

Studie über die tschechoslowakischen Arten der Gattung *Lotus* IV

Anna Chrtková - Žertová

Botanisches Institut der Tschechoslowakischen Akademie der Wissenschaften,
Průhonice bei Praha

Eingegangen am 29. August 1964

Abstrakt — Im Laufe der ontogenetischen Entwicklung der Arten *Lotus uliginosus* SCHKUHR, *L. corniculatus* L., *L. tenuis* WALDST. et KIT. und *L. borbásii* UJHELYI zeigten sich einige Merkmale, welche für die systematische Bewertung der Arten Bedeutung haben. Die biologische Betrachtung weist ähnlich wie die taxonomische Bewertung auf entferntere verwandtschaftliche Beziehungen zwischen *L. uliginosus* und den übrigen drei Arten hin. Dagegen zeigen *L. corniculatus*, *L. tenuis* und *L. borbásii* untereinander in der Mehrzahl der Merkmale sehr enge Beziehungen. Die grösste Veränderlichkeit zeigt sich bei *L. corniculatus*. Diese Art ist tetraploid, während die weit weniger veränderlichen übrigen Arten diploid sind.

Die Kenntnis des Lebenszyklus der Pflanzen hat oft eine grosse Bedeutung nicht nur für den Zweig der angewandten Botanik, sondern auch für die Klärung einiger Fragen des Wertes der Taxa. Bei den tschechoslowakischen Vertretern der Gattung *Lotus* L. zeigte sich schon während der ersten Stadien der Ontogenese eine Reihe von unterschiedlichen Merkmalen, auch einige der biologischen Eigenschaften erwiesen sich von bedeutendem Wert. Diese Merkmale werden meistens zu Unrecht in der botanischen Literatur vernachlässigt. In dem folgenden Teil werden einige Ergebnisse angeführt, die durch das Studium der Biologie von vier Arten der Gattung *Lotus* L., *L. uliginosus* SCHKUHR, *L. corniculatus* L., *L. tenuis* WALDST. et KIT. und *L. borbásii* UJHELYI, gewonnen wurden. Die Beobachtungen wurden durch Vergleich der Pflanzen in der Natur und auf dem Versuchsfeld der Tschechoslowakischen Akademie der Wissenschaften in Průhonice bei Praha -(Seehöhe 237 m) durchgeführt. Angegeben sind die einzelnen Phasen der Ontogenese in Beziehung zu den unterschiedlichen Merkmalen der angeführten Arten.

1. Keimung

Nach der Konsistenz und Zusammensetzung der Testa gehört *Lotus* zur Gruppe der hartsamigen Pflanzen, nicht aber zu den extremhartsamigen, wohin z. B. die Arten der Gattung *Vicia* gehören. Die Samen haben die Fähigkeit, unverzüglich nach der Reife zu keimen, die Ruhezeit ist auf Minimum herabgedrückt. Z. B. hatten die Samen von *L. tenuis* und *L. borbásii* am vierten Tag nach dem Pflücken in der Natur eine Keimfähigkeit von 50—60 %. In beiden Fällen wurden die Samen immer aus allen Hülsen einer Pflanze gesammelt, deshalb muss man ihren ungleichmässigen Reifegrad in Betracht ziehen. (Lokalitäten: *L. tenuis*, Südslowakei, Kamenín, Bez. Štúrovo; *L. borbásii*, Südslowakei, Kamenica n. Hr., Bez. Štúrovo). Der Reifegrad ist ein

wichtiger Faktor für die Keimfähigkeit. Zu einem schwierigen Problem wird er bei der Feststellung der Erntezeit von angebauten *Lotus*-Arten, welche eine ungleichmässige Reifezeit haben.

Wenn man den angeführten Faktor, das ungleichzeitige Ausreifen der Samen, mehr oder weniger ausschaltet, dann unterscheiden sich die einzelnen Taxa voneinander durch den Grad der Keimfähigkeit, und in geringerem Masse sogar die gleichen Taxa von verschiedenen Standorten. Im allgemeinen zeigen die höchste Keimfähigkeit *L. uliginosus* (bis 100 %) und *L. tenuis* (beide im Durchschnitt 80 %), wogegen bei den anderen Arten der Prozentsatz der Keimfähigkeit meistens etwas niedriger ist, aber auch 100%ige Keimfähigkeit festgestellt wurde (bei *L. corniculatus*, KOLÁŘ 1965). Beispiele für die Keimfähigkeit einzelner Arten sind in der folgenden Tabelle angeführt.

Keimfähigkeit der Samen in %:

L. uliginosus:

N. Böhmen: Jablonec n. Nisou, Sumpfwiese	94
W. Böhmen: Vilémov, Nordabhang	70,5
N. Böhmen: Varnsdorf, Ufer eines Teiches	88
W. Böhmen: Nová Role, Ufer eines Teiches	100
W. Böhmen: Smolence, Ufer eines Teiches	65,5
W. Böhmen: Jindřichov, Wiese	86
W. Böhmen: Vřesová, Moorwiese	53,5

L. corniculatus:

M. Böhmen: Sadská, Sandufer der Elbe	59
M. Böhmen: Milešov, Nordabhang der Milešovka, Eichenwald	74,5
N. Böhmen: Šluknov, Wiese	98
M. Böhmen: Velemin, Wiese	82
M. Böhmen: Lovosice, Nordabhang der Lovoš, Eichenwald	81,5
W. Böhmen: Božičany, Ufer eines Teiches	76
W. Böhmen: Boreč, Schlucht	58,5
W. Slowakia: Devín, am Rande einer Strasse	72

L. tenuis:

S. Slowakia: Kamenín, Salzwiese	76
S. Mähren: Lednice, Salzwiese	85

L. borbásii:

S. Slowakia: Kamenica n. Hr., Eisenbahnstation, Steppenabhang	68
S. Slowakia: Kamenica n. Hr., Steppenabhang	73
S. Slowakia: Mužla, Steppenabhang	80,5

Die Keimfähigkeit wurde in Petrischalen bei Aussaat auf Filtrierpapier bei einer Temperatur von etwa 20° C festgestellt. Die einzelnen in der Tabelle angeführten Werte sind ein Durchschnitt aus 4 Serien von jeweils 100 Samen. Die Keimfähigkeit im Boden war bei sonst gleichen Temperaturbedingungen im Durchschnitt etwas höher, in manchen Fällen bis um 15 % (Z. B. bei *L. borbásii* von der Lokalität Kamenica n. Hr., Steppenrasen).

