

Phänotypische Plastizität und Fitness annueller
Ackerwildkrautpopulationen von Standorten
unterschiedlicher Nutzungsgeschichte

Inaugural Dissertation

zur

Erlangung des Doktorgrades

der Naturwissenschaftlichen Fakultät (FB 08) Biologie, Chemie,

Geowissenschaften der Justus-Liebig-Universität Gießen

vorgelegt von

Patrick Schubert

Gießen, 13. Juni 2003

Dekan: Prof. Dr. Jürgen Janek

I. Berichterstatter: Prof. Dr. Aart J. E. van Bel

II. Berichterstatter: Prof. Dr. Dr. Annette Otte

Danksagung

Zunächst gilt mein Dank Frau Prof. Dr. Dr. Annette Otte für die Möglichkeit dieses Thema zu bearbeiten und die engagierte Betreuung.

Herrn Prof. Dr. Aart v. Bel danke ich für seine Unterstützung, die Voraussetzung für meine Promotion am Institut für Allgemeine Botanik zu schaffen.

Grundlagen für das Zustandekommen dieser Arbeit legte Dr. Rainer Waldhardt; über die Arbeitsgruppe SFB 299 „Landnutzungskonzepte für periphere Regionen“ war mein Projekt in einem größeren Forschungsrahmen eingebunden, von dem ich profitieren konnte.

Weiterhin möchte ich mich für die fachliche Unterstützung und Diskussionsbereitschaft zu Versuchsaufbau und –auswertung bei Dr. Lutz Eckstein und Dipl.-Biol. Dietmar Simmering bedanken. Sie übernahmen auch mit viel Geduld die kritische Durchsicht des Manuskripts.

Vor allem gilt aber mein Dank Herrn Scholz vom Hofe, der mir mit unermüdlicher Ausdauer und Begeisterung in allen Bereichen der Versuchsdurchführung und Datenaufnahme zur Seite stand und immer für ein gutes Arbeitsklima während der praktischen Arbeitsschritte sorgte.

Den Angestellten am Lehr- und Versuchsbetrieb Rauschholzhausen danke ich für die freundlich Bereitstellung von Daten und weitere Unterstützung.

Die Erstellung der gesamten Datengrundlage wäre in diesem Umfang nicht möglich gewesen, wenn ich nicht die freiwillige Unterstützung vieler Menschen gefunden hätte, ihnen allen sei an dieser Stelle herzlich gedankt. Hier sind vor allem meine Eltern und Geschwister zu nennen, welche mich in ihrer Freizeit ebenfalls bei der umfangreichen Datenaufnahme 2001 unterstützten.

Nicht zuletzt hat meine Frau Simone mit rücksichtsvollem Verständnis und weitreichender Unterstützung bei Datenerhebung und Literaturrecherche zu dem Gelingen dieser Arbeit beigetragen.

Dieses Projekt wurde zwischen Nov. 1999 und Okt. 2001 von der DFG gefördert (OT 167/1-1).

Inhalt

Danksagung	2
Abbildungsverzeichnis	4
Tabellenverzeichnis	6
Übersicht der erhobenen Parameter.....	7
1 Einleitung	8
2 Zielsetzung	11
3 Literaturübersicht.....	12
3.1 Ackerwildkräuter	12
3.2 Wandlung der Produktionsverfahren	13
3.3 Keimung	15
3.3.1 Exogene Faktoren.....	17
Temperatur	17
Licht	19
Wasser	19
3.3.2 Endogene Faktoren.....	20
3.4 Phänotypische Plastizität	21
3.4.1 Was ist phänotypische Plastizität?	21
3.4.2 Bedeutung der phänotypischen Plastizität	22
3.4.3 Untersuchungen zur phänotypischen Plastizität	23
Einfluss unterschiedlicher Beleuchtungsintensität.....	24
Einfluss unterschiedlicher Nährstoffkonzentrationen	25
Keimungsverhalten.....	26
4 Material und Methoden	28
4.1 Die untersuchten Arten	28
4.1.1 <i>Arabidopsis thaliana</i>	28
4.1.2 <i>Viola arvensis</i>	30
4.2 Untersuchungsgebiete und Nutzung der Probeflächen	32
4.2.1 Amöneburger Becken	32
4.2.2 Lahn-Dill-Bergland.....	32
4.3 Probennahme und Verarbeitung.....	33
4.4 Gewinnung der "P"-Generation	35
4.5 Morphometrische Untersuchungen	36

4.5.1	Anzucht der Versuchspflanzen (F1-Generation).....	36
4.5.2	Versuchsdesign.....	36
4.5.3	Datenerhebung.....	38
	<i>Arabidopsis thaliana</i>	39
	<i>Viola arvensis</i>	40
4.6	Untersuchungen zu Herbizidresistenzen.....	41
4.7	Untersuchungen zur Keimung.....	42
	4.7.1 Keimungstemperatur.....	42
	4.7.2 Vitalitätstest.....	43
4.8	Statistik.....	44
5	Ergebnisse.....	46
5.1	Morphometrische Untersuchungen.....	46
	5.1.1 <i>Arabidopsis thaliana</i>	46
	Haupteffekte von Licht und Düngung.....	46
	Oberirdische Biomasse.....	47
	Gesamtblattmasse.....	49
	Blattanzahl.....	50
	Gesamtblattfläche.....	52
	Relative Blattmasse.....	54
	Fläche pro Blattmasse (SLA).....	55
	Fläche pro Biomasse (LAR).....	56
	Sprossachsenmasse.....	58
	Relative Sprossachsenmasse.....	60
	Senescente Masse.....	61
	Relative senescente Masse.....	63
	Samen.....	65
	5.1.2 <i>Viola arvensis</i>	67
	Haupteffekte von Licht und Düngung.....	67
	Oberirdische Biomasse.....	67
	Gesamtblattmasse.....	69
	Blattanzahl.....	71
	Gesamtblattfläche.....	72
	Relative Blattmasse.....	74

Fläche pro Blattmasse (SLA).....	75
Fläche pro Biomasse (LAR)	76
Generative Organe	78
Relative generative Masse	81
Senescente Masse	83
Relative senescente Masse.....	85
Samen.....	86
5.2 Herbizidsensitivität	93
5.2.1 <i>Arabidopsis thaliana</i>	93
5.2.2 <i>Viola arvensis</i>	94
5.3 Keimungstemperatur, Keimungsrate und Vitalität der Samen	95
5.3.1 <i>Arabidopsis thaliana</i>	95
Keimungsrate	95
Keimungsverlauf	97
5.3.2 <i>Viola arvensis</i>	103
Keimungsrate	103
Keimungsverlauf	104
5.3.3 Vitalität.....	106
<i>Arabidopsis thaliana</i>	106
<i>Viola arvensis</i>	107
6 Diskussion	109
<i>Arabidopsis thaliana</i>	109
<i>Viola arvensis</i>	116
Abschlussbetrachtung	123
7 Zusammenfassung	130
8 Summary	132
9 Literatur	134
Anhang	146

Abbildungsverzeichnis

Abb. 1:	Grundlegende Möglichkeiten der plastischen Reaktion	21
Abb. 2:	<i>A. thaliana</i>	29
Abb. 3:	<i>Viola arvensis</i>	31
Abb. 4:	Schema zur Versuchsanordnung	35
Abb. 5:	Versuchsanordnung von <i>Viola arvensis</i>	36
Abb. 6:	Samen nach 24-stündigem Einwirken der Tetrazoliumlösung	43
Abb. 7:	Entwicklung der oberirdischen Biomasse bei <i>A. thaliana</i>	47
Abb. 8:	Entwicklung der Gesamtblattmasse bei <i>A. thaliana</i>	49
Abb. 9:	Entwicklung der Blattzahl bei <i>A. thaliana</i>	50
Abb. 10:	Entwicklung der Blattfläche bei <i>A. thaliana</i>	52
Abb. 11:	Entwicklung der relativen Blattmasse bei <i>A. thaliana</i>	53
Abb. 12:	Entwicklung des Verhältnisses Fläche/Blattmasse bei <i>A. thaliana</i> ..	55
Abb. 13:	Entwicklung des Verhältnisses Fläche/Biomasse bei <i>A. thaliana</i>	56
Abb. 14:	Entwicklung der Sprossachsenmasse bei <i>A. thaliana</i>	58
Abb. 15:	Entwicklung der relativen Sprossachsenmasse bei <i>A. thaliana</i>	60
Abb. 16:	Seneszenz Biomasse bei <i>A. thaliana</i>	61
Abb. 17:	Relative seneszenz Biomasse bei <i>A. thaliana</i>	62
Abb. 18:	Relative seneszenz Biomasse bei <i>A. thaliana</i>	63
Abb. 19:	Tausendkorngewicht der reifen Samen bei <i>A. thaliana</i>	64
Abb. 20:	Entwicklung der oberirdischen Biomasse bei <i>V. arvensis</i>	67
Abb. 21:	Entwicklung der Gesamtblattmasse bei <i>V. arvensis</i>	69
Abb. 22:	Entwicklung der Blattzahl bei <i>V. arvensis</i>	70
Abb. 23:	Entwicklung der Blattfläche bei <i>V. arvensis</i>	72
Abb. 24:	Entwicklung der relativen Blattmasse bei <i>V. arvensis</i>	73
Abb. 25:	Entwicklung des Verhältnisses Fläche/Blattmasse bei <i>V. arvensis</i> ...	75
Abb. 26:	Entwicklung des Verhältnisses Fläche/Biomasse bei <i>V. arvensis</i>	77
Abb. 27:	Anzahl reproduzierender Organe bei <i>V. arvensis</i>	79
Abb. 28:	Entwicklung der generativen Biomasse bei <i>V. arvensis</i>	80
Abb. 29:	Masseanteil generativer Organe bei <i>V. arvensis</i>	81
Abb. 30:	Entwicklung der relativen generativen Masse bei <i>V. arvensis</i>	82
Abb. 31:	Entwicklung der seneszenten Biomasse bei <i>V. arvensis</i>	83

Abb. 32:	Entwicklung des seneszenten Biomasseanteils bei <i>V. arvensis</i>	84
Abb. 33:	Anzahl Samen pro Samenkapsel bei <i>V. arvensis</i>	86
Abb. 34:	Gesamtsamenzahl bei <i>V. arvensis</i>	87
Abb. 35:	Gesamtsamenzahl bei <i>V. arvensis</i>	87
Abb. 36:	Masse generativer Organe pro Samen bei <i>V. arvensis</i>	88
Abb. 37:	Tausendkorngewicht bei <i>V. arvensis</i>	89
Abb. 38:	Korngrößenanteile bei <i>V. arvensis</i>	91
Abb. 39:	Wirkung unterschiedlicher Herbizide bei <i>A. thaliana</i>	93
Abb. 40:	Mittlere Keimungsraten bei <i>A. thaliana</i>	96
Abb. 41:	Keimungsverlauf von <i>A. thaliana</i> bei 3 °C.....	97
Abb. 42:	Keimungsverlauf von <i>A. thaliana</i> bei 7 °C.....	97
Abb. 43:	Keimungsverlauf von <i>A. thaliana</i> bei 10 °C.....	98
Abb. 44:	Keimungsverlauf von <i>A. thaliana</i> bei 15 °C.....	99
Abb. 45:	Keimungsverlauf von <i>A. thaliana</i> bei 20 °C.....	99
Abb. 46:	Keimungsverlauf von <i>A. thaliana</i> bei 25 °C.....	100
Abb. 47:	Keimungsverlauf von <i>A. thaliana</i> bei 30 °C.....	101
Abb. 48:	Keimungsverlauf von <i>A. thaliana</i> bei 5 / 15 °C.....	101
Abb. 49:	Mittlere Keimungsraten	103
Abb. 50:	Keimungsverlauf von <i>V. arvensis</i> bei 7 °C.....	103
Abb. 51:	Keimungsverlauf von <i>V. arvensis</i> bei 10 °C.....	104
Abb. 52:	Keimungsverlauf von <i>V. arvensis</i> bei 5 / 15 °C.....	105
Abb. 53:	Totsamenanteil [%] bei <i>A. thaliana</i> – Samen.....	106
Abb. 54:	Totsamenanteil [%] bei <i>V. arvensis</i> – Samen.....	107
Abb. 55:	Darstellung der signifikanten Unterschiede zwischen den 129 untersuchten Herkunftstypen von <i>A. thaliana</i>	129
Abb. 56:	Darstellung der signifikanten Unterschiede zwischen den untersuchten Herkunftstypen von <i>V. arvensis</i>	129
Abb. A 1:	Statistische Ergebnisse zu den Morphometrischen Unter- suchungen bei <i>A. thaliana</i>	142
Abb. A 2:	Statistische Ergebnisse zu den Morphometrischen Unter- suchungen bei <i>V. arvensis</i>	142

Tabellenverzeichnis

Tab. 1:	Anzahl und Herkunftstyp der im LDB beprobten Flächen	33
Tab. 2:	Zusammensetzung und Anzahl der untersuchten Pflanzen	37
Tab. 3:	Übersicht der erhobenen Parameter	38
Tab. 4:	Individuenzahl zum Herbizidversuch	41
Tab. 5:	Einflüsse der Faktoren Düngung und Licht bei <i>A. thaliana</i>	46
Tab. 6:	Oberirdische Biomasse bei <i>A. thaliana</i>	47
Tab. 7:	Gesamtblattmasse bei <i>A. thaliana</i>	48
Tab. 8:	Blattanzahl bei <i>A. thaliana</i>	51
Tab. 9:	Blattfläche bei <i>A. thaliana</i>	52
Tab. 10a:	Relative Blattmasse bei <i>A. thaliana</i>	54
Tab. 10b:	Verhältnis Gesamtfläche/Blattmasse bei <i>A. thaliana</i>	56
Tab. 11:	Sprossachsenmasse bei <i>A. thaliana</i>	57
Tab. 12:	Relative Sprossachsenmasse bei <i>A. thaliana</i>	59
Tab. 13:	Seneszenz Biomasse bei <i>A. thaliana</i>	61
Tab. 14:	Seneszenten Biomasseanteil bei <i>A. thaliana</i>	63
Tab. 15:	Tausendkorngewicht bei <i>A. thaliana</i>	65
Tab. 16:	Einflüsse der Faktoren Düngung und Licht bei <i>V. arvensis</i>	66
Tab. 17:	Oberirdische Biomasse bei <i>V. arvensis</i>	68
Tab. 18:	Gesamtblattmasse bei <i>V. arvensis</i>	69
Tab. 19:	Blattanzahl bei <i>V. arvensis</i>	71
Tab. 20:	Blattfläche bei <i>V. arvensis</i>	72
Tab. 21:	Relative Blattmasse bei <i>V. arvensis</i>	74
Tab. 22:	Verhältnis Gesamtfläche/Blattmasse bei <i>V. arvensis</i>	76
Tab. 23:	Anzahl generativer Organe bei <i>V. arvensis</i>	78
Tab. 24:	Masse generativer Organe bei <i>V. arvensis</i>	79
Tab. 25:	Masseanteil generativer Organe bei <i>V. arvensis</i>	81
Tab. 26:	Seneszenz Biomasse bei <i>V. arvensis</i>	83
Tab. 27:	Seneszenten Biomasseanteil bei <i>V. arvensis</i>	85
Tab. 28:	Anzahl Samen / Kapsel bei <i>V. arvensis</i>	90
Tab. 29:	Korngrößenanteile bei <i>V. arvensis</i>	90
Tab. 30:	Korngrößenanteile [%] bei <i>V. arvensis</i>	91
Tab. 31:	Mittlere Keimungsraten bei <i>A. thaliana</i>	94
Tab. 32:	Mittlere Keimungsraten bei <i>V. arvensis</i>	102
Tab. 33:	Anteil toter Samen bei <i>A. thaliana</i>	105
Tab. 34:	Anteil toter Samen bei <i>V. arvensis</i>	106

Übersicht der erhobenen Parameter

erhobene Parameter	<i>Arabidopsis thaliana</i>	<i>Viola arvensis</i>
oberirdische Biomasse [mg]	X	X
Gesamtblattmasse [mg]	X	X
Blattanzahl [n]	X	X
Gesamtblattfläche [cm ²]	X	X
relative Blattmasse [%]	X	X
SLA (Specific leaf area): Fläche / Gesamtblattmasse [cm ² /mg ²]	X	X
LAR (Leaf area ratio): Fläche / Biomasse [cm ² /mg ²]	X	X
Sproßmasse [mg]	X	-
relative Sproßmasse [%]	X	-
Anzahl generativer Organe [n]	-	X
Masse generativer Organe [mg]	-	X
relative generative Masse [%]	-	X
seneszente Masse [mg]	X	X
relative seneszente Masse [%]	X	X
Samengewicht [mg]	X	X
Samenzahl / Kapsel [n]	-	X
Gesamtsamenzahl [n]	-	X
generative Masse / Samen [mg]	-	X
Samengröße	-	X

1 Einleitung

Die Landschaft Mitteleuropas ist während der letzten Jahrhunderte in erster Linie durch anthropogene Einflüsse geprägt und verändert worden. Im Zuge dieser Veränderungen gelang einer Vielzahl neuer Pflanzen- und Tierarten in den neu geschaffenen Biotoptypen der Kulturlandschaft eine erfolgreiche Einnischung. Das Vorkommen dieser Arten wird vor allem durch die menschliche Nutzung gewährleistet und ist oft eng an diese angepasst. So alt wie der Ackerbau selbst sind Wildpflanzen, die „gesellschaftsbildend mit den Nutzpflanzen zusammen auftreten, deren Kultur für sie erträglich, förderlich oder sogar lebensnotwendig ist“ (Definition Begriff ‚Unkraut‘, RADEMACHER 1948). In jahrtausendelanger, unbeabsichtigter Auslese wurden sie zu „unfreiwillig kultivierten Pflanzen“ (Koevolution), wofür der Verlust von Wild- und der Erwerb von Kultureigenschaften kennzeichnend ist. Zu diesen Kultureigenschaften zählen Vergrößerung der Samen, Vereinheitlichung der Reife als Folge immer wiederkehrender Erntetermine, Verlust der Hartschaligkeit bei Fabaceen, der Spindelbrüchigkeit und des Spelzenschlusses bei Gräsern, Verlust natürlicher Schutz- und (Fern-)Ausbreitungsmechanismen sowie Persistenz der Samen.

Über mehrere tausend Jahre wurden die für die jeweiligen Standortbedingungen am besten geeigneten Herkünfte von Kulturpflanzen (Landrassen) incl. der damit vergesellschafteten Wildpflanzen (über Samen im Erntegut) von Generation zu Generation weitergegeben bis vor ca. 100 Jahren gezielte Kreuzungszüchtung bei den Kulturpflanzen die Massenauslese ersetzte. Parallel dazu setzte eine sprunghafte Veränderung der Wuchs- und Standortbedingungen in den Pflanzenbausystemen ein, in deren Folge sich die Biodiversität der Begleitflora drastisch veränderte (BACHTHALER 1968a, EGGERS 1984, KORNAS 1988, ALBRECHT 1989, OTTE 1984 & 1990). Die verstärkt in den letzten Jahrzehnten eingeführten Änderungen der landwirtschaftlichen Produktionsmethoden führten auf den Ackerflächen zu einem drastischen Artenrückgang (BACHTHALER 1982, HEYDEMANN & MEYER 1983, HILBIG et al. 1995, ELLENBERG 1996, SCHUMACHER & SCHICK 1998). Ein Getreidefeld mit Farbtupfern von Mohn, Kornblumen und Kornraden gehört weitgehend der Vergangenheit an. Besonders vom Rückgang betroffen sind stenöke Arten, die durch besondere

Bodeneigenschaften wie z. B. nährstoffarme, bodensaure oder kalkreiche Ackerstandorte begünstigt worden sind, oder anbauspezifische Arten die durch Maßnahmen während des Ernte- oder Reinigungsverfahrens ausgebreitet wurden (OTTE 1990). Andere Arten konnten sich jedoch aufgrund ihres genetischen Potentials an die veränderten landwirtschaftlichen Produktionsbedingungen anpassen und sind von diesem Rückgang weniger betroffen oder profitieren sogar von der veränderten Situation. Auf intensiv genutzten Ackerstandorten etablierten sich beispielsweise *Echinochloa crus-galli* (ROCHÉ & MUZIK 1964) und *Viola arvensis* (HOLZMANN 1987) und erhöhten sogar ihre Abundanz, so dass sie heute ausgesprochene Problemunkräuter darstellen. Bisherige Untersuchungen zu Auswirkungen veränderter Umweltbedingungen auf die Dynamik von Populationen befassten sich beispielsweise mit den Folgen von Habitatfragmentierung und Lebensraumverlust (z. B. BIJLSMA et al. 1994, OOSTERMEIJER et al. 1994, CARDOSO et al. 1998). Weitgehend unbeachtet blieb dagegen der Einfluss von Produktionsverfahren.

Neben der genetischen Struktur ist die phänotypische Plastizität, die bei annuellen Arten besonders ausgeprägt sein kann (MAHN & LEMME 1989, MAHN & UDWAL 1991, SUKOPP & SCHOLZ 1997), für die Fitness (als Maß der Angepasstheit und des Reproduktionserfolges vgl. DEJONG (1994)) von Ackerwildkräutern relevant. Es gilt festzustellen, ob sich unterschiedliche landwirtschaftliche Produktionsmethoden in populationsbiologischen Merkmalen von Ackerwildkrautpopulationen widerspiegeln und sich auf die Fitness der betreffenden Arten auswirken. Da genetische Diversität nicht mit phänotypischer Plastizität korreliert sein muss (siehe SCHAAL et al. 1998), ist es von großem Interesse, den Grad der Kopplung in Abhängigkeit von der Landnutzung zu analysieren.

Zu dieser Thematik untersuchten u. a. GASQUEZ et al. (1981), KEES (1981), MAHN (1984), MAHN & MARTSCHAT (1985), MAHN & LEMME (1989), OTTE (1991) und SKUTERUD et al. (1998) den Einfluss von Düngung und Pestizideinsatz auf die phänotypische Plastizität von Ackerunkräutern. Es sind dem Verfasser aber keine Publikationen bekannt, in denen Auswirkungen geänderter ackerbaulicher Produktionsmethoden auf die Plastizität von Ackerwildkräutern analysiert wurden. Zur Klärung dieser Fragen soll die vorliegende Arbeit beitragen.

Hierzu wurden aus der Diasporenbank von Äckern mit unterschiedlicher

landwirtschaftlicher Nutzungsgeschichte mehrere Populationen von *Arabidopsis thaliana* und *Viola arvensis* gewonnen. Die Tochtergeneration der gewonnenen Individuen wurde dann anhand morphometrischer Parameter in ihrer plastischen Reaktion auf unterschiedliche Beleuchtungsintensitäten und Nährstoffkonzentrationen untersucht. Weiterhin wurde das Keimungsverhalten bei verschiedenen Temperaturstufen und die Sensitivität gegenüber unterschiedlichen Herbiziden untersucht. In einer parallelen Untersuchung, die nicht Gegenstand dieser Arbeit ist, wird ergänzend die genetische Struktur der hier behandelten Ackerwildkrautpopulationen analysiert (vgl. SCHUBERT et al. 2002, O'NEILL et al. 2003).

2 Zielsetzung

Der Zielsetzung des Vorhabens liegen folgende Hypothesen zugrunde, die im DFG-Antrag Nr. OT 167/1-1 formuliert worden sind:

1. Durch die in den vergangenen 50 Jahren geänderten landwirtschaftlichen Produktionsmethoden wurden Ökotypen selektiert,
 - die durch das erhöhte Stickstoffangebot ihre Fitness in besonderem Maße erhöhen konnten, z. B. durch mehr Biomasse und eine höhere Samenzahl;
 - die aufgrund der heute erzielten höheren Bestandesdichten geringere Ansprüche an die Lichtversorgung haben;
 - die auf abgeänderte Bewirtschaftungszeiten und Herbizidapplikationen mit einer angepassten Keimungsstrategie in Form von höheren Keimungsraten bei einem erweiterten Temperaturspektrum reagieren;
 - die durch die heute übliche, spätere Aussaat des Wintergetreides im Herbst und eine frühere Ernte im Spätsommer mit einem kürzeren Lebenszyklus einen Selektionsvorteil haben.
2. Aktuell genutztes Ackerland besiedelnde Populationen haben aufgrund des hohen Selektionsdrucks eine geringere phänotypische Plastizität und unter modernen landwirtschaftlichen Bedingungen eine erhöhte Fitness gegenüber solchen Populationen, die sich vor Änderung der Produktionsmethoden letztmals entwickelten und seither im Diasporenvorrat des Bodens auf ehemaligem Ackerland überdauert haben.
3. Die phänotypische Plastizität von Populationen aus einer Intensivagrarlandschaft ist geringer als die von Populationen aus einer nicht intensiv genutzten, da die Änderungen der landwirtschaftlichen Produktionsmethoden dort in geringerem Maße erfolgten und somit ein geringerer Selektionsdruck bestand.

Populationen von Ackerstandorten mit unterschiedlicher Nutzungsgeschichte wurden mit dem Ziel verglichen, den Einfluss der seit etwa 1950 im Hinblick auf Düngung, veränderte Saat- und Erntetermine sowie Pestizideinsatz intensivierten landwirtschaftlichen Produktionsmethoden auf die phänotypische Plastizität und Fitness von Ackerwildkrautarten zu ermitteln.

Die Untersuchungen erfolgten exemplarisch an Populationen der im Ackerland früher wie heute weit verbreiteten Kennart der Ackerwildkrautgesellschaften (*Violeneae arvensis* HÜPPE & HOFMEISTER 1990), *Viola arvensis*, und der ebenfalls steten und genetisch gut untersuchten Art *Arabidopsis thaliana* (L) HEYN.

3 Literaturübersicht

3.1 Ackerwildkräuter

Unter dem Begriff Ackerwildkräuter oder auch Ackerunkräuter werden die Pflanzen zusammengefasst, die zusammen mit den Nutzpflanzen auf dem Acker angetroffen werden. Dabei sind Ackerwildkräuter so stark mit den jeweiligen Feldfrüchten vergesellschaftet und an die mit ihrem Anbau verbundene Bearbeitung des Ackers angepasst, dass sie hier ihr ökologisches Optimum finden und unter anderen Bedingungen durch Arten anderer Lebensräume verdrängt würden (RADEMACHER 1948, HOFMEISTER & GARVE 1986). ELLENBERG (1953) beschreibt diese Abhängigkeit von der anthropogenen Nutzung, indem er den Ackerwildkräutern neben den abiotischen und biotischen Faktoren auch die agrotechnischen Faktoren als weitere Umweltvariable zuordnet. Historisch ging die Anpassung einiger Wildkräuter so weit, dass sie zu einer Inkulturnahme des bisherigen Unkrautes führte. Als Beispiele können Hafer, Roggen und Gerste gelten, die zunächst als Gersten- bzw. Weizenunkraut aus Vorderasien nach Mitteleuropa einwanderten (RAUBER 1977).

In ihrer geschichtlichen Entwicklung hat die Ackerbegleitflora, wie auch der Ackerbau, einen ständigen Wandel erfahren. Ein Grossteil der Arten war in dem von Wäldern dominierten Mitteleuropa nicht heimisch, sondern kam erst im Zuge des sich seit dem Neolithikum (5.500 v. Chr., Atlantikum) entwickelnden Ackerbaus bis zum Ende des Mittelalters (Archäophyten) oder später (Neophyten) nach Mitteleuropa (RAUBER 1977, WILLERDING 1981, OTTE & MATTONET 2002). Vor allem die Archäophyten unter den Ackerwildkräutern haben mehrheitlich ihren Ursprung in steppenartigen Lebensräumen Südosteuropas und des Vorderen Orients mit einem kontinentalen bis subkontinentalen Verbreitungsschwerpunkt (WILLERDING 1981).

Um unter den spezifischen Lebensbedingungen auf dem Acker erfolgreich sein zu können, nutzen die Ackerwildkräuter unterschiedliche Anpassungen. Nach BERNHARDT et al. (1991) stellen **Samenunkräuter** die Mehrheit der heute auf Äckern verbreiteten Arten. Sie gehören zur Lebensform der Therophyten und sterben somit nach der Samenreife ab. Therophyten sind ein- und zweijährige Arten, sie überdauern die für sie ungünstigen Bedingungen als Samen. STRABBURGER (1998)

charakterisierten die einjährigen (annuellen) Kräuter unter ihnen als Ruderalpflanzen, die Äcker und Schuttplätze besiedeln. Sie sind in winter- und sommerannuelle Arten zu untergliedern. Sommerannuelle keimen im Frühjahr oder Sommer und gelangen noch im gleichen Jahr zur Samenreife. Winterannuelle keimen im Herbst zur Zeit der Wintergetreidesaat, überdauern den Winter als Jungpflanzen und beenden den Lebenszyklus im folgenden Jahr mit der Ausbildung von Blüten und Samen. Unter entsprechenden Bedingungen können sie auch erst im Frühjahr keimen und dann den gleichen Lebenszyklus wie Sommerannuelle zeigen (vgl. dazu ROTHMALER et al. 2001).

Samenunkräuter weisen einige für den Lebensraum Acker vorteilhafte Eigenschaften auf: Erzeugung großer Samenmengen, Mechanismen für eine gute Samenverbreitung (Flugapparate, Haftvorrichtungen usw.), widerstandsfähige Samenschalen und eine schnelle Entwicklung, die eine rasche Generationsfolge möglich macht (HOFMEISTER & GARVE 1986). Nach THOMPSON et al. (1998) bildet der überwiegende Teil der Arten eine persistente Samenbank aus.

Im Gegensatz zu den Samenunkräutern behaupten sich die Wurzel- und Rhizomunkräuter mit Hilfe ihrer unterirdischen, regenerationsfähigen Organe. Sie gehören zur Gruppe der Geophyten (auch Kryptophyten). Eine Fragmentierung ihrer Wurzeln bzw. Rhizome durch die Bodenbearbeitung trägt zur vegetativen Vermehrung und Ausbreitung bei.

3.2 Wandlung der Produktionsverfahren

Die Bewirtschaftung des Ackerlandes in Mitteleuropa unterlag in den zurückliegenden 50 Jahren einem deutlichen Wandel (BACHTHALER 1968a, MEISEL & HÜBSCHMANN 1976, MEISEL 1979, MITTNACHT 1980, KÖCK 1984, SIEBEN & OTTE 1991). Durch die Rationalisierung und Intensivierung ging die Standortvielfalt der Ackerlandschaft verloren (HOFMEISTER & GARVE 1986). Im Rahmen der Flurbereinigung wurden feuchte Flächen entwässert, kleine Schläge zu großen zusammengefasst, insgesamt wenig rentable Flächen wurden zu Grünland umgewidmet oder fielen ganz aus der Nutzung und die Kultivierung auf den verbliebenen rentablen Flächen wurde weitestgehend intensiviert. Dies bedeutete vor allem eine zunehmende mineralische Düngung, veränderte Bewirtschaftungszeiten und -methoden sowie den vermehrten Einsatz von

Herbiziden. Da der Lebenszyklus der speiochoren Ackerwildkräuter eng an die traditionellen Bewirtschaftungsmethoden angepasst war, führten die Veränderungen der Landnutzung zu einem drastischen Artenrückgang, besonders seit den 50'er Jahren (RADEMACHER 1948, BRUN-HOOL 1961, TÜXEN 1962, MEISEL 1966, 1972, 1979; BACHTALER 1970, EGGERS 1978, MITTNACHT 1980, KÖCK 1984, BERNHARDT et al. 1991, MROTZEK & SCHMIDT 1993, KORNECK & SUKOPP 1988). SCHUMACHER & SCHICK (1998) sehen die wichtigsten Ursachen für den Artenrückgang in dem durch verstärkte Düngung verursachten hohen Stickstoffniveau der Böden und dem flächendeckenden Herbizideinsatz. Ergebnisse von VAN ELSEN (1989), HILBIG (1996) und ALBRECHT & SOMMER (1998) zeigen, dass beim Nutzungswechsel von konventionellem (intensivem) zu organischem Landbau eine Zunahme seltener Arten festzustellen ist.

Der Einsatz von mineralischem Dünger, von Justus von Liebig (*1803 - †1873) entwickelt, stieg nach WILLERDING (1970) seit den 50'er Jahren von durchschnittlich 25,6 kg N / ha (1950) auf 62,1 kg N / ha (1966) an und hat auf intensiv bewirtschafteten Flächen heute Werte von über 100 kg N / ha erreicht, bei Phosphat ist eine ähnliche Tendenz festzustellen (29,6 kg P₂O₅/ha 1950 auf 59,2 kg P₂O₅/ha 1966). Das Artengefüge der Ackerwildkräuter verschob sich durch die veränderte Konkurrenzsituation zugunsten nährstoffliebender Arten (BACHTALER 1968a). Als weitere Folge der hohen Nährstoffversorgung ergeben sich unter anderem, vor allem im Zusammenspiel mit verringerten Reihenabständen bei der Aussaat, höhere Deckungsgrade der Kulturpflanzen, woraus eine stärkere Beschattung der Ackerwildkräuter resultiert (WILSON et al. 1995). Wie AMMON & KUNZ (1982) darstellen, wird aber dieser Effekt durch die Anwendung halmverkürzender Mittel und entsprechenden kurzhalmmigen Züchtungen wieder aufgehoben. Mit abnehmender Halmlänge konnte er eine Zunahme in der Deckung der Ackerwildkräuter nachweisen.

Weiterhin ist eine Verengung der Fruchtfolgen zu verzeichnen. Ursprünglich wechselten im traditionellen Landbau Mitteleuropas Hackfrucht (Futterrübe, Zuckerrübe und Kartoffel), Sommergetreide und Wintergetreide im dreijährigen Rhythmus. Heute verschiebt sich der Schwerpunkt auf die Winterkulturen (zumeist Weizen und Gerste), Winterraps und als Sommerfrucht Mais und Zuckerrübe. Es herrschen weniggliedrige Fruchtfolgen in rascher Wiederholung vor (ROLA 1973,

MEISEL & HÜBSCHMANN 1976, HOFMEISTER & GARVE 1986, HILL et al. 1989). Auch CLAUPEIN & BAEUMER (1992) berichtet von einem Artenrückgang im Zusammenhang mit der Verkürzung der Fruchtfolge, gleichzeitig war aber auch ein Anstieg bei Problemunkräutern wie *Galium aparine* festzustellen (vgl. dazu SIEBEN & OTTE 1991).

Nach HOFMEISTER & GARVE (1986) verschoben sich die Einsaat- und Erntetermine nach vorn, indem verstärkt Winterkulturen angebaut wurden und die zunehmende Getreidekultur einen vergleichsweise zeitigen Erntetermin bedingte. Das hatte zur Folge, dass zum einen die Ackerwildkräuter in einem früheren phänologischen Stadium der Konkurrenz der schon im Herbst gekeimten Kulturpflanzen ausgesetzt waren und zum anderen durch die Vorverlegung des Erntetermins weniger Zeit bis zur Samenreife verblieb.

Eine weitere einschneidende Neuerung stellt die verstärkte Anwendung von Herbiziden in den 70'er Jahren dar. Hier sind die Auswirkungen unterschiedlich. Die sensitiven Arten werden in ihrer Konkurrenzkraft oft bis in die Tochtergeneration hinein geschwächt (GRUNDY et al. 1995) oder ganz abgetötet, davon profitieren aber nicht nur die Kulturpflanzen, sondern auch die nicht sensitiven oder mittlerweile resistenten Ackerwildkräuter (BACHTHALER 1968a, HELMECKE & MAHN 1984, JÜTTERSONKE & ARLT 1992). Die Folge ist ein Artenrückgang der Ackerwildkräuter, der nicht unbedingt mit einem Rückgang des Deckungsgrades korreliert sein muss (vgl. BACHTHALER 1968b, MAHN 1969, ROLA 1973, MITTNACHT 1980, HELMECKE & MAHN 1984). Als „resistent“ definieren WARWICK & BLACK (1994) Arten, welche aufgrund von Selektion unter normalen Freilandbedingungen der gängigen Dosierung eines Wirkstoffs wiederholt widerstehen können. Doch konnten WARWICK & BLACK (1994) im Vergleich Triazin-resistenter und Triazin-sensitiver Populationen von *Senecio vulgaris* und *Amaranthus powellii* in Abwesenheit des Wirkstoffs eine geringere Samen- und Biomasseproduktion der resistenten Typen nachweisen.

3.3 Keimung

„Erfolgreiche Fortpflanzung durch Samen kann nicht durch die Samenproduktion allein definiert werden, sondern ist untrennbar verbunden mit der Samenkeimung und der darauffolgenden Etablierung der Keimlinge und Jungpflanzen“ (URBANSKA 1992). Prinzipiell weist jede Pflanzenart spezifische Ansprüche an optimale Keimungsbedingungen auf. Dies ist eine wichtige

Voraussetzung, um die Überlebenswahrscheinlichkeit des Keimlings zu optimieren. Die Keimung des Samens ist ein sehr komplexer Vorgang, der von einer Vielzahl an Faktoren beeinflusst wird und bis heute noch nicht bis in alle Einzelheiten geklärt ist. Den ersten Schritt in diesem Prozess stellt die **Quellung** des Samens dar. Sie ist ein rein physikalischer Vorgang. Wenige Minuten danach setzt ein leichter **Atmungsanstieg** ein, der auch bei dormanten Samen messbar ist. Im Anschluss daran beginnt bei den keimungsbereiten Samen das **Embryowachstum**, das von einem raschen Anstieg der Atmung begleitet wird. Schließlich platzt unter dem Druck der wachsenden Radicula die Samenschale (LIBBERT 1987). In diesem Stadium gilt ein Same üblicherweise als gekeimt (HEB 1991, URBANSKA 1992). Nach dem Beginn des Embryowachstums setzt der Abbau der Reservestoffe in den Speichergewebe ein, erreicht aber schneller das Aktivitätsmaximum als das Wachstum des Embryos. Der Reservestoffabbau muss die Energieversorgung des Keimlings sicherstellen, bis die Bildung der Photosyntheseenzyme und der lichtinduzierte Chloroplastenaufbau abgeschlossen ist. Erst damit sind die Voraussetzungen für die autotrophe Lebensweise des Keimlings gegeben (HEB 1991). Als Reservestoffe stehen Kohlenhydrate, Proteine, Nucleinsäuren und Fette bereit, sie können, je nach Art, im extraembryonalen Gewebe (Endosperm / Perisperm) und / oder im Embryo (z. B. Kotyledonen) eingelagert sein.

Voraussetzung für den aktiven Schritt des Embryowachstums ist aber, dass der Same keine Dormanz (auch Keimungs- oder Samenruhe) aufweist. **Dormanz** liegt nach CHANCELLOR (1982a) dann vor, wenn lebensfähige Samen trotz günstiger Umweltbedingungen nicht keimen. Es ist zwischen **absoluter** und **bedingter Dormanz** zu unterscheiden. Nur bei der absoluten Dormanz herrscht absolute Keimungsruhe, bei der bedingten Dormanz sind lediglich die Keimungsbedingungen sehr stark eingeschränkt (CHANCELLOR 1982a, BASKIN & BASKIN 2001). Die Dormanz ist in den ruhenden Zellen manifestiert und beruht auf Blockierungen der Genexpression (LIBBERT 1987, SCHUBERT & WAGNER 1993). Während des Ruhezustands zeichnen sich Samen durch einen extrem reduzierten Stoffwechsel in Verbindung mit einer hohen Resistenz gegenüber ungünstiger Witterung aus (LIBBERT 1987). URBANSKA (1992) fasst drei Typen der Dormanz zusammen:

- **angeborene Keimungsruhe (endonome Ruhe):** Die Samen keimen

trotz günstiger Bedingungen nach der Trennung von der Mutterpflanze nicht.

- **induzierte Keimungsruhe (sekundäre Dormanz)**: Durch ungünstige Umweltfaktoren ausgelöst, keimen die Samen auch nach einer Verbesserung der Bedingungen nicht. Erst nach einem Auslösefaktor, wird die Keimung eingeleitet. Nach URBANSKA (1992) ist dieses Phänomen überwiegend bei einjährigen Pflanzen zu beobachten.
- **aufgezwungene Keimungsruhe**: Verursacht durch ungünstige Umweltbedingungen, wird die Keimungsruhe sofort nach einer Verbesserung der Verhältnisse aufgehoben.

Dementsprechend lässt sich die Vielzahl der keimungsbeeinflussenden Faktoren exogenen (durch die Umwelt bedingten) und endogenen (durch den Samen verursachten) Faktoren zuordnen.

3.3.1 Exogene Faktoren

Keimungsbedingungen sind verschieden und ihr Optimum variiert von Art zu Art, oftmals sogar zwischen einzelnen Samenchargen. Als wichtigste Faktoren nennen BASKIN & BASKIN (1988) Temperatur, Licht und Bodenfeuchtigkeit, URBANSKA (1992) nennt zusätzlich Struktur der Samenschale und die Aktivitäten von Hemmstoffen. Das Zusammenspiel dieser Faktoren hat die zentrale Aufgabe sicherzustellen, dass der Same zu einem, von der Entwicklung des Keimlings bis hin zur samentragenden Pflanze möglichst günstigen Zeitpunkt keimt. Besonders bei annuellen Kräutern bestimmt die Jahreszeit der Hauptauflaufphase und die Dauer des Lebenszyklus (Geschwindigkeit der Samenbildung), ob sich die Art erfolgreich etablieren kann (LAUER 1953, OTTE 1996).

Temperatur

Es ist schon lange bekannt, dass bei vielen Arten Kälte oder Temperaturwechsel zur Beendigung der Dormanz führen (HARRINGTON 1923, LIBBERT 1987, BASKIN & BASKIN 1988, SCHAEFER 1992). Dieser Mechanismus wird bei dem Vorgang der Stratifikation [feuchte Lagerung der gequollenen Samen bei Temperaturen knapp über 0 °C, zur Brechung der Dormanz (HEB 1991)], genutzt.

Jede Art weist ihren eigenen charakteristischen Temperaturbereich auf, innerhalb dessen ihre Samen erfolgreich keimen können. Minimum und Maximum des Bereichs sind genetisch festgelegt, können aber nach THOMPSON (1974) in Abhängigkeit von Umwelteinflüssen variieren. OBROUCHEWA (1999) gibt Extremwerte von -1 °C bis 40 °C an, allerdings liegt die obere physiologische Grenze bei vielen Arten um 34 °C (BRADBEER 1988). Das zwischen Minimum und Maximum liegende Optimum zeichnet sich durch die höchsten Keimungsraten der Samen aus. Nach HILHORST (1998) weisen dormante Samen einen deutlich engeren Keimungstemperaturbereich auf als nicht dormante Samen. Wie BASKIN & BASKIN (1988) und LAUER (1953) belegen, können Samen aber auch im Zuge einer Nachreifung, die Temperaturansprüche für die Keimung verändern. Im allgemeinen vergrößert oder verschiebt sich der Temperaturbereich in dem die Samen zur Keimung gelangen oder Samen, die zuvor lediglich bei Wechseltemperaturen keimen, keimen später auch bei konstanten Temperaturen. Dieser Nachreifeeffekt wurde z. B. bei winterannuellen Kräutern wie z. B. *Arabidopsis thaliana*, *Capsella bursa-pastoris* und *Veronica hederifolia* nachgewiesen: Sie keimen bei niedrigen Temperaturen sofort nach der Samenschüttung; kommen sie aber aufgrund anderweitig ungünstiger Bedingungen nicht gleich zur Keimung, bewirkt der Nachreifeeffekt während der niedrigen Temperaturen des Winters, dass die Samen höhere Temperaturen zur Keimung benötigen (BASKIN & BASKIN 1986) und deswegen die Keimung erst im folgenden Frühjahr erfolgt. Umgekehrt verhalten sich Samen sommerannueller Kräuter: Sie gelangen bei hohen Temperaturen umgehend zur Keimung, niedrige Temperaturen bewirkten eine Nachreifung (BASKIN & BASKIN 1987).

OTTE (1996) untersuchte eine Reihe Ackerwildkrautarten auf ihre Keimungstemperaturen, klassifizierte sie entsprechend ihrer Auflaufzeiten in vier Gruppen, und verglich dies mit ihrer Bindung an bestimmte Kulturen (vgl. auch LAUER 1953):

- a) zeitiges Frühjahr (Anfang März bis Mitte Mai), diese Arten kommen vorwiegend in Wintergetreide vor.
- b) zeitiges Frühjahr bis Frühsommer (Anfang April bis Ende Juni), diese Arten kommen sowohl in Winter- wie Sommergetreide vor.
- c) Vollfrühling bis Frühherbst (Anfang Mai bis Ende September), in Hackfruchtkulturen

d) Frühjahr bis Herbst, in Getreidekulturen

Licht

Es werden Lichtkeimer, Dunkelkeimer, Langtags- und Kurztagskeimer unterschieden (LIBBERT 1987). Ackerwildkräuter gehören größtenteils zu der ersten Gruppe. Sie benötigen zumindest einen kurzzeitigen Lichtimpuls, um erfolgreich keimen zu können. Nach den Untersuchungen von ROEB (1977) ist hierbei der Spektralbereich ausschlaggebend. Hellrote Strahlung aktiviert, dunkelrote Strahlung deaktiviert die Keimung. Das verantwortliche System ist das Phytochrom. Durch Aktivierung in der Rotlichtphase werden Hemmstoffe abgebaut, Gibberellin- und Cytokininkonzentrationen erhöht und die Aktivität mehrerer zellwandauflösender Enzyme gesteigert (LIBBERT 1987). Wie SAUERBORN et al. (1988) darstellen, wird nicht nur bei lichtkeimenden Arten die Keimung vom Phytochromsystem beeinflusst, sondern auch dem Licht gegenüber indifferente Samen können im Schatten von Blättern, aufgrund des hohen Dunkelrotanteils der Strahlung eine Keimungshemmung aufweisen. Nach LAUER (1953) ist die Wirkung des Lichts nur auf die Ruheperiode beschränkt, sobald der Same mit der Keimung begonnen hat, ist der Prozess irreversibel. Doch auch dem Faktor Licht gegenüber können im Laufe der Samenentwicklung Veränderungen eintreten wie NORONHA et al. (1997) nachgewiesen hat. Demzufolge können Arten, die normalerweise Licht zur Initiierung der Keimung benötigen, durch eine Stratifizierung auch ohne Licht zur Keimung angeregt werden.

Wasser

Zum ersten Schritt der Keimung, der Quellung, benötigen alle Samen Wasser. Quellung ist die reversible Flüssigkeits- oder Dampfaufnahme eines makromolekularen Systems (Quellkörper) unter Volumenvergrößerung (NULTSCH 1991, STRABBURGER 1998). Nach BRADBEER (1988) erreicht die Keimungsrate bei den meisten Arten erst bei einem Überschuss an Wasser das Optimum. Wasser hat aber noch weitere wichtige Funktionen im Prozess der Keimung. So können durch seine Einwirkung in der Samenschale eingelagerte Hemmstoffe ausgewaschen und dichte, harte Samenschalen für Sauerstoff permeabel werden. Dies ist

wiederum für den zweiten Schritt der Keimung, den Atmungsanstieg, eine Voraussetzung (LIBBERT 1987).

3.3.2 Endogene Faktoren

Bei den Ursachen für die endogene Dormanz können chemische und physikalische unterschieden werden.

Unter den chemischen Ursachen sind neben der unterbrochenen Genexpression (LIBBERT 1987) in allen Teilen des Samens, vor allem aber in Endosperm, Peri-carp oder Fruchtfleisch eingelagerte **Hemmstoffe** zu nennen (vgl. LIBBERT 1987, HEB 1991, STRABBURGER 1998, SCHUBERT & WAGNER 1993). Besonderer Bedeutung kommt hier dem Phytohormon Abscisinsäure zu, aber auch Kaffeesäure, trans-Zimtsäure und Cumarin sind Keimungshemmstoffe (HEB 1991). Sie verhindern z. B. ein Auskeimen des Samen in der Frucht. Nach LIBBERT (1987) wird das Ende der Keimungsruhe durch ein langsames Absinken des Hemmstoffspiegels durch Auswaschung, Entfernung der hemmstoffhaltigen Samen/Fruchtteile oder den internen Abbau erreicht. Das geht häufig mit einem Anstieg von Gibberellinen einher.

Mechanische Hemmnisse bedeuten z. B. eine harte, wasser- und / oder gasundurchlässige **Samen- oder Fruchtschale** (z. B. Hasel- und Walnuss). Diese verhindern die Quellung bzw. die Atmung, reichern entstehendes Kohlendioxid im Samen an und können erst durch Abnutzung, Frosteinwirkung, mikrobiellen Abbau oder die Passage eines Verdauungskanal durchlässig werden (LIBBERT 1987, HEB 1991).

Im Gegensatz zu den oben dargestellten Untersuchungen zur Nachreifung von BASKIN & BASKIN (1987) sieht LIBBERT (1987) diesen Prozess als einen ausschließlich endonom gesteuerten Ablauf an, der an keinerlei äußere Signale gekoppelt ist. Dieser läuft im freigewordenen und ungequollenen Samen ab. Eine besondere Form der Nachreifung ist die Weiterentwicklung **morphologisch unreifer Samen**, in denen der bei Samenreife zunächst unterentwickelte Embryo noch wachsen muss bis der Keimungsvorgang induziert werden kann (vgl. BASKIN et al. 1995).

CHEAM (1986) stellte bei Untersuchungen zum Keimungsverhalten von *Raphanus raphanistrum* fest, dass Samen in Abhängigkeit vom Keimungszeitpunkt der Mutterpflanze im Jahr eine unterschiedlich ausgeprägte

Dormanz aufweisen. Ähnliches berichten BASKIN & BASKIN (1995) von *Viola arvensis*. Bei dieser Art ist der Reifezeitpunkt der Samen an der Mutterpflanze entscheidend für das folgende Keimungsruheverhalten der Samen. Dies verdeutlicht die Plastizität des Phänomens Dormanz und die Vielfältigkeit der einfließenden Faktoren.

3.4 Phänotypische Plastizität

3.4.1 Was ist phänotypische Plastizität?

Nach PIGLIUCCI (2001) ist phänotypische Plastizität das Vermögen eines Genotyps, auf bestimmte Umweltbedingungen hin unterschiedliche Phänotypen auszubilden. Der Phänotyp bezeichnet die Gesamtheit der zu einem bestimmten Zeitpunkt der Entwicklung ausgebildeten (äußeren) Eigenschaften eines Organismus (HENTSCHEL & WAGNER 1993). SMEKENS & VAN TIENDEREN (2001) sehen in der phänotypischen Plastizität die Reaktion, die dem Organismus Wachstum und Reproduktion unter unterschiedlichen Umweltbedingungen gestattet, wohingegen für SCHEINER (1993) und VIA et al. (1995) phänotypische Plastizität die wechselhafte Ausprägung der Phänotypen eines Genotyps in Abhängigkeit seiner Umwelt darstellt. BENJAMIN & HARDWICK (1986) bezeichnet die Variabilität als das „Rohmaterial“ der Evolution und URBANSKA (1992) betont, dass es sich bei phänotypischer Plastizität nicht lediglich um Variabilität in Morphologie und Biochemie der Pflanze handelt, sondern dass auch Abläufe wie z. B. die

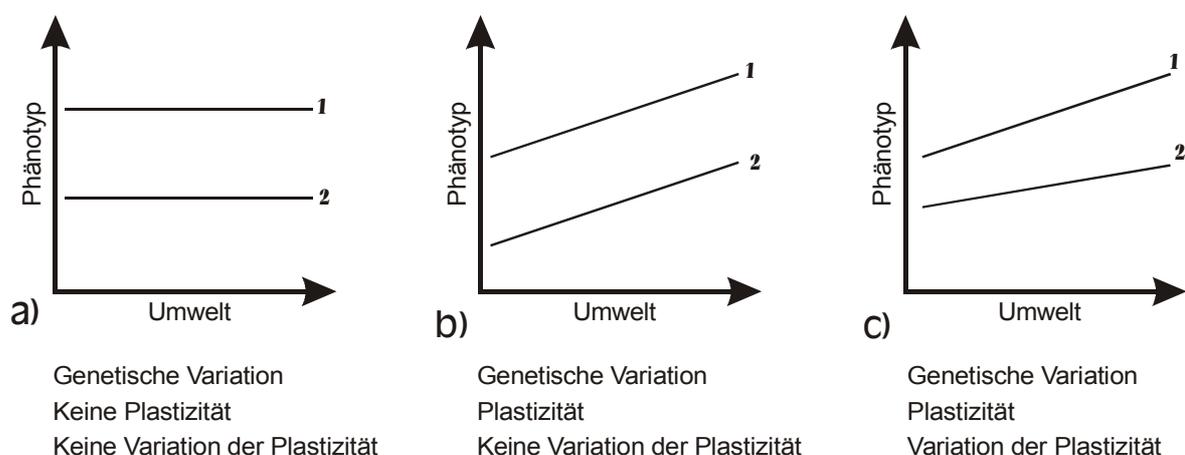


Abb. 1: Grundlegende Möglichkeiten der plastischen Reaktion: die genetische Variation (a), Plastizität (b) und die genetische Variation der Plastizität (c) sind voneinander unabhängige Größen (nach PIGLIUCCI 2001).

Reproduktion, von der Umwelt beeinflussten Änderungen unterliegen können (vgl. LAKINEN 2001). Für die Ausprägung der phänotypischen Plastizität hält PIGLIUCCI (2001) zum einen die genetische Variation innerhalb einer Population und zum anderen die Plastizität ihrer Individuen von Bedeutung. Daraus ergeben sich die in Abbildung 1 a) – c) dargestellten Reaktionsmuster. Abbildung 1a) beschreibt zwei Genotypen innerhalb einer Population die individuell nicht plastisch reagieren können, die gesamte Population vermittelt aber den Eindruck einer plastischen Reaktion. In der in Abbildung 1b) dargestellten Situation handelt es sich ebenfalls um zwei Genotypen, diese reagieren aber beide im gleichen Maße plastisch auf Umwelteinflüsse (z. B. RENDON & NUNEZ-FARFAN 2001). Die letzte Situation (Abb. 1c) unterscheidet sich in der genetisch bedingten, unterschiedlichen Plastizität der Genotypen. Das bedeutet, dass die beiden Genotypen unterschiedlich stark auf Umwelteinflüsse reagieren können. In diesem Fall weist Genotyp 1 eine höhere Plastizität auf als Genotyp 2. Unterschiede in der Plastizität werden durch extreme Umweltbedingungen wie z. B. Ressourcenlimitierung besonders verstärkt (HOFFMAN & MERILA 1999).

3.4.2 Bedeutung der phänotypischen Plastizität

Die phänotypische Plastizität ist von grundlegender Bedeutung für die erfolgreiche Entwicklung einer Population unter wechselnden Umweltbedingungen und somit entscheidend für ihren Fortbestand (MAHN & LEMME 1989, BEGON et al. 1997, SMEKENS & VAN TIENDEREN 2001). Plastizität innerhalb einer Art kann sowohl unter intra- und interspezifischen Konkurrenzbedingungen, als auch hinsichtlich der Reaktionsmöglichkeiten gegenüber wechselnden abiotischen Umweltfaktoren ein entscheidender Selektionsvorteil sein. Noss (1990) sieht in der phänotypischen Plastizität einen wichtigen Aspekt der Biodiversität auf der Organisationsebene der Population (vgl. WALDHARDT & OTTE 2000). Nach PIGLIUCCI (2001) macht erst die phänotypische Plastizität aus der „Konfrontation“ einer Art mit der Umwelt eine „Interaktion“. So kann die Plastizität einer Art ermöglichen, dass sie unter hohem Konkurrenzdruck nur kleine Individuen ausbildet, diese aber trotz allem zur Samenreife gelangen (BEGON et al. 1997). MÜCKSCHEL & OTTE (2001) verdeutlichen die Bedeutung der morphologischen Plastizität von Magerrasenarten für die Anpassung an geänderte Bewirtschaftungsverhältnisse.

