

Besonderheiten der Vegetation in der Umgebung des Halbparasiten *Melampyrum arvense* L.

– Diethart Matthies –

Zusammenfassung

Die Vegetation von Kleinflächen (450 cm²) mit dem Halbparasiten *Melampyrum arvense* wird mit derjenigen unmittelbar benachbarter Flächen ohne den Parasiten verglichen. Flächen mit *M. arvense* zeigen eine andere Artenzusammensetzung und weisen eine höhere mittlere Artenzahl und Artendiversität (Shannon – Wiener Index) auf. Die beobachteten Besonderheiten charakterisieren vermutlich für den Parasiten besonders günstige Mikrohabitate und sind nicht Ausdruck eines Effektes des Parasiten auf die lokale Struktur der Vegetation. Es wird gezeigt, daß die Größe von *M. arvense* mit Unterschieden in der kleinräumigen Zusammensetzung der Vegetation korreliert ist.

Abstract

The vegetation within small quadrats (450 cm²) containing the hemiparasite *Melampyrum arvense* is compared with that of adjacent quadrats without the parasite. Quadrats with *M. arvense* have a different species composition, a higher number of species and a higher species diversity as measured by the Shannon – Wiener Index. It is suggested that these features are more likely to be characteristics of microsites favourable for the parasite than an effect of the parasite on local vegetation structure. The performance of the parasite is shown to be related to the local composition of the vegetation.

Einleitung

Im Rahmen einer Untersuchung der Populationbiologie und Vergesellschaftung von *Melampyrum arvense* wurden von mir zahlreiche Populationen dieser Art aufgesucht. Dabei fiel auf, daß die Pflanzen im allgemeinen eine stark aggregierte räumliche Verteilung zeigen. Ein naheliegender Grund hierfür ist eine geringe Verbreitung der schweren Samen der Art. Da *M. arvense* zu den Hemiparasiten gehört, die Chlorophyll besitzen, hinsichtlich ihrer Wasser- und Nährstoffversorgung aber auf ihre Wirtspflanzen angewiesen sind, kann jedoch auch vermutet werden, daß die Pflanzen verstärkt in bestimmten, maßgeblich durch die Zusammensetzung der Vegetation bestimmten Mikrohabitaten vorkommen. Im folgenden wird eine Untersuchung vorgestellt, in der die *M. arvense* unmittelbar umgebende Vegetation mit derjenigen benachbarter Flächen verglichen wurde, um mögliche Besonderheiten der den Parasiten tragenden Vegetation festzustellen.

Untersuchungsgebiet und Methoden

Als Untersuchungsgebiet wurde ein Halbtrockenrasen (*Gentiano-Koelerietum*) nahe Hemdünden, etwa 20 km südlich von Göttingen, mit einer ausgedehnten Population von *M. arvense* ausgewählt. Ein Halbtrockenrasen erschien für die vorgesehene Untersuchung besonders geeignet, da sich dieser Vegetationstyp durch eine besonders hohe Artenzahl und große Vielfalt von Kleinstandorten auszeichnet.

Im Juli 1989, zur Blütezeit der Art, wurden 50 *M. arvense*-Pflanzen in verschiedenen Teilen des Trockenrasens ausgewählt und die Vegetation in einem Radius von jeweils 12 cm um die Pflanzen nach der Braun-Blanquet-Skala aufgenommen, wobei Moose und Flechten unberücksichtigt blieben. Die aufzunehmende Kleinfläche wurde dabei durch einen Metallring abgegrenzt. Anschließend wurde jeweils der Metallring in möglichst geringem Abstand zur ersten Aufnahmefläche (nicht weiter als 50 cm entfernt) so plaziert, daß sich keine *Melampyrum*-

Pflanzen in ihm befanden, und eine zweite Vegetationsaufnahme durchgeführt. Durch diese Methode der paarweisen Vegetationsaufnahmen wurde versucht, zufällige, sich aus der Heterogenität der Vegetation ergebende Unterschiede zwischen den beiden Untersuchungseinheiten möglichst gering zu halten (vgl. GIBSON & WATKINSON 1989). In den Quadraten mit *M. arvense* wurde als Maß für die Wuchsleistung der Pflanzen die Infloreszenzlänge aller Parasiten gemessen. Diese Größe ist bei *M. arvense* sowohl mit der Biomasse als auch der Samenzahl der Pflanzen eng korreliert (MATTHIES 1986).

