AB}
	*	*	33.3 ± 4.1 ^{BA}	42.4 ± 9.3 ^{BB}	24.6 ± 6.8 ^{BC}	30.8 ± 5.9 ^{BA}
	+	*	40.7 ± 8.7 ^{BA}	55.3 ± 12.1 ^{BB}	25.4 ± 6.8 ^{BC}	29.0 ± 6.5 ^{BC}
LMR [g*g ⁻¹]	*	+	0.41 ± 0.03 ^{AA}	0.39 ± 0.05 ^{AA}	0.35 ± 0.06 ^{AB}	0.30 ± 0.04 ^{AC}
	+	+	0.39 ± 0.04 ^{AA}	0.42 ± 0.08 ^{AA}	0.44 ± 0.09 ^{AA}	0.27 ± 0.02 ^{AB}
	*	*	0.41 ± 0.04 ^{AA}	0.43 ± 0.07 ^{AA}	0.48 ± 0.11 ^{AA}	0.38 ± 0.04 ^{BA}
	+	*	0.47 ± 0.08 ^{BA}	0.53 ± 0.09 ^{BA}	0.41 ± 0.04 ^{ABC}	0.38 ± 0.08 ^{BC}
SMR [g*g ⁻¹]	*	+	0.14 ± 0.03 ^{AA}	0.08 ± 0.02 ^{AB}	0.07 ± 0.03 ^{AB}	0.09 ± 0.02 ^{AB}
	+	+	0.19 ± 0.11 ^{AA}	0.09 ± 0.02 ^{AB}	0.08 ± 0.02 ^{AB}	0.08 ± 0.01 ^{AB}
	*	*	0.17 ± 0.02 ^{AA}	0.11 ± 0.01 ^{AB}	0.13 ± 0.05 ^{AB}	0.11 ± 0.02 ^{AB}
	+	*	0.17 ± 0.04 ^{AA}	0.13 ± 0.03 ^{AB}	0.13 ± 0.04 ^{AB}	0.12 ± 0.03 ^{AB}
RMR [g*g ⁻¹]	*	+	0.40 ± 0.07 ^{AA}	0.49 ± 0.05 ^{AB}	0.53 ± 0.11 ^{ABC}	0.57 ± 0.05 ^{AC}
	+	+	0.42 ± 0.12 ^{AA}	0.40 ± 0.07 ^{BA}	0.43 ± 0.07 ^{AA}	0.60 ± 0.02 ^{AB}
	*	*	0.38 ± 0.04 ^{AA}	0.43 ± 0.06 ^{BA}	0.37 ± 0.15 ^{AA}	0.49 ± 0.06 ^{BA}
	+	*	0.35 ± 0.12 ^{BA}	0.28 ± 0.09 ^{CA}	0.42 ± 0.09 ^{ABC}	0.47 ± 0.11 ^{BC}
Root/shoot [g*g ⁻¹]	*	+	0.73 ± 0.18 ^{AA}	0.98 ± 0.22 ^{ABC}	1.25 ± 0.51 ^{ABC}	1.37 ± 0.30 ^{AB}
	+	+	0.81 ± 0.34 ^{AA}	0.67 ± 0.24 ^{BA}	0.77 ± 0.24 ^{BA}	1.53 ± 0.15 ^{AB}
	*	*	0.66 ± 0.11 ^{AA}	0.75 ± 0.17 ^{BA}	0.66 ± 0.34 ^{BA}	1.00 ± 0.24 ^{BA}
	+	*	0.64 ± 0.17 ^{AA}	0.41 ± 0.16 ^{AB}	0.76 ± 0.33 ^{ABC}	0.92 ± 0.27 ^{BC}
Leaf [g DW]	*	+	1.90 ± 0.55 ^{AA}	1.59 ± 0.29 ^{AB}	1.50 ± 0.40 ^{AB}	1.39 ± 0.25 ^{AB}
	+	+	2.12 ± 0.80 ^{AA}	2.26 ± 0.64 ^{BA}	3.81 ± 0.69 ^{AB}	1.04 ± 0.16 ^{BC}
	*	*	1.94 ± 0.87 ^{AA}	1.99 ± 0.39 ^{BA}	1.60 ± 0.25 ^{AB}	1.42 ± 0.23 ^{AB}
	+	*	2.37 ± 0.39 ^{AA}	2.74 ± 0.58 ^{ABC}	3.19 ± 0.73 ^{AB}	1.28 ± 0.24 ^{AC}
Stem [g DW]	*	+	0.68 ± 0.35 ^{AA}	0.31 ± 0.08 ^{AB}	0.29 ± 0.11 ^{AB}	0.39 ± 0.08 ^{AB}
	+	+	0.89 ± 0.30 ^{AA}	0.48 ± 0.13 ^{AB}	0.76 ± 0.30 ^{BA}	0.30 ± 0.04 ^{AB}
	*	*	0.86 ± 0.22 ^{AA}	0.52 ± 0.06 ^{AB}	0.43 ± 0.13 ^{AB}	0.43 ± 0.09 ^{AB}
