Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie (Freising-Weihenstephan 1990) Band 20
1991

Experimentelle Untersuchungen zur Populationsökologie von *Galium aparine* L. (Rubiaceae) - Ökotypendifferenzierung und Anpassungsstrategien

Harald Auge und Ernst-Gerhard Mahn

Synopsis

The climbing annual *Galium aparine* inhabits a large range of productive ecosystems with a varying degree of anthropogenic influence. In order to evaluate their adaptive strategies an agrestal and a forest population are compared using pot experiments and reciprocal transplant technique. The populations representative for two ecotypes occuring in Central Germany display large differences in life history. In contrast to the forest population the agrestal population is enabled to reproduce even during the short vegetation cycle imposed by summer annual crops. One consequence of the delayed flowering and reduced costs of reproduction of the forest population is to improve survivorship during its generative phase in the forest habitat. Furthermore, the life history differentiation is accompanied by differences in growth form and biomass allocation affecting the outcome of competition for light. Obviously, a strong selection against the alien population may occur in each habitat type. Both on the basis of the habitat conditions and the plant characters the populations can be positioned along the r-K-continuum.

adaptative strategies, biomass allocation, Galium aparine, ecotype, growth, life history, reciprocal transplantation

1. Einleitung

Gegenwärtig findet man im zersiedelten und wirtschaftlich intensiv genutzten Zentraleuropa kaum noch Landschaften, in denen menschliche Eingriffe mit ihren Auswirkungen auf Strukturen und Funktionen der betreffenden Ökosysteme nicht sofort spürbar wären. Zu den direkten wie indirekten Folgen der anthropogenen Beeinflussung zählt ein sich in unterschiedlichen Maßstäben vollziehender Wandel der aktuellen Vegetation. Diese Strukturveränderungen sind letztlich das Ergebnis von Prozessen, die sich auf der Ebene der Populationen als Reaktion auf den (wie auch immer gearteten) anthropogenen Einfluß ergeben (z. B. MAHN 1989). Es stellt sich daher die Frage, welche Eigenschaften eine Pflanzensippe (oder Population derselben) besitzen muß, um sich an den auf diese Weise beeinflußten Standorten etablieren und erhalten zu können. Wie generell für die Analyse von Anpassungsstrategien (vgl. JAIN 1979) empfiehlt sich auch zur Untersuchung dieser Fragestellung ein vergleichender Ansatz. Die Gegenüberstellung zu einer Sippe gehörender Populationen erscheint dabei sinnvoll, um wirkliche Adaptationsmerkmale besser erkennen zu können.

Eine Art, die sich zur exemplarischen Beantwortung der obengenannten Frage besonders eignet, ist *Galium aparine* L. (Klettenlabkraut), da seine Standorte mit naturnahen Wäldern und intensiv genutzten Äckern zwei Extreme des anthropogenen Einflusses einschließen. Diese Auswahl gestattet es, den Begriff "anthropogener Einfluß" zu präzisieren. Bezüglich des Ackerstandortes besteht er vor allem in:

- der hohen Intensität und Frequenz der Störungen, welche in der Bodenbearbeitung, dem Herbizideinsatz und der Ernte bestehen, und die vom System aus nicht vorhersehbar sind ("unpredictability", STEARNS 1976),
- dem Stoffeintrag in Form von Dünger, Herbiziden und Pestiziden,

- der Vorgabe der dominanten, Struktur und Dynamik der Phytozönose bestimmenden Art (Kulturart).

Bei dem annuellen Spreizklimmer *Galium aparine* handelt es sich um einen Allopolyploidkomplex, dessen polyphyletische Abstammung von genetisch, geographisch und ökologisch diversen Vorfahren als eine wesentliche Ursache für die große Plastizität und nahezu weltweite Expansion angesehen werden kann (EHRENDORFER 1971). In Mitteleuropa bevorzugt die Art frische bis feuchte Standorte und gilt als ausgesprochener Stickstoffzeiger, besitzt allerdings eine sehr weite ökologische und soziologische Amplitude. Anhand morphologischer und phänologischer Merkmale wurden für Mitteldeutschland zwei Ökotypen beschrieben (GROLL 1984), von denen der eine ausschließlich auf Acker- und der andere vorwiegend an Wald- und Ruderalstandorten auftritt. Als Ursache der standörtlichen Differenzierung dürften Unterschiede in der Herbizidempfindlichkeit der Populationen keine entscheidende Rolle spielen (NIEMANN 1988).

Die hier vorgestellten Versuche hatten das Ziel, ausgehend von der Untersuchung des Wachstums, der Biomasseverteilung und der Reproduktion am natürlichen Standort (AUGE & MAHN 1988) zur Klärung folgender Fragen beizutragen:
- Welche genotypisch determinierten Unterschiede bestehen hinsichtlich Wachstum und Lebensgeschichte zwischen einer Acker- und einer Waldpopulation von *Galium aparine*, die repräsentativ für die von GROLL (1984) beschriebenen Ökotypen sind?
- Welche Konsequenzen ergeben sich aus diesen Unterschieden für die Fitneß an den konkreten Standorten und wie können diese im Hinblick auf das Vorkommen der Ökotypen bewertet werden?

