Zeitschrift: Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse

Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft

Band: 85 (1975)

Heft: 2

Artikel: Untersuchungen an einheimischen Farnen, insbesondere der Dryopteris filix-mas-Gruppe. 3. Teil, Ökologische Untersuchungen

Autor: Schneller, Johann Jakob

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-60174

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 03.10.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Ber. Schweiz. Bot. Ges. *85* (2), 110–159 (1975)

Untersuchungen an einheimischen Farnen, insbesondere der *Dryopteris filix-mas*-Gruppe 3. Teil. Ökologische Untersuchungen

von *Johann Jakob Schneller*

Mitteilungen aus dem Botanischen Museum
der Universität Zürich
Nr. 276

Manuskript eingegangen am 12. Juli 1974

3.1. Sporenverbreitung

3.1.1. Einleitung

Im 17. Jahrhundert traten die ersten Zweifel an der im Altertum und im Mittelalter vertretenen Ansicht auf, dass Lebewesen spontan aus Unbelebtem entstehen. Weder die Anhänger noch die Gegner der Urzeugung konnten überzeugende Beweise erbringen. Die lange dauernde Meinungsverschiedenheit förderte die Kenntnisse über den Gehalt von organischer Substanz in der Luft. Den ersten Hinweis auf die Luftverbreitung von Sporen beschreibt Gaultier de Claubry (1855), ihm war es im Jahre 1832 gelungen, Kryptogamensporen aus der Luft zu erhalten. Das Problem der Urzeugung löste Pasteur (1860, 1862) endgültig. Seine klassischen Versuche lieferten die klaren Beweise für das Vorhandensein lebensfähiger Mikroorganismen und Kryptogamensporen in der Luft. Die nach Pasteur folgenden Untersuchungen befassten sich vor allem mit der Verbreitung von Krankheitserregern, weniger aber mit der Sporen- und Pollenverbreitung.

Von ganz anderer Seite stiess man auf das Problem, ob Algen, Bakterien, Farn- und Moossporen und Samen erfolgreich über weite Strecken transportiert werden. Bei der Durchforschung des Krakatau, drei Jahre nach dem Ausbruch von 1883, wurden die ersten Pflanzen, darunter 10 Polypodiaceen auf dem Vulkan gefunden (Treub, 1888 aus Gams, 1938). Ernst (1934), der den Krakatau 1906 und 1931 besuchte, erwähnt, dass die dem Vulkan nächstliegende Insel ca. 20–40 km entfernt zu finden sei. Die Neubesiedlung des Krakatau wurde zur Streitfrage. Ernst (1934) spricht von der grossen Wahrscheinlichkeit, dass die Besiedlung durch die Windverbreitung von Sporen und Samen stattgefunden habe. Beweise dafür,

dass Farnsporen über weite Strecken transportiert werden, sind spärlich zu finden, ganz im Gegensatz zu den Untersuchungen zur Windverbreitung von Pilzsporen und Pollenkörnern (Faegri und Jversen, 1964; Faegri und van der Pijl, 1971). Overheem (1938 aus Pettersson, 1940) sammelte bei einem Flug in der Höhe von 500 m über der Erdoberfläche Farnsporen. Pettersson (1940) fand bei Fernfangversuchen *Aspidium* (Dryopteris)-Sporen; die Distanz zu der am nächsten liegenden Population ist aber in seiner Arbeit nich erwähnt. Erdtmann (1954) sammelte *Dryopteris*-Sporen über der Nordsee, 600 km vom nächsten Land entfernt. Nach den Angaben von Gams (1938) und Faegri und van der Pijl (1971) werden die meisten Farnsporen vom Winde verbreitet, seltener ist das Wasser das Verbreitungsagens, nämlich bei den Wasserfarnen. Die Verbreitung durch Tiere scheint sehr selten zu sein. Docters van Leeuwen (1929) beobachtete bei zwei Farnarten Ameisenverbreitung. Bei einigen Isoetes-Arten soll Sporen-Verbreitung durch Regenwürmer vorkommen.