SMEKENS & VAN TIENDEREN (2001) heben hervor, dass die Fähigkeit zur plastischen Reaktion auch mit gewissen Kosten verbunden ist, welche der Pflanze durch Sensor- und Regelmechanismen entstehen können. Er sieht diese Kosten größtenteils in den sensorischen und regulierenden Mechanismen der Pflanze und der Bereitschaft zur schnellen Reaktion auf Umwelteinflüsse.

Einen prinzipiellen Unterschied in der Fähigkeit zur plastischen Reaktion sehen BEGON et al. (1997) zwischen Formen mit unbegrenztem und Formen mit begrenztem Wachstum. Arten mit begrenztem Wachstum zeichnen sich vor allem durch einen terminalen Blütenstand aus, der das vegetative Wachstum beendet (z. B. *Arabidopsis thaliana*). Arten mit unbegrenztem Wachstum zeigten bei hoher Bestandesdichte der Kulturart eine hohe Variabilität und höhere Erträge. Sind die Änderungen der Umweltfaktoren größer als der plastische Spielraum einer Population, wird sie von konkurrenzstärkeren Populationen verdrängt. Es stellt sich die Frage wie sehr die Plastizität von Ackerwildkräutern von der Art und Weise der Bewirtschaftung beeinflusst wird. RAUBER (1977) charakterisierte Ackerwildkräuter, durch die hohe Selbstungsrate bedingt, als genetisch einheitlich, doch wird dies aus seiner Sicht durch eine hohe phänotypische Variabilität kompensiert. HAMMER geht schon 1985 davon aus, dass der durch die moderne Landwirtschaft bedingte hohe Selektionsdruck „die Variabilität der Unkrautarten drastisch reduziert“.

3.4.3 Untersuchungen zur phänotypischen Plastizität

PIGLIUCCI (2001) unterscheidet zwei unterschiedliche Typen plastischer Arten: Zum einen kann eine Art insgesamt sehr spezialisiert sein und nur in einem Merkmal eine hohe Plastizität aufweisen. Zum anderen können sich wirklich generalistische Arten durch ein weitreichendes plastisches Reaktionsvermögen in einem weiten Umweltspektrum behaupten. Den Untersuchungen von VAN TIENDEREN (1997) zufolge koexistieren viele Arten mit einem hohen plastischen Potential vor allem unter moderatem Selektionsdruck. Intensiver Selektionsdruck, wie er z. B. durch häufige Herbizidapplikationen entsteht, sollte demzufolge das Auftreten weniger, hoch spezialisierter, wenig plastischer Arten fördern. SMEKENS & VAN TIENDEREN (2001) analysierten die plastischen Reaktionen von *Plantago*-Populationen unterschiedlicher Herkünfte bzgl. zwei verschiedener

Salzkonzentrationen im Anzuchtmilieu und konnten dabei Unterschiede in der Anzahl und dem Gewicht der Blätter, dem Blattgesamtgewicht, und der Anzahl der Fruchtstände feststellen. Dies zeigt, dass durch unterschiedlich starkes plastisches Reaktionsvermögen auch die Fitness der Populationen beeinflusst wird. BIÈRE (1995) untersuchte Klone verschiedener Individuen einer *Lychnis flos-cuculi* - Population unter unterschiedlichen Umweltbedingungen und fand signifikante Interaktionen zwischen den einzelnen Klonen und den Umweltfaktoren. Dies verdeutlicht, dass unter den Individuen innerhalb einer Population ein weites Spektrum in der Fähigkeit zur plastischen Reaktion vorliegen kann.

Bei Untersuchungen an mehreren *Impatiens*-Populationen konnten STEWART & SCHOEN (1987) zwischen teilweise dicht benachbarten Populationen ganz unterschiedliche phänotypische Selektionsrichtungen erkennen. Das erlaubt den Schluss, dass bereits kleine Änderungen in der Umwelt (hier durch variierende Standortfaktoren zwischen den benachbarten Populationen bedingt), ganz andere plastische Reaktionen der betroffenen Art fördern. Unterschiede in der Plastizität zeigten sich vor allem unter limitierenden Umweltbedingungen, also nicht im ökologischen Optimum der Art.

Für die Ackerwildkräuter können z. B. Beleuchtungsintensität und Nährstoffkonzentration (vgl. Einleitung) als limitierende Faktoren angesehen werden. Deshalb wurden für die vorliegende Untersuchung zur phänotypischen Plastizität diese Standortfaktoren herangezogen, da sie für diese Ackerwildkräuter von besonderer Bedeutung sind und im Zuge des landwirtschaftlichen Intensivierungsprozesses eine deutliche Veränderung erfahren haben.

Einfluss unterschiedlicher Beleuchtungsintensität

BORNKAMM (1961) und SEMB (1996a) beschreiben das Licht als die wichtigste Größe in der Konkurrenz zwischen Ackerwildkräutern und Kulturpflanzen. Letztere beschaffen je nach Art qualitativ unterschiedlich und zeitlich charakteristisch den Boden mit den darauf wachsenden Ackerwildkräutern und wirken somit auf deren Keimung, Wachstum und Reproduktion (EGGERS 1978). Nach MEISEL (1979) und ALBRECHT & SOMMER (1998) werden Ackerwildkräuter zunehmend an den Feldrand verdrängt, weil sie nur dort ausreichend Licht bekommen. Dies ist eine Folge der

optimierten Anbaubedingungen für die Kulturpflanzen. Durch bessere Bodenbearbeitung, Nährstoffversorgung und Zuchtergebnisse können deutlich höhere Deckungsgrade der Kulturpflanzen erzielt werden (RADEMACHER & OZOLINS 1952, MITTNACHT 1980, HOFMEISTER & GARVE 1986). SEMB (1996a) zufolge erreichen in einem Gerste-Bestand sechs Wochen nach der Aussaat nur noch 5 bis 35 % des Lichts den Boden. Demzufolge müssen verbleibende Ackerwildkräuter entweder die Wachstumszeit in die offenen Bereiche vorverlegen, oder das sehr geringe Lichtangebot effektiv nutzen. Eine ausreichende Beleuchtungsintensität ist aber nicht nur für Wachstum und Reproduktion essentiell, sondern für viele Arten eine Voraussetzung für eine erfolgreiche Keimung. NORONHA et al. (1997) wiesen für verschiedene Ackerwildkräuter die mit Abstand höchsten Keimungsraten unter Beleuchtung (14 h / d) nach. Im Gegensatz dazu beschreiben KLÜMPER et al. (1996) für eine ganze Reihe dikotyler Ackerwildkräuter eine lichtabhängige Keimung nur für den Herbst des ersten Versuchsjahres, also nach der Samenreife.

MAHN & LEMME (1989) untersuchten die phänotypische Plastizität von *Solanum nigrum* bei unterschiedlichen Licht- und Nährstoffintensitäten. Durch Umlagerungen des Stoffflusses und Entwicklungsstagnationen gelang es dieser Art selbst unter sehr ungünstigen Lebensbedingungen den Reproduktionserfolg zu gewährleisten. In Untersuchungen von SEMB (1996b) zur plastischen Reaktion einiger Ackerwildkräuter auf unterschiedliche Beleuchtungsintensitäten wurden bei zunehmender Beleuchtung ein höheres Trockengewicht, eine höhere relative Wachstumsrate und ein niedrigeres Blattflächenverhältnis erzielt. Bei diesen Untersuchungen zeichnete sich vor allem *Viola arvensis* durch eine hohe Plastizität in Blattfläche und Assimilationsrate aus. Ergebnisse von GRIFFITH (1998) belegen ebenfalls, dass *Viola* auf zunehmende Schattierung mit abnehmender Biomasse reagiert. Zusätzlich konnte bei Schattierung eine Zunahme des Tausendkorngewichtes (TKG) der Samen festgestellt werden.

Einfluss unterschiedlicher Nährstoffkonzentrationen

Im Laufe der letzten Jahrzehnte stieg der Einsatz von Mineraldünger erheblich an (siehe 3.2). Das brachte eine deutliche Zunahme der Häufigkeit nährstoffliebender Ackerwildkrautarten mit sich (MITTNACHT 1980, KÖCK 1984). Arten, die unter nährstoffarmen Verhältnissen konkurrenzstärker sind, verschwanden zum

größten Teil aufgrund fehlender Konkurrenzkraft (KOCH 1954, KNAPP 1964). Nur wenn es den Ackerwildkräutern gelingt, das größere Nährstoffangebot in eine entsprechend höhere Biomasseproduktion umzusetzen, können sie dem wachsenden Konkurrenzdruck der Kulturpflanzen standhalten (SEMB 1996a). Wie GRUNDY et al. (1995) in Untersuchungen an *Viola arvensis* zeigen konnte, hat eine erhöhte Stickstoffzufuhr bei dieser Art nicht nur eine förderliche Wirkung auf Biomasse und Samenproduktion, sondern wirkt sich auch bis in die Tochtergeneration durch eine höhere Fitness der Keimlinge aus. Diese Reaktion auf veränderte Nährstoffkonzentrationen ist auch ein Ausdruck von Plastizität. PIGLIUCCI & HAYDEN (2001) wiesen in ihren Untersuchungen an *Arabidopsis thaliana* einen großen Einfluss der Nährstoffverfügbarkeit auf die Initialisierung der reproduktiven Phase nach. Die von BIERE (1995) untersuchten Klone einer Population von *Lychnis flos-cuculi* zeigten auf verschiedenen fruchtbaren Böden unterschiedliche Effizienzen in Fruchtansatz und erzielter Biomasse. Das lässt den Schluss zu, dass innerhalb einer Population unterschiedliche Genotypen mit unterschiedlicher Plastizität auftreten (vgl. Abb. 1c). Erst diese Diversität sichert einer Population bei wechselnden Umwelteinflüssen ein Fortbestehen, da sich potenziell immer gut angepasste Individuen in ihrem Genpool befinden.

Keimungsverhalten

Wie bereits unter 3.3 dargestellt, ist das Keimungsverhalten von Samen sehr komplex und nimmt vor allem bei kurzlebigen Kräutern eine entscheidende Stellung für die erfolgreiche Etablierung der Art bzw. Population im betreffenden Lebensraum ein (SAUERBORN et al. 1988). Hier zeigt sich die ökologische Bedeutung der Dormanz. Sie ermöglicht der Art ungünstige Jahreszeiten und Verhältnisse zu überdauern (VEGIS 1964, BASKIN & BASKIN 2001). RAUBER (1977) unterscheidet auch im Keimungsverhalten der Arten die unterschiedlichen Strategien nach R- und K-Typ. Im Gegensatz zum K-Typ, weist der R-Typ vergleichsweise geringe Samengewichte, hohe Samenzahlen und höhere Auflafraten auf (vgl. TURNBULL et al. 1999), um die geringere Überlebensrate zu kompensieren und ist somit eher in der Lage, Herbizidapplikationen oder andere Störungen auszugleichen.

Je kurzfristiger günstige Umweltbedingungen auftreten, wie es vor allem im störungsintensiven Lebensraum Acker der Fall ist, um so wichtiger ist es, den

richtigen Moment der Keimung möglichst exakt nutzen zu können, um die Überlebenschancen des Keimlings zu erhöhen. Demzufolge ist oft ein ausgeprägter Polymorphismus in der Ausprägung der Keimungsruhe zwischen unterschiedlichen Populationen zu beobachten (SOLBRIG 1981, URBANSKA 1992), der besonders dann zutage tritt, wenn die Populationen weit voneinander entfernt liegen oder unterschiedlichen Umweltbedingungen ausgesetzt sind (MEYER et al. 1997, BASKIN & BASKIN 2001). Die am häufigsten anzutreffenden Unterschiede finden sich im Grad der Dormanz, der sich in der Keimungsrate frisch gereifter Samen widerspiegelt (BASKIN & BASKIN 2001). Samen unterschiedlicher Populationen können sich aber auch in ihren Anforderungen an die exogenen Faktoren (3.3.1) für die Keimung unterscheiden. So fand MEYER (1990) bei fünf untersuchten Arten, dass Samen von Populationen aus Regionen mit milden Wintern schneller unter einer Schneedecke keimten als von Populationen aus winterkalten Regionen. Weiterhin ist eine Vielzahl an Arten bekannt, bei denen Samen verschiedener Populationen unterschiedliche Bedürfnisse an Bodenfeuchte, pH, Kalzium, Salinität und Temperatur aufweisen (BASKIN & BASKIN 2001). Zusätzlich sind Unterschiede in der Kältebedürftigkeit zur Stratifikation ebenso bekannt wie unterschiedliche Ansprüche an die Nachreifung.

Neben den beschriebenen Unterschieden zwischen einzelnen Populationen können aber auch innerhalb einer Population von Jahr zu Jahr Samen mit unterschiedlichem Keimungsverhalten reifen, da nach BASKIN & BASKIN (2001) auch Umwelteinflüsse, denen die Elternpflanzen ausgesetzt sind, Änderungen im Keimungsverhalten mit sich bringen können. Es wurden in erster Linie CO₂-Gehalt des Bodens, interspezifische Konkurrenz, Einwirkung von Herbiziden, Licht- und Nährstoffversorgung sowie die Position des reifenden Samen an der Mutterpflanze als Einflussfaktoren festgestellt (BASKIN & BASKIN 2001). Weiterhin belegen Untersuchungen von DONOHUE (2002) an *Arabidopsis thaliana*, dass je nach Jahreszeit der Keimung, die Phänotypen in Größe und Reproduktionserfolg variieren. Möglicherweise könnte das die Selektion bestimmter Typen unter dem veränderten Bewirtschaftungsregime fördern.

4 Material und Methoden

4.1 Die untersuchten Arten

Die Auswahl der zu untersuchenden Arten wurde von unterschiedlichen Überlegungen und Gegebenheiten bestimmt. Um Ackerwildkrautpopulationen bearbeiten zu können, die den modernen Produktionsverfahren nicht bzw. nur über einen vergleichsweise kurzen Zeitraum ausgesetzt waren, wurde auf Samen der persistenten Diasporenbank ehemaligen Ackerlandes des Lahn-Dill-Berglands zurückgegriffen. Dank umfangreicher Voruntersuchungen im Rahmen des SFB 229 „Landnutzungskonzepte für periphere Regionen“ war das Samenpotenzial der in Betracht kommenden Probeflächen weitgehend bekannt und konnte somit zur Auswahl der Arten herangezogen werden (FUHR-BOBENDORF et al. 1999, WALDHARDT et al. 2001).

Als zu untersuchende Arten wurden *Arabidopsis thaliana* und *Viola arvensis* ausgewählt. Beide Arten bilden, wie die meisten Ackerwildkräuter (vgl. THOMPSON et al. 1998), eine persistente Samenbank aus. Vor allem *Viola arvensis* ist ein, auch unter intensiven landwirtschaftlichen Nutzungsbedingungen, erfolgreiches und gemein verbreitetes Ackerwildkraut. Dem wurde mit *Arabidopsis thaliana* eine unter intensiver landwirtschaftlicher Nutzung weniger erfolgreiche, morphologisch weitgehend verschiedene Art gegenüber gestellt (vgl. EGGERS 1978, MEISEL 1979). Besonders interessant erscheint der Unterschied beider Arten hinsichtlich des Wachstums. So wurde mit *V. arvensis* eine Art mit morphologisch nicht festgelegtem Wachstumsende gewählt, während mit *A. thaliana* eine Art mit morphologisch terminiertem Ende des Wachstums vorliegt (vgl. BEGON et al. 1997 und 3.4.2). Ein weiterer Vorteil von *A. thaliana* ist, dass umfassende Untersuchungen sowohl zur phänotypischen Plastizität, als auch zur genetischen Analyse dieser Art vorliegen (PIGLIUCCI 1998, 2001, 2002; PIGLIUCCI & HAYDEN 2001, PIGLIUCCI & MARLOW 2001, DONOHUE 2002).

4.1.1 *Arabidopsis thaliana*

Arabidopsis thaliana (L.) HEYNH. (Acker-Schmalwand), gehört als krautige Pflanze mit wechselständigen bzw. rosettenförmig angeordneten Blättern und endständigen Blütentrauben zur Familie der *Brassicaceae* (Kreuzblütler). Diese

Familie hat ihren Verbreitungsschwerpunkt in den nördlichen, extratropischen Gebieten. Nach STRABBURGER (1998) haben zahlreiche Arten dieser Familie im menschlichen Siedlungsraum als Ackerunkräuter und Ruderalpflanzen eine weite Verbreitung erfahren. Darüber hinaus stellen die *Brassicaceae* auch eine Reihe wichtiger Kulturpflanzen. Hier sind vor allem Raps (*Brassica napus* subsp. *napus*), Meerrettich (*Armoracia rusticana*), Radieschen (*Raphanus sativus*) und die verschiedenen Formen des Kohls (*Brassica oleracea* var.) zu nennen. Als Früchte bilden die *Brassicaceae* Schoten oder Schötchen, in denen ölhaltige Samen reifen.

A. thaliana ist eine sowohl winterannuelle wie sommerannuelle Pflanze, die eine Höhe von 40 cm (max. 60 cm) erreichen kann (Abb. 2). Die Art ist kalkmeidend und hat ihren Verbreitungsschwerpunkt vor allem auf trockenen oder leicht trocknenden und warmen, nicht zu nährstoffarmen Sand- und Sandlehmböden. Bevorzugte Habitate sind nährstoffärmere Äcker, Wegränder, Mauern, sandige Ruderalstellen und lückige Rasengesellschaften. Sie ist vor allem im Frühlingsaspekt der Windhalmäcker anzutreffen (HEGI 1986, ROTHMALER et al. 1994). *A. thaliana* stammt nach EGGERS (1978) aus dem östlichen Mittelmeerraum und hat mittlerweile ihre allgemeine Verbreitung von Ostasien über Sibirien und Nordeuropa bis nach Ostafrika ausgedehnt (HEGI 1986). Je nach Blütezeit der Generationen werden Frühblüher, Herbstblüher und Überwinternde unterschieden (vgl. PIGLIUCCI & MARLOW 2001), wobei die Bestäubung der unscheinbaren kleinen Blüten vorwiegend durch Autogamie (Selbstbestäubung) erfolgt. Das Tausendkorngewicht der Samen wird mit 0,02 g angegeben (HEGI 1986, GRIME et al 1988). *A. thaliana* gehört laut DANCAU & BACHTHALER (1968) zu den typischen Wintergetreidearten und ist nach MEISEL (1979) im Zuge der landwirtschaftlichen Intensivierung vom Rückgang betroffen. ALBRECHT (1994) wies für *A. thaliana* bei einer Individuendichte von 25 m⁻², Samendichten von ca. 2500 Samen m⁻² in der Diasporenbank nach. Somit gehört die Art zu den Ackerwildkräutern mit der höchsten



Abb. 2: *A. thaliana* (nach ROTHMALER et al. 1999)
Dargestellt ist die für die Ernte relevante Unterscheidung in Haupt- und Nebenspross.

Samenschüttung.

4.1.2 *Viola arvensis*

Viola arvensis (MURR.) (Feld-Stiefmütterchen), gehört zur Familie der *Violaceae* (Veilchengewächse). Bei den *Violaceae* handelt es sich um Kräuter mit wechselständigen, Nebenblätter tragenden Laubblättern. Die Blüten sind einzeln oder paarweise in den Blattachseln angeordnet. Als Frucht wird eine dreiteilige, aufspringende Kapsel ausgebildet. Diese beinhaltet rundliche bis eiförmige Samen, mit Nährgewebe und kurzem, zu einem Ölkörper (Elaiosom) angeschwollenem Funiculus (Verbindung zur Samenanlage). Ihren Verbreitungsschwerpunkt haben die Veilchengewächse in den südamerikanischen Kordillern, wo mehr als die Hälfte der über 600 Arten beheimatet sind. Wirtschaftliche Bedeutung haben Vertreter der Gattung als Zierpflanzen und zur Duftgewinnung für die Parfumindustrie (HEGI 1975, STRABBURGER 1998).

Viola arvensis ist eine bis zu 30 cm (max. 40 cm) hohe (winter)annuelle Pflanze mit stark verzweigtem, niederliegendem oder aufrechtem Spross (Abb. 3). Die Art, die zunächst von einigen Autoren nur als Unterart *Viola tricolor* L. subsp. *arvensis* (MURRAY) beschrieben wurde (HEGI 1975), erfuhr als Getreideunkraut eine nahezu weltweite Verbreitung und gelangte bereits in der Römerzeit nach Mitteleuropa (EGGERS 1978). Nach SUKOPP & SCHOLZ (1997) ist *Viola arvensis* als Anökophyt anzusehen d. h. als eine Art, die sich unter den Kultivierungsbedingungen des Ackerlandes als selbstständige Art herausgebildet hat (vgl. auch WAGENITZ 1996 und SUKOPP 2001). Sie ist in Getreide- und Hackfruchtäckern, Brachen und frischen bis mäßig feuchten Ruderalstellen (Wegränder und Schutt) auf verschiedensten Bodenarten häufig (HEGI 1975, ROTHMALER et al. 1994, MEISEL 1966). OTTE (1993) beschreibt die Art als typischen Kältekeimer in Wintergetreide (siehe 3.3.1: Temperatur). Die Blütezeit kann sich über das gesamte Jahr erstrecken, hat aber einen Schwerpunkt zwischen April bis Oktober. Autogamie ist nach STRABBURGER (1998) häufig zu beobachten. Nach HEGI (1975) kann eine Pflanze von *Viola arvensis* aufgrund der starken Verzweigung und der lang andauernden Blütezeit bis zu 1600 Blüten mit insgesamt bis zu 90.000 Samen bilden, wobei

durchschnittliche Werte mit 2.500 (HANF 1982) bzw. 4.200 (OTTE 1996) weitaus niedriger liegen. Das Tausendkorngewicht der Samen wird von OTTE (1996) mit 0,379 g angegeben. Vor der Ausbreitung der Samen mittels Myrmecochorie (Ameisenausbreitung), sorgt zunächst ein Schleudermechanismus der reifen Samenkapsel für ein Fortschnellen der Samen von der Mutterpflanze. Hierbei falten sich die drei Karpelle aufgrund einer hygroskopischen Bewegung zusammen und die darin angeordneten glatten Samen werden herausgepresst. BERNHARDT et al. (1991) und MROTZEK & SCHMIDT (1993) beschreiben *V. arvensis* als eine der wenigen Arten, die unter extensiver und intensiver Bewirtschaftung eine gleich bleibend starke Verbreitung aufweist. Nach MEISEL (1979) und EGGERS (1978) gehört *V. arvensis* zu den Arten, die sich im Zuge der landwirtschaftlichen Intensivierung ausbreiten konnten (vgl. GEROWITT & BODENDÖRFER 1998). ALBRECHT (1994) konnte bei seinen Untersuchungen zum Diasporenvorrat von Äckern am häufigsten *Viola arvensis* in der Samenbank nachweisen. Er wies bei Individuendichten von 779 Pflanzen / m² Samendichten von über 6000 Samen m⁻² nach.

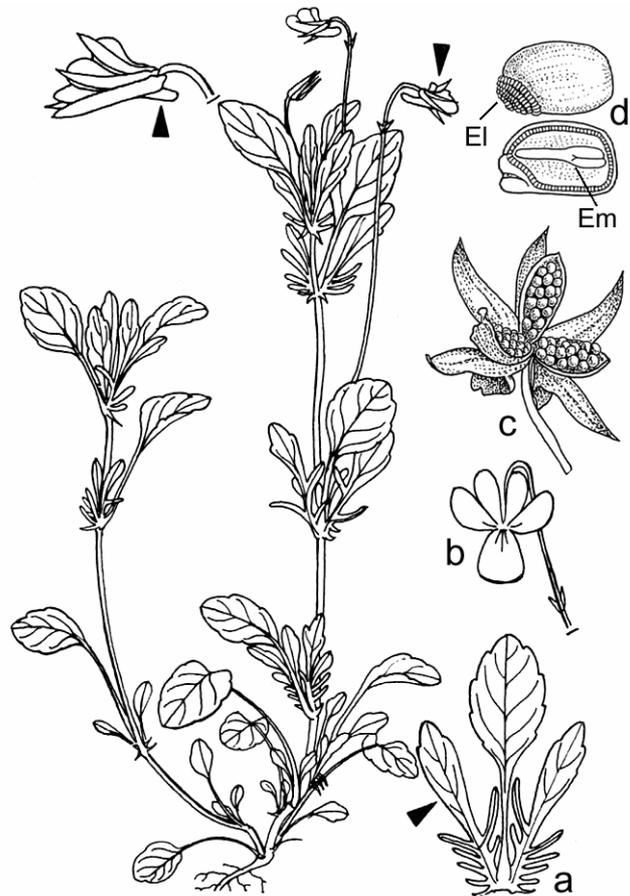


Abb.3: *Viola arvensis* nach ROTHMALER et al. (1999) mit a: Blatt mit Nebenblättern; b: Blüte; c: aufgesprungene Samenkapsel und d: Samen mit Elaiosom (EI) und Querschnitt mit Em

4.2 Untersuchungsgebiete und Nutzung der Probeflächen

4.2.1 Amöneburger Becken

Zur Gewinnung der Populationen intensiv genutzter Standorte („Int“) (vgl. 4.3 und 4.4) wurden fünf Äcker des im Naturraum Amöneburger Becken (AB) gelegenen Versuchsgutes Rauischholzhausen beprobt. In der 200 bis 295 m über NN gelegenen Region ist Lösslehm vorherrschend. Bei 550 bis 600 mm Niederschlag und einer mittleren Jahrestemperatur von 7 bis 8 °C herrschen hier gute ackerbauliche Bedingungen (Quelle: Informationen zu dem Versuchsgut unter http://www.uni-giessen.de/tbe/home_rh.htm). Auf den Äckern werden neben Erbsen und Zuckerrüben in erster Linie Winterkulturen (Weizen, Gerste und Raps) angebaut. Je nach Kulturart schwankt die Menge an aufgebrauchten Dünger zwischen 120 und 170 kg N/ha. Es kommen unterschiedliche Herbizide zum Einsatz, in den Jahren vor der Probenahme verstärkt das Amidosulfuron Hoestar® (mündliche Mitteilung).

4.2.2 Lahn-Dill-Bergland

Die Proben zur Isolation von Populationen extensiv und vormalig genutzter Äcker (vgl. 4.3 und 4.4) wurden auf Flächen der Gemarkungen Erda und Eibelshausen im Lahn-Dill-Bergland (LDB) entnommen. Im ca. 30 km westlich bis südwestlich des Amöneburger Beckens gelegenen Lahn-Dill-Bergland herrschen flach- bis mittelgründige Braunerden auf Tonschiefer und Grauwacken vor. Mit einer Lage von 285 bis 500 m über NN, 650 bis 1100 mm Jahresniederschlag und einer mittleren Jahrestemperatur von 5 bis 8 °C handelt es sich um mäßige bis ungünstige ackerbauliche Bedingungen (Quelle: Informationen zum SFB 299 unter http://www.uni-giessen.de/sfb299/uis/U_Region/natur/natrsfb.html). Es wurden insgesamt 16 Flächen beprobt, zehn Flächen unterlagen vormaliger Ackernutzung („Alt“) und wurden in unterschiedlichen Zeiträumen aus der Nutzung genommen, sechs Flächen werden nachweislich seit Jahrzehnten kontinuierlich bis 2000 ackerbaulich genutzt. (Tab. 1). Bei den aus der Ackernutzung genommenen Flächen handelt es sich bei den „älteren“ („50'er“) zumeist um für das LDB typische Ginsterbrachen (SIMMERING et al. 2001); die in jüngerer Zeit aufgegebenen Äcker („70'er“) wurden 2000 als Grünland genutzt. Das Datum der

Nutzungsaufgabe wurde im Rahmen des SFB 229 „Landnutzungskonzepte für periphere Regionen“ mit Hilfe einer multitemporalen Luftbildauswertung für den Zeitraum von 1945 - 1998 von FUHR-BOBENDORF et al. (1999) bestimmt.

Nach Aussage des bewirtschaftenden Landwirtes werden die beprobten, als Acker genutzten Flächen (extensiv, „Ext“) seit 11 bis 12 Jahren nach den Richtlinien des BIOLAND-Verbandes bewirtschaftet. Das bedeutet, dass keine Pestizide zum Einsatz kommen und die N-Düngung über Fabaceeneinsatz erfolgt. Länger als für den angegebenen Zeitraum ließ sich die Bewirtschaftungsform der Ackernutzung nicht zurückverfolgen. Die Fruchtfolge der biologisch-organischen bewirtschafteten Flächen beinhaltet eine 1,5 Jahre dauernde Phase als Rotationsbrache mit Einsatz einer Weißklee-Weidelgras-Mischung mit einer anschließenden Abfolge von Winterweizen, Braugerste, Erbsen und Roggen, gegebenenfalls auch Dinkel.

Tab. 1: Anzahl und Herkunftstyp der im LDB beprobten Flächen. Extensiv = biologischer Landbau, bis 50'er = Aufgabe der Ackernutzung in den 50'er Jahren, bis 70'er Aufgabe der Ackernutzung in den 70'er Jahren

Herkunftstyp	Gemarkung	Anz. Flächen
Extensiv	Erda	5
Extensiv	Eibelshausen	1
50'er (Alt)	Erda	4
50'er (Alt)	Eibelshausen	1
70'er (Alt)	Erda	1
70'er (Alt)	Eibelshausen	4

4.3 Probennahme und Verarbeitung

Im September 1999 wurden auf den insgesamt 22 Flächen je fünf Bodenmischproben gezogen. Um die Diasporenbankpopulationen der zwei Arten möglichst repräsentativ zu erfassen, wurden für eine Mischprobe je 25 Einstiche (Durchmesser 3,5 cm) von einer Fläche von 25 m² und einer Bodentiefe von 5 – 10 cm zu einer Mischprobe zusammengefasst.

Anschließend wurden bei den Mischproben der Wassergehalt, Skelettanteil, Biomasseanteil (z. B. Wurzeln), pH, Phosphor, C/N und Kalium bestimmt, bevor sie in Keimungsschalen ausgebracht, und im Kalthaus aufgestellt wurden (FUHR-BOBENDORF et al. 1999). Die lebenden Samen der Diasporenbankproben wurden über das Auflaufverfahren zwischen September 1999 bis Herbst 2001 erhoben

(MAAS 1987, ALBRECHT 1989).

4.4 Gewinnung der "P"-Generation

Um eine ausreichende Menge an Saatgut zu erhalten und einen maternalen Effekt bei den Versuchspflanzen auszuschließen, wurden die im Frühjahr 2000 aus der Samenbank gewonnenen Keimlinge der Zielarten („P“-Generation) zwecks Samengewinnung einzeln pikiert und in einheitliche Töpfe getopft.

Die Töpfe befanden sich weiterhin in dem Kalthaus.

Vor der Blüte wurden sie zur Vermeidung von Fremdbestäubung in Crispack-Tüten (perforierte Plastiktüten) zur Selbstung eingeschlossen.

Bei *Viola arvensis* wurden die reifen Kapseln kurz vor der Öffnung geerntet und in Papiertüten zur endgültigen Trocknung im Gewächshaus gelagert. Die Samengewinnung dauerte bis in den September 2000.

Die P-Generation von *Arabidopsis thaliana* wurde bei überwiegender Samenreife (Fruchtstand zu ca. 2/3 trocken) als vollständige Pflanze mit Wurzelballen in dem Crispack-Beutel endgültig getrocknet und anschließend über einem Sieb zur Samengewinnung vorsichtig ausgeklopft. Die trockenen Samen wurden in Filmdosen gelagert, deren Deckel zur besseren Luftzirkulation mit einem Loch versehen wurde.

4.5 Morphometrische Untersuchungen

4.5.1 Anzucht der Versuchspflanzen (F1-Generation)

In die vorbereiteten Töpfe der Versuchsvarianten (Abb. 4) wurden jeweils etwa zehn bis zwanzig Samen gesät; die Keimlinge wurden nach dem Auflaufen vereinzelt. In wenigen Töpfen von *Viola arvensis* keimten keine Samen. In solchen Fällen wurden vorsichtig Keimlinge der gleichen Mutterpflanze aus anderen Töpfen derselben Versuchsvariante in denen mehr Samen als benötigt keimten, eingetopft. Die Töpfe von *Viola arvensis* wurden nach der Aussaat im April 2001 gewässert und gleich im Freiland (unter den Rahmen, vgl. Abb.5) aufgestellt.

Die Töpfe von *Arabidopsis thaliana* verblieben nach der Aussaat im Mai 2001 bis zur Keimung im Gewächshaus, da die Samen sehr klein und leicht sind und zu schnell durch Regentropfen zwischen den benachbarten Töpfen vermischt werden können.

Die Wasserversorgung der Töpfe erfolgte nach Bedarf bis zu zweimal täglich.

4.5.2 Versuchsdesign

Als Versuchsfaktoren wurden die Faktoren **Licht** („L“) und **Düngung** („N“) in je zwei Stufen gewählt („+“ & „-“) und miteinander kombiniert. Es ergaben sich die in Tabelle 2 dargestellten Kombinationen „L⁺/N⁺“, „L⁻/N⁺“, „L⁺/N⁻“ und „L⁻/N⁻“.

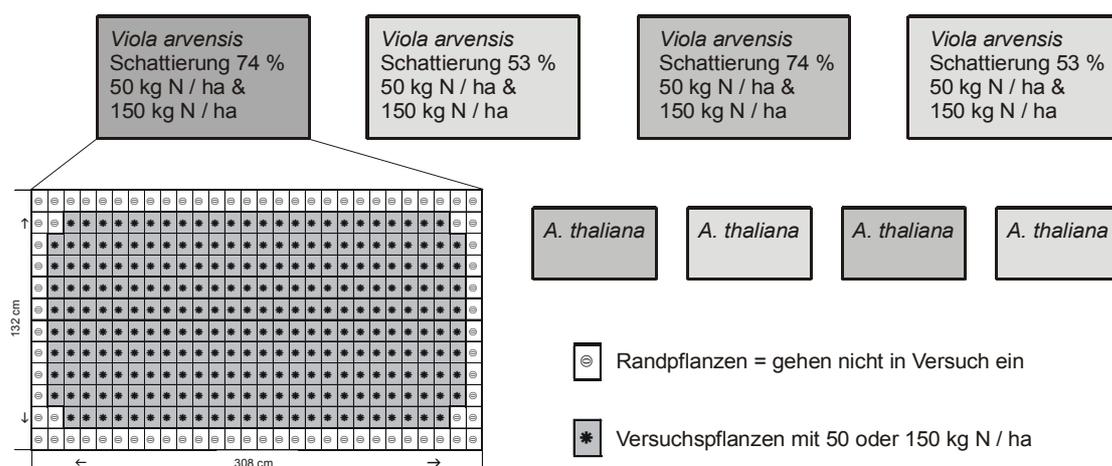


Abb. 4: Schema zur Versuchsanordnung. Unter jedem Rahmen befanden sich jeweils 256 Versuchspflanzen. Randständige Pflanzen dienten zur Vermeidung von Randeffekten und gingen nicht in die Datenerhebung ein. Der Versuchsaufbau bei *A. thaliana* war identisch

Die Pflanzen standen im Freiland des Versuchsfeldes der Professur für Landschaftsökologie und Landschaftsplanung in Linden-Leihgestern. Zur Schattierung kamen große Holzrahmen zum Einsatz, die einfach oder doppelt mit handelsüblichen Schattierungsnetzen (Polyäthylen, Maschenweite 5 mm) bespannt waren. Sie hielten 53 % bzw. 74 % des Lichtes zurück (gemessen mit Licor 3050A/4), wobei die Schattierung in einem dichten Getreidebestand noch höhere Werte erreichen kann (SEMB (1996a)).



Abb. 5: Versuchsanordnung von *Viola arvensis* in einem der vier Rahmen. Unterschiedlich farbige Etiketten markierten die Herkunft von verschiedenen Nutzungsgeschichten, weitere Etiketten gaben Auskunft über Fläche, vorgesehene Erntetermin und Individuum.

Als Düngestufen wurden 50 kg N/ha und 150 kg N/ha gewählt, wobei 150 kg N/ha in etwa der zum Einsatz kommenden Menge auf den intensiv bewirtschafteten Flächen entspricht. Zur Berechnung der einzusetzenden Düngermenge wurde eine durchwurzelbare Bodenhöhe von 10 cm angenommen. Zum Einsatz kam der Langzeitdünger Osmocote Plus 15-11-13-2+ (15 % N, 11 % P₂O₅, 13 % K₂O, 2 % MgO, sowie Bor, Eisen, Kupfer, Mangan, Molybdän und Zink) mit einer Wirksamkeit von drei bis vier Monaten. Für die oben genannten N-Konzentrationen wurden somit 0,33 g bzw. 1 g Dünger je Liter Substrat eingesetzt. Als Pflanzsubstrat wurde Fruhstorfer Nullerde gewählt, die als weitestgehend nährstofffrei gilt. Um eine ungleichmäßige Verteilung des Düngers in der Erde zu vermeiden, wurde die benötigte Düngermenge für jeden Topf einzeln abgewogen und mit dem entsprechenden Volumen Pflanzsubstrat vermischt, bevor damit der Topf befüllt wurde. Für *Viola arvensis* kamen 12 cm x 12 cm x 12 cm Töpfe mit 1,3 l Volumen und für *Arabidopsis thaliana* 7 cm x 7 cm x 8 cm Töpfe mit 0,3 l Volumen zum Einsatz.

Um ein besseres Hantieren zu ermöglichen, wurden die Schattierungsvarianten auf jeweils zwei Rahmen pro Schattierungsstufe und Art aufgeteilt (Abb. 4 u. 5). Die Töpfe wurden innerhalb der Schattierungsstufe zufällig angeordnet. Unter jedem Rahmen wurden 256 Töpfe aufgestellt. Diese wurden zur Vermeidung von Randeffekten von einer Topfreihe umgeben, deren Pflanzen nicht in den Versuch eingingen (Abb. 4 u. 5). Vor Versuchsbeginn wurden jeder Pflanze die Position unter dem Rahmen und der Erntetermin zufällig zugeordnet und neben der Herkunft der Mutterpflanze, mittels Aufkleber und Stecketikett, doppelt an dem Topf vermerkt.

Die Datenerhebung erfolgte an vier Terminen, an denen je Art 256 Pflanzen geerntet wurden. Sie setzten sich aus 16 Pflanzen je Herkunftstyp und Versuchsvariante zusammen. Somit ergab sich eine Gesamtzahl von 1024 Versuchspflanzen für jede untersuchte Art (Tab. 2).

Tab. 2: Zusammensetzung und Anzahl der untersuchten Pflanzen pro Ernte, Herkunftstyp und Versuchsvariante.

Variante	Herkunft	bis 50'er Jahre	bis 70'er Jahre	Extensiv	Intensiv	Σ
stark schattiert 150 kg N / ha	L ⁻ /N ⁺	16 Pflanzen x 4 Ernten	16 Pflanzen x 4 Ernten	16 Pflanzen x 4 Ernten	16 Pflanzen x 4 Ernten	256
stark schattiert 50 kg N / ha	L ⁻ /N ⁻	16 Pflanzen x 4 Ernten	16 Pflanzen x 4 Ernten	16 Pflanzen x 4 Ernten	16 Pflanzen x 4 Ernten	256
schwach schattiert 150 kg N / ha	L ⁺ /N ⁺	16 Pflanzen x 4 Ernten	16 Pflanzen x 4 Ernten	16 Pflanzen x 4 Ernten	16 Pflanzen x 4 Ernten	256
schwach schattiert 50 kg N / ha	L ⁺ /N ⁻	16 Pflanzen x 4 Ernten	16 Pflanzen x 4 Ernten	16 Pflanzen x 4 Ernten	16 Pflanzen x 4 Ernten	256
Σ		256	256	256	256	1024

4.5.3 Datenerhebung

Die vier Erntetermine wurden anhand der Entwicklungsstadien der Pflanzen festgelegt. Es galten folgende Richtlinien:

1. Ernte: überwiegender Teil der Pflanzen rein vegetativ („0“),
2. Ernte: überwiegender Teil der Pflanzen mit erster(n) Blüte(n) („4“),
3. Ernte: überwiegender Teil der Pflanzen in voller Blüte („7“),
4. Ernte: überwiegender Teil der Pflanzen ist zur Samenreife gelangt („11“)

In Klammern sind die entsprechenden generativen phänologischen Wachstumsstadien nach DIERSCHKE (1972) angegeben.

Tab. 3: Übersicht der an den Arten *A. thaliana* und *V. arvensis* erhobenen Parametern.

erhobene Parameter	<i>Arabidopsis thaliana</i>	<i>Viola arvensis</i>
oberirdische Biomasse [mg]	X	X
Gesamtblattmasse [mg]	X	X
Blattanzahl [n]	X	X
Gesamtblattfläche [cm ²]	X	X
relative Blattmasse [%]	X	X
SLA (Specific leaf area): Fläche / Gesamtblattmasse [cm ² /mg ²]	X	X
LAR (Leaf area ratio): Fläche / Biomasse [cm ² /mg ²]	X	X
Sproßmasse [mg]	X	-
relative Sproßmasse [%]	X	-
Anzahl generativer Organe [n]	-	X
Masse generativer Organe [mg]	-	X
relative generative Masse [%]	-	X
seneszente Masse [mg]	X	X
relative seneszente Masse [%]	X	X
Samengewicht [mg]	X	X
Samenzahl / Kapsel [n]	-	X
Gesamtsamenzahl [n]	-	X
generative Masse / Samen [mg]	-	X
Samengröße	-	X

Arabidopsis thaliana

Bei der ersten Ernte am 19. Juni 2001 wurden die Blätter jeder Pflanze gezählt und deren Blattfläche mithilfe eines Blattflächenmessgerätes (Li-3000A, LI-COR) bestimmt. Eventuell schon gebildete Sprossachsenteile wurden gezählt und separat aufbewahrt. Anschließend wurden alle geernteten Pflanzenteile bei 70 °C getrocknet und das jeweilige Trockengewicht für Sprossachsenteile bzw. Blätter bestimmt.

Die zweite Ernte wurde am 26. Juni 2001 durchgeführt. Es wurden wieder Blattanzahl und Blattfläche bestimmt. Die Sprossachsenteile wurden nun getrennt nach Haupt- und Nebenspross aufgenommen. Ein Spross wurde dann als Nebenspross gewertet, wenn er eigenständig neben dem größeren Hauptspross an der Pflanzenbasis angeordnet war (vgl. Abb. 2).

Am 10. Juli 2001 wurden die Pflanzen der dritten Ernte entnommen. Neben den schon beschriebenen Parametern wurden bei dieser Ernte auch seneszente Pflanzenteile separiert. Als seneszent wurde ein Blatt oder eine Sprossachse gewertet, wenn er zu über 50 % vergilbt war. Auch diese Teile wurden getrocknet und anschließend gewogen.

Die vierte Ernte fand am 24. Juli 2001 statt. Aufgrund der fortgeschrittenen Seneszenz wurden lediglich die Anzahl der Haupt- und Nebensprosse aufgenommen und nach dem Trocknen die oberirdische Gesamtbio­masse bestimmt. Weiterhin wurden je Pflanze 200 reife Samen abgezählt, im Exsikkator bis zur Gewichtskonstanz getrocknet und anschließend zur Ermittlung des Mittelwertes dreimal gewogen. Anhand dieser Daten wurde das Tausend­korn­gewicht (TKG) errechnet.

Um eine Aussage zu dem Vermögen zur plastischen Reaktion auf unterschiedliche Licht- und Nährstoffsituationen, sowie der Effizienz des photosynthetischen Systems treffen zu können, wurden anschließend für jeden Erntetermin folgende Werte und Indizes berechnet:

- Gesamtblattfläche pro Biomasse (LAR) [cm^2 / mg],
- Gesamtblattfläche pro Blatttrockenmasse (SLA) [cm^2 / mg], sowie der
- Gewichtsanteil der einzelnen Biomassefraktionen am Gesamt­tro­ckengewicht. Dabei wurde als „Gesamt­tro­ckengewicht“ lediglich die oberirdische Biomasse gewertet.

Viola arvensis

Der erste Ernte erfolgte am 5. Mai 2001. Nach der Trennung in Sprossachsen und Blätter, wurden Blattanzahl und Blattfläche bestimmt. Anschließend wurden die Pflanzenteile bei 70 °C getrocknet und gewogen. Das Zählen der Blätter erwies sich als kompliziert, da Neben- und Hauptblätter teilweise nur schwer zu unterscheiden waren (vgl. Abb. 3). Deshalb wurde diese Aufgabe bei allen Ernten von der gleichen Person durchgeführt. Ein junges Blatt wurde als solches gewertet, wenn mehr als 50 Prozent der aufgerollten Spreite bereits zu erkennen war.

Die zweite Ernte wurde am 21. Juni 2001 durchgeführt. Neben Blättern und Sprossachse wurden bei der zweiten Ernte auch generative Organe (Knospen, Blüten, Früchte) separiert, gezählt, getrocknet und anschließend gewogen.

Die dritte Ernte wurde am 24. Juli 2001 durchgeführt. Zusätzlich zu den bei der zweiten Ernte beschriebenen Arbeitsgängen wurde ab dem dritten Termin auch die seneszente Biomasse getrennt getrocknet und anschließend gewogen.

Bei der vierten Ernte am 27. August 2001 wurden generative Organe, vitale und seneszente Teile unterschieden. Die Bestimmung der Blattfläche war nicht mehr möglich, da die Pflanzen stark ineinander gewachsen waren und bei der

sehr zeitaufwändigen Ernte beschädigt wurden. Durch die sommerlich hohen Temperaturen führte das zu einem schnellen Welken der Blätter, deren Fläche sich dann nicht mehr bestimmen lies. Von den reifen Früchten wurden je Pflanze bis zu acht Kapseln ausgewählt, einzeln in Papiertüten verpackt und bei Raumtemperatur getrocknet. Anschließend wurde das Gewicht und die Anzahl der Samen pro Kapsel aufgenommen. Weiterhin wurden die reifen Samen jeder Pflanze mit Hilfe eines Körnerzählgerätes („Contador“, Firma Pfeuffer) gezählt, bis zur Gewichtskonstanz im Exsikkator getrocknet und dann zur Berechnung des Tausendkorngewichtes (TKG) gewogen.

Um Aufschluss über den Zusammenhang von TKG und Samengröße zu bekommen, wurden die Samen im Anschluss durch drei Siebe mit den Maschenweiten 1,0 mm, 0,8 mm und 0,63 mm in vier unterschiedliche Größenklassen (> 1 mm, $> 0,8$ mm; $> 0,63$ mm und $< 0,63$ mm) gruppiert.

4.6 Untersuchungen zu Herbizidresistenzen

In diesem Versuch sollte die Sensitivität der untersuchten Populationen gegenüber verschiedenen Herbiziden getestet werden. Zum Einsatz kamen das schon seit den 70'er Jahren in der Anwendung befindliche Mittel U 46 D-Fluid® mit dem Wirkstoff 2,4 D (2,4-Dichlorphenoxyessigsäure) und das erst seit 1995 auf dem Markt befindliche Hoestar® mit Amidosulfuron als Wirkstoff. Letzteres wurde in den vergangenen Jahren verstärkt auf den im Amöneburger Becken („Int“) gelegenen Probenahmeflächen eingesetzt.

Für den Versuch wurden im Spätsommer 2001 in dreifacher Wiederholung von jedem Exemplar der „P-Generation“ jeweils einige Samen in die Einzeltöpfe von Multitopfplatten ausgesät und mit einem Stecketikett markiert (vgl. Tab. 4). Die Anwendung der Herbizide erfolgte nach Vorschrift des Herstellers in der angegebenen Konzentration, nachdem der überwiegende Teil der Pflanzen das Fünf-Blatt-Stadium erreicht hatte. Als Anhaltspunkt zur Berechnung der zu applizierenden Menge diente die Grundfläche der Multitopfplatten. Der Wirkstoff wurde mit einer feinen Brause aufgebracht. Die Kontrolle wurde lediglich mit Wasser begossen. Bei der anschließenden Beurteilung der Vitalität wurden die Pflanzen den Schädigungsstufen „ungeschädigt“, „leicht geschädigt“, „Wuchsstörungen“ und „tot“ zugeordnet. Als „leicht geschädigt“ wurden

Exemplare gewertet, die entweder einzelne gelbe Blätter aufwiesen oder insgesamt eine chlorotische Färbung zeigten. „Wuchsstörungen“ zeigten sich in einer korkenzieherartigen Verkrümmung und unnatürlichen Streckung der Blattstiele (*Viola arvensis*) bzw. einer Streckung und Wellung der Blattspreite bei

Tab. 4: Individuenzahl zum Herbizidversuch. Insgesamt wurden 1809 Pflanzen untersucht.

	Intensiv	Extensiv	bis 70'er	bis 50'er	
Hoestar	23	166	76	34	<i>A. thaliana</i>
	96	100	40	68	<i>V. arvensis</i>
U 46 D Fluid	23	166	76	34	<i>A. thaliana</i>
	96	100	40	68	<i>V. arvensis</i>
Kontrolle	23	166	76	34	<i>A. thaliana</i>
	96	100	40	68	<i>V. arvensis</i>

Arabidopsis thaliana.

4.7 Untersuchungen zur Keimung

Für die Untersuchungen zur Keimungstemperatur kamen erneut die Samen der „P-Generation“ zum Einsatz. Es wurden für jede beprobte Fläche Mischproben aus einer jeweils gleichen Anzahl von Samen aller gewonnenen Individuen gebildet. Für die hier dargestellten Auswertungen wurden die Flächen wiederum den Herkunftstypen zugeordnet

4.7.1 Keimungstemperatur

Um die Populationen auf die Variabilität in den Keimungsansprüchen zu untersuchen, wurde von November 2000 – Februar 2001 der Keimungsverlauf von *Arabidopsis thaliana* und *Viola arvensis* anhand der Keimungsrate (n/t) bei konstanten Temperaturstufen bestimmt. Es wurden bei einer Beleuchtung von 6.00 Uhr bis 20.00 Uhr folgende Temperaturstufen getestet: 3 °C, 7 °C, 10 °C, 15 °C, 20 °C, 25 °C, 30 °C, 35 °C sowie eine Wechseltemperatur von 5 °C / 15 °C, (vgl. PATZELT 1998, MAAS 1987). Die Tests erfolgten in 9 cm Petrischalen, die mit einer doppelten Lage Filterpapier ausgelegt wurden. Je untersuchter Fläche wurden pro Temperaturstufe fünf (*Arabidopsis thaliana*) bzw. drei (*Viola arvensis*) Petrischalen mit je 50 Samen im trockenen Zustand bestückt. Unmittelbar vor der Zuordnung in die Klimaschränke (Rumed, Fa. Rubarth Apparate GmbH) wurden die Petrischalen mit destilliertem Wasser gewässert. Um einer Verpilzung der

Samen vorzubeugen, wurde dem Wasser ein Fungizid (Euparen® der Firma Bayer, Wirkstoff Dichofluanid) zugesetzt. Zur Ermittlung der günstigsten Wirkstoffkonzentration des Fungizids wurden in einem Vorversuch pro Art und Verdünnung drei Petrischalen mit 100 %, 50 % und 25 % der vom Hersteller angegebenen minimalen Konzentration gewässert und bei 25 °C drei Wochen im Klimaschrank belassen. Die Ergebnisse zeigten, dass das Mittel die Keimungsrate der beiden Arten nicht beeinträchtigte und schon bei der Halbierung der angegebenen minimalen Konzentration nur vereinzelte Verpilzungen auftreten. Deshalb wurde mit dieser Dosierung (1 g pro 1 Liter Wasser) gearbeitet.

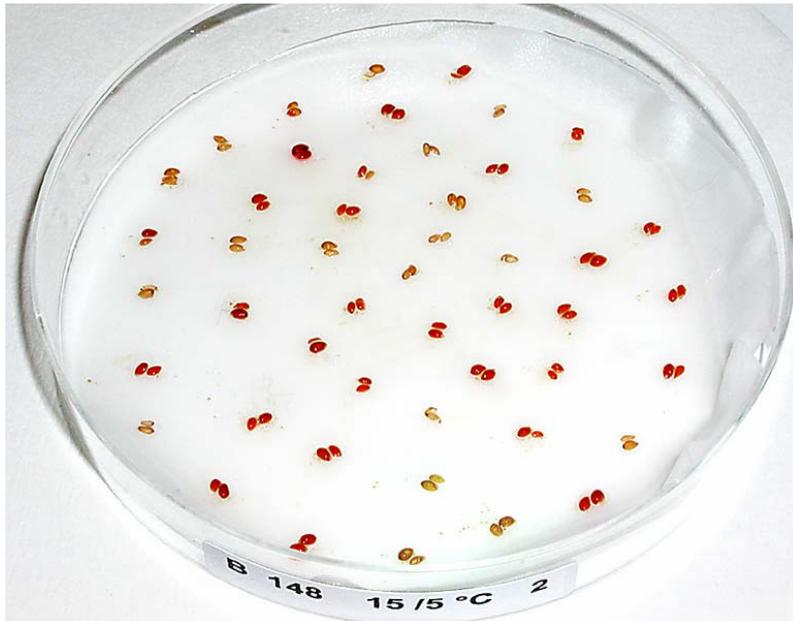
Die im Keimungsversuch aufgelaufenen Keimlinge wurden über einen Zeitraum von sechs Wochen wöchentlich (*Viola arvensis*) bzw. alle zwei bis drei Tage (*Arabidopsis thaliana*) gezählt und entfernt. Samen galten mit dem Erscheinen der Radicula als gekeimt. Sehr stark verpilzte Samen wurden ebenfalls entfernt und registriert. Zugleich wurde auch verdunstetes Wasser nachgefüllt. Hierfür wurde der Temperaturstufe des Klimaschranks entsprechend temperiertes Aquadest ohne einen Zusatz von Fungiziden verwendet. Zur Minimierung der Temperaturschwankungen, wurden immer nur wenige Petrischalen für kurze Zeit aus dem Klimaschrank entnommen. Um den Einfluss von Temperaturgradienten innerhalb des Klimaschranks möglichst auszuschließen, wurden die Petrischalen nach jeder Auswertung an eine andere Position in den Schrank zurückgestellt.

4.7.2 Vitalitätstest

Bei den Temperaturstufen 3 °C, 10 °C, 20 °C, 30 °C und 5 °C / 15 °C Wechseltemperatur wurde nach den sechs Wochen im Klimaschrank an den verbliebenen Samen ein Vitalitätstest durchgeführt. Dieser Test weist die in lebenden Zellen vorhandene Dehydrogenase mit einer Rotfärbung nach (HSIAO et al. 1979, BENNETT & LOOMIS 1949, LAKON 1949).

Die Samen wurden mit Hilfe eines Skalpell halbiert und mit einprozentiger Tetrazoliumlösung benetzt. Nach 24-stündiger Lagerung in Dunkelheit konnten rote, vitale Samen von toten, blassen Samen unterschieden werden (Abb. 6). Zur einfacheren Klassifizierung in tote und ruhende (dormante) Samen wurde bei *A. thaliana* ein Binokular zu Hilfe genommen.

Die Angaben zum Anteil toter Samen (%) beziehen sich auf die ursprünglich,



vor dem Keimungsversuch eingesetzte Menge Samen.

Abb. 6: Nach 24-stündigem Einwirken der Tetrazoliumlösung ließen sich vitale Samen (hier *V. arvensis*) anhand der Rotfärbung erkennen.

4.8 Statistik

Alle statistischen Berechnungen wurden mit Statistica 6.0 durchgeführt. Weiterführende Recherchen im Laufe der Untersuchung zeigten, dass die zunächst angenommene Trennung in Nutzung bis 70'er und Nutzung bis 50'er so nicht länger aufrecht erhalten werden kann. Deshalb wurden in der statistischen Auswertung die Ergebnisse dieser beiden Nutzungstypen zu dem Typ „vormalige Nutzung“ („Alt“) zusammengefasst.

