

Untersuchungen zur Vergesellschaftung und Populationsbiologie von *Melampyrum arvense* L.

- Diethart Matthies -

ZUSAMMENFASSUNG

Die Vergesellschaftung und einige Aspekte der Populationsbiologie der in Mitteleuropa seltenen Art *Melampyrum arvense* (*Scrophulariaceae*), eines einjährigen Hemiparasiten, wurden im Göttinger Raum (Norddeutschland) untersucht. Die *Melampyrum* begleitende Vegetation wurde nach der Methode von BRAUN-BLANQUET aufgenommen; die Aufnahmen sind in einer Tabelle zusammengefaßt. Das Programm DECORANA wurde verwendet, um Ordinationsdiagramme der Aufnahmen zu erstellen, die mit Hilfe der Zeigerwerte nach ELLENBERG (1979) ökologisch interpretiert werden.

Das frühere Ackerunkraut *M. arvense* kommt heute vor allem auf Kalkmagerrasen sowie in Wegrainen auf Kalk vor (Vegetation ähnlich der einer trockenen Glatt-haferwiese), wobei die Wegränder sich durch eine bessere Nährstoffversorgung auszeichnen.

Die Wuchsleistung der *M. arvense*-Pflanzen in allen Populationen des Gebietes wurde untersucht. Dabei wurden die Zahl oder die Länge der Infloreszenzen als Parameter verwendet. Beide Parameter zeigen eine enge Beziehung zu Größe und Reproduktion der Pflanzen, die eng korreliert sind. *M. arvense* gedeiht in Wegrainen besser als auf Kalkmagerrasen, vermutlich bedingt durch eine bessere Nährstoffversorgung und ein anderes Wirtschaftsspektrum.

Die Häufigkeitsverteilungen für die Infloreszenzlänge (bzw. die Zahl der Infl.) pro Pflanze sind asymmetrisch und haben eine positive Schiefe. Diese Verteilungsform resultiert vermutlich aus der exponentiellen Natur des Wachstums, da keine klare Dichteabhängigkeit der Wuchsleistung der Pflanzen gefunden wurde. Im Gegensatz dazu erwiesen sich die Höhen der Pflanzen als normalverteilt; die mittlere Höhe der Pflanzen hängt dabei von der Höhe der umgebenden Vegetation ab.

Das Gewicht der Samen in zwei untersuchten Populationen war normalverteilt und relativ konstant im Vergleich zu den Unterschieden in der Samenanzahl der Pflanzen. Die Samenproduktion von *M. arvense* ist gering für eine einjährige Art, und die Samen sind erheblich schwerer als die anderer Arten der gleichen Habitate. Zusammen mit der parasitischen Lebensweise scheint dies der Art zu erlauben, sich in relativ geschlossenen Gesellschaften zu halten.

ABSTRACT

The community ecology and some aspects of the population biology of the rare species *Melampyrum arvense* (*Scrophulariaceae*), an annual hemiparasite, were investigated in the Göttingen area (Northern Germany). Relevés of the communities supporting *Melampyrum* were made using the BRAUN-BLANQUET scale and tabulated. Ecological interpretation of the data was performed with the help of mean indicator values (as defined by ELLENBERG 1979) and DECORANA ordination.

M. arvense, a former weed of arable land, seems today to be restricted to chalk grassland and margins of farm lanes, the latter of which appear to be richer in nutrients.

Number or length of inflorescences of *M. arvense* in all populations of the study area was determined as a measure of performance. Both parameters proved to be good estimators of size and reproduction, which were closely correlated. Performance of *M. arvense* was better along the farm lane edges than in chalk grassland, which may be attributed to more fertile conditions and different host species. The frequency distribution of individual plant inflorescence length (or number) in all populations was positively skewed, which can probab-

ly best be interpreted as a consequence of exponential growth, as there was no clear density dependence of performance.

In contrast, heights of plants showed a normal distribution. Mean height of *M. arvensis* in different habitats seem to be dependent on the height of the surrounding vegetation. Seed weight in two populations was also normally distributed and relatively constant in comparison to variation in seed numbers between plants. The reproductive capacity of *M. arvensis* is low for an annual and seed weight much higher than of most other species of the same habitats. This may, together with the parasitic habit, be the reason for the survival of *M. arvensis* in relatively closed communities.

EINLEITUNG

Melampyrum arvensis L. (Ackerwachtelweizen) war früher in Deutschland eine gebietsweise häufige Art und ein gefürchtetes Unkraut vor allem in Wintergetreidefeldern (WEHSARG 1954). Im Verlauf der letzten 100 - 150 Jahre ist die Art jedoch immer mehr zurückgegangen und muß heute in vielen Teilen Mitteleuropas zu den gefährdeten Pflanzenarten gerechnet werden (MATTHIES 1984). Dagegen stellt die Pflanze in Osteuropa und Vorderasien z.T. immer noch ein Problem dar (BENKOV 1978, ÇETINSOY 1980).

Die mitteleuropäischen Arten der Gattung *Melampyrum* sind einjährige Halbparasiten. Sie verfügen über Chlorophyll und sind photosynthetisch aktiv, ihre Wurzeln treten aber durch besondere Kontaktorgane (Haustorien) mit den Wurzeln anderer Pflanzen in Verbindung und entziehen diesen Wasser und Nährstoffe. Im Gegensatz zu den verwandten Gattungen *Euphrasia*, *Odontites* und *Rhinanthus* (YEO 1964, GOVIER 1966, TER BORG 1972) sind die *Melampyrum*-Arten obligate Parasiten, die ohne Wirt schon im Jugendstadium absterben (HORRILL 1972, OESAU 1973, WEBER 1981). Ihr Wirtsspektrum ist breit (HEINRICHER 1908, HARTL 1974, WEBER 1976).

Die Samen der *Melampyrum*-Arten keimen im allgemeinen im Spätherbst, nachdem sie längere Zeit Temperaturen zwischen 0 und 10°C ausgesetzt waren. Während des Winters entwickelt sich nur das Wurzelsystem, wobei auch schon Haustorien gebildet werden können (MASSELINK 1980). Die Keimlinge von *M. arvensis* erscheinen Ende März bis Mitte April über der Bodenoberfläche. Die Pflanzen beginnen etwa Ende Juni zu blühen, und Samen reifen von Anfang Juli bis zum Absterben der Pflanzen im Spätsommer heran. Die Samen besitzen ein Elaiosom und werden von Ameisen verbreitet (HARTL 1974).

Nachdem HEINRICHER (1908) den Parasitismus von *M. arvensis* untersucht hatte, haben sich andere Autoren vor allem mit der Keimungsbiologie (OESAU 1973, GÜNCAN 1982) und der Bekämpfung der Art beschäftigt (ÇETINSOY 1980). GISLEN (1949) beschrieb schon einen starken Rückgang der Art in Schweden.

Neuerdings hat die Populationsbiologie von Hemiparasiten stärkeres Interesse gefunden (MASSELINK 1980, MACIOR 1980, DE HULLU 1985, TER BORG 1985), entsprechende Untersuchungen fehlen aber bisher für *M. arvensis* ebenso wie für die anderen selteneren mitteleuropäischen *Melampyrum*-Arten (*M. cristatum*, *M. nemorosum*, *M. sylvaticum*). Im folgenden sollen einige Ergebnisse von Untersuchungen zur Vergesellschaftung und Populationsbiologie von *M. arvensis* vorgestellt werden.

METHODIK

Alle Untersuchungen wurden, falls nicht anders vermerkt, 1983 durchgeführt. Ein Verzeichnis der Untersuchungsflächen befindet sich im Anhang. Der Begriff "Population" wird in dieser Arbeit für Gruppen von *Melampyrum*-Pflanzen verwendet, die mehr als 500 m voneinander entfernt wachsen. Gruppen von Pflanzen, die einen ge-

ringeren Abstand haben, werden als Subpopulationen bezeichnet. Sie werden durch dem Populationsnamen zugefügte Buchstaben unterschieden. Die Nomenklatur der Arten folgt EHRENDORFER (1973).