2. Material und Methoden

Die Versuche fanden 1984 bis 1987 mit jeweils einer Population von einem intensiv genutzten Ackerstandort (Population A) und von einem naturnahen Waldstandort (Population W) aus dem Raum Halle-Leipzig statt. Die Populationen waren hexaploid und entsprachen in Morphologie und Phänologie den beiden von GROLL (1984) beschriebenen Ökotypen. Pflanzen beider Populationen wurden in Gefäß- und Transplantationsversuchen miteinander verglichen, genotypisch determinierte Unterschiede charakterisiert und demographische Konsequenzen erfaßt.
Die Gefäßversuche wurden 1984 und 1986 im Botanischen Garten der Universität Halle durchgeführt. Dazu wurden im Gewächshaus angezogene Keimlinge in Mitscherlichgefäße pikiert (zwei Pflanzen einer Population pro Gefäß), die mit einem Sand-Gartenerde-Gemisch gefüllt, mit Drahtgestellen zum Klimmen versehen und im Freien unter einem durchsichtigen Foliendach aufgestellt waren. 1984 wurden drei Stickstoffstufen eingerichtet (0, 75 und 150 kg N/ha), 1986 kombiniert mit zwei Lichtstufen (15 und 55 % des vollen Tageslichts). Die Versuche erfolgten als Blockanlage, wobei zu jedem Erntetermin die Pflanzen aus drei bis vier Blocks entnommen wurden.
Für die reziproke Transplantation wurden im Garten herangezogene Keimlinge beider Populationen auf einem Acker (Standort A: Lehr- und Forschungsstützpunkt Etzdorf der Universität Halle; Vegetation: *Euphorbio-Melandrietum*) und an einem Waldstandort (Standort W: Elsteraue bei Leipzig; Vegetation: *Fraxino-Ulmetum*) ausgepflanzt. 1985 und 1986 wurde ein sommerannueller Entwicklungszyklus simuliert, während 1987 der winterannuelle Zyklus Berücksichtigung fand. Auf dem Acker erfolgte keine Herbizidanwendung; als Kulturart wurde 1985 Hafer und 1986 Winterweizen angebaut. 1987 konnte der Versuch nur am Waldstandort durchgeführt werden. Zusätzlich zum territorial üblichen Standard (40 kg N/ha) wurden am Ackerstandort Parzellen ohne N-Düngung bzw. mit doppelter Aufwandmenge angelegt. Die für destruktive Untersuchungen vorgesehenen Pflanzen wurden an jedem Standort entlang eines in Blocks gegliederten Transektes angeordnet. In Dauerquadraten ausgepflanzte Individuen gestatteten es dagegen, demographische Parameter zu erfassen.
Biomasse- und morphometrische Werte wurden mittels Varianzanalysen verrechnet; Mittelwertsvergleiche erfolgten mit dem NEWMAN-KEULS-Test. Um allometrische Beziehungen zu charakterisieren und zu vergleichen, kamen Regressions- und Kovarianzanalysen zum Einsatz. Die Abhängigkeit der Überlebensrate vom Standort und von der Population wurde mit Hilfe mehrdimensionaler Kontingenztafeln geprüft.

3. Ergebnisse

3.1 Wuchsform und Ontogenie

Die auffallendsten Unterschiede zwischen den Populationen betreffen den Verlauf des Lebenszyklus und die Wuchsform (Abb. 1). Unter günstigen äußeren Bedingungen wachsen die Pflanzen der Ackerpopulation sofort aufrecht, spreizklimmend und mit dominierendem Hauptsproß. Bei sommerannueller Entwicklung kommen sie stets noch in der gleichen Vegetationsperiode zur Blüte. Dagegen schreiten die Pflanzen der Waldpopulation nur dann innerhalb eines Jahres zur Reproduktion, wenn der Auflauf im Winter oder im zeitigen Frühjahr stattfindet. Bei späterem Auflauf beginnt die generative Phase erst in der nächsten Vegetationsperiode. Diese Variabilität in der Länge des Lebenszyklus beruht auf der unterschiedlichen Ausdehnung eines frühen vegetativen Entwicklungsabschnittes, der sich an das Keimlingsstadium anschließt und durch eine niederliegende, stark verzweigte Wuchsform charakterisiert ist. Die Internodien und Blätter bleiben relativ kurz, und der Hauptsproß wird meist durch die Kotyledonarsprosse übergipfelt. Diese Wuchsform ist bei fehlender oder geringer Lichtkonkurrenz deutlicher ausgeprägt als bei starker Lichtkonkurrenz (s. u.).