Für jede Kleinfläche wurde die Artendiversität (Shannon-Wiener-Index) und die Evenness berechnet, wobei die Artmächtigkeiten der Braun-Blanquet-Skala durch die Mittelwerte der prozentualen Klassen ersetzt wurden; für den Wert 1 wurde eine Deckung von 2,5% angenommen und für + eine von 0,2% (vgl. HAEUPLER 1982).

Die Vegetation und ihre Beziehungen zu Vorkommen und Abundanz von *M. arvense* wurden mit Hilfe der Ordinationsverfahren „Korrespondenzanalyse“ (CA) und „Kanonische Korrespondenzanalyse“ (CCA) näher untersucht. Hierfür stand das Programm CANOCO (TER BRAAK 1987) zur Verfügung. CA als Ordinationsmethode wurde von Hill (1973) entwickelt und beruht auf der Methode des „reciprocal averaging“, d.h. die Achsenwerte für die Aufnahmen ergeben sich als Mittelwerte der Artenachsenwerte und umgekehrt. CA arbeitet zuverlässig Gradienten in Vegetationsdatensätzen heraus (JONGMAN et al. 1987). CCA ist eine Weiterentwicklung von CA (TER BRAAK 1986); diese Ordinationsmethode berechnet die Ordinationsachsen zusätzlich als lineare Kombination von gemessenen Umweltvariablen. Die kombinierte Anwendung von CA und CCA auf denselben Datensatz ermöglicht eine Beurteilung des Erklärungswertes der gemessenen Umweltvariablen für die Vegetationsgradienten (TER BRAAK 1986).

Um den Effekt von *M. arvense* auf die Vegetation abzuschätzen wurde eine CCA aller Vegetationsaufnahmen mit der Präsenz des Parasiten als Umweltvariable durchgeführt und mit einer CA, die nur die Information der Vegetationsaufnahmen berücksichtigt, verglichen. Ferner wurde eine CCA der *M. arvense* direkt umgebenden Vegetation mit der Summe der Infloreszenzlängen von *M. arvense* pro Kleinfläche als Einflußvariable durchgeführt und ebenfalls mit einer entsprechenden reinen CA verglichen. Die Wahl der Summe der Infloreszenzen als Einflußgröße beruhte auf der Annahme, daß ein möglicher Einfluß des Parasiten auf die Vegetation einer Kleinfläche proportional zur Gesamtmasse des Parasiten in dieser Fläche sein sollte.

Ergebnisse

Ein Vergleich der Artenzusammensetzung der *Melampyrum arvense* direkt umgebenden Vegetation mit derjenigen benachbarter Kleinflächen ohne den Parasiten zeigt, daß sich alle häufigeren Arten (Frequenz >5) sowohl in Flächen mit als auch ohne *Melampyrum* finden, doch ergab sich insgesamt ein signifikanter Unterschied in der Artenzusammensetzung (Tab. 1). Allerdings trugen nur wenige Arten nennenswert zu dem ermittelten χ^2 -Wert bei. Als positiv mit *M. arvense* assoziiert erwies sich vor allem *Medicago falcata*, aber auch *Prunus spinosa*, *Cirsium acaule*, *Hypericum perforatum* und *Linum catharticum* fanden sich verstärkt in Flächen mit *M. arvense*. Dagegen erwies sich keine der Arten, vielleicht mit Ausnahme von *Hippocrepis comosa*, als negativ mit *M. arvense* assoziiert. Dies findet seinen Ausdruck auch in der signifikant höheren mittleren Artenzahl (9,2 im Vergleich zu 7,1) der Kleinflächen mit *Melampyrum arvense* (Tab. 2). Diese höhere Artenzahl ist auch in erster Linie verantwortlich für die beobachtete höhere Artendiversität von Flächen mit *M. arvense*, da sich in der Dominanzstruktur (Evenness) zwischen den beiden Untersuchungseinheiten nur geringe Unterschiede ergaben.