Die statistische Auswertung der morphometrischen Untersuchungen erfolgte mit Hilfe einer auf Allgemeinen Linearen Modellen (ALG) basierenden Vierfaktor-Varianzanalyse mit festen Faktoren. Die Faktoren waren *Herkunftstyp* (intensiv, extensiv, alt; FG=2), *Düngung* (50 und 150 kg N ha⁻¹ a⁻¹; FG=1), *Licht* (53 % und 74% Reduktion der Beleuchtungsstärke; FG=1) und *Zeit* (Zeitpunkt der Beerntung; FG=2 oder 3). In einem ersten Test wurde das Gesamtmodell zusätzlich noch auf einen möglichen Effekt der Rahmenposition (als stetige Prediktorvariable) hin untersucht. Da die Position des Beschattungsrahmens keinen signifikanten Effekt hatte ($p > 0,05$), wurde im Folgenden auf die Einführung eines Blockfaktors, der die Rahmenposition berücksichtigt hätte, verzichtet.

Vor der Analyse wurden die Daten auf die Erfüllung der Voraussetzungen für eine Varianzanalyse getestet und gegebenenfalls transformiert.

Da bei einem signifikanten Interaktionseffekt die dazugehörigen Haupteffekte nicht oder nur mit größter Vorsicht logisch zu interpretieren sind (UNDERWOOD 1999), wurden bei der Auswertung der Analysen immer zuerst die Interaktionseffekte betrachtet. Ausgehend von dem Signifikanzniveau $p < 0,05$, wurde zur Bestimmung der Signifikanzgrenze aufgrund der zahlreichen durchzuführenden Tests eine Bonferroni-Korrektur durchgeführt. Auf die entsprechenden Signifikanzgrenzen wird gesondert hingewiesen. Im Fall signifikanter Interaktions- oder Haupteffekte wurden mehrfache Mittelwertvergleiche mit Hilfe des Tukey HSD Tests für ungleiche N durchgeführt.

Die statistische Auswertung der Untersuchungen zur Keimungsrate erfolgte für jede Temperaturstufe mit Hilfe einer Einfaktoriellen Varianzanalyse (Faktor Herkunftstyp) mit nachgeschaltetem Post-hoc Test (Tukey HSD für ungleiche N).

Für die Auswertung des Keimungsverlaufes wurde eine Varianzanalyse mit Messwiederholungen verwendet. Dabei entsprach die Zahl der Messwiederholungen den Kontrollterminen. Im Fall signifikanter Interaktions- oder Haupteffekte wurden mehrfache Mittelwertvergleiche mit Hilfe des Tukey HSD Tests für ungleiche N durchgeführt.

5 Ergebnisse

5.1 Morphometrische Untersuchungen

Die Ergebnisse der morphometrischen Untersuchungen für die zwei untersuchten Arten werden getrennt dargestellt, die Einflüsse der Hauptfaktoren Düngung und Licht werden in einer Zusammenfassung vorangestellt. Anschließend werden für die untersuchten Parameter (oberirdische Biomasse, Gesamtblattmasse, Blattanzahl, Gesamtblattfläche, relative Blattmasse, SLA, LAR, Sprossachsenmasse, relative Sprossachsenmasse, seneszente Masse, relative seneszente Masse, Samengewicht und –größe und bei *Viola arvensis* zusätzlich Anzahl, Masse und relative Masse der generativen Organe), die Einflüsse der Faktoren Herkunftstyp, zeitlicher Verlauf und ihre jeweiligen signifikanten Interaktionen beschrieben. Die statistischen Testergebnisse sind im Anhang nachzulesen (Tab. A1 & A2).

5.1.1 *Arabidopsis thaliana*

Haupteffekte von Licht und Düngung

Für den Hauptfaktor Düngung konnte bei jedem Parameter ein hoch signifikanter Effekt nachgewiesen werden (Tab. 5). Dabei wirkte sich eine reichliche Nährstoffversorgung jeweils förderlich auf oberirdische Biomasse, Gesamtblattmasse, Blattanzahl, Blattfläche, Sprossachsenmasse, relative Sprossachsenmasse und – bei der dritten Ernte – auch auf die seneszente Biomasse und deren Gewichtsanteil aus. Im Gegenzug zu der zunehmenden relativen Sprossachsenmasse nahm die anteilige Blattmasse bei steigender Nährstoffversorgung ab und auch die Indizes SLA und LAR wurden geringer.

Der Faktor Licht hatte einen ähnlich großen Einfluss wie die Düngung, doch beeinflusste er weder die Anzahl der gebildeten Blätter, noch die Gesamtblattfläche. Eine hohe Lichtintensität führte zu einer Zunahme von oberirdischer Biomasse, Gesamtblattmasse, Sprossachsenmasse und anteiliger Sprossachsenmasse. Zur dritten Ernte wurde auch die seneszente Biomasse und deren Gewichtsanteil durch den höheren Lichtgenuss der Pflanzen positiv beeinflusst. Anteilige Blattmasse und die Blattflächenindices waren bei dem

höheren Lichtangebot geringer.

Tab. 5: Einflüsse der Faktoren Düngung und Licht auf die untersuchten Parameter bei *A. thaliana* (p-Werte). Die Signifikanzgrenze lag, bedingt durch die Bonferroni-Korrektur, bei $p < 0,0056$.

	Biom.	Blätter			Blattfläche /		Sproß		Senesz.		
	[mg]	[mg]	[N]	[mm ²]	[%]	Blattm.	Biom.	[mg]	[%]	[mg]	[%]
Düng.	< 0,0056	< 0,0056	< 0,0056	< 0,0056	< 0,0056	< 0,0056	< 0,0056	< 0,0056	< 0,0056	< 0,0056	0,013
Licht	< 0,0056	< 0,0056	0,871	0,011	< 0,0056	< 0,0056	< 0,0056	< 0,0056	< 0,0056	< 0,0056	0,003

Oberirdische Biomasse

Die oberirdische Biomasse (mg) wurde durch die Interaktion der Faktoren Licht und Düngung positiv beeinflusst. Nur in den stark gedüngten Versuchsvarianten führte der höhere Lichtgenuss zu einer deutlichen Steigerung der oberirdischen Biomasse (Abb. 7. 1-3). Dieser Einfluss nahm zur vierten Ernte hin ab, was die signifikanten Interaktionen Ernte * Licht, Ernte * Dünger und Ernte * Licht * Dünger belegen.

Die Herkunftstypen unterschieden sich signifikant in ihrer mittleren oberirdischen Biomasse (Tab. A1). Dabei wies „Ext“ eine niedrigere oberirdische Biomasse auf als „Alt“ und „Int“ (Tab. 6; Abb. 7.4). Die Unterschiede zwischen den Herkunftstypen fanden sich vor allem in den gedüngten Varianten. Im Gegensatz zu „Int“ und „Alt“ zeigte „Ext“ bei der Variante L⁺/N⁺ auch zu dem vierten Erntetermin eine Steigerung der oberirdischen Biomasse. „Alt“ wies bei der Variante L⁻/N⁺ vor allem zur dritten Ernte eine vergleichsweise hohe oberirdische Biomasse auf (Abb. 7.1-3). Dies schlug sich in dem niedrigen p-Wert für die Interaktion Ernte*Dünger*Licht (Tab. A1) nieder.

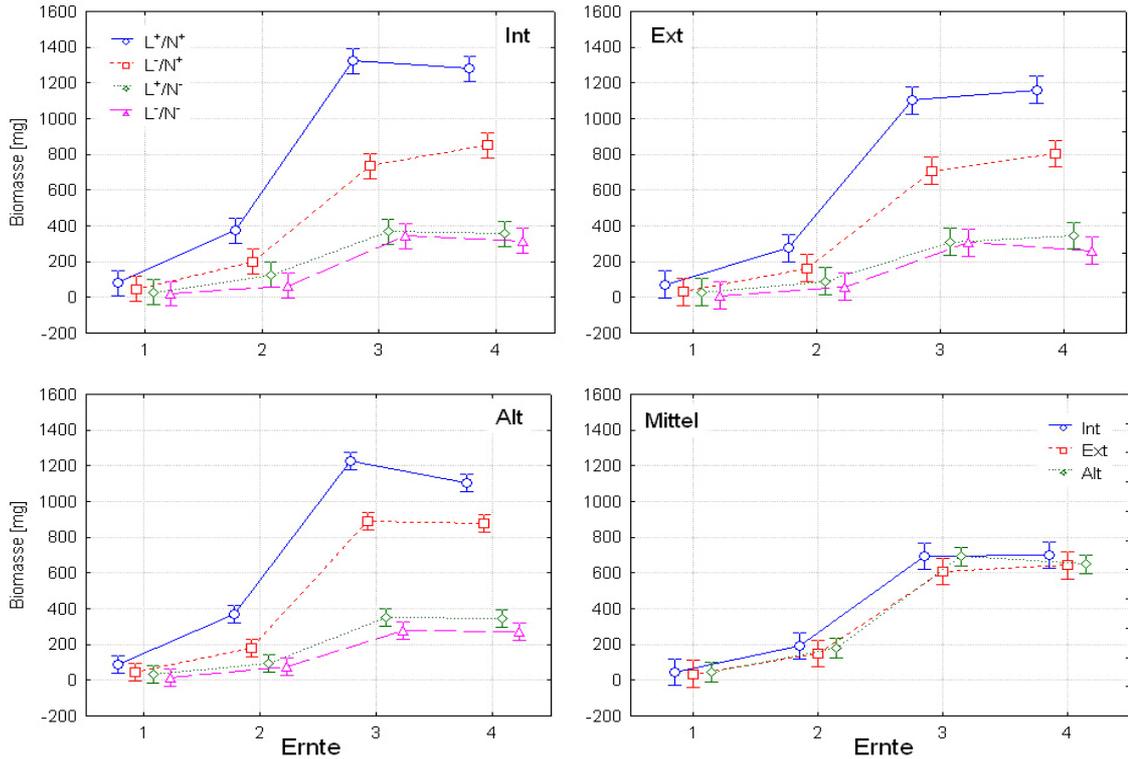


Abb. 7: Entwicklung der oberirdischen Biomasse zu den vier Ernteterminen in Abhängigkeit von Düngung und Lichtintensität bei den drei Herkunftstypen [Int (o. l.); Ext (o. r.) & Alt: (u. l.)] und im Vergleich ihrer Mittelwerte (u. r.). Bei allen drei Herkunftstypen ist nur bei guter Nährstoffversorgung ein Biomassezuwachs durch geringere Schattierung zu beobachten (L⁺/N⁺), wobei „Int“ die höchste Steigerung aufweist. *

Tab. 6: Oberirdische Biomasse zu den vier Ernteterminen in Abhängigkeit von Versuchsvariante (Var & Mittel) und Herkunftstyp (HT & Typ). *

Biomasse		Ernte 1		Ernte 2		Ernte 3		Ernte 4	
Var	HT	[mg]		[mg]		[mg]		[mg]	
		Typ	Mittel	Typ	Mittel	Typ	Mittel	Typ	Mittel
L ⁻ /N ⁻	int	20,78		65,31		344,60		316,29	
	ext	10,69	15,19	59,53	66,57	307,09	309,79	261,68	282,49
	alt	14,10		74,88		277,68		269,51	
L ⁺ /N ⁻	int	29,51		126,90		369,13		354,74	
	ext	29,89	31,52	90,72	103,69	310,34	343,13	344,97	348,54
	alt	35,15		93,45		349,93		345,91	
L ⁻ /N ⁺	int	46,71		199,77		736,59		852,81	
	ext	30,80	40,54	163,93	181,26	708,96	778,28	804,01	845,60
	alt	44,12		180,09		889,30		880,00	
L ⁺ /N ⁺	int	79,56		374,29		1322,52		1278,79	
	ext	72,12	79,67	275,20	339,26	1102,73	1216,67	1161,91	1180,92
	alt	87,33		368,30		1224,77		1102,06	

* Im Folgenden sind zur besseren Übersicht einige Ergebnisse sowohl in der Tabelle, als auch im Diagramm dargestellt. Das Mittel in den Abb. entspricht dem Mittel aller Versuchsvarianten eines Herkunftstyps. Das Mittel der Tabellen dem aller Herkunftstypen zu einer Versuchsvariante.

Gesamtblattmasse

Wie Abbildung 8. 1-3 verdeutlicht, änderte sich die Blattmassebildung (mg) bei gleichbleibendem Lichtgenuss mit zunehmender Alterung der Versuchspflanzen (signifikante Interaktion Licht * Ernte). Nach der zweiten Ernte wirkte sich ein hohes Lichtangebot negativ auf die gebildete Gesamtblattmasse aus. Nach der zweiten Ernte kommt es bei allen Typen zu einer starken Abnahme in der Gesamtblattmasse in den Varianten L⁺/N⁺ und L⁺/N⁻. Dabei fällt auf, dass bei Typ „Alt“ diese Abnahme nicht so ausgeprägt ist und dieser deshalb bei der dritten Ernte die größte Gesamtblattmasse hatte.

Der Einfluss des Düngers nahm zur dritten Ernte lediglich in der Intensität ab. Das zeigte sich auch bei der Auswertung der Interaktion zwischen Dünger*Ernte und führte zu der signifikanten Dreifachinteraktion Ernte*Dünger*Licht.

Im Mittel unterschieden sich die Herkunftstypen hoch signifikant in der Gesamtblattmasse. Der „Alt“-Typ bildete signifikant mehr Gesamtblattmasse als „Ext“ und „Int“. Dieser Unterschied war mit jeder Ernte stärker ausgeprägt war (Tab. 7; Abb. 8.4).

Tab. 7: Blattmasse zu den drei Ernteterminen in Abhängigkeit von Versuchsvariante (Var & Mittel) und Herkunftstyp (HT & Typ).

Blattmasse		Ernte 1		Ernte 2		Ernte 3	
Var	HT	[mg]		[mg]		[mg]	
		Typ	Mittel	Typ	Mittel	Typ	Mittel
L ⁻ /N ⁻	int	19,07		48,73		57,46	
	ext	10,36	14,42	44,86	50,06	42,08	51,95
	alt	13,84		56,60		56,33	
L ⁺ /N ⁻	int	28,47		80,26		27,44	
	ext	27,71	29,77	63,67	70,82	28,40	36,83
	alt	33,13		68,54		54,65	
L ⁻ /N ⁺	int	42,82		123,44		123,23	
	ext	28,13	37,00	110,03	120,92	116,89	135,16
	alt	40,04		129,29		165,36	
L ⁺ /N ⁺	int	70,00		199,02		77,09	
	ext	63,64	70,31	160,48	191,53	105,99	94,71
	alt	77,28		215,08		101,05	

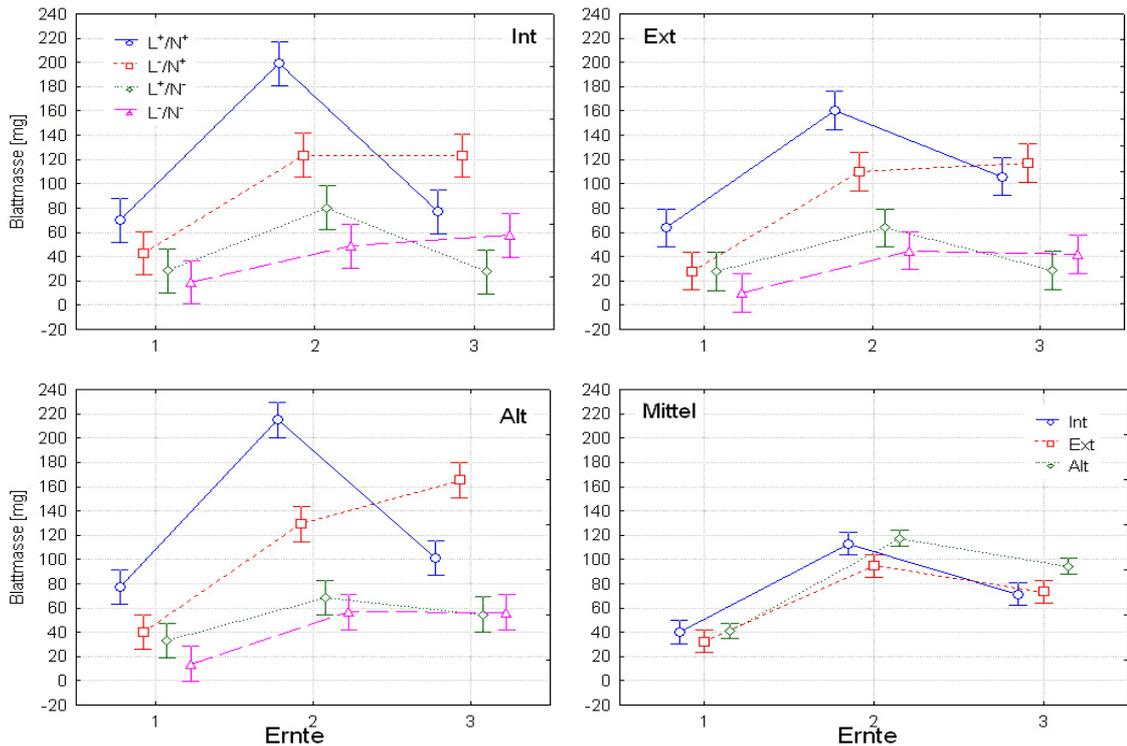


Abb. 8: Entwicklung der Gesamtblattmasse zu den drei Ernteterminen in Abhängigkeit von Düngung und Lichtintensität bei den drei Herkunftstypen [Int (o. l.); Ext (o. r.) & Alt: (u. l.)] und im Vergleich ihrer Mittelwerte (u. r.). Bei allen drei Herkunftstypen ist bei der Variante L⁺/N⁺ eine Abnahme der Gesamtblattmasse zur dritten Ernte festzustellen, welche sich auch im Mittelwert (v. a. bei „Int“) bemerkbar macht.

Blattanzahl

Im zeitlichen Verlauf fällt besonders auf, dass bis zur zweiten Ernte die „L⁺/N⁺“-Varianten die meisten Blätter entwickelten. Bei der Variante „L⁻/N⁺“ erreichten alle Herkunftstypen die maximale Blattzahl erst zur dritten Ernte (Abb. 9.1-3, Tab. 8). Zu dieser Ernte fand nur bei den „Ext“- und „Alt“-Pflanzen bei allen Varianten eine weitere Steigerung der Blattanzahl statt, wohingegen der „Int“-Typ bei den „L⁺“-Varianten eine Verringerung der Blattzahl von der zweiten zur dritten Ernte aufwies. Diese unterschiedliche Interaktion zwischen Ernte*Licht*Dünger ist hoch signifikant nachweisbar (Tab. A1). Im Gegensatz zu „ext“ und „alt“ zeigte „int“ zur dritten Ernte hin eine Reduktion der Blätterzahl bei beiden L⁺-Varianten und eine vergleichsweise hohe Steigerung bei „L⁻/N⁺“.

Im Mittel hatte die Interaktion Dünger*Licht einen signifikanten Einfluss auf die Blattzahl aller Herkunftstypen. Dabei war die durch den Faktor Düngung erzielte

Steigerung der Blattanzahl bei hoher Lichtintensität größer.

Die Herkunftstypen unterschieden sich im Mittel signifikant (Abb. 9.4). Dabei wiesen die „Int“-Exemplare mehr Blätter auf als die „Ext“, die Pflanzen des Herkunftstyps „Alt“ wiesen mittlere Blattzahlen auf.

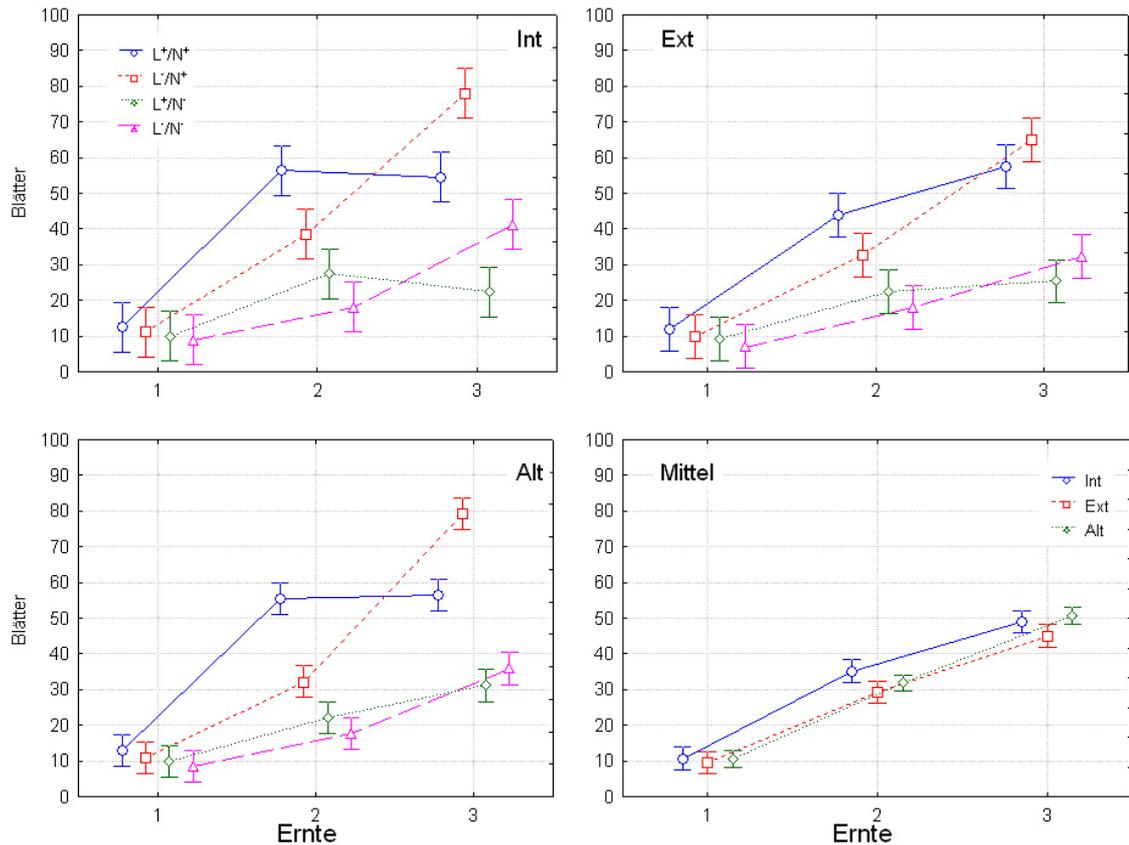


Abb. 9: Entwicklung der Blattzahl zu den drei Ernteterminen in Abhängigkeit von Düngung und Lichtintensität bei den drei Herkunftstypen [Int (o. l.); Ext (o. r.) & Alt: (u. l.)] und im Vergleich ihrer Mittelwerte (u. r.). Lediglich bei „Int“ ist bei den Varianten L⁺/N⁺ L⁺/N⁻ eine Abnahme der Blattzahl zur dritten Ernte festzustellen.

Tab. 8: Blattanzahl zu den drei Ernteterminen in Abhängigkeit von Versuchsvariante (Var & Mittel) und Herkunftstyp (HT & Typ).

Blattanzahl		Ernte 1		Ernte 2		Ernte 3	
Var	HT	Blätter		Blätter		Blätter	
		Typ	Mittel	Typ	Mittel	Typ	Mittel
L ⁻ /N ⁻	int	9,00	8,15	18,19	18,02	41,25	36,53
	ext	7,00		18,06		32,44	
	alt	8,44		17,81		35,91	
L ⁺ /N ⁻	int	10,00	9,74	27,50	23,99	22,38	26,30
	ext	9,25		22,31		25,38	
	alt	9,97		22,16		31,16	
L ⁻ /N ⁺	int	11,13	10,63	38,50	34,41	77,94	73,99
	ext	9,88		32,56		64,88	
	alt	10,88		32,16		79,16	
L ⁺ /N ⁺	int	12,56	12,54	56,38	51,96	54,56	56,22
	ext	12,00		44,00		57,56	
	alt	13,06		55,50		56,53	

Gesamtblattfläche

Im zeitlichen Verlauf wiesen vor allem „Int“ und „Alt“, analog zur Blattzahl, nach der zweiten Ernte eine Abnahme der Gesamtfläche (cm²) bei den L⁺-Varianten auf. Nur die beschatteten Varianten nahmen bis zur dritten Ernte in ihrer Gesamtfläche zu. Dies wird durch die signifikante Interaktion Ernte*Licht*Dünger abgesichert.

Zudem wurde die Gesamtblattfläche auch im Mittel von der Interaktion Licht*Dünger signifikant beeinflusst: Nur bei guter Nährstoffversorgung zeigten die Versuchspflanzen einen deutlich förderlichen Effekt des Faktors Licht (Tab. 8; Abb. 10.1-3).

Der Herkunftstyp beeinflusste die Gesamtblattfläche signifikant (Tab. A1), wobei Pflanzen des Herkunftstyps „Ext“ signifikant weniger Gesamtfläche aufwiesen, als „Alt“ (Abb. 10.4).

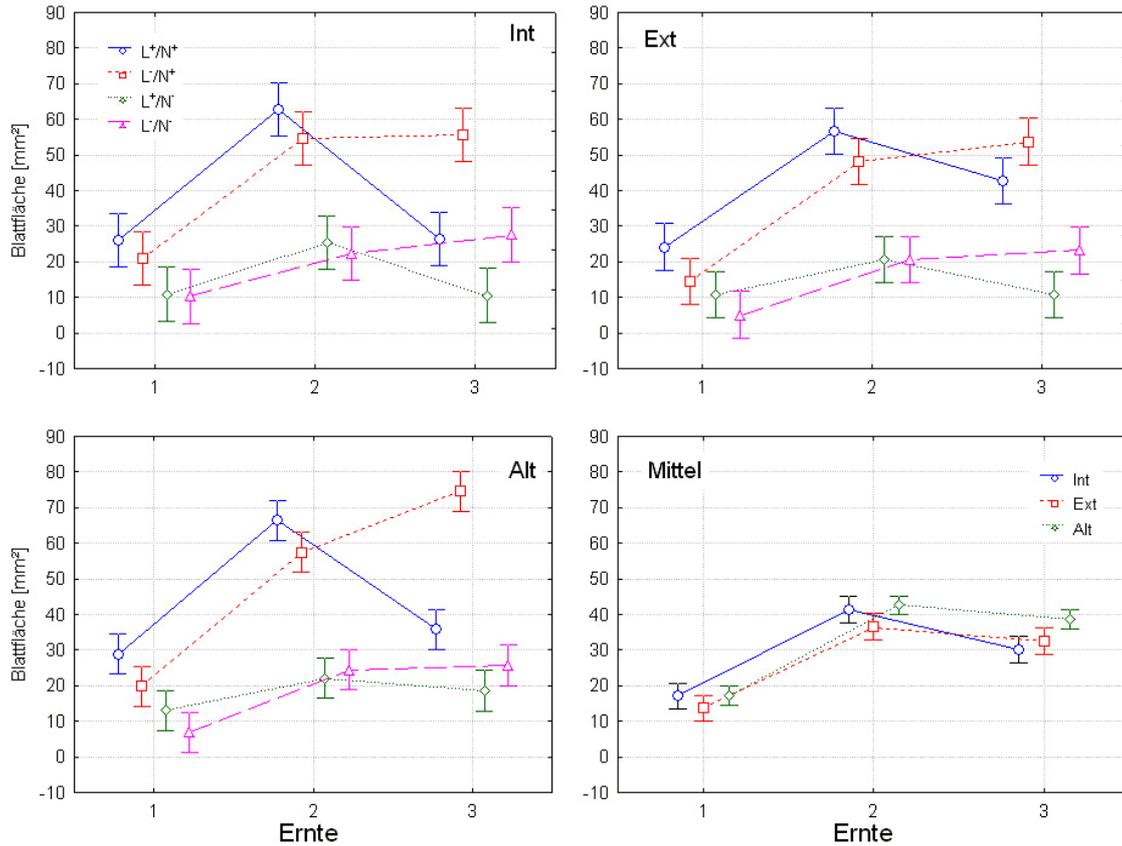


Abb. 10: Entwicklung der Blattfläche zu den drei Ernteterminen in Abhängigkeit von Düngung und Lichtintensität bei den drei Herkunftstypen [Int (o. l.); Ext (o. r.) & Alt: (u. l.)] und im Vergleich ihrer Mittelwerte (u. r.). Bei allen drei Herkunftstypen ist bei den Varianten L⁺/N⁺ und L⁺/N⁻ eine Abnahme der Blattfläche zur dritten Ernte festzustellen, welche sich auch im Mittelwert (v. a. bei „Int“) bemerkbar macht.

Tab. 9: Blattfläche zu den drei Ernteterminen in Abhängigkeit von Versuchsvariante (Var & Mittel) und Herkunftstyp (HT & Typ).

Blattfläche		Ernte 1		Ernte 2		Ernte 3	
Var	HT	[cm ²]		[cm ²]		[cm ²]	
		Typ	Mittel	Typ	Mittel	Typ	Mittel
L ⁻ /N ⁻	int	10,26		22,36		27,60	
	ext	5,12	7,42	20,57	22,46	23,19	25,52
	alt	6,88		24,45		25,75	
L ⁺ /N ⁻	int	10,87		25,37		10,56	
	ext	10,77	11,57	20,61	22,68	10,84	13,32
	alt	13,08		22,08		18,57	
L ⁻ /N ⁺	int	21,04		54,54		55,73	
	ext	14,54	18,47	48,10	53,37	53,74	61,38
	alt	19,84		57,47		74,66	
L ⁺ /N ⁺	int	26,08		62,75		26,41	
	ext	24,18	26,39	56,54	61,90	42,60	34,96
	alt	28,92		66,42		35,88	

Relative Blattmasse

Die relative Blattmasse (%) sank von nahezu 100 % bei Ernte eins auf unter 10 % bei Ernte 3 sehr stark ab.

Dabei unterschieden sich die Herkunftstypen in ihrer mittleren relativen Blattmasse. „Int“-Pflanzen wiesen eine signifikant niedrigere relative Blattmasse auf als „Ext“ und „Alt“ (Tab. 10 a & Abb. 11).

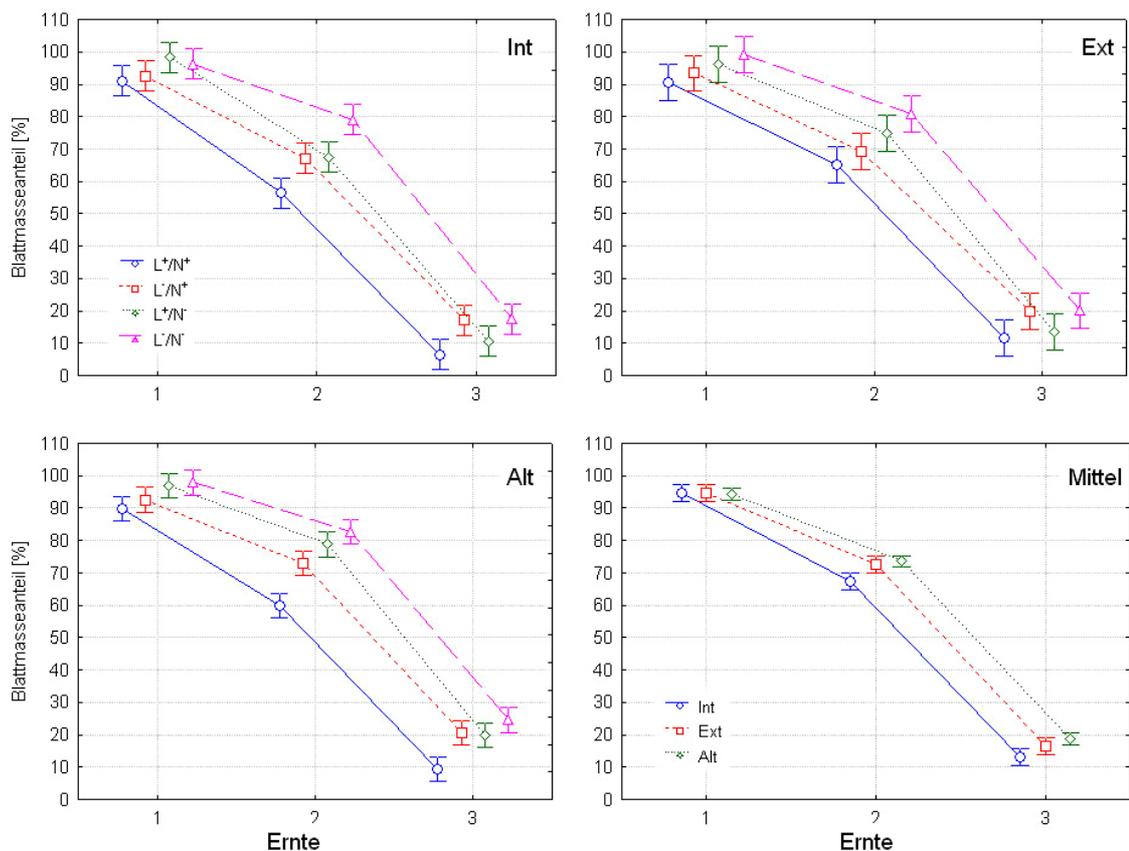


Abb. 11: Entwicklung der relativen Blattmasse zu den drei Ernteterminen in Abhängigkeit von Düngung und Lichtintensität bei den drei Herkunftstypen [Int (o. l.); Ext (o. r.) & Alt: (u. l.)] und im Vergleich ihrer Mittelwerte (u. r.). Bei allen drei Herkunftstypen ist bei allen Varianten eine kontinuierliche Abnahme der relativen Blattmasse festzustellen, welche im Mittelwert v. a. bei „Int“ besonders ausgeprägt ist.

Tab. 10 a: Relative Blattmasse zu den drei Ernteterminen in Abhängigkeit von Versuchsvariante (Var & Mittel) und Herkunftstyp (HT & Typ).

Blattmasse %		Ernte 1		Ernte 2		Ernte 3	
Var	HT	[%]		[%]		[%]	
		Typ	Mittel	Typ	Mittel	Typ	Mittel
L ⁻ /N ⁻	int	96,36		79,01		17,57	
	ext	99,13	97,79	80,78	80,82	20,05	20,73
	alt	97,88		82,68		24,57	
L ⁺ /N ⁻	int	98,27		67,40		10,67	
	ext	96,27	97,14	74,93	73,71	13,47	14,69
	alt	96,87		78,80		19,92	
L ⁻ /N ⁺	int	92,62		67,07		17,20	
	ext	93,37	92,87	69,39	69,83	19,96	19,21
	alt	92,60		73,04		20,48	
L ⁺ /N ⁺	int	90,94		56,39		6,41	
	ext	90,62	90,43	64,96	60,38	11,76	9,13
	alt	89,73		59,77		9,22	

Fläche pro Blattmasse (SLA)

Alle Pflanzen wiesen zur zweiten Ernte bei allen Varianten den niedrigsten Index auf.

Im Mittel unterschieden sich die Herkunftstypen im Verhältnis Blattfläche pro Blattmasse signifikant, wobei die „Ext“-Pflanzen signifikant leichtere Blätter als die anderen Herkunftstypen aufwiesen. Wie die Abbildung verdeutlicht, unterscheiden sich weiterhin die Pflanzen des Typs „Alt“ in ihrer Reaktion auf die Versuchsvarianten. Sie reagierten unter starker Schattierung nur sehr gering auf Nährstoffänderungen und in der „L⁺/N⁺“-Variante zeichnen sie sich durch besonders schwere, d.h. dickere, Blätter aus (Abb. 12.1-3). Während der Typ „Alt“ zwischen den Dünge­stufen kaum Steigerungen erkennen lässt (Abb. 12.3), produziert vor allem der Typ „Int“ bei weniger Nährstoffen signifikant weniger Blattmasse pro Fläche, d. h. die Blätter sind dünner. In der Betrachtung aller Varianten verdeutlicht sich dieser Unterschied bei Ernte drei (Abb. 12.4). Besonders bei der Variante „L⁺/N⁻“ weist der „Int“-Typ mehr Blattfläche pro Blattmasse auf als die anderen beiden Typen. Das wird durch die signifikante Interaktion Herkunftstyp*Dünger*Licht abgesichert (Tab. 10 b).

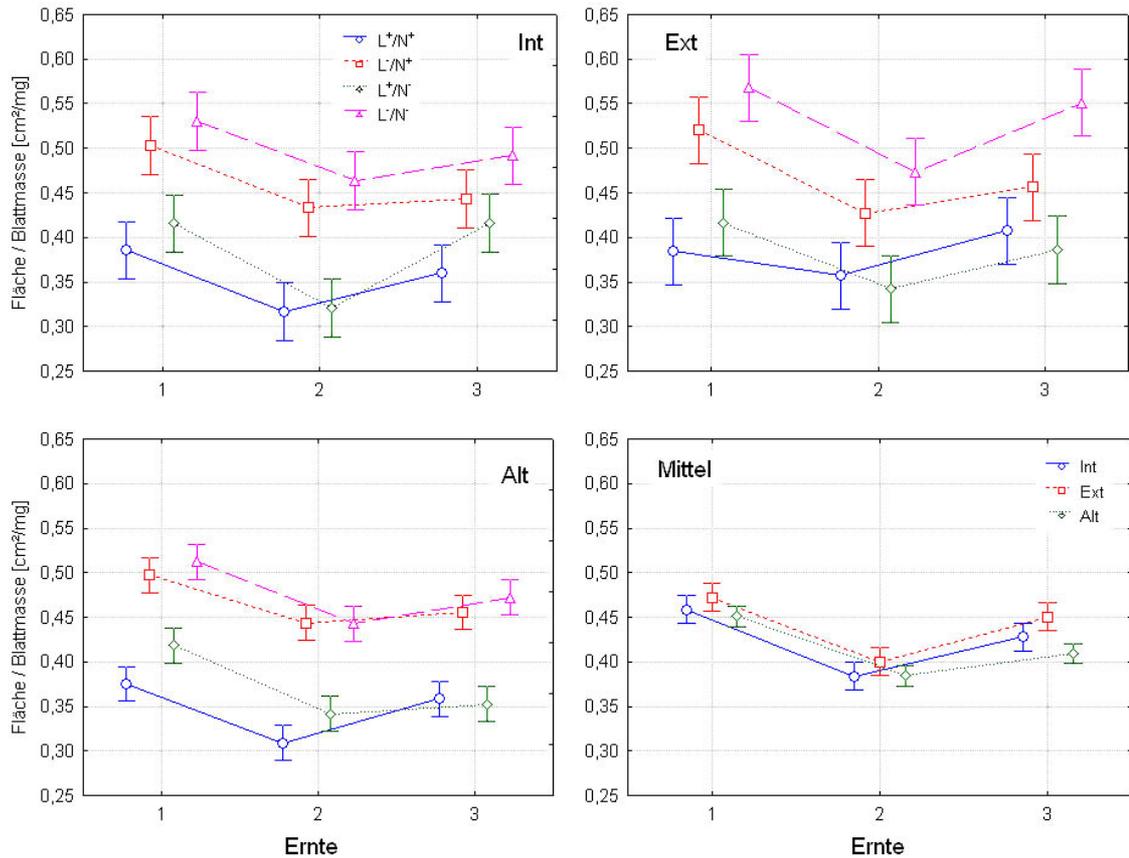


Abb. 12: Entwicklung des Verhältnisses Fläche/Blattmasse zu den drei Ernteterminen in Abhängigkeit von Düngung und Lichtintensität bei den drei Herkunftstypen [Int (o. l.); Ext (o. r.) & Alt: (u. l.)] und im Vergleich ihrer Mittelwerte (u. r.). Bei dem Herkunftstyp „Alt“ ist der Einfluss des Faktors Licht besonders stark ausgeprägt.

Fläche pro Biomasse (LAR)

Das Verhältnis Blattfläche / oberirdischer Biomasse nahm bei allen Varianten und Herkunftstypen von der ersten Ernte zur dritten kontinuierlich ab (Tab. 10 b, Abb. 13). Dabei ergab sich für alle Herkunftstypen ein relativ einheitlicher Verlauf, doch wiesen die „Ext“-Pflanzen im Mittel wiederum mehr Fläche pro Biomasse auf, als die des „Int“-Typs (Tab. 10 b, Abb. 13.4).

Die Herkunftstypen unterschieden sich nicht signifikant.

Tab. 10 b: Verhältnis Gesamtfläche/Blattmasse (Fl./Blm.) und Gesamtfläche/Biomasse (Fl./Biom.) zu den drei Ernteterminen in Abhängigkeit von Versuchsvariante (Var & Mittel) und Herkunftstyp (HT o. T. ...)

Var	HT	Ernte 1				Ernte 2				Ernte 3			
		Fl./Blm.		Fl./Biom.		Fl./Blm.		Fl./Biom.		Fl./Blm.		Fl./Biom.	
		Typ	Mittel	Typ	Mittel	Typ	Mittel	Typ	Mittel	Typ	Mittel		
L ⁻ /N ⁻	int	0,53		0,51		0,46		0,37		0,49		0,09	
	ext	0,57	0,54	0,56	0,52	0,47	0,46	0,38	0,37	0,55	0,50	0,11	0,10
	alt	0,51		0,50		0,44		0,37		0,47		0,12	
L ⁺ /N ⁻	int	0,42		0,41		0,32		0,22		0,42		0,04	
	ext	0,42	0,42	0,40	0,41	0,34	0,33	0,26	0,25	0,39	0,38	0,05	0,05
	alt	0,42		0,41		0,34		0,27		0,35		0,07	
L ⁻ /N ⁺	int	0,50		0,46		0,43		0,29		0,44		0,08	
	ext	0,52	0,51	0,49	0,47	0,43	0,43	0,29	0,30	0,46	0,45	0,09	0,09
	alt	0,50		0,46		0,44		0,32		0,46		0,09	
L ⁺ /N ⁺	int	0,39		0,35		0,32		0,18		0,36		0,02	
	ext	0,38	0,38	0,35	0,34	0,36	0,33	0,24	0,20	0,41	0,38	0,05	0,03
	alt	0,38		0,34		0,31		0,18		0,36		0,03	

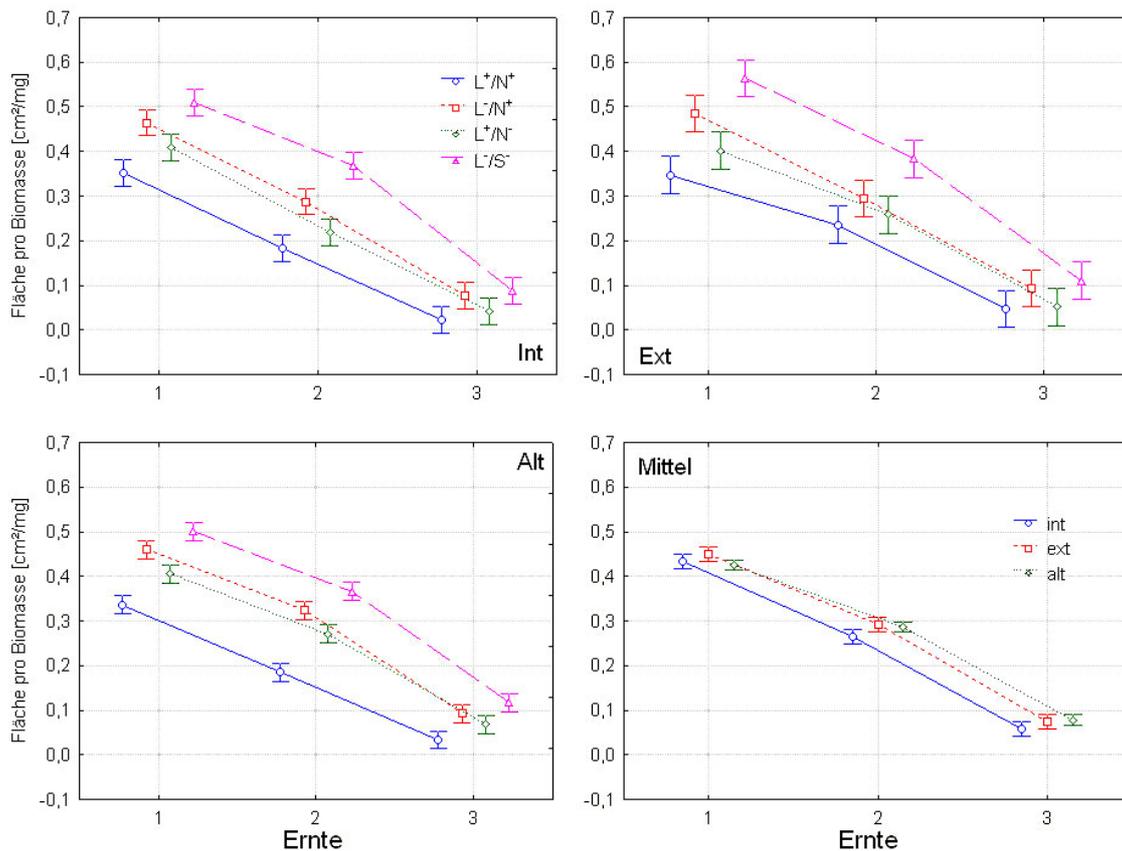


Abb. 13: Entwicklung des Verhältnisses Fläche/Biomasse zu den drei Ernteterminen in Abhängigkeit von Düngung und Lichtintensität bei den drei Herkunftstypen [Int (o. l.); Ext (o. r.) & Alt: (u. l.)] und im Vergleich ihrer Mittelwerte (u. r.). Bei allen drei Herkunftstypen ist bei allen Varianten eine kontinuierliche Abnahme des Index festzustellen.

Sprossachsenmasse

Im zeitlichen Verlauf war vor allem zur dritten Ernte ein starker Anstieg der Sprossachsenmasse (mg) zu verzeichnen (Abb. 14). Zur zweiten Ernte unterschieden sich die Herkunftstypen signifikant in ihrer Sprossachsenmasse, wobei „Int“ mit 79 mg deutlich mehr oberirdische Biomasse aufwies als „Ext“ (53 mg) und „Alt“ (62 mg) (Abb. X 4).

Die Interaktion Licht*Dünger beeinflusste im Mittel die Produktion von Sprossachsenmasse signifikant. Nur bei einer guten Nährstoffversorgung war eine deutliche Leistungssteigerung zwischen stark und schwach schattierten Pflanzen zu beobachten, weshalb die Variante N⁺/L⁺ die mit Abstand höchsten Sprossachsenmassen hervorbrachte (Tab. 11 & Abb. 14).

Die Herkunftstypen unterschieden sich in der mittleren Sprossachsenmasse nicht signifikant, doch produzierte „Int“ die meiste und „Ext“ die geringste Sprossachsenmasse.

Tab. 11: Sprossmasse zu den drei Ernteterminen in Abhängigkeit von Versuchsvariante (Var & Mittel) und Herkunftstyp (HT & Typ). Das Maximum wurde von „Int“ zur dritten Ernte bei der Variante L⁺/N⁺ erreicht.

Sproßmasse		Ernte 1		Ernte 2		Ernte 3	
Var	HT	[mg]		[mg]		[mg]	
		Typ	Mittel	Typ	Mittel	Typ	Mittel
L ⁻ /N ⁻	int	1,70	0,77	16,58	16,51	269,15	239,32
	ext	0,33		14,67		245,84	
	alt	0,26		18,28		202,98	
L ⁺ /N ⁻	int	1,03	1,75	46,64	32,87	307,14	280,37
	ext	2,18		27,05		257,66	
	alt	2,02		24,91		276,31	
L ⁻ /N ⁺	int	3,89	3,55	76,33	60,34	579,54	606,59
	ext	2,67		53,89		552,88	
	alt	4,09		50,80		687,35	
L ⁺ /N ⁺	int	9,56	9,36	175,27	147,74	1164,38	1047,24
	ext	8,48		114,72		929,55	
	alt	10,05		153,22		1047,79	

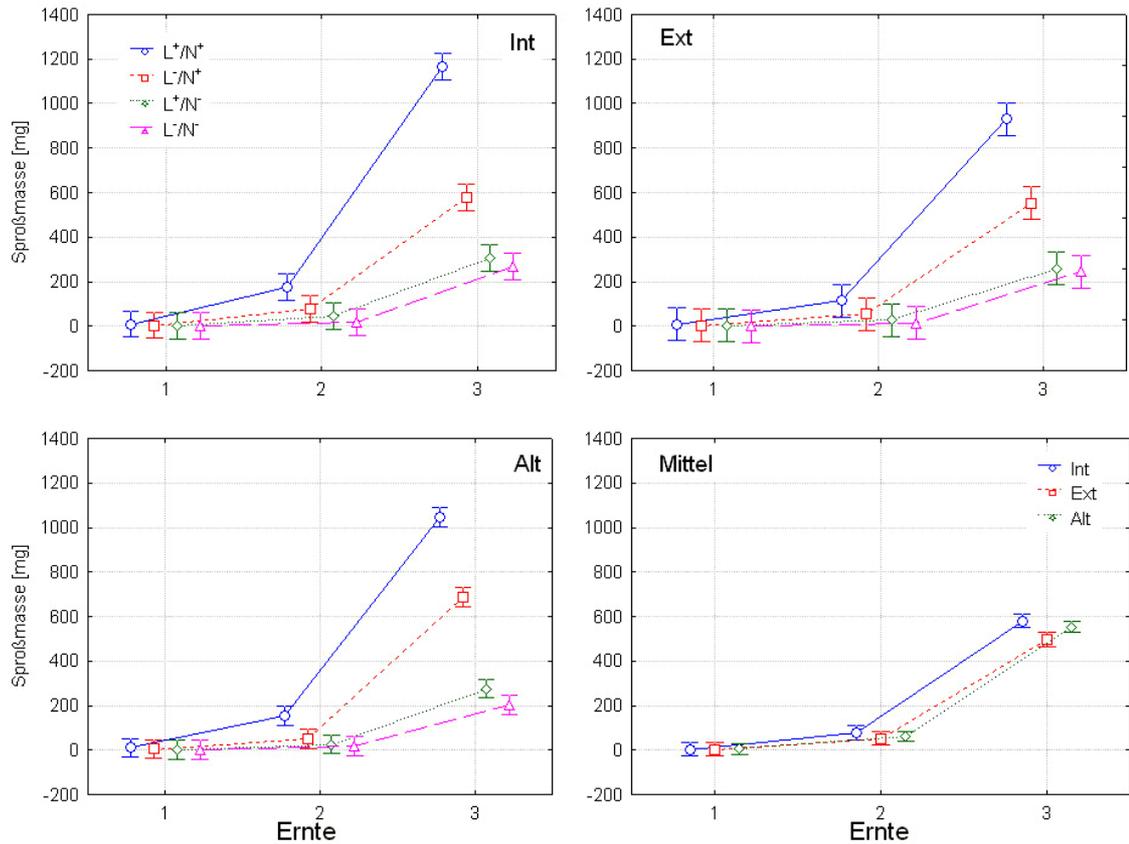


Abb. 14: Entwicklung der Sprossachsenmasse zu den drei Ernteterminen in Abhängigkeit von Düngung und Lichtintensität bei den drei Herkunftstypen [Int (o. l.); Ext (o. r.) & Alt: (u. l.)] und im Vergleich ihrer Mittelwerte (u. r.). Der Herkunftstyp „Int“ bildete zur dritten Ernte bei der Variante L⁺/N⁺ im Vergleich die höchste Sprossachsenmasse.

Relative Sprossachsenmasse

Der Anteil Sprossachsenmasse (%) nahm innerhalb der ersten drei Ernten bei allen Varianten kontinuierlich zu, wobei alle Herkunftstypen bei der Variante L⁺/N⁺ das Maximum aufwiesen. Die Herkunftstypen unterschieden sich in ihrer relativen Sprossachsenmasse signifikant voneinander. Dabei wiesen die „Int“-Pflanzen im Mittel einen signifikant höheren Anteil Sprossachsenmasse auf (Abb. 15 & Tab. 12).

Tab. 12: Relative Sprossmasse zu den drei Ernteterminen in Abhängigkeit von Versuchsvariante (Var & Mittel) und Herkunftstyp (HT & Typ).

Sproßmasse %		Ernte 1		Ernte 2		Ernte 3	
Var	HT	[%]		[%]		[%]	
		Typ	Mittel	Typ	Mittel	Typ	Mittel
L ⁻ /N ⁻	int	3,64	2,21	20,99	19,18	77,13	73,49
	ext	0,87		19,22		74,00	
	alt	2,12		17,32		69,33	
L ⁺ /N ⁻	int	1,73	2,86	32,60	26,29	80,38	78,23
	ext	3,73		25,07		78,71	
	alt	3,13		21,20		75,60	
L ⁻ /N ⁺	int	7,38	7,13	32,93	30,17	78,30	76,20
	ext	6,63		30,61		75,03	
	alt	7,40		26,96		75,27	
L ⁺ /N ⁺	int	9,06	9,57	43,61	39,62	87,61	84,84
	ext	9,38		35,04		82,33	
	alt	10,27		40,23		84,58	

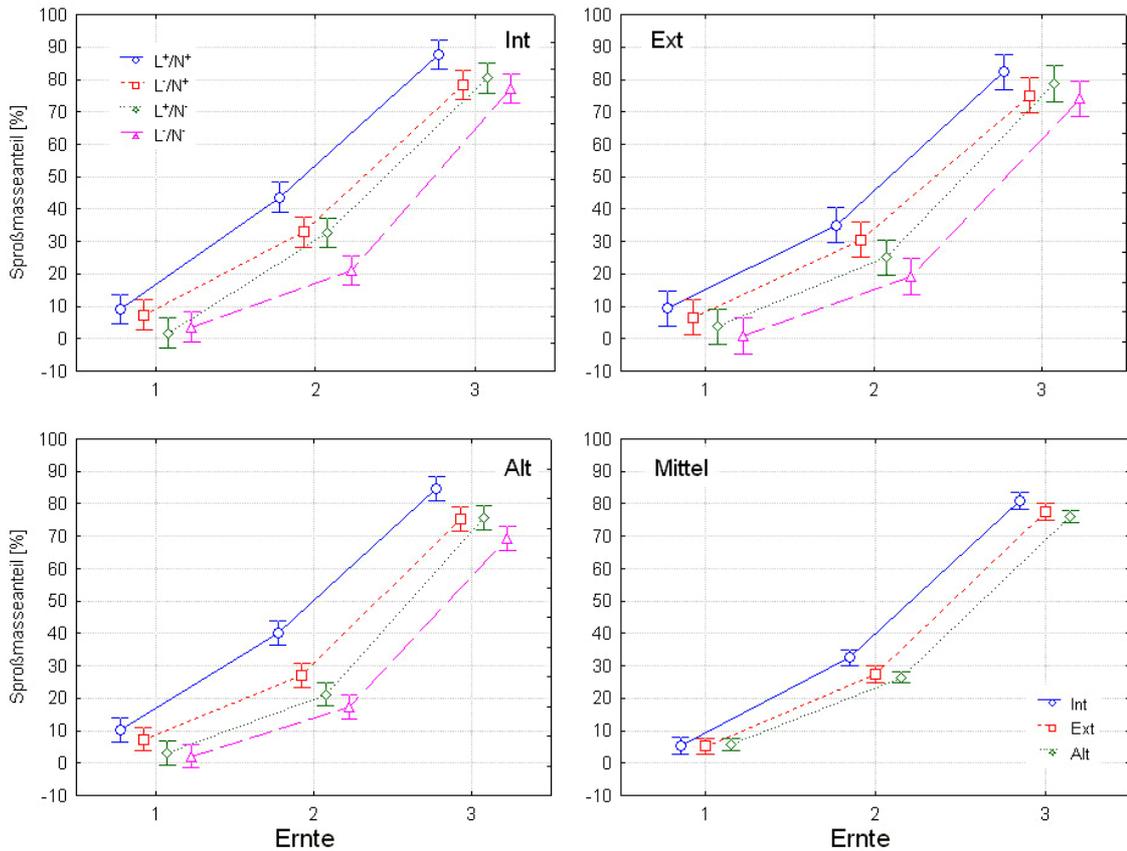


Abb. 15: Entwicklung der relativen Sprossachsenmasse zu den drei Ernteterminen in Abhängigkeit von Düngung und Lichtintensität bei den drei Herkunftstypen [Int (o. l.); Ext (o. r.) & Alt: (u. l.)] und im Vergleich ihrer Mittelwerte (u. r.). Der Herkunftstyp „Int“ wies v. a. bei den Varianten L⁺/N⁺ und L⁻/N⁺ die höchsten Sprossachsenmasseanteile auf, was auch in dem Mittelwert zu den höchsten Werten führte.

