

TECHNISCHE UNIVERSITÄT MÜNCHEN

Wissenschaftszentrum Weihenstephan für Ernährung, Landnutzung und Umwelt der
Technischen Universität München

Lehrstuhl für Aquatische Systembiologie -
Limnologische Station der TU München

Invasionen heimischer und neophytischer Wasserpflanzen – Untersuchungen an den
Modellarten *Najas marina* ssp. *intermedia* und *Elodea nuttallii*

Markus Andreas Hoffmann

Vollständiger Abdruck der von der Fakultät Wissenschaftszentrum Weihenstephan für Ernährung,
Landnutzung und Umwelt der Technischen Universität München zur Erlangung des akademischen
Grades eines Doktors der Naturwissenschaften (Dr. rer. nat.) genehmigten Dissertation.

Vorsitzende(r): Univ.-Prof. Dr. Wolfgang Oßwald

Prüfer der Dissertation:

1. Univ.-Prof. Dr. Arnulf Melzer
2. apl. Prof. Dr. Tanja Gschlößl

Die Dissertation wurde am 29.01.2014 bei der Technischen Universität München eingereicht und
durch die Fakultät Wissenschaftszentrum Weihenstephan für Ernährung, Landnutzung und Umwelt
am 10.05.2014 angenommen.

**Invasionen heimischer und neophytischer Wasserpflanzen –
Untersuchungen an den Modellarten *Najas marina* ssp. *intermedia*
und *Elodea nuttallii***

Markus Andreas Hoffmann



„Wer immer mit dem Strom schwimmt erreicht nie die Quelle“

DEUTSCHES SPRICHWORT

Inhalt

Zusammenfassung	6
1. Einleitung	10
1.1. Struktur der Arbeit	13
2. Material und Methoden	14
2.1. <i>Elodea nuttallii</i>	14
2.2. <i>Najas marina</i> ssp. <i>intermedia</i>	15
2.3. Versuchsgebiete	17
2.3.1. Starnberger See	17
2.3.2. Waginger See	18
2.3.3. See Freigericht-Ost	18
2.3.4. Karpfsee	19
2.3.5. Osterseen	19
2.3.6. Kochelsee	20
2.4. Klimakammern	22
2.5. Einfluss der Gewässereigenschaften	23
2.5.1. <i>Elodea nuttallii</i> – Temperatur	23
2.5.2. <i>Elodea nuttallii</i> - Sediment	24
2.5.3. <i>Elodea nuttallii</i> - Licht	25
2.5.4. <i>Najas marina</i> ssp. <i>intermedia</i> - Temperatur	25
2.5.5. <i>Najas marina</i> ssp. <i>intermedia</i> - Sediment	27
2.6. Phänologie und Entwicklung invasiver Arten	30
2.6.1. <i>Najas marina</i> ssp. <i>intermedia</i>	30
2.7. Managementmethoden	30
3. Themenbezogene Veröffentlichungen	34
3.1. Veröffentlichungen in internationalen Zeitschriften	34
3.2. Tagungsbeiträge	34
4. Influence of sediment on the growth of the invasive macrophyte <i>Najas marina</i> ssp. <i>intermedia</i> in lakes	35
4.1. Zusammenfassung	35
4.2. Introduction	36
4.3. Materials and methods	37
4.4. Statistical analysis	38

4.5.	Results	39
4.6.	Discussion.....	44
4.7.	Conclusion	45
5.	Influence of environmental conditions on the regenerative capacity and the survivability of <i>Elodea nuttallii</i> fragments.....	46
5.1.	Zusammenfassung	46
5.2.	Introduction	47
5.3.	Material and Methods	48
5.4.	Statistical analysis.....	50
5.5.	Results	51
5.6.	Discussion.....	57
6.	Influence of the gender on growth and phenology of the dioecious macrophyte <i>Najas marina</i> ssp. <i>intermedia</i>	60
6.1.	Zusammenfassung	60
6.2.	Introduction	61
6.3.	Materials and methods.....	62
6.4.	Statistical analysis.....	64
6.5.	Results	64
6.6.	Discussion.....	69
6.7.	Conclusion	71
7.	Experimental weed control of <i>Najas marina</i> ssp. <i>intermedia</i> and <i>Elodea nuttallii</i> in lakes using biodegradable jute matting	74
7.1.	Zusammenfassung	74
7.2.	Introduction	75
7.3.	Materials and methods.....	77
7.4.	Statistical analysis.....	79
7.5.	Results	79
7.6.	Discussion.....	83
7.7.	Conclusion	85
8.	Synthese und Diskussion	86
8.1.	Einfluss der Gewässereigenschaften auf das Wachstum invasiver Makrophyten.....	86
8.2.	Phänologie und Entwicklung invasiver Arten	90
8.3.	Managementmethoden.....	91

8.4. Charakterisierung invasionsgefährdeter Seen	92
9. Fazit.....	95
10. Literatur	96
Danksagung	107

Abbildungsverzeichnis

Abbildung 1: Strichzeichnung Habitus (Maßstab 1cm) (van de Weyer et al., 2007) und Fotografie von <i>Elodea nuttallii</i>	15
Abbildung 2: Strichzeichnung und Fotografie von <i>Najas intermedia</i> , A) Habitus (Maßstab 10cm), B) Blatt mit Blattscheide (Maßstab 1cm) (van de Weyer et al., 2007).....	16
Abbildung 3: Lage der Versuchsgebiete. 1) See Freigericht-Ost, 2) Starnberger See, 3) Osterseen, 4) Kochelsee und Karpfsee, 5) Waginger See.....	21
Abbildung 4: Aufbau der kleinen und mittleren Aquarien in den Klimakammern.....	22
Abbildung 5: Wachstum von <i>Elodea nuttallii</i> bei unterschiedlichen Wasser-temperaturen (David, 2009)	23
Abbildung 6: Beispiele für die im Temperaturversuch verwendeten <i>Najas</i> - Pflanzen und Aquarien	26
Abbildung 7: Beispiele für die im Sedimentversuch verwendeten Plastiktöpfe und Aluminiumwannen	29
Abbildung 8: Beispiele für den Versuchsaufbau mit Plastiktöpfen und Aluminiumwannen ..	29
Abbildung 9: Im Rahmen des Managementversuchs getestete Jutegewebe.....	31
Abbildung 10: Zustand der <i>Elodea nuttallii</i> -Bestände nach 2 Monaten unter den Jutematten.	31
Figure 11: Longitudinal growth of <i>Najas intermedia</i> after one month of growth in 2010 and 2011.....	43
Figure 12: Mortalities during the temperature (A) and light experiments (B).....	54
Figure 13: Mean total lengths in the compartments during the fertilisation experiment in Lake Starnberg.. ..	56
Figure 14: Height growth of male and female <i>Najas intermedia</i> in Lake Eishaussee on sediment from Lake Waging and Lake Starnberg (2009).....	67
Figure 15: Height growth of male and female <i>Najas intermedia</i> in Lake Eishaussee (A) and Lake Großer Ostersee (B) (2010).....	68
Figure 16: Ratio of male and female plants and mean height of the populations in Lake Freigericht-Ost (A), Lake Waging (B) and Lake Starnberg (C) in 2011.	73

Tabellenverzeichnis

Tabelle 1: Eingewanderte Neophyten in Deutschland (Hussner et al., 2010).....	12
Tabelle 2: Nährstoffgehalte, Korngrößen der Sedimente und Größe der <i>Najas</i> – Bestände im Entnahmegebiet	28
Tabelle 3 : Mittlere Wassertemperatur und Kategorisierung der Seentypen	28
Table 4: Total length, biomass, reproduction units and growth rates of <i>Najas intermedia</i> under laboratory conditions. The data shown are the mean per aquarium.	39
Table 5: Trophic state and mean temperature in the lakes during the experiments	40
Table 6: Nutrient composition and particle sizes of the sediments used in the experiments ...	40
Table 7: Mean length and longitudinal growth rate of the preliminary experiment in Lake Eishaussee	41
Table 8: Mean length and longitudinal growth rate after one month of growth (2010)	42
Table 9: Mean length and longitudinal growth rate after two months of growth (2011).....	44
Table 10: Nutrient concentration in the water and sediments used in the experiments.	49
Table 11: Mean relative growth rates at the end of the temperature experiment.	51
Table 12: Mean relative growth rates at the end of the light experiment.....	53
Table 13: Mean relative growth rates at the end of the sediment experiment.....	54
Table 14: Relative growth rates, fresh weight and dry weight per compartment at the harvest and at the end of the fertilisation experiment.	55
Table 15: Phosphorus concentrations in the water, light intensity, pH and mean temperature in the lakes.	65
Table 16: Nutrient composition and particle sizes of the sediments used in the field experiments (Hoffmann et al. 2013).	66
Table 17: Growth rates of male and female <i>Najas intermedia</i> during the growth experiments.	68
Table 18: Physical parameters above and below the jute cover at the end of the preliminary experiment.	77
Table 19: Experimental sites where jute matting was deployed to control the invasive species.	78
Table 20: Sprout length and longitudinal growth rates at the end of the preliminary experiment.	79
Table 21: Frequency of macrophytes in the experimental transects.	81
Table 22: Percentage vegetation cover in the experimental transects. Three randomly placed 1.0 m ² quadrats were examined at each site.	82
Table 23: Monitored parameters of the jute matting during the experiment.....	83

Zusammenfassung

Die invasive Ausbreitung von heimischen und neophytischen Wasserpflanzen ist eine Hauptursache für den Verlust an Biodiversität in Seen und hat eine empfindliche Störung der komplexen Lebensgemeinschaften des Litorals zur Folge. In den letzten 100 Jahren konnten bereits 24 aquatische Neophyten in Deutschland nachgewiesen werden. In der Regel wanderten die Arten über die Niederlande und Belgien nach Deutschland ein und verbreiteten sich Richtung Süden. Von diesen konnten bereits 11 Arten in bayerischen Gewässern nachgewiesen werden. Da viele der Neophyten aus wärmeren Klimazonen stammen oder als thermophil eingestuft werden, kann davon ausgegangen werden, dass diese Arten durch den anthropogen bedingten Klimawandel gefördert und sich in Zukunft noch stärker verbreiten werden.

Um ein besseres Verständnis von Invasionsprozessen in aquatischen Ökosystemen zu bekommen und Anpassungsstrategien zu entwickeln, wurde anhand der beiden Modellarten *Elodea nuttallii* und *Najas intermedia* die Ausbreitung invasiver Pflanzen untersucht. In verschiedenen Labor- und Freilandexperimenten wurden deshalb folgende Fragen bearbeitet:

1. Einfluss der Gewässereigenschaften auf das Wachstum invasiver Makrophyten.
2. Untersuchung der Phänologie und Entwicklung invasiver Arten.
3. Entwicklung von Managementmethoden, um die Nutzung von Gewässern zu gewährleisten und um deren ökologischen Zustand zu erhalten.

In Kapitel 4 wird der Einfluss des Sediments auf das Wachstum von *Najas intermedia* bei unterschiedlichen Temperatur- und Lichtverhältnissen beschrieben. Grundlage sind mehrere Freilandversuche mit verschiedenen Sedimenten und ein Laborversuch zum Wachstum von *Najas intermedia* bei unterschiedlichen Wassertemperaturen. Für das Temperaturexperiment mit *Najas intermedia* wurden in Klimakammern unterschiedliche Rahmenbedingungen geschaffen. *Najas*-Sprösslinge aus dem Waginger See wurden in Aquarien mit Sediment aus dem Waginger See und Wasser aus dem Starnberger See ausgebracht und bei verschiedenen Temperaturen (10°/15°/20°/25°/30°C) gelagert. Mit dem ersten Anzeichen des Absterbens wurden die Pflanzen geerntet und die Sprosslänge, Biomasse und Anzahl der Fortpflanzungseinheiten bestimmt. Im Rahmen der Freilandversuche wurde an vier Standorten Aluminiumwannen oder Plastiktöpfe mit Sediment aus den Gewässern Starnberger See, Waginger See, Ammersee und Großer Ostersee in einer Tiefe von 3 m ausgebracht, mit Sprösslingen von *Najas intermedia* bepflanzt und ein bis zweimal wöchentlich von Forschungstaucher vermessen.

Die Ergebnisse der Wachstumsversuche zeigen, dass das Sediment bzw. dessen Zusammensetzung das Wachstum sowohl fördern als auch hemmen kann. Der Einfluss des Sediments hängt allerdings von anderen Umweltfaktoren wie der Lichtintensität oder der Wassertemperatur ab. Die Ergebnisse der Freilandversuche zeigen, dass im moderat warmen Kochelsee in Gegensatz zu den Warmwasserseen Eishaussee und Großer Ostersee kein signifikanter Unterschied im Pflanzenwachstum in Abhängigkeit vom Sediment feststellbar war. Im Kaltwassersee Sengsee führte zudem die niedrige Wassertemperatur in jedem der Experimente zum Absterben der Pflanzen. Die starke Abhängigkeit von *Najas intermedia* von der Wassertemperatur wurde durch den Laborversuch bestätigt. Temperaturen unter 15°C, wie sie auch im Sengsee gemessen wurden, führten zum Absterben der Pflanzen. Temperaturen unter 20°C (Kochelsee ~16,5°C) hemmten sowohl das Wachstum als auch die Blütenbildung. Des Weiteren konnte durch einen Vergleich der Wachstumsergebnisse des Standortes Eishaussee mit denen des lichtärmeren Großen Ostersees nachgewiesen werden, dass niedrige Lichtintensitäten sowohl das Wachstum hemmen als auch den Einfluss des Sediments auf das Wachstum von *Najas intermedia* verringern.

Der Einfluss verschiedener Umweltfaktoren auf die Regenerationsfähigkeit und die Überlebenswahrscheinlichkeit von *Elodea nuttallii* wird in Kapitel 5 erörtert. Die Untersuchung basiert auf den Ergebnissen verschiedener Laborversuche zum Wachstum von *Elodea* - Sprossstücken und einem im Freiland durchgeführten Düngeversuch. Ziel war es zu zeigen, welche Umweltfaktoren das Wachstum (Regenerationsfähigkeit) und die Überlebenswahrscheinlichkeit von *Elodea nuttallii* erhöhen oder verringern können.

Im Rahmen der Laborexperimente wurde der Einfluss der Wassertemperatur, der Lichtintensität und des Sediments auf Regenerationsfähigkeit und Überlebenswahrscheinlichkeit von *Elodea nuttallii* untersucht. Der Aufbau der drei Experimente unterschied sich nur in der Veränderung einzelner Umweltbedingungen: Sprossstücke mit ein bis vier Nodien wurden in unterteilte Aquarien ausgebracht, welche mit Wasser aus dem Starnberger See gefüllt waren. Für den Temperaturversuch wurden die Aquarien mit Tegernseesediment (Schichtdicke 5 cm) befüllt und in Klimakammern mit 15°C oder 20°C gelagert. Die Aquarien für den Lichtversuch enthielten ebenfalls Sediment aus dem Tegernsee und wurden bei konstanten 15°C aufbewahrt, jedoch wurde mit Hilfe von Netzen die Lichtintensität in den einzelnen Aquarien verringert. Im Gegensatz dazu waren sowohl die Wassertemperatur (15°C) als auch die Lichtintensität ($215\mu\text{mol Photonen m}^{-2}\text{s}^{-1}$) während des Sedimentversuchs konstant.

Erhöhte Wassertemperaturen förderten das Wachstum von *Elodea nuttallii*, führten jedoch gleichzeitig zu höheren Sterberaten. Niedrige Lichtintensitäten hemmten das Wachstum großer Sprossstücke, förderten aber im Gegensatz dazu das Wachstum von kleinen Sprossstücken. Eine hohe Lichtintensität verursachte das Absterben der kleinen Sprossstücke. Nährstoffreiches Sediment führte zu erhöhtem Wachstum. Es könnte jedoch kein Einfluss des Sediments auf die Überlebenswahrscheinlichkeit nachgewiesen werden.

Eine Erhöhung des pflanzenverfügbaren Phosphates im Sediment zeigte keinen Einfluss auf das Wachstum von *Elodea nuttallii*, eine erhöhte Ammonium-Konzentration steigerte aber die Zunahme der Biomasse. Die mit Stickstoff und Phosphor gedüngten Pflanzen wiesen nach einer Mahd ein deutlich geringeres Wachstum auf. Im Gegensatz dazu war das Wachstum der nur mit Phosphor gedüngten Pflanzen stark erhöht.

In Kapitel 6 werden phänologischen Daten analysiert, welche im Rahmen eines Monitoringprogramms und im Verlauf mehrerer Freiland- / Laborversuche gesammelt wurden. Ziel der Arbeit war es zu zeigen, dass das Geschlecht von *Najas intermedia* sowohl das Wachstum als auch die Phänologie der Pflanzen beeinflusst.

Es zeigte sich, dass es einen deutlichen Unterschied im Wachstum von männlichen und weiblichen *Najas intermedia* gibt: Männliche *Najas* – Pflanzen wachsen schneller als weibliche Pflanzen. Dieser Unterschied im Wachstum konnte auch bei verschiedenen Umweltbedingungen, und zwar auf unterschiedlichen Sedimenten und bei unterschiedlichen Lichtintensitäten, nachgewiesen werden. Des Weiteren zeigten die Daten, dass ungünstige Umweltbedingungen die Blütenentwicklung hemmen können. Auf keinem der nährstoffarmen Sedimente oder in Gewässern / Aquarien mit Wassertemperaturen unter 20°C konnte eine Blütenbildung festgestellt werden.

Die Ergebnisse des Monitoringprogramms bestätigten die Beobachtungen zum Wachstum von männlichen und weiblichen *Najas intermedia*. Es konnten jedoch auch Abweichungen in der Phänologie der männlichen und weiblichen Pflanzen nachgewiesen werden: Männliche *Najas*-Pflanzen blühten bis zu einem Monat vor den weiblichen Pflanzen und starben kurz nach dem Erscheinen der weiblichen Blüten. Folglich ergaben sich Zeiträume, in denen nur männliche oder weibliche Pflanzen in den Gewässern vorkamen.

Kapitel 7 konzentriert sich auf den Einsatz von Jutegewebe als eine Möglichkeit der Bekämpfung invasiver Arten. Es umfasst die Ergebnisse und Erkenntnisse, die im Rahmen von drei Freilandversuchen und einem Laborversuch gesammelt wurden. Das Kapitel zeigt die Vorteile des Einsatzes von Jutematten gegenüber der Mahd. Mechanische Managementmethoden wie die Mahd sind aufgrund des hohen technischen Aufwandes und der hohen Kosten meist ungeeignet für kleine Gewässer. Zudem ist ihr Einsatz unspezifisch, das heißt auch erwünschte Pflanzen werden entfernt. Außerdem kann es durch die Mahd zu einer ungewollten Ausbreitung von Neophyten wie zum Beispiel *Elodea nuttallii* kommen. Jedes abgetrennte Sprossfragment kann nämlich als Verbreitungseinheit dienen. Die in der Veröffentlichung vorgestellte Methode der Abdeckung von Pflanzenbeständen mit Jutegewebe birgt diese Gefahr jedoch nicht und ist durch den geringen technischen Aufwand und die im Vergleich geringeren Kosten auch für kleine Gewässer geeignet.

Die Ergebnisse dieses Managementversuchs beweisen, dass die ausgewählten Jutematten sowohl das Wachstum von *Najas intermedia* als auch von *Elodea nuttallii* effektiv unterdrücken. An keinem der Versuchsstandorte waren *Najas* - oder *Elodea* – Pflanzen in der Lage von, unten durch das Gewebe zu wachsen. Jedoch zeigt sich, dass *Elodea nuttallii*-

Sprosse, die von außen auf die Matten verdriftet wurden, von oben durch das Gewebe wurzeln konnten, was den Managementenerfolg in Bezug auf *Elodea nuttallii* verringerte. Bei einer Kontrolle der behandelten Flächen im Folgejahr konnte zudem ein Langzeiterfolg der Behandlung nachgewiesen werden. Auf den mit Jutematten bedeckten Flächen entwickelten sich im Folgejahr deutlich weniger Bestände von *Elodea nuttallii* und *Najas intermedia* als auf nahegelegenen Kontrollflächen, obwohl sich das Jutegewebe bereits an mehreren Stellen zersetzt hatte.

Der Einfluss der Gewässereigenschaften auf die Entwicklung und das Wachstum von *Elodea nuttallii* und *Najas intermedia* ist sehr komplex und konnte im Rahmen der Doktorarbeit nur begrenzt erforscht werden. Die Untersuchungen zeigen jedoch, dass *Elodea nuttallii* und *Najas intermedia* von höheren Wassertemperaturen profitieren können, besonders wenn bestimmte Schwellenwerte aufgrund steigender Wassertemperaturen überschritten werden. In diesem Fall werden sowohl *Najas intermedia* als auch *Elodea nuttallii* deutlich in ihrer Entwicklung und ihrer Ausbreitung gefördert. Zudem konnte aufgezeigt werden, dass außer der Wassertemperatur weitere Faktoren das Wachstum und die Überlebenswahrscheinlichkeit der Pflanzen beeinflussen. Bei beiden Arten erwies sich die Verfügbarkeit von Licht als ein wichtiger Faktor. Auch der Einfluss des Sediments bzw. der Sedimentzusammensetzung auf das Pflanzenwachstum konnte eindeutig nachgewiesen werden.

Durch die Anpassung von Jutematten an die Einsatzbedingungen in bayerischen Seen konnte eine, im Vergleich zur Mahd, kostengünstige Alternative für das Management invasiver Makrophyten entwickelt werden. Durch den geringen technischen Aufwand ist die Methode besonders für kleine Gewässer geeignet und zeichnet sich besonders durch die Förderung heimischer, nicht-invasiver Arten aus.

Auf Grundlage der Untersuchungsergebnisse lassen sich die Umweltbedingungen abschätzen, die vorherrschen sollten, damit ein Gewässer als invasionsgefährdet eingestuft werden muss. Es zeigt sich, dass vor allem das Erreichen oder Überschreiten der 20°C-Temperaturschwelle einen kritischen Einfluss auf die Invasionsgefahr durch *Elodea nuttallii* und *Najas intermedia* hat. Folglich müssen invasionsgefährdete Gewässer diese Temperatur bereits jetzt oder aufgrund der steigenden Wassertemperaturen in naher Zukunft erreichen. Die Invasionsgefahr durch *Najas intermedia* wird zudem durch nährstoffreiches Sediment gefördert, denn diese Art benötigt Sedimente mit mindestens 60 mg P₂O₅-P pro Kilogramm Sediment, um Samen zu bilden. Das Wachstum und die Ausbreitung von *Elodea nuttallii* wird andererseits vom Licht beeinflusst. Während eine hohe Lichttransmission die Besiedlung durch kleine *Elodea*-Fragmente fördern kann, hemmt sie wiederum das Wachstum etablierter Bestände. Diese profitieren im Gegenzug von Schwachlichtbedingungen. Somit sind Gewässer mit einer ganzjährigen, hohen Lichttransmission weniger invasionsgefährdet als Gewässer, die im Verlauf des Jahres eine starke Wassertrübung zeigen.

1. Einleitung

Der anthropogen bedingte Klimawandel ist eine weltweit zu beobachtende Tatsache und seine Auswirkung auf die verschiedenen Ökosysteme ist unbestritten. Bereits vor 25 Jahren wurde ein internationaler Sachverständigenrat (IPCC: Intergovernmental Panel on Climate Change) eingerichtet, welcher regelmäßig die Ergebnisse nationaler und internationaler Klimaforschung zusammenfasst, auswertet und in Sachberichten veröffentlicht. In seinem letzten Bericht konnte der IPCC die kontinuierliche globale Erwärmung eindeutig belegen und den Menschen als Hauptverursacher identifizieren (IPCC, 2007b). Die Berichte der IPCC zeigen jedoch auch, dass sich der Klimawandel regional unterschiedlich auswirkt und dass aquatische Ökosysteme anders vom Klimawandel beeinflusst werden als terrestrische Ökosysteme (IPCC, 2007a).

In Abhängigkeit von den verschiedenen Klimaszenarien wird vom IPCC weltweit eine mittlere Erhöhung der Lufttemperatur zwischen 1,5 bis 6,5°C innerhalb der nächsten 100 Jahre vorhergesagt (IPCC, 2007b). Auf regionaler Ebene zeigen die Vorhersagen jedoch deutliche Unterschiede bezüglich der Temperatur- und Niederschlagsentwicklung, welche durch die Verwendung von Modellen mit hoher regionaler Auflösung noch deutlicher dargestellt werden. Das Kooperationsprojekt KLIWA (Klima und Wasserwirtschaft) konnte mit Hilfe hoch aufgelöster Klimamodelle und anhand der bisherigen Veränderungen des Klimas und des Wasserhaushalts detaillierte Prognosen für die Regionen Baden-Württemberg, Rheinland-Pfalz und Bayern erstellen (Wasserwirtschaft, 2011). Die Ergebnisse des Kooperationsprojektes KLIWA zeigen nicht nur Unterschiede zwischen den Bundesländern (z.B. Anstieg mittlerer Lufttemperatur Baden-Württemberg 0,8 °C / Bayern 1,0°C), sondern prognostizieren auch, dass sich das Klima lokal sehr unterschiedlich entwickeln wird. So wird beispielsweise für den Norden Bayerns ein deutlich stärkerer Anstieg der Winterniederschläge vorhergesagt als für den Süden (Wasserwirtschaft, 2011). Die Berichte der IPCC und der KLIWA weisen des Weiteren darauf hin, dass in Zukunft die Anzahl von extremen Wetterereignissen zunehmen wird. Genauer gesagt, muss vermehrt mit extremen Windereignissen, längerer Trockenheit und häufigeren Hochwässern aufgrund zunehmender Starkregenereignisse gerechnet werden (IPCC, 2007b; Wasserwirtschaft, 2011). In Seen spielen Extremereignisse wie Trockenheit oder Hochwasser jedoch nur eine untergeordnete Rolle, da stehende Gewässer in der Regel einen ausreichenden Puffer gegenüber klimatischen Extremereignissen besitzen. Viel stärker wirken sich hingegen die Erhöhung der Maxima bzw. Minima und somit Verschiebungen der Mittelwerte (z.B. der Wassertemperatur) auf das Ökosystem See aus. Im Rahmen einiger Studien konnte bereits nachgewiesen werden, dass die mittleren Wassertemperaturen in den letzten 30 Jahren deutlich angestiegen sind (Winder und Schindler, 2004; Blenckner et al., 2007; Verburg und Hecky, 2009). In Hinblick auf den prognostizierten Temperaturanstieg kann davon ausgegangen werden, dass sich dieser Trend in Zukunft fortsetzen oder sogar verstärken wird.

Als Folge der Erwärmung der Seen wird es zu Veränderungen in den physikalischen und chemischen Eigenschaften der Gewässer kommen. So führen beispielsweise steigende Frühjahrstemperaturen und kürzere Eisbedeckung im Winter zu Verschiebungen und Veränderungen in den Durchmischungsphasen von Seen (Wasserwirtschaft, 2009; Bayer et al., 2013) und beeinflussen die Artenzusammensetzung und die Biomasseentwicklung des Phytoplanktons (Wiedner et al., 2007; Meis et al., 2009; Beaver et al., 2013). Die Erhöhung der Wassertemperatur wirkt sich aber auch auf das Litoral und damit die Unterwasservegetation der Seen aus. Die Artenzusammensetzung, Artenabundanz und Biomasseentwicklung der Makrophyten sind allgemein von den steigenden Wassertemperaturen betroffen (Pip, 1989). Dabei gibt es einige Arten, die von der Erwärmung besonders profitieren. Vor allem nicht-heimische Arten, wie zum Beispiel *Elodea nuttallii* (Planch.) H.St.John konnten sich aufgrund der kürzeren Eisbedeckungen und höheren Wassertemperaturen (Pip, 1989; David, 2009; Riis et al., 2012) großräumig verbreiten und Massenvorkommen bilden (Podraza et al., 2008; Hussner et al., 2010). Auch heimische Arten wie *Najas marina* ssp. *intermedia* (Wolfg. ex Gorski) konnten sich in den letzten zehn Jahren invasiv in den deutschen und bayerischen Seen ausbreiten (nach Daten des Landesamtes für Umwelt, Bayern). Zusätzlich zur Erhöhung der Wassertemperatur können auch andere klimabedingte Faktoren, wie eine häufigere und längere Trübung der Gewässer durch Schweb- oder Huminstoffe, die Ausbreitung von invasiven Neophyten fördern. Arten wie *Elodea canadensis* oder *Elodea nuttallii* sind meist besser an ungünstige Lichtverhältnisse angepasst als heimische Arten (Kunii, 1984a; Angelstein und Schubert, 2009) und sind somit in der Lage Gewässer zu besiedeln, die für heimische Makrophyten ungeeignet sind. In schwedischen Gewässern konnte beispielsweise nachgewiesen werden, dass eine verstärkte Trübung der Seen durch Huminstoffe das Wachstum von *Elodea canadensis* deutlich erhöht, während das Wachstum heimischer Makrophyten gehemmt wird (Mormul et al., 2012).

In aquatischen Ökosystemen erfüllt die Unterwasservegetation viele wichtige Funktionen. Submerse Makrophyten sind sowohl Nahrungsgrundlage als auch Strukturbildner für den Lebensraum zahlreicher Tierarten, wie z.B. für Makroinvertebraten, Amphibien, Fische und Wasservögel. Die invasive Ausbreitung von Wasserpflanzen, vor allem von Neophyten, kann die komplexe Lebensgemeinschaft des Litorals gravierend stören und ist durch die Verdrängung heimischer Arten eine Hauptursache für den Verlust an Biodiversität. In den letzten 100 Jahren konnten bereits 24 aquatische Neophyten nach Deutschland einwandern, der Großteil davon innerhalb der letzten 30 Jahre (Tabelle 1) (van de Weyer und Hussner, 2008; Hussner et al., 2010). In der Regel wanderten die Arten über die Niederlande und Belgien nach Deutschland ein und verbreiteten sich von Nordwesten Richtung Süden (van de Weyer und Hussner, 2008; Hussner et al., 2010; Hussner, 2012). Von den 24 in Deutschland eingewanderten Neophyten konnten bereits 11 Arten in bayerischen Gewässern nachgewiesen werden (Hussner et al., 2010). Da viele der eingewanderten Arten aus den warmen Gebieten Amerikas und Asiens stammen oder als thermophil eingestuft werden (Hussner, 2012), kann davon ausgegangen werden, dass diese Neophyten durch den Klimawandel gefördert werden und sich in Zukunft noch stärker verbreiten (McKee et al., 2002; Mormul et al., 2012). Eine weitere Gefahr ist die große Anzahl potenzieller Invasoren, das heißt, die Neophyten, die

aufgrund unpassender klimatischer Verhältnisse in den deutschen Gewässern auf wärmere Nachbarländer, wie zum Beispiel Frankreich oder Italien beschränkt sind (Hussner, 2012). Durch die klimabedingte Erhöhung der Wassertemperatur besteht die Gefahr, dass auch diese Arten nach Deutschland einwandern.

Tabelle 1: Eingewanderte Neophyten in Deutschland (Hussner et al., 2010)

Art	Etabliert	Erstnachweis	Herkunft
<i>Elodea canadensis</i>	Ja	1860	Nordamerika
<i>Azolla filiculoides</i>	Ja	1899	Nord- u. Südamerika, Australien
<i>Vallisneria spiralis</i>	Ja	Circa 1900	Südeuropa, Nordafrika
<i>Hydrilla verticillata</i>	Nein	1907	Asien
<i>Egeria densa</i>	Ja	1914	Südamerika
<i>Sagittaria latifolia</i>	Ja	1952	Nordamerika
<i>Elodea nuttallii</i>	Ja	1953	Nordamerika
<i>Myriophyllum heterophyllum</i>	Ja	Ende 1950er	Nordamerika
<i>Elodea callitrichoides</i>	Nein	1964	Südamerika
<i>Lemna turionifera</i>	Ja	1965	Nordamerika
<i>Lagarosiphon major</i>	Ja	1966	Südafrika
<i>Lemna minuta</i>	Ja	1966	Nord- u. Südamerika
<i>Lemna aequinoctalis</i>	Nein	Anf. 1980er	Südamerika
<i>Sagittaria subulata</i>	Nein	Anf. 1980er	Nordamerika
<i>Azolla mexicana</i>	Nein	> 1980 (Schätzung)	Nordamerika
<i>Eichhornia crassipes</i>	Nein	> 1980 (Schätzung)	Südamerika
<i>Pistia stratiotes</i>	Nein	> 1980 (Schätzung)	Südamerika
<i>Myriophyllum aquaticum</i>	Ja	1988	Südamerika
<i>Crassula helmsii</i>	Ja	1980	Australien
<i>Salvinia auriculata agg.</i>	Nein	>1990 (Schätzung)	Südamerika
<i>Shinnersia rivularis</i>	Nein	1992/93	Mittelamerika
<i>Hydrocotyle ranunculoides</i>	Noch nicht	2003	Nord- u. Südamerika
<i>Hygrophila polysperma</i>	Nein	2005	Indien
<i>Cabomba caroliniana</i>	Noch nicht	2006	Nordamerika

Aus diesem Grund ist es wichtig, ein besseres Verständnis von Invasionsprozessen in aquatischen Ökosystemen zu bekommen und Anpassungsstrategien für das Managements von Seen zu entwickeln. Das Ziel der vorliegenden Dissertation ist es, das Risiko von Invasionen unter zukünftigen Klimabedingungen besser abschätzen und dem entsprechend handeln zu können. Die Ausbreitung invasiver Pflanzen wurde deshalb anhand der beiden Modellarten *Eloдея nuttallii* und *Najas marina* ssp. *intermedia* untersucht. Im Rahmen von Freilandversuchen, Freilandbeobachtungen und Laborexperimenten sollten dabei folgende Teilziele bearbeitet werden:

1. Einfluss der Gewässereigenschaften auf das Wachstum invasiver Makrophyten.
2. Untersuchung der Phänologie und Entwicklung invasiver Arten.
3. Entwicklung von Managementmethoden, um die Nutzung von Gewässer zu gewährleisten und um deren ökologischen Zustand zu erhalten.

Die in der vorliegenden Dissertation präsentierten Arbeiten wurden im Rahmen des Forschungsverbundes FORKAST¹: „Auswirkungen des Klimas auf Ökosysteme und klimatische Anpassungsstrategien“ als Teilprojekt 9: „Klimabedingte Invasionen heimischer und neophytischer Wasserpflanzen“ durchgeführt.

1.1. Struktur der Arbeit

Im weiteren Verlauf der vorliegenden Dissertation werden zunächst in Kapitel 2 die im Rahmen der Doktorarbeit genutzten Materialien und Methoden vorgestellt. Das Kapitel beschreibt in kurzer Form die Versuchsgebiete und technische Ausstattung der Klimakammern und beschreibt anschließend den Aufbau und die Durchführung der einzelnen Versuche. Kapitel 3 beinhaltet eine Liste der im Verlauf der Studie entstandenen Veröffentlichungen, welche in den Kapiteln 4 bis 7 in die Arbeit eingebunden sind. Zu Beginn jeder englischsprachigen Veröffentlichung befindet sich eine deutschsprachige Zusammenfassung, die einen Einblick in die Zielsetzung, die Methodik und die Ergebnisse der Publikation gibt. Der Text der eingebundenen Publikationen ist identische mit den eingereichten bzw. veröffentlichten Manuskripten. Die Formatierung würde jedoch verändert und dem Format der vorliegenden Arbeit angepasst. Eine publikationsübergreifende Diskussion der wichtigsten Ergebnisse und Erkenntnisse folgt in Kapitel 8.

¹ gefördert vom bayerischen Staatsministerium für Wissenschaft, Forschung und Kunst (StMWFK) im Rahmen des "Klimaprogramms Bayern 2020"

2. Material und Methoden

2.1. *Elodea nuttallii*

Elodea nuttallii (Planch.) H. St. John (Abbildung 1) ist ein submerser Makrophyt aus der Familie der Hydrocharitaceae (Froschbissgewächse) mit einem ursprünglichen Verbreitungsgebiet in Nordamerika (Tabelle 1). 1953 wurde die Art zum ersten Mal in deutschen Gewässern beschrieben und hat sich seitdem invasiv vom Norden Deutschlands bis in den Süden ausgebreitet (Weber-Oldecop, 1977).

Die Sprosse von *Elodea nuttallii* können eine Länge von bis zu 2,5 m erreichen und sind unregelmäßig verzweigt. Entlang der Sprosse sitzen an den Nodien je drei hellgrüne, schmale und lanzettförmige Blätter. Die Blätter sind meist leicht spiralförmig gewunden, zwischen 0,3 und 2 mm breit und zwischen 5 und 13 (15) mm lang. Die Internodien zwischen den Knoten erreichen eine Länge von 0,3 bis 3,7 mm und sind häufig violett gefärbt. An jedem Nodium können sich mehrere Seitensprosse entwickeln. Die violett-weißlichen Wurzeln bilden selten Nebenwurzeln, entlang der Sprosse entstehen jedoch häufig Adventivwurzeln (Casper und Krausch, 1980; Casper und Krausch, 1981). *Elodea nuttallii* ist diözisch. In Deutschland konnten allerdings bis jetzt nur Bestände aus weiblichen Pflanzen gefunden werden (Di Nino, 2005). *Elodea nuttalli* ist jedoch in der Lage, sich rein vegetativ zu vermehren (Kunii, 1981). Aufgrund dieser Fähigkeit musste ein Großteil der in der vorliegenden Dissertation durchgeführten Versuche in Klimakammern erfolgen, um eine ungewollte Verbreitung der Art zu vermeiden.

Der große Verbreitungserfolg von *Elodea nuttallii* ist teilweise drauf zurückzuführen, dass sich Sprosse nach der Abtrennung von der Pflanze sehr schnell und effektiv im Sediment verankern können (Voegelé, 1995). Sprosstücke können über Flüsse und mit Strömungen transportiert werden (Barrat-Segretain et al., 2002) und auf diese Weise die Funktion der Samen übernehmen, wodurch neue Habitate schnell erobert werden können. Die Bildung von Wurzeln entlang der Haupt- und Seitensprosse ermöglicht *Elodea nuttallii* zudem ein schnelles Flächenwachstum. Ein weiterer Faktor, der *Elodea nuttallii* einen Vorteil gegenüber anderen Arten verschafft ist die Fähigkeit, bereits ab Temperaturen über 4°C zu wachsen und ab 10°C neue Seitensprosse zu bilden (Kunii, 1982; Kunii, 1984b). Folglich verfügt die Art über einen Wachstumsvorteil gegenüber den heimischen Makrophyten, der zum Beispiel durch mildere Winter oder wärmere Frühjahre noch verstärkt werden kann.

Als nährstofftoleranter Makrophyt bevorzugt *Elodea nuttallii* vornehmlich meso- bis schwach-eutrophe Gewässer (Casper und Krausch, 1980; Casper und Krausch, 1981). Zeitweise ist sie jedoch auch in der Lage, polytrophe Gewässer zu besiedeln. *Elodea nuttallii* tritt selten in artenreichen Gemeinschaften auf (Di Nino, 2005), sondern bildet sehr häufig Massenbestände, wodurch heimische Arten verdrängt werden (Barrat-Segretain, 2005; Podraza et al., 2008).