V e r g e s e l l s c h a f t u n g

Von allen Beständen der beiden untersuchten Arten im Kreis Göttingen wurden pflanzensoziologische Aufnahmen nach der Methode von BRAUN-BLANQUET (1964) angefertigt. Für die Schätzung der Artmächtigkeit wurden nur die Kategorien 1 bis 5 und + verwandt; Moose und Flechten wurden nicht berücksichtigt. Im Interesse einer guten Vergleichbarkeit betrug die Größe der Aufnahmeflächen einheitlich 12 m². Dieser Wert liegt wahrscheinlich unter dem Minimumareal der untersuchten Vegetationstypen (vgl. RUTHSATZ 1970); viele *Melampyrum*-Subpopulationen, besonders in Gebüschlücken, hatten aber keine größere Ausdehnung und ließen keine größere Aufnahmeflächen zu.

Ziel der Untersuchungen war es nicht, bestimmte Pflanzengesellschaften herauszuarbeiten, sondern die Vergesellschaftung von *M. arvense* im Göttinger Raum festzustellen. Daher wurden die Aufnahmeflächen nach anderen Gesichtspunkten ausgewählt, als es sonst bei pflanzensoziologischen Untersuchungen üblich ist. Entscheidendes Kriterium war eine gut abgrenzbare Subpopulation der untersuchten Art und nicht eine möglichst große Homogenität der Vegetation innerhalb der Aufnahmefläche. Die Zahl der Aufnahmen pro Population richtete sich nach der Größe der von *M. arvense* besiedelten Fläche und, falls diese groß genug war, auch nach der Heterogenität der Vegetation.

Für jede Aufnahme wurden die mittleren Faktorenzahlen nach ELLENBERG (1979) berechnet, wobei nur die Präsenz der Arten berücksichtigt wurde. Zusätzlich wurde eine Ordination der Aufnahmen mit Hilfe des Computerprogrammes DECORAN (HILL 1979, HILL & GAUCH 1980) durchgeführt. Für diese Analyse wurde das Zeichen "+" der BRAUN-BLANQUET Skala durch den Wert 0,5 ersetzt. DECORANA (Detrended correspondence analysis) ist eine verbesserte Version der Ordinationsmethode des "reciprocal averaging" (HILL 1973) und gilt allgemein als eines der besten verfügbaren Ordinationsprogramme (GAUCH 1982). Dieses Programm hat neuerdings auch in der deutschen Literatur Beachtung gefunden (SYKORA & WESTHOFF 1985, GRABHERR 1985).

R e p r o d u k t i o n u n d H ö h e d e r P f l a n z e n

Die Reproduktionsstruktur aller *Melampyrum arvense*-Populationen wurde untersucht. Dabei erwies sich eine direkte Bestimmung der Samenzahl der Pflanzen als zu zeitraubend und schwierig. Deshalb wurden für die Erhebungen zwei andere, mit der Samenzahl korrelierte Parameter verwendet, die Infloreszenzlänge und die Zahl der Infloreszenzen einer Pflanze. Zur Bestimmung der Infloreszenzlänge einer *Melampyrum*-Pflanze wurden die Längen der einzelnen Infloreszenzen vom untersten Tragblatt bis zur Spitze gemessen und addiert. Sowohl die Infloreszenzlänge als auch die Zahl der Infloreszenzen waren eng mit der Zahl der reproduktiven Strukturen (Blüten und Kapseln) einer Pflanze korreliert ($r = 0,99$ bzw. $r = 0,83$). Bei der Untersuchung anderer Scrophulariaceen haben sich Parameter wie die Zahl der reproduktiven Strukturen (ARNOLD 1981), die Infloreszenzlänge (ATSATT & STRONG 1970) und die Zahl der Infloreszenzen (SNOGERUP 1982) als Reproduktionsmaß bewährt.

Für die meisten Populationen wurde nur die Zahl der Infloreszenzen bestimmt. Die Infloreszenzlänge wurde nur in einigen Populationen untersucht, die Untersuchungsschwerpunkte bildeten (Bratenental 1, Settmarshausen, Örshausen). Grundsätzlich wurden Totalerhebungen durchgeführt; lediglich im Fall der Population bei Örshausen wurde eine Stichprobe von ca. 10% der Pflanzen untersucht.

