

Beiträge zur Biologie und Lebensgeschichte von *Trifolium ornithopodioides* L. (Fabaceae)

Nick Herrmann und Cressida Linke

Abstract: *Trifolium ornithopodioides* is a diploid species ($2n = 16$). In Germany, it occurs at the North Sea on the Eiderstedt peninsula, exclusively. The species is more widely distributed there than has been assumed until now. Birdsfoot Clover occurs only on seadikes that are intensively grazed by sheep. The species occurs in the plant community *Lolium perennis*-*Cynosuretum cristati*. *T. ornithopodioides* is a winter-green species. Its breeding system is characterized by obligate autogamy. According to current knowledge the species is synanthropic in Germany. Coastal defense measures are the only threat to the species which annually reproduces millionfold on the Eiderstedt peninsula.

1. Einleitung

Trifolium ornithopodioides ist eine seltene Art der zentraleuropäischen Flora, die in Deutschland nur an wenigen Orten an der Nordseeküste Schleswig-Holsteins gefunden worden ist. Bisher existierten nur spärliche Kenntnisse über die Biologie und Lebensgeschichte des Vogelfuß-Klees. Die einzigen Arbeiten, die *T. ornithopodioides* diesbezüglich eingehender abhandelten, wurden von CHRISTIANSEN (1938), WEEDA et al. (1987) und KUHBIER & KÜVER (1988) vorgelegt. Obwohl in diesen Studien bereits grundlegende Aspekte der Ökologie und der deskriptiven Morphologie angesprochen wurden, blieben viele Fragen der Blütenbiologie, des Fortpflanzungssystems, der Populationsdynamik sowie der jahreszeitlichen Rhythmik unbeantwortet. Eine detaillierte Analyse der Wuchsform fehlte bislang.

Die vorliegende Arbeit soll dazu beitragen, mit einer breit angelegten Methodik im Rahmen einer monographischen Abhandlung die oben angedeuteten Kenntnislücken zu schließen. Damit sollen nicht zuletzt die Grundlagen geschaffen werden für eine angemessene Bewertung der Gefährdungssituation der Art, die erst kürzlich in die Rote Liste Kategorie 1 eingestuft wurde (ROHMAN & MIERWALD 2006). Darüber hinaus sollen anatomische, ultrastrukturelle und karyologische Merkmale von *T. ornithopodioides* untersucht werden, deren Ausprägung von den Taxonomen der Gattung (ZOHARY & HELLER 1984) nur ungenügend bzw. gar nicht erfasst wurde.

2. Material und Methoden

Die anatomischen und ultrastrukturellen Daten wurden an Pflanzenmaterial erhoben, das im Botanischen Garten der Christian-Albrechts-Universität Kiel kultiviert wurde. Für die karyologischen Untersuchungen wurden Wurzelspitzen von Keimlingen verwendet, die nach der bei FRIESEN & HERRMANN (1998) beschriebenen Methode präpariert wurden. Die Daten zur Populationsdynamik, zur Blütenbiologie sowie zur jahreszeitlichen Rhythmik wurden auf Eiderstedt in den Jahren 2003–2006 erhoben. Im gleichen Zeitraum wurden die Regionalverbreitung von *T. ornithopodioides* durch Kartierungen auf Eiderstedt und Nordstrand ermittelt und die Ergebnisse auf Viertelquadranten-Basis in das Mess-tischblatt-Raster (MTB-Raster) eingeordnet. Vegetationsaufnahmen wurden nach der bei WILMANN (1978: 28) beschriebenen Methode angefertigt, die Nomenklatur der Pflanzen richtet sich nach JÄGER & WERNER (2002). Zur Ermittlung der Individuendichte wurden am Fuß des Deiches zwischen Nackhörn und Brösumsiel zu verschiedenen Jahreszeiten aus dicht bewachsenen *Trifolium*-Flächen an drei verschiedenen Stellen jeweils 25 cm² ausgestochen und im Labor nach Ausspülung des Substrates die Anzahl der *T. ornithopodioides*-Individuen ausgezählt sowie aus den Ergebnissen der Mittelwert gebildet.

3. Systematik und Taxonomie

Trifolium ornithopodioides L. wird in die Sektion *Lotoidea* Crantz eingeordnet und bildet in der Subsektion *Falcatula* (Brot.) Aschers. & Graebn. die einzige Art (ZOHARY & HELLER 1984).

Der Vogelfuß-Klee wurde von LINNÉ (1753: 766) ursprünglich als „*Trifolium Melilotus ornithopodioides*“ beschrieben. Gemäß den Regeln des ICBN (Internationaler Code der Botanischen Nomenklatur, GREUTER et al. 2000) ist nach Art. 23.8. die Einschlebung „*Melilotus*“ wegzulassen (vgl. JÄGER 2002). Folglich heißt die Art korrekt *Trifolium ornithopodioides* L. Die von SMITH (1800) benutzte Schreibweise als „*Trifolium ornithopodioides*“ stellt keine neue Kombination dar, so dass das von ZOHARY & HELLER (1984) verwendete Autorenzitat „*Trifolium ornithopodioides* (L.) Sm.“ falsch ist. Ein nicht korrektes Autorenzitat weist ferner die von HAZEBROEK et al. (2001) praktizierte Schreibung „*Trifolium ornithopodioides* Oeder“ auf.

Folgende Synonyme existieren (vgl. COOMBE 1968, ZOHARY & HELLER 1984):

- Melilotus ornithopodioides* Desrousseaux (1797),
- Trifolium ornithopodioides* Smith (1800),
- Trigonella ornithopodioides* Lamarck & de Candolle (1805),
- Falcatula falsotrifolium* Brotero (1816),
- Trigonella uniflora* Mumby (1864),
- Trifolium perpusillum* Simonkai (1890).

Aus dieser Auflistung wird deutlich, dass über die Gattungszugehörigkeit des Vogelfuß-Klees nicht immer Klarheit herrschte. Die tatsächliche Zugehörigkeit zum Genus *Trifolium* konnte erst durch MALLADRA (1890) aufgrund umfassender morphologischer und anatomischer Untersuchungen eindeutig bestätigt werden.

4. Beiträge zum Merkmalsbestand

4.1. Bau und Anatomie des Laubblattes

Die Blattspreite von *T. ornithopodioides* setzt sich aus drei gleich gestalteten bifazialen Blättchen zusammen (Abb. 1), die am Rand gezähnt und im oberen Drittel am breitesten sind (Abb. 2). Die meisten Blättchen sind an der Spitze leicht eingekerbt. Die Stipeln sind eiförmig zugespitzt und, wie bereits von DORMER (1946) bemerkt, basal scheidig verwachsen.

Der anatomische Aufbau eines Blättchens ist in Abb. 3 schematisch dargestellt. Der einschichtigen Epidermis ist eine dünne Cuticula aufgelagert. Das mehrreihige Palisadenparenchym ist ca. 170 µm mächtig, während das interzellularenreiche Schwammparenchym mit einer Dicke von ca. 100 µm weniger stark entwickelt ist. Zwischen Palisaden- und Schwammparenchym befinden sich 5–9 offen kollateral organisierte Leitbündel. Im mittleren Bereich eines Blättchens fehlt das Palisadenparenchym, das Schwammparenchym erstreckt sich hier bis an die obere Epidermis. Zelluläre Darstellungen von Querschnitten aus verschiedenen Bereichen eines Blättchens finden sich in Abb. 4.

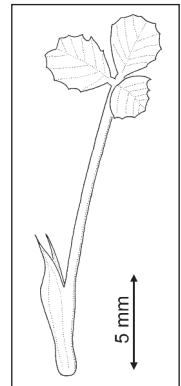


Abb. 1: Laubblatt von *Trifolium ornithopodioides*.

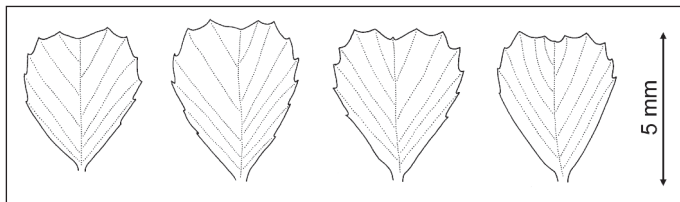


Abb. 2: Fiederblättchen von *Trifolium ornithopodioides*.

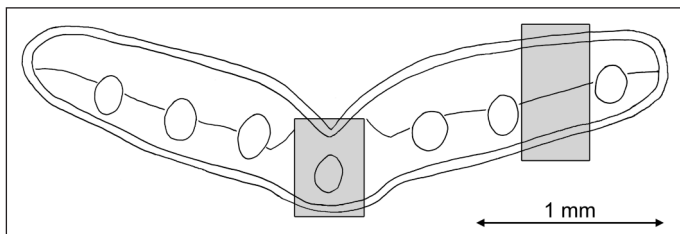


Abb. 3: Querschnitt durch ein Blättchen, schematisch. Die markierten Bereiche sind in Abb. 4 zellulär dargestellt.

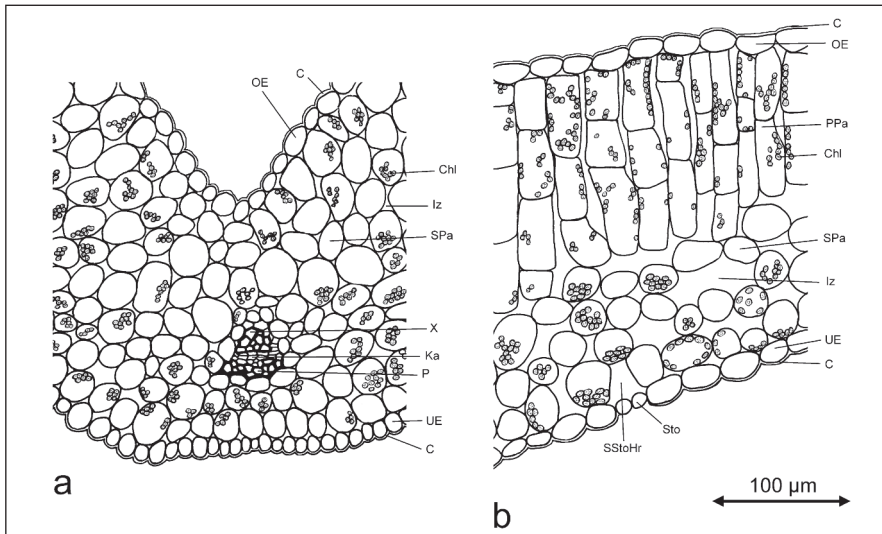


Abb. 4: Zelluläre Darstellungen aus verschiedenen Bereichen eines Blättchens im Querschnitt. a: mittlerer Bereich, in dem das Schwammparenchym bis an die obere Epidermis reicht. b: randlicher Bereich. C = Cuticula, Chl = Chloroplast, Iz = Interzellulare, Ka = Kambium, OE = obere Epidermis, P = Phloem, PPa = Palisadenparenchym, SPa = Schwammparenchym, SStoHr = substomatärer Hohlraum, Sto = Stoma, UE = untere Epidermis, X = Xylem.

4.2 Ultrastruktur

Laubblattoberfläche

In Abb. 5 ist eine rasterelektronenmikroskopische Aufnahme (REM-Aufnahme) der Unterseite eines Fiederblättchens von *T. ornithopodioides* dargestellt. Die Grundform der Zellen kann als isodiametrisch-tetragonal bis elongiert tetragonal bezeichnet werden (Terminologie nach BARTHLOTT & EHLER 1977). Die Antiklinalwände verlaufen gerade. Die periklinalen Zellwände der Epidermis sind deutlich konvex gewölbt und von einem dichten Belag aus epicuticularen Wachskörnchen überzogen.

Spaltöffnungen treten ausschließlich auf der Blättchenunterseite auf (hypostomatischer Blattbau). Die Stomata, die dem Ranunculaceen-Typ zugeordnet werden können, sind von jeweils vier bis fünf Epidermiszellen umgeben, die in Größe und Form nicht von den übrigen Epidermiszellen abweichen. Die Spaltöffnungsichte (mittleres Fiederblatt) beträgt $119,2 \text{ mm}^{-1} \pm 23,1$ (Standardabweichung, $n = 60$).

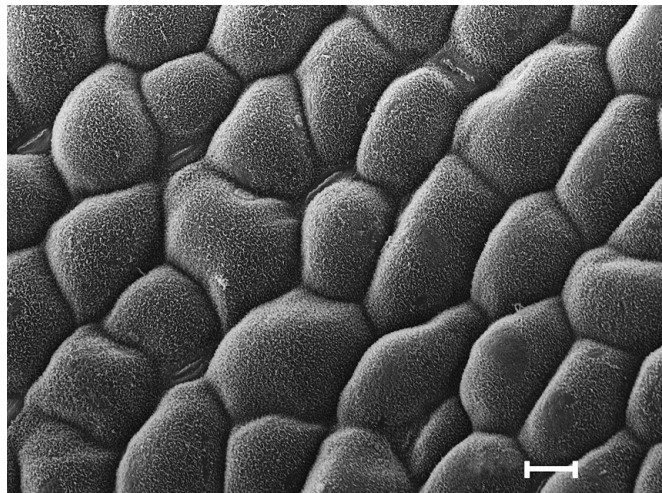


Abb. 5: Unterseite eines Blättchens von *Trifolium ornithopodioides*, REM-Aufnahme. Maßstab: 10 µm.

Testa

Die Grundform der Testazellen kann als elongiert hexagonal bezeichnet werden (Abb. 6). Die Oberfläche der Testazellen, die ca. 9 µm lang und 4 µm breit sind, ist deutlich gefaltet. Im Gegensatz dazu ist die Samenoberfläche bei anderen Arten der Gattung *Trifolium* häufig glatt bzw. warzigenpapillös (ZOHARY & HELLER 1982, RODRÍGUEZ 1995).

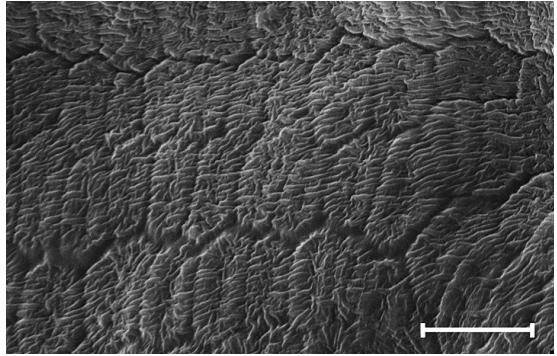


Abb. 6: Samenschale von *Trifolium ornithopodioides*, REM-Aufnahme. Maßstab: 10 µm.

4.3 Karyologie

In Abb. 7 ist eine mitotische Metaphase von *T. ornithopodioides* dargestellt, Abb. 8 zeigt ein Karyogramm der Art. Aus Abb. 7 wird sichtbar, dass die diploide Chromosomenzahl $2n = 16$ beträgt. Ein haploider Chromosomensatz besteht aus 6 metacentrischen und zwei submetacentrischen Chromosomen (Abb. 8; Nomenklatur nach LEVAN et al. 1964), seine Länge beträgt 31,84 µm.

