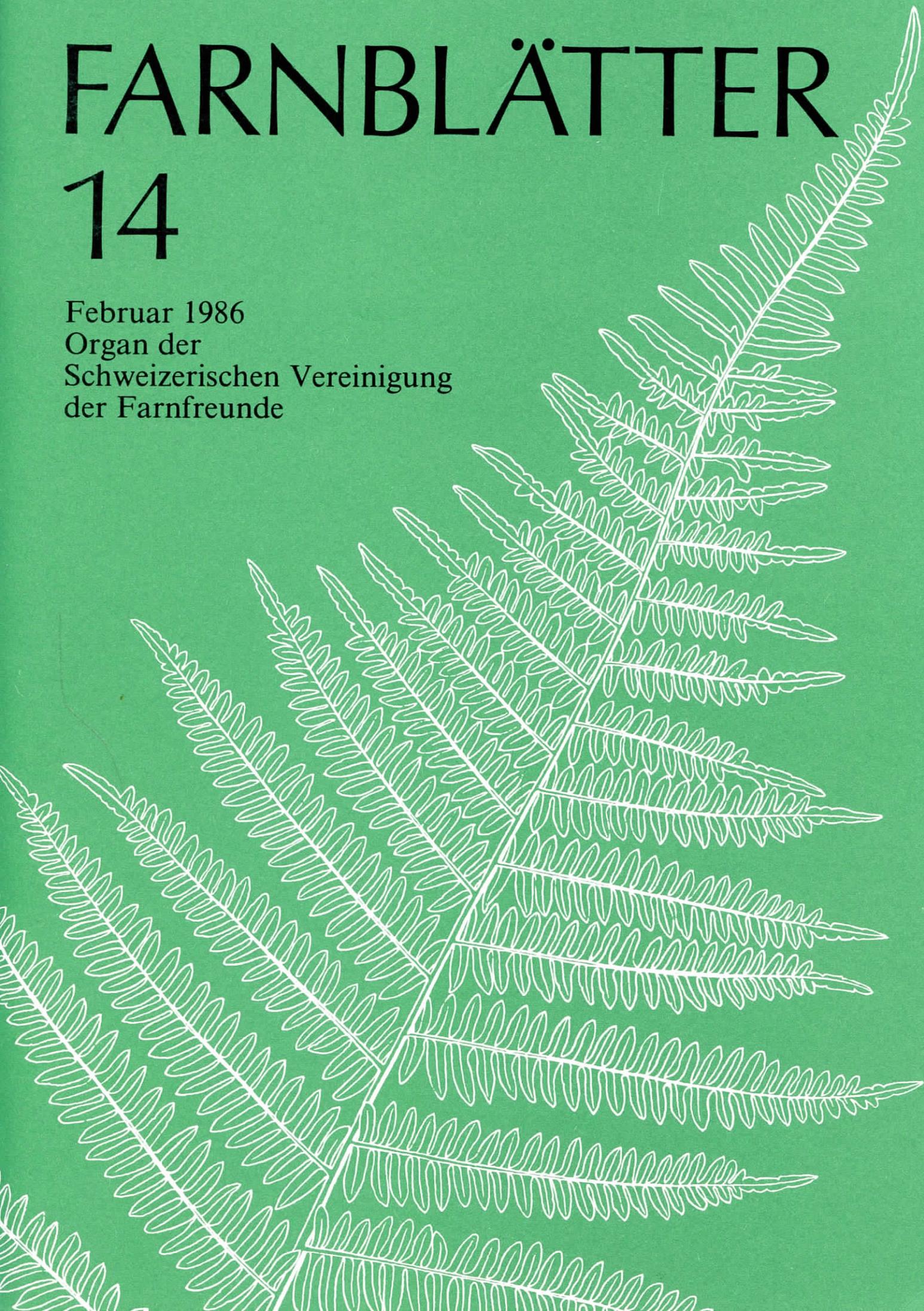


FARNBLÄTTER

14

Februar 1986
Organ der
Schweizerischen Vereinigung
der Farnfreunde



Unsere Adresse:

SCHWEIZERISCHE VEREINIGUNG DER FARNFREUNDE
(SVF)

Präsident ad interim:

Prof. Dr. K.U. Kramer
Inst. für systemat. Botanik
Zollikerstrasse 107
CH-8008 Zürich
Tel. (01) 2513670

Redaktor: Dr. Jakob Schneller

Botanischer Garten Zürich
Zollikerstrasse 107
CH-8008 Zürich
Tel. (01) 2513670

Satz: Interlingua TTI Ltd., East Grinstead, England

Druck: Bernina Druck, Zürich

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

Autökologische Untersuchungen an der Mauerraute (Asplenium ruta-muraria L.)

Barbara Suter und J.J. Schneller,
Institut für systematische Botanik, Zollikerstrasse 107,
CH-8008 Zürich

Einführung

Der Name Mauerraute (*ruta-muraria*) weist auf einen Standort hin, den dieser Farn schätzt. Mauern sind künstliche ökologische Nischen, die eng mit unserem Siedlungsraum verbunden sind. Die Pflanze ist dabei nicht wählerisch und schafft es, auch in den verkehrsreichsten Gebieten einer Stadt oder eines Dorfes zu überleben. Der ursprüngliche, natürliche Standort befindet sich allerdings in Rissen und Nischen vor allem kalkhaltiger Felsen.

Die Umweltbedingungen auf Mauern oder Kalkfelsen sind äusserst wechselhaft. Bei warmem, trockenem Klima, bei starker Einstrahlung erhitzt sich das Gestein in kurzer Zeit beträchtlich. Bei Abkühlung oder in Nächten tritt der Wärmeverlust ebenso rasch ein; die Temperaturschwankungen also können ganz erheblich sein. Die rasche Erwärmung hat zur Folge, dass vorhandenes Wasser sehr schnell verdunstet, nach kurzer Zeit schon tritt Trockenheit ein. Felsen- oder Mauerstandorte können das Wasser nicht binden, wie dies etwa Humuserde oder noch besser Tonerde tun. Auch bei Regen wird der grösste Teil des Wassers abfliessen und nur wenig wird in den Ritzen und Fugen oder in Moospolstern zurückgehalten. Pflanzen, die eine solche Nische besetzen, müssen, um überleben zu können, eine Reihe von Anpassungen entwickelt haben. Von einigen wird hier die Rede sein.

Sporenproduktion und Verbreitung

Fast alle Individuen von *A. ruta-muraria*, die untersucht wurden, besaßen viele fertile Wedel. Schon sehr früh — an Blättern juveniler Pflanzen bereits — entwickeln sich bei vielen Pflanzen Sporangien (Fig. 1). Alle auf diese kleinen Sporophylle folgenden Blätter sind dann fertil.



Fig. 1
 Juvenile Sporophylle mit
 Sori; jeweils drittes Blatt
 von drei verschiedenen
 Mauerrauten.

Bei den bei uns häufigen sommergrünen Arten, wie z.B. dem Wurmfarn u.a.m., ist die Sporenproduktion und damit auch die Hauptsporenverbreitung auf wenige Wochen im Jahr beschränkt. Anders ist dies bei der Mauerraute und bei weiteren Arten; sie produzieren und verbreiten Sporen während des ganzen Jahres, mit Ausnahme wohl der eigentlichen Kälteperiode.