Tabelle 1 : Vergesellschaftung von *Melampyrum arvense* im Göttinger Raum

Aufnahme-Nr.	Kalkmagerrasen															Wegraine																
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30		
Population 1)	DR	DR	DR	DR	DR	BR	BR	BR	LG	LG	BR	LG	LG	BR	SE	SE	LE	BA	OR	BA	SE	DA	SE	DA	OR	SE	DA	SE	BA	OR		
Artenzahl	28	27	31	30	32	38	34	28	36	42	32	27	29	34	30	30	25	22	31	21	35	19	37	21	27	20	27	26	23			
Gesamtdeckung in %	95	85	100	100	95	100	100	100	100	100	100	100	100	90	100	100	90	100	60	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100			
Ø Feuchtezahl	3,7	3,7	3,8	3,6	3,7	3,7	3,8	3,7	3,5	3,6	3,6	4,0	3,7	3,8	3,9	4,1	4,2	4,3	4,1	4,8	4,2	4,5	4,1	4,7	4,2	4,6	4,9	4,5	4,6	4,5		
Ø Stickstoffzahl	2,4	2,5	2,6	2,7	2,7	2,7	2,7	2,7	2,8	3,0	3,0	3,0	3,0	3,3	3,3	4,2	4,2	4,4	4,6	4,7	4,8	4,9	4,9	4,9	3,9	5,0	5,2	5,3	5,3	5,5		
<i>Melampyrum arvense</i>	2	2	1	2	1	1	2	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	2	1	2	3	2	2	2	1	2			
<u>Junge Gehölze:</u>																																
<i>Rosa spec.</i>	.	.	+	+	.	+	+	.	1	+	1	+	.	+	+	+	2	.	+	
<i>Prunus spinosa</i>	.	.	1	.	2	+	+	2	1	+	.	.	.	+	+	2	.	.	1	2	.	.	.	2	+	.		
<i>Quercus robur</i>	.	.	+	+	.	+	+	+	1	.	+	1	+	.	.	+	
<i>Crataegus spec.</i>	.	+	+	+	+	.	.	.	1	2	1	.	+	1		
<i>Cornus sanguinea</i>	1	.	1	.	.	.	+	1	4	1	.	+	2	+	.			
<i>Viburnum opulus</i>	2		
<u>Typische Arten der 1. Gruppe:</u>																																
<i>Festuca ovina</i>	1	1	3	3	3	3	2	2	2	2	2	2	1	1	1	2		
<i>Sanguisorba minor</i>	1	1	2	1	2	1	1	+	1	2	+	1	+	1	+	+		
<i>Viola hirta</i>	+	+	1	+	+	1	2	2	1	2	1	1	1	1	+	+		
<i>Centaurea scabiosa</i>	+	+	+	.	.	+	+	1	2	2	.	1	2	1	1	.	.	1	.	.	1	+		
<i>Briza media</i>	2	2	2	2	1	1	1	+	1	1	+	+	+	+		
<i>Scabiosa columbaria</i>	+	+	+	+	+	1	.	+	1	1	.	+	+		
<i>Plantago media</i>	1	+	1	1	2	.	.	1	+	1	.	+		
<i>Genista tinctoria</i>	2	1	+	2	1	1	+	1	.	1	2		
<i>Helianthemum nummularium</i>	1	1	1	+	2	+	1	2	.	1	.	+		
<i>Bromus erectus</i>	+	2	3	3	2	2	3	2	3	4		
<i>Koeleria pyramidata</i>	1	+	1	1	1	+	1	+	+		
<i>Cirsium acule</i>	2	1	+	+	+	2	2	1		
<i>Primula veris</i>	.	.	1	.	.	+	2	+	2	2	1		
<i>Polygala comosa</i>	+	+	.	1	+	+	+	+	+		
<i>Thymus pulegioides</i>	1	+	+	1	1	1	+	+		
<i>Pimpinella saxifraga</i>	.	.	+	+	+	+	.	+	+		
<i>Carex flacca</i>	+	.	3	.	3	1	1	+		
<i>Linum catharticum</i>	+	.	.	+	.	.	+	1	+	.	+	+		
<i>Hippocrepis comosa</i>	+	1	1	+	+	.	.	.	1		
<i>Carlina vulgaris</i>	1	1	.	1	+	1	+	.	+		
<i>Leontodon hispidus</i>	1	1	+	1	.	1	2	+		
<i>Anthyllis vulneraria</i>	+	.	+	+	+	+		
<i>Fragaria viridis</i>	+	1	1	.	1	1		
<i>Campanula glomerata</i>	1	+	1	1	1		
<i>Campanula rotundifolia</i>	+	+	.	+	+	.	1		
<i>Salvia pratensis</i>	2	2	1	.	2	2		
<i>Veronica teucrium</i>	+	+	1	+		
<i>Gymadenia conopsea</i>	.	.	+	.	.	.	+	+		
<i>Rhinanthus serotinus</i>	2	1	2	.	.	.	1		
<i>Trifolium montanum</i>	1	1	+	2		
<i>Rhinanthus minor</i>	1	1	.	.	2	1		
<u>Typische Arten der 2. Gruppe:</u>																																
<i>Dactylis glomerata</i>	+	2	.	+	2	1	+	2	1	.	1	2	2	2	1	3	2	.	1	
<i>Arrhenatherum elatius</i>	1	.	4	3	.	2	2	.	2	4	.	3	3	.	2	3	2	
<i>Convolvulus arvensis</i>	1	.	1	.	+	2	2	1	.	3	1	2	.	.	1		
<i>Pheum pratense</i>	+	+	1	.	+	.	+	.	1	.	+	+	.	.	.		
<i>Agropyron repens</i>	2	.	+	1	.	1	.	+	+	1	1		
<i>Festuca pratensis</i>	1	+	+	1	.	+	.	1	1	.	.	.	
<i>Medicago lupulina</i>	+	2	1	+	+	1	.	1	
<i>Galium aparine</i>	1	.	.	2	.	.	2	.	2	2	1	.	.	.	2		
<i>Taraxacum officinale</i>	+	1	.	+	.	+	+	1		
<i>Festuca rubra</i>	+	+	+	.	+	.	+	2	.	.	+		
<i>Cirsium arvense</i>	1	.	+	+	+	2	+	
<i>Myosotis arvensis</i>	+	.	.	.	+	+	.	1	+	+	+		
<i>Clinopodium vulgare</i>	+	.	.	.	+	+	+		
<i>Cichorium intybus</i>	+	.	.	+	+	.	1	+		
<i>Allium vineale</i>	+	.	+	+	.	
<i>Euphorbia cyparissias</i>	2	.	.	+	.	1	1	.	.	1		
<i>Rubus caesius juv.</i>	+	.	1	1	2	
<i>Vicia cracca</i>	1	
<i>Lathyrus pratensis</i>	1	
<u>Andere Arten:</u>																																
<i>Brachypodium pinnatum</i>	2	1	1	+	+	1	+	2	1	1	2	2	1	2	2	1	+	1	2	+	3	1	1	+	1	2	.	3	2	2		
<i>Knautia arvensis</i>	+	1	+	+	1	1	+	+	.	+	1	1	.	.	.	1	+	+	+	1	1	1	+	.	1	+		
<i>Daucus carota</i>	+	.	.	+	1	+	1	+	+	+	+	.	1	+	+	1	
<i>Plantago lanceolata</i>	1	2	+	2	2	1	1	+	2	2	1	1	.	.	.	+	1	1	.	.	1		
<i>Poa angustifolia</i>	1	.	2	2	1	.	.	3	2	2	2	1	.	.	3	2	.	2	.	2	2	.		
<i>Agrimonia eupatorioides</i>	1	1	1	1	1	.	.	.	+	1	+	1	.	.	+	+	1	+	.	+	2		
<i>Centaurea jacea</i>	2	1	1	2	1	.	.	.	1	1	1	.	2	1	+	1	1	.	.	.	1	.	.	1	1	.	1	.	+	.		
<i>Galium mollugo</i>	1	+	+	1	+	.	.	2	.	1	.	3	.	.	+	2	3	.	3	.	.	4	.	2	.	.		
<i>Trifolium medium</i>	+	+	.	.	1	3	.	.	1	+	.	2	.	1	2	1	1	1	2	.	1	.	3		

ERGEBNISSE

1. Vergesellschaftung von *Melampyrum arvense*

Die pflanzensoziologischen Aufnahmen wurden zu einer Tabelle zusammengestellt (Tab. 1). Aufgrund der angewandten Methodik konnten von vornherein keine klar definierten pflanzensoziologischen Einheiten erwartet werden, eine Gruppierung der Aufnahmen nach floristischen und ökologischen Kriterien war aber durchaus möglich.

Fast alle Aufnahmen ließen sich einer von zwei floristisch gut unterscheidbaren Gruppen zuordnen. Die erste Gruppe (Aufnahme Nr. 1-15) umfaßt dabei Kalkmagerrasen im weiteren Sinn, d.h. auch verbuchte oder sonstwie nach dem Ende der Beweidung veränderte Stadien; die zweite Gruppe (Nr. 16-30) besteht aus Aufnahmen der Ränder von Feldwegen.

Nicht in die Tabelle aufgenommen wurden einige Aufnahmen mit Übergangscharakter (Bestand bei Ossenfeld, nur 66 Pflanzen), sowie die Vegetation einer stark durch Schlehen verbuchten Lärchenschönung, die früher auch ein Kalkmagerrasen war.

Die Gruppierung der Aufnahmen nach floristischer Ähnlichkeit wird unterstützt durch die Anordnung nach steigender mittlerer Stickstoffzahl. Hinsichtlich dieser Faktorenzahl ergaben sich die größten Unterschiede (2,4 bis 5,5), eine Anordnung nach steigender mittlerer Feuchtezahl erbrachte jedoch fast das gleiche Ergebnis. Wenn man auch kleinen Unterschieden in den mittleren Stickstoff- und Feuchtezahlen keine Bedeutung beimessen darf, so erscheinen doch die untersuchten Wegränder gegenüber den Kalkmagerrasen deutlich besser stickstoffversorgt; allerdings ist die Variation innerhalb der Gruppen beträchtlich. Hinsichtlich der übrigen mittleren Faktorenzahlen (Kontinentalitäts-, Licht-, Temperatur- und Reaktionszahl) ergaben sich zwischen den Aufnahmen nur geringe Unterschiede. Alle Bestände befanden sich auf Kalk, und *M. arvense* erwies sich als relativ licht- und wärmebedürftig. Dies zeigte sich vor allem darin, daß alle Bestände nach Süden hin offen waren und etliche Stunden täglich die Möglichkeit zum vollen Sonneneuß hatten, was zum Gedeihen der Art unbedingt erforderlich zu sein scheint (HARTL 1974). Besonders bei Populationen an Gebüschrändern war dies sehr auffällig; denn die Art fand sich stets nur auf der Südseite der Gebüsche. Dagegen scheint die Exposition des Geländes eine geringere Rolle zu spielen; nur in ausgesprochenen Nordlagen trat *M. arvense* nicht auf.

Typisch für die erste Gruppe von Aufnahmen sind Charakterarten (nach ELLENBERG 1979) der Klasse *Festuco-Brometea*, der Ordnung *Brometalia erecti* und des Unterverbandes *Mesobromion*, was die allgemeine Bezeichnung "Kalkmagerrasen" für diesen Vegetationstyp als gerechtfertigt erscheinen läßt (siehe Tab. 1). Dazu kommen einige Saum- und Grünlandpflanzen. Fast alle diese Arten sind ausgesprochene Magerkeitszeiger.