Die Literatur über die Ökologie der Farnsporen ist spärlich. Abgesehen von den zusammenfassenden Kommentaren von Faegri und van der Pijl (1971) und Gams (1938) finden sich wenige Angaben. Zu einigen Problemen der Verbreitung nimmt Harris (1955) Stellung. Untersuchungen in Farngebieten sind soweit bekannt bis jetzt nur von Pettersson (1930, 1940) gemacht worden. In der Arbeit von 1940 geht er vor allem auf die Relation zwischen Luftfeuchtigkeit und Sporenaussaat ein. Zur Sporenproduktion konnten keine Angaben gefunden werden. Untersuchungen zur Sinkgeschwindigkeit von Pteridophytensporen sind spärlich, Angaben über die Sinkgeschwindigkeit von Lycopodiumsporen finden sich in Gregory (1945).

Die folgenden Untersuchungen an *Dryopteris filix-mas* und *D. pseudo-mas* befassen sich mit einigen Problemen der Sporenökologie.

3.1.2. Sporenzahl pro Pflanze und pro Fläche

Die Sporenmenge, die eine fertile Pflanze aus der *D. filix-mas*-Gruppe in einer Vegetationsperiode erzeugt, lässt sich bei folgenden Annahmen annäherungsweise berechnen. In jedem Sporangium werden 64 Sporen (32 oder 32–64 bei apomiktischen *D. pseudo-mas*) gebildet. Jeder Sorus enthält ca. 100 Sporangien. Auf einem normal ausgebildeten Wedel befinden sich ca. 3000 Sori. Das ergibt pro Wedel ca. 20 Mio. Sporen. Eine Pflanze hat fünf bis acht fertile Wedel, das heisst, es werden etwa 100 Mio. Sporen pro Pflanze und Jahr erzeugt. Folgendes mag die riesengrosse Zahl von Sporen pro Pflanze etwas veranschaulichen. Angenommen auf je einen Quadratzentimeter würde eine Spore gelegt, so wäre für die Sporen einer einzigen Pflanze die Fläche von einer Hektare nötig.

Auch die Sporenproduktion pro Fläche ist nicht genau berechenbar, Schätzungen führen zu ungefähren Werten. Die Annahmen sind aber so gewählt, dass man sagen darf, es seien mindestens soviele Sporen pro Fläche und Jahr zu erwarten. Um die Flächenleistung zu erhalten, wurde in vier verschiedenen Farngebieten die Dichtigkeit der häufigsten Farnarten bestimmt. Es darf angenommen werden, dass auf jede Pflanze fünf fertile Wedel kommen. Für *Dryopteris austriaca* s.l. und *Athyrium filix-femina* darf die ungefähr gleiche Sporenproduktion pro Pflanze und Jahr angenommen werden.

Tabelle 1:

Ungefähre Jahresproduktion von Sporen pro Flächeneinheit in verschiedenen Farngebieten.

Legende: *Art*

fm	D.filix-mas
pm	D.pseudo-mas
au	D.austriaca
ff	A.filix-femina

Gebiet	m ü.M.	Fläche in m²	Arten	Anzahl	Individuen-zahl / m²	ca. Sporen / m²
Tamins / Kunkels	1300	1820	fm	199	0,1093	10,0 Mio
			pm	33	0,0181	1,8 Mio
			ff	295	0,1620	16,0 Mio
			au	102	0,0565	5,6 Mio
				629	0,3459	34,5 Mio
Albis / Schnabel	850	728	fm	85	0,1167	11,0 Mio
			pm	3	0,0041	0,4 Mio
			ff	418	0,5742	57,0 Mio
			au	149	0,2046	20,0 Mio
				655	0,8996	89,0 Mio
Horgen / Egg	640	5450	fm	171	0,0313	3,0 Mio
			pm	134	0,0245	2,4 Mio
			ff	800	0,1467	14,0 Mio
			au	463	0,0849	8,0 Mio
				1568	0,2874	28,0 Mio
Winterthur / Eschenberg	540	8000	fm	215	0,0268	2,6 Mio
			pm	51	0,0063	0,6 Mio
			ff	1318	0,1647	16,0 Mio
			au	1199	0,1498	14,0 Mio
				2783	0,3476	34,0 Mio