Seneszenz Masse

Zur ersten und zweiten Ernte war noch keine seneszenz Masse (mg) zu beobachten.

Der größte Teil der bei der dritten Ernte festgestellten oberirdischen Biomasse bestand aus Blättern. Dabei war die Interaktion Dünger*Licht signifikant. Vor allem bei den gut gedüngten Varianten bewirkte ein höheres Lichtangebot eine Steigerung der seneszenten Masse (Tab.13 & Abb. 16.1-3). Zur vierten Ernte konnte keine seneszenz Fraktion unterschieden werden, da die gesamte oberirdische Biomasse weitgehend abgestorben war.

Es konnten keine Interaktionen oder Unterschiede zwischen den Herkunftstypen festgestellt werden.

Tab. 13: Seneszente Biomasse zur dritten Ernte in Abhängigkeit von Versuchsvariante (Var & Mittel) und Herkunftstyp (HT & Typ; Tab. 13a). Für die Faktoren Düngung, Licht und deren Interaktion konnten signifikante Effekte nachgewiesen werden (Tab. 13b).

Var	HT	sen. Biom. [mg]	
		Typ	Mittel
L ⁻ /N ⁻	int	17,99	18,51
	ext	19,17	
	alt	18,36	
L ⁻ /N ⁺	int	34,54	25,93
	ext	24,28	
	alt	18,97	
L ⁺ /N ⁻	int	33,82	36,54
	ext	39,19	
	alt	36,60	
L ⁺ /N ⁺	int	81,06	74,72
	ext	67,19	
	alt	75,93	

	F	p
HT	0,6	-
D	84,7	***
L	39,5	***
NT*D	0,4	-
NT*L	1,4	-
D*L	18,0	***
NT*D*L	0,5	-

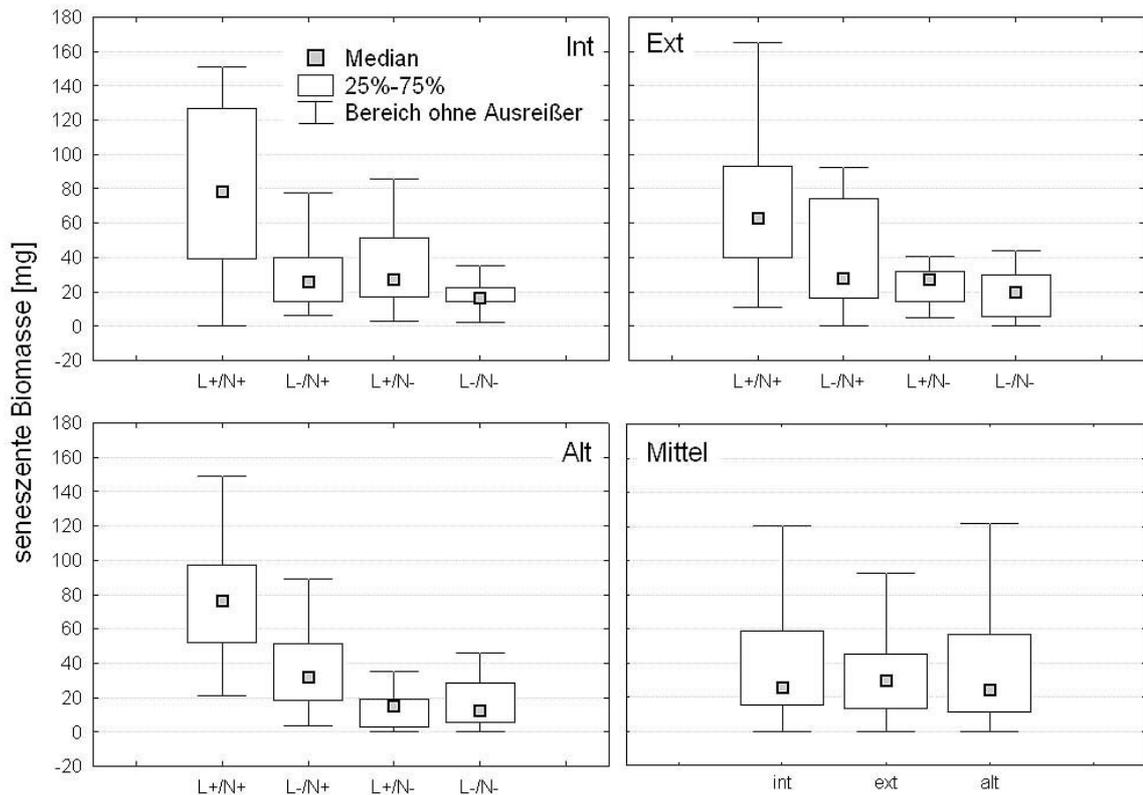


Abb. 16: Seneszente Biomasse zum dritten Erntetermin in Abhängigkeit von Düngung und Lichtintensität bei den drei Herkunftstypen [Int (o. l.); Ext (o. r.) & Alt: (u. l.)] und im Vergleich ihrer Mittelwerte (u. r.).

Relative seneszente Masse

Die Herkunftstypen unterschieden sich nicht in ihrer relativen seneszenten Masse (%), doch war die signifikante Interaktion Herkunftstyp*Dünger*Licht auffällig. Im Gegensatz zu „Int“ und „Ext“ bildete „Alt“ unter der Versuchsvariante „L⁺/N⁺“ eine höhere relative seneszente Masse, als bei der Variante „L⁺/N⁻“ worin sich die Signifikanz begründet (Abb.17 1-3; 18).

Die Interaktion Dünger*Licht wies keine Signifikanz auf (Tab. 14).

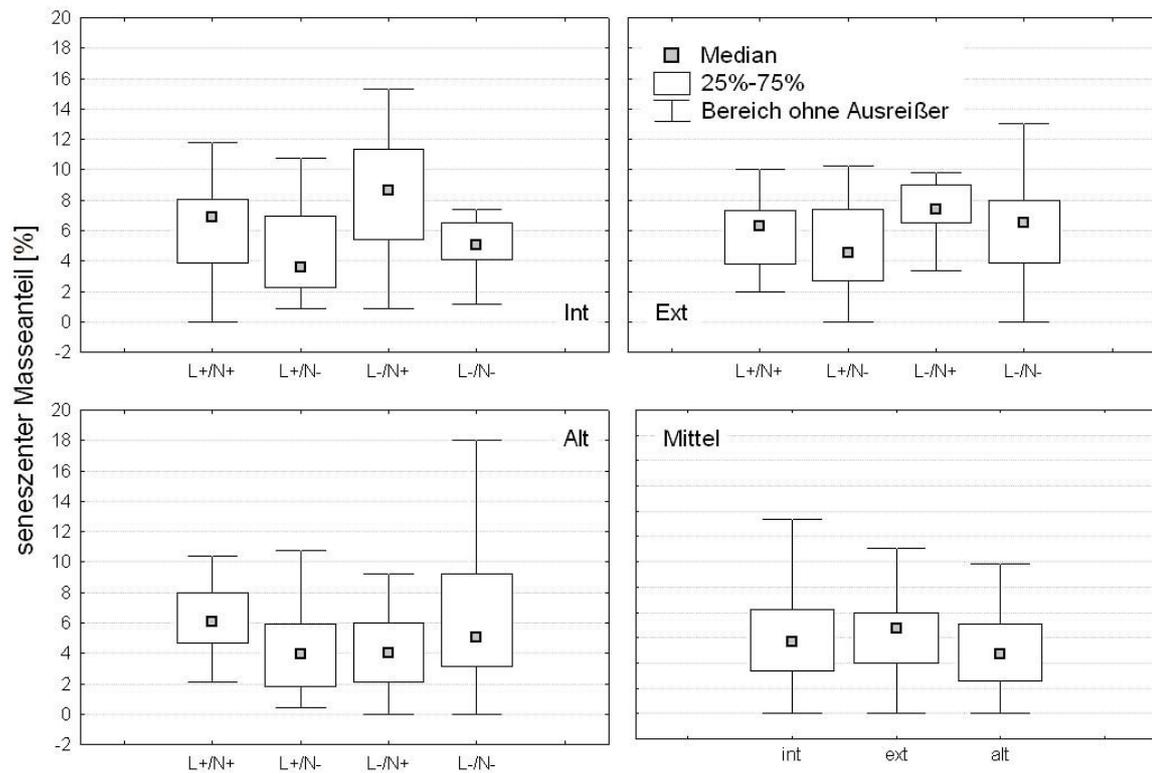


Abb. 17: Relative seneszente Biomasse zum dritten Erntetermin in Abhängigkeit von Düngung und Lichtintensität bei den drei Herkunftstypen [Int (o. l.); Ext (o. r.) & Alt: (u. l.)] und im Vergleich ihrer Mittelwerte (u. r.). Im Gegensatz zu den Herkunftstypen „Int“ und „Ext“ bildete „Alt“ nicht bei der Variante L⁻/N⁺, sondern bei Variante L⁺/N⁺ den höchsten seneszenten Masseanteil.

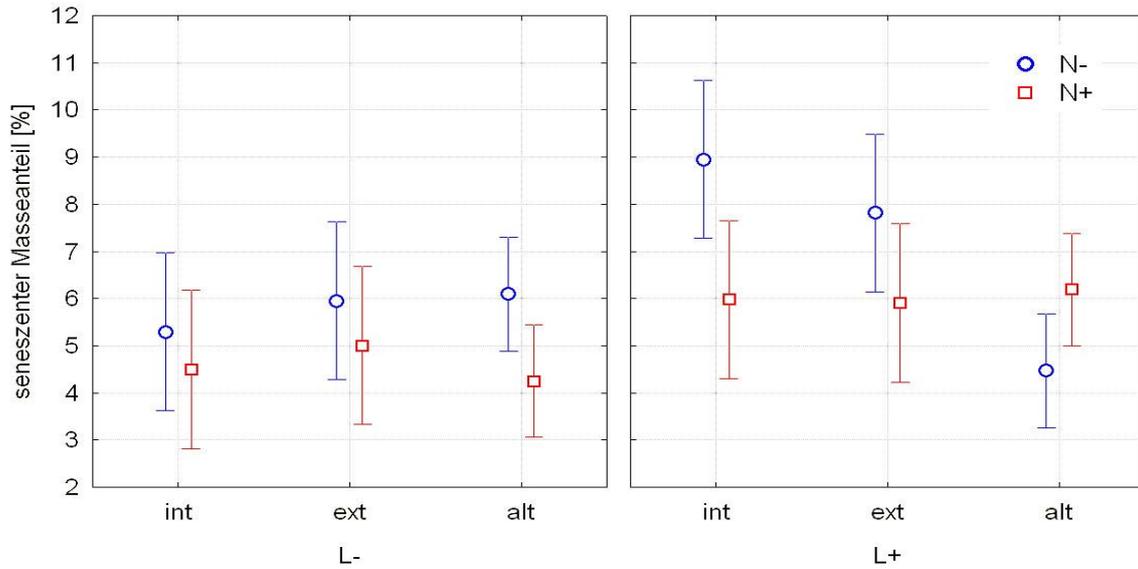


Abb. 18: Relative senescente Biomasse zum dritten Erntetermin in Abhängigkeit von Düngung und Lichtintensität bei den drei Herkunftstypen. Im Gegensatz zu den Herkunftstypen „Int“ und „Ext“ führte eine gute Nährstoffversorgung in Verbindung mit einem hohen Lichtangebot bei „Alt“ zu einer Erhöhung des seneszenten Masseanteils.

Tab. 14: Seneszenten Biomasseanteil zur dritten Ernte in Abhängigkeit von Versuchsvariante (Var & Mittel) und Herkunftstyp (HT & Typ; Tab. 14a). Für die Faktoren Licht, Düngung und die Interaktion HT*L*D konnten signifikante Effekte nachgewiesen werden (Tab. 14b).

Var	HT	sen. Biom. [%]	
		Typ	Mittel
L-/N-	int	5,30	5,78
	ext	5,96	
	alt	6,10	
L-/N+	int	8,95	7,08
	ext	7,82	
	alt	4,48	
L+/N-	int	4,50	4,59
	ext	5,01	
	alt	4,25	
L+/N+	int	5,98	6,03
	ext	5,91	
	alt	6,19	

	F	p
HT	2,3	-
D	6,3	*
L	9,3	**
NT*D	1,8	-
NT*L	2,7	-
D*L	0,0	-
NT*D*L	4,6	*

Samen

Das **Tausendkorngewicht** (mg) der Samen wurde signifikant von der Lichtstärke beeinflusst, während die Düngung keinen Effekt hatte. Die Pflanzen der „L⁺“-Varianten bildeten im Mittel schwerere Samen aus als die der stark schattierten („L⁻“) Varianten (Abb. 19).

Auch die Herkunftstypen unterschieden sich signifikant: Die Samen der „Int“-Pflanzen waren leichter als die von „Ext“ und „Alt“ (Abb. 19.3; Tab. 15).

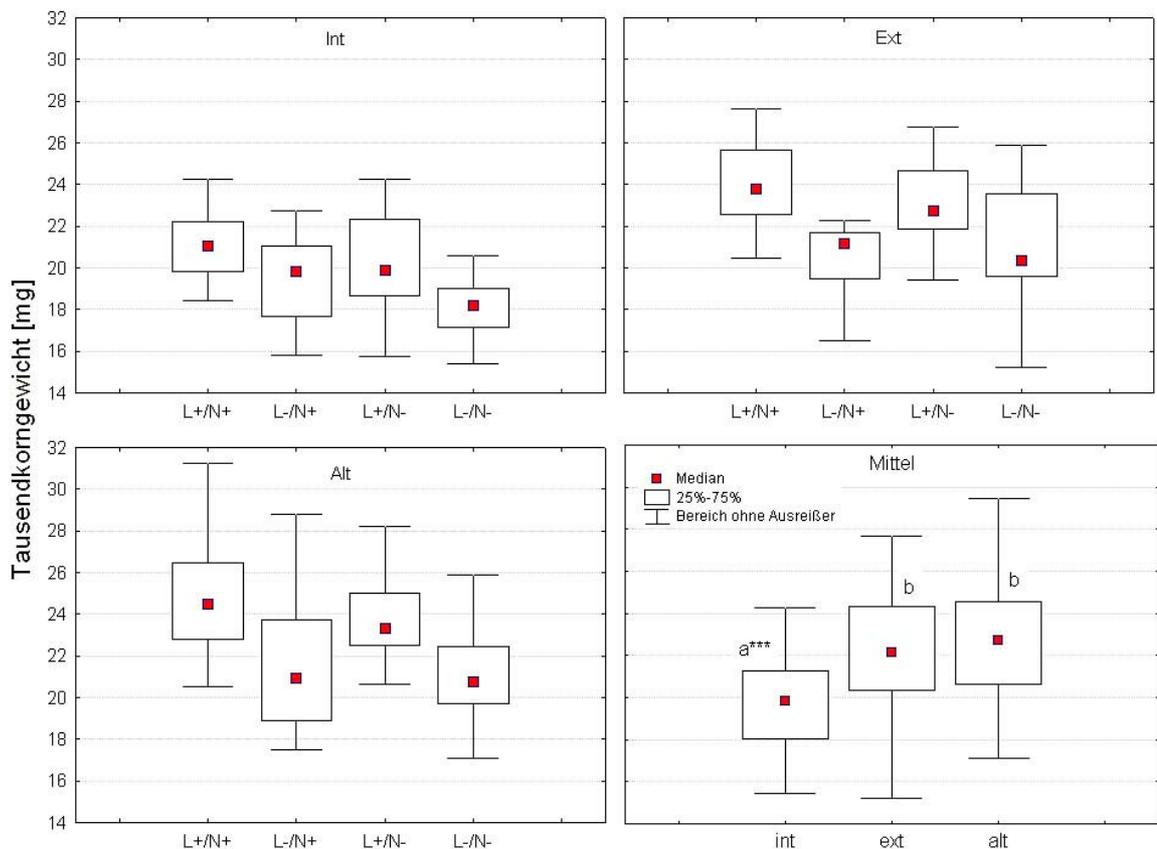


Abb. 19: Tausendkorngewicht der reifen Samen in Abhängigkeit von Düngung und Lichtintensität bei den drei Herkunftstypen [Int (o. l.); Ext (o. r.) & Alt: (u. l.)] und im Vergleich ihrer Mittelwerte (u. r.). Bei allen Herkunftstypen führte ein hoher Lichtgenuss zu schwereren Samen. Die Samen des „Int“-Typs waren im Mittel signifikant leichter (19.4).

Tab. 15: Tausendkorngewicht in Abhängigkeit von Versuchsvariante (Var & Mittel) und Herkunftstyp (HT & Typ; Tab. 15a). Bei allen Herkunftstypen führte eine hoher Lichtgenuss zu signifikant schwereren Samen (15.b). Die Samen des „Int“-Typs waren im Mittel signifikant leichter (15.b).

Var	HT	TKG	
		Typ	Mittel
L ⁻ /N ⁻	int	18,09	20,16
	ext	21,27	
	alt	21,13	
L ⁻ /N ⁺	int	19,41	20,42
	ext	20,46	
	alt	21,38	
L ⁺ /N ⁻	int	20,15	22,32
	ext	23,12	
	alt	23,70	
L ⁺ /N ⁺	int	20,90	23,35
	ext	24,00	
	alt	25,14	

	F	p
HT	34,4	***
D	3,7	-
L	58,1	***
NT*D	0,8	-
NT*L	1,6	-
D*L	1,3	-
NT*D*L	0,9	-

5.1.2 *Viola arvensis*

Haupteffekte von Licht und Düngung

Wie Tabelle 16 verdeutlicht, ließ sich für den Hauptfaktor Düngung bei den meisten erhobenen Parametern ein hoch signifikanter Einfluss nachweisen. Dabei wirkte sich eine reichliche Nährstoffversorgung jeweils förderlich auf oberirdische Biomasse, Gesamtblattmasse, Blattanzahl, Blattfläche, Masse generativer Organe und die seneszente Biomasse aus. Im Gegenzug wurde der Index Blattfläche / Blattmasse bei guter Nährstoffversorgung geringer.

Der Faktor Licht hatte einen ähnlich weit reichenden Einfluss wie die Düngung, doch beeinflusste er auch die relative generative Masse und den Index Blattfläche / oberirdische Biomasse. Eine hohe Lichtintensität führte zu einer Zunahme von oberirdischer Biomasse, Gesamtblattmasse, Blattzahl, Blattfläche, Masse generativer Organe, relativer Masse generativer Organe und seneszenten Masse. Die Indices LAR und SLA waren bei dem höheren Lichtangebot geringer.

Tab. 16: Einflüsse der Faktoren Düngung und Licht auf die untersuchten Parameter bei *V. arvensis* (p-Werte). Die Signifikanzgrenze lag, bedingt durch die Bonferroni-Korrektur, bei $p < 0,0042$.

Dünger	Biom.		Blätter			gen. Organe		Senesz.		Blattfläche /	
	[mg]	[mg]	[N]	[mm ²]	[%]	[mg]	[%]	[mg]	[%]	Blattm.	Biom.
	< 0,0042	< 0,0042	< 0,0042	< 0,0042	0,08	< 0,0042	0,21	< 0,0042	0,45	0,003	0,14
Licht	< 0,0042	< 0,0042	< 0,0042	< 0,0042	0,94	< 0,0042	< 0,0042	< 0,0042	0,33	< 0,0042	< 0,0042

Oberirdische Biomasse

Die oberirdische Biomasse (mg) wurde durch die Interaktion Dünger*Licht signifikant beeinflusst. Nur bei guter Nährstoffversorgung führte ein höheres Lichtangebot zu einem deutlichen Biomassezuwachs.

Die zeitliche Entwicklung der oberirdischen Biomasse war zwischen den Herkunftstypen relativ einheitlich. Die Pflanzen aller Typen erreichten ihr Maximum bei der dritten Ernte und vor allem die gedüngten Varianten verloren danach an Gewicht (Abb. 20.1-3, Tab. 17). Das wird durch die hoch signifikante Interaktion Dünger*Licht*Ernte verdeutlicht (Tab. A2). Dabei fällt auf, dass der Abfall zur

vierten Ernte bei dem „Int“-Typ besonders ausgeprägt war (Abb. 20.4). Weiterhin war die Steigerung zwischen den wenig und stark gedüngten Varianten bei diesem Herkunftstyp am stärksten ausgeprägt (Abb. 20.1-3).

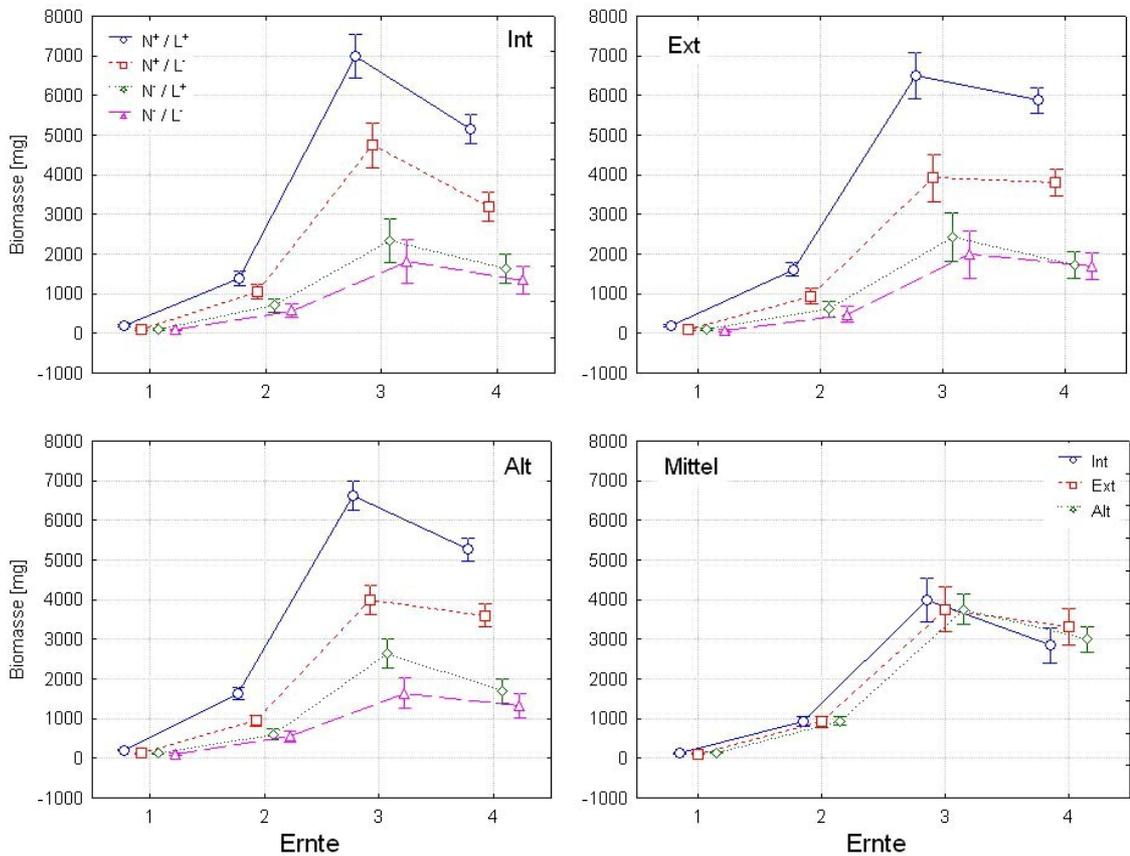


Abb. 20: Entwicklung der oberirdischen Biomasse zu den vier Ernteterminen in Abhängigkeit von Düngung und Lichtintensität bei den drei Herkunftstypen [Int (o. l.); Ext (o. r.) & Alt: (u. l.)] und im Vergleich ihrer Mittelwerte (u. r.). Bei allen drei Herkunftstypen ist nur bei guter Nährstoffversorgung ein deutlicher Biomassezuwachs durch geringere Schattierung zu beobachten (L⁺/N⁺). „Int“ wies zur vierten Ernte hin den stärksten Rückgang der oberirdischen Biomasse auf (u. r.).

Tab. 17: Biomasse zu den vier Ernteterminen in Abhängigkeit von Versuchsvariante (Var & Mittel) und Herkunftstyp (HT & Typ).

Biomasse		Ernte 1		Ernte 2		Ernte 3		Ernte 4	
Var	HT	[mg]		[mg]		[mg]		[mg]	
		Typ	Mittel	Typ	Mittel	Typ	Mittel	Typ	Mittel
L ⁻ /N ⁻	int	88,57	82,55	577,03	511,66	1819,88	1765,29	1343,42	1435,98
	ext	66,00		435,04		1897,53		1686,12	
	alt	93,09		522,90		1578,45		1278,40	
L ⁺ /N ⁻	int	98,44	108,18	675,69	622,10	2331,59	2454,80	1606,09	1631,49
	ext	101,86		609,76		2434,98		1612,97	
	alt	124,24		580,87		2597,83		1675,41	
L ⁻ /N ⁺	int	108,76	107,10	1009,21	920,50	4752,68	4248,83	3197,19	3486,93
	ext	95,25		834,44		3994,38		3621,63	
	alt	117,29		917,86		3999,45		3641,95	
L ⁺ /N ⁺	int	190,40	190,38	1386,70	1488,47	6997,33	6734,33	5157,43	5326,73
	ext	173,77		1533,15		6495,35		5564,47	
	alt	206,98		1545,57		6710,32		5258,28	

Gesamtblattmasse

Die zeitliche Entwicklung der Gesamtblattmasse (mg) verlief bei den Herkunftstypen relativ einheitlich. Alle Typen zeigten bei der Variante „L⁻/N⁻“ zur dritten Ernte einen Abfall der Gesamtblattmasse, wobei bei „Int“ der Abfall auch bei der Variante „L⁻/N⁺“ sehr stark ausgeprägt war und somit zu einem Abfall der mittleren Gesamtblattmasse zu Ernte drei führte (Abb. 21.1-3).

Im Mittel beeinflusste die Interaktion Dünger*Licht die Bildung der Gesamtblattmasse signifikant: Das führte vor allem bei „Alt“ und „Ext“ zu einer besonders stark ausgeprägten Steigerung der Gesamtblattmasse zwischen den gut gedüngten Varianten „L⁻/N⁺“ und „L⁺/N⁺“ (Tab. 18; Abb. 21.1-3).

Die Herkunftstypen unterschieden sich in ihrer Gesamtblattmasse nicht signifikant.

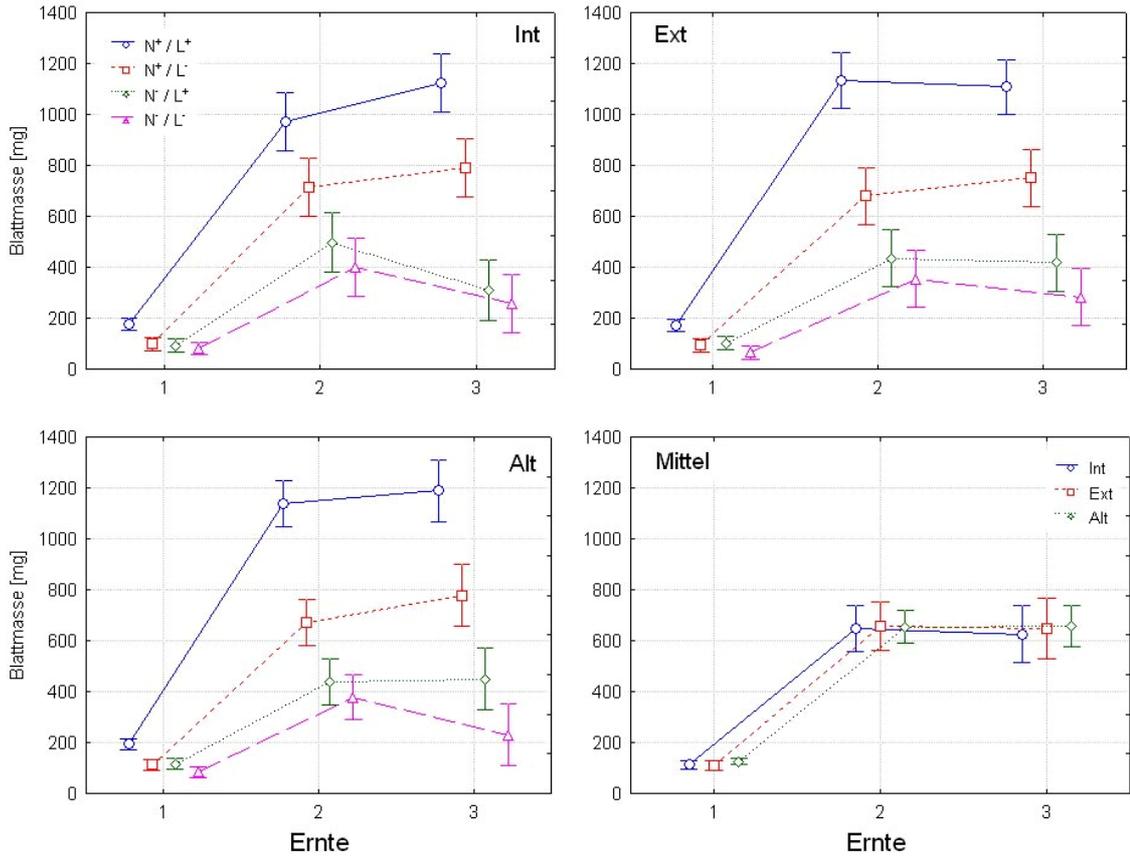


Abb. 21: Entwicklung der Gesamtblattmasse zu den drei Ernteterminen in Abhängigkeit von Düngung und Lichtintensität bei den drei Herkunftstypen [Int (o. l.); Ext (o. r.) & Alt: (u. l.)] und im Vergleich ihrer Mittelwerte (u. r.).

Tab. 18: Blattmasse zu den drei Ernteterminen in Abhängigkeit von Versuchsvariante (Var & Mittel) und Herkunftstyp (HT & Typ).

Blattmasse		Ernte 1		Ernte 2		Ernte 3	
Var	HT	[mg]		[mg]		[mg]	
		Typ	Mittel	Typ	Mittel	Typ	Mittel
L ⁻ /N ⁻	int	80,93	76,59	400,43	366,53	258,63	260,37
	ext	65,30		324,55		288,27	
	alt	83,54		374,63		234,21	
L ⁺ /N ⁻	int	91,48	100,56	478,00	447,77	318,59	392,72
	ext	94,83		435,61		417,07	
	alt	115,37		429,70		442,50	
L ⁻ /N ⁺	int	98,65	98,52	714,96	656,17	789,10	776,56
	ext	89,16		603,89		762,94	
	alt	107,75		649,67		777,65	
L ⁺ /N ⁺	int	176,83	176,71	970,87	1043,74	1124,12	1135,44
	ext	162,10		1078,11		1108,63	
	alt	191,22		1082,23		1173,56	

Blattanzahl

Im zeitlichen Verlauf der Blattentwicklung wiesen die Herkunftstypen einige Gemeinsamkeiten auf. Nach der zweiten Ernte gab es bei den wenig gedüngten Varianten nur noch einen geringen Zuwachs („Ext“), bzw. die Blattzahl ging leicht zurück („Int“). Die gut mit Nährstoffen versorgten Varianten zeigten auch zur dritten Ernte hin einen stetigen Zuwachs an Blättern und wiesen bei höherer Lichtintensität eine Leistungssteigerung auf (Tab. 19; Abb. 22.1-3). Diese Reaktionen spiegeln sich in den Signifikanzen für die Interaktionen Dünger*Licht und Dünger*Ernte wider.

Die Herkunftstypen unterschieden sich in ihrer mittleren Anzahl Blätter nicht signifikant.

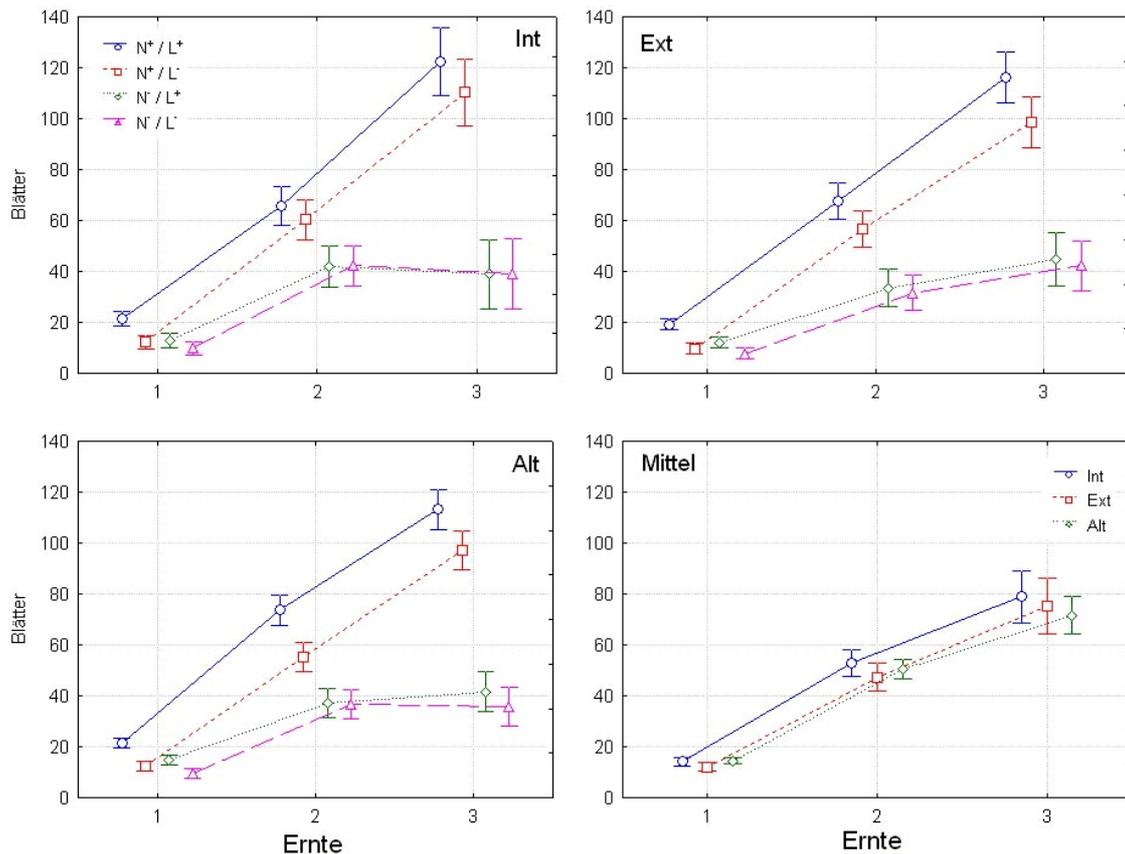


Abb. 22: Entwicklung der Blattzahl zu den drei Ernteterminen in Abhängigkeit von Düngung und Lichtintensität bei den drei Herkunftstypen [Int (o. l.); Ext (o. r.) & Alt: (u. l.)] und im Vergleich ihrer Mittelwerte (u. r.). Deutlich ist der Unterschied zwischen den stark und schwach gedüngten Varianten zu erkennen.

Tab. 19: Blattanzahl zu den drei Ernteterminen in Abhängigkeit von Versuchsvariante (Var & Mittel) und Herkunftstyp (HT & Typ).

Blattzahl		Ernte 1		Ernte 2		Ernte 3	
Var	HT	Blätter		Blätter		Blätter	
		Typ	Mittel	Typ	Mittel	Typ	Mittel
L ⁻ /N ⁻	int	10,19	9,13	40,44	35,79	39,07	39,24
	ext	7,73		30,44		42,27	
	alt	9,47		36,50		36,38	
L ⁺ /N ⁻	int	12,25	11,20	40,63	39,52	38,44	41,01
	ext	9,33		41,75		43,43	
	alt	12,03		36,19		41,16	
L ⁻ /N ⁺	int	12,80	13,01	60,38	55,51	110,25	103,23
	ext	11,50		50,75		102,20	
	alt	14,74		55,41		97,23	
L ⁺ /N ⁺	int	21,44	20,28	65,69	67,45	122,50	117,41
	ext	18,88		65,88		116,21	
	alt	20,52		70,78		113,52	

Gesamtblattfläche

Die Gesamtblattfläche (cm²) der Herkunftstypen erreichte im Mittel der Varianten zur Zweiten Ernte das Maximum (Abb. 23.4). Die Flächenabnahme zur dritten Ernte wurde vor allem durch die wenig gedüngten Varianten verursacht. Die Variante „L⁻/N⁺“ zeigte bei allen Herkunftstypen zur dritten Ernte hin noch einen leichten Flächenzuwachs, doch nur die „Int“-Typen wiesen zu dieser Ernte bei der Variante „L⁺/N⁺“ eine Steigerung der Fläche auf.

Die Interaktion Dünger*Licht war signifikant, wobei Unterschiede in der Lichtintensität bei geringer Nährstoffversorgung keinen Flächenzuwachs bewirken konnten (Abb. 23.1-3; Tab. 20).

Die Herkunftstypen unterschieden sich in ihrer mittleren Gesamtblattfläche nicht signifikant.

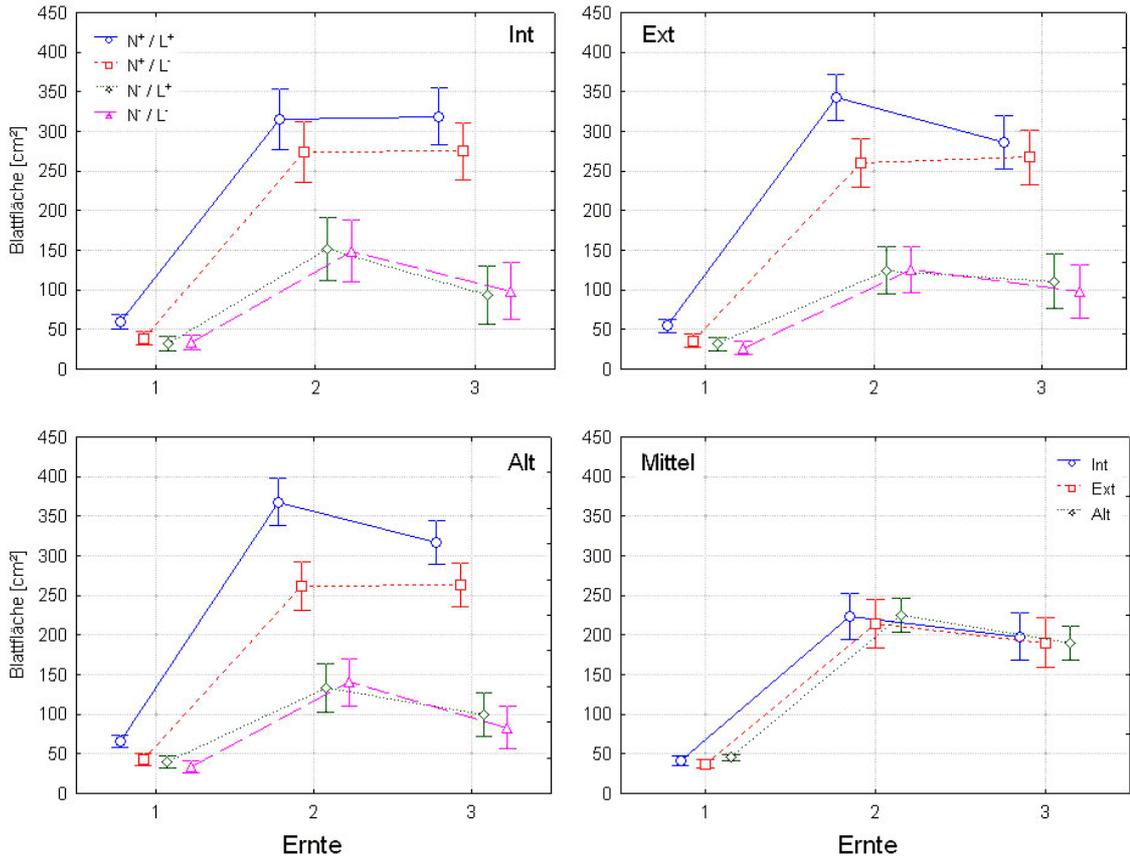


Abb. 23: Entwicklung der Blattfläche zu den drei Ernteterminen in Abhängigkeit von Düngung und Lichtintensität bei den drei Herkunftstypen [Int (o. l.); Ext (o. r.) & Alt: (u. l.)] und im Vergleich ihrer Mittelwerte (u. r.). Bei allen drei Herkunftstypen ist bei den N⁻-Varianten eine Abnahme der Blattfläche zur dritten Ernte festzustellen, welche sich auch im Mittelwert bemerkbar macht. Bei der Variante N⁺/L⁺ zeigten lediglich die „Int“-Typen eine Zunahme in der Blattfläche.

Tab. 20: Blattfläche zu den drei Ernteterminen in Abhängigkeit von Versuchsvariante (Var & Mittel) und Herkunftstyp (HT & Typ).

Blattfläche		Ernte 1		Ernte 2		Ernte 3	
Var	HT	[cm ²]		[cm ²]		[cm ²]	
		Typ	Mittel	Typ	Mittel	Typ	Mittel
L ⁻ /N ⁻	int	33,76	31,24	149,13	136,18	98,21	93,47
	ext	26,29		120,03		98,30	
	alt	33,68		139,38		83,89	
L ⁺ /N ⁻	int	41,11	38,07	146,33	133,00	96,13	101,95
	ext	34,07		121,85		110,72	
	alt	39,03		130,83		98,99	
L ⁻ /N ⁺	int	40,52	34,25	274,57	251,55	275,19	268,27
	ext	30,03		230,82		266,71	
	alt	32,18		249,26		262,90	
L ⁺ /N ⁺	int	64,70	58,89	314,90	330,70	318,63	305,65
	ext	51,99		327,49		285,70	
	alt	59,97		349,70		312,61	

Relative Blattmasse

Die relative Blattmasse (%) nahm innerhalb der ersten drei Ernten stark ab. Dabei verhielten sich alle Varianten auffällig einheitlich (Tab. 21; Abb. 24.1-4). Von den Einfluss der Zeit abgesehen (Abnahme der relativen Blattmasse), ließen sich keinerlei signifikante Haupteffekte nachweisen.

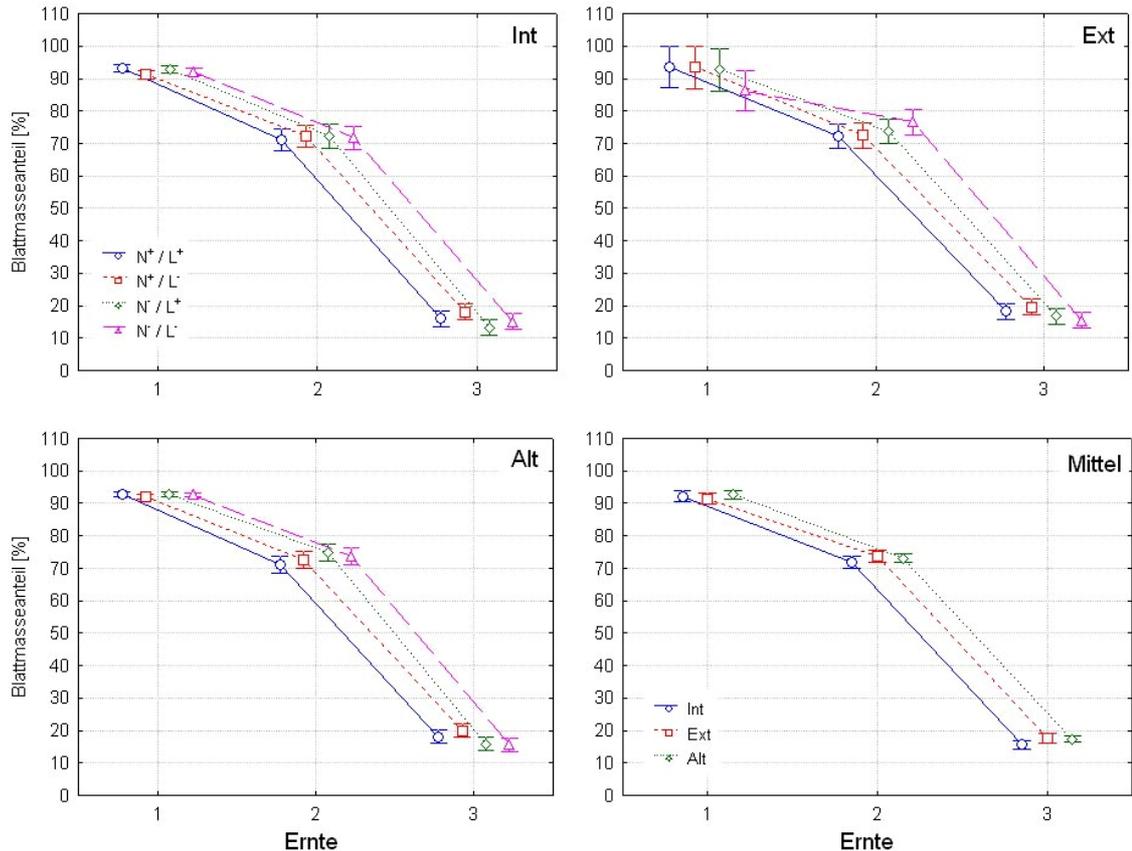


Abb. 24: Entwicklung der relativen Blattmasse zu den drei Ernteterminen in Abhängigkeit von Düngung und Lichtintensität bei den drei Herkunftstypen [Int (o. l.); Ext (o. r.) & Alt: (u. l.)] und im Vergleich ihrer Mittelwerte (u. r.). Bei allen drei Herkunftstypen ist bei allen Varianten eine kontinuierliche Abnahme der relativen Blattmasse festzustellen, welche im Mittelwert v. a. bei „Int“ besonders ausgeprägt ist.

Tab. 21: Relative Blattmasse zu den drei Ernteterminen in Abhängigkeit von Versuchsvariante (Var & Mittel) und Herkunftstyp (HT & Typ).

Blattmasse %		Ernte 1		Ernte 2		Ernte 3	
Var	HT	[%]		[%]		[%]	
		Typ	Mittel	Typ	Mittel	Typ	Mittel
L ⁻ /N ⁻	int	91,98	90,30	71,77	74,27	15,02	15,49
	ext	86,25		76,88		15,51	
	alt	92,66		74,15		15,93	
L ⁺ /N ⁻	int	92,88	92,93	73,11	74,02	13,70	15,44
	ext	93,01		73,69		16,79	
	alt	92,89		75,28		15,85	
L ⁻ /N ⁺	int	91,13	92,27	72,22	73,45	18,05	19,20
	ext	93,37		74,84		19,52	
	alt	92,29		73,29		20,02	
L ⁺ /N ⁺	int	93,07	93,15	71,07	72,34	16,05	17,33
	ext	93,43		73,51		18,19	
	alt	92,93		72,43		17,75	

Fläche pro Blattmasse (SLA)

Alle Herkunftstypen zeigen zur zweiten Ernte einen zunehmenden Einfluss des Faktors Licht auf den Index, der zur Folge hat, dass die Werte der Varianten bei der zweiten und dritten Ernte vor allem nach den Varianten „L⁺“ und „L⁻“ getrennt wurden (Abb. 25.1-3; Tab. 22). Dabei führte der Faktor Licht zu schwereren Blättern, wohingegen Lichtmangel zur Ausprägung dünner, großflächiger Blätter führte.

Der Einfluss des Düngers wechselte im Laufe der Ernten, was mit der signifikanten Interaktion Dünger*Ernte belegt wird (Tab.).

Im Mittel unterschieden sich die Herkunftstypen signifikant in dem Blattfläche/Blattmasse – Verhältnis. Die „Int“-Pflanzen wiesen im Mittel die signifikant höchsten Werte auf.

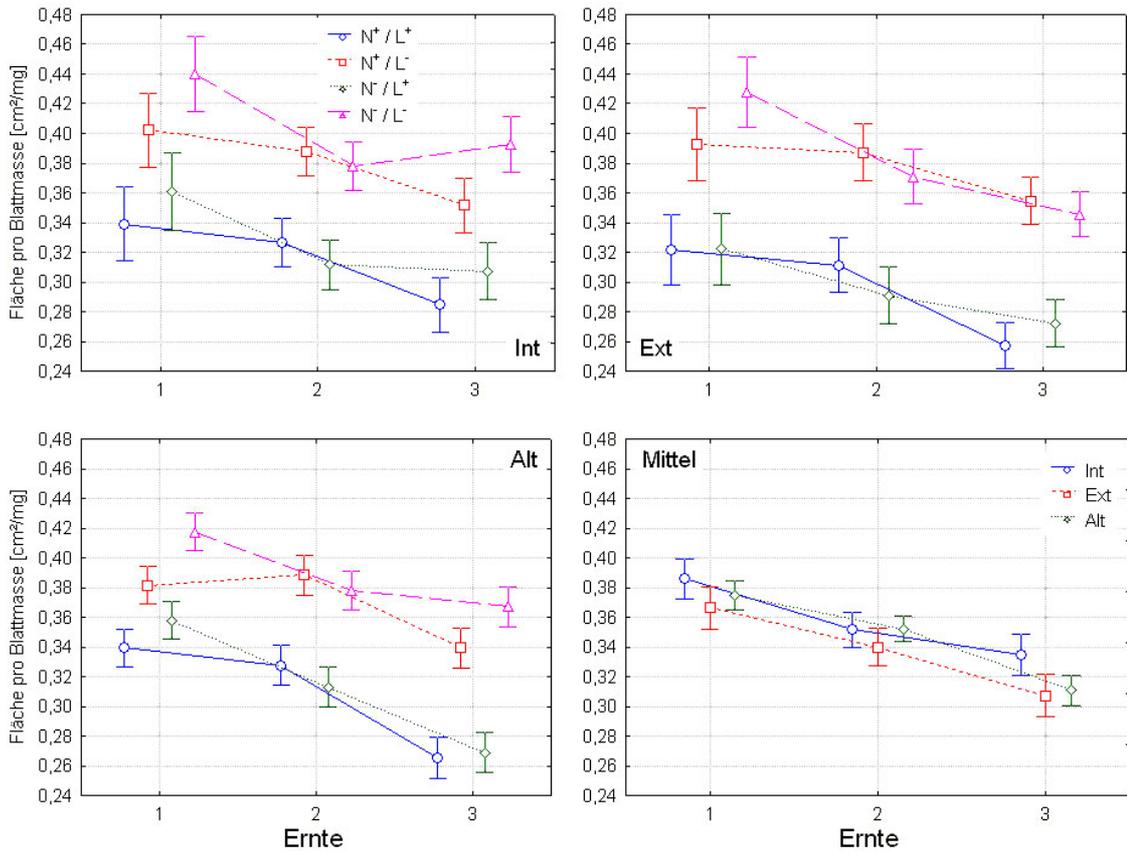


Abb. 25: Entwicklung des Verhältnisses Fläche/Blattmasse zu den drei Ernteterminen in Abhängigkeit von Düngung und Lichtintensität bei den drei Herkunftstypen [Int (o. l.); Ext (o. r.) & Alt: (u. l.)] und im Vergleich ihrer Mittelwerte (u. r.).

Fläche pro Biomasse (LAR)

Zur **ersten Ernte** variierte die LAR je nach Versuchsvariante zwischen 0,31 cm²/mg („L⁺/N⁺“) und 0,53 cm²/mg („L⁻/N⁻“). Hierbei hatte in erster Linie der Faktor Licht Einfluss.

Das Verhältnis von Gesamtblattfläche zu Biomasse betrug zur **zweiten Ernte** zwischen 0,23 cm²/mg („L⁺/N⁻“) und 0,29 cm²/mg („L⁻/N⁺“). Die Pflanzen bildeten bei starker Schattierung deutlich mehr Blattfläche pro Biomasse („L⁻“: 0,383 cm²/mg ⇔ „L⁺“: 0,316 cm²/mg).

Bei der **dritten Ernte** hatte die Fläche im Verhältnis zur Biomasse abgenommen und betrug zwischen 0,04 cm²/mg („L⁺/N⁻“) und 0,07 cm²/mg („L⁻/N⁺“). Die Faktoren Licht und Dünger wirkten unterschiedlich auf das Verhältnis. Im Gegensatz zu hoher Beleuchtungsintensität, die weniger Blattfläche pro Biomasse

zur Folge hatte („L⁺/N⁻“ & „L⁺/N⁺“: 0,04 cm²/mg ⇔ „L⁻/N⁻“ & „L⁻/N⁺“: 0,06 cm²/mg), verursachten hohe Nährstoffkonzentrationen eine Zunahme der Fläche pro oberirdischer Biomasse („L⁺/N⁺“ & „L⁻/N⁺“: 0,06 cm²/mg ⇔ „L⁻/N⁻“ & „L⁺/N⁻“: 0,05 cm²/mg).

Die LAR entwickelte sich im Vergleich zum Vorangegangenen sehr einheitlich (Abb. 26.1-4). Bei allen Herkunftstypen verringerte sich der Wert zur dritten Ernte hin. Neben dem Faktor Zeit hatte nur die Lichtintensität signifikanten Einfluss auf die Ergebnisse. Dabei führte eine starke Beschattung zu höheren Werten (Abb. 26.1-3, Tab. 22).

Die Herkunftstypen unterschieden sich nicht signifikant.

Tab. 22: Verhältnis Gesamtfläche/Blattmasse (Fl./Blm.) und Gesamtfläche / Biomasse (Fl./Biom.) zu den drei Ernteterminen in Abhängigkeit von Versuchsvariante (Var & Mittel) und Herkunftstyp (HT & Typ).

