

# FARNBLÄTTER

# 8

Juli 1982  
Organ der  
Schweizerischen Vereinigung  
der Farnfreunde



# *Liebe Farnfreunde*

Ich freue mich sehr, dass das neue Kleid der „Farnblätter“ bei Ihnen so gute Aufnahme gefunden hat. Eine derart ansprechende Aufmachung – so versicherte mir einer meiner Bekannten – verpflichtete natürlich auch.

Ich danke Herrn H.J. Weber an dieser Stelle nochmals für sein grosszügiges Entgegenkommen; es erlaubt uns, die „Farnblätter“ auch in Zukunft in dieser Form erscheinen zu lassen.

Sie, liebe Farnfreunde, möchte ich aufmuntern, die Gelegenheit zu benutzen, uns interessante Berichte und Aufsätze über Farne zukommen zu lassen. Wir sind über Beiträge froh. Wir hoffen nämlich, auch in Zukunft die Hefte etwa im gleichen Umfang wie bis anhin veröffentlichen zu können.

Mit freundlichen Grüssen

*J. Schneller*

---

*Unsere Adresse:*

SCHWEIZERISCHE VEREINIGUNG DER FARNFREUNDE  
(SVF)

*Präsident:* Dr. H. Nägeli  
Venusstrasse 21  
CH-8050 Zürich  
Tel. (01)311 66 15

*Redaktor:* Dr. Jakob Schneller  
Botanischer Garten Zürich  
Zollikerstrasse 107  
CH-8008 Zürich  
Tel. (01)251 36 70

---

Satz: Asco Trade Typesetting Ltd, Hongkong

Druck: Bernina Druck, Zürich

Zeichnung: auf Titelseite (*Pteridium aquilinum*) von Rosemarie Hirzel,  
wiedergegeben mit Erlaubnis des Verschönerungsvereins Zürich

# Verschiedenblättrige Farne

Robert Göldi, Botanischer Garten, 9016 St. Gallen

(nach einem Lichtbildervortrag gehalten am 6. März 1982, im Hörsaal des Botanischen Gartens, Zürich)

Im Grunde genommen sind alle Pflanzen verschiedenblättrig. An einer Pflanze finden wir nie oder kaum zwei genau gleich grosse und gleich geformte Blätter. Bei Samenpflanzen sind Blattfolgen mit ihren ganz unterschiedlichen Nieder-, Übergangs-, Laub-, Hoch- und den stark auffallenden und differenzierten Blütenblättern besonders ausgeprägt. Als *Anisophyllie* bezeichnet man die Grössen- und Formunterschiede bei Laubblättern, die durch unterschiedliche Orientierung und Stellung an der Sprossachse verursacht werden. Von eigentlicher Verschiedenblättrigkeit oder *Heterophyllie* spricht man, wenn völlig verschieden gebaute Blätter vorkommen, die dabei meist auch unterschiedliche Funktionen erfüllen. Als Beispiel wird dafür vor allem der Wasser-Hahnenfuss (*Ranunculus aquatilis* L.) mit seinen haarförmig zerteilten submersen und flächigen schwimmenden Blättern häufig zitiert.

Anisophyllie und Heterophyllie und auch Blattfolgen können wir bei Farnen ebenfalls finden. Vor allem unterscheiden wir bei den Farnwedeln *Trophophylle* (steril, ohne Sporangien) und *Sporophylle* (fertil, mit Sporangien). Unterscheiden sie sich auch gestaltmässig, so spricht man von *Blattdimorphismus*. Als *hemidimorph* werden Formen bezeichnet, deren Sporophylle nur teilweise, entweder an der Spitze (*terminal-hemidimorph*), (Fig. 2a), in der Mitte (*medial-hemidimorph*), (Fig. 2b), oder am Grunde ihrer Spreiten (*basal-hemidimorph*), (Fig. 2c), spezialisierte Sporangienfedern ausbilden. *Holodimorph* (Fig. 3) wird eine Art genannt, wenn sich die spezialisierten, meist irgendwie reduzierten Sporophylle gänzlich von den assimilierenden Trophophyllen unterscheiden. Sehen fertile und sterile Wedel eines Farnes gleich aus, da beide auch assimilieren, werden sie als *Sporotrophophylle* (Fig. 1) bezeichnet. Zu den sporotrophophyllen Beispielen gehören unsere meisten einheimischen Farne. Die meisten *Wurmfarne* (*Dryopteris*) können wir oberflächlich nicht nach fertilen und sterilen Wedeln unterscheiden. Kenner können allerdings nicht nur beim Kammförmigen Wurmfarn (*Dryopteris cristata* (L.) A. Gray), wo die unterschiedliche Stellung und Grösse besonders deutlich ist, Dimorphismus feststellen. Die Sori-Tüpfel des Engelsüss (*Polypodium vulgare* L.) erscheinen auf der Oberseite

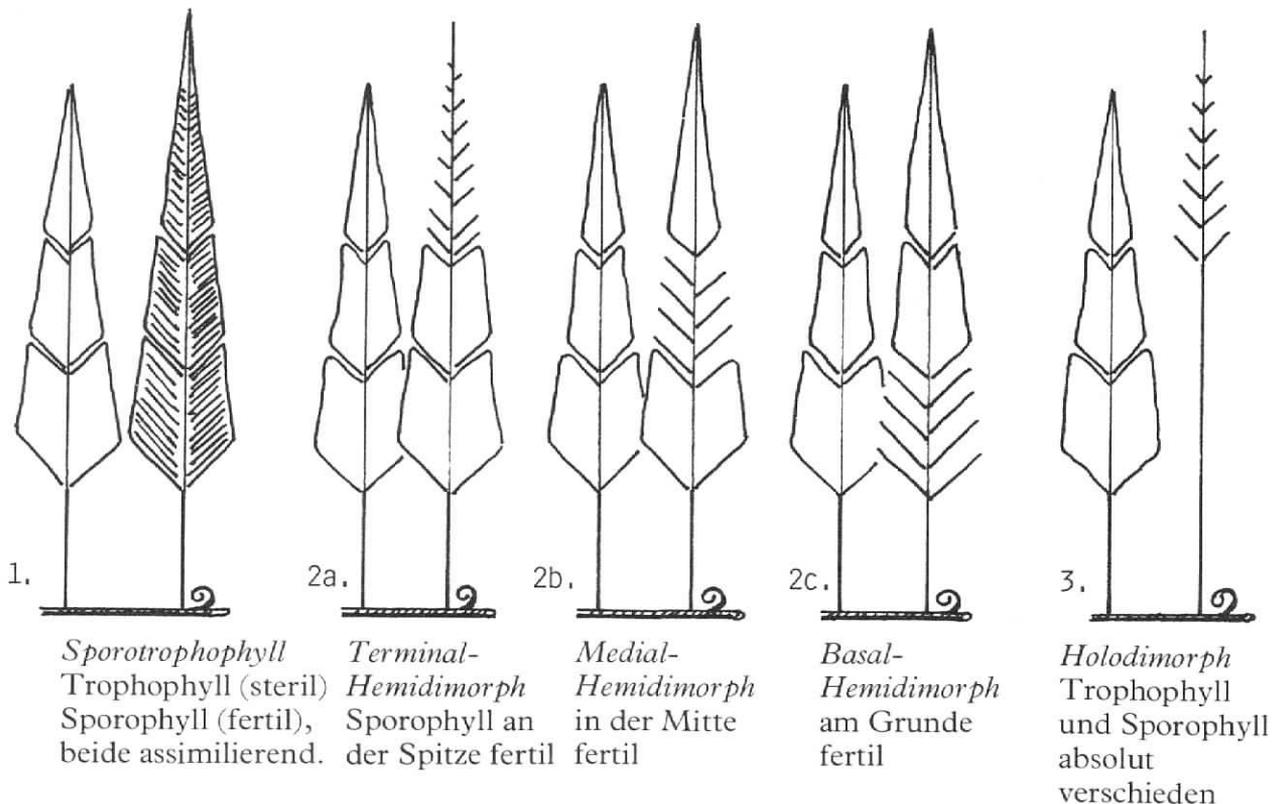


Fig. 1. bis 3. Blatt-Dimorphismus der Farne.

als kleine Buckel. Die Umrisse sind aber bei sterilen und fertilen Wedeln gleich und auf Distanz nicht zu unterscheiden.