	+	*	0.87 ± 0.23 ^{AB}	0.70 ± 0.31 ^{CA}	0.98 ± 0.3 ^{AB}	0.40 ± 0.08 ^{AC}
Root [g DW]	*	+	1.88 ± 0.70 ^{AA}	2.10 ± 0.79 ^{AB}	2.24 ± 0.52 ^{AB}	2.67 ± 0.65 ^{AB}
	+	+	2.43 ± 1.11 ^{AA}	2.22 ± 0.68 ^{AA}	3.78 ± 0.6 ^{AB}	2.36 ± 0.50 ^{AA}
	*	*	1.96 ± 0.49 ^{AA}	1.99 ± 0.43 ^{BA}	1.38 ± 0.72 ^{AB}	1.85 ± 0.31 ^{AB}
	+	*	1.81 ± 0.61 ^{AA}	1.53 ± 0.59 ^{BA}	3.41 ± 1.4 ^{AB}	1.63 ± 0.51 ^{BA}
Total biomass [g DW]	*	+	4.73 ± 1.55 ^{AA}	4.21 ± 1.16 ^{AA}	4.21 ± 0.56 ^{AA}	4.64 ± 0.83 ^{AA}
	+	+	5.41 ± 1.99 ^{AA}	5.45 ± 1.12 ^{BA}	8.90 ± 1.31 ^{AB}	3.91 ± 0.82 ^{BC}
	*	*	5.22 ± 1.27 ^{AA}	4.67 ± 0.62 ^{BA}	3.49 ± 0.88 ^{AB}	3.76 ± 0.48 ^{AB}
	+	*	5.13 ± 0.64 ^{AA}	5.27 ± 1.43 ^{BA}	7.87 ± 1.76 ^{AB}	3.41 ± 0.69 ^{BC}
Nodules [g DW]	*	+	0.19 ± 0.09 ^a	-	-	-
	+	+	0.05 ± 0.07 ^b	-	-	-
	*	*	0.24 ± 0.07 ^a	-	-	-
	+	*	0.05 ± 0.03 ^b	-	-	-
Root length [m]	*	+	6.77 ± 2.42 ^{AA}	6.40 ± 3.07 ^{AA}	4.63 ± 2.48 ^{AB}	1.18 ± 4.21 ^{AA}
	+	+	12.85 ± 7.61 ^{AA}	7.93 ± 2.39 ^{AA}	10.31 ± 9.12 ^{BA}	1.06 ± 2.73 ^{AA}
	*	*	8.76 ± 4.34 ^{AA}	9.93 ± 3.34 ^{AA}	4.26 ± 2.02 ^{AB}	1.37 ± 1.35 ^{AB}
	+	*	9.34 ± 5.00 ^{AA}	9.53 ± 5.04 ^{AA}	12.14 ± 5.26 ^{AA}	1.44 ± 1.92 ^{AB}

Tabelle 8.2: Physiologische Parameter

Mittelwerte und Standardabweichungen der physiologischen Eigenschaften aller Arten und Behandlungen, Klein- und Großbuchstaben zeigen signifikante Unterschiede zwischen den Stickstoffbehandlungen bzw. Arten an (ANOVA, $p < 0,05$; $n = 2-10$); * kennzeichnet signifikante Unterschiede zwischen den Lichtbehandlungen (t-test, $p < 0,05$) N = Stickstoff (+, -), L = PFD (+, -), - nicht gemessen.

(Mean values and standard deviation of physiological traits of all species and treatments; *, lower and upper case letters indicate significant differences between nitrogen treatments (lc) and species (uc) (ANOVA, $p < 0.05$; $n = 2-10$) light treatment (*) (t-test, $p < 0.05$), - not measured, N = nitrogen, L = PFD (+, -), abbrev. see methods.)