Var	HT	Ernte 1				Ernte 2				Ernte 3			
		Fl./Blma.		Fl./Bioma.		Fl./Blma.		Fl./Bioma.		Fl./Blma.		Fl./Bioma.	
		Typ	Mittel	Typ	Mittel	Typ	Mittel	Typ	Mittel	Typ	Mittel	Typ	Mittel
L ⁻ /N ⁻	int	0,42		0,38		0,38		0,27		0,39		0,06	
	ext	0,43	0,43	0,81	0,53	0,38	0,38	0,29	0,28	0,35	0,37	0,05	0,06
	alt	0,44		0,40		0,38		0,28		0,37		0,06	
L ⁺ /N ⁻	int	0,38		0,35		0,32		0,23		0,31		0,04	
	ext	0,40	0,39	0,37	0,36	0,29	0,31	0,22	0,23	0,27	0,28	0,04	0,04
	alt	0,40		0,37		0,31		0,24		0,27		0,04	
L ⁻ /N ⁺	int	0,36		0,33		0,39		0,28		0,35		0,06	
	ext	0,33	0,35	0,31	0,33	0,38	0,39	0,29	0,29	0,35	0,35	0,07	0,07
	alt	0,36		0,33		0,39		0,29		0,34		0,07	
L ⁺ /N ⁺	int	0,34		0,31		0,33		0,23		0,28		0,05	
	ext	0,33	0,33	0,31	0,31	0,32	0,32	0,24	0,24	0,26	0,27	0,05	0,05
	alt	0,34		0,32		0,33		0,24		0,26		0,05	

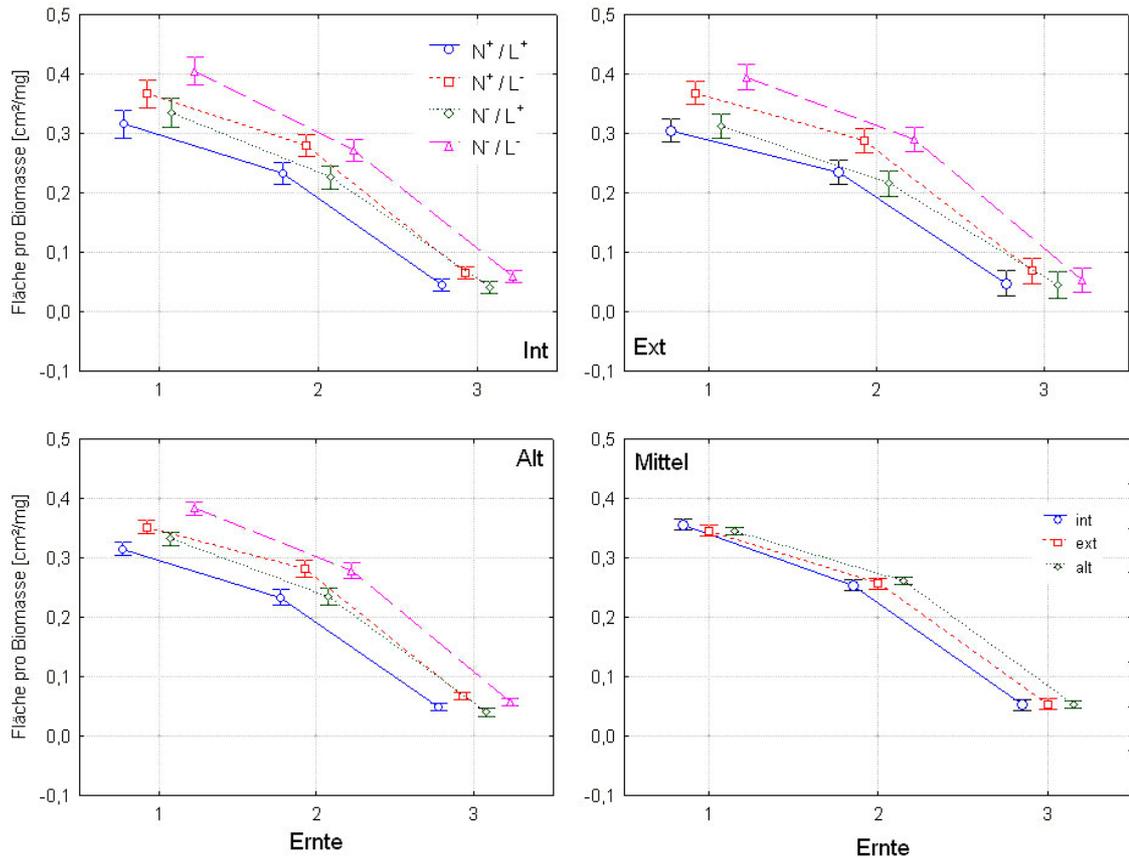


Abb. 26: Entwicklung des Verhältnisses Fläche/Biomasse zu den drei Ernteterminen in Abhängigkeit von Düngung und Lichtintensität bei den drei Herkunftstypen [Int (o. l.); Ext (o. r.) & Alt: (u. l.)] und im Vergleich ihrer Mittelwerte (u. r.). Bei allen drei Herkunftstypen ist bei allen Varianten eine kontinuierliche Abnahme des Index festzustellen.

Generative Organe

Bei allen Herkunftstypen hatte vor allem der Faktor Düngung einen signifikant förderlichen Einfluss auf die **Anzahl generativer Organe** (Tab. 23; Abb. 27). Lediglich die „Ext“-Pflanzen wiesen zwischen den ungedüngten Varianten keinen Unterschied in der Anzahl der generativen Organe auf. Die Interaktion Dünger*Licht ist signifikant und belegt den starken Anstieg der generativen Organe zwischen den Varianten „L⁻/N⁺“ und „L⁺/N⁺“ (Abb. 27.1-3). Die Herkunftstypen unterschieden sich zur dritten Ernte signifikant in der Anzahl generativer Organe.

In der Zeitlichen Entwicklung der **Masse generativer Organe** (mg) zeigen sich deutliche Unterschiede zwischen den Herkunftstypen, wie Abbildung 28.4 verdeutlicht. Zur dritten Ernte konnte ein sprunghafter Anstieg in der Masse der

generativen Organe festgestellt werden, der bei allen Varianten des Herkunftstypstyps „Int“ auch gleichzeitig das Maximum darstellte. Bei einigen Varianten zeigten die Typen „Ext“ („L⁺/N⁺“ und „L⁻/N⁺“) und „Alt“ („L⁻/N⁺“) einen weiteren Anstieg zur vierten Ernte. Bei allen anderen Varianten die Masse der generativen Organe ab (Signifikanz für die Interaktion Dünger*Licht*Ernte).

Obwohl „Int“ im Mittel eine höhere Masse generativer Organe aufweist, nimmt im Gegensatz zu den Typen „Ext“ und „Alt“ bei dem „Int“-Typ die Masse generativer Organe zur vierten Ernte hin deutlich ab. Hier unterscheidet sich dieser Typ vor allem bei gut gedüngten Varianten (Abb. 28.1-3), was durch die entsprechende Signifikanz für die Interaktion Herkunftstyp*Ernte statistisch abgesichert wird (Tab. 24).

Tab. 23: Anzahl generativer Organe in Abhängigkeit von Versuchsvariante (Var & Mittel) und Herkunftstyp (HT & Typ; Tab. 23.a). Neben Dünger und Licht konnten auch für den Herkunftstyp signifikante Effekte nachgewiesen werden (23.b). Die Pflanzen des „Int“-Typs wiesen im Mittel und bei jeder einzelnen Variante die meisten generativen Organe auf (15.a&b).

Var	HT	gen. O. [n]	
		Typ	Mittel
L ⁻ /N ⁻	int	27,94	24,58
	ext	25,00	
	alt	20,81	
L ⁺ /N ⁻	int	68,44	57,12
	ext	52,07	
	alt	50,87	
L ⁻ /N ⁺	int	31,19	27,40
	ext	24,79	
	alt	26,23	
L ⁺ /N ⁺	int	79,88	72,55
	ext	67,92	
	alt	69,87	

	F	p
HT	8,0	***
D	290,7	***
L	16,0	***
NT*D	1,5	-
NT*L	0,6	-
D*L	7,7	**
NT*D*L	0,2	-

Tab. 24: Masse generativer Organe zu den vier Ernteterminen in Abhängigkeit von Versuchsvariante (Var & Mittel) und Herkunftstyp (HT & Typ). Das Maximum wurde von „Int“ zur dritten Ernte bei der Variante L⁺/N⁺ erreicht.

generative Masse		Ernte 1		Ernte 2		Ernte 3		Ernte 4	
Var	HT	[mg]		[mg]		[mg]		[mg]	
		Typ	Mittel	Typ	Mittel	Typ	Mittel	Typ	Mittel
L ⁻ /N ⁻	int	0,00		8,20		633,66		391,72	
	ext	0,00	0,00	3,91	5,72	524,15	532,82	494,68	411,73
	alt	0,00		5,05		440,66		348,79	
L ⁺ /N ⁻	int	0,00		17,29		1518,18		448,34	
	ext	0,00	0,00	9,76	10,99	921,15	1140,01	486,28	460,66
	alt	0,00		5,93		980,70		447,35	
L ⁻ /N ⁺	int	0,00		9,40		915,34		1063,75	
	ext	0,00	0,00	8,47	8,69	714,80	822,32	1185,81	1131,92
	alt	0,00		8,21		836,83		1146,20	
L ⁺ /N ⁺	int	0,00		28,24		2421,19		1759,09	
	ext	0,00	0,00	31,25	27,45	1912,19	2122,81	1909,58	1784,61
	alt	0,00		22,86		2035,04		1685,16	

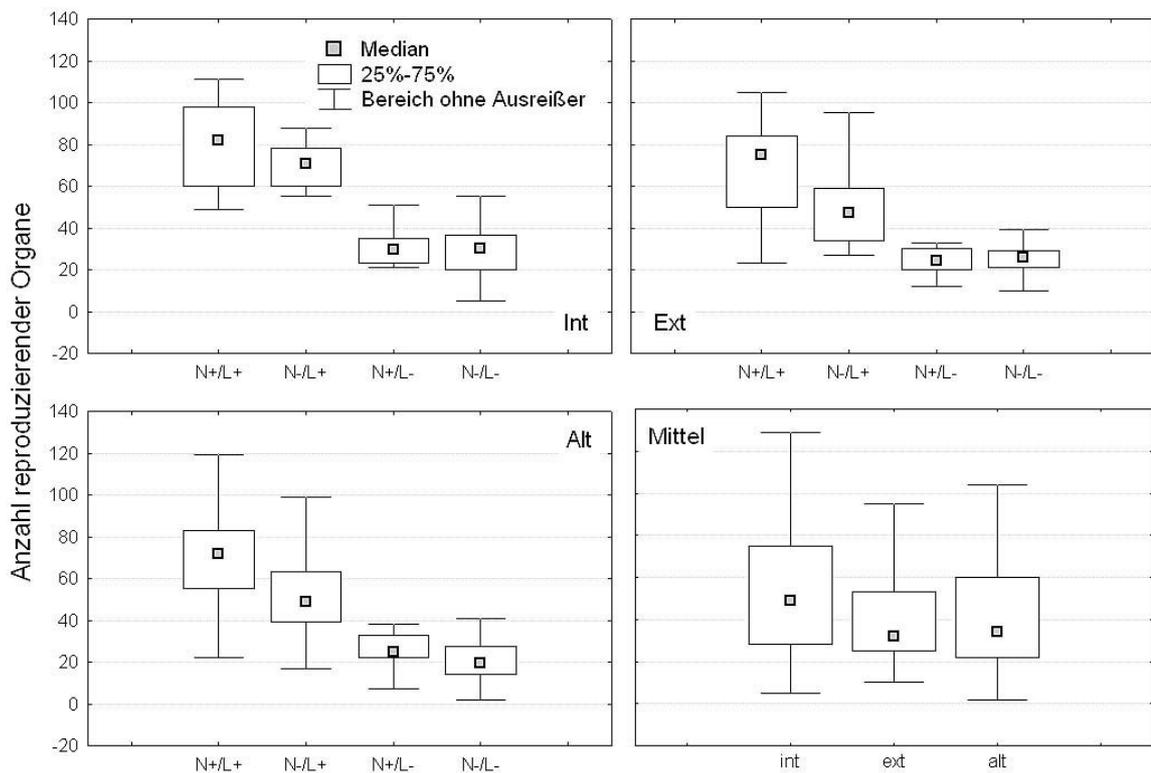


Abb. 27: Anzahl reproduzierender Organe zur dritten Ernte in Abhängigkeit von Düngung und Lichtintensität bei den drei Herkunftstypen [Int (o. l.); Ext (o. r.) & Alt: (u. l.)] und im Vergleich ihrer Mittelwerte (u. r.). Vor allem Licht förderte die Bildung generativer Organe. Im Mittel wiesen die „Int“-Typen mehr generative Organe auf als Pflanzen anderer Herkunft.

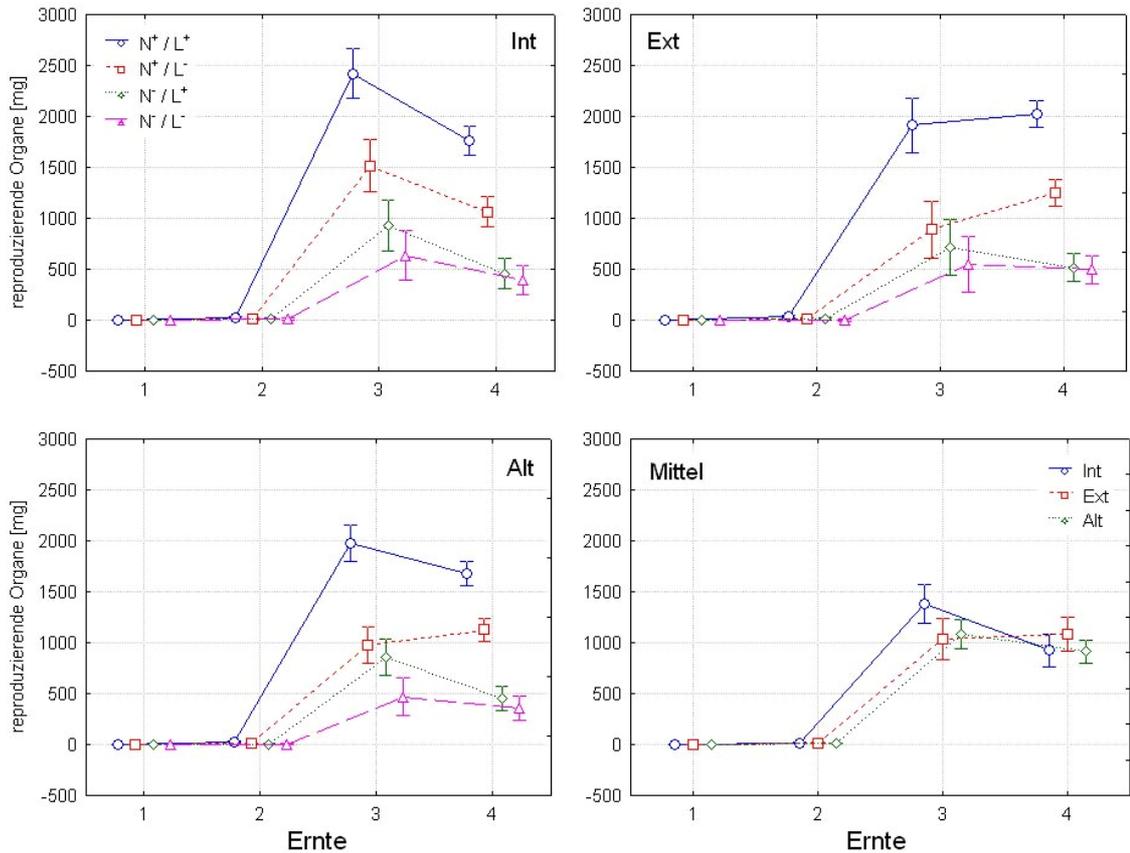


Abb. 28: Entwicklung der generativen Biomasse [mg] zu den vier Ernteterminen in Abhängigkeit von Düngung und Lichtintensität bei den drei Herkunftstypen [Int (o. l.); Ext (o. r.) & Alt: (u. l.)] und im Vergleich ihrer Mittelwerte (u. r.). Bei „Int“ ist zur dritten Ernte ein ausgeprägtes Maximum mit einem starken Rückgang zur vierten Ernte festzustellen.

Relative generative Masse

In der zeitlichen Entwicklung wies die relative Masse (%) der generativen Organe zwischen den Herkunftstypen signifikante Unterschiede auf (Abb. 29). Im Gegensatz zu den Herkunftstypen „Alt“ und „Ext“ zeigte der „Int“-Typ nach der dritten Ernte einen starken Rückgang (Tab. 25; Abb. 30). Dieser Unterschied wird durch den, den anderen Typen gegenüber erhöhten Wert bei Ernte drei, zusätzlich verstärkt und zeigt sich in der hoch signifikanten Interaktion Herkunftstyp*Ernte. Zusätzlich wiesen die Pflanzen des „Int“-Typs auch im Mittel den signifikant höchsten Anteil generativer Organe auf (Tab.).

Tab. 25: Masseanteil generativer Organe zu den vier Ernteterminen in Abhängigkeit von Versuchsvariante (Var & Mittel) und Herkunftstyp (HT & Typ). Das Maximum wurde von „Int“ zur dritten Ernte bei der Variante L⁺/N⁺ erreicht.

generative Masse %		Ernte 1		Ernte 2		Ernte 3		Ernte 4	
Var	HT	[%]		[%]		[%]		[%]	
		Typ	Mittel	Typ	Mittel	Typ	Mittel	Typ	Mittel
L ⁻ /N ⁻	int	0,00		1,19		32,61		29,71	
	ext	0,00	0,00	1,19	1,04	27,33	28,66	29,34	28,50
	alt	0,00		0,74		26,04		26,45	
L ⁺ /N ⁻	int	0,00		1,90		38,88		27,86	
	ext	0,00	0,00	1,28	1,37	29,08	33,31	28,74	27,63
	alt	0,00		0,94		31,96		26,30	
L ⁻ /N ⁺	int	0,00		0,84		30,10		33,77	
	ext	0,00	0,00	0,83	0,78	22,44	25,10	32,54	32,46
	alt	0,00		0,67		22,76		31,08	
L ⁺ /N ⁺	int	0,00		1,80		34,53		34,10	
	ext	0,00	0,00	1,57	1,53	27,70	30,58	33,74	33,09
	alt	0,00		1,24		29,50		31,44	

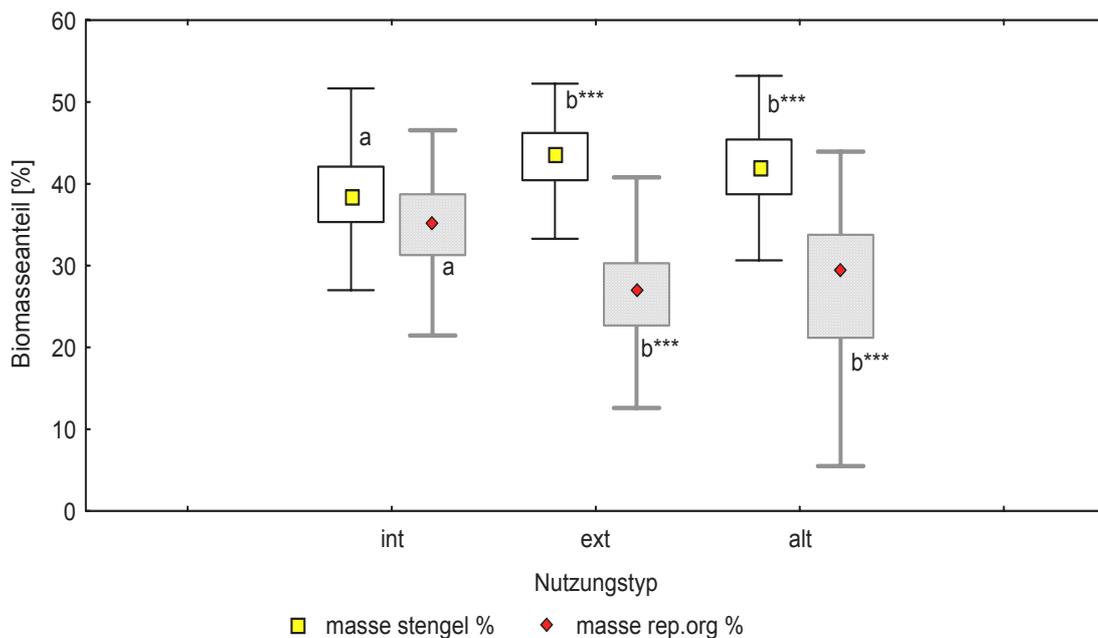


Abb. 29: Masseanteil generativer Organe im Vergleich zu dem Anteil Sprossachsenmasse zur vierten Ernte in Abhängigkeit vom Herkunftstyp. „Int“ bildete den signifikant höchsten Anteil generativer Organe, welcher mit der signifikant niedrigsten Stängelmasse einherging.

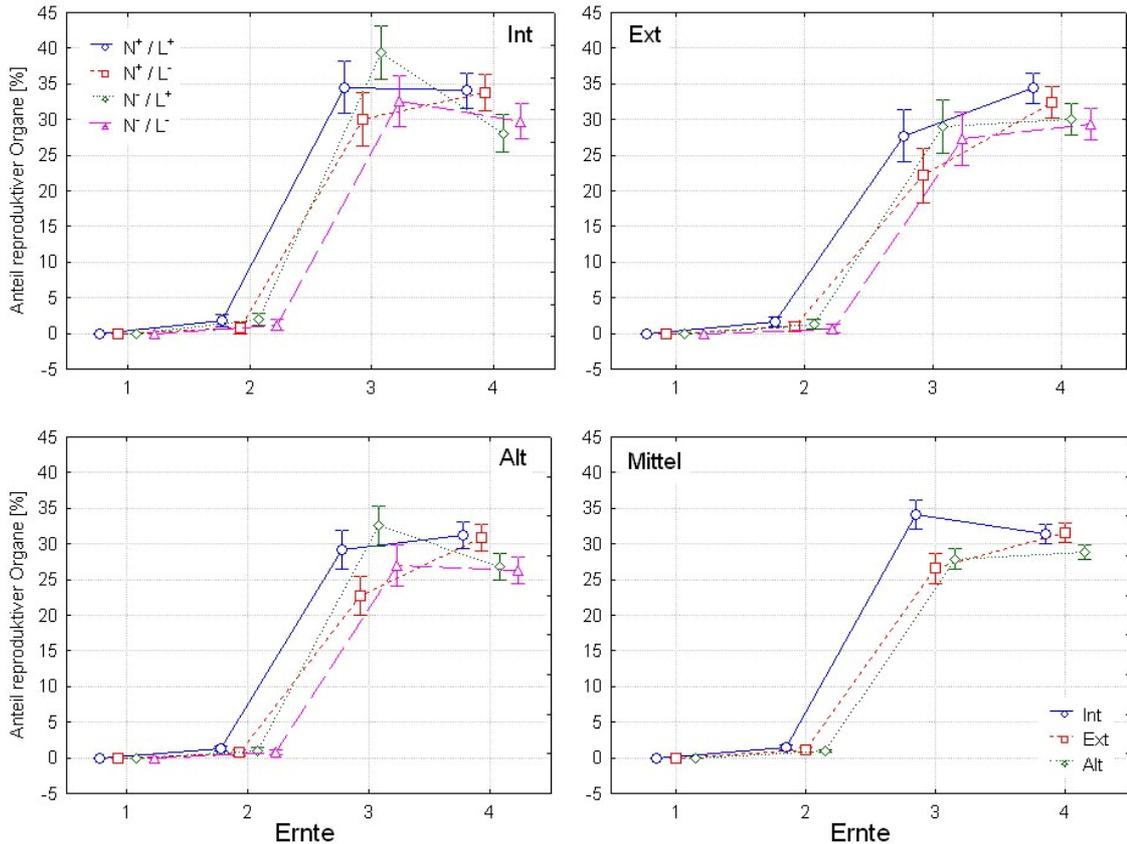


Abb. 30: Entwicklung der relativen generativen Masse zu den vier Ernteterminen in Abhängigkeit von Düngung und Lichtintensität bei den drei Herkunftstypen [Int (o. l.); Ext (o. r.) & Alt: (u. l.)] und im Vergleich ihrer Mittelwerte (u. r.). Der Herkunftstyp „Int“ wies zur dritten Ernte v. a. bei den Varianten L⁺/N⁻ und L⁺/N⁺ die höchsten Sprossachsenmasseanteile auf, was auch in dem Mittelwert zu den höchsten Werten führte.

Senescente Masse

Die Entwicklung der seneszenten Biomasse (mg) verlief bei allen Herkunftstypen sehr einheitlich. Zu den ersten zwei Ernten konnte keine senescente Biomasse festgestellt werden (Abb. 31; Tab. 26). Bei den folgenden Ernten drei und vier wurde die Masse von der Interaktion Dünger*Licht signifikant beeinflusst, was die Signifikanz für die dreifache Interaktion Dünger*Licht*Ernte zur Folge hat.

Die Herkunftstypen unterschieden sich in ihrer mittleren relativen seneszenten Biomasse nicht.

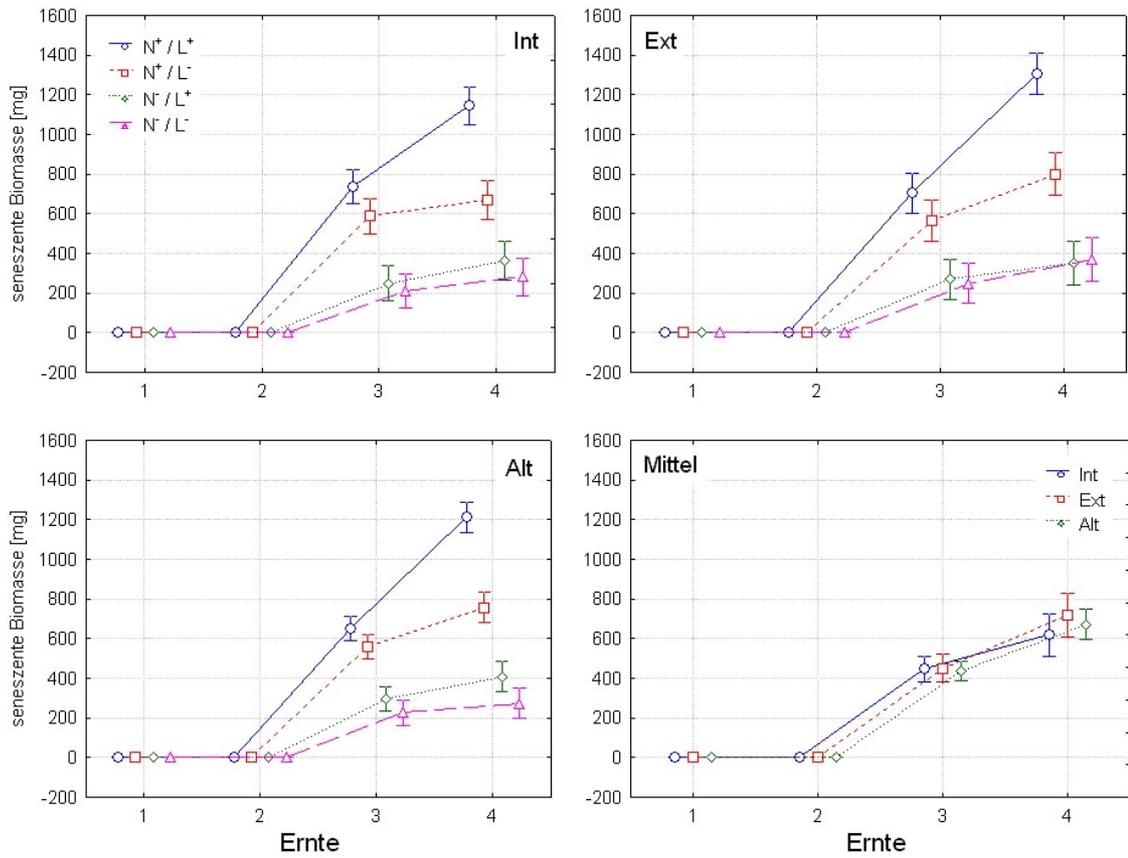


Abb. 31: Entwicklung der seneszenten Biomasse zu den vier Ernten in Abhängigkeit von Düngung und Lichtintensität bei den drei Herkunftstypen [Int (o. l.); Ext (o. r.) & Alt: (u. l.)] und im Vergleich ihrer Mittelwerte (u. r.).

Tab. 26: Seneszenz Biomasse zu den vier Ernteterminen in Abhängigkeit von Versuchsvariante (Var & Mittel) und Herkunftstyp (HT & Typ).

seneszenzente Masse		Ernte 1		Ernte 2		Ernte 3		Ernte 4	
Var	HT	[mg]		[mg]		[mg]		[mg]	
		Typ	Mittel	Typ	Mittel	Typ	Mittel	Typ	Mittel
L ⁻ /N ⁻	int	0,00		0,00		209,18		282,10	
	ext	0,00	0,00	0,00	0,00	240,15	222,04	367,81	306,01
	alt	0,00		0,00		216,80		268,12	
L ⁺ /N ⁻	int	0,00		0,00		249,02		360,86	
	ext	0,00	0,00	0,00	0,00	269,44	271,71	333,23	365,69
	alt	0,00		0,00		296,68		403,00	
L ⁻ /N ⁺	int	0,00		0,00		592,78		670,27	
	ext	0,00	0,00	0,00	0,00	568,41	572,77	776,92	736,91
	alt	0,00		0,00		557,14		763,54	
L ⁺ /N ⁺	int	0,00		0,00		739,01		1144,27	
	ext	0,00	0,00	0,00	0,00	703,80	705,28	1238,34	1197,87
	alt	0,00		0,00		673,03		1210,99	

Relative seneszente Masse

Die relative seneszente Biomasse (%) entwickelte sich zwischen den Ernten bei allen Herkunftstypen ähnlich. Bei Ernte drei zeigten die schattierten Varianten die höhere relative seneszente Masse. Das änderte sich in der vierten Ernte, bei der die Varianten mit hohem Lichtgenuss den höheren Anteil abgestorbener Biomasse aufwiesen. Diese Umkehrung in der Reaktion auf den Faktor Licht findet sich in der signifikanten Interaktion Licht*Ernte wieder (Tab. 27; Abb. 32.1-4).

Die Herkunftstypen unterschieden sich in ihrer mittleren relativen seneszenten Biomasse nicht.

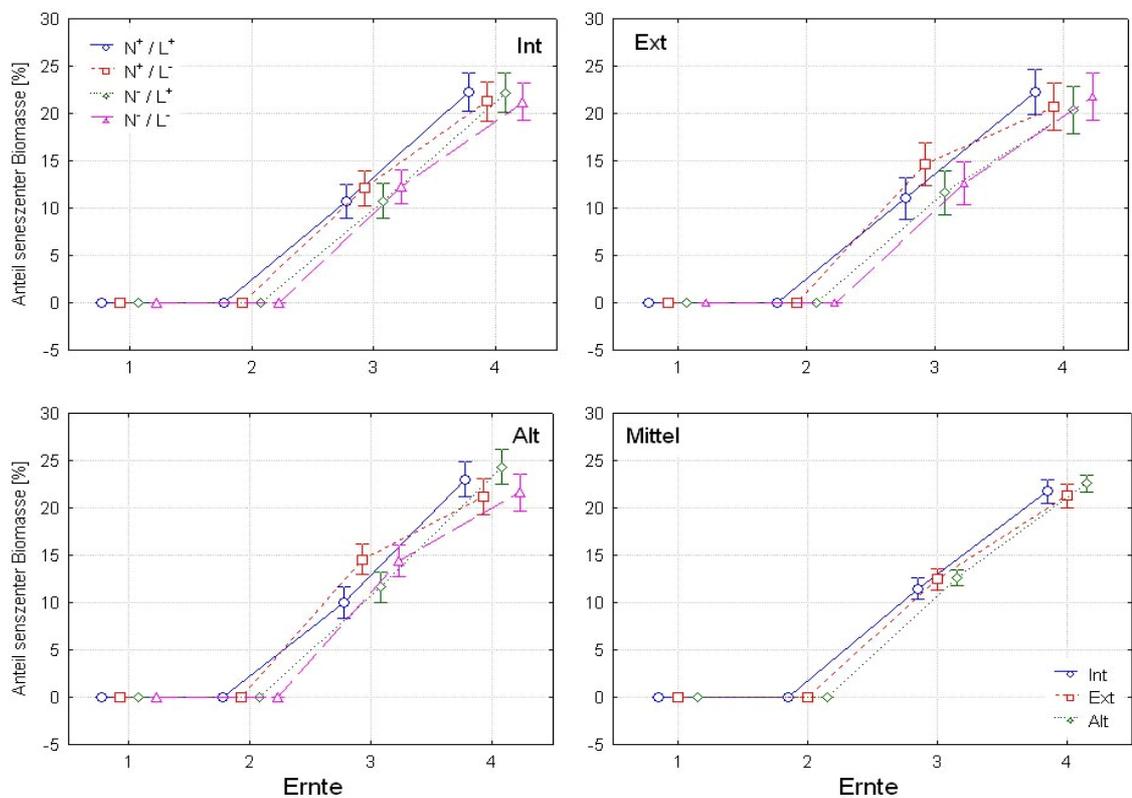


Abb. 32: Entwicklung des seneszenten Biomasseanteils zu den vier Ernten in Abhängigkeit von Düngung und Lichtintensität bei den drei Herkunftstypen [Int (o. l.); Ext (o. r.) & Alt: (u. l.)] und im Vergleich ihrer Mittelwerte (u. r.).

Tab. 27: Seneszenten Biomasseanteil zu den vier Ernteterminen in Abhängigkeit von Versuchsvariante (Var & Mittel) und Herkunftstyp (HT &

seneszenten Masse %		Ernte 1		Ernte 2		Ernte 3		Ernte 4	
Var	HT	[%]		[%]		[%]		[%]	
		Typ	Mittel	Typ	Mittel	Typ	Mittel	Typ	Mittel
L ⁻ /N ⁻	int	0,00	0,00	0,00	0,00	12,22	13,29	21,24	21,59
	ext	0,00		0,00		13,02		21,76	
	alt	0,00		0,00		14,63		21,76	
L ⁺ /N ⁻	int	0,00	0,00	0,00	0,00	10,75	11,39	22,55	23,38
	ext	0,00		0,00		11,63		23,26	
	alt	0,00		0,00		11,79		24,32	
L ⁻ /N ⁺	int	0,00	0,00	0,00	0,00	12,18	13,75	21,26	21,21
	ext	0,00		0,00		14,48		21,26	
	alt	0,00		0,00		14,58		21,11	
L ⁺ /N ⁺	int	0,00	0,00	0,00	0,00	10,73	10,63	22,27	22,64
	ext	0,00		0,00		11,03		22,60	
	alt	0,00		0,00		10,13		23,04	

Samen

Die mittlere **Samenanzahl pro Kapsel** wies zwischen den Versuchsvarianten Werte von 30 („L⁻/N⁻“) bis 43 („L⁺/N⁺“) auf (Abb. 33; Tab. 28). In erster Linie hatte der Faktor Düngung einen signifikant förderlichen Einfluss auf die Samenanzahl („L⁻/N⁻“ & „L⁺/N⁻“: 31,8 ⇔ „L⁺/N⁺“ & „L⁻/N⁺“: 42,0, $p < 0,0001$). Zunehmende Lichtintensität förderte ebenfalls eine leichte Zunahme der Samen pro Kapsel („L⁻/N⁻“ & „L⁻/N⁺“: 35,6 ⇔ „L⁺/N⁻“ & „L⁺/N⁺“ 38,3 $p = 0,0466$). Der Herkunftstyp bedingte im Mittel ebenfalls signifikant unterschiedliche Samenanzahlen pro Kapsel ($p = 0,0005$). Wie Abbildung 33 verdeutlicht, wiesen Samenkapseln des Herkunftstyps „Ext“ durchschnittlich mehr Samen (40,9) pro Kapsel auf, als Kapseln des Typs „Int“ (35,0; $p = 0,0019$) und „Alt“ (34,8; $p = 0,0024$).

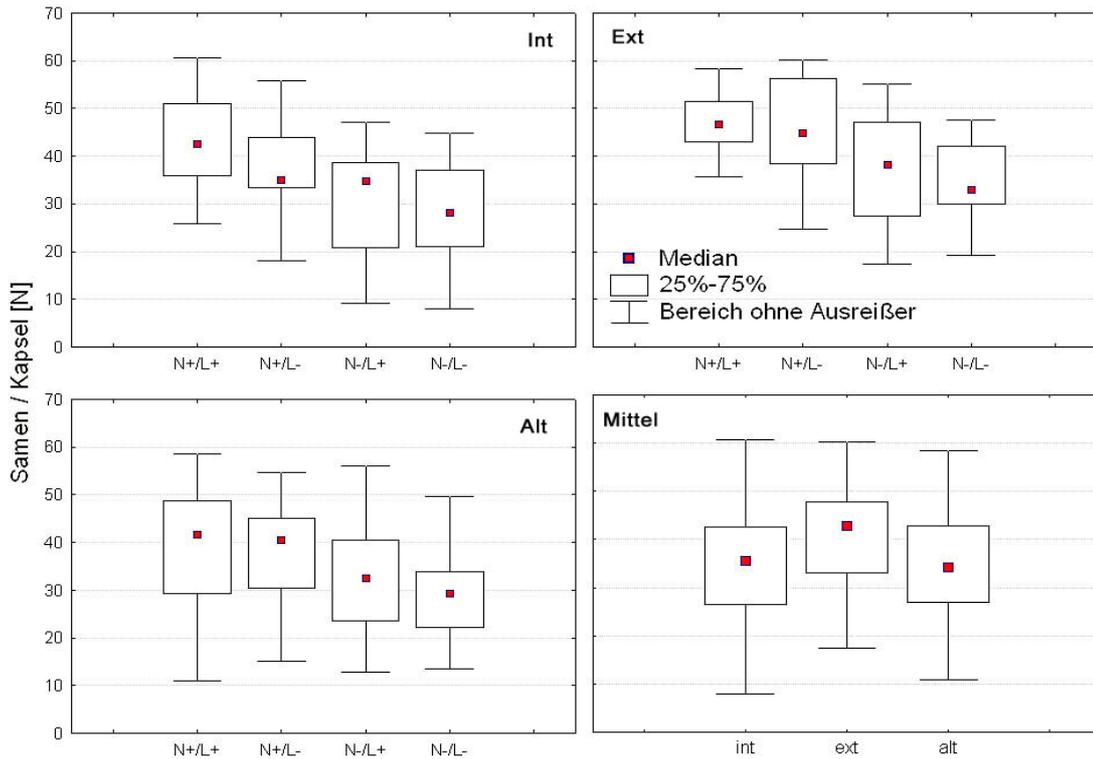
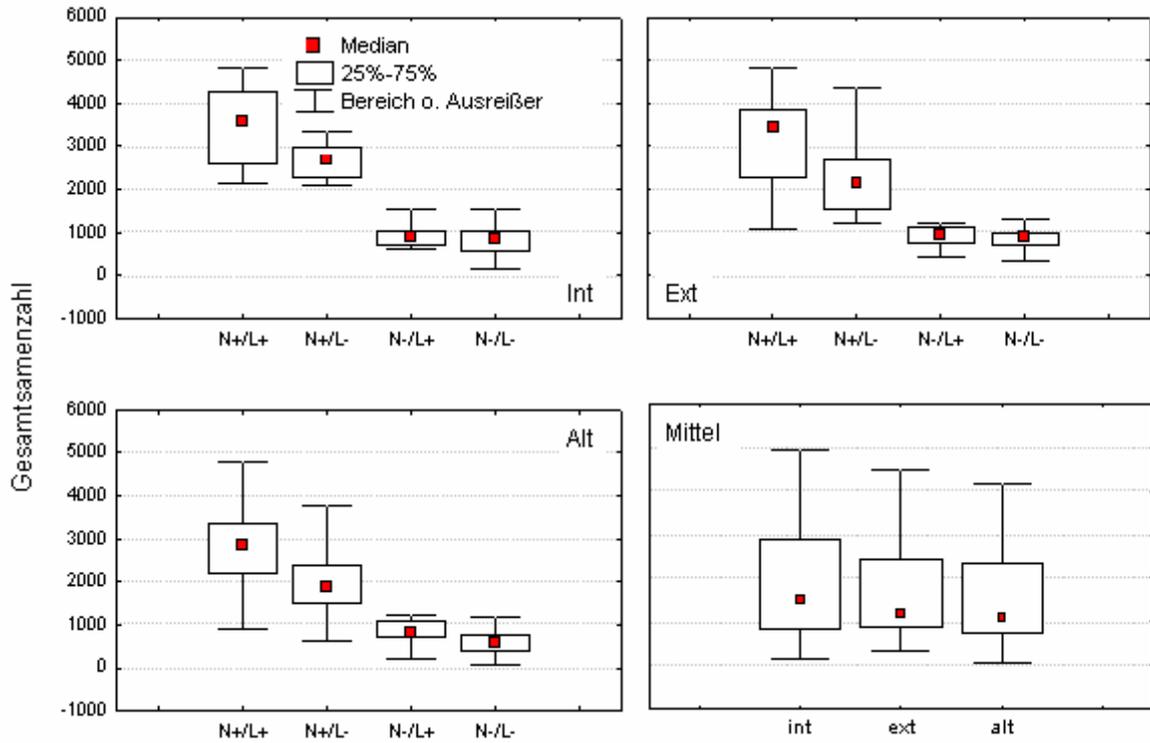


Abb. 33: Anzahl Samen pro Samenkapsel bei *Viola arvensis* in Abhängigkeit von Düngung und Lichtintensität bei den drei Herkunftstypen [Int (o. l.); Ext (o. r.) & Alt: (u. l.)] und im Vergleich ihrer Mittelwerte (u. r.). Bei allen Herkunftstypen führte ein hoher Lichtgenuss in Verbindung mit guter Nährstoffversorgung zu den meisten Samen pro Kapsel. Die Kapseln des „Ext“-Typs wiesen im Mittel die signifikant meisten Samen auf (33.4).

Die errechnete durchschnittliche **Gesamtsamenmenge pro Pflanze** zur dritten Ernte schwankte zwischen den Varianten um das vierfache („L/N⁻“: 747; „L⁺/N⁺“: 3139). Neben der Interaktion der Faktoren Licht und Düngung ($p = 0,0003$) bestanden auch bei der Interaktion Dünger*Herkunftstyp ($p = 0,040$) und zwischen den Herkunftstypen signifikante Unterschiede ($p = 0,0002$). Sowohl Licht als auch eine gute Nährstoffversorgung förderten die Menge gebildeter Samen, wobei der Faktor Licht nur dann eine Steigerung der Samenzahl bewirkte, wenn er mit zusätzlicher Düngung kombiniert wurde (Abb. 34; Tab. 28)). Die Interaktion D*HT machte sich auch nur bei der gedüngten Variante bemerkbar. Wie Abb. 35 verdeutlicht, unterschieden sich die Herkunftstypen unter geringer Düngung nicht, wohingegen unter guter Nährstoffversorgung der „Int“-Typ signifikant mehr Samen bildete, als „Alt“-Pflanzen. Die mittlere Gesamtsamenanzahl der einzelnen Herkunftstypen betrug „Int“ = 1955; „Ext“ = 1827 und „Alt“ = 1549. Die Pflanzen des Herkunftstyps „Int“ wiesen dabei signifikant mehr Samen als „Alt“ auf ($p =$



0,0011).

Abb. 34: Gesamtsamenzahl bei *Viola arvensis* in Abhängigkeit von Düngung und Lichtintensität bei den drei Herkunftstypen [Int (o. l.); Ext (o. r.) & Alt: (u. l.)] und im Vergleich ihrer Mittelwerte (u. r.). Bei allen Herkunftstypen führte ein hoher Lichtgenuss in Verbindung mit guter Nährstoffversorgung zu den meisten Samen. Pflanzen des „Int“-Typs wiesen im Mittel die meisten Samen auf (19.4).

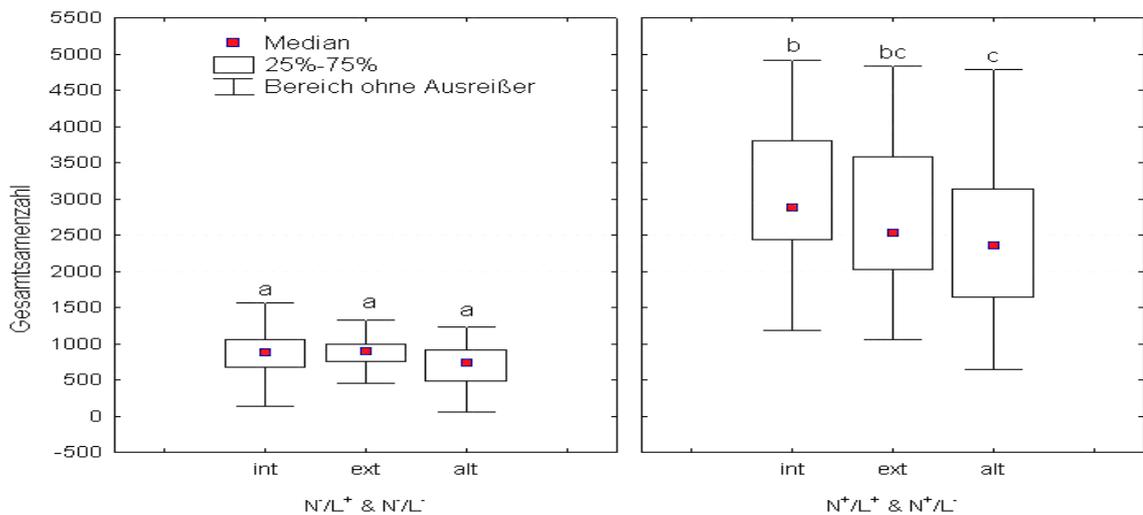


Abb. 35: Gesamtsamenzahl bei *Viola arvensis* in Abhängigkeit von der Nährstoffversorgung bei den drei Herkunftstypen. Bei allen Herkunftstypen führte eine gute Nährstoffversorgung zu einer signifikant höheren Samenzahl, wobei die Steigerung bei „Int“ besonders ausgeprägt war.

Um eine Aussage über den energetischen Aufwand der Pflanzen pro Samen treffen zu können, wurde das mittlere Trockengewicht der **generativen Masse pro Samenkorn** ermittelt (Abb. 36; Tab. 28). Hier führte eine hohe Lichtintensität zu einer Zunahme der generativen Masse pro Samenkorn ($p = 0,045$). Die Herkunftstypen unterschieden sich nicht signifikant ($p = 0,08$), doch wies der Typ „Alt“ mit 1,13 mg pro Korn einen höheren Wert auf als „Int“ mit 1,05 mg und „Ext“ mit 1,07 mg pro Korn.

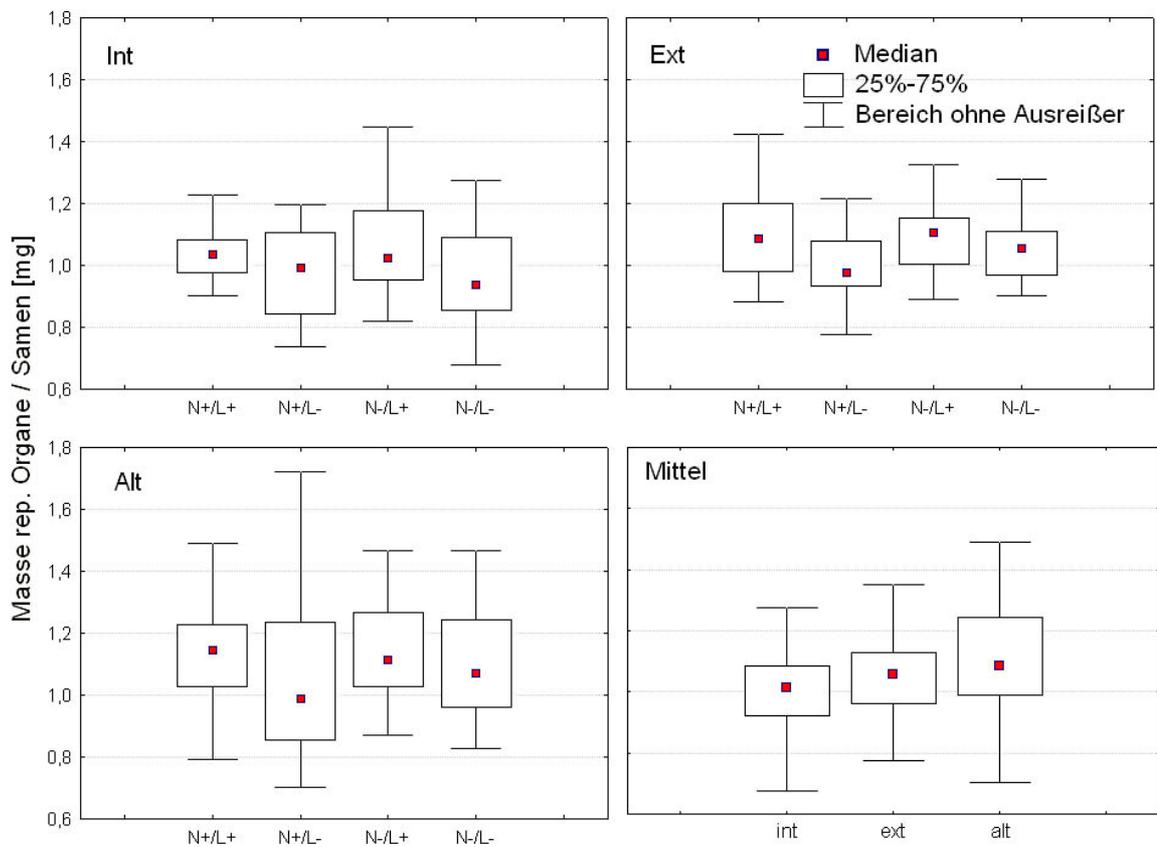


Abb. 36: Masse generativer Organe pro Samen bei *Viola arvensis* in Abhängigkeit von Düngung und Lichtintensität bei den drei Herkunftstypen [Int (o. l.); Ext (o. r.) & Alt: (u. l.)] und im Vergleich ihrer Mittelwerte (u. r.). Die Pflanzen des „Int“-Typs wiesen im Mittel die geringste generative Masse / Samen auf (19.4).

Das **Tausendkorngewicht** der Pflanzen variierte zwischen 18,09 mg („Int“; „L⁻/N⁻“) und 25,14 („Alt“; „L⁺/N⁺“) (Tab. 28). Pflanzen mit hohem Lichtgenuss entwickelten signifikant schwerere Samen („L⁺/N⁻“ & „L⁺/N⁺“: 22,83 mg / 1000) als stark schattierte („L⁻/N⁻“ & „L⁻/N⁺“: 20,28 mg / 1000; $p < 0,0001$). Bei einer detaillierten

Analyse der Herkunftstypen zeigt sich, dass der signifikante Einfluss des Lichtfaktors auf das TKG vor in der Reaktion des Herkunftstyps „Alt“ auf die unterschiedliche Lichtversorgung“ verursacht wird ($p=0,0144$).

Aber die Tausendkorngewichte der Herkunftstypen unterschieden sich auch signifikant ($p < 0,0001$) ohne Berücksichtigung der Versuchsvarianten. Im Mittel wies „Int“ mit 19,64 mg / 1000 ein deutlich geringeres Samengewicht auf als „Ext“ (22,21 mg / 1000) und „Alt“ (22,83 mg / 1000) ($p < 0,0001$). Bei der dreifachen Interaktion Herkunftstyp*Licht*Dünger fällt auf, dass der Herkunftstyp „Int“ bei guter Nährstoffversorgung auch im Schatten eine deutliche Steigerung des Tausendkorngewichts erzielen kann (Abb. 37).

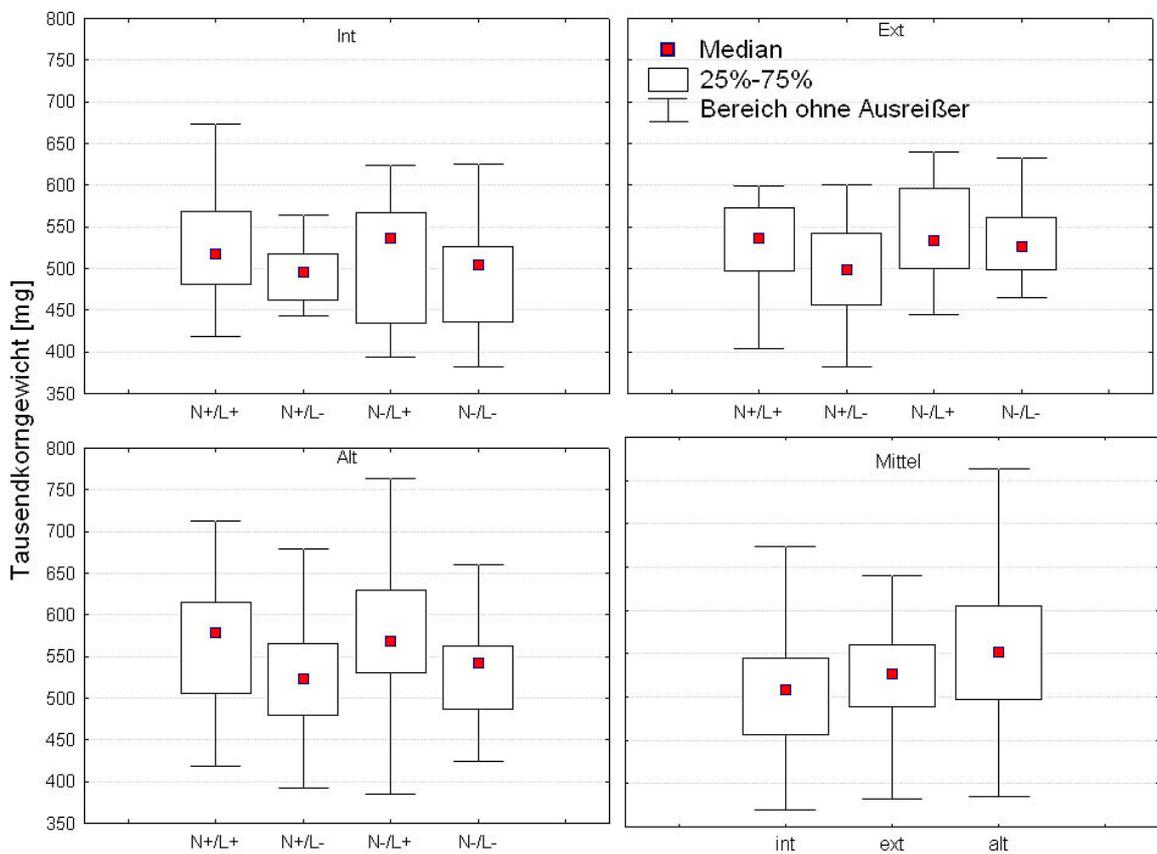


Abb. 37: Tausendkorngewicht [mg] der reifen Samen in Abhängigkeit von Düngung und Lichtintensität bei den drei Herkunftstypen [Int (o. l.); Ext (o. r.) & Alt: (u. l.)] und im Vergleich ihrer Mittelwerte (u. r.). Bei allen Herkunftstypen führte ein hoher Lichtgenuss zu schwereren Samen. Die Samen des „Int“-Typs waren im Mittel signifikant leichter (37.4).

Tab. 28: Anzahl Samen / Kapsel (Sa./Kap.), generative Biomasse pro Samen (gen./Sa.), Gesamtsamenzahl (Sa.menge) und Tausendkorngewicht (TKW) in Abhängigkeit von Versuchsvariante (Var & Mittel) und Herkunftstyp (HT & Typ).

Var	HT	Sa./Kap. [n]		gen./Sa. [mg]		Sa.menge [n]		TKG [mg]	
		Typ	Mittel	Typ	Mittel	Typ	Mittel	Typ	Mittel
L ⁻ /N ⁻	int	28,4		1,06		794,15		488,2	
	ext	34,2	30,3	1,05	1,07	853,85	746,7	539,0	521,0
	alt	28,5		1,10		592,14		535,8	
L ⁺ /N ⁻	int	30,1		1,06		938,74		491,8	
	ext	37,4	33,3	1,09	1,11	925,83	906,3	541,6	533,5
	alt	32,6		1,17		854,39		567,2	
L ⁻ /N ⁺	int	38,1		1,02		2609,65		487,3	
	ext	46,0	40,8	1,01	1,03	2394,67	2315,0	497,2	502,3
	alt	38,2		1,05		1940,78		522,3	
L ⁺ /N ⁺	int	43,5		1,07		3477,28		523,6	
	ext	46,1	43,3	1,11	1,13	3131,73	3138,6	524,1	540,5
	alt	40,2		1,21		2806,72		573,8	

Die mittlere **Korngröße** der *Viola arvensis*-Samen lag zu ca. 80 % zwischen 0,8 mm und 1,0 mm. Die Untersuchung der Korngrößen ergab einen signifikanten Einfluss der Nährstoffversorgung auf die durchschnittliche Größe der Samen ($p = 0,0006$). Dabei bildeten Pflanzen bei guter Nährstoffversorgung kleinere Samen, als bei geringer Düngung (Tab. 29). Zur besseren Übersicht wurden in Abbildung 38 die Klassen >1 mm und $>0,8$ mm zu „groß“ sowie $>0,63$ mm und $<0,63$ mm zu „klein“ zusammengefasst.

Tab. 29: Korngrößenanteile bei *Viola arvensis* in Abhängigkeit von der Nährstoffversorgung. Pflanzen mit guter Nährstoffversorgung bildeten kleinere Samen ($p=0,0006$).

Düng.	mm	>1 [%]	>0,8 [%]	>0,63 [%]	<0,63 [%]	N
N		1,0	86,5	12,5	0,0	112
N ⁺		0,8	75,5	23,5	0,2	126

Neben der Nährstoffversorgung war auch der Herkunftstyp für die Korngrößen von Bedeutung. Die Samen der „Int“-Pflanzen waren im Durchschnitt kleiner als „Alt“-Samen. Die Größe der „Ext“-Samen lag zwischen „Int“ und „Alt“ (Tab. 30). Weiterhin unterschieden sich die Samen der Herkunftstypen in ihrer Reaktion auf unterschiedliche Licht- und Nährstoffsituationen. Wie Abb. 38 verdeutlicht, wiesen die Samen der „Int“ – Pflanzen unabhängig von der Licht- und

Nährstoffversorgung einen einheitlichen Anteil von kleinen und großen Samenkörnern auf, wohingegen „Ext“- und „Alt“-Samen entsprechend dem oben beschriebenen Mechanismus bei guter Nährstoffversorgung kleine und bei geringer Düngung große Samen produzierten. Dies drückt sich in einem signifikanten Unterschied der Samengröße bei „Alt“ und „Ext“ für den Faktor Düngung nieder, welcher für den Herkunftstyp „Int“ nicht belegt werden kann.