Die Keimungsenergie wurde in drei aufeinanderfolgenden Jahren unter Benützung von Samen desselben Ursprunges verfolgt, um die durch das Altern der Samen verursachten Unterschiede der Keimfähigkeit zu bestimmen. Die Methodik und die Samenanzahl waren dieselben wie bei der Bestimmung der Keimfähigkeit. Es wurden zwei parallele Reihen bei verschiedener Temperatur, und zwar bei etwa 10° C und etwa 20° C verfolgt.

Die gesamte Keimfähigkeit hat sich bei *L. corniculatus*, *L. tenuis* und *L. borbásii* in den verfolgten drei Jahren kaum verändert, während bei *L. uliginosus* die Samen desselben Ursprunges und Sammeldatums in den nachfolgenden

Jahren einen Rückgang der Keimfähigkeit bis zu 10 % gegenüber dem vorangegangenen Jahre aufwiesen (Abb. 1—4).

Bei den bei niedrigerer Temperatur keimenden Samen wurde eine Verspätung der Keimung um 3—6 Tage beobachtet. Im Verlauf der Keimungsenergie zeigten sich bei den verschiedenen Arten ungleiche Unterschiede zwischen den Serien bei höherer und niedrigerer Temperatur.

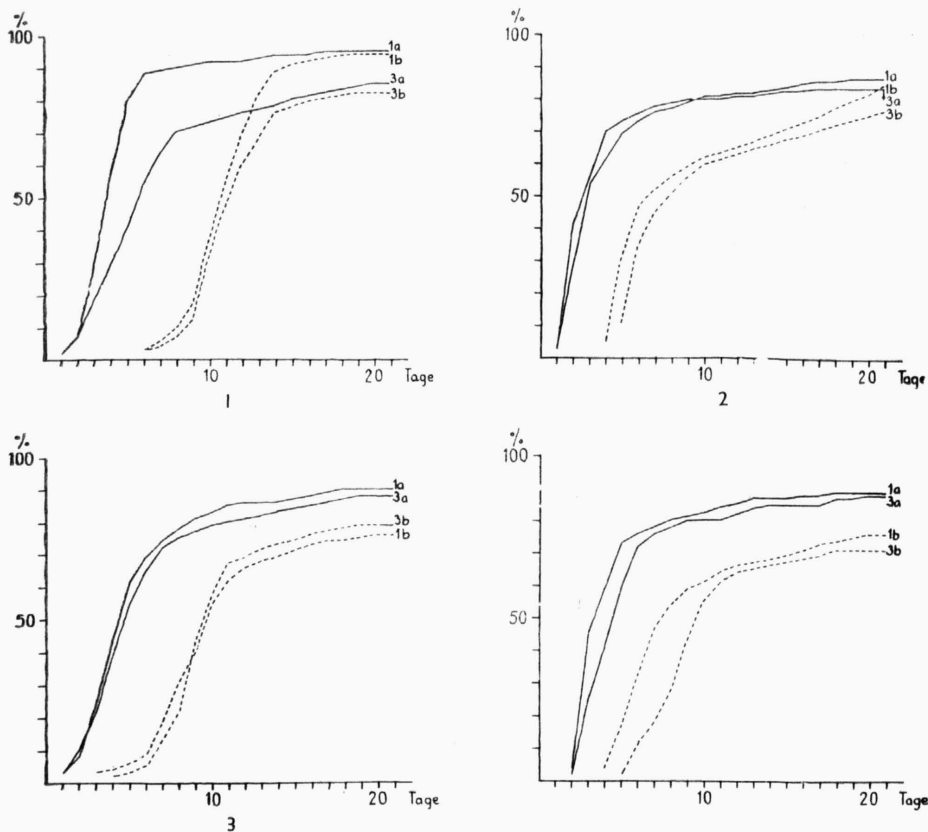


Abb. 1—4. Die Keimung in erstem (1) und drittem (3) Jahre, bei der Temperatur $\pm 20^{\circ}\text{C}$ (a) und $\pm 10^{\circ}\text{C}$ (b). Abb. 1 — bei *L. uliginosus*, Abb. 2 — bei *L. corniculatus*, Abb. 3 — bei *L. tenuis*, Abb. 4 — bei *L. borbásii*.

Bei *L. uliginosus* und teilweise auch bei *L. corniculatus*, deren Samen vorwiegend aus Populationen der Hügellandstufe stammten, unterscheidet sich der Verlauf der Kurven in beiden Reihen (nach Abzug der Verspätung) nicht wesentlich. Einen unterschiedlichen Verlauf zeigten *L. tenuis*, *L. borbásii* und teilweise *L. corniculatus*, deren Samen aus den Tiefebene stammten. Bei diesen Typen war auch bei der niedrigeren Temperatur die gesamte Keimfähigkeit herabgesetzt.

Es muss noch hervorgehoben werden, dass Samen, die von kultivierten Pflanzen stammten, einen höheren Prozentsatz der Keimfähigkeit zeigten als die Samen von den Pflanzen aus der Natur.

2. Morphologie

Die ersten Phasen der Ontogenese wurden bei Pflanzen verfolgt, die unter künstlichen Bedingungen in Holzkästen herangezogen wurden, die weiteren Phasen bei Pflanzen, die auf dem Versuchsfeld angebaut wurden. Die Ergebnisse stammen von jeweils 100 Pflanzen von jedem Taxon.

Bei *L. uliginosus* ist die erste Wurzel nach dem Aufkeimen etwa 0,5 mm dick. Die Wurzel zweiter Ordnung zweigen 10—12 Tage nach der Aussaat ab. Nach weiteren 10 Tagen, bei einer Gesamtlänge der Pfahlwurzel von 20—30 mm, wurden 2—8 Seitenwurzeln, im Durchschnitt 4,7 Wurzeln an einer Pflanze festgestellt. Die Seitenwurzeln erreichen während der weiteren Entwicklung in der Länge und Stärke die Hauptwurzel (Abb. 16).