Die Korrespondenzanalysen (CA) der Vegetationsaufnahmen ergaben hohe Eigenwerte für die erste Ordinationsachse, sowohl für die Ordination aller Aufnahmen, als auch bei einer Beschränkung auf die *M. arvense* direkt umgebende Vegetation (Tab. 3). Ein Vergleich mit den sehr niedrigen Eigenwerten der entsprechenden kanonischen Korrespondenzanalysen mit der Präsenz bzw. „Biomasse“ von *M. arvense* als Erklärungsvariablen zeigt aber, daß dieser Gradient kein Effekt des Parasiten ist. Am positiven Ende der ersten CA-Achse finden sich vor al-

Tab.1: Unterschiede in der floristischen Zusammensetzung von je 50 kreisförmigen Kleinflächen (452 cm²) mit dem Parasiten *Melampyrum arvense* (+P) bzw. ohne den Parasiten (-P). Weitere 23 Arten, die in weniger als 5 Kleinflächen mit *M. arvense* auftraten, sind nicht aufgeführt und wurden zur Berechnung von Chi² zu einer Klasse zusammengefaßt. Chi² = 48,0 mit df = 29, P < 0.05.

Art	Frequenz		Diff. (f _e - f _b)	Chi ² -Beitrag (f _e - f _b) ² / f _e
	+P (f _e)	-P (f _b)		
<i>Medicago falcata</i>	18	6	+12	8,0
<i>Prunus spinosa</i>	10	3	+7	4,9
<i>Cirsium acaule</i>	15	7	+8	4,3
<i>Hypericum perforatum</i>	6	1	+5	4,2
<i>Linum catharticum</i>	16	8	+8	4,0
<i>Hippocrepis comosa</i>	5	9	-4	3,2
<i>Achillea millefolium</i>	7	3	+4	2,3
<i>Festuca ovina</i> agg.	36	28	+8	1,8
<i>Ononis spinosa</i>	15	10	+5	1,7
<i>Crataegus laevigata</i>	7	4	+3	1,3
<i>Euphorbia cyparissias</i>	29	35	+6	1,2
<i>Lotus corniculatus</i>	8	5	+3	1,1
<i>Rosa spec.</i>	4	2	+2	1,0
<i>Scabiosa columbaria</i>	12	9	+3	0,8
<i>Bromus erectus</i>	38	33	+5	0,7
<i>Viola hirta</i>	24	20	+4	0,7
<i>Fragaria viridis</i>	13	10	+3	0,7
<i>Briza media</i>	13	16	-3	0,7
<i>Prunella grandiflora</i>	7	5	+2	0,6
<i>Brachipodium pinnatum</i>	8	6	+2	0,5
<i>Sanguisorba minor</i>	23	20	+3	0,4
<i>Potentilla verna</i>	11	13	-2	0,4
<i>Helianthemum nummularium</i>	11	9	+2	0,4
<i>Carex flacca</i>	15	17	-2	0,3
<i>Thymus pulegioides</i>	6	7	-1	0,2
<i>Plantago lanceolata</i>	15	16	-1	0,1
<i>Hieracium pilosella</i>	7	8	-1	0,1
<i>Daucus carota</i>	5	5	0	0
<i>Leontodon hispidus</i>	5	5	0	0