*Terminal-hemidimorphe* Tendenz zeigen sehr viele Arten. Vielfach stehen die Sori an den Wedelspitzen gedrängter und voller als gegen den Grund, wo sie schlussendlich ganz fehlen. Bei Tüpfelfarnen und vor allem bei *Schildfarn*-(*Polystichum*-)Arten ist diese Sori-Streuung oder Anordnung deutlich erkennbar. Beim nordamerikanischen „*Christmas Fern*“ (*Polystichum acrostichoides* (Michx.) Schott) ist die terminal-hemidimorphe Situation perfekt. Als brauner, reduzierter Abschnitt hebt sich seine Wedelspitze deutlich ab. Bei *Belvisia platyrhynchos* (Kunze) Copel. thront die pralle, rundliche, fertile Spitze wie ein Rohrkolben-Fruchtstand auf dem sterilen, zungenförmigen Unterblatt. In diese Gruppe gehört auch der weitverbreitete *Königsfarn* (*Osmunda regalis* L.), (Fig. 4). Seine robusten, aufrechten Wedel sehen mit ihren terminalen Sporenfiedern wie die Blüten-sprosse der Astilben oder des Waldgeissbartes aus. Die terminalen, fertilen Fiedern erscheinen gewöhnlich nicht scharf von den sterilen abgesetzt. Zwischen beiden zeigen Fiedern und Fiederchen die verschiedensten steril-fertilen Wechsel und Übergänge. Meist deutlich begrenzt sind die terminalen Sporenfiedern des mittelamerikanischen Farnes *Llavea cordifolia* Lag. (Fig. 5). Sie sind schmal lineal und umschliessen mit zurückgebogenen Rändern schotenartig die Sporangien.



Fig. 4. *Osmunda regalis* L. Terminal-hemidimorph, ungleiches Fiederpaar, links steril, rechts an der Basis steril, darüber fertil.



Fig. 5. *Llavea cordifolia* Lag. Terminal-hemidimorph; die schmal linealen, fertilen Fiedern bergen die Sporangien unter den zurückgerollten Rändern, die zur Reifezeit noch grün sind.

Ein kurioser Einzelfall mit medial-dimorphen Wedeln ist der *Teufelsfarn* (*Osmunda claytoniana* L.). Bei diesem in Asien und Nordamerika verbreiteten Farn unterbrechen 2–3 fertile Fiederpaare ungefähr in der Mitte die Wedel. Deshalb wurde die Art auch *Osmunda interrupta* Michx. genannt. Bevor sich die sterilen Wedelspitzen fertig entrollt und gestreckt haben, sind bei ihm diese „interrupten“ Sporenfiedern schon reif und entleert.

Nicht ohne weiteres ist die Stellung der fertilen Blattsegmente bei der Gattung *Anemia* zu erkennen. Bei vielen der rund 100 Arten dieser meist neotropischen Sippe scheinen die Sporangienfiedern wie beim Königsfarn terminal zu sein. Sie sind aber in Wirklichkeit basale Fiedern, die die Wedelspitze oft beträchtlich übergipfeln. In Sammlungen sind vor allem *Anemia phyllitidis* (L.) Sw. und *A. rotundifolia* Schrad. anzutreffen.

Als erstes *holodimorphes Beispiel* sei der *Zimtfarn* (*Osmunda cinnamomea* L.) genannt, der in Ostasien und von Nord- bis Südamerika verbreitet ist. Aussehen und Funktion der Trophophylle und Sporophylle sind bei dieser Art deutlich und leicht zu unterscheiden. Die im Zentrum senkrecht hervorstehende Sporophylle erscheint mit grossem Vorsprung vor den rundherum, etwas überneigend wachsenden Trophophyllen. So können die rasch reifenden Sporen wie die Samen gewisser Fruchtstände über die jungen Trophophylle hinweg ausgeschüttet werden. Die entleerten Sporophylle gehen bald ein und verschwinden für den Rest des Jahres.

*Stenochlaena tenuifolia* (Desv.) T. Moore aus Südost- und Südafrika und Madagaskar ist ein weiteres holodimorphes Beispiel. In unsern Gewächshäusern überwiegen an diesem vitalen Wurzelkletterer die breitfiederigen Trophophylle, und die linealisch, oft doppeltgefiederten Sporophylle erscheinen in der Art von Lichtblättern erst in der Höhe unter dem Glasdach; in der Natur entstehen sie wohl in den Baumkronen oder auf Felsbastionen.

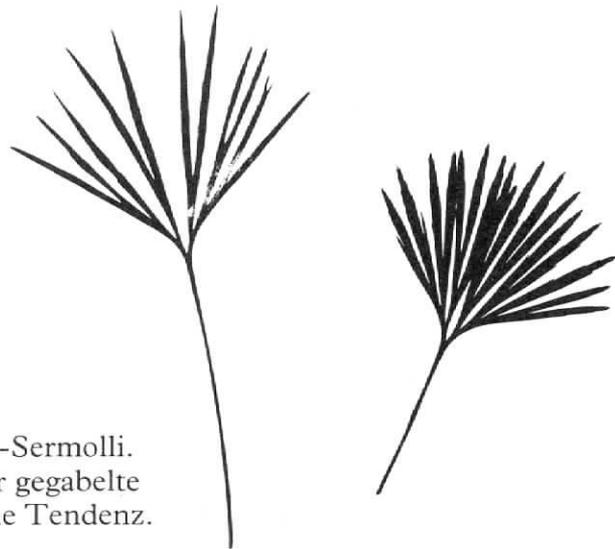


Fig. 6. *Actiniopteris semiflabellata* Pichi-Sermolli. Sporophyll länger gestielt und schmalere gegabelte Spreite als beim Trophophyll, dimorphe Tendenz.

Beim *Strahlenfarn* (*Actiniopteris*) (Fig. 6) sind die Wedelspreiten wie bei urtümlichen, fossilen Ginkgoblättern gabelig zerteilt. Die Sporophylle erkennen wir an ihren länger gestielten und feiner zerteilten Spreiten. Ganz ähnlich sehen die sterilen Wedel des im tropischen Amerika verbreiteten *Fächerfarns* (*Peltapteris peltata* (Sw.) Morton) (Fig. 7) aus. Hier aber folgen die Sporophylle nicht dem sonst üblichen Trend zur Reduzierung der Spreiten, bei dieser Art sind sie breit nierenförmig und auf der Unterseite dicht flächig mit schwarzen Sporangien besetzt. Ähnlich schwarzflächig sind die Sporophyll-Unterseiten bei der verwandten Farngattung *Elaphoglossum* (Fig. 8). Der Name setzt sich zusammen aus elaphos = Hirsch und glossa = Zunge. Dieser Gattung mit rund 400 Arten würde somit die Bezeichnung „Hirschzunge“ zustehen. Besonders wuchtige Zungenblätter hat das in botanischen Sammlungen verbreitete, karibische *Elaphoglossum crinitum* (L.) Christ. Das afrikanische *Elaphoglossum conforme* (Sw.) J. Sm. hat dicht stehende, zierlichere Blätter. Bei ihm und andern überragen die Sporophylle langgestielt die sterilen Blattmassen (Fig. 8).



Fig. 7. *Fächerfarn* (*Peltapteris peltata* (Sw.) Morton). Trophophylle gabelteilig, Sporophylle ungeteilt, damit eine Ausnahme der allgemeinen Regel, dass die Sporophylle stärker zerteilt sind.

Fig. 8. *Elaphoglossum* spec. Sporophyll lang gestielt und die schmale Spreite unterseits dicht mit schwarzen Sporangien bedeckt.

Von den schweizerischen Farnarten sind nur drei dimorph: der auf Silikat beschränkte *Rollfarn* (*Cryptogramma crispa* (L.) R. Br.), der ebenfalls kalkmeidende und oft im Fichtenwald vorkommende *Rippenfarn* (*Blechnum spicant* (L.) Roth) und der ursprünglich nur in der Südschweiz vorkommende *Straussfarn* (*Matteuccia struthiopteris* (L.) Todaro). In der Nordschweiz ist der Straussfarn gelegentlich verwildert. Er zählt zu den häufigsten und vitalsten Gartenfarnen. Wie Fontänen schießen im April bis Mai seine wundervollen, sterilen Blattrosetten in die Höhe. Im Gegensatz zum Zimtfarn aber lassen hier die Sporophylle vorerst noch auf sich warten, und wenn sie endlich im Zentrum erscheinen, sind sie von dem sie dicht umschliessenden und überragenden Trophophyll-Trichter umgeben – scheinbar eine für die Sporenverbreitung denkbar ungünstige Konstellation! Die Sporangien reifen aber sehr spät, erst im Oktober, und zu dieser Zeit brechen die vergilbenden Trophophylle radiär auseinander und die steifen, straussfederigen Sporophylle stehen frei da. Die Sporen werden aber nicht wie bei andern Farnarten sofort und restlos weggeschleudert. Bei feuchtem Wetter werden sie nicht nur in den Sporenkapseln, sondern auch von den zurückgerollten Fie-