Bei *L. corniculatus*, *L. tenuis* und *L. borbásii* zweigen die Wurzeln zweiter Ordnung im Durchschnitt später ab als bei *L. uliginosus*, und zwar nach 12—15 Tagen. Bei allen diesen Arten, und insbesondere bei *L. borbásii*, ist die Hauptwurzel stark und übertrifft durch ihre Länge und Dicke wesentlich die Wurzeln zweiter Ordnung. Diese sind vereinzelt und kurz. Die Bakterienknöllchen beginnen sich bei einer durchschnittlichen Länge der Wurzel von 30—50 mm zu bilden. Zuerst entwickeln sie sich bei *L. uliginosus* und *L. tenuis*, und zwar noch zur Zeit der entwickelten Keimblätter und während des Heranwachsens der ersten Blattes. In dieser Zeit betrug die Anzahl der Knöllchen an einer Pflanze 1—5.

Die Keimblätter lösen sich aus der Testa am 5.—6. Tag nach der Keimung und öffnen sich etwa 24 Stunden später. Sie sind kurzgestielt, elliptisch, an der Basis symmetrisch (*L. uliginosus*, *L. corniculatus* und *L. tenuis*) (Abb. 8—10) oder schwach unsymmetrisch (*L. borbásii*) (Abb. 11). Bei *L. uliginosus* sind die Keimblätter deutlich kleiner als bei den übrigen drei Arten, zwischen denen untereinander keine Unterschiede bestehen. Die Veränderlichkeit der Grösse der Keimblätter ist in der folgenden Tabelle angeführt. Zum Vergleich ist die Grösse am zehnten und zwanzigsten Tage nach der Keimung angeführt. Die Werte vom zwanzigsten Tage sind schon die maximalen, da nach dieser Zeit das Wachstum der Keimblätter aufhört.

Grösse der Keimblätter am zehnten Tage nach der Keimung:
(Werte in %, S = 1000)

		<i>L. uliginosus</i>			<i>L. corniculatus</i> , <i>L. borbásii</i> , <i>L. tenuis</i>			
	mm	Breite	1,5	2	2,5	3	3,5	S %
Länge	2		13	—	—	—	—	13
	2,5		26	30	—	—	—	56
	3		3	28	—	—	—	31
	3,5		—	—	5	—	—	5
	4		—	—	4	25	1	30
	4,5		—	—	3	28	7	38
	5		—	—	—	8	16	24
	5,5		—	—	—	1	1	2
	6		—	—	—	—	1	1

		<i>L. uliginosus</i>			<i>L. corniculatus, L. borbásii, L. tenuis</i>				
	mm	Breite	2	2,5	3	3,5	4	4,5	S %
Länge	3		2	—	—	—	—	—	2
	3,5		17	—	—	—	—	—	17
	4		42	14	—	—	—	—	56
	4,5		3	22	—	—	—	—	25
	5		—	—	3	—	—	—	3
	5,5		—	—	7	—	—	—	7
	6		—	—	—	8	32	—	40
	6,5		—	—	—	10	22	2	34
	7		—	—	—	—	7	9	16

Die Grenze der Werte bei *L. uliginosus* ist kleiner als bei den übrigen drei Arten, was der kleineren gesamten Veränderlichkeit und engeren ökologischen Spezialisierung dieser Art entspricht. Durch die Gesamtwerte schliessen sich *L. uliginosus* auf der einen Seite, *L. corniculatus*, *L. tenuis* und *L. borbásii* auf der anderen Seite gegenseitig aus.

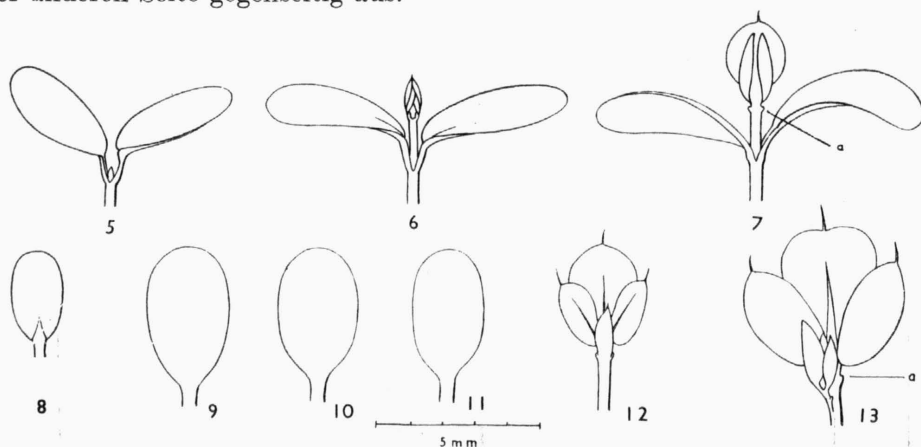


Abb. 5–13. Die Entwicklung des ersten Blattes, a = Nebenblätter. Abb. 8 — *L. uliginosus*, Keimblatt, Abb. 9 — *L. corniculatus*, Keimblatt, Abb. 10 — *L. tenuis*, Keimblatt, Abb. 11 — *L. borbásii*, Keimblatt, Abb. 12–13 — *L. corniculatus*, die Form des ersten Blattes.

Die Epidermis der Keimblätter ist einschichtig, mit Zellen, die in ihrer Form den Zellen der Laubblätter ähnlich sind. Bei *L. uliginosus* und *L. corniculatus* sind die Zellwände tief gelappt, bei *L. borbásii* seicht sternförmig gelappt und bei *L. tenuis* ± gerade oder seicht wellenförmig. Schon bei der Epidermis der Keimblätter zeigen sich Unterschiede zwischen der oberen und unteren Seite, allerdings in geringerem Masse als bei den Laubblättern. Die Differenzen zeigen sich nicht im Zelltyp, sondern in der Tiefe der Lappen und den Falten der Wände. Die Unterseite hat Zellen von ausgeprägterem Typ.

Die Spaltöffnungen sind etwa von gleicher Form wie bei den Laubblättern, zerstreut auf beiden Seiten der Keimblätter, $\pm$ in gleicher Anzahl. Eine etwas höhere Anzahl wurde auf der oberen Seite von *L. tenuis* festgestellt. In der Grösse der Spaltöffnungen unterscheidet sich *L. uliginosus* von den übrigen drei Arten, unter welchen die Unzerschiede nur geringfügig sind.