Tab.2: Mittelwerte (MW) und Standardabweichung (SD) der Diversität (Shannon-Wiener-Index unter Benutzung natürlicher Logarithmen), der Evenness und der Artenzahl in je 50 Kleinflächen mit und ohne den Halbparasiten *Melampyrum arvense*. Der Unterschied in der mittleren Artenzahl pro Fläche ist hoch signifikant (P < = 0,001; t-Test für gepaarte Beobachtungen). Auf den Versuch einer statistischen Absicherung der Unterschiede in der Diversität und Evenness wurde verzichtet, da die Biomasseanteile der einzelnen Arten nur grob geschätzt wurden.

	+ <i>M. arvense</i>		- <i>M. arvense</i>	
	MW	SD	MW	SD
Diversität	1,5	0,3	1,1	0,4
Evenness	70%	11%	60%	19%
Artenzahl	9,2	2,8	7,1	2,7

Tab.3: Eigenwerte der ersten Achse von Korrespondenzanalysen (CA) bzw. kanonischen Korrespondenzanalysen (CCA) der Vegetation in 100 bzw. 50 Kleinflächen. ^a CCA mit Präsenz von *Melampyrum arvense* als Umweltvariable, ^b CCA mit der Summe der Infloreszenzlängen von *M. arvense* pro Kleinfläche als Umweltvariable.

	n	CA	CCA
Alle Aufnahmen	100	0,63	0,06 ^a
Aufnahmen mit <i>M. arvense</i>	50	0,65	0,13 ^b

lem Wiesenarten wie *Arrhenatherum elatius* und *Galium mollugo*, was darauf hindeutet, daß der gefundene Gradient wohl vor allem Ausdruck kleinräumiger Unterschiede in der Nährstoffversorgung ist.

Die Zahl der Parasiten und ihre Größe war in den einzelnen Kleinflächen sehr unterschiedlich, wobei die Dichte zwischen 1 und 15 Pflanzen pro Kleinfläche variierte und die mittlere Infloreszenzlänge von 1 bis 48 cm. Die Größe der Parasiten in den einzelnen Kleinflächen kann mit der Zusammensetzung der Vegetation, bzw. den sich in ihr ausdrückenden Umweltbedingungen in Beziehung gebracht werden (Korrelation zwischen CA-Achse 1 und mittl. Infl.-Länge: $r = 0,48$, $P < 0,001$), die Zahl der Pflanzen jedoch nicht ($r = -0,51$ ns). Wie die signifikante Korrelation zwischen mittlerer Parasitengröße und Zahl der Parasiten pro Quadrat ($r = -0,63$, $P < 0,001$) zeigt, kommt es bei den beobachteten Dichten auch schon zu Konkurrenzeffekten zwischen den Parasiten.

Diskussion

Eigene Ausgrabungen von *M. arvensis*-Pflanzen auf Trockenrasen zeigten, daß die Audehnung des Wurzelsystems gering ist. Innerhalb des in der vorliegenden Arbeit untersuchten Radius von 12 cm dürften daher mit hoher Wahrscheinlichkeit die Wirtspflanzen der Parasiten zu finden sein. Da Halbparasiten generell wenig wirtsspezifisch sind (z.B. YEO 1964, MUSSELMAN & MANN 1977, OESAU 1973, WEBER 1976, DE HULLU 1984) konnte aber von vornherein keine eindeutige Bindung an bestimmte Wirtsarten erwartet werden (Tab. 1). Dennoch ergaben sich erhebliche Unterschiede in der Artenzusammensetzung, mittleren Artenzahl und Diversität der Vegetation zwischen Wuchsstellen von *M. arvensis* und unmittelbar benachbarten Flächen ohne den Parasiten. Grundsätzlich gibt es hierfür zwei verschiedene Interpretationsmöglichkeiten, die sich gegenseitig jedoch nicht ausschließen. Zum einen könnten die Besonderheiten der *M. arvensis* direkt umgebenden Vegetation auf die Anwesenheit des Parasiten zurückzuführen sein, zum anderen könnten sie aber auch ein Ausdruck der Präferenz der Art für bestimmte, floristisch charakterisierbare Mikrohabitate sein.