Die Dichtigkeit der verbreitetsten Farnarten zusammengenommen variiert für die verschiedenen Gebiete von 2,8 bis 8,9 Pflanzen auf zehn Quadratmeter. Die Dichtigkeit von *D. filix-mas* liegt zwischen 0,26 und 1,16, jene von *D. pseudo-mas* zwischen 0,041 und 0,245 Pflanzen auf zehn Quadratmeter. Werden die tiefsten Werte als Mass für die Flächenleistung genommen, so entstehen auf einen Quadratmeter ca. 30 Mio. Sporen aller häufigen Arten, ca. 2,5 Mio. *D. filix-mas*-Sporen und ca. 0,4 Mio. *D. pseudo-mas*-Sporen.

3.1.3. Sinkgeschwindigkeit

3.1.3.1. Material und Methoden

Das bei den Versuchen verwendete Sporenmaterial wurde im Herbst 1969 gesammelt (es war zur Versuchszeit noch keimfähig). Die Sporen von *D. filix-mas* (Nr. F18) stammten von einer Pflanze aus dem Albisgebiet, jene von *D. pseudo-mas* (Nr. 19) von einer triploiden Pflanze aus Bifig bei Steinmaur. Zur Bestimmung der Sinkgeschwindigkeit wurden Fallröhren gemacht, die aus zwei Kartonzylindern von 45 und 80 cm Länge und 40 cm Durchmesser bestanden. Die Röhrenwand wurde innen mit Kontaktpapier ausgekleidet (Klebschicht nach innen). Damit wurde vermieden, dass Sporen, die an der Wand auftreffen sollten, wieder abprallen konnten. Die Röhren liessen sich zusammensetzen, es war also möglich, zwei verschiedene Höhen, nämlich 80 und 125 cm zu testen. Die Einlass- (oben) und die Austrittsöffnung (unten) wurden aus dem Deckel bzw. Boden ausgeschnitten (1 auf 2 cm, bei der zweiten Versuchsreihe war die Austrittsöffnung nur 1 auf 1 cm gross). Die Bodeninnenseite wurde ausser der Austrittsöffnung ebenfalls mit Kontaktpapier überzogen (Klebschicht nach oben; dies als Schutz gegen eventuell störende Abpraller). An der Basis der Röhre wurde eine Führung für das Klebband gemacht, welches dann beim Versuch mit einer Geschwindigkeit von 2 cm/sec unter der Austrittsöffnung durchgezogen werden konnte. Die Zeitmessung erfolgte mit Hilfe einer Stoppuhr. Beim Start der ersten Versuchsreihe wurde jeweils ein Sporenhäufchen über einen Objektträger in die Öffnung geschoben. Bei der zweiten Versuchsreihe wurde das Sporenpulver auf Papier fein ausgebreitet. Die meisten Sporen bleiben auf Papier haften, auch wenn die „Schichtseite" nach unten gekehrt wird. Beim Start wurde dann das Papier mit der Sporenschicht nach unten leicht angeschlagen, sodass sich die Sporen lösten. Nach den Versuchen wurde das Band sofort mit Objektträgern bedeckt, auf diese liess sich dann der Abstand vom Nullpunkt (Startpunkt) in Zentimeter einzeichnen, der Zeitpunkt des Auftreffens von Sporen konnte somit bestimmt werden. Die Auszählung erfolgte mit dem Mikroskop.