A. ruta-muraria besitzt eine bis anhin unseres Erachtens nicht bekannte Eigenschaft. Sporangien, die im Herbst nicht mehr zur vollen Entwicklung gelangen, reifen im darauffolgenden Frühjahr vollständig aus und bilden keimfähige Sporen, wie im Versuch gezeigt werden konnte. Wie Sporen bei der Mauerraute verbreitet werden, war eine der Fragen, der wir besondere Aufmerksamkeit widmeten. Es lag nahe, anzunehmen, dass der Wind bei der Sporenverbreitung eine grosse Bedeutung besitze, wie dies ja für viele Farne bekannt ist. Um die Verteilung von Sporen in der Umgebung von Pflanzen zu studieren, wurden folgende Versuche gemacht. In unmittelbarer Nähe von zwei Pflanzen am natürlichen Standort wurden Sporenfallen entlang von acht in verschiedene Richtung weisenden Radien aufgestellt (Fig. 2).

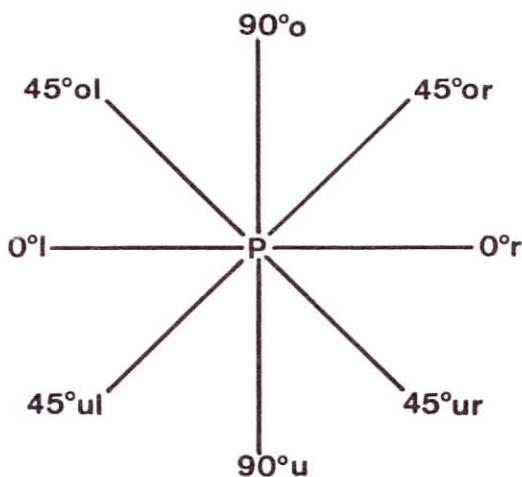


Fig. 2
 Schematische Darstellung zum
 Sporenverbreitungsversuch, mit
 Angabe der Richtungen, in welchen
 Sporen gesammelt wurden.
 P = Pflanze, o = oben, u = unten,
 l = links, r = rechts.

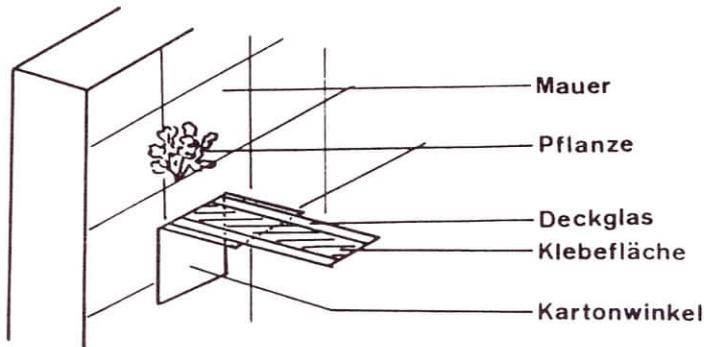


Fig. 3
Sporenauffangvorrichtung
im Detail.

Die Auffangvorrichtung für Sporen bestand aus Deckgläsern, die mit beidseitig klebender Folie versehen wurden, pro Deckglas ergab dies eine Fläche von 5.5 cm². Da ja Mauerrauten meist an senkrechten Felswänden oder Mauerflächen wachsen, war es nötig, die Deckgläser auf besondere Weise zu befestigen. Sie wurden auf Kartonwinkel geklebt, diese Winkel dann mit Klebband am Felsen oder an der Mauer fixiert. Das Deckglas stand also senkrecht zur Wand mit der Klebfläche der Pflanze zugekehrt (Fig. 3, 4). Im Umkreis von 3 m wurden alle übrigen Mauerrauten entfernt oder mit Kunststoff-Folien abgedeckt. Die

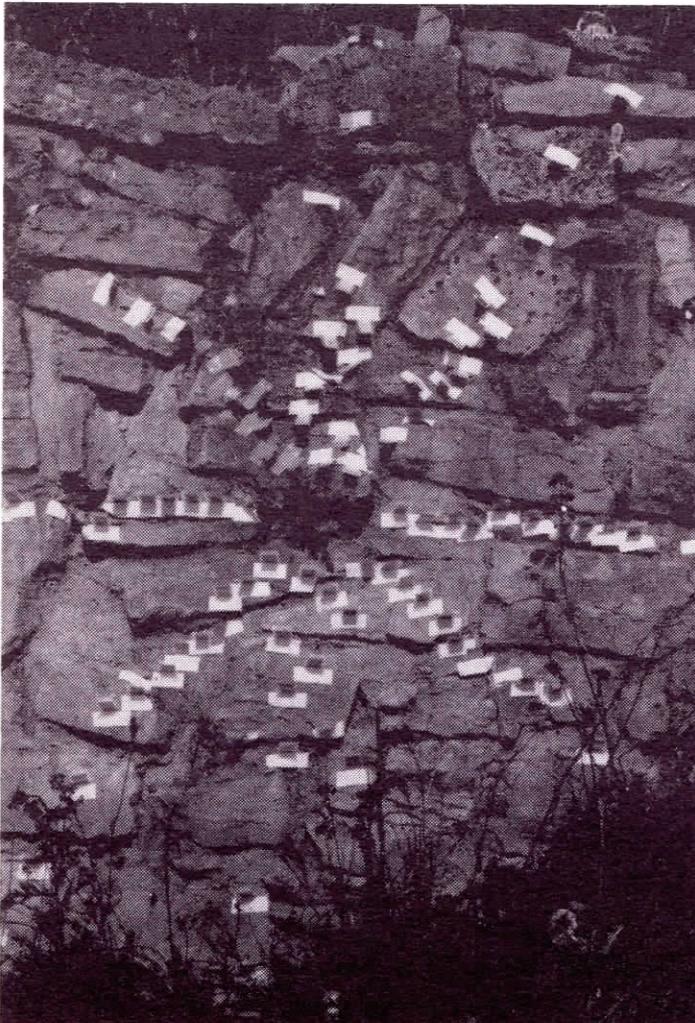


Fig. 4
Beispiel eines Versuches zur
Sporenverbreitung.
Standort: Mauer bei Ruine
Schenkenberg (bei
Thalheim, Kt. Aargau).

