

Oxalis pes-caprae L., ein anpassungsfähiger Neophyt in Sizilien

Karl-Georg Bernhardt, Osnabrück (BRD)

Manuskript eingegangen am 10. Januar 1986

DOI: <https://doi.org/10.12685/bauhinia.1898>

Einleitung

Kolonisierende Arten (vgl. BAKER 1965), z. B. Ackerbegleiter oder Besiedler von ruderalen Standorten, zeichnen sich neben einer erhöhten phänotypischen Anpassungsfähigkeit an neue Standortbedingungen (LEWONTIN 1957) und verschiedenen anderen Eigenschaften durch eine hohe Samenproduktion aus (vgl. BAKER 1965, YOUNG et EVANS 1976).

Bei einigen perennierenden Arten scheint die Fähigkeit einer weiten ökologischen Toleranz von grösserer Bedeutung für die Kolonisierung neuer Habitats zu sein als die Bildung von Samen (vgl. HENSLOW 1910, LEHMANN 1928). Das kann zu einer Selbststerilität führen, wie sie bei der im Mittelmeergebiet häufig vorkommenden Art *Oxalis pes-caprae* L. zu finden ist.

Da sich die Art nur noch vegetativ fortpflanzen kann, stellt sich die Frage, wie sie es schafft, erfolgreich grosse Flächen zu besiedeln. Dabei sollen insbesondere die Verhältnisse in Sizilien im südlichen Mittelmeergebiet untersucht werden. Ein besonderes Augenmerk wird dabei auf das Einwirken der anthropogenen Einflüsse gerichtet.

Das Untersuchungsgebiet

Die mediterrane Stufe Siziliens liegt im Bereich der Winterregen. Die jährliche Niederschlagsmenge schwankt zwischen 350–450 mm; in den Zeitraum von Mai bis September fällt die sommerliche Trockenzeit.

Im Bereich der Küsten herrschen sandige Böden auf Sand- und Konglomeratsteinen vor. Der Südwesten wird von *Terra rossa*-Böden eingenommen. Zusätzlich werden in Talauen alluviale Böden vorgefunden. Ausserdem liegen *Terra fusca*-Böden und Rendzinen auf Kalk und Gips vor.

Die potentielle natürliche Vegetation des Gebietes ist der Steineichenwald. Heute herrschen in Sizilien Kulturländchen und Degradationsfolgegesellschaften vor. Zu den wichtigsten Kulturen gehören Baumplantagen (Oliven, Mandeln, Aprikosen), Wein und Getreide.



Abb. 1: Habitus der Pflanze ($\frac{2}{3}$ natürliche Grösse); a = vorjährige, b = diesjährige Brutknolle

Herkunft und Entstehung von *Oxalis pes-caprae*

Oxalis pes-caprae (Abb. 1) wird von SALTER (1962) für Südafrika als häufiges und weit verbreitetes «Unkraut» der Strassen- und Wegränder sowie der Kulturflächen bezeichnet. In Südafrika tritt die Art in verschiedenen Formen auf, die sich in bezug auf den Chromosomensatz und auf die Länge der Griffel und Staubblätter (trimorphe Heterostylie) (Abb. 2) unterscheiden. Es existiert eine tetraploide Form (28 Chromosomen), die alle drei Griffellängen aufweisen kann, sowie eine pentaploide Form (35 Chromosomen), die nur die kurze Griffelform besitzt (DARWIN 1884,

Tetraploide Form (fertil)

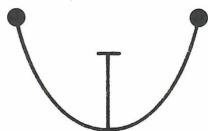
Griffel
Staubblätter



kurz
mittel



kurz
lang

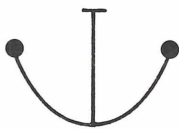


Griffel
Staubblätter

mittel
lang



mittel
kurz



Griffel
Staubblätter

lang
mittel



lang
kurz

Pentaploide Form (steril)



