

FARNBLÄTTER

22

August 1990

Organ der
Schweizerischen Vereinigung
der Farnfreunde



Unsere Adresse:

SCHWEIZERISCHE VEREINIGUNG DER FARNFREUNDE (SVF)

Präsident:

Prof. Karl U. Kramer

Institut für Systematische Botanik der Universität

Zollikerstr. 107

CH - 8008 Zürich

Tel.: 01 / 385 44 11

Redaktor:

Dr. J. Jakob Schneller

Institut für Systematische Botanik der Universität

Zollikerstr. 107

CH - 8008 Zürich

Satz: Michael J. Zink, Institut für Systemat. Botanik der Universität Zürich

Druck und Lithos: Stoffel-Druck, Walenstadt

Zeichnung auf der Titelseite (*Pteridium aquilinum*) von Rosmarie Hirzel

Wiedergabe mit Erlaubnis des Verschönerungsvereins Zürich

Aspekte zur sexuellen und vegetativen Vermehrung des Sumpffarns Thelypteris palustris SCHOTT

Katharina Marti

Institut für Systematische Botanik der Universität,
Zollikerstr. 107, CH - 8008 Zürich

Einleitung

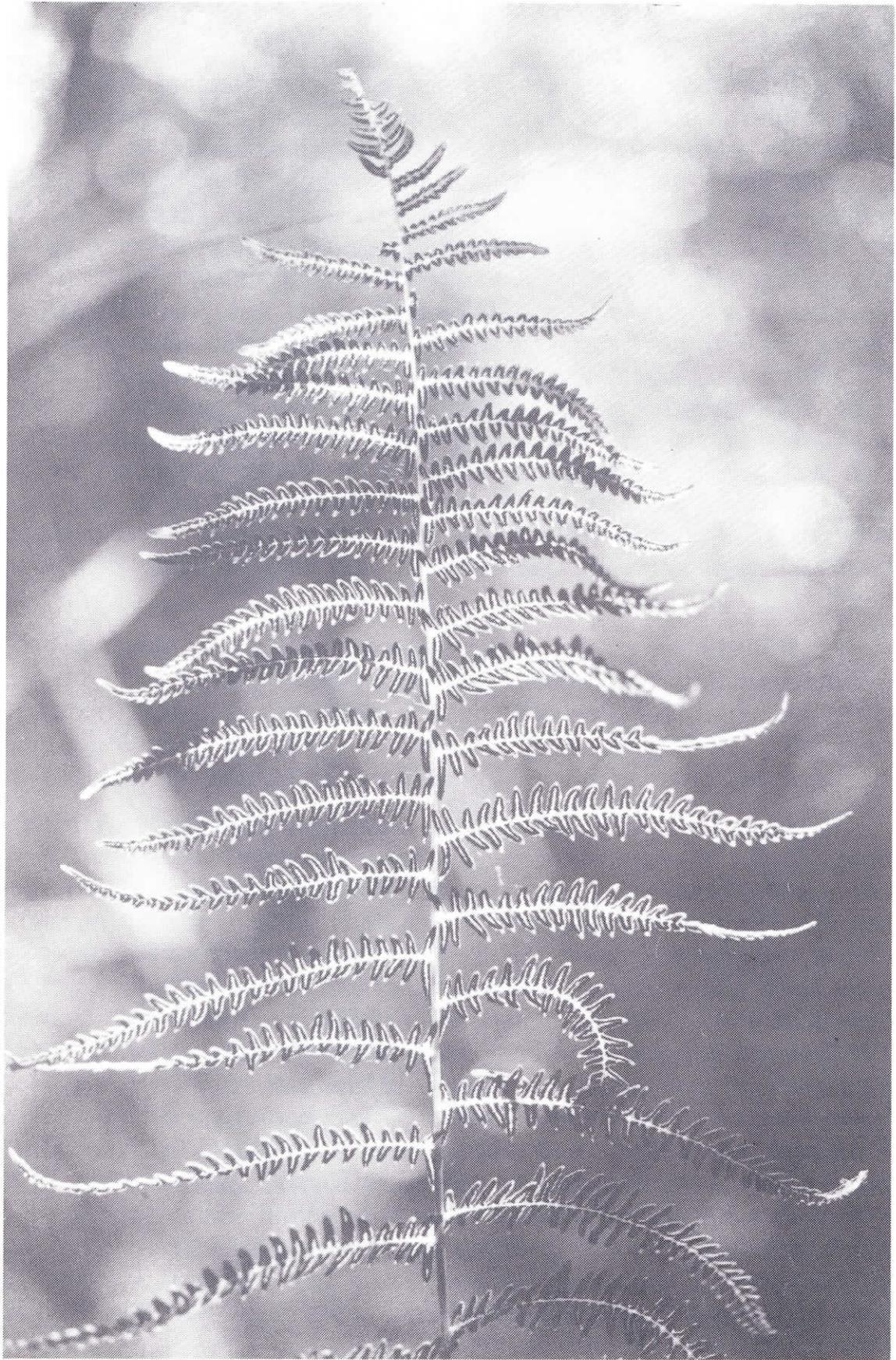
Ich möchte in diesem Beitrag einige Aspekte meiner Diplomarbeit (MARTI, 1988) zur sexuellen und vegetativen Vermehrung des Sumpffarnes (*Thelypteris palustris* SCHOTT) vorstellen. Der Sumpffarn ist, wie sein Name schon sagt, ein Farn der Feuchtgebiete. Er bevorzugt wasserdurchtränkte Torfböden und ist in Erlenbruchwäldern, Sumpfwiesen, Schilfröhricht und Gebüsch mit Faulbaum, Erlen und Weidenarten zuhause. Durch den massiven Rückgang dieser Biotope ist er leider nur noch vereinzelt anzutreffen. Im Kanton Zürich kommt *T. palustris* an 10 Standorten vor, die alle unter Naturschutz stehen. Die Hauptuntersuchungsgebiete meiner Arbeit umfassen das Riedgebiet "Riedt" und den Bruchwald "Hörnli" am Oberen Katzensee, den Gattikerweiher und das Langmoos (ZH).

Ich kann mich noch sehr gut an meine erste Begegnung mit dem Sumpffarn erinnern. Es war Anfang Mai in einer idyllischen Riedwiese mitten im Wald. Die Buchen trugen zarte junge Blättchen, der Morgennebel über der feuchten Wiese hatte sich eben aufgelöst und da fand ich Hunderte, wenn nicht Tausende von Farnblättern, die zu dieser Jahreszeit erst halb entrollt, zum Teil noch ganz eingerollt waren. Die Bischofsstäbe des Sumpffarnes sind eher "Stäbchen" denn Stäbe, sie sind nicht zu vergleichen mit den viel massiveren eingerollten Blättern der Wurmfarnarten. Ich staunte daher, als sich kurze Zeit später diese "zarten" Blätter z.T. zu über einen Meter langen Wedeln entrollten. Der Sumpffarn bildet im Gegensatz zu vielen Waldfarnen keine Rosetten. Jedes der Blätter steht für sich allein, was ein deutschsprachiges Bestimmungsbuch veranlasste, vom "unordentlichen" Eindruck dieser Pflanze zu berichten !

In der Fachliteratur konnte ich mich ausführlich über die Blattmorphologie des Sumpffarnes informieren (LUERSEN, 1889). Zu den folgenden Fragen über das Verzweigungsmuster und die Dynamik des Rhizomwachstums, die mich besonders interessierten, fand ich jedoch kaum Angaben. Sind einzelne Rhizomteile vorhanden oder gibt es ein grosses zusammenhängendes Rhizomsystem ? Wo findet das Wachstum statt, wie ist das Verzweigungsmuster ? Betreibt *T. palustris* vegetative Vermehrung oder kann nur von Wachstum gesprochen werden ? Von Anfang an ist mir die Blattverteilung des Farnes aufgefallen. Ich habe nie für sich alleine stehende Blätter gefunden. Immer bewächst der Farn größere Flächen und zwischen diesen "Flecken" ist ausnahmslos kein einziges Blatt zu entdecken. Daher stammt wohl die zur Beschreibung des Sumpffarnes gebräuchliche Bezeichnung "gesellig". Der Blattbestand ist stellenweise so dicht, daß optisch der Eindruck eines "Farnrasens" entsteht ! Würde sich diese Pflanzenart erfolgreich sexuell fortpflanzen, überlegte ich, wäre eine regelmäßige Verteilung des Farnes im ganzen Gebiet zu erwarten und Prothallien und junge Sporophyten müssten in verschiedenen Entwicklungsstadien überall vorhanden sein. Kann es sich der Farn, dank guter vegetativer Vermehrung, eventuell leisten, auf die Vermehrung über Sporen zu verzichten ? Im Spätsommer und Herbst jedoch überraschte mich die überreiche Sporenproduktion, ohne daß mir je Prothallien oder junge Sporophyten aufgefallen wären. Überhaupt sind Jungpflanzen von *T. palustris* am natürlichen Standort noch nie beschrieben worden. Ich war enorm gespannt, als ich Sporen sammelte und im Labor aussäte. Unter welchen Bedingungen würden die Sporen keimen, Prothallien gedeihen und junge Sporophyten entstehen ? Mit der Lupe begann ich den dicht bewachsenen Riedboden minutiös nach den kleinen, nur wenige Millimeter großen, Vorkeimen (Abb. 7) abzusuchen. Welche ökologischen Anforderungen stellen die Prothallien und jungen Sporophyten des Sumpffarnes in der Natur, und wo sind sie, und wenn überhaupt, anzutreffen ? Bis jetzt wurde nie auf das Verhalten von Farnsporen im Wasser geachtet. Besonders beim Sumpffarn, der immer in der Nähe von Gewässern wächst, ist von Interesse, was mit den vielen Sporen geschieht, die auf eine Wasseroberfläche fallen.