Durchschnittliche Grösse der Spaltöffnungen der Keimblätter:

<i>L. uliginosus</i>	19—24 $\times$ 18—21 μ
<i>L. corniculatus</i>	21—30 $\times$ 18—25 μ
<i>L. tenuis</i>	24—30 $\times$ 21—27 μ
<i>L. borbásii</i>	21—30 $\times$ 18—24 μ

Interessant sind die Werte bei *L. tenuis*, welche den höchsten Durchschnitt zeigen, obwohl diese Art zu den Diploiden gehört und in einer Anzahl morphologischer Merkmale (Blütengrösse, Hülsengrösse u. a.) im Gegenteil die niedrigsten Werte zeigt.

Die Länge des Hypokotyls hängt vor allem von den äusseren Bedingungen ab, von welchen die Tiefe der Lagerung der Samen im Boden den grössten Einfluss hatte. Die Unterschiede im Zusammenhang mit diesem Faktor waren gross und schwankten in Grenzen bis zu einigen mm.

Der Stengel mit der Anlage des ersten Blattes wächst 14—20 Tage nach dem Keimen der Samen. An der Basis des Blattstieles unterhalb des ersten Blättchenpaares sind in diesem Stadium deutlich die Rudimente der Nebenblätter zu sehen (Abb. 6, 7, 12, 13). Sie sind als bräunliche Buckel $\pm$ 0,5 mm gross ausgebildet, an der Apikalseite drüsigen. Bei den entwickelten weiteren Blättern sind diese Nebenblätter weniger deutlich, nur als kleine Buckel am Stengel ausgebildet. Wegen der Unausgeprägtheit der Nebenblätter bei den entwickelten Pflanzen und der Nebenblättern ähnlichen Anordnung des unteren Blättchenpaares wurde dieses Paar von manchen Autoren für Nebenblätter gehalten (ALEFELD, 1862; SCHUR, 1877; ROUY, 1899 u. a., in neuerer Zeit z. B. KUPRIANOVA, 1945; JUZEPČUK, 1951; DOSTÁL, 1948; KLOKOV, 1953 u. a.). Als erster machte IRMISCH (1861) darauf aufmerksam, dass die unteren zwei Blättchen der erste Paar des fünfzähligen Blattes sind. Die späteren Autoren hielten sich meistens an der Ansicht von IRMISCH und bewiesen seine Berechtigung durch anatomische und morphologische Studien. Mit dieser Frage befasste sich in neuerer Zeit z. B. DONALD (1946). Der Monograph der Gattung, BRAND (1898), hält die Abwesenheit der foliären Nebenblätter für eines der Hauptmerkmale der Gattung *Lotus*.

Das erste bis dritte, ausnahmsweise bis fünfte Stengelblatt unterscheidet sich durch die Anzahl und Form der Blättchen von den nächsten Blättern. Die ersten Blätter sind nur dreizählig, mit kleineren und kürzeren, herzförmigen bis breit eiförmigen, an der Spitze ausgeschnittenen oder abgerundeten Blättchen (Abb. 12, 13). In der Form und Grösse der ersten drei Blätter gibt es zwischen den einzelnen Arten keine nachweisbaren Unterschiede.

Die Trichonome der ersten Blättchen sind vereinzelt, vorwiegend auf den Gipfel des Terminalblattes konzentriert, und zwar auch bei den Taxa, die in der späteren Zeit dicht behaart sind (*L. borbásii*, *L. corniculatus* var. *hirsutus* KOCH).

Die weiteren Blätter sind schon fünfzählig. Zur Spitze des Stengels hin vergrössern sie sich. Das fünfte bis siebente Blatt weist schon die für einzelne Taxa charakteristische Form auf. An der Basis der Keimblätter befinden sich zwei gegenüberstehende Knospen, welche bei Beschädigung oder Vernichtung

des Hauptstengels sehr bald in Seitenäste auswachsen. Die Verzweigung tritt sehr bald ein, am 30.—40. Tag nach der Keimung. *L. uliginosus* bildet entweder zugleich oder mit dem kleinen Zeitabstand von 3—7 Tagen unterirdische Ausläufer, welche bei den übrigen Arten nicht vorkommen.