3.1.3.2. Auswertung

Die Sporengrössen der beiden Pflanzen unterscheiden sich signifikant. Die auf den Klebbändern aufgefangenen Sporen wurden in bestimmten Abständen gezählt. Jede Zahl ist bezogen auf eine konstante Flächeneinheit. Wie die Verteilung der Sporen zeigte, liessen sich Kategorien aufstellen: Einzelsporen (1), Gruppen mit 2 Sporen (2), Gruppen mit 3 bis 4 (3), Gruppen mit 5 bis 9 (5) und Gruppen mit mehr als 9 (9) und Anuli (Tab. 2). Die grosse Streuung bei der ersten Versuchsreihe mit grossen Sporenmengen pro Versuch führte zu der Vermutung, dass Sporen während des Fluges sich voneinander trennen, und/oder dass sie beim Aufprallen auf das Band auseinanderfallen, und dass wohl auch Turbulenzen störend wirken. Die Flugzeit für Einzelsporen zum Beispiel liess sich nicht mit Sicherheit und genügender Genauigkeit bestimmen, obwohl angenommen wurde, dass der zuletzt auftretende Anstieg einen ungefähren Wert für die Sinkgeschwindigkeit liefere. Um bessere Resultate zu erhalten, wurden sechs weitere Versuche gemacht (zweite Versuchsreihe), bei welchen kleine nicht stark zusammengeballte Sporenmengen fallen gelassen wurden.

3.1.3.3. Resultate

Die Versuche mit kleinen Sporenmengen geben genauere Auskunft über die Sinkgeschwindigkeit von Einzelsporen (1), Zweiergruppen (2) und Gruppen mit drei bis vier Sporen (3). Diese Versuche wurden bei einer Fallhöhe von 80 cm gemacht. Die erste Versuchsreihe wurde nur zur Bestimmung der Geschwindigkeiten von Gruppen mit 5 bis 9 (5) bzw. mehr als 9 (9) verwendet.

Tabelle 2:

Werte der Sinkgeschwindigkeiten.

Legende:	*Kategorie*	
	(1)	Einzelsporen
	(2)	Gruppen mit 2 Sporen
	(3)	Gruppen mit 3 bis 4 Sporen
	(5)	Gruppen mit 5 bis 9 Sporen
	(9)	Gruppen mit mehr als 9 Sporen

Fallhöhe	Art	Kategorie	Fallgeschwindigkeit cm/sec
Zweite Versuchsreihe:			
80 cm	D.filix-mas	(1)	3,8 – 5,3
	D.pseudo-mas	(1)	4,5 – 6,6
	D.filix-mas	(2)	5,0 – 6,6
	D.pseudo-mas	(2)	5,7 – 8,8
	D.filix-mas	(3)	5,9 – 8,0
	D.pseudo-mas	(3)	8,0 – 11,0
Erste Versuchsreihe:			
80 cm	D.filix-mas	(5)	11,0 – (32,0)
	D.pseudo-mas	(5)	13,0 – (26,0)
	D.filix-mas	(9)	16,0 – (40,0)
	D.pseudo-mas	(9)	20,0 – (53,0)
125 cm	D.filix-mas	(5)	11,6 – 23,0
	D.pseudo-mas	(5)	14,0 – 23,0
	D.filix-mas	(9)	16,0 – 32,0
	D.pseudo-mas	(9)	18,0 – (50,0)

Die Sporen von *D. pseudo-mas,* die grösser sind, fallen etwas rascher als jene von *D. filix-mas.*