Abb. 1:

Unterseite eines sporentragenden Blattes.
(Photo von Richard Bolli)

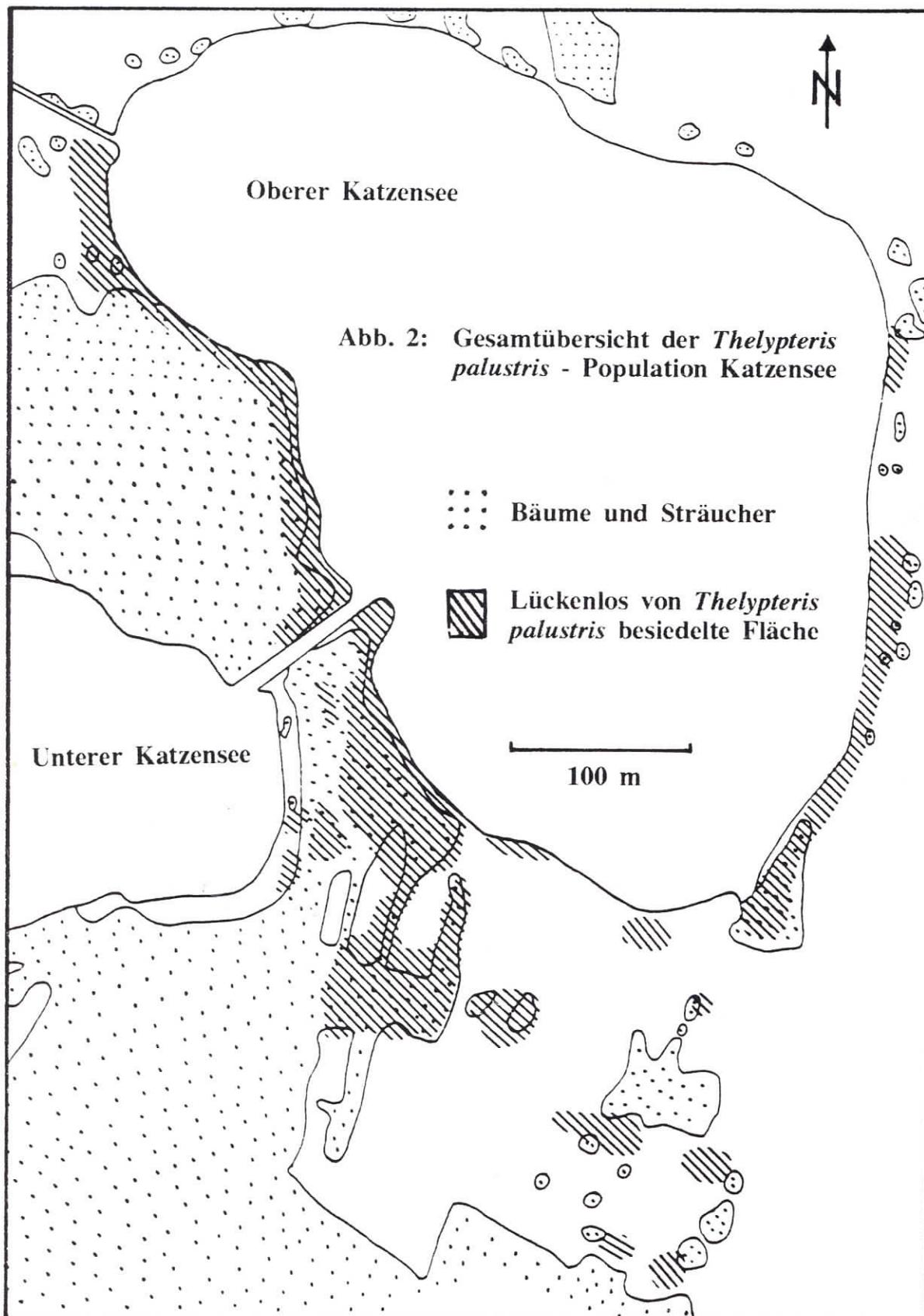


Der Sporophyt

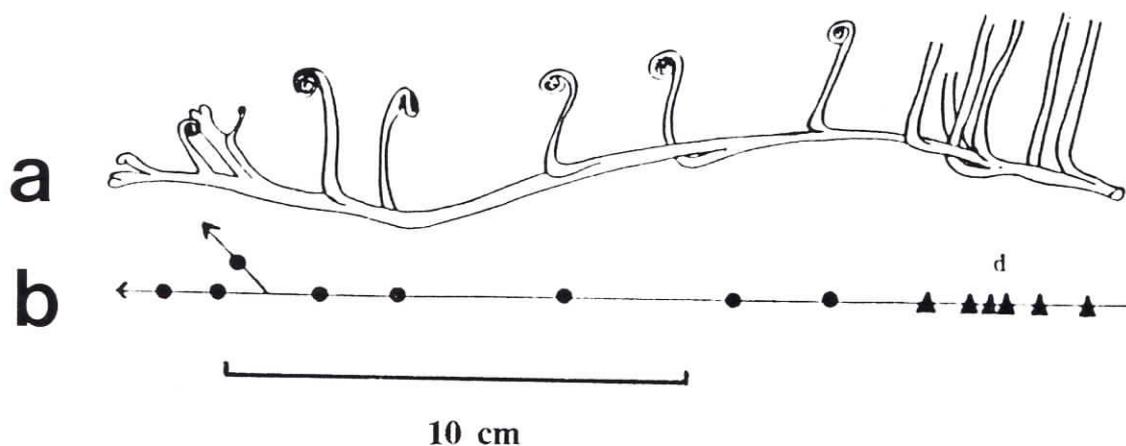
Der Sumpffarn hat ein mehrjähriges, verzweigtes Rhizom. Die Blätter können über einen Meter hoch werden. Sie sind relativ zart gebaut, werden sie abgeschnitten, welken sie fast augenblicklich. Der Blattstiel ist etwas länger als die Spreite und nur spärlich mit gelblichen Spreuschuppen besetzt. Beiderseits des Blattstiels sitzen, fast gegenständig, 10 bis 30 Fiedern, die oft relativ weit voneinander entfernt stehen und mit ganzrandigen Fiederchen besetzt sind. *Thelypteris palustris* bildet sterile (vegetative) und sporentragende (fertile) Blätter aus. Die Fiederchenränder der fertilen Blätter (Abb. 1) sind nach unten umgerollt, ihre Fiederchen erscheinen daher schmaler als die der vegetativen Blätter. Ende April bis Anfang Mai entrollen sich in einer Population miteinander Tausende von sterilen Farnwedeln und erst Wochen später entfalten sich auch die sporentragenden Blätter. Alle Blätter sterben im Herbst ab. Die Blätter, die sich im Frühling als erste entrollt haben, beginnen bereits im Juli zu vertrocknen und abzusterben. Einige sterile Blätter bleiben länger eingerollt und entfalten sich erst im Laufe des Sommers.

Die **Blattdichte** variiert je nach Standort. In den Riedwiesen habe ich durchschnittlich 43 Blätter auf einer Fläche von 50 x 50 cm gezählt, im Laufe der Beobachtungszeit zählte ich in einer Riedwiese sogar über 100 Blätter auf 50 x 50cm ! Im Röhricht sind auf der gleichen Fläche durchschnittlich 33 Blätter zu finden und im Wald 13.

Um einen Überblick über meine Untersuchungsgebiete zu erhalten, habe ich das Vorkommen des Sumpffarnes kartiert. Die Abb. 2 zeigt die typisch fleckenartige Verteilung am Beispiel der Population Katzenssee. Als **Population** bezeichne ich alle *T. palustris* - Pflanzen in einem Gebiet, z.B. am Katzenssee. Als **Teilpopulation** verstehe ich eine durch eine klare Umgrenzung charakterisierte und lückenlos von Sprossen besiedelte Fläche. Ich habe nie isoliert stehende Blätter oder kleinere Blattgruppen gefunden und innerhalb einer Teilpopulation befindet sich kein Blatt in mehr als einem Meter Abstand zum nächsten. Also vielleicht doch ein "ordentlicher" Farn ... ? Die Kartierung der Population Katzenssee zeigt auch eindrucklich, wie sehr die Grösse der Teilpopulationen variieren kann. Nördlich des Kanals zieht sich ein 10 m breiter Streifen ca. 300 m dem Ufer entlang und südlich des Verbindungskanals bewächst *T. palustris* lückenlos eine Fläche von ca. 2 ha. Angenommen *T. palustris* vermehrte sich nur vegetativ, handelte es sich bei diesen Teilpopulationen jeweils um sage und schreibe ein einziges gigantisches Individuum !



Ich habe in den untersuchten Sumpffarn-Populationen kein zusammenhängendes **Rhizomsystem** gefunden, sondern viele einzelne, mehr oder weniger lange, dichotom verzweigte Rhizome. Sie sind etwa 4-5 mm dick, die ausgegrabenen Rhizome erreichen eine Länge von etwa 50 cm bis maximal 75 cm (Abb. 3). Die Rhizome zeigen ein variantenreiches Verzweigungsmuster, sie verzweigen sich weder nach einer bestimmten Rhizomstrecke noch nach einer gewissen Zeitdauer. Der Verzweigungswinkel variiert zwischen 25° und 110° , 49 % der Winkel liegen zwischen 30° und 60° . Im Ried ist die Durchwurzelung des Bodens sehr stark, entsprechend gross ist die Verankerung älterer Rhizomteile. Oft sind die Rhizome beim Ausgraben gerissen, oder sie endeten abrupt, die Enden schienen abgefault oder gerissen. Die Rhizome liegen wenig (bis 10 cm) unter der Erdoberfläche. Die Rhizomspitzen, d.h. die vordersten 1 - 4 cm des Rhizoms, sind grün und liegen oft knapp über dem Erdboden.



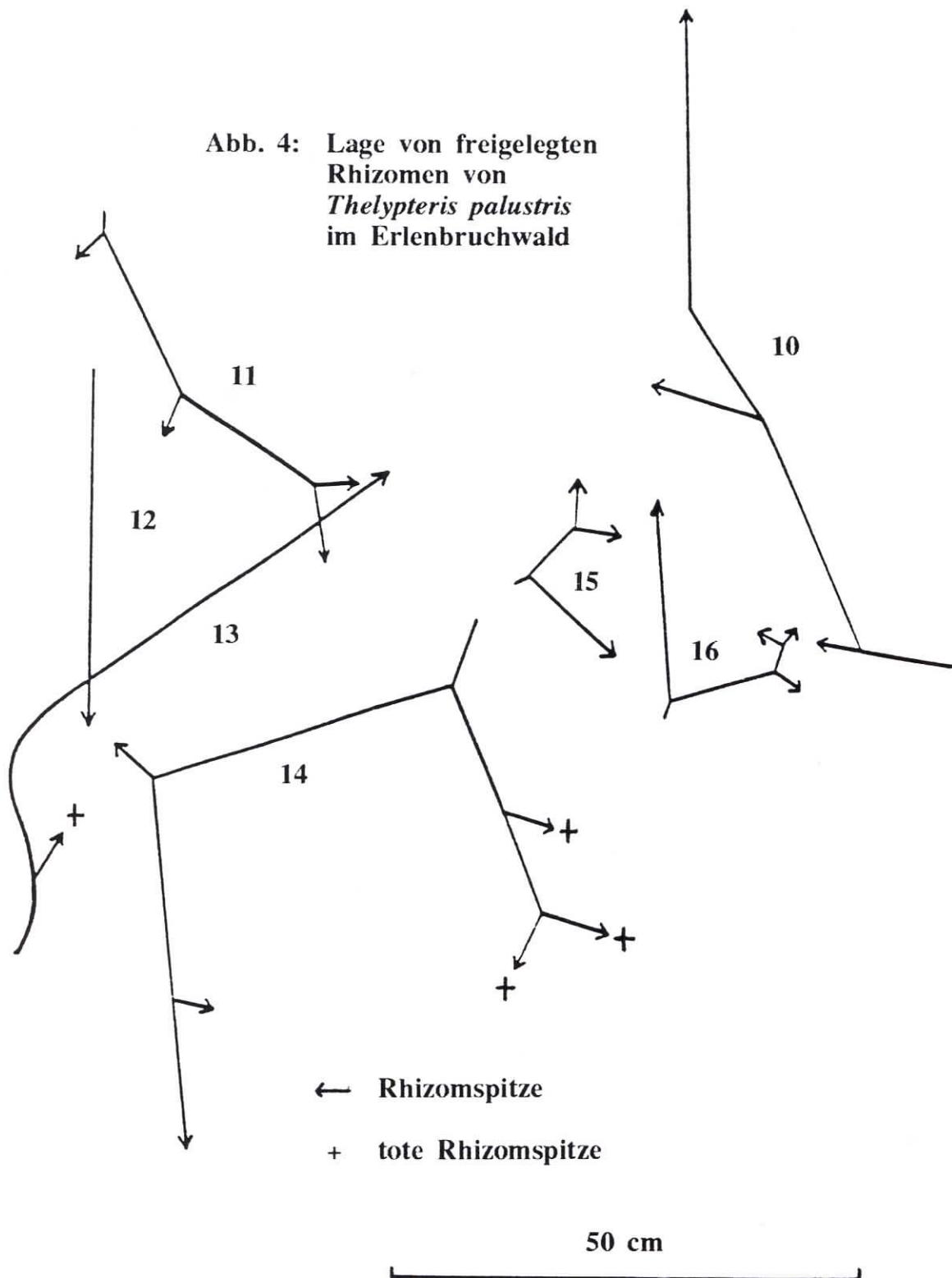
- | | |
|--|----------------------|
| ← lebende Rhizomspitze | ● eingerolltes Blatt |
| ▲ Blattbasis eines abgestorbenen Blattes | d im Text besprochen |

Abb. 3:

- a. Rhizom von *Thelypteris palustris* mit eingerollten Blättern im November.
- b. Schematische Darstellung von a.