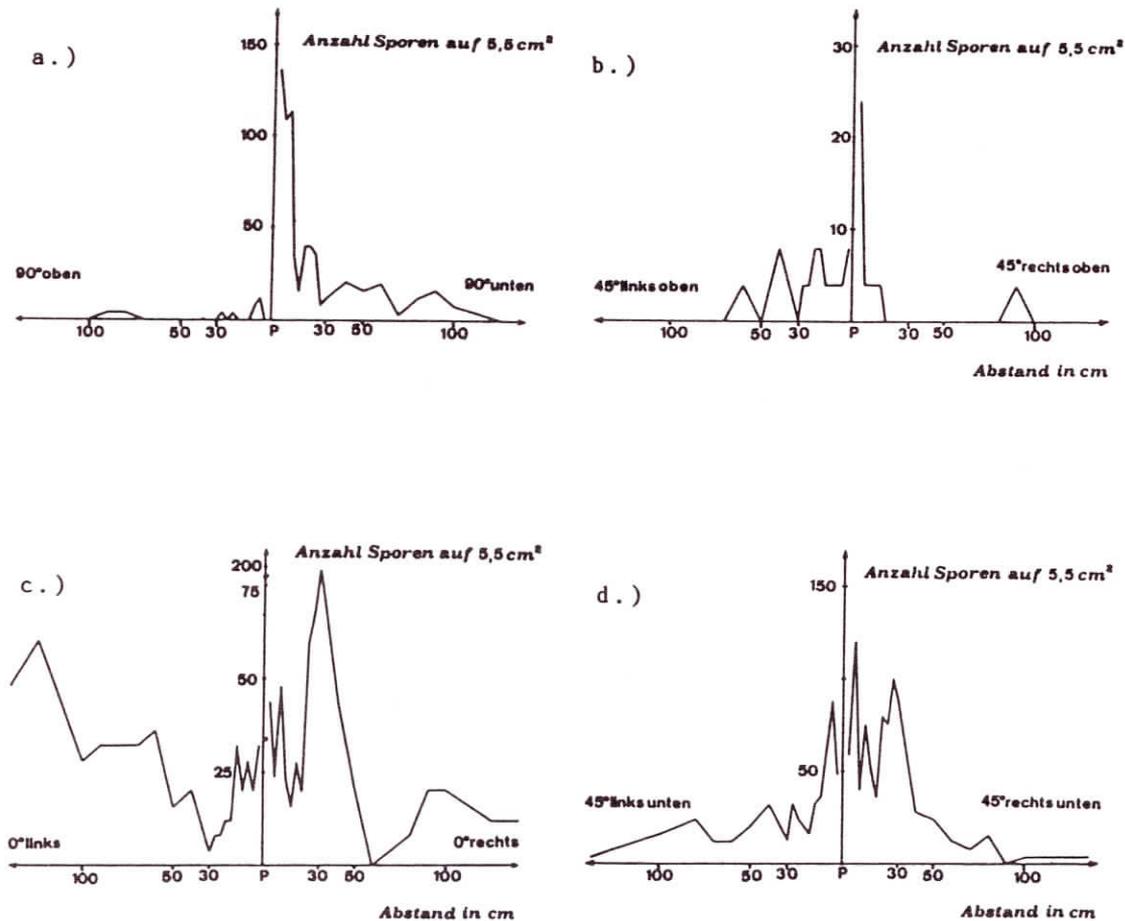


Fig. 5. Verteilung von Einzelsporen um eine Mauerraute (P). Versuch am Standort Schenkenberg (bei Thalheim, Kt. Aargau).

Versuche dauerten jeweils 3-4 Tage, während dieser Zeit herrschte trockenes, warmes Herbstwetter. Am Schluss der Versuche wurden die Klebflächen auf den Deckgläsern mit einem einseitig klebenden, durchsichtigen Band versehen, diese Deckgläser konnten nun im Labor mit dem Mikroskop untersucht werden, wobei jedoch nur ein Teil der gesamten Fläche von 5.5 cm² ausgewertet wurde. Die Resultate entsprechen weitgehend den Erwartungen; sie zeigen einmal mehr, dass auch bei sehr kleinen Verbreitungseinheiten, wie Sporen sie darstellen, die grösste Zahl in die unmittelbare Umgebung verbreitet wird (Fig. 5). Dreiviertel aller registrierten Sporen befanden sich innerhalb eines Radius von 30 cm, die Mehrheit dieser wiederum innerhalb eines Radius von 10 cm. Ebenfalls den Erwartungen entsprach, dass die Klebbänder senkrecht über der Pflanze, aber auch waagrecht neben der Pflanze, viel weniger Sporen auffingen als jene, die unterhalb der Pflanze sich befanden. Am meisten Sporen sammelten sich auf Deckgläsern, die auf der Falllinie befestigt wurden. Diese Fangvorrichtungen zeigen natürlich nur, wie die Verteilung aussieht, wenn Sporen auf der Unterlage haften

bleiben. Dies trifft auf Mauern und Felsen für viele Stellen nicht zu, es gilt wohl nur für Vertiefungen und Ritzen. Dass Ritzen Sporen enthalten, konnte leicht gezeigt werden. Lockeres Fugenmaterial von verschiedenen Mauern mit *A. ruta-muraria* wurde für einige Zeit im Labor unter günstigen Feuchte- und Lichtbedingungen gehalten. In allen Proben entwickelten sich mehrere Vorkeime.

Wie bekannt, ist der erste Schritt der Sporenverbreitung mit einem aktiven Vorgang verbunden, nämlich der Schleuderwirkung des Anulus. Bei der Mauerraute werden die Sporen einzeln oder auch in Gruppen (mehrere zusammenhaftende Sporen) höchstens einige wenige Zentimeter weit vom Blatt weggeschleudert. Für die weitere Verbreitung sorgen dann Luftströmungen. Oft entleeren sich die Sporangien nicht vollständig, es bleiben einige Sporen zurück. Manche Sporen gelangen auf die Blattfläche und bleiben dort liegen. Es stellt sich nun die Frage, ob für die weitere Verbreitung dieser auf der Pflanze sich befindenden Sporen nicht ein anderes Medium, nämlich Wasser, eine Rolle spielen könnte. Um das abzuklären, wurden Versuchspflanzen an Mauer- und Felsstandorten ausgewählt, die gut reife Wedel besaßen. Die Pflanzen hatten während mehr als einer Woche keinen Regen gehabt. Sie wurden nun mit Wasser besprüht. Die sich bildenden Tropfen rannen an den Blattstielen zur Pflanzenbasis in der Mauer oder Felsritze, von wo sie mit einer Pipette wieder aufgesogen wurden. Die gesammelte Flüssigkeit wurde dann auf ein Filterpapier gegeben. Im Labor konnte festgestellt werden, dass tatsächlich bei allen Versuchen Sporen vorhanden waren (Fig. 6, Tab. 1).

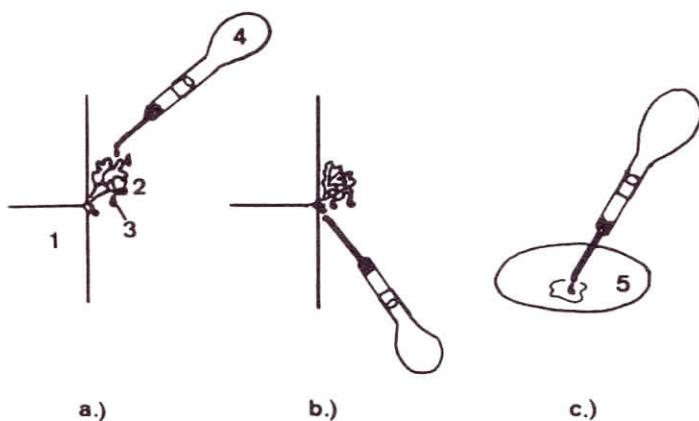


Fig. 6
Illustration zum Versuch
zur Sporenverbreitung
durch Wasser.
1) Mauer
2) Farnpflanze
3) Wassertropfen
4) Pipette
5) Filterpapier

Es sei nun versucht, die Resultate zur Sporenproduktion und -verbreitung im Hinblick auf die Anpassung an die besonderen (physikalisch stark beeinflussten) Standorte (Mauern, Felsen) zu besprechen. Die schon im Jugendstadium einsetzende und über die gesamte Vegetationsperiode dauernde Sporenproduktion weist darauf hin, dass es für diese extreme Standorte besiedelnde Pflanzenart nötig ist, einen recht