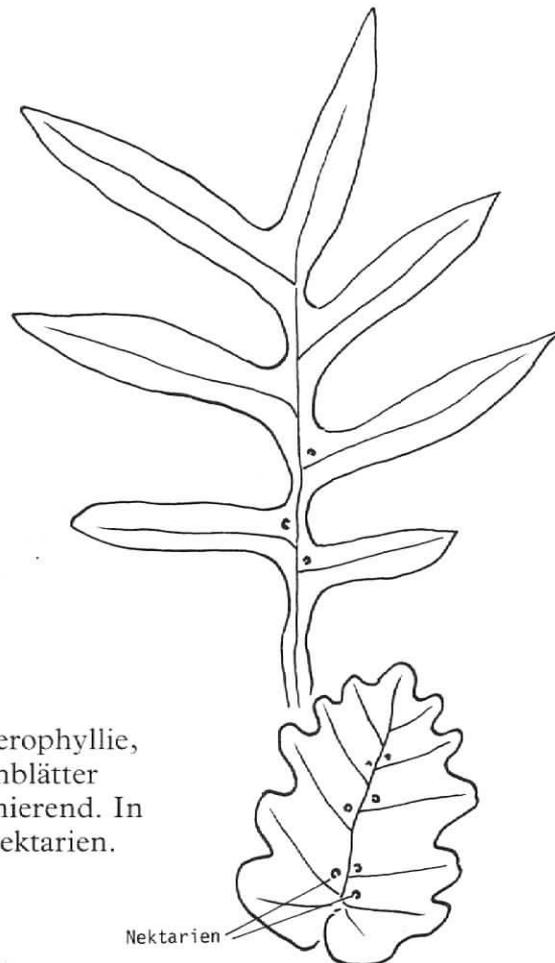


Fig. 9. *Drynaria quercifolia* (L.) J. Sm. Heterophyllie, Sporotrophophylle tief fiederlappig, Nischenblätter eichenblättrig, als Humussammler funktionierend. In den Achseln der Sekundärnerven drüsige Nektarien.

derrändern festgehalten. Bei Trockenheit werden sie frei, und wenn man die Wedel bewegt, entlassen sie ganze Wolken von Sporen. Der reversible, hygroskopische Vorgang kann während des ganzen Winters immer wieder neu beobachtet werden. Es scheint für die allmähliche, restlose Entladung der Sporen sogar nötig oder zumindest förderlich zu sein, dass sich die Sporophyll-Fiedern immer wieder schliessen. Nach 10 Wiederholungen sind im kontrollierten Versuch noch Unmengen von Sporen ausgefallen. Dass die Sporen erst bei Windstössen oder Erschütterungen ausgeworfen werden, hängt vielleicht damit zusammen, dass sich die Sporangien öffnen, aber zuletzt nicht zurückschnellen. So funktionieren die Sporophyll-Federn als Wintersteher ähnlich wie gewisse Fruchtstände von Blütenpflanzen. Wenn sie im Frühling von neuen, sterilen Wedeln durchwachsen werden, erinnern die Pflanzen an den „Palmfarn“ (*Cycas revoluta*), bei dem die Samenblätter (Makrosporophylle) ebenfalls im Wechsel mit sterilen Laubblättern erscheinen. Sogar Bedecksamer-Blüten können mit dem Straussfarn verglichen werden, so etwa die Blüte der Einbeere, deren langgeschwänzten Staubblattkonnective einen Vergleich geradezu provozieren. Ganz sicher gehören die „Federn“ des Straussfarns zu den interessantesten Sporophyllen. Es ist mir unverständlich, wie man sie achtlos und aus falsch verstandenem Ordnungssinn im Herbst wegputzen kann. Es sind ja nicht nur pteridologische Phänomene, sondern auch grossartige Schmuckstücke im winterlichen Garten.

Als Beispiele der *Verschiedenblättrigkeit* (*Heterophyllie*) werden neben Blütenpflanzen meist auch die beiden Farngattungen *Platyce-rium* (Geweihfarn) und *Drynaria* zitiert. Bei beiden sehen Trophophylle und Sporophylle gleich aus, es sind somit Sporotrophophylle. Dazu kommen aber die sog. *Nischenblätter*, niederblattartige Gebilde, die bald absterben, braun werden, aber lange bestehen bleiben und als Humussammler funktionieren. Mit dieser originellen Methode ermöglichen sie den Pflanzen das epiphytische und epilithische Leben. Die von Indien bis Polynesien und Australien verbreitete *Drynaria quercifolia* (L.) J. Sm. (Fig. 9) zeigt vor allem in den Achseln der Sekundärnerven von Nischenblättern auffallende aber ungewöhnliche Nektardrüsen. Vielleicht werden sie ähnlich wie diejenigen beim *Adlerfarn* (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn) oder auch die extrafloralen Nektarien bei Pfingstrosen, Kirschen, Wicken und anderen Blütenpflanzen von Ameisen frequentiert. Sie stellen einfachste Beispiele einer Überschussverwertung dar, die schlussendlich auf mannigfaltigste Weise in den Dienst der Blütenbestäubung gestellt wurde, wie z.B. die sich in farnartiger Eleganz entrollenden Nektarsporne der Kometorchidee (*Angraecum sesquipedale* Thou., syn. *Macroplectrum* S. Pfitz.)!

## LITERATUR

WAGNER, W.H., Jr., 1977. Fertile-sterile Leaf Dimorphy in Ferns. Gard. Bull. Singap. 30: 251–267.

# Salvinia, eine erfolgreiche Schwimmpfarngattung – Probleme und Biologie

J. Schneller, Institut für Systematische Botanik, Zollikerstrasse 107, 8008 Zürich

(nach einem Vortrag gehalten am 6. März 1982 an der Mitgliederversammlung des Farnvereins)

## Einleitung

Die Schwimmpfarngattung *Salvinia* ist wohl den meisten Farnfreunden und Botanikern unserer Breiten einzig aus den Lehrbüchern bekannt. Zwar ist *Salvinia natans* (L.) All. in den Florenwerken der Schweiz angeführt, sie kommt allerdings nur in den angrenzenden Gebieten vor, etwa in der Reisfeldregion Norditaliens oder in den Altläufen des Rheins in der Umgebung von Speyer. *S. natans* muss früher wohl etwas häufiger gewesen sein, es bleibt jedoch umstritten, ob sie je in der Schweiz ein natürliches Vorkommen hatte.

Die Hydropteriden (Wasserfarne), zu denen *Salvinia* zählt, sind deshalb in vielen Handbüchern erwähnt, weil sie gegenüber den meisten heutigen Farnen Besonderheiten im Generationswechsel aufweisen; Besonderheiten, die im Zusammenhang mit der Entwicklung der höheren Pflanzen gesehen werden können. In meinen Ausführungen werde ich darauf ebenfalls eingehen. Vorerst gilt es, auf einige vegetative Merkmale hinzuweisen. Es ist nämlich anzunehmen, dass auch viele Bewohner der Tropen, obwohl sie mit *Salvinia* als Massenerscheinung konfrontiert sind, den Schwimmpfarn kaum je genau angeschaut haben.

Gerade in den Tropen sind in jüngster Zeit mit der Gattung *Salvinia* Probleme entstanden, die sie rasch „berühmt und berüch-

tigt“ gemacht haben. Einige dieser Probleme werden hier erwähnt werden.

Bevor jedoch biologische Aspekte erläutert werden sollen, scheint es mir wichtig, dass wir etwas über den Aufbau der Schwimmfarne erfahren.

In den Anfängen der wissenschaftlichen Botanik schien man übrigens mit der Zuordnung von *Salvinia* Schwierigkeiten gehabt zu haben, denn MICHELI (1729), auf den die Gattungsbeschreibung zurückgeht, rechnete sie zu den Lebermoosen. LINNÉ in seinem Werk „Genera plantarum“ (1742) zählte sie zu den Algen, ebenso ADANSON (1763). In LINNÉ's berühmtem Buch „Species plantarum“ (1753) jedoch steht *Salvinia* dann bei den Farnen.