Griffel
Staubblätter

kurz
mittel



kurz
lang

Abb. 2: Trimorphe Heterostylie

YAMASHITA 1935, MARKS 1956). Nach SALTER (1962) ist die sich geschlechtlich vermehrende tetraploide Form in Südafrika die konkurrenzschwächere und weist eine geringe Verbreitung auf. So ist durch Kulturmassnahmen (BAKER 1965) die Art in der konkurrenzkräftigeren pentaploiden Form in verschiedene Gebiete mit Mediterranklima gebracht worden. *Oxalis pes-caprae* dominiert als Besiedler von offenen Böden neben dem Ursprungsland Südafrika in Kalifornien (BAKER 1962, 1972), in Australien (SYMON 1961) sowie im europäischen Mediterrangebiet (DUCELLIER 1914, MICHAEL 1964). Insbesondere für Süditalien (RIPPA 1900) und Sizilien (RAPPA 1911, VIGNOLI 1937) liegen frühe Beobachtungen für die Massenausbreitung von *Oxalis pes-caprae* vor. Nach PIGNATTI (1982) wurde die Art nach der englischen Besetzung von Malta während des napoleonischen Krieges eingeführt. Seit 1811 breitete sich die Art (mit dem Synonym *Oxalis cernua* Thunb. benannt) in Sizilien aus. 1837 wurde sie in Korsika, 1923 in der Toscana und 1934 in Lazio eingeführt. HILDEBRAND (1884, 1887) sowie VIGNOLI (1937) beschäftigten sich intensiv mit den Chromosomensätzen bei *Oxalis pes-caprae* (insbesondere sizilianische Herkünfte). Die somatische Chromosomenzahl beträgt 35 (pentaploid bezüglich der in der Gattung *Oxalis* häufigen Grundzahl 7). VIGNOLI (1937) bezeichnet diese Apogamie als «somatische Aposporie». Der unregelmässige Verlauf der Meiose spricht seiner Meinung nach für die Hybridnatur der Art. Diese Ergebnisse werden von YAMASHITA (1935) und MARKS (1956) bestätigt. Die Vermehrung von *Oxalis pes-caprae* findet auch bei den sizilianischen Populationen auf vegetativem Wege statt, es werden keine Samen gebildet.

Das Vorkommen von *Oxalis pes-caprae* in Sizilien

Oxalis pes-caprae dominiert in Sizilien in Kulturflächen oder in Flächen, die für kurze Zeit brach liegen. Die Art tritt als Geophyt Ende September/Anfang Oktober mit Beginn der Winterregen auf und zieht gegen Ende April/Anfang Mai ein. *Oxalis* ist wie viele mediterrane Arten eine im Winter auftretende Art (vgl. COOPER 1963). Sie erträgt während der Vegetationszeit keine Störungen der oberirdischen Teile. So tritt sie nur in Kulturflächen auf, die während des Winters kaum oder wenig bearbeitet werden wie z. B. Wein und Baumplantagen. Hier setzt erst mit Ende der Regenzeit, vor Beginn der Trockenzeit die Bearbeitung ein. Die offenen Böden können dann nur noch von wärmeliebenden Arten (Therophyten) besiedelt werden. Diese Bereiche gehören pflanzensoziologisch zum Diplotaxion (BRULLO 1979), zu den «Unkrautgesellschaften der Hackfruchtkulturen».

Kulturversuche

Methodische Hinweise:

In Sizilien wurden Bulbillen, Wurzelteile und komplette Wurzeln mit Vegetationspunkt gesammelt und sofort nach dem Sammeln in gedämpfte Erde gesetzt. Weiterhin wurden diese vegetativen Teile 3–4 Monate trocken gelagert und in Osnabrück in Erde (TKS I) gesetzt und in eine Klimakammer (20:10° C) gestellt. Im Gelände wurden vergleichsweise die Wurzeln ausgegraben und anschliessend die Bulbillen gezählt.

Ergebnisse:

Die Tabelle 1 zeigt, dass nach dem unmittelbaren Einsetzen der vegetativen Teile in Erde alle Pflanzenteile wieder ausschlugen, wenn auch Zeitdauer und Anzahl verschieden waren (vgl. LEAKEY 1981). Deutlich wird, dass die am Wurzelstock gebildeten Bulbillen erst wieder in der nächsten Vegetationsperiode austrieben. Im vorliegenden Fall ist dies etwas zu früh eingetreten, da die Versuchsgefäße nach Beendigung der Geländearbeit nach Osnabrück mitgenommen wurden und dort in einer Klimakammer abgestellt wurden. Gegen Ende der Vegetationsperiode trieben in Sizilien nur drei Bulbillen aus.

Gegenteilig verhalten sich die kompletten Wurzeln mit intaktem Vegetationspunkt. Wie zu erwarten trieben sie unmittelbar nach dem Einsetzen wieder aus. Die zerkleinerten Wurzelteile benötigten einige Zeit zur Regeneration, sie liefen erst sehr spät, gegen Ende der Vegetationszeit auf. Im Gegensatz zu allen anderen vegetativen Teilen trieben insgesamt nur 30% aus.