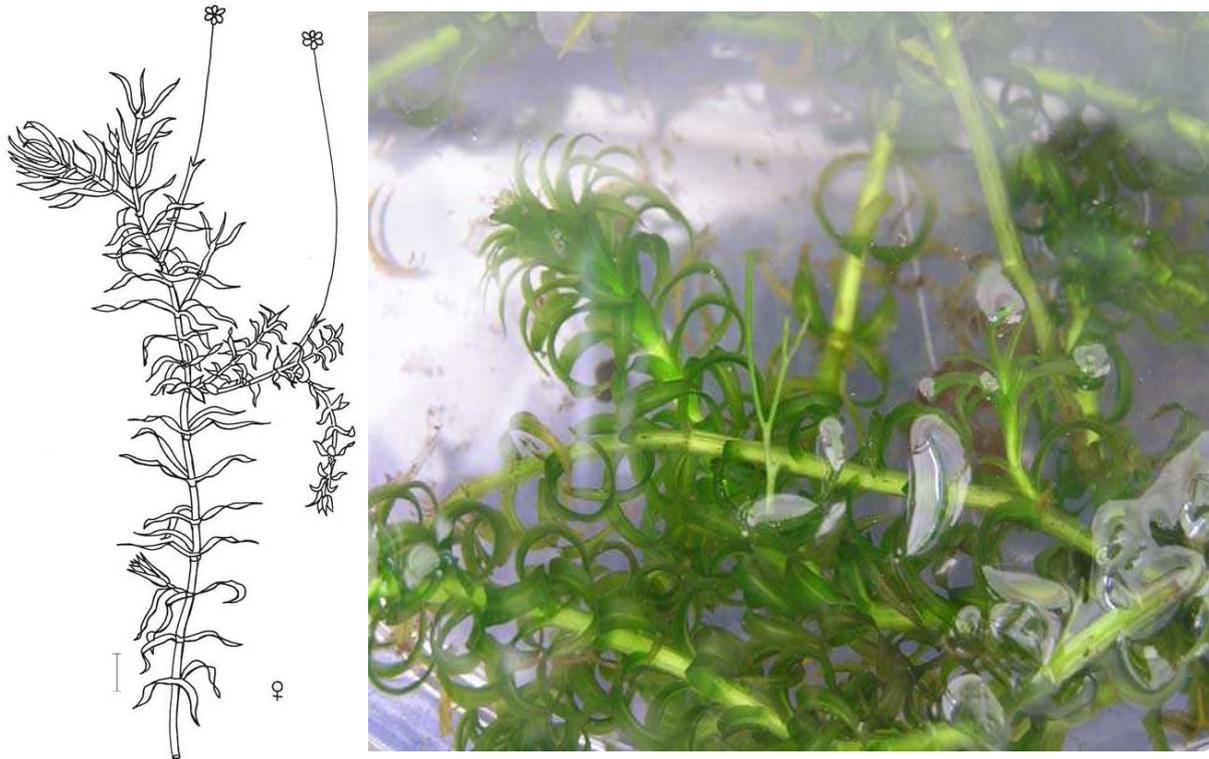


Abbildung 1: Strichzeichnung Habitus (Maßstab 1cm) (van de Weyer et al., 2007) und Fotografie von *Elodea nuttallii*

Im Rahmen des Makrophytenindex zur Bestimmung des ökologischen Zustandes von Seen wurde *Elodea nuttallii* ein Indikationswert von 4,5 von möglichen 5 vergeben. Zudem führen Dominanzbestände von *Elodea nuttallii* zu einer Verschlechterung des Referenzindex für die Bestimmung des ökologischen Zustandes (Melzer und Schneider, 2001; Schaumburg et al., 2007). Als Folge werden Gewässer mit großen Beständen oder Massenvorkommen von *Elodea nuttallii* deutlich in der ökologischen Bewertung herabgestuft.

2.2. *Najas marina* ssp. *intermedia*

Najas marina ssp. *intermedia* (Wolfg. ex Gorski) Casper (Abbildung 2; im folgenden *Najas intermedia* genannt) ist ein submerser, annueller Makrophyt aus der Familie der Najadaceae (Nixenkrautgewächse) und zählt im Gegensatz zu *Elodea nuttallii* zu den in Deutschland heimischen Arten (Triest, 1988). *Najas intermedia* gehörte lange Zeit zu den gefährdeten Pflanzen in Bayern und befindet sich aktuell noch immer auf der Roten Liste 2 (Bayerisches Staatsministerium für Umwelt, 2005). In den letzten 10 bis 15 Jahren konnte sich die Art jedoch in bayerischen Gewässern wieder ausbreiten (Melzer et al., 2003; Umweltschutz, 2005). Neueste Kartierungen des Landesamtes für Umwelt und der Limnologischen Station in Iffeldorf zeigen, dass sich *Najas intermedia* inzwischen invasiv über ganz Bayern ausgebreitet hat.

Die Sprosse von *Najas intermedia* können eine Länge von 3 m erreichen, in der Regel wächst die Pflanze jedoch nur bis zu einer Höhe von 50 bis 150 cm (Casper und Krausch, 1980; Casper und Krausch, 1981). Die Sprossachse ist wenig flexibel, mäßig bis stark bestachelt und stark verzweigt (Hegi, 1981). Die Internodien sind mit Längen bis zu 30 cm deutlich länger als bei *Elodea nuttalli*. An den Nodien wachsen 2 bis 3 längliche Blätter (Abbildung 2). Die Blattlänge variiert in einem Bereich von 1 bis 5 cm, während die Blattbreite in der Regel zwischen 0,1 und 1 cm liegt. Die Blattränder sind meist stark und unregelmäßig gezahnt. *Najas intermedia* ist über das unterste Nodium mit dem Sediment verwurzelt, sie ist jedoch auch in der Lage an den anderen Nodien Adventivwurzeln zu bilden. Wie *Elodea nuttalli* ist auch *Najas intermedia* ein diözischer Makrophyt, im Gegensatz zu *Elodea nuttalli* konnte jedoch bei *Najas intermedia* noch keine vegetative Vermehrung in deutschen Gewässern nachgewiesen werden. Folglich ist eine Befruchtung der an den Nodien sitzenden Blüten und die erfolgreiche Reifung der Samen für den Erhalt und die Ausbreitung des Bestandes notwendig. Die Bestäubung der weiblichen Pflanzen von *Najas intermedia* geschieht, anders als bei einem Großteil der Makrophyten, unter Wasser.

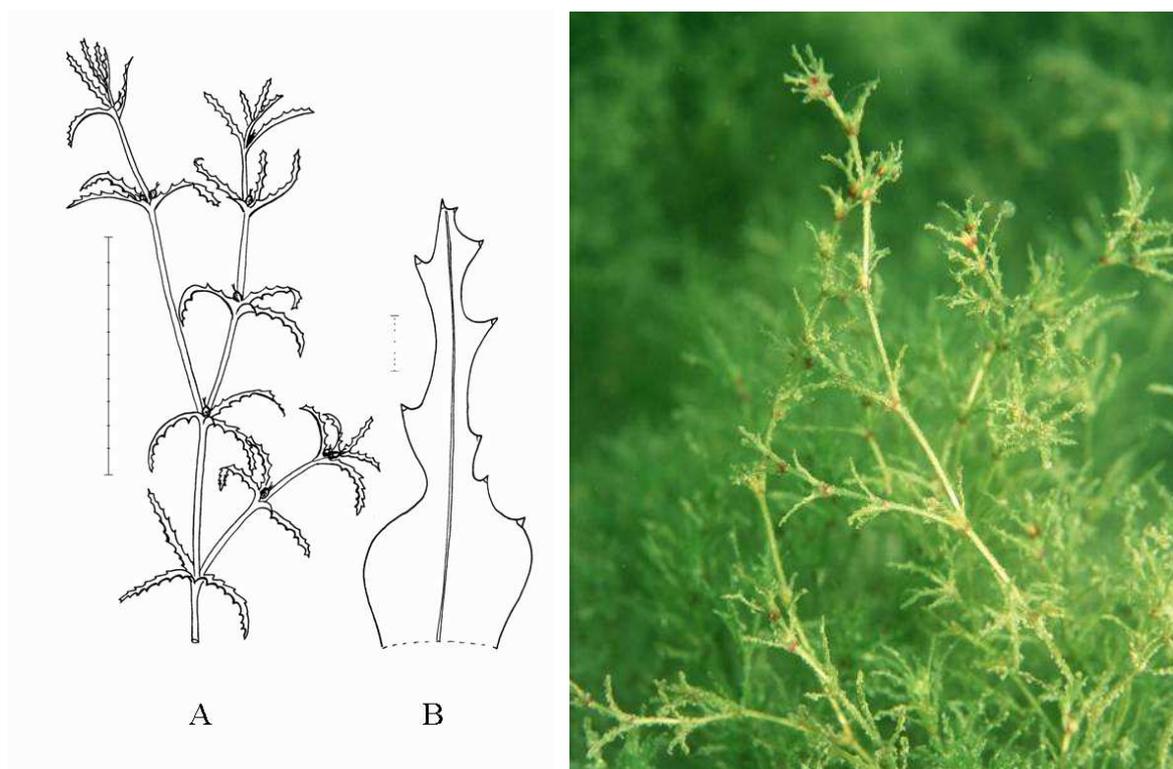


Abbildung 2: Strichzeichnung und Fotografie von *Najas intermedia*, A) Habitus (Maßstab 10cm), B) Blatt mit Blattscheide (Maßstab 1cm) (van de Weyer et al., 2007)

Bezüglich den Wachstums und der Phänologie der Subspezies *Najas intermedia* sind wenige uneinheitliche Informationen verfügbar, da häufig nicht zwischen den Subspezies *Najas marina* ssp. *marina* und ssp. *intermedia* unterschieden wurde. Über die Habitate von *Najas intermedia* gibt es, ähnlich wie zum Wachstum und der Phänologie, keine einheitlichen Informationen. Während Triest (1988) für die Subspezies ein breites Toleranzspektrum beschreibt, stuft Schmieder (1998) *Najas intermedia* als Indikatorart für eutrophe Zustände eines Gewässers ein. In dem von Melzer und Schneider (2001) erstellten Makrophytenindex wurde *Najas intermedia* dagegen nicht als Indexart aufgenommen. Andererseits beschreibt die Verfahrensanleitung des Landesamtes für Umwelt für die ökologische Bewertung von Seen (Schaumburg et al., 2007) *Najas intermedia* in Abhängigkeit vom Seentyp als Indikatorart für neutrale bis schlechte ökologische Zustände. Wie bei *Elodea nuttallii* führen Dominanzbestände von *Najas intermedia* zu einer Verschlechterung des Referenzindex und somit zur Herabstufung des ökologischen Zustandes. Aufgrund dieser Unstimmigkeiten war es notwendig, ergänzende Informationen über *Najas intermedia* zu sammeln.

2.3. Versuchsgebiete

2.3.1. Starnberger See

Der Starnberger See ist nach dem Chiemsee der zweitgrößte See Bayerns und liegt etwa 20 km südwestlich von München. Aufgrund seiner maximalen Tiefe von 127,8 m zählt er auch zu den tiefsten Gewässern Bayerns. Das früher als Würmsee bekannte Gewässer ist ein Zungenbeckensee des Walchensee-Teilgletschers. Sein Becken erstreckt sich über eine Länge von 20 km in Nord-Süd Richtung und ist zwischen 3 und 5 km breit (Wasserwirtschaft, 1987). Über die Entstehung des Starnberger Sees gibt es verschiedene Theorien. Nach Penk (1905 zitiert in Wasserwirtschaft 1987) ist der See durch Glazialerosion entstanden. Die konkurrierende Theorie von Ule (1901 zitiert in Wasserwirtschaft 1987) sieht den See als voreiszeitlich eingegrabenes Flusstal der Urwürm und nicht durch Erosion gebildet. Das Flusstal wurde durch die Endmoränen eingedämmt und zu einem See aufgestaut. Das Seebecken grub sich dabei in die quartären Deckschichten und in den tertiären Untergrund ein. Es wird vermutet, dass Isar und Loisach ehemals in den Starnberger See mündeten und den See speisten.

Obwohl der Starnberger See mit einer Fläche von 56 km² zu den größten Seen Bayerns gehört, ist sein Einzugsgebiet mit nur 315 km² relativ gering. Sein größter Zufluss ist im Süden die Ostersee-Ach mit einer mittleren Wasserabflussmenge von 1,05 m³/s. Zu den größeren Zuflüssen im Norden zählen der Maisinger Bach (Georgenbach) mit einer mittleren Wasserabflussmenge von 0,486 m³/s und der Lüßbach (Kellerbach) mit 0,34 m³/s. Im Westen ist der Rötlbach (Röhrbach) mit einer mittleren Wasserabflussmenge von 0,18 m³/s der größte Zufluss. Die Entwässerung erfolgt durch die Würm im Norden des Starnberger Sees (Fesq-Martin et al., 2008).

Das Zirkulationsverhalten des Starnberger Sees ist abhängig von der Morphologie des Seebeckens und seiner Lage. Aufgrund der geographischen Lage könnte im Frühling und Herbst eine vollständige Durchmischung des Wassers erfolgen. Somit wäre der See

dimiktisch und holomiktisch. Die Nord-Süd-Ausrichtung des Starnberger Sees bietet dem vorherrschenden Westwind allerdings nur eine geringe Angriffsfläche, weshalb es bei ungünstigen Windbedingungen nur zu einer Teildurchmischung des Wasserkörpers kommt (Meromixis) (Melzer, 1988b).

Während der Starnberger See vor 1942 noch in einem oligotrophen Zustand war, kam es bereits Mitte der 1940er zu einer starken Eutrophierung des Gewässers. Als Sanierungsmaßnahme wurde zwischen 1964 und 1976 eine Ringkanalisation gebaut. In Kombination mit weiteren Sanierungsmaßnahmen konnte so bis zum Ende des 20. Jahrhunderts wieder ein oligotropher Zustand erreicht werden (Melzer et al., 2003).

2.3.2. Waginger See

Der Waginger See liegt im östlichen Chiemgau in einem Zugenbecken des ehemaligen Salzachgletschers und ist ein Teilbecken des Waging-Tachinger Sees. Mit einer Fläche von rund 9 km² ist der Waging-Tachinger See das sechstgrößte Gewässer in Bayern. Andererseits ist er mit einer maximalen Tiefe von gerade 27 m im Vergleich zu den anderen großen Voralpenseen relativ flach. Der Waging-Tachinger See besteht aus zwei etwa gleich großen Seeteilen, dem südlichen Waginger See und dem nördlichen Tachinger See.

Die beiden größten Zuflüsse des Waginger Sees sind der Schinderbach mit einem Einzugsgebiet von 28,6 km² und der Höllenbach mit einem Einzugsgebiet von 25,3 km². Beide Seebecken sind durch einen schmalen, nur wenige Meter breiten Durchlass verbunden, unterscheiden sich jedoch in Bezug auf die Wasserchemie und Windexposition deutlich voneinander (Hofmann und Schaumburg, 2005).

Über die Trophie des Waginger Sees vor 1970 ist aufgrund mangelnder Daten wenig bekannt. Es wird jedoch davon ausgegangen, dass es in den 1960er und 1970er Jahren zu einer starken Eutrophierung des Gewässers kam. Vereinzelt durchgeführte Messungen wiesen in den Jahren 1971 und 1972 einen polytrophen Zustand nach. Durch einen Umbau und Modernisierung der Kanalisationen seit Mitte der 1970er Jahre konnte der trophische Zustand des Gewässers deutlich verbessert werden.

2.3.3. See Freigericht-Ost

Der See Freigericht-Ost, auch Kahler Campingsee genannt, ist ein Tagebaurestsee aus den 1950er Jahren (Hr. Winkler Gemeinde Kahl am Main). Er hat eine durchschnittliche Tiefe von 4 m, jedoch durchziehen zwei ehemaligen Entwässerungsgräben mit einer Tiefe von 8 m den See. Die Fläche des Gewässers beträgt etwa 0,25 km², über die Größe des Einzugsgebiets ist nichts bekannt. Der See wird von *Eloдея nuttallii* und *Najas marina* ssp. *intermedia* dominiert und aus diesem Grund mindestens einmal jährlich mit einem Mähboot befahren. Direkt an den See angeschlossen befindet sich ein großer Campingplatz mit Stellplätzen für mehrere hundert Gäste. Neben den Campinggästen wird das Gewässer auch von der örtlichen Bevölkerung stark genutzt. Wiederholte Untersuchungen der Wasserchemie durch Mitarbeiter der Limnologischen Station Iffeldorf zeigen, dass der See Freigericht-Ost als meso- bis eutroph eingestuft werden muss.

2.3.4. Karpfsee

Der Karpfsee liegt am westlichen Rand der Loisach-Kochelsee-Moore zwischen Schlehdorf und Großweil. Mit einer Größe von nur 0,11 km² und einer Tiefe von maximal 3 m ist der Karpfsee das seichteste Gewässer, welches im Rahmen der Untersuchungen als Versuchsgebiet genutzt wurde. Der See ist Privatbesitz und gehört den Missions-Dominikanerinnen des Klosters Schlehdorf. Das Zentrum für Umwelt und Kultur Benediktbeuern (ZUG) hat das Gewässer für zehn Jahre gepachtet, um ihn ökologisch aufzuwerten. Die durchgeführten Maßnahmen zur Verbesserung des ökologischen Zustands umfassten beispielsweise die Abfischung aller Graskarpfen und die Umstellung der nahegelegenen Ackerflächen auf ökologischen Landbau. Der See wurde ursprünglich als Fischzuchtteich genutzt (Informationen vom ZUG) und muss trotz der durchgeführten Renaturierungsmaßnahmen als eutroph eingestuft werden (persönliche Beobachtung M. Hoffmann).

2.3.5. Osterseen

Die Osterseenkette ist ein Seensystem aus 19 kleineren Einzelgewässern, die von Natur aus miteinander in Verbindung stehen. Sie befindet sich circa 50 km südlich von München und ist durch die Ostersee-Ach mit dem Starnberger See verbunden. Mit der Frage nach der Entstehung der Osterseen beschäftigten sich seit Anfang des 20. Jahrhunderts zahlreiche Geologen (Wasserwirtschaft, 1987). Fest steht, dass die Seen ein Relikt der Würmeiszeit sind. Ursprünglich wurden die Osterseen als echte Moränenseen eingestuft, weitere Untersuchungen zeigten jedoch, dass es sich bei den Gewässern um Todeiseen handelt (Wasserwirtschaft, 1987).

Aufgrund der gleichen Entstehungsart, der räumlichen Nähe und ähnlichen Morphologie der Gewässer eignen sich die Osterseen besonders für biologische Untersuchungen (Melzer et al., 1987). So basiert beispielsweise der von Melzer (1988) entwickelte Makrophytenindex auf Daten, die an den Osterseen erhoben wurden. Eine weitere Besonderheit der Osterseenkette ist die unterschiedliche Nährstoffbelastung der einzelnen Seen (Melzer, 1976). Durch die Unterschiede im Grundwasserzstrom und der Nutzung der Seen entwickelte sich im Laufe der Zeit Nord-Süd-Gefälle in der Trophie (Melzer, 1976). Die südlichen Seen, wie zum Beispiel der Waschsee, gelten noch heute als eutroph (Keiz, 2013), während sich im Norden der Seenkette vornehmlich oligotrophe Gewässer, wie der Lustsee, befinden (Melzer, 1976; Melzer et al., 1987; Melzer, 1988).

Im Rahmen der vorliegenden Doktorarbeit wurden drei der 19 Gewässer als Versuchsgebiete für Wachstumsexperimente genutzt. Diese Gewässer waren der Große Ostersee, der Eishaussee und der Sengsee.

Großer Ostersee

Der Große Ostersee ist mit einer Fläche von 1,18 km² und einer maximalen Tiefe von 29,7 m das größte und tiefste Gewässer der Osterseenkette (Wasserwirtschaft, 1987). Eine im Jahr 2013 durchgeführte Untersuchung zeigt, dass der Große Ostersee oligo- bis mesotroph ist (Keiz, 2013).

Eishaussee

Der Eishaussee verfügt im Vergleich zu den anderen beiden Gewässern über eine Besonderheit. Der See besteht aus einem westlichen und einem östlichen Becken, das westliche Becken wird jedoch nicht mehr vollständig durchmischt. Aufgrund der Meromixis des Beckens entwickelten sich in der Tiefe anaerobe Bedingungen (Wasserwirtschaft, 1987). Das Gewässer verfügt über eine maximale Tiefe von 19,1 m und eine Wasserfläche von 0,08 km². Laut der Untersuchung von Keiz (2013) wird der Eishaussee als oligo- bis mesotroph eingestuft.

Sengsee

Mit einer Fläche von 0,05 km² und einer Tiefe von 14,6 m ist der Sengsee der kleinste und flachste der drei untersuchten Osterseen (Wasserwirtschaft, 1987). Im Gegensatz zum Eishaussee und dem Großen Ostersee gilt der Sengsee noch als stark belastet. Neueste Untersuchungen zeigen, dass er immer noch als eutroph angesehen werden muss (Keiz, 2013).

2.3.6. Kochelsee

Der Kochelsee liegt etwa 70 km südlich von München nördlich des Walchensees. Der See entstand während der Würmeiszeit, über die genaue Entstehungsgeschichte wird jedoch noch spekuliert (Wasserwirtschaft, 1987). Mit einer maximalen Tiefe von 65,9 m ist der Kochelsee etwa halb so tief wie der Starnberger See, verfügt aber mit 684,82 km² über ein mehr als doppelt so großes Einzugsgebiet. Die Fläche des Sees beträgt 5,95 km². Durch den Bau des Walchenseekraftwerks hat sich die Retentionszeit des Wassers deutlich verkürzt. In Abhängigkeit von der Zuleitung durch das Walchenseekraftwerk wird das Wasser im Kochelsee theoretisch alle 43 Tage vollständig ausgetauscht (Wasserwirtschaft, 1987). Die extrem kurze Retentionszeit bewirkt, dass auch im Sommer die Wassertemperatur des Kochelsees selten die 20°-Marke erreicht oder überschreitet. Der Kochelsee wird als meso- bis oligotroph eingestuft (Wasserwirtschaft, 1987).



Abbildung 3: Lage der Versuchsgebiete. 1) See Freigericht-Ost, 2) Starnberger See, 3) Osterseen, 4) Kochelsee und Karpfsee, 5) Waginger See

2.4. Klimakammern

Neben den Versuchen im Freiland wurden auch Experimente in den Klimakammern der Limnologischen Station in Iffeldorf durchgeführt. Insgesamt standen drei Klimakammern zu Verfügung, mit denen Temperaturen zwischen 0°C und 30°C simuliert werden konnten. Je nach Versuchsaufbau beherbergten die Kammern bis zu 20 kleine, mittlere oder große Aquarien (Abbildung 4). Für die Beleuchtung der Aquarien standen Leuchtelemente der Firma Tunze zu Verfügung, welche mit je sechs Leuchtstoffröhren der Firma Osram (Typ LUMILUX® Daylight) bestückt waren. Alle Aquarien wurden mit Filterpumpen ausgestattet, um eine Veralgung der Aquarien zu verhindern und um die Wasserzirkulation zu gewährleisten. Für Experimente, bei denen eine möglichst konstante Wassertemperatur notwendig war, wurden spezielle Heizelemente in den Aquarien ausgebracht. Durch den Einsatz der Heizelemente betrug die maximale Abweichung der Wassertemperatur 0,5°C.

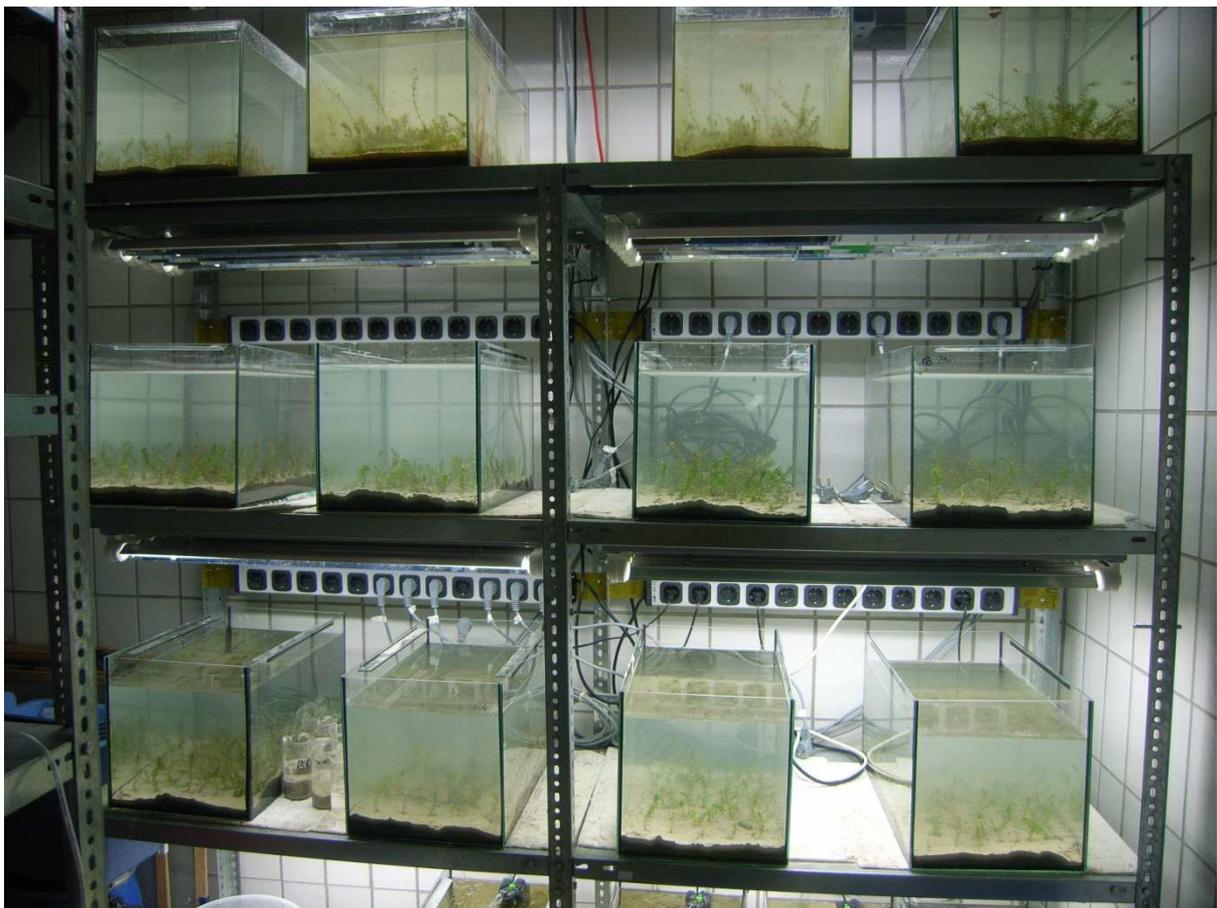


Abbildung 4: Aufbau der kleinen und mittleren Aquarien in den Klimakammern

2.5. Einfluss der Gewässereigenschaften

2.5.1. *Elodea nuttallii* – Temperatur

Um einen grundlegenden Einblick in die Auswirkung der Wassertemperatur auf das Wachstum von *Elodea nuttallii* zu bekommen, wurde zunächst im Rahmen einer Diplomarbeit ein Vorversuch unter verschiedenen Temperaturbedingungen durchgeführt. Der Versuch bestand aus insgesamt zehn Aquarien mit *Elodea* - Pflanzen aus dem Tegernsee und wurde unter einheitlichen Licht-, Wasser- und Sedimentbedingungen in Klimakammern durchgeführt. Als Varianten wurden fünf verschiedene Temperaturstufen gewählt (10°/15°/20°/25°/30°C), die jeweils in zwei Parallelversuchen angesetzt wurden. Zu Beginn des Versuches wurden in jedes Aquarium fünf 10 cm große Sprossstücke von *Elodea nuttallii* eingesetzt. Im Verlauf des Experiments wurden dreimal wöchentlich die Sprosslängen der Pflanzen jedes Aquariums aufgenommen. Dieses Vorgehen war in den kälteren Aquarien (10°, 15 °C) bis zum Ende des Versuchs möglich. In den wärmeren war dies nur während der ersten zwei Wochen möglich, danach waren die Pflanzen so stark gewachsen und miteinander verflochten, dass sie nicht mehr individuell vermessen werden konnten. Am Ende des Versuches wurden die Pflanzen jedes Aquariums vollständig geerntet und deren Gesamtsprosslänge ermittelt (David, 2009).

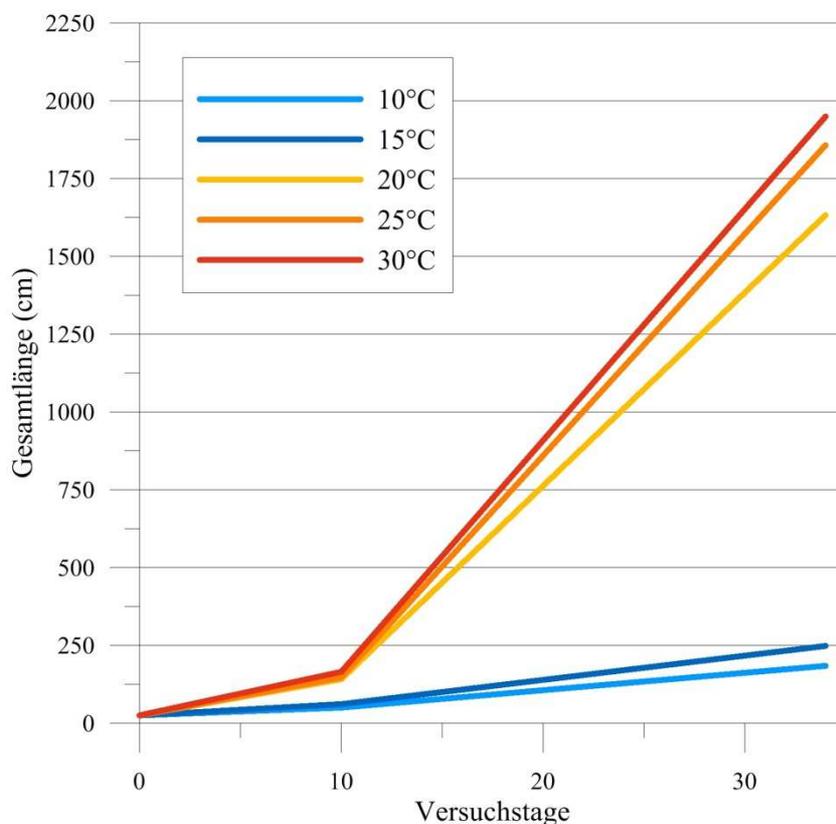


Abbildung 5: Wachstum von *Elodea nuttallii* bei unterschiedlichen Wassertemperaturen (David, 2009)

Die mit *Elodea nuttallii* unter standardisierten Bedingungen und bei unterschiedlichen Wassertemperaturen durchgeführten Versuche zeigen, dass das Wachstum dieser Art von den Wassertemperaturen abhängt. So wird z.B. deutlich, dass es Temperaturbereiche gibt, bei denen eine Erhöhung der Wassertemperatur um 5°C nur eine geringe Steigerung des Wachstums von *Elodea nuttallii* hervorruft, während sich dieselbe Temperaturerhöhung auf einem anderen Temperaturniveau gravierend auswirkt. Beispielsweise zeigen die Daten, dass ein Anstieg der Wassertemperatur von 10°C auf 15°C ebenso geringe Auswirkungen auf das Wachstum von *Elodea nuttallii* hat, wie entsprechende Temperaturerhöhungen im Bereich von 20°C bis 30°C (Abbildung 5). Im Gegensatz dazu wirkt sich ein Anstieg der Wassertemperatur von 15°C auf 20°C in Form eines drastischen Längenzuwachses der Art aus. Auf Grundlage dieser Ergebnisse wurden alle weiteren Klimakammerversuche bei Temperaturen von 15°C oder 20°C durchgeführt.

In einem weiteren Versuch wurde der Einfluss der Wassertemperatur auf die Regenerationsfähigkeit und die Überlebenswahrscheinlichkeit von *Elodea* - Sprossstücken untersucht (Kapitel 5). Für die Durchführung des Experimentes wurden Sprossstücke mit ein bis vier Nodien in Aquarien mit einer Wassertemperatur von 15°C oder 20°C ausgebracht. Die Aquarien waren mit Hilfe von Acrylglasplatten in je 24 Abteilungen unterteilt, welche je eines der Fragmente beinhalteten. Insgesamt wurden 96 Sprossstücke in vier Aquarien vorbereitet. Die Aquarien waren des Weiteren mit einer 5 cm dicken Schicht Sediment aus dem Tegernsee und Wasser aus dem Starnberger See gefüllt. Nach einer Eingewöhnungsphase von einer Woche wurden die Sprossstücke einmal wöchentlich vermessen. Acht Wochen nach Beginn des Versuches wurden die Pflanzen aus den Aquarien geerntet und die Länge sowie das Frisch- und Trockengewicht der Sprosse bestimmt.

2.5.2. *Elodea nuttallii* - Sediment

Um den Einfluss des Sedimentes auf die Überlebenswahrscheinlichkeit und das Wachstum von *Elodea* - Fragmenten zu beurteilen, wurden drei Aquarien mit Hilfe von Acrylglasplatten in jeweils 24 Kompartimente unterteilt (Kapitel 5). Ein Aquarium wurde nur mit Wasser aus dem Starnberger See gefüllt. Die beiden anderen Aquarien wurden mit nährstoffarmem Sediment aus dem Starnberger See bzw. nährstoffreichem Sediment aus dem Waginger See befüllt und mit Seewasser überschichtet. In die 24 Abteile wurden jeweils ein *Elodea* - Fragment mit einer Länge von ein bis vier Nodien eingesetzt. Insgesamt wurden für den Versuch 72 Sprossstücke in drei Aquarien vorbereitet. Nach einer Eingewöhnungsphase von einer Woche wurden die Sprossstücke wöchentlich vermessen. Die Versuchsdauer und die Dokumentation erfolgte über acht Wochen. Am Ende des Experimentes wurden die *Elodea* - Pflanzen geerntet und die Länge sowie das Frisch- und Trockengewicht der Sprosse bestimmt.

Der einzige mit *Elodea nuttallii* durchgeführte Freilandversuch hatte zum Ziel, die Auswirkungen erhöhter Nährstoffgehalte im Sediment auf das Wachstum und die Regenerationsfähigkeit zu untersuchen (Kapitel 5). Als Versuchsstandort wurde der

Starnberger See (Tabelle 2) ausgewählt, in welchem schon etablierte Bestände von *Elodea nuttallii* nachgewiesen wurden (Melzer et al., 2003). Für das Experiment wurden insgesamt acht Aluminiumkästen mit einer Abmessung von 60 x 20 x 15 cm (Länge x Höhe x Breite) auf einer Plattform in 3 m Tiefe ausgebracht. Jeder Kasten war in drei Kompartimente unterteilt, welche mit Sediment aus dem Tegernsee gefüllt waren und mit acht 5 cm langen *Elodea* – Sprosstücken bepflanzt wurden. Das Sediment in den Kompartimenten wurde mit einem Phosphat-Dünger (Na_2HPO_4), einem Ammonium-Dünger (NH_4Cl) oder einer Kombination aus beiden Düngern behandelt. Durch die Zugabe des entsprechenden Düngers wurde die Konzentration der pflanzenverfügbaren Nährstoffe um $200 \mu\text{g l}^{-1}$ erhöht. Da verhindert werden sollte, dass der Dünger aus dem Sediment diffundiert, wurden die Sedimente mit einer 2 cm dicken Sicht aus nährstofffreiem Sand bedeckt. Ein Viertel der Abteile wurde nicht mit Dünger behandelt und diente als Kontrolle. Nach einer Eingewöhnungsphase von einer Woche wurden die Sprosstücke einmal wöchentlich über einen Zeitraum von 13 Wochen vermessen. Sechs Wochen nach Beginn des Versuchs wurden die Pflanzen in den Kompartimenten auf eine einheitliche Größe zurückgeschnitten, um eine Mahd zu simulieren. Danach sowie am Ende des Experimentes wurde die Biomasse der geernteten *Elodea* – Sprosse bestimmt.

2.5.3. *Elodea nuttallii* - Licht

Für das Experiment zur Bestimmung des Einflusses der Lichtintensität auf das Wachstum und die Entwicklung von *Elodea* - Fragmenten wurden insgesamt acht Aquarien eingesetzt (Kapitel 5). Diese Aquarien waren mit einer 5 cm mächtigen Lage aus Tegernsee-Sediment gefüllt, die mit Wasser aus dem Starnberger See überschichtet wurde. Jedes Aquarium wurde in 24 Kompartimente eingeteilt, in die jeweils ein *Elodea* - Fragmente mit einer Länge von ein bis vier Nodien eingesetzt wurden. Die Aquarien wurden mit Netzgeweben verschiedener Dichte abgedeckt, um drei unterschiedliche Lichtintensitäten zu schaffen. Durch ein grobes Gewebe (Maschenweite 2 mm) wurde das Licht um 25%, durch ein feineres Gewebe (Maschenweite 1 mm) um 60% und durch das dichteste Gewebe (Maschenweite 0,5 mm) um 85% abgeschwächt. Als Kontrollen dienten Experimente in unbeschatteten Aquarien. Die Versuche jeder Lichtintensitätsstufe wurden jeweils in zwei identischen Wiederholungen durchgeführt. Während der achtwöchigen Laufzeit des Experiments wurden die *Elodea* - Fragmente wöchentlich vermessen und ihr Zustand dokumentiert. Nach dem Abschluss des Versuchs wurde der Biomassezuwachs und die Gesamtlänge der Fragmente ermittelt.

2.5.4. *Najas marina ssp. intermedia* - Temperatur

Wie bei *Elodea nuttallii* konzentrierten sich die ersten Versuche mit *Najas intermedia* auf die grundlegenden Auswirkungen verschiedener Wassertemperaturen auf das Wachstum der Art. Für die Experimente mit *Najas intermedia* wurden in Klimakammern die identischen Rahmenbedingungen wie im *Elodea* - Versuch geschaffen. Die *Najas* - Pflanzen für die Experimente stammten aus dem Waginger See. Im ersten Versuchsansatz wurde das Wachstum der Pflanzen bei verschiedenen Temperaturen ($10^\circ/15^\circ/20^\circ/25^\circ/30^\circ\text{C}$) bis zum

Einsetzen erster Anzeichen des Absterbens untersucht (Lehner, 2009). Auf der Grundlage der Ergebnisse dieses ersten Experimentes wurde ein vom Aufbau und Ablauf ähnlicher Folgeversuch durchgeführt, um die gewonnenen Erkenntnisse bezüglich der Entwicklung von *Najas intermedia* zu bestätigen (Kapitel 4). Der Versuchsaufbau umfasste 10 Aquarien mit einer Abmessung von 40 cm x 40 cm 80 cm (Länge x Breite x Höhe), die jeweils mit fünf *Najas intermedia* Pflanzen besetzt wurden (Abbildung 6). Als Substrat diente homogenisiertes Sediment aus dem Waginger See, welches mit Wasser aus dem Starnberger See überschichtetet wurde. Von den vorbereiteten Aquarien wurden je zwei bei einer der ausgewählten Temperaturstufen (10°/15°/20°/25°/30°C) gelagert und regelmäßig kontrolliert. Nach einem Zeitraum von 60 bis 84 Tagen wurden die Pflanzen mit dem ersten Anzeichen des Absterbens geerntet. Abschließend wurde die Sprosslänge, die Biomasse und die Anzahl der gebildeten Fortpflanzungseinheiten (Samen und Blüten) für jedes Aquarium bestimmt.



Abbildung 6: Beispiele für die im Temperaturversuch verwendeten Najas - Pflanzen und Aquarien

2.5.5. *Najas marina* ssp. *intermedia* - Sediment

Da *Najas intermedia* im Gegensatz zu Vertretern der Gattung *Elodea* nicht über die Fähigkeit verfügt, sich vegetativ zu vermehren, war die Gefahr einer ungewollten Ausbreitung deutlich geringer als bei *Elodea nuttallii*. Somit war es möglich, unter der Berücksichtigung einiger Vorsichtsmaßnahmen, wie zum Beispiel einem Abbruch der Versuche vor der Samenbildung, die meisten Untersuchungen zum Einfluss der Gewässereigenschaften auf das Wachstum von *Najas intermedia* auch im Freiland durchzuführen. Insgesamt konnten im Zeitraum 2009 bis 2011 in drei Freilandversuchen die Auswirkung verschiedener Sedimenteigenschaften auf das Wachstum von *Najas intermedia* erforscht werden (Kapitel 4). Hierzu wurden aus vier bayerischen Seen (Starnberger See, Waginger See, Ammersee und Großer Ostersee) Sedimente mit verschiedenen Nährstoffgehalten und Korngrößen entnommen (Tabelle 2). Die Sedimente wurden in Plastiktöpfe (20 cm x 20 cm) oder unterteilte Aluminiumwannen (60 cm x 20 cm x 15 cm) gefüllt, mit *Najas intermedia* Sprösslingen bepflanzt und in verschiedenen Seen auf einer Tiefen von 3 m ausgebracht (Abbildung 7 und 8). Um zu untersuchen, wie sich das Sediment bei unterschiedlichen Temperaturbedingungen auf das Wachstum von *Najas intermedia* auswirkt, wurden als Versuchsstandorte Seen mit verschiedenen mittleren Wassertemperaturen ausgewählt (Tabelle 3). Als Versuchsstandorte dienten der Große Ostersee, der Eishaussee, der Kochelsee und der Sengsee. Nahe der Versuchsaufbauten wurden HOBO Temperatur / Licht Logger der Firma Onset ausgebracht, um die Wassertemperatur und die Lichtverhältnisse in den Gewässern zu dokumentieren.