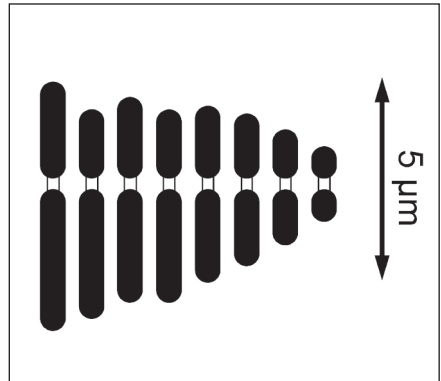
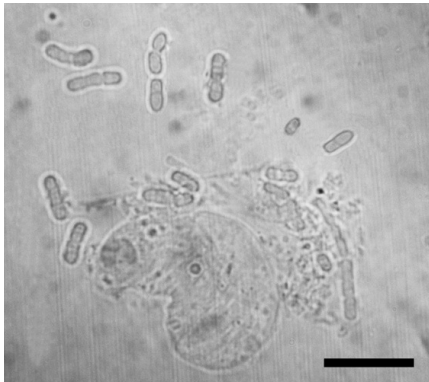


Abb. 7 (links): Mitotische Metaphase von *Trifolium ornithopodioides*. Maßstab: 10 µm.

Abb. 8 (rechts): Karyogramm von *Trifolium ornithopodioides*. Die Chromosomen sind überwiegend metacentrisch gebaut.

Die Untersuchungsergebnisse bestätigen im Wesentlichen die wenigen in der Literatur vorhandenen Angaben zur Karyologie von *T. ornithopodioides*. Die erste Chromosomenzählung an Individuen des Vogelfuß-Klees wurde von RUTLAND (1941) an aus Großbritannien stammenden Pflanzen durchgeführt, an denen dieser Autor die diploide Zahl von $2n = 16$ ermittelte. Zum gleichen Resultat gelangte TARNAVSCHI (1948), der rumänisches Material untersuchte. Kritisch gesehen werden muss die Angabe von TISCHLER (1950), der vermutlich unter falscher Zitierung von RUTLAND (1941) eine haploide Zahl von $n = 9$ ausweist.

Die erste und bislang einzige Abbildung einer Metaphaseplatte der Art wurde von KLIPHIUS (1962) vorgelegt, der an Pflanzenmaterial aus den Niederlanden ebenfalls $2n = 16$ Chromosomen zählte. Der von KLIPHIUS (1962) ermittelte Chromosomenbau entspricht weitgehend den Resultaten der eigenen Untersuchungen. Abweichungen ergeben sich lediglich bezüglich der Gesamtlänge des Karyotyps, die bei KLIPHIUS (1962), der keine konkrete Angabe vorlegte, deutlich kürzer erscheint. Schließlich fanden ZOHARY & HELLER (1984) am längsten Chromosomenpaar Satelliten, die weder von KLIPHIUS (1962) noch im Rahmen der eigenen Untersuchungen beobachtet wurden.

5.1 Gesamtverbreitung

In Abb. 9 ist die bislang bekannte Verbreitung von *T. ornithopodioides* in Europa und Nordafrika dargestellt. Weitere Vorkommen, die jedoch anthropogen sind, befinden sich in Südafrika (ADAMSON & SALTER 1950), im Süden Australiens (COCKS 1994) sowie in Neuseeland (WEBB et al. 1988).

In Übereinstimmung mit CHRISTIANSEN (1935) kann *T. ornithopodioides* als mediterran-atlantische Art bezeichnet werden. Im nördlichen Spontanareal zeigt der Vogelfuß-Klee eine deutliche Bindung an Habitats in Küstennähe. Dies gilt besonders für die Vorkommen auf den Britischen Inseln (PERRING & WALTERS 1962, STACE 1995), für die Niederlande (WEEDA 1985), für Deutschland (RAABE 1987) sowie für die heute vollständig erloschenen Vorkommen in Dänemark (JACOBSEN 1879, JESSEN 1931, PEDERSEN in litt). In Frankreich tritt *T. ornithopodioides* an der Atlantikküste noch gehäuft auf, ist darüber hinaus jedoch schon vereinzelt im Binnenland anzutreffen (FOURNIER 1977). Im südlichen Spontanareal besiedelt der Vogelfuß-Klee gleichermaßen sowohl Habitats in Küstennähe als auch im Binnenland (MARAÑÓN et al. 1989, LADERO et al. 1997). Im zentralen und östlichen Mittelmeergebiet wird die Art zunehmend seltener, die östliche Arealgrenze verläuft durch Kreta (JAHN & SCHÖNFELDER 1995) sowie den europäischen Teil der Türkei (BYFIELD & ÖZHATAY 1998).

Aus pflanzengeografischer Sicht bemerkenswert sind die Vorkommen des Vogelfuß-Klees im Südosten Ungarns und im Westen Rumäniens (PENKSZA et al. 1996, JAKAB 2005), die in ihrer Gesamtheit ein isoliertes Teilareal bilden. Das Auftreten der Art im Pannonicum, über das erstmals SIMONKAI (1890) berichtete, ist phytochorologisch nur schwer erklärbar. Bezüglich des Arealbildes bestehen bereits von TAUBERT (1893) bemerkte Ähnlichkeiten zur Gesamtverbreitung von *Cicendia filiformis*. Wie oben erwähnt, zeigt der Vogelfuß-Klee im nordwestlichen Spontanareal in der temperaten Florenzone eine enge Bindung an wintermilde Habitats in Küstennähe. Erst innerhalb der submeridionalen und meridionalen Florenzone werden auch binnenländische Habitats besiedelt, die aufgrund ihrer geographischen Lage im Winter in der Regel frostfrei sind. Im Gegensatz dazu ist das deutlich kontinental getönte Pannonicum (Ozeanitätsstufe 6 nach JÄGER 1968) durch strenge Winter charakterisiert, die für das spontane Auftreten einer in ihrem Lebenszy-

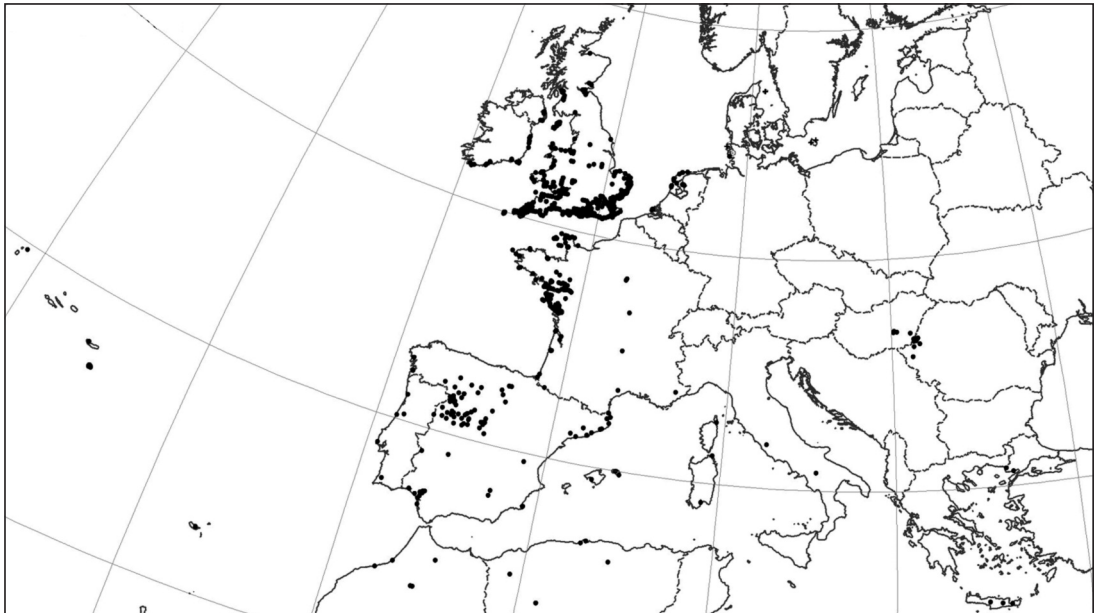


Abb. 9: Verbreitung von *T. ornithopodioides*. In der temperaten Zone werden überwiegend Habitats in Küstennähe besiedelt, in der submeridionalen und meridionalen Zone auch binnenländische Standorte. Synanthrope Vorkommen befinden sich u. a. in Südafrika und Australien.

klus an ein mediterran-atlantisches Klima angepassten Art als ungünstig zu bewerten sind. Über die jahreszeitliche Rhythmik des Vogelfuß-Klees im Pannonicum existieren keine Kenntnisse. Als Ausgangspunkt für weitere Forschungen kann vermutet werden, dass die Art dort nicht wintergrün ist.

Generell ist bei der Interpretation der Arealkarte in Abb. 9 der unterschiedliche Bearbeitungsstand der floristischen Kartierung in den jeweiligen Ländern zu beachten. Während z. B. die Britischen Inseln sowie die Niederlande floristisch sehr gut erforscht sind, bestehen im südwestlichen Europa (z. B. Spanien, Portugal) auf dem Gebiet der Erforschung der Gefäßpflanzenverbreitung teilweise noch erhebliche Kenntnislücken (vgl. JÄGER 1995). Es ist deshalb keineswegs ausgeschlossen, dass *T. ornithopodioides* besonders im westlichen Mittelmeergebiet weiter verbreitet ist als in Abb. 9 aufgrund der vorhandenen Datenlage wiedergegeben.

5.2 Regionalverbreitung in Deutschland

Rezente Vorkommen

In Deutschland kommt *T. ornithopodioides* ausschließlich an der Nordseeküste Schleswig-Holsteins auf Seedeichen der Halbinsel Eiderstedt vor (Abb. 10). Im Rahmen mehrerer Kartierungen wurde in den Jahren 2003–2006 festgestellt, dass die Art in diesem Gebiet deutlich weiter verbreitet ist als bisher angenommen (vgl. RAABE 1987, KUHBIER & KÜVER 1988). Insgesamt wurde der Vogelfuß-Klee in 10 Viertelquadranten des MTB-Rasters nachgewiesen (Tab. 1). Die reichsten Vorkommen befinden sich zwischen Nackhörn und Brösmsiel am Südrand der Tümlauer Bucht, wo *T. ornithopodioides* auf der Binnen- seite des Seedeiches auf einer Länge von ca. 2,8 km nahezu auf Schritt und Tritt anzutreffen ist. Im Nordwesten Eiderstedts wird die Art stetig seltener. Sie erreicht dort keine geschlossene Verbreitung mehr und dünnt an der Nordküste Eiderstedts nach Osten hin weiter aus. Der östlichste Punkt, an dem *T. ornithopodioides* in Form weniger Individuen nachgewiesen werden konnte, befindet sich auf dem Seedeich am Westrand des Sophien-Sommerkoogs. Mögliche Ursachen zum Fehlen der Art im Süden Eiderstedts werden in Kap. 16 erläutert.

In der von RAABE (1987) für *T. ornithopodioides* vorgelegten Verbreitungskarte ist ein Vorkommen auf Nordstrand verzeichnet (MTB 1419/33), das in der von CHRISTIANSEN (1953) entworfenen Karte fehlt und auch später weder von diesem Autor (CHRISTIANSEN 1961) noch von PIONTKOWSKI (1970) erwähnt wird. Die Quelle für den Fundpunkt auf Nordstrand ist unklar. Im Landesherbarium der Christian-Albrechts-Universität Kiel sind weder unter *T. ornithopodioides*, noch unter einem der in Kap. 3 genannten Synonyme Belege vorhan-

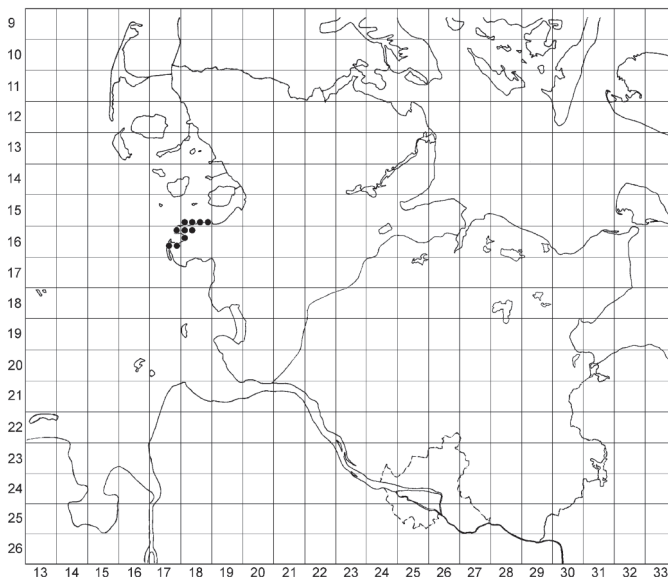


Abb. 10: Regionalverbreitung von *Trifolium ornithopodioides* in Deutschland.

Tab. 1: Fundorte von *Trifolium ornithopodioides* auf Eiderstedt

MTB	Fundort	Datum
1518/33	ca. 1 km wnw Kamphörn, sw-exp. Seedeich, wenig	28.05.2004
1518/34	ca. 250 m n Schafhaus, s-exp. Seedeich, wenig	28.05.2004
1518/43	ca. 400 m no Böhlingshörn, so-exp. Seedeich, wenig	28.05.2004
1518/44	ca. 100 m wnw Restaurant, Westrand Sophien-Sommerkoog, s-exp. Seedeich, wenig	28.05.2004
1617/22	ca. 700 m w Ahndel, o-exp. Seedeich, mäßig	30.05.2005
1617/41	ca. 100 m ono Nackhörn, sso-exp. Seedeich, massenhaft	05.06.2003
1617/42	ca. 500 m wnw Brösumsiel, s-exp. Seedeich, massenhaft	05.06.2003
1618/11	Kamphörn, sw-exp. Seedeich, wenig	30.05.2005
1618/12	ca. 300 m nw Schafhaus, s-exp. Seedeich, wenig	30.05.2005
1618/13	ca. 1,4 km s Schöpfwerk, o-exponierter Seedeich, mäßig	05.06.2003

den. Trotz intensiver Suche konnte zur Blütezeit der Art in den Jahren 2005 und 2006 in dem von RAABE (1987) angezeigten Gebiet auf Nordstrand kein Nachweis erbracht werden.

Zur Entdeckungsgeschichte des Vogelfuß-Klees in Deutschland

Der älteste Nachweis von *T. ornithopodioides* für das heutige Gebiet von Deutschland stammt aus dem Jahr 1768. Im Norden der Insel Sylt, der zur damaligen Zeit noch zu Dänemark gehörte, fand Oeder den Vogelfuß-Klee auf „trockenen Hügeln bei List“ (zitiert in CHRISTIANSEN 1927: 6). Die Art konnte auf Sylt jedoch nie bestätigt werden. Sowohl NOLTE (1826) als auch KNUTH (1888) suchten vergeblich nach ihr und erklärten das Vorkommen als erloschen. Erst CHRISTIANSEN (1927) gelang die Wiederentdeckung der Art in Norddeutschland. Dieser Autor fand den Vogelfuß-Klee im Juni 1926 auf einem Deich bei St. Peter-Ording „auf einer Strecke von mehreren Kilometern Länge“ (CHRISTIANSEN 1927: 6). Dort wurde die Art ca. drei Jahrzehnte später von KOHN (1958: 254) bestätigt, der den Vogelfuß-Klee jedoch nur noch „auf einer Strecke von ungefähr 25 bis 30 Metern“ fand, da große Vorkommen der Art durch Deicherhöhungsmaßnahmen vernichtet worden waren. Weitere Nachweise wurden von KUHBIER & KÜVER (1988) erbracht, die auf Eiderstedt sowohl bei Brösumsiel als auch bei Westerhever erfolgreich nach *T. ornithopodioides* gesucht hatten.