Tab. 1. Resultate zu den Versuchen: Sporenverbreitung durch Wasser

Experimente 1-3: Ganze Pflanze mit Wasser besprüht

Experimente 4-10: Einzelne Fiederchen mit Wasser besprüht

Anzahl Sporen pro Pflanze oder Wedel

<i>Exp.</i>	<i>Anzahl Sporen</i>	<i>Anzahl Anuli</i>	<i>Standort</i>
1	519	1	Mauer
2	ca. 1000	-	Mauer
3	797	-	Mauer
4	52	-	Mauer
5	30	-	Mauer
6	68	-	Mauer
7	153	-	Mauer
8	62	1	Felsritze
9	18	-	Felsritze
10	80	2	Mauer

grossen Anteil ihrer durch Photosynthese gewonnenen Stoffe in die nächste Generation zu investieren. Für die Erhaltung der Art scheint es also wichtig zu sein, dass an anderen ähnlichen Standorten neue Individuen entstehen. Da solche Stellen aber “dünn gesät” sind, ist der Sporenverlust sehr gross. Der grösste Teil der Oberfläche von Mauern oder Felsen ist für das Wachstum ungeeignet. Die meisten Sporen fallen, da die Pflanzen ja meist an senkrechten Flächen wachsen, (durch die Schwerkraft bedingt) an den Fuss der Mauern oder Felsen oder in seine unmittelbare Nähe. Sporen, die in die umliegende, in der Nähe von Mauern oder Felsen sich befindende Vegetation gelangen, sind ebenfalls verloren, da die Mauerraute einer Konkurrenz nicht gewachsen zu sein scheint, oder da sie nicht an diesem Standort gedeihen kann (darüber später mehr). Es bleiben also lediglich Risse, Ritzen und vertiefte Nischen übrig, in welchen die Pflanze gedeihen kann. Die Sporennahverbreitung durch den Wind “sorgt” nun sicher dafür, dass in unmittelbarer Nähe des schon besiedelten Standortes weitere ähnliche Nischen besetzt werden können, Ritzen, Risse in Mauern oder Felsen sind ja öfters relativ lang. Wie die Versuche zeigten, spielt jedoch neben dem

Wind auch Wasser eine allerdings in ihrem Ausmass schwer zu beurteilende Rolle bei Sporenverbreitung. Die Bedeutung für die Nahverbreitung ist aber vielleicht nicht gering, das Wasser dürfte auch beim Transport von Sporen von der unfruchtbaren Fels- oder Mauer Oberfläche weg an günstigere Stellen wirksam sein. Nach starken Niederschlägen kann sogar ein beweglicher Wasserfilm entstehen, der die Sporen in Ritzen oder Nischen schwemmt, wo das Wasser versickert, oder an die Basis der Mauer oder der Felswand transportiert. Es ist denkbar (wäre allerdings noch zu beweisen), dass durch die Wasserverbreitung auch weitere, entferntere Standorte derselben Mauer oder desselben Felsens, allerdings nur unterhalb der Elternpflanze, besiedelt werden könnten. Sporen können natürlich auch durch den Wind an entferntere Standorte gebracht werden, der Wind ermöglicht dann auch die Verbreitung oberhalb der Sporenquelle (Fig. 5). Nicht zu vernachlässigen ist sicher auch die Fernverbreitung über hunderte von Metern oder wohl auch über Kilometer. Relativ stark isolierte Mauern mit Mauerrauten sind öfters zu beobachten. Schliesslich sei noch eine Beobachtung erwähnt, nämlich die, dass Sporengruppen als mehr oder weniger feste Einheiten vorkommen (Synaptosporie). Auf die mögliche Bedeutung von Synaptosporie, die übrigens auch beim Wurmfarne beobachtet wurde (SCHNELLER 1975), weist KRAMER (1977) hin.

Sporenkeimung, Prothallien und Sexualität

Sporen keimen zu hohem Prozentsatz. Zwei Jahre alte Sporen keimen ebenso gut (wie Versuche zeigten). Wedel, die im Freien überwinterten und tiefen Temperaturen, aber auch starken Temperaturschwankungen ausgesetzt waren, enthielten Sporen, die sich in ihrem Keimverhalten nicht von frischen Sporen unterschieden. Sporen, die für eine Woche im Tiefkühlschrank gelagert wurden, blieben ebenfalls keimfähig. Es gelang jedoch nicht, Mauerrautensporen im Dunkeln zum Keimen zu bringen. Im Dunkeln belassene Sporen keimten dann allerdings, wenn die Kulturschalen ans Licht gebracht wurden.

Auch die Vorkeime sind trotz ihres delikaten Aufbaues winterhart und frostresistent, wie Beobachtungen zeigten. In Mauernischen konnten während des Winters und im Frühjahr mehrfach Prothallien gesehen werden, die völlig intakt und lebensfähig waren. Frosthärte jedoch scheint nicht allen physiologischen Stadien eigen zu sein, denn Prothallien aus Kulturen bei Zimmertemperatur sind nach zweistündiger Kälteeinwirkung (-15 Grad, Tiefkühlschrank) gering geschädigt, nach 2½ stündiger Behandlung bereits nicht mehr lebensfähig.

In Vorkeimkulturen (Mischung von Lauberde und Quarzsand) bilden junge Prothallien zuerst Antheridien, sie sind also vorerst männlich. Etwas später entwickeln sich dann auch Archegonien, wobei

weiterhin auch Antheridien entstehen. Wir beobachten also nun ein Zwitterstadium. Nach diesem können Vorkeime funktionell weiblich werden, es entwickeln sich keine weiteren Antheridien mehr, die älteren Antheridien sind nun leer.

Bei manchen Farnen beobachten wir, dass bei Prothallien der Antheridienbereich (zwischen oder in der Nähe der Rhizoide) und der Archegonienbereich (in der Nähe der Scheitelbucht) durch eine sterile Zone getrennt sind. Dies ist nur selten bei der Mauerraute zu sehen. Bei den meisten Zwitterprothallien berühren sich die beiden Gametangienbereiche oder überlappen sich sogar. Dies trifft vor allem für ältere Prothallien zu, junge Zwitterstadien zeigen meist noch eine Trennung der Bereiche. Es herrscht die Ansicht, dass zwischen der Lokalisation der Gametangien und der Art der Befruchtung eine Beziehung bestehe. Danach müsste bei *A. ruta-muraria* Selbstbefruchtung eine Rolle spielen. Ob überhaupt Selbstbefruchtung zur Bildung von Nachkommen führt, kann mit einfachen Versuchen gezeigt werden. Einer Mischkultur wurden 40 Prothallien entnommen und einzeln in kleine Kulturschalen gebracht. Entstehen nun Sporophyten, so nur dank Selbstbefruchtung. Nach drei Monaten Versuchsdauer entwickelten sich bei 37 Prothallien Sporophyten (bei 92,5% also). Alle diese Sporophyten wuchsen normal, und es war kein Unterschied zu solchen zu sehen, die in Mischkulturen entstanden waren.

Wieweit die Antheridienbildung fördernde Substanzen (Antheridiogene) bei der Mauerraute vorkommen, wurde nicht genau untersucht. Eine Beobachtung immerhin sei erwähnt, die vermuten lässt, dass Antheridiogen vorkommt. In der Nähe eines älteren, zwittrigen Prothalliums befanden sich eine grössere Anzahl von sehr kleinen Prothallien, die schon Antheridien besaßen (Fig. 7).

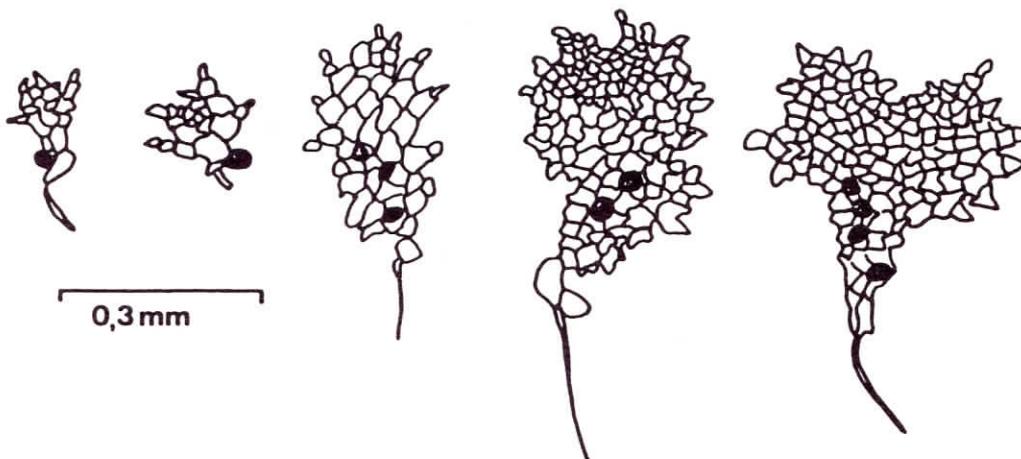


Fig. 7. Junge, antheridientragende Prothallien, die in unmittelbarer Nähe eines älteren, weiblichen Prothalliums wuchsen (aus Versuch im Labor).