Nach fünfmonatiger Lagerung im Trockenen trieben nur noch die Bulbillen aus (Tab. 1). Sie scheinen eine längere Trockenzeit zu ertragen. Hierfür spricht auch, dass sie bei direktem Einsetzen nach dem Sammeln erst nach der Trockenzeit aufliefen. Das bedeutet, dass die Bulbillen im ausgetrockneten Boden den Sommer überdauern können.

Tab. 1: Anzahl der wieder ausgetriebenen Pflanzen

	Unmittelbar nach dem Sammeln in Erde gesetzt (15. 2. 1984)								5 Monate nach dem Sammeln in Erde gesetzt (20. 7. 1984)							
	Austrieb nach Tagen								Austrieb nach Tagen							
	10	20	40	80	120	200	240	insges. %	20	40	80	120	240	insges. %		
Bulbillen (je 30 St.)	–	–	2	1	–	6	17	80	1	–	4	7	2	47		
Wurzelteile (je 30 St.)	–	–	3	6	–	–	1	33	–	–	–	–	–	0		
Wurzel mit Vegetations- punkt (je 20 St.)	18	2	–	–	–	–	–	100	1	–	–	–	–	5		

Tab. 2: Bulbillenzahl von ausgezogenen (A) und ausgegrabenen (B) *Oxalis*-Wurzeln (bei jeweils 5 Versuchen)

Bodentyp	Tongehalt	Kulturart			
		Wein		Oliven	
		A	B	A	B
Alluvium	+++	–	7–16	–	8–10
Terra fusca	++	1	7–13	–	4–14
Rendzina	+	1–2	5–14	1–4	6–12
Sandboden	–	1–5	3–7	–	–

Die Tabelle 2 verdeutlicht den Mechanismus der Verbreitung. Wenn die Pflanze aus dem Boden gezogen wird, bleiben die Bulbillen an den Bodenpartikeln haften (vgl. LEAKEY 1981). Das ist abhängig von dem Grad des «Klebevermögens» des Bodens, das dem Tonanteil entspricht. In Sandböden ist die Zahl der mit der Wurzel herausgezogenen Bulbillen sehr hoch, in Alluvialböden werden keine Brutknollen mehr herausgezogen. Das entspricht umgekehrt dem Vorkommen von *Oxalis pes-caprae*. Während auf Alluvialböden die Art sehr hohe Bedeckungen aufweist, ist die Dichte auf Sandböden sehr gering. Je nach dem Grad des Tongehaltes variiert die Zahl der Bulbillen, die beim Auszupfen im Boden haften bleiben.

Abschliessende Betrachtung

Das massenhafte Vorkommen von *Oxalis pes-caprae* in Sizilien zeigt, dass eine Art, die keine Nachkommenschaft hervorbringt, doch konkurrenzkräftig genug sein kann, gestörte Flächen zu besiedeln (vgl. BAKER 1972). Aufgrund der innerspezifischen Hybridisation und der damit verbundenen vegetativen Reproduktion ist aus einer konkurrenzschwachen eine konkurrenzstarke Art geworden. Die Art hat sich aber speziell an die Bearbeitung durch den Menschen angepasst. Wenn die Ackerbegleitflora nach traditionellem Muster ausgezupft wird, vermehrt sich *Oxalis* durch die abgestreiften und im Boden verbliebenen Bulbillen um ein Vielfaches. Dies wird durch vermehrten Tongehalt des Bodens unterstützt. Während SALTER (1962) für Südafrika schreibt, dass die Art leicht bekämpft werden kann, bevor die Bulbillen gebildet werden, ist das in Sizilien schwieriger. Hier sind die Bulbillen schon in der ersten Hälfte der Vegetationsperiode gebildet, und die Bearbeitung der Felder beginnt frühestens anfangs der zweiten Hälfte der Vegetationsperiode.