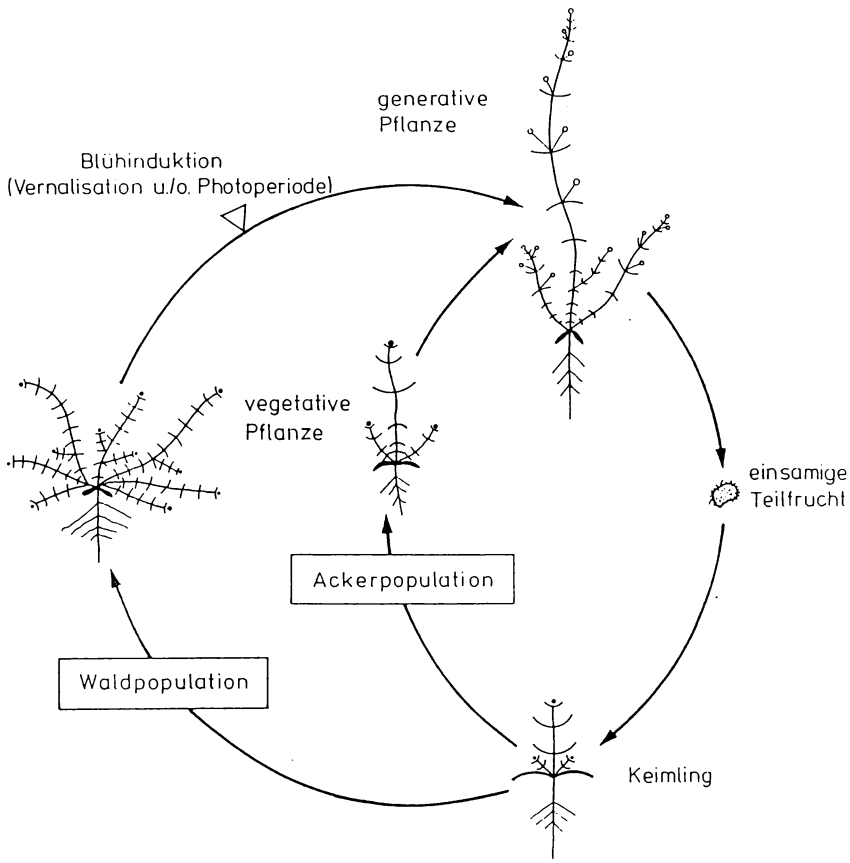

Abb. 1: Schematischer Verlauf des Lebenszyklus der beiden *Galium aparine*-Populationen

Ob für die Blühinduktion eine Vernalisation der vegetativen Pflanzen oder eine Änderung der Photoperiode verantwortlich ist, bedarf noch der Klärung. Auch nach erfolgter Blühinduktion beginnt die Anthese wesentlich (drei bis acht Wochen) später als bei gleich alten und unter identischen Bedingungen kultivierten Pflanzen der Ackerpopulation. Dasselbe trifft für die Zeit bis zur Samenreife bzw. bis zum Abschluß des gesamten Lebenszyklus zu.

3.2 Wachstum und Biomasseverteilung

Die Differenzierung der Populationen hinsichtlich Lebenszyklus und Wuchsform korrespondiert mit deutlichen Unterschieden im Wachstumsverlauf und in der Biomasseverteilung. Unter identischen Kulturbedingungen und bei fehlender interspezifischer Konkurrenz stellen sich diese wie folgt dar:
Bei vegetativen Pflanzen der Waldpopulation ist die Sproß/Wurzel-Allometrie stärker zugunsten des Sprosses und die Blatt/Achsen-Allometrie mehr auf die Seite der Blätter verschoben als bei vergleichbaren Individuen der Ackerpopulation. Trotzdem besitzen die Pflanzen beider Populationen in diesem Entwicklungsabschnitt annähernd dieselbe Biomasse. Die Sproßlänge (und damit die potentielle Wuchshöhe) bleibt jedoch in der Waldpopulation - aufgrund der stärkeren Verzweigung und der Biomasseverteilung zuungunsten der Achsen - niedriger als in der Ackerpopulation. In der generativen Phase erreicht die Waldpopulation aufgrund der verzögerten Reproduktion eine höhere vegetative Gesamtbiomasse sowie eine größere Wuchshöhe als die Ackerpopulation.
Unter autökologischen Bedingungen reagieren beide Populationen bezüglich der Stoffproduktion auf ein verändertes Stickstoff- und Lichtangebot gleich. Übereinstimmend können beide Populationen ein erhöhtes N-Angebot bei Lichtmangel nur bedingt nutzen (Wechselwirkung Stickstoff x Licht).