Die Abb. 4 zeigt als Beispiel alle auf einer Fläche von 75 x 75 cm in einem Erlenbruchwald freigelegten Rhizome. Die Rhizome von Pflanze Nr. 11 und Nr. 12 überkreuzen das Rhizom der Pflanze Nr. 13,

sonst sind keine Überschneidungen vorhanden. Die Pflanzen Nr. 13 und Nr. 14 zeigen dunkelbraune, abgestorbene Rhizomspitzen mit toten Blattanlagen.



Die Blattdichte am Rhizom ist abhängig von der Jahreszeit, in der die Blätter gebildet werden. An ausgegrabenen Rhizomen stellte ich fest, dass die Blätter streckenweise gedrängt angelegt werden (Bezeichnung "d" in Abb. 3). Beobachtungen im November zeigen, daß vor allem die am Ende der Vegetationsperiode angelegten Blätter dicht hintereinander stehen. Die zuletzt angelegten Blätter entrollen sich nicht mehr, sondern überwintern im eingerollten Zustand unter einer schützenden Streu- und Schneeschicht.

Es ist auffallend, wie bei den Rhizomen in der Riedwiese die Wurzelmasse von der Rhizomspitze nach hinten keilförmig zunimmt (Abb. 5). Sind die Rhizomspitzen einmal vorgedrungen, kann sich das Rhizom mit dem breit ansetzenden Wurzelfilz seinen Platz sichern und effizient zartere Vegetation verdrängen. Im wassergesättigten Torfboden ist Sauerstoff wohl der entscheidende Minimumfaktor. Die Erde im Bereich des Wurzelgeflechtes ist lockerer als im umliegenden Moorboden und damit wird die Sauerstoffzufuhr zum Rhizom erleichtert.

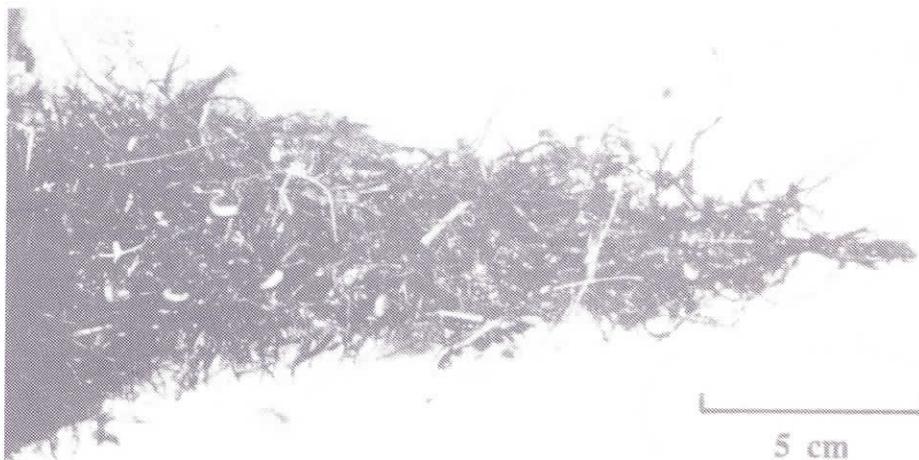


Abb. 5:

Ein Rhizomstück mit eingerollten Blättern aus einer Riedwiese. Ende März. Über dem Rhizom lag eine Schicht Streu und etwas Schnee.

Ich habe Rhizome in 10 cm bis 20 cm lange Teile geschnitten und dabei festgestellt, daß Teilstücke mit Vegetationsspitzen überlebt und ihr Längenwachstum fortgesetzt haben. An Rhizomteilen ohne Vegetationsspitzen haben sich die bereits angelegten Blätter noch entrollt, es bildeten sich jedoch keine neuen Blätter und die Rhizomteile sind im Herbst abgestorben. Abgetrennte Rhizomteile sind somit, sofern eine Vegetationsspitze vorhanden ist, selbständig lebensfähig. Der Sumpffarn kann offenbar nicht nur vegetatives Wachstum betreiben, sondern ist effektiv in der Lage, sich vegetativ zu vermehren. Aufgrund von Be-

obachtungen an Rhizomen am natürlichen Standort und im Experiment schließe ich, daß das Wachstum und die Blattproduktion nur an den Rhizomspitzen stattfindet. Am bestehenden Rhizom werden keine zusätzlichen Verzweigungen oder neuen Blätter gebildet. Die Determination findet wahrscheinlich in der Scheitelregion statt, am bestehenden Rhizom können später keine weiteren Verzweigungen und Blätter angelegt werden.

An den Ufern des Mettmehaslisees und des Katzensees wachsen Rhizome von *T. palustris* über einen Meter weit in den See hinaus. Die im Wasser schwimmenden Rhizome tragen normal entwickelte, jedoch kleinere Blätter. Wächst das Rhizom zu weit ins Wasser hinaus, wird es mitsamt seinen Blättern zu schwer und sinkt auf den Seegrund ab.

Beobachtet man die Verteilung von *T. palustris* im Gebiet, so stellen sich folgende Fragen: Ist die in Teilpopulationen gegliederte **Verteilung der Pflanze** eine Folge inhomogener ökologischer Bedingungen am Standort, oder spielen zusätzliche Faktoren eine wesentliche Rolle? ELLENBERG (1978) erwähnt *T. palustris* als Charakterart des Erlenbruchwaldes (*Alnion glutinosae*). Ich habe den Sumpffarn jedoch ebenso häufig in Groß- und Kleinseggenriedern, im Schilfröhricht und in Hochstaudenfluren angetroffen. Dies sind Standorte, die sich ökologisch erheblich unterscheiden. Im Erlenbruchwald und in der Riedwiese stehen die Pflanzen teilweise bis Mitte Sommer 5 bis 10 cm unter Wasser, während sie an anderen Stellen das ganze Jahr über nie überschwemmt werden. Im Röhricht und am Seeufer wächst der Sumpffarn dauernd im stehenden Wasser. Im Bruchwald wachsen die Farne im Schatten bis Halbschatten und die Luftfeuchtigkeit ist relativ groß. In der Riedwiese hingegen sind die Farnblätter nach ihrer Entrollung lange Zeit der Sonne voll ausgesetzt, bis Mitte Sommer die sich langsam entwickelnde Begleitvegetation einigen Schatten spendet. Auch die Durchwurzelung und Bedeckung des Bodens variieren an den verschiedenen Standorten. Der Riedboden ist dichter durchdrungen von Wurzeln und Rhizomen als der Boden im Erlenbruchwald. Das Ried wird im Herbst geschnitten, die Streu weggeräumt, im Wald bleibt die Vegetation stehen. Die Standorte von *T. palustris* umfassen somit ökologisch ein recht weites Spektrum. Wassergetränkter, torfiger Boden und relativ geringer Nährstoffgehalt sind dafür ausschlaggebend, daß der Sumpffarn gedeihen kann. Diese Bedingungen sind im Gebiet jedoch an vielen, nicht von *T. palustris* besiedelten Stellen, auch erfüllt. Ich folgere daraus, daß es nicht an ökologischen Faktoren allein liegt, daß *T. palustris* nur auf den klar abgegrenzten Teilpopulationen, wie sie in der Abb. 2 zu sehen sind, zu finden ist.

Ökologie der Sporen, Prothallien und jungen Sporophyten

Ist der Sumpffarn im Riedgebiet auf erfolgreiche sexuelle Vermehrung angewiesen, müssen zumindest einige Prothallien in der Lage sein, zu überleben und Sporophyten zu bilden. Wo in einer Riedwiese könnten Prothallien erwartet werden? Dazu betrachtet man eine Riedwiese am besten aus der Froschperspektive und nimmt den Boden im wahren Sinne des Wortes unter die Lupe. Zwischen die sehr dicht stehende Vegetation dringt nur vereinzelt etwas Licht ein; hier gedeihen Algen und etwas Moos, meistens jedoch bedecken dicke Streuschichten den Boden oder es liegt Wasser in den Senken zwischen den kompakten Seggenhorsten. Trocknen die Senken aus, bleibt eine Fläche vegetationsfreier schwarzer Moorerde zurück - ein Substrat für Prothallien? Trotz aufmerksamer Suche, konnte ich lange Zeit in der Natur keine Prothallien finden. Bei der Suche nach **jungen Sporophyten** wurde ich oft von kleinen Farnblättern irregeleitet, die auf den ersten Blick aussahen wie die gesuchten jungen Sporophyten. Ich stellte dann jedoch fest, daß die Blättchen jeweils an einem dicken Rhizom ansetzten. Es handelte sich um kümmerlich ausgebildete Blätter von adulten Pflanzen.

An einer sonnigen Lage ist die **Sporenproduktion** enorm groß. 7 Millionen Sporen pro Blatt und 40 fertile Blätter pro Quadratmeter! Fast die Hälfte aller Blätter kann in einer Riedwiese an sonnigen Lagen fertil sein. Nimmt man eine durchschnittliche Anzahl von 270 Sporangien pro Fiederchen an, so ergibt die Schätzung über 7 Millionen Sporen pro Farnblatt. Ich errechnete für eine sonnige Lage eine Sporenproduktion von schätzungsweise 40000 Millionen Sporen auf 10 m² pro Vegetationsperiode! Sporentragende Fiedern wiegen fast doppelt so viel wie sterile Fiedern (Trockengewicht), der Aufwand an Biomasse zur Sporenproduktion ist also sehr groß. Sicher muß berücksichtigt werden, daß auch ein sporentragendes Blatt grün ist und zur Assimilation beiträgt. Der Aufwand für die Vermehrung über Sporen ist dennoch bemerkenswert. Bei dieser riesigen Sporenmenge kann angenommen werden, daß auf jedem Quadratcentimeter Boden viele Sporen vorhanden sein müssten.