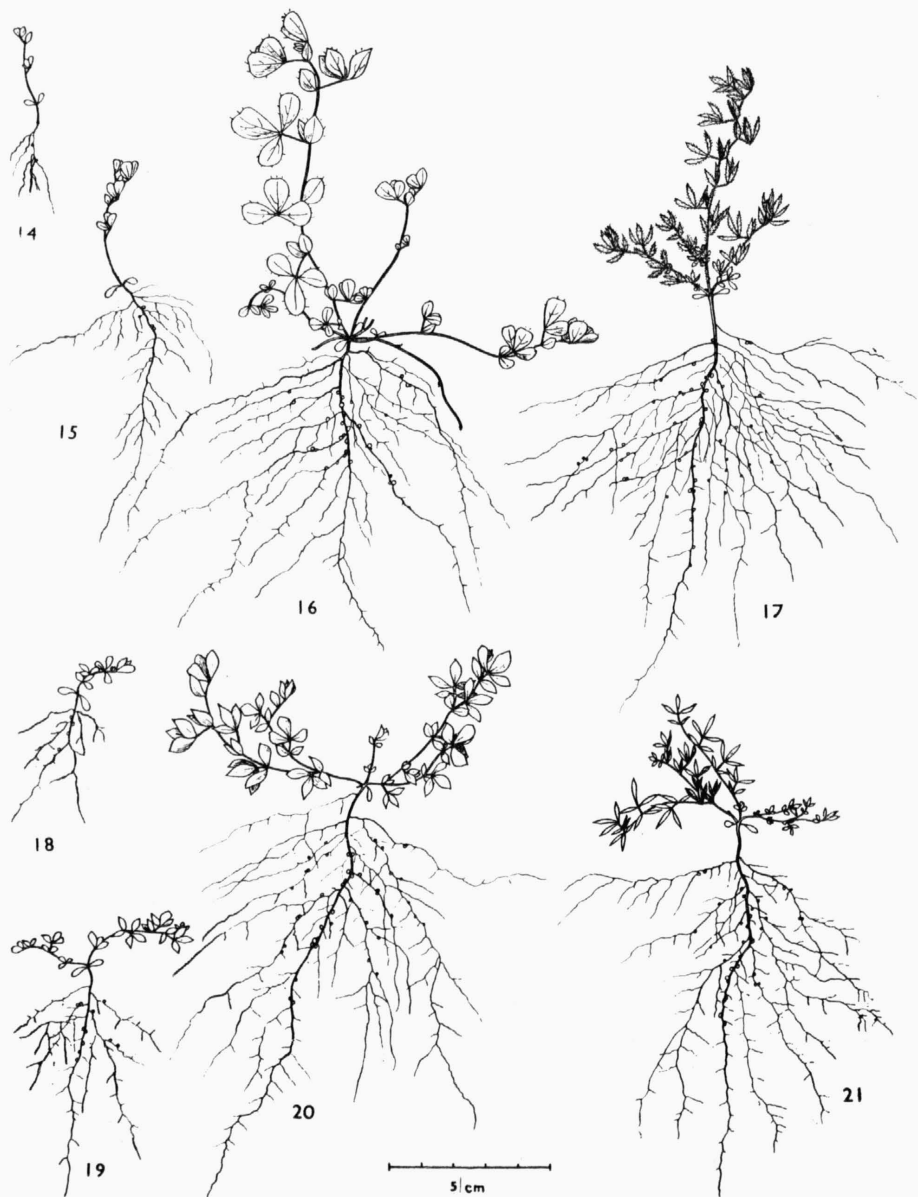


Abb. 14—21. Die ersten Stadien der Pflanzen. Abb. 14—16 — *L. uliginosus* 30—45—60 Tage nach der Aussaat, Abb. 17 — *L. borbásii* 60 Tage nach der Aussaat, Abb. 18—20 — *L. corniculatus* 30—45—60 Tage nach der Aussaat, Abb. 21 — *L. tenuis* 60 Tage nach der Aussaat.

Das Wachstum der Wurzel verläuft während der Ontogenese ungleichmässig; relativ am schnellsten ist das Wachstum in der Zeitspanne zwischen dem 30. und 50. Tage nach der Keimung. Zeitlich etwas früher erfolgt die Abzweigung der Wurzeln zweiter Ordnung.

Durchschnittliche Länge der Wurzeln in einzelnen Zeitabschnitten
(Versuchsfeld mit Löss):

Aussaat 25. III.	<i>L. uliginosus</i>	<i>L. corniculatus</i>	<i>L. tenuis</i>	<i>L. borbasii</i>
31. III.	3— 4 mm	3— 4 mm	3— 5 mm	2— 7 mm
7. IV.	6— 8 mm	12— 16 mm	9— 25 mm	10— 13 mm
21. IV.	10— 13 mm	15— 20 mm	10— 27 mm	20— 30 mm
5. V.	30— 40 mm	40— 50 mm	30— 40 mm	30— 40 mm
19. V.	80—100 mm	80—100 mm	90—130 mm	80—100 mm
17. VI.	120—180 mm	130—180 mm	100—150 mm	120—150 mm
20. VII.	200—250 mm	220—300 mm	180—250 mm	180—250 mm
19. VIII.	300—350 mm	320—350 mm	270—300 mm	280—350 mm

Zwischen den einzelnen Arten sind die Unterschiede im allgemeinen gering. Langsameres Wachstum zeigte *L. uliginosus* in dem Zeitabschnitt zwischen dem 7. und 21. IV. Die anderen Unterschiede sind schon weniger bedeutend: das Wachstum war etwas schneller bei *L. corniculatus* im Zeitabschnitt VI. bis VIII. im Vergleich zu *L. tenuis* und im Zeitabschnitt VI.—VII. im Vergleich zu *L. borbasii*.

Die Entwicklung der oberirdischen Teile verlief in den ersten Phasen etwa proportional zur Entwicklung des Wurzelsystems. Relativ das schnellste Wachstum der Stengel tritt in dem Zeitraum von 20—50 Tagen nach der Keimung ein, in dem Zeitraum von 90—120 Tagen tritt das zweite Maximum ein, welches sich nicht in dem erhöhten Masse in der Verlängerung der Wurzel widerspiegelt, sondern vielmehr in dem Masse der Bildung von Seitenwurzeln. Im ganzen geht die Zeitspanne des grössten Wachstums der Stengel ein wenig dem Zeitraum der grössten Verlängerung der Wurzel voran und stimmt etwa mit dem Zeitraum der reichlichsten Bildung der Wurzeln 2. und 3. Ordnung überein.

Die Entwicklung der oberirdischen Teile in den einzelnen Zeitabschnitten, ausgedrückt durch die Länge der Stengel bei denselben Versuchspflanzen, bei denen die Wurzellänge bestimmt wurde, verlief so, wie in der folgenden Tabelle angeführt ist.

Durchschnittliche Länge der Stengel in den Zeitabschnitten:

Aussaat 25. III.	<i>L. uliginosus</i>	<i>L. corniculatus</i>	<i>L. tenuis</i>	<i>L. borbasii</i>
31. III.		Keimblätter		
21. IV.	3— 4 mm	3— 4 mm	4— 7 mm	3— 4 mm
5. V.	20— 30 mm	20— 30 mm	10— 20 mm	10— 15 mm
19. V.	60— 70 mm	50— 70 mm	40— 60 mm	30— 60 mm
17. VI.	90—120 mm	100—150 mm	80—120 mm	60— 80 mm
20. VII.	150—200 mm	150—220 mm	150—200 mm	100—150 mm
19. VIII.	250—500 mm	250—500 mm	200—300 mm	200—350 mm

In dem Wachstum der Stengel in den Zeitabschnitten äussert sich die Verlangsamung des Wachstums bei *L. tenuis* und *L. borbásii* nach den ersten Etappen. *L. borbásii* erreicht in seinen Maximalwerten auch nicht die Werte der übrigen drei Arten. Dies zeigt sich nicht nur in der Kultur, sondern auch in der Natur.

In den nachfolgenden Jahren vergrösserte sich die Länge der oberirdischen wie auch die der unterirdischen Teile zu einem Maximum, welches im dritten Jahre erreicht wurde. In den darauffolgenden Jahren überstiegen die Längen nicht mehr diese Werte, es vergrösserte sich nur ein wenig die Anzahl der Wurzeln und Stengel.