Im Gebiet von Baden-Württemberg wurde die Art zu Beginn des 20. Jahrhunderts von ZIMMERMANN (1907: 131) nachgewiesen: „Im Hafen von Mannheim, 4. Mai 1901“. Dieses adventive Vorkommen konnte jedoch nie bestätigt werden. Weitere historische Funde von *T. ornithopodioides* sind für Deutschland nicht bekannt. Die von CHRISTIANSEN (1927) als adventiv bezeichneten Vorkommen bei Hamburg, Lauenburg und Lüneburg beruhen auf einer Verwechslung mit *Trigonella caerulea* (vgl. JUNGE 1909).

6. Standortökologie

6.1 Ökologie der Standorte in Deutschland

Der Vogelfuß-Klee besiedelt in Deutschland ausschließlich Seedeiche, die von Schafen intensiv beweidet werden. Die Deiche weisen zumeist einen Sandkern auf, der mit Klei-Erde bedeckt ist. In diesem tonig-schluffigen Substrat mit einer Partikelgröße < 20 µm stocken die Individuen des Vogelfuß-Klees. Die Ergebnisse der bodenkundlichen Analyse zweier Proben, die im Mai 2004 an *Trifolium*-Wuchsorten entnommen wurden, sind in Tab. 2 dargestellt.

Die Art besiedelt hauptsächlich die süd- bzw. ostexponierten Binnenböschungen der Seedeiche. Nur vereinzelt finden sich auch Vorkommen auf den west- bzw. nordexponierten Außenböschungen. Die Ursache für dieses Phänomen dürfte in der mikroklimatischen Begünstigung der zumeist im Windschatten liegenden Deichbinnenseiten begründet sein. Wie bereits von RAABE (1981) ausgeführt, erwärmen sich die Süd- bzw. Ostseiten der Deiche aufgrund höherer Insolation bis um einige Grad Celsius stärker als die Nord- bzw. Westseiten. Darüber hinaus existieren beträchtliche Unterschiede in der Niederschlagsverteilung. Die im Windschatten liegende Ostseite ist besonders bei kürzeren

Tab. 2: Bodenkundliche Parameter des Substrates von *Trifolium ornithopodioides*. Probe 1: MTB 1617/42, ca. 500 m wnw Brössumsiel, s-exp. Seedeich, mittlere Binnenböschung, Südseite. Probe 2: 1617/42, ca. 450 m wnw Brössumsiel, Binnenböschung Deichfuß

Probe	pH	Phosphat [mg/100g]	Kalium [mg/100g]	Mg [mg/100g]	Salzgehalt [g/100g]
1	7,0	10	31	57,3	0,06
2	6,5	13	61	58,5	0,05

Niederschlagsereignissen stets trockener, da der Regen gleichsam weggeblasen wird (RAABE 1981). In eingeschränktem Maße gilt dies auch für die Südseite der Deiche.

Ein weiterer Standortfaktor ist die Salzbeeinflussung der *Trifolium*-Habitats durch die Nordsee. Zwar gelangen die Wuchsorte des Vogelfuß-Klees in der Regel höchstens bei Sturmflutereignissen in direkten Kontakt mit Meerwasser, doch transportieren landeinwärts gerichtete Winde salzhaltiges Wasser in Form von Aerosolen (Spray), die sich in eingeschränktem Maße (s. o.) auch auf der Deichbinnenseite und damit an den Wuchsorten des Vogelfuß-Klees niederschlagen. Der Salzeinfluss äußert sich dort u. a. im Auftreten einiger halotoleranter Pflanzenarten (vgl. Kap. 7).

Neben diesen abiotischen Faktoren stellt intensive Schafbeweidung den wichtigsten biotischen Standortfaktor dar, der in mehrerer Hinsicht Bedeutung für *T. ornithopodioides* hat. Zum einen wird durch permanente Schafbeweidung die Vegetationsdecke auf den Deichen kurz gehalten und auf diese Weise das Aufkommen höherwüchsiger Arten verhindert, die das konkurrenzschwache *Trifolium* verdrängen könnten. Zwar werden auch die Individuen des Vogelfuß-Klees verbissen, doch ist diese Art durch ihre spezifische Wuchsform (s. Kap. 8) vor Extinktion durch Schafverbiss geschützt. Weiterhin spielen Schafe eine wichtige Rolle bei der Diasporenausbreitung (s. Kap. 10). Schließlich entstehen durch Viehtritt ständig offene Mikrohabitats, die essenziell für die Etablierung der Keimlinge des Vogelfuß-Klees sind.

Eine andere Bewirtschaftungsweise der Deiche als intensive Schafbeweidung toleriert *T. ornithopodioides* nicht. Die Art fehlt vollständig auf den Binnendeichen Eiderstedts (Mittel- und Schlafdeiche; zur Definition vgl. NEWIG & PETERSEN 1995), die gemäht oder durch Kühe bzw. Schafe extensiv beweidet werden. In diesen höherwüchsigen, teilweise ruderalisierten und häufig von einer dichten Streuschicht bedeckten Habitats findet *T. ornithopodioides* kein Auskommen. Doch auch auf den Binnendeichen, die von Schafen intensiv beweidet werden, fehlt die Art, sodass Intensivbeweidung zwar eine notwendige, jedoch noch keine hinreichende Existenzbedingung für den Vogelfuß-Klee ist. Schließlich ist bei der Erörterung der ökologischen Standortfaktoren ein bereits von KUHBIER & KÜVER (1988) beschriebenes Phänomen zu erwähnen, das auch im Rahmen unserer Untersuchungen beobachtet wurde. Danach fehlt *T. ornithopodioides* auf solchen intensiv beweideten Seedeichen, wo *Cynosurus cristatus* zur Dominanz gelangt. Diese negative Korrelation kann beispielsweise an der Nordküste Eiderstedts auf dem Seedeich des Sophien-Sommerkoogs beobachtet werden, stellenweise jedoch auch schon im Nordwesten der Halbinsel. Ob diese Erscheinung ein konkurrenzbedingtes Phänomen ist oder durch edaphische Gegebenheiten verursacht wird, kann nur durch weitere Untersuchungen geklärt werden.

6.2 Ökologie der Standorte außerhalb Deutschlands

Zur Ökologie der Standorte des Vogelfuß-Klees außerhalb Deutschlands existieren nur wenige Angaben. Die ausführlichsten Informationen liegen für die Niederlande vor, wo die Art auch auf den Küstenbereich beschränkt ist und ebenfalls zu den floristischen Raritäten gehört (WEEDA 1985). In diesem Gebiet kommt *T. ornithopodioides* sowohl auf beweideten Deichen, als auch auf Dünen vor (JANSEN & VAN DER PLOEG 1974). Im Gegensatz zur Situation in Deutschland besiedelt der Vogelfuß-Klee dort auch südexponierte Außenseiten der Seedeiche (HAZEBROEK et al. 2001). Diese Autoren weisen darauf hin, dass gerade diese Habitats zum einen durch die hohe Insolation, zum anderen durch das in der Spray enthaltene Salz nur eine lückige Vegetationsdecke aufweisen, in der anuelle Arten günstige Etablierungschancen vorfinden.

In Frankreich besiedelt *T. ornithopodioides* salzbeeinflusste Wiesen und zeitweilig überschwemmtes Brachland (GUINOCHET & DE VILMORIN 1984), an Flachküsten ist die Art in von Rindern und Pferden beweidetem Salzgrünland anzutreffen (LOUCOUGARAY et al. 2004). Auf der Iberischen Halbinsel besiedelt *T. ornithopodioides* ebenfalls salzbeeinflusste Habitate in Küstennähe, z. B. im Mündungsbereich größerer Flüsse (MARANÓN et al. 1989). Im Binnenland Spaniens ist die Art auf periodisch überschwemmtem, tonigem Substrat sowie auf Wiesen und Weiden anzutreffen (IZUZQUIZA & BURGAZ 1987, RÍOS et al. 1993, LADERO et al. 1997). In Italien kommt *T. ornithopodioides* ebenfalls in salzbeeinflussten Wiesen vor (PIGNATTI 1982), während auf Kreta offene, wechselfeuchte bis wechsellasse Standorte im Bereich von Dolinen besiedelt werden (JAHN & SCHÖNFELDER 1995). Die Habitate der Art in Ungarn sind ebenfalls salzbeeinflusst (JAKAB 2005) und werden teilweise von Rindern und Schafen beweidet (JAKAB in litt.). Die synanthropen Vorkommen in Australien befinden sich in periodisch überfluteten Weiden (COCKS 1994), während die Art auf Neuseeland trockene Ruderalstellen sowie Wiesen und Weiden besiedelt (WEBB et al. 1988).

7. Pflanzensoziologie

7.1 Vergesellschaftung in Deutschland

Zur Charakterisierung der Vergesellschaftung von *T. ornithopodioides* wurden an mehreren Standorten der Art auf Eiderstedt Vegetationsaufnahmen erstellt (Tab. 3). Die Ergebnisse reihen sich nahtlos in die von CHRISTIANSEN (1927) sowie von KUHBIER & KÜVER (1988) vorgelegten Aufnahmen ein.

Aus Tab. 3 wird ersichtlich, dass *T. ornithopodioides* mit den Charakterarten der Klasse der Molinio-Arrhenatheretea und der Ordnung der Arrhenatheretalia elatioris vergesellschaftet ist, wie z. B. *Festuca rubra* ssp. *rubra*, *Bellis perennis*, *Holcus lanatus* und *Poa trivialis*. Aufgrund des höchstetsten Auftretens von *Cynosurus cristatus*, *Trifolium repens* und *Lolium perenne* können die Aufnahmen in den Verband des Cynosurion cristati und in die Assoziation des Lolium perennis-Cynosuretum cristati eingeordnet werden. Im Untersuchungsgebiet fanden sich keine Belege für die von RAABE et al. (1982) aufgestellte These, dass *Trifolium ornithopodioides* in Deutschland in Gesellschaften des Koelerion albescentis anzutreffen ist.

Die Vegetationsaufnahmen in Tab. 3 wurden anhand zweier Differentialartengruppen gegliedert, die sich vor allem hinsichtlich der Lebensdauer der in ihnen enthaltenen Arten unterscheiden. So besteht die Differentialgruppe 1 überwiegend aus perennierenden Arten, während sich die Differentialgruppe 2 hauptsächlich aus Sommer- bzw. Winterannuellen zusammensetzt. In diesem Zusammenhang ist die Berücksichtigung der Beweidungsintensität aufschlussreich. Ein hoher Beweidungsdruck, der sich in einer relativ geringen Streuschicht und einer niedrigen Krautschicht äußert (Aufn. 1 und 4) führt zur Entstehung zahlreicher offener Mikrohabitate, die außer von *T. ornithopodioides* auch von anderen Annuellen besiedelt werden können (Aufn. 4). Doch auch rosettig wachsende Hemikryptophyten, die besonders zahlreich in Aufn. 1 vertreten sind, scheinen von hohem Beweidungsdruck zu profitieren. Exemplarisch genannt seien hier Arten wie *Taraxacum laevigatum*, *T. officinale*, *Plantago major*, *P. coronopus* und *Potentilla anserina*, die in den weniger intensiv beweideten Flächen der Aufnahmen 2 und 3 fehlen.

Auf anschauliche Weise ist die Vergesellschaftung von *T. ornithopodioides* in Abb. 11 bzw. Abb. 12 dargestellt, die ein zwischen Nackhörn und Brösumsiel erfasstes Transekt wiedergeben, das von der unmittelbaren Wattkante über das Vorland sowie die Deichaußen- und die Deichbinnenseite gelegt wurde. Entlang des Transektes wurden im Abstand von jeweils 5 cm alle Gefäßpflanzen-Arten erfasst.

Der Verlauf des Transektes im Deichvorland (Abb. 12 a-i) spiegelt die Haloserie wider. Mit *Spartina anglica* (35), *Salicornia europaea* agg. (33) und *Suaeda maritima* (37) treten an der Wattkante Arten auf, die zu den Spartinetea bzw. Salicornietea gehören. Landeinwärts schließen sich bis zur Mitte des Transektabschnittes 'f' Arten des Puccinellion maritimae an, vor allem die namensgebende Art des Verbandes (31) und *Halimione portulacoides* (16), die Kennart des zum Puccinellion maritimae gehörenden Halimionetum portulacoidis ist. Ab Mitte des Transektabschnittes 'f' wird die Dominanz von *Puccinellia maritima* (31) abgelöst durch die Dominanz von *Festuca rubra* ssp. *litoralis* (14), die zusammen mit *Armeria maritima* (4) Kenntaxon des Armerion maritimae

Tab. 3: Vegetationsaufnahmen mit *Trifolium ornithopodioides* auf Eiderstedt, 30. Mai 2005. Ch = Charakterart, D = Differentialart

Laufende Nummer	1	2	3	4
Aufnahmeort: MTB-Nr. / Quadrant + Viertel-Q	1617/32	1518/34	1617/22	1617/32
Größe der Probefläche in qm	25	25	25	25
Exposition	SO	S	O	S
Inklination: Zahl = Grad, DF = Deichfuß	DF	DF	15	30
Artenzahl	22	14	15	17
Deckung der Krautschicht in % der Fläche	90	90	95	95
Höhe der Krautschicht in cm	3	15	8	3
Deckung der Streuschicht in % der Fläche	2	5	5	2
Schafbeweidung: i = intensiv, w = weniger intensiv	i	w	w	i
Boden: Klei-Erde = K	K	K	K	K
Untersuchungsobjekt				
<i>Trifolium ornithopodioides</i>	2a	1	1	1
Ch + D Lolio perennis-Cynosuretum cristati				
Tx. 1937 + Cynosurion cristati Tx. 1947				
<i>Cynosurus cristatus</i>	2a	2a	2a	2a
<i>Trifolium repens</i>	1	1	2a	1
<i>Lolium perenne</i>	1	1	.	2a
<i>Poa annua</i>	2a	.	.	.
<i>Plantago major</i>	1	.	.	.
Differentialartengruppe 1				
<i>Cerastium arvense</i>	1	1	+	.
<i>Cirsium arvense</i>	1	1	+	.
<i>Plantago lanceolata</i> (K-Ch)	1	1	1	.
<i>Trifolium dubium</i>	1	1	1	.
<i>Leontodon saxatilis</i>	.	1	1	.
Differentialartengruppe 2				
<i>Arenaria serpyllifolia</i>	.	.	.	1
<i>Elytrigia repens</i> ssp. <i>repens</i>	.	.	.	1
<i>Hieracium pilosella</i>	.	.	.	1
<i>Bromus hordeaceus</i>	.	.	.	1
<i>Torilis nodosa</i>	.	.	.	1
<i>Geranium molle</i> (V-Ch)	.	.	.	1
<i>Crepis tectorum</i>	.	.	.	+
Ch Arrhenatheralia Tx. 1931				
+ Molinio-Arrhenatheretea Tx. 1937				
<i>Festuca rubra</i> ssp. <i>rubra</i>	1	2a	1	2a
<i>Bellis perennis</i>	1	1	1	1
<i>Holcus lanatus</i>	1	1	.	.
<i>Achillea millefolium</i>	+	.	1	.
<i>Poa trivialis</i>	.	.	1	1
Begleiter				
<i>Cirsium vulgare</i>	+	+	+	+
<i>Sagina procumbens</i>	2m	.	1	.
<i>Sherardia arvensis</i>	1	.	.	1
<i>Hypochaeris radicata</i>	.	.	1	1
<i>Medicago lupulina</i>	.	2a	.	.
<i>Taraxacum officinale</i>	1	.	.	.
<i>Plantago coronopus</i>	1	.	.	.
<i>Dactylis glomerata</i>	+	.	.	.
<i>Potentilla anserina</i>	+	.	.	.
<i>Taraxacum laevigatum</i>	+	.	.	.

ist. Als dritte Art ist in diesem Zusammenhang *Juncus gerardii* (19) zu nennen, die Kennart des zum Armerion *maritimae* gehörenden *Juncetum gerardii* ist. Sowohl in dem von *Puccinellia maritima* (31) als auch in dem von *Festuca rubra* ssp. *litoralis* (14) dominierten Abschnitt treten vereinzelt Ordnungs- und Klassenkennarten der Glauco-Puccinellietalia und Asteretea *tripolii* auf, denen das Puccinellion *maritimae* und das Armerion *maritimae* subordiniert sind: *Aster tripolium* (6), *Glaux maritima* (15), *Limonium vulgare* (21), *Spergularia media* (36) und *Triglochin maritimum* (41).