Es ist aus Untersuchungen an anderen Halbparasiten bekannt, daß diese erhebliche Auswirkungen auf die Zusammensetzung und Struktur der Vegetation haben können. Eine direkte Abtötung der bevorzugten Wirtspflanzen, wie in Kulturversuchen gelegentlich beobachtet (ATSATT & STRONG 1970) dürfte dabei in der Natur selten sein, doch scheinen Halbparasiten generell die Biomasseproduktion pro Flächeneinheit zu verringern (TER BORG & BASTIAANS 1973, RABOTNOV 1959, MIZIANTY 1975, TER BORG 1979). Die Schädigung der anderen Pflanzen erfolgt dabei nicht gleichmäßig, vielmehr werden trotz des prinzipiell weiten Wirtsspektrums der Parasiten bestimmte Arten, insbesondere Leguminosen, weit stärker geschädigt als andere. So stellte MIZIANTY (1975) fest, daß die Substanzproduktion in Quadraten, aus denen der Halbparasit *Rhinanthus angustifolius* entfernt worden war, innerhalb von zwei Jahren um 28% stieg, während sie in Kontrollquadraten konstant blieb und in Quadraten mit einer zusätzlichen Ansaat des Parasiten um 25% sank. Dabei wurden bestimmte Gräser (z.B. *Briza media*, *Festuca rubra*, *Cynosurus cristatus*) sowie die Leguminosen *Lotus corniculatus* und *Anthyllus vulneraria* besonders geschädigt. Außer durch eine direkte Schädigung ihrer Wirtspflanzen können Halbparasiten aber auch indirekt die Zusammensetzung der Vegetation beeinflussen, da sie, wie in Kulturversuchen mit *Rhinanthus minor* (WATKINSON & GIBSON 1988) und *Melampyrum arvensis* (MATTHIES, unveröff.) festgestellt wurde, das Konkurrenzgleichgewicht zwischen Pflanzenarten stark verschieben können. Ein derartiger Einfluß von *M. arvensis* auf die Vegetation des untersuchten Trockenrasens kann nicht ausgeschlossen werden, doch sind eventuelle Effekte des Parasiten, wie ein Vergleich der Eigenwerte in Tab.2 zeigt, offenbar von untergeordneter Bedeutung.

Es ist unklar, ob Halbparasiten generell die Artendiversität von Beständen positiv oder negativ beeinflussen. Während TER BORG & BASTIAANS (1973) aufgrund von Kulturversuchen mit *Rhinanthus angustifolius* vermuteten, daß Halbparasiten durch stärkere Schädigung dominanter Arten einen Anstieg der Diversität bewirken könnten, fanden WATKINSON & GIBSON (1988), daß Kleinquadrate mit *Rhinanthus minor* im allgemeinen eine niedrigere Ar-

tenzahl und geringere Artendiversität aufwiesen als benachbarte Quadrate ohne den Parasiten. Ein experimentelles Entfernen des Parasiten resultierte in einem Anstieg der Diversität. WATKINSON und GIBSON folgerten, daß *R. minor* vor allem konkurrenzschwache Arten schädigt und so die Diversität erniedrigt. Dagegen dürfte die in der Umgebung von *M. arvensis* festgestellte höhere Artenzahl und dadurch bedingt höhere Diversität (s. Tab. 2) kaum mit der Annahme einer bevorzugten Schädigung konkurrenzschwacher Arten in Einklang zu bringen sein, doch könnte die Frage, ob die beobachteten höheren Artenzahlen auf den Parasiten zurückzuführen sind, nur experimentell geklärt werden.