Charakteristisch für die Wegränder mit *Melampyrum arvense* sind im Unterschied dazu vor allem Arten des Grünlandes und Ruderalpflanzen, allerdings findet sich mit *Medicago lupulina* auch eine Art des *Mesobromion* unter den kennzeichnenden Arten. Insgesamt haben die Arten dieser Gruppe meist deutlich höhere Stickstoffzeigerwer-

Abb. 1: DECORANA-Ordination der Aufnahmen.

A: Die Zahlen im Diagramm entsprechen den Aufnahmeummern in Tab. B: Anstelle der Aufnahmeummern sind die mittleren Stickstoffzahlen der Aufnahmen (nach ELLENBERG 1979) angegeben.

A

29°

21° · 23
 30
 16° · 26
 28° · 25
 17° · 20° · 19° · 27
 18° · 22°
 ·10 ·11 ·14 ·12
 9° ·13 ·15
 3° ·1 ·2 ·8
 4 ·5 ·6
 ·7

24°

B

5,3°

4,8° · 4,9
 5,5
 4,2° · 5,0
 5,3° · 3,9
 4,2° · 4,7° · 4,6° · 5,2
 4,4° · 4,9
 ·3,0 ·3,0 ·3,3 ·3,0
 2,8° ·3,3
 3,0
 2,6° ·2,4
 2,7° ·2,5 ·2,7
 2,7 ·2,7
 ·2,7

4,9

te als die Pflanzen der ersten Gruppe, es treten sogar ausgesprochen nitrophile Arten wie z.B. *Agropyron repens* auf. Beiden Gruppen gemeinsam sind schließlich eine Reihe von Arten, die meist stickstoffarme bis mäßig stickstoffreiche Standorte anzeigen. Einige von ihnen, wie etwa *Brachypodium pinnatum* oder *Knautia arvensis* sind in fast jeder Aufnahme der *Melampyrum arvense* begleitenden Vegetation zu finden.

Wegen der schon erwähnten besonderen Kriterien für die Wahl der Aufnahmeflächen soll nicht versucht werden, den hier mit "Kalkmagerrasen" umschriebenen Vegetationstyp weiter zu untergliedern oder pflanzensoziologisch näher zuzuordnen, zumal alle untersuchten Flächen mehr oder weniger stark degeneriert sind, was sich im häufigen Auftreten von Gehölzen und Saumpflanzen zeigt.

Die Vegetation der Feldwegränder mit *M. arvense* ähnelt in vielem der von RUTHSATZ (1970) für den Göttinger Raum beschriebenen Fiederzwecken-Subassoziation der Glatthaferwiese, die auch an Wegrändern und Böschungen vorkommt. Wie in dieser Gesellschaft finden sich auch in den Aufnahmen der Gruppe 2 neben Grünlandpflanzen noch viele Arten der Halbtrockenrasen, daneben Ackerunkräuter, deren Auftreten RUTHSATZ auf Störungen durch Bodenverletzungen zurückführt. Allerdings fehlt *Arrhenatherum* in einigen Aufnahmen völlig, und von den übrigen bei RUTHSATZ in ihrem Kartierungsschlüssel angegebenen Differentialarten gegenüber den Kalkmagerrasen finden sich nur *Galium mollugo* (diese Art aber auch in Gruppe 1) und gelegentlich *Veronica chamaedrys*.

2. Ordination der Vegetationsaufnahmen

Auch die Ordination der Aufnahmen (Abb. 1A) zeigt deutlich die beiden floristisch und ökologisch unterschiedlichen Gruppen. Ordinationsprogramme ordnen Aufnahmen (und Arten) in Koordinatensystemen an, deren Achsen ökologischen Gradienten im weiteren Sinne entsprechen (GAUCH 1982, GREIG-SMITH 1983). Dabei entspricht die erste Ordinationsachse dem Hauptumweltgradienten und enthält am meisten Information. Zusätzliche Messungen von Umweltfaktoren, aber auch die mittleren Faktorenzahlen nach ELLENBERG (z.B. SYKORA & WESTHOFF 1985) können dazu benutzt werden, Ordinationsdiagramme zu interpretieren.

Wie Abb. 1B zeigt, besteht eine enge Korrelation zwischen der Position der Aufnahmen entlang der Hauptordinationsachse und ihrer mittleren Stickstoffzahl (Spearman-Rankkorrelationskoeffizient: $r_s = 0,93$). Dies ist ein deutlicher Hinweis darauf, daß beide Anordnungen - nach steigender mittlerer Stickstoffzahl (Tab. 1) und durch die DECORANA-Ordination (Abb. 1A) - den gleichen Umweltgradienten widerspiegeln. Diese Interpretation wird durch die Literatur gestützt. Nach ELLENBERG (1978) kann die trockene Glatthaferwiese durch Düngung aus Kalkmagerrasen hervorgehen. Auch für die untersuchten Wegrandstreifen kann man eine Beeinflussung durch Düngung vermuten, da diese oft an gedüngte Ackerflächen oder gedüngtes Grünland grenzen. Möglicherweise hängt die bessere Stickstoffversorgung der Wegrandstreifen aber auch mit einer günstigeren Wasserversorgung zusammen, da nach ELLENBERG (1978) Trockenheit einer der begrenzenden Faktoren für die Stickstoffmineralisation in Trockenrasen ist. Auch die mF-Werte der Aufnahmen zeigen eine enge Korrelation mit der ersten Ordinationsachse ($r_s = 0,86$).

3. Populationsstruktur

Größe (d.h. Trockengewicht) und Samenzahl der Pflanzen sind, wie für eine einjährige Art zu erwarten, eng miteinander korreliert

Tab. 2: Produktmoment-Korrelationskoeffizienten für die Beziehungen zwischen einigen Wuchs- und Reproduktionsparametern von *Melampyrum arvense* in zwei Populationen des Göttinger Raumes. Für alle Koeffizienten gilt $P < 0,05$.

	Zahl der Inflor.	Länge d. Inflor. (cm)	Höhe (cm)	Zahl der repr. Strukt.	Samenzahl	Trockengewicht	
Zahl der Inflor.		0,94	0,36	0,96	0,85	0,91	
Länge der Inflor. (cm)	0,94		0,42	0,99	0,93	0,98	Settmars-
Höhe (cm)	0,77	0,90		0,43	0,57	0,43	hausen B
Zahl der repr. Strukturen	0,95	>0,99	0,89		0,93	0,98	(Wegrain)
Samenzahl	0,86	0,93	0,87	0,92		0,94	n = 34
Trockengewicht	0,90	0,97	0,94	0,97	0,94		

Dransfeld (Kalkmagerrasen), n = 40

(Tab. 2). Beide Parameter können gut durch die Infloreszenzlänge oder die Zahl der Infloreszenzen pro Pflanze abgeschätzt werden (vgl. SNOGERUP 1982). Dagegen besteht zwischen Höhe und Größe (bzw. Samenzahl) der Pflanzen nur in der Kalkmagerrasen-Population bei Dransfeld ein enger Zusammenhang; die *Melampyrum*-Pflanzen, die in dichter Vegetation wachsen (Settmarshausen B), zeigen eine wesentlich schlechtere Korrelation zwischen beiden Parametern.

Die Spannweite in der Größe der untersuchten Pflanzen ist erheblich. Sie reicht von Kümmerformen mit einer nur 1 cm langen Infloreszenz bis zu sehr großen Exemplaren, die 55 Infloreszenzen mit einer Gesamtlänge von über 250 cm haben. Auch die Größe der Individuen innerhalb einer Population ist sehr unterschiedlich. Die Häufigkeitsdiagramme für die Infloreszenzlänge der Pflanzen (Abb. 2) sind stark asymmetrisch und haben eine positive Schiefe, d.h. die kleineren Klassen sind gegenüber einer Normalverteilung stärker besetzt. Diese Reproduktionsstruktur bedeutet, daß die nächste Pflanzengeneration vor allem aus den Nachkommen der wenigen sehr großen Pflanzen bestehen wird. So produzierten die "oberen" 10% der Pflanzen in allen Populationen mehr Samen als die "unteren" 50%.