Ab der Mitte des Transektabschnittes 'g' bis zum Anfang des Abschnittes 'i' tritt mit auffälliger Häufigkeit *Plantago coronopus* (25) auf, die Kennart des Saginion *maritimae* und zugleich der übergeordneten Saginetalia und Saginetea *maritimae* ist, weil zur Klasse (Saginetea) nur eine Ordnung (Saginetalia) und zu dieser nur ein Verband (Saginion) gehört. Die Standorte des Saginion *maritimae* gelten als wechselhalin, weil sie gelegentlich von Salzwasser überflutet, dann aber in der Regel durch Regenwasser schnell wieder ausgesüßt und bei nachfolgendem Sonnenwetter ausgetrocknet werden.

In dieser wechselhalinen *Plantago coronopus*-Zone treten ab dem Ende des Transektabschnittes 'g' zunehmend Arten des Cynosurion *cristati* und der ihm übergeordneten Arrhenatheralia und Molinio-Arrhenatheretea sowie deren typische Begleiter auf (vgl. auch Tab. 3): *Cynosurus cristatus* (12), *Lolium perenne* (22), *Festuca rubra* ssp. *rubra* (14), *Bellis perennis* (7), *Poa trivialis* (29), *Plantago media* (27), *Plantago lanceolata* (26), *Taraxacum officinale* (38), *Trifolium repens* (40) u. a. m. Wo genau in dieser Zone der Wechsel von dem Armerion *maritimae*-Kenntaxon *Festuca rubra* ssp. *litoralis* zum Molinio-Arrhenatheretea-Kenntaxon *Festuca rubra* ssp. *rubra* erfolgt, ist nicht untersucht worden, daher sind in Abb. 12 beide Unterarten zusammen unter ihrem Artnamen (Nummer 14) dargestellt worden.

Auf dem eigentlichen Deichkörper, der jenseits des Treibselräumweges beginnt, ist die Vegetationsdecke weitestgehend geschlossen (Abb. 12 j-u). Es dominieren die Arten des Wirtschaftsgrünlandes; an typischen halotoleranten Arten finden sich nur noch *Plantago coronopus* und selten *Leontodon saxatilis*. Die ersten, noch vereinzelt wachsenden Individuen des Vogelfuß-Klees treten in einer Höhe von ca. 3,5 m über der MThw-Linie auf. Aus Abb. 12 wird sichtbar, dass sich aggregierte Vorkommen des Vogelfuß-Klees zwar schon auf der Außenböschung unterhalb der Deichkrone befinden, die Art jedoch eindeutig die südwestlich exponierte Binnenseite favorisiert. Im Gegensatz zu CHRISTIANSEN (1927) und KUHBIER & KÜVER (1988), die *T. ornithopodioides* hauptsächlich im mittleren und oberen Bereich der Binnenböschung fanden, liegt der Schwerpunkt der Art nach unseren Beobachtungen am Deichfuß bzw. im unteren Bereich der Binnenböschung.

7.2 Vergesellschaftung außerhalb Deutschlands

Zur phytocoenologischen Bindung von *T. ornithopodioides* außerhalb Deutschlands existieren nur wenige Angaben. Die Vorkommen des Vogelfuß-Klees in den Niederlanden können in die Assoziation des *Lolio-Cynosuretum cristati* sowie des *Festuco-Galietum veri* eingeordnet werden (HAZEBROEK et al. 2001). In Frankreich tritt *T. ornithopodioides* im *Alopecuro bulbosi-Juncetum gerardii* auf, das auf von Rindern und Pferden beweidetem Salzgrünland in Küstennähe anzutreffen ist (LOUCOUGARAY et al. 2004). In Spanien ist der Vogelfuß-Klee die namensgebende Art einer erst kürzlich beschriebenen Assoziation, dem *Trifolio ornithopodioides-Poetum bulbosae* (LADERO et al. 1997), das auf elektrolytreichem Weideland im Binnenland der Iberischen Halbinsel verbreitet ist. Die Vorkommen von *T. ornithopodioides* in Ungarn sind in die Assoziationen des *Agrostio-Alopecuretum pratensis*, des *Artemisio-Festucetum pseudovinae* und des *Puccinellietum limosae* einzuordnen (JAKAB 2005).

8. Morphologie und Wuchsform

8.1 Keimlingsstadium

Die Keimung erfolgt epigäisch. Die gegenständigen Kotyledonen, die im Gegensatz zur Darstellung in MULLER (1978) keine sichtbare Aderung aufweisen, sind im ausdifferenzierten Zustand 4–5 mm lang, 2,0–2,5 mm breit und ca. 1 mm dick. Das Primärblatt, neben

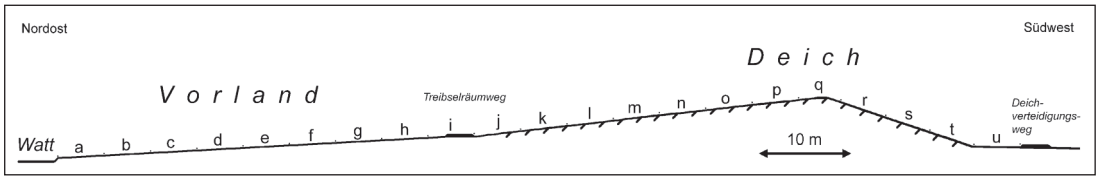
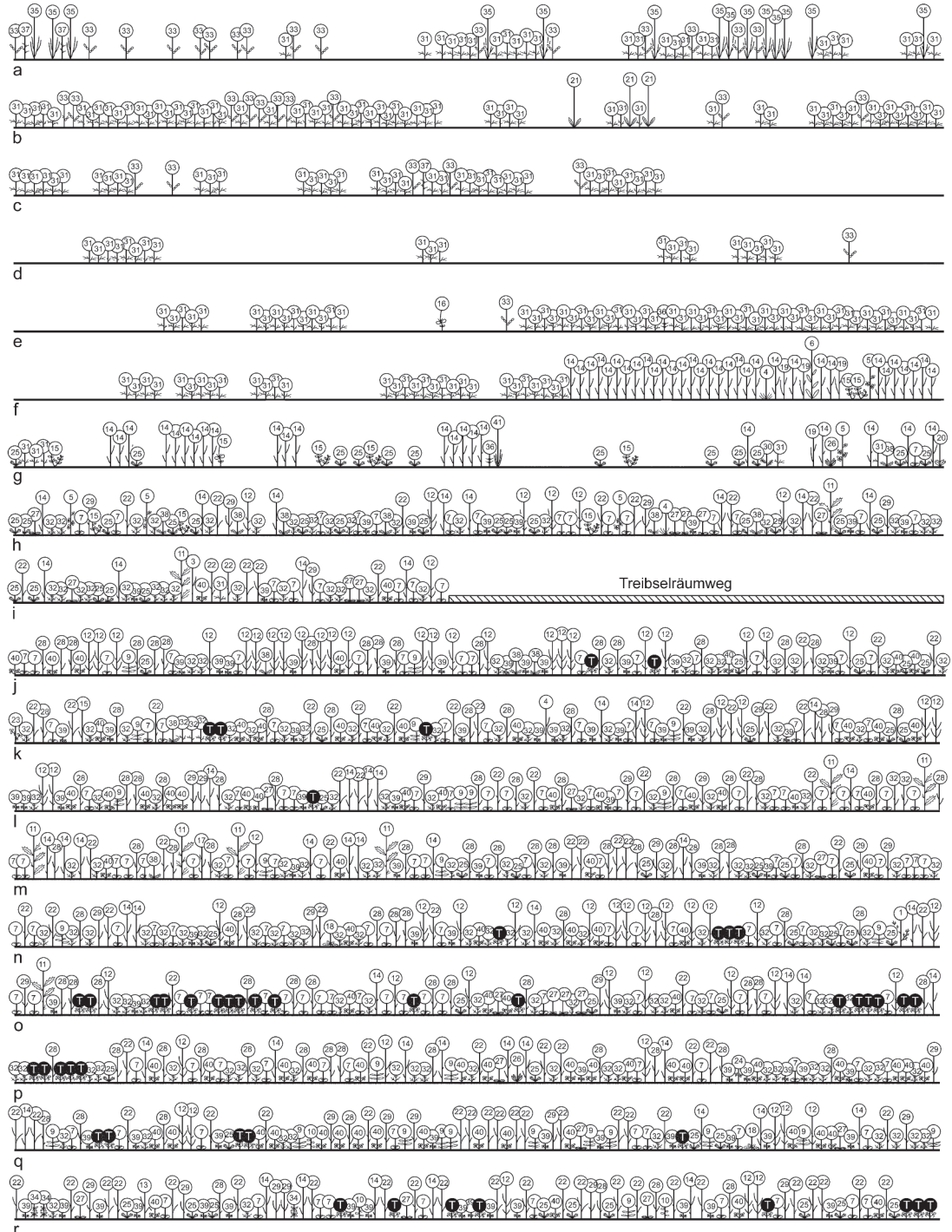
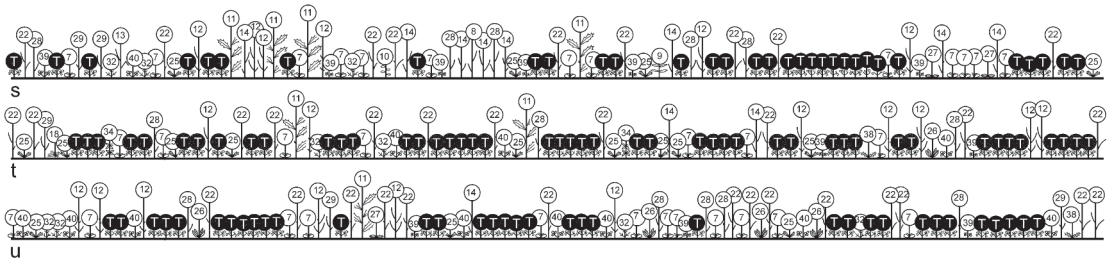
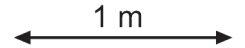


Abb. 11: Verlauf und Untergliederung des Transektes zur graphischen Darstellung der Vergesellschaftung von *Trifolium ornithopodioides*. Eiderstedt, ca. 1,5 km östlich Nachhorn, 28.05.2005.





Legende:



- | | | | |
|---|---|---|---|
| <ul style="list-style-type: none"> Ⓣ <i>Trifolium ornithopodioides</i> ① <i>Achillea millefolium</i> ② <i>Alopecurus geniculatus</i> ③ <i>Alopecurus pratensis</i> ④ <i>Armeria maritima</i> ⑤ <i>Artemisia maritima</i> ⑥ <i>Aster tripolium</i> ⑦ <i>Bellis perennis</i> ⑧ <i>Bromus hordeaceus</i> ⑨ <i>Cerastium arvense</i> ⑩ <i>Cerastium glutinosum</i> | <ul style="list-style-type: none"> ⑪ <i>Cirsium arvense</i> ⑫ <i>Cynosurus cristatus</i> ⑬ <i>Dactylis glomerata</i> ⑭ <i>Festuca rubra</i> ⑮ <i>Glaux maritima</i> ⑯ <i>Halimione portulacoides</i> ⑰ <i>Holcus lanatus</i> ⑱ <i>Hypochaeris radicata</i> ⑲ <i>Juncus gerardii</i> ⑳ <i>Leontodon saxatilis</i> ㉑ <i>Limonium vulgare</i> | <ul style="list-style-type: none"> ㉒ <i>Lolium perenne</i> ㉓ <i>Lotus corniculatus</i> ㉔ <i>Medicago lupulina</i> ㉕ <i>Plantago coronopus</i> ㉖ <i>Plantago lanceolata</i> ㉗ <i>Plantago media</i> ㉘ <i>Poa pratensis</i> ㉙ <i>Poa trivialis</i> ㉚ <i>Potentilla anserina</i> ㉛ <i>Puccinellia maritima</i> ㉜ <i>Sagina procumbens</i> | <ul style="list-style-type: none"> ㉝ <i>Salicornia europaea</i> agg. ㉞ <i>Sherardia arvensis</i> ㉟ <i>Spartina anglica</i> ㊱ <i>Spergularia media</i> ㊲ <i>Suaeda maritima</i> ㊳ <i>Taraxacum officinale</i> ㊴ <i>Trifolium dubium</i> ㊵ <i>Trifolium repens</i> ㊶ <i>Triglochin maritimum</i> |
|---|---|---|---|

Abb. 12: Transekt, detaillierte Darstellung.

den Kotyledonen das einzige nicht gefiederte Blattorgan im vegetativen Bereich der Pflanze, ist ca. 1–2 cm lang gestielt. Die Primärblattspreite, die an der Spitze leicht eingekerbt sein kann, wird von einer Mittelrippe durchzogen und erreicht eine Länge von ca. 3 mm und eine Breite von 3–4 mm. Das Hypokotyl ist ca. 2–5 mm lang. Die Keimwurzel ist bis zur ersten Ordnung verzweigt und trägt noch keine Wurzelknöllchen.