### *Aufbau der vegetativen Teile*

Manche Merkmale, die *Salvinia* zeigt, sind in analoger Weise auch bei höheren freischwimmenden Pflanzen verwirklicht. In gewisser Hinsicht ist z.B. die Wasserlinse (*Lemna*), die Teichlinse (*Spirodela*) oder eine *Phyllanthus*-Art (Euphorbiaceae) ähnlich aufgebaut. Bei festsitzenden Schwimmpflanzen gibt es übrigens vergleichbare Konvergenzen, die man mit dem Begriff „*Hippuris*-Syndrom“ umschrieb (COOK, 1978). Bei manchen freischwimmenden Pflanzen könnte man also vom *Salvinia*- oder wenn Sie lieber wollen vom *Lemna*-Syndrom sprechen. Die Schwimmblätter liegen flach oder mehr oder weniger gefaltet auf dem Wasser. Im Falle von *Salvinia* stellen wir fest, dass jeweils ein Blattpaar zusammengehört. Zu diesem Paar gesellt sich ein Unterwasserorgan, das im allgemeinen als umgeformtes drittes Blatt eines Quirls bezeichnet wird (Fig. 1). Einige Botani-

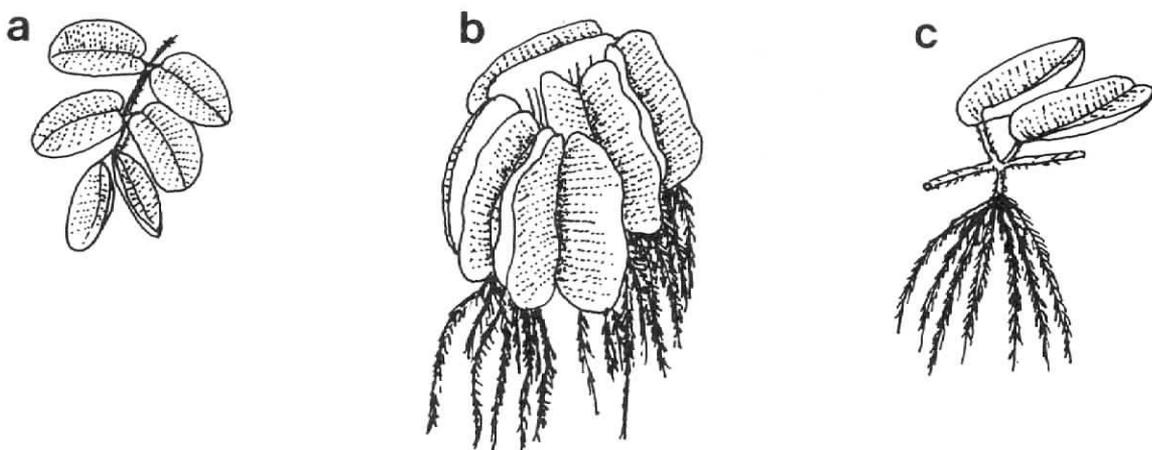


Fig. 1. *Salvinia molesta*.

- a) Pflanze von oben. Wuchsform mit ausgebreiteten Schwimmblättern.
- b) Wuchsform mit gefalteten Schwimmblättern.
- c) Dreierquirl mit zwei Schwimmblättern und einem Unterwasserblatt.

ker jedoch, etwa BONNET (1955), glaubten, im Schwimmorgan ein umgewandeltes Spross-System vorzufinden. Nach neueren Untersuchungen von CROXDALE (1978, 81) scheint aber die Blattnatur des Unterwasserorgans gesichert zu sein.

Die Heterophyllie (Verschiedenblättrigkeit) setzt schon sehr früh in der Blattentwicklung ein, das heisst also, dass Schwimmblätter und Unterwasserblätter schon sehr früh unterscheidbar sind. (Das Thema Verschiedenblättrigkeit ist an anderer Stelle in diesem Heft von R. Göldi ausführlich behandelt.)

In der Untersuchung von CROXDALE (1979) findet sich übrigens ein sehr überraschendes Resultat. Die scheinbare Oberfläche des Blattes, also die vom Wasser abgewandte, nach oben weisende Seite, ist in Tat und Wahrheit (morphologisch) als Blattunterseite zu werten (Fig. 2).

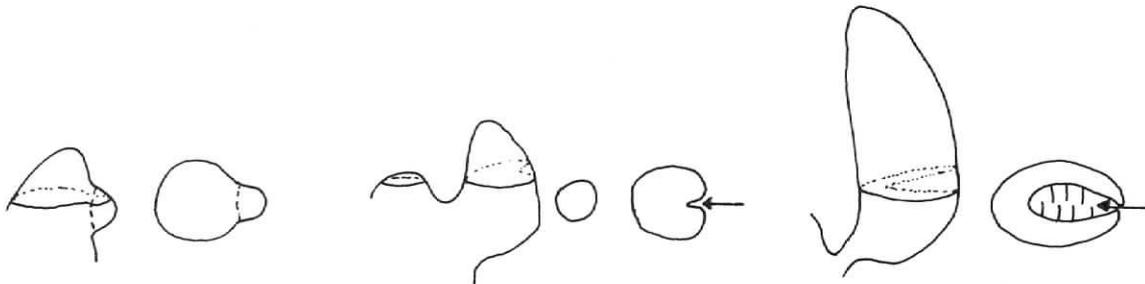


Fig. 2. Entwicklung des Schwimmblattes bei *Salvinia* spec. Pfeil: morphologische Unterseite, die zur funktionellen Oberseite wird (Abb. nach CROXDALE (1978) verändert).

Die Funktion des Unterwasserblattes wird in den Lehrbüchern meist jener der Wurzeln gleichgesetzt. Wurzeln kommen tatsächlich bei *Salvinia* nicht vor. Eigene Versuche jedoch zeigten, dass das Wachstum bei *Salvinia molesta* Mitchell, wenn man die Unterwasserblätter frühzeitig und regelmässig entfernt, fast gleich gut ist wie bei ganzen Pflanzen. Damit wäre wohl eher die Ansicht gestützt, dass die Unterwasserblätter vor allem zur Stabilität der Schwimmpflanzen beitragen, also etwa eine Funktion ausüben, die mit jener des Schiffskieles verglichen werden könnte. Man müsste dann annehmen, dass alle Teile, die im Wasser liegen, an der Aufnahme von Wasser und Mineralien beteiligt sind.

Rücken wir nun näher an das Blatt heran – schon eine Lupe mit 10-facher Vergrösserung erlaubt eine faszinierende Einsicht in eine formal eigenartige Welt. Die Blattoberseite nämlich ist mit besonderen Haaren versehen, diese Haare sind bei den verschiedenen Arten oder Artengruppen verschieden und dienen als wichtige Merkmale zur Bestimmung der Taxa (Fig. 3). Eine reiche Differen-

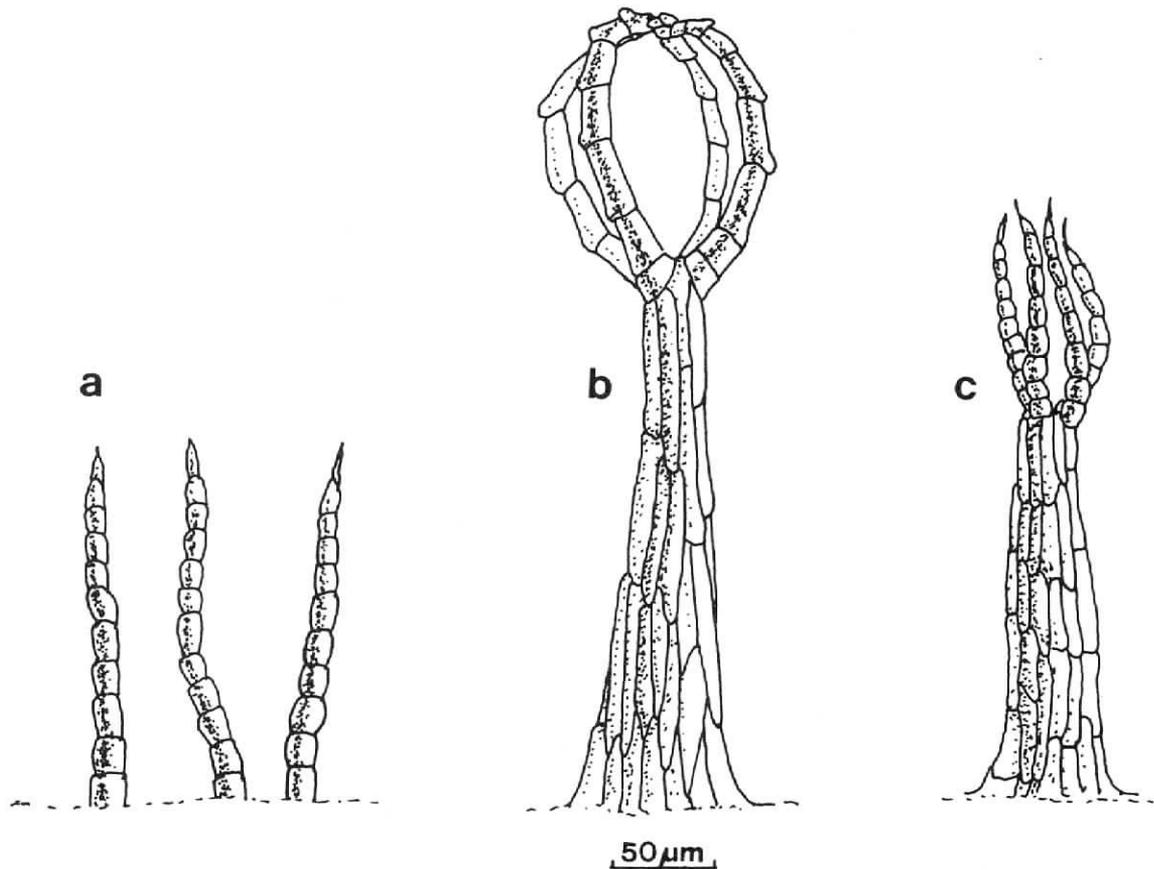


Fig. 3. Haare verschiedener *Salvinia*-Arten.  
a) *S. sprucei*, b) *S. molesta*, c) *S. minima*.

zierung zeigen die Haare bei den Vertretern der südamerikanischen Artengruppe von *S. auriculata* Aublet. Man spricht hier von Eischläger-Haaren, ein Name, der die Form treffend wiedergibt. Auf einer säulenartigen Basis (Epidermis-Ausstülpung) stehen meist vier einzellreihige Auswüchse, die an der Spitze zusammenneigen und sekundär verwachsen (Fig. 3b).