Aus den Unterschieden im Wachstumsmuster ergeben sich Konsequenzen für das Verhalten der Populationen im zönotischen Kontext. Wie die allometrische Beziehung zwischen Biomasse und Wuchshöhe zeigt (Abb. 2), sind vegetative Pflanzen der Waldpopulation auch am Segetalstandort weniger gestreckt als vergleichbare Individuen der Ackerpopulation. Diese Pflanzen werden folglich stärker schattiert als die zur Ackerpopulation gehörigen, welche ihre Assimilationsorgane entlang des vertikalen Lichtgradienten in der Phytozönose in eine günstigere Position bringen können. Das führt bereits in der vegetativen Phase zu einer niedrigeren RGR bzw. Biomasse der Waldpopulation im Vergleich zur Ackerpopulation. Mit steigender N-Düngung des Standortes verstärkt sich die Unterdrückung der Waldpopulation noch, weil einerseits die Produktivität und die Bestandesdichte des Getreides in der Regel durch Düngung zunimmt und andererseits von *Galium aparine* ein zusätzliches N-Angebot bei Lichtmangel nicht im vollen Umfang genutzt werden kann (s. o.).

Am Waldstandort verschwindet der Populationsunterschied in der Beziehung Biomasse-Wuchshöhe. Ursache dafür ist möglicherweise die veränderte Lichtqualität, die bei *Galium aparine* morphogenetischen Einfluß hat (BAIN & ATTRIDGE 1988). Beide Populationen befinden sich damit im Hinblick auf die Lichtkonkurrenz in der gleichen Position und erreichen in der vegetativen Phase etwa dieselbe Biomasse.
In der generativen Phase sind die Pflanzen der Waldpopulation am Waldstandort sogar gestreckter und besitzen eine größere Wuchshöhe als die Individuen der Ackerpopulation (Abb. 3). Dies ist jedoch nicht auf ein stärkeres Etiolement der ersteren zurückzuführen, wie die Beziehung zwischen Blütenzahl und Biomasse dokumentiert (Abb. 3). Da die Pflanzen der Ackerpopulation absolut und relativ mehr Blüten ausbilden, kann deren niedrigere Sproßlänge als Ausdruck der "Reproduktionskosten" bzw. des "trade-off" (STEARNS 1976) zwischen vegetativem Wachstum und Reproduktion gewertet werden.

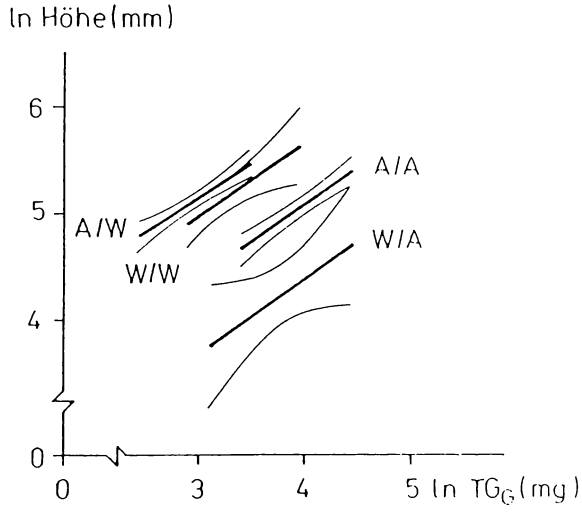

Abb. 2:
Allometrische Beziehungen zwischen der Wuchshöhe und der Biomasse (TG) der Pflanzen am Ende der vegetativen Phase (dünne Linien: 95 %-Konfidenzintervalle; Beschriftung: Population/Standort; sommerannueller Zyklus 1986/87)

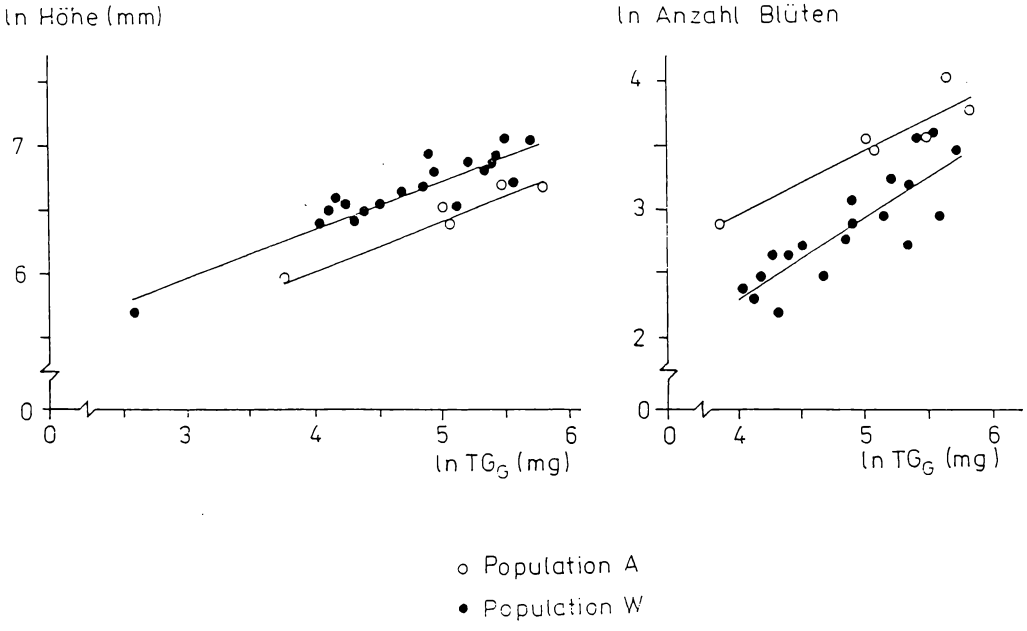

Abb. 3: Allometrische Beziehungen zwischen Wuchshöhe und Biomasse (TG) sowie Blütenzahl und Biomasse in der generativen Phase (winterannueller Zyklus 1986/87)