Der erste der drei Versuche wurde im Jahr 2009 im Eishaussee und Sengsee durchgeführt. Untersucht wurde das Wachstum von *Najas intermedia* auf Sedimenten aus dem Ammersee, Großen Ostersee, Starnberger See und Waginger See (Tabelle 2, Sediment 1- 4). Ziel war es, den Einfluss des Sediments auf die Bestandsdichte aufzuklären. Aus diesem Grund wurden Sedimente ausgewählt, auf denen *Najas*-Bestände mit unterschiedlicher Dichte wuchsen (Tabelle 2). An jedem der Versuchsstandorte wurden insgesamt 16 Töpfe (4 Töpfe pro Sediment) und 32 *Najas*-Pflanzen ausgebracht (Abbildung 7). Ziel war es, die unterschiedlichen Bestandsgrößen in den Gewässern auf den Einfluss des Sediments zurückzuführen. Die im Sommer 2010 und 2011 durchgeführten Wachstumsversuche mit *Najas intermedia* waren im Versuchsaufbau identisch, unterschieden sich jedoch in der Versuchsdauer. Der Versuch im Jahr 2010 wurde eine Woche nachdem die ersten weiblichen Blüten entdeckt worden waren, gestoppt. Um einen Einfluss der Versuchsdauer auf das Ergebnis auszuschließen, wurde der im Jahr 2011 durchgeführte Wachstumsversuch um einen Monat verlängert. Als Versuchsstandorte dienten der Eishaussee, der Große Ostersee, der Sengsee und der Kochelsee. In jedem der Seen wurden acht Aluminiumwannen (2 Wannan pro Sediment) mit insgesamt 24 Abteilen und 48 Pflanzen ausgebracht (Abbildung 8). Im Gegensatz zu dem Wachstumsversuch in 2009 wurden 2010 und 2011 nur Sedimente aus dem Waginger See und dem Starnberger See verwendet (Tabelle 2, Sedimente 5 - 8). Jedoch wurden innerhalb der Gewässer unterschiedliche Standorte beprobt, um den Einfluss des Sediments auf die Ausbreitung von *Najas intermedia* innerhalb eines Gewässers zu untersuchen.

Tabelle 2: Nährstoffgehalte, Korngrößen der Sedimente und Größe der *Najas* – Bestände im Entnahmegebiet

Sediment	See	<i>Najas</i> Bestände	NO ₃ -N [mg kg ⁻¹]*	NH ₄ -N [mg kg ⁻¹]*	P ₂ O ₅ -P [mg kg ⁻¹]*	P ₂ O ₅ -P _{tot} [mg kg ⁻¹]*
1	Gr. Ostersee	keine	< d.l.	2,4	<10	<10
2	Starnberg	häufig	< d.l.	17,7	60	400
3	Waging	massenhaft	< d.l.	25,0	200	600
4	Ammersee	selten	< d.l.	18,3	20	300
5	Waging	häufig	< d.l.	19,5	20	800
6	Waging	massenhaft	< d.l.	35,2	150	500
7	Starnberg	selten	< d.l.	17,5	20	100
8	Starnberg	massenhaft	< d.l.	6,5	20	100

Sediment	>2mm[%]	2 - 0.063 mm[%]	0.063 - 0.002 mm[%]	<0.002 mm [%]
1	1.0	40.2	54.3	4.5
2	0.3	20.1	57.8	21.8
3	8.3	64.8	19.2	7.7
4	2.3	36.8	41.4	19.5
5	0.0	65.8	24.6	9.6
6	0.1	76.1	18.4	5.4
7	0.8	46.2	52.5	0.5
8	30.0	45.7	21.2	3.1

< d.l. = unterhalb der Nachweisgrenze. * Angabe pro kg Sediment

Tabelle 3 : Mittlere Wassertemperatur und Kategorisierung der Seentypen

Mittlere Wassertemperatur	Kategorie	Beispielseen
20°C	Warmwassersee	Großer Ostersee, Eishaussee, Starnberger See
< 20 – 15°C	Moderat temperierter See	Kochelsee, Tegernsee
< 15°C	Kaltwassersee	Sengsee



Abbildung 7: Beispiele für die im Sedimentversuch verwendeten Plastiktöpfe und Aluminiumwannen



Abbildung 8: Beispiele für den Versuchsaufbau mit Plastiktöpfen und Aluminiumwannen

2.6. Phänologie und Entwicklung invasiver Arten

2.6.1. *Najas marina ssp. intermedia*

Aufgrund der mangelhaften Informationslage bezüglich der Phänologie von *Najas intermedia* wurde in mehreren bayerischen Gewässern die Entwicklung von *Najas* – Beständen untersucht (Kapitel 6). Das Monitoring der Bestände wurde in den Gewässern Starnberger See und Waginger See im Süden Bayerns sowie dem im Norden Bayerns gelegenen See Freigericht-Ost in mehreren Tiefenstufen durchgeführt. In den Tiefenbereichen 0 - 1 m, 1 - 2 m, 2 - 4 m sowie 4 m bis untere Vegetationsgrenze wurde die mittlere Bestandeshöhe, der Blühbeginn und das Geschlechterverhältnis der *Najas*-Bestände dokumentiert. Für die Bestimmung der mittleren Bestandeshöhe wurde an 10 zufälligen Standorten innerhalb der Bestände die Höhe der Pflanzen gemessen und diese gemittelt. Der Zustand der Blütenentwicklung und das Geschlechterverhältnis der Bestände wurden an 30 zufällig ausgewählte Individuen bestimmt. An allen Standorten war zusätzlich in jeder der Tiefenstufen ein HOBO Temperatur / Licht Logger der Firma Onset ausgebracht, der stündlich die Wassertemperatur aufzeichnete. Der Zeitraum der Beobachtungen erstreckte sich vom Beginn des Auskeimens bis zum Absterben der Pflanzen. Alle Bestände wurden ein- bis zweimal wöchentlich von Forschungstauchern aufgesucht und die oben genannten Parameter dokumentiert. Zusätzlich zu den Freilandbeobachtungen wurde auch während dieser Versuche die phänologische Entwicklung der einzelnen *Najas* – Pflanzen dokumentiert.

2.7. Managementmethoden

Die Entwicklung neuer Methoden für das Management von invasiven Makrophyten ist in Europa und besonders in Deutschland äußerst schwierig, da chemische oder biologische Methoden aufgrund strenger Vorschriften nicht zulässig sind. Folglich bleibt als einzige Möglichkeit das mechanische Management der invasiven Arten. Die in Deutschland am häufigsten angewandte mechanische Methode zum Management von Makrophyten ist die Mahd. Dabei werden die Pflanzen mit Hilfe spezieller Mähboote geerntet. Die Mahd von Wasserpflanzen hat einige Nachteile. Zum einen ist der Einsatz der Mähboote sehr aufwendig und teuer, was diese Methode des Managements in kleineren Gewässern in der Regel ausschließt. Zum anderen ist die Mahd unspezifisch, was zur Folge hat, dass auch erwünschte Pflanzen entfernt werden. Im Rahmen der vorliegenden Studie sollte daher eine Methode entwickelt werden, die vor allem in kleineren Gewässern und dabei gezielt zur Unterdrückung des Wachstums bestimmter Pflanzen angewendet werden kann.

Eine geeignete Möglichkeit ist der Einsatz sogenannter benthischer Barrieren, das heißt die Abdeckung des Sediments mit Hilfe von Planen. Diese Methode wurde bereits in der Vergangenheit als Mittel zur Sanierung von Seen erprobt (Ussery et al., 1997; Hilt et al., 2006). Die Vorgehensweise und die eingesetzten Materialien erwiesen sich allerdings als ungeeignet. Das Ziel der vorliegenden Studie war es folglich, die bestehenden Methoden zu optimieren. Die Versuche orientierten sich an einer Methode, die bereits in Irland an der

invasiven Art *Lagarosiphon major* (Ridl.) Moss getestet wurde (Caffrey und Acevedo, 2007; Caffrey et al., 2010). Anstelle von Kunststoffplanen wurden Matten aus biologisch abbaubarem Jutegewebe benutzt. Im Rahmen eines Vorversuches im Labor wurde dazu die optimale Maschenweite des Gewebes ermittelt, die es erlaubte, Massenvorkommen von *Elodea nuttallii* und *Najas intermedia* erfolgreich zu unterdrücken (Kapitel 7). Getestet wurden drei verschiedene Gewebe: Ein dichtes Gewebe mit einer Maschenweite von 0,5 mm und einem Gewicht von 300 g m^{-2} , ein lockeres Gewebe mit einer Maschenweite von 1 mm und einem Gewicht von 200 g m^{-2} , sowie ein sehr lichtes Gewebe mit einer Maschenweite von 2 mm und einem Gewicht von 150 g m^{-2} (Abbildung 9). Der Versuchsaufbau umfasste 12 Aquarien (60 x 30 x 25 cm) mit etablierten Beständen von *Elodea nuttallii*. In je drei der Aquarien wurde Jutegewebe der gleichen Maschenweite ausgebracht. Die Ränder der Jutematten wurden mit Steinen beschwert, um zu verhindern, dass *Elodea nuttalli* seitlich an den Matten vorbei wächst. Zusätzlich wurden die Matten mit kleinen Einschnitten versehen, welche es ermöglichten, den pH Wert und die Sauerstoffverhältnisse unter den Matten zu ermitteln. Nach einem Zeitraum von zwei Monaten wurden die Matten entfernt und die *Elodea* – Bestände untersucht.



Abbildung 9: Im Rahmen des Managementversuchs getestete Jutegewebe.
A. Maschenweite 0,5 mm, 300 g m^{-2} ; B. Maschenweite 1 mm, 200 g m^{-2} ;
C. Maschenweite 2 mm, 150 g m^{-2} .



Abbildung 10: Zustand der *Elodea nuttallii*-Bestände nach 2 Monaten unter den Jutematten.
A. Maschenweite 0,5 mm, 300 g m^{-2} ; B. Maschenweite 1 mm, 200 g m^{-2} ;
C. Maschenweite 2 mm, 150 g m^{-2} .

Jutegewebe mit einer Maschenweite von 1 mm und 2 mm erwiesen sich als nicht effektiv zur Unterdrückung von *Elodea nuttallii*. Die Pflanzen waren in der Lage durch die weiten Maschen des Jutegewebes zu wachsen und zeigten zudem ein deutliches Wachstum unter den Matten. Eine Bedeckung mit dem dichten Jutegewebe, mit einer Maschenweite von 0,5 mm, hemmte hingegen das Wachstum von *Elodea nuttallii* und führte zum Absterben der Pflanzen (Abbildung 10, Bild A).

Entsprechend des Ergebnisses des Vorversuchs wurden im April 2011 Matten, bestehend aus Jutegewebe mit einer Maschenweite von 0,5 mm, in insgesamt vier Seen (Freigericht Ost, Waginger See, Karpfsee und Tegernsee) ausgebracht. Im Rahmen der Ausbringung wurden die Versuchsstellen von Forschungstauchern untersucht, die vorkommenden Makrophyten dokumentiert und basierend auf diesen Aufnahmen je ein Versuchstransekt und ein Kontrolltransekt festgelegt. Bei der Festlegung der Transekte wurde auf eine möglichst große Ähnlichkeit in der Morphologie und den Makrophytenbeständen der Versuchs- und Kontrolltransekte geachtet, um die Vergleichbarkeit zu gewährleisten. Die Größe der Transekte bzw. der behandelten Flächen variierte in Abhängigkeit von der Tiefe der Vegetationsgrenze zwischen 300 m² im See Freigericht-Ost und 150 m² im Starnberger See, Waginger See und Karpfsee. Im Gegensatz zu den Versuchen von Caffrey et al. (2010) wurden die Jutematten nicht mit einem Boot verlegt, sondern von Forschungstauchern ausgebracht und fixiert. Jede der Matten bestand aus mehreren Streifen Jutegewebes mit einer Abmessung von 2,1 m x 25 m bzw. 2,1 m x 50 m, welche mit einer Überlappung von 10 cm verlegt wurden. Im Zeitraum von April bis November wurden die Jutematten alle zwei Wochen von Forschungstauchern aufgesucht und deren Zustand dokumentiert. Die Kontrollen umfassten:

- den allgemeinen Zustand des Jutegewebes, das heißt Veränderungen in der Reißfestigkeit des Gewebes oder Beschädigungen
- den Grad der Zersetzung (0 = kein Anzeichen von Zersetzung, 1 = zerfällt bei Berührung, 2 = zum Teil zersetzt, 3 = vollständig zersetzt)
- die Überlagerung mit Sediment (0 = kein Anzeichen von Überlagerung, 1 = teilweise bedeckt, Matte aber noch sichtbar, 2 = Matte vollkommen von Sediment bedeckt)
- die Gasbildung und Gasanstauung unter den Matten (- = kein sichtbarer Gasaustritt / keine Faltenbildung, o = leichter Gasaustritt bei Berührung / leichte Faltenbildung, + = kontinuierlicher Gasaustritt / starke Faltenbildung, ++ = kontinuierlicher Austritt von großen Gasblasen / sehr große Falten, betroffene Bereiche schweben)
- sichtbare Veränderungen in der Färbung des Sedimentes. (0 = keine sichtbaren Veränderungen, 1 = leichte Verfärbung, 2 = deutliche Farbänderung)

Im Frühsommer 2011 (Juni/Juli) und Spätsommer 2011 (August/September) sowie im Frühsommer 2012 (Juni/Juli) wurde in den Versuchs- und Kontrolltransekten eine Kartierung der Makrophytenbestände durchgeführt. Die Häufigkeit der Pflanzen wurde mit Hilfe einer von Kohler (1978) entwickelten fünfstufigen Skala geschätzt (1 = sehr selten; 2 = selten; 3 = verbreitet; 4 = häufig; 5 = massenhaft, vorherrschend), welche auch für die Bestimmung des Makrophytenindex genutzt wird (Melzer, 1999). Zusätzlich wurde im Spätsommer 2011 und im Frühsommer 2012 die Pflanzenbedeckung pro m² bestimmt. Hierfür wurden in jedem Transekt an drei zufällig ausgewählten Stellen Rahmen mit einer Abmessung von 1m x 1m platziert und die Pflanzenbedeckung in 5% - Schritten ermittelt.

3. Themenbezogene Veröffentlichungen

3.1. Veröffentlichungen in internationalen Zeitschriften

Markus Hoffmann, Marita Sacher, Susanne Lehner, Uta Raeder und Arnulf Melzer, (2013): Influence of sediment on the growth of the invasive macrophyte *Najas marina* ssp. *intermedia* in lakes. *Limnologia*, 43: 265– 271

Markus Hoffmann, Alberto Benavent González, Uta Raeder und Arnulf Melzer (2013): Experimental weed control of *Najas marina* ssp. *intermedia* and *Elodea nuttallii* in lakes using biodegradable jute matting. *Journal of Limnology*, 72: 485-493.

Markus Hoffmann, Uta Raeder und Arnulf Melzer (2013): Influence of the gender on growth and phenology of the dioecious macrophyte *Najas marina* ssp. *intermedia*. *Hydrobiologica* (in Review).

Markus Hoffmann, Pauline Hein, Alberto Benavent González, Uta Reader und Arnulf Melzer (2013): Influence of environmental conditions on the regenerative capacity and the survivability of *Elodea nuttallii* fragments. *Limnologia* (in Review).

3.2. Tagungsbeiträge

Markus Hoffmann, Tobias Klein, Nicolas Eckert, Uta Raeder und Arnulf Melzer, (2009): Klimabedingte Invasion neophytischer Wasserpflanzen am Beispiel *Najas marina* ssp. *Intermedia*. Gesellschaft für Ökologie. (Poster)

Markus Hoffmann, Tobias Klein, Uta Raeder und Arnulf Melzer, (2010): Welche Faktoren begrenzen das Wachstum von *Najas marina* ssp. *intermedia*? Deutsche Gesellschaft für Limnologie. (Vortrag)

Markus Hoffmann, Lea Schneider, Myriam Demuth, Benedikt Beck, Stefan Zimmerman, Uta Raeder und Arnulf Melzer, (2010): Massenvorkommen von *Najas marina* ssp. *intermedia* und *Elodea nuttallii* - Erfolgsaussichten mechanischer Managementmethoden. Deutsche Gesellschaft für Limnologie. (Poster)

Markus Hoffmann, Alberto Gonzales, Uta Raeder und Arnulf Melzer, (2011): Experimentelles Management von *Najas marina* ssp. *intermedia* und *Elodea nuttallii* durch Beschattung mit biologisch abbaubaren Jutematten. Deutsche Gesellschaft für Limnologie. (Vortrag)

Markus Hoffmann, Kristin Wutz, Franziska Binder, Susanne Lenher, Uta Raeder und Arnulf Melzer, (2012): Phänologische Beobachtungen an *Najas marina* ssp. *intermedia*. Deutsche Gesellschaft für Limnologie. (Vortrag)

Markus Hoffmann, Uta Raeder und Arnulf Melzer, (2012): Mögliche Maßnahmen im Umgang mit Neophyten. Deutsche Vereinigung für Wasserwirtschaft. (Vortrag)

4. Influence of sediment on the growth of the invasive macrophyte *Najas marina* ssp. *intermedia* in lakes

4.1. Zusammenfassung

Diese Veröffentlichung beschäftigt sich mit dem Einfluss des Sediments auf das Wachstum von *Najas intermedia* bei unterschiedlichen Temperatur- und Lichtverhältnissen. Grundlage der Arbeit sind die von 2009 bis 2011 durchgeführten Freilandversuche mit verschiedenen Sedimenten (Kapitel 2.5.5.) und ein Laborversuch zum Wachstum von *Najas intermedia* bei unterschiedlichen Wassertemperaturen (Kapitel 2.5.4.). Im Methodenteil wird zunächst der Aufbau der einzelnen Versuche erläutert. Es folgt eine kurze Charakterisierung der Versuchsgebiete Eishaussee, Sengsee, Großer Ostersee und Kochelsee. Die Standorte wurden aufgrund ihrer unterschiedlichen mittleren Wassertemperaturen ausgewählt. Des Weiteren werden die verwendeten Materialien und der Versuchsaufbau der Labor- und Freilandversuche erörtert: Für das Temperaturexperiment mit *Najas intermedia* wurden in Klimakammern verschiedene Rahmenbedingungen geschaffen. *Najas*-Sprösslinge aus dem Waginger See wurden in Aquarien mit Sediment aus dem Waginger See und Wasser aus dem Starnberger See ausgebracht und bei verschiedenen Temperaturen (10°/15°/20°/25°/30°C) gelagert. Mit dem ersten Anzeichen des Absterbens wurden die Pflanzen geerntet und die Sprosslänge, Biomasse und Anzahl der Fortpflanzungseinheiten bestimmt. Im Rahmen der Freilandversuche wurde an den vier Standorten Aluminiumwannen oder Plastiktöpfe mit Sediment aus den Gewässern Starnberger See, Waginger See, Ammersee und Großer Ostersee in einer Tiefe von 3 m ausgebracht, mit Sprösslingen von *Najas intermedia* bepflanzt und ein bis zweimal wöchentlich von Forschungstaucher vermessen.

Die Ergebnisse der Wachstumsversuche zeigen, dass der Nährstoffgehalt und der Eindringwiderstand des Sediments das Wachstum von *Najas intermedia* beeinflussen. Die Stärke des Einflusses hängt allerdings von anderen Umweltfaktoren wie der Lichtintensität und der Wassertemperatur ab. Die Ergebnisse der Freilandversuche zeigen, dass im moderat warmen Kochelsee in Gegensatz zu den Warmwasserseen Eishaussee und Großer Ostersee kein signifikanter Unterschied im Pflanzenwachstum in Abhängigkeit vom Sediment feststellbar war. Im Kaltwassersee Sengsee führte zudem die niedrige Wassertemperatur in jedem der Experimente zum Absterben der Pflanzen. Die starke Abhängigkeit von *Najas intermedia* von der Wassertemperatur wurde durch den Laborversuch bestätigt. Temperaturen unter 15°C, wie sie auch im Sengsee gemessen wurden, führten zum Absterben der Pflanzen und Temperaturen unter 20°C (Kochelsee ~16,5°C) hemmten sowohl das Wachstum als auch die Blütenbildung. Des Weiteren konnte durch einen Vergleich der Wachstumsergebnisse des Standortes Eishaussee mit denen des lichtärmeren Großen Ostersees nachgewiesen werden, dass niedrige Lichtintensitäten sowohl das Wachstum hemmen, als auch den Einfluss des Sediments auf das Wachstum von *Najas intermedia* verringern.

Das Konzept der Studie wurde von M. Hoffmann, U. Raeder und A. Melzer entwickelt. Der Aufbau der Versuche erfolgte durch M. Sacher, S. Lehner und M. Hoffmann. Die Datenerhebung und die notwendigen Taucharbeiten erfolgten durch M. Sacher und M. Hoffmann. Die Auswertung der Daten und die statistische Analyse wurde von M. Hoffmann durchgeführt. Die Literaturrecherche und die Erstellung der Abbildungen erfolgten durch M. Hoffmann. Die Erstellung und Überarbeitung des Manuskripts erfolgte durch M. Hoffmann, mit Unterstützung durch U. Raeder und B. Egerer.

4.2. Introduction

Najas marina ssp. *intermedia* (Wolfg. ex Gorski) Casper (Spiny Naiad), subsequently referred to as *Najas intermedia*, is mass spreading across lakes in Southern Germany. However, in the current German Red List 2 the plant is still registered as endangered (Ludwig and Schnittler, 1996). The species is thermophile and native to Europe. Regular vegetation assessments based on the European Water Framework Directive and conducted by the German authorities show that the spreading of *Najas intermedia* has almost reached the degree of the invasive species *Elodea nuttallii*. In some areas in Southern Germany and in the Netherlands *Najas intermedia* has already overgrown populations of the neophytic macrophyte *Elodea nuttallii* (M. Hoffmann, pers. obs.) and has become the new dominant macrophyte species in several lakes. Having spread from its isolated habitats, for example Lake Pilsensee or Lake Waging (Triest, 1988), the species currently occurs in several lakes in Southern and Central Germany (Umweltschutz, 2005; Melzer *et al.*, 2003; Knösche, 2008). Populations of *Najas intermedia* are mostly restricted to small or shallow lakes with warm water temperatures in summer (Casper and Krausch, 1980). Based on the predicted climate change scenarios for Central Europe (Parry *et al.*, 2007), water temperatures are expected to rise which will possibly result in an increase of *Najas*-habitats (Adrian *et al.*, 2006, Austin and Colman, 2008).

Classified as endangered and reduced to only a few populations in the past, not much is known about the biology of *Najas intermedia*. The existing information concerning *Najas intermedia* is based on rare field observations (Viinikka, 1976; Casper and Krausch, 1980; Pietsch, 1981). Few experiments were conducted under laboratory conditions (Handley and Davy, 2002) or in the subtropics (Agami *et al.*, 1984a; Agami *et al.*, 1984b). Since there is no known data about the reaction of *Najas intermedia* towards changing environmental conditions, a study was carried out to determine how *Najas intermedia* will be affected by the rising water temperatures and to assess to what extent *Najas* will pose a threat to German lakes. Additionally, the study will provide preventive tools and guidelines to avoid or reduce problems caused by *Najas marina* ssp. *intermedia*.

As part of this study, populations of *Najas intermedia* in various South German lakes were continuously monitored. The observations showed that in lakes and lake districts with mass occurrences of *Najas intermedia* some areas and even whole lakes remained free of *Najas*, although the temperature and light conditions were favourable for its growth. Analysis of the environmental conditions at the specific locations revealed only significant differences in the

sediment, respectively the particle size and nutrient concentration. To avoid the possibility of a random effect, experiments were conducted to determine if and how the sediment can affect the growth and spread of *Najas intermedia*.

4.3. Materials and methods

All plants of *Najas intermedia* used in the experiments were either collected from Lake Waging near Traunstein in Germany or germinated from seeds collected from Lake Waging and were cultivated in aquaria under constant light and temperature conditions. All lakes used in the experiments are free of *Najas intermedia*, but are connected to or near lakes with extensive populations of *Najas intermedia*.

Preliminary experiment

To gain general information about the growth of *Najas intermedia* and the effect of sediment on its development, a preliminary experiment was conducted. The experiment was carried out under laboratory conditions and consisted of ten aquaria with a dimension of 40 x 80 x 40 cm (width x high x depth) filled with tap water and sediment from Lake Waging. Five plants of *Najas intermedia* with a length of 0.75 ± 0.25 cm were planted in each aquarium. The aquaria were stored at constant light and temperature conditions and with a 12 hour day-night rhythm. In each case two aquaria were stored at a temperature of 15°, 20°, 25 ° or 30°C. The plants in the aquaria were harvested when the first sign of a senescence (e.g. change in colour) could be detected, therefore the growth period for each aquarium varied between 57 and 84 days. After the harvest the total length and amount of reproduction units (flowers and seeds) for each temperature level were determined.

Growth experiments

On the basis of the results from the preliminary test three growth experiments were conducted between 2009 and 2011. The first growth experiment was conducted under natural conditions in the lakes Eishaussee (W1) and Sengsee (C1) which are part of the Osterseen lake-district located 50 km south of Munich in Germany. The lakes were selected to represent either lake with favourable water temperatures (equal to or above 20°C) or a lake with unfavourable water temperatures (considerably below 20°C) (Table 5). Experimental sites at a water depth of 3 m were chosen to reflect the main distribution strata of *Najas intermedia* populations in Lake Waging (M. Hoffmann, pers. obs.). Sediments from four different lakes with different populations of *Najas intermedia* (Table 6, sediments 1 to 4) were collected, homogenised and filled into pots with a dimension of 20 x 20 cm (height x diameter) and a volume of 6 l. Each pot was planted with two shoots of *Najas intermedia* of 2 ± 1.5 cm in length. The experiment was a completely randomised block design, replicated four times for a total of 32 pots and 64 plants. On July 30th, 2009 all pots were positioned in the lakes and the initial length of the plants was measured. After five days of adaptation the sprout length of the plants was measured on day 5, 12, 19, 25 and 33 of the experiment. In order to prevent an unintentional

spread of the *Najas intermedia* seeds the experiment was stopped one week after the first flowers were discovered.

The sediments used in the second experimental setups (Table 6, sediment 5 to 8) were collected at two different locations in Lake Waging and two locations in Lake Starnberg, each with significantly different populations of *Najas intermedia*. In 2010 and 2011 the experimental setup was almost identical: Instead of plastic pots the sprouts were planted in aluminum trays measuring 60 x 20 x 15 cm (width x high x depth) each with three pods (20 x 20 x 15 cm) with a volume of 6 l. Each pod contained two *Najas intermedia* sprouts with a shoot length of 1 ± 0.9 cm (2010), respectively 0.7 ± 0.9 cm (2011). The trays were positioned at a water depth of 3 m and were arranged at random. This was done in 2010 in the lakes Eishaussee (W1), Kochelsee (IM1) and Großer Ostersee (W2) and 2011 in the lakes Eishaussee (W1) and Großer Ostersee (W2). Lake Sengsee (C1) was used again but, as in 2009, all plants died due to extremely low water temperatures. All sediment-lake-combinations were replicated six times adding up to a total of 192 plants, 96 pots and 32 trays in four lakes in 2010 and 144 plants, 72 pots and 24 trays in three lakes in 2011. Although the experimental setup was the same the experiments differed in their duration: In 2010 the experiment was stopped when the first flowers were discovered, but in 2011 the experiment was extended for an additional month.

HOBO Temperature [°C] / Light [lux / Wm²] Loggers with an hourly recording frequency were placed at the experiment sites. Regular measurements were performed during the experiment. Every measurement was conducted in the same way. The total shoot length of the individual plant was determined by adding the length of the primary shoot, measured from the sediment to the furthest node, and the length of the secondary and tertiary shoots, measured from the primary or secondary shoot to the furthestmost node. Leafs were excluded from the measuring. Based on the total length of the plants the mean longitudinal growth rates were calculated as $LGR = [(final\ total\ length) - (initial\ total\ length)] / days$. The standard error of the mean (SEM) was computed for mean total length and mean LGR. Measurements of shoot length as well as the assembling of the experimental setup and the weekly cleaning of the temperature-light sensors were carried out by scientific divers.

The analysis of the homogenized sediment samples was carried out by AGROLAB Labor GmbH. Extractable phosphorus and total phosphorus were measured as P₂O₅-P using the acetate lactate method for extractable phosphorus and inductively coupled plasma optical emission spectrometry (DIN 11885) for total phosphorus. Nitrate was measured by flow analysis (DIN 13395-D28) and ammonia according to DIN 38406-E5.

4.4. Statistical analysis

Statistical analysis was done using the free statistic software R (version 2.10.1, The R Foundation for Statistical Computing). Data from the measurements were analysed with analysis of variance (ANOVA). Interactions and correlations between the development of *Najas intermedia* and the sediment, respectively the nutrient concentrations and particle sizes,

were analysed by fitting a linear mixed effect model (R-package nlme). Data were tested for homogeneity, normality and linearity to meet the assumptions of the statistical analysis, and transformed, if necessary. Significant differences were at the 0.05 probability level unless stated otherwise.

4.5. Results

Preliminary experiment

The data from the laboratory experiment (Table 4) shows a sudden increase in biomass and longitudinal growth when the water temperature is above 15°C. The results also show a decrease longitudinal growth rate (LGR) between 25°C and 30°C, which indicates a temperature optimum between 25°C and 30°C. Statistical analysis of the growth and the development of reproduction units revealed a significant correlation between longitudinal growth, respectively total length, and the amount of seeds and flowers produced ($p < 0.05$, $r = 0.874$), but showed no significant correlation between biomass and reproduction units. Based on these results all further experiments were focused on the longitudinal growth of *Najas intermedia*.

Table 4: Total length, biomass, reproduction units and growth rates of *Najas intermedia* under laboratory conditions. The data shown are the mean per aquarium.

	15°C	20°C	25°C	30°C
Trail days	84	74	60	68
Total length (cm)	1073.3 (706.3)	3002.4 (121.6)	4494.2 (669.4)	5930.6 (1236.0)
LGR (cm day⁻¹)	12.78	40.57	75.53	86.57
Reproduction units	0	692(255)	2006(162)	2050(484)

RGR = Relative growth rate; LGR = Longitudinal growth rate; amount of plants per aquarium: 5;
 Reproduction units: flowers and seeds; Brackets indicate standard deviation;

Experimental sites and sediment

The Osterseen Lake District includes various lakes with different trophic states and temperature conditions. Lake Eishausse (W1) and Lake Großer Ostersee (W2) for example are summer warm, calcium carbonate rich lakes with a mesotrophic state. Both lakes are representative of the majority of lakes and basins in South Germany. Lake Sengsee (C1) on the other hand is significantly affected by an influx of ground water, resulting in low, but stable, water temperatures below 15°C. Lake Kochselsee (IM1), which is located 15 kilometers south of the Osterseen Lake District, is also a summer warm, calcium carbonate rich lake with mesotrophic state, but because of its short retention time (about 40 days) its water temperature does not exceed 18°C.

The limited and unspecific measurement range of the HOBO logger (150 – 1200 nm) allows only a relative comparison of the experimental sites regarding the light conditions (Table 5):

The water at locations W1 and C1 showed the highest light transmissions with a maximum of 58.4 / 60.2 Wm⁻². Site W1 had the smallest variation in light transmission compared to the other experimental sites. The lowest transmissions were measured at location IM1 with a range from 7.2 to 36.8 Wm⁻².

Table 5: Trophic state and mean temperature in the lakes during the experiments

	Trophic state	<i>Najas</i> ¹	Light ² [Wm ⁻²]	Mean Temp. 2009 [°C]	Mean Temp. 2010 [°C]	Mean Temp. 2011 [°C]
Eishaussee(W1)	mesotrophic	No	12.6 – 58.4	22.9 (1.0) ^a	20.7 (1.5) ^a	20.4 (1.5) ^a
Gr. Ostersee(W2)	mesotrophic	No	3.4 – 40.3	-	19.2 (1.5) ^a	19.4 (1.5) ^a
Sengsee(C1)	eutrophic	No	3.0 – 60.2	11.4 (0.5) ^b	11.1 (0.5) ^b	11.2 (0.5) ^b
Kochelsee(IM1)	mesotrophic	No	7.2 – 36.8	-	16.5 (1.0) ^c	-

Different superscripts in the same column indicate significant differences ($P < 0.05$),

¹*Najas*: Presence of *Najas intermedia*; ²Light intensity: wave length 150 - 1200 nm

Table 6: Nutrient composition and particle sizes of the sediments used in the experiments

Sediment	Lake	<i>Najas</i> population	NO ₃ -N [mg 100 g ⁻¹ soil]	NH ₄ -N [mg 100 g ⁻¹ soil]	P ₂ O ₅ -P [mg 100 g ⁻¹ soil]	P ₂ O ₅ -P _{tot} [mg 100 g ⁻¹ soil]
1	Gr. Ostersee	none	< d.l.	0.24	<1	<1
2	Starnberg	extensive	< d.l.	1.77	6	40
3	Waging	predominant	< d.l.	2.50	20	60
4	Ammersee	minor	< d.l.	1.83	2	30
5	Waging	extensive	< d.l.	1.95	2	80
6	Waging	predominant	< d.l.	3.52	15	50
7	Starnberg	minor	< d.l.	1.75	2	10
8	Starnberg	extensive	< d.l.	0.65	2	10
Sediment	>2mm[%]	2 - 0.063 mm[%]	0.063 - 0.002 mm[%]	<0.002 mm [%]		
1	1.0	40.2	54.3	4.5		
2	0.3	20.1	57.8	21.8		
3	8.3	64.8	19.2	7.7		
4	2.3	36.8	41.4	19.5		
5	0.0	65.8	24.6	9.6		
6	0.1	76.1	18.4	5.4		
7	0.8	46.2	52.5	0.5		
8	30.0	45.7	21.2	3.1		

Lake indicates the origin of the sediment, < d.l. = below detection limit.

Sediment analysis showed considerable differences in nutrient composition and particle size in the soils (Table 6). The soil from Lake Waging (Sediment 4), for example, contained 20 times the concentration of soluble phosphor compared to the sediment from Lake Großer Ostersee (Table 6, Sediment 1) and three times, respectively ten times, the concentration of soluble phosphor compared to the other two sediments (Table 6, Sediment 2 and 4).

Furthermore, Sediment 3 consisted mainly of medium size particles (2 - 0.0063 mm), while Sediment 1, Sediment 2 and Sediment 4 in contrast contained a significant amount of small (0.063 - 0.002 mm) and very small particles (<0.002 mm).

The sediments used in the growth experiments in 2010 and 2011 showed significant differences in nutrient concentration and particle size between the lakes, as well as significant variations between sediments from the same lake. The nutrient concentrations detected in sediments from in Lake Waging (Sediment 5 and 6), for example, were overall higher than in sediments from Lake Starnberg (Sediment 7 and 8), but they differed significantly in their amount of ammonium and phosphor. The sediments collected from Lake Starnberg, on the other hand contained the same amount of phosphor, but differed in their ammonium concentration and particle composition.

Statistical analysis of the sediment data showed no significant correlation between particle composition and nutrient concentration.

Growth experiment 2009

The data collected at location Lake Eishaussee (Table 7) indicate that the sediment has a significant influence on the growth of *Najas intermedia*. The statistical analysis revealed significant differences in total length and growth rate between the plants growing on different lake sediments. At the experimental site Eishaussee (W1) total length and longitudinal growth rate showed significant correlations with the substrate, respectively the concentration of soluble phosphorus (Table 6 and 4; sediment $p = 0.04$; SRP $p < 0.001$). *Najas intermedia* reacted positively to soil containing ≥ 6 mg SRP 100 g⁻¹ soil (Table 6 and 4; longitudinal growth : sediments 2 and 3; $p < 0.001$), but did not respond to soluble phosphorus concentrations of ≤ 2 mg SPR 100 g⁻¹ soil (Table 6 and 4; longitudinal growth : sediment 1 and 4; $p = 0,161$). Overall, *Najas intermedia* developed the highest growth rates and the longest shoots in sediment collected from Lake Waging (sediment 3), a lake with a predominant *Najas* population. The plants growing in sediment from Lake Starnberg (sediment 2), showed significantly lower growth rates and total length compared to plant in sediment from Lake Waging. In contrast to this, all plants in sediment from lakes with no (sediment 1) or minor (sediment 4) populations of *Najas intermedia* showed only marginal growth.

Table 7: Mean length and longitudinal growth rate of the preliminary experiment in Lake Eishaussee

Eishaussee (W1)		
	Ø length [mm]	Ø LGR [mm day ⁻¹]
Sediment 1 (Ostersee)	47.1 (7.7) ^a	0.8 (0.2) ^a
Sediment 2 (Starnberg)	200.7 (20.4) ^b	5.2 (0.6) ^b
Sediment 3 (Waging)	275.7 (13.8) ^c	7.5 (0.5) ^c
Sediment 4 (Ammersee)	38.6 (\pm 6.5) ^a	0.5 (0.2) ^a

Mean is shown with standard error of the mean (n = 8). Different superscripts in the same column indicate significant differences (P < 0.05).

Growth experiment 2010

During the growth experiment *Najas intermedia* plants developed significantly different lengths and growth rates depending on the location of the experimental site and the sediment (Table 8). Overall, the plants at warm water locations (W1, W2) showed enhanced growth compared to the plants at the experimental site IM1, which in contrast showed only minimal growth and no significant variations in length or growth rate. Additionally, *Najas intermedia* plants in sediment from Lake Waging grew taller and faster under warm water conditions than plants in sediment from Lake Starnberg. Statistical analysis of the data from experimental site W1 revealed significant differences in plant growth between the four soils. Plants in Sediment 6 were the tallest and fastest growing *Najas intermedia* in the experiment, followed by plants on Sediment 5 with less than half the length and growth rate. The shortest and slowest growing plants grew in sediments from Lake Starnberg, although the length and growth rate of plants in Sediment 8 were significant higher than those of plants in Sediment 7. In contrast, the data from site W2 showed only significant variations in plant growth between sediment from Lake Waging (Sediment 5 and 6) and sediment from Lake Starnberg (Sediment 7 and 8). The influence of the sediment on *Najas intermedia* increased with each measurement (Figure 10). After two weeks the data from both warm water locations showed two distinguishable groups. Each group consisted of plants in sediment collected from the same lake. The groups remained unchanged until the end of the experiment at site W2, but at location W1 the plants developed into four distinguishable groups after three weeks.

Further statistical analysis of the longitudinal growth at experimental site W1, respectively analysis of the growth development (Figure 10A) via linear mixed models, revealed a significant interaction between longitudinal growth and the source area of the sediment (Longitudinal growth: source area [lake] $p < 0.0001$), as well as between longitudinal growth, source area and the specific sampling location (Longitudinal growth: source area + sampling location $p < 0.001$). A related analysis of the data from site W2 (Figure 10C) showed a similar result, but was restricted to a significant interaction between longitudinal growth and source area (Longitudinal growth: source area [lake] $p < 0.0001$).