Zu den modernen Methoden, die Wein- und Baumkulturen zu bearbeiten, gehört es, den Boden mit einer Rotationsfräse zu brechen. Hierbei werden die Wurzeln zerschnitten. Die Versuche haben gezeigt, dass *Oxalis pes-caprae* auch in der Lage ist, sich aus Wurzelteilen zu regenerieren. GALIL (1968) stellt in seiner Arbeit dar, welche Möglichkeiten *Oxalis pes-caprae* hat, sich vegetativ zu regenerieren. Er fand heraus, dass pro Bulbille 10–40 Nebenbulbillen gebildet werden können. Diese können bis 90 cm tief in den Boden wandern. In seinem Versuch konnten ebenfalls alle unterirdischen Teile einer Pflanze (verletzte oder zerstückelte Teile) neu austreiben. Neben diesen mechanischen Faktoren spielen aber noch andere exogene Faktoren für den Austrieb sowie die Regeneration einzelner *Oxalis*-Pflanzen eine Rolle. Der wichtigste Faktor hierbei ist die Temperatur. Nach JORDAN et DAY (1967) liegt die optimale Wachstumstemperatur zwischen 15 und 23° C. Dieser Temperaturbereich entspricht etwa den Bedingungen während der Winterregenzeit im Mittelerrangebiet. Das erklärt, warum die Pflanzen in Kultur (bei entsprechenden Klimabedingungen) erst im Juni einziehen. Während der Ruhezeit des Geophyten blieben die Bedingungen (inkl. Wassergaben) gleich. Mitte Oktober trieben die Pflanzen wieder aus. Nach CHAWDHRY et SAGAR (1974) konnte die Dormanz nur durch eine sechswöchige Lagerung bei 2–10° C unterbrochen werden. Das widerspricht den Ergebnissen dieser Untersuchung. Der Grund scheint in den unterschiedlichen Herkünften zu liegen, da CHAWDHRY und SAGAR britische Herkünfte benutzten (vgl. YOUNG 1958). SAVOSKIN (1960) schreibt, dass die bulbösen Geophyten dem Mittel-

meerklima mit wechselnden Temperaturen angepasst sind. So entsprechen seine Angaben über die Optimaltemperaturen denen von JORDAN et DAY (1967) und damit auch den Ergebnissen der vorliegenden Untersuchung.

Die Konkurrenzstärke von *Oxalis pes-caprae* beruht darauf, dass sie als Geophyt generell Vorteile vor Therophyten (in bezug auf Austriebs- bzw. Keimungsschnelligkeit) hat und in der Lage ist, unmittelbar nach Beginn der Regenfälle auszutreiben (vgl. HENSLow 1910, SAVOSKIN 1960).

Überall in intensiv bearbeiteten Kulturen des südlichen Mittelmeergebietes (vgl. SYMON 1961), ist *Oxalis pes-caprae* dominierend. So bestätigt das Anpassungsverhalten der Art den Satz von YOUNG et EVANS (1976), dass die Eingriffe in den Naturhaushalt für die Produktion landwirtschaftlicher Kulturen Arten fördern, die zu einer «sekundären Sukzession» führen. In einer solchen «sekundären Sukzession» stehen die Besiedler (Pioniere) in enger Beziehung zur Kulturart (vgl. BERNHARDT 1986). *Oxalis pes-caprae* kann als sehr erfolgreicher, eingebürgerter Neophyt bezeichnet werden.

Danksagung:

Herrn Dr. K. Zimmer, Leverkusen, danke ich für seine Anregung und Entwurf der Abb. 2; Herrn Prof. Dr. H. Hurka danke ich für die kritische Durchsicht des Manuskriptes.

Zusammenfassung

In Sizilien wurde untersucht, inwieweit sich der Neophyt *Oxalis pes-caprae* im neuen Gebiet ausgebreitet hat und welche Fähigkeiten der Pflanze dabei gefördert wurden. Es wird gezeigt, wie die Art ihre Selbststerilität, die aufgrund einer Polyploidie und Heterostylie zustande kommt, durch eine vegetative Vermehrung aufgrund von Bulbillen ausgleicht. Die Versuchsergebnisse zeigen, dass dabei eine intensive Bearbeitung sowie ein hoher Tongehalt des Bodens fördernd wirken.

Summary

A field study in Sicily shows the strategy of dispersal of the neophyte *Oxalis pes-caprae*. The selfsterility of the species, caused by polyploidy and heterostyly, makes vegetative reproduction necessary, which takes place by bulbs. Mechanical cultivation and a high percentage of clay in soil increase the efficiency of this type of reproduction.

Literatur

- 1962 BAKER, H. G.: Weeds – native and introduced. J. Calif. Hort. Soc. 23, S. 97–104.
1965 BAKER, H. G.: Characteristics and modes of origin of weeds. In: The genetics of colonising species (BAKER, H. G. et STEBBINS, G. L., Eds.), S. 147–168. New York, London.
1972 BAKER, H. G.: Migrations of weeds. In: Taxonomy, Phytogeography and Evolution (VALENTINE, D. H., Ed.), S. 327–347. New York, London.