Bei der Artengruppe von *S. minima* Baker (Süd- und Mittelamerika) bleiben diese vier Teile an der Spitze frei (Fig. 3c).

Am Blattrand sind die Haare etwas verschieden gestaltet, sie bestehen aus sehr regelmässig angeordneten Zellreihen, die Zellen sind nach aussen eigenartig aufgeblasen (Fig. 4). Es ist dabei nicht so sicher, ob es sich um besondere Bildungen handelt, oder ob sich diese sehr regelmässigen Reihen nicht in die oben beschriebenen Haare verwandeln, etwa durch Streckung, Auseinanderweichen und ev. sekundäre Verwachsung.

Stützt man sich auf die Angaben aus der Literatur, so scheinen die Haare vor allem für die Wasserabstossung verantwortlich zu sein. Die Blätter der *Salvinia*-Arten sind tatsächlich kaum oder nicht benetzbar, das Wasser perlt von der Oberfläche ab. Untersuchungen,

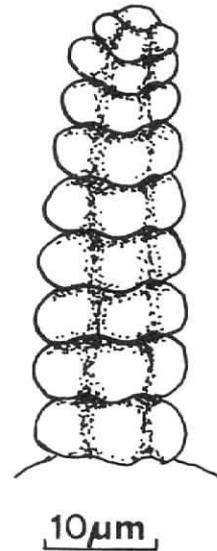


Fig. 4. Randhaar eines Schwimmblattes von *S. molesta* mit in Reihen übereinander stehenden, ausgebuchteten Zellen (auch bei übrigen Arten in ähnlicher Art vorhanden).

die ich mit Hilfe des Raster-Elektronenmikroskopes ausführen konnte, ergaben, dass auf der gesamten Oberfläche der funktionellen Oberseite des Blattes (auch der Haare) eine „Wachsschicht“ liegt, die wohl als Hauptursache für die Unbenetzbarkeit anzusehen ist. Wie weit die Haare mit ihrer speziellen Architektur mitwirken, bleibt bis jetzt nicht geklärt. Es ist denkbar, dass sie nämlich auch als Schutz vor Tierfrass (Insektenschädigung) Bedeutung haben. Möglicherweise spielen sie auch bei der Entfaltung der Blätter eine Rolle. Die Blattanlagen nämlich befinden sich unter der Wasseroberfläche. Zwischen den Haaren junger, noch gefalteter Blätter sind Lufträume zu sehen. Das Blatt wird durch Auftrieb an die Oberfläche gehoben und öffnet sich dann, indem es sich spreizt. Taucht man Schwimmblätter ins Wasser ein, so bleiben zwischen den Haaren die Lufträume bestehen; sobald sich das Blatt an der Oberfläche befindet, perlt das Wasser vollständig ab.

Die Schwimmblätter sind sehr wandelbar, die Umweltsbedingungen bestimmen grösstenteils die Form. In offenen Flächen mit genügend Raum sind die Blätter flach ausgebreitet, sie haben genügend Platz dafür. In dichten Populationen, bei Raumknappheit aber sind die Blätter dann V-förmig, d.h. mehr oder weniger gefaltet (Fig. 1a, 1b).

Ändert man die Bedingungen schlagartig, bringt man also zum Beispiel die gefaltete Form auf offene Flächen, so ändert die Blattform auf einen Schritt, d.h. die neu entstehenden Blätter sind flach ausgebreitet. Die Blattform eignet sich also nicht zur Identifizierung der Arten. Bei schlechten Bedingungen z.B. bleiben die Blätter sehr klein. Die umweltbedingten Unterschiede innerhalb einer Art sind so gross, dass man geneigt wäre, extreme Formen verschiedenen Taxa zuzuordnen.

Die Sprosse zeichnen sich durch ein äusserst rasches Wachstum aus, sie verzweigen sich meist sehr stark, es befinden sich nämlich Seitenknospen abwechslungsweise links und rechts von den Blattpaaren. Die Sprosse zerfallen recht leicht, so dass in kurzer Zeit sehr viele unabhängige Einzelpflanzen entstehen.

Die erstaunliche Wachstumsleistung von *Salvinia* sei am Beispiel von *S. molesta* illustriert. In Kultur verdoppelt sich die Pflanze in etwa 4 Tagen (auch in der Natur annähernd gleich schnell). Beginnen wir also z.B. heute mit 2 Schwimmblattpaaren so finden wir nach 4 Tagen 4, nach 8 Tagen 8, nach 12, 16, nach gut einem Monat schon 512 Blattpaare. Auswirkungen dieser gewaltigen Wachstumsfähigkeit werde ich im späteren Kapitel „*Salvinia molesta* – Verbreitungsgeschichte, Ursprung und Probleme“ weiter ausführen.

### *Aufbau der generativen Teile – Sporangien*

Was wir bis jetzt über den Bau der Wasserfarne erfahren haben, erinnert allerdings kaum an die übrigen Farne, so dass die früheren Ansichten von MICHELI (1729), LINNÉ (1742) und ADANSON (1763) doch etwas besser verständlich werden (siehe Einleitung). Auch ein heutiger Botaniker würde wohl Mühe haben, sähe er *Salvinia* zum ersten Mal, diese anhand von vegetativen Merkmalen als Farn zu erkennen. Diese Schwierigkeit wird aufgehoben, wenn wir die generativen Teile betrachten. Unter bestimmten Umweltbedingungen nämlich werden neben den Unterwasserblättern sporenbildende Teile entwickelt, sogenannte Sporokarprien, die in traubigen oder ährigen „Ständen“ angeordnet sind, die übrigens als ein Teil des Unterwasserblattes ins Wasser eingetaucht sind (Fig. 5a). An diesen Ständen unterscheiden wir zwei Typen von Sporokarprien, die Megasporokarprien, die zu 1–2 (gelegentlich auch mehreren) an der Basis stehen, und die Mikrosporokarprien, die (meist in grösserer Anzahl) sich über den Megasporokarprien entwickeln. Die Megasporokarprien enthalten Megasporangien, die Mikrosporokarprien Mikrosporangien; gerade die Sporangien sind es, die den Farncharakter der Pflanze am besten dokumentieren. Einige Pteridologen deuten die Sporokarprienwand als umgewandelten Schleier. Sie weisen darauf hin, dass es bei den Hautfarnen z.B. krugförmige Schleier gebe, die den Sorus weitgehend umgeben.

In den Megasporangien werden zwar 8 Sporenmutterzellen angelegt, es kommt aber nur eine einzige Spore zur Ausbildung; diese wird sehr gross und ist von einer körnig-blasigen Schicht umgeben, einem speziell differenzierten Perispor (Fig. 5b).