3. Blühen und Reifen

Die Blütezeit beginnt bei kultivierten Pflanzen 120–180 Tage nach der Aussaat (d. i. bei den Pflanzen, die Ende März ausgesät wurden).

Bei *L. uliginosus* blühte ein Teil der Pflanzen im ersten Jahre überhaupt nicht, ein anderer Teil blühte erst Anfang September. Die Blütezeit trat bei *L. corniculatus* nach 150–160 Tagen ein, bei *L. tenuis* nach 160–190 Tagen und bei *L. borbásii* nach 120–130 Tagen. Im Vergleich mit den Verhältnissen in der Natur (verglichen wurden die Sämlinge mit den Populationen in der Natur, aus welchen die Samen stammten) sind der Beginn und die Dauer der Blüte der Sämlinge in der Kultur viel ausgeglichener, insbesondere im ersten Jahre, aber sie unterscheiden sich in verschiedenem Masse von den Mutterpopulationen in der Natur. Ein grosser Unterschied bestand im ersten Jahre insbesondere bei *L. borbásii*, welcher auf natürlichen Standorten durch die frühe Blütezeit allen unseren Arten vorangeht (Ende April und erste Maihälfte). In der Kultur zeigte sich in erstem Jahre bei dieser Art eine Verspätung um 120–150 Tage. Bei *L. corniculatus* betrug die Verspätung nur 30–50 Tage und bei *L. tenuis* nur 10–20 Tage.

Im zweiten Jahre änderten sich die Verhältnisse grundsätzlich. Die Blütezeit war in Bezug auf die Pflanzen am ursprünglichen Standort bei *L. borbásii* nur um 20–30 Tage verspätet, bei *L. tenuis* nur um 10–20 Tage (wie im ersten Jahre), und bei *L. corniculatus* war die Blütezeit im Gegenteil früher, und zwar bis um 20 Tage.

Im dritten und den darauffolgenden Jahren trat bei *L. borbásii* eine Stabilisierung auf mehr oder weniger dieselbe Zeit wie in der Natur ein, oder ein wenig später. Bei *L. tenuis* und *L. corniculatus* dagegen war die Blütezeit in der Kultur früher und ging dem hauptsächlichlichen Aufblühen in der Natur voran. Während in der Natur die Blütezeiten der einzelnen Arten in zeitlichem Abstand aufeinander folgen, nähern sie sich in der Kultur einem annähernd gleichen Zeitpunkt. Das könnte durch die Wirkung des Komplexes der mikroklimatischen Faktoren erklärbar sein, die auf den natürlichen Standorten der einzelnen Arten durchaus unterschiedlich, in der Kultur dagegen mehr oder weniger identisch sind.

Die Hauptursache der bedeutenden Unterschiede in der Blütezeit der Pflanzen in der Natur und in der Kultur im ersten und noch zweiten Jahre ist offensichtlich die verschiedene, in diesem Falle bis um 30 Tage frühere Zeit der Keimung gegenüber der Natur. Allgemein aufgefasst könnte dies den Schlussfolgerungen von MAKUS (1960) entsprechen. Dieser Autor hat bei *L. corniculatus* festgestellt, dass durch spätere Aussaat die Zeit der vegetativen Phase entsprechend verkürzt wird, und zwar in den Grenzen der Aussaat vom 20. X. bis 26. IV. bis um 174 Tage. Unter Kurztagbedingungen verlängert sich die vegetative Phase. Auf Grund dieser Eigenschaften gehört *L. corniculatus* zur Gruppe der Langtagpflanzen.

Nach dem Zeitraum des ersten Maximums und des plötzlichen Rückgangs der Blüte zeigt sich in der Natur eine allmähliche Abnahme der Anzahl der Blüten bis in die Herbstmonate. In der Kultur trat bei allen vier Arten am Ende des Sommers eine Refloreszenz ein mit dem Maximum in der zweiten Augushälfte.

Die Vegetationsperiode wird nach der Dissemination in der Kultur, je nach den Bedingungen in den einzelnen Jahren, im Laufe des September bis Anfang

Oktober beendet. Ein schwaches Absinken der Temperatur unter 0° C vertragen alle Arten. Bei *L. corniculatus*, *L. tenuis* und *L. borbásii* fallen die Blätter nach dem Ende der Vegetationsperiode ab, teilweise schon während des Reifens der Hülsen. Die Stengel überdauern zumeist den Winter. Bei *L. corniculatus* und *L. tenuis* fallen sie im Laufe des Frühjahrs ab, bei *L. borbásii* überdauern sie öfters die ganze weitere Vegetationsperiode und fallen erst im nächsten Herbst ab. Insbesondere an den natürlichen Standorten wirken offenbar die mikroklimatischen Bedingungen mit. Bei *L. uliginosus* dauern die Blätter an den Pflanzen während des ganzen Winters bis zum Frühjahr aus, wonach sie gleichzeitig mit den vorjährigen Stengeln abfallen. Diese Verhältnisse bestehen sowohl in der Natur als auch in der Kultur. Man kann deshalb dieses Merkmal als diakritisch für die Absonderung des *L. uliginosus* von den anderen Arten betrachten.

Die angeführten Arten sind Fremdbestäuber und auch Selbstbestäuber. Der letzte Fall ist viel seltener. Als Bestäuber wurden Vertreter der *Apidae* festgestellt, in der Mehrzahl *Bombus*-Arten und *Apis*-Arten. Viel seltener, in der Natur ganz ausnahmsweise, kann es zu Selbstbestäubung kommen.

Die meisten Autoren, die sich mit der Frage der Befruchtung befassten, stellten fest, dass bei spontaner Selbstbestäubung in der Natur die Blüten steril sind. Bei künstlicher Selbstbestäubung erhielten sie eine bestimmte Menge von Samen (DAWSON, 1941; DONALD, 1946; BUBAR, 1958, 1959a, b; WOJCIECHOWSKA, 1963). Für die Gewinnung reiner Linien wurden zwei Versuchsreihen durchgeführt: 1. Bestäubung mit Pollen aus derselben Blüte in den Jahren 1959–1960. Die Ergebnisse unter Feldbedingungen waren bei allen 4 Arten negativ. Die Hülsen waren verkrüppelt und es entwickelten sich keine Samen. 2. Bestäubung mit Pollen derselben Pflanze in den Jahren 1959–1963 unter Feldbedingungen. Die Ergebnisse aus den Jahren 1959–1961 sind in dem vorangegangenen Beitrag angeführt (ŽERTOVÁ, 1962). Die Ergebnisse aus den Jahren 1962–1963 unterscheiden sich von den früheren nicht wesentlich. Die Anzahl der normal entwickelten Samen war bei Autogamie niedriger als bei Fremdbestäubung (Allogamie). Meistens waren bis zu 50 % der Hülsen verkrüppelt. Bei der Kontrollreihe mit Fremdbestäubung war der Durchschnitt der befruchteten Blüten 80–90 %, in manchen Fällen bis 100 %.