- 1986 BERNHARDT, K.-G.: Die Segetalgesellschaften im westlichen Sizilien unter besonderer Betrachtung der Anpassungen an Feldbearbeitungsmassnahmen. *Tuexenia* 6.
- 1979 BRULLO, S.: *Diplotaxion erucoides* in Sicilia, con considerazioni sulla sintassonomia e distribuzione. *Not. Soc. Fitosociologia* 15, S. 27–44.
- 1974 CHAWDHRY, M. A., SAGAR, G. R.: Dormancy and sprouting of bulbs in *Oxalis latifolia* H. B. K. and *O. pes-caprae* L. *Weed Research* 14, S. 349–354.
- 1963 COOPER, J. P.: Species and Population differences in climatic Response. In: *Environmental Control of plant growth.* (EVANS, L. T., Ed.), S. 381–403. New York, London.
- 1884 DARWIN, Ch.: The different forms of flowers on plants of the same species. London.
- 1914 DUCCELLIER, M. C.: Végétation de l'*Oxalis cernua* en Algérie. *Rev. Gén. Bot.* 25, S. 217–227.
- 1968 GALIL, J.: Vegetative dispersal in *Oxalis cernua*. *Am. J. Bot.* 55 (1), S. 68–73.
- 1910 HENSLow, G.: Remarkable instances of plant dispersion. *J. Roy. Hort. Soc.* 35, S. 342–361.
- 1884 HILDEBRAND, F.: Die Lebensverhältnisse der Oxalisarten. Jena. 126 S.
- 1887 HILDEBRAND, F.: Experimente über die geschlechtliche Fortpflanzungsweise der Oxalisarten. *Bot. Zeitung* 45 (1), S. 3–6.
- 1967 JORDAN, L. S., DAY, B. E.: Effects of temperature on growth of *Oxalis cernua* Thunb. *Weeds* 15, S. 285.
- 1981 LEAKEY, R. R. B.: Adaptive biology of vegetatively regenerating weeds. *Adv. in Appl. Biology* 7, S. 57–90.
- 1928 LEHMANN, E.: Selbststerilität, Heterostylie. Berlin.
- 1957 LEWONTIN, R. C.: The adaptations of populations to varying environments. *Cold Spring Harbour Symposia on quantitative Biology* 22, S. 395–408.
- 1956 MARKS, G. E.: Chromosome numbers in the genus *Oxalis*. *New Phytologist* 55, S. 120–129.
- 1964 MICHAEL, P. W.: The identity and origin of varieties of *Oxalis pes-caprae* L. naturalized in Australia. *Trans. Roy. Soc. South Australia* 88, S. 167–174.
- 1982 PIGNATTI, S.: *Flora d'Italia*. 3 Vols. Bologna.
- 1911 RAPPA, F.: Osservazioni sull'*Oxalis cernua* Thunb. *Boll. del R. Orto Bot. e Giardino Coloniale di Palermo*. Vol X, S. 142.
- 1900 RIPPA, G.: Osservazioni biologiche sull'*Oxalis cernua*. *Boll. della Soc. di Naturalisti in Napoli*, Vol. XVI, S. 230.
- 1962 SALTER, T. M.: *Oxalis pes-caprae* (plate 1362 and accompanying text). The flowering plants of Africa 35 (1, 2).
- 1960 SAVOSKIN, I. P.: Specific biological characteristics of bulbous geophytes as related to their past and present ecology. *Bot. Zhur.* 45, S. 1073–1078.
- 1961 SYMON, D. E.: The species of *Oxalis* established in South Australia. *Trans. Roy. Soc. South Austr.* Vol. 84, S. 71–77.
- 1937 VIGNOLI, L.: Fenomi riproduttivi di *Oxalis cernua* Thunb. *Lavori dell'Istituto Botanico e Giardino di Palermo* 8, S. 5–30.
- 1935 YAMASHITA, K.: Zytologische Studien an *Oxalis*. *Jap. J. Genet.* 11, S. 36–48.
- 1958 YOUNG, D. P.: *Oxalis* in the British Isles. *Watsonia* 4, S. 51–69.
- 1976 YOUNG, J. A., EVANS, R.: Responses of weed populations to human manipulations of the natural environment. *Weed Science* 24, S. 186–190.

Adresse des Autors:

Karl-Georg Bernhardt, Universität Osnabrück, FB 5, Spezielle Botanik, Barbarastrasse 11, D-4500 Osnabrück