8.2 Juvenilstadium

Mit der Ausbildung des gefiederten Sekundärblattes ist das Juvenilstadium erreicht (Abb. 13). An der Sprossachse werden an den Nodien in distaler Richtung ständig neue Laubblätter angelegt, während die Internodien oberhalb des Sekundärblattes stark gestaucht bleiben. Sowohl in der Achsel des Sekundärblattes als auch in der Achsel der am Spross in distaler Richtung folgenden Laubblätter werden Knospen angelegt, aus denen Seitentriebe erster Ordnung hervorgehen, während die Achsel der Kotyledonen und des Primärblattes in der Regel jeweils leer bleibt. Die basalen Knospen treiben bereits im Herbst aus. Die an den Seitentrieben entspringenden Laubblätter unterscheiden sich in ihrem Bau nicht von den Tragblättern. Aus den Achseln der an den Seitentrieben erster Ord-

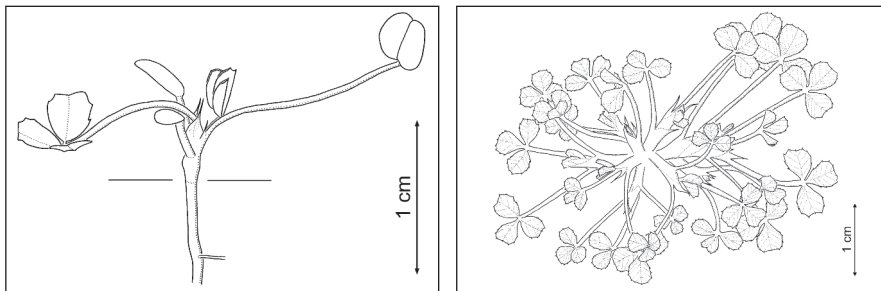


Abb. 13 (links): Frühes Juvenilstadium mit noch vorhandenen Kotyledonen und Primärblatt. In diesem Stadium werden noch keine Wurzelknöllchen gebildet. Seedeich bei Nackhörn, Oktober.

Abb. 14 (rechts): Aufsicht auf ein fortgeschrittenes Juvenilstadium mit zahlreichen Seitentrieben. Gartenkultur, April.

nung befindlichen Laubblätter können in seltenen Fällen Seitentriebe zweiter Ordnung hervorgehen. Durch die plagiotrope Orientierung sämtlicher Seitentriebe wachsen die Pflanzen dem Boden relativ dicht angedrückt. Aufgrund dieser Eigenschaft sind die Individuen des Vogelfuß-Klees befähigt, auf von Schafen intensiv beweideten Standorten zu überleben, wobei jedoch gelegentlich auch Seitentriebe verbissen werden. Die Aufsicht auf ein fortgeschrittenes Juvenilstadium, das einer Gartenkultur entstammt und zahlreiche Seitentriebe ausgebildet hat, ist in Abb. 14 dargestellt. An Pflanzen dieses Entwicklungsstadiums, deren Kotyledonen, das Primär- und Sekundärblatt sowie weitere Laubblätter im basalen Sprossbereich bereits abgestorben sind, wurden im Frühjahr bis zu 85 vitale Laubblätter gezählt. Bei fortgeschrittenen Juvenilstadien ist der Wurzelhals deutlich kontrahiert. Das Wurzelsystem ist bis zur zweiten Ordnung verzweigt und zeigt die für Leguminosen typische Infektion mit Knöllchenbakterien. Wurzelknöllchen befinden sich direkt an der Hauptwurzel bzw. an den Seitenwurzeln erster Ordnung.

8.3 Adultstadium

Das Adultstadium beginnt mit der Anthese der ersten Blüten und dauert bis zur Reifung und Dissemination der Diasporen. Ein stark verbissenes, armlütiges Individuum ist in Abb. 15 dargestellt, den morphologischen Aufbau einer Adultpflanze zeigt das Wucherschema in Abb. 16. Am Hauptspross greift die Internodienstauchung im distalen Sprossbereich auch auf die unteren Internodien der oberen Seitentriebe über, sodass deren jeweils noch vorhandenes Tragblatt sowie das erste Laubblatt fast am gleichen Knoten zu entspringen scheinen. Die Tragblätter der basalen Seitentriebe sowie ihre unteren Laubblätter können an adulten Individuen nicht mehr nachgewiesen werden. Wie auch bei anderen Arten der Gattung *Trifolium* (vgl. IRMISCH 1849) entspringen sämtliche der 0,3–2,0 cm lang gestielten Infloreszenzen an Seitentrieben lateral aus der Achsel von Laubblättern. Während die Blütenstände an den basalen Seitentrieben erst am 4. bis 6. Knoten gebildet werden, gehen die Infloreszenzen an den oberen Seitentrieben bereits aus der Achsel des zweiten bzw. ersten Laubblattes hervor. Bedingt durch die starke Internodienstauchung im distalen Sprossbereich wird dadurch eine terminale Stellung der obersten Infloreszenz vorgetäuscht. In Übereinstimmung mit dem Verhalten anderer Klee-Arten, z. B. *Trifolium pratense* (GLUCH 1967), schreitet die Aufblühfolge akropetal voran. Die Infloreszenz von *T. ornithopodioides* setzt sich zumeist aus 2 Einzelblüten zusammen, die jeweils aus der Achsel einer häutigen Bractee entspringen (s. Abb. 17) und 0,5–1,0 mm kurz gestielt sind. Gelegentlich werden drei Blüten ausgebildet, nur sehr selten auch vier bis fünf. Wenn nur eine Blüte zur Entfaltung gelangt, existiert an der gleichen Infloreszenz zumeist noch eine stark rudimentierte Blütenanlage. Auf gleicher Höhe mit

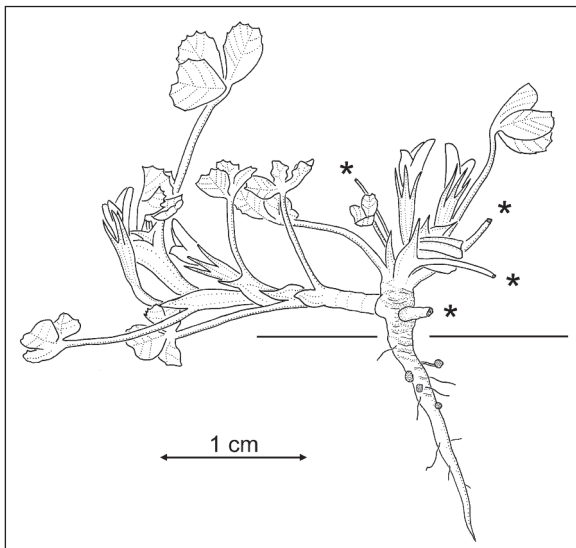


Abb. 15: Schwach entwickeltes Adultstadium. Seedeich bei Nackhorn, Juni. * indiziert durch Schafe verursachten Verbiss.

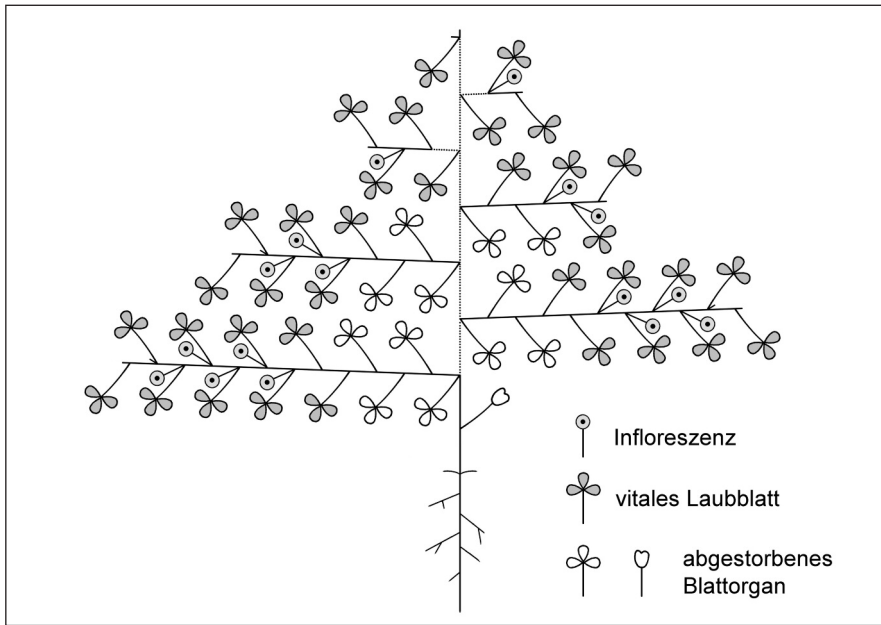


Abb. 16: Wuchsform eines Adultstadiums, schematische Darstellung. Die punktierte Linie symbolisiert stark gestauchte Internodien.

den Bracteen befindet sich ein weiteres häutiges Blattorgan, das mit diesen basal verwachsen ist und das in der Regel größer ist als die Tragblätter (s. Abb. 17). IRMISCH (1849) zeigte für andere Arten aus der Familie der Fabaceen, dass dieses Blattorgan nicht als Bractee zu deuten ist, sondern als Vorblatt. Im Falle von *T. ornithopodioides* ist das Vorblatt aus typologischer Sicht durch extreme Internodienstauchung in den eigentlichen Infloreszenzbereich gelangt (Abb. 18).

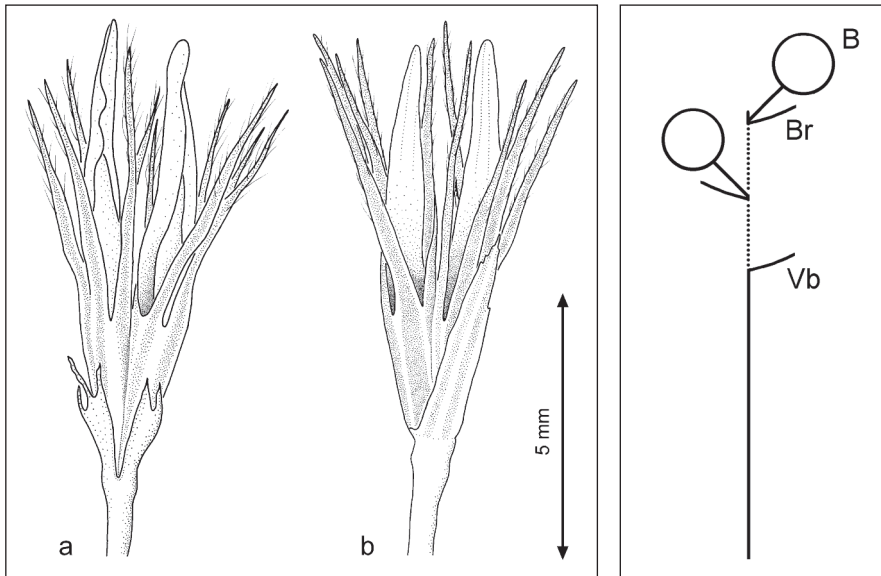


Abb. 17 (links): Blütenstand von *T. ornithopodioides* aus verschiedenen Perspektiven. a: Aufsicht auf die Unterseite der Blüten und die Tragblätter. b: Aufsicht auf die Oberseite der Blüten und das Vorblatt. Abb. 18 (rechts): Schematische Darstellung der Infloreszenz, die aus einem traubigen Blütenstand abgeleitet werden kann. Die punktierte Linie markiert die Bereiche extremer Internodienstauchung. B = Blüte, Br = Bractee, Vb = Vorblatt.

Die Infloreszenz von *T. ornithopodioides* kann dem von ZOHARY (1972) beschriebenen „uniflorum“-Typ zugeordnet werden. Dieser phylogenetisch abgeleitete Infloreszenztyp ist charakterisiert durch das vollständige Fehlen der Blütenstandsachse und durch das Vorhandensein nur weniger Einzelblüten. Typologisch kann der Blütenstand von *T. ornithopodioides* als stark reduzierte Traube aufgefasst werden (Abb. 18). Hier ergeben sich Parallelen zur Beschaffenheit der Blütenstände in der Gattung *Trigonella*, die die in der Vergangenheit praktizierte Zuordnung des Vogelfuß-Klees zu diesem Genus erklären (vgl. Kap. 3). Durch die stets laterale Ausgliederung der Blütenstände könnte eine Adultpflanze theoretisch unendlich weiterwachsen. Das Absterben der Pflanzen im Sommer ist keineswegs auf Erschöpfung der Vegetationsscheitel an den Seitentriebe zurückzuführen, sondern wird durch zunehmenden Trockenheitsstress an den Standorten der Art bedingt. So finden sich Anfang Juli an zahlreichen Pflanzen im distalen Bereich der Seitentriebe noch Blüten mit intakten Reproduktionsorganen, aus denen jedoch keine Samen mehr hervorgehen, weil die Pflanzen bereits vorher vertrocknen (vgl. Kap. 12). Dass die Individuen von *T. ornithopodioides* bei günstigen Umweltbedingungen älter als ein Jahr werden können, belegen Angaben aus Neuseeland, wo die Art teilweise als ausdauernd bezeichnet wird (WEBB et al. 1988).

9. Blütenbiologie

Die zygomorph gestaltete Blüte, die im ausdifferenzierten Zustand 7–9 mm lang ist, weist den typischen Bau der Fabaceen-Blüte auf. Die pfriemlichen Zähne der verwachsenen Kelchblätter sind ca. 5 mm lang, zugespitzt und im oberen Drittel bewimpert (Abb. 19). Die reinweißen Kronblätter werden von annähernd parallel verlaufenden rosafarbenen Adern durchzogen und verleihen auf diese Weise der Blüte ein zartrosa Erscheinungsbild. Neun an der Basis miteinander verwachsene Stamina sowie ein freies Staubblatt umhüllen das einkarpellige Gynoeceum, das mit hoher Stetigkeit 10 Samenanlagen enthält, deren Position sich auf der Oberfläche des Fruchtknotens deutlich abzeichnet (Abb. 20).

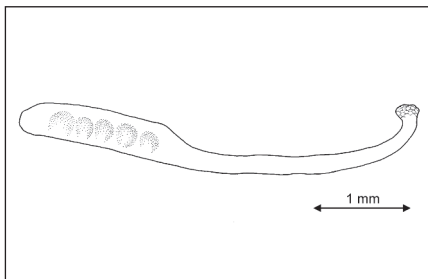
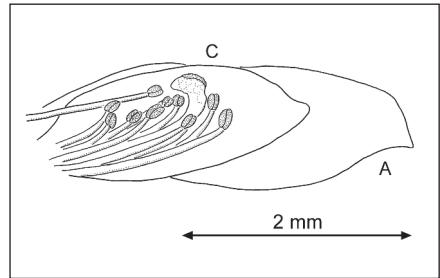
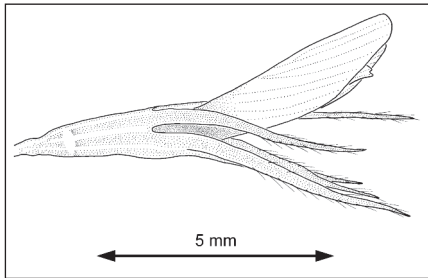


Abb. 19 (links oben): Einzelblüte von *T. ornithopodioides*, laterale Ansicht.

Abb. 20 (links unten): Gynoeceum von *T. ornithopodioides*. Im Bereich des Fruchtknotens zeichnet sich deutlich die Position der Samen-anlagen ab.

Abb. 21 (rechts): Aufpräparierte Blüte von *T. ornithopodioides*, laterale Ansicht. A = Ala (Flügel), C = Carina (Schiffchen).