Sporenkeimung. Ich sammelte Überreste von sporentragenden Blättern aus dem Vorjahr und säte die noch in den Sori verbliebenen Sporen aus. Die Sporen keimten nach 12 bis 14 Tagen. Nach Angaben der Meteorologischen Anstalt Zürich lagen die tiefsten Temperaturen im Raum Kloten im Dezember des vorangegangenen Winters bei -14,6 °C und im Januar bei -23,7 °C. Die Sporen haben vergleichbare Temperaturen unbeschadet überstanden und können offenbar überwintern. Zu berücksichtigen sind sicher auch die Temperaturschwankungen, das

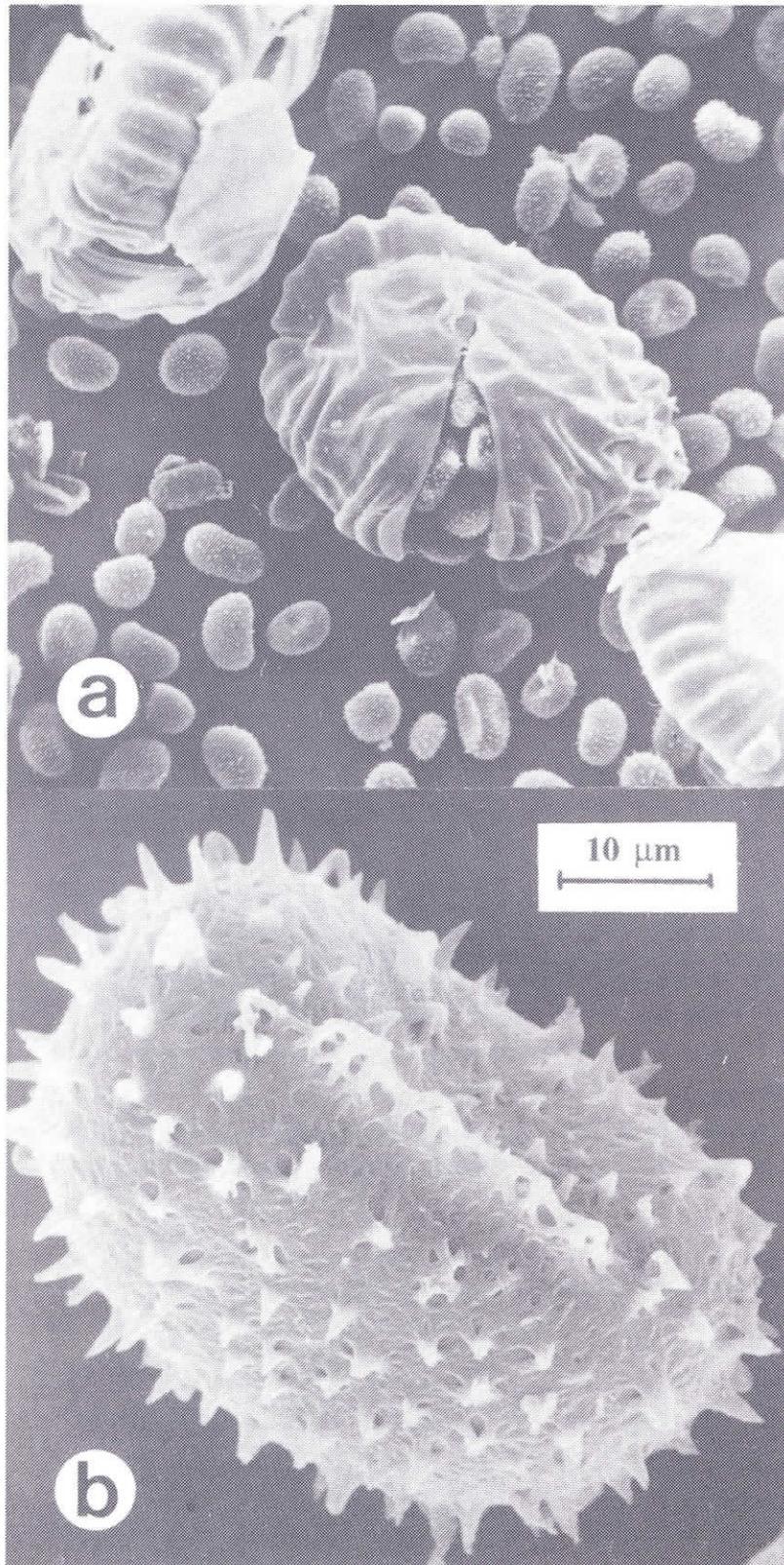


Abb. 6:

- a. Sporangien und Sporen von *Thelypteris palustris*.
 - b. Spore mit Laesura.
- (Aufnahmen mit dem Rasterelektronenmikroskop)

mehrfache Quellen und Wiederaustrocknen, das die Sporen offenbar nicht zum Absterben bringt. Es wäre folglich denkbar, daß Sporen sogar mehrere Jahre im Boden verbleiben.

Ich habe **Erdproben** aus verschiedenen Sumpffarn-Populationen ins Labor gebracht und in Kulturschalen gegeben. In den geschlossenen Schalen entwickelten sich Prothallien (Abb. 7), aus denen einige Monate später Sporophyten entstanden, die ich eindeutig als *T. palustris* identifizieren konnte. Bereits in einer kleinen Menge Moorerde innerhalb einer Sumpffarn-Population sind somit tatsächlich viele keimungsfähige Sporen vorhanden. Dies bietet den Vorteil, daß bei Bodenverletzungen irgendwelcher Art die Sporen augenblicklich an Ort und Stelle sind und *T. palustris* damit sofort einen neuen Lebensraum in Anspruch nehmen kann.

Im Labor keimen von frisch geernteten Sporen 90 % nach 19 - 20 Tagen aus. Die Sporen bedürfen offenbar keiner Ruheperiode zwischen Reife und **Keimung**. In den Kulturschalen herrschen gleichmäßig feuchte Bedingungen, und da eine hochgewachsene, schattenspendende Begleitvegetation fehlt, ist zur Sporenkeimung über längere Zeit genügend Licht vorhanden. Wie ist aber die Situation am natürlichen Standort ? Sobald in einer Riedwiese die Vegetation entwickelt ist, fällt nicht mehr viel Licht auf den Boden. Können Sporen auch unter spärlichen Lichtbedingungen noch auskeimen ? In Kulturversuchen keimten ohne Licht keine Sporen. In teilweise verdunkelten Schalen hingegen entwickelten sich **Vorkeime**, die allerdings einen Entwicklungsrückstand im Vergleich zu den unter Normalbedingungen wachsenden Prothallien zeigten. Weite Teile des Riedes sind bis Anfang Juli und z.T. noch länger überschwemmt oder der Boden ist zumindest wassergesättigt. Im Labor zeigen Prothallien auf nassem Substrat Wachstumsverzögerungen, sie werden von Algen und Pilzen überwachsen und degenerieren frühzeitig. Freie, feuchte Erdfächen, die sich für die Prothallienentwicklung eignen würden, gibt es nur selten in einer Riedwiese. Ein Großteil des Ried- und Waldbodens ist mit Streu und Blättern bedeckt. Ich habe im Frühling in der Natur aus einer *T. palustris* - Population verschiedene Bodenproben mit Streueauflage, vor allem Moos, Erlenblätter, Wurzeln und letztjährige Blätter des Sumpffarnes abgehoben und im Labor auf nassem Torf in ein Plastikgefäß gelegt, mit einer Glasplatte abgedeckt und ein halbes Jahr lang beobachtet. Nach 4 Wochen waren Prothallien sichtbar, die auf Moosstengelchen, Erlenblättern, und auf Wurzeln und Blattresten von *T. palustris* wuchsen. Drei Monate später zählte ich auf einer Fläche von 15 x 15 cm über 200 Prothallien ! Im Labor, unter gleichmäßig feuchten Bedingungen und bei ausreichender Belichtung, stellen die Vorkeime des Sumpffarns keine weiteren Anforderungen an die Unterlage, sondern keimen auf praktisch allen am natürlichen Standort auch vorkommenden Substraten.

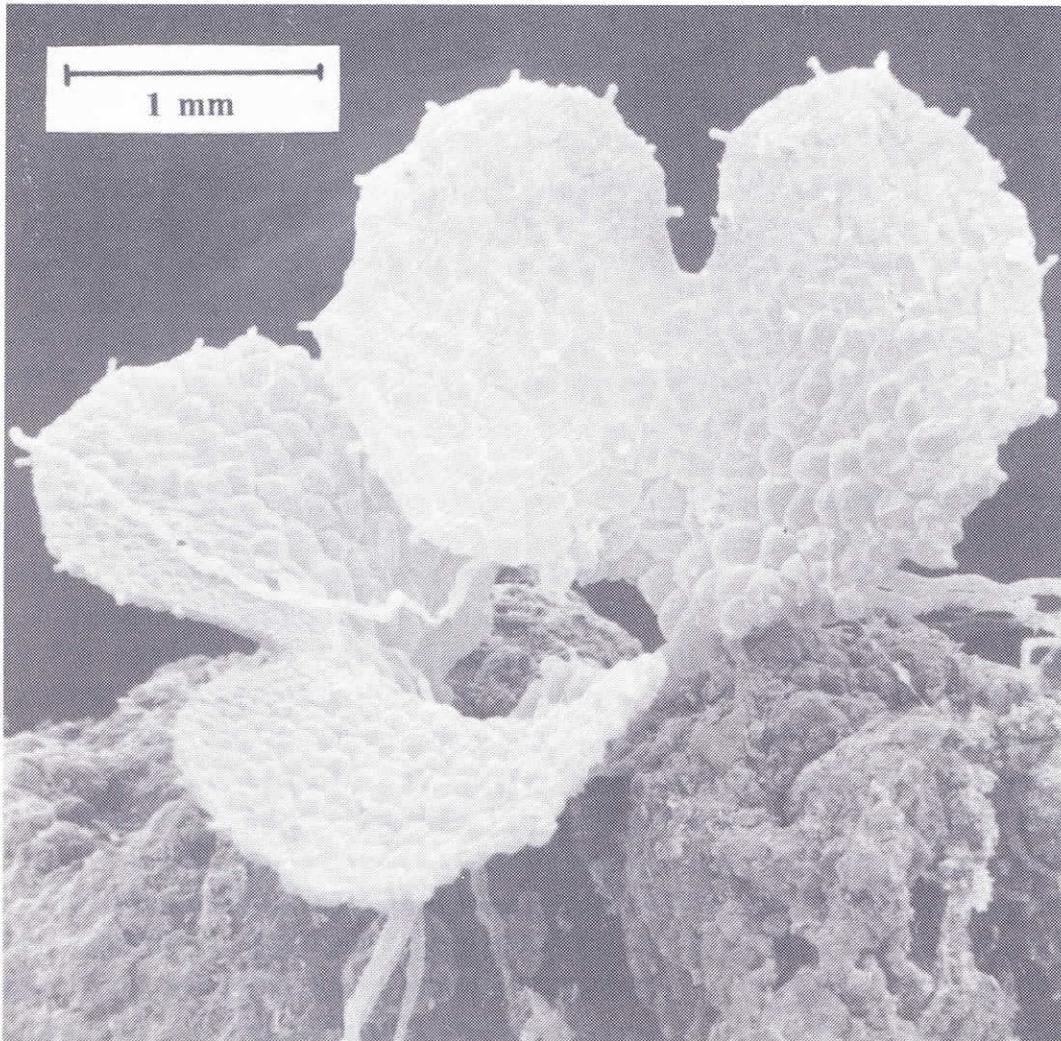


Abb. 7:

Zwei Prothallien von *Thelypteris palustris*.
(Aufnahme mit dem Rasterelektronenmikroskop)

Nachdem ich im Labor Keimungsexperimente durchgeführt und Prothallien und junge Sporophyten untersucht hatte, hatte ich mir schließlich ein Suchbild angeeignet, um die bloss wenige Millimeter großen Vorkeime am dicht bewachsenen **natürlichen Standort** aufzuspüren. Ein gemeinsames Merkmal der Fundorte ist genügend Feuchtigkeit, aber nie Staunässe. In der Natur wachsen Prothallien auffallend oft auf kleinen Erhebungen. Auf einer schrägen Fläche werden Prothallien weniger von herabfallender Streu zugedeckt, zudem kann überschüssiges Wasser besser ablaufen, und bei Austrocknung oder starker Verdunstung zieht poröses Substrat wie Ton und Holz bei Austrocknung oder starker Verdunstung durch die Kapillarwirkung kontinuierlich Wasser nach. Die Fundorte sind häufig Stellen, an denen bei Entbuschungsarbeiten im vorhergehenden Herbst die Vegetationsdecke

verletzt, oder beim Schneiden des Riedes der Boden aufgeschürft wurde. Ich fand dort Vorkeime vor allem auf herumliegenden Erlenholz- und Wurzelteilen, Rindenstückchen oder kleinen Erderhebungen. Unter sehr dichter Vegetation auf Moos oder Streu habe ich nie Prothallien gefunden. Daß im Labor Vorkeime auch auf Streu gedeihen, führe ich darauf zurück, daß in den abgeschlossenen Gefäßen im Labor die Bedingungen konstanter sind und der Konkurrenzdruck wesentlich kleiner ist als im Freiland. Ab Anfang Juli wuchsen an den beschriebenen Stellen neben Prothallien auch junge Sporophyten. Diese erreichen bis zum Ende der Vegetationsperiode einige Zentimeter Höhe und haben ein paar zarte Blättchen entwickelt.

Die Wahrscheinlichkeit ist relativ groß, daß die Sporen des Sumpffarnes ins **Wasser** fallen. Sie können zudem vom Regen oder bei Überschwemmungen leicht in ein Gewässer gespült werden. Was passiert mit diesen Sporen, fällt die Sporenvermehrung dann buchstäblich ins Wasser? Um Näheres über das Schicksal von auf Wasser schwimmenden Sporen zu erfahren, habe ich gewöhnliches Leitungswasser in Kulturschalen gegeben, *T. palustris*-Sporen darauf gestreut und das Verhalten der Sporen während 3 Monaten beobachtet. Die Sporen schwimmen auf dem Wasser. Sie bilden vorerst kleine Häufchen und breiten sich dann auf der Wasseroberfläche aus. Nach 9 bis 10 Tagen keimen sie, ohne dabei abzusinken, wachsen zum 7- bis 10-Zellstadium heran und bleiben danach in der Entwicklung stehen. 3 Monate später schwimmen die Vorkeime noch immer lebend auf dem Wasser. In Erde gepflanzt beginnen sie sich sofort weiter zu entwickeln, wachsen zu normalen herzförmigen Prothallien aus und bilden nach 2 Monaten die ersten Sporophyten. Die im Wasser verbliebenen Protonemata lebten noch weitere 3 Monate, wurden schliesslich braun und sanken auf den Grund der Schale. Einige wenige waren noch grün und wurden in Erde eingepflanzt. Sie entwickelten sich zu Prothallien, degenerierten jedoch später. Es wäre denkbar, daß Sporen auch in der Natur im Wasser keimen, und sobald sie auf ein geeignetes Substrat geschwemmt werden, dort anwachsen und ihre Entwicklung fortsetzen. Wasserproben aus dem Bereich des Spülsaumes müssten einmal in minutiöser Arbeit nach Sporen und Protonemata abgesucht werden, um herauszufinden, ob nicht auf diese Art und Weise eine Landbesiedlung von der Uferzone aus stattfinden könnte. Sinkt im Lauf des Sommers der Wasserspiegel, entstehen im Ried hie und da in den Senken vegetationsfreie Erdflächen. Es wäre denkbar, daß sich hier Prothallien entwickeln. In die Senken werden viele Sporen geschwemmt, diese können bereits auskeimen und sich, sobald der Wasserspiegel absinkt, sofort zu Vorkeimen entwickeln. Die Flächen bleiben jedoch nicht lange unbewachsen, sondern werden bald von vielen Keimlingen, Moos und Algen besiedelt, oder von herabfallenden Halmen und Blättern zugedeckt. Zudem

ist Mitte Sommer die Vegetation bereits gut entwickelt, und auf den Riedboden fällt zuwenig Licht, als daß noch Vorkeime gedeihen könnten. Die alljährlich absterbenden Pflanzen ergeben eine ungeheure Menge an Streu, die die jungen Sumpffarne unter sich begraben kann. ELLENBERG (1978) gibt an, daß Schilfröhrichte (*Phragmites*) oberirdisch pro Jahr und Hektare bis zu 17 t Trockengewichts-Biomasse produzieren !

Bis sich ein junger Sporophyt vom 1 cm großen, zarten, einblättrigen Pflänzchen zum adulten Farn mit kräftigem Rhizom entwickelt hat, vergehen vermutlich mehrere Jahre. Die Wahrscheinlichkeit, daß ein kleiner Sporophyt den ersten Streu- und Laubfall überlebt, muß als gering betrachtet werden. Ich erachte es als äusserst seltenes Ereignis, daß sich in der Natur aus einer Spore ein adulter Sumpffarn entwickelt.

Diskussion

Der Sumpffarn produziert an sonnigen Standorten jedes Jahr Milliarden von keimfähigen Sporen. Die ungeheure Sporenmenge müsste im günstigsten Fall das Gebiet mit Prothallien übersäen. Prothallien treten jedoch überraschenderweise nur vereinzelt auf. Im Verbreitungsgebiet sind Sporen überall vorhanden und ihre Keimungsmöglichkeiten sind relativ vielfältig. Die Diskrepanz zwischen Sporenhäufigkeit und Prothallienfunden erkläre ich damit, daß beim weitaus größten Teil des Riedbodens für das Prothallien-Wachstum ungünstige Bedingungen herrschen. Die Sumpffarn-Sporen können zwar im Wasser keimen, Prothallien degenerieren jedoch bei zuviel Feuchtigkeit. Streu, die oberflächlich schnell austrocknet, rasch verändert und umgelagert werden kann und wenig Nährstoffe enthält, eignet sich ebenfalls nicht als Unterlage. Die Vorkeime gedeihen nur bei genügend Lichteinfall; eine Bedingung, die am Boden unter der sehr dicht wachsenden Vegetation nur an wenigen Stellen erfüllt ist.

Die Sumpffarn-Prothallien zeigen kaum spezielle Anpassungen an die besonderen Gegebenheiten im Feuchtgebiet. Sie beanspruchen vergleichbare Bedingungen wie Vorkeime anderer homosporer Farne (z.B. Arten der *Dryopteris*-Gruppe). Im Misch- und Nadelwald sind jedoch weit mehr Kleinstandorte vorhanden, an denen Prothallien gedeihen können, als im Riedgebiet und Erlenbruchwald (SCHNELLER, 1978). Zudem sind die Mikrostandorte in einem Feuchtgebiet bezüglich Wasserhaushalt und Beleuchtungsintensität extrem grossen Schwankungen unterworfen. Die geringen Prothallienfunde sind somit auf ungeeignete Unterlagen und Bedingungen für die Entwicklung der Vorkeime zurückzuführen.

Ein weiterer Entwicklungseingpass bei der Vermehrung über Sporen liegt bei den jungen Sporophyten. Diese haben grosse Schwierigkeiten, sich über mehrere Vegetationsperioden hinweg zu halten und kräftige Rhizome auszubilden. Die erfolgreiche Etablierung eines auf sexuellem Weg entstandenen Individuums muß deshalb als ein äusserst seltenes Ereignis angesehen werden.

Trotzdem betreibt *T. palustris* Jahr für Jahr einen sehr großen Aufwand zur Produktion von Sporen. Wird das Gebiet mit einem Teppich von Sporen belegt, werden auch alle in Frage kommenden Kleinstandorte erfaßt. Dazu ist allerdings eine astronomische Zahl von Sporen notwendig. Zur Neubesiedlung von Standorten ist die Fernverbreitung durch Sporen unerlässlich, was wohl ebenfalls nur durch eine grosse Sporenzahl möglich ist.

Bisher wurde nie auf das Verhalten von Farnsporen im Wasser geachtet. Meine Untersuchungen zeigen, dass Sporen im Wasser keimen, die Protonemata monatelang am Leben bleiben und sich, in Erde eingepflanzt, sofort weiterentwickeln. Dies ist ein für Farne bis anhin nicht bekanntes Phänomen. Für den Sumpffarn, der in der Natur immer in der Nähe von Gewässern anzutreffen ist, könnte dies von großer Bedeutung sein. Werden nicht Sporen, sondern Protonemata auf ein günstiges Substrat geschwemmt, hat die Pflanze zwei bis drei Wochen Entwicklungszeit gewonnen. Zudem können Sporen vom Wasser von einem Ufer ans andere transportiert werden.

Die Rhizome etablierter Sporophyten zeigen ein starkes Längenwachstum. Sie verzweigen sich dichotom an den Vegetationsspitzen und sterben hinten relativ bald ab. Aus einem Spross entstehen so unaufhörlich neue, genetisch identische Sprosse. Es ist durchaus denkbar, daß ein Genet, das sich einmal entwickeln und behaupten konnte, sich rasch vegetativ ausbreitet und eine Fläche von vielen Quadratmetern besiedeln kann. Es müsste aber mit elektrophoretischen Methoden (Isoenzymanalyse) nachgeprüft werden, ob es sich bei den Teilpopulationen in einem Siedlungsraum tatsächlich um genetisch identische Klone handelt.