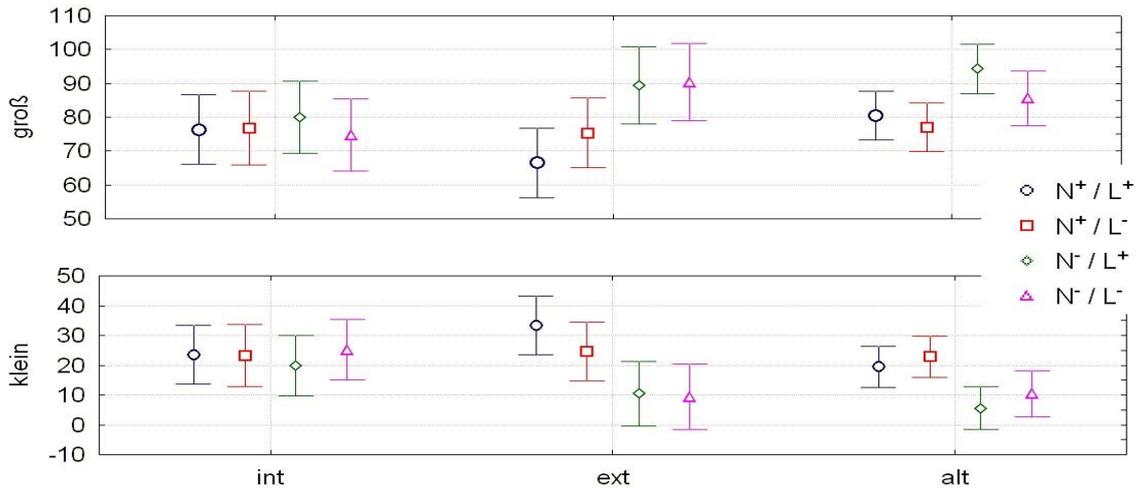


Abb. 38: Korngrößenanteile bei *Viola arvensis* in Abhängigkeit von Düngung und Lichtintensität bei den drei Herkunftstypen [Int (l.); Ext (m.) & Alt: (r.)]. Bei den Herkunftstypen „Ext“ und „Alt“ führte eine gute Nährstoffversorgung zu kleinen Samen, wohingegen die Samen des „Int“-Typs keine plastische Reaktion zwischen den Versuchsvarianten erkennen ließen.

Tab. 30: Korngrößenanteile [%] bei *Viola arvensis* in Abhängigkeit von Versuchsvariante (Var & Mittel) und Herkunftstyp (HT & Typ). Zur besseren Übersicht wurden in den letzten beiden Spalten die vier Größenfraktionen zu zwei („groß“ und „klein“) zusammengefasst.

HT	Var	>1mm		>0,8mm		>0,63mm		<0,63mm		groß		klein	
		Typ	Mittel	Typ	Mittel	Typ	Mittel	Typ	Mittel	Typ	Mittel	Typ	Mittel
int	L ⁺ /N ⁺	0,26		76,16		23,56		0,02		76,42		23,58	
	L ⁻ /N ⁺	0,12	0,15	76,63	76,86	23,25	22,99	0,00	0,01	76,75	77,01	23,25	22,99
	L ⁺ /N ⁻	0,03		79,98		19,98		0,00		80,02		19,98	
	L ⁻ /N ⁻	0,19	74,65	25,16	0,00	74,84	25,16						
ext	L ⁺ /N ⁺	0,19		66,35		33,35		0,11		66,55		33,45	
	L ⁻ /N ⁺	0,25	0,92	75,14	79,56	24,53	19,47	0,08	0,05	75,39	80,48	24,61	19,52
	L ⁺ /N ⁻	2,07		87,44		10,50		0,00		89,50		10,50	
	L ⁻ /N ⁻	1,17	89,32	9,51	0,00	90,49	9,51						
alt	L ⁺ /N ⁺	1,89		78,64		19,42		0,05		80,53		19,47	
	L ⁻ /N ⁺	1,01	1,29	76,08	83,97	22,42	14,61	0,49	0,13	77,09	84,40	22,91	14,64
	L ⁺ /N ⁻	1,73		92,62		5,66		0,00		94,34		5,66	
	L ⁻ /N ⁻	0,53	88,53	10,94	0,00	85,63	10,52						

5.2 Herbizidsensitivität

5.2.1 *Arabidopsis thaliana*

Die Versuche zur Herbizidresistenz bei *Arabidopsis thaliana* ergaben bei der ersten Kontrolle zwei Wochen nach Applikation Hinweise auf eine unterschiedliche Sensibilität der einzelnen Herkunftstypen gegenüber dem Wuchsstoff 2,4 D (**U 46 D-Fluid®**). Während insgesamt im Mittel ca. 30 % der mit dem Wuchsstoff behandelten Pflanzen keinerlei Schädigung zeigten, wiesen 70 % der Pflanzen der Herkunftstypen „Alt“ und „Int“ gelbe Blätter auf, während dieser Anteil beim Typ „Ext“ mit 50 % deutlich geringer war. Dafür wiesen knapp 20 % aller „Ext“-Pflanzen Wuchsstörungen auf, die bei „Int“ vollständig fehlten und bei „Alt“ nur zu einem geringen Prozentsatz anzutreffen waren (5 %) (Abb. 39). Nahezu alle mit dem Wuchsstoff behandelten Pflanzen wiesen eine unterschiedlich intensive, violette Pigmentierung auf. Sechs Wochen nach Applikation waren die Individuen aller Herkunftstypen abgestorben. Es erwiesen sich also alle untersuchten Pflanzen dem Wuchsstoff gegenüber als sensitiv.

Im Gegensatz zu der Wirkung des Wuchsstoffes reagierten die Pflanzen der drei Herkunftstypen sehr einheitlich auf das **Amidosulfuron** „Hoestar®“. Reichlich 80 % aller untersuchten Pflanzen zeigten 14 Tage nach Applikation keinerlei Reaktion und die verbliebenen knapp 20 % ließen chlorotische Blätter erkennen (Abb. 39). Wuchsstörungen waren nicht zu beobachten. Sechs Wochen nach der Applikation waren auch bei diesem Herbizid sämtliche Pflanzen letal geschädigt. Bei der **Kontrolle** ließen sich weder Wuchsstörungen, noch abgestorbene Exemplare nachweisen. Lediglich leichte Blattchlorosen traten nach sechs Wochen in Folge von Nährstoffmangel auf.

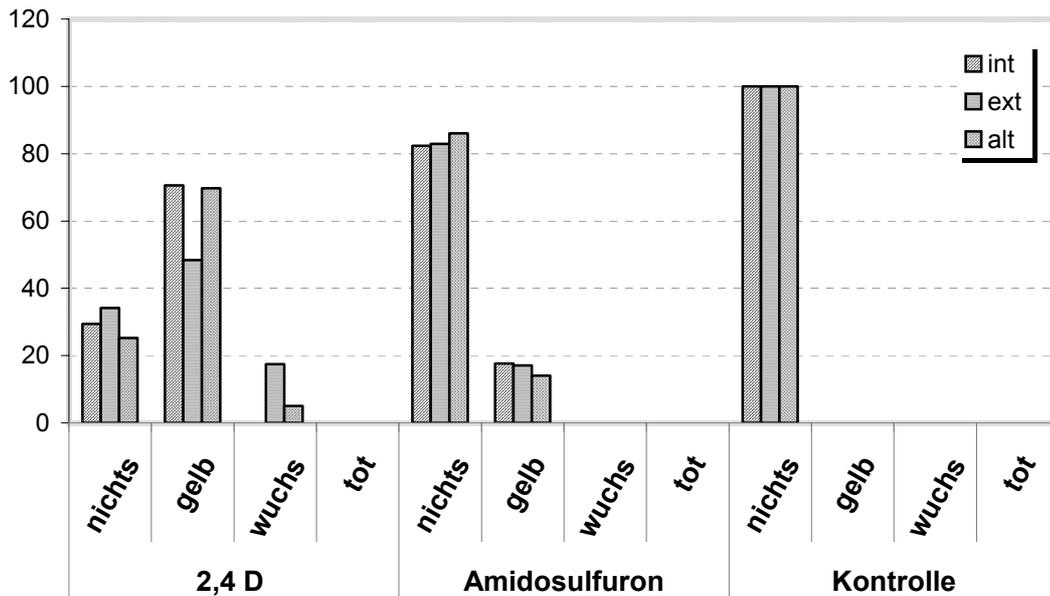


Abb. 39: Wirkung unterschiedlicher Herbizide (Wirkstoffe: 2,4 D und Amidosulfuron) auf *Arabidopsis thaliana* unterschiedlicher Herkunft, 14 Tage nach der Applikation. Es wurden Chlorosen (gelb), Wuchsstörungen (wuchs), letale Schädigungen (tot) und nicht geschädigt (nichts) unterschieden.

5.2.2 *Viola arvensis*

Die *Viola*-Pflanzen aller Herkunftstypen zeigten eine Woche nach Applikation des 2,4-D die gleichen Symptome: Im Vergleich zu den Kontrollpflanzen übermäßig gestreckte, teilweise korkenzieherartig verdrehte Blattstiele mit leicht eingerollten Blatträndern. Bei der zweiten Aufnahme, sechs Wochen nach der Applikation, waren diese Erscheinungen weitgehend verwachsen. Eine anschließende Applikation der verdoppelten Konzentration hatte für alle Pflanzen letale Folgen.

Auch die Reaktion auf das Herbizid „Hoestar“ war sehr einheitlich: Selbst sechs Wochen nach der Applikation konnte bei keinem Herkunftstyp eine Reaktion festgestellt werden, der Wirkstoff hatte also keinen sichtbaren Effekt. Wie bei dem 2,4-D wurde auch hier anschließend die doppelte Wirkstoffkonzentration eingesetzt, die aber nur leichte Blattchlorosen bei allen Herkunftstypen zur Folge hatte. In keinem Fall konnten letale Schädigungen der Pflanzen beobachtet werden. Die Kontrollpflanzen zeigten weder Wuchs- noch Farbveränderungen.

5.3 Keimungstemperatur, Keimungsrate und Vitalität der Samen

5.3.1 *Arabidopsis thaliana*

Keimungsrate

Tab. 31: Mittlere Keimungsraten der Herkunftstypen von *Arabidopsis thaliana* bei unterschiedlichen Temperaturen

t	Int			Ext			Alt			p "Typ"	p "Zeit*Typ"
	Mittel [%]	Stdf.	N	Mittel [%]	Stdf.	N	Mittel [%]	Stdf.	N		
3 °C	36,92	3,62	15	31,79	3,13	20	32,19	2,37	35	0,491	0,000
7 °C	51,15	3,15	15	39,26	2,72	20	34,50	2,06	35	0,000	0,000
10 °C	59,81	4,24	15	41,59	3,67	20	41,13	2,78	35	0,001	0,001
15 °C	58,13	4,79	15	46,80	4,15	20	41,79	3,14	35	0,022	0,032
20 °C	70,49	4,86	15	48,20	4,21	20	40,61	3,18	35	0,000	0,000
25 °C	58,88	4,74	15	50,57	4,11	20	32,20	3,11	35	0,000	0,000
30 °C	17,09	1,41	15	9,99	1,22	20	3,97	0,93	35	0,000	0,000
35 °C	0,00	0,00	15	0,00	0,00	20	0,00	0,00	35	---	---
5 / 15 °C	57,33	4,70	15	50,61	4,07	20	48,83	3,08	35	0,321	0,000

Bei 3 °C erreichte der Herkunftstyp „Int“ die höchste Keimungsrate. „Ext“ und „Alt“ lagen jeweils darunter, doch war dieser Unterschied nicht signifikant (Tab. 31; Abb. 40).

Die mittleren Keimungsraten von *A. thaliana* bei 7° C waren deutlich höher, als bei 3° C. Zwischen den Herkunftstypen konnte ein signifikanter Haupteffekt festgestellt werden, wobei „Int“ eine signifikant höhere Keimungsrate als „Ext“ und „Alt“ aufwies (Tab. 31; Abb. 40).

Bei 10° C stiegen die Keimungsraten im Vergleich zu 7° C noch einmal leicht an. Dabei beeinflusste der Herkunftstyp die Ergebnisse signifikant; die „Int“-Samen wiesen eine signifikant höhere Keimungsrate auf, als „Ext“ und „Alt“ (Tab. 31; Abb. 40).

Bei 15 °C lag nur bei den „Ext“-Samen die Keimungsrate über der von 10 °C. Der Herkunftstyp beeinflusste auch hier die Ergebnisse signifikant, wobei die „Int“-Samen eine höhere Keimungsrate aufweisen, als die „Alt“-Samen (Tab. 31; Abb. 40).

Bei 20 °C erreichten die „Int“-Samen ihr Keimungsmaximum. „Alt“ und „Ext“ blieben dabei im Vergleich zu 15 °C in etwa auf einem Niveau und wiesen damit eine signifikant niedrigere Keimungsrate auf (Tab. 31; Abb. 40).

Die Keimungsrate der „Int“- und „Alt“- Samen hatte bei 25 °C im Vergleich zu 20 °C deutlich abgenommen, wohingegen die Keimungsrate der „Ext“-Samen über den niedrigeren Temperaturstufen lag. Der Herkunftstyp hatte auf die Keimungsrate einen hoch signifikanten Einfluss, dabei wiesen die „Alt“-Samen eine signifikant niedrigere Rate auf, als die der Typen „Ext“ und „Int“ (Tab. 31; Abb. 40).

Die Keimungsrate bei 30 °C war im Vergleich zu allen niedrigeren Temperaturstufen deutlich abgesunken. Dabei unterschieden sich die Keimungsraten der Herkunftstypen hoch signifikant. Samen des „Ext“-Typs keimten zu einem signifikant niedrigeren Anteil als „Int“ und zu einem signifikant höheren Anteil als „Alt“ (Tab. 31; Abb. 40).

Bei 35 °C war bis auf einen gekeimten Samen keinerlei Keimungsaktivität festzustellen.

Der Einfluss der **Wechseltemperatur 5/15 °C** bewirkte bei allen Herkunftstypen relativ einheitlich hohe Keimungsraten. Die „Alt“-Samen wiesen bei Wechseltemperatur ihre maximale Keimungsrate auf. Die Keimungsrate von „Int“ lag deutlich unter dem bei 25 °C erreichten Wert. Die bei den „Ext“-Samen festgestellte Keimungsrate entspricht der bei 25 °C nachgewiesenen Rate (Tab. 31; Abb. 40). Zwischen den Keimungsraten der Herkunftstypen konnten keine signifikanten Unterschiede festgestellt werden.

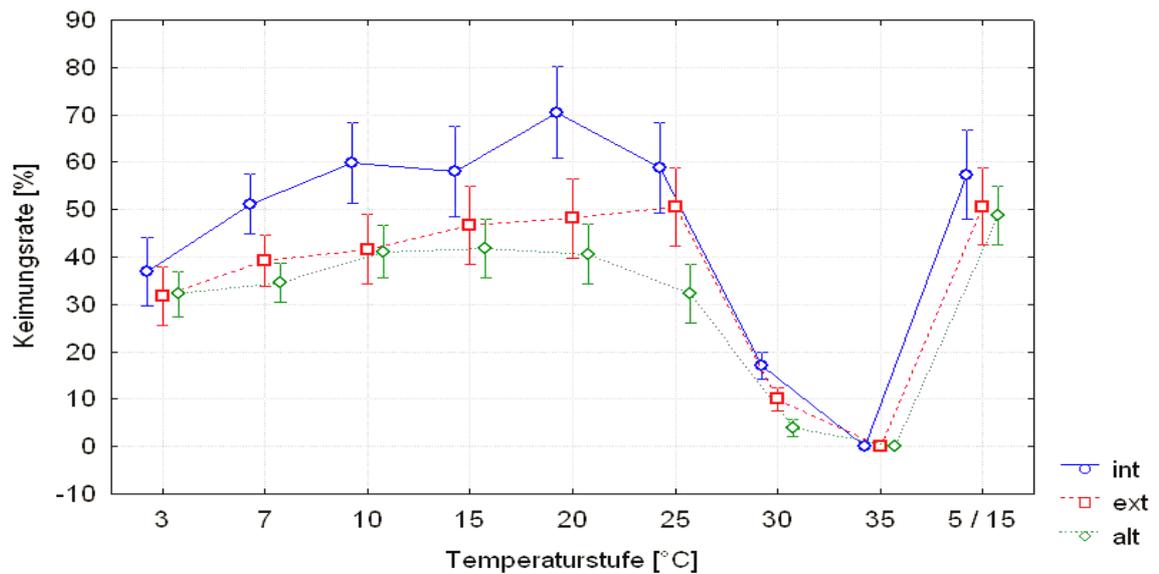


Abb. 40: Mittlere Keimungsraten der Herkunftstypen von *Arabidopsis thaliana* bei unterschiedlichen Temperaturen. Der Herkunftstyp „Int“ wies, mit Ausnahme von 35 °C, immer die höchste Keimungsrate auf.

Keimungsverlauf

Im Keimungsverlauf bei 3 °C erstreckte sich der Schwerpunkt mit der höchsten Keimungsaktivität über die ersten 19 Tage, danach flachte der Kurvenverlauf ab. Es konnten hier signifikante Unterschiede zwischen den Herkunftstypen festgestellt werden ($p < 0,0000$), wobei es sich zeigte, dass die Samen des „Int“-Typs signifikant schneller keimten, als die des Typs „Alt“. Am zwölften Tag nach der Aussaat war nur bei den „Int“-Samen die Hälfte der Keimungsrate überschritten (Abb. 41).

Der Keimungsverlauf bei 7 °C unterschied sich zu der vorangegangenen Temperaturstufe durch eine raschere Keimung. Wie an Abbildung 42 zu erkennen ist, war bereits nach zwölf Tagen die höchste Keimungsaktivität abgeschlossen, was in dem abflachen des Kurvenverlaufes zu erkennen ist. Auch im Keimungsverlauf bei 7° C unterschieden sich die Herkunftstypen hoch signifikant ($p = 0,0000$), wobei vor allem die Samen des Herkunftstyps „Int“ sich mit einem sehr schnellen Anstieg der Keimungsaktivität von den anderen Herkunftstypen abgrenzten. Sie hatten bereits nach fünf Tagen 50 % der Keimungsrate erreicht.

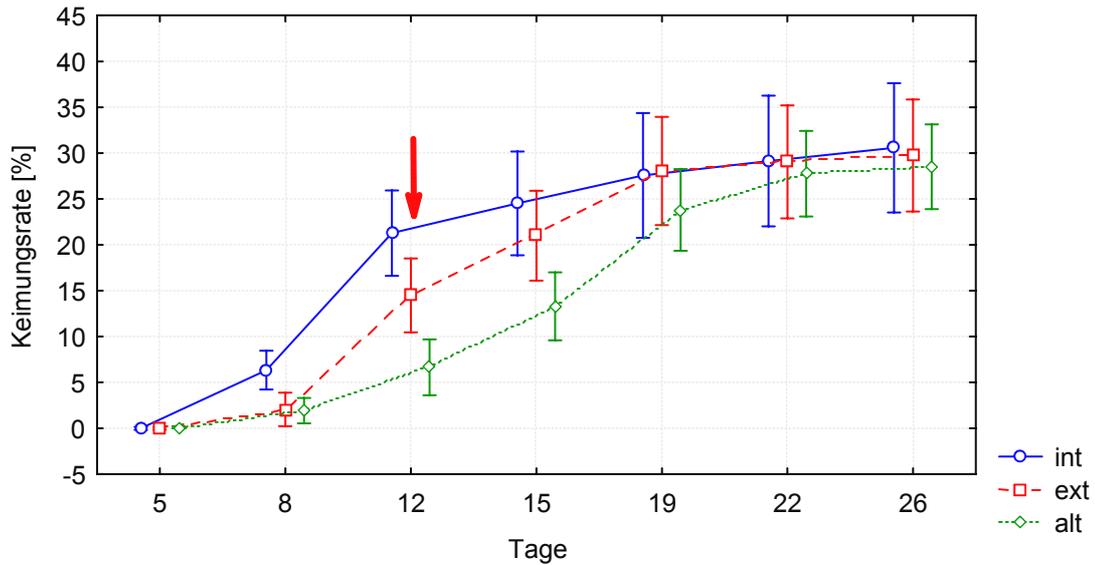


Abb. 41: Keimungsverlauf der drei Herkunftstypen von *Arabidopsis thaliana* bei 3 °C während der ersten 26 Tage. Charakteristisch für die Samen des Herkunftstyps „Int“, war der schnelle Keimungsbeginn.

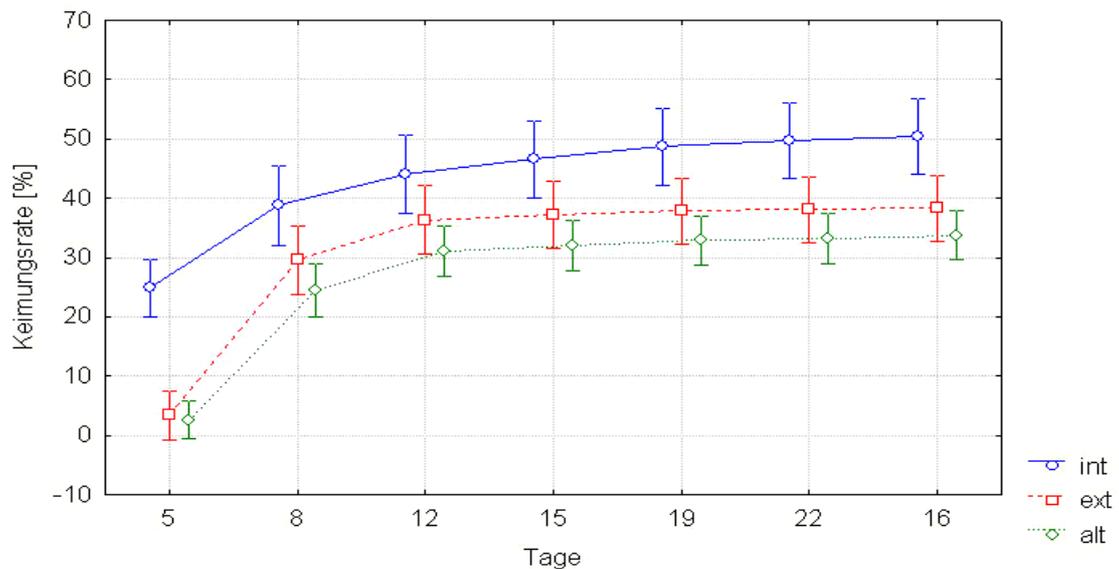


Abb. 42: Keimungsverlauf der drei Herkunftstypen von *Arabidopsis thaliana* bei 7 °C während der ersten 26 Tage. Charakteristisch für die Samen des Herkunftstyps „Int“, waren der schnelle Keimungsbeginn und die erhöhte Keimungsrate.

Die Keimungsaktivität bei 10 °C stieg im Vergleich zu der bei 7 °C deutlich schneller an (Abb. 43). Bereits nach fünf Tagen waren über 20 Prozent der Samen gekeimt. Die höchste Keimungsaktivität erstreckte sich über die ersten acht bis zwölf Tage. Dabei unterschieden sich die Samen der unterschiedlichen

Herkunftstypen im zeitlichen Verlauf ihrer Keimung signifikant ($p = 0,0015$), wobei sich vor allem, wie bei 3 °C und 7 °C, die schnellere Keimung der „Int“-Samen bemerkbar machte. Nach zwei Tagen waren sie bereits zu 21,4 Prozent im Vergleich zu 4,2 Prozent („Alt“) und 0,3 Prozent („Ext“) gekeimt.

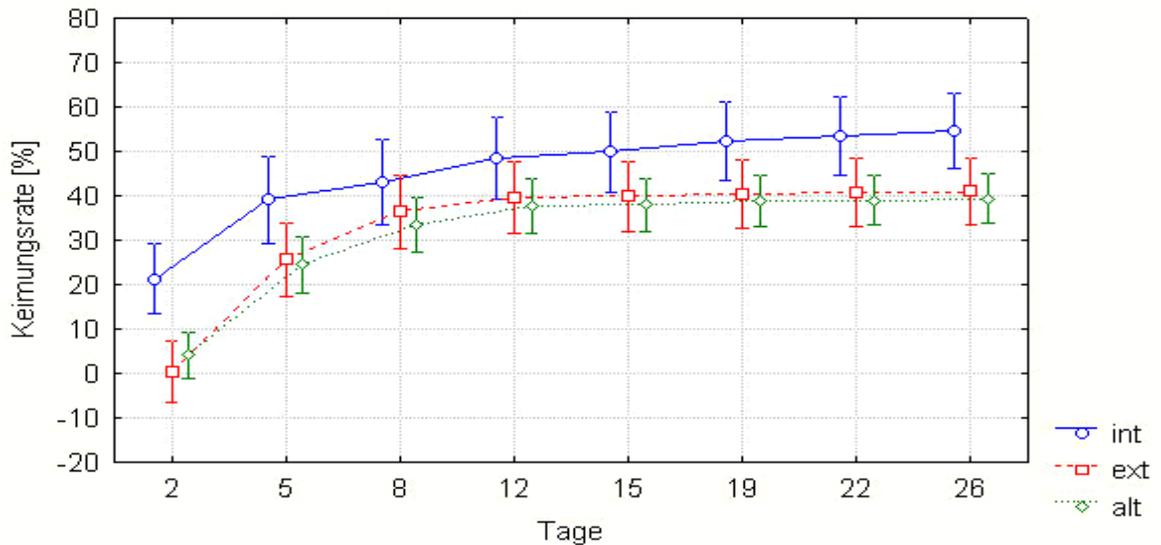


Abb. 43: Keimungsverlauf der drei Herkunftstypen von *Arabidopsis thaliana* bei 10 °C während der ersten 26 Tage. Charakteristisch für die Samen des Herkunftstyps „Int“, waren der schnelle Keimungsbeginn und die erhöhte Keimungsrate.

Der Keimungsverlauf bei 15 °C unterschied sich zum Verlauf bei 10 °C. Nach zwei Tagen war noch kein Same gekeimt, wohingegen nach fünf Tagen bei den Herkunftstypen „Ext“ und „Alt“ der Anteil gekeimter Samen höher war, als bei 10 °C. Der Zeitraum höchster Keimungsaktivität erstreckte sich über die ersten zwölf Tage. Die Herkunftstypen unterschieden sich auch bei dieser Temperaturstufe in ihrem zeitlichen Keimungsverhalten signifikant ($p = 0,0316$). Die um ca. 11 Prozent höhere Keimungsrate der „Int“-Samen gegenüber den Samen des „Ext“-Typs hatte sich bereits nach fünf Tagen ausgeprägt. Danach wiesen alle Herkunftstypen einen annähernd ähnlichen Keimungsverlauf auf (Abb. 44).

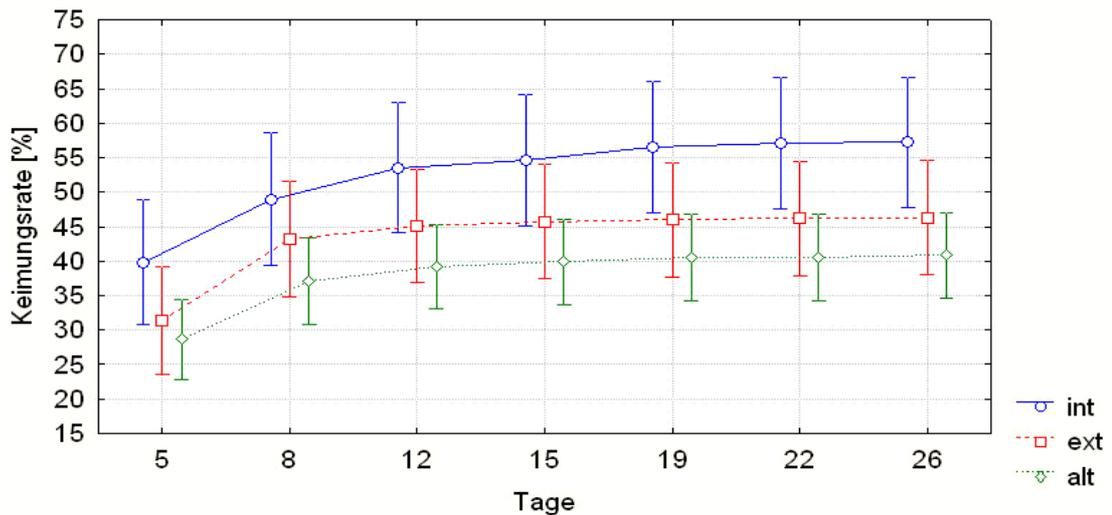


Abb. 44: Keimungsverlauf der drei Herkunftstypen von *Arabidopsis thaliana* bei 15 °C während der ersten 26 Tage. Charakteristisch für die Samen des Herkunftstyps „Int“ war die erhöhte Keimungsrate.

Bei 20 °C zeigte der Keimungsverlauf einen sehr steilen Anstieg mit der höchsten Keimungsaktivität innerhalb der ersten fünf Tage. Bereits nach zwei Tagen hatten die Samen aller Herkunftstypen über zwei Drittel der endgültigen Keimungsrate erreicht. Wie in der vorangegangenen Temperaturstufe wiesen die Samen der drei Herkunftstypen signifikante Unterschiede im zeitlichen Keimungsverlauf auf ($p = 0,0009$). Die Samen des „Int“-Typs zeigten einen deutlich stärkeren Anstieg in der Keimungsrate, als „Ext“ und „Alt“ (Abb. 45).

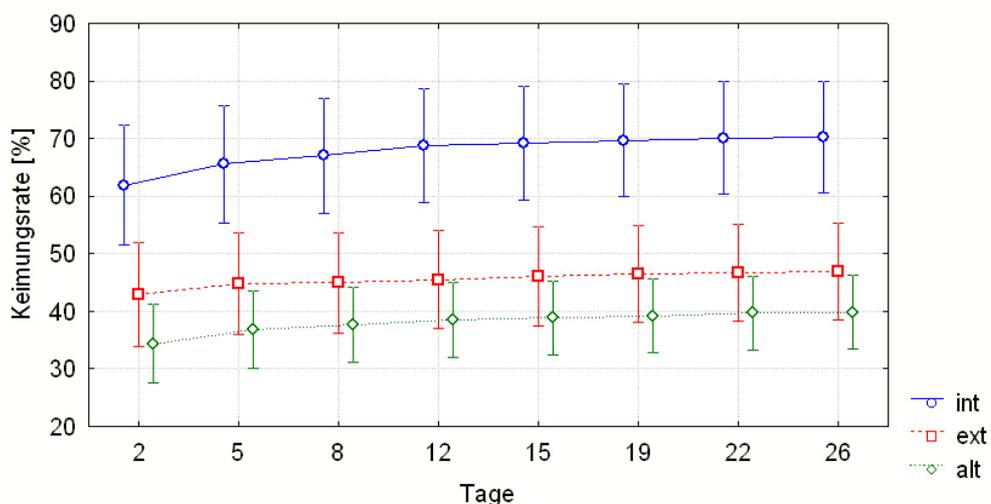


Abb. 45: Keimungsverlauf der drei Herkunftstypen von *Arabidopsis thaliana* bei 20 °C während der ersten 26 Tage. Charakteristisch für die Samen des Herkunftstyps „Int“, waren der schnelle Keimungsbeginn und die erhöhte Keimungsrate.

Die maximale Keimungsaktivität beschränkte sich auch bei **25 °C** auf die ersten fünf bis acht Tage. Dabei zeigten die Samen der Herkunftstypen hoch signifikante Unterschiede im zeitlichen Verlauf der Keimung ($p = 0,0000$). In den ersten zwei Tagen wies „Int“ die höchste Keimungsaktivität auf. In den Tagen zwei bis fünf zeigt „Ext“ die stärkste Steigung und „Alt“ in den Tagen fünf bis acht (Abb. 46).

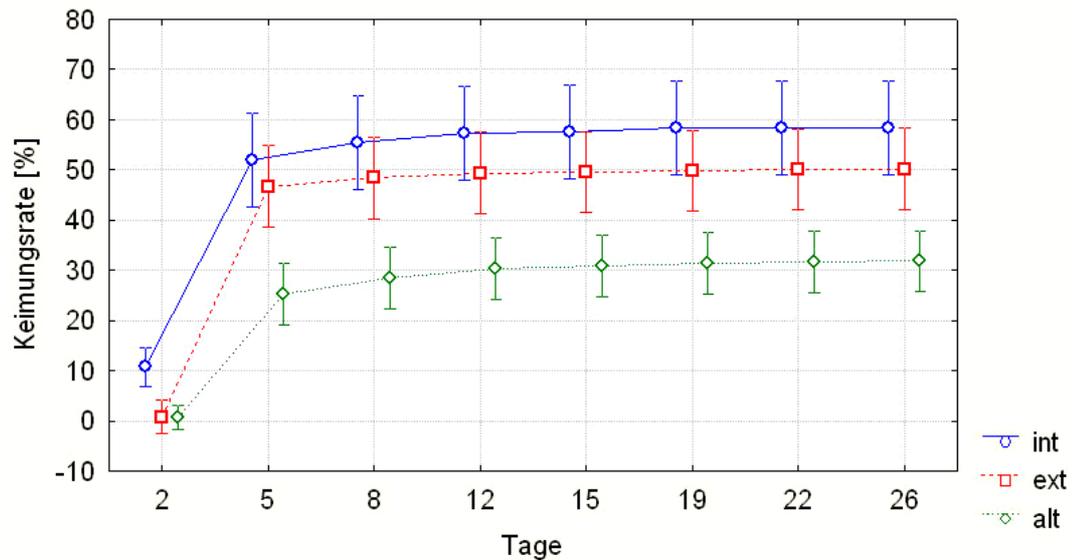


Abb. 46: Keimungsverlauf der drei Herkunftstypen von *Arabidopsis thaliana* bei 25 °C während der ersten 26 Tage. Charakteristisch für die Samen des Herkunftstyps „Int“, waren der schnelle Keimungsbeginn und die erhöhte Keimungsrate.

Bei dem Keimungsverlauf von **30 °C** gab es einen relativ steilen Anstieg in den ersten zwei Tagen und dann einen kontinuierlichen Zuwachs in den nachfolgenden 24 Tagen. Die Samen der Herkunftstypen unterschieden sich hoch signifikant ($p = 0,0000$). Neben der höheren Keimungsrate der „Int“-Samen während der ersten zwei Tage, zeigten die „Int“-Samen auch in den folgenden Tagen eine konstant höhere Keimungsaktivität als die zwei anderen Herkunftstypen (Abb. 47).

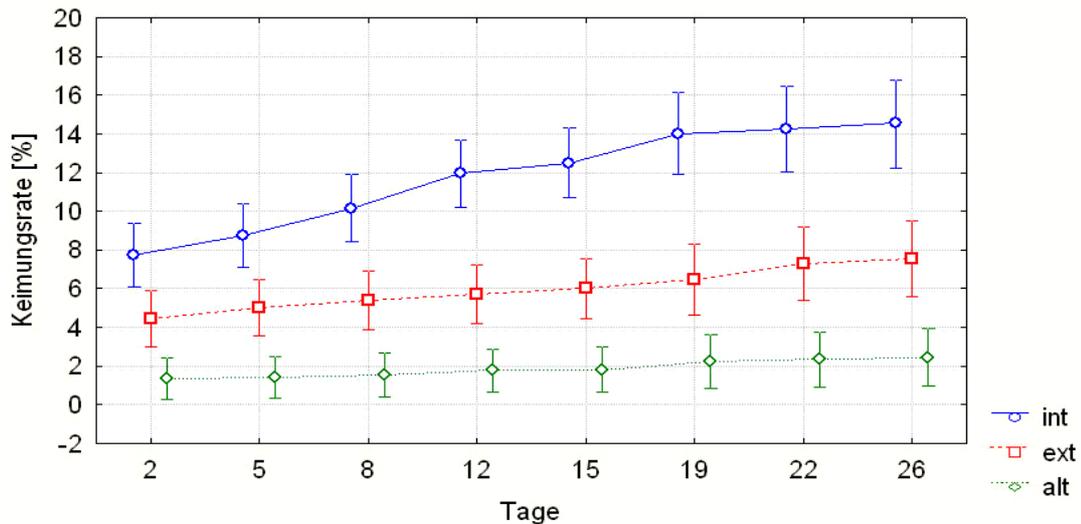


Abb. 47: Keimungsverlauf der drei Herkunftstypen von *Arabidopsis thaliana* bei 30 °C während der ersten 26 Tage. Charakteristisch für die Samen des Herkunftstyps „Int“, waren der schnelle Keimungsbeginn und die erhöhte Keimungsrate.

Obwohl die Keimungsraten der Herkunftstypen bei 5/15 °C Wechseltemperatur relativ einheitlich waren, gab es signifikante Unterschiede im Keimungsverlauf ($p < 0,0000$). Nach einer hohen Keimungsaktivität aller Herkunftstypen in den ersten acht bis zwölf Tagen, zeigten die „Int“-Samen weiterhin eine leichte Keimungsaktivität. Zusätzlich zeichneten sie sich auch generell durch eine schnellere Keimung aus. Nach zwei Tagen wiesen sie mit 18,6 % bereits einen über zweifach höheren Wert als „Ext“ (9,2 %) und „Alt“ (2,8 %) auf (Abb. 48).

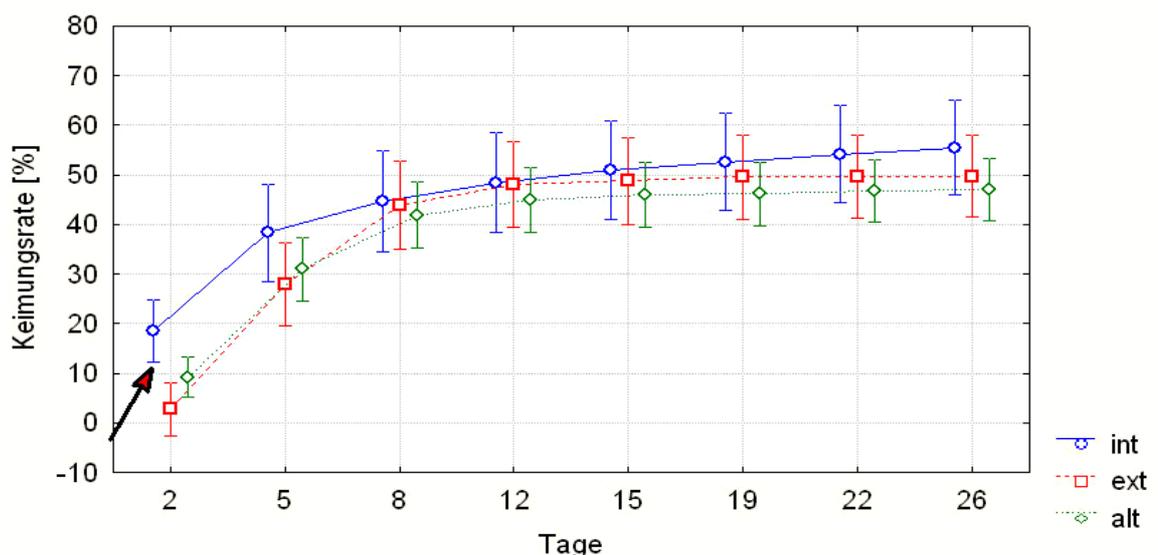


Abb. 48: Keimungsverlauf der drei Herkunftstypen von *Arabidopsis thaliana* bei 5 / 15 °C während der ersten 26 Tage. Charakteristisch für die Samen des Herkunftstyps „Int“, war der schnelle Keimungsbeginn.

5.3.2 *Viola arvensis*

Keimungsrate

Im Vergleich zu *Arabidopsis thaliana* war die Keimungsrate bei *Viola arvensis* niedrig.

Tab. 32: Mittlere Keimungsraten der Herkunftstypen von *Viola arvensis* bei unterschiedlichen Temperaturen.

t	Int			Ext			Alt			p "HT"	p "t*HT"
	Mittel [%]	Stdf.	N	Mittel [%]	Stdf.	N	Mittel [%]	Stdf.	N		
3 °C	0,41	0,18	15	0,23	0,16	18	0,00	0,13	27	0,165	0,354
7 °C	4,01	0,55	15	0,77	0,50	18	0,59	0,41	27	0,000	0,030
10 °C	3,60	0,37	15	0,56	0,34	18	0,07	0,28	27	0,000	0,000
15 °C	1,34	0,29	15	0,67	0,27	18	0,07	0,22	27	0,004	0,055
20 °C	0,11	0,06	15	0,02	0,05	18	0,00	0,04	27	0,434	0,260
25 °C	---	---	15	---	---	18	---	---	27	---	---
30 °C	0,64	0,20	15	0,00	0,18	18	0,00	0,15	27	0,025	0,000
35 °C	0,00	0,00	15	0,00	0,00	18	0,00	0,00	27	---	---
5 / 15 °C	21,31	1,46	15	2,12	1,33	18	3,47	1,09	27	0,000	0,000

Die Samen von *Viola arvensis* wiesen bei 3 °C nur eine sehr geringe, fast zu vernachlässigende Keimungsrate auf (Tab. 30; Abb. 49).

Bei 7 °C war die Keimungsrate leicht angestiegen und wurde durch den Herkunftstyp signifikant beeinflusst. Dabei wiesen die „Int“-Samen eine signifikant höhere Keimungsrate auf als „Ext“ und „Alt“ (Tab. 32; Abb. 49).

Bei 10 °C war die Keimungsrate wieder geringfügig gesunken. Es machte sich der Einfluss des Herkunftstyps signifikant bemerkbar, wobei die „Int“-Samen eine signifikant höhere Keimungsrate aufwiesen, als „Ext“ und „Alt“ (Tab. 32; Abb. 49).

Bei 15 °C war die Keimungsrate der „Int“-Samen im Vergleich zu den niedrigeren Temperaturen stark gesunken. Auch hier hatte der Herkunftstyp einen signifikanten Einfluss auf das Ergebnis, wobei „Int“-Samen eine signifikant höhere Keimungsrate aufwiesen als „Alt“ (Tab. 32; Abb. 49).

Die Keimung kam bei 20 °C, 25 °C, 30 °C und 35 °C praktisch zum Erliegen. Zwischen den Herkunftstypen konnten keine Unterschiede festgestellt werden.

Bei 5/15 °C Wechseltemperatur zeigten die Samen aller Herkunftstypen höhere Keimungsraten, als bei konstanten Temperaturen erreicht wurden (Tab. 32; Abb. 49). Die Herkunftstypen unterschieden sich in ihrem Keimungsvermögen hoch signifikant voneinander, wobei die „Int“-Samen eine signifikant höhere Keimungsrate aufwiesen, als „Ext“ und „Alt“.

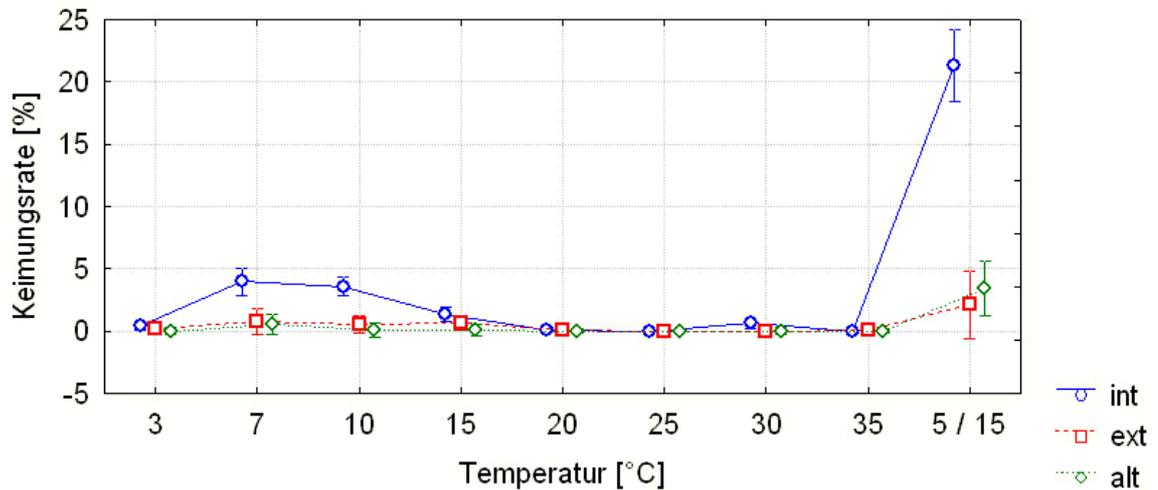


Abb. 49: Mittlere Keimungsraten der Herkunftstypen von *Viola arvensis* bei unterschiedlichen Temperaturen. Nur die Samen des Herkunftstyps „Int“ wiesen bei konstanten Temperaturen eine geringe Keimungsaktivität auf.

Keimungsverlauf

Der Keimungsverlauf lässt sich bei 7 °C aufgrund mangelnder Keimungsaktivität lediglich für „Int“-Samen beschreiben. Hier fand in der ersten Woche ein steiler Anstieg statt. In den folgenden fünf Wochen liefen nur wenige weitere Samen auf (Abb. 50).

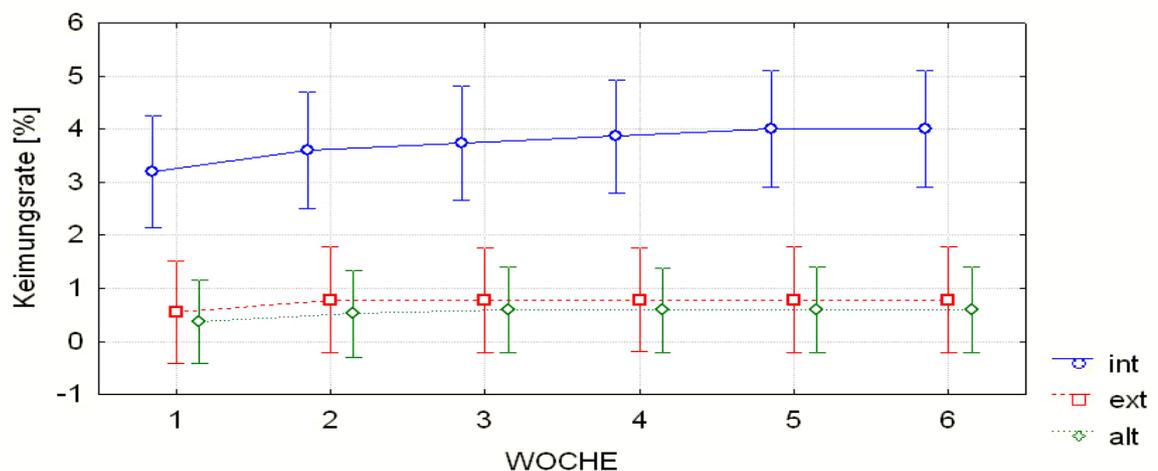


Abb. 50: Keimungsverlauf der drei Herkunftstypen von *Viola arvensis* bei 7 °C.

Der Keimungsverlauf ließ sich bei 10 °C aufgrund der geringen Keimung lediglich bei für „Int“ Samen beschreiben und zeigte über sechs Wochen eine kontinuierliche Keimungsaktivität die in den letzten zwei Wochen langsam abnimmt (Abb. 51).

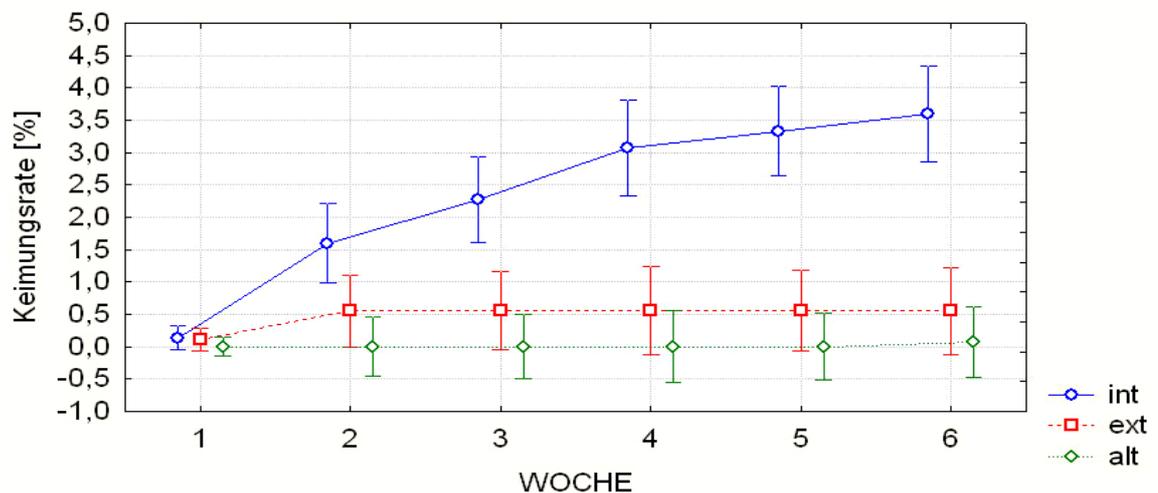


Abb. 51: Keimungsverlauf der drei Herkunftstypen von *Viola arvensis* bei 10 °C.

Bei 15 °C zeigte der Keimungsverlauf nur in den ersten zwei Wochen eine geringe Keimungsaktivität, in den letzten vier Wochen keimten keine weiteren Samen.

Ein Keimungsverlauf kann bei 20 °C, 25 °C, 30 °C und 35 °C aufgrund der geringen Keimung nicht beschrieben werden.

Bei 5/15 °C Wechseltemperatur zeigten die Samen in der zweiten Woche die höchste Keimungsaktivität, die auch bis in die sechste Woche nicht vollständig abbrach. Die Samen der unterschiedlichen Herkunftstypen wiesen einen signifikant unterschiedlichen Keimungsverlauf auf ($p < 0,000$). Dabei hatten vor allem die „Int“-Samen in der zweiten Woche den stärksten Anstieg in der Keimungsrate (Abb. 52).

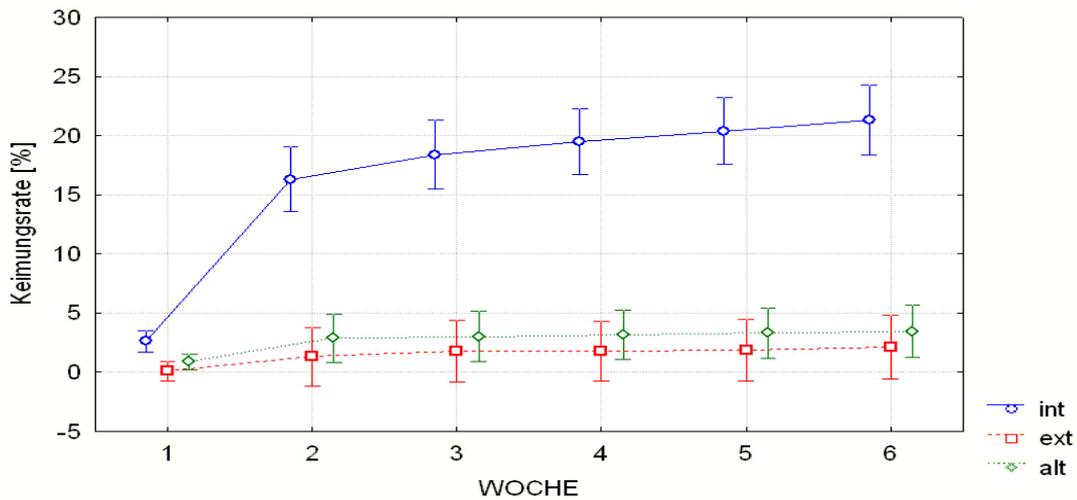


Abb. 52: Keimungsverlauf der drei Herkunftstypen von *Viola arvensis* bei 5 / 15 °C Wechseltemperatur.

5.3.3 Vitalität

Arabidopsis thaliana

Der im Anschluss an die Keimungsversuche durchgeführte Tetrazoliumtest ergab unterschiedliche Anteile toter Samen zwischen den Temperaturstufen, vor allem aber auch zwischen den Herkunftstypen ($p = 0,0046$; Abb. 53). Mit Ausnahme der Temperaturstufe 30 °C wiesen die „Int“-Samen immer den höchsten Anteil toter Samen an den zu Versuchsbeginn in den Keimschalen befindlichen Samen auf. Dies zeigt sich auch im Mittel aller Temperaturstufen: Mit einem Anteil von 32 % haben die „Int“-Samen nach sechs Wochen Klimaschrank deutlich mehr tote Samen als „Alt“ mit 27,4 % und „Ext“ mit 19,2 %. „Alt“ und „Ext“ wiesen die höchste Mortalität bei 30 °C auf, wohingegen die der „Int“-Samen bei dieser Temperatur mit 30,2 % unter dem Mittel liegt. Die „Int“-Samen wiederum hatten den größten Anteil toter Samen bei der Wechseltemperatur, wo „Ext“ und „Alt“ vergleichsweise geringe Werte aufwiesen (Tab. 33).

Tab. 33: Anteil toter Samen [%], bezogen auf die ursprüngliche Gesamtsamenzahl nach den Keimungsversuchen bei *Arabidopsis thaliana*.

Typ	N	3 °C		10 °C		20 °C		30 °C		5 / 15 °C		MW
		MW [%]	Stdf.									
int	30 á 50	34,42	7,00	31,16	6,66	28,32	6,32	30,21	7,17	35,95	6,56	32,01
alt	70 á 50	33,97	4,58	22,62	4,36	23,07	4,14	36,29	4,70	21,01	4,30	27,39
ext	40 á 50	19,06	6,07	20,66	5,76	14,21	5,47	26,80	6,21	15,28	5,68	19,20
MW:		29,15		24,81		21,87		31,10		24,08		

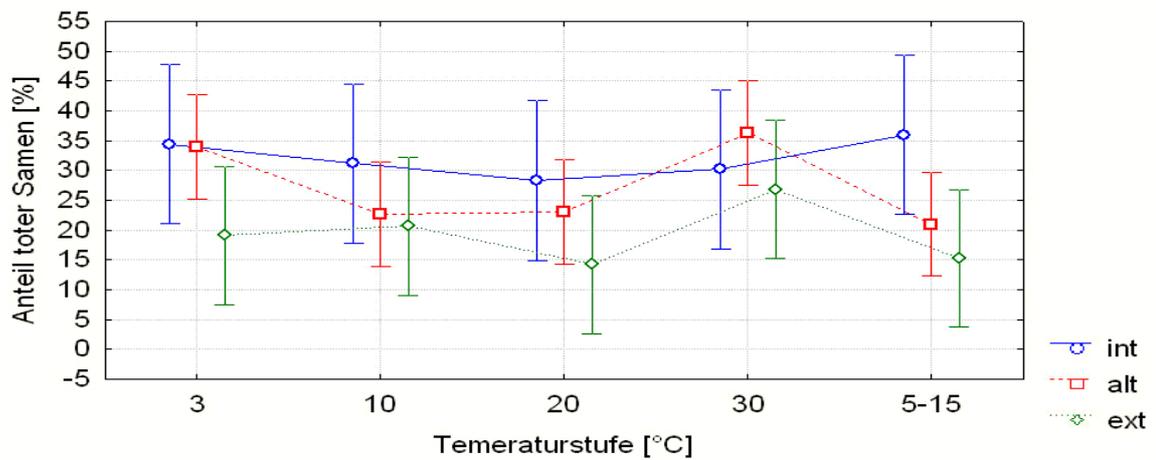


Abb. 53: Totsamenanteil [%] bei *Arabidopsis thaliana* – Samen unterschiedlicher Herkunftstypen nach dem Keimungsversuch.