Table 8: Mean length and longitudinal growth rate after one month of growth (2010)

	Eishaussee (W1)		Gr. Ostersee (W2)		Kochelsee (IM1)	
	Ø length [mm]	Ø LGR [mm day ⁻¹]	Ø length [mm]	Ø LGR [mm day ⁻¹]	Ø length [mm]	Ø LGR [mm day ⁻¹]
Sed. 5 (Waging)	450.2 (65.1) ^a	12.08 (1.9) ^a	166.6 (24.6) ^a	4.6 (0.7) ^a	10.9 (2.8)	0.2 (0.1)
Sed. 6 (Waging)	955.8 (210.4) ^b	27.2 (6.3) ^b	208.3 (68.1) ^a	5.9 (2.0) ^a	9.0 (3.0)	0.2 (0.1)
Sed. 7 (Starnberg)	19.8 (2.4) ^c	0.2 (0.1) ^c	49.3 (16.5) ^b	1.3 (0.5) ^b	10.3 (3.2)	0.3 (0.1)
Sed. 8 (Starnberg)	112.9 (22.1) ^d	3.2 (0.7) ^d	62.4 (31.6) ^b	1.6 (0.9) ^b	3.8 (1.5)	< 0.1

Different superscripts in the same column indicate significant differences ($p < 0.05$).

Mean is shown with standard error of the mean.

Growth experiment 2011

The growth experiment conducted in 2011 (Table 9) confirmed some of the observations from 2010, for example the increased growth in sediment from Lake Waging, but the results also indicated differences: *Najas intermedia* plants at the warm water locations (W1, W2) showed increased growth in sediment from Lake Starnberg compared to the growth experiment in 2010 (Figure 10) and the additional month of growth resulted in a significantly different development of lengths and growth rates in Sediment 7 and Sediment 8 at site W2.

Statistical analysis of the growth data from site W1 (Figure 10B) revealed the same significant interactions between longitudinal growth, source area and sampling location (longitudinal growth: source area + sampling location $p < 0.001$) as in 2010. The linear mixed models for site W2 (Figure 10D) showed no influence of the sampling location on the development of the plants (longitudinal growth: source area + sampling location $p = 0.1796$), although the lengths and growth rates in Sediment 7 and Sediment 8 significantly differed at experimental site W2.

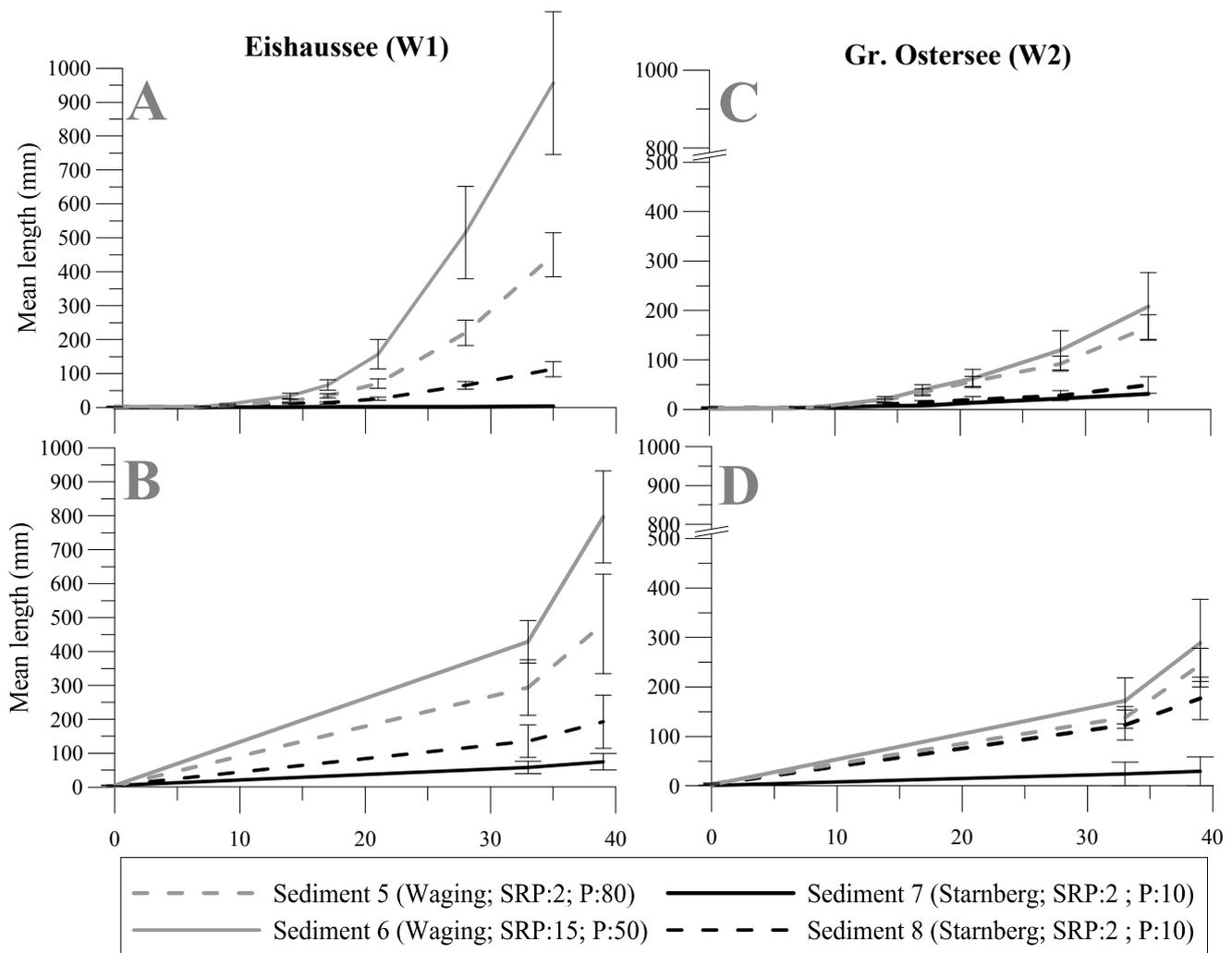


Figure 11: Longitudinal growth of *Najas intermedia* after one month of growth in 2010 and 2011. Figure shows mean length in mm with standard error of the mean per day. A & C: 2010, B & D: 2011.

Table 9: Mean length and longitudinal growth rate after two months of growth (2011)

	Eishaussee (W1)		Gr. Ostersee (W2)	
	Ø length [mm]	Ø LGR [mm day ⁻¹]	Ø length [mm]	Ø LGR [mm day ⁻¹]
Sed. 5 (Waging)	1642.9 (546.2) ^a	27.3 (9.1) ^a	1367.5 (436.2) ^a	19.9 (6.8) ^a
Sed. 6 (Waging)	2591.5 (412.5) ^b	43.1 (6.9) ^b	1115.6 (126.4) ^a	18.2 (2.1) ^a
Sed. 7 (Starnberg)	105.7 (33.1) ^c	1.7 (0.6) ^c	120.6 (40.2) ^b	1.9 (0.7) ^b
Sed. 8 (Starnberg)	423.6 (121.7) ^d	6.9 (2.0) ^d	503.6 (105.3) ^c	8.2 (1.7) ^c

Mean is shown with standard error of the mean. Different superscripts in the same

4.6. Discussion

As expected for a thermophilic aquatic macrophyte, water temperature was the dominating factor in all our experiments, allowing the plants to grow faster and taller when the water temperature was above or equal to 20°C and causing the death of the plants in water below 15°C. A similar result, the dieback of plants in water at 13°C, was observed in an experiment with the related species *Najas marina* ssp. *aramata* (Triest, 1988b) conducted by Agami and Waisel (1983). The sediments, however, did not affect the growth of *Najas intermedia* in a similar way. Plants in all sediments used in the study showed at least minimal growth, none of the sediments caused the death or dieback of the plants.

Apart from this, sediments have an effect on the growth of *Najas intermedia*, especially under warm water conditions. With respect to the predicted climate change scenarios for Central Europe (Parry et al., 2007) and that *Najas intermedia* is only present in lakes with water temperatures above or equal to 20°C (Umweltschutz, 2005; Melzer et al., 2003; Knösche, 2008), the warm water sites provide important data to assess the influence of the substrate on *Najas intermedia*: The overall higher growth rate in nutrient rich sediments show that *Najas intermedia* belongs to a type of macrophytes which preferentially absorb nutrients, e.g. nitrogen or phosphorus, from the substrate (Barko and Smart, 1981; Barko et al. 1991). The data also reveal that the available nutrients only partially affect the growth, because the plants showed an increased growth in Sediment 5 (phosphorus 2 mg 100 g⁻¹ soil), compared to sediments with similar nutrient concentrations (Sediment 7 and 8: phosphorus 2 mg 100 g⁻¹ soil). In this case, the growth of the *Najas intermedia* plants was additionally affected by the concentration of total phosphorus in the soil (Sediment 5: 80 mg 100 g⁻¹ soil; Sediment 7 and 8: 10 mg 100 g⁻¹ soil). Rooted macrophytes like *Najas intermedia* can transport oxygen produced in the shoots to the sediment, therefore changing the physical and chemical characteristics of the sediment as well as the microbial activity (Chen and Barko, 1988; Carpenter et al., 1983). Oxygen released in the rhizosphere can change the redox potential of the sediment (Chen and Barko, 1988) and increase the microbial degradation which can result in an increase of plant available nutrients.

The different growth rates in sediment from Lake Starnberg are the result of an additional sediment-related factor: the density of the substrate. Both sediments contain similar amounts of nutrients but differ significantly in their growth rates and particle composition. Handley and Davy (2002) showed that the density, respectively the particle composition of the substrate can affect root development of *Najas intermedia*. High amounts of small particles, as in Sediment 7 (0.063 - 0.002 mm: 52.5%), increase the density of the substrate and therefore decrease or inhibit the development of the roots and the nutrient uptake. Consequently, *Najas intermedia* showed increased growth on the less dense Sediment 8 (0.063 - 0.002 mm: 21.2%; >2 mm: 30%) compared to Sediment 7.

Agami *et al.* (1980) showed in their study with *Najas marina* (Triest, 1988b: *Najas marina* ssp. *aramata*) a correlation between the light transmission of the water and the growth of *Najas marina*. The limited light measurement capabilities of the HOBO loggers used in the study prevent a direct comparison with the results from Agami *et al.* (1980), but a relative comparison of the data and taking into consideration the results of Agami *et al.* (1980) reveal a connection between the light transmission of the water and the growth at the experimental sites. The higher and more stable light transmission at site Lake Eishaussee (W1: 12.6 – 58.4 Wm²), compared to location Lake Großer Ostersee (W2: 3.4 – 40.3 Wm²), provided better growth conditions for *Najas intermedia* and therefore increased the influence of the substrate on the growth and the development of *Najas intermedia*.

Summarizing, the growth of *Najas intermedia* during the three experiments was related to the origin of the sediment and therefore the specific nutrient concentration and sediment composition of the locations. Plants growing in sediment collected from areas with extensive or predominant populations showed the highest growth rates and the longest shoots. Those soils contained overall higher nutrient concentrations or a lower density than the sediments from areas with no or minor amounts of *Najas intermedia*. With regard to the correlation between longitudinal growth and the amount of reproductive units indicated by the preliminary experiment, the sediment can affect the reproduction and therefore the spread of *Najas intermedia* in lakes.

4.7. Conclusion

This study clearly revealed that the lake sediment is a critical factor for assessing the development of *Najas intermedia* populations as well as for models regarding the spread of *Najas intermedia*. Although other environmental factors such as water temperature and light condition have a more significant influence on the growth of *Najas intermedia*, the sediment remained an important factor when the environmental conditions allowed the growth and reproduction of *Najas intermedia*.

5. Influence of environmental conditions on the regenerative capacity and the survivability of *Elodea nuttallii* fragments.

5.1. Zusammenfassung

Der thematische Schwerpunkt dieser Veröffentlichung liegt in der Untersuchung des Einflusses verschiedener Umweltfaktoren auf die Regenerationsfähigkeit und die Überlebenswahrscheinlichkeit von *Elodea nuttallii*. Die Arbeit basiert auf den Ergebnissen verschiedener Laborversuche zum Wachstum von *Elodea* - Sprosstücken (Kapitel 2.5.1 bis 2.5.3) und einem im Freiland durchgeführten Düngerversuch (Kapitel 2.5.2). Ziel der Veröffentlichung ist es zu zeigen welche Umweltfaktoren das Wachstum (Regenerationsfähigkeit) und die Überlebens-wahrscheinlichkeit von *Elodea nuttallii* erhöhen bzw. verringern können.

Im Rahmen der Laborexperimente wurde der Einfluss der Wassertemperatur, der Lichtintensität und des Sediments auf Regenerationsfähigkeit und Überlebenswahrscheinlichkeit von *Elodea nuttallii* untersucht. Der Aufbau der drei Experimente war ähnlich und unterschied sich nur in der Veränderung einzelner Umweltbedingungen: Sprosstücke mit ein bis vier Nodien wurden in unterteilten Aquarien ausgebracht, welche mit Wasser aus dem Starnberger See gefüllt waren. Für den Temperaturversuch wurden die Aquarien mit Tegernseesediment (Schichtdicke 5 cm) befüllt und in Klimakammern mit 15°C oder 20°C gelagert. Die Aquarien für den Lichtversuch enthielten ebenfalls Sediment aus dem Tegernsee und wurden bei konstanten 15°C gehalten, jedoch wurde mit Hilfe von Netzen die Lichtintensität in den einzelnen Aquarien verringert. Im Gegensatz dazu waren sowohl die Wassertemperatur (15°C) als auch die Lichtintensität ($215\mu\text{mol Photonen m}^{-2}\text{s}^{-1}$) während des Sedimentversuchs konstant. Das verwendete Sediment unterschied sich hingegen in den Aufbauten.

Um zu bestimmen welche Nährstoffe die Regenerationsfähigkeit von *Elodea nuttallii* nach einer mechanischen Beschädigung, wie zum Beispiel einer Mahd, beeinflussen können, wurde ein Düngerversuch im Starnberger See durchgeführt. Aluminiumwannen mit jeweils drei Abteilen wurden mit Sediment aus dem Tegernsee gefüllt und mit *Elodea* – Sprosstücken besetzt. Das Sediment in den Kompartimenten wurde mit einem Phosphat-Dünger, einem Ammonium-Dünger oder einer Kombination aus beiden Düngern behandelt. Nach einem Zeitraum von sechs Wochen wurden die Pflanzen auf eine Einheitliche Länge geschnitten, um eine Mahd zu simulieren. Zwölf Wochen nach Beginn des Versuchs wurden alle Pflanzen geerntet und das Frisch- und Trockengewicht ermittelt.

Erhöhte Wassertemperaturen förderten das Wachstum von *Elodea nuttallii*, führten jedoch gleichzeitig zu höheren Sterberaten. Niedrige Lichtintensitäten hemmten das Wachstum großer Sprosstücke, förderten aber im Gegensatz dazu das Wachstum von kleinen Sprosstücken. Eine hohe Lichtintensität andererseits verursachte das Absterben der kleinen

Sprossstücke. Nährstoffreiches Sediment führte zu erhöhtem Wachstum, es konnte jedoch kein Einfluss des Sediments auf die Überlebenswahrscheinlichkeit nachgewiesen werden.

Eine Erhöhung des pflanzenverfügbaren Phosphates im Sediment zeigte keinen Einfluss auf das Wachstum von *Elodea nuttallii*, eine erhöhte Ammonium-Konzentration aber steigerte die Zunahme der Biomasse. Die mit Stickstoff und Phosphor gedüngten Pflanzen wiesen nach der Mahd ein deutlich geringeres Wachstum auf. Im Gegensatz dazu war das Wachstum der nur mit Phosphor gedüngten Pflanzen stark erhöht.

Das Konzept der Studie wurde von M. Hoffmann, U. Raeder und A. Melzer entwickelt. Der Aufbau der Versuche erfolgte durch A. B. Gonzales und M. Hoffmann. Die Datenerhebung und die notwendigen Taucharbeiten erfolgten durch A. B. Gonzales und M. Hoffmann. Die Auswertung der Daten und die statistische Analyse wurde von M. Hoffmann durchgeführt. Die Literaturrecherche und die Erstellung der Abbildungen erfolgten durch M. Hoffmann. Die Erstellung und Überarbeitung des Manuskripts erfolgte durch M. Hoffmann, mit Unterstützung durch U. Raeder und K. Zwirgmaier.

5.2. Introduction

Elodea nuttallii (Planch.) H. St. John is one of the invasive neophytes of the genus *Elodea*, which have spread across Europe during the last century (Kowarik, 2003; Hussner et al., 2010; Hussner, 2012). *Elodea nuttallii* was first introduced to Europe in 1936 (Simpson, 1984; Hussner, 2012), almost 100 years after the closely related *Elodea canadensis* Michx. had reached Europe (Kowarik, 2003; Hussner, 2012). Although, *Elodea nuttallii* was introduced later than *Elodea canadensis*, it has replaced *Elodea canadensis* in many European lakes and rivers (Simpson, 1990; Barrat-Segretain, 2001).

The excessive growth of the invasive, non-native species *Elodea nuttallii* often has a negative influence on the economic interests of fishery and tourism in lakes (Podraza et al., 2008) and can affect the biodiversity of lakes by out-competing the less robust native species and by releasing allelochemicals into the water (Barrat-Segretain, 2005; Kelly, 2005; Erhard and Gross, 2006; Erhard et al., 2007). The management of invasive macrophytes like *Elodea nuttallii* can be difficult and, for example in Europe, it is often limited to mechanical control methods, because chemical and biological management methods are commonly restricted or prohibited by European and national water regulations. The methods most commonly applied in European lakes are cutting and harvesting of macrophytes. These methods, however, are often costly and non-specific (Pieterse et al., 1990). Usually, this leads to short-term effects only or, as in the case of *Elodea nuttallii*, can even cause the unintentional spread of fragments (Nino et al., 2005). *Elodea nuttallii*, similar to *Elodea canadensis*, is able to regenerate from small fragments (Barrat-Segretain and Bornette, 2000; Barrat-Segretain et al., 2002) and has the ability to adapt to a large range of environmental conditions, for example low light conditions or low water temperatures (Barrat-Segretain and Bornette, 2000; Jones et al., 2000; Tremp, 2001; Barrat-Segretain et al., 2002; Barrat-Segretain, 2005; Herault et al.,

2008; Angelstein and Schubert, 2009). Therefore, the fragments, which are created through cutting, enable *Elodea nuttallii* to colonise new locations and spread over a large area. The cutting of *Elodea* populations is, as a result of this, commonly combined with a harvest to remove the fragments from the lake (Pieterse et al., 1990). However, small fragments often remain unaffected by the harvest and in some cases the mechanical strain can increase the amount of small fragment (Hoffmann per. observation).

Some studies show that *Elodea nuttalli* has preferences for specific environmental conditions, for example light intensities between 72 and 94 $\mu\text{mol photons m}^{-2}\text{s}^{-1}$ or warm water temperatures (Kunii, 1982; Kunii, 1984a; Jones et al., 2000; Angelstein and Schubert, 2009). Those studies also indicated that environmental factors can affect *Elodea* fragments by accelerating or inhibiting their growth. Consequently, some environmental conditions might increase the efficiency of mechanical management methods, especially the cutting and harvesting, by reducing the regenerative capacity and survivability of fragments of *Elodea nuttallii*. The presented study was conducted to investigate this possibility, more precisely to determine which environmental factors and environmental conditions can affect the regenerative capacity and survivability of fragments and therefore might affect the efficiency of mechanical control methods.

5.3. Material and Methods

Laboratory experiments

Three growth experiments, testing the influence of different environmental conditions on *Elodea nuttallii*, were conducted during the study. The experiments were focused on the influence of water temperature, light intensity and sediment on the growth and survivability of small *Elodea* fragments. All experiments were conducted in climate chambers with a 12 hour day-night rhythm and a constant light intensity of 215 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (400 - 700 nm). Fragments with a length between one and four nodes were placed in aquaria measuring 50 x 30 x 30 cm (width x high x depth) with 24 compartments separated by acrylic glass. The aquaria were filled with water from Lake Starnberg (Table 1) and a five centimetre layer of sediment. Additional water from Lake Starnberg was added to the aquaria to compensate for losses through evaporation and to maintain a constant water level. The fragments were collected from a culture of *Elodea nuttallii*, stored at a water temperature of 15°C, a 12 hour day-night rhythm and a light intensity of 215 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (400 - 700 nm). Each fragment was taken from one specific plant and included the apical bud. After one week of acclimation the length of the fragments was measured at least once a week for a total of eight weeks.

During the first experiment the influence of the water temperature on the regenerative capacity of *Elodea nuttallii* was examined. Fragments with one to four nodes were randomly placed in four aquaria, each with 24 compartments filled with Sediment from Lake Tegernsee

(Table 10). A total of 96 plants were used during the experiment. The aquaria were stored at a constant temperature of 15°C or 20°C.

The second experiment focused on the regenerative capacity of *Elodea nuttallii* under different light intensities. The fragments were placed in subdivided aquaria with sediment from Lake Tegernsee (Table 10) and covered with a metal mesh to reduce the light intensity. The experimental setup consisted of one control (100% light intensity = 215 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (400 - 700 nm)) and three variations (75% = 161 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 40% = 86 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ and 15% = 32 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Each setup was replicated twelve times to a total of 192 fragments in 8 aquaria, stored at a constant water temperature of 15°C.

The influence of the sediment on the growth of *Elodea nuttallii* was researched during the third experiment conducted under laboratory conditions. The subdivided aquaria were filled with nutrient rich sediment from Lake Waging or nutrient poor sediment from Lake Starnberg (Table 10). Additionally, a control without sediment was prepared. In contrast to the other experiments conducted under laboratory conditions, only fragments with two, three or four nodes were used. Each setup was replicated eight times to a total of 72 fragments, stored at a constant water temperature of 15°C.

Based on the measurements of the plants the mean length increment rates were calculated as $\text{RGR-L} = [\ln(\text{final length}) - \ln(\text{initial length})] / \text{days}$. Additionally the relative growth rate $\text{RGR} = [\ln(\text{final dry weight}) - \ln(\text{initial dry weight})] / \text{days}$ was calculated for the fresh weight of the plants. The standard error of the mean (SEM) was computed for mean RGR-L and RGR.

Table 10: Nutrient concentration in the water and sediments used in the experiments.

Sediment	NO₃-N [mg kg⁻¹ soil]	NH₄-N [mg kg⁻¹ soil]	P₂O₅-P [mg kg⁻¹ soil]	P₂O₅-P_{tot} [mg kg⁻¹ soil]	
Tegernsee	< d.l.	5.0	20	500	
Starnberg	< d.l.	17.5	20	100	
Waging	< d.l.	35.2	150	500	
Interstitial water	NO₃-N [$\mu\text{g l}^{-1}$]	NH₄-N [$\mu\text{g l}^{-1}$]	P₂O₅-P [$\mu\text{g l}^{-1}$]	[% soil]*	
Tegernsee	<10	555	16	37.7	
Starnberg	70	90	<10	50.0	
Waging	700	741	111	50.8	
Water	pH	NO₃-N [$\mu\text{g l}^{-1}$]	NH₄-N [$\mu\text{g l}^{-1}$]	P₂O₅-P [$\mu\text{g l}^{-1}$]	P₂O₅-P_{tot} [$\mu\text{g l}^{-1}$]
Starnberg	8.5	300	<10	<10	18

<d.l. : below detection limit, * share of interstitial water in the sediment

Field experiment

In addition to the experiments in the laboratory, a field study was conducted in Lake Starnberg in South Germany. The aim of the experiment was to determine whether certain nutrients or combinations of nutrients in the sediment, can affect the regenerative capacity of *Elodea nuttallii* and therefore the success of mechanical management methods under natural conditions. The experiment consisted of eight aluminium trays, measuring 60 x 20 x 15 cm (width x high x depth) each with three pods (20 x 20 x 15 cm) and a volume of 6 l. The pods were filled with 4 l sediment from Lake Tegernsee (Table 10) and planted with four 8 cm long sprouts of *Elodea nuttallii*. Plants and sediment were collected from Lake Tegernsee in South Germany. Apart from the control, the pods were treated with a NH_4^+ -fertilizer (N), PO_4^{3-} -fertilizer (P) or a combination of both (N&P). The concentration of NH_4^+ and / or PO_4^{3-} , was increased in each compartment by 200 μg per 1 l interstitial water by adding the corresponding amount of NH_4Cl and Na_2HPO_4 to the sediment. The upper surface of the compartments was covered with a 1 cm layer of nutrient free sand to avoid a direct exchange with the lake water. The controls, as well as the treated pods, were replicated six times. The aluminium trays were placed randomly on a platform at a depth of 3 m at the beginning of

June 2010 and after one week of acclimation the total shoot length per pod was measured weekly. Seven weeks after the start of the experiment all plants were trimmed to simulate a harvest. The cut plant material was collected for each pod and the fresh weight as well as the dry weight of the material was determined. At the end of the experiment the remaining plant material was harvested and weighed.

Chemical analysis

Phosphate test P6/25 (0.01- 5.00 mg l^{-1} $\text{PO}_4\text{-P}$), 14739 (0.01 – 2.00 mg l^{-1} $\text{NH}_4\text{-N}$) and 14556 (0.1 – 3.00 mg l^{-1} $\text{NO}_3\text{-N}$) from WTW (Wissenschaftlich-Technische-Werkstätten, Weilheim, Germany) and the photometer PhotoLab S12 (WTW) were used to determine the concentration of soluble reactive phosphorus (SRP) , total phosphorus (Total P), ammonium ($\text{NH}_4\text{-N}$) and nitrate ($\text{NO}_3\text{-N}$) in the water. The analysis of the homogenised sediment samples was carried out by AGROLAB Labor GmbH. Extractable phosphorus and total phosphorus were measured as $\text{P}_2\text{O}_5\text{-P}$ using the acetate lactate method for extractable phosphorus and inductively coupled plasma optical emission spectrometry (DIN 11885) for total phosphorus. Nitrate was measured by flow analysis (DIN 13395-D28) and ammonia according to DIN 38406-E5.

5.4. Statistical analysis

Statistical analysis was conducted using the free statistic software R (version 2.10.1, The R Foundation for Statistical Computing). Data from the measurements were analysed with two-way analysis of variance (two-way ANOVA) and LSD (Least Significant Difference) post-hoc tests with Bonferroni correction to identify significant differences between groups. The

interaction between the environmental conditions and the growth of *Elodea nuttallii* was analysed with a linear mixed effect model (R-package nlme). The linear mixed effect model was fitted by restricted maximum likelihood (REML) and contained a random intercept mixed effect with the subject (plant) as random. The length as function of the time and the environmental conditions and/or the amount of nodes was assumed as fixed effect for the linear mixed model. Data were tested for homogeneity, normality and linearity to meet the assumptions of the statistical analysis, and transformed if necessary. Significant differences were at the 0.05 probability level unless stated otherwise.

5.5. Results

Laboratory experiments

The temperature experiment revealed a significant influence of the water temperature on the growth of *Elodea nuttallii*. With the exception of the fragment with four initial nodes, all fragments in aquaria with a water temperature of 20°C grew at least two times faster and developed about 20% more biomass than fragments in the 15°C aquaria (Table 11, Group a : Group b p=0.004). The plants in the 15°C aquaria showed no significant differences in the longitudinal growth and, with the exception of the fragments with four nodes, only marginal variations in the biomass growth (Table 11, Group 1 : Group 2 p = 0.047). The fragments with four initial nodes reached in contrast to the fragments with one, two or three nodes a 30% higher biomass growth rate. In the 20°C aquaria the growth rates differed considerably between the fragments. The fragments with one initial nod reached the highest longitudinal growth rate, but showed the lowest biomass growth rate. The fragments with three nodes developed the second highest longitudinal growth rates and showed the highest increase in biomass. The longest fragments (four nodes), however, showed the lowest longitudinal growth rates and less biomass growth than the plants with three initial nodes. In contrast to the fragments with four initial nodes, the fragments with two nodes grew faster, but did not reach the longitudinal growth rate of the fragments with one or three nodes.

Table 11: Mean relative growth rates at the end of the temperature experiment. Data is shown with standard error of the mean.

Water temperature	1 node [cm d ⁻¹]	2 nodes [cm d ⁻¹]	3 nodes [cm d ⁻¹]	4 nodes [cm d ⁻¹]
15°C	0.027 (0.015) ^{a1}	0.024 (0.018) ^{a1}	0.030 (0.012) ^{a1}	0.031 (0.028) ^{a1}
20°C	0.084 (0) ^{b1}	0.053 (0.024) ^{b2}	0.070 (0.018) ^{b1}	0.031 (0.024) ^{a2}
Water temperature	1 node [mg d ⁻¹]	2 nodes [mg d ⁻¹]	3 nodes [mg d ⁻¹]	4 nodes [mg d ⁻¹]
15°C	0.103 (0.009) ^{a1}	0.101 (0.002) ^{a1}	0.110 (0.016) ^{a1}	0.136 (0.003) ^{a2}
20°C	0.121 (0) ^{b1}	0.128 (0.006) ^{b1}	0.147 (0.008) ^{b2}	0.133 (0.008) ^{a3}

Different superscripts (a, b, c...) in the same column indicate significant differences.
 Different superscripts (1, 2, 3...) in the same row indicate significant differences. (P < 0.05)

The mortality of the fragments decreased with a higher amount of initial nodes (Figure 12A). The fragments with an initial length of one node showed the highest mortalities in the 20°C and 15°C aquaria. In the aquaria with water temperatures of 20°C more than 90% of the fragments with one initial node died before the end of the experiment). The one node fragments in the 15°C aquaria showed a higher survival rate, but still, only 1/3 of the fragments survived (Figure 12A). In the aquaria with 20°C as well as in the aquaria with 15°C almost 70% of the fragments with an initial length of two nodes died. The survival rate of the fragments was slightly higher in water with 15°C, where only 60% of the plants died (Figure 12A). The fragments with an initial size of three or four nodes showed no differences in the survival rate in water with 15° or 20°C (Figure 12A). 66% of the fragments with three nodes and 82% of the fragments with four nodes survived until the end of the experiment.

The light experiment showed that fragments with an initial size of one or two nodes are differently affected by the light intensity than fragments with an initial size of three or four nodes (Table 12, Group 1 : Group 2&3 $p < 0.001$). The fragments with one or two initial nodes showed only a marginal longitudinal growth and biomass growth in the aquaria without shading (100% light intensity). However, the growth rates, especially the biomass growth rates, of the fragments with one or two nodes increased in the shaded aquaria. The small fragments showed the highest biomass growth rates in the aquaria with only 15% light intensity. Fragments with one or two initial nodes developed in the heavily shaded aquaria (15% light intensity) a 15% higher biomass growth rate than in the minimally shaded aquaria (75% light intensity). In contrast, the fragments with an initial size of three or four nodes showed only a small increase in longitudinal growth in the aquaria with minimal shading (75% light intensity), but overall the growth (longitudinal and biomass growth) of the fragments with three or four nodes decreased in the shaded aquaria. The longitudinal growth rate of the fragments with three or four initial nodes was between six and nine times higher in the unshaded and minimally shaded aquaria (75% light intensity) compared to the heavily shaded aquaria (15% light intensity).

Only few of the small fragments (one or two nodes) survived until the end of the experiment (Figure 12B). Between 33% and 67% of the fragments with one initial node died during the experiment. The aquaria with 40% and 15% light intensity showed the highest mortality. Almost 70% of the plants died in the aquaria with only 40% and 15% light intensity (Figure 12B). The fragments with two initial nodes, on the other hand, showed the highest mortality in the unshaded aquaria and less mortality in the shaded aquaria (Figure 12B). All fragments with three or four nodes, which grew in unshaded aquaria or aquaria with 75% or 40% light intensity survived until the end of the experiment. *Elodea nuttallii* fragments in the aquaria with 15% light intensity reached a mortality of 17% (four nodes), respectively 67% (three nodes) (Figure 12B).

The linear mixed effect models, computed for the fragment with three or four initial nodes, revealed a highly significant influence of the light intensity on the length of the plants (time x light intensity $p < 0.001$). A more detailed analysis showed a significant influence of the light

intensity on the length of the *Elodea nuttallii* fragments with four nodes in the aquaria with 15% (time x light intensity $p < 0.001$), 40% (time x light intensity $p < 0.001$) and 75% (time x light intensity $p = 0.05$). The data of the fragments with three initial nodes showed a highly significant influence of the light intensity on the length in the aquaria with 15%, 40% and 75% light intensity (time x light intensity $p < 0.001$). The high mortality of the fragments with one or two nodes (Figure 12B) prohibited the analysis of the growth with linear mixed effect models.

Table 12: Mean relative growth rates at the end of the light experiment. Data is shown with standard error of the mean.

Light intensity [$\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$]	1 node [cm d^{-1}]	2 nodes [cm d^{-1}]	3 nodes [cm d^{-1}]	4 nodes [cm d^{-1}]
100% (215)	0.001 (0.001) ^{a1}	0.001 (0.005) ^{a1}	0.024 (0.007) ^{a2}	0.030 (0.002) ^{a3}
75% (161)	0.004 (0.006) ^{a1}	0.006 (0.008) ^{b1}	0.026 (0.006) ^{a2}	0.036 (0.010) ^{a3}
40% (86)	0.002 (0.001) ^{a1}	0.009 (0.009) ^{b2}	0.016 (0.003) ^{b3}	0.017 (0.003) ^{b3}
15% (32)	0.009 (0.005) ^{b1}	0.008 (0.005) ^{b1}	0.004 (0.005) ^{c1}	0.004(0.003) ^{c1}
Light intensity [$\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$]	1 node [mg d^{-1}]	2 nodes [mg d^{-1}]	3 nodes [mg d^{-1}]	4 nodes [mg d^{-1}]
100% (215)	<0.001 (0)	<0.001 (0)	0.123 (0.010) ^{a1}	0.135(0.015) ^{a1}
75% (161)	0.089 (0.001) ^{a1}	0.099 (0.006) ^{a1}	0.113 (0.004) ^{b2}	0.132 (0.006) ^{a3}
40% (86)	0.094 (0.002) ^{a1}	0.092 (0.006) ^{a1}	0.110 (0.004) ^{b2}	0.112 (0.002) ^{b2}
15% (32)	0.104 (0.006) ^{b1}	0.113 (0.008) ^{b1}	0.112 (0.008) ^{b1}	0.094 (0.004) ^{c2}

Different superscripts in the same column indicate significant differences. Different superscripts (1, 2, 3...) in the same row indicate significant differences. ($P < 0.05$)

The third experiment conducted under laboratory conditions, the sediment experiment, revealed that the sediment, respectively the nutrient composition of the sediment, can affect the regenerative capacity of small fragments of *Elodea nuttallii* (Table 4). In the aquaria without sediment all fragments showed similar longitudinal growth. However, the biomass growth of the fragments with an initial size of three or four nodes was 50% higher than the growth of the fragments with two initial nodes (Table 13, Group 1 : Group 2 $p < 0.005$). The fragments in the aquaria filled with nutrient poor sediment from Lake Starnberg developed between 30% and 60% higher biomass growth rates compared to the fragments in aquaria without sediment (Table 13, Group a : Group b $p = 0.041$), but only the fragments with four initial nodes also showed an increased longitudinal growth. All fragments showed enhanced growth on the nutrient rich sediment from Lake Waging (Table 13, Group a : Group b&c $p < 0.001$), especially the fragments with four initial nodes grew considerably better compared to the aquaria without sediment. 14% of the fragments with two initial nodes died in the experimental setup, regardless of the absence or presence of sediment. All fragments with three or four initial nodes, on the other hand, survived until the end of the experiment.

Table 13: Mean relative growth rates at the end of the sediment experiment. Data is shown with standard error of the mean.

Sediment	2 node [cm d ⁻¹]	3 nodes [cm d ⁻¹]	4 nodes [cm d ⁻¹]
No sediment	0.010 (0.004) ^{a1}	0.014 (0.004) ^{a1}	0.010(0.004) ^{a1}
Starnberg	0.007 (0.002) ^{a1}	0.013 (0.003) ^{a2}	0.018 (0.001) ^{b3}
Waging	0.016(0.004) ^{b1}	0.022 (0.005) ^{b2}	0.027 (0.003) ^{c3}

Sediment	2 node [mg d ⁻¹]	3 nodes [mg d ⁻¹]	4 nodes [mg d ⁻¹]
No sediment	0.056 (0.001) ^{a1}	0.085 (0.002) ^{a2}	0.085 (0.002) ^{a2}
Starnberg	0.090 (0.002) ^{b1}	0.100 (0.004) ^{b1}	0.116 (0.002) ^{b2}
Waging	0.105 (0.004) ^{c1}	0.119 (0.004) ^{c2}	0.124 (0.008) ^{c3}

Different superscripts in the same column indicate significant difference. Different superscripts (1, 2, 3...) in the same row indicate significant differences. (P < 0.05)

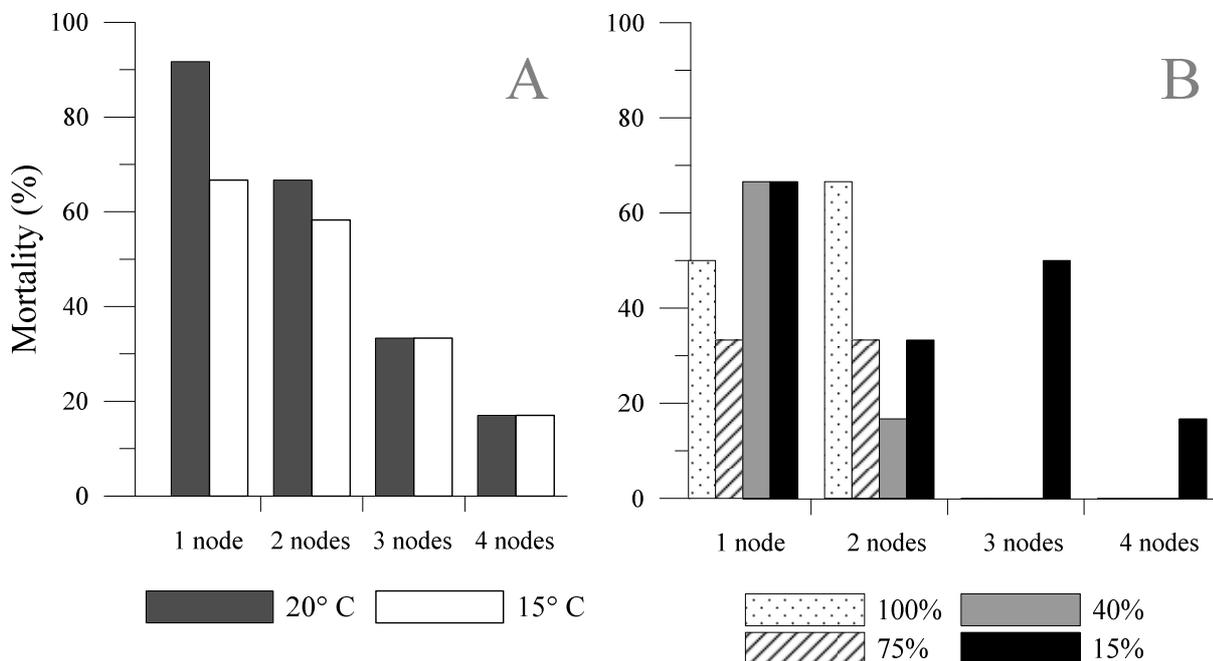


Figure 12: Mortalities during the temperature (A) and light experiments (B).

Field experiment

In the period before the cutting and harvesting of the plants, *Elodea nuttallii* growing on sediment with increased PO_4^{3-} concentration (P) showed considerably lower longitudinal growth rates compared to the *Elodea* plants growing on non-fertilised sediment (control) or on sediment treated with different fertilisers (N&P / N) (Figure 13, Table 14, $p = 0.018$). The longitudinal growth rates of *Elodea nuttallii* after the harvest, on the other hand, were considerably higher on PO_4^{3-} fertilised sediment (P) than the growth rates of the plants in compartments without fertiliser (control) or N&P / N - fertilisers (Figure 13, Table 14, $p < 0.001$).