Eine entscheidende Voraussetzung für das Wachstum des obligaten Parasiten (OESAU 1973) *M. arvensis* ist der frühzeitige Anschluß an eine geeignete Wirtspflanze. Da verschiedene Pflanzenarten in sehr unterschiedlichem Maße als Wirtspflanzen für Halbparasiten geeignet sind (z.B. SNOGERUP 1982, DE HULLU 1984), kann die lokale Zusammensetzung der Vegetation einen erheblichen Einfluß auf die Überlebenschance eines Parasitenkeimlings haben. Die untersuchten Kleinflächen mit *M. arvensis* zeichneten sich vor allem durch eine größere Häufigkeit von *Medicago falcata* gegenüber der umgebenden Vegetation aus. Eine derartige positive Assoziation ist allerdings lediglich ein Hinweis auf einen möglicherweise besonders wichtigen Wirt.

GIBSON & WATKINSON (1989) haben kürzlich den Wert von Assoziationsuntersuchungen bezweifelt. Sie stellten bei einem Vergleich der Zahl der haustoriellen Verbindungen von *Rhinanthus minor* zu den Wurzeln der einzelnen Wirtsarten mit dem Anteil dieser Arten an der gesamten Wurzelmasse fest, daß der Parasit eine gewisse Selektivität zeigt – die häufigsten Begleitarten sind also nicht unbedingt die häufigsten Wirtsarten. Allerdings war die beobachtete Selektivität nicht einheitlich für verschiedene Populationen oder Einzelpflanzen. Ein weiteres, bei der Interpretation von in der Natur festgestellten haustoriellen Verbindungen aber im allgemeinen übersehenes Problem ist die Möglichkeit, daß nicht alle attackierten Pflanzen tatsächlich als Wirte dienen, da durch Abwehrreaktionen mancher Wirte die Haustorien blockiert werden können (GOVIER 1966). Klarheit über die Eignung einer Art als Wirt können daher nur Kulturversuche bringen. Im Fall von *Medicago falcata* wird die Vermutung, daß es sich um einen bevorzugten Wirt von *M. arvensis* handeln könnte, dadurch gestützt, daß diese Art sich im Kulturversuch als besonders guter Wirt für *M. arvensis* erwiesen hat (MATTHIES, unveröff.).

Auch die beobachtete höhere Artenzahl in der direkten Umgebung von *M. arvensis* könnte sich günstig auf den Parasiten auswirken. GOVIER et al. (1967) vermuteten, daß ein Befall mehrerer Wirtspflanzen verschiedener Art für einen Hemiparasiten günstiger ist als der Anschluß an mehrere Pflanzen der gleichen Art, da sich verschiedene Wirtsarten in der Art ihrer Beiträge zur Nährstoffversorgung der Parasiten unterscheiden.

Abschließend läßt sich feststellen, daß nicht ausgeschlossen werden kann, daß die festgestellten Besonderheiten der *M. arvensis* umgebenden Vegetation auf eine direkte oder indirekte Beeinflussung der Vegetation durch *M. arvensis* zurückzuführen sind; eine genaue Analyse der Stärke der möglichen Effekte läßt dies jedoch als unwahrscheinlich erscheinen. Die Ergebnisse deuten eher darauf hin, daß die festgestellte positive Assoziation von *M. arvensis* mit bestimmten Arten und die höhere Artenzahl in der Umgebung der Pflanzen bestimmte Mikrohabitate charakterisieren, die günstige Überlebensbedingungen für die Keimlinge von *M. arvensis* bieten. Die ermittelte signifikante Korrelation der mittleren Größe der *M. arvensis*-Pflanzen mit der ersten CA-Achse liefert einen weiteren Hinweis darauf, daß die unterschiedliche Zusammensetzung der Vegetation einen starken Einfluß auf den Parasiten hat.