Die Blüten sind schwach protandrisch. Noch bevor sich die Fahne als einziges Kronblatt leicht aufrichtet, haben sich die dorsifixen Antheren bereits intrors geöffnet. Wenn die Narbe rezeptiv wird, verlängert sich der Griffel und schiebt die Narbe auf diese Weise durch die Ebene der bereits geöffneten Staubbeutel, wodurch Selbstbestäubung möglich wird (Abb. 21). Im Gegensatz zu anderen *Trifolium*-Arten (vgl. KIRCHNER 1888) bilden die geruchslosen Blüten keinen Nektar. Dies könnte die Tatsache erklären, dass trotz intensiver Beobachtungen keine blütenbesuchenden Insekten festgestellt wurden. Für Autogamie als Fortpflanzungsmodus sprechen außerdem die Ergebnisse eines Experi-

menten mit im Gewächshaus kultivierten Pflanzen, die im subadulten Zustand vor der Anthese mit feinporigen Netzen verhüllt wurden und trotzdem reichlich Samenansatz zeigten. Ein weiterer Indikator für Selbstbestäubung ist das Pollen/Samenanlagen-Verhältnis (pollen-ovule ratio), das $217,3 \pm 22,64$ beträgt (Standardabweichung, $n = 12$). Nach CRUDEN (1977) spricht dieser Wert, der sich in die für andere Arten der Gattung *Trifolium* vorliegenden Angaben einreicht (vgl. RODRÍGUEZ-RIAÑO et al. 1999, BENNETT 2001), für ein auf obligate Autogamie ausgerichtetes Fortpflanzungssystem.

Die Kronblätter einer Blüte sind nur ca. eine Woche lang vital. Nach erfolgter Bestäubung vertrocknen sie und fallen ca. zwei Wochen später ab. Zu diesem Zeitpunkt hat sich der noch grün gefärbte Fruchtknoten deutlich vergrößert, der Griffel bleibt als trockene Spitze zunächst erhalten. Der Kelch zeigt ein geringes postflorales Wachstum, durch das sich die Kelchzähne leicht verbreitern. Bis zur endgültigen Fruchtreife, in deren Verlauf die gesamte Hülse trocknet und eine hellbraune Farbe annimmt, vergehen zwei bis drei weitere Wochen. Die Dissemination setzt ein, wenn sich die Frucht an der Rückennaht öffnet (Abb. 22) und die Diasporen entlässt. Zwischen Beginn der Anthese und der Dissemination vergehen im Durchschnitt $39,6 \pm 2,1$ Tage (Standardabweichung, $n = 10$).

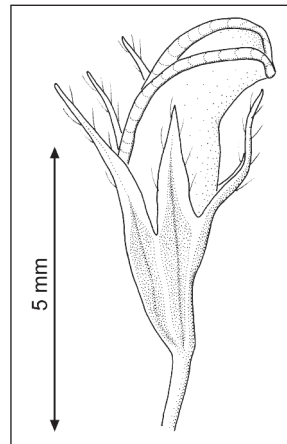


Abb. 22: Geöffnete Frucht von *Trifolium ornithopodioides*.

10. Diasporologie

Die Ausbreitungseinheit (= Diaspore) ist der Same. Dieser ist ca. 1,0–1,5 mm lang und 0,8–1,0 mm breit, lateral abgeflacht, auf einer Seite zumeist konvex und auf der anderen Seite konkav gestaltet (siehe Abb. 23; vgl. RODRÍGUEZ 1995). Vereinzelt wurden auch Samen mit beidseitig konkaver Wölbung beobachtet. Neben Austrocknungsvorgängen während der Diasporenreife könnte ein Grund für die Entstehung dieser Einbuchtungen auch in der relativ dichten, geldrollenartigen Anordnung der Samen in der Hülse zu suchen sein. Die Farbe reifer Samen ist mittel- bis dunkelbraun, gelegentlich auch schwarz. Das Tausendkorngewicht reifer Samen, die nach der Dissemination zwei Wochen bei Raumtemperatur luftgetrocknet wurden, beträgt 0,7652 g. Dieser Wert stimmt annähernd mit der Angabe von AZCÁRATE et al. (2002) überein, die ein Samengewicht von 0,749 mg ermittelten. Die Anzahl der je Hülse gebildeten Samen beträgt im Durchschnitt $5,5 \pm 2,1$ (Standardabweichung, $n = 368$), am häufigsten werden 7 Samen entwickelt (Abb. 24). Kultivierte Pflanzen mittlerer Größe bringen ca. 60 bis 100 Früchte und damit ca. 300 bis 600 Samen hervor. Die dem ständigen Verbiss durch Schafe ausgesetzten Individuen auf Deichen bilden dagegen deutlich weniger Früchte und Diasporen. Zehn auf dem Deich zwischen Nackhörn und Brösumsiel zur Disseminationszeit zufällig ausgewählte Individuen wiesen im Durchschnitt $13,2 \pm 6,9$ (Standardabweichung) Hülsen mit fertilen Samen auf.

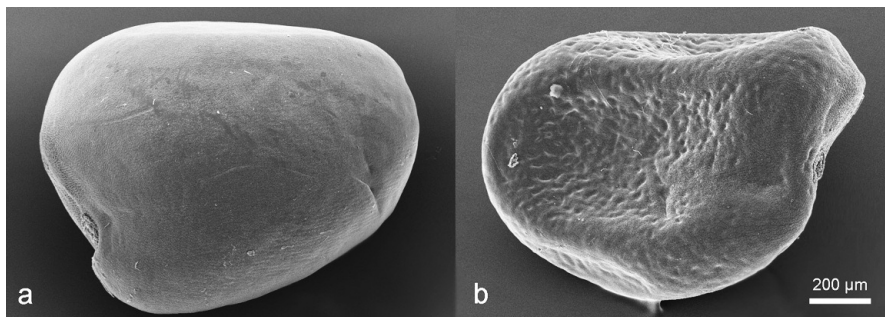


Abb. 23: Samen (= Diasporen) von *Trifolium ornithopodioides*. Die Samen sind auf einer Seite zumeist konvex (a) und auf der anderen Seite konkav (b) gestaltet.

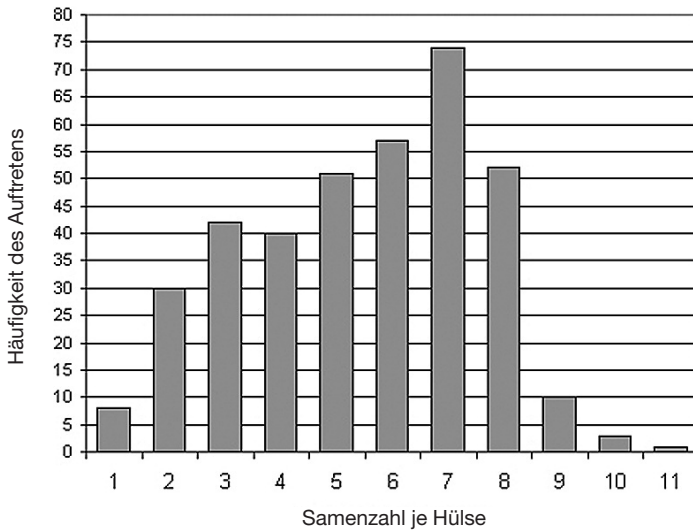


Abb. 24: Verteilung der Samenzahl in Hülsen von *Trifolium ornithopodioides*, n = 268 ausgezählte Hülsen.

An fruchtenden Individuen von *T. ornithopodioides* wurden mehrere Ausbreitungsarten beobachtet. Zum einen fallen die Diasporen nach der Dissemination ohne Einwirkung äußerer Kräfte direkt zu Boden (Semachorie). Eine größere Bedeutung hat jedoch Zoochorie durch Schafe. Endozoochorie, die innerhalb der Gattung *Trifolium* kein ungewöhnlicher Ausbreitungsmodus ist (MÜLLER-SCHNEIDER 1986), konnte im September 2005 auf dem Seedeich zwischen Nackhorn und Brösumsiel nachgewiesen werden. In schon stark zersetztem Schafkot wurden zahlreiche Keimlinge des Vogelfuß-Klees gefunden. Obwohl keine direkten Beobachtungen vorliegen ist mit großer Wahrscheinlichkeit auch Epizoochorie ein wichtiger Ausbreitungstyp. Das Bodensubstrat auf den Deichen (vgl. Kap. 6.1) ist im feuchten Zustand aufgrund seiner geringen Partikelgröße sehr klebrig, sodass Diasporen des Vogelfuß-Klees mit an Schafhufen anhaftender Klei-Erde ausgebreitet werden können. Auf diese Weise ist vermutlich die Wiederbesiedlung von durch Aufschüttung erhöhten Deichen vonstatten gegangen. Auf die Bedeutung potenzieller ornithochorer Ausbreitungsmechanismen wird in Kap. 15 näher eingegangen. Laborexperimente und Beobachtungen im Gelände haben gezeigt, dass die Samen nach der Dissemination nicht sofort keimen (LINKE 2005). Die von CHRISTIANSEN (1935) getroffene Aussage, nach der sich pro Jahr zwei Generationen entwickeln, ist nach unseren Beobachtungen als falsch zu bewerten. Die Samen weisen eine Dormanz von ca. 9–11 Wochen auf und bilden während dieser Zeit eine vorübergehende Samenbank (transient seed bank, vgl. POSCHLOD 1991), laufen danach jedoch vollständig auf. Die Diasporen keimen gleichermaßen sowohl bei vollständiger Dunkelheit als auch unter normalen Lichtverhältnissen, wobei die Keimung in der Dunkelheit schneller einsetzt. Ein leichter Salzgehalt des Substrates scheint sich positiv auf die kumulative Keimrate auszuwirken.

11. Räumliche Verteilung, Abundanzen und Populationsdynamik

Die Individuen des Vogelfuß-Klees sind auf Deichen zumeist räumlich aggregiert verteilt. Sie treten in Form kleiner Flächen auf, sogenannter 'patches', die nahezu monotypisch zusammengesetzt sein können und die ihren Ursprung wahrscheinlich in endozochorer Ausbreitung haben (vgl. Kap. 10). Nach der Etablierung einer *Trifolium*-Fläche sorgen die semachor ausgebreiteten Diasporen dafür, dass sich der 'patch' auch in der nächsten Vegetationsperiode an gleicher Stelle befindet und unter Umständen an Größe zugenommen hat. Die Individuendichte innerhalb der *Trifolium*-Flächen ist von der jeweiligen Jahreszeit abhängig (Tab. 4). Die höchste Dichte wurde nach der Keimung und der Etablierung der Juvenilpflanzen im Herbst festgestellt. Im darauf folgenden Frühjahr war die Individuendichte bereits deutlich niedriger, den Tiefpunkt erreichte sie im Juni am Ende der Blütezeit.

Tab. 4: Individuendichte in 'patches' von *T. ornithopodioides* zu verschiedenen Jahreszeiten, ermittelte auf der Binnenseite des Deiches zwischen Nackhorn und Brösümsiel. Größe der untersuchten Flächen je 25 cm², s. Kap. 2.

Datum	10.11.2004	01.05.2005	30.05.2005	28.06.2005
Individuen cm ⁻² (± Standardabw.)	4,25 ± 0,36	1,29 ± 0,13	1,27 ± 0,12	0,31 ± 0,08

Die Größe der 'patches' schwankt zwischen wenigen Quadratzentimetern und ca. 2 m². Auf der Südseite des Seedeiches zwischen Nackhorn und Brösümsiel (Binnenseite, Länge der Binnenböschung: 18 m) wurde auf einer zufällig gewählten Strecke von 20 m Breite zur Zeit der Vollblüte am 6. Juni 2006 die Anzahl und die Größe sämtlicher dort vorhandener 'patches' des Vogelfuß-Klees ermittelt, deren Fläche mehr als 100 cm² betrug. Danach befanden sich im untersuchten Deichabschnitt insgesamt 29 distinkte *Trifolium*-Flächen, deren Größe im Mittel 0,38 m² (± 0,43 m² Standardabweichung) umfasste, wobei der größte gemessene 'patch' eine Fläche von 1,8 m² aufwies. Die Summe der Flächeninhalte aller 'patches' betrug 11,06 m². Unter Zugrundelegung der am 30.05.2005 (Beginn der Vollblüte) bzw. am 28.06.2005 (Beginn der Dissemination) ermittelten Abundanzen (Tab. 4) resultiert aus diesen Daten eine Anzahl von 140.462 bzw. 34.286 *T. ornithopodioides*-Individuen auf einer Strecke von 20 m Deichlänge. Bei Extrapolation dieses Wertes auf die Gesamtlänge des Deiches zwischen Nackhorn und Brösümsiel (2,8 km), wo sich die reichsten Vorkommen des Vogelfuß-Klees befinden (s. Kap. 5.2), ergibt sich eine theoretische Anzahl von 19.664.680 bzw. 4.800.040 Individuen in diesem Bereich. Da in die Berechnung 'patches' < 100 cm² sowie die Vorkommen auf der Deich-Außenböschung nicht einbezogen wurden, dürfte die Individuenzahl in Bezug auf den Deichabschnitt tendenziell eher zu niedrig als zu hoch sein. Es wird geschätzt, dass die übrigen Vorkommen des Vogelfuß-Klees auf Eiderstedt in ihrer Gesamtheit eine Individuenzahl in ähnlicher Größenordnung umfassen. Trotz der mit der angewendeten Methode verbundenen Unsicherheiten ermöglicht die errechnete theoretische Individuenzahl eine vage Vorstellung von der Dimension der in jeder Vegetationsperiode auf Eiderstedt vorhandenen Anzahl an blühenden und fruchtenden *T. ornithopodioides*-Pflanzen.

Nach unseren Beobachtungen trat die Art im Untersuchungsgebiet in den Vegetationsperioden der Jahre 2003–2006 mit konstant großer Individuenzahl auf. Für die von CHRISTIANSEN (1953: 290) vorgetragene These über jährlich schwankende Abundanzen („zuweilen massenhaft, in manchen Jahren anscheinend gänzlich ausbleibend“) fanden sich keine Belege. Zwar leiden die Individuen des Vogelfuß-Klees, wie andere winterannuelle Arten auch, unter längeren Trockenperioden im Frühjahr. Im Beobachtungszeitraum führte Trockenheit im Frühjahr jedoch nie zum Zusammenbruch der *T. ornithopodioides*-Populationen, sondern bewirkte lediglich ein zeitigeres Vertrocknen der basalen Laubblätter. Das Reproduktionsverhalten blieb davon unbeeinflusst.

12. Jahreszeitliche Rhythmik

Wie bereits von CHRISTIANSEN (1938), WEEDA et al. (1987) und KUHBIER & KÜVER (1988) bemerkt wurde, handelt es sich bei *T. ornithopodioides* um eine winterannuelle Art. Die jahreszeitliche Rhythmik des Vogelfuß-Klees kann anhand des Phänogramms in Abb. 25 beschrieben werden.

Keimlingsstadium

Keimlinge können von Anfang September bis etwa zu Beginn des Monats Oktober beobachtet werden. Im Keimlingsstadium verbleiben die Individuen nur ein bis zwei Wochen, wobei milde herbstliche Witterungsverhältnisse das Wachstum beschleunigen. Mit der Entfaltung des bereits gefiederten Sekundärblattes ist das Juvenilstadium erreicht.