3.3 Demographie

Die genannten Unterschiede im Lebenszyklus, in der Wuchsform und im Wachstumsmuster sind populationsökologisch irrelevant, wenn sie nicht demographische Konsequenzen und damit einen Einfluß auf die mittlere Fitneß der Populationen haben.

Bei einem Start im mittleren Frühjahr kommt die Waldpopulation in derselben Vegetationsperiode nicht mehr zur Reproduktion. Das bedeutet, daß auf dem Segetalstandort die gesamte Population zur Ernte der Kulturart vernichtet wird (Abb. 4). Dagegen haben die Pflanzen der Ackerpopulation zu diesem Zeitpunkt ihre Entwicklung bereits beendet oder zumindest einige reife Samen produziert. Am Waldstandort liegt die Überlebensrate der Waldpopulation über derjenigen der Ackerpopulation, jedoch kommt erstere bei sommerannueller Entwicklung auch hier nicht zur Blüte. Während die Ackerpopulation auf dem Segetalstandort eine positive Bilanz aufweist (Nettoreproduktionsrate R_0 = 9,64), kann die hohe Mortalität am Waldstandort nicht durch die Samenproduktion kompensiert werden (R_0 = 0,04).

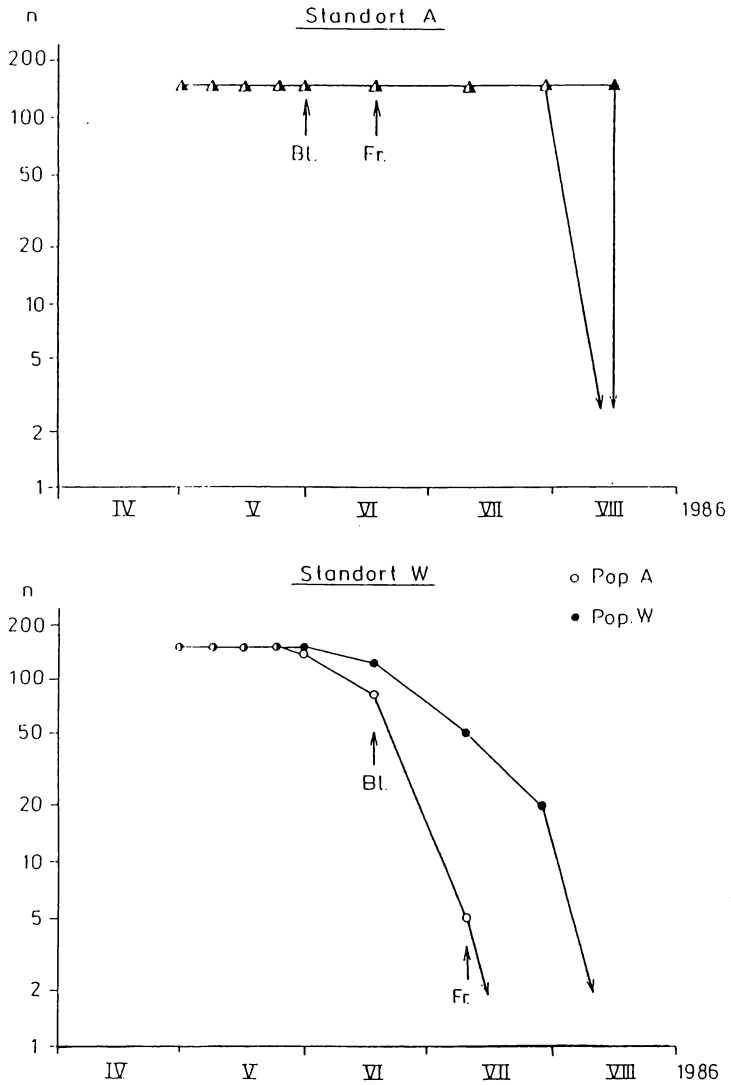

Abb. 4: Überlebenskurven der Populationen an den beiden Standorten (sommerannueller Zyklus 1986; Bl.: Blühbeginn, Fr.: Beginn des Fruchtens in der Ackerpopulation; nach AUGE in MAHN 1989)