3.1.4. Wirkung des Anulus

3.1.4.1. Material und Methoden

Farnwedelteile von *D. filix-mas* und *D. pseudo-mas* wurden während der Sporenreife an die Wand eines Glasgefässes befestigt (mit der Blattoberseite gegen die Wand). Der Abstand der untersten Fieder vom Boden betrug 15 cm, jener der obersten 25 cm. Am Boden des Gefässes wurden Klebbänder ausgelegt, Schicht nach oben. Das Gefäss wurde während der Zeit des Versuches mit einem Glasdeckel zugedeckt. Nachdem die meisten Sporen aus den Sporangien gefallen waren, wurden auf die Klebbänder sorgfältig Objektträger gelegt; die Objektträger wurden mit Distanzmarken versehen (Versuchsanordnung 1). Als Vergleich wurden Sporen beider Arten von einer Höhe von 28 cm durch eine Öffnung in einem Karton auf den Boden des gleichen Gefässes fallen gelassen, der ebenfalls mit Klebband versehen war (Versuchsanordnung 2). Die Klebbänder wurden nach dem Versuch mit Objektträgern gedeckt.
Die Auszählung erfolgte alle 0,5 cm; nahe dem Nullpunkt liegen die Sporen sehr dicht und oft übereinander, hier wurden keine Zählungen vorgenommen. Bei den grossen Sporenzahlen (Tabellen 3, 4) wurden nur Stichprobenflächen ausgezählt und damit ein Näherungswert berechnet. Sämtliche Werte für Einzelsporen sind auf 0,3 cm^2 bezogen.

3.1.4.2. Resultate

Die Tabellen (3, 4) und die Abb. 1 zeigen den Unterschied der Sporenverteilung bei den zwei verschiedenen Versuchsanordnungen. Beim ersten Versuch wurde auch noch die Anzahl der Sporengruppen über 10 bestimmt (beide Arten zusammengenommen). Die Verteilung zeigt, dass auch Sporengruppen durch den Anulus recht weit geschleudert werden können (bis 11 cm im Versuch). Der Unterschied zwischen beiden Arten ist nicht bedeutend. Versuchsanordnung 1 (Tab. 3) zeigt schon makroskopisch, dass die meisten Sporen zwischen durchschnittlich 0 bis 2 cm vom Nullpunkt entfernt (Schnittlinie von Projektion der Blattebene auf die Untersuchungsebene) zu finden sind, die Streuung ist aber wesentlich grösser als bei der zweiten Versuchsanordnung (Tab. 4), wo die Sporen bis ca. 1,0 cm sehr dicht zusammen liegen.

Tabelle 3:

Verteilung der Sporen, die von Wedeln weg an den Boden fallen (Mindestabstand zum Boden 15 cm. Sporenmenge auf 0,3 cm^2, Sporenhaufen auf 1,5 cm^2).

Versuchsanordnung 1

Abstand in cm	D.filix-mas	D.pseudo-mas	Sporenhaufen (beide Arten)
2		7200	
2,5		4600	
3	12600	3600	
3,5	8000	1000	70
4	1400	711	50
4,5	206	458	40
5	132	312	31
5,5	99	200	17
6	103	172	16
6,5	106	111	11
7	114	43	8
7,5	133	42	2
8	80	56	5
8,5	30	–	2
9	25	6	1
9,5	28	21	1
10	–	36	2
10,5	–	6	–
11	6	25	1
11,5	4	2	–
12	4	6	–
12,5	4	4	–
13	5	4	–
13,5	–	2	–
14	–	2	–
14,5	–	4	–
15	1	2	–
15,5	–	3	–

Tabelle 4:

Verteilung der Sporen bei freiem Fall aus 28 cm Höhe (Mittelwerte aus je 5 Versuchen).