Auch andere am gleichen Standort anzutreffende Pflanzenarten zeigen eine starke vegetative Vermehrung. *Carex* und *Scirpus* bilden oft Horste und dichte Klone. Rhizompflanzen wie *Phragmites*, *Typha* und *T. palustris* besiedeln mit langen Rhizomen große Flächen, dies jedoch in geringerer Dichte als horstbildende Pflanzen. Der weiche Untergrund in einem Feuchtgebiet bietet Rhizomen wenig Widerstand. Rhizompflanzen können eher allfällige Lücken besiedeln und sich nach allen Seiten in neue Gebiete ausdehnen.

Vegetatives Wachstum könnte als eine Form der Fortbewegung betrachtet werden; Tiere erreichen ihre Nahrungsquellen durch Mobilität des Gesamtorganismus - Pflanzen erschließen durch Wachstum neue Ressourcen. Von Samenpflanzen ist bekannt, daß ihre Rhizome entlang von Nährstoffgradienten wachsen.

Im Gegensatz zu Beobachtungen beim Adlerfarn (WATT, 1940 - 1956) konnte beim Sumpffarn eine mehr oder weniger gleichmässige Verteilung der Blätter innerhalb einer Teilpopulation festgestellt werden. Zwischen den Teilpopulationen erstrecken sich Gebiete, die ökologisch gesehen durchaus auch vom Sumpffarn besiedelt sein könnten. Sie sind es vermutlich nicht, weil sich dort bisher kein Sporophyt etablieren konnte. Ich sehe die auffallend ungleichmässige Verteilung des Sumpffarnes weniger als Folge inhomogener ökologischer Bedingungen am Standort an, sondern eher als Konsequenz einer selten stattfindenden Etablierung sexuell entstandener Pflanzen.

Ich danke Alex Zuppiger für das Anfertigen der photographischen Abbildungen.

Literatur

- BAZZAZ, F. A. & E. G. REEKIE 1985. The meaning and measurement of reproductive effort in plants. In: J. WHITE et al. (eds.), Festschrift für John L. Harper, 373 - 387. Academic Press, London.
- ELLENBERG, H. 1978. Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht. 2. Aufl., Ulmer, Stuttgart.
- HARPER, J. L. 1977. Population biology of plants. Academic Press, London - New York - San Francisco.
- LUERSSEN, C. 1889. Die Farnpflanzen oder Gefäßbündelkryptogamen (Pteridophyta). In: Dr. L. Rabenhorst's Kryptogamen-Flora von Deutschland, Oesterreich und der Schweiz. 2. Aufl., 3. Band: 360 - 367. Kummer, Leipzig.
- MARTI, K. 1988. Vegetative und sexuelle Vermehrung beim Sumpffarn (*Thelypteris palustris* SCHOTT). Diplomarbeit, Universität Zürich.
- MILES, J. 1979. Vegetation dynamics. Outline studies in ecology. Chapman & Hall, London.
- SCHNELLER, J. J. 1975. Untersuchungen an einheimischen Farnen, insbesondere der *Dryopteris filix-mas* - Gruppe. 3. Ökologische Untersuchungen. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 85: 110 - 159.

- WATT, A. S. 1940. Contributions to the ecology of bracken (*Pteridium aquilinum*). I. New Phytol. 39: 401 - 422.
- 1943. II. New Phytol. 42: 103 - 126.
- 1945. III. New Phytol. 44: 157 - 178.
- 1947. IV. New Phytol. 46: 97 - 121.
- 1950. V. New Phytol. 49: 308 - 327.
- 1954. VI. New Phytol. 53: 117 - 130.
- 1956. VII. New Phytol. 55: 369 - 381.

Summary

MARTI, K. (1990). Aspects of sexual and vegetative reproduction in the marsh fern *Thelypteris palustris* SCHOTT. Farnblätter 22: 1-19. In German, English summary.

The marsh fern (*Thelypteris palustris* SCHOTT) grows only in the waterlogged soil of bogs. It is mostly found in wet alder woodlands and reedswamps. In the areas surveyed in this study (wetlands near Zürich, Switzerland) the populations of *T. palustris* show a patchy pattern. Phenologic examination showed that the patches are covered contiguously by shoots and have clearly defined boundaries. Each patch is composed of an area of at least a few square meters but can extend up to an area of several hectares. *Thelypteris palustris* develops long, extensively branched rhizomes. The leaves are initiated at the tips. Rhizoms growing in summer initiate leaves several centimeters apart. In autumn the leaves are spaced much closer and hibernate in a rolled-up condition under a protective layer of litter and snow. In one population thousands of fronds start to unroll almost simultaneously towards the end of April and up to midsummer further leaves continue to unroll. The first spore-bearing leaves expand 5 to 6 weeks after the sterile ones. In sunny habitats 30% of the leaves carry spores by September. In more shadier places the proportion of fertile leaves decreases; these leaves have less sori and each contains fewer sporangia. In the middle of dense stands of alder no fertile leaves are to be found. In contrast, spore production is astonishingly high in reedswamps.

The spores are capable of immediate germination and do so on practically all kinds of substrate providing enough humidity and light is available. Under laboratory conditions gametophytes have been observed to grow even on decayed sporophytes.

The spores hibernate without losing their ability to germinate. In the soil and on the litter above it, spores have been found in great numbers, yet surprisingly, few gametophytes were found to develop. Observations in nature and studies in the laboratory showed that the conditions for the development of gametophytes are rarely met within natural habitats. Wide areas of reedswamp and alder woodlands are flooded permanently or, at least, for longer periods. Gametophytes require an evenly humid substrate but they degenerate if it is too wet. Germination does not take place in the dark. Gametophytes need a sufficient amount of light, otherwise growth is retarded and they may degenerate. The gametophytes and young sporophytes are almost exclusively found in places disturbed by reedswamp management. These are mostly small open areas with less vegetation to provide shade. In these places the gametophytes mostly grow on slightly elevated small mounds or pieces of wood. The gametophytes do not show any special adaptations to the conditions found in wetlands. Sporophytes may develop, but their chances of survival are small. Unstable conditions in the habitat, enormously high competition by other plants, and a thick layer of litter and leaves may be considered to be the main factors restricting the development of gametophytes and sporophytes. The fern is found only in distinct subpopulations, I consider this mainly to be a result of rare sexual reproduction.

The abundant production of spores enables expansion of the fern over a large area. Expansion and rejuvenation of the population occurs mainly through vegetative growth. This being facilitated by the long, thin extensively branched rhizomes. Branching distances, leaf production and growth of the rhizome were studied and are further discussed.

For the first time studies were carried out on the behaviour of spores in water. The spores of the marsh fern float on water and may even germinate there. The protonemata remain viable for months on the watersurface and subsequently develop into normal gametophytes when transferred to soil. The new modes of propagation and spread which are made possible by these unique properties are discussed.

Komplementäre Oberflächenstrukturen der äußeren Sporenwand bei Selaginella

Martha A. Dahlen

Department of Botany, University of HongKong, HongKong

Die folgende Originalarbeit wurde der Redaktion durch die Vermittlung von Herrn H. J. Weber, Liestal, zugesandt. Wir freuen uns sehr, sie in den Farnblättern veröffentlichen zu können, nicht nur als interessanten Originalbeitrag, sondern auch, weil sie von Farnverwandten handelt, die bei uns eher selten im Rampenlicht stehen. Die Redaktion hat den englischen Text ins Deutsche übersetzt und schickt, mit Einwilligung der Verfasserin, eine Einführung über den Lebenszyklus heterosporer Pteridophyten voraus, die ihn für unsere Leser verständlicher machen dürfte.

Einführung

(von Karl U. Kramer, Zürich)

Die Mehrzahl der Farne und Farnverwandten ist homospor, d.h., es wird eine einzige Art von, fast immer sehr kleinen, Sporen produziert, die den \pm langwierigen Prozess der Keimung und der Bildung eines mehrere mm oder cm großen Prothalliums durchmachen müssen, bevor die eigentlichen Geschlechtsorgane: Archegonien und Antheridien, ausgebildet werden können. Die befruchtete Eizelle des (eines) Archegoniums entwickelt sich dann zur neuen Schachtelhalm-/Bärlapp-/Farnpflanze. Die Befruchtung kann allermeistens durch ein Spermatozoid erfolgen, das vom gleichen Prothallium stammt.

Die relativ wenigen heterosporen Farne und Farnverwandten: Marsileaceae (Kleefarne), Salviniaceae, Azollaceae (Schwimmfarne); Selaginellaceae ("Moosfarne"), Isoëtaceae (Brachsenkräuter) weisen einen etwas abgewandelten Lebenszyklus auf. Dabei sind das Keimungs- und das Prothalliumstadium deutlich verkürzt. Dies wird oft mit dem Leben in Sümpfen oder im Wasser in Verbindung gebracht, wo das Prothallium sich nur schwer halten kann. Die weitaus größte Gattung: *Selaginella*, ist aber ein Landbewohner.

Bei diesen Pteridophyten erzeugt ein und dieselbe Pflanze Sporen von zweierlei Größe, Mega- und Mikrosporen, und zwar in verschiedenen Sporangien, meist je vier (oder weniger) in einem Mega- und zahlreiche in einem Mikrosporangium. Die Megasporen sind relativ riesig, bei *Selaginella* etwa 200 - 600 µm im Durchmesser; aber auch die Mikrosporen sind oft größer als die Sporen homosporer Farne, bis etwa 60 µm gegenüber sonst meist 20 - 40 µm. Bei der Keimung platzt eine solche Spore entlang der Naht (Laesura) auf, aber es tritt kein Keimungsfaden bzw. keine Keimungsplatte auf. Statt dessen macht die Sporenzelle eine kleine Anzahl von Teilungen durch, ohne grün zu werden; sie zehrt von den relativ reichlich vorhandenen Reservestoffen. Aus der Spore quillt schwach ein Gewebekissen hervor; hier trägt das sehr stark reduzierte Prothallium ein Archegonium oder (bei Mikrosporen) einige wenige Antheridien. Die Befruchtung erfolgt auf normalem Wege, aber es ist dafür erforderlich, daß eine Megaspore und eine Mikrospore der gleichen Art zugleich und in unmittelbarer Nachbarschaft voneinander keimen. Bei sumpf- oder wasserbewohnenden heterosporen Pteridophyten dürften die Spermien eine gewisse Entfernung im Wasser zurücklegen können; bei den landbewohnenden Selaginellen dürfte das aber kaum je gegeben sein. Hier wird wahrscheinlich die Chance für das Zusammentreffen eines Spermiums mit einem befruchtungsfähigen Archegonium der gleichen Art durch das Aneinanderhaften von Mega- und Mikrosporen sehr stark erhöht. Für das Auftreten dieses Phänomens, das von KRAMER (1977) aufgrund von Beobachtungen von SCHNELLER (1975) am Wurmfarn theoretisch postuliert und als "Synaptosporie" bezeichnet worden ist, hat die Autorin des nachstehenden Artikels bei *Selaginella* starke Hinweise aufgrund des Baues der äußeren Sporenwand gefunden.

Abstract

DAHLEN, M. A. (1990). Complementary exine sculpturing in *Selaginella* spores. Farnblätter 22: 20-27. In German, English and German abstract.