The compartments treated with a combination of NH_4^+ and PO_4^{3-} (N&P), as well as the compartments treated only with NH_4^+ (N), developed considerably more biomass (fresh and dry weight) than the control compartments (fresh weight: $p = 0.021$, dry weight: $p = 0.025$) or the compartments with increased PO_4^{3-} concentrations in the period before the harvest (fresh weight: $p = 0.012$, dry weight: $p = 0.008$) (Figure 13, Table 14). In contrast to this, the *Elodea* plants in the PO_4^{3-} treated compartments (P) developed more biomass after the harvest than the plants in the control compartments (fresh weight: $p = 0.013$, dry weight: $p = 0.009$) or the compartments treated with a combination of NH_4^+ and PO_4^{3-} (fresh weight: $p = 0.002$, dry weight: $p = 0.008$) (N&P).

Table 14: Relative growth rates, fresh weight and dry weight per compartment at the harvest and at the end of the fertilisation experiment. Data is shown with standard error of the mean.

Fertilizer	Harvest [cm d ⁻¹]	End [cm d ⁻¹]
Control	0.074 (0.002) ^a	0.050 (0.001) ^a
N	0.078 (0.005) ^a	0.050 (0.009) ^a
P	0.063 (0.004) ^b	0.074 (0.004) ^b
N & P	0.078 (0.003) ^a	0.039 (0.003) ^c
	Fresh weight Harvest [g]	Fresh weight End [g]
Control	54.81 (1.85) ^a	36.92 (9.7) ^a
N	62.79 (10.6) ^b	38.87(10.2) ^a
P	44.25 (8.6) ^c	68.52 (9.8) ^b
N & P	82.34 (10.5) ^b	20.32 (1.8) ^c
	Dry weight Harvest [g]	Dry weight End [g]
Control	2.53 (0.4) ^a	2.91(0.7) ^a
N	3.62 (0.6) ^b	2.96 (0.7) ^a
P	2.44 (0.4) ^a	5.06 (0.8) ^b
N & P	4.22 (0.8) ^b	1.83 (0.5) ^c

Different superscripts in the same column indicate significant differences ($P < 0.05$).

The linear mixed effect model, computed for the growth of the compartments before the harvest revealed that only the *Elodea nuttallii* in compartments with increased PO_4^{3-} -concentration showed a significant influence of the fertiliser on the growth (time x fertiliser $p = 0.017$). The linear mixed effect model computed after the harvest also showed a highly significant interaction between the development of *Elodea nuttallii* and the PO_4^{3-} - fertiliser (time x fertiliser $p < 0.001$). Neither the NH_4^+ fertilised compartments (before harvest $p = 0.404$, after harvest $p = 0.613$) nor the compartments treated with a $\text{NH}_4^+ / \text{PO}_4^{3-}$ - combination (before harvest $p = 0.199$, after harvest $p = 0.093$) showed a similar interaction.

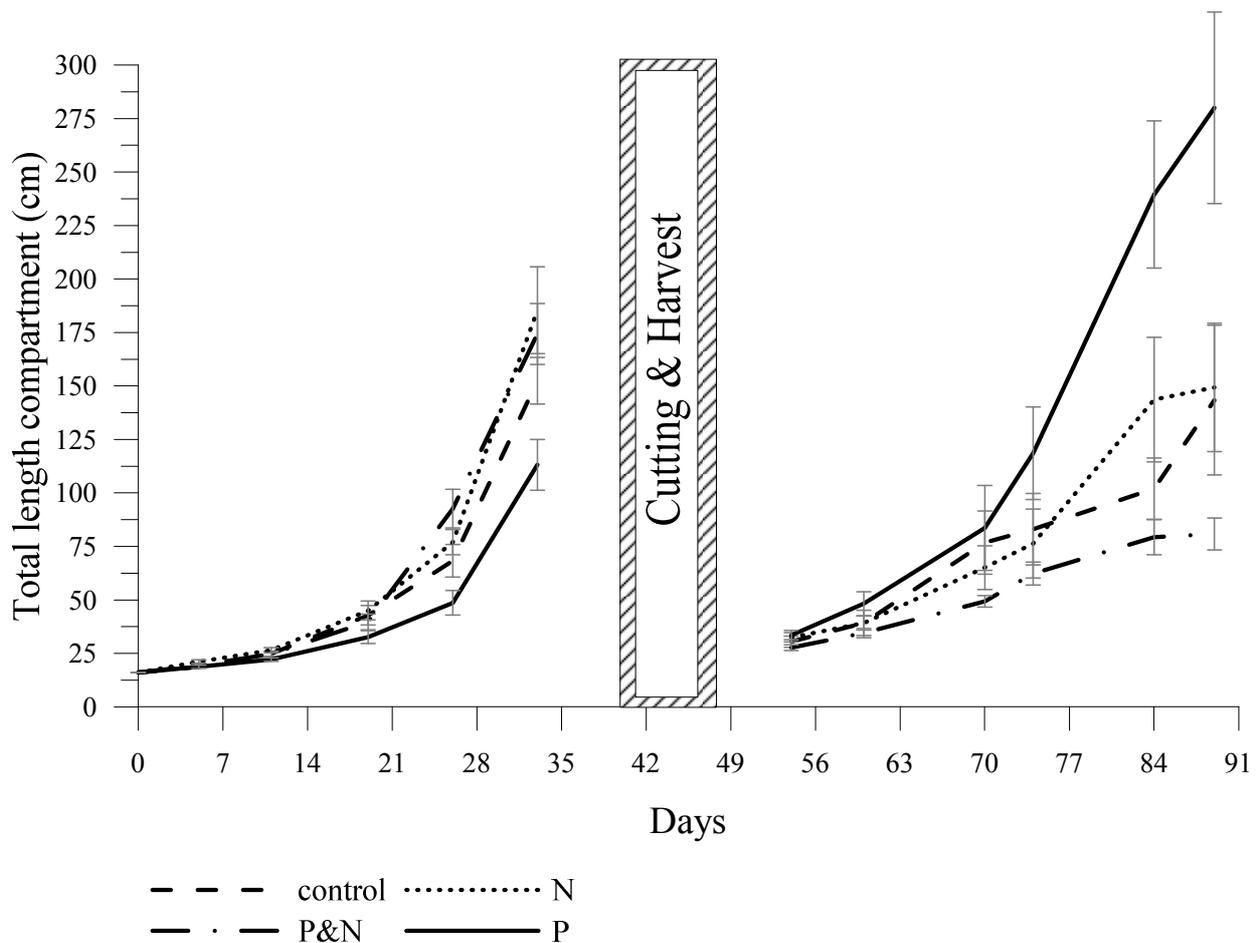


Figure 13: Mean total lengths in the compartments during the fertilisation experiment in Lake Starnberg. Data is shown with standard error of the mean.

5.6. Discussion

Laboratory experiments

Survival and regenerative capacity of the *Elodea nuttallii* fragments varied between the different environmental conditions as well as between the different types of fragments. The data collected during the temperature experiment, for example, revealed that the mortality of the fragments, as well as the influence of the water temperature on the mortality depends on the number of initial nodes: Shorter fragments were more affected by increased water temperatures and showed higher mortalities. These results can be attributed to the size of the fragments at the beginning of the experiment and the amount of available reserves stored in the fragments. *Elodea nuttallii* prefers to absorb nutrients, especially phosphorus, via shoots (Eugelink, 1998; Angelstein and Schubert, 2008), therefore large plants are able to absorb more nutrients compared to the short fragments. Additionally, shorter fragments possess fewer reserves compared to longer fragments (Kunii, 1984b). Taking into account the nutrient poor water and sediment in the aquaria, the fact that the nutrient uptake and the amount of reserves of the fragments depend on the size, explains the high mortalities of the short fragments. The fragments with one or two nodes ran out of reserves before they were able to reach the necessary size to absorb sufficient amounts of nutrients. In the aquaria with 20°C the high water temperature increased the cellular activity of the plants (Richter, 1997) compared to the aquaria with 15°C, which resulted in an increased consumption of the already insufficient reserves. Consequently, more of the short fragments died in the aquaria with 20°C during the experiment.

The high mortalities of the short fragments, due to a lack of sufficient reserves, might also explain the high growth rate of the remaining fragments, especially in the aquaria with 20°C. Because all fragments without sufficient reserves died during the experiment, only the plants with high growth rates and sufficient reserves remained.

The similar growth of the fragments with four initial nodes observed in the aquaria with 20°C and 15°C could be the result of increased root growth, caused by the higher water temperature in the 20°C aquaria. An increased root growth could result in reduced shoot growth, because the nutrient poor conditions in the aquaria would force the plants to spend most of their resources on the root growth. Kunii (1982) shows that fragments of *Elodea nuttallii* in water with a temperature of 17.7°C grow about 1.5 times faster than fragments in water with a temperature of 12°C. However, during the same period the fragments in the aquaria with 17.7°C developed 40% more roots and the roots of the fragments grew 4 times longer compared to the fragments in the aquaria with 12°C. Therefore, it is possible that an increase of the water temperature from 15°C to 20°C might have the same effect on the fragment of *Elodea nuttalli*. Although, this explanation is highly probable, due to the lack of data regarding the growth of the roots, the possibility of a random effect or the influence of a different factor cannot be excluded.

The data of light experiment support the findings of the temperature experiment. The small fragments showed higher mortalities compared to the fragments with three or four nodes. Additionally, the experiment revealed that the light intensity has apparently an inverse influence on regenerative capacity of the small fragments compared to the larger fragments: The growth rates of the larger fragments decreased with increased shading, the growth rate of the small fragment on the other hand decreased with increased light intensity. Although the decrease of growth rates of *Elodea nuttalli* under low light conditions is described in various studies, e.g. Kunii (1984a) or Cook and Urmi-König (1985), increased growth rates of *Elodea nuttalli* plants or fragments under low light conditions have not been reported. Angelstein and Schubert (2009) show that rooted *Elodea nuttalli* develop considerably higher growth rates in experimental setups with light intensities between 72-94 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ compared to setups with 113-141 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$, but the growth rates also decreased when the light intensity was below 51 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$. The growth experiments conducted by Kunii (1984a) furthermore indicate that low light intensities should result in a decreased of biomass, because the lack of photosynthetic activity forces *Elodea nuttalli* to consume the starch stored in the plant. The possibility that the observed growth rates are the result of the “survival of the fittest”, as mentioned before, can be excluded, because the low mortality of fragments with two nodes in the shaded aquaria contradict this thesis. Therefore, we are unable to deliver a satisfactory conclusion for this abnormality.

The third experiment, the sediment experiment, indicated that sediment, especially nutrient rich sediment can increase the regenerative capacity of *Elodea nuttallii* fragments, although *Elodea nuttallii* prefers to absorb nutrients through the shoots (Eugelink, 1998; Angelstein and Schubert, 2008). This result is supported by various studies which examined the influence of the nutrient concentration in the sediment on the growth of *Elodea nuttalli* (Best et al., 1996; Eugelink, 1998; Angelstein et al., 2009). These studies show that higher nutrient concentrations in the sediment increase the growth of *Elodea nuttalli* plants and fragments, even when the sediment is covered to prevent the diffusion of the nutrients into the water.

The present study indicates in contrast to this, that the nutrient concentration in the sediment has no verifiable influence on the survivability of *Elodea nuttallii* fragments. Neither the absence of sediment nor the nutrient rich sediment increased or decreased the survivability.

Overall, the three experiments show that the small *Elodea nuttallii* fragments with one or two nodes are more likely to die after the detachment than the longer fragments. Additionally, the experiments indicate that low light intensities or water temperatures of 20°C during the harvest can increase the efficiency of the management method by increasing the mortality and/or inhibiting the growth of *Elodea* fragments. However, those findings are only valid for fragments which include the apical bud of the plants. Barrat-Segretain et al. (1999) show in their study that fragments of the related species *Elodea canadensis*, which include the apical bud, differ from stem fragments in their survivability. In addition to this Kunii (1981) found, that detached fragments of *Elodea nuttalli* develop higher growth rates than whole plants.

Field experiment

The field experiment revealed that the influence of the fertilizer on the growth and the regenerative capacity of *Elodea nuttallii* depends on the nutrient composition. Compartments with increased NH_4^+ concentrations in the sediment showed higher biomass growth than the control compartments. Compartments treated only with PO_4^{3-} , on the other hand, showed decreased longitudinal and biomass growth compared to the control compartments, although phosphorus is one of the limiting factors in aquatic ecosystems (Schwoerbel and Brendelberger, 2005). However, this finding is supported by the results of Best et al. (1996) and Özbay (2001). The studies of Best et al. (1996) and Özbay (2001) show that increased phosphorus concentrations in the substrate have either no recognisable influence on *Elodea nuttallii* or inhibit the growth of *Elodea* fragments compared to nitrate rich substrate. In contrast to this Nagasaka (2004) found, that a slow but continuous addition of PO_4^{3-} increases the growth of *Elodea nuttallii* considerably. Consequently, the decreased growth rates observed by Best et al. (1996) and Özbay (2001), as well as the findings of the present study, are the result of an exposure of *Elodea nuttallii* to high phosphorus concentrations in the substrate.

After the harvest, phosphorus had an inverted influence on the growth and regenerative capacity of *Elodea nuttallii*. The low growth rates observed in the compartments treated with PO_4^{3-} and NH_4^+ can be explained by the harvest. The *Elodea nuttallii* in the compartments treated with PO_4^{3-} and NH_4^+ lost, because of the harvest, a huge amount of biomass and therefore reserves and nutrients stored in the stem. The plants were not able to compensate for this loss and as a result showed less growth than the plants in the other compartments. Therefore, the harvest of the plants in the compartments treated with PO_4^{3-} and NH_4^+ was highly effective. In contrast to this the harvest of the plants in compartments treated with PO_4^{3-} was inefficient. The harvest removed only a small amount of biomass and as a result of the harvest the growth rates of *Elodea nuttallii* increased considerably. This result indicates that the composition of nutrients *Elodea nuttallii* needs to regenerate damages differs from the nutrient composition the plants need to grow. The fact that the growth of *Elodea* fragments differs from the growth of whole plants (Kunii, 1981; Barrat-Segretain et al., 1999) supports this hypothesis. However to fully prove this additional research regarding the influence of phosphorus on the physiology of *Elodea* fragments and whole plants is necessary.

In summary, the field experiment proves that, depending on the compositions of the nutrients, higher nutrient concentrations in the sediment can decrease the efficiency of the harvest.

6. Influence of the gender on growth and phenology of the dioecious macrophyte *Najas marina* ssp. *intermedia*

6.1. Zusammenfassung

In dieser Veröffentlichung werden phänologische Daten analysiert, welche im Rahmen eines Monitoringprogramms (Kapitel 2.6.1.) und im Verlauf mehrerer Freiland- / Laborversuche (Kapitel 2.5.5. und 2.5.4.) gesammelt wurden. Der Fokus der Veröffentlichung liegt dabei auf dem Nachweis von geschlechtsspezifischen Unterschieden zwischen männlichen und weiblichen *Najas intermedia*. Ziel der Arbeit ist es zu zeigen, dass das Geschlecht von *Najas intermedia* sowohl das Wachstum als auch die Phänologie der Pflanzen beeinflusst.

Die Daten des Monitoringprogramms wurden in drei bayerischen Gewässern, dem Starnberger See, dem Waginger See und dem See Freigericht-Ost gesammelt. Für die Beobachtung wurden Bestände ausgewählt, die sich entlang eines Tiefengradienten erstrecken, um die Entwicklung der Pflanzen in verschiedenen Tiefen zu ermöglichen. Basierend auf der WRRL-Verfahrensanleitung für die Kartierung von Seen, wurden die Bestände in vier Tiefenstufen (0 - 1 m, 1 - 2 m, 2 - 4 m und 4 m – Vegetationsende) eingeteilt. Jede der Tiefenstufen wurde alle ein bis zwei Wochen von Forschungstauchern aufgesucht und die Entwicklung der Bestände dokumentiert. Die festgehaltenen Parameter umfassten neben anderen auch die mittlere Bestandshöhe (ermittelt an 10 zufälligen Stellen im Bestand) und das Geschlecht von 30 zufällig ausgewählten *Najas* – Pflanzen.

Die Daten bezüglich des Wachstums von männlichen und weiblichen *Najas intermedia* wurden im Rahmen eines Laborversuchs zum Wachstum von *Najas intermedia* unter verschiedenen Temperaturbedingungen und zwei Freilandversuchen zum Einfluss von Sediment auf das Wachstum von *Najas* - Pflanzen gesammelt.

Es zeigte sich, dass es einen deutlichen Unterschied im Wachstum von männlichen und weiblichen *Najas intermedia* gibt: Männliche *Najas* – Pflanzen wachsen schneller als weibliche Pflanzen. Dieser Unterschied konnte auch bei verschiedenen Umweltbedingungen, insbesondere auf unterschiedlichen Sedimenten und bei unterschiedlichen Lichtintensitäten, nachgewiesen werden. Des Weiteren zeigten die Daten, dass bestimmte Umweltfaktoren die Blütenentwicklung hemmen können. Auf keinem der nährstoffarmen Sedimente oder in Gewässern / Aquarien mit Wassertemperaturen unter 20°C konnte eine Blütenbildung festgestellt werden.

Die Ergebnisse des Monitoringprogramms bestätigten die Beobachtungen zum Wachstum von männlichen und weiblichen *Najas intermedia*. Es konnten jedoch auch Abweichungen in der Phänologie der männlichen und weiblichen Pflanzen nachgewiesen werden: Männliche *Najas* - Pflanzen blühten bis zu einem Monat vor den weiblichen Pflanzen und starben kurz nach

dem Erscheinen der weiblichen Blüten. Folglich ergaben sich Zeiträume in denen nur männliche oder weibliche Pflanzen in den Gewässern vorkamen.

Das Konzept der Studie wurde von M. Hoffmann, U. Raeder und A. Melzer entwickelt. Der Aufbau der Versuche erfolgte durch M. Hoffmann. Die Datenerhebung und die notwendigen Taucharbeiten erfolgten durch M. Hoffmann. Die Auswertung der Daten und die statistische Analyse wurde von M. Hoffmann durchgeführt. Die Literaturrecherche und die Erstellung der Abbildungen erfolgten durch M. Hoffmann. Die Erstellung und Überarbeitung des Manuskripts erfolgte durch M. Hoffmann, mit Unterstützung durch U. Raeder und B. Egerer.

6.2. Introduction

Najas marina ssp. *intermedia* (Wolfg. ex Gorski) Casper (subsequently referred to as *N. intermedia*) has spread invasively during the past ten years and poses a growing problem for lakes in Southern Germany, despite its categorization as being an endangered species (Ludwig & Schnittler 1996). Based on this, a study was initiated to determine the future development of *N. intermedia*. It was part of the Bavarian research cooperation “Impact of climate on ecosystems and climatic adaption strategies” and included various growth experiments with *N. intermedia* as well as a phenological monitoring program. The growth experiments revealed a significant influence of environmental factors, for example light intensity, sediment and water temperature, on the growth of *N. intermedia* (Hoffmann et al. 2013), but also indicated large deviations in the growth of *N. intermedia* plants. Additionally, an unusual phenomenon was observed during the monitoring of plant phenology: about half of the *N. intermedia* plants died at the end of midsummer and at the same time the mean height of the *N. intermedia* populations suddenly decreased. A more detailed analysis of the data revealed a possible cause for the deviations as well as the described phenomenon: differences in the phenology and growth of male and female plants of *N. intermedia*.

Gender-related differences in terrestrial dioecious plants are known and a large variety of publications regarding the differences in growth, phenology, morphology and capabilities is available. Lloyd and Webb (1977), for example, show, that sexual dimorphism exists in various terrestrial species like *Juniperus communis* L. or *Mercurialis annua* L. that the phenology of a plant can be affected by its gender (e.g. *Asparagus officinalis* L. and *Humulus lupulus* L.- male plants flower earlier than female plants). Freeman et al.(1979) and Zhang et al. (2011), on the other hand, demonstrate that environmental conditions like temperature or humidity affect the growth and the development of female and male plants (e.g. *Distichlis spicata* L. and *Populus cathayana* Rehd.) in different ways, which can result in spatial partitioning of the sexes (Cox 1981).

The extent of information about dioecious macrophytes, especially the research regarding differences between male and female plants, is limited compared to the knowledge about terrestrial plants. The gender of plants is often ignored during experiments. Only a few studies, e.g. Doust & Laporte (1991) or Sutton et al. (1992), considered the gender of the

plants and even fewer studies, e.g. Kunachowicz et al. (2001), focused on differences between male and female macrophytes. Therefore, the influence of gender on the outcome of experiments with dioecious macrophytes is still unknown. The presented study focused on *N. intermedia*, a thermophile dioecious macrophyte native to Europe. The aim of the study was to determine whether the differences between female and male *N. intermedia* are significant, and to present possible explanations for those differences.

Therefore, the results of two field experiments, which were part of the study to determine the future development of *N. intermedia* (Hoffmann et al. 2013), were analysed regarding the influence of the gender on the growth of *N. intermedia* plants. In addition to this, the results of the phenological monitoring program are discussed.

6.3. Materials and methods

Najas marina ssp. *intermedia*

N. intermedia is a thermophile (Ellenberg et al. 1992), dioecious and annual macrophyte native to Europe. The shoots of *N. intermedia* can reach a length of up to three meters and are highly branched. The male or female flowers are located at the nodes (one flower per node). Unlike most dioecious macrophytes, for example *Elodea nuttallii* (Planch.) H. St. John, *N. intermedia* pollinates under water (Shuang-Quan et al. 2001). The species can only reproduce through seeds, which can survive under favourable conditions for up to three years in the sediment (Agami & Waisel 1984, Handley & Davy 2005). Populations of *N. intermedia* are mostly restricted to small or shallow lakes with warm water temperatures in summer (Casper & Krausch 1980).

Field experiments

The field experiments were designed to determine the influence of environmental factors like sediment or water temperature on the height increment and the longitudinal growth of *N. intermedia* (Hoffmann et al. 2013) and were conducted in four different lakes in Southern Germany. Three of the lakes (Eishaussee, Sengsee and Großer Ostersee) are part of the Osterseen Lake District, located 50 km south of Munich in Germany. The fourth, Lake Kochelsee, is located 70 km south of Munich and 20 km southeast of the Osterseen Lake District. The lakes were selected to represent a) a lake with favourable water temperatures (equal to or above 20°C), b) a lake with unfavourable water temperatures (considerably below 20°C) or c) a lake with water temperatures between a) and b) (Table 3).

The first growth experiment was conducted from the end of July (30.7.) to mid-September (16.9.) 2009 in the lakes Eishaussee and Sengsee. Sediments from four lakes with different populations of *N. intermedia* were collected (Table 16), homogenized and filled into pots with a dimension of 20 x 20 cm (height x diameter) and a volume of 6 l. Each pot was planted with two shoots of *N. intermedia* of 2.0 (± 1.5) cm in length. The pots were positioned in the lakes Eishaussee and Sengsee in a depth of 3 m to reflect the main distribution strata of *N.*

intermedia populations (M. Hoffmann, pers. obs.). The experiment was a completely randomized block design, replicated four times for a total of 32 pots and 64 plants. After five days of adaptation, the sprout length of the plants was measured weekly. In order to prevent an unintentional spread of the *N. intermedia* seeds, the experiment was stopped after 48 days.

The second experiment was conducted from the end of July (29.7.) to the beginning of September (03.9.) 2010 in the lakes Eishaussee, Sengsee, Großer Ostersee and Kochelsee. In contrast to the experiment in 2009, the sediment was collected from only two, but within these from two locations with different populations of *N. intermedia* were chosen (Table 15). The seedlings were planted in aluminium trays measuring 60 x 20 x 15 cm (width x height x depth) each with three compartments (20 x 20 x 15 cm) with a volume of 6 l. Each compartment contained two *N. intermedia* seedlings with a shoot length of 1.5 (± 0.9) cm. The trays were positioned at a water depth of 3 m and were arranged at random. The setup was replicated six times, adding up to a total of 192 plants, 96 pots and 32 trays in four lakes. After one week of adaptation, the sprout length of the plants was measured twice a week. After 35 days the experiment was stopped.

HOBO Temperature / Light Loggers with an hourly recording frequency were placed at the experiment sites in a depth of 3 m. Regular measurements were performed once a week. Every measurement was conducted in the same way. The total shoot length of the individual plant was determined by adding the length of the primary shoot (main shoot), measured from the sediment to the furthest node, and the length of the secondary and tertiary shoots, measured from the primary or secondary shoot to the furthestmost node. Leafs were excluded from the measuring. The height of the plant was defined as the length of the main shoot. Based on the measurements of the plants the mean height increment rates were calculated as $GRH = [\ln(\text{final height}) - \ln(\text{initial height})] / \text{days}$ and the mean length increment rates were calculated as $GRL = [\ln(\text{final length}) - \ln(\text{initial length})] / \text{days}$. The standard error of the mean (SEM) was computed for mean total length, mean height, mean GRH and mean GRL. Measurements of shoot length as well as the assembling of the experimental setup and the weekly cleaning of the temperature-light sensors were performed by scientific divers.

Phenological monitoring program

Between April and September 2011 three populations of *N. intermedia* were continuously monitored in several lakes across Southern Germany. The populations were located in Lake Waging, Lake Starnberg and Lake Freigericht-Ost and reached frequencies between four or five according to Kohler (1978) and Melzer (1999) (1: very rare, 2: rare, 3: common, 4: frequent and 5: predominant). At each location, a transect was defined and divided into four depth zones (0 - 1 m, 1 - 2 m, 2 - 4 m, >4 m) according to the instructions for the ecological evaluation of lakes for implementation of the EU water framework directive (Schaumburg et al. 2007). Once a week the gender and the length of the primary shoot of 30 randomly selected plants of *N. intermedia* were determined within each depth zone. To avoid a bias towards large plants, the selection was randomized by throwing a stone or other non-buoyant

object into the water. The plant closest to the object was then selected. HOBO Temperature / Light Loggers with an hourly recording frequency were placed in the centre of each depth zone.

Chemical analysis

Phosphate test P6/25 (0.01- 5.00 mg l⁻¹ PO₄-P) from WTW (Wissenschaftlich-Technische-Werkstätten, Weilheim, Germany) and the photometer PhotoLab S12 (WTW) were used to determine the concentration of soluble reactive phosphorus (SRP) and total phosphorus (Total P) in the water. The analysis of the homogenized sediment samples was carried out by AGROLAB Labor GmbH: Extractable phosphorus and total phosphorus were measured as P₂O₅-P using the acetate lactate method for extractable phosphorus and inductively coupled plasma optical emission spectrometry (DIN 11885) for total phosphorus. Nitrate was measured by flow analysis (DIN 13395-D28) and ammonia by Ammonium Cell Test (DIN 38406-E5).

6.4. Statistical analysis

Statistical analysis was conducted using the free statistics software R (version 2.10.1, The R Foundation for Statistical Computing). Data from the measurements were analysed with one-way analysis of variance (one-way ANOVA) to identify significant differences between groups. The interaction between the gender and the growth of *N. intermedia* was analysed with a linear mixed effect model (R-package nlme). This model was fitted by restricted maximum likelihood (REML) and contained a random intercept mixed effect with the subject (plant) as random. The height/length of the shoots as function of the time and the gender of the plant was assumed as fixed effect for the linear mixed model. (A verifiable influence of the gender on the height/length development of the plant was indicated by a significant time-gender interaction (time x gender, $p < 0.05$)). Data were tested for homogeneity, normality and linearity to meet the assumptions of the statistical analysis, and transformed, if necessary. Significant differences were at the 0.05 probability level unless stated otherwise.

6.5. Results

Field experiments

The physical measurements and chemical analyses of the water, conducted during the growth experiments, revealed similar pH and SRP (soluble reactive phosphorus) concentrations in all lakes (Table 15). The concentrations of total phosphorus and the light intensities, on the other hand, differed between the four lakes (Table 15). Lake Eishaussee and Lake Kochelsee showed the lowest concentrations of total phosphorus, the highest concentrations were measured in Lake Sengsee. The water from Lake Sengsee contained up to three times more total phosphorus compared to water from Lake Eishaussee or Lake Kochelsee and about twice as much as water from Lake Großer Ostersee (Table 15). The measurements of the light

intensities differed considerably between Lake Großer Ostersee and the other lakes (Table 15). Lake Kochelsee and Lake Eishaussee reached higher light intensities than Lake Sengsee. Lake Großer Ostersee, on the other hand, reached only half the light intensity compared to Lake Eishaussee and Lake Kochelsee.

Table 15: Phosphorus concentrations in the water, light intensity, pH and mean temperature in the lakes.

Lake	SRP [$\mu\text{g l}^{-1}$]	Total P [$\mu\text{g l}^{-1}$]	Light ¹ [$\text{Wm}^{-2} \text{d}^{-1}$]	pH
Eishaussee	<10	10 (5)	30 (5.9) ^a	8.4 (0.3)
Gr. Ostersee	<10	15 (5)	13 (1.1) ^b	8.3 (0.2)
Sengsee	10	27.5 (12.5)	22 (5.5) ^c	8.3 (0.2)
Kochelsee	<10	10 (5)	30 (4.8) ^a	8.1 (0.3)
Starnberg	<10	10 (5)	-	8.4 (0.1)
Freigericht-Ost	<10	<10	-	8.7 (0.4)
Waging	<10	<10	-	8.3 (0.3)

Lake	mean Temp. 2009 [$^{\circ}\text{C}$]	mean Temp. 2010 [$^{\circ}\text{C}$]	mean Temp. 2011 [$^{\circ}\text{C}$]
Eishaussee	22.9 (1.0) ^a	20.7 (1.5) ^a	-
Gr. Ostersee	-	19.2 (1.5) ^a	-
Sengsee	11.4 (0.5) ^b	11.1 (0.5) ^b	-
Kochelsee	-	16.5 (1.0) ^c	-
Starnberg	-	-	19.6 (1.4)
Freigericht-Ost	-	-	21.5 (1.3)
Waging	-	-	19.6 (1.4)

Different superscripts in the same column indicate significant differences ($P < 0.05$), ¹Mean light intensity per day: measured hourly between sunrise and sunset - wave length 550 nm, Mean (1 SE)

In 2009, the first male flowers appeared in Lake Eishaussee three weeks after the first measurement and after four weeks all male plants growing on sediment from Lake Waging and Lake Starnberg were in flower. Signs of senescence and dieback of the male plants appeared after six weeks. In contrast, the first female flowers were discovered six weeks after the first measurement. Only plants growing on sediment from Lake Waging or Lake Starnberg developed flowers. Therefore, all male and female plants growing on sediment from Lake Ammersee or Lake Großer Ostersee were disregarded during the further analysis. The ratio male to female plants was 1:1 on sediment from Lake Waging and 1:1.5 on sediment from Lake Starnberg.

During the growth experiment in 2010 all plants growing in Lake Eishaussee and Lake Großer Ostersee on sediment Waging B (Table 16) developed flowers. Although the growth rates in Lake Eishaussee were up to 40% higher than in Lake Großer Ostersee (Figure 15, Table 17), the first male flowers were discovered in both lakes after three weeks. After four weeks the first female flowers appeared in Lake Eishaussee and after four and a half weeks the first female flowers were discovered in Lake Großer Ostersee. None of the *N. intermedia*

growing in Lake Kochelsee and less than 25% of *N. intermedia* growing on sediment Starnberg A, Starnberg B or Waging A (Table 16) developed flowers. As a result, the analysis was focused on the plants growing in Lake Eishaussee and Lake Großer Ostersee on sediment Waging B. The ratio male to female plants was 1:1 at both warm water locations.

Only *N. intermedia* plants growing on sediment with at least 0.60 µg P₂O₅-P per g soil (Table 16) developed a sufficient amount of flowers to determine the gender of all plants. Sediments with 0.20 µg P₂O₅-P per g soil or less, for example sediment from Lake Ammersee or Lake Ostersee, did not support the development of flowers. Concentrations above 0.60 µg P₂O₅-P per g soil in the sediment (Table 16) had no further effect on the rate of florescence compared to sediment with 0.60 µg P₂O₅-P per g. *N. intermedia* plants growing on Sediment Starnberg 2009 or Sediment Waging 2009 developed flowers after three weeks.

Table 16: Nutrient composition and particle sizes of the sediments used in the field experiments (Hoffmann et al. 2013).

Year	Lake	<i>Najas</i> population	NO ₃ -N [µg g ⁻¹ soil]	NH ₄ -N [µg g ⁻¹ soil]	P ₂ O ₅ -P [µg g ⁻¹ soil]	P ₂ O ₅ -P _{tot} [µg g ⁻¹ soil]
2009	Gr. Ostersee	none	< d.l.	0.024	<1	<1
	Starnberg	extensive	< d.l.	0.177	0.60	0.40
	Waging	predominant	< d.l.	0.250	2.00	0.60
	Ammersee	minor	< d.l.	0.183	0.20	0.30
2010	Waging A	extensive	< d.l.	0.195	0.20	0.80
	Waging B	predominant	< d.l.	0.352	1.50	0.50
	Starnberg A	minor	< d.l.	0.175	0.20	0.10
	Starnberg B	extensive	< d.l.	0.065	0.20	0.10

Year	Lake	>2mm[%]	2 - 0.063 mm[%]	0.063 - 0.002 mm[%]	<0.002 mm [%]
2009	Gr. Ostersee	1.0	40.2	54.3	4.5
	Starnberg	0.3	20.1	57.8	21.8
	Waging	8.3	64.8	19.2	7.7
	Ammersee	2.3	36.8	41.4	19.5
2010	Waging A	0.0	65.8	24.6	9.6
	Waging B	0.1	76.1	18.4	5.4
	Starnberg A	0.8	46.2	52.5	0.5
	Starnberg B	30.0	45.7	21.2	3.1

Lake indicates the origin of the sediment, < d.l. = below detection limit,

During the growth experiment in 2009 all *N. intermedia* plants in Lake Sengsee died within two weeks after planting. *N. intermedia* plants in Lake Eishaussee, on the other hand, showed constant growth and survived until the end of the experiment. Analysis of the growth of *N. intermedia* on sediment from Lake Waging (Figure 14, Table 17) revealed significant differences in the height growth rate (Table 17, p=0.037) and the longitudinal growth rate (p=0.036) between male and female plants. Male *N. intermedia* grew 40% faster compared to

the female plants. The linear mixed effect model confirmed that the development in height and length of the male plants differed considerably from the development of the female *N. intermedia* plants (Figure 14, height & length: time x gender, $p < 0.001$). Male and female *N. intermedia* growing in sediment from Lake Starnberg did not reach the height or total length of the plants in sediment from Lake Waging. Growth rates of the male plants were about 10% lower on sediment from Lake Starnberg. The female plants, on the other hand, grew up to 20% slower compared to plants on sediment from Lake Waging. However, the data showed a significant difference between male and female growth rates (GRH: $p = 0.042$, GRL: $p = 0.043$), as well as a significant influence of the gender on the development of the height and the length of the plants (Figure 14, height: time x gender, $p = 0.007$, length: time x gender, $p = 0.01$).

As in 2009, the plants in Lake Sengsee died during the experiment in 2010. *N. intermedia* in Lake Kochelsee, on the other hand, survived until the end of the experiment but showed only marginal growth compared to Lake Eishaussee and Lake Großer Ostersee (Hoffmann et al. 2013). Analysis of the growth revealed significant differences in the height growth rates (Eishaussee $p = 0.008$, Gr. Ostersee $p = 0.018$) and longitudinal growth rates (Eishaussee $p = 0.008$, Gr. Ostersee $p = 0.008$) of the male and female plants, although plants in Lake Eishaussee and Lake Großer Ostersee differed in their growth (Table 17). Male *N. intermedia* in Lake Eishaussee grew taller and longer compared to male plants in Lake Großer Ostersee (Fig. 2, Table 3, GRH: $p = 0.012$, GRL: $p = 0.018$). The linear mixed models computed for Lake Eishaussee and Lake Großer Ostersee, confirmed the significant influence of the gender on the height growth (time x gender, $p < 0.001$), as well as on the longitudinal growth (time x gender, $p < 0.001$).

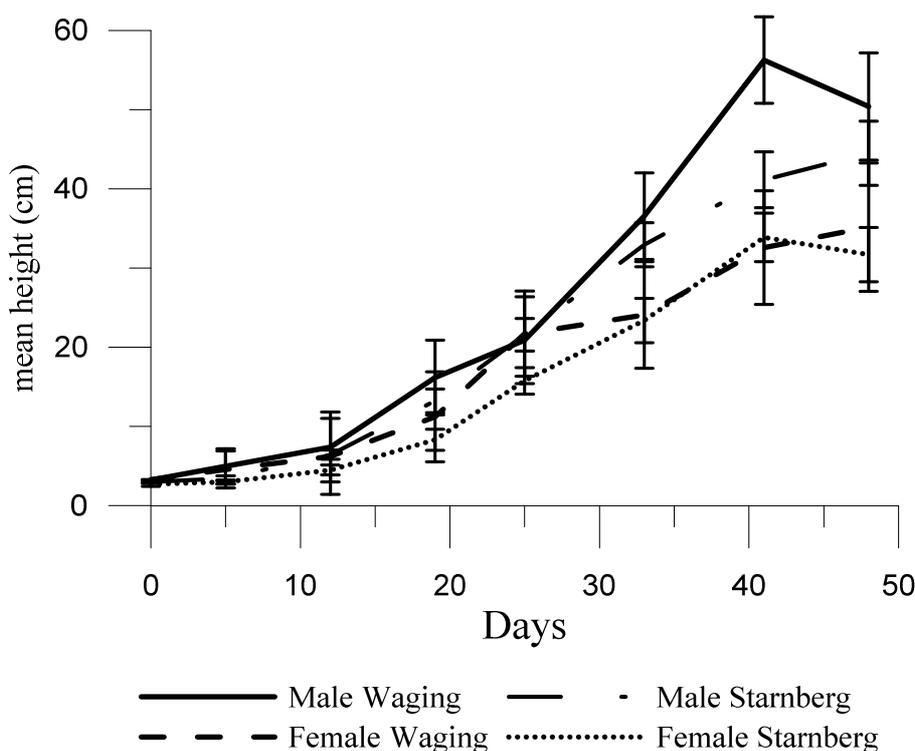


Figure 14: Mean height growth of male and female *Najas intermedia* in Lake Eishaussee on sediment from Lake Waging and Lake Starnberg (2009). Data is shown with standard error of the mean.

Table 17: Growth rates of male and female *Najas intermedia* during the growth experiments.

Experimental site	Sediment	Year	male		female	
			GRH ¹ [mm d ⁻¹]	GRL ² [mm d ⁻¹]	GRH ¹ [mm d ⁻¹]	GRL ² [mm d ⁻¹]
Eishaussee	Starnberg	2009	0.89(0.04) ^a	0.97 (0.11) ^a	0.79 (0.03) ^a	0.79 (0.03) ^a
	Waging	2009	0.96 (0.03) ^b	1.19 (0.09) ^b	0.67 (0.09) ^b	0.92 (0.09) ^b
Eishaussee	Waging B	2010	1.44 (0.07) ^a	1.71 (0.07) ^a	1.11 (0.05) ^a	1.44 (0.04) ^a
Gr. Ostersee	Waging B	2010	1.28 (0.07) ^b	1.45 (0.07) ^b	0.96 (0.11) ^b	1.04 (0.12) ^b

Different superscripts in the same column indicate significant differences ($P < 0.05$), Mean (1 SE),
¹: height growth rate, ²: longitudinal growth rate.