4. Vermehrung

Ausser der Vermehrung durch Samen gibt es bei *L. uliginosus*, seltener bei *L. corniculatus* und *L. tenuis*, vegetative Vermehrung. Bei *L. uliginosus* ist vegetative Vermehrung durch lange und zahlreiche unterirdische Ausläufer ganz gewöhnlich. Bei *L. corniculatus* und *L. tenuis* kommt es in der Natur zu sekundärer Bewurzelung der Stengel nur unter bestimmten Bedingungen, die von den normalen abweichen, z. B. bei sekundärer Übersättigung, Überschwemmung oder Beschädigung der Stengel u. ä. In der Kultur sind die Ergebnisse bei Anpassung der Bedingungen ähnlich. Bei künstlicher vegetativer Vermehrung bewurzeln sich die Stecklinge innerhalb von 30–40 Tagen (in Feldversuchen) bei einer Länge von 10 oder 5 cm. MAKUS (1960) hat bei *L. corniculatus* var. *vulgaris* festgestellt, dass die Bewurzelungskraft so gross ist, dass nicht nur die Stengelteile, sondern auch Teile der Blätter mit drei Blättchen und der Blattspindel die Fähigkeit haben, sekundär Wurzeln zu bilden. In der Natur verfolgte GONDOLA (1960) bei *L. tenuis* die vegetative Vermehrung auf Wiesen. Er fand, dass *L. tenuis* bei sekundärer Überschwemmung und Überlagerung des Bodens die Fähigkeit hat, unterirdische Ausläufer zu bilden. In der Anbaupraxis hat die Möglichkeit der vegetativen Vermehrung und Bewurzelung der Stecklinge insbesondere Bedeutung für die Erhaltung des Sortiments vorteilhafter Kulturformen und -sorten, bei Feldkulturen für ausdauernde Mischkulturen.

5. Anomalien

Bei allen vier Arten, *L. uliginosus*, *L. corniculatus*, *L. tenuis* und *L. borbásii*, wurden in der Natur und auch in der Kultur verschiedene Anomalien beobachtet. In der Kultur waren die Abweichungen häufiger. In allgemeinen kann man sie in zwei Gruppen zusammenfassen: 1. Durchwachsung des Blütenstandes: die Stengel wachsen durch die Mitte des Blütenstandes, verzweigen sich weiter und tragen Blätter (Abb. 22—25). 2. Anomalien der Blättchen und der Blätter: durch Verkürzung der Blattrippe wachsen alle 5 Blättchen aus einer Stelle; am häufigsten sind verschiedene Unregelmässigkeiten der Blättchen: unsymmetrische Verkürzung und unregelmässige Begrenzung des apikalen Endes der Blättchen, unregelmässige Lappung mit verschiedener Zahl und Tiefe der Einschnitte, Abortion der Blattspreite u. ä. (Abb. 26—28). Diese Abweichungen sind verhältnissmässig häufig. Ihr Vorkommen an Blättern und Stengeln zeigt keine Gesetzmässigkeit. Sie kommen unregelmässig vor, manchmal mehrere beisammen, manchmal nur vereinzelt. Ähnliche Anomalien kommen bei verschiedenen Vertretern der Familie der Viciaceae nicht selten vor (cf. PENZIG, 1921).

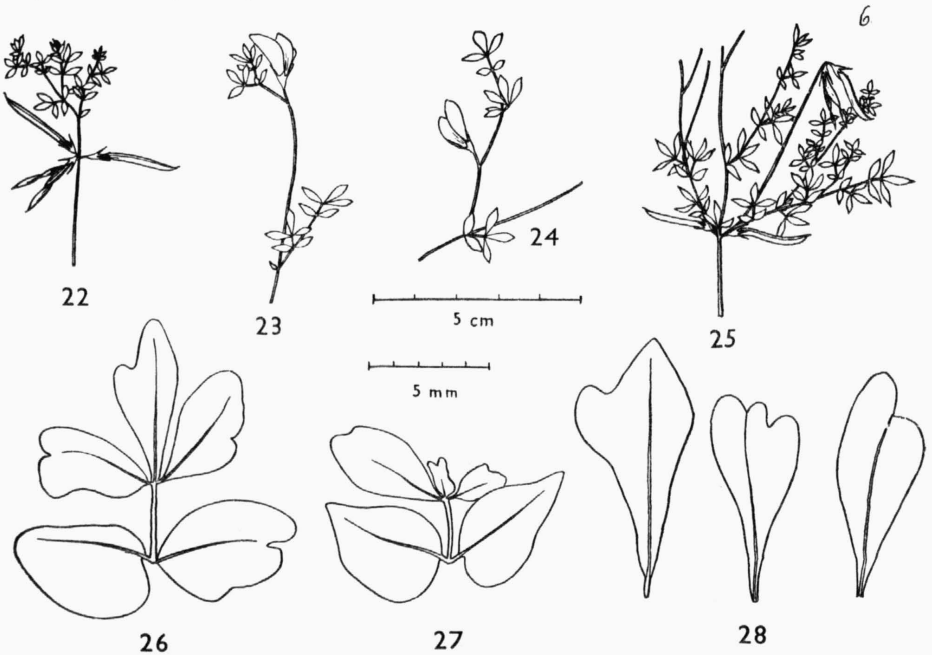


Abb. 22—28. Anomalien. Abb. 22—25. — Durchwachsung des Blütenstandes. Abb. 26—28. Anomalien der Blätter und der Blättchen.