KOYAMA & KIRA (1956) entwickelten ein mathematisches Modell, demzufolge derartige Verteilungsformen Stadien auf dem Wege zu einer logarithmischen Normalverteilung darstellen, die aus der exponentiellen Natur des Wachstumsprozesses resultiert. An die für die *Melampyrum*-Populationen gefundenen Häufigkeitsverteilungen der Infloreszenzlängen wurden nach einem bei CROXTON & COWDEN (1955) beschriebenen Verfahren logarithmische Normalverteilungen angepaßt. Die beobachteten und errechneten Verteilungen waren sich zwar ziemlich ähnlich, die Unterschiede jedoch in allen Fällen signifikant (χ^2 -Test, $P < 0,05$).

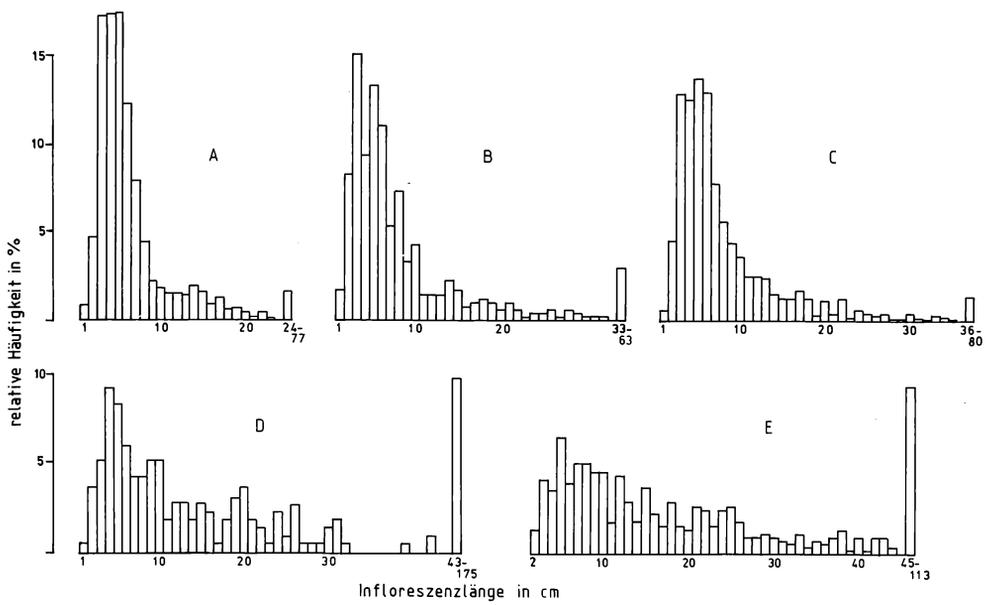


Abb. 2: Häufigkeitsverteilung der Infloreszenzlängen in verschiedenen (Sub-)Populationen des Göttinger Raumes. A: Bratental-1A, B: Settmarshausen-A, C: Bratental-1B, D: Örshausen, E: Settmarshausen-B.

4. Abhängigkeit der Reproduktion vom Habitat

Vergleicht man die Daten zur mittleren Infloreszenzlänge der Pflanzen in den untersuchten *M. arvense*-Populationen (Tab. 3), so zeigt sich, daß die *Melampyrum*-Pflanzen an Wegrändern (Vegetation ähnlich der einer trockenen Glatthaferwiese, Tab. 1) erheblich längere Infloreszenzen (d.h. auch mehr Samen) haben, als die Pflanzen auf Kalkmagerrasen. Besonders deutlich wird dies bei einem Vergleich der beiden Subpopulationen bei Settmarshausen

Tab. 3: Mittlere Infloreszenzlänge von *M. arvense* in einigen Beständen verschiedener Habitate.

Sub-Population	Zahl der Pflanzen	Ø Inflor.-Länge (cm)	Median (cm)	Schiefe
Kalkmagerrasen				
Bratental 1A	1638	6,6	5,1	4,3
Bratental 1B	927	8,2	6,0	3,5
Settmarshausen A	518	8,4	5,7	2,9
Wegraine				
Örshausen	216	17,3	10,2	3,5
Settmarshausen	537	20,4	14,3	2,0

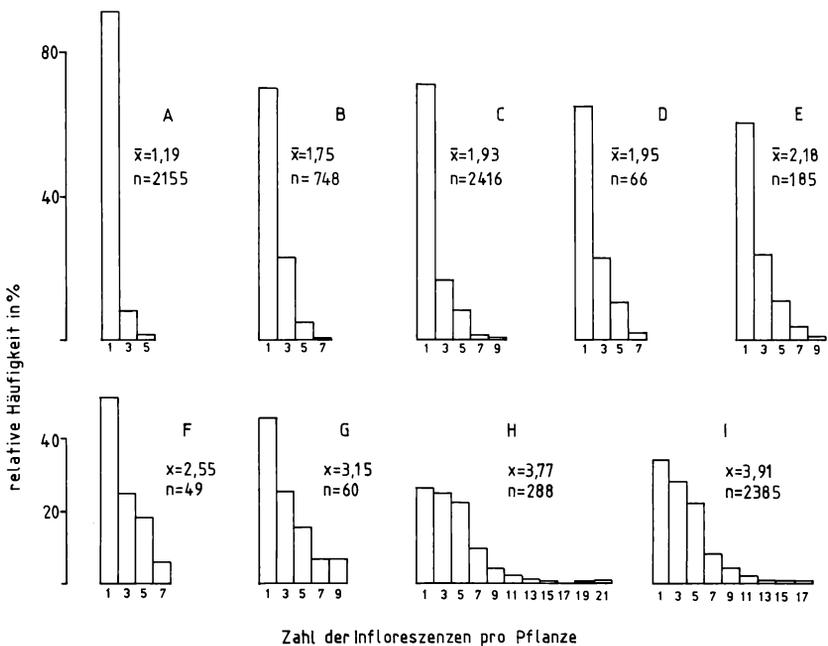


Abb. 3: Häufigkeitsverteilung der Zahl der Infloreszenzen pro Pflanze in verschiedenen *Melampyrum arvense*-Populationen des Göttinger Raumes. Die Wuchsform der Pflanzen bedingt i. A. eine ungerade Zahl von Infloreszenzen; die wenigen Fälle, in denen Pflanzen mit einer geraden Anzahl auftraten, wurden mit den nächst höheren ungeraden Werten zu einer Klasse zusammengefaßt. A: Dransfeld, B: Lenglern, C: Barlissen, D: Ossenfeld, E: Bratental-2, F: Lemshausen, G: Kl. Lengden, H: Dahlenrode, I: Örshausen.

(vgl. Abb. 2 B + E). Die beiden so verschiedenen Bestände sind nur durch einen etwa zwei Meter breiten Feldweg voneinander getrennt; die Subpopulation B grenzt aber direkt an eine gedüngte Wiese und hat eine wesentlich üppigere Vegetation. *M. arvense* ist auf solchen stickstoffreicheren Flächen durchaus konkurrenzkräftig. Es konnte sogar beobachtet werden, daß die Art in die gedüngte Wiese eindrang und sich dort sehr gut entwickelte; die Pflanzen wurden aber vor dem Fruchten abgemäht.

Die Histogramme für die Zahl der Infloreszenzen pro Pflanze (Abb. 3) bestätigen die anhand der Daten für die Infloreszenzlängen getroffenen Aussagen. Sie sind den Diagrammen der Abb. 2 sehr ähnlich, wenn man berücksichtigt, daß die Zahl der Klassen viel geringer ist. Für die untersuchten 12 m²-Flächen ergab sich eine deutliche Korrelation zwischen der mittleren Infloreszenzzahl pro Pflanze und der Position der Aufnahme fläche relativ zur Hauptordnungsachse ($r_s = 0,78$).