Viola arvensis

Der Totsamenanteil bei *Viola arvensis* steht im engen Zusammenhang mit der Temperaturstufe ($p = 0,0021$; Tab. 34; Abb. 54). Dabei wiesen die Samen sowohl bei der niedrigsten, als auch bei den höheren Temperaturstufen erhöhte Anteile toter Samen auf. Das Maximum lag mit 36,2 % bei 3 °C, sank auf das bei 10 °C liegende Minimum von 14,9 % ab und stieg dann wieder kontinuierlich mit zunehmender Temperatur an. Die Samen der einzelnen Herkunftstypen unterschieden sich hierbei nicht signifikant, doch zeigten die „Int“-Samen im Vergleich zu „Ext“ und „Alt“ bei den Temperaturstufen 20 °C und 30 °C deutlich erhöhte Totsamenanteile. Dafür wiesen sie nach 5/15 °C Wechseltemperatur einen vergleichsweise niedrigen Anteil toter Samen auf.

Tab. 34: Anteil toter Samen [%] nach den Keimungsversuchen bei *Viola arvensis*.

Typ	N	3 °C		10 °C		20 °C		30 °C		5 / 15 °C		MW
		MW [%]	Stdf.									
int	50 á 25	35,29	8,23	16,33	8,23	30,32	8,23	35,18	8,23	24,97	8,23	28,42
alt	62 á 25	36,28	7,52	11,08	7,52	16,13	6,96	21,67	7,52	34,45	7,52	23,92
ext	90 á 25	36,92	6,14	17,42	6,14	10,72	6,14	23,23	6,14	37,15	6,14	25,09
MW:		36,16		14,94		19,06		26,69		32,19		

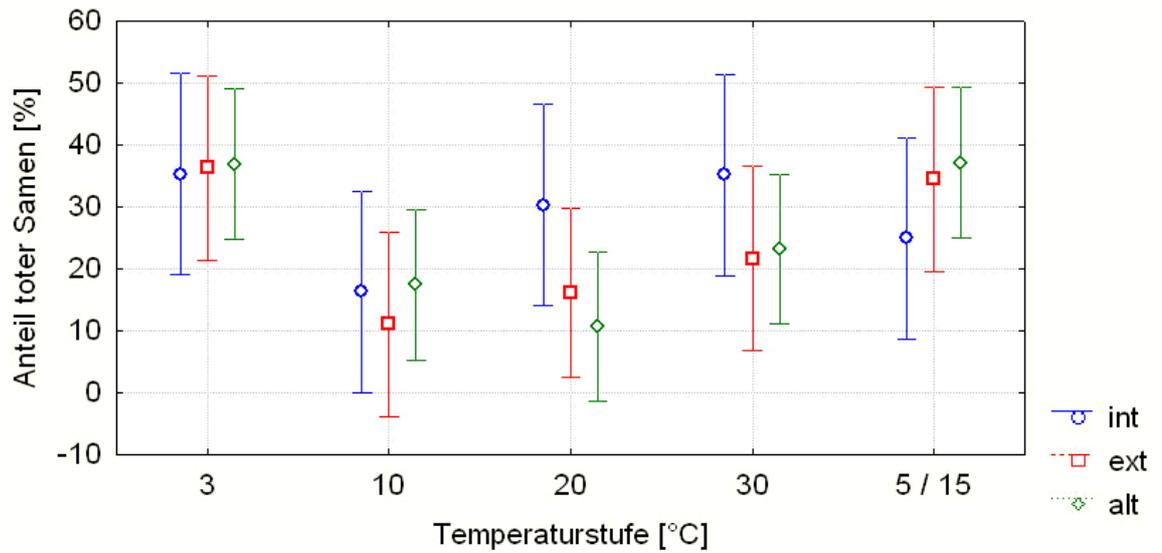


Abb. 54: Totsamenanteil [%] bei *Viola arvensis* – Samen unterschiedlicher Herkunftstypen nach dem Keimungsversuch.

6 Diskussion

Arabidopsis thaliana

Allgemeine Entwicklung

Die Samen keimten in der dritten Mai-Woche, weitgehend abgestorben waren die Pflanzen acht Wochen später. Die Entwicklung der oberirdischen Biomasse bei *Arabidopsis thaliana* wurde in erster Linie von den verfügbaren Nährstoffen und der Lichtintensität förderlich beeinflusst. Dabei nahm von Ernte zu Ernte der Anteil der Gesamtblattmasse ab und die Sprossachsenmasse zu. Ab der dritten Ernte stieg der Anteil seneszenten Biomasse sprunghaft an und zur vierten Ernte waren alle Pflanzen größtenteils abgestorben, was sich ebenfalls in der Abnahme der oberirdischen Biomasse bei den Varianten L^+/N^+ und L^-/N^- zeigte. In diesen Fällen bewirkten Zersetzung seneszenten Teile und Samenfall eine scheinbare Abnahme der oberirdischen Biomasse.

Oberirdische Biomasse

Nach SILVERTOWN & CHARLESWORTH (2001) wird die Fitness einer Pflanze stark von ihrer Größe beeinflusst, da die Beziehung Pflanzengröße / Samenzahl linear ist und somit große Individuen mehr Samen bilden können. Zwischen den Herkunftstypen von *Arabidopsis thaliana* traten dabei einige Unterschiede auf. Pflanzen des „Ext“-Typs wiesen insgesamt die signifikant niedrigste oberirdische Biomasse auf. Pflanzen intensiv bewirtschafteter Flächen wiesen im Mittel bei Ernte zwei bis vier die höchste oberirdische Biomasse auf, deren Zusammensetzung zusätzlich den signifikant höchsten Sprossachsenmasseanteil bzw. niedrigsten Blattmasseanteil aufwies. Dieses Ergebnis wird durch das Verhältnis Gesamtblattfläche zu Biomasse (LAR) ergänzt. Hier wiesen die „Int“-Typen die geringste Fläche pro oberirdischer Biomasse auf, zeigten aber bei dem Verhältnis Gesamtfläche zu Blattmasse mittlere Werte. Das Verhältnis Blattmasse : Sprossachsenmasse verschiebt sich im Lebenszyklus von *Arabidopsis thaliana* immer mehr in Richtung Sprossachsenmasse, da mit dem Beginn der Samenproduktion die Blätter in die seneszente Phase eintreten (Art mit „determiniertem Wachstum“, vgl. LARCHER (1995)). In Verbindung mit der höheren oberirdischen Biomasse legt das die Vermutung nahe, dass Pflanzen des „Int“-

Typs den Lebenszyklus schneller durchlaufen und zu den Ernteterminen ein Masseverhältnis aufwiesen, das von den anderen Herkunftstypen erst zu einem späteren Zeitpunkt erreicht wurde. Damit einher geht die zeitliche Entwicklung von Blattfläche, Blattzahl und Blattgröße bei *Arabidopsis thaliana*. Der Typ „Int“ wies in den ersten beiden Ernten die höchste Blattzahl auf. Da sich dies nicht durch eine höhere Gesamtfläche bemerkbar machte, lässt das auf eine geringere durchschnittliche Blattgröße schließen. Zur dritten Ernte verlor sich der Vorsprung den anderen Herkunftstypen gegenüber. Pflanzen des „Int“-Typs zeigten zu diesem Termin bereits eine Abnahme der Gesamtfläche und die geringste Blattgröße. Das deutet gleichfalls auf eine schneller fortschreitende Entwicklung der Pflanze hin, in der die großen grundständigen Rosettenblätter verfallen und lediglich kleinere sprossbürtige Blätter anzutreffen sind. Dass unterschiedliche Ökotypen von *Arabidopsis thaliana* auf bestimmte Umweltbedingungen mit unterschiedlich schnellen Lebenszyklen reagieren belegten auch PIGLIUCCI & SCHLICHTING (1998). Neue Untersuchungen belegen, dass *Arabidopsis thaliana* im Schatten ein verstärktes Streckungswachstum des Sprosses und einen zeitigeren Blühtermin zeigen (BOTTO & SMITH 2002). Da bei *Arabidopsis thaliana* auch der Spross mit den unreifen Schoten photosynthetisch aktiv ist, gelingt es den Pflanzen des „Int“-Typs möglicherweise auf diese Art in dichten Kulturbeständen die günstigeren Lichtbedingungen der oberen Bereiche zu nutzen. Der von BOTTO & SMITH (2002) beschriebene Einfluss des Faktors Licht konnte in dem vorliegenden Experiment nicht zwischen den Versuchsvarianten, sondern zwischen den Herkunftstypen nachgewiesen werden. Die „Int“-Pflanzen zeigten unabhängig von der Versuchsvariante das von den genannten Autoren beschriebene Erscheinungsbild. Das lässt den Schluss zu, dass es sich hierbei nicht um phänotypische Plastizität, sondern um genotypisch bedingte Veränderungen handelt. Dass zwischen den Versuchsvarianten keine entsprechenden Effekte beobachtet wurden, kann u. a. in der Art der Schattierung begründet liegen. BOTTO & SMITH (2002) simulierten den Schatten mithilfe veränderter hellrot/dunkelrot-Anteile in der Strahlung, wohingegen im vorliegenden Experiment lediglich mit Schattierungsmatten gearbeitet wurde.

Einen weiteren Hinweis auf einen verkürzten Lebenszyklus der „Int“-Typen wurde von einem erhöhten Anteil seneszenten Biomasse erwartet. Diese Vermutung

wurde nicht bestätigt, da die seneszenten Masseanteile der Herkunftstypen keine nennenswerten Unterschiede aufzeigten. Hierfür könnte aber die Ursache in den relativ hinfälligen, dünnen Rosettenblättern der Pflanzen liegen. Diese Blätter waren zu den Ernteterminen häufig schon soweit in Zersetzung begriffen, dass sie nur zu geringen Anteilen als seneszente Biomasse geborgen und ausgewertet werden konnten. Somit sinkt bei einer weit fortgeschrittenen Zersetzung der Rosettenblätter der Anteil seneszenter Biomasse.

Licht und Dünger

Auch in der Reaktion auf die Versuchsfaktoren Licht und Dünger unterschieden sich die Herkunftstypen teilweise erheblich. Pflanzen des „Alt“-Typs zeigten bei dem Verhältnis Gesamtblattfläche zu Blattmasse kaum einen Düngel-Effekt. Lediglich die Lichtintensität war für die Blattdicke entscheidend, wobei unter starker Schattierung die typischen dünnen „Schattenblätter“ gebildet wurden, bei denen nach LARCHER (1995) das Palisadenparenchym extrem reduziert und die interzellulären Zwischenräume vergrößert sind. Bei „Ext“ und „Int“ hatte die Düngung bei geringer Schattierung unterschiedliche Effekte zur Folge. Während die Blätter der „Int“-Pflanzen bei der L^+/N^+ - Variante mit Abstand am dicksten waren (Ernte 3), wiesen die „Ext“-Pflanzen bei der Variante L^+/N^- die dicksten Blättern auf, was die hohe Signifikanz der Interaktion $HT*N*L$ erklärt.

Bei dem seneszenten Masseanteil hoben sich die „Alt“-Pflanzen hervor. Im Gegensatz zu den anderen Herkunftstypen bildeten sie zur dritten Ernte den größten Anteil seneszenter Biomasse nicht bei der Variante L^+/N^- , sondern bei L^+/N^+ und L^-/N^- . Die Ursache für diese Abweichung findet sich in der unterschiedlichen Interaktion von Licht mit Dünger bei dem „Alt“-Typ. Im Gegensatz zu den anderen Typen hemmte unter stark schattierten Bedingungen eine gute Nährstoffversorgung die Bildung seneszenter Masse. Das gibt einen Hinweis darauf, dass diese Pflanzen an diese Bedingungen nicht optimal angepasst sind und nur langsam im Lebenszyklus voranschreiten. Im Vergleich zu den anderen Herkunftstypen, die unter dunklen, nährstoffreichen Bedingungen den höchsten Anteil seneszenter Biomasse aufwiesen, zeigten die „Alt“-Pflanzen am ehesten im nährstoffreichen, hellen Milieu Verfallserscheinungen. PIGLIUCCI & SCHLICHTING (1998) untersuchten verschiedene Ökotypen von *Arabidopsis thaliana*

unter unterschiedlichen Nährstoffkonzentrationen und fanden neben phänotypischen Unterschieden auch genetische. Somit scheint sich *Arabidopsis thaliana* an bestimmte Umweltbedingungen relativ schnell nicht nur phänotypisch, sondern auch genetisch anpassen zu können.

Samenzahl

Als für den Fortbestand einer Art wichtiger Parameter ist die Anzahl der Samen zu werten, die eine Pflanze bilden kann. Da die Sprossgröße bei *Arabidopsis thaliana* in direktem Zusammenhang mit der Anzahl der gebildeten Blüten bzw. Früchte steht, kann sie auch als Anhaltspunkt für die Gesamtmenge der gebildeten Samen gewertet werden und somit auch Auskunft über die Fitness geben (vgl. SILVERTOWN & CHARLESWORTH (2001)). Pflanzen intensiv genutzter Äcker wiesen im Mittel einen signifikant höheren Anteil Sprossachsenmasse auf. Dieses Muster zeigte sich konstant über alle Versuchsvarianten bei der zweiten und dritten Ernte. In Verbindung damit waren die Samen von „Int“ bei allen Versuchsvarianten signifikant leichter als bei „Ext“ und „Alt“. Das bedeutet, dass „Int“-Pflanzen in kürzerer Zeit besonders viele, aber kleinere Samen bilden können. Neben dem Nutzungstyp hatte nur der Faktor Licht signifikanten Einfluss auf das Tausendkorngewicht. Pflanzen mit hohem Lichtgenuss bildeten schwerere Samen aus. Möglicherweise nutzen sie die höhere Assimilationsrate zu einer erhöhten Reservestoffeinlagerung in den Samen. Auch OROZCO-SERGOVIA et al. (2000) wiesen für unter dunkelroter Bestrahlung heranreifende Samen geringere Gewichte nach. Die Nährstoffversorgung hatte nur einen förderlichen Einfluss auf die Anzahl der gebildeten Samen, aber nicht auf deren Gewicht. Da die Ackerwildkräuter intensiv bewirtschafteter Äcker aufgrund der höheren Bestandesdichten stärkerer Beschattung ausgesetzt sind, in der Regel aber eine gute Nährstoffsituation vorliegt, sollte das typische Erscheinungsbild der Pflanzen viele kleine Samen aufweisen.

Keimung

Die Versuche zur Keimung wiesen für Samen von *Arabidopsis thaliana* Keimungsaktivität von 3 °C bis 30 °C nach. Die maximalen Keimungsraten lagen bei 20 °C und 5 / 15 °C Wechseltemperatur. Lediglich 35 °C lag außerhalb des Toleranzbereiches. Diese Befunde decken sich mit den Untersuchungen von

GRIME et al. (1988) und OTTE (1996), die eine Keimung zwischen 7 °C und 31 °C bzw. zwischen 3 °C und 30 °C beschreiben. BASKIN & BASKIN (2001) geben als Keimungsoptimum den Bereich von 10 °C bis 20 °C an, führen aber später Faktoren wie Jahreszeit und Lagerungstemperatur als Ursachen für Veränderungen in Keimungsoptimum und Keimungsrate an (BASKIN & BASKIN 2001).

Wie die Versuche zur Keimung bewiesen, schränkt das verminderte Samengewicht des „Int“-Typs die Keimungsfähigkeit nicht ein. Im Gegenteil – Samen von Pflanzen intensiv bewirtschafteter Standorte wiesen eine signifikant höhere Keimungsrate auf. Das erstreckte sich über alle Temperaturstufen und besonders verstärkt bei 20 °C, es konnte also keine Verschiebung des Keimungsoptimums festgestellt werden. Neben der höheren Keimungsrate unterschied sich der „Int“-Typ von den anderen Herkunftstypen weiterhin durch eine besonders schnelle Keimung. Bei allen Temperaturstufen wiesen die Samen der „Int“-Pflanzen in den ersten Tagen eine überdurchschnittlich schnelle Keimung auf, was auch RENDON & NUNEZ-FARFAN (2001) bei einem Vergleich zweier Ökotypen von *Anoda cristata* („wild“ und „agrar“) für den Agrar-Typ belegen konnten. Es stellt sich die Frage wodurch die höhere Keimungsrate und Keimungsgeschwindigkeit verursacht wird. Zum einen besteht die Möglichkeit, dass weniger Hemmstoffe eingelagert werden und somit die bedingte Dormanz leichter gebrochen wird. Zum anderen stellt auch die Samenschale eine gewisse Barriere im Keimungsverlauf dar, die bei dickschaligen Arten (wie z. B. *Vicia*) eine Dormanz verursachen kann. Da die „Int“-Samen neben der höheren Keimungsrate gleichzeitig auch das niedrigste Tausendkorngewicht aufwiesen, ist es denkbar, dass die Gewichtsdiﬀerenz durch eine dünnere Samenschale bedingt wird. Dem Keimling wird dann eine geringere mechanische Barriere entgegengesetzt und die Radicula kann schneller die Samenschale durchbrechen. FOLEY & FENNIMORE (1998) untersuchten die genetischen Grundlagen der Keimungsruhe bei *Avena fatua* und betonen die große Bedeutung dieses Stadiums im Lebenszyklus der Pflanze. Bei *A. fatua* wird die Dormanz hauptsächlich von nur drei Genen gesteuert. Es ist vorstellbar, dass sich somit die Keimungsruhe bei einem entsprechenden Selektionsdruck verhältnismäßig schnell verändern kann. Im Gegensatz zu HANSSON & WESTERBERG (2002), die in einer verminderten Heterozygotie u. a. ein mögliches Indiz für eine erhöhte Fitness aufgrund

vorangegangener, starker Selektion sehen, wiesen REED & FRANKHAM (2003) anhand von 36 untersuchten Datensätzen eine hoch signifikante Korrelation zwischen Heterozygotie und Fitness auf der Populationsebene nach. Ein Verlust an Heterozygotie führte in ihren Untersuchungen zu einer verminderten Fitness.

Als weitere mögliche Ursache für das geringere Samengewicht der „Int“-Typen kommt eine Einsparung an Endosperm in Betracht, was den reproduktiven Aufwand der Pflanze pro Samen senken würde. Durch die verbesserte Nährstoffsituation auf intensiv bewirtschafteten Äckern ist es wahrscheinlich, dass die Keimlinge weniger Nährstoffreserven in der Etablierungsphase zum Überleben benötigen, als auf den ruderalen, armen Standorten ihrer ursprünglichen Herkunft. OROZCO-SERGOVIA et al. (2000) wiesen dunkelrote Beleuchtung, wie sie in schattigen Beständen gegeben ist, als eine Ursache kleinerer und leichter Samen nach. Damit könnte das geringere Samengewicht eine Anpassung an schattige Lebensräume darstellen. Die Autoren geben u. a. eine vermehrte Wassereinlagerung als Ursache für die Gewichtsdivergenz an. Da die Samen im hier vorliegenden Versuch bis zur Gewichtskonstanz getrocknet wurden, scheidet das hier aus.

Eine wichtige Folge der erhöhten Keimungsrate stellt der verminderte Sameneintrag in die persistente Samenbank dar. Für den Fortbestand und den Erfolg dieser Art muss das aber nicht von Nachteil sein. Die persistente Samenbank ermöglicht einer Art das Überdauern ungünstiger Zeiträume. Unter moderner, intensiver Landnutzung stellt sich dieser Art aber weniger das Problem ungünstige Jahre zu überbrücken. Für die erfolgreiche Reproduktion ist es vielmehr von Bedeutung verhältnismäßig enge Zeitfenster nutzen, um den Lebenszyklus noch vor der Ernte oder einem Herbizideinsatz zu beenden. Hierfür erscheint es als sinnvoll, wenn der Keimungsprozess bei einem verhältnismäßig weitem Temperaturfenster schnell bei vielen Samen ausgelöst wird. Unterstützt wird das rasche Heranwachsen des Keimlings möglicherweise durch die geringere Samengröße der „Int“-Typen: Nach SWANBOROUGH & WESTOBY (1996) wiesen Keimlinge kleinerer Samen eine höhere Wachstumsrate auf, als die größer. Das ermöglicht der Art, dass immer einige Individuen den richtigen Zeitpunkt treffen und somit das Fortbestehen der Population sichern können. Erkauft wird dieser Vorteil mit dem Risiko bei länger andauernden

Ungunstsituationen die Rückversicherung einer persistenten Samenbank verloren zu haben. Diese Problematik wird durch die Ergebnisse des Vitalitätstestes verstärkt. Samen des „Int“-Typs keimten nicht nur zu einem höheren Prozentsatz, sondern wiesen auch nach dem Experiment einen signifikant höheren Anteil toter Samen auf. Verursacht wurde das Absterben der Samen meist durch eine Infizierung mit Pilzen, deren Hyphen und Sporenkapseln unter dem Binokular deutlich zu erkennen waren. Das unterstreicht wiederum die Vermutung, dass eine dünnere Samenschale die Veränderungen in Keimungsrate und Samengewicht bedingt, da eine dünnwandige Samenschale Infektionen gegenüber einen geringeren Schutz darstellt als eine dickere.

Bei der Interpretation dieser Ergebnisse ist auch die Gewinnung der Mutterpflanzen aus der Samenbank zu berücksichtigen. Da die Pflanzen des Typs „Alt“ nur aus mindestens 30 Jahre alten Samenbanken gewonnen werden konnten, ist nicht auszuschließen, dass damit eine gewisse Selektion verbunden war (vgl. MORRIS et al. 2002), denn es wurden nur Individuen erfasst, die in der Lage waren persistente Samen zu bilden, welche diesen Zeitraum überstehen konnten. Die Tatsache, dass die „Ext“-Samen, welche nicht dieser Einschränkung unterlagen, im Experiment ähnlich wie die „Alt“-Samen reagierten oder zumindest zwischen „Int“ und „Alt“ lagen zeigt jedoch, dass der Einfluss dieser Selektion für die Interpretation der Ergebnisse vernachlässigt werden kann.

Ein weiteres Problem der Probenahme ist die geographische Entfernung der einzelnen Probeflächen. Hier ist, ähnlich dem Alter der Diasporenbank, die weitläufige Übereinstimmung von „Ext“ und „Alt“ zu beachten, die aber mit den Schwerpunkten ihrer Probeflächen ebenfalls ca. 25 km voneinander entfernt lagen. Im Einklang damit stellen sich die Ergebnisse der genetischen Untersuchungen dar (SCHUBERT et al. 2002): Pflanzen des „Ext“ und des „Alt“-Typs unterschieden sich deutlich voneinander unabhängig davon, ob ihre Herkunft wenige hundert Meter oder 25 Kilometer voneinander entfernt lag. Dass sie bei den Experimenten trotzdem größtenteils einheitliche Ergebnisse aufwiesen ist ein weiterer Beleg für den Einfluss der durch die Bewirtschaftungsweise bedingten Selektion auf die untersuchte Art.

Herbizide

Arabidopsis thaliana erwies sich beiden getesteten Herbiziden gegenüber als äußerst sensitiv. Dabei schien v. a. auch die Morphologie der Blätter von Bedeutung zu sein. Auf den mit Haaren besetzten Blättern verbleibt die Wirkstofflösung besonders effizient auf der Blattoberfläche und wird somit besser aufgenommen.

Viola arvensis

Allgemeine Entwicklung

Die Biomasseentwicklung bei *Viola arvensis* stieg von der ersten Ernte bis zur dritten kontinuierlich an und erreichte dort das Maximum. Der Abfall zur vierten Ernte wurde durch Samenfall und die Zersetzung seneszenten Teile bedingt. Weiterhin war es kompliziert die reich verzweigten, über 40 cm langen Pflanzen zur dritten Ernte voneinander zu trennen, was durch Beschädigungen der verbliebenen Exemplare den Gewichtsverlust zur vierten Ernte erklären könnte.

Oberirdische Biomasse

Bei der ersten Ernte bestand die oberirdische Biomasse überwiegend aus Blattmasse, deren Anteil kontinuierlich zu jeder weiteren Ernte hin abnahm. Am Zuwachs der oberirdischen Biomasse zur zweiten Ernte waren Gesamtblattmasse und Sprossachsenmasse gleichermaßen beteiligt. Die Gesamtblattmasse erreichte bei der zweiten Ernte das Maximum und blieb zur dritten Ernte hin relativ konstant, wobei die Gesamtblattfläche sogar leicht abnahm. Der Zuwachs an oberirdischer Biomasse zur dritten Ernte bestand vor allem aus generativen Organen und Sprossachsenmasse. Zur vierten Ernte war der Anteil hinfälliger Biomasse sehr stark angewachsen, obwohl immer noch Sprossspitzen mit Blüten gebildet wurden.

Bei der Entwicklung der oberirdischen Biomasse fanden sich einige signifikante Unterschiede zwischen den untersuchten Herkunftstypen. Obwohl sie sich in der Menge der gebildeten oberirdischen Biomasse nur unerheblich unterschieden, traten doch Unterschiede in der Zusammensetzung der oberirdischen Biomasse zutage. Pflanzen intensiv bewirtschafteter Äcker bildeten einen signifikant höheren Masseanteil generativer Organe aus, als die andern Herkunftstypen. Dieser Anteil Biomasse wurde, wie Abbildung 29 verdeutlicht, bei der Sprossachsenmasse

eingespart. Das brachte einen weiteren signifikanten Unterschied in der anteiligen Sprossachsenmasse mit sich. Generell ist der Reproduktionserfolg einjähriger Ackerwildkräuter von der Menge der gebildeten Samen abhängig (MAHN & LEMME 1989). Da die Pflanze anschließend abstirbt, zählt für ihren Erfolg in erster Linie wie viel Energie sie in die Samenproduktion investieren kann. Somit weist der „Int“-Typ eine höhere Effizienz in der Reproduktion und somit einen Vorteil den anderen Herkunftstypen gegenüber auf. Dieses höhere Reproduktionspotential liefert Hinweise auf eine höhere Fitness der Pflanzen intensiv genutzter Standorte.

Licht und Dünger

Allgemein hatten vor allem die Faktoren Licht und Dünger auf die oberirdische Biomasse und deren Komponenten einen signifikant förderlichen Einfluss. Die positive Wirkung des Faktors Licht war häufig besonders deutlich im Vergleich der gedüngten Varianten N^+/L^- und N^+/L^+ ausgeprägt. Die Gewichtsanteile waren von dieser Interaktion hingegen nicht betroffen. Nur der Faktor Licht wirkte förderlich auf den Anteil generativer Organe. Das bedeutet, dass *Viola arvensis* ein relativ fest stehendes Verhältnis von Blättern : Sprossachse ausbildet, das nur vom Zeitpunkt im Lebenszyklus der Pflanze, aber nicht von Nährstoffversorgung und Licht abhängig ist. In den Anteil generativer Organe wird dann, abhängig vom „Versorgungsstatus“ der Pflanze, alle weitere Energie investiert (vgl. ANTLFINGER et al. 1985). Deutlich machten sich die Versuchsfaktoren bei der mittleren Samenzahl pro Kapsel bemerkbar. Offensichtlich reagiert die Pflanze unter ungünstigen Umweltbedingungen nicht mit der Verringerung der Anzahl generativer Organe, sondern mit deren Verkleinerung (vgl. dazu GEROWITT & BODENDÖRFER 1998). Bei dem Auszählen der Samen pro Kapsel wurde deutlich, dass zumindest die Samenanlagen auch in den kleineren Kapseln geschaffen wurden, aber eine geringere Anzahl Samen endgültig heranwuchs. Unter Umständen ermöglicht das der Pflanze noch kurzfristig mit einem Abort von Samenanlagen auf negative Milieuveränderungen zu reagieren. ANTLFINGER et al. (1985) verglichen unterschiedliche Genotypen von *Viola sororia* und fanden da einheitliche Samenzahlen / Kapsel und lediglich Unterschiede in der Anzahl generativer Organe / Pflanze und Samen / Pflanze.

Zeigten Düngung und Licht keinen Einfluss auf den Gewichtsanteil der

Blattmasse, veränderten sie aber deren Form signifikant. Unter Lichtmangel entwickelten alle Pflanzen dünnere Blätter, was einer normalen und häufig beschriebenen Form der „Schattenblätter“ entspricht, die durch ein reduziertes Palisadenparenchym im Blattgewebe gekennzeichnet sind. Damit gehen häufig physiologische Änderungen einher: Schattenblätter weisen oft höhere Chlorophyllgehalte pro Einheit Blattfläche auf und, zur Kompensierung des höheren Rotanteils im Schatten, ein verringertes Chlorophyll a/b – Verhältnis (STRABBURGER, 1998). Bei stärkerem Lichteinfall kann die Pflanze mit mehreren Lagen chlorophyllhaltiger Zellen auf kleinem Raum effizient die einfallende Lichtenergie nutzen. Pflanzen intensiv bewirtschafteter Flächen wiesen über alle Varianten hinweg signifikant dünnere Blätter auf und zeigten somit von vornherein eine gewisse Adaption an die dichteren Kulturbestände und den damit verbundenen Lichtmangel. Nach BOARDMAN (1977) weisen solche Pflanzen eine niedrigere Photosyntheserate auf, können aber effizienter geringe Lichtintensitäten nutzen. Eventuell liegt hierin die Ursache, dass unter den Herkunftstypen bei Variante „N⁺/L“ der „Int“-Typ das mit Abstand höchsten Biomassewerte erzielen konnte. Eine weitere Anpassung an die veränderten Bedingungen der intensiv bewirtschafteten Äcker zeigte sich in der höheren Gesamtsamenanzahl der Pflanzen. Da diese Anzahl lediglich anhand der gezählten generativen Organe zur dritten Ernte und der mittleren Samenzahl pro Kapsel berechnet wurde, kann sie nur einen Anhaltspunkt für die tatsächliche Samenmenge liefern. Die signifikant größere Samenmenge des „Int“-Typs ging in erster Linie auf die Leistungssteigerung bei guter Nährstoffversorgung zurück, was sich in der signifikanten Interaktion Dünger*Nutzungstyp niederschlug. Bei guter Nährstoffversorgung weisen diese Pflanzen eine höhere Fitness auf, indem sie unter gleichen Bedingungen eine höhere Anzahl Samen ausbilden können als Pflanzen anderer Nutzungsentwicklung. Andererseits zeigten Pflanzen des „Int“-Typs unter den anderen Versuchsvarianten den anderen Herkunftstypen gegenüber keine Benachteiligung – nach SULTAN (2001) ein Hinweis für eine maximale Fitness und ein Ergebnis, zu dem auch RENDON & NUNEZ-FARFAN (2001) in einem ähnlich aufgebauten Versuch mit *Anoda cristata* gelangten.

Kompliziert gestaltete sich der Einfluss der Versuchsfaktoren auf die Samen von *Viola arvensis*. Während sich nur der Faktor Licht signifikant förderlich auf ein

höheres Samengewicht auswirkte, war für die Samengröße im allgemeinen nur der Faktor Düngung von signifikantem Einfluss. Dabei führte eine gute Nährstoffversorgung zu einer geringeren Korngröße. Zusätzlich unterschieden sich auch noch die Herkunftstypen voneinander. Die Samen der „Int“-Typen wiesen neben dem geringeren Samengewicht auch eine generell geringere Korngröße auf. Beide Werte waren, im Gegensatz zu den anderen Herkunftstypen, weder mit der Nährstoffversorgung noch mit der Lichtintensität korreliert. Damit zeigten die „Int“-Samen eher die Erscheinungsform, welche die Samen der anderen Typen nur unter für intensiv bewirtschaftete Äcker typischen Bedingungen mit geringer Lichtintensität und hoher Düngung ausbildeten. Dieses Erscheinungsbild passt zu der bereits beschriebenen Anpassung an stärker schattierte Standorte durch Schattenblätter und die verhältnismäßig geringe Samenzahl pro Kapsel. Somit ergeben sich Hinweise, dass die Befähigung zur plastischen Reaktion bei diesem Nutzungstyp nur noch eingeschränkt ausgeprägt ist und die Anpassung an Veränderte landwirtschaftliche Produktionsmethoden nicht phänologisch, sondern genetisch bedingt sind (vgl. dazu RENDON & NUNEZ-FARFAN (2001)). Die vergleichsweise stark verringerte Plastizität der Korngröße bei unterschiedlichem Licht- und Nährstoffangeboten bestätigt diese Vermutung.

Keimung

Auch bei *Viola arvensis* zeigten die Versuche zur Bestimmung von Keimungsmaximum und -optimum, dass durch das geringere Samengewicht von Pflanzen intensiv bewirtschafteter Äcker das Keimungsvermögen nicht beeinträchtigt wurde. Die untersuchten Samen wiesen insgesamt jedoch nur eine sehr geringe Keimungsaktivität auf. LAUER (1953) untersuchte ebenfalls das Keimungsverhalten von *Viola arvensis*, wies aber mit maximalen Keimungsraten um 80 % bei 13 °C deutlich höhere Werte nach, obwohl die von ihr untersuchten Samen in ihrem Alter denen des hier untersuchten Herkunftstyp „Alt“ entsprechen. Dabei stimmten aber die Temperaturansprüche mit den in der vorliegenden Arbeit ermittelten und den von OTTE (1996) beschriebenen überein. BASKIN & BASKIN (1995) beschreiben für *Viola arvensis* ein kompliziertes Dormanzschema, das einen Wechsel von Dormanz und bedingter Dormanz in Abhängigkeit von Reifezeitpunkt der Früchte im Jahr und Lagerungsdauer bzw. -temperatur der

Samen erklärt. Nach der Samenreife im Sommer unterlagen die Samen aller untersuchter Herkunftstypen im Winter zum Zeitpunkt des Versuchs noch der bedingten Dormanz, denn es konnten bei ihnen lediglich unter Wechseltemperatur relevante Keimungsraten nachgewiesen werden. Die Samen des „Int“-Typs zeigten hierin eine gewisse Abweichung. Sie wiesen neben dem Keimungsmaximum bei Wechseltemperatur auch bei 7 °C und 10 °C eine geringe Keimungsaktivität. Das entspricht der bereits bekannten Einteilung dieser Art als Kältekeimer (OTTE 1996, LAUER 1953). GRIME et al. (1981) wiesen eine Steigerung der Keimungsrate bei trocken gelagerten *Viola arvensis*-Samen nach. Diese Steigerung beschränkte sich allerdings auf niedrige Temperaturen (5 °C). Aufgrund der sehr geringen Keimungsaktivitäten ist eine Interpretation nur eingeschränkt möglich, doch wiesen die Samen der „Int“-Typen bei den kälteren Temperaturstufen eine signifikant höhere Keimungsrate auf und zeichneten sich durch einen vergleichsweise schnellen Keimungsanstieg aus. Bei der Interpretation dieser Ergebnisse fallen zunächst die, zumindest bei „Ext“ und „Alt“, geringen Keimungsraten selbst bei Wechseltemperatur auf. Das deutet zunächst auf eine absolute Dormanz der Samen hin (CHANCELLOR 1982b, BASKIN & BASKIN 2001). Im Vergleich mit einem im Freiland durchgeführten, in der vorliegenden Arbeit aber nicht ausgewerteten, Versuch zur Keimung zeigten die Samen der gleichen Pflanzen zu vergleichbarer Zeit und Temperatur Keimungsraten von über 25 Prozent, die den bei GRIME et al. (1981) beschriebenen entsprechen. Die im Freiland stattgefundenene Kältestratifikation ist hierbei nur bedingt als dormanzbrechende Ursache anzusehen, da auch die bei 3 °C im Klimaschrank exponierten Samen bei einer anschließenden Einwirkung von 5 °C / 15 °C Wechseltemperatur nur unwesentlich höhere Keimungsaktivitäten zeigten. GRIME et al. (1981) berichten von einer Erhöhung der Keimungsrate bei einer kühlen (5 °C) und trockenen Lagerung der Samen, wohingegen eine Lagerung bei 20 °C die Keimungsrate verminderte. Die hier verwendeten Samen wurden bis zu Beginn des Experimentes im Winter in einem ungeheizten Gewächshaus gelagert, anschließend mussten sie zur Vorbereitung des Experiments ca. zwei Wochen im Labor bei 21 °C aufbewahrt werden. Möglicherweise wurde dabei der positive Effekt der kühlen Lagerung teilweise aufgehoben. Weiterhin stellt sich die Frage, ob bei *Viola* generell weitere Faktoren zur Brechung der Samenruhe von

Bedeutung sind. Neben ähnlich geringen Keimungsraten bei *Viola arvensis* (OTTE 1996) wird auch bei anderen Arten der Gattung über ähnliche Phänomene berichtet (THOMPSON & GRIME 1979, HÖLZEL pers. Mitt.). Bei der Kontrolle der Samen im Klimaschrank fielen häufig ungekeimte, aber unter der Samenschale ergrünte Samen auf. Bei dem Entfernen der Samenschale kamen vollständig entwickelte, grüne Kotyledonen zum Vorschein. Darin begründet sich die Vermutung, dass die Keimlinge unter Laborbedingungen auch bei optimaler Temperatur und Feuchtigkeit die verhältnismäßig dicke Samenschale nicht oder zumindest nur eingeschränkt durchbrechen können. Von einer Reihe anderer Samen ist eine mechanische Keimungsbarriere gut bekannt. Dabei wird diskutiert, ob diese Barriere eher durch rein mechanische Einwirkung wie Fraß und Abrieb, oder auch durch Temperaturschwankungen, wiederholtes Quellen und Austrocknen und die Einwirkung von Mikroorganismen gebrochen wird (GRIME et al. 1981, LIBBERT 1987, HEB 1991, BASKIN & BASKIN 2000). Vor allem die erhöhten Keimungsraten im Freiland, die auch nach kurzer Zeit (14 Tage) auftraten, sprechen in diesem Fall gegen eine rein mechanische Einwirkung und legen vor allem die förderliche Aktivität von Mikroorganismen nahe. Bestätigt wird diese Annahme durch die Beobachtung, dass gerade leicht verpilzte Samen zur erfolgreichen Keimung gelangten.

Auffällig ist die Übereinstimmung von erhöhter Keimungsrate der „Int“-Samen und dem geringeren Tausendkorngewicht, wie sie auch bei *Arabidopsis thaliana* nachgewiesen werden konnte. Möglicherweise wird diese Gewichtseinsparung durch eine dünnere Samenschale verursacht, die der erfolgreichen Keimung eine geringere Barriere entgegenstellt, somit zu einem schnelleren Keimungsprozess führt und auch unter Laborbedingungen bei einer verringerten mikrobiellen Aktivität eine schwache Keimung ermöglicht (vgl. GRIME et al. 1981). Andererseits ist es ebenfalls möglich, dass das geringere Samengewicht in einer Verringerung des Endosperm begründet liegt. Dadurch würde der Pflanze ein geringerer energetischer Aufwand pro Samen entstehen – eine Möglichkeit aus gleichen Ressourcen mehrere, kleinere Samen zu gewinnen. SWANBOROUGH & WESTOBY (1996) wiesen für Keimlinge kleinerer Samen eine erhöhte Wachstumsrate nach, was dem Keimling eine rasche Etablierung ermöglichen würde. OROZCO-SEROVIA et al. (2000) wies bei *Sicyos deppei* eine Korrelation zwischen Licht und

Samengewicht nach: Pflanzen die während der Samenentwicklung mit dunkelrotem Licht bestrahlt wurden, bildeten leichtere Samen mit geringerer Größe und niedrigerem Wassergehalt. Da auch die *Viola arvensis*-Samen in ihrem Gewicht signifikant vom Licht beeinflusst wurden und die Samen des „Int“-Typs eine sehr geringe Plastizität aufwiesen, ist es denkbar, dass diese Pflanzen ausschließlich die leichte Schattenvariante der Samen produzieren.

Auch bei *Viola arvensis* ergaben die an die Keimungsexperimente angeschlossenen Untersuchungen zur Vitalität einen Hinweis, dass die höhere Keimungsrate mit einem geringeren Schutz gegen äußere Einflüsse einher geht. Vor allem bei den höheren Temperaturen wiesen Samen des „Int“-Typs nahezu die doppelte Mortalität auf. Das bedeutet in Verbindung mit der höheren Keimungsrate, ein Schwinden der persistenten Samenbank, da bei Pflanzen intensiv bewirtschafteter Äcker mehr Samen durch Keimung und Mortalität entnommen werden als bei den anderen Herkunftstypen. Im Bezug auf die von THOMPSON & GRIME (1979) beschriebenen Samenbanktypen, findet eine Verschiebung von Typ IV zu Typ III statt: Im Vergleich zu einer andauernd hohen Präsenz der Samen im Boden (Typ IV) verbleiben jetzt nur noch wenige Samen in der persistenten Samenbank (Typ III).

Herbizide

Den getesteten Wirkstoffen Amidosulfuron und 2,4-Dichlorphenoxyessigsäure gegenüber konnte nur eine eingeschränkte Sensibilität nachgewiesen werden. Die Verdoppelung der Konzentration führte lediglich bei dem Wuchsstoffpräparat zu einer letalen Schädigung der Pflanzen. Die Ursache dieser weitgehenden Resistenz den getesteten Mitteln gegenüber könnte in der Morphologie der Art begründet sein. Bei der Applikation der Herbizide perlt auch feinste Wassertröpfchen von der extrem glatten Blattoberfläche schnell ab, womit eine Resorption der Lösung weitgehend verhindert wurde. Eine physiologische Resistenz aller Herkunftstypen ist sehr unwahrscheinlich, da von *Viola arvensis* keinerlei Herbizidresistenzen bekannt sind [Quelle: **BBA** (Biologische Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft), pers. Mitt.], auch beschreiben GEROWIT & BODENDÖRFER (1998) einen Rückgang von *Viola arvensis* im Feldversuch nach Herbizidapplikation, doch kam bei ihnen ein Gemisch aus drei Wirkstoffen zum

Einsatz. Auch wenn von dem hier durchgeführten Experiment mit zwei Wirkstoffen nicht auf Herbizide im allgemeinen geschlossen werden kann ist anzunehmen, dass *Viola arvensis* auf andere, auch über die Blattfläche wirkende Mittel, schwächer reagiert, als andere Ackerwildkrautarten. Da *Viola arvensis* nicht nur mit der Kulturart, sondern auch mit diesen anderen Arten in Konkurrenz steht, verschafft der Einsatz von Herbiziden dieser Art einen ähnlichen Konkurrenzvorteil wie den Kulturpflanzen. Dieses Ergebnis erklärt teilweise den zunehmenden Erfolg dieses Ackerwildkrauts, das sich nach MEISEL (1979) und EGGERS (1978) unter intensiver landwirtschaftlicher Nutzung in den letzten Jahrzehnten teilweise sogar ausbreiten konnte.

Abschlussbetrachtung

Prinzipiell ist eine erfolgreiche Reproduktion für alle Arten die wichtigste Voraussetzung zur Erhaltung der Art. Die hier untersuchte Lebensformgruppe der Therophyten ist dabei für eine erfolgreiche Reproduktion ausschließlich auf eine ausreichende Samenbildung und Keimlingsetablierung angewiesen, da die Pflanzen nach der Samenschüttung absterben und somit eine vegetative Vermehrung ausscheidet. Durch die bei Ackerwildkräutern verbreiteten hohen Samenzahlen (HOFMEISTER & GARVE 1986), von denen nur ein sehr geringer Anteil zur erfolgreichen Keimung, Etablierung und anschließender Samenreife gelangen können, unterliegen dementsprechend bereits die Samen einem hohen Selektionsdruck. Die nahe Verbindung des Lebenszyklus der Ackerwildkrautflora mit der Bewirtschaftung des Lebensraums „Acker“ weist vor allem dem Zeitpunkt der Keimung und der optimalen Etablierung der Keimlinge eine Schlüsselrolle zu (BACHTHALER 1969, OTTE 1993, MEYER & KITCHEN 1994). Zum einen können die Samen mittels einer frühen Keimung die geringe Konkurrenzkraft und Deckung der noch jungen Kulturpflanzen nutzen und mit höherer Wahrscheinlichkeit die Samenreife bis zum Erntezeitpunkt abschließen. Zum anderen führt aber ein verfrühter Keimungstermin vor der Bodenbearbeitung auch zu einem Misserfolg. Dieses Problem wird durch den Fruchtfolgewechsel z. B. von Winter- zu Sommergetreide verstärkt, da in Abhängigkeit davon auch andere Bodenbearbeitungszeitpunkte anfallen (vgl. auch DYER 1995).

Bei der Betrachtung der untersuchten Arten ist festzustellen, dass *Arabidopsis*

thaliana und *Viola arvensis* trotz unterschiedlicher morphologischer Gestalt ähnliche Unterschiede zwischen den untersuchten Herkunftstypen aufwiesen. Es hoben sich in erster Linie die Pflanzen intensiv genutzter Flächen von den anderen Herkunftstypen ab. Diese gemeinsamen Unterschiede betreffen ausschließlich für die Reproduktion bzw. Etablierung der Arten wichtige Eigenschaften wie Keimungsrate, Keimungstemperatur, Samengewicht und Samenmenge. Hierbei stimmen die Ergebnisse mit den von RENDON & NUNEZ-FARFAN (2001) überein. Sie verglichen Acker- und Wildpopulationen von *Anoda cristata* und fanden für die Ackerpopulation neben schnellerem Wachstum und früherer Reproduktion einen erhöhten Anteil an reproduktiver Biomasse. Dieses Resultat verdeutlicht die Bedeutung der Reproduktion für den Erfolg der Ackerwildkräuter. Sowohl *Arabidopsis thaliana*, als auch *Viola arvensis* zeigten mit zunehmender Bewirtschaftungsintensität eine Tendenz zur Erhöhung der Samenzahl einhergehend mit einer Reduktion des Samengewichts. Große Keimlinge weisen aber im allgemeinen eine bessere Etablierungschance auf als kleinere, da sie Wasser-, Licht- und Nährstoffmangel länger mit eigenen Reserven überbrücken können (KOTOROVA & LEPS 1999). Da aber bei beiden Arten diese konvergente Entwicklung beobachtet werden konnte ist anzunehmen, dass diese Faktoren unter intensiver landwirtschaftlicher Nutzung nur eine untergeordnete Rolle spielen. Der Vergleich der ursprünglichen Herkunft von *Arabidopsis thaliana* von sandigen, ruderalen Flächen, die stärker zu Wasser- und Nährstoffmangel neigen als intensiv bewirtschaftete Äcker, unterstützt diese Vermutung. STRATTON & BENNINGTON (1996) betonten bei ihrer Untersuchung zur natürlichen Selektion unterschiedlicher *Arabidopsis thaliana* Populationen die Bedeutung des Habitats für die Selektion, da sich die Fitness der Pflanze immer nur auf die aktuelle Umgebung beziehen kann. KOTOROVA & LEPS (1999) zeigten in ihrer Untersuchung, dass Grünlandarten mit kleinen Samen in gestörten, freien Bereichen bei der Keimung im Vorteil sind, wohingegen sich Keimlinge großer Samen als konkurrenzstärker erwiesen. SAKAI & SAKAI (1996) sehen ebenfalls einen Vorteil in der Entwicklung weniger, großer Samen, um damit die intraspezifische Konkurrenz möglichst gering zu halten.

Die weiterhin festgestellte Tendenz zu einer gesteigerten Samenbildung der Pflanzen intensiv bewirtschafteter Flächen muss im Zusammenhang mit deren

erhöhter Keimungsraten gesehen werden. Lediglich eine Erhöhung der Samenschüttung würde in erster Linie zu einer Anreicherung der Diasporenbank im Boden führen. In Verbindung mit der erhöhten Keimungsraten ergibt sich aber ein anderes Bild. Da die Steigerung der Keimungsrate nicht auf eine bestimmte Temperaturstufe beschränkt war, können nahezu die gesamte Saison über Keimlinge auflaufen, welche dann eher zufällig ein günstiges Zeitfenster treffen können, um den Lebenszyklus erfolgreich beenden zu können. Durch diese Strategie ist gewährleistet, dass unabhängig von Bewirtschaftungszeiten und angebaute Kulturart einige Pflanzen zu einer günstigen Zeit auflaufen, um das Fortkommen der Art zu sichern. Auch FOLEY & FENNIMORE (1998) hoben den Vorteil einer über die Saison verteilten Keimungsaktivität bei ständig wechselnden Umweltbedingungen hervor. Der Erfolg der Keimung ist also zunächst nur in sehr geringem Maß von der Konkurrenzkraft des Keimlings abhängig, sondern vielmehr von dem anthropogen bestimmten Bewirtschaftungsregime. Demzufolge kann die Überlebenschance auch nur in sehr geringem Umfang durch eine Kräftigung der Keimlinge (verstärkte Einlagerung von Reservestoffen) erhöht werden und die bei SAKAI & SAKAI (1996) angeführten Vorteile großer Samen sind in dieser Situation offensichtlich von nur untergeordneter Bedeutung. In dieser Hinsicht lässt sich auch die relativ weite Keimungstemperaturamplitude verstehen. Je enger das Zeitfenster zur Keimung ist, um so größer ist die Wahrscheinlichkeit, dass in einer Saison alle Individuen einer Bewirtschaftungsfläche einer Bearbeitungsmaßnahme zum Opfer fallen.

Die Ergebnisse zur Größenverteilung der *Viola arvensis*-Samen zeigen, dass hier die Plastizität des „Int“-Typs stark eingeschränkt ist. Im Gegensatz hierzu zeigten die Blattproportionen der „Int“-Typen unter verschiedenen Licht- und Düngestufen das Vermögen zur plastischen Reaktion, doch war die Amplitude der Erscheinungsformen insgesamt in den Bereich verschoben, der von den anderen Herkunftstypen nur von den stark schattierten Individuen ausgebildet wurde.

Da nach PIGLIUCCI (2001) die phänotypische Plastizität einer Population sowohl in der genetischen Diversität des Genpools, als auch in dem plastischen Reaktionsvermögen der einzelnen Art begründet liegt, liegt bei den hier gewonnenen Ergebnissen der Schluss nahe, dass zwar das plastische Reaktionsvermögen des Individuums weitgehend erhalten blieb, wie die Versuche

zur Licht- und Nährstoffvariation zeigen - wobei der besondere Selektionsschwerpunkt „Reproduktion“ mit Samengewicht und Samengröße bereits eine deutlich eingeschränkte Plastizität aufwies (vgl. auch SCHUBERT et al. 2003) - die genetische Diversität innerhalb der Population aber stark eingeschränkt wurde. Dies belegen die im Rahmen dieses Projektes durchgeführten genetischen Untersuchungen (vgl. SCHUBERT et al. 2002). Das ist ein Hinweis darauf, dass von den ursprünglich vorhandenen Genotypen ein Großteil ausselektiert wurde und sich nur wenige, mit einer teilweise verringerten Plastizität, aber einer hohen Fitness unter intensiver landwirtschaftlicher Nutzung bewährt haben. Einschränkungen der phänotypischen Plastizität wurden dabei vor allem bei den Samen nachgewiesen, also wiederum dem Reproduktiven Bereich. Gestützt wird diese Vermutung durch die Untersuchungen von O' NEILL (siehe SCHUBERT et al. 2002), der für die hier untersuchten Herkunftstypen von *Arabidopsis thaliana* und *Viola arvensis* mithilfe von AFLP-Markern und Mikrosatelliten eine stark eingeschränkte genetische Diversität der „Int“-Typen nachweisen konnte. Dies wird durch HANSSON & WESTERBERG (2002) bestätigt, die in dem Ausselektieren weniger, geeigneter Individuen einer Populationen, welche anschließend wieder Expandieren, u. a. eine Ursache für den Zusammenhang zwischen eingeschränkter Heterozygotie und Fitness sehen. Im Gegensatz hierzu fanden MORRIS et al. (2002) bei dem genetischen Vergleich von unterschiedlich alten, aus der Diasporenbank gewonnenen Pflanzen die höchste Heterozygotie in Pflanzen der jüngsten Samen, bzw. der obersten Bodenschichten. Dieses Ergebnis unterstreicht die Bedeutung des durch die Landwirtschaft ausgeübten Selektionsdruckes. Ein weiterer Vorteil einer geringen phänotypischen Plastizität könnte in einem geringeren Aufwand, den die Pflanze dafür zu erbringen hat, liegen. Diese, mit Plastizität verbundenen Kosten für sensorische und regulierende Prozesse sind aber rein hypothetisch und konnten so noch nicht nachgewiesen werden (RELYEA 2002, DEWITT et al. 1998). VOLIS et al (2002) untersuchten vier Ökotypen von *Hordeum spontaneum* auf ihre phänotypische Plastizität und fanden bei allen Ökotypen (unterschiedliche) Bereiche niedriger Plastizität (z. B. Wasserstress, Nährstofflimitierung). Sie konnten belegen, dass alle Typen, unabhängig von der Variabilität ihrer Umwelt, eine hohe phänotypische Plastizität aufwiesen. Demzufolge scheint eine hohe phänotypische Plastizität selbst für

Populationen in einer relativ steten Umwelt von Vorteil zu sein. Nach VAN TIENDEREN (1991) weisen stark selektierte bzw. spezialisierte Arten immer eine geringere Fitness auf, als Generalisten. Auch die Ergebnisse von REED & FRANKHAM (2003), die eine signifikante Korrelation zwischen geringer Heterozygotie und abnehmender Fitness belegten, verdeutlichen die Problematik der an die intensive Bewirtschaftungsweise gut angepassten Ackerwildkräuter. Die geringe genetische Diversität lässt den Arten nur bedingt Raum für weitere Anpassungen. Somit sind sie bei weiteren Veränderungen ihrer Umwelt stark gefährdet. In diesem Zusammenhang stellt sich auch die Frage, inwiefern die geringe genetische Diversität zu, durch Inzucht bedingten, Fitnesssachteilen führen kann, wie sie z. B. bei DEL CASTILLO (1998) aufgeführt sind.

In Bezug auf die formulierten Hypothesen (Kap. 2) lässt sich folgendes ableiten:

1. Durch in den vergangenen 50 Jahren geänderte landwirtschaftliche Produktionsmethoden wurden Ökotypen selektiert,

- die ihre Fitness mit steigenden Stickstoff-Gaben in besonderem Maße erhöhen konnten, z. B. durch mehr Biomasse und eine höhere Samenzahl;

Bei den untersuchten Arten konnten die „Int“-Typen im Vergleich zu den anderen Typen keine höhere Leistungssteigerung durch zusätzliche Düngung erzielen, doch wiesen sie insgesamt eine hohe oberirdische Biomasse auf. Bei beiden Arten bildeten die „Int“-Typen, unabhängig von der Versuchsvariante, die signifikant höchste Samenzahl.

- die aufgrund der heute erzielten höheren Bestandesdichten geringere Lichtansprüche haben; Besonders bei *Viola arvensis* wies der „Int“-Typ in der Blattstruktur generell Anpassungen an schattierte Standorte auf, da die Blätter dünner waren.

- die mit einer angepassten Keimungsstrategie in Form von anderen Keimungsraten und -temperaturen auf abgeänderte Bewirtschaftungszeiten und Herbizidapplikationen reagierten; Die „Int“-Typen beider Arten wiesen – zumindest unter Laborbedingungen - bei den Temperaturstufen, bei denen eine Keimungsaktivität festzustellen war, signifikant höhere Keimungsraten auf. Dabei erstreckte sich diese Erhöhung über alle Temperaturbereiche gleichmäßig, es konnte also keine Zentrierung der

Keimungstemperatur festgestellt werden.

- die durch spätere Aussat von Wintergetreide im Herbst und eine frühere Ernte im Spätsommer vergleichsweise kurze Lebenszyklen aufweisen.

Die vergleichsweise höhere oberirdische Biomasse der „Int“-Typen zu den einzelnen Ernteterminen legt eine Beschleunigung des Lebenszyklus nahe, womit die Pflanzen eher in der Lage sind reife Samen zu produzieren.

2. Aktuell genutztes Ackerland besiedelnde Populationen haben eine geringere phänotypische Plastizität und unter modernen landwirtschaftlichen Bedingungen eine erhöhte Fitness gegenüber solchen Populationen, die sich vor Änderung der Produktionsmethoden letztmals entwickelten und seither im Diasporenvorrat des Bodens ehemaligen Ackerlandes überdauert haben.