Bei winterannueller Entwicklung erreichen am Waldstandort etwa dreimal so viele Individuen der Waldpopulation die Fruchtreife wie Pflanzen der Ackerpopulation (Abb. 5). Sowohl während des Überwinterns als auch nach Blühbeginn korrelierte das Mortalitätsrisiko in beiden Populationen negativ mit der Pflanzengröße. Die niedrigere Wintermortalität der Waldpopulation kann also zumindest teilweise auf die kräftigeren Keimlinge zurückgeführt werden. Besondere Beachtung verdient der Anstieg der Mortalitätsrate der Ackerpopulation in der generativen Phase, der in der Waldpopulation nahezu völlig ausbleibt. Offensichtlich wirkt sich hier die größere Wuchshöhe der Waldpopulation als Resultat (1) der verzögerten Reproduktion und (2) der niedrigeren Reproduktionskosten (s. o.) positiv im Hinblick auf die Lichtkonkurrenz in der Krautschicht aus. Diese Annahme wird dadurch unterstützt, daß das Mortalitätsrisiko in beiden Populationen sowohl negativ mit der Pflanzengröße als auch negativ mit dem Lichtgenuß im Bestand korreliert. Im Gegensatz zur Waldpopulation (R_0 = 1,33) kann die hohe Mortalität der Ackerpopulation auch durch ihre größere Fekundität nicht kompenisiert werden (R_0 = 0,83). Daraus ergibt sich eine signifikant höhere Fitneß der Waldpopulation gegenüber der Ackerpopulation am Waldstandort.

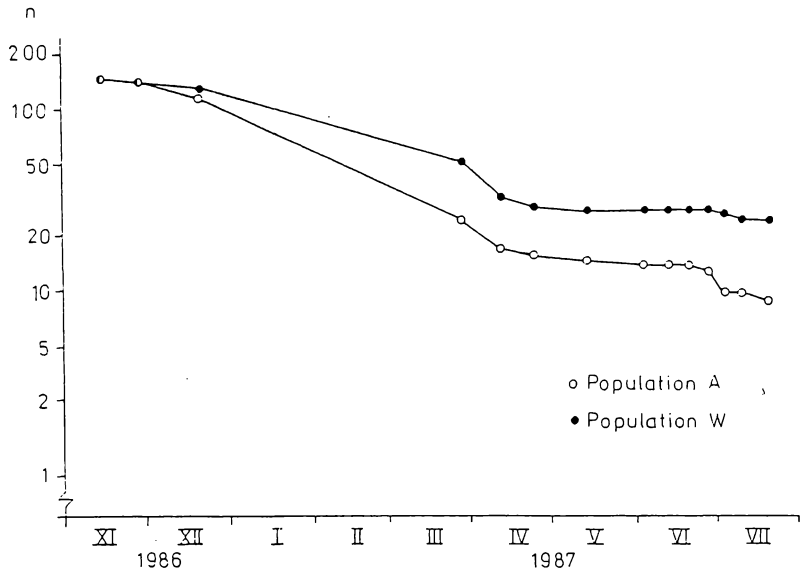

Abb. 5: Überlebenskurven der Populationen am Waldstandort (winterannueller Zyklus 1986/87; nach AUGE in MAHN 1989)

4. Diskussion

Die untersuchten Populationen sind repräsentativ für die zwei für Mitteldeutschland beschriebenen Ökotypen von *Galium aparine*. Deshalb ist eine Generalisierung der hier dargestellten Ergebnisse für die beiden Ökotypen möglich. Zwar haben diese Aussagen aufgrund des großen Areals und der Polymorphie der Sippe nur territorial begrenzt Gültigkeit, doch finden sich auch Gemeinsamkeiten mit geographisch entfernteren Populationen. So zeigen norddeutsche Nicht-Acker-Herkünfte eine Entwicklungsverzögerung gegenüber Ackerherkünften und bilden z. T. ebenfalls eine niederliegende, stark verzweigte Wuchsform aus (NIEMANN 1988, BERKEFELD 1987). Das trifft auch für nordamerikanische Populationen naturnaher Standorte zu (MOORE 1975). Andererseits treten bei Populationen aus anderen Gebieten des Areals Merkmale auf, z. B. in der Morphologie , die hier nicht beobachtet werden konnten (vgl. BERKEFELD 1988).