Zusammenfassung

Im Laufe der ontogenetischen Entwicklung der Arten *L. uliginosus*, *L. corniculatus*, *L. tenuis*, und *L. borbásii* zeigten sich einige Merkmale, welche für die systematische Bewertung der Arten Bedeutung haben, und einige weitere, welche man in der Perspektive in der Praxis ausnützen könnte.

Die biologische Betrachtung weist ähnlich wie die taxonomische Bewertung auf entferntere verwandtschaftliche Beziehungen zwischen *L. uliginosus* und den übrigen drei Arten hin. Dagegen zeigen *L. corniculatus*, *L. tenuis* und *L. borbásii* untereinander in der Mehrzahl der Merkmale sehr

enge Beziehungen. Dies ist offenbar auch eine Erklärung dafür, dass sie oft als niedrigere systematischen Einheiten zu einer Art gestellt wurden. In der Mehrzahl der Merkmale, welche während der ontogenetischen Entwicklung verfolgt wurden, unterscheiden sich diese Arten nicht wesentlich voneinander.

Die grösste Veränderlichkeit zeigt sich bei *L. corniculatus*, was auch durch die grösste Mannigfaltigkeit der Provenienz der Samen der Versuchspflanzen und überhaupt durch seine breiteste ökologische Amplitude und bedeutendere morphologische Veränderlichkeit und Plastizität gegeben ist.

Diese Art ist tetraploid, während die weit weniger veränderlichen übrigen Arten diploid sind.

Von den biologischen Eigenschaften, welche für die Anbaupraxis vorteilhaft sind, ist insbesondere eine bedeutende Anpassungsfähigkeit sämtlicher Arten zu nennen, insbesondere was die Ansprüche an Boden und Feuchtigkeit betrifft, weiter ihre hohe Keimfähigkeit und eine verhältnismässig breite Zeitspanne, während welcher man die Aussaat so durchführen kann, dass im selben Jahre die ganze ontogenetische Entwicklung abgeschlossen wird. Ferner ist die Produktion einer bedeutenden Menge von Grünmasse und Samen bemerkenswert, und dies auch in Gebieten mit geringen Niederschlagsmengen oder in trockenen Jahren u. ä. Geeignet sind besonders die Arten *L. corniculatus* und *L. borbásii*. Offen bleibt noch das Problem des ungleichzeitigen Reifens der Samen und damit auch das Problem der Züchtung solcher Typen, deren Samen in möglichst kurzer Zeit zur Reife gelangen.

Literatur

- ALEFELD F. (1862): Über *Stipulae* bei *Lotus*, *Tetragonolobus* und *Bonjeania*. — Bot. Zeitung 20 : 220.
- BRAND A. (1898): Monographie der Gattung *Lotus*. — Bot. Jahrbücher (A. Engler) 25 : 166—232.
- BUBAR J. S. (1958): An Association between Variability in Ovule Development within Ovaries and Self-Incompatibility in *Lotus* (Leguminosae). — Canad. J. Bot. 36 : 65—72.
- (1959): Self-Sterility and Self-Incompatibility in *Lotus corniculatus* L. — 9. Proc. internat. bot. Congr. 2 : 50—51.
- BUBAR J. S. et N. C. LAWSON (1959): Note on Inheritance of Ability to survive winterkilling Conditions in Birdsfoot Trefoil. — Canad. J. Bot. 39 : 125—126.
- CHRISTIANSEN W. in KIRCHNER O., E. LOEW et C. SCHRÖTER (1943): Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas III/2. — Stuttgart, p. 184—191.
- DAWSON C. D. R. (1941): Tetrasomic inheritance in *Lotus corniculatus* L. — J. Genet. 42 : 49—72.
- DONALD H. A. Mac (1946): Birdsfoot Trefoil (*Lotus corniculatus* L.). Its Characteristics and Potentialities as a Forage Legume. — Cornell Univ., Agricultural Experim. Station, Mem. 261 : 1—182.
- DOSTÁL J. (1948): Květena ČSR. — Praha, p. 765—766.
- GONDOLA I. (1959): Előzetes közlemény a szarvaskerep botanikai vizsgálatáról. — Mitt. Akad. Landw. Mosonmagyaróvár no. 1 : 145—170.
- GRANT W. T. (1963): Desynapsis in *Lotus* hybrids. — Genetics Today 1 : 132—133.
- IRMISCH T. (1861): Noch einige Beobachtungen über die *Stipulae* bei *Lotus*, *Tetragonolobus* und *Bonjeania*. — Bot. Zeitung 19 : 329—331.
- JONES D. A. (1962): Selective Eating of the Acanthogenic Form of the Plant *Lotus corniculatus* L. by various Animals. — Nature 193 : 1109—1110.
- JUZEPEČUK S. V. (1951): Zametki o nekotorych novykh, kritičeskikh i redkikh rastenijach Krymskoj flory. — Bot. Mat. Gerb. bot. Inst. AN SSSR 14 : 14—16.
- KLOKOV M. (1953): Zametki o nekotorych kritičeskikh vidach ljadvenca. — Bot. Mat. Gerb. bot. Inst. AN SSSR 15 : 145—149.
- KOLÁŘ J. (1956): Štírovník obecný a bažinný. — Praha, p. 1—219.
- KUPRIANOVA L. (1945) in Flora SSSR 11 : 284—297. Moskva—Leningrad.
- MAKUS A. (1960): Vegetative Vermehrung und photoperiodische Reaktion des Hornklees (*Lotus corniculatus* var. *vulgare* Koch). — Der Züchter 30 : 3—5.
- PENZIG O. (1921): Pflanzen-Teratologie 2. — Berlin, p. 232—284.
- ROUY G. (1899): Flore de France 5. Paris, p. 140—155.
- SCHUR F. (1877): Phytogeographische Mitteilungen über Pflanzenformen aus verschiedenen Florengebieten des österr. Kaiserstaates. — Verh. naturforsch. Ver. Brünn 15 : 180—182.
- WOJCIECHOWSKA B. (1963): Embryological Studies in the Genus *Lotus*. I. Fertilization and Seed Development following open and selv-Pollination of *Lotus corniculatus* L. — Genetica polon. 4 : 53—63.
- ŽERTOVÁ A. (1962): Studie über die tschechoslowakischen Arten der Gattung *Lotus* II. — Sborn. národ. Mus. Praha, 18 : 107—119.