Versuchsanordnung 2

Abstand in cm	D.filix-mas	D.pseudo-mas
1	6524,0	4944,0
1,5	3294,4	1804,0
2	1571,2	776,0
2,5	789,6	433,0
3	363,6	176,0
3,5	242,4	87,2
4	89,6	61,2
4,5	73,6	12,2
5	38,4	4,8
5,5	12,0	2,8
6	4,8	0,2

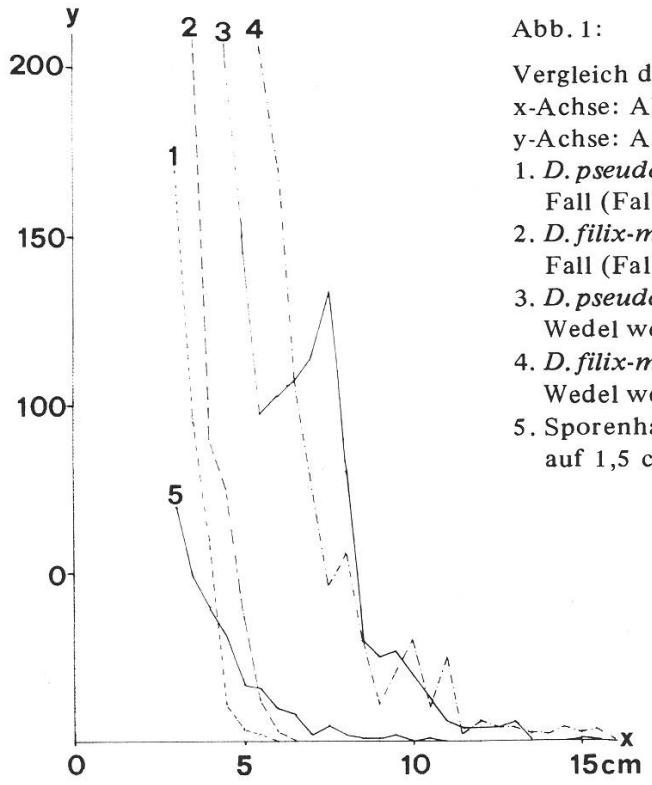

Abb. 1:

Vergleich der Sporenverteilung.
x-Achse: Abstand in cm.
y-Achse: Anzahl Sporen.

1. *D. pseudo-mas,* Anzahl Sporen auf 0,3 cm² bei freiem Fall (Fallhöhe 28 cm).
2. *D. filix-mas,* Anzahl Sporen auf 0,3 cm² bei freiem Fall (Fallhöhe 28 cm).
3. *D. pseudo-mas,* Anzahl Sporen auf 0,3 cm² vom Wedel weg.
4. *D. filix-mas,* Anzahl Sporen auf 0,3 cm² vom Wedel weg.
5. Sporenhaufen (mehr als neun Sporen zusammen) auf 1,5 cm² vom Wedel weg.

3.1.5. Verteilung der Sporen in Farngebieten

3.1.5.1. Material und Methoden

Mit Vaselineschicht versehene Objektträger oder Deckgläser und Scotch-Klebbänder dienten als Sporenfänger. Die mit Vaseline bestrichenen Objektträger und Deckgläser wurden vor dem Versuch mit der Lupe auf Verunreinigungen getestet, dann wurden sie in Petrischalen gelegt, die erst im Versuchsgebiet an der vorbestimmten Stelle geöffnet wurden. Die Scotch-Klebebänder wurden an Ort und Stelle aufgehängt oder ausgelegt. Bei weiteren Versuchen (1971) wurden beidseitig klebende Scotchbänder verwendet, diese wurden im Labor auf Objektträger aufgeklebt und in Petrischalen gelegt, die ebenfalls erst im Versuchsgebiet geöffnet wurden. Beim Einsammeln des Materials wurden die Schalen im Gebiet geschlossen, den Klebbändern wurden in bestimmten Abständen Objektträger angeheftet, auf die mit beidseitig klebendem Band versehenen Objektträger wurden Deckgläser gelegt.