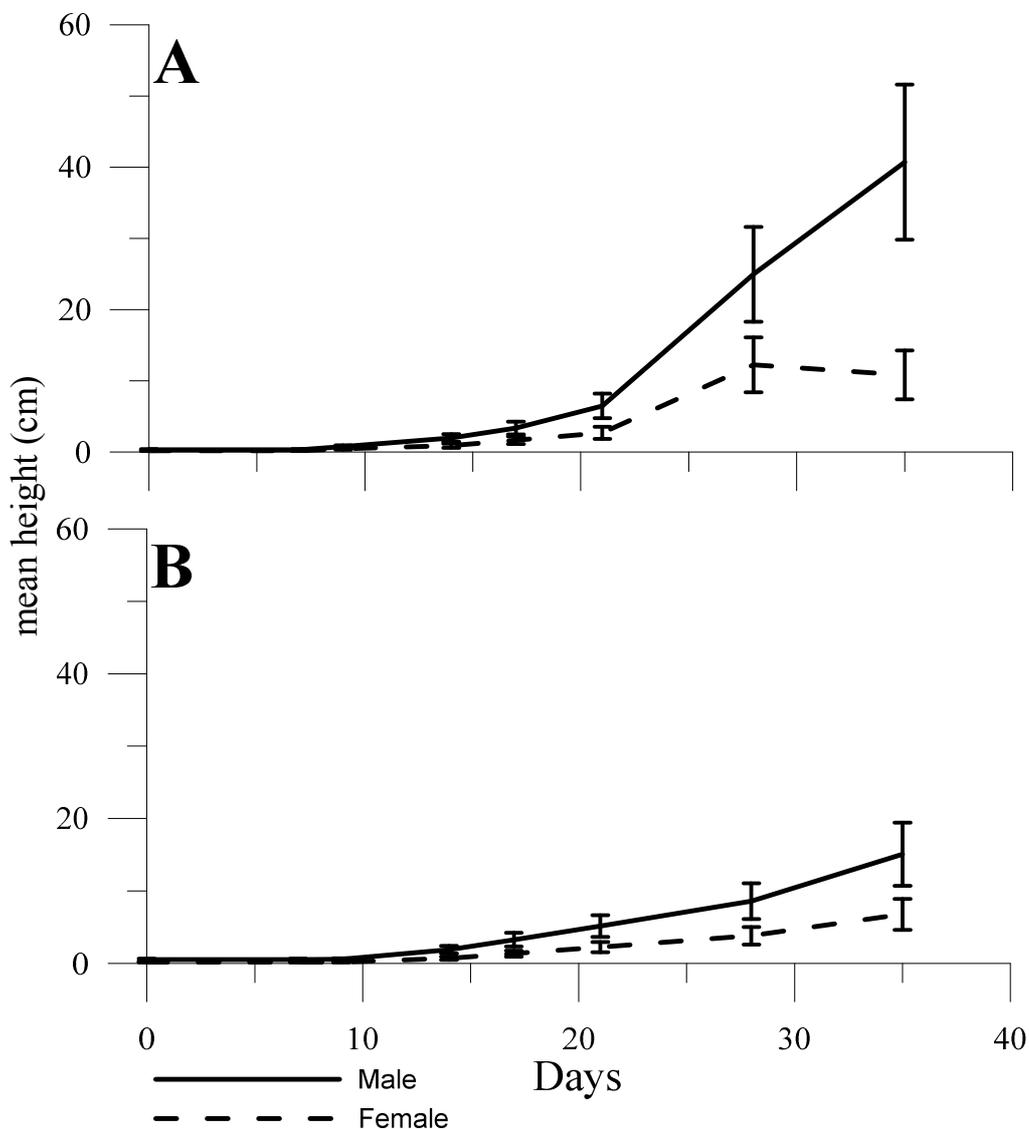


Figure 15: Mean height growth of male and female *Najas intermedia* in Lake Eishaussee (A) and Lake Großer Ostersee (B) (2010). Data is shown with standard error of the mean.

Phenological monitoring program

Mean water temperatures measured during the observations were similar at all three sites (Table 15). Although Lake Freigericht-Ost reached a higher mean water temperature compared to Lake Waging or Lake Starnberg, the differences were not significant. A fast growing biofilm and tall macrophytes interfered with the long-term light measurements at the observation sites, preventing the comparisons of light intensities. The concentrations of SRP and Total P in the water were below detection limit ($<10 \mu\text{g L}^{-1}$) at all sites.

The monitoring of three populations of *Najas intermedia* in Lake Freigericht-Ost (Figure 16A), Lake Waging (Figure 16B) and Lake Starnberg (Figure 16C) revealed considerable differences in the phenological development of the sexes. The data showed a temporal shift between the emergence of the male and female flowers of up to one month (Figure 16). As a result, periods with only male or female flowers were observed, indicating distinct, sex-specific differences in phenology. The male predominance began in June and ended shortly after the appearance of the first female flowers in July. Most of the male plants died one month after the first female flowers were discovered, resulting in a period of female predominance. At the same time as the male predominance ended, the height (mean length of main sprout) of the populations decreased significantly, especially at Lake Freigericht-Ost (Figure 16A) and Lake Starnberg (Figure 16C). At Lake Waging (Figure 16B) the population showed only a minor decrease in height and in contrast to the other locations the height increased considerably during the female predominance.

6.6. Discussion

Field experiments

Apart from the gender related-differences the field experiments show that certain environmental conditions can affect the phenology of *N. intermedia*. The water temperature, for example, had a distinct influence on the development of *N. intermedia* plants, especially on the survivability and the flowering. The dieback of the plants in Lake Sengsee, as well as the inhibited flowering in Lake Kochelsee indicate that the water temperature has to be above a certain temperature limit to ensure the survival and the flowering of *N. intermedia*. This finding is supported by the observations made by Van Vierssen (1982) and a growth experiment conducted by Hoffmann et al. (2013). Hoffmann et al. (2013) show that temperatures below 15°C cause the death of *N. intermedia* and that water temperatures below 20°C can prevent the development of reproduction units (flowers and seeds). Van Vierssen (1982), on the other hand, showed that a water temperature between 12°C and 16°C is necessary for the successful germination of *Najas marina*.

The sediment also affected the phenology of *N. intermedia*. Only nutrient rich sediments with at least $0.60 \mu\text{g P}_2\text{O}_5\text{-P g}^{-1}$ soil supported the flowering of all plants. Phosphorus is one of the most important nutrients in aquatic ecosystems. The primary production in aquatic

ecosystems is often limited by the amount of available phosphorus (Schwoerbel & Brendelberger 2005). Phosphorus also plays an important role in the growth and development of plants, especially as part of the energy budget (Nultsch 2001). Low amounts of phosphorus or the absence of phosphorus can inhibit the flowering and the growth of plants (Richter, 1997). Consequently, the low flowering rate of *N. intermedia* on the nutrient-poor sediment can be explained by a lack of available phosphorus.

Although the results of the experiment regarding the influence of water temperature and nutrient concentration on the phenology of *N. intermedia* are interesting and might be useful for future applications (like the development of management methods), the data provided by the present study is insufficient to explain the influence of these environmental factors on *N. intermedia*. Further research and studies with a different experimental set-up are necessary to fully understand the correlation between the phenology of *N. intermedia* and environmental conditions.

The study on the other hand clearly proves that the height and longitudinal growth of *N. intermedia* depends on the gender of the plants. At all experimental locations and despite the different environmental conditions *N. intermedia* plants showed a considerable difference in height and longitudinal growth of the different gender. The composition of the sediment, for example, can affect the growth of *N. intermedia*. High nutrient concentrations in the sediment and/or a low cohesive strength increase the growth of *N. intermedia* plants (Hoffmann et al. 2013, Handley & Davy 2002). As a result, plants on the nutrient-rich sediment from Lake Waging grew considerably faster than plants on sediment from Lake Starnberg. Although the growth rates differed, the male plants still grew faster than the female plants on both sediments.

A similar outcome was observed regarding the influence of the light intensity on the growth of *N. intermedia*. Agami & Waisel (1980) show that the growth rates of *N. intermedia* decrease with low light intensities. Therefore, the plants at location Goßer Ostersee grew slower compared to the plants at location Eishaussee. However, the differences in height and longitudinal growth between male and female *N. intermedia* remained the same.

Phenological monitoring program

The observations in Lake Freigericht-Ost, Lake Waging and Lake Starnberg revealed an interesting anomaly in the development of *N. intermedia* namely the temporal separation between the male and female florescence. Considering that *N. intermedia* pollinates under water and that the pollen of *Najas marina* L. sinks to the ground in still water (Shuang-Quan et al. 2001), a temporal delay of the florescence seems like a considerable obstacle for a successful pollination. In waters with constant movement, on the other hand, water currents or waves can carry the pollen upwards, enabling them to disperse over a large area and stay in the water column until the female flowers appear (Shuang-Quan et al. 2001). Additionally, a

delayed florescence of the female plants allows the pollen to disperse over a larger area and therefore to increase the possibility to reach a non-pollinated female flower.

Differences in the flowering periode of male and female plants have been described for various terrestrial plants. In a considerable number of cases, for example *Asparagus officinalis* L. or *Silene latifolia* MILL., male plants have been reported to flower earlier than female plants. In most cases the earlier florescence of the male plants was attributed to the role of the gender during reproduction: The function of the male plants in the reproduction ends with the fertilization. The female plants, on the other hand, have to develop the seed and nurture it until it is mature (Lloyd and Webb 1977). Because of this, the female plants have to invest more time and resources into the reproductive effort. Additionally, the temporal lag of the flowering reduces the competitive pressure between the genders, because the male and female plants do not have to compete for the same resources during the important period of flowering. As a result, the temporal lag can increase the reproductive success (Cox 1980, Bierzychudek & Eckhart 1988).

The rapid dieback of the male *N. intermedia* plants after only one month of florescence might be an additional strategy to ensure reproductive success. The dieback of male plants before female plants has been observed in at least three terrestrial, annual plants, for example *Trinia glauca* (L.) Dumort. Lloyd & Webb (1977) also attribute the early dieback of the plants to the fact that the role of the male plants ends with fertilization: The male plants can spend more resources on growth and flowering because they do not have to develop seeds or ensure the maturing of the seed. The high growth rates and the early flowering of the male plants observed during the present study indicate that this also applies to *N. intermedia*. Considering the faster growth of the male *N. intermedia* and the fact that male plants have no further function after the release of the pollen, a longer lifespan of the male plants would cause unnecessary competitive pressure on the female *N. intermedia*. Consequently, the early dieback of the male plants can increase the reproductive success.

An observation made in lakes with populations of *N. intermedia* and the related species *Najas marina* ssp. *marina* L. (*N. marina*) gives an additional explanation for the early flowering of male *N. intermedia* plants: In the past, *N. intermedia* and *N. marina* coexisted in the same lakes (Triest 1989) and had to compete for resources. Triest (1989) describes that the male *N. intermedia* in those lakes flowered earlier than the male *N. marina*. As a consequence, female *N. marina* were often fertilised by pollen from *N. intermedia*, which resulted in sterile hybrids. Therefore, the early flowering of male *N. intermedia* is a possible adaptation to outcompete a rival. This might explain why only *N. intermedia* has spread during the last ten years and why *N. marina* has almost vanished from lakes in Central Europe.

6.7. Conclusion

The observations made during the monitoring program and the results of the field experiments show that the gender of *N. intermedia* plays an important role in the phenology of the species.

Consequently, the study indicates the necessity to consider the gender of dioecious macrophytes in ecological studies. The results of studies concerning populations of *N. intermedia*, for example, can differ depending on the trial period: Studies conducted in June or July would involve mainly male *N. intermedia* and therefore create a male-biased outcome. Experiments in August or September, on the other hand, would lead to female-biased results. Therefore, it is important to research the gender-related differences in the phenology of dioecious macrophytes and to consider those differences in future studies.

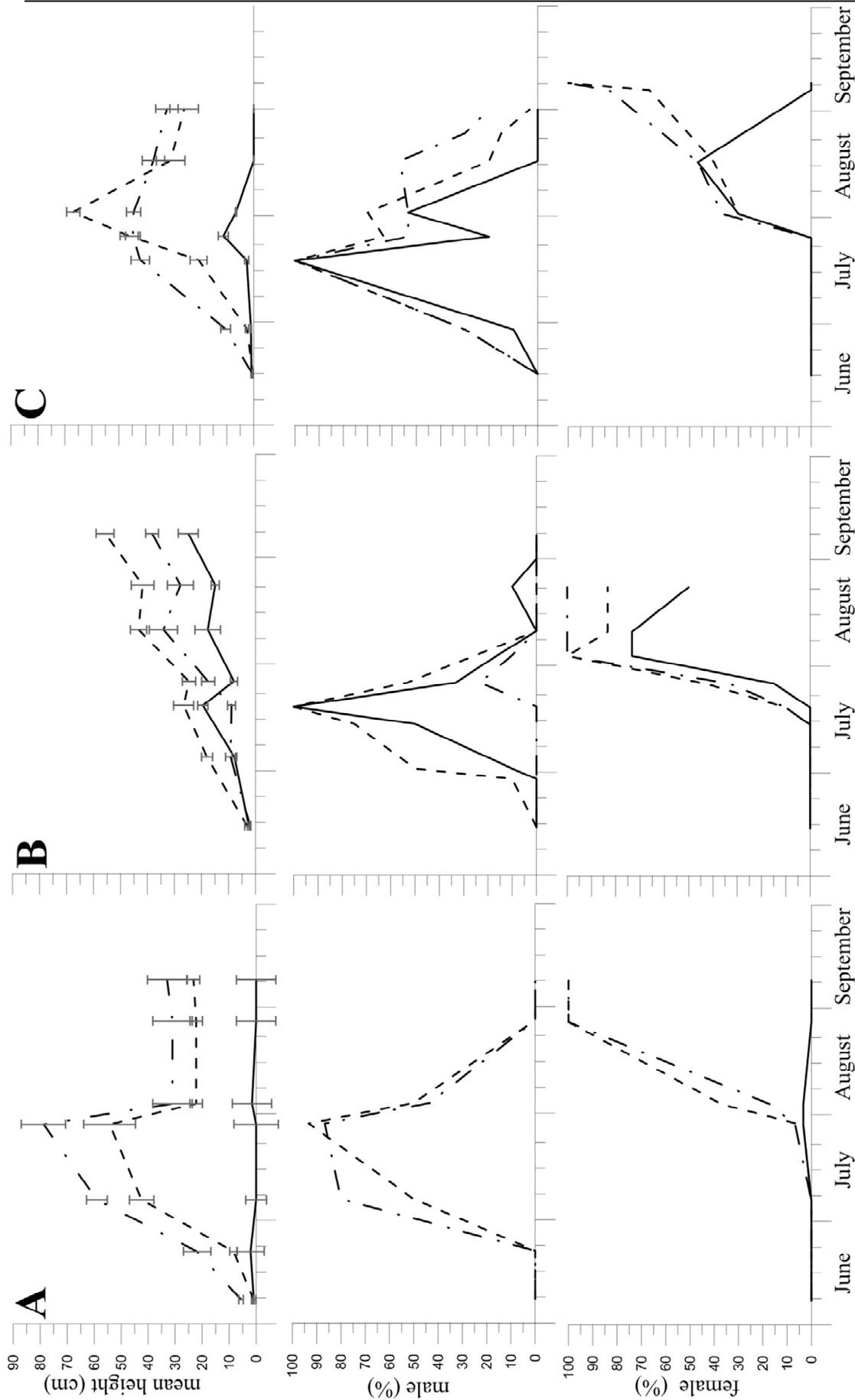


Figure 16: Ratio of male and female plants and mean height of the populations in Lake Freigericht-Ost (A), Lake Waging (B) and Lake Starnberg (C) in 2011.

7. Experimental weed control of *Najas marina* ssp. *intermedia* and *Elodea nuttallii* in lakes using biodegradable jute matting

7.1. Zusammenfassung

Die Veröffentlichung konzentriert sich auf den Einsatz von Jutegewebe zur Unterdrückung der invasiven Arten *Najas intermedia* und *Elodea nuttallii*. Sie umfasst die Ergebnisse und Erkenntnisse, die im Rahmen von drei Freilandversuchen und einem Laborversuch gesammelt wurden (Kapitel 2.7.). Die Arbeit zeigt die Vorteile des Einsatzes von Jutematten gegenüber der herkömmlichen Methode der Mahd. Mechanische Managementmethoden wie die Mahd sind aufgrund des hohen technischen Aufwandes und der hohen Kosten meist ungeeignet für kleine Gewässer, zudem ist ihr Einsatz unspezifisch, das heißt auch erwünschte Pflanzen werden entfernt. Außerdem kann es durch die Mahd zu einer ungewollten Ausbreitung von Neophyten wie zum Beispiel *Elodea nuttallii* kommen. Die in der Veröffentlichung vorgestellte Methode der Abdeckung mit Jutegewebe birgt diese Gefahr jedoch nicht und ist durch den geringen technischen Aufwand und die im Vergleich geringeren Kosten auch für kleine Gewässer geeignet.

Um dies nachzuweisen, wurde eine in Irland erfolgreich eingesetzte Methode mit Jutematten für die heimischen Gewässer modifiziert und an die Problempflanzen *Najas intermedia* und *Elodea nuttallii* angepasst. Im Vorfeld der Freilandversuche wurde hierfür in einem Laborversuch die optimale Maschenweite des Gewebes ermittelt. Etablierte Bestände von *Elodea nuttallii* wurden für einen Zeitraum von zwei Monaten mit Jutegewebe mit einer Maschenweite von 0,5 mm, 1 mm oder 2 mm abgedeckt. Nach zwei Monaten zeigte sich, dass nur Gewebe mit einer Maschenweite von 0,5 mm in der Lage war, das Wachstum von *Elodea nuttalli* zu hemmen. In vier Gewässern, dem Karpfsee, dem Waginger See, dem Tegernsee und dem See Freigericht-Ost wurden auf Grundlage des Laborversuchs Jutematten mit einer Fläche von 150 m² bis 300 m² ausgebracht und regelmäßig von Forschungstauchern kontrolliert.

Die Ergebnisse des Managementversuchs beweisen, dass die Jutematten sowohl das Wachstum von *Najas intermedia* als auch von *Elodea nuttallii* effektiv unterdrücken. An keinem der Versuchsstandorte waren *Najas* - oder *Elodea* – Pflanzen in der Lage, von unten durch das Gewebe zu wachsen. Jedoch zeigt sich, dass *Elodea nuttallii* Sprosse, die von außen auf die Matten verdriftet wurden, von oben durch das Gewebe wurzeln konnten, was den Managementenerfolg in Bezug auf *Elodea nuttallii* verringerte. Bei einer Kontrolle der behandelten Flächen im Folgejahr konnte zudem ein Langzeiterfolg der Behandlung nachgewiesen werden: Auf den mit Jutematten bedeckten Flächen entwickelten sich im Folgejahr deutlich weniger Bestände von *Elodea nuttallii* und *Najas intermedia* als auf nahegelegenen Kontrollflächen, obwohl sich das Jutegewebe bereits an mehreren Stellen zersetzt hatte.

Das Konzept der Studie wurde von M. Hoffmann, U. Raeder und A. Melzer entwickelt. Der Aufbau der Versuche erfolgte durch A. B. Gonzales und M. Hoffmann. Die Datenerhebung und die notwendigen Taucharbeiten erfolgten durch A. B. Gonzales und M. Hoffmann. Die Auswertung der Daten und die statistische Analyse wurde von M. Hoffmann durchgeführt. Die Literaturrecherche und die Erstellung der Abbildungen erfolgten durch M. Hoffmann. Die Erstellung und Überarbeitung des Manuskripts erfolgte durch M. Hoffmann, mit Unterstützung durch U. Raeder und K. Zwirgmaier.

7.2. Introduction

Invasive native and non-native species like *Najas marina* ssp. *intermedia* (Wolfg. ex Gorski) Casper (*Najas intermedia*) and *Elodea nuttallii* (Planch.) H. St. John pose a growing problem for lakes in Germany. Their excessive growth has often a negative influence on the economic interests of fisheries and tourism (e.g. by restricting angling, boating, swimming and other water-based leisure activities), for example in the reservoirs along the river Ruhr (Podraza *et al.*, 2008). The impact of invasive species on the biodiversity of lakes can be severe and is often caused by competition with the often less robust native species or by altering the native habitat in which they reside (Barrat-Segretain, 2005; Erhard and Gross, 2006; Erhard *et al.*, 2007; Kelly and Hawes, 2005). Weed control in aquatic habitats can be difficult, especially in Germany, where the management is limited to mechanical control methods, because chemical and biological control methods, like the use of herbicides or grass carps, are often extremely restricted or prohibited. The method most commonly applied in German lakes is cutting and harvesting of macrophytes. This method, however, has various disadvantages; namely that it is often costly and, because it is non-specific concerning the affected plants, cutting and harvesting lacks sustainability (Pieterse and Murphy, 1990; Podraza *et al.*, 2008). Usually, this leads to short-term effects only or, as in the case of *Elodea nuttallii*, can even cause the unintentional spread of fragments.

Another approach to aquatic weed control, which has been successfully applied in Ireland (Caffrey *et al.*, 2010), is light exclusion through the use of benthic barriers, namely jute matting. Jute is a vegetable fiber produced from the plants *Corchorus olitorius* L. and *Corchorus capsularis* L. that can be spun into strong threads. Jute textiles are often used in the civil engineering applications and landscaping as geotextiles. Caffrey *et al.* (2010) were able to successfully inhibit the growth of the invasive macrophyte *Lagarosiphon major* (Ridley) moss in *lough* Corrib and to restore native macrophyte communities to areas of the lake that were previously overgrown by *Lagarosiphon major*. The method used by Caffrey *et al.* (2010) is based on experiences gained by the use of plastic foil in lake restoration (Hilt *et al.*, 2006) and weed control (Boylen *et al.*, 1996; Mayer, 1978; Pieterse and Murphy, 1990). The use of plastic material has considerable disadvantages as it is very difficult to sink and secure to the lake bed (Caffrey and Acevedo, 2007; Hilt *et al.*, 2006; Mayer, 1978) and might release unwanted chemicals into the water (Yang *et al.*, 2011). Additionally, the gas evolution that results from decaying plant matter beneath the cover and bacterial activity in the sediment can interfere with the long-term functioning and stability of the cover (Gunnison and Barko,

1992). Plastic matting can also affect the exchange of nutrients and gas between the water column and the benthos (Mayer, 1978), therefore harming native non-invasive macrophytes and macroinvertebrates (Ussery *et al.*, 1997). Furthermore, the plastic material requires seasonal maintenance and ultimate removal from the habitat; the whole operation can produce significant costs and expenditure of time. On the other hand, jute has considerable advantages compared to plastic as it is a natural biodegradable material and easy to handle and to work with (Caffrey *et al.*, 2010). Based on the results by Caffrey *et al.* (2010), a study was initialised to adapt the method to German lakes, respectively the two invasive macrophytes *Elodea nuttallii* and *Najas intermedia*. In contrast to Caffrey *et al.* (2010), jute mattings with different mesh sizes were tested for their ability to inhibit the growth of *Elodea nuttalli* during a preliminary experiment in climate chambers. The most successful matting was then tested under natural conditions in four different lakes.

Elodea nuttallii is a neophyte introduced to Germany in 1953 (Hussner *et al.*, 2010; Weber-Oldecop, 1977) and is displacing the neophyte *Elodea canadensis* Michx. which had spread across German lakes since the 19th century (Bolle, 1865). Today *Elodea nuttalli* can be found in almost all large lakes across Germany, but also in smaller lakes like the basins along the river Ruhr (Podraza *et al.*, 2008). In Germany, only female plants are present, therefore *Elodea nuttallii* is only able to reproduce vegetatively. *Najas intermedia*, on the other hand, is a native species which has almost vanished from German lakes and is on the German Red List 2. About ten years ago *Najas intermedia* started to spread from its remaining habitats into other lakes. Direct enquiries at the water management offices (environmental agencies) revealed numerous dominant populations in lakes across Germany. *Najas intermedia* is especially successful in small, shallow lakes or ponds with summer temperatures above 20°C (M. Hoffmann, personal observation). The plants are dioecious and can only reproduce through seeds which can survive for up to three years in the sediment (Agami and Waisel, 1984; Handley and Davy, 2005). Mass occurrences of *Najas intermedia* have a negative effect on the ecological evaluation of lakes; indeed, transects dominated by *Najas intermedia* are counted as degraded (Schaumburg *et al.*, 2007). Additionally, because of the numerous spikes located at the leaves and the internodes of *Najas intermedia*, mass occurrences can interfere with tourism, more precisely water-based leisure activities like swimming. Given the preference of both species for warm water temperatures and the predicted increase in water temperature (George 2010; IPCC, 2007), it can be assumed that the problems caused by *Elodea nuttallii* and *Najas intermedia* will increase and that new methods for managing mass occurrences of macrophytes will be needed.

The objectives of this study were to determine whether jute fabric is able to effectively control the invasive species *Elodea nuttallii* and *Najas intermedia* in lakes and to determine its effect on the growth of non-invasive macrophytes.

7.3. Materials and methods

Preliminary test

A laboratory experiment was conducted from October to December 2010 to determine the mesh size to successfully inhibit the growth of *Elodea nuttallii*. The experiment consisted of 12 aquariums measuring 60x30x25 cm (width x high x depth) each, filled with a 5-cm-layer of lake sediment collected from the lake Ringsee and tap water. Tap water was used to assure a constant water quality, if water had to be added to the aquariums to maintain a constant water level. Each aquarium was planted with 30 *Elodea* sprouts collected from lake Ringsee with an initial length of 5 cm. The aquariums were stored in a climate chamber at a constant temperature of 20°C, a light intensity of 215 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ and a 12-hour day-night cycle. After two weeks of growth, the *Elodea nuttallii* plants were covered with jute textile. Three treatments of untreated jute textile were used in the experiment (Figure 9), a light textile with 150 gm^{-2} and a mesh size of 2 mm, a medium textile with 200 gm^{-2} and a mesh size of 1 mm, and a heavy textile with 300 gm^{-2} and a mesh size of 0.5 mm. Every set-up was replicated three times; three aquariums were left uncovered to serve as control. The edges of the textiles were weighted with small stones to prevent *Elodea* from growing past the textile and to maintain a complete cover of the plants. After two months the covering textiles were removed and the *Elodea nuttallii* plants were examined. At the end of the experiment the pH, the O₂ concentration and the conductivity of the water above and (through a small incision) below the matting were measured for each aquarium (Table 18).

Table 18: Physical parameters above and below the jute cover at the end of the preliminary experiment.

Textile	Mean pH		Mean Conductivity (μS)		Mean O ₂ (%)		Mean O ₂ (mg/L)	
	a	b	a	b	a	b	a	b
0.5 mm/300 gm^{-2}	8.5	8.5	417 (± 10)	399 (± 12)	73.3 (± 2.8)	70.4 (± 2.3)	7.1 (± 0.2)	7.0 (± 0.4)
1 mm/200 gm^{-2}	8.5	8.5	422 (± 19)	408 (± 13)	74.3 (± 2.8)	73.0 (± 2.3)	7.1 (± 0.4)	7.1 (± 0.4)
2 mm/150 gm^{-2}	8.5	8.5	414 (± 15)	410 (± 10)	77.3 (± 3.2)	73.3 (± 3.4)	7.3 (± 0.6)	6.9 (± 0.5)
Control	8.5	-	422 (± 10)	-	75.4 (± 6.3)	-	7.2 (± 0.6)	-

a, above jute cover; b, below jute cover.

Values within brackets indicate standard deviation.

Field trial

Two *Elodea nuttallii* and two *Najas intermedia* dominated sites in four different lakes across southern Germany were selected for the field trials (Table 11). The experimental sites were selected based on macrophyte assessments carried out for the European Water Framework

Directive between 2006 and 2009 by the Bavarian Environmental Agency (LfU) and on own assessments in 2010. All assessments were conducted by divers according to the *Instructions for the ecological evaluation of lakes for implementation of the EU water framework directive: makrophytes and phytobenthos* (Schaumburg *et al.*, 2007). The main criterion for a selection was dominance by *Elodea nuttalli* or *Najas intermedia*. At each location a 30 m wide and 25 or 50 m long transect (depending on the extent of the macrophyte vegetation) was determined.

Table 19: Experimental sites where jute matting was deployed to control the invasive species.

Lake	Size (km ²)	Max. depth (m)	Trophic level	Mean Temp. (°C)	Covered area (m ²)	Depth matting s (m)	Latitude (N)	Longitude (E)
Freigericht	0.26	5	Mesotrophic	25	300	1.0-3.0	50°05'07"	9°00'21"
Waging	6.61	27	Mesotrophic	21	150	1.0-4.5	47°55'43"	12°48'13"
Ringsee	0.14	5	Mesotrophic	18	150	1.0-3.3	47°41'45"	11°44'14"
Karpfsee	0.11	3	Eutrophic	25	150	1.0-2.0	47°39'52"	11°18'30"

For the experiment rolls with either 2.1 x 25 or 2.1 x 50 m untreated jute textile (mesh size 0.5 mm, 300 gm⁻²) were used. Iron rods with a length of 3 m were attached to each narrow side of the textiles as a grip to simplify the handling of the rolls, but they were removed after the mattings were fixed at their final positions. The jute mattings were placed in bankside water at a depth of 1 m by scientific divers. The mattings were then anchored to the sediment with iron hooks and were unreeled towards the centre of the lake. Three strips of jute matting were placed within the transect to cover a total area of 150 or 300 m², respectively (Table 19). The mattings were laid with an overlap to ensure a close covering and if necessary stones from the bottom of the lakes were used as additional weight. The experimental sites were treated with jute matting in April 2011 and were visited by divers every two weeks until November 2011. During the visits the divers recorded various measurements concerning the condition of the jute textile. These included: i) the condition of the jute weave, more specifically the damages caused by fishermen, divers, swimmers, etc. (1=intact, 2=reduced tensile strength, but intact, 3=damaged); ii) the level of natural disintegration of the weaving by microbial decomposition (0=no sign of degradation, 1=disintegrates on contact, 2=partially degraded, 3=completely degraded); iii) the extent of sedimentation on jute matting (0=no sign of sedimentation, 1=partially covered/jute still visible, 2=completely covered); iv) the visible amount of gas evolution and accumulation beneath the matting (-=almost none: no visible gas bubbles/no buckling in the matting, o=some: low emissions of gas/little buckling in the matting, +=high: frequent gas emissions/increased buckling, ++=very high: large and frequent gas emissions/affected areas are floating); and v) visible changes in the sediment colour beneath the matting (0=no visible changes, 1=slight change in colour, 2=considerable change in colour). In June/July 2011, at the end of the main growth period in August/September 2011, and in June/July 2012 an assessment of the macrophytes was performed at each location.

Macrophytes within the 30 m wide and 25 (50) m long control transect were documented for the assessment and classified into five groups based on their occurrence (1=very rare; 2=rare; 3=common; 4=frequent; 5=abundant, predominant) (Kohler, 1978; Melzer, 1999). Additionally, in August/September 2011 and in June/July 2012 three randomly placed 1 m² quadrats were used to determine the vegetation cover in 5% steps. Simultaneously, the same method was used to assess the macrophytes within the treated areas.

7.4. Statistical analysis

Statistical analysis was conducted using the free statistics software R (version 2.10.1). Data from the measurements were analysed with Analysis Of Variance (ANOVA). Data were tested for homogeneity, normality and linearity to meet the assumptions of the statistical analysis, and transformed, if necessary. Significant differences were at the 0.05 probability level unless stated otherwise.

7.5. Results

Preliminary experiment

Several *Elodea nuttallii* covered with the 150 gm⁻² (mesh size 2 mm) and the 200 gm⁻² (mesh size 1 mm) textiles were able to penetrate the material and showed a significant increase in sprout length and biomass compared to the plants covered with the heavy textile (Table 20). The plants shaded with the 300 gm⁻² (mesh size 0.5 mm) textile, on the other hand, did not penetrate the weaving, were significantly smaller and lighter, and showed first signs of degradation (Table 20). The water above and below the cover showed no significant differences when comparing the physical parameters pH level, O₂ concentration and conductivity, indicating that the exchange of gas and nutrients was undisturbed. Based on these results field trials with the 300 gm⁻² textiles were launched in spring 2011.

Table 20: Sprout length and longitudinal growth rates at the end of the preliminary experiment.

Textile	Mean sprout length (cm)	Mean LGR (cm d ⁻¹)	Mean Dry weight (mg)	Biomass per cm (mg cm ⁻¹)
0.5 mm/300 gm ⁻²	6.7 (±0.4) ^a	0.03 (±0.01) ^a	7 (±4) ^a	1 (±1)
1 mm/200 gm ⁻²	8.5 (±2.2) ^b	0.06 (±0.04) ^b	59(±42) ^b	7 (±3) ^b
2 mm/150 gm ⁻²	17.6 (±8.2) ^c	0.21 (±0.14) ^c	115 (±75) ^c	6 (±2) ^b
Control	18.4 (±9.8) ^c	0.22 (±0.16) ^c	128 (±91) ^c	7 (±2) ^b

Values within brackets indicate standard deviation. Different letters in the same column indicate significant differences (P<0.05).

Field trail

The jute matting proved to be very effective in controlling the growth of *Najas intermedia* in the lakes of this study. None of the treated sites showed signs of *Najas* plants until the end of the vegetation period in September, while the uncovered control transects were dominated by *Najas intermedia* (Tables 21 and 22). The matting, on the other hand, was less effective in inhibiting the growth of *Elodea nuttallii*. While *Elodea* plants beneath the matting could not penetrate the textile, sprouts and fragments having drifted onto the cover as well as branches from nearby plants were able to root through the textile (Tables 21 and 22). Therefore, *Elodea* was able to gain a foothold in the treated areas, but was not able to reach the same extent as the untreated populations. Overall, the spread of *Elodea nuttallii* was reduced by 50 to 75% in the treated areas compared to the control transects.

A number of indigenous non-invasive plants were recorded growing through the weave of the jute matting (Tables 21 and 22). These included *Myriophyllum spicatum* L., *Potamogeton frisii* L., *Potamogeton pusillus* L., and various *Charales* (mainly *Chara aspera* C.L.Willdenow), which were most successful in colonising the now *Elodea*- and *Najas*-free area. The frequencies as well as the vegetation cover of *Potamogeton pusillus* and the *Charales* increased in the treated areas. This effect was only noted at locations where other macrophytes (apart from *Elodea nuttallii* and *Najas intermedia*) were present in the control transects (lake Ringsee, Karpfsee and Freigericht-Ost). The treated area at lake Waging remained free of macrophytes until the end of the vegetation period.

The mattings themselves remained almost unchanged at lake Waging, Ringsee and Freigericht-Ost (Table 23). After six months under water, the jute textiles showed no signs of degradation or visible damages. One month after the mattings had been placed they were at least partially covered with sediment and remained covered during the whole experiment. Only minor gas evolution and gas accumulation was recorded at the three locations and this had no apparent impact (*e.g.* drifting), on the position of the cover or its effectiveness. At lake Karpfsee, on the other hand, the jute textiles were partially covered with algae within two weeks and completely covered after one month, which clogged the jute weave and prevented the exchange of gas, affecting the colour of the sediment below the cover (Table 23). Because of the strong gas evolution underneath the cover and the increased gas accumulation, numerous folds appeared along the matting. Between those folds sediment was able to accumulate and allowed fragments of *Elodea nuttallii* to establish new populations on the treated area. As a secondary effect, the folds reduced the expanse of the jute cover and therefore its effectiveness by 1/3. The exposed areas were quickly repopulated by the surrounding macrophytes, mainly *Elodea nuttallii*, and were indistinguishable from the untreated areas by the end of the vegetation period (Tables 21 and 22). Although the effect of the jute matting on *Elodea nuttallii* was limited at lake Karpfsee, the matting was able to reduce the growth of *Elodea nuttallii*: *Elodea nuttallii* reached only a frequency of 3 and a cover of 40% (± 0) in the covered area, in contrast to a frequency of 5% and a cover of 80% (± 10) in the control transect.

Experimental weed control of *Najas marina* ssp. *intermedia* and *Elodea nuttallii* in lakes using biodegradable jute matting

Table 21: Frequency of macrophytes in the experimental transects.

Control transect							
Lake	Month	<i>Elodea nuttallii</i>	<i>Elodea canadensis</i>	<i>Najas intermedia</i>	<i>Potamogeton pusillus</i>	<i>Myriophyllum spicatum</i>	Charales
Freigericht	0.5	1	-	-	-	1	-
	3	2	-	4	-	2	1
	6	3	-	5	2	2	2
	15	3	-	3	1	2	3
Waging	0.5	-	-	-	-	-	-
	3	-	-	4	-	-	-
	6	-	-	5	-	-	-
	15	-	-	5	-	-	-
Ringsee	0.5	2	1	-	-	-	-
	3	3	3	-	-	1	-
	6	4	3	-	-	1	1
	15	3	2	-	-	1	-
Karpfsee	0.5	2	-	-	-	1	-
	3	4	-	-	-	1	-
	6	5	-	-	-	2	-
	15	4	-	-	-	2	-
Covered transect							
Freigericht	0.5	-	-	-	-	-	-
	3	1(o)	-	-	2(t)	1(t)	1(t)
	6	1(o)	-	-	3(t)	3(t)	3(t)
	15	3(o)	-	1(o)	2(t)	2(t)	3(t)
Waging	0.5	-	-	-	-	-	-
	3	-	-	1(o)	-	-	-
	6	-	-	-	-	-	-
	15	-	-	1(o)	-	-	-
Ringsee	0.5	-	-	-	-	-	-
	3	1(o)	-	-	-	-	1(t)
	6	2(o)	1(o)	-	-	-	1(t)
	15	2(o)	3(o)	-	-	-	1(t)
Karpfsee	0.5	-	-	-	-	-	-
	3	4(o)	-	-	-	-	-
	6	3(o)	-	-	-	-	-
	15	4(o)	-	-	-	-	-

1, very rare; 2, rare; 3, common; 4, frequent; 5, abundant, predominant (Kohler, 1978); o, plants growing on the jute matting; t, plants growing through the jute matting.

Table 22: Percentage vegetation cover in the experimental transects. Three randomly placed 1.0 m² quadrats were examined at each site.

Control transect							
Lake	Month	<i>Elodea nuttallii</i>	<i>Elodea canadensis</i>	<i>Najas intermedia</i>	<i>Potamogeton puseilus</i>	<i>Myriophyllum spicatum</i>	<i>Charales</i>
Freigericht	6	15 (±5)	-	60 (±10)	5 (±0)	5 (±0)	5 (±0)
	15	40 (±5)	-	10 (±5)	<5	5 (±0)	15 (±10)
Waging	6	-	-	95 (±0)	-	-	-
	15	-	-	30 (±0)	-	-	-
Ringsee	6	40 (±20)	30 (±15)	-	-	<5	<5
	15	20 (±5)	10 (±0)	-	-	<5	-
Karpfsee	6	80 (±10)	-	-	-	5 (±5)	-
	15	80 (±5)	-	-	-	5 (±0)	-
Covered transect							
Freigericht	6	<5	-	-	20 (±0)	20 (±0)	20 (±5)
	15	35 (±10)	-	<5	5 (±0)	5 (±0)	20 (±5)
Waging	6	-	-	-	-	-	-
	15	-	-	5 (±5)	-	-	-
Ringsee	6	10 (±10)	5 (±5)	-	-	-	<5
	15	10 (±0)	15 (±5)	-	-	-	<5
Karpfsee	6	40 (±0)	-	-	-	-	-
	15	70 (±5)	-	-	-	-	-

Values within brackets indicate standard deviation (5% steps).

In 2012, 15 months after the treatment, the situation at lakes Freigericht-Ost and Karpfsee changed significantly. The jute mattings at both locations were partially degraded and severely damaged (Table 23), which enabled *Elodea nuttalli* to repopulate large parts of the treated areas. At lake Karpfsee, for example, *Elodea nuttalli* was able to cover 70% of the treated area (Table 22). The jute fabric at lake Ringsee, on the other hand, was still intact, but the tensile strength of the weaving was considerably reduced. The intact matting still affected the growth of *Elodea nuttallii* after 15 months, therefore the frequency and vegetation cover of *Elodea nuttallii* remained almost the same compared to the situation after 6 months.

Najas intermedia plants at the treated areas in lakes Waging and Freigericht-Ost showed only marginal growth 15 months after the treatment (Tables 21 and 22), although the jute matting at lake Freigericht-Ost was partially degraded and damaged. As a result, *Najas intermedia* was only able to repopulate less than 10% of the treated areas and the non-invasive species (e.g. *Charales*) showed a slight increase in frequency and vegetation cover.

Table 23: Monitored parameters of the jute matting during the experiment.