Juvenilstadium

Dieses Entwicklungsstadium ist das längste im Lebenszyklus der Art; es dauert ca. 8 Monate. Im Juvenilstadium überwintern die Individuen des Vogelfuß-Klees. Die Kotyledonen sowie das Primär- und Sekundärblatt sterben in der Regel noch im Herbst ab, während

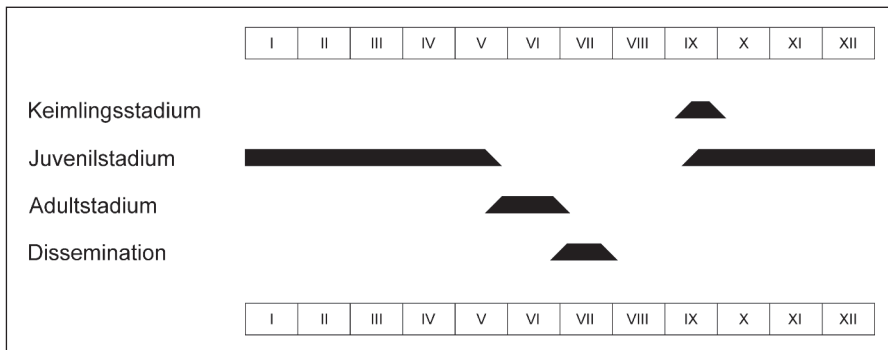


Abb. 25: Jahreszeitliche Rhythmik von *Trifolium ornithopodioides*.

am Spross in distaler Richtung neue Fiederblättchen angelegt werden. Diese entwickeln sich jedoch nur sehr langsam, da das Wachstum während der kalten Wintermonate deutlich gehemmt ist. Dies gilt ebenso für die in den Achseln der Fiederblättchen befindlichen Knospen, aus denen die Seitentriebe hervorgehen, die in der nächsten Vegetationsperiode die Blütenstände tragen.

Adultstadium

Die ersten blühenden Individuen können etwa ab Mitte des Monats Mai auf süd- bzw. westexponierten Deichen beobachtet werden. Auf der Deichnord- bzw. Deichostseite setzt die Anthese häufig erst eine Woche später ein. Die Zeit der Vollblüte erstreckt sich etwa von Ende Mai bis Mitte Juni. Der Vogelfuß-Klee blüht bis Ende Juni, gelegentlich können auf der Deichnordseite auch Anfang Juli noch letzte blühende Individuen gefunden werden.

Dissemination

Erste geöffnete Früchte können gegen Ende Juni an den basalen Seitentrieben beobachtet werden. Zu diesem Zeitpunkt finden sich im Bereich der oberen Seitentriebe in der Regel noch anthesische Blüten mit funktionstüchtigen Reproduktionsorganen. Aus diesen gehen jedoch zumeist keine Samen mehr hervor, weil die Pflanzen aufgrund zunehmender sommerlicher Trockenheit schließlich absterben. Die letzten sich öffnenden Früchte an weitestgehend abgestorbenen Pflanzen wurden Ende Juli bzw. Anfang August beobachtet.

13. Ökogeographische Interpretation der Phänologie

Die beobachtete Phänologie von *T. ornithopodioides* kann als Anpassung an ein mediterranoide Klima interpretiert werden, wie es im Hauptverbreitungsgebiet der Art herrscht und das durch milde, humide Winter und trockene, heiße Sommer charakterisiert ist. Im Lebenszyklus der Art ist der Sommer die ungünstige Jahreszeit, die durch Dormanz überbrückt wird. Die Länge der Samenruhe, die endogen bedingt ist (vgl. Kap. 10), stimmt in etwa mit der sommerlichen Trockenphase überein. Nach BASKIN & BASKIN (1998) ist Herbstkeimung und Überwinterung im Juvenilstadium typisch für Pflanzenarten mediterraner Herkunft.

14. Herbivore und Pathogene

Der Vogelfuß-Klee ist an nahezu all seinen Fundorten auf Eiderstedt dem ständigen Verbiss durch Schafe ausgesetzt. Durch ihren flachen, dem Boden angedrückten Wuchs sind die Individuen der Art jedoch vor vollständiger Extinktion durch Herbivorie geschützt. Gleichwohl bilden die verbissenen Pflanzen im Vergleich zu kultivierten Individuen deutlich weniger Blüten und Diasporen.

Die Fähigkeit des Vogelfuß-Klees, massive Biomasseverluste im oberirdischen Bereich ohne Vitalitätseinbußen zu tolerieren, wurde an einigen Gartenkulturen besonders offensichtlich. Innerhalb kurzer Zeit hatten nicht näher bestimmbare Insekten einen Großteil der Blattmasse an im Juvenilstadium befindlichen Individuen vernichtet; bei einigen Keimlingen waren sowohl die Kotyledonen als auch das Primarblatt vollständig zerstört. Trotz dieser beträchtlichen Verbisschäden setzten sowohl die Juvenilpflanzen als auch die Keimlinge ihr Wachstum ungehindert fort.

Auf den Blättern von *Trifolium ornithopodioides* wurde bei zahlreichen Individuen ein phytoparasitischer Pilz gefunden. Dabei handelt es sich um den Hyphomyzeten *Polythrincium trifolii* Kunze & Schmidt. Diese Art parasitiert ausschließlich auf Vertretern der Gattung *Trifolium*. Trotz des Befalls mit *P. trifolii* wiesen die Individuen des Vogelfuß-Klees im Vergleich zu nicht infizierten Individuen kaum bzw. keine Vitalitätseinbußen auf. Die Pilzinfektion schien in trockenen Frühjahren weniger stark ausgeprägt zu sein als in Vegetationsperioden mit durchschnittlichen Niederschlagsverhältnissen.

15. Status der Art

Über den Status der Art in Deutschland existieren verschiedene Auffassungen. Während HAEUPLER & WISSKIRCHEN (1998) die Art als indigen einschätzen, betrachten JÄGER & WERNER (2002) *T. ornithopodioides* als Neophyten.

Eine gesicherte Statuszuordnung ist nach gegenwärtigem Kenntnisstand nicht möglich. Für die Statusbewertung von *T. ornithopodioides* sind besonders potenzielle Ausbreitungsmodi der Art sowie der Grad der Natürlichkeit ihrer Standorte zu berücksichtigen. Nach CHRISTIANSEN (1927: 7) könnten die Vorkommen von *T. ornithopodioides* an der Küste Eiderstedts, ähnlich wie die Vorkommen der Art in den Niederlanden (vgl. WEEDA et al. 1987), auf Seevögel zurückzuführen sein, die die Deiche „als Ruheplätze besuchen und dabei die an ähnlichen Orten geholten Samen von ihren Füßen abstreifen“. Falls der sowohl von CHRISTIANSEN (1927) als auch von KOHN (1958) und PIONTKOWSKI (1970) vermutete ornithochore Diasporenttransport stattgefunden hat, wäre der Vogelfuß-Klee in Deutschland als spontan auftretend zu betrachten. Unter Berücksichtigung der Tatsache, dass *T. ornithopodioides* derzeit ausschließlich Deiche, also künstlich geschaffene Standorte besiedelt (Abb. 26, 27), könnte die Art als Akolutophyt bezeichnet werden. Darunter versteht SCHRÖDER (1969: 231) „Arten, deren Einwanderung erst durch die Vegetationsveränderung seitens des Menschen (Schaffung geeigneter Standorte usw.) ermöglicht wurde, die im Übrigen aber völlig aus eigener Kraft in das Gebiet eingewandert sind“. Damit wäre der Vogelfuß-Klee in Deutschland nicht indigen, da er, ungeachtet seiner Einwanderungsweise, auf anthropogene Standorte beschränkt ist.

Die Zuweisung des indigenen Status wäre gerechtfertigt, wenn die Art auf natürlichen Standorten vorkommen würde. Vermutlich handelte es sich bei den „trockenen Stellen bei List“ auf Sylt, die Oeder (zitiert in CHRISTIANSEN 1927: 6) als Fundort des Vogelfuß-Klees anführte, um die Dünenlandschaft bei List und damit um einen solchen natürlichen Standort. Hier ergeben sich Parallelen zur Situation von *T. ornithopodioides* in den Niederlanden, wo die Art ebenfalls in Dünen auftritt und als indigen betrachtet wird (WEEDA 1985, WEEDA in litt.). Ein anthropogener Ursprung des Sylter Vorkommens dürfte auszuschließen sein, da der Vogelfuß-Klee von Oeder viele Jahrzehnte vor der touristischen Erschließung der Nordseeküste zu einem Zeitpunkt entdeckt wurde, als die Insel noch ein abgelegener, schwer erreichbarer und dünn besiedelter Ort war. Dieser Umstand spricht gleichzeitig für ornithochoren Diasporenttransport. Auf Eiderstedt könnten sich natürliche Standorte der Art vor der Errichtung erster Deiche im 12. Jahrhundert (PRANGE 1986) dort befunden haben, wo Dünen in Salzwiesen übergehen, wie dies gegenwärtig z. B. im Westen der Halbinsel der Fall ist. Im Überschneidungsbereich der Halo- und Xeroserie existieren zahlreiche durch Wind und Wellenschlag geschaffene Offenhabitate, die von der konkurrenzwachen und halotoleranten Art theoretisch besiedelt werden könnten. Da der Vogelfuß-Klee dort aber bislang noch nicht gefunden wurde, stehen Nachweise zur Stützung dieser Vermutung aus.

Sollte die Art unter den oben genannten Bedingungen (ornithochore Ausbreitung, historische Vorkommen an natürlichen Standorten) in Deutschland tatsächlich indigen sein, wäre der Vogelfuß-Klee aufgrund der heutigen Besiedlung anthropogener Standorte als



Abb. 26: Seedeich westlich Nackhörn, 6. Juni 2006. Auf der Binnenseite des hier abgebildeten Deiches befinden sich die reichsten Vorkommen von *Trifolium ornithopodioides* in Deutschland. In der linken Bildhälfte ist am Horizont die Tümlauer Bucht zu erkennen.



Abb. 27: Aufsicht auf einen 'patch' von *Trifolium ornithopodioides*. Seedeich westlich Nackhörn, 6. Juni 2006. Der Pfeil weist auf eine Blüte des Vogelfuß-Klees. Maßbalken: 1 cm.

Apophyt (vgl. SCHRÖDER 1974) zu bezeichnen. Mit Bezug auf die derzeitige Beschränkung der Art auf Deichanlagen würde es sich bei *T. ornithopodioides* somit um eine in Deutschland synanthrope Art handeln.

Nach gegenwärtigem Kenntnisstand besitzt die Zuweisung des synanthropen Status gegenüber der Klassifizierung als indigene Art größere Berechtigung. Gleichwohl müsste *T. ornithopodioides* für Deutschland der indigene Status dann zugesprochen werden, sollten eines Tages in diesem Gebiet spontane Vorkommen des Vogelfuß-Klees an natürlichen Standorten entdeckt werden.

16. Naturschutz

Eine potenzielle Gefährdung, die bereits von RAABE et al. (1982) vermutet wurde, besteht für den Vogelfuß-Klee in der Durchführung bestimmter Küstenschutzmaßnahmen. Wie

von KOHN (1958) dargelegt (vgl. Kap. 5.2), wurden in der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts große Vorkommen durch Deicherhöhungen vernichtet. Die Art war jedoch in der Lage, von nicht überschütteten Standorten ausgehend die neu geschaffenen Habitats erfolgreich zu besiedeln. Dies gelang jedoch nicht, wenn die Deichoberfläche mit einer Asphaltsschicht versiegelt wurde, wie z. B. westlich und südlich St. Peter-Ordings. Das sich über mehrere Kilometer Länge erstreckende Asphaltband stellt für die Diasporen des Vogelfuß-Klees eine Ausbreitungsbarriere dar und könnte eine Ursache für das Fehlen der Art im Süden Eiderstedts trotz des dortigen Vorhandenseins prinzipiell geeigneter Habitats sein.

Neben der Versiegelung von Deichen, von der „aus Sicht des Vogelfuß-Klees“ dringend abzuraten ist, existieren nach gegenwärtigem Erkenntnisstand keine weiteren Gefährdungsursachen für *T. ornithopodioides* in Deutschland. Nach unseren Beobachtungen ist der in RAABE et al. (1982) prognostizierte Rückgang der Art nicht eingetreten. Eine akute Gefahr des Aussterbens, wie sie erst kürzlich durch die Einordnung in die Rote Liste Kategorie 1 (ROMAHN & MIERWALD 2006) postuliert wurde, besteht für den in Deutschland jährlich in Millionenzahl auftretenden Vogelfuß-Klee keineswegs. Weitmas treffender lässt sich dagegen die aktuelle Bestandssituation von *T. ornithopodioides* anhand der die Kategorie 4 definierenden Kriterien beschreiben, nach denen nur eine potenzielle Gefährdung existiert, wie dies bereits von MIERWALD & BELLER (1990) erkannt wurde. Die Aufrechterhaltung der gegenwärtigen Bewirtschaftung der Seedeiche durch intensive Schafbeweidung dürfte der sicherste Garant für das Fortbestehen von *T. ornithopodioides* in Deutschland sein.

17. Zusammenfassung

T. ornithopodioides ist eine diploide Art ($2n = 16$), die in Deutschland lediglich an der Nordseeküste auf der Halbinsel Eiderstedt vorkommt und dort deutlich weiter verbreitet ist als bisher angenommen. Die Art besiedelt ausschließlich Seedeiche, die von Schafen intensiv beweidet werden. Die Bestände, in denen der Vogelfuß-Klee vorkommt, können in das *Lolium perennis*-*Cynosuretum cristati* eingeordnet werden. *T. ornithopodioides* ist eine winterannuelle Art, deren Fortpflanzungssystem durch obligate Autogamie charakterisiert ist. Nach gegenwärtigem Kenntnisstand ist der Art in Deutschland ein synanthroper Status zuzuweisen. Die einzige latente Gefahr für den Vogelfuß-Klee, der auf Eiderstedt jährlich in Millionenzahl anzutreffen ist, besteht in der Durchführung bestimmter Küstenschutzmaßnahmen.

18. Danksagung

Dr. H. Æ. Pedersen (Kopenhagen) übermittelte Informationen zu historischen Funden von *T. ornithopodioides* in Dänemark. Prof. Dr. U. Braun (Halle/Saale) bestimmte den phytoparasitischen Pilz und erteilte Auskünfte zur Nomenklatur von *T. ornithopodioides*. Dr. E. Weeda (Wageningen) informierte uns über die Standortökologie, die Verbreitung sowie über den Status des Vogelfuß-Klees in den Niederlanden. Dr. G. Jakab (Zarvas) übermittelte Informationen zur Standortökologie von *T. ornithopodioides* in Ungarn. Dr. E. Welk (Halle/Saale) erstellte die Arealkarte. Dr. S. Lütt (Kiel) informierte uns über die Einstufung des Vogelfuß-Klees in der Neufassung der Roten Liste der Farn- und Blütenpflanzen Schleswig-Holsteins. Dr. H. Usinger (Kiel) ermöglichte die Einsichtnahme in das Landesherbarium der Christian-Albrechts-Universität Kiel und war ein wertvoller Diskussionspartner. H. v. Glahn (Oldenburg) gab uns Hinweise zur Pflanzensoziologie, Dr. D. Metzger (Oldenburg) kommentierte das Manuskript kritisch. Bei den genannten Personen bedanken wir uns für die Unterstützung unserer Arbeit.

19. Literatur

- ADAMSON, R. S. & T. M. SALTER (1950): Flora of the Cape Peninsula. – Juta & Co., Cape Town & Johannesburg. 889 S.
- AZCÁRATE, F. M., A. M. SÁNCHEZ, L. ARQUEROS & B. PECO (2002): Abundance and habitat segregation in Mediterranean grassland species: the importance of seed weight. – *Journal of Vegetation Science* **13**: 159–166.
- BARTHOLOTT, W. & N. EHLER (1977): Raster-Elektronenmikroskopie der Epidermisoberflächen von Spermaphyten. – F. Steiner, Wiesbaden. 105 S.