Die Mikrosporangien ihrerseits enthalten bei Reife 32 (bei den südamerikanischen Arten) oder 64 (bei *S. natans*) Sporen, sie sind

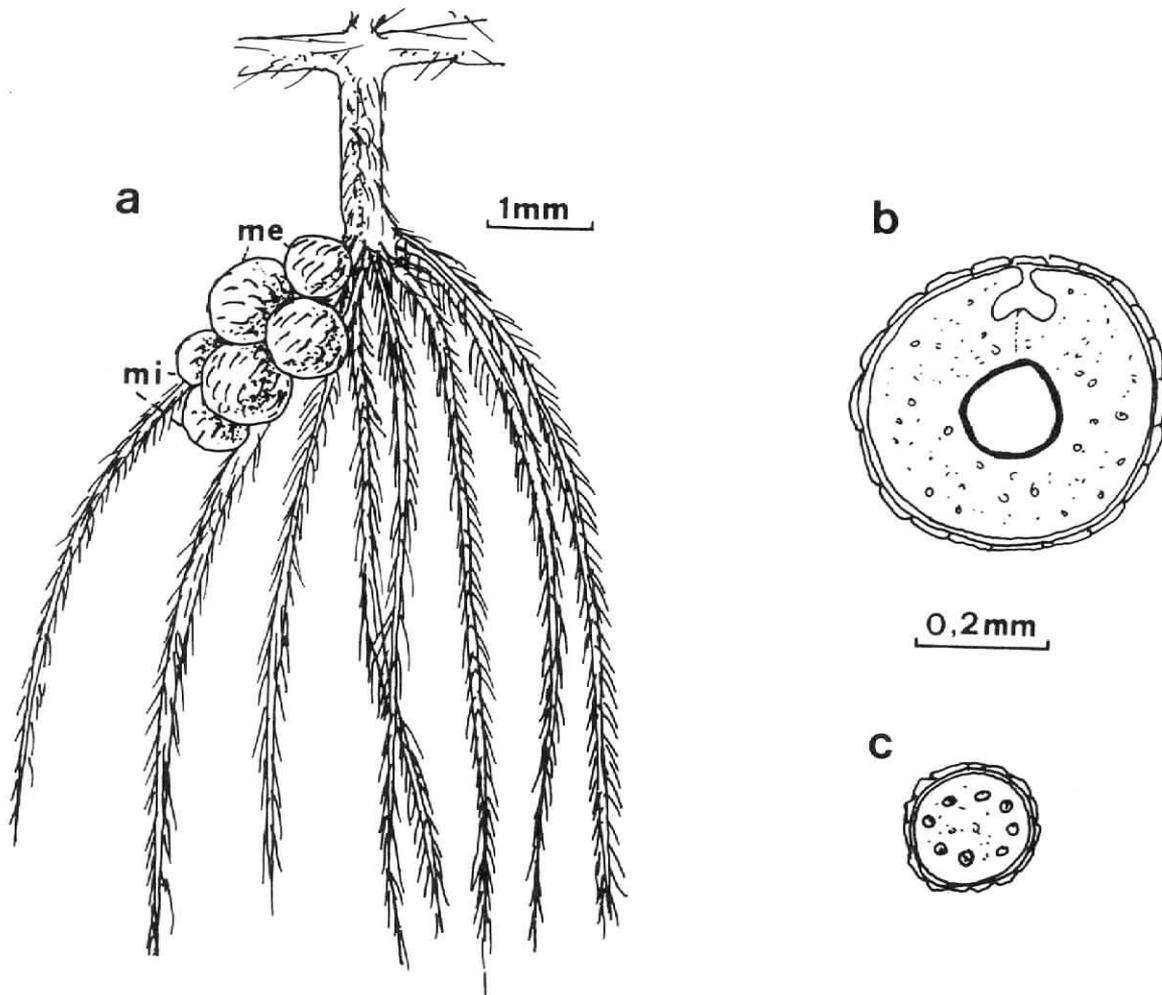


Fig. 5.

a) Unterwasserblatt von *Salvinia biloba* mit Sporokarpn (me: Megasporokarp, mi: Mikrosporokarp).

b) Megasporangium mit einer Megaspore im Innern (Querschnitt).

c) Mikrosporangium mit Mikrosporen im äusseren Teil der Massula (Querschnitt).

ebenfalls in eine schaumige Masse eingebettet (Massula) (Fig. 5c). Mega- und die Mikrosporen bleiben bis zur Keimung im Sporangium eingeschlossen.

#### *Generationswechsel* (Fig. 6)

Der Generationswechsel bei der Gattung *Salvinia* ist bis jetzt nur bei *S. natans* bekannt gewesen und bei dieser Art auch gut untersucht (PRINGSHEIM, 1863, BELAJEFF, 1898, YASUI, 1911). Mir ist es kürzlich gelungen, diesen auch bei zwei tropischen Arten, *S. sprucei* Kuhn und *S. biloba* Raddi, beobachten und studieren zu können. Die Untersuchungen sind noch im Gange und weitere Ausführungen werden später an anderer Stelle veröffentlicht werden.

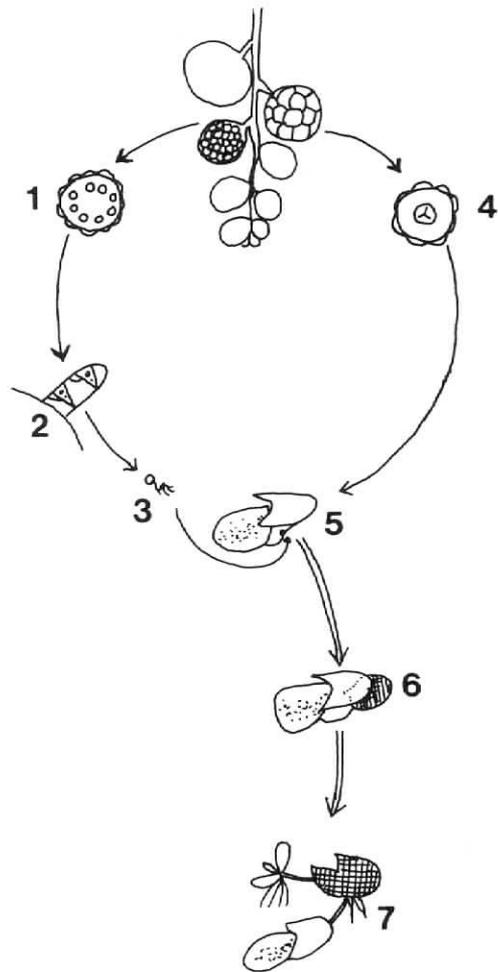


Fig. 6. Lebenszyklus von *Salvinia natans*.

- 1 Mikrosporangium.
- 2 Mikroprothallium mit zwei „Antheridien“.
- 3 Spermatozoid.
- 4 Megasporangium.
- 5 Megaprothallium. Archegonium mit Eizelle befindet sich auf der Unterseite. Flacher, halbmondförmiger Teil auf der Oberseite.
- 6 Aus Megaprothallium herauswachsender Sporophyt (schraffiert).
- 7 Sich entwickelnder Sporophyt. Unterhalb des schildförmigen „ersten Blattes“ entsteht der eigentliche Spross.

Aus den Mikrosporen wachsen sehr reduzierte, männliche Vorkeime aus, die Mikroprothallien, die nur zwei antheridienähnliche Teile entwickeln. Pro „Antheridium“ werden dabei 4 Spermazellen gebildet. Die Prothallien treten an bestimmten Stellen zwischen den Sporangiumwänden an die Oberfläche, sie bleiben aber immer mit dem Sporangium verbunden und sind nicht grün. Die Makrospore erzeugt ein (1–2 mm grosses grünes) Megaprothallium, das aus dem Sporangium herauswächst und zuletzt kissenförmig aussieht. Die Oberseite ist mehr oder weniger halbmondförmig. Neuere Untersuchungen (SCHNELLER, 1976), die sich übrigens bei den laufenden Untersuchungen bestätigt haben, zeigten, dass die Lage des Megaprothalliums in allen – auch modernen – Handbüchern verkehrt abgebildet ist, ein Fehler, der wohl im letzten Jahrhundert gemacht wurde und dann von Buch zu Buch kritiklos übernommen wurde. Die Archegonien sind also in Tat und Wahrheit wie bei den übrigen Farnen auf der Unterseite des Prothalliums. Solange keine Befruchtung stattfindet, werden weitere Archegonien ausgebildet. Sporangium und Prothallium bleiben übrigens auch weiterhin verbunden.

Aus der befruchteten Eizelle entwickelt sich zuerst ein einziges blattförmiges Organ (mit Spaltöffnungen auf der Oberseite), an seiner Unterseite entsteht ein eigentlicher Vegetationspunkt, aus dem dann in der Folge die üblichen, bekannten Blattquirle hervorgehen.

### *Salvinia molesta* – Verbreitungsgeschichte, Ursprung und Probleme

Molesta heisst auf deutsch lästig. Dieser Name kommt nicht von ungefähr. Ein Beispiel: Der Lake Kariba ist ein künstlicher Stausee im Zambesigebiet (Zimbabwe, Zambia). Er wurde in den fünfziger Jahren erstellt. Im Jahre 1958 wurde *S. molesta* erstmals auf dem See beobachtet. 1963 waren 1'000 km<sup>2</sup> (Gesamtfläche des Sees ca. 4'500 km<sup>2</sup>) mit *Salvinia*-Matten überwachsen. Es bildeten sich z.T. recht dichte Flächen, die 20–30 cm dick waren, auf diesen Matten wuchsen dann gelegentlich auch höhere Pflanzen, etwa Gräser und sogar manchmal Sträucher. Schätzungen über den Mineralgehalt ergaben, dass in 750 km<sup>2</sup> *Salvinia*-Fläche etwa 6'000 t N, 310 t P, 12'300 t Na und 5'000 t Ca enthalten sind. Der Lake Kariba ist nur ein Beispiel für viele ähnliche Erscheinungen in künstlichen Gewässern der Tropen.