Obwohl im allgemeinen bereits während der Keimung und Keimlingsetablierung wesentliche Selektionsprozesse stattfinden (SOLBRIG 1980) und auch *Galium aparine*-Populationen verschiedener Standorte sich in ihrem Keimungsverhalten unterscheiden (AUGE 1987), belegen die hier vorgestellten Versuchsergebnisse, daß gerade in der adulten (präreproduktiven und reproduktiven) Phase von *Galium aparine* wichtige Anpassungsmechanismen existieren.
Derartige Anpassungen betreffen zum einen Parameter der Lebensgeschichte, wie den Zeitpunkt der Reproduktion und die Fekundität. Die diesbezüglichen Unterschiede zwischen den Populationen (bzw. Ökotypen) müssen im Zusammenhang mit der Häufigkeit und Vorhersehbarkeit der Störungen ihrer Standorte gesehen werden, durch welche die potentielle Länge des Lebenszyklus begrenzt wird (vgl. BAZZAZ 1983). Der beschleunigte Ablauf des Lebenszyklus der Ackerpopulation gewährleistet, daß Pflanzen erstens bei winterannueller Entwicklung bis zur Ernte eine ausreichende Anzahl Samen produziert haben und zweitens in Sommerkulturen überhaupt zur Reproduktion kommen. Neben den Möglichkeiten eines saisonal früheren Starts oder einer zeitigeren Beendigung des Lebenszyklus stellt die Verkürzung des Gesamtzyklus auf Kosten der vegetativen Phase eine häufig realisierte Anpassung an anthropogene Störungen dar (MAHN 1989). Auch von anderen Annuellen ist bekannt, daß Populationen von Segetal- oder anderweitig stark gestörten Standorten eine kürzere Entwicklungszeit benötigen als solche von naturnahen oder weniger gestörten Standorten (*Avena fatua*: IMAM & ALLARD 1965, *Arabidopsis thaliana*: JONES 1971, *Senecio vulgaris*: KADEREIT & BRIGGS 1985, *Stellaria media*: SOBEY 1987, *Polygonum lapathifolium*: KONOPATZKY 1988). Der hohe Reproduktionsaufwand (vgl. AUGE & MAHN 1988) und die große Fekundität der Ackerpopulation können in diesem Zusammenhang ebenfalls als eine Anpassung an gestörte Standorte gewertet werden (vgl. GADGIL & SOLBRIG 1972).
Die verzögerte Reproduktion der Waldpopulation (bzw. des Nicht-Acker-Ökotyps) gegenüber der Ackerpopulation auch nach erfolgter Blühinduktion führt zu einer höheren vegetativen und Gesamtbiomasse sowie zu einer größeren Wuchshöhe. Offenbar bewirkt die relativ niedrigere Fekundität gleichfalls - im Sinne einer Verringerung der "Reproduktionskosten" - eine Steigerung des vegetativen und insbesondere des Höhenwachstums. Es kann davon ausgegangen werden, daß dies in einer erhöhten Konkurrenzfähigkeit um den Lichtfaktor innerhalb der Krautschicht des Waldes (oder eines Ruderalstandortes) und damit in einer höheren Fitneß resultiert.
Andererseits führt die niedrige Wuchsform und die Spezifik der Biomasseverteilung in der vegetativen Phase der Waldpopulation zu einem deutlichen Nachteil im Wettbewerb um den Lichtfaktor innerhalb eines schossenden Getreidebestandes. Falls die Pflanzen zur Reproduktion kommen, sind Konsequenzen für die Fekundität zu erwarten. Die Konkurrenzfähigkeit der beiden Populationen hängt also in starkem Maße von der Struktur der Phytozönose.
Die Ergebnisse der reziproken Transplantation deuten darauf hin, daß an den jeweiligen Standorten aufgrund der genannten Adaptationen stets die bodenständige Population eine höhere Fitneß besitzt und eine gerichtete Selektion gegen die fremde Population erfolgt. Die Kenntnis der pflanzlichen Eigenschaften und der Standortsbedingungen gestattet es, den Populationen eine bestimmte Position im r-K-Kontinuum zuzuweisen (Tab. 1). Zwar gibt es auch zahlreiche Übereinstimmungen zwischen beiden Populationen. Doch weist die Kombination wesentlicher Merkmale darauf hin, daß die Waldpopulation (bzw. der Nicht-Acker-Ökotyp) als mehr K-selektiert und die Ackerpopulation (bzw. der Ackerökotyp) als mehr r-selektiert zu betrachten sind (vgl. PIANKA 1970, STEARNS 1976).

Tab. 1: Einige Merkmale für die r- und K-Selektion (nach PIANKA 1970, STEARNS 1976)

	r-Selektion	**K-Selektion**
abiotische Umwelt	variabel u./o. nicht vorhersehbar	konstant u./o. vorhersehbar
Mortalität	dichteunabhängig	dichteabhängig
Populationsgröße	zeitlich variabel nicht im Gleichgewicht mit Umwelt geringer als Umweltkapazität oft Rekolonisierung	zeitlich konstant im Gleichgewicht mit Umwelt nahe der Umweltkapazität Rekolonisierung nicht notwendig
Wettbewerb	häufig schwach	häufig stark
Selektion fördert	rasche Entwicklung hohe max. Wachstumsrate der Population einmalige Reproduktion kleine Individuen kurze Lebensdauer hohen Reproduktionsaufwand	langsame Entwicklung Konkurrenzkraft mehrmalige Reproduktion große Individuen lange Lebensdauer niedrigen Reproduktionsaufwand

Literatur

AUGE, H., 1987: Der Einfluß von Stickstoff auf die Samenkeimung verschiedener *Galium aparine*-Populationen. In: MAHN, E.-G. & TIETZE, F. (Hrsg.): Agroökosysteme und Habitatinseln in der Agrarlandschaft. Aus dem wissenschaftlichen Leben der PH Halle, H. 5, Teil 1: 65-69.