Examination of spores of 11 species of HongKong selaginellas reveals that the exines of mega- and microspores often have complementary designs which apparently facilitate adhesion. Typically, microspores bear protrusions while megaspores have an echinate, sponge-like matrix in the exine: surface contact causes entanglement. Comparative consideration of exine structure and function in the context of species ecology in all heterosporous genera could enhance understanding of heterospory as an evolutionary strategy.

KEY WORDS: Exine - heterospory - SEM - *Selaginella* - spores

Zusammenfassung

Die Untersuchung der Sporen von 11 Arten der Gattung *Selaginella* aus HongKong zeigt, daß die Exine der Mega- und Mikrosporen häufig ein komplementäres Muster aufweist, das offensichtlich die gegenseitige Anheftung erleichtert. Im typischen Fall zeigen die Mikrosporen Auswüchse der Oberfläche, während die Megasporen eine schwammähnliche echinate Matrix in der Exine zeigen. Durch Oberflächenkontakt kommt es zum Aneinanderhaften. Eine vergleichende Betrachtung von Struktur und Funktion der Exine im Zusammenhang mit der Ökologie der Arten in allen heterosporen Gattungen könnte unser Verständnis von Heterosporie als eine Evolutionsstrategie erweitern.

SCHLÜSSELWÖRTER: Exine - Heterosporie - REM - *Selaginella* - Sporen

Die verschiedenen Oberflächenmuster von Sporen und ihre Bedeutung für die Systematik sind gut dokumentiert (z.B. ERDTMAN, 1957; FERGUSON & MULLER, 1976), aber mit der Frage, warum es an Sporen Oberflächenmuster gibt, haben sich nur wenige beschäftigt. Traditionellerweise werden der Oberflächenstruktur der Exine zwei Funktionen zugeschrieben: Schutz und Verbreitung (CHALONER bzw. WALKER in FERGUSON & MULLER, 1976). Bei der heterosporen Gattung *Selaginella* könnte die Oberflächenstruktur der Exine eine dritte Funktion haben: die Kohäsion von Mikro- und Megasporen zu verbessern.

Während einer systematischen Bearbeitung der Farnverwandten von HongKong (DAHLEN, 1982) kam mir der Gedanke, daß die Muster der Exine von *Selaginella*-Sporen komplementär sein könnten. Es wurden 11 Arten von *Selaginella* untersucht. Für meine Untersuchungen sammelte ich willkürlich Sporen von rezenten Aufsammlungen; die Exsikkate befinden sich im Herbarium der Universität HongKong (HKU). Für rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen wurden die Sporen mit doppelseitig klebendem Band auf Aluminiumtischchen befestigt, mit Gold/Palladium bedampft und mit einem Rasterelektronenmikroskop des Typs Cambridge 150 untersucht. Die Abbildungen 1 - 4 stammen aus DAHLEN (1982), und die hier summarisch besprochenen Beobachtungen werden dort ausführlicher behandelt. Die Abbildungen 5 und 6 stammen von einer *Selaginella*-Art aus Taiwan, die die gleichen Muster wie die Arten aus HongKong zeigt.

Beim Vergleich der Oberflächenmuster der Exine von Mega- und Mikrosporen zeigen sich bestimmte Tendenzen. Bei 8 von 11 Arten sind erhebliche Unterschiede zwischen den Oberflächenmustern der Mega- und Mikrosporen zu erkennen, und diese Unterschiede folgen bestimmten Regeln. Die Megasporen haben nämlich eine eher rugose

oder reticulate Oberfläche, während die Mikrosporen Auswüchse tragen (Stacheln, Pilae oder Baculae). Bei den 3 übrigen Arten zeigen sowohl die Mega- als auch die Mikrosporen eine gemmate oder colliculate Oberfläche. Unabhängig von der gröberen Oberflächenstruktur zeigen die feineren Details (sozusagen die "Textur") aller Megasporen pfeifenholzartige Züge: rauh (Abb. 2), villos (Abb. 4) oder echinat (Abb.6). Wie die Abbildungen zeigen, hält die maschenartige Matrix der Megasporen-Exine leicht Mikrosporen mit ihren aufgerauhten Oberflächenauswüchsen fest. Ferner erhöht der im Vergleich zu den Megasporen kleine Durchmesser der Mikrosporen die Intensität des Oberflächenkontaktes, so daß der Hafteffekt verstärkt wird. Es ist vielleicht bedeutsam, daß sich die Matrixtextur bei frischen Megasporen als am stärksten entwickelt erwies. Älteren Megasporen, wie man sie Herbar-exemplaren entnimmt, fehlen diese Details häufig, und sie sehen bei genauer Betrachtung unter dem Rasterelektronenmikroskop nur verkrustet und grubig aus. Die Struktur der Exine von Mikrosporen scheint weniger von ihrem Alter beeinflußt zu werden.

Aus diesen Beobachtungen ergibt sich eine Reihe von weiteren Fragen. Kommen komplementäre Oberflächenstrukturen auch bei anderen *Selaginella*-Arten vor? Auch bei Arten anderer heterosporer Gattungen? Wenn das der Fall ist, welche Muster sind für die verschiedenen Gattungen charakteristisch? Beim Durchsehen der Literatur konnte ich keine Versuche finden, die Oberflächenstruktur von Megasporen und Mikrosporen miteinander in Zusammenhang zu bringen, weder innerhalb einer Gattung, noch beim Vergleich verschiedener Gattungen. Darüberhinaus fand ich nur 3 Autoren, die Oberflächenstruktur von Oberflächenstruktur unterscheiden, und das obwohl ersteres Merkmal für systematische und morphologische Arbeiten vielversprechend erscheint. TRYON & LUGARDON (1978) haben darauf hingewiesen, daß der Bau der Oberfläche von *Selaginella*-Sporen eine Anpassung an das Aneinanderhaften zu sein scheint, und daß diese Komplementarität wahrscheinlich bei der Verbreitung dieser Pflanzen eine Rolle spielt. Auch bildeten TRYON & TRYON (1982) die echinate Textur von Megasporen verschiedener *Selaginella*-Arten ab und vertraten die Meinung, daß die Oberfläche der Mega- und Mikrosporen bei dieser Gattung an gemeinsame Verbreitung angepaßt zu sein scheint.

Trotz des knappen Kommentars bietet die übersichtliche und gut illustrierte Zusammenfassung über die Charakteristika von Sporen heterosporer Gattungen bei TRYON & TRYON (1982) eine gute Ausgangsbasis für einen vorläufigen Vergleich.

Es gibt 7 rezente Gattungen von heterosporen Pteridophyten; 5 davon sind Wasser-, 2 Landbewohner. Die wasserbewohnenden Gattungen, die man zusammen auch Wasserfarne nennt, sind *Marsilea*, *Reg-*

nellidium, *Pilularia*, *Salvinia* und *Azolla*. Bei den ersten drei ist die Oberflächenskulptur der Exine von Mega- und Mikrosporen im allgemeinen ähnlich; sie wird von TRYON & TRYON (1982) als papillat bis rugulos oder faltig beschrieben. Die Sporen von *Salvinia* und *Azolla* sind komplexer in ihrem Bau. Die Megasporen haben grob tuberculate, perforate Oberflächen mit einer zusätzlichen Struktur, der Columella, die mit langen Strängen bedeckt ist. Die Mikrosporen zeigen eine glatte Exine, aber sie befinden sich innerhalb von sog. Massulae, die auf ihrer Oberfläche Glochidien mit Widerhaken tragen. Somit scheint es, als hätten bei den wasserbewohnenden heterosporen Gattungen nur *Azolla* und *Salvinia* Sporen mit einer Struktur der Exine, die ein Ineinanderfangen fördert.

Die beiden terrestrischen Gattungen heterosporer Pteridophyten sind *Isoetes* und *Selaginella*. TRYON & TRYON (1982) beschreiben die Oberflächenskulpturen von *Isoetes* als sehr verschiedenartig: Sowohl Mega- als auch Mikrosporen können glatt sein oder Fortsätze tragen (dann sind sie echinat, tuberculat, cristat u.s.w.). Ebenso überschneiden sich die Muster der Sporenoberflächenstruktur der Megasporen und der Mikrosporen bei *Selaginella*, aber bei den Megasporen zeigt sich eine Tendenz zum Besitz von Riefen, während bei Mikrosporen der Besitz von Anhängseln überwiegt. Um das tatsächliche Vorhandensein einer solchen Tendenz zu bestätigen und zu dokumentieren, müsste man bei zahlreichen verschiedenen Arten die Skulptur der Mega- und Mikrosporen untersuchen und übersichtlich ordnen.

Eine zweite Frage ist, ob eine komplementäre Struktur der Exine für heterospore Pteridophyten einen Anpassungsvorteil darstellt. Haben Arten mit Sporen, deren Exine besser an das Zusammenhaften angepaßt ist, mehr Erfolg bei der Konkurrenz? Bei der Überlegung dieser Frage ist Kenntnis über die Sporenverbreitung erforderlich. Der Wind

Abb. 1 und 2: *Selaginella denticulata* (DESV.) ALSTON (Dahlen 93, HKU).

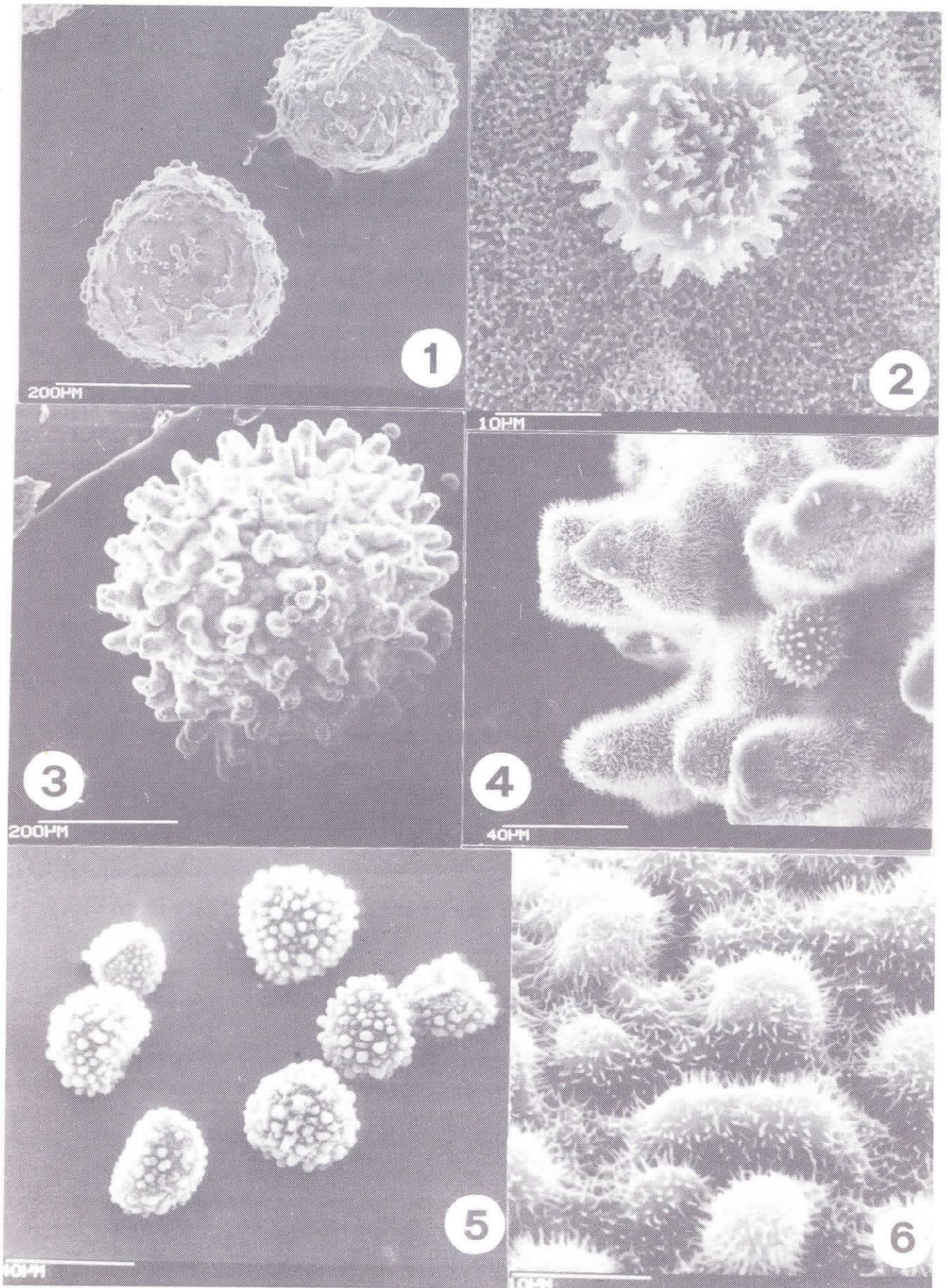
1. Megasporen mit vereinzelt kleineren Mikrosporen.
2. Vergrößerter Ausschnitt aus Abb. 1: Einzelne stachelige Mikrospore auf der maschenartigen Oberfläche einer Megaspore.