*S. molesta* hat eine erstaunliche, phänomenale Verbreitungsgeschichte (Fig. 7). Die Pflanze stammt aus Südamerika, man hatte dies zwar schon immer vermutet, aber erst vor kurzem gelang es FORNO & HARLEY (1979), das natürliche Vorkommen in Brasilien zu bestätigen. (Cytologische Untersuchungen südamerikanischen Materials,

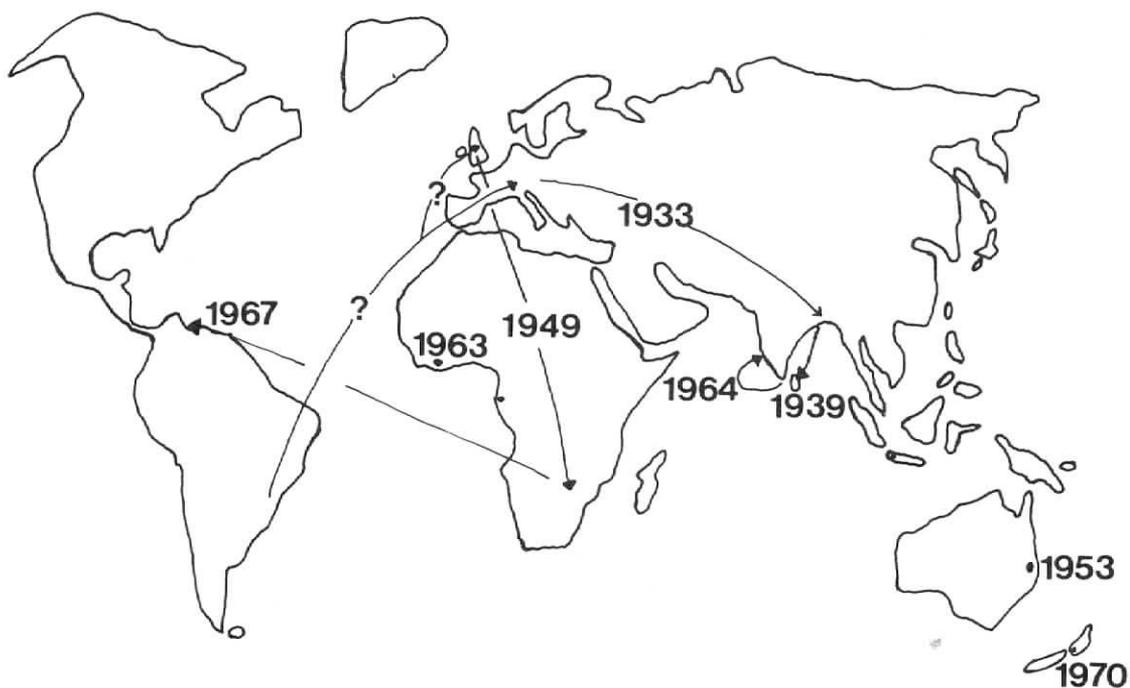


Fig. 7. Daten zur Verbreitungsgeschichte von *Salvinia molesta*.

die ich vornehmen konnte, stützen die Befunde eindeutig.) Man hatte auch eine Zeitlang vermutet, sie könnte in Kultur entstanden und dann „entwichen“ sein. Die moderne Geschichte der Ausbreitung begann wohl, als man merkte, wie anspruchslos *S. molesta* in Kultur ist. *S. molesta* diente anfänglich – so nimmt man an – als Anschauungsmaterial für den Unterricht, vielleicht auch als Aquariumpflanze. Sie muss nach dem ersten Weltkrieg aus Südamerika nach Deutschland, vermutlich nach München, gelangt sein, wo der Botaniker R. Herzog mit der Gattung arbeitete. 1933 sandte man Pflanzen nach Calcutta; von Calcutta kam *S. molesta* 1939 nach Ceylon, wo man sie ebenfalls für den Unterricht verwenden wollte. Hier aber war die Kontrolle nur nachlässig, so dass die Art entwich und sich sehr schnell auszubreiten begann. Schon nach wenigen Jahren wurde sie zum Problem, vor allem in den Kanälen in Küstennähe. 1964 begann der Eroberungszug in Südindien. Eine andere Einwanderungswelle erfolgte über England, von hier aus erreichte die Pflanze 1949 Afrika (Zambesi-Fluss) und ev. auch 1953 Australien. Sie ist nun in vielen tropischen Ländern der ganzen Welt ein ernsthaftes Problem geworden. Soviel man bis heute weiss, ist die Verbreitung einzig vegetativ, d.h. durch Vervielfachung der Sprosse. Es müsste sich demnach also um ein einziges millionen- und abermillionenfach-vervielfältigtes Individuum handeln. Dass eine Vermehrung über Sporen unwahrscheinlich ist, ergab sich auch aus der cytologischen Untersuchung. LOYAL und GREWAL (1966) haben nämlich gezeigt, dass es sich um eine Hybride handeln muss. Die Pflanze ist pentaploid ( $2n=45=5x$ , also 5 mal Basischromosomensatz), die Meiose (und Sporenbildung) ist unregelmässig. Eigene Untersuchungen an Pflanzen aus Südindien, Kenya, Lake Kariba und neuerdings auch Südbrasilien (Curitiba-Umgebung) haben die Resultate von LOYAL und GREWAL bestätigt (unveröff. Daten). Ob die ungeheure Vermehrung tatsächlich nur vegetativ ist, bleibt immer noch nicht ganz geklärt. Eine apomiktische Vermehrung über unreduzierte Makrosporen z.B. wäre denkbar. Bis heute wissen wir gar nichts darüber, wie *S. molesta* entstanden sein könnte. Die Suche nach möglichen Vorfahren brachte neue Überraschungen. Ein Kandidat, nämlich *S. herzogii* de la Sota, erwies sich ebenfalls als Hybride, in diesem Fall als eine heptaploide ( $2n=63=7x$ , 7 mal Basischromosomenzahl), SCHNELLER (1980). Auch in der *S. minima*-Gruppe, die noch genauer untersucht werden müsste, zeigten sich Hybriden (unpubl.). Ich glaubte schon, dass vielleicht die Ausgangsformen nicht mehr existierten, und dass diese Hybriden dank ihrer Lebensfähigkeit lange Zeiten überdauern konnten.

Erst die neuen Befunde über *S. sprucei* und *S. biloba* zeigten dann doch, dass auch normal sexuelle Arten in Südamerika vor-

kommen. *S. biloba* scheint meines Erachtens ein möglicher Elter von *S. molesta* zu sein, *S. sprucei* jedoch ist morphologisch recht verschieden. Kreuzungsversuche, die eben in Angriff genommen wurden, werden wohl etwas mehr Klarheit in die Probleme bringen. Es ist sicher wichtig, die *S. auriculata*-Gruppe und auch die *S. minima*-Gruppe noch genauer und detaillierter zu untersuchen. Wir stehen erst am Anfang.

### *Zusammenfassung und abschliessende Bemerkungen*

Die Gattung *Salvinia* ist mit ca. 12 Arten in biologischer, ökologischer und systematischer Hinsicht sehr interessant. Sie hat sich vor allem durch die sehr aggressive Art *S. molesta* in den letzten Jahrzehnten weltweit verbreitet.

Die biologischen und systematischen Kenntnisse allerdings sind noch sehr spärlich. Vor allem die südamerikanischen Taxa – Südamerika bildet heute wohl eindeutig das Zentrum der Gattung – lassen noch viele Fragen offen. Ueber den Lebenszyklus z.B. wissen wir mit Ausnahme von *S. natans* noch sehr wenig. Erst kürzlich zeigte sich, dass *S. sprucei* und *S. biloba* sexuelle Arten sind, und ihre Geschlechtsgeneration konnte untersucht werden (SCHNELLER, in Bearbeitung). *S. molesta*, *S. herzogii* und ev. Vertreter der *S. minima*-Gruppe erwiesen sich als Hybriden. Ueber ihren Ursprung wissen wir noch nichts. Das Auffinden sexueller Arten erlaubt nun, Kreuzungsversuche durchzuführen, die möglicherweise weiterhelfen. Dies sind jedoch erst bescheidene Anfänge, die Artengruppen von *S. auriculata* und *S. minima* müssen jedenfalls noch viel eingehender studiert werden. Erst dann erfahren wir vielleicht auch etwas über den Ursprung von *S. molesta* und den anderen Hybriden.