AUGE, H. & E.-G. MAHN, 1988: Zur Plastizität von *Galium aparine* L.-Populationen - Wachstum und Biomasseverteilung bei sommerannuellem Lebenszyklus. Flora 180: 429-443.

BAIN, A. B. & T. H. ATTRIDGE, 1988: Shade-light mediated responses in field and hedgerow populations of *Galium aparine* L.. J. Exp. Bot. 39: 1759-1764.

BAZZAZ, F. A., 1983: Characteristics of populations in relation to disturbance in natural and man-modified ecosystems. In: MOONEY, H. A. & M. GODRON (eds.): Disturbance and Ecosystems. Springer Verlag, Berlin. Ecol. Studies, vol. 44: 259-275.

BERKEFELD, K., 1987: Untersuchungen zur Ökotypenbildung bei *Galium aparine* L. und weiteren Unkrautarten auf Äckern im Vergleich zu anderen Standorten. Diplomarbeit (Mskr.), Universität Göttingen.

BERKEFELD, K., 1988: Untersuchungen zur Ökotypenbildung bei *Galium aparine* L. (Rubiaceae) und *Lapsana communis* L. (Compositae). Flora 181: 111-130.

EHRENDORFER, F., 1971: Evolution and eco-geographical differentiation in some South-West Asiatic *Rubiaceae*. In: DAVIS, P. H., HARPER, P. C. & I. C. HEDGE (eds.): Plant Life of South-West Asia. Edinburgh. Bot. Soc.: 195-215.

GADGIL, M. & O. T. SOLBRIG, 1972: The concept of r- and K-selection: evidence from wild flowers and some theoretical considerations. Amer. Nat. 106: 14-31.

GROLL, U., 1984: Untersuchungen zur Entwicklungsstrategie und Produktivität von *Galium aparine* L. in Ökosystemen mit unterschiedlich starker anthropogener Belastung. Dissertation (Mskr.), Univ. Halle.

IMAM, A. G. & R. W. ALLARD, 1965: Population studies in predominantly self-pollinated species: VI. Genetic variability between and within natural populations of wild oats from differing habitats in California. Genetics 51: 49-62.

JAIN, S., 1979: Adaptive strategies: polymorphism, plasticity and homeostasis. In: SOLBRIG, O. T., JAIN, S., JOHNSON, G. B. & P. H. RAVEN (eds.): Topics in Plant Population Biology. Columbia Univ. Press, New York: 160-187.

JONES, M. E., 1971: The population genetics of *Arabidopsis thaliana*. III. The effect of vernalisation. Heredity 27: 59-72.

KADEREIT, J. W. & D. BRIGGS, 1985: Speed of development of radiate and non-radiate plants of *Senecio vulgaris* L. from habitats subject to different degrees of weeding pressure. New Phytol. 99: 155-169.

KONOPATZKY, A., 1988: Autökologische Untersuchungen zur standörtlichen und geographischen Ökotypendifferenzierung von *Polygonum lapathifolium* L. s. l. Diplomarbeit (Mskr.), Univ. Halle.

MAHN, E.-G., 1989: Anpassungen annueller Pflanzenpopulationen an anthropogen veränderte Umweltvariable. Verh. Ges. Ökol. 18: 655-663.

MOORE, R. J., 1975: The *Galium aparine* complex in Canada. Can. J. Bot. 53: 877-893.

NIEMANN, P., 1988: Zur Variabilität des Klettenlabkrauts (*Galium aparine*). Gesunde Pflanzen 40: 368-373.

PIANKA, E. R., 1970: On r- and K-selection. Amer. Nat. 104: 592-597.

SOBEY, D. G., 1987: Differences in seed production between *Stellaria media* populations from different habitat types. Ann. Bot. 59: 543-549.

SOLBRIG, O. T., 1980: Demography and natural selection. In: SOLBRIG, O. T. (ed.): Demography and Evolution in Plant Populations. Oxford. Botanical Monographs, vol. 15: 1-20.

STEARNS, S. C., 1976: Life-history tactics: a review of the ideas. Quart. Rev. Biol. 51: 3-47.

Adresse

Prof. Dr. Ernst-Gerhard Mahn
Dr. Harald Auge
Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg
Institut für Geobotanik
Neuwerk 21

O - 4010 Halle/Saale

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie

Jahr/Year: 1991

Band/Volume: 20_2_1991

Autor(en)/Author(s): Mahn Ernst-Gerhard, Auge Harald

Artikel/Article: Experimentelle Untersuchungen zur Populationsökologie von Galium aparine L. (Rubiaceae) - Ökotypendifferenzierung und Anpassungsstrategien 917-926