Welche Bedeutung könnten die erwähnten Resultate und Beobachtungen haben? Die Sporenkeimfähigkeit, die auch unter Einfluss von sehr unterschiedlichen Bedingungen (Temperatur, Kälte, Trockenheit) erhalten bleibt, ist für eine Pflanze wie die Mauerraute sicher wichtig. Der Sporenverlust ist beträchtlich, und nur ein äusserst kleiner Bruchteil gelangt an potentielle Standorte. Da in Felsritzen und Mauernischen nicht immer ideale Keimungsbedingungen vorliegen dürften, scheint es "sinnvoll", dass die Sporen auf günstige Momente "warten" können. Dunkelkeimung wäre wohl eher ein Nachteil, es entstünden Protone-mata an Stellen (in Ritzen und Fugen), die kein oder zu wenig Licht erhalten. Dass auch die Prothallien sehr widerstandsfähig sind, überrascht vielleicht auf den ersten Moment; schon KAPPEN (1965) konnte zeigen, dass die Vorkeime auch anderer Farnarten Frost und auch Trockenheit gut widerstehen können. Dass es bei der Mauerraute so ist, passt gut, denn die Standortsbedingungen sind, wie ja im vorigen Kapitel gezeigt wurde, sehr wechselhaft. Allerdings scheint die Anpassung an Kälte in der Natur von der Jahreszeit und vom physiologischen Zustand abzuhängen. Über einen eventuellen Zusammenhang zwischen Trockenheits- und Kälteresistenz müssten weitere Untersuchungen gemacht werden. Die Mauerraute besitzt weitgehend die Fähigkeit zur Selbstbefruchtung. Die Entwicklung und Anordnung der Gametangien lassen sich so deuten, dass sie eine Selbstbefruchtung ermöglichen und erleichtern. Es ist allerdings nicht bekannt, wieweit in der Natur tatsächlich (intragametophytische) Selbstbefruchtung vorkommt. Der Kulturversuch zeigt immerhin, dass keine genetischen Barrieren oder Inkompatibilität vorhanden sind, die einer Selbstbefruchtung entgegenwirken. Argumentiert man wieder von der Ökologie der Pflanze aus, so ist es einleuchtend, dass eine Besiedelung der sehr speziellen und "dünn gesäten" Standorte über eine einzige Spore von Vorteil ist. Die Konsequenz einer hohen Selbstbefruchtungsquote heisst allerdings eine geringere genetische Variabilität.

Sporophytenentwicklung und Ökologie

Polyembryonie ist bei Farnen nicht häufig zu beobachten, sie kommt aber dennoch da und dort vor (BUCHHOLZ 1922). Bei einigen Mauerrauten-Gametophyten aus den Kulturen und auch aus der Natur konnten wir Polyembryonie feststellen (Fig. 8). Unserer Ansicht nach aber handelt es sich wohl um ein eher seltenes Phänomen.

Es lässt sich nicht sagen, ob der Polyembryonie eine Bedeutung zukommt. Immerhin wäre denkbar, dass durch mehrere, nahe beieinander stehende Pflanzen der geeignete Standort (der ja nur selten vorhanden ist) besser genutzt wird. Allerdings könnte man auch

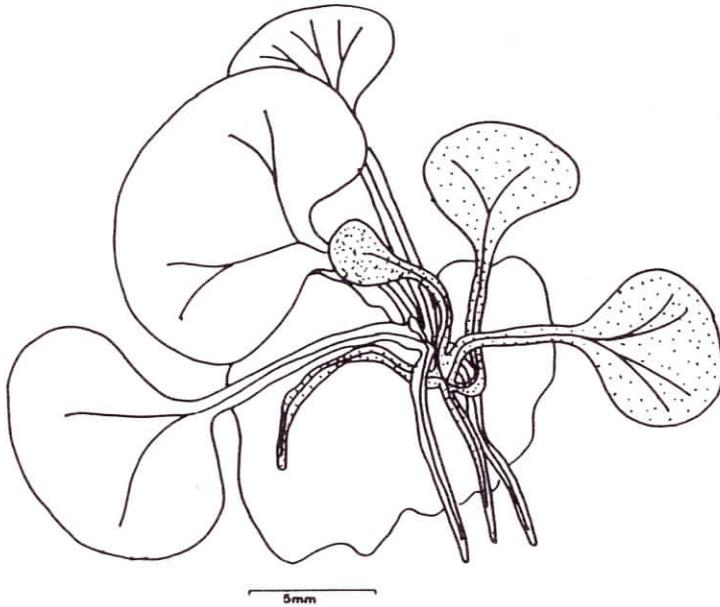


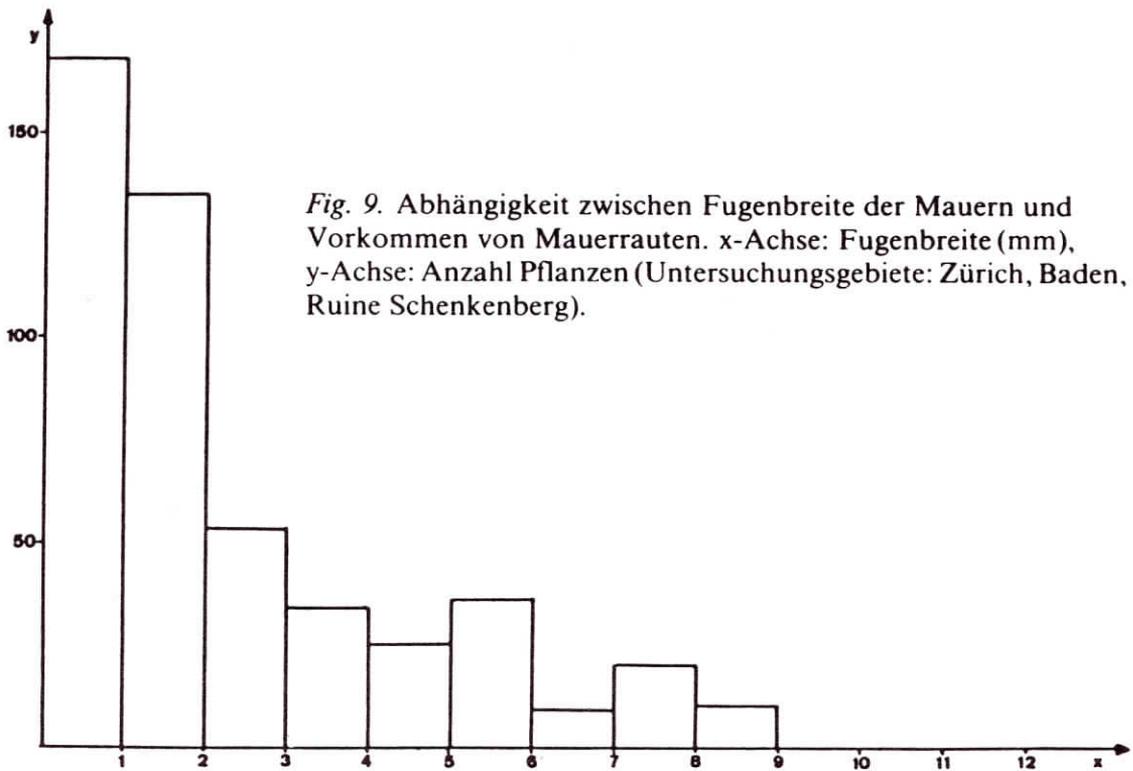
Fig. 8
Prothallium vom natürlichen
Standort mit zwei jungen
Sporophyten
(Polyembryonie).

vermuten, dass zwischen zwei so eng benachbarten Sporophyten Konkurrenz zu erwarten sei.