Lake	Trial period (months)	Condition of jute ¹	Degradation ²	Sedimentation ³	Gas evolution ⁴	Gas accumulation ⁴	Sediment below matting ⁵
Freigericht	0.5	1	0	0	-	-	0
	1	1	0	0	-	-	0
	3	1	0	1	-	-	0
	6	2	0	1	-	-	0
	15	3	2	2	-	-	0
Waging	0.5	1	0	0	-	-	0
	1	1	0	0	-	-	0
	3	1	0	1	-	-	0
	6	1	0	1	-	-	0
	15	2	1	1	-	-	0
Ringsee	0.5	1	0	1	-	-	0
	1	1	0	2	-	-	0
	3	1	0	2	-	-	0
	6	1	0	2	o	o	0
	15	2	1	2	-	-	0
Karpfsee	0.5	1	0	1	o	o	0
	1	1	0	2	+	+	0
	3	1	0	2	++	++	0
	6	2	0	2	++	++	1
	15	3	2	2	o	o	1

¹(1, intact; 2, reduced tensile strength, but intact; 3, damaged); ²(0, no sign of degradation; 1, disintegrates on contact; 2, partially degraded); ³(0, no sign of sedimentation; 1, jute still visible; 2, completely covered); ⁴(-, almost none; o, some; +, high; ++, very high); ⁵(0, no visible changes; 1, slight change in colour).

7.6. Discussion

Managing invasive macrophytes is often a complex, expensive and time consuming task. Although various management strategies have been developed, the number of available control methods is often limited by legal restrictions and narrow budgets (Pieterse and Murphy, 1990). The method commonly used to control unwanted and invasive weeds is cutting and harvesting. This method, however, has a number of advantages which favour its implementation, for example the removal of nutrients and biomass from the water (Hilt *et al.*, 2006; Pieterse and Murphy, 1990). One of the major drawbacks of harvesting is the possibility of unintentionally spreading the weeds through fragments or seed. The plants have to be cut down close to the sediment to effectively control the growth; therefore, the unwanted invasive plants as well as the non-invasive plants are affected. Jute mattings might be the solution to these problems, especially if used against specific plants like *Elodea nuttallii* and *Najas intermedia* or to treat specific locations like bathing areas. The biodegradable jute matting used in this experiment has some advantages over cutting and harvesting. The

handling of jute matting is simple and does not require special equipment or training, because the jute mattings can be placed by divers or by boat (Caffrey *et al.*, 2010). The material has no buoyancy and sinks quickly to the bottom of the lake, therefore the matting can be placed very accurately (Caffrey *et al.*, 2010) and if necessary, the position of the matting can be corrected by divers during or after the placing. Because of this, jute matting might also be useful as a prevention tool to suppress small patches of invasive plants, preventing their spread within the lake at an early stage of colonisation. The use of jute matting does not contribute to an additional spread of the invasive macrophytes, because the plants (plants fragments) are completely covered by the matting. Additionally, the development of macrophytes with a seed-based reproduction (*e.g. Najas intermedia*) is inhibited when the matting is placed before germination. Therefore, neither fragments nor seeds can disperse.

The main advantage of jute is its ability to suppress a particular unwanted weed on the one hand and on the other hand to allow native, non-invasive weeds like *Charales* or *Potamogeton pusillus* to grow through the weave. The positive effect of this on the macrophyte population was visible at location lake Freigericht-Ost. The untreated areas were dominated by *Najas intermedia* and *Elodea nuttallii* and contained only a few plants of other species. The area covered with jute showed no signs of *Najas intermedia* and only a marginal number of *Elodea nuttallii* or *Elodea canadensis* plants, but an increased population of *Potamogeton pusillus* and *Charales*. However, this effect only occurs if these macrophyte species are already present at a site prior to treatment. At location lake Waging, for example, the treated area remained vegetation-free because *Najas intermedia* was the only existing species. It might be possible to induce a follow-up population or promote the growth of specific species by applying oospores or seeds of wanted macrophytes to the jute weave, but this method is so far untested and further research and field trials are needed to determine its effectiveness and feasibility.

The success of the management attempt varied depending on the target species. The jute matting treatments were very successful in suppressing *Najas intermedia* during the vegetation period in 2011 and had a noticeable effect on the population of *Najas intermedia* in 2012. The reason for this success was that neither the shoots nor the roots of *Najas intermedia* were able to penetrate the jute weaving, which reduced the amount of plants and therefore the amount of produced seeds in the treated areas. As a result, fewer *Najas intermedia* plants appeared during the following vegetation period, although the jute matting treatments had lost most of their effect.

The long term effect of the mattings on the growth and spread of *Elodea nuttallii* on the other hand, was limited and closely related to the condition of the jute mattings. As long as the mattings were still intact, the growth and spread of *Elodea nuttallii* were significantly reduced. However, after one year, when the mattings were degraded and damaged, the plant abundances recorded in the treated areas were comparable to the control transect results. In contrast to this, the immediate effect was reduced by the growth strategy of *Elodea nuttalli*, more precisely its ability of to root through the jute matting and its ability to regenerate from small fragments (Barrat-Segretain *et al.*, 2002). This allowed *Elodea* plants to partially

recolonise the treated areas and apparently reduced the management efficiency of the jute matting, but, the cover was still successful in controlling the pre-existing *Elodea* plants at all locations. At location lake Karpfsee, the immediate effect was additionally reduced by the special environmental conditions. Lake Karpfsee was formerly used for fish farming; because of this the water and presumably the sediment contained large amount of nutrients and organic matter, which stimulated the growth of algae, and the production of gas in the sediment (Schwoerbel and Brendelberger, 2005). The combination of very high gas evolution and the clogged jute weaving allowed *Elodea nuttallii* to regain a foothold in the treated areas during the first vegetation period. The solution to increase the long term and immediate effect of the jute matting on *Elodea nuttalli* could be the use of a thicker and more resilient weaving with a smaller mesh size. This would reduce the speed of the degradation and inhibit *Elodea* plants from rooting through the matting, but might have a negative effect on the non-invasive macrophytes and the gas accumulation. The integration of small areas with larger mesh sizes, on the other hand, could reduce the gas accumulation and therefore the problems caused by smaller mesh sizes and high gas evolution from the sediment, but additional testing is necessary to prove those ideas.

7.7. Conclusion

Results from this study and the experiments conducted by Caffrey *et al.* (2010) in Ireland have proved that jute matting is effective against invasive species like *Najas intermedia*, *Elodea nuttallii* and *Lagarosiphon major* (Ridl.) Moss (Caffrey *et al.*, 2010) for at least one vegetation period, and that the jute matting can be adapted to the respective needs to control unwanted weeds. Still, the results also show that certain circumstances can reduce the effectiveness and that the long term effect of the treatment depends on the condition of the material, precisely its resilience.

Further testing and field trials with various mesh sizes, more resistant fabrics and under different environmental conditions as well as with different invasive species should solve most of the problems which appeared during the present study and might prove that jute cover is a valuable method for the control of invasive macrophytes and for lake restoration.

8. Synthese und Diskussion

Die im Rahmen dieser Dissertation vorgestellten Versuche wurden mit den Makrophyten *Elodea nuttallii* und *Najas marina* ssp. *intermedia* (*Najas intermedia*) durchgeführt. Die beiden Arten wurden aufgrund ihrer Eigenschaften und Verbreitungsstrategien als Modellarten für invasive Makrophyten ausgewählt. Die rapide Ausbreitung von *Elodea nuttallii* in den letzten 50 Jahren (van de Weyer und Hussner, 2008; Hussner et al., 2010) zeigt, dass sich die Art inzwischen in Deutschland vollständig etabliert hat. Die Fähigkeit von *Elodea nuttallii*, sich durch die Abtrennung von Sprossstücken vegetativ zu vermehren (Casper und Krausch, 1980) und die bevorzugte Aufnahme von Nährstoffen über die Blätter und Sprosse (Angelstein und Schubert, 2008) teilt die Art mit vielen der anderen Neophyten, wie zum Beispiel *Myriophyllum heterophyllum* Michx. und *Lagarosiphon major* Ridl. Moss ex Wager (Casper und Krausch, 1980; Eckehart et al., 2008). *Naja intermedia* andererseits gleicht Neophyten wie *Vallisneria spiralis* L. oder *Sagittaria latifolia* (L.) Buchenau, welche sich sexuell vermehren und ein ausgeprägtes Wurzelsystem bilden, über das sie bevorzugt Nährstoffe aufnehmen (Gentner, 1977; Casper and Krausch, 1980). Die Untersuchungen mit *Elodea nuttallii* und *Naja intermedia* können somit Informationen darüber liefern, wie sich etablierte Bestände ähnlicher Neophyten in Zukunft entwickeln werden.

8.1. Einfluss der Gewässereigenschaften auf das Wachstum invasiver Makrophyten

Die Ergebnisse des in Kapitel 2, Abschnitt 2.5.1 beschriebenen Vorversuchs mit *Elodea nuttallii* lässt den Schluss zu, dass es zwischen 15°C und 20°C einen kritischen Schwellenwert gibt, ab dem das Wachstum von *Elodea nuttallii* signifikant ansteigt. Diese These wird durch die Ergebnisse der durchgeführten Regenerationsversuche (Kapitel 5) bekräftigt. Wie bei den Versuchen zum Einfluss der Wassertemperatur auf das Wachstum von *Elodea nuttallii* (Abschnitt 2.5.1), war auch während der Regenerationsexperimente in den 20°C-Aquarien ein deutlich stärkeres Wachstum der Sprossstücke zu beobachten als in den 15°C-Aquarien (Kapitel 5). Die Unterschiede waren allerdings nicht so ausgeprägt wie im Vorversuch (Abschnitt 2.5.1). Außerdem zeigte sich eine gegenläufige Entwicklung in Bezug auf die Überlebensrate der Bruchstücke. So überlebten von den ein bis zwei Nodien langen Pflanzen in den 15°C-Aquarien 10% bis 20% mehr Pflanzen als bei Wassertemperaturen von 20°C. Im Gegensatz dazu wiesen die drei bis vier Nodien langen Sprossstücke bei einer Wassertemperatur von 20°C eine bis zu 40% höhere Überlebensrate auf. Diese Tatsache ist vermutlich auf die geringeren Nährstoffreserven in den kurzen Bruchstücken zurückzuführen, die aufgrund gesteigerter Stoffwechselfvorgänge bei wärmeren Wassertemperaturen deutlich schneller verbraucht wurden. Ein weiterer Hinweis auf die Existenz von kritischen Temperaturschwellen sind die Ergebnisse von Kunii (1982). Er untersuchte das Wachstum von *Elodea nuttallii* bei niedrigen Temperaturen und zeigte, dass zwischen 8°C und 12°C ebenfalls ein kritischer Schwellenwert nachweisbar ist.

Auch für den annualen Makrophyten *Najas intermedia* konnte der Einfluss einer erhöhten Wassertemperatur auf das Wachstum bestätigt werden. Die Ergebnisse der in Klimakammern durchgeführten Wachstumsversuche zeigen, dass höhere Wassertemperaturen zu einem Anstieg des Wachstums bei *Najas intermedia* führen (Lehner, 2009; Kapitel 4). Das Wachstum von *Najas intermedia* nimmt, ähnlich wie bei *Elodea nuttalli*, bei einer Erhöhung der Wassertemperatur von 15°C auf 20°C deutlich zu. Im Gegensatz zu *Elodea nuttalli* ist jedoch auch bei einer weiteren Erhöhung der Wassertemperatur auf 25°C oder 30°C ein Anstieg des Wachstums erkennbar. Andererseits starben alle *Najas* - Pflanzen, die einer Temperatur von unter 15°C ausgesetzt waren, sowohl in den Laborexperimenten als auch in den Freilandversuchen, innerhalb weniger Tage ab. Der deutliche Anstieg des Wachstums von *Najas intermedia* bei einer Erhöhung der Wassertemperatur von 15°C auf 20°C und das Absterben der Pflanzen bei Temperaturen unter 15°C lässt den Schluss zu, dass auch hier zwei wichtige Schwellenwerte identifiziert wurden.

Die weiteren Untersuchungen zum Einfluss der Gewässereigenschaften auf *Elodea nuttalli* zeigen, dass dessen Wachstum nicht nur von der Wassertemperatur abhängt, sondern auch durch andere Parameter gefördert oder gehemmt werden kann. Es ist beispielsweise bekannt, dass das Wachstum von *Elodea* durch erhöhte Nährstoffkonzentrationen im Sediment gesteigert wird (Best et al., 1996), auch wenn *Elodea nuttalli* ihre Nährstoffe vornehmlich direkt aus dem Wasser aufnimmt (Angelstein und Schubert, 2008). Die in dieser Studie beschriebenen Dünge- und Sedimentversuche (Kapitel 5) bestätigen diese Beobachtung auch für natürliche Sedimente. Die Untersuchungen zeigen jedoch, dass dieser Effekt nur bei etablierten *Elodea* - Beständen auftritt. Die Nährstoffkonzentration im Sediment bzw. die Abwesenheit von Sediment hatte im Aquarienexperiment zunächst keine Auswirkungen auf das Wachstum und die Überlebensrate von Sprossstücken. Erst mit der Ausbildung eines Wurzelsystems, d.h. mit der Etablierung der Sprossstücke, konnte ein Einfluss der Nährstoffkonzentration im Sediment auf das Wachstum beobachtet werden. Eine weitere Beobachtung, die im Rahmen der Düngerversuche im Starnberger See gemacht wurde, ist, dass eine ausschließliche Erhöhung des pflanzenverfügbaren Phosphors im Sediment offensichtlich keinen direkten Einfluss auf das Wachstum von *Elodea nuttalli* hat (Kapitel 5), obwohl es sich um den limitierenden Faktor in Gewässern handelt (Schwoerbel und Brendelberger, 2005). Eine Zugabe von Stickstoff in Form von Ammonium oder einem Stickstoff-Phosphor-Gemisch hatte hingegen ein nachweislich stärkeres Wachstum zur Folge. Nach einer Störung der Pflanzen in Form einer Mahd änderte sich die Reaktion der *Elodea*-Pflanzen grundlegend. Die mit Stickstoff und Phosphor gedüngten Pflanzen wiesen nach der Mahd ein deutlich geringeres Wachstum auf. Im Gegensatz dazu war das Wachstum der nur mit Phosphor gedüngten Pflanzen stark erhöht. Die Ursache für diesen Effekt, der in einer ähnlichen Form schon von Best et. al (1996) beobachtet wurde, ist bis jetzt unbekannt und sollte in weiteren Untersuchungen geklärt werden.

Die Daten, die durch die verschiedenen Wachstumsversuche mit *Najas intermedia* gewonnen wurden, geben Aufschluss über den Einfluss, den das Sediment auf das Wachstum von *Najas intermedia* hat. Es zeigt sich, dass das Sediment bzw. dessen Zusammensetzung das

Wachstum sowohl fördern als auch hemmen kann. Die Stärke des Sedimenteinflusses hängt allerdings von anderen Umweltfaktoren wie der Lichtintensität oder der Wassertemperatur ab (Kapitel 4). Die Ergebnisse der Freilandversuche zeigen, dass im moderat warmen Kochelsee aufgrund der niedrigen Wassertemperatur kein signifikanter Unterschied im Pflanzenwachstum in Abhängigkeit vom Sediment feststellbar war. In den Warmwasserseen, dem Eishaussee und dem Großer Ostersee, hatte das ausgewählte Substrat hingegen einen deutlichen Einfluss auf das Wachstum von *Najas intermedia*. Besonders im Eishaussee entwickelten sich die Pflanzen auf den verschiedenen Sedimenten sehr unterschiedlich, so dass die Abweichungen im Wachstum eindeutig auf die Eigenschaften des Substrates zurückgeführt werden können. *Najas intermedia* - Pflanzen, die auf einem Sediment mit hohen Konzentrationen an pflanzenverfügbaren Nährstoffen wuchsen, besaßen beispielsweise die höchsten Wachstumsraten. Pflanzen auf einem Sediment mit geringen Konzentrationen an pflanzenverfügbaren Nährstoffen, aber einer hohen Gesamtkonzentration an Nährstoffen, entwickelten sich hingegen etwas langsamer. Die Wachstumsraten waren jedoch im Vergleich zu den *Najas* - Pflanzen auf nährstoffarmen Sedimenten deutlich höher. Dass *Najas intermedia* trotz der geringen Konzentration an pflanzenverfügbaren Nährstoffen ein hohes Wachstum aufwies, kann durch eine besondere Fähigkeit dieser Art erklärt werden. *Najas intermedia* gehört zu einer Gruppe von Makrophyten, die in der Lage sind, durch eine Verlagerung von Sauerstoff in den Wurzelbereich die mikrobielle Freisetzung von gebundenen Nährstoffen zu fördern (Carpenter et al., 1983; Chen und Barko, 1988). Auf Sedimenten mit geringen Konzentrationen an pflanzenverfügbaren Nährstoffen und Gesamtnährstoffen wuchs *Najas intermedia* am schlechtesten. Auffällig bei diesen Sedimenten ist andererseits, dass sich die Pflanzen trotz ähnlicher Nährstoffkonzentrationen deutlich unterschiedlich entwickelten. Die Ursache hierfür ist die Festigkeit der Sedimente, die das Eindringen der Wurzeln beeinflusst. Nach Handley und Davy (2002) kann die Wurzelbildung von *Najas intermedia* durch Sediment mit einer hohen Eindringfestigkeit gehemmt werden, was zu einer reduzierten Nährstoffaufnahme und somit zu einem gehemmten Wachstum führt. Somit kann die Eindringfestigkeit des Sediments das Wachstum von *Najas intermedia* entscheidend beeinflussen.

Die Sprossstücke von *Elodea nuttallii* zeigten eine deutliche Reaktion auf die Veränderung der Lichtintensität (Kapitel 5). Eine Abschwächung der Lichtintensität auf 86 $\mu\text{mol Photonen m}^{-2}\text{s}^{-1}$ bzw. 32 $\mu\text{mol Photonen m}^{-2}\text{s}^{-1}$ führte im Vergleich zu einer Abschwächung auf 161 $\mu\text{mol Photonen m}^{-2}\text{s}^{-1}$ zu einer starken Hemmung des Wachstums. Etablierte Bestände, wie sie Angelstein und Schubert (2009) in ihren Lichtversuchen verwendeten, zeigten erst ab einer Abschwächung der Lichtintensität auf 51 bis 33 $\mu\text{mol Photonen m}^{-2}\text{s}^{-1}$ einen signifikanten Rückgang des Wachstums. Eine Hemmung des Wachstums konnte jedoch nur bei längeren Sprossstücken von *Elodea nuttallii* beobachtet werden. Kurze Sprossstücke zeigten hingegen eine Zunahme des Wachstums bei Abschwächung der Lichtintensität. Diese Beobachtung widersprach allen bisherigen Erwartungen gegenüber *Elodea nuttallii*. Kunii (1984a), sowie Angelstein und Schubert (2009) wiesen nach, dass niedrige Lichtintensitäten die Photosyntheserate reduzieren, was zu einem Abbau der in der Pflanze gespeicherten Stärke

führt. Folglich hätte sich das Wachstum der kurzen *Elodea nuttallii* Sprossstücke in den beschatteten Aquarien deutlich verringern müssen. Eine Erklärung für diese abnormale Entwicklung der kurzen Sprossstücke konnte jedoch im Rahmen der durchgeführten Experimente nicht gefunden werden.

Ähnlich wie bei dem zuvor erwähnten Versuch mit unterschiedlichen Wassertemperaturen, konnte auch bei den Versuchen mit unterschiedlichen Lichtintensitäten eine verringerte Überlebenswahrscheinlichkeit der ein und zwei Nodien langen Sprossstücke beobachtet werden. Auffällig ist jedoch, dass in den unbeschatteten Kontrollaquarien 20% bis 40% mehr Pflanzen starben als in den Aquarien mit einer Lichtabschwächung um 25%. Im Gegensatz dazu starben die drei bis vier Nodien langen Sprossstücke erst bei einer Abschwächung des Lichtes um 85%. Da Angelstein und Schubert (2009) *Elodea nuttallii* als eine an Schwachlicht angepasste Art beschreiben, ist die erhöhte Sterberate der ein und zwei Nodien langen Sprossstücke auf eine Hemmung der Photosynthese durch Starklicht zurückzuführen, welche die kleinen Bruchstücke aufgrund mangelnder Nährstoffreserven nicht kompensieren konnten.

Die Wachstumsversuche mit *Najas intermedia* im Freiland zeigten, dass neben der Wassertemperatur und dem Sediment auch das Licht einen Einfluss auf das Wachstum der Art hat. Im selben Zeitraum und bei annähernd gleicher Temperatur war das Wachstum der Pflanzen am Standort im Großen Ostersee signifikant niedriger als am Standort im Eishaussee (Kapitel 4). Beide Versuchsstandorte unterschieden sich nur in der Lichtintensität, die im Bereich der exponierten *Najas* - Pflanzen gemessen wurde. Trotz großer Überschneidungen war die Lichtintensität im Eishaussee deutlich höher als im Großen Ostersee und unterlag gleichzeitig geringeren Schwankungen (Eishaussee: 12,6 - 58,4 W m⁻²; Gr. Ostersee: 3,4 - 40,3 W m⁻²). Diese Tatsache deutet darauf hin, dass die unterschiedliche Entwicklung der Pflanzen auf das ihnen zur Verfügung stehende Licht zurückzuführen ist.

Der Einfluss der Gewässereigenschaften auf die Entwicklung und das Wachstum von *Elodea nuttallii* und *Najas intermedia* ist sehr komplex und konnte im Rahmen der Doktorarbeit nur begrenzt erforscht werden. Die Untersuchungen zeigen jedoch, dass *Elodea nuttallii* und *Najas intermedia* von erhöhten Wassertemperaturen profitieren können, besonders wenn bestimmte Schwellenwerte aufgrund steigender Wassertemperaturen überschritten werden (IPCC, 2007b; Wasserwirtschaft, 2011). In diesem Fall werden sowohl *Najas intermedia* als auch *Elodea nuttallii* deutlich in ihrer Entwicklung und ihrer Ausbreitung gefördert. Zudem konnte aufgezeigt werden, dass außer der Wassertemperatur weitere Faktoren das Wachstum und die Überlebenswahrscheinlichkeit der Pflanzen beeinflussen. Bei beiden Arten erwies sich die Verfügbarkeit von Licht als ein wichtiger Faktor. Auch der Einfluss des Sediments bzw. der Sedimentzusammensetzung auf das Pflanzenwachstum konnte eindeutig nachgewiesen werden.

8.2. Phänologie und Entwicklung invasiver Arten

Durch die phänologischen Daten, die während der Freilandbeobachtungen (Kapitel 4) und der Wachstumsversuche (Kapitel 6) gesammelt wurden, konnten neue Erkenntnisse bezüglich der Entwicklung von *Najas intermedia* gewonnen werden. Es zeigt sich, dass die phänologische Entwicklung männlicher und weiblicher *Najas intermedia* – Pflanzen deutlich voneinander abweicht. Männliche *Najas* wachsen und entwickeln sich in der Regel schneller als die weiblichen Pflanzen. In den Gewässern Starnberger See und Waginger See beispielsweise blühten die männlichen Pflanzen während der Freilandbeobachtungen bereits eine bis vier Wochen vor den weiblichen *Najas* und begannen kurz nach dem Erscheinen der ersten weiblichen Blüten abzusterben. Triest et al. (1989) beschreibt für einen Karyotypen von *Najas marina* L., bei dem es sich mit hoher Wahrscheinlichkeit um *Najas intermedia* handelt, ähnliche Beobachtungen für mehrere europäische Gewässer. Die phänologischen Daten der im Freiland durchgeführten Wachstumsversuche bestätigen diesen Befund. Männliche *Najas intermedia* entwickelten in den Wachstumsexperimenten deutlich höhere Wachstumsraten als die weiblichen *Najas*, unabhängig vom Versuchsstandort oder dem verwendeten Substrat.

Die Unterschiede in der Entwicklung von männlichen und weiblichen *Najas intermedia* sind vermutlich auf die jeweilige Rolle der Geschlechter bei der Fortpflanzung zurückzuführen. Die einzige Aufgabe der männlichen Pflanzen ist es ausreichend Pollen zu produzieren, um eine Bestäubung sicherzustellen und diese Aufgabe endet mit der Freisetzung des Pollens. Die weiblichen Pflanzen hingegen müssen neben der Blütenbildung auch die Reifung des Samens gewährleisten (Cox, 1981). Folglich sind die männlichen Pflanzen in der Lage mehr Ressourcen für das Wachstum und die Entwicklung aufzuwenden als die weiblichen Pflanzen. Dies ermöglicht es den männlichen *Najas* schneller zu wachsen und früher zu blühen. Durch die verschiedenen Rollen der Geschlechter bei der Fortpflanzung kann auch die zeitliche Diskrepanz zwischen männlichen und weiblichen *Najas intermedia* bzw. das frühe Absterben der männlichen *Najas*-Pflanzen erklärt werden. Beide Geschlechter besiedeln innerhalb eines Gewässers die gleichen Standorte und üben auf das jeweils andere Geschlecht einen Konkurrenzdruck aus, da sie um dieselben Ressourcen konkurrieren. Durch das Absterben der männlichen Pflanzen nach Erfüllung der notwendigen Aufgabe, das heißt nach der Abgabe des Pollens in das Wasser, wird jedoch der Konkurrenzdruck auf die weiblichen *Najas* reduziert und somit die Wahrscheinlichkeit einer erfolgreichen Samenreifung erhöht.

Des Weiteren zeigten die Versuche, dass die Wassertemperatur einen kritischen Einfluss auf die Phänologie und somit die Verbreitung der Art hat. Sowohl bei den Versuchen im Freiland als auch bei den Wachstumsversuchen im Labor konnte festgestellt werden, dass eine Wassertemperatur von mindestens 20°C notwendig ist, um die Blütenbildung einzuleiten. So konnten beispielsweise nur in den Aquarien mit Wassertemperaturen von 20°C und mehr Blüten- oder Samenbildung nachgewiesen werden (Lehner, 2009; Kapitel 4). Die Wachstumsexperimente, die in ausgewählten Seen mit unterschiedlicher Temperatur durchgeführt wurden, spiegeln dieses Ergebnis ebenfalls wider (Kapitel 4). Unabhängig vom verwendeten Sediment wurden nur an Pflanzen, die in einem der sogenannten

Warmwasserseen, wie zum Beispiel dem Eishausee, wuchsen, Blüten gefunden. Die im moderat warmen Kochelsee und im Kaltwassersee Sengsee ausgebrachten *Najas intermedia* bildeten hingegen keine Blüten.

Die Ergebnisse aus Kapitel 6 bestätigen die These, dass *Najas intermedia* von steigenden Wassertemperaturen profitiert. Die Beobachtungen und Versuche zeigen, dass die Wassertemperatur, besonders aber die Überschreitung des Schwellenwertes von 20°C, kritisch für die Vermehrung der Art ist. Da, als Folge des Klimawandels die Wassertemperaturen der bayerischen Seen kontinuierlich steigen (IPCC, 2007b; Wasserwirtschaft, 2011), ist es wahrscheinlich, dass immer mehr Gewässer diesen kritischen Schwellenwert erreichen oder sogar überschreiten werden. Somit fördert der Klimawandel die Verbreitung von *Najas intermedia* und erhöht folglich die Invasionsgefahr für Bayerns Seen.

8.3. Managementmethoden

Die flächige Ausbringung von Jutegewebe erwies sich als sehr effektive Maßnahme, um das Wachstum von *Najas intermedia* durch Beschattung zu unterdrücken (Kapitel 7). Auf keiner der abgedeckten Flächen war *Najas intermedia* in der Lage, durch das Gewebe zu wachsen oder die Standorte auf andere Weise zu besiedeln. Das Material erwies sich hingegen weniger effektiv in der Verdrängung von *Elodea nuttallii* – Beständen (Kapitel 7). Die mit den Jutematten bedeckten Pflanzensprossen waren nicht in der Lage, durch das Gewebe zu wachsen. Einigen *Elodea* - Sprosse, die auf das Material geschwemmt worden waren, gelang es jedoch, durch die Jutematten hindurch Wurzeln zu bilden und so einzelne Bereiche zu besiedeln. Ähnliche Probleme zeigten sich auch im Versuch von Caffrey et al. (2007; 2010). Dort war *Elodea nuttallii* jedoch nicht nur in der Lage durch das Material zu wurzeln, sondern konnte aufgrund einer zu großen Maschenweiten durch die Jutematten hindurch wachsen. Besonders erfolgreich in der Wiederbesiedlung war *Elodea nuttallii* im eutrophen Karpfsee. Dort entwickelte sich eine Algenschicht auf der Matte, welche das Gewebe abdichtete und den Gasaustausch zwischen Sediment und Wasser verhinderte. In der Folge führte eine starke Gasentwicklung unter der Matte zur Bildung von Falten, in welchen sich größere Sedimentmengen ansammelten. Diese Sedimentansammlungen ermöglichten es *Elodea nuttallii* wiederum, sich auf dem Jutegewebe auszubreiten. Zusätzlich verringerte sich durch die Faltenbildung die abgedeckte Fläche und dadurch auch die Effektivität der Beschattung um circa 1/3. *Elodea* erreichte jedoch an keinem abgedeckten Standort eine vergleichbare Bestandsdichte oder -höhe wie in den benachbarten Kontrollflächen. Insgesamt erwiesen sich die Jutematten, trotz der erwähnten Probleme, als deutlich effektiver in der Unterdrückung von *Elodea nuttallii* als das von Caffrey et al. (2007; 2010) verwendete Material. Das Jutegewebe hatte außerdem einen nachweisbaren Langzeiteffekt auf die Bestände von *Elodea nuttallii* und *Najas intermedia*. Auf allen behandelten Flächen, besonders aber an den Standorten mit *Najas intermedia*, entwickelten sich im Folgejahr deutlich weniger *Najas*- und *Elodea* - Pflanzen als auf den Kontrollflächen.

Einige heimische, nicht invasive Makrophyten waren in der Lage, durch das Jutegewebe zu wachsen und stabile Populationen zu bilden. Diese Arten umfassten unter anderem *Myriophyllum spicatum* L., *Potamogeton friesii* Rupr., *Potamogeton pusillus* L. und verschiedene Characeen, wie zum Beispiel *Chara aspera* C.L.Willdenow. Im See Freigericht-Ost konnte eine Zunahme an *Potamogeton pusillus* und Characeen auf den behandelten Flächen festgestellt werden. Es zeigte sich allerdings, dass im Verlauf des Versuches keine neuen Arten in die abgedeckten Flächen einwanderten. Dies wurde besonders auf der Versuchsfläche Waginger See deutlich, wo aufgrund fehlender Nachfolgevegetation die behandelte Fläche vegetationsfrei blieb. Die Anzahl an nicht-invasiven, heimischen Arten konnte somit nicht erhöht werden.

Die Ergebnisse des Feldversuchs zeigen, dass Jute dazu geeignet ist, Bestände von invasiven Makrophyten wie *Najas intermedia* und *Elodea nuttallii* zu unterdrücken, während das Material gleichzeitig das Wachstum und die Ausbreitung heimischer, nicht invasiver Arten ermöglicht. Die Effektivität, mit der die jeweils unerwünschte Art unterdrückt wird, hängt jedoch von mehreren Parametern ab. So erwies sich das Management von bereits etablierten *Elodea* - Beständen im Ringsee und im Karpfsee als erfolgreich, dennoch konnte das Jutegewebe nicht verhindern, dass sich neue Sprosstücke auf den behandelten Flächen verwurzeln. Ein weiteres Problem bildete die im eutrophen Karpfsee entstandene Algenschicht, welche zu einer großen Gasansammlung führte und so den Managementenerfolg deutlich reduzierte. Dass in der Managementmethode mit Jutematten jedoch ein großes Potential steckt, zeigt sich nicht zuletzt dadurch, dass *Najas intermedia* an allen Standorten erfolgreich unterdrückt wurde und dass sowohl *Elodea nuttallii* als auch die verwandte Art *Elodea canadensis* nach der Behandlung mit deutlich geringeren Dichten auftraten.

Durch eine Modifizierung der Materialien könnten einige der aufgetretenen Probleme gelöst werden. Eine Gasanstauung, wie sie beispielsweise im eutrophen Karpfsee beobachtet wurde, könnte durch spezielle Austrittsöffnungen, wie zum Beispiel Einsätze mit grobmaschigem Gewebe oder einfach Einschnitte im Gewebe, verhindert werden. Eine andere Möglichkeit, die Effizienz der Jutematte noch zu steigern, wäre die Einbringung von Samen oder Oosporen heimischer Arten in das Gewebe. Somit könnte zusätzlich zu der Unterdrückung der invasiven Arten die Ausbreitung nicht-invasiver, heimischer Arten aktiv gefördert werden. Inwieweit jedoch diese Überlegungen umsetzbar sind und wie sich damit der Erfolg der Methode steigern lässt, muss in weiteren Untersuchungen geklärt werden.

8.4. Charakterisierung invasionsgefährdeter Seen

Die Ergebnisse und Erkenntnisse, die während der Experimente gesammelt wurden ermöglichen es, eine Aussage über die Umweltbedingungen zu treffen, die notwendig sind, um ein Gewässer als invasionsgefährdet einzustufen. Die Wassertemperatur erwies sich als entscheidender Faktor in Bezug auf die Invasionsgefährdung, besonders für invasive Arten wie *Najas intermedia*. Seen mit Wassertemperaturen unter 15°C waren für *Najas intermedia* als Lebensraum ungeeignet und in Gewässern mit mittleren Wassertemperaturen unter 20°C

konnte keine Blütenbildung festgestellt werden. Das Wachstum wurde ebenfalls durch die Wassertemperatur beeinflusst. Temperaturen von 20°C oder mehr führten zu einem sprunghaften Anstieg im Wachstum von *Najas intermedia*. Folglich müssen alle Gewässer als gefährdet betrachtet werden, die im Bereich des Litorals Wassertemperaturen von 20°C oder mehr erreichen. Anhand der Daten, welche durch die phänologischen Beobachtungen an *Najas intermedia* gesammelt wurden, ist es möglich die notwendige Dauer für die 20°C-Periode abzuschätzen. Der zeitliche Versatz der Blüte von männlichen und weiblichen *Najas* – Pflanzen von bis zu einem Monat bedeutet, dass mindestens in einem Zeitraum von einem Monat eine Wassertemperatur von 20°C oder mehr erreicht werden muss, damit die Blütenbildung, die Pollenfreisetzung und die Bestäubung gewährleistet ist. Sollte dies nicht der Fall sein, ist eine Vermehrung unwahrscheinlich und somit die Invasionsgefahr gering.

Ähnliche Temperaturgrenzen konnten für *Elodea nuttallii* jedoch nicht bestimmt werden. Es zeigte sich im Verlauf der Studie, dass Wassertemperaturen von 20°C die Sterberate kleiner Sprossstücke erhöhen, aber keine der getesteten Wassertemperaturen erwies sich als kritisch für das Überleben oder die Vermehrung der Art. Einzig der deutliche Anstieg der Wachstumsrate bei Wassertemperaturen über 15°C gibt einen Hinweis darauf, dass Warmwasserseen einer höheren Invasionsgefahr unterliegen als Kaltwasserseen oder Gewässern mit moderaten Temperaturen. Die Untersuchungen von Kunii (1981; 1982), über das Wachstum und Überleben von *Elodea nuttallii* im Winter zeigen, dass kritische Wassertemperaturen für *Elodea nuttallii* im Bereich der Wintertemperaturen zu finden sind. *Elodea nuttallii* war in den von Kunii (1981; 1982) durchgeführten Aquariexperimenten in der Lage bei Wassertemperaturen über 4°C aktiv zu wachsen. Da *Elodea nuttallii* aufgrund der rein vegetativen Vermehrung gezwungen ist als Pflanze zu überwintern können längere Perioden unter 4°C zum Absterben der Pflanzen führen. Um diese Theorie zu bestätigen, sind jedoch weitere Forschungen in Bezug auf die Auswirkungen von niedrigen Wassertemperaturen auf die Physiologie von *Elodea nuttallii* notwendig.

Der Einfluss der Lichtintensität auf *Najas intermedia* konnte in der Studie nicht ausführlich genug behandelt werden, um eine genaue Aussage darüber zu treffen wie das Lichtklima in einem See die Invasionsgefährdung beeinflusst. Es konnte jedoch gezeigt werden, dass eine niedrige Lichtintensität das Wachstum hemmt. Weiterhin ist bekannt, dass *Najas* – Pflanzen erst bei einer Lichtintensität von weniger als 5 $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ nicht mehr in der Lage sind ein Gewässer zu besiedeln bzw. aus bereits besiedelten Gewässern wieder verschwinden (Agami et al., 1980). Eine Trübung des Wassers kann folglich die Invasionsgefahr durch *Najas intermedia* senken.

Die Experimente mit *Elodea nuttallii* Sprossstücken und die Ergebnisse von Kunii (1984a) und Angelstein und Schumann (2009) erlauben es abzuschätzen, welches Lichtklima in einem invasionsgefährdeten See vorherrschen muss. Eine hohe Lichtintensität senkt die Überlebenswahrscheinlichkeit von *Elodea* - Sprossstücken und hemmt das Wachstum von etablierten *Elodea*-Beständen (Angelstein und Schubert, 2009). Somit sind Klarwasserseen weniger gefährdet als Gewässer, die zum Beispiel durch planktische Algen oder Huminstoffe

getrübt sind. Untersuchungen über das Wachstum von *Elodea nuttallii* im Winter (Kunii, 1981; Kunii, 1984b) zeigen zudem, dass die Lichtintensität einen kritischen Einfluss auf die Überwinterung der Pflanzen hat. *Elodea nuttallii* muss, wie zuvor erwähnt, als Pflanze überwintern, das heißt sie muss Photosynthese betreiben oder die im Spross gespeicherte Stärke verbrauchen um zu überleben. Lange Perioden der Dunkelheit, zum Beispiel durch Eisbedeckung oder Schwebstoffe, können folglich zum Absterben der Pflanze führen. Welche Dauer der Abdunkelung notwendig ist, um das Absterben der *Elodea* – Pflanzen zu bewirken, muss jedoch in weiteren Experimenten erforscht werden.

Die Zusammensetzung und die Nährstoffkonzentration des Sediments sind kritische Faktoren für die Einstufung der Invasionsgefahr, die für ein Gewässer von *Najas intermedia* ausgeht. Die Wachstumsversuche auf verschiedenen Sedimenten haben gezeigt, dass das Sediment einen großen Einfluss auf das Wachstum von *Najas* – Pflanzen hat und dass auch die erfolgreiche Fortpflanzung von *Najas intermedia* vom Sediment abhängig ist. Nährstoffarme Sedimente ($< 60 \text{ mg P}_2\text{O}_5\text{-P kg}^{-1}$) hemmen sowohl das Wachstum als auch die Blütenbildung der Art. Aus diesen Ergebnissen lässt sich schließen, dass die Nährstoffaufnahme von *Najas* – Pflanzen vornehmlich über die Wurzeln geschieht. Gewässer mit nährstoffarmen Sedimenten sind folglich nicht invasionsgefährdet. Seen mit feinkörnigem Sediment, welches über einen hohen Eindringwiderstand verfügt, sind basierend auf den Ergebnissen der Wachstumsversuche und der Experimente von Handley und Davy (2002) als nur gering gefährdet anzusehen. Dichtes Sediment hemmt die Wurzelbildung und das Wurzelwachstum von *Najas intermedia*. Da eine ausreichende Nährstoffaufnahme über die Wurzel für *Najas intermedia* entscheidend ist, führt eine Hemmung des Wurzelwachstums zu einer schlechten Nährstoffversorgung, was wiederum das Pflanzenwachstum hemmen kann oder sogar zum Absterben der Pflanze führen kann.

Im Gegensatz zu *Najas intermedia* konnte für *Elodea nuttallii* kein limitierender Einfluss des Sediments auf die Besiedelung von Gewässern nachgewiesen werden. In den durchgeführten Experimenten und in den Untersuchungen von Best et al. (1996) zeigte sich, dass erhöhte Nährstoffkonzentrationen im Sediment das Wachstum von *Elodea nuttallii* steigern. Dieser Effekt trat jedoch nur bei etablierten *Elodea*-Beständen auf. Die Nährstoffkonzentration bzw. die Abwesenheit von Sediment hatte hingegen keine Auswirkungen auf das Wachstum und die Überlebensrate von Sprosstücken. Der Grund für dieses Ergebnis ist die Tatsache, dass *Elodea nuttallii* die notwendigen Nährstoffe vornehmlich aus dem Wasser aufnimmt und somit nicht auf die Nährstoffe im Sediment angewiesen ist (Angelstein und Schubert, 2008). Deshalb ist es nicht möglich, die Invasionsgefahr durch *Elodea nuttallii* an Hand des Sediments zu bestimmen.