Literatur

- ATSATT, P.R., STRONG, D.R. (1970): The population biology of annual grassland hemiparasites. I. The host environment. – *Evolution* 24:278–291.
- DE HULLU, E. (1984): The distribution of *Rhinanthus angustifolius* in relation to host plant species. – In: PARKER, C., MUSSELMAN, L.J.M., POLHILL, A.K., WILSON, A.K. (eds.): Proceedings of the Third International Symposium on parasitic weeds: 43–53. – IACARDA, Aleppo, Syria.

- GIBSON, C.G., WATKINSON, A.R. (1989): The host range and selectivity of a parasitic plant: *Rhinanthus minor*. – *Oecologia* 78:401–406.
- 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.
- , NELSON, M.D., PATE, J.S. (1967): Hemiparasitic nutrition in angiosperms. I. The transfer of organic compounds from host to *Odontites verna* (Bell.) Dum. (Scrophulariaceae).
- HAEUPLER, H. (1982): Evenness als Ausdruck der Vielfalt in der Vegetation. – Dissert. Bot. 65. Vaduz: 268 S.
- HILL, M.O. (1973): Reciprocal averaging: an eigenvector method of ordination. – *J.Ecol.* 61:237–249.
- JONGMAN, R.H.G., TER BRAAK, C.J.F., VAN TONGEREN, O.F.R. (1987): Data analysis in community and landscape ecology. – Pudoc, Wageningen: 299 S.
- MATTHIES, D. (1986): Untersuchungen zur Vergesellschaftung und Populationsbiologie von *Melampyrum arvense* L. – *Tuexenia* 6:3–20.
- MIZIANTY, M. (1975): Influence of *Rhinanthus serotinus* (Schönheit) Oborny on the productivity and floristic composition of the meadow plant association. – *Frag. Flor. Geobot.* 21:491–505.
- MUSSELMAN, L.J., MANN, W.F. (1977): Host plants of some *Rhinanthoideae* (Scrophulariaceae) of Eastern North America. – *Plant Syst. Evol.* 127:45–53.
- OESAU, A. (1973): Keimung und Wurzelwachstum von *Melampyrum arvense* L. – *Beitr. Biol. Pfl.* 49:73–101.
- RABOTNOV, T.A. (1959): The effect of *Rhinanthus major* Ehrh. upon the crops and the composition of the floodland herbage. – *Byulleten' M. Obschestva Ispyt. Priroda* 64:105–107.
- SNOGERUP, B. (1982): Host influence on north west European taxa of *Odontites* (Scrophulariaceae). – *Ann. Bot. Fenn.* 19:17–30.
- TER BORG, S.J., BASTIAANS, J.C. (1973): Host parasite relations in *Rhinanthus serotinus*. I. The effect of growth conditions and host, a preliminary report. – *Proc. Euro. Weed Res. Council Symp. Parasitic Weeds.*: 236–246. Malta Univ.Press.
- TER BRAAK, C.J.F. (1986): Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. – *Ecology* 67:1167–1179.
- (1987): CANOCO – a FORTRAN program for canonical community ordination by [partial] [detrended] [canonical] correspondence analysis, principal component analysis and redundancy analysis (version 2.1). – TNO Institute of Applied Computer Science, Wageningen.
- WEBER, H.C. (1976): Über Wirtspflanzen und Parasitismus einiger mitteleuropäischer *Rhinanthoideae* (Scrophulariaceae). – *Plant. Syst.Evol.*125:97–107.
- WATKINSON, A.R., GIBSON, C.G. (1988): Plant parasitism: the population dynamics of parasitic plants and their effect upon plant community structure. – In: DAVY, A.J., HUTCHINGS, M.J., WATKINSON, A.R. (eds): *Plant population ecology* (1988):393–411. – Blackwell, Oxford.
- YEO, P.F. (1964): The growth of *Euphrasia* in cultivation. – *Watsonia* 6:1–24.

Diethart Matthies
 Spezielle Botanik
 Ruhr-Universität
 Postfach 10 21 48
 D-4630 Bochum 1