5. D i c h t e a b h ä n g i g k e i t d e r R e p r o d u k t i o n

Die Dichteabhängigkeit der Reproduktion wurde für die Bratental 1A-Subpopulation untersucht. Die gefundene Spannweite in der Dichte der Pflanzen ist sehr gering (1-7 Pflanzen/625 cm²). Es ergab sich eine schwache Tendenz zu einer geringeren Reproduktion bei steigender Dichte (Abb. 4).

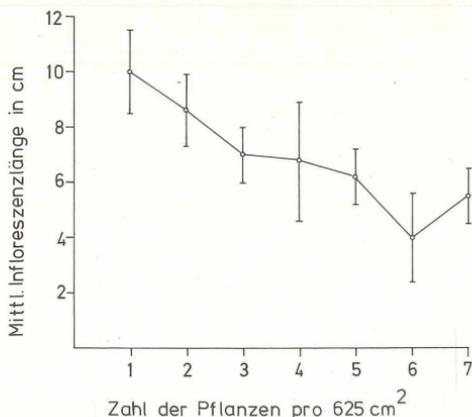


Abb. 4: Dichteabhängigkeit der Reproduktion von *Melampyrum arvense* in der Bratental-1-Population. Vertikale Striche geben die 95%-Konfidenzintervalle der Mittelwerte an.

6. Samengröße

Melampyrum arvense produziert wenige, aber schwere Samen. Die meisten Pflanzen bleiben klein und entwickeln zwischen 10 und 40 reife Samen. Die Reproduktionskapazität ist daher niedrig (vgl. MASSELINK 1980, SAGAR & MORTIMER 1976). Für zwei Stichproben von Samen ergaben sich mittlere Samengewichte von 13,01 mg (Bratental) und 14,13 mg (Örshausen). Die Histogramme für die Verteilung der Samengewichte sind in Abb. 5 dargestellt; es ergaben sich keine signifikanten Unterschiede zu einer Normalverteilung (Chi²-Test, $P > 0,05$). Die einzelnen Samen in beiden untersuchten Populationen wogen jeweils zwischen 5 und 26 mg, die Samengewichte zeigen also eine etwa 5-fache Variation. Das Gewicht der Samen erweist sich damit im Vergleich zur Zahl der Samen pro Pflanze, die eine mehrhundertfache Variation zeigt, als sehr konstant (vgl. Abb. 2).

7. Höhenstruktur

Im Gegensatz zu den schiefen Verteilungen der Infloreszenzlängen bzw. -zahlen war die Höhe der Pflanzen in den untersuchten Populationen mehr oder weniger normalverteilt (Abb. 6). Die mittlere

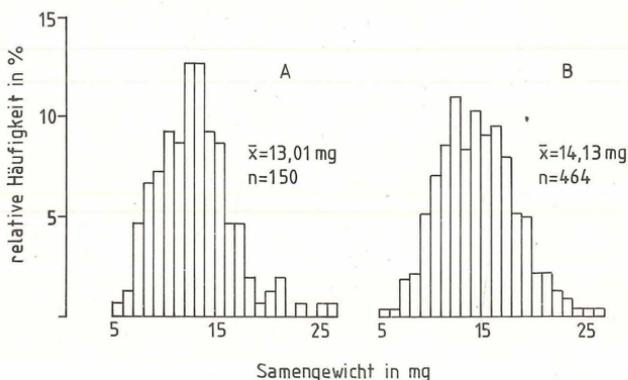


Abb. 5: Häufigkeitsverteilung der Samengewichte für zwei Populationen von *Melampyrum arvense*. A: Bratental-1, B: Örshausen.

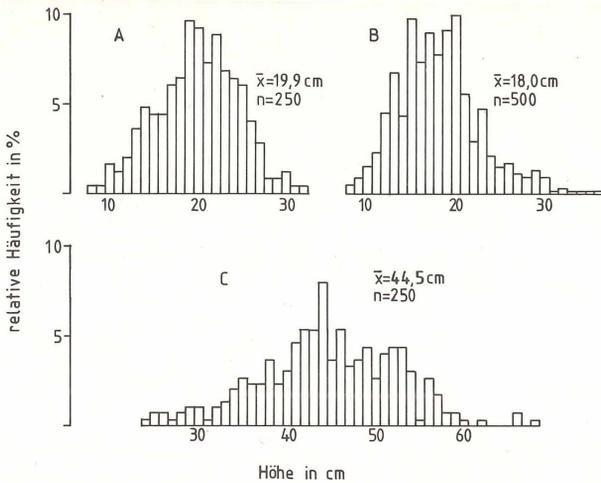


Abb. 6: Häufigkeitsverteilung der Höhen in drei *Melampyrum arvense*-Populationen. A: Dransfeld, B: Bratental-1, C: Örshausen. Die Verteilungen A u. C zeigen keine signifikanten Abweichungen von einer Normalverteilung (Chi²-Test, P > 0,05).

Höhe der Pflanzen ist deutlich habitatsabhängig. Während die Pflanzen auf Kalkmagerrasen nur etwa 20 cm hoch waren, erreichte ein Bestand in einem niedrigen Schlehengebüsch bei Barlissen eine mittlere Höhe von 54 cm. Die größte Pflanze war dabei 75 cm hoch, hatte aber nur drei Infloreszenzen mit einer Gesamtlänge von 15 cm.

DISKUSSION DER ERGEBNISSE

Die Untersuchungen zur Vergesellschaftung von *Melampyrum arvense* im Göttinger Raum zeigen, daß die früher dort vor allem als Ackerunkraut aufgetretene Art (z.B. NÖLDEKE 1886) heute vorwiegend auf Kalkmagerrasen und deren Degenerationsstadien vorkommt, wobei die zuletzt genannten Standorte sich offenbar durch ein besseres Stickstoffangebot auszeichnen. Wie eine Untersuchung zur aktuellen Verbreitung der Art ergab (MATTHIES 1984), trifft diese Beschreibung der heutigen Standorte der Art wahrscheinlich für ganz Niedersachsen zu; nirgendwo in Niedersachsen trat die Art noch als Ackerunkraut auf. Diese Ergebnisse stimmen mit den Angaben von HARTL (1974) überein, der feststellte, daß sich die Art seit Beginn des Jahrhunderts weithin auf sonnige Trockenrasen, Gebüschsäume und Wegränder zurückgezogen habe.

M. arvense gedeiht in Wegrandpopulationen erheblich besser als auf Kalkmagerrasen (vgl. Tab. 3). Die deutlichen Unterschiede in den mittleren Stickstoffzahlen der beiden Vegetationstypen (Tab. 1) und die enge Korrelation der Zahl der Infloreszenzen pro Pflanze mit der Hauptordinationsachse deuten darauf hin, daß dafür möglicherweise eine bessere Stickstoffversorgung verantwortlich ist. Da *M. arvense* Halbparasit ist, müssen aber auch die Unterschiede im verfügbaren Wirtspflanzenspektrum als Einflußfaktoren in Betracht gezogen werden. Die hemiparasitischen Scrophulariaceen sind zwar relativ unspezifisch in ihrer Wirtswahl; wie experimentelle Studien gezeigt haben, hat die Art der Wirtspflanzen aber einen erheblichen Einfluß auf ihr Wachstum (YEO 1964, TER BORG 1972, SNOGERUP 1982). DE HULLU (1984) untersuchte den

Einfluß von Wirtspflanzen aus verschiedenen Habitaten auf das Wachstum des Halbparasiten *Rhinanthus angustifolius*. Bezeichnende Arten nährstoffreicherer *Rhinanthus*-Habitate erwiesen sich dabei auch unter gleichen Nährstoffbedingungen als günstigere Wirtspflanzen im Vergleich zu typischen Arten nährstoffärmerer Habitate.