Traits	N	L	<i>Acacia longifolia</i>	<i>Halimolobos halimifolium</i>	<i>Scrophularia frutescens</i>	<i>Pinus pinea</i>
A_{max} [$\mu\text{mol}^*\text{m}^{-2}*\text{s}^{-1}$]	-	+	10.7 ± 3.5 ^{ab}	10.5 ± 4.7 ^{ab}	11.2 ± 7.0 ^{ab}	-
	+	+	12.6 ± 5.1 ^{ab}	13.2 ± 2.8 ^{ab}	13.0 ± 4.3 ^{ab}	-
	-	-	14.7 ± 5.6 ^{ab}	7.1 ± 2.2 ^{ab}	15.4 ± 2.0 ^{ab}	-
	+	-	13.6 ± 7.5 ^{ab}	12.2 ± 3.9 ^{ab}	13.7 ± 5.5 ^{ab}	-
A_{max} [$\mu\text{mol}^*\text{kg}^{-1}*\text{s}^{-1}$]	-	+	59.0 ± 21.3 ^{ab}	68.4 ± 31.6 ^{ab}	38.7 ± 27.9 ^a	-
	+	+	73.2 ± 36.8 ^{ab}	95.5 ± 20.5 ^{ab}	47.0 ± 24.1 ^a	-
	-	-	111.7 ± 23.0 ^{ab}	75.9 ± 40.7 ^{ab}	62.7 ± 20.0 ^a	-
	+	-	110.5 ± 47.5 ^{ab}	127.9 ± 36.4 ^{ab}	104.0 ^a	-
A_{max} [$\mu\text{mol}^*\text{m}^{-2}*\text{s}^{-1}$]	-	+	25.0 ± 17.9 ^{ab}	32.6 ± 16.6 ^{ab}	37.2 ± 8.6 ^{ab}	-
	+	+	43.5 ± 6.1 ^{ab}	38.4 ± 5.3 ^{ab}	36.1 ± 7.9 ^{ab}	-
	-	-	31.7 ± 10.2 ^{ab}	29.1 ± 3.6 ^{ab}	55.7 ± 10.5 ^{ab}	-
	+	-	32.4 ± 8.1 ^{ab}	33.9 ± 7.4 ^{ab}	22.5 ± 1.3 ^{bc}	-
Dark respiration [$\mu\text{mol}^*\text{m}^{-2}*\text{s}^{-1}$]	-	+	-1.0 ± 0.4 ^{ab}	-0.5 ± 0.2 ^a	-1.0 ± 0.6 ^{ab}	-
	+	+	-1.3 ± 0.5 ^{ab}	-0.3 ± 0.3 ^b	-1.0 ± 0.3 ^{ab}	-
	-	-	-0.7 ± 0.01 ^{ab}	-0.3 ^a	-0.9 ± 0.2 ^{ab}	-
	+	-	-0.5 ± 0.01 ^{ab}	-0.3 ± 0.003 ^a	-0.5 ± 0.2 ^{ab}	-
Compensation point [PPFD]	-	+	25.6 ± 19.2 ^{ab}	9.8 ± 5.0 ^{ab}	30.5 ± 16.2 ^{ab}	-
	+	+	23.5 ± 9.7 ^{ab}	13.7 ± 7.0 ^{ab}	30.5 ± 11.5 ^{ab}	-
	-	-	17.1 ± 0.1 ^{ab}	13.5 ^{ab}	27.5 ± 8.3 ^{ab}	-
	+	-	8.5 ± 0.7 ^{ab}	8.0 ± 2.8 ^{ab}	8.8 ± 1.0 ^{ab}	-
WUE [$\mu\text{mol CO}_2^*\text{mmol H}_2\text{O}^{-1}$]	-	+	4.20 ± 0.59 ^{ab}	6.59 ± 2.02 ^{ab}	5.68 ± 0.61 ^{ab}	-
	+	+	4.39 ± 1.39 ^{ab}	6.86 ± 0.83 ^{ab}	7.66 ± 1.24 ^{ab}	-
	-	-	5.35 ± 0.36 ^{ab}	3.65 ± 0.08 ^{ab}	6.90 ± 0.84 ^{ab}	-
	+	-	6.11 ± 1.07 ^{ab}	5.80 ± 2.52 ^{ab}	6.20 ± 1.66 ^{ab}	-