- BASKIN, C. C. & J. M. BASKIN (1998): Seeds. Ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination. – Academic Press, San Diego [u. a.]. 666 S.
- BENNETT, S. J. (2001): Pollen-ovule ratios as a method of estimating breeding system in *Trifolium* pasture species. – Proceedings of the 10th Australian Agronomy Conference, Hobart 2001. www.regional.org.au/au/asa/2001/6/a/bennett.htm [Juni 2006].
- BYFIELD, A. & N. ÖZHATAY (1998): Two new species to Turkey from Turkish Thrace: *Mibora minima* (L.) Desv. (Gramineae) & *Trifolium ornithopodioides* (L.) Sm. (Leguminosae). – Turkish Journal of Botany **22**: 425–429.
- CHRISTIANSEN, W. (1927): *Trifolium ornithopodioides* L. in Deutschland wieder aufgefunden. – Allgemeine botanische Zeitschrift für Systematik, Floristik und Pflanzengeographie **32**: 6–8.
- CHRISTIANSEN, W. (1935): Die atlantischen Pflanzen und ihr Verhalten in Schleswig-Holstein. – Schriften des Naturwissenschaftlichen Vereins für Schleswig-Holstein **21**: 19–57.
- CHRISTIANSEN, W. (1938): *Trifolium ornithopodioides* (L.) Sm. – In: W. WANGERIN & C. SCHRÖTER (Hrsg.), Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas **3** (2): 175–176. E. Ulmer, Stuttgart.
- CHRISTIANSEN, W. (1953): Neue kritische Flora von Schleswig-Holstein. – H. Möller & Söhne, Rendsburg. 532 S.
- CHRISTIANSEN, W. (1961): Flora der Nordfriesischen Inseln. – Cram, De Gruyter & Co., Hamburg. 127 S.
- COCKS, P. S. (1994): Colonization of a South Australian grassland by Mediterranean annual and perennial pasture species. – Australian Journal of Agricultural Research **45**: 1063–1076.
- COOMBE, D. E. (1968): *Trifolium* L. – In: T. G. TUTIN, V. H. HEYWOOD, N. A. BURGESS, D. M. MOORE, D. H. VALENTINE, S. M. WALTERS & D. A. WEBB (eds.), Flora Europaea **2**: 157–172. – University Press, Cambridge.
- CRUDEN, R. W. (1977): Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. – Evolution **31**: 32–46.
- DORMER, K. J. (1946): Vegetative morphology as a guide to the classification of the Papilionatae. – New Phytologist **45**: 145–161.
- FOURNIER, P. (1977): Les Quatre flores de la France. 2. Aufl. – Lechevalier, Paris. 1105 S.
- FRIESEN, N. & N. HERRMANN (1998): Taxonomy, chorology and evolution of *Allium lusitanicum* – the European „*A. senescens*“. – Linzer Biologische Beiträge **30**: 815–830.
- GLUCH, W. (1967): Wuchsformstudien an zentraleuropäischen Fabaceen I. Die Stauden der Gattung *Medicago* L. und *Trifolium* L. – Feddes Repertorium **76**: 221–264.
- GREUTER, W., J. MCNEILL, F. R. BARRIE, H. M. BURDET, V. DEMOULIN, T. S. FILGUEIRAS, D. H. NICOLSON, P. C. SILVA, J. E. SKOG, P. TREHANE, N. J. TURLAND & D. L. HAWKSWORTH (2000): International Code of Botanical Nomenclature. Saint Louis Code. – Koeltz, Königsstein. 474 S.
- GUINOCHET, M. & R. DE VILMORIN (1984): Flore de France. Fasc. 5. – Éd. du Centre National de la Recherche Scientifique, Paris. 282 S.
- HAEUPLER, H. & R. WISSKIRCHEN (1998): Standardliste der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands. – E. Ulmer, Stuttgart. 765 S.
- HAZEBROEK, E., P. A. SLIM & E. J. WEEDA (2001): Over standplaats en plantensociologische positie van *Trifolium ornithopodioides* Oeder. – Stratiotes **23**: 22–32.
- IRMISCH, T. (1849): Ueber die Anordnung der Blütenstände bei einigen Kleearten. – Botanische Zeitung (Berlin) **7**: 513–521.
- IZUZQUIZA, A. & A. R. BURGAS (1987): Aportaciones a la flora de Segovia. – Studia Botanica **6**: 113–118.
- JACOBSEN, J. P. (1879): Fortegnelse over de på Laesø og Anholt i 1870 fundre planter. – Botanisk Tidsskrift **11**: 88–113.
- JÄGER, E. J. (1968): Die pflanzengeographische Ozeanitätsgliederung der Holarktis und die Ozeanitätsbindung der Pflanzenareale. – Feddes Repertorium **79**: 157–335.
- JÄGER, E. J. (1995): Plant geography II. – Progress in Botany **56**: 397–415.
- JÄGER, E. J. (2002): Kommentare zur Neubearbeitung der Exkursionsflora von Deutschland, Band 4 (Kritischer Band). 5. Wissenschaftliche Namen und ihre Betonung, deutsche Namen, Sippenbestand. – Schlechtendalia **8**: 1–6.
- JÄGER, E. J. & K. WERNER (2002): Exkursionsflora von Deutschland. Bd. 4: Gefäßpflanzen: Kritischer Band. 9. Aufl. – Spektrum, Heidelberg & Berlin. 948 S.
- JAHN, R. & P. SCHÖNFELDER (1995): Exkursionsflora für Kreta. – E. Ulmer, Stuttgart. 446 S.
- JAKAB, G. (2005): Adatok a Dél-Tiszántúli flórájának ismeretéhez II. – Flora Pannonica **3**: 91–119.
- JANSEN, M. T. & D. T. E. V. D. PLOEG (1974): De floristen-excursie 1972 naar Zuidwestelijk Friesland. – Gorteria **7**: 29–32.
- JESSEN, K. (1931): The distribution of the Papilionaceae within Denmark. – Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs skrifter: Naturvidenskabelig og matematisk afdeling, 9 Række, III. 2: 21–96.
- JUNGE, P. (1909): Schul- und Exkursionsflora von Hamburg-Altona-Harburg und Umgebung. – Gräfe & Sillem, Hamburg. 286 S.
- KIRCHNER, O. (1888): Flora von Stuttgart und Umgebung. – E. Ulmer, Stuttgart. 767 S.
- KLIPPHUIS, E. (1962): Chromosome numbers of some annual *Trifolium* species, occurring in the Netherlands. – Acta Botanica Neerlandica **11**: 90–02.

- KNUTH, P. (1888): Flora der Provinz Schleswig-Holstein, des Fürstentums Lübeck, sowie des Gebietes der freien Städte Hamburg und Lübeck. – O. Lenz, Leipzig. 406 S.
- KOHN, H.-L. (1958): Der Vogelfußartige Klee wieder aufgefunden. – Die Heimat **65**: 254–255.
- KUHBIER, H. & B. KÜVER (1988): Der Vogelfußartige Klee (*Trigonella ornithopodioides* Lam. et DC) in Eiderstedt wieder aufgefunden. – Abhandlungen herausgegeben vom Naturwissenschaftlichen Verein zu Bremen **41**: 41–48.
- LADERO, M., C. J. VALLE, A. AMOR, M. T. SANTOS, F. SANTOS & A. GUTIÉRREZ (1997): Halosubnitrophilous pastures of the west of the regional community of Castilla y León (Spain). – Phytocoenologia **27**: 573–588.
- LEVAN, A., K. FREDGA & SANDBERG, A. (1964): Nomenclature for centromeric position on chromosomes. – Hereditas **52**: 201–220.
- LINKE, C. (2005): Beiträge zur Biologie und Lebensgeschichte von *Trifolium ornithopodioides* L. – Unveröff. Staatsexamensarbeit, Christian-Albrechts-Universität Kiel. 52 S.
- LINNÉ, C. VON (1753): Species Plantarum. – Salvius, Holmia. 675 S.
- LOUCOUGARAY, G., A. BONIS & J.-B. BOUZILLÉ (2004): Effects of grazing by horses and/or cattle on the diversity of coastal grasslands in western France. – Biological Conservation **116**: 59–71.
- MALLADRA, A. (1890): Sul valore sistematico del *Trifolium ornithopodioides* Smith. – Malpighia **4**: 168–192, 239–250.
- MARAÑÓN, T., J. M. ROMERO & J. M. MURILLO (1989): Salt tolerant legumes from the Guadalquivir delta (S.W. Spain). – In: Proceedings of the XVI. International Grassland Congress, 4.–11. October 1989: 1503–1504. Nice.
- MIERWALD, U. & J. BELLER (1990): Rote Liste der Farn- und Blütenpflanzen Schleswig-Holstein. 3. Fassung. – Landesamt für Naturschutz und Landschaftspflege, Kiel. 64 S.
- MULLER, F. M. (1978): Seedlings of the north-western European lowland. – Junk, Den Haag. 644 S.
- MÜLLER-SCHNEIDER, P. (1986): Verbreitungsbiologie der Blütenpflanzen Graubündens. – Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH, Stiftung Rübel, in Zürich **85**: 5–263.
- NEWIG, J. & M. PETERSEN (1995): Eine Klassifizierung von Deichen an der Nordseeküste – erläutert an Beispielen aus Schleswig-Holstein. – Schriften des Naturwissenschaftlichen Vereins für Schleswig-Holstein **65**: 67–106.
- NOLTE, E. F. (1826): Novitiae florae Holsaticae. – Libreria Academica, Kiel. 82 S.
- PENKSZA, K., G. SALAMON, F. KÁDER, J. KAPOCSI, B. G. GYALUS & G. KEMÉNY (1996): Floristical and coenological data to the western territory of the Körös-Maros region I. – Studia Botanica Hungarica **27/28**: 123–130.
- PERRING, F. H. & S. M. WALTERS (1962): Atlas of the British Flora. – Jarrold & Sons, Norwich. 432 S.
- PIGNATTI, S. (1982): Flora d'Italia. Vol. 1. – Edagricole, Bologna. 790 S.
- PIONTKOWSKI, H.-U. (1970): Untersuchungen zum Problem des Atlantischen Klimakeils. – Mitteilungen der Arbeitsgemeinschaft Geobotanik in Schleswig-Holstein und Hamburg **18**: 3–217.
- POSCHLOD, P. (1991): Diasporenbanken in Böden – Grundlagen und Bedeutung. – In: B. SCHMID & J. STÖCKLIN (Hrsg.): Populationsbiologie der Pflanzen: 15–36. – Birkhäuser, Basel.
- PRANGE, W. (1986): Die Bedeichungsgeschichte der Marschen in Schleswig-Holstein. – Probleme der Küstenforschung im südlichen Nordseegebiet **16**: 1–53.
- RAABE, E.-W. (1981): Über das Vorland der östlichen Nordsee-Küste. – Mitteilungen der Arbeitsgemeinschaft Geobotanik in Schleswig-Holstein und Hamburg **31**: 3–118.
- RAABE, E.-W. (1987): Atlas der Flora Schleswig-Holsteins und Hamburgs. – Wachholtz, Neumünster. 654 S.
- RAABE, E.-W., C. BROCKMANN & K. DIERSSEN (1982): Verbreitungskarten ausgestorbener, verschollener und sehr seltener Gefäßpflanzen in Schleswig-Holstein. – Mitteilungen der Arbeitsgemeinschaft Geobotanik in Schleswig-Holstein und Hamburg **32**: 2–317.
- RÍOS, S., A. ROBLEDO & F. ALCARAZ (1993): Contribuciones a la flora vascular de Andalucía (España) y del Rif (Maruecos). – Acta Botanica Malacitana **18**: 295–299.
- RODRÍGUEZ, A. F. M. (1995): Morfología de las semillas las especies del género *Trifolium* de la Península Ibérica. – Lazaroa **15**: 131–144.
- RODRÍGUEZ-RIAÑO, T., A. ORTEGA-OLIVENCIA & J. A. DEVESA (1999): Biología floral en Fabaceae. – Ruizia **16**: 1–176.
- ROMAHN, K. & U. MIERWALD (2006): Rote Liste der Farn- und Blütenpflanzen Schleswig-Holsteins. – Unveröff. Manuskript.
- RUTLAND, J. (1941): The Merton catalogue. A list of chromosome number of British plants. – New Phytologist **40**: 210–214.
- SCHRÖDER, F.-G. (1969): Zur Klassifizierung der Anthropochoren. – Vegetatio **16**: 225–238.
- SCHRÖDER, F.-G. (1974): Zu den Statusangaben bei der floristischen Kartierung Mitteleuropas. – Göttinger Floristische Rundbriefe **8**: 71–79.
- SIMONKAI, L. (1890): Bemerkungen zur Flora von Ungarn. – Österreichische Botanische Zeitschrift **40**: 333–334.
- SMITH, J. E. (1800): Flora Britannica. Bd. 2. – Davis, London. 478 S.
- STACE, C. (1995): New flora of the British Isles. – University Press, Cambridge. 1226 S.

- TARNAVSCHI, I. T. (1948): Die Chromosomenzahlen der Anthophyten-Flora von Rumänien mit einem Ausblick auf das Polyploidie-Problem. – Bulletin du Jardin et du Musée Botanique de l'Université de Cluj **28**: 3–130.
- TAUBERT, P. (1893): *Trifolium ornithopodioides* Sm., eine für die österreichisch-ungarische Flora neue Pflanze, und seine Identität mit *Trifolium perpusillum* Simk. – Österreichische Botanische Zeitschrift **43**: 368–371.
- TISCHLER, G. (1950): Die Chromosomenzahlen der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. – W. Junk, S-Graevenhage. 263 S.
- WEBB, C. J., W. R. SYKES & P. J. GARNOCK-JONES (1988): Flora of New Zealand. Vol. **IV**. – D.S.I. R., Christchurch. 1365 S.
- WEEDA, E. J. (1985): *Trifolium ornithopodioides* L. – In: J. MENNEMA, A. J. QUENÉ & C. L. PLATE (Hrsg.): Atlas van de Nederlandse Flora **2**: 303. – Bohn, Scheltema & Holkema, Utrecht. 349 S.
- WEEDA, E. J., R. WESTRA, C. WESTRA & T. WESTRA (1987): Nederlandsche oecologische Flora. Wilde planten en hun relaties 2 – IVN, Amsterdam. 304 S.
- WILMANN, O. (1978): Ökologische Pflanzensoziologie. 2. Aufl. – Quelle & Meyer, Heidelberg. 351 S.
- ZIMMERMANN, F. (1907): Die Adventiv- und Ruderaflora von Mannheim, Ludwigshafen und der Pfalz nebst den seltenen einheimischen Blütenpflanzen und den Gefäßkryptogamen. – Haas, Mannheim. 171 S.
- ZOHARY, M. (1972): Origins and evolution in the genus *Trifolium*. – Botaniska Notiser **125**: 501–511.
- ZOHARY, M. & D. HELLER (1984): The genus *Trifolium*. – Ahva Printing Press, Jerusalem. 606 S.

Anschrift der Verfasser:

Nick Herrmann
 Botanisches Institut & Botanischer Garten der Christian-Albrechts-Universität
 Olshausenstraße 40
 D – 24098 Kiel

Cressida Linke
 Preetzer Straße 12
 D – 24143 Kiel