Diese Hypothese konnte weitgehend bestätigt werden. Es zeigte sich, dass die „Int“-Typen beider Arten bei allen Versuchsbedingungen eine vergleichsweise höhere Fitness aufwiesen, in einigen Bereichen aber nur ein vermindertes plastisches Reaktionsvermögen besaßen.

3. Genetische Diversität und phänotypische Plastizität von Populationen aus einer Intensivagrarlandschaft sind niedriger gegenüber solchen aus einer Extensivagrarlandschaft, da die Änderungen der landwirtschaftlichen Produktionsmethoden dort in geringerem Maße erfolgten.

Diese Hypothese konnte nur teilweise bestätigt werden. Genetische Untersuchungen belegen, dass die „Int“-Populationen eine stark eingeschränkte genetische Diversität aufweisen. Die Versuche zur phänotypischen Plastizität hingegen belegen, dass die Individuen in den meisten morphologischen Bereichen eine ausgeprägte phänotypische Plastizität aufweisen können. Eine Ausnahme bildet bei beiden Arten die Morphologie der Samen. Bei den „Int“-Typen beider Arten zeigten die Samen zwischen den einzelnen Versuchsvarianten keinerlei plastische Reaktion.

7 Zusammenfassung

Die Auswirkungen unterschiedlicher ackerbaulicher Nutzungsgeschichte auf die Fitness von *Arabidopsis thaliana*- und *Viola arvensis*-Populationen wurden untersucht. Die dabei verwendeten Versuchspflanzen wurden aus dem bis zu 50 Jahre alten Diasporenvorrat des Bodens alter, jetzt aus der Nutzung genommener Äcker gewonnen (Herkunftstyp „Alt“), stammen aus der Samenbank biologisch-dynamisch bewirtschafteter Äcker (Herkunftstyp „Ext“) und aus dem Boden herkömmlich intensiv bewirtschafteter Flächen (Herkunftstyp „Int“). Die Populationen beider Arten mit der Herkunft von intensiv genutzten Flächen („Int“) hoben sich durch mehrere signifikante Unterschiede im generativen Bereich von den anderen Herkunftstypen ab. Sie wiesen die höchste Anzahl generativer Organe (bei *Arabidopsis thaliana* => Sprossachsenmasse), den höchsten Biomasseanteil generativer Organe (bei *Arabidopsis thaliana* => Sprossachsenmasse %), die meisten Samen und ein verringertes Samengewicht auf (Abb. 55 & 56). In Verbindung mit einer signifikant schnelleren Keimung und einer signifikant höheren Keimungsrate lassen sich Rückschlüsse auf weitreichende Veränderungen in der Fitness von *Viola arvensis* und *Arabidopsis thaliana* ziehen. Individuen von Standorten mit einer durch intensive Produktionsbedingungen gekennzeichneten Nutzungsgeschichte weisen eine erhöhte Fitness auf, indem sie unter gleichen Bedingungen im Vergleich zu Konkurrenten von Flächen anderer Nutzungsgeschichte anteilig mehr Samen produzieren können, die zudem eine höhere Keimungsrate aufweisen. Offensichtlich gelang es den Arten innerhalb weniger Jahrzehnte, auf eine veränderte landwirtschaftliche Nutzung erfolgreich zu reagieren. Doch verdeutlichen Ergebnisse zu Untersuchungen der phänotypischen Plastizität der Samen von *Viola arvensis* und zur genetischen Diversität beider Arten, dass durch den starken Selektionsdruck der modernen, intensiven Landbewirtschaftung eine genetische Verarmung festzustellen ist. Es stellt sich die Frage inwiefern diese Verarmung die weitere Entwicklung der untersuchten Arten einschränkt und vor allem das plastische Reaktionsvermögen auf künftige Änderungen ihres Lebensraumes verhindert.

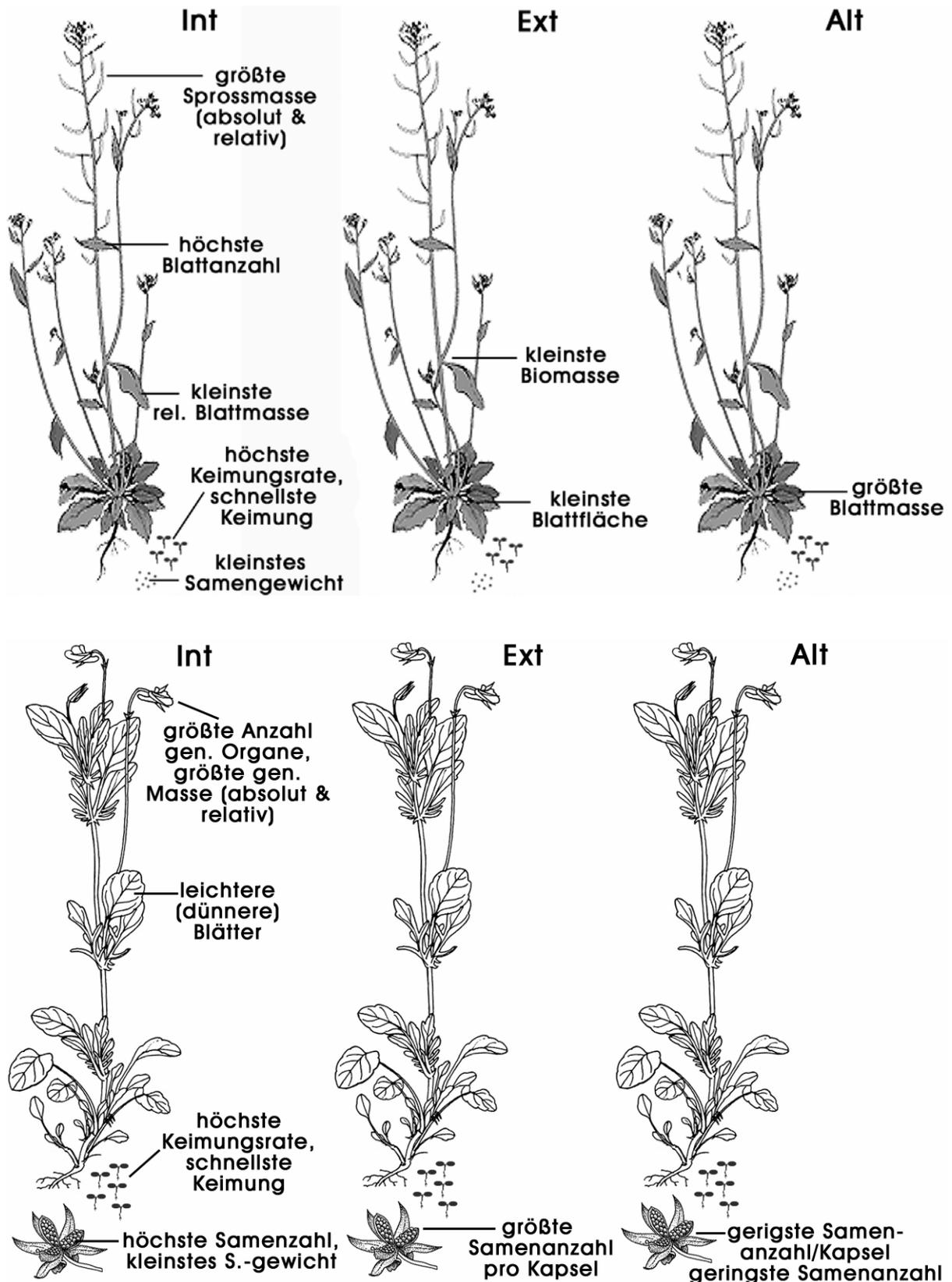


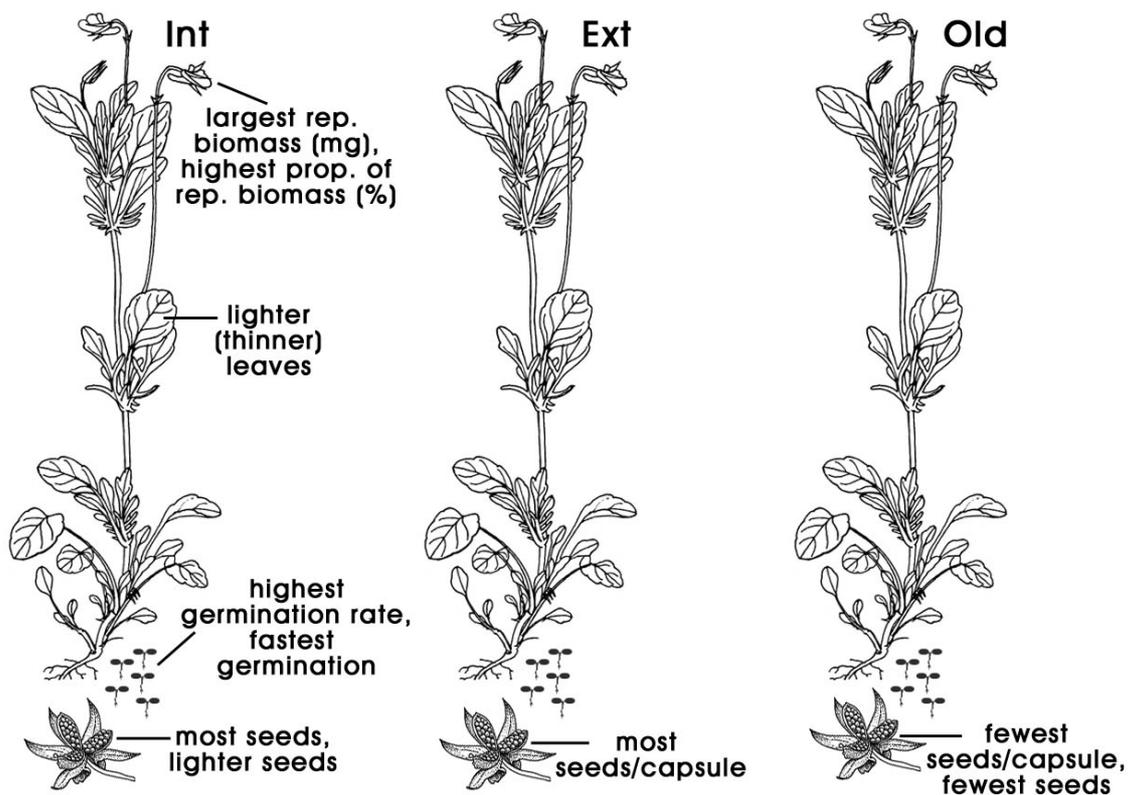
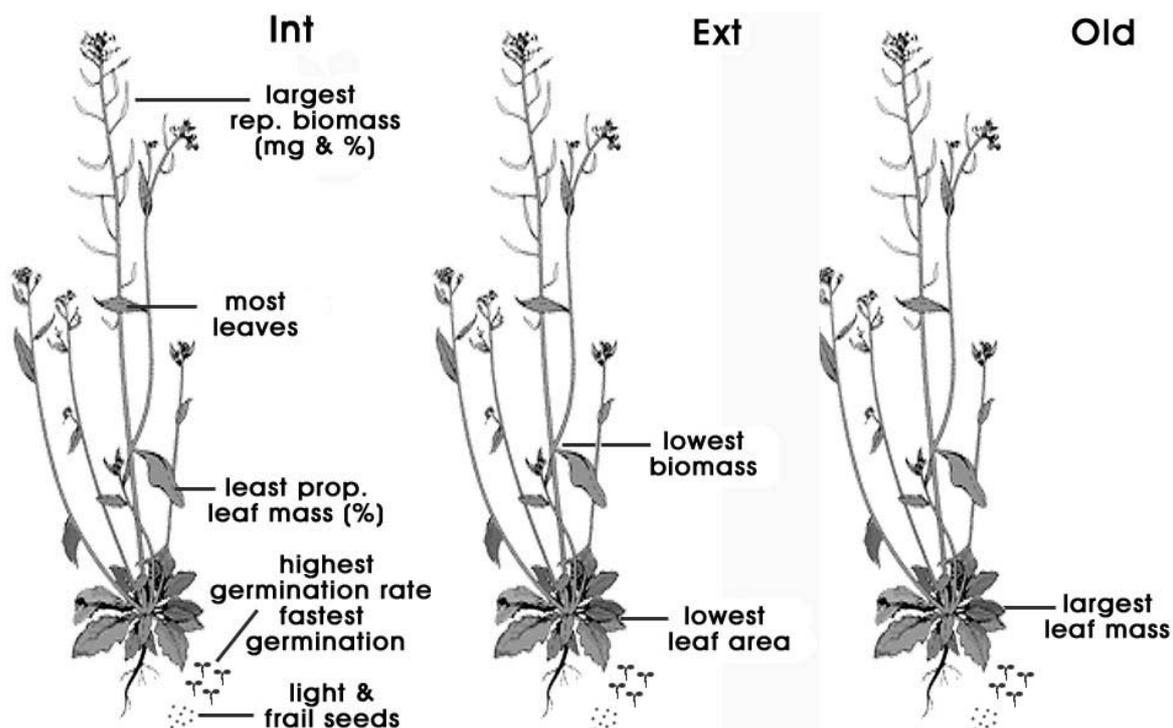
Abb. 55 & 56: Schematische Darstellung der signifikanten Unterschiede zwischen den untersuchten Herkunftstypen von *Arabidopsis thaliana*(o.) & *Viola arvensis* (u.; v. l. n. r.: Intensiv bew., biologisch bew., vor mind. 30 Jahren aus der Nutzung genommen, verändert aus ROTHMALER et al. 1999).

8 Summary

In this thesis, the effects of different agricultural land-use on fitness of populations of *Arabidopsis thaliana* and *Viola arvensis* were studied.

The plants used in the experiments were obtained by germinating plants from soil samples of the up to 50 years old seed bank of old, abandoned fields (Origin: 'old'), of ecologically managed fields (Origin: 'ext'), or of ordinary, intensively managed fields (Origin: 'int').

Populations of both species from intensively managed fields ('int') differed significantly from the other two origins in several reproductive traits. They were characterised by larger reproductive biomass (measured as shoot mass in *Arabidopsis thaliana*), higher proportions of reproductive biomass (measured as percentage shoot mass in *Arabidopsis thaliana*), higher seed numbers and a reduced seed mass (Figs. 57 & 58). Together with a significantly faster germination and a higher germination rate, these differences suggest considerable differences in fitness between populations of *Viola arvensis* and *Arabidopsis thaliana*. Individuals from habitats characterised by a history of intensive land use exhibited a higher fitness as compared to individuals from habitats of the other land use types through the production of higher relative seed mass and seeds that in addition showed higher germination rates. Apparently, the study species responded to changing land management within only some decades. However, studies on the phenotypic plasticity of seeds of *Viola arvensis* and on the genetic diversity of both species indicated that there was a genetic depletion, probably through a high selection pressure of modern, intensive agricultural management. It remains to be investigated whether this reduction in genetic diversity will hamper the further evolutionary development and lower especially the ability of plastic response on future environmental changes of the study species.



Figs. 57 & 58: Diagrammatic illustration of significant differences between populations of *Arabidopsis thaliana* (upper panel) and *Viola arvensis* (lower panel) from the different land use types. Land use types (from left to right): intensively managed ('int'), ecologically managed ('ext') and abandoned since 30 years ('old'). Drawings after Rothmaler et al. 1999, modified.

9 Literatur

- Albrecht, H. (1989): Untersuchungen zur Veränderung der Segetalflora an sieben bayerischen Ackerstandorten zwischen den Erhebungszeiträumen 1951/68 und 1986/88. Diss. Bot. 141.
- Albrecht, H. (1994): Modelluntersuchung und Literaturlauswertung zum Diasporenvorrat gefährdeter Wildkräuter in Ackerböden. Aus Liebe zur Natur 5: 123 - 138.
- Albrecht, H. & Sommer, H. (1998): Development of the arable weed seed bank after the change from conventional to integrated and organic farming. Aspects of Applied Biology 51: 279 - 288.
- Ammon, H. U. & Kunz, P. (1982): Einfluss der Konkurrenzkräft kurzhalmliger Getreidesorten auf die Entwicklung einiger Unkräuter. Mitt. Schweizerische Landwirtschaft 30: 12 - 17.
- Antlfinger, A. E., Curtis, W. F. & Solbrig, O. T. (1985): Environmental and genetic determinants of plant size in *Viola sororia*. Evolution 39: 1053 - 1064.
- Bachthaler, G. (1968a): Die Entwicklung der Ackerunkrautflora in Abhängigkeit von veränderten Feldbaumethoden. I. Der Einfluss einer veränderten Feldbautechnik auf den Ackerunkrautbesatz. Z. Acker- und Pflanzenbau 127: 327-358.
- Bachthaler, G. (1968b): Die Entwicklung der Ackerunkrautflora in Abhängigkeit von veränderten Feldbaumethoden. II. Untersuchung über die Ausbreitung grasartiger Unkräuter und ihre Bekämpfung. Z. Acker- und Pflanzenbau 127: 327-358.
- Bachthaler, G. (1969): Entwicklung der Unkrautflora in Deutschland in Abhängigkeit von den veränderten Kulturmethoden. Angew. Bot. XLIII: 59 - 69.
- Bachthaler, G. (1970): Ackerunkräuter und Feldbautechnik. Umschau 70: 300-303.
- Bachthaler, G. (1982): Das Auftreten von Unkrautarten mit geringen Stetigkeits- und Deckungsgradwerten auf Ackerstandorten Bayerns in den Aufnahmezeiträumen 1950 - 1969 und 1961 - 1980. Angew. Bot. 56: 219 - 236.
- Baskin, J. M. & Baskin, C. C. (1986): Temperature requirements for after-ripening in seeds of nine winter annuals. Weed Research 26: 375-380.
- Baskin, J. M. & Baskin, C. C. (1987): Temperature requirements for after-ripening in buried seeds of four summer annual weeds. Weed Research 27: 385-389.
- Baskin, C. C. & Baskin, J. M. (1988): Germination ecophysiology of herbaceous plant species in a temperate region. Am. J. Bot. 75: 286-305.
- Baskin, J. M. & Baskin, C. C. (1995): Variation in the annual dormancy cycle in buried seeds of the weedy winter annual *Viola arvensis*. Weed Research 35: 353-362.

- Baskin, C. C., Meyer, S. E. & Baskin, J. M. (1995): Two types of morphophysiological dormancy in seeds of two genera (*Osmohiza* and *Erythronium*) with an Arcto-Tertiary distribution pattern. *Am. J. Bot.* 82: 293-298.
- Baskin, J. M. & Baskin, C. C. (2000): Evolutionary considerations of claims for physical dormancy-break by microbial action and abrasion by soil particles. *Seed Science Res.* 10: 409 - 413.
- Baskin, J. M. & Baskin, C. C. (2001): *Seeds*. 1. Aufl., Academic Press, San Diego, San Francisco, New York, Boston, London, Sydney, Tokyo.
- Begon, M., Mortimer, M. & Thompson, D. J. (1997): *Populationsökologie*. 1. Aufl., Spektrum, Heidelberg, Berlin & Oxford.
- Benjamin, L. R. & Hardwick, R. C. (1986): Sources of variation and measures of variability in even-aged stands of plants. *Ann. Bot.* 58: 757-778.
- Bennett, N. & Loomis, W. E. (1949): Tetrazolium chloride as a test reagent for freezing injury of seed corn. *Plant Physiol.* 24: 162 - 174.
- Bernhardt, K.-G., Forstreuter, V. & Bruns, S. (1991): Der Einfluss der Bearbeitungsmethoden und des Samenspeichers auf die Zusammensetzung der Begleitvegetation von Mais- und Rübenäckern am Beispiel des Osnabrücker Landes. *Landwirtsch. Jahrb.* 68: 211-223.
- Biere, A. (1995): Genotypic and plastic variation in plant-size: effects on fecundity and allocation patterns in *Lychnis flos-cuculi* along a gradient of natural soil fertility. *J. Ecol.* 83: 629-642.
- Bijlsma, R., Ouborg, N. J. & Treuren, R. V. (1994): On genetic erosion and population extinction in plants: A case study in *Scabiosa columbaria* and *Salvia pratensis*. In: Loeschke, V., Tomiuk, J. & Jain, S. K.: *Conservation Genetics*. Birkhäuser Verlag, Basel: 255-271.
- Boardman, N. K. (1977): Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 28: 355 - 377.
- Bornkamm, R. (1961): Zur Lichtkonkurrenz von Ackerunkräutern. *Flora* 151: 126-143.
- Botto, J. F. & Smith, H. (2002): Differential genetic variation in adaptive strategies to a common environmental signal in *Arabidopsis* accessions: Phytochrome-mediated shade avoidance. *Plant Cell Environ.* 25: 53 - 63.
- Bradbeer, J. W. (1988): *Seed dormancy and germination*. 1. Aufl., Blackie and Son Ltd., Glasgow, London.
- Brun-Hool, J. (1961): Ackerunkraut-Fragmentgesellschaften. In: R. Tüxen: *Anthropogene Vegetation (Bericht über das Internationale Symposium in Stolzenau/Weser)*, Stolzenau / Weser. 38-50.
- Cardoso, M. A., Provan, J., Powell, W., Ferreiras, P. C. G. & Oliveira, D. E. D. (1998): High genetic differentiation among remnant populations of endangered *Caesalpinia echinata* Lam. (Leguminosae - Caesalpinioideae). *Mol. Ecol.* 7: 601 - 608.
- Chancellor, R. J. (1982a): Dormancy in weed seeds. *Outlook on Agriculture* 11.

- Chancellor, R. J. (1982b): Weed seed investigations. *Adv. Res. & Technol. Seeds* 7: 9-29.
- Cheam, A. H. (1986): Seed production and seed dormancy in wild radish (*Raphanus raphanistrum* L.) and some possibilities for improving control. *Weed Research* 26: 405-413.
- Claupein, W. & Baeumer, K. (1992): Einfluss der Fruchtfolge, chemischem Pflanzenschutz und Stickstoffdüngung auf die Segetalflora eines Dauerversuches auf Lössboden. *Z. Pflanzenkrankh. Pflanzenschutz Sonderh.* 13: 243 - 251.
- Dancau, B. & Bachthaler, G. (1968): Standortkundliche und pflanzenbauliche Betrachtungen der Unkrautflora in Fruchtfolgeversuchen an vier Ackerstandorten Südbayerns (vorläufige Mitteilung). *Z. Pflanzenkrankh. Pflanzenschutz Sonderh.* IV: 37-53.
- de Jong, G. (1994): The fitness of fitness concepts and the description of natural selection. *Q. Rev. Biol.* 69: 3 - 29.
- del Castillo, R. F. (1998): Fitness consequences of maternal and nonmaternal components of inbreeding in the gynodioecious *Phacelia dubia*. *Evolution* 52: 44 - 60.
- DeWitt, T. J., Sih, A. & Wilson, D. S. (1998): Costs and limits of phenotypic plasticity. *Trends Ecol. Evol.* 13.
- Dierschke, H. (1972): Zur Aufnahme und Darstellung phänologischer Erscheinungen in Pflanzengesellschaften. In: Tüxen, R. (Red.): *Grundfragen und Methoden in der Pflanzensoziologie*. Ber. Internat. Sympos. IV Rinteln: 291 - 311.
- Donohue, K. (2002): Germination timing influences natural selection on life-history characters in *Arabidopsis thaliana*. *Ecology* 83: 1006-1016.
- Dyer, W. E. (1995): Exploiting weed seed dormancy and germination requirements through agronomic practices. *Weed Science* 43: 498 - 503.
- Eggers, T. (1978): Werden und Wandel der Ackerunkraut-Vegetation. *Werden und Vergehen von Pflanzengesellschaften*, Rinteln, J. Cramer 1979. 503-527.
- Eggers, T. (1984): Wandel der Unkrautvegetation der Äcker. *Schweiz. Landw. FO. Recherche agronom. en Suisse* 23: 47 - 61.
- Ellenberg, H. (1953): Physiologisches und ökologisches Verhalten derselben Pflanzenarten. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* 65: 351 - 362.
- Ellenberg, H. (1996): *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen*. 5. Aufl., Ulmer, Stuttgart.
- Foley, M. E. & Fennimore, S. A. (1998): Genetic basis for seed dormancy. *Seed Science Res.* 8: 173 - 182.
- Fuhr-Boßdorf, K., Waldhardt, R. & Otte, A. (1999): Auswirkungen der Landnutzungsdynamik auf das Potenzial von Pflanzengemeinschaften und Pflanzenarten einer peripheren Kulturlandschaft (1945-1998). *Verh. Ges. Ökol.* 29: 519-530.

- Gasquez, J., Darmency, H. & Compoint, J. P. (1981): Comparaison de la germination et de la croissance de biotypes sensibles et résistants aux triazines chez quatre espèces de mauvaises herbes. *Weed Research* 21: 219 - 225.
- Gerowitt, B. & Bodendörfer, H. (1998): Long-term population development of *Viola arvensis* Murr. in a crop rotation. I. Field experiments. *Z. Pflanzenkrankh. Pflanzenschutz* 105: 641 - 654.
- Griffith, C. (1998): The response of *Viola blanda* Willd. (Violaceae) to phosphorus fertilization and shading. *J. Torrey Bot. Society* 125: 194-198.
- Grime, J. P., Mason, G., Curtis, A. V., Rodman, J., Brand, S. R., Mowforth, M. A. G., Neal, A. M. & Shaw, S. (1981): A comparative study of germination characteristics in a local flora. *J. Ecol.* 69: 1017 - 1059.
- Grime, J. P., Hodgson, J.G. & Hunt, R. (1988): *Comparative Plant Ecology*. 1. Aufl., Unwin Hyman, London.
- Grundy, A. C., Froud-Williams, R. J. & Boatman, N. D. (1995): Maternal effects in progeny of field pansy (*Viola arvensis*) subjected to different herbicide and nitrogen rates. *Ann. Appl. Biol.* 127: 343-352.
- Hammer, K. (1985): Erhaltung von Unkrautsippen - eine Aufgabe für die Genbank? *Arch. Nat.schutz Landsch.forschung* 25: 75-79.
- Hanf, M. (1982): *Ackerunkräuter Europas mit ihren Samen und Keimlingen*. 1. Aufl., BASF, Ludwigshafen.
- Hansson, B. & Westerberg, L. (2002): On the correlation between heterozygosity and fitness in natural populations. *Mol. Ecol.* 11: 2467 - 2474.
- Harrington, G. T. (1923): Use of alternating temperatures in the germination of seeds. *J. Agricult. Research* 23: 295-332.
- Hegi, G. (1975): *Illustrierte Flora von Mitteleuropa*. V/1, 2. Aufl., Paul Parey, Berlin & Hamburg.
- Hegi, G. (1986): *Illustrierte Flora von Mitteleuropa*. IV/1, 3. Aufl., Paul Parey, Berlin & Hamburg.
- Helmecke, K. & Mahn, E.-G. (1984): Veränderungen der Populationsdynamik ausgewählter Segetalarten in Agrophytozönosen durch Herbizide. *Wiss. Z. Univ. Halle* 33: 3-20.
- Hentschel, E. & Wagner, G. (1993): *Zoologisches Wörterbuch*. 5. Aufl., Gustav Fischer, Jena.
- Heß, D. (1991): *Pflanzenphysiologie: Molekulare und biochemisch-physiologische Grundlagen vom Stoffwechsel, Entwicklung und Ökologie*., 9. Aufl., Eugen Ulmer, Stuttgart.
- Heydemann, B. & Meyer, H. (1983): Auswirkungen der Intensivkultur auf die Fauna in den Agrarbiotopen. *Schr.reihe Dtsch. Rat Landesplf.* 42: 174 - 191.
- Hilbig, W., Bachthaler, G. & Reuss, H.-U. (1995): Die Entwicklung der Segetalvegetation einer 30jährigen "Alten Dreifelderwirtschaft." *Angew. Bot.* 69: 91 - 107.

- Hilbig, W. (1996): Auswirkungen von Verfahren der Extensivierung im Ackerbau auf Boden, Wasser, Flora und Fauna. Schule und Beratung: 3-5.
- Hilhorst, H. W. M. (1998): The regulation of secondary dormancy. The membrane hypothesis revisited. Seed Science Res. 8: 77 - 90.
- Hill, N. M., Patriquin, D. G. & Kloet, S. P. V. (1989): Weed seed bank and vegetation at the beginning and end of the first cycle of a 4-course crop rotation with minimal weed control. J. Appl. Ecol. 26: 233-246.
- Hoffmann, A. A. & Merila, J. (1999): Heritable variation and evolution under favourable and unfavourable conditions. Trends Ecol. Evol. 14: 96 - 101.
- Hofmeister, H. & Garve, E. (1986): Lebensraum Acker. 1. Aufl., Paul Parey, Hamburg & Berlin.
- Holzmann, A. (1987): Zur Populationsdynamik und Schadwirkung des Acker-Stiefmütterchens (*Viola arvensis* Murr.) als Grundlagen einer wirtschaftlichen Bekämpfung., Diss., Universität Hannover.
- Hsiao, A. I., MacGregor, M. E. & Banting, J. D. (1979): The use of sodium hypochlorite in testing the seed viability of wild oats. Can. J. Plant Sci. 59: 1047-1052.
- Hüppe, J. & Hofmeister, H. (1990): Syntaxonomische Fassung und Übersicht über die Ackerunkrautgesellschaften der Bundesrepublik Deutschland. Ber. d. Reinh. Tüxen-Ges. 2: 61 - 81.
- Jüttersonke, B. & Arlt, K. (1992): Die infraspezifische Struktur von Unkrautarten in Beziehung zur Herbizidresistenz. Z. Pflanzenkrankh. Pflanzenschutz Sonderh. 13: 475-481.
- Kees, H. (1981): Zum Auftreten atrazinresistenter Samenunkräuter in Bayern. Bayer. Landw. Jb. 58: 657 - 668.
- Klümper, H., Gerhards, R. & Kühbauch, W. (1996): Einfluss des Lichtes auf die Keimung von Unkrautsamen. Z. Pflanzenkrankh. Pflanzenschutz Sonderh. 15: 71-76.
- Knapp, G. (1964): Über die Unkraut-Vegetation auf einigen Halmfrucht-Äckern mit sehr kalk-reichen Böden im östlichen Hessen. Ber. Oberhess. Ges. Nat. Heilkd., Neue Folge, Naturwissensch. Abtlg. 33: 141-144.
- Koch, F. (1954): Die Unkrautgemeinschaften der deutschen Dauerdüngungsversuche auf Ackerland. Institut für Pflanzenschutz, Landwirtschaftliche Hochschule Stuttgart-Hohenheim.
- Kornas, J. (1988): Speiochore Ackerwildkräuter: von ökologischer Spezialisierung zum Aussterben. Flora 180: 83 - 91.
- Korneck, D. & Sukopp, H. (1988): Rote Liste der in der Bundesrepublik Deutschland ausgestorbenen, verschollenen und gefährdeten Farn- und Blütenpflanzen und ihre Auswertung für den Arten- und Biotopschutz. Schr.reihe Veget. kd. 19: 210.
- Kotorova, I. & Leps, J. (1999): Comparative ecology of seedling recruitment in an oligotrophic wet meadow. J. Veg. Sci. 10: 175 - 186.

- Köck, U.-V. (1984): Intensivierungsbedingte Veränderungen der Segetalvegetation des mittleren Erzgebirges. Arch. Naturschutz u. Landschaftsforsch. Berlin 24: 105-133.
- Lakinen, Å. (2001): In-vitro pollen competitive ability in *Viola tricolor*: Temperature and pollen donor effects. Oecologia 128: 492-498.
- Lakon, G. (1949): The topographical tetrazolium method for determining the germinating capacity of seeds. Plant Physiol. 24: 389 - 394.
- Larcher, W. (1995): Physiological Plant Ecology. 3. Aufl., Springer, Berlin, Heidelberg, New York.
- Lauer, E. (1953): Über die Keimtemperatur von Ackerunkräutern und deren Einfluss auf die Zusammensetzung von Unkrautgesellschaften. Flora 140: 551-593.
- Libbert, E. (1987): Lehrbuch der Pflanzenphysiologie. 4. Aufl., Gustav Fischer, Stuttgart, New York.
- Maas, D. (1987): Keimungsansprüche von Streuwiesenpflanzen und deren Auswirkung auf das Samenpotential. Diss. Technische Univ. München.
- Mahn, E.-G. (1969): Untersuchungen zur Bestandsdynamik einiger charakteristischer Segetalgesellschaften unter Berücksichtigung des Einsatzes von Herbiziden. Arch. Naturschutz und Landschaftsforsch. 9: 3-42.
- Mahn, E.-G. (1984): Structural changes of weed communities and populations. Vegetatio 58: 79 - 85.
- Mahn, E.-G. & Martschat, S. (1985): Vergleich des Einflusses mehrjähriger mechanischer und chemischer Behandlungsmaßnahmen auf Populationsdynamik und Struktur von Agrophytozönosen. Wiss. Z. Univ. Halle 34: 45 - 55.
- Mahn, E.-G. & Lemme, D. (1989): Möglichkeiten und Grenzen plastischer Anpassung sommerannueller Arten an anthropogen bestimmte Lebensbedingungen - *Solanum nigrum* L.. Flora 182: 233 - 246.
- Mahn, E.-G. & Udwal, L. (1991): Zur phänotypischen Plastizität bei Populationen von *Chenopodium album* L.. In: Schmid, B. & Stöcklin, J.: Populationsbiologie der Pflanzen. Basel, Birkhäuser: 74 - 85.
- Meisel, K. (1966): Ergebnisse von Daueruntersuchungen in nordwestdeutschen Ackerunkrautgesellschaften. In: R. Tüxen: Anthropogene Vegetation: 86-96.
- Meisel, K. (1972): Probleme des Rückgangs von Ackerunkräutern. Schr.reihe Landsch.pfl. Nat.schutz 1: 103-110.
- Meisel, K. & Hübschmann, A. v. (1976): Veränderungen der Acker- und Grünlandvegetation im nordwestdeutschen Flachland in jüngerer Zeit. Schr.reihe Veg.kd. 10: 109-124.
- Meisel, K. (1979): Veränderungen der Segetalflora in der Stolzenauer Wesermarsch seit 1945. Phytocoenologia 6: 118-130.

- Meyer, S. E. (1990): Seed source differences in germination under snowpack in northern Utah. Proc. Fifth Billings Symposium on Disturbed Land Reclamation, Montana State University Reclamation Research Unit, Bozeman. 184-191.
- Meyer, S. E. & Kitchen, S. G. (1994): Life history variation in blue flax (*Linum perenne*: Linaceae): seed germination phenology. Am. J. Bot. 81: 528 - 535.
- Meyer, S. E., Allen, P. S. & Beckstead, J. (1997): Seed germination regulation in *Bromus tectorum* (Poaceae) and its ecological significance. Oikos 78: 475-485.
- Mittnacht, A. (1980): Segetalflora der Gemarkung Mehrstetten 1975-78 im Vergleich zu 1948/49. Institut für Phytomedizin. Stuttgart-Hohenheim, Univ. Hohenheim (LH).
- Morris, A. B., Baucom, R. S. & Cruzan, M. B. (2002): Stratified analysis of the soil seed bank in the cedar glade endemic *Astragalus bibullatus*: evidence for historical changes in genetic structure. Am. J. Bot. 89: 29 - 36.
- Mrotzek, R. & Schmidt, W. (1993): Transekt- und Samenbankuntersuchungen zur Ermittlung von Veränderungen in der Ackerwildkrautvegetation nach Änderung der Bewirtschaftungsintensität. Verh. Ges. Ökol. 22: 139-143.
- Mückschel, C. & Otte, A. (2001): Variabilität von Pflanzen- und Populationsmerkmalen bei unterschiedlicher Beweidung. Nat.schutz Landsch.plan. 33: 18-26.
- Noronha, A., Andersson, L. & Milberg, P. (1997): Rate of change in dormancy level and light requirement in weed seeds during stratification. Ann. Bot. 80: 795-801.
- Noss, R. F. (1990): Indicators for monitoring biodiversity: A hierarchical approach. Conserv. Biol. 4: 255 - 263.
- Nultsch, W. (1991): Allgemeine Botanik. 9. Aufl., Georg Thieme, Stuttgart & New York.
- O'Neill, R., Snowdon, R. & Köhler, W. (2003): Population Genetics: Aspects of Biodiversity. Prog. Bot. 64: 115 - 137.
- Obroucheva, N. V. (1999): Seed Germination. 1. Aufl., Backhuys Publishers, Leiden.
- Oostermeijer, J. G. B., van Eijck, M. W. & de Nijs, J. C. M. (1994): Offspring fitness in relation to population size and genetic variation in the rare perennial plant species *Gentiana pneumonanthe* (Gentianaceae). Oecologia 97: 289 - 296.
- Orozco-Sergovia, A., Brechu-Franco, A. E., Zambrano-Polanco, L., Osuna-Fernandez, R., Laguna-Hernandez, G. & Sanchez-Coronado, M. E. (2000): Effects of maternal light environment on germination and morphological characteristics of *Sicyos deppei* seeds. Weed Research 40: 495 - 506.
- Otte, A. (1984): Ackerwildkraut-Gesellschaften als Indikatoren für Nutzungsintensitäten im Raum Ingolstadt. Verh. Ges. Ökol. 12: 255 - 268.

- Otte, A. (1990): Die Entwicklung von Ackerwildkraut-Gesellschaften auf Böden mit guter Ertragsfähigkeit nach dem Aussetzen von Unkrautregulierungsmaßnahmen. *Phytocoenologia* 19: 43-92.
- Otte, A. (1991): Veränderungen im Keimungs- und Auflaufverhalten bei *Chenopodium ficifolium* im Vergleich von 1950 zu 1985-88. In: Mahn, E.-G. & Tietze, F.: *Agro-Ökosysteme und Habitatinseln in der Agrarlandschaft*. Halle-Wittenberg: 38 - 48.
- Otte, A. (1993): The temperature requirements of crop field herbs at the time of germination - another cause for changes in the plant association of crop fields. *Proc. 35th Symposium IAVS, Applied Vegetation Ecology*. 280-288.
- Otte, A. (1996): Populationsbiologische Parameter zur Kennzeichnung von Ackerwildkräutern. *Z. Pflanzenkrankh. Pflanzenschutz Sonderh.* 15: 45-60.
- Otte, A. & Mattonet, B. (2002): Die Bedeutung von Archäophyten in der heutigen Vegetation ländlicher Siedlungen in Deutschland. In: Brandes, D.: *Adventivpflanzen - Beiträge zu Biologie, Vorkommen und Ausbreitungsdynamik von gebietsfremden Pflanzenarten in Mitteleuropa*. 8: 221 - 247.
- Patzelt, A. (1998): *Vegetationsökologische und populationsbiologische Grundlagen für die Etablierung von Magerwiesen in Niedermooren*. Diss. Bot. 297: 215.
- Pigliucci, M. (1998): Ecological and evolutionary genetics of *Arabidopsis*. *Trends Plant Sci.* 3: 485-489.
- Pigliucci, M. & Schlichting, C. D. (1998): Reaction norms of *Arabidopsis thaliana*. V. Flowering time controls phenotypic architecture in response to nutrient stress. *J. Evol. Biol.* 11: 285 - 301.
- Pigliucci, M. (2001): *Phenotypic Plasticity*. 1. Aufl., The Johns Hopkins University Press, Baltimore & London.
- Pigliucci, M. & Hayden, K. (2001): Phenotypic Plasticity is the major determinant of changes in phenotypic integration in *Arabidopsis*. *New Phytol.* 152: 419-430.
- Pigliucci, M. & Marlow, E. T. (2001): Differentiation for flowering time and phenotypic integration in *Arabidopsis thaliana* in response to season length and vernalisation. *Oecologia* 127: 501-508.
- Pigliucci, M. (2002): Touchy and bushy: Phenotypic plasticity and integration in response to wind stimulation in *Arabidopsis thaliana*. *Int. J. Plant Sci.* 163: 399-408.
- Rademacher, B. (1948): Gedanken über Begriff und Wesen des "Unkrauts". *Z. Pflanzenkrankh. Pflanzensch.* 55: 3 - 10.
- Rademacher, B. & Ozolins, J. (1952): Einfluss der Getreidekonkurrenz und des Nährstoffgehaltes im Keimsubstrat auf Keimung und Jugendentwicklung verschiedener Unkräuter. *Angew. Bot.* 26: 69 - 93.
- Rauber, R. (1977): Evolution von Unkräutern. *Z. Pflanzenkrankh. Pflanzenschutz Sonderh.* 8: 37 - 55.

- Reed, D. H. & Frankham, R. (2003): Correlation between fitness and genetic diversity. *Conserv. Biol.* 17: 230 - 237.
- Relyea, R. A. (2002): Costs of phenotypic plasticity. *Am. Nat.* 159: 272 - 282.
- Rendon, B. & Nunez-Farfan, J. (2001): Population differentiation and phenotypic plasticity of wild and agrestal populations of the annual *Anoda cristata* (Malvaceae) growing in two contrasting habitats. *Plant Ecol.* 156 (2): 205 - 213.
- Roché, B. F., Jr. & Muzik, T. J. (1964): Ecological and physiological study of *Echinochloa crus-galli* (L.) Beauv. and the response of its biotypes to sodium 2,2-dichloropropionate. *Agron. J.* 56: 155 - 160.
- Roeb, L. (1977): Der Einfluss des Lichtes auf die Keimung von Unkrautsamen. *Z. Pflanzenkrankh. Pflanzenschutz Sonderh.* 8: 165 - 168.
- Rola, J. (1973): Der Einfluss der Intensivierung der Landwirtschaft auf die Segetalgemeinschaften. *Probleme der Agrogeobotanik.* Halle (Saale), Wissenschaftl. Beitr. Martin-Luther-Univ. Halle-Wittenberg: 139-146.
- Rothmaler, W., Schubert, R. & Vent, W. (1994): Exkursionsflora von Deutschland, Gefäßpflanzen: Kritischer Band. 8. Aufl., Gustav Fischer, Jena & Stuttgart.
- Rothmaler, W., Jäger, E. J. & Werner, K. (1999): Exkursionsflora von Deutschland, Gefäßpflanzen: Atlasband. 10. Aufl., Spektrum
- Rothmaler, W., Jäger, E. J. & Werner, K. (2001): Exkursionsflora von Deutschland. Gefäßpflanzen: Kritischer Band. 9. Aufl., Spektrum
- Sakai, S. & Sakai, A. (1996): Why is there variation in mean seed size among plants within single populations? *Am. J. Bot.* 83: 1454-1457.
- Sauerborn, J., Koch, W. & Krage, J. (1988): Zum Einfluss von Licht, Temperatur, Ablagetiefe und Wasserstress auf die Keimung ausgewählter Unkrautarten. *Z. Pflanzenkrankh. Pflanzenschutz Sonderh.* 11: 47-53.
- Schaal, B. A., Hayworth, D. A., Olsen, K. M., Rauschert, J. T. & Smith, W. A. (1998): Phylogeographic studies in plants: problems and prospects. *Molec. Ecol.* 7: 465 - 474.
- Schaefer, M. (1992): *Ökologie.* 3. Aufl., Gustav Fischer, Jena.
- Scheiner, S. M. (1993): Genetics and evolution of phenotypic plasticity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 24: 35 - 68.
- Schubert, R. & Wagner, G. (1993): *Botanisches Wörterbuch.* 11. Aufl., Ulmer, Stuttgart.
- Schubert, P., O'Neill, R., Köhler, W., Waldhardt, R. & Otte, A. (2002): Reproductive traits and genetic diversity of *Arabidopsis thaliana* populations originating from different agricultural regimes. *Z. Pflanzenkrankh. Pflanzenschutz Sonderh.* 18: 57 - 66.
- Schubert, P., Waldhardt, R. & Otte, A.: Der Einfluss unterschiedlicher Nutzungsgeschichte auf die Fitness von *Viola arvensis* MURR. *Nova Acta Leopoldina* (im Druck).

- Schumacher, W. & Schick, H.-P. (1998): Rückgang von Pflanzen der Äcker und Weinberge - Ursachen und Handlungsbedarf. *Schr.reihe Veg.kd.* 29: 49-57.
- Semb, K. (1996a): Growth characteristics of spring barley and selected weeds. 1. Effect of irradiance in growth chambers. *Weed Research* 36: 339-352.
- Semb, K. (1996b): Growth characteristics of spring Barley and selected weeds. 2. Effect of temperature and irradiance in growth chambers. *Weed Research* 36: 353-367.
- Sieben, A. & Otte, A. (1991): Nutzungsgeschichte, Vegetation und Erhaltungsmöglichkeiten einer historischen Agrarlandschaft in der südlichen Frankenalb (Landkreis Eichstätt). *Ber. Bayer. Bot. Ges.* 61: Beiheft 16, 55.
- Silvertown, J. & Charlesworth, D. (2001): *Introduction to plant population biology*. 4. Aufl., Blackwell Scientific Publ., London.
- Simmering, D., Waldhardt, R. & Otte, A. (2001): Syndynamik und Ökologie von Besenginsterbeständen des Lahn-Dill-Berglands unter Berücksichtigung ihrer Genese aus verschiedenen Rasengesellschaften. *Tuexenia* 21: 51 - 89.
- Skuterud, R., Bjugstad, N., Tyldum, A. & Torresen, K. S. (1998): Effect of herbicides applied at different times of the day. *Crop Protection* 7: 41 - 46.
- Smekens, M. J. & van Tienderen, P. H. (2001): Genetic variation and plasticity of *Plantago coronopus* under saline conditions. *Acta Oecologica* 22: 187-200.
- Solbrig, O. T. (1981): Studies on the population biology of the genus *Viola*. 2. The effect of plant size on fitness in *Viola sororia*. *Evolution* 35: 1080-1093.
- Stewart, S. C. & Schoen, D. J. (1987): Pattern of phenotypic viability and fecundity selection in a natural population of *Impatiens pallida*. *Evolution* 41: 1290-1301.
- Straßburger, E. (1998): *Lehrbuch der Botanik*. 34. Aufl., Gustav Fischer, Stuttgart, Jena, New York.
- Stratton, D. A. & Bennington, C. C. (1996): Measuring spatial variation in natural selection using randomly-sown seeds of *Arabidopsis thaliana*. *J. Evol. Biol.* 9: 215 - 228.
- Sukopp, H. & Scholz, H. (1997): Herkunft der Unkräuter. *Osnabrücker Naturwiss. Mitt* 23: 327 - 333.
- Sukopp, H. (2001): Neopyten. *Bauhinia* 15: 19 - 37.
- Sultan, S. E. (2001): Phenotypic plasticity for fitness components in Polygonum species of contrasting ecological breadth. *Ecology* 82: 328 - 343.
- Swanborough, P. & Westoby, M. (1996): Seedling relative growth rate and its components in relation to seed size: Phylogenetically independent contrasts. *Funct. Ecol.* 10: 176 - 184.
- Thompson, K. (1974): Effects of fluctuating temperatures on germination. *J. Exp. Bot.* 25: 164-175.
- Thompson, K. & Grime, J. P. (1979): Seasonal variation in the banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *J. Ecol.* 67: 893 - 921.

- Thompson, K., Bekker, R. M. & Bakker, J. P. (1998): Weed seed banks; evidence from the north-west European seed bank database. *Aspects Appl. Biol.* 51: 105-112.
- Turnbull, L. A., Rees, M. & Crawley, M. J. (1999): Seed mass and the competition/colonisation trade off: A sowing experiment. *J. Ecol.* 87: 899-912.
- Tüxen, R. (1962): Gedanken zur Zerstörung der mitteleuropäischen Ackerbiozoenosen. *Mitt. d. Flor.-soz. Arbeitsgem.* 9: 60-61.
- Underwood, A. J. (1999): *Experiments in Ecology*. 2. Aufl., Cambridge University Press, Cambridge.
- Urbanska, K. M. (1992): *Populationsbiologie der Pflanzen*. 1. Aufl., Verl. Gustav Fischer, Stuttgart, Jena.
- van Elsen, T. (1989): Ackerwildkraut-Bestände biologisch-dynamisch und konventionell bewirtschafteter Hackfruchtäcker in der Niederrheinischen Bucht. *Lebendige Erde* 4: 277 - 282.
- van Tienderen, P. H. (1991): Evolution of generalists and specialists in spatially heterogeneous environments. *Evolution* 45: 1317 - 1331.
- van Tienderen, P. H. (1997): Generalists, Specialists, and the evolution of phenotypic plasticity in sympatric populations of distinct species. *Evolution* 51: 1372 - 1380.
- Vegis, A. (1964): Dormancy in higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 15: 185-224.
- Via, S., Gomulkiewicz, R., de Jong, G., Scheiner, S. M., Schlichting, C. D. & van Tienderen, P. H. (1995): Adaptive phenotypic plasticity - consensus and controversy. *Trend. Ecol. Evol.* 10: 212 - 217.
- Volis, S., Mendlinger, S. & Ward, D. (2002): Differentiation in populations of *Hordeum spontaneum* Koch along a gradient of environmental productivity and predictability: plasticity in response to water and nutrient stress. *Biol. J. Linnean Society* 75: 301 - 312.
- Wagenitz, G. (1996): *Wörterbuch der Botanik*. 1. Aufl., Gustav Fischer, Jena.
- Waldhardt, R. & Otte, A. (2000): Zur Terminologie und wissenschaftlichen Anwendung des Begriffs Biodiversität. *Wasser & Boden* 52: 10 - 13.
- Waldhardt, R., Fuhr-Boßdorf, K. & Otte, A. (2001): The significance of the seed bank as a potential for the reestablishment of arable-land vegetation in a marginal cultivated landscape. *Web Ecology* 2: 83 - 87 (<http://www.oikos.ekol.lu.se/we/WE2001.html>).
- Warwick, S. I. & Black, L. D. (1994): Relative fitness of herbicide-resistant and susceptible biotypes of weeds. *Phytoprot.* 75.
- Willerding, U. (1970): Ackerunkraut-Gesellschaften und Düngung. *Nat.wiss. Rundsch.* 23: 117.
- Willerding, U. (1981): Ur- und frühgeschichtliche sowie mittelalterliche Unkrautfunde in Mitteleuropa. *Z. Pflanzenkrankh. Pflanzenschutz Sonderh.* 9: 65 - 74.

Wilson, B. J., Wright, K. J., Brain, P., Clements, M. & Stephens, E. (1995): Predicting the competitive effects of weed and crop density on weed biomass, weed seed production and crop yield in wheat. *Weed Research* 35: 265-278.

Anhang

Arabidopsis	Biom.			Blätter			Blattfläche /			Sproß				
	[mg]	[N]		[mm ²]		[%]		Blattm.		[mg]		[%]		
		F	P	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P	
NT	7,8	0,001	14,0	0,000	8,4	0,000	8,2	0,000	10,6	0,000	4,0	0,018	7,4	0,001
Ern	1162	0,000	189	0,000	156	0,000	3304	0,000	72	0,000	1784	0,000	1224	0,000
N	17132	0,000	817,0	0,000	387,4	0,000	487,7	0,000	30,1	0,000	80,9	0,000	496,2	0,000
L	216	0,000	24	0,000	0	0,011	54	0,000	534	0,000	363	0,000	102	0,000
Ern*NT	1,6	0,13	2,7	0,028	1,4	0,25	2,1	0,07	2,5	0,044	1,1	0,38	1,8	0,12
Ern*N	315,0	0,000	41,5	0,000	83,6	0,000	32,3	0,000	10,1	0,000	1,1	0,32	6,9	0,001
NT*N	2,8	0,06	2,5	0,08	0,7	0,46	2,4	0,09	2,2	0,11	0,3	0,27	0,3	0,75
Ern*L	24,9	0,000	56,5	0,000	57,2	0,000	49,8	0,000	7,4	0,001	2,2	0,11	19,0	0,000
NT*L	2,3	0,10	0,2	0,80	0,9	0,41	1,5	0,22	0,3	0,77	0,2	0,80	0,1	0,93
N*L	114,7	0,000	6,0	0,015	0,5	0,46	0,1	0,76	2,8	0,09	3,8	0,05	0,2	0,63
Ern*NT*N	1,3	0,24	1,2	0,31	0,4	0,84	0,9	0,44	0,5	0,74	1,0	0,38	0,3	0,88
Ern*NT*L	1,2	0,32	1,7	0,14	2,5	0,042	1,2	0,29	0,7	0,58	1,8	0,14	1,8	0,13
Ern*N*L	19,3	0,000	14,1	0,000	7,8	0,000	8,8	0,000	0,2	0,84	2,1	0,13	0,8	0,44
NT*N*L	3,7	0,024	0,2	0,82	0,1	0,93	1,9	0,15	1,4	0,26	5,9	0,003	3,7	0,024
Ern*NT*N*L	2,1	0,047	3,1	0,015	2,2	0,07	2,5	0,042	0,5	0,72	1,1	0,35	1,0	0,43

Signifikanzgrenze bei 0,0056

Viola	Biom.			Blätter			Blattfläche /			reprod. Organe			senesz. Masse					
	[mg]	[N]		[mm ²]		[%]		Blattm.		[mg]		[%]		[mg]		[%]		
		F	P	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P	
NT	0,2	0,84	0,5	0,60	2,5	0,09	1,5	0,22	2,7	0,06	9,3	0,000	1,4	0,24	23,7	0,000	0,8	0,46
N	1361	0,000	462	0,000	883	0,000	565	0,000	3,1	0,08	9,2	0,003	2,2	0,14	622	0,000	1,6	0,21
L	254	0,000	104	0,000	30,2	0,000	22,7	0,000	0,0	0,94	554	0,000	14,0	0,000	158	0,000	20,3	0,000
Ern	1339	0,000	399	0,000	786	0,000	461	0,000	8167	0,000	128	0,000	119	0,000	935	0,000	3089	0,000
NT*N	0,3	0,73	0,1	0,88	0,6	0,66	0,5	0,60	0,8	0,44	1,5	0,22	1,4	0,25	1,6	0,21	0,1	0,91
NT*L	0,7	0,48	1,4	0,25	0,8	0,46	0,7	0,49	0,1	0,89	1,6	0,20	2,2	0,11	0,1	0,87	0,4	0,65
N*L	110,3	0,000	31,6	0,000	14,2	0,000	17,3	0,000	2,2	0,14	3,2	0,07	2,1	0,15	87,8	0,000	1,3	0,26
NT*Ern	2,0	0,07	0,3	0,91	1,6	0,16	0,5	0,71	1,2	0,30	2,5	0,044	1,6	0,19	8,2	0,000	12,8	0,000
N*Ern	301	0,000	96,0	0,000	230	0,000	110	0,000	5,5	0,004	16,3	0,000	3,5	0,031	204	0,000	28,2	0,000
L*Ern	53,3	0,000	13,1	0,000	0,2	0,88	2,2	0,11	3,0	0,05	2,2	0,11	3,5	0,031	58,3	0,000	16,4	0,000
NT*N*L	0,7	0,52	0,1	0,91	0,1	0,93	0,3	0,75	0,2	0,79	0,1	0,91	1,7	0,18	0,7	0,50	0,4	0,68
NT*N*Ern	1,7	0,11	0,4	0,79	1,2	0,31	0,4	0,78	0,8	0,54	0,3	0,87	1,5	0,21	2,4	0,029	0,1	1,00
NT*L*Ern	0,9	0,49	0,6	0,69	0,2	0,94	0,4	0,82	1,0	0,40	1,1	0,35	1,9	0,11	0,5	0,77	0,6	0,73
N*L*Ern	20,9	0,000	4,6	0,011	0,8	0,46	3,6	0,029	0,1	0,91	0,4	0,64	2,2	0,11	21,9	0,000	0,3	0,84
NT*N*L*Ern	0,5	0,79	0,6	0,65	0,3	0,88	0,6	0,64	1,1	0,33	0,8	0,55	1,5	0,19	0,4	0,89	0,5	0,78

signifikanzgrenze bei p<0,0042

Abb. A 1 & A 2: Statistische Ergebnisse zu den Morphometrischen Untersuchungen bei *Arabidopsis thaliana* (li.) und *Viola arvensis* (re.).