Das Auszählen der Sporen liess sich nur im Labor mit Hilfe des Mikroskopes durchführen, da die Flächen mit 60- bis 80facher Vergrösserung untersucht werden mussten. Die Sporen verschiedener Arten und Gattungen liessen sich nur so unterscheiden. Welche Sporen von *D. filix-mas* und welche von *D. pseudo-mas* stammten, liess sich aber nicht feststellen, so sind bei den angegebenen Zahlen Sporen beider Arten anzunehmen, dies vor allem bei Versuchen über weitere Distanzen. Die Zeitdauer der Versuche ist in den Tabellen angegeben. Einige Versuche wurden wiederholt an gleicher Stelle ausgeführt. Die mit Vaselinefilm versehenen Proben hatten den Nachteil, dass sie sehr stark wetterabhängig waren; Regen schwemmte nach kurzer Zeit die Schicht weg.

3.1.5.2. Sporenverteilung in unmittelbarer Nähe von Farnpflanzen

Versuche im Jahr 1970: Farngebiet Horgen, Egg. Der Farn *D. pseudo-mas,* dessen Sporenausschüttung von Interesse war, steht im Farngebiet etwas abgesondert. In ca. 3 m Abstand auf der Hangoberseite und seitlich, stehen zwei *D. filix-mas* Stöcke. Diese hatten zur Untersuchungszeit schon völlig entleerte Sporangien. Im Umkreis von ca. 15 m waren keine weiteren Pflanzen der *D. filix-mas*-Gruppe vorhanden. Die Objektträger (mit Vaselinefilm versehen) befanden sich im Abstand von 50 cm, 1 m, 3 m, 5 m auf der Hangunterseite, im Abstand von 50 cm, 2 m auf der Hangoberseite der Pflanze. Es wurde je eine Probefläche von 1,7 cm^2 untersucht. Der Farn steht inmitten von vielen *Rubus fruticosus*-Pflanzen. Die Rubusschicht wurde soweit nötig entfernt; die Sammelschicht wurde durch keine Blätter beeinflusst. Die Objektträger wurden am 12.8.1970 um ca. 14.00 Uhr ausgelegt und am 14.8.1970 um 08.30 Uhr gesammelt. Die Werte sind in der Tab. 5 unter Versuche I zu finden. An den gleichen Stellen wurden am 18.8.1970 um 12.30 Uhr weitere Objektträger ausgelegt, die am 19.8.1970 um 15.30 Uhr gesammelt wurden; die Resultate sind in der Tabelle 5 unter Versuche II zu finden.

Nebst der Sporengesamtzahl wurde auch die Anzahl von Sporengruppen und Anuli bestimmt. Folgende drei Kategorien wurden unterschieden:

(9) mehr als 9 Sporen, (5) 5 bis 9 Sporen, (A) Anuli.

Die graphische Darstellung zeigt Abb. 2.

Tabelle 5:

Sporenverteilung um eine Pflanze von *D. pseudo-mas* (Horgenerberg).

Kat.	Lage	Versuche	Abstand in m 0,5	1,0	2,0	3,0	5,0
Total	Oberseite	I	450	–	21	–	–
		II	139	–	24	–	–
Total	Unterseite	I	1680	500	160	95	70
		II	424	268	68	27	12
(5)	Oberseite	I	1	–	–	–	–
		II	–	–	–	–	–
(5)	Unterseite	I	5	3	1	–	–
		II	4	3	–	–	–
(9)	Oberseite	I	1	–	–	–	–
		II	2	–	–	–	–
(9)	Unterseite	I	8	7	1	–	–
		II	7	3	–	–	–
(A)	Oberseite	I	5	–	2	–	–
		II	20	–	–	–	–
(A)	Unterseite	I	22	30	4	3	–
		II	52	29	–	–	–

Versuche im Jahr 1971: Farngebiet Horgen, Egg. Anstelle von Vaseline wurden beidseitig klebbare Scotchbänder auf die Objektträger geklebt. Die Pflanze *D. pseudo-mas,* deren Sporenausschüttung von Interesse war, stand mitten im Farngebiet. Den Pflanzen der *D. filix-mas*-Gruppe, die näher als 20 m von der beobachteten Pflanze waren, wurden die Wedel abgenommen und entfernt. Die *Rubus fruticosus*-Schicht wurde ebenfalls soweit nötig entfernt.