Hitze, Frost und Trockenheit vermögen die Sporophyten von *A. ruia-muraria* an natürlichen Standorten kaum zu schädigen. Ganz junge, in Kultur gezogene Sporophyten reagieren allerdings empfindlicher auf Frosteinwirkung als ältere oder Prothallien, was im Versuch gezeigt werden konnte. Dass junge Farnpflanzen recht empfindlich reagieren, zeigten SATO & SAKAI (1981) und SATO (1983). Zur Abklärung der Trockenheits- und Hitzeresistenz wurden zwar im Laufe der vorliegenden Arbeit keine Untersuchungen gemacht. Beobachtungen während des warmen und trockenen Sommers 1984 aber lassen auf eine ausgeprägte Resistenz schliessen. Während der Trockenzeit zeigten die Pflanzen eingerollte, ziemlich verdorrt aussehende Blätter. Die Pflanzen lebten alle nach einem Regen wieder auf, und noch nicht völlig entwickelte Blätter begannen weiterzuwachsen, die in der Anlage schon vorher vorhandenen Sporangien reiften vollkommen aus.

Bei näherer Betrachtung der Standorte stellte sich die Frage, ob nicht die Breite der Fugen und Risse in Mauern oder Felsen für die Besiedelung eine Rolle spielen könnte. Verschiedene Mauern in der Stadt Zürich und in der Umgebung von Baden wurden deshalb ausgewählt, um daran die Breite der mit Pflanzen bewachsenen Fugen zu messen. Es zeigte sich, dass mehr als die Hälfte der Mauerrauten in Fugen wuchsen, deren Breite 2 mm oder kleiner war. Die übrigen wuchsen in Fugen von 2,1 mm bis 9 mm Breite. Mit zunehmender Breite nimmt die Zahl der Individuen ab (Fig. 9). Die Standorte befanden sich immer in mörtelgefühten Mauern. Mauern, die aus nur lose aufeinandergeschichteten

Steinblöcken bestanden, waren nie mit Mauerrauten besiedelt, obwohl manche Fugen nicht breiter waren als jene der Standorte auf Mörtelmauern.



Betrachten wir den Sporophyten, so sehen wir, dass er an seinen stressreichen Standort sehr gut angepasst ist: der Pflanze ist es möglich, trotz der im Laufe kurzer Zeit, und noch ausgeprägter im Laufe des Jahres, äusserst wechselhaften Verhältnisse für längere Zeit zu überleben. Viele der Individuen sind, aus der Grösse des Rhizoms zu schliessen, mehrere Jahre (vielleicht sogar mehrere Jahrzehnte) alt. Man hätte vielleicht erwartet, im Hinblick auf den Standort, relativ kurzlebige Sporophyten vorzufinden, und wäre geneigt, die ausgeprägte Sporenproduktion u.a.m. dahin zu deuten. Annuelle "Unkräuter" sind ja besonders einprägsame Beispiele dafür; sie verwenden fast die gesamte gewonnene Energie für die nächste Generation (Samenbildung). Die grosse Sporenproduktion ist aber bei der Mauerraute von anderer Bedeutung, wie im ersten Kapitel schon besprochen wurde. Der interessante Befund bezüglich Breite der Fugen und Besiedelung lässt sich dahin deuten, dass es wohl mikroklimatische Bedingungen sein mögen, die ausschlaggebend sind. Weite Fugen sind wesentlich stärker der Licht- und Hitze einwirkung unterworfen, sie werden daher rascher austrocknen. Enge Fugen hingegen vermögen die Feuchtigkeit, und wohl auch die Wärme,

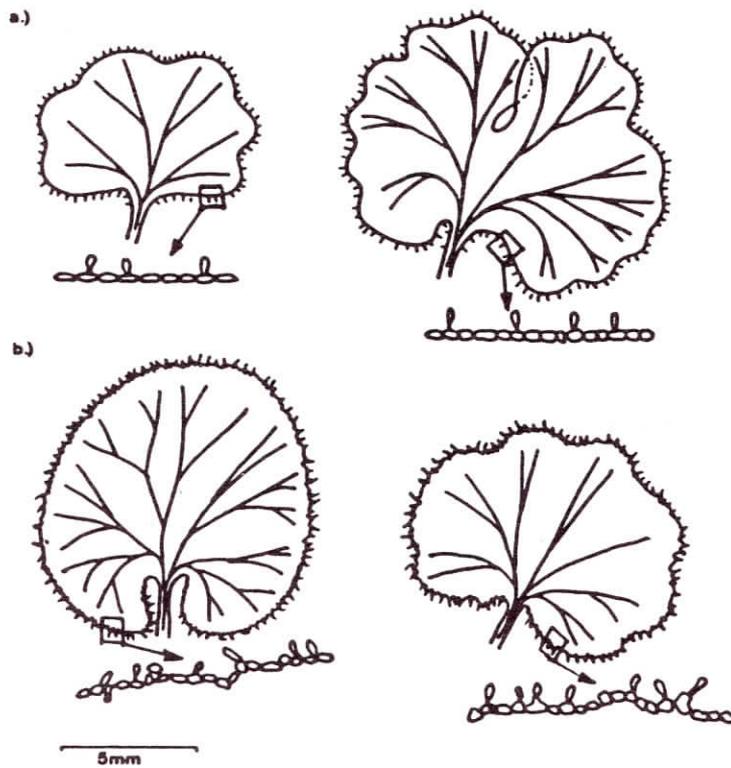


Fig. 10
 Blätter junger Sporophyten
 a) Nachkomme einer nord-
 amerikanischen Pflanze
 b) Nachkomme einer
 Pflanze aus der Schweiz.