F_v/F_m	-	+	0.75 ± 0.05 ^{ab}	0.78 ± 0.01 ^{ab}	0.80 ± 0.008 ^{ab}	0.74 ± 0.04 ^{ab}
	+	+	0.75 ± 0.03 ^{ab}	0.79 ± 0.01 ^{ab}	0.81 ± 0.003 ^{ab}	0.73 ± 0.01 ^{ab}
	-	-	0.74 ± 0.04 ^{ab}	0.78 ± 0.02 ^{ab}	0.80 ± 0.001 ^{ab}	0.77 ± 0.04 ^{ab}
	+	-	0.76 ± 0.04 ^{ab}	0.80 ± 0.01 ^{ab}	0.81 ± 0.01 ^{ab}	0.77 ± 0.03 ^{ab}
$\Delta F/F_m$ (400)	-	+	0.56 ± 0.07 ^{ab}	0.60 ± 0.04 ^{ab}	0.62 ± 0.15 ^{ab}	0.57 ± 0.05 ^{ab}
	+	+	0.58 ± 0.04 ^{ab}	0.63 ± 0.07 ^{ab}	0.66 ± 0.06 ^{ab}	0.48 ± 0.07 ^{ab}
	-	-	0.58 ± 0.09 ^{ab}	0.60 ± 0.05 ^{ab}	0.61 ± 0.02 ^{ab}	0.53 ± 0.06 ^{ab}
	+	-	0.60 ± 0.01 ^{ab}	0.65 ± 0.02 ^{ab}	0.66 ± 0.03 ^{ab}	0.57 ± 0.04 ^{ab}
ETR (400)	-	+	81 ± 7 ^{ab}	88 ± 17 ^{ab}	100 ± 16 ^{ab}	84 ± 14 ^{ab}
	+	+	85 ± 13 ^{ab}	92 ± 10 ^{ab}	99 ± 12 ^{ab}	62 ± 3 ^{ab}
	-	-	90 ± 18 ^{ab}	94 ± 21 ^{ab}	103 ± 3 ^{ab}	89 ± 9 ^{ab}
	+	-	88 ± 15 ^{ab}	99 ± 14 ^{ab}	103 ± 14 ^{ab}	87 ± 15 ^{ab}
$\Delta F/F_m$ (1670)	-	+	0.17 ± 0.04 ^{ab}	0.22 ± 0.02 ^{ab}	0.33 ± 0.04 ^{ab}	0.32 ± 0.06 ^{ab}
	+	+	0.21 ± 0.06 ^{ab}	0.31 ± 0.09 ^{ab}	0.31 ± 0.05 ^{ab}	0.25 ± 0.08 ^{ab}
	-	-	0.25 ± 0.11 ^{ab}	0.26 ± 0.07 ^{ab}	0.23 ± 0.02 ^{ab}	0.24 ± 0.05 ^{ab}
	+	-	0.21 ± 0.04 ^{ab}	0.29 ± 0.03 ^{ab}	0.27 ± 0.04 ^{ab}	0.30 ± 0.07 ^{ab}
ETR (1670)	-	+	122 ± 27 ^{ab}	156 ± 15 ^{ab}	217 ± 30 ^{ab}	237 ± 44 ^{ab}
	+	+	150 ± 39 ^{ab}	219 ± 62 ^{ab}	214 ± 37 ^{ab}	173 ± 55 ^{ab}
	-	-	171 ± 75 ^{ab}	180 ± 49 ^{ab}	162 ± 12 ^{ab}	168 ± 35 ^{ab}
	+	-	149 ± 26 ^{ab}	206 ± 21 ^{ab}	187 ± 28 ^{ab}	210 ± 47 ^{ab}
Light use efficiency (α)	-	+	0.30 ± 0.01 ^{ab}	0.31 ± 0.01 ^{ab}	0.32 ± 0.02 ^{ab}	0.29 ± 0.01 ^{ab}
	+	+	0.33 ± 0.07 ^{ab}	0.30 ± 0.02 ^{ab}	0.32 ± 0.01 ^{ab}	0.29 ± 0.05 ^{ab}
	-	-	0.30 ± 0.01 ^{ab}	0.30 ± 0.02 ^{ab}	0.31 ± 0.003 ^{ab}	0.29 ± 0.01 ^{ab}
	+	-	0.30 ± 0.01 ^{ab}	0.31 ± 0.01 ^{ab}	0.32 ± 0.001 ^{ab}	0.30 ± 0.01 ^{ab}