Es wurden drei Stichproben gemacht:

1. Probe: Exponiert vom 29.7.71 (14 h) – 3.8.71 (16 h) in Tab. 6 als I
2. Probe: Exponiert vom 6.8.71 (14 h) – 18.8.71 (16 h) in Tab. 6 als II
3. Probe: Exponiert vom 13.8.71 (14 h) – 26.8.71 (16 h) in Tab. 6 als III

Folgende Kategorien wurden berücksichtigt:

Gesamtzahl der Sporen (Total), 2 Sporen (2), 3 bis 4 Sporen (3), 5 bis 9 Sporen (5), mehr als 9 Sporen (9) und Anuli (A).

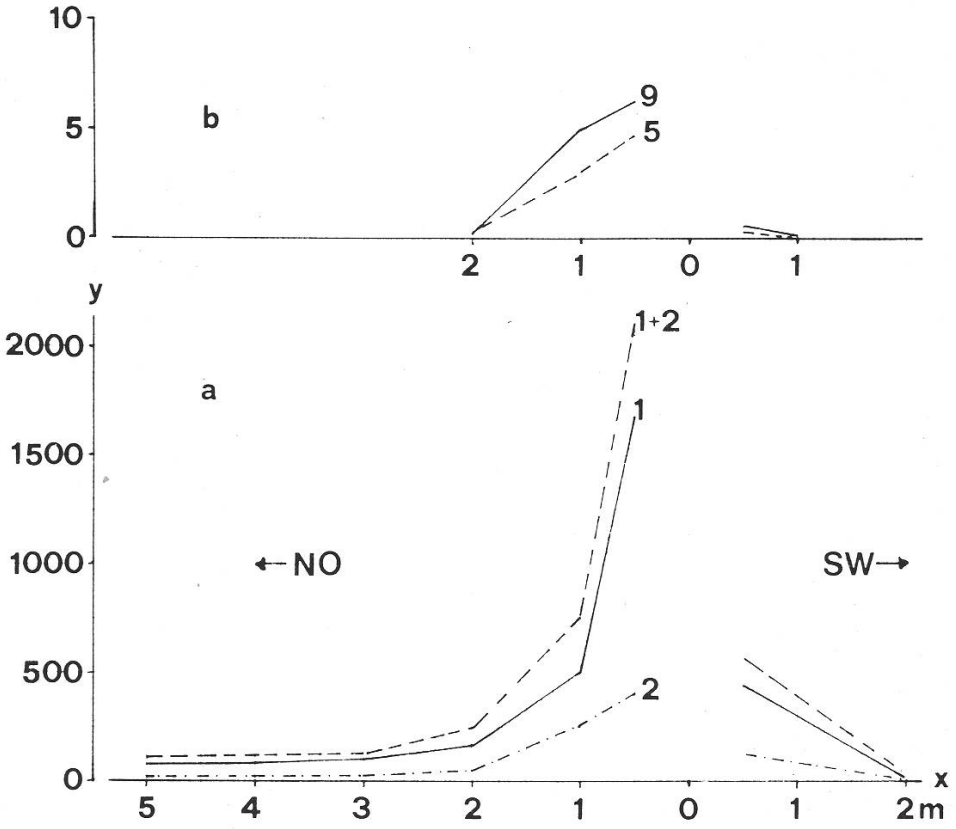

Abb. 2:

Sporenverteilung um eine *D. pseudo-mas*-Pflanze (Horgenerberg).
x-Achse: Abstand von Pflanze in m.
y-Achse: Anzahl Sporen auf 1,7 cm^2.
a. Einzelsporen. Versuche 1: 12.8.70–14.8.70
Versuche 2: 18.8.70–19.8.70
1 + 2: beide Versuche zusammen.
b. Sporengruppen von 5–9 (5) und mehr als neun (9) Sporen, aus zwei Versuchen.