9. Fazit

Die im Verlauf der vorliegenden Doktorarbeit gewonnenen Ergebnisse zeigen, dass die invasive Ausbreitung heimischer und neophytischer Wasserpflanzen von verschiedenen Faktoren, besonders aber von der Temperatur, in einem Gewässer abhängt. Dies bekräftigt die am Anfang der Arbeit aufgestellte These, dass der Klimawandel das Problem der invasiven Makrophyten noch verstärken wird.

Der Einfluss einiger Umweltfaktoren, z.B. dem Licht, konnte nur in begrenztem Umfang untersucht werden. Viele dieser Faktoren werden vom Klimawandel beeinflusst und könnten sich somit in Zukunft verändern. Deshalb sind in diesem Bereich noch ausführlichere Untersuchungen notwendig, um die Langzeitfolgen genau abschätzen zu können. Besonders die klimabedingten Veränderungen der Lichtverhältnisse in einem Gewässer, d.h. die Anzahl und Dauer der Turbid- und Klarwasserstadien, kann sich entscheiden auf die Ausbreitung von invasiven Arten auswirken.

Neben den bekannten invasiven Arten stellen die bis jetzt weitgehend unbeachteten potenziell-invasiven Makrophyten eine weitere Gefahr für die deutschen Gewässer dar. Über viele der nicht-heimischen Arten, die in Aquarien oder Teichen ausgebracht werden, ist nur wenig bezüglich ihrem invasiven Potenzials bekannt. Häufig stammen diese aus tropischen oder subtropischen Gebieten und sind somit nicht an die in Deutschland herrschenden klimatischen Bedingungen angepasst, einige der verfügbaren Arten kommen jedoch aus Gebieten in Asien oder Amerika die klimatisch mit Mitteleuropa vergleichbar sind. Inwieweit diese Makrophyten eine akute Gefahr für die deutschen Gewässer darstellen bzw. ob diese Arten bedingt durch den Klimawandel in Zukunft zu einem Problem werden sollte in weiteren Untersuchungen geklärt werden.

Insgesamt lässt sich somit feststellen, dass es auf dem Gebiet der klimabedingten Invasionen noch deutlichen Forschungsbedarf gibt, um gesicherte Aussagen darüber zu treffen wie sich die invasiven Arten in Zukunft entwickeln und welche Präventiv- bzw. Gegenmaßnahmen erfolgversprechend sind.

10. Literatur

- Agami, M., Beer, S. und Waisel, Y., 1980. Growth and photosynthesis of *Najas marina* L. as affected by light intensity. *Aquatic Botany* 9, 285-289.
- Angelstein, S. und Schubert, H., 2008. *Elodea nuttallii*: uptake, translocation and release of phosphorus. *Aquatic Biology*, 209-216.
- Angelstein, S. und Schubert, H., 2009. Light acclimatisation of *Elodea nuttallii* grown under ambient DIC conditions. *Plant Ecology* 202, 91-101.
- Barrat-Segretain, M. H., 2005. Competition between invasive and indigenous species: impact of spatial pattern and developmental stage. *Plant Ecology* 180, 153-160.
- Barrat-Segretain, M. H., Elger, A., Sagnes, P. und Puijalón, S., 2002. Comparison of three life-history traits of invasive *Elodea canadensis* Michx. and *Elodea nuttallii* (Planch.) H. St. John. *Aquatic Botany* 74, 299-313.
- Bayer, T. K., Burns, C. W. und Schallenberg, M., 2013. Application of a numerical model to predict impacts of climate change on water temperatures in two deep, oligotrophic lakes in New Zealand. *Hydrobiologia* 713, 53-71.
- Bayerisches Landesamt für Umweltschutz 2005: Ammersee - Makrophyten-Kartierungen 1986/87 und 2000/01. München, Bayerisches Landesamt für Umwelt, 92.
- Bayerisches Staatsministerium für Umwelt, G. u. V., 2005: Rote Liste der gefährdeten Tiere und Gefäßpflanzen Bayerns G. u. V. Bayerisches Staatsministerium für Umwelt. München, Bayerisches Staatsministerium für Umwelt, Gesundheit und Verbraucherschutz, 183.
- Beaver, J. R., Casamatta, D. A., East, T. L., Havens, K. E., Rodusky, A. J., James, R. T., Tausz, C. E. und Buccier, K. M., 2013. Extreme weather events influence the phytoplankton community structure in a large lowland subtropical lake (Lake Okeechobee, Florida, USA). *Hydrobiologia* 709, 213-226.
- Best, E. P. H., Woltman, H. und Jacobs, F. H. H., 1996. Sediment-related growth limitation of *Elodea nuttallii* as indicated by fertilization experiment. *Freshwater Biology*; 36; 33-44.
- Blenckner, T., Adrian, R., Livingstone, D. M., Jennings, E., Weyhenmeyer, G. A., George, D. G., Jankowski, T., Järvinen, M., Aonghusa, C. N., Noges, T., et al., 2007. Large-scale signatures in lakes across Europe: a meta-analysis. *Global Change Biology* 13, 1314-1326.
- Caffrey, J. M. und Acevedo, S., 2007: Status and management of *Lagarosiphon major* in Lough Corrib - 2007, Central Fisheries Board, Dublin, 119.
- Caffrey, J. M., Millane, M., Evers, S., Moran, H. und Butler, M., 2010. A novel approach to aquatic weed control and habitat restoration using biodegradable jute matting. *Aquatic Invasions* 5, 123-129.
- Carpenter, S. R., Elser, J. J. und Olson, K. M., 1983. Effects of roots of *Myriophyllum verticillatum* L. on sediment redox conditions. *Aquatic Botany* 17, 243-249.
- Casper, S. J. und Krausch, H.-D., 1980. *Pteridophyta und Anthophyta*, 1. Teil - *Lycopodiaceae bis Orchidaceae* - A. Stuttgart New York, Gustav Fischer Verlag.

- Casper, S. J. und Krausch, H.-D., 1981. Pteridophyta und Anthophyta, 2. Teil - Saururaceae bis Asteraceae - A. Stuttgart New York, Gustav Fischer Verlag.
- Chen, R. L. und Barko, J. W., 1988. Effects of freshwater macrophytes on sediment chemistry. *Journal of Freshwater Ecology* 4, 279-289.
- Cox, P. A., 1981. Niche partitioning between sexes of dioecious plants. *Am. Nat.* 117, 295-307.
- David, A., 2009. Einfluss der Wassertemperatur auf Biomasse und Vitalität von *Elodea nuttallii* Diplomarbeit, Technische Universität München.
- Di Nino, F., 2005. Response of *Elodea nuttallii* (Planch.) H. St. John to manual harvesting in the north-east of France. *Hydrobiologica* 551, 147-157.
- Eckehart, J., Jäger, F. E., Hanelt, P. und Müller, G. K., 2008. Rothmaler - Exkursionsflora von Deutschland. Berlin Heidelberg, Akademischer Verlag.
- Fesq-Martin, M., Lang, A. und Peters, M., 2008. Der Starnberger See - Natur- und Vorgeschichte einer bayerischen Landschaft. München, Dr. Friedrich Pfeil Verlag.
- Handley, R. und Davy, A. J., 2002. Seedling root establishment may limit *Najas marina* L. to sediments of low cohesive strength. *Aquatic botany* 73, 129-136.
- Hegi, G., 1981. Pteridophyta, Spermatophyta. Berlin Hamburg, Paul Parey Verlag.
- Hilt, S., Gross, E. M., Hupfer, M., Morscheid, H., Mählmann, J., Melzer, A., Poltz, J., Sandrock, S., Scharf, E.-M., Schneider, S., et al., 2006. Restoration of submerged vegetation in shallow eutrophic lakes - a guideline and state of the art in Germany. *Limnologica* 36, 155-171.
- Hofmann, G. und Schaumburg, J., 2005. Seesedimente in Bayern: Waginger-Tachinger See. Bayerisches Landesamt für Umwelt.
- Hussner, A., 2012. Alien aquatic plant species in European countries. *Weed Research* 52, 297-306.
- Hussner, A., Van de Weyer, K., Gross, E. M. und Hilt, S., 2010. Comments on increasing number and abundance of non-indigenous aquatic macrophyte species in Germany. *Weed Research* 50, 519-526.
- IPCC, C., 2007a. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, 2007. IPCC, Geneva, Switzerland, 976.
- IPCC, C., 2007b. Synthesis Report. IPCC, Geneva, Switzerland, 56.
- Keiz, K., 2013. Der Makrophytenindex - Langzeitstudie zur Bewertung der Nährstoffsituation der Osterseen (Bayern) seit 1981 Master Thesis, Technische Universität.
- Kohler, A., 1978. Methoden der Kartierung von Flora und Vegetation von Süßwasserbiotopen. *Landschaft und Stadt*; 10; 2; 73-85.
- Kunii, 1981. Characteristics of the winter growth of detached *Elodea nuttallii* (Planch.) St. John in Japan *Aquatic Botany* 11, 57-66.
- Kunii, H., 1982. The critical water temperature for the active growth of *Elodea nuttallii*. *Japanese Journal of Ecology* 32, 111-112.
- Kunii, H., 1984a. Effect of light intensity on the growth and buoyancy of detached *Elodea nuttallii* (Planch.) St. John during the winter. *Botanical Magazine-Tokyo* 97, 287-295.

- Kunii, H., 1984b. Seasonal growth and profile structure development of *Elodea nuttallii* (Planch.) St. John in pond Ojaga-ike, Japan. *Aquatic Botany* 18, 239-248.
- Lehner, S., 2009. Einfluss der Wassertemperatur auf Wachstum, Entwicklung und Keimung von *Najas marina* subsp. *Intermedia*. Diplomarbeit, Technische Universität München.
- McKee, D., Hatton, K., Eaton, J. W., Atkinson, D., Atherton, A., Harvey, I. und Moss, B., 2002. Effects of simulated climate warming on macrophytes in freshwater microcosm communities. *Aquatic Botany*, 71-83.
- Meis, S., Thackeray, S. J. und Jones, I. D., 2009. Effects of recent climate change on phytoplankton phenology in a temperate lake. *Freshwater Biology* 54, 1888-1898.
- Melzer, A., 1976. Makrophytische Wasserpflanzen als Indikatoren des Gewässerzustandes oberbayerischer Seen Doktorarbeit TUM Verlag, J.Cramer.
- Melzer, A., 1988. Der Makrophytenindex - Eine biologische Methode zur Ermittlung der Nährstoffbelastung von Seen - A Habilitation - intern, Technische Universität München.
- Melzer, A., 1999. Aquatic macrophytes as tools for lake management. *Hydrobiologia* 396, 181-190.
- Melzer, A., Harlacher, R. und Vogt, E., 1987: Verbreitung und Ökologie makrophytischer Wasserpflanzen in 50 bayerischen Seen. *ANL*. 6, 4-144.
- Melzer, A. und Schneider, S., 2001. Submerse Makrophyten als Indikatoren der Nährstoffbelastung von Seen VIII - .2.1. *Handbuch Angewandte Limnologie*, 14.
- Melzer, A., Zimmermann, S. und Schorer, A., 2003: Seelitorale in Bayern: Starnberger See, Makrophyten-Kartierungen 1979, 1989 und 2000. München, Bayerisches Landesamt für Wasserwirtschaft, 112.
- Mormul, R. P., Ahlgren, J., Ekvall, M. K., Hansson, L. und Brönmark, C., 2012. Water brownification may increase the invasibility of a submerged non-native macrophyte. *Biol. Invasions*, 2091-2099.
- Pip, E., 1989. Water temperature and freshwater macrophyte distribution. *Aquatic Botany* 34, 367-373.
- Podraza, P., Brinkmann, T., Evers, P., von Felde, D., Forst, U., Klopp, R., Knotte, H., Kühlmann, M., Kuk, M., Lipka, P., et al., 2008. F & E- Vorhaben im Auftrag des Ministeriums für Umwelt und Naturschutz, Landwirtschaft und Verbraucherschutz des Landes RW.
- Riis, T., Olesen, B., Clayton, J. S., Lambertini, C., Brix, H. und Sorrell, B. K., 2012. Growth and morphology in relation to temperature and light availability during the establishment of three invasive aquatic plant species. *Aquatic Botany* 102, 56-64.
- Schaumburg, J., Schranz, C., Stelzer, D. und Hofmann, G., 2007. Handlungsanweisung für die ökologische Bewertung von Seen zur Umsetzung der EU-Wasserrahmenrichtlinie: Makrophyten und Phytobenthos. Bayerisches Landesamt für Umwelt, 195.
- Schmieder, K., 1998: Submerse Makrophyten der Litoralzone des Bodensees 1993 im Vergleich mit 1978 und 1967. *Ber.Int. Gewässerschutzkomm. Bodensee*; 46; 98; 5-171.

- Schwoerbel, J. und Brendelberger, H., 2005. Einführung in die Limnologie, 9. Auflage - F. München, Elsevier GmbH.
- Triest, L., 1988: A revision of the genus *Najas* L. (Najadaceae) in the Old World. Brüssel, Koninklijke academie voor overzeese wetenschappen.
- Triest, L., Viinikka, Y. und Moshe, A., 1989. Isozymes as molecular markers for diploid and tetraploid individuals of *Najas marina* (Najadaceae). Pl. Syst. Evol. 166, 131-139.
- Ussery, T. A., Eakin, H. L., Payne, B. S., Miller, A. C. und Barko, J. W., 1997. Effects of benthic barriers on aquatic habitat conditions and macroinvertebrate communities. Journal of Aquatic Plant Management 35, 69-73.
- van de Weyer, K. und Hussner, A., 2008. Die aquatischen Neophyten (Gefäßpflanzen, Armleuchteralgen und Moose) Deutschlands - eine Übersicht. Deutsche Gesellschaft für Limnologie (DGL): erweiterte Zusammenfassung der Jahrestagung 2007, 4.
- Verburg, P. und Hecky, R. E., 2009. The physics of the warming of Lake Tanganyika by climate change. Limnology and Oceanography 54, 2418-2430.
- Voege, M., 1995. Langzeitbeobachtungen an *Elodea nuttallii* (Planch.) St. John in Norddeutschen Seen. Flor. Rundbr., 29, 189-193.
- Wasserwirtschaft, B. L. f., 1987: Verzeichnis der Seen in Bayern mit einem Kartenteil Teil I: Text. Bayerisches Landesamt für Wasserwirtschaft. 1, 5-566.
- Wasserwirtschaft, K.-K. u., 2009: Modellunterstützte Untersuchungen zum Einfluss des Klimas auf den Bodensee, Bayerisches Landesamt für Umwelt; Landesanstalt für Umwelt, Messungen und Naturschutz Baden-Württemberg; Landesamt für Umwelt, Wasserwirtschaft und Gewerbeaufsicht Rheinland-Pfalz; Deutscher Wetterdienst, 124.
- Wasserwirtschaft, K.-K. u., 2011: Klimawandel in Süddeutschland: Veränderungen von meteorologischen und hydrologischen Kenngrößen - Monitoringbericht 2011. KLIWA Monitoringberichte, Bayerisches Landesamt für Umwelt; Landesanstalt für Umwelt, Messungen und Naturschutz Baden-Württemberg; Landesamt für Umwelt, Wasserwirtschaft und Gewerbeaufsicht Rheinland-Pfalz; Deutscher Wetterdienst, 40.
- Weber-Oldecop, D. W., 1977. *Elodea nuttallii* (Planch.) St. John (Hydrocharitaceae), eine neue limnische Phanerogame der deutschen Flora. Arch. Hydrobiol. 79, 397-403.
- Wiedner, C., Rücker, J., Brüggemann, R. und Nixdorf, B., 2007. Climate change affects timing and size of populations of an invasive cyanobacterium in temperate regions. Oecologia 152, 473-484.
- Winder, M. und Schindler, D. E., 2004. Climatic effects on the phenology of lake processes. Global Change Biology 10, 1844-1856.

Influence of sediment on the growth of the invasive macrophyte *Najas marina* ssp. *intermedia* in lakes:

- Adrian, R., O'Reilly, C.M., Zagarese, H et al. 2009. Lakes as sentinels of climate change. *Limnology and Oceanography* 54, 2283-2297.
- Adrian, R., Wilhelm, S. & Gerten, D. 2006. Life history-traits of lake plankton species may govern their phenological response to climate warming. *Global Change Biology* 12, 652-661.
- Agami, M., Beer, S. & Waisel, Y. 1980. Growth and photosynthesis of *Najas marina* L. as affected by light intensity. *Aquatic Botany* 9, 285-289.
- Agami, M., Beer, S. & Waisel, Y. 1984a. Seasonal variations in the growth capacity of *Najas marina* L. as a function of various water depths at the Yarkon Springs, Israel. *Aquatic Botany* 19, 45-51.
- Agami, M., Eshel, A. & Waisel, Y. 1984b. *Najas marina* in Israel: Is it a halophyte or a glycophyte? *Physiologia Plantarum* 61, 634-636.
- Austin, J. & Colman, S. 2008. A century of temperature variability in Lake Superior. *Limnology and Oceanography* 53, 2724-2730.
- Barko, J.W., Gunnison, D. & Carpenter, S.R. 1991. Sediment interactions with submersed macrophyte growth and community dynamics. *Aquatic Botany* 41, 41-65.
- Barko, J.W. & Smart, R.M. 1981. Sediment-based nutrition of submersed macrophytes. *Aquatic Botany* 10, 339-352.
- Bayerisches Landesamt für Umweltschutz 2005. Ammersee - Makrophyten-Kartierungen 1986/87 und 2000/01. München, Bayerisches Landesamt für Umwelt, 92.
- Carpenter, S.R., Elser, J.J. & Olson, K.M. 1983. Effects of roots of *Myriophyllum verticillatum* L. on sediment redox conditions. *Aquatic Botany* 17, 243-249.
- Casper, S.J. & Krausch, H-D. 1980. Pteridophyta und Anthophyta, 1. Teil - Lycopodiaceae bis Orchidaceae. D. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, Germany.
- Chen, R.L. & Barko, J.W. 1988. Effects of freshwater macrophytes on sediment chemistry. *Journal of Freshwater Ecology* 4, 279-289.
- Handley, R. & Davy, A.J. 2002. Seedling root establishment may limit *Najas marina* L. to sediments of low cohesive strength. *Aquatic Botany* 73, 129-136.
- Knösche, R. 2008. Wiederfunde von *Najas marina* im Schollener See. *Mitteilungen zur floristischen Kartierung in Sachsen-Anhalt* 13, 41-51.
- Lenhart, B., Hamm, A., Harlacher, R. et al. 1995. Limnologische Entwicklung des Kochelsees 1979 - 1993. Bayerisches Landesamt für Wasserwirtschaft, München, Germany.
- Ludwig, G. & Schnittler, M. 1996. Rote Liste gefährdeter Pflanzen Deutschlands. . *Schriftreihe für Vegetationskunde* 28, 744.
- Melzer, A. 1976. Makrophytische Wasserpflanzen als Indikatoren des Gewässerzustandes oberbayerischer Seen. PhD thesis, Technische Universität München, Germany.
- Melzer, A., Zimmermann, S. & Schorer, A. 2003. Seelitorale in Bayern: Starnberger See, Makrophyten-Kartierungen 1979, 1989 und 2000. Bayerisches Landesamt für Wasserwirtschaft, München, Germany.

- Parry, M.L., Canziani, O.F., Palutikof, J.P., Van Der Linden, P.J. & Hanson, C.E. 2007. Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability. ICCP, Cambridge, UK.
- Pietsch W. 1981. Zur Bioindikation *Najas marina* L. s. l.- und *Hydrilla verticillata* L. fil. Royle-reicher Gewässer Mitteleuropas. Feddes Repertorium 92, 125-173.
- Triest, L. 1988a. A Revision of the genus *Najas* in the Old World. Mém. Acad. Roy. Sci., Belgium.
- Triest, L. 1988b. Electrophoretic polymorphism and divergence in *Najas marina* L. Najadaceae: Molecular markers for individuals, hybrids, cytodemes, lower taxa, ecodemes and conservation of genetic diversity. Aquatic Botany 33, 301-380
- Viinikka, Y. 1976. *Najas marina* L. Najadaceae. Karyotypes, cultivation and morphological variations. Annales Botanici Fennici 13, 119-131.

Influence of environmental conditions on the regenerative capacity and the survivability of *Elodea nuttallii* fragments:

- Angelstein, S. and Schubert, H., 2008. *Elodea nuttallii*: uptake, translocation and release of phosphorus. Aquatic Biology 3, 209-216.
- Angelstein, S. and Schubert, H., 2009. Light acclimatisation of *Elodea nuttallii* grown under ambient DIC conditions. Plant Ecology 202, 91-101.
- Angelstein, S., Wolfram, C., Rahn, K., Kiwel, U., Frimel, S., Merbach, I. and Schubert, H., 2009. The influence of different sediment nutrient contents on growth and competition of *Elodea nuttallii* and *Myriophyllum spicatum* in nutrient-poor waters. Fundamental and Applied Limnology 175, 49-57.
- Barrat-Segretain, M. H., 2001. Invasive species in the Rhone River floodplain (France): replacement of *Elodea canadensis* Michaux by *E. nuttallii* St. John in two former river channels. Archiv für Hydrobiologie 152, 237-251.
- Barrat-Segretain, M. H., 2005. Competition between invasive and indigenous species: impact of spatial pattern and developmental stage. Plant Ecology 180, 153-160.
- Barrat-Segretain, M. H. and Bornette, G., 2000. Regeneration and colonization abilities of aquatic plant fragments: effect of disturbance seasonality. Hydrobiologia 421, 31-39.
- Barrat-Segretain, M. H., Elger, A., Sagnes, P. and Puijalon, S., 2002. Comparison of three life-history traits of invasive *Elodea canadensis* Michx. and *Elodea nuttallii* (Planch.) H. St. John. Aquatic Botany 74, 299-313.
- Barrat-Segretain, M. H., Henry, C. P. and Bornette, G., 1999. Regeneration and colonization of aquatic plant fragments in relation to the disturbance frequency of their habitats. Archiv für Hydrobiologie 145, 111-127.
- Best, E. P. H., Woltman, H. and Jacobs, F. H. H., 1996. Sediment-related growth limitation of *Elodea nuttallii* as indicated by fertilization experiment. Freshwater Biology 36, 33-44.
- Cook, C. D. K. and Urmi-König, K., 1985. A revision of the genus *Elodea* (Hydrocharitaceae). Aquatic Botany 21, 111-156.
- Erhard, D. and Gross, E. M., 2006. Allelopathic activity of *Elodea canadensis* and *Elodea nuttallii* against epiphytes and phytoplankton. Aquatic Botany 85, 203-211.

-
- Erhard, D., Pohnert, G. and Gross, E. M., 2007. Chemical Defense in *Elodea nuttallii* Reduces Feeding and Growth of Aquatic Herbivorous Lepidoptera. *J.Chem. Ecol* 33, 1646-1661.
- Eugelink, A. H., 1998. Phosphorus uptake and active growth of *Elodea canadensis* Michx. and *Elodea nuttallii*(planch.) St.John. *Wat.Sci.Tech.*; 37; 3; 59-65.
- Herault, B., Bornet, A. and Tremolieres, M., 2008. Redundancy and niche differentiation among the European invasive *Elodea* species. *Biological Invasions* 10, 1099-1107.
- Hussner, A., 2012. Alien aquatic plant species in European countries. *Weed Research* 52, 297-306.
- Hussner, A., Van de Weyer, K., Gross, E. M. and Hilt, S., 2010. Comments on increasing number and abundance of non-indigenous aquatic macrophyte species in Germany. *Weed Research* 50, 519-526.
- Jones, J. I., Eaton, J. W. and Hardwick, K., 2000. The effect of changing enviromental variables in the surrounding water on the physiology of *Elodea nuttallii*. *Aquatic Botany* 66, 115-129.
- Kelly, D. J. a. I. H., 2005. Effects of invasive macrophytes on littoral-zone productivity and foodweb dynamics in a New Zealand high-country lake. *Journal of the North American Benthological Society* 25, 300-320.
- Kowarik, I., 2003. *Biologische Invasionen: Neophyten und Neozoen in Mitteleuropa*. Stuttgart, Eugen Ulmer GmbH.
- Kunii, 1981. Characteristics of the winter growth of detached *Elodea nuttallii* (Planch.) St. John in Japan *Aquatic Botany* 11, 57-66.
- Kunii, H., 1982. The critical water temperature for the active growth of *Elodea nuttallii*. *Japanese Journal of Ecology* 32, 111-112.
- Kunii, H., 1984a. Effect of light intensity on the growth and buoyancy of detached *Elodea nuttallii* (Planch.) St.John during the winter. *Botanical Magazine-Tokyo* 97, 287-295.
- Kunii, H., 1984b. Seasonal growth and profile structure development of *Elodeanuttallii* (Planch.) St. John in pond Ojaga-ike, Japan. *Aquatic Botany* 18, 239-248.
- Nagasaka, M., 2004. Changes in biomass and spatial distribution of *Elodea nuttallii* (Planch.) St. John, an invasive submerged plant, in oligomesotrophic Lake Kizaki from 1999 to 2002. *Limnology* 5, 129-139.
- Nino, D., Thiébaud, G. and Muller, S., 2005. Response of *Elodea nuttallii* (Planch.) H. St. John to manual harvesting in the North-East of France. *Hydrobiologia* 551, 147-157.
- Özbay, 2001. Testing growth of *Elodea nuttallii* (Planch.) St. John with different culture media. *Turkish Journal of Botany*, 239-244.
- Pieterse, A. H., Murphy, K. J. and u.a., 1990. *Aquatic Weeds - The Ecology and Management of Nuisance Aquatic Vegetation*, Oxford University Press.
- Richter, G., 1997. *Stoffwechselphysiologie der PflanzenPhysiologie und Biochemie des Primär- und Sekundärstoffwechsels*. Stuttgart New York, Thieme.
- Schwoerbel, J. and Brendelberger, H., 2005. *Einführung in die Limnologie*, 9. Auflage - E. München, Elsevier GmbH.
-

- Simpson, D. A., 1984. A short history of the introduction and spread of *Elodea Michx* in the British Isles. *Watsonia* 15, 1-9.
- Simpson, D. A., 1990. Displacement of *Elodea canadensis* Michx by *Elodea nuttallii* (Planch.) H. St John in the British Isles. *Watsonia* 18, 173-177.
- Tremp, H., 2001. Standortliche Differenzierung der Vorkommen von *Elodea canadensis* Michx. und *Elodea nuttallii* (Planch.) St. John in Gewässern der badischen Oberrheinebene. *Ber.Inst.Landschafts-Pflanzenökologie Univ.Hohenheim* 10, 19-32.
- Influence of the gender on growth and phenology of the dioecious macrophyte *Najas marina* ssp. *intermedia*:
- Agami, M., Beer, S. & Waisel, Y., 1980. Growth and photosynthesis of *Najas marina* L. as affected by light intensity. *Aquatic Botany* 9: 285-289.
- Agami, M. & Waisel, Y., 1984: Germination of *Najas marina* L. *Aquatic Botany* 19: 37-44.
- Angelstein, S. & Schubert, H., 2009. Light acclimatisation of *Elodea nuttallii* grown under ambient DIC conditions. *Plant Ecology* 202: 91-101.
- Casper, S. J. & Krausch, H.-D., 1980. Pteridophyta und Anthophyta, 1. Teil Lycopodiaceae bis Orchidaceae. - Stuttgart New York, Gustav Fischer Verlag.
- Cox, P. A., 1981: Niche partitioning between sexes of dioecious plants. *The American Naturalist* 117. 295-307.
- Doust, J. L. & Laporte, G., 1991: Population sex ratios, population mixtures and fecundity in a clonal dioecious macrophyte, *Vallisneria americana*. *Journal of Ecology*. 79. 477-489.
- Ellenberg, H., , H. E., Düll, R., Wirth, V., Werner, W. & Paulißen, D., 1992. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. Göttingen, Erich Goltze GmbH & Co.KG.
- Freeman, D. C., Klikoff, L. G. & Harper, K. T., 1979. Differential Resource Utilization by the Sexes of Dioecious Plants. - *Science* 192: 597-599.
- Handley, R. & Davy, A.J., 2002. Seedling root establishment may limit *Najas marina* L. to sediments of low cohesive strength. *Aquatic Botany* 73, 129-136.
- Handley, R. & Davy, A., 2005. Temperature effects on seed maturity and dormancy cycles in an aquatic annual, *Najas marina*, at the edge of its range. *Journal of Ecology*. 93: 1185-1193.
- Hoffmann, M., Sacher, M., Lehner, S., Raeder, U. & Melzer, A., 2013. Influence of sediment on the growth of the invasive macrophyte *Najas marina* ssp. *intermedia* in lakes. *Limnologica* 43: 265– 271.
- Kohler, A., 1978. Methoden der Kartierung von Flora und Vegetation von Süßwasserbiotopen. *Landschaft und Stadt* 10: 73-85.
- Kunachowicz, A., Luchniak, P., Olszewska, M. J. & Sakowicz, T., 2001. Comparative karyology, DNA methylation and restriction pattern analysis of male and female plants of the dioecious alga *Chara tomentosa* (Charophyceae). *European Journal of Phycology* 36: 29-34.
- Lloyd, D. G. & Webb, C. J., 1977. Secondary sex characters in plants. *The Botanical Review* 43: 177-216.

- Ludwig, G. & Schnittler, M., 1996. Rote Liste gefährdeter Pflanzen Deutschlands. Schriftreihe für Vegetationskunde 28: 744.
- Melzer, A., 1999. Aquatic macrophytes as tools for lake management. *Hydrobiologia* 396: 181-190.
- Nultsch, W. 2001. Allgemeine Botanik. Georg Thieme Verlag. Stuttgart, Germany.
- Richter, G., 1997. Stoffwechselphysiologie der Pflanzen Physiologie und Biochemie des Primär- und Sekundärstoffwechsels. Stuttgart New York, Thieme.
- Schaumburg, J., Schranz, C., Stelzer, D. & Hofmann, G., 2007: Instructions for the ecological Evaluation of Lakes for Implementation of the EU Water Framework Directive: Makrophytes and Phytobenthos. Munich, Germany, Bavarian Environment Agency.
- Shuang-Quan, H., You-Hao, G., Gituru, W. R., Yao-Hua, S. & Kun, S., 2001: Mechanism of underwater pollination in *Najas marina* (Najadaceae). *Aquatic Botany* 70: 67-78.
- Schwoerbel, J. and Brendelberger, H., 2005. Einführung in die Limnologie, 9. Auflage - F. München, Elsevier GmbH.
- Strasburger, E., 1900a. Versuche mit diöcischen Pflanzen in Rücksicht auf Geschlechtsverteilung. *Biologisches Centralblatt*. 20: 721-731.
- Strasburger, E., 1900b. Versuche mit diöcischen Pflanzen in Rücksicht auf Geschlechtsverteilung. *Biologisches Centralblatt*. 20: 753-785.
- Sutton, D. L., Van, T. K. & Portier, K. M., 1992. Growth of dioecious and monoecious *Hydrilla* from singletubers. *Journal of Aquatic Plant Management* 30: 15-20.
- Triest, L., 1989. Electrophoretic polymorphism and divergence in *Najas marina* L. (Najadaceae): Molecular markers for individuals, hybrids, cytodesmes, lower taxa, ecodesmes and conservation of genetic diversity. *Aquatic Botany*, 33: 301-380.
- Van Vierssen, W., 1982. Some notes on the germination of seeds of *Najas marina* L. *Aquatic Botany*. 12: 201-203.
- Zhang, S., Jiang, H., Peng, S., Korpelainen, H. & Li, C., 2011. Sex-related differences in morphological, physiological, and ultrastructural responses of *Populus cathayana* to chilling. *Journal of Experimental Botany* 62: 675–686.

Experimental weed control of *Najas marina* ssp. *intermedia* and *Elodea nuttallii* in lakes using biodegradable jute matting:

- Agami M., Waisel Y., 1984. Germination of *Najas marina* L. *Aquat. Bot.* 19:37-44.
- Barrat-Segretain M.H., 2005. Competition between invasive and indigenous species: impact of spatial pattern and developmental stage. *Plant. Ecol.* 180:153-60.
- Barrat-Segretain M.H., Elger A, Sagnes P, Puijalon S, 2002. Comparison of three life-history traits of invasive *Elodea canadensis* Michx. and *Elodea nuttallii* (Planch.) H. St. John. *Aquat. Bot.* 74:299-313.
- Bolle C., 1865. Eine Wasserpflanze mehr in der Mark. *Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenburg* 7: 1-15.
- Boylen C.W., Eichler L.W., Sutherland J.W., 1996. Physical control of Eurasian watermilfoil in an oligotrophic lake. *Hydrobiologia* 340:213-8.

- Caffrey J.M., Acevedo S., 2007. Status and management of *Lagarosiphon major* in Lough Corrib 2007. Central Fisheries Board, Dublin: 98 pp.
- Caffrey J.M., Millane M., Evers S., Moran H., Butler M., 2010. A novel approach to aquatic weed control and habitat restoration using biodegradable jute matting. *Aquatic Invasions* 5:123-9.
- Erhard D., Gross E.M., 2006. Allelopathic activity of *Elodea canadensis* and *Elodea nuttallii* against epiphytes and phytoplankton. *Aquat. Bot.* 85:203-11.
- Erhard D., Pohnert G., Gross E.M., 2007. Chemical defense in *Elodea nuttallii* reduces feeding and growth of aquatic herbivorous Lepidoptera. *J. Chem. Ecol.* 33:1646-61.
- George G., 2010. The impact of climate change on European lakes. Springer Verlag, Heidelberg: 507 pp.
- Gunnison D, Barko J.W., 1992. Factors influencing gas evolution beneath a benthic barrier. *J. Aquat. Plant Manage.* 30:23-8.
- Handley R., Davy A., 2005. Temperature effects on seed maturity and dormancy cycles in an aquatic annual, *Najas marina*, at the edge of its range. *J. Ecol.* 93:1185-93.
- Hilt S., Gross E.M., Hupfer M., Morscheid H., Mählmann J., Melzer A., Poltz J., Sandrock S., Scharf E-M., Schneider S., van de Weyer K., 2006. Restoration of submerged vegetation in shallow eutrophic lakes: a guideline and state of the art in Germany. *Limnologica* 36:155-71.
- Hussner A., Van De Weyer K, Gross EM, Hilt S, 2010. Comments on increasing number and abundance of non-indigenous aquatic macrophyte species in Germany. *Weed Res.* 50:519-26.
- IPCC, 2007. Synthesis report. Intergovernmental Panel on Climate Change, Geneva: 56 pp.
- Kelly D.J., Hawes I., 2005. Effects of invasive macrophytes on littoral-zone productivity and foodweb dynamics in a New Zealand high-country lake. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 25:300-20.
- Kohler A., 1978. Methoden der Kartierung von Flora und Vegetation von Süßwasserbiotopen. *Landschaft und Stadt* 10;73-85.
- Mayer R.J., 1978. Aquatic weed management by benthic semi barriers. *J. Aquat. Plant Manage.* 16:31-3.
- Melzer A., 1999. Aquatic macrophytes as tools for lake management. *Hydrobiologia* 396:181-90.
- Pieterse A.H., Murphy K.J., 1990. Aquatic weeds: the ecology and management of nuisance aquatic vegetation. Oxford University Press, Oxford: 616 pp.
- Podraza P., Brinkmann T., Evers P., von Felde D., Forst U., Klopp R., Knotte H., Kühlmann M., Kuk M., Lipka P., Nusch E.A., Stengert M., Wessel M. and van de Weyer K., 2008. F & E- Vorhaben im Auftrag des Ministeriums für Umwelt und Naturschutz, Landwirtschaft und Verbraucherschutz des Landes RW.
Available from:
http://www.ruhrverband.de/fileadmin/pdf/elodea_abschlussbericht.pdf
- Schaumburg J., Schranz C., Stelzer D., Hofmann G., 2007. Instructions for the ecological evaluation of lakes for implementation of the EU water framework directive:

- makrophytes and phytobenthos. Bavarian Environment Agency ed., Augsburg: 69 pp.
Available from:
http://www.lfu.bayern.de/wasser/gewaesserqualitaet_seen/phylib_englisch/instruction_protocols/doc/instruction_protocol_lakes.pdf
- Schwoerbel J., Brendelberger H., 2005. Einführung in die Limnologie. Elsevier, Amsterdam: 340 pp.
- Ussery T.A., Eakin H.L., Payne B.S., Miller A.C., Barko J.W., 1997. Effects of benthic barriers on aquatic habitat conditions and macroinvertebrate communities. J. Aquatic Plant Manage. 35:69-73.
- Weber-Oldecop D.W., 1977. *Elodea nuttallii* (Planch.) St. John (Hydrocharitaceae), eine neue limnische Phanerogame der deutschen Flora.. Arch. Hydrobiol. 79:397-403.
- Yang C.Z., Yaniger S.I., Jordan C.V., Klein D.J., Bittner G.D., 2011. Most plastic products release estrogenic chemicals: a potential health problem that can be solved. Environ. Health Perspect. 119:989-96.

Danksagung

Mein Dank gilt dem Bayerischen Staatsministerium für Umwelt und Gesundheit und dem bayerischen Staatsministerium für Wissenschaft, Forschung und Kunst, durch deren Förderung im Rahmen des Forschungsverbundes FORKAST: „Auswirkungen des Klimas auf Ökosysteme und klimatische Anpassungsstrategien“ diese Untersuchungen erst ermöglicht wurde.

Ein großer Dank gebührt auch meinen Kollegen an der Limnologischen Station in Iffeldorf, allen voran meinem Doktorvater Arnulf Melzer und meiner Doktormutter Uta Raeder. Ich möchte mich für euer beispielloses Engagement, euer Vertrauen, euren Einsatz und eure Hilfe aufs herzlichste bedanken. Ihr habt meine bisherige Zeit in Iffeldorf zu einem unvergesslichen Erlebnis gemacht, das mein bisheriges Leben entscheiden beeinflusst hat und sich auch auf mein zukünftiges Leben auswirken wird.

Aus tiefstem Herzen danke ich meinem Projektkollegen Tobias Klein für die langjährige Freundschaft, die Unterstützung und die tolle Zusammenarbeit. Dank gebührt auch meinen Bürokollegen Patrick Wolf und Sebastian Rößler für die unbeschreiblich gute Arbeitsatmosphäre, die motivierenden Gespräche und die konstruktiven Diskussionen. In gleicherweise möchte ich auch meinen anderen Kollegen Tomi Schneider, Nicolas Eckert, Franziska Bauer und besonders Irini Bassios danken. Ohne euch wäre meine Zeit in Iffeldorf nicht dieselbe gewesen. Ich möchte mich auch bei meinem Tauchausbilder Stefan Zimmermann bedanken für die Hilfe und konstruktive Kritik.

Vielen Dank an Brigitte Beier, Maria Klatt und Hans Hatzl für die unvergessliche Zeit mit euch. Ein spezieller Dank geht an unsere Haus- / Küchenfee Christina Dieminger. Danke Christina für die Gaumenfreuden, unsere gemeinsamen Küchenprojekte und unsere morgendlichen Gespräche. Deine Freundschaft und Unterstützung bedeutet mir sehr viel.

Mein Dank geht auch an Lea Schneider, Eveline Bauer, Pauline Hein, Marita Sacher, Arzu Pospisil, Alberto Gonzales, Maximiliane Schumann und alle anderen Studenten die ich während meiner Zeit in Iffeldorf betreuen durfte.

Aus tiefstem Herzen danke ich meinen Eltern Barbara und Charly und meinem Bruder Thomas, sowie meiner Großmutter Ida, meiner Tante Gerlinde und meinem Onkel Paulo für all die Geduld, Unterstützung und Liebe.