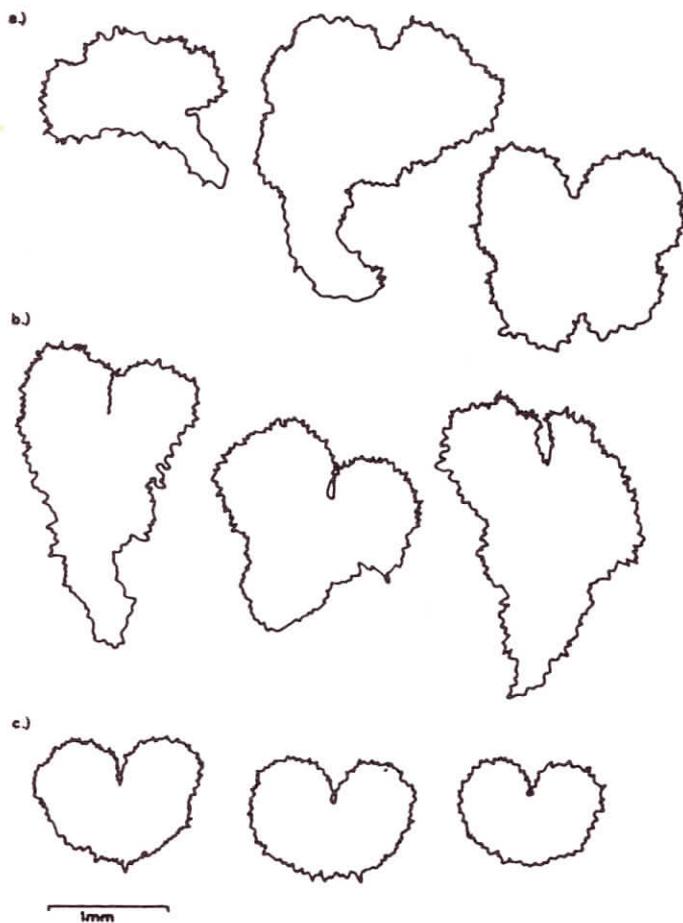


Fig. 11
 Prothallien verschiedener
 Pflanzen
 a) aus der Schweiz,
 im Freien gesammelt
 b) aus der Schweiz,
 in Kultur gezogen
 c) aus Nordamerika,
 in Kultur gezogen.

länger zu halten. Bei Trockenmauern sind zwar Spalten und Nischen vorhanden, die aber wohl meist tiefer sind und rascher Feuchtigkeit verlieren, als die engen und relativ kurzen Risse der mörtelgefügtten Mauern.

Ökotypen

Beim Vergleich von Prothallien und jungen Sporophyten von Pflanzen aus der Schweiz und aus Nordamerika zeigte es sich, dass charakteristische und konstante Unterschiede zu beobachten waren, die bei identischen Kulturbedingungen auftraten (Fig. 10, 11). Verschiedene Pflanzen aus der Schweiz zeigten jedoch unter sich keine Unterschiede. Es würde sich deshalb sicher lohnen, Mauerrauten aus verschiedenen Gebieten Europas im Hinblick auf quantitative und qualitative Unterschiede hin zu prüfen. In Nordamerika zählt die Mauerraute zu den seltenen Farnen; sie wächst dort in relativ isolierten Populationen.

Schlussbetrachtungen

Die Mauerraute ist an künstlichen Standorten (mörtelgefügte Mauern) wesentlich häufiger als auf Felsen zu finden. Der Grund ist wohl, dass in Mauern häufiger günstige Nischen entstehen als in Felsen. Regelation (Auftauen und Wiedergefrieren) und andere physikalische Einflüsse bewirken vermutlich, dass an Mauern viel eher kleine Risse entstehen, vor allem etwa im Mörtelbereich. Der Farn scheint senkrecht stehende Flächen zu bevorzugen. Solche Flächen bieten natürlich Mauern vermehrt; senkrechte Kalkfelsenwände mit geeigneten Rissen dagegen finden sich in unseren Gebieten weit weniger häufig. An den Standorten von *A. ruta-muraria* wachsen, ausser gelegentlich einigen Moosen und manchmal anderen Farnarten (z.B. *A. trichomanes*), keine eigentlichen Konkurrenten. Man kann sich nun fragen, ob der Farn in diese Nische gedrängt wurde und die oben erwähnten Anpassungen erwerben musste, weil er gegenüber anderen Pflanzen konkurrenzschwach ist. Man könnte natürlich umgekehrt sagen, die Pflanze findet sich auf diesen extremen Standorten, weil sie es dank ihren Eigenschaften kann. Jedenfalls ist sie zu Leistungen fähig, die nur ein Spezialist fertig bringt; im Sinne von GRIME (1979) hätten wir sie als eine extrem stresstolerante Pflanze zu bezeichnen.

LITERATUR

- BUCHHOLZ J.T. 1922. Developmental selection in vascular plants.
Bot. Gaz. 73: 249-286.

- GRIME J.P. 1979. Plant strategies and vegetation processes.
J. Wiley & Sons, Chichester.
- KAPPEN L. 1965. Untersuchungen über die Widerstandskraft der Gametophyten einheimischer Polypodiaceen gegenüber Frost, Hitze und Trockenheit. Flora 156 Abt. A: 101-115.
- KRAMER K.U. 1977. Synaptospory: a hypothesis. A possible function of spore sculpture in pteridophytes. Gardens Bul. 30: 79-83.
- DÖPP W. 1927. Untersuchung über die Entwicklung von Prothallien einheimischer Polypodiaceae. Pflanzenforschung 8 (G. Fischer Jena).
- SATO T. 1983. Freezing resistance of warm temperate ferns as related to their alternation of generations. Jap. J. Ecol. 33: 27-35.
- SATO T. & SAKAI A. 1981. Cold tolerance of gametophytes and sporophytes of some temperate ferns native to Hokkaido. Can. J. Bot. 59: 604-608.
- SCHNELLER J.J. 1975. Untersuchungen an einheimischen Farnen, insbesondere der *Dryopteris filix-mas*-Gruppe. 3. Teil. Ökologische Untersuchungen. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 85: 110-159.

Literaturbesprechungen

R. MAATSCH

Das Buch der Freilandfarne.

Parey Verlag, Berlin, 1980. (196 S., 128 Abb.) Preis ca. Fr. 68.-

In der Gartengestaltung spielen die Farne eine nicht geringe Rolle; sie eignen sich, wie ja gut bekannt, besonders für die feuchteren, schattigen Orte. Obwohl nicht Blütenpflanzen, sind sie bei vielen Gartenfreunden beliebt, weil sie sich durch eine grosse Formenmannigfaltigkeit und reiche Gliederung auszeichnen. Das "Buch der Freilandfarne" ist aus der Sicht des Gärtners geschrieben und gestaltet. Richard Maatsch, ehemaliger Direktor des Institutes für Zierpflanzenbau der Technischen Universität Hannover war dafür sicher besonders geeignet. Die Gliederung des Buches ist klar und konsequent. Das einführende Kapitel befasst sich mit Themen, die von Nomenklatur über Gestalt und Austrieb der Farne bis zu Farnen am natürlichen Standort reichen. Eine lesenswerte Einführung, vor allem auch für den, der mit der Farnkunde nicht besonders vertraut ist. Im darauffolgenden Kapitel (Die Freilandfarne) werden viele der bei uns kultivierbaren Farnarten recht ausführlich und mit guten Beschreibungen vorgestellt. Für mich war es erfreulich (andere mögen das allerdings weniger schätzen, weil sie lieber "natürliche" Formen vorziehen), dass auch viele Zuchtformen (cultivars) berücksichtigt werden; so etwa eine Reihe von "Mutanten" von *Athyrium filix-femina* (Frauenfarn), *Phyllitis scolopendrium* (Hirschzunge), *Polystichum setiferum*

(Borstiger Schildfarn) u.a.m. Dass manche von diesen "Kuriositäten", die sich besonders im England des letzten Jahrhunderts grosser Beliebtheit erfreuten, immer noch bestehen, ist fast etwas überraschend. Dazu sollte vielleicht doch noch gesagt sein, dass alle diese Formen von Funden aus der Natur ausgegangen sind, die dann von Liebhabern in Kultur genommen und weitergezüchtet wurden. Dank der guten Illustrationen kann sich der Leser ein Bild machen darüber, wie die verschiedenen Formen wie *crispa*, *cristata* etc. aussehen. Erstaunlich bleibt die Tatsache, dass wir bis heute über die Vererbung solcher Merkmale recht wenig wissen. Ein Untersuchungsgebiet, das anzugehen sich wohl lohnen würde.