Die *Salvinia*-Plage in den Tropen ist damit natürlich nicht gelöst, sie bleibt heute noch sehr aktuell. Die Auswirkungen, die zukünftige Entwicklung und die Bekämpfung stehen nach wie vor zur Diskussion. Es würde sich vielleicht lohnen, sich darüber Gedanken zu machen, ob eine Pflanze mit solch raschem Wachstum nicht zur Energiegewinnung einzusetzen sei (Biogas). An gewissen Stellen in den Tropen scheint übrigens die erste aggressive Phase abzuklingen, vielleicht ergibt sich nach einer gewissen Erfolgs-Periode eine natürliche Regulation.

### *Verdankungen*

Herrn Urs Jauch und Herrn Prof. Dr. H.R. Hohl vom Institut für Pflanzenbiologie danke ich, dass sie es mir ermöglichten, *Salvinia* mit dem Raster-Elektronenmikroskop zu beobachten. Die Untersuchungen waren vor allem aufschlussreich für die Verteilung der Wachsschichten sowie für den Bau der Haare. Herrn Prof. Dr. K.U. Kramer danke ich für die Durchsicht des Manuskriptes.

## LITERATUR

- ADANSON M., 1763. Les Familles des Plantes II. Paris.
- BELAJEFF W., 1898. Ueber die männlichen Prothallien der Wasserfarne (Hydropterides). Bot. Zeitung 56: 141–194.
- BONNET, A.L.M., 1955. Contribution à l'étude des Hydroptéridées. Recherches sur *Salvinia auriculata*. Aubl. Ann. Sci. Nat. Bot. 16: 529–603.
- COOK C.D.K., 1978. The Hippuris Syndrome, in H.E. Street (ed.), Essays in Plant Taxonomy – Acad. Press.
- CROXDALE J.G., 1978. *Salvinia* leaves I. Origin and early differentiation of the floating and submerged leaves Canad. J. Bot. 56: 1982–1991.
- CROXDALE J.G., 1979. *Salvinia* leaves II. Morphogenesis of the floating leaf. Canad. J. Bot. 57: 1951–59.
- CROXDALE J.G., 1981. *Salvinia* leaves III. Morphogenesis of the submerged leaf. Canad. J. Bot. 59: 2065–72.
- FORNO I.W. and HARLEY K.L.S., 1979. The occurrence of *Salvinia molesta* in Brazil. Aquat. Bot. 6: 185–187.
- LINNÉ C., 1742. Genera plantarum, Lugdunum Batavorum.
- LINNÉ C., 1753. Species plantarum II. Holmiae.
- LOYAL D.S. and GREWAL R.K., 1966. Cytological study on sterility in *Salvinia auriculata* Aublet with a bearing on its reproductive mechanism. Cytologia 31: 330–338.
- MICHELI P.A., 1729. Nova Plantarum Genera. Florentiae.
- PRINGSHEIM N., 1863. Zur Morphologie der *Salvinia natans*. Jahrb. wiss. Bot. 3: 484–541.
- SCHNELLER J.J., 1976. The position of the megaprothallus of *Salvinia natans*. Fern Gaz. 11 (4) 217–219.
- SCHNELLER J.J., 1980. Cytotaxonomic investigations on *Salvinia herzogii* de la Sota. Aquat. Bot. 9: 279–283.
- YASUI K., 1911. On the life history of *Salvinia natans*. Ann. Bot. 25: 469–483.

## Literaturbesprechung

- T. Reichstein. *Hybrids in European Aspleniaceae (Pteridophyta)*. Botanica Helvetica 91: 89–139; 1981.  
Kommissionsverlag Krypto (F. Flück-Wirth), CH-9053 Teufen.  
Preis (für den ganzen Band) Sfr. 70.-.

Den bedeutenden Fortschritt, den die Farn cytologie in den letzten dreissig Jahren erzielt hat, verdanken wir weitgehend den grundlegenden Arbeiten der britischen Botanikerin Irene Manton. Es ist erfreulich, dass die vorliegende, bedeutende und umfassende Arbeit dieser „grossen Dame“ der Pteridologie gewidmet ist. Die Aspleniaceen zählen zu den in Europa wohl am besten untersuchten Farnfamilien. Es hat sich schon früh erwiesen, dass in der Erforschung des Ursprungs der Arten und der verwandtschaftlichen Beziehungen die Analyse von Hybriden eine bedeutende, ja zentrale Stellung einnimmt.

Prof. T. Reichstein ist einer der besten Kenner der europäischen Asplenien. Die Arbeit ist in Zusammenhang mit der Neubearbeitung der Illustrierten Flora von Mitteleuropa (G. Hegi) entstanden. Sie stellt eine wesentliche Ergänzung zu den in dieses Florenwerk aufgenommenen Daten dar. In den einleitenden Kapiteln gibt der Autor dem Leser wertvolle und wichtige Auskunft über die Fragen, was eine Hybride sei, und woran wir sie erkennen. Besonders aufschlussreich finde ich auch die Kapitel über die verschiedenen Möglichkeiten von Hybridbildung. Dabei wird einmal mehr bewusst gemacht, wie bedeutend die cytotaxonomischen Untersuchungen in diesem Zusammenhang sind.

Die Liste der europäischen Arten der Aspleniaceen enthält Angaben über das Ausgangsmaterial wie etwa Typuslokalität, Verbreitung und Genomformel (soweit dies möglich ist). Der Autor fasst die Gattung *Asplenium* sehr eng und trennt davon *Ceterach*, *Phyllitis*, *Phyllitopsis* und *Pleurosorus* ab. Es sind zwar meist auffallende aber doch wenige morphologische Merkmale, die diese voneinander unterscheiden lassen. Man könnte hier allerdings fragen, ob nicht gerade auch die Kreuzbarkeit für eine Zusammenfassung in eine einzige Gattung *Asplenium* spricht.

Zur raschen Übersicht über die bekannten Asplenien-Hybriden dient ein Dreieckschema (Fig. 4, S. 104). In der Folge werden diese angeführt; zu jeder finden sich wichtige Angaben über die Publikation, den Fundort, die Typuslokalität sowie über cytotaxonomische Befunde (soweit bekannt). Der Autor beschreibt sieben neue *Asplenium*-Hybriden (Appendix I). Ergänzend sind noch neueste cytologische Resultate nachgeführt (Appendix II). Die Arbeit ist zudem mit einer Fülle von bis jetzt unveröffentlichten Daten versehen.

Der nützliche alphabetische Index (S. 133/134) weist einen kleinen Mangel auf, es fehlt die Angabe der Figuren. Dieser Mangel wird behoben werden, die Ergänzungen nämlich werden im nächsten Band der Botanica Helvetica veröffentlicht werden. Die Abbildungen (Umriss) sind sehr gut, es ist erfreulich, dass es so viele sind.

Man kann wohl kaum ermessen, wieviel Zeit in diese Arbeit gelegt wurde. Das grosse Literaturverzeichnis illustriert das wohl deutlich. Wenn man dann zusätzlich sieht, bei wievielen Arbeiten der Autor selbst mitgewirkt hat!

Dem Farnfreund, der sich mit den Aspleniaceen befassen möchte, kann diese Veröffentlichung nur empfohlen werden.

*J. Schneller*

## *Nachruf* *D.E. Meyer (1926–1982)*

Aus Berlin erreicht uns die Nachricht, dass dort kürzlich unerwartet der 1926 geborene, bekannte deutsche Farnspezialist Dr. Dieter E. Meyer verstorben ist. Er war Oberkustos am Herbar des Botanischen Museums in Dahlem und betreute speziell die sehr wertvolle dortige Farnsammlung.

Besonders bekannt ist er geworden durch seine zahlreichen biosystematischen Arbeiten über Farne, speziell über *Asplenium* und verwandte Gattungen. Seine Doktordissertation „Untersuchungen über Bastardierung in der Gattung *Asplenium*“ erschien 1952 in der „Bibliotheca Botanica“, Bd. 123; danach folgten die Reihen „Zur Zytologie der Asplenien Mitteleuropas“ (1–29) (1957–62) und „Ueber neue und seltene Asplenien Europas“ (1–6) (1962–69), sowie andere wertvolle Arbeiten. Seine letzte, sehr ausführliche, im Selbstverlag erschienene Arbeit befasste sich ausschliesslich mit dem interessanten Gattungsbastard *Phyllitis hybrida* (D.E. Meyer: *Phyllitis hybrida*. Berlin 1981. 112 S.).

Allen auswärtigen Farnspezialisten, die Berlin besuchten, wird er durch seine Hilfsbereitschaft und Liebenswürdigkeit in Erinnerung bleiben; er kannte sich sehr gut aus in der höchst umfangreichen Farnsammlung des Berliner Herbars und hatte sich u.a. auf die Identifizierung von Handschriften auf alten Herbaretiketten spezialisiert. Seine Interessen waren vielseitig, doch hatte er kaum Freunde und war eine verschlossene Persönlichkeit. Im Zusammenhang mit der Biosystematik der europäischen Asplenien wird sein Werk immer wieder erwähnt werden.

*K.U. Kramer*