Während die Samengewichte normalverteilt sind (vgl. Abb. 5), haben die Häufigkeitsverteilungen für die Größe der fruchtenden *Melampyrum*-Pflanzen eine positive Schiefe (vgl. Abb. 2 u. 3). Ähnliche Verteilungen sind für verschiedene Arten beschrieben worden, meistens für Bestände, die in Monokulturen wachsen (u.a. KOYAMA & KIRA 1956, OBEID et al. 1967, OGDEN 1970, EBER 1983). Sie sind vielfach als Ausdruck einer durch intraspezifische Konkurrenz bedingten Hierarchie von dominanten und unterdrückten Individuen verstanden worden (z.B. WHITE & HARPER 1970, EBER 1983). Diese Interpretation scheint aber nicht generell gültig zu sein, da auch Populationen mit nur geringen Kontakten zwischen den einzelnen Individuen ähnliche Verteilungsformen aufweisen (SILVERTOWN 1985). Auch in der daraufhin untersuchten *Melampyrum*-Population scheint Konkurrenz zwischen den Individuen nur eine geringe Rolle für die Ausbildung der Populationsstruktur zu spielen (vgl. Abb. 4).

Eine andere Interpretation von Verteilungen mit positiver Schiefe ist von ERNST (1983) vorgeschlagen worden. Seiner Ansicht nach entsprechen im Zustand des ökologischen Optimums einer Population die Leistungen der Individuen dieser Population einer Normalverteilung. Jede Abweichung einer Population von einer Normalverteilung bedeutet, daß die Individuen einem Streßfaktor (z.B. edaphische Extremsituation, Erosion, Feuer, Windbruch) ausgesetzt sind. ERNST (1983, 1985) konnte derartige Streßeffekte auf die Verteilungsform für verschiedene Populationen belegen.

Es erscheint nicht möglich, dieses Konzept auf die untersuchten Populationen anzuwenden. Der Sommer im Untersuchungsjahr 1983 war außergewöhnlich warm und trocken, was zu Trockenstreß auf den Untersuchungsflächen geführt haben mag. Doch haben auch die unter offenbar günstigeren Bedingungen herangewachsenen Populationen (größere Pflanzen) Verteilungen mit deutlicher positiver Schiefe (vgl. Abb. 2). Manche der *Melampyrum*-Populationen bestehen wahrscheinlich schon seit über 100 Jahren (MATTHIES 1984); aufgrund der Wirkung der natürlichen Selektion sollten deshalb streßtolerante Pflanzen vorherrschen (ERNST 1983).

HARPER (1977) führt die vielfach beobachtete Hierarchie in der Größe der Mitglieder einer Pflanzenpopulation auf eine Serie von kleinen, aber kumulativen Unterschieden in Raum und Zeit zwischen den Individuen zurück. Diese Unterschiede betreffen neben dem Ausmaß des Dichtestresses vor allem das Samengewicht, die Qualität des Mikrohabitates, den Keimungszeitpunkt, die Art und Zahl der Nachbarpflanzen sowie die genetisch bedingte Reaktionsnorm der Pflanzen. Die exponentielle Natur des Wachstumsprozesses führt dazu, daß kleine Unterschiede enorm verstärkt werden (KOYAMA & KIRA 1956). Für die individuelle Wuchsleistung von Halbparasiten dürften die Nachbarpflanzen besonders wichtig sein, da diese sowohl als Konkurrenten, wie auch als Wirtspflanzen von Bedeutung sind.

Die Normalverteilung der Höhen im Gegensatz zur schiefen Reproduktions- bzw. Größenstruktur kann als Hinweis darauf interpretiert werden, daß auch die kleineren Pflanzen versuchen, im Höhenwachstum mitzuhalten, um nicht überschattet zu werden (OGDEN 1970). Dies erklärt die relativ schlechte Korrelation zwischen Höhe und den Größen- bzw. Reproduktionsparametern für *M. arvense* in der dichten Wegrandvegetation (vgl. Tab. 2), in der Lichtkon-

kurrenz eine wichtige Rolle spielt. Eine Anpassung an die Höhe der umgebenden Vegetation ist auch für die verwandten Gattungen *Rhinanthus* (MIZIANTY 1978) und *Euphrasia* (KARLSSON 1976) beschrieben worden.

M. arvense produziert ungewöhnlich wenige und schwere Samen im Vergleich sowohl zu anderen Halbparasiten (MASSELINK 1980), als auch Arten, die in den gleichen Habitaten wachsen (vgl. SALISBURY 1942, SILVERTOWN 1981). Die großen Samen sowie die parasitische Lebensweise sind vermutlich dafür verantwortlich, daß die Art sich trotz ihrer Einjährigkeit in geschlossenen Gesellschaften mit relativ dichter Vegetation behaupten kann (vgl. KARLSSON 1974) und bisher in Mitteleuropa nicht völlig ausgestorben ist, obwohl die Änderung der landwirtschaftlichen Produktionsmethoden die früheren Hauptlebensräume unbesiedelbar gemacht hat. Für eine eingehende Bewertung der von *M. arvense* gezeigten Merkmalskombination im Hinblick auf die Überlebensstrategie der Art sind jedoch weitere Untersuchungen, insbesondere zu Ausmaß und Verteilung der Mortalität auf die verschiedenen Phasen des Lebenszyklus, erforderlich (vgl. DURING et al. 1985).

Danksagungen

Herrn Prof. Dr. H. HAEUPLER danke ich für viele Ratschläge und kritische Stellungnahmen. Mein Dank gilt ferner allen Studenten und Mitarbeitern des Systematisch-Geobotanischen Institutes der Universität Göttingen, die mich auf Vorkommen der untersuchten Art aufmerksam gemacht haben. Der Oberen Naturschutzbehörde bei der Bezirksregierung Braunschweig danke ich für die Genehmigung, im NSG Bratental Untersuchungen durchführen zu dürfen.

ANHANG

Verzeichnis der Untersuchungsflächen (alle im Kreis Göttingen)

1. Lenglern: Kalkmagerrasen am Kramberg bei Lenglern, 170-200 m.
2. Bratental-1: Kalkmagerrasen im Bratental bei Roringen, 300 m.
3. Bratental-2: Trockener Graben im Bratental bei Roringen, 310 m.
4. Kl. Lengden: Lärchenschonung am Fuß der Lengderburg bei Klein Lengden, 290 m.
5. Dransfeld: Kalkmagerrasen am Dehnerberg bei Dransfeld, 310 m.
6. Ossenfeld: Böschung des alten Bahndammes bei Ossenfeld, 320 m.
7. Settmarshausen: Wegrain am Gatzenberg bei Settmarshausen, 300 m.
8. Lemshausen: Wegrain bei Lemshausen, 260 m.
9. Örshausen: Wegrain bei Örshausen, 250 m.
10. Barlissen: Wegrain am Fuß des Emmeberges bei Barlissen, 250 m.
11. Dahlenrode: Wegrain am Dettberg bei Dahlenrode, 250 m.

SCHRIFTEN

- ARNOLD, R.M. (1981): Population dynamics and seed dispersal of *Chaenorrhinum minus* on railroad cinder ballast. - Am. Midl. Nat. 106(1): 81-91.
- ATSATT, P.R., STRONG, D.R. (1970): The population biology of annual grassland hemiparasites. I. The host environment. - Evolution 24: 278-291.
- BENKOV, B. (1978): Chemical control of *Melampyrum arvense* in winter wheat. - Rasteniev dni Nauki 15: 126-131 (in Bulgarisch mit engl. Zusammenfassung).
- BRAUN-BLANQUET, J. (1964): Pflanzensoziologie. 3. Aufl. - Wien.