Abb. 3 und 4: *Selaginella limbata* ALSTON (Dahlen 89, HKU).

3. Megaspore, auf deren Oberfläche mehrere Mikrosporen haften.
4. Vergrößerter Ausschnitt aus Abb. 3: Stachelige Mikrospore auf der villosen Oberfläche einer Megaspore.

Abb. 5 und 6: *Selaginella labordei* Hieron. ex Christ (Dahlen 308, HKU).

5. Mikrospore mit baculater Ornamentierung.
6. Echinante Oberfläche einer Megaspore.



spielt wahrscheinlich keine Rolle (WHITEHEAD, 1969); dagegen sind Benetzbarkeit (DAVIES, 1961) und elektrostatische Kräfte (GREGORY, 1957) wahrscheinlich wichtig. Bei verschiedenen *Isoëtes*-Arten werden die Sporen von Regenwürmern verbreitet (DUTHIE, 1929); eine unbeschadete Passage durch den Verdauungstrakt ist ein weiterer Aspekt, der die Gestalt des Sporoderms beeinflusst. Die Sporodermstruktur ist also einer von vielen vernetzten Faktoren, die bei der Verbreitungsstrategie wichtig sind. Wie dem auch sei, komplementäre Oberflächenstrukturen scheinen reell zu existieren, und bei gewissen Arten der weltweit häufigsten heterosporen Pteridophytengattung *Selaginella* gut entwickelt zu sein.

Zum Abschluß sei gesagt, daß diese Beobachtungen und Schlüsse aus den Literaturangaben darauf hinweisen, daß die Exine heterosporer Gattungen im Hinblick auf das Entdecken und die Beschreibung von Mustern komplementärer Strukturen, besonders bezüglich der Textur der Megasporen ein lohnendes Objekt für weitere Untersuchungen ist. Solche Untersuchungen würden das Verständnis der Bedeutung der Sporenstruktur als Anpassung und als systematisches Merkmal und für die Fortpflanzungsstrategie heterosporer Gattungen fördern.

Danksagung

Mein Dank gilt Prof. W. G. CHALONER für seine Ermutigung und den Mitarbeitern des REM-Labors der Universität HongKong für ihre technische Unterstützung.

Literatur

- DAHLEN, M. A. 1982. A taxonomic reassessment of the HongKong fern allies with special reference to *Selaginella* BEAUV. Ph.D. Thesis, 238 pp., University of HongKong.
- DAVIES, R. R. 1961. Wettability and capture, carriage, and deposition of particles by raindrops. *Nature* 191: 616 - 617.
- DUTHIE, A. V. 1929. The method of spore dispersal of three South African species of *Isoëtes*. *Ann. Bot.* 43: 411 - 412.
- ERDTMAN, G. 1957. Pollen and spore morphology / Plant taxonomy. Gymnospermae, Pteridophyta, Bryophyta (Illustrations). Almquist & Wiksell, Stockholm.
- FERGUSON, I. K. & J. MULLER (eds.) 1976. The evolutionary significance of the exine. Linnean Society Symposium Series No. 1, 591 pp., Academic Press, London.

- GREGORY, P. H. 1957. Electrostatic charges on spores of fungi in air. *Nature* 180: 330.
- KRAMER, K. U. 1977. Synaptospory: a hypothesis. A possible function of spore sculpture in pteridophytes. *Gard. Bull.* 30: 79 - 83.
- 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.
- TRYON, A. F. & B. LUGARDON 1978. Wall structure and mineral content in *Selaginella* spores. *Pollen et Spores* 20: 315 - 340.
- TRYON, R. M. & A. F. TRYON 1982. Ferns and allied plants with special reference to tropical America. 857 pp., Springer, New York - Heidelberg - Berlin.
- WHITEHEAD, D. R. 1969. Wind pollination in the angiosperms: Evolutionary and environmental considerations. *Evolution* 23: 28 - 35.

Exkursion am 2./3. September 1989 an den Zugersee und nach Engelberg

Eugen Kopp

Pilatusweg 18, CH - 6030 Ebikon

Das Wetter war ebenso kühl und regnerisch wie die internationale Gesellschaft aufgeräumt und interessiert. Es konnten sämtliche einheimischen *Polystichum*-Arten, insbesondere *P. setiferum* und *P. braunii* gefunden werden. Ein erster Halt erfolgte am Südwesthang des Zugerberges bei Oberwil, wo *Polystichum setiferum* schon 1855 - also vor dem Bau der Gotthard-Bahn - von Bamberger gefunden und als einzig bekannter Standort in den Nordalpen bezeichnet wurde. Herr B. Baur (Leiter des Naturschutzamtes im Kt. Luzern) fand *P. setiferum* aber auch an unserem zweiten Halt im Grossbergwald am Rooterberg, sowie am Chiemen (Halbinsel im Zugersee) und am Bürgenstock (Unter Nas, Ennetbürgen). Der anwesende Finder stellte den Farn vor und berichtete über die Geschichte des Fundes.

Dann ging es nach Engelberg, wo nach einem ausgezeichneten Nachtessen im Hotel Engel als Höhepunkt des Tages in einem Schulsaal des Benediktinerklosters ein Vortrag von Herrn Stefan Jessen über den von ihm mit aufgebauten und betreuten Farngarten in Karl-Marx-Stadt in der DDR stattfand. Kenntnisse und Engagement des jungen pteridologischen Autodidakten beeindruckten alle Teilnehmer zutiefst. Der Vortrag wurde am Sonntagmorgen zu Ende geführt, als anhaltend starker Regen das vorgesehene Programm zunächst nicht ermöglichte. Bei nachlassendem Regen fuhren wir dann doch noch ins Sureental, wo am Herrenrütiboden das seltene *Polystichum braunii* in schönen Exemplaren und mögliche Hybriden zwischen *Polystichum lonchitis* und *P. aculeatum* (*P. x illyricum*) gefunden wurden. Zwei Patres, daneben ausgezeichnete Floristen, Konrad Lötscher und Fintan Greter haben im Raum Engelberg 5 Farnarten gefunden, die im benachbarten Kanton Luzern, von dem seit 1985 eine schöne, moderne Flora existiert, fehlen. Es handelt sich um *Asplenium septentrionale* und *A. adiantum-nigrum*, *Cryptogramma crispa*, *Woodsia alpina* und *Polystichum braunii*. In den üppigen Beständen von Frauenfarn (*Athyrium filix-femina* und *A. distentifolium*) konnten die Erstbeschreiber (H. & K. Rasbach und Jakob Schneller) auch zahlreiche Exemplare der Hybride *Athyrium x reichsteinii* identifizieren und die subtilen Erkennungsmerkmale demonstrieren. Der Blick vom Restaurant Alpenrösli, wo mitten zwischen Bergsturzböcken bei fröhlicher Veltliner-Stimmung das Mittagessen ge-

nossen wurde, hinauf zur Föhrenalp zeigte diese so von dichtem Nebel verhangen, daß auf eine Auffahrt mit der Seilbahn und das Aufsuchen des kleinen, recht schwer zu findenden Standortes von *Woodsia alpina* verzichtet werden musste. Ersatzweise gab es eine Besichtigung des Benediktinerklosters, die mit einem Choral von César Franck, gespielt von Pater Hegner auf der berühmten Orgel der Klosterkirche endete.

Herrn Prof. Emil Zogg zum 75. Geburtstag

Lieber Emil !

Zum 18. Juli 1990 möchte Dir die SVF - leider etwas verspätet - ganz herzlich gratulieren. Dir, der Du schon vor Bestehen des Vereins zu einer Gruppe aktiver Farnfreunde zähltest, Dir als Gründungsmitglied und Mitglied auch des ersten Vorstandes, gebührt unser ganz besonderer Dank für all das Viele, was Du für die SVF getan hast. Deine schönen, begeisternden und mit Begeisterung präsentierten Vorträge, mit brillanten 6 x 6 - Dias illustriert, sind uns in lebhafter Erinnerung. Große Teile der Welt hast Du bereist, um mit Deiner treuen Reise- und Arbeitsgefährtin Helen Gassner die Farnschätze ferner Länder zu heben. Und Ihr bereitet Euch auch jetzt wieder auf eine solche Farnreise vor. Dein Alter würde man Dir niemals anmerken ! Farnforschung hält jung, wie hier schon bei früheren Mitglieder-Jubiläen festgestellt werden konnte. Möge es noch lange so bleiben !

Das wünschen Dir im Namen der SVF

Deine

U. Leumann
Jakob Schneller

INHALTSVERZEICHNIS

Seite

MARTI, KATHARINA

Aspekte zur sexuellen und vegetativen Vermehrung
des Sumpffarns *Thelypteris palustris* SCHOTT 1

DAHLEN, MARTHA A.

Komplementäre Oberflächenstrukturen der äußeren
Sporenwand bei *Selaginella* 20

KOPP, EUGEN

Exkursion am 2./3. September 1989 an den Zugersee
und nach Engelberg 28

KRAMER, KARL U. & J. JAKOB SCHNELLER

Herrn Prof. Emil Zogg zum 75. Geburtstag 29