Die im Buch behandelten Freilandfarne sind alphabetisch geordnet; neben den einheimischen Arten sind auch einige asiatische und nordamerikanische angeführt, die in unserem Klima gedeihen. Die Nomenklatur ist auf recht modernem Stand und bezieht sich, was die europäischen Farne angeht, auf die "Flora Europaea".

Gärtnerische Information und Ratschläge dann bekommt der Leser in den zwei letzten Kapiteln; hier erfährt man Nützliches über die Begleitpflanzen und die Kultur der Farne. Das Buch ist reich illustriert, vorwiegend mit recht guten Schwarzweissfotos und mit einigen Farbtafeln.

Alles in allem: ein gutgemachtes Buch, das dem gärtnerisch interessierten und aktiven Farnfreund manchen Hinweis gibt und ihm auch Freude machen wird.

J.J. Schneller

A.C. JERMY und T.G. WALKER

Cytotaxonomic studies of the ferns of Trinidad

Bulletin of the British Museum (Natural History),

Botany series Vol. 12, No. 2 1985 (276 S., 69 Fig.). Preis £ 22.-

Unter diesem Titel vereinigen sich drei Arbeiten, die miteinander in Beziehung stehen. Die erste, von A.C. Jermy verfasst, beschreibt Klima, Geologie und Vegetation von Trinidad und berücksichtigt besonders ökologische Aspekte der Farnverbreitung. Gut die Hälfte der Inselfläche wird landwirtschaftlich genutzt. Etwa 45% der Vegetation besteht aus Wald, der grösstenteils ebenfalls genutzt wird. Nach den Ausführungen von A.C. Jermy fehlt bis heute ein wirksamer Naturschutz, der alle verschiedenen Vegetationstypen erfassen würde. Die Vegetationstypen werden in diesem Artikel vorgestellt, wobei die darin vorkommenden Farne besonders erwähnt sind. Eine gute Übersicht, die zu lesen sich lohnt, gerade, wenn man sich mit der Pflanzenwelt oder spezieller mit der Farnwelt Trinidads näher befassen möchte.

Die zweite, weitaus umfangreichste Arbeit stammt von T.G. Walker. Vor allem für sie trifft der Titel dieser Publikation zu, denn hier geht es um die Zytologie (namentlich die Karyologie) und ihren Zusammenhang mit der Taxonomie. Erstaunlich ist sicher die Fülle der Resultate, denn 155 Taxa oder Zytotypen, die meisten davon erstmals, sind analysiert worden. Für den angehenden, aber auch für den "praktizierenden" Farnzytotaxonom stellt das einführende Kapitel eine grosse Hilfe dar, in welchem der Autor die Methodik, wie Chromosomenfixierung und Herstellung von Karyotypen, klar und ausführlich erläutert. Gerade letzteres ist sehr gut behandelt. Wichtig bei solchen Methoden, und das berücksichtigt und betont T.G. Walker besonders, ist ja die Reproduzierbarkeit, denn Vergleiche von Karyotypen verschiedener Taxa oder Ploidiestufen spielen in der Zytotaxonomie eine grosse Rolle. Die Chromosomenlänge erweist sich nebst der Position des Zentromers, das nicht bei allen Farnen gut sichtbar gemacht werden kann, für die Bildung von Gruppen oder Klassen von Bedeutung. Zusätzlich zur Karyotypanalyse und als Ergänzung dazu werden Messungen an Spaltöffnungen und Sporen eingesetzt.

In einer Übersichtstabelle sind die Resultate zusammengefasst. Man erhält daraus rasche und allgemeine Informationen über die Herkunft der Pflanzen, Chromosomenzahlen und Ploidiegrad sowie über den Fortpflanzungsmodus. Auf diese Übersicht dann folgen detaillierte Ausführungen, wobei die Kapitel nach verschiedenen Familien gegliedert sind, wie sie von Crabbe et al. (1975) vorgeschlagen wurden. Diesen gehaltreichen Text begleiten viele gute Illustrationen, wobei sowohl Chromosomen als auch Wedel oder wichtige Merkmale (Sporen, Spreuschuppen etc.) bei Bedarf abgebildet werden. Die Qualität der Chromosomenpräparate ist oft hervorragend. Mit dieser Arbeit zeigt der Autor (einmal mehr), dass durch eine sorgfältige und kritische Untersuchung auch bei den meist hohen Chromosomenzahlen und den kleinen Chromosomen der Farne neue Einblicke und Erkenntnisse über die Karyotypentwicklung gewonnen werden können. Karyotypen von *Polypodium* s.l. und *Blechnum* mögen dies illustrieren, um nur zwei Beispiele zu nennen. Dass T.G. Walker sich nicht auf Spekulationen über die Basiszahl einlässt, wie es etwa Löve et al. (1977) tun, ist erfreulich. Etwas kritisch betrachtet der Rezensent die Äusserung, dass bei *Schizaea*, die sehr viele variable Zahlen aufweist, der Verlust oder Gewinn eines oder einiger Chromosomen wohl keinen Einfluss auf die Lebensfähigkeit oder Fertilität der Pflanzen habe, weil individuelle Gene in Vielzahl vorhanden seien. Diese Aussage bleibt zu beweisen.

In der abschliessenden Diskussion weist der Autor auf die Unterschiede zu der vergleichbaren Farnflora von Jamaica hin, was die zytotaxonomischen Resultate angeht. Es fällt auf, dass auf Trinidad weniger häufig Polyploidie auftritt; dies lässt sich möglicherweise auf

die Topographie zurückführen. Die landschaftliche Gliederung Jamaicas ist wesentlich reicher, was, so die Ansicht von T.G. Walker, die Bildung von polyploiden Taxa fördern soll. Es gilt sicher, diese Ansicht an weiteren Beispielen in Zukunft zu prüfen. Was zudem auffällt ist, dass gegenüber anderen Gebieten die Menge von agamospermen ("apogamen") Farnen relativ klein ist, auch hier wäre eine Beziehung zu den klimatischen Verhältnissen denkbar. Recht interessant ist auch die Feststellung, dass die Hybriden (mit ungeradzahligen Vielfachen der Basiszahl) in tropischen Gebieten und auch auf Trinidad meist eine stärker irreguläre Meiose zeigen, als dies etwa die vielen bekannten Hybriden unserer Breiten tun. Innerhalb einer einzigen Pflanze können von Zelle zu Zelle ganz unterschiedliche Resultate gefunden werden. Dies dürfte nach der Meinung des Autors mit der weitaus rascheren Evolution (rascherer Verlust der Homologien) bei den tropischen Farnen zusammenhängen. Um hier aber Klarheit zu gewinnen, und um eine solche Hypothese zu stützen oder zu widerlegen, sind noch viele weitere, auch genetische Untersuchungen an tropischen Farnen nötig. Davon sind wir zur Zeit noch recht weit entfernt.

Die dritte Arbeit, die von A.C. Jermy und T.G. Walker zusammen verfasst ist, enthält die Beschreibung der im Laufe der Untersuchung neu gefundenen Arten und Hybriden.

Die hier vorliegende Publikation wird dem, der sich mit der Farnflora von Trinidad befassen will, recht viel bringen. Sie ist sicher eher für den Pteridologen gedacht, der sich von Berufes wegen mit Farnen befasst.

J.J. Schneller

INHALTSVERZEICHNIS

	<i>Seite</i>
Suter Barbara & Schneller J.J. Autökologische Untersuchungen an der Mauerraute (<i>Asplenium ruta-muraria</i> L.).....	1
 <i>Literaturbesprechungen</i>	
Maatsch R. Das Buch der Freilandfarne.....	14
Jermy A.C. & Walker T.G. Cytotaxonomic studies of the ferns of Trinidad	15