- ÇETINSOY, S. (1980): Studies on the determination of effective chemicals against *Melampyrum arvense* L., a harmful weed in cereal fields in Central Anatolia. - Bölge Zirai Mücadele Araştırma Enstitüsü, Ankara (in Türkisch). Zit. in: Weed Abstracts 31(8), 1982.
- CROXTON, F.E., COWDEN, D.J. (1955): Applied General Statistics. 2nd. ed. - New York.
- DE HULLU, E. (1984): The distribution of *Rhinanthus angustifolius* in relation to host plant species. - In: PARKER, C., MUSSELMAN, L.J., POLHILL, R.M., WILSON, A.K. (eds.): Proceed. Third Internat. Sympos. on parasitic Weeds: 43-53. - Aleppo, Syria.
- (1985): The population dynamics of *Rhinanthus angustifolius* in an succession series. - Ph. D. thesis, University of Groningen.
- DURING, H.J., SCHENKEVELD, A.J., VERKAAR, H.J., WILLEMS, J.H. (1985): Demography of short-lived forbs in chalk grassland in relation to vegetation structure. - In: WHITE, J. (ed.): The population structure of vegetation. - Handbook of vegetation science, Vol. 3: 341-370. Dordrecht.
- EBER, W. (1983): Untersuchungen zur Populationsökologie von *Calla palustris* L. - Tuexenia 3: 417-421.
- EHRENDORFER, F. (1973): Liste der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. 2. Aufl. - Stuttgart.
- ELLENBERG, H. (1978): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht. 2. Aufl. - Stuttgart.
- (1979): Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. 2. Aufl. - Scripta Geobot. 9.
- ERNST, W.H.O. (1983): Ökologische Anpassungsstrategien an Bodenfaktoren. - Ber. Dtsch. Bot. Ges. 96: 49-71.
- (1985): Some considerations of and perspectives in coastal ecology. - Vegetatio 62: 533-545.
- GAUCH, H.G. (1982): Multivariate analysis in community ecology. - Cambridge, ..
- GISLEN, T. (1949): Problems concerning the occurrence of *Melampyrum arvense* in Sweden. - Oikos 1: 208-234.
- GOVIER, R.N. (1966): The interrelationships of the hemiparasites and their hosts with special reference to *Odontites verna* (Bell.) Dum. - Ph. D. thesis, University of Wales.
- GRABHERR, G. (1985) Numerische Klassifikation und Ordination in der alpinen Vegetationsökologie als Beitrag zur Verknüpfung moderner "Computermethoden" mit der pflanzensoziologischen Tradition. - Tuexenia 5: 181-190.
- GREIG-SMITH, P. (1983): Quantitative plant ecology. 3rd edition. - Oxford, ..
- GÜNCAN, A. (1982): Untersuchungen über die Bestimmung der mit Weizenkörnern vermischten Unkrautsamen, deren Dichte und die gebildeten Pflanzengesellschaften in Ost-Anatolien. - Atatürk Üniversitesi Yagınlan No. 589, Erzurum (in Türkisch, mit dt. Zusammenfassung).
- HEINRICHER, E. (1908): Die grünen Halbschmarotzer V: *Melampyrum*. - Jahrb. Wiss. Bot. 46: 273-376.
- HARTL, D. (1974): *Melampyrum*. - In: HEGI, G. (1974): Illustrierte Flora von Mitteleuropa Bd. 6: 403-451.
- HILL, M.O. (1973): Reciprocal averaging, an eigenvector method of ordination. - J. Ecol. 61: 237-249.
- (1979): DECORANA - A FORTRAN Programm for Detrended Correspondence Analysis and Reciprocal Averaging. - Cornell University, Ithaca, N.Y.
- , GAUCH, H.G. (1980): Detrended correspondence analysis, an improved ordination technique. - Vegetatio 42: 47-58.

- HORRILL, A.D. (1972): Biological Flora of the British Isles: *Melampyrum cristatum*. - J. Ecol. 60: 235-244.
- KARLSSON, T. (1974): Recurrent ecotypic variation in Rhinanthae and Gentianaceae in relation to hemiparasitism and mycotrophy. - Bot. Notiser 127: 527-539.
- (1976): Euphrasia in Sweden: hybridisation, parallelism and species concept. - Bot. Notiser 129: 49-60.
- KOYAMA, H., KIRA, T. (1956): Intraspecific competition among higher plants. VIII. Frequency distribution of individual plant weight as affected by the interaction between plants. - J. Inst. Polytech. Osaka City Univ. D7: 73-94.
- MACIOR, L.W. (1980): Population ecology of the Furbish lousewort, *Pedicularis furbishiae* S. Wats. - Rhodora 82: 105-111.
- MASSELINK, A.K. (1980): Germination and seed population dynamics in *Melampyrum pratense* L. - Acta Bot. Neerl. 29(5/6): 451-468.
- MATTHIES, D. (1984): Verarbeitung und Vorkommen von *Melampyrum arvense* L. und *Melampyrum cristatum* L. in Niedersachsen einst und jetzt. - Gött. Flor. Rundbr. 18: 109-120.
- MIZIANTY, M. (1978): Variability of *Rhinanthus serotinus* in Poland. - Fragm. flor. geobot. 24: 387-425.
- NÖLDEKE, C. (1886): Flora Goettingensis. - Celle.
- OBEID, M., MACHIN, D., HARPER, J.L. (1967): Influence of density on plant to plant variation in Fiber flax, *Linum usitatissimum*. - Crop. Sci. 7: 471-473.
- OESAU, A. (1973): Keimung und Wurzelwachstum von *Melampyrum arvense* L. - Beitr. Biol. Pfl. 49: 73-101.
- OGDEN, J. (1970): Plant population structure and productivity. - Proc. N. Z. Ecol. Soc. 17: 1-9.
- RUTHSATZ, B. (1970): Die Grünlandgesellschaften um Göttingen. - Scripta Geobot. 2.
- SAGAR, G.R., MORTIMER, A.M. (1976): An approach to the population dynamics of plants with special reference to weeds. - Appl. Biol. 1: 1-45.
- SALISBURY, E.J. (1942): The reproductive capacity of plants. - London.
- SILVERTOWN, J. (1981): Seed size, life span, and germination date as coadapted features of plant life history. - Amer. Nat. 118: 860-864.
- (1985): Survival, fecundity and growth of wild cucumber, *Echinocystis lobata*. - J. Ecol. 73: 841-449.
- SNOGERUP, B. (1982): Host influence on northwest European taxa of Odontites (Scrophulariaceae). - Ann. Bot. Fenn. 19(1): 17-30.
- ŠÝKORA, K.V., WESTHOFF, V. (1985): Synecology and syntaxonomy of *Apium repens* (Jacq.) Lag. and *Scirpus cariciformis* Vest., in particular in the eastern part of Zeeuws-Vlaanderen. - Tuexenia 5: 41-57.
- TER BORG, S.J. (1972): Variability of *Rhinanthus serotinus* in relation to the environment. - Ph. D. thesis, University of Groningen.
- (1985): Population biology and habitat relations of some hemiparasitic Scrophulariaceae. - In: WHITE, J. (ed.): The population structure of vegetation. - Handbook of vegetation science, Vol. 3: 463-487. Dordrecht.
- WEBER, H.C. (1976): Über Wirtspflanzen und Parasitismus einiger mitteleuropäischer Rhinanthoideae (Scrophulariaceae). - Plant. Syst. Evol. 25: 97-107.
- (1981): Untersuchungen an parasitischen Scrophulariaceen (Rhinanthoideen) in Kultur. I. Keimung und Entwicklungsweise. - Flora 171: 23-38.
- WEHSARG, O. (1954): Ackerunkräuter. Biologie. Allgemeine Bekämpfung und Einzelbekämpfung. - Berlin.

WHITE, J., HARPER, J.L. (1970): Correlated changes in plant size and number in plant populations. - J. Ecol. 58: 467-485.

YEO, P.F. (1964): The growth of *Euphrasia* in cultivation. - *Watsonia* 6: 1-24.

Anschrift des Verfassers:

Dipl. Biol. Diethart Matthies
Weenderstraße 55

D - 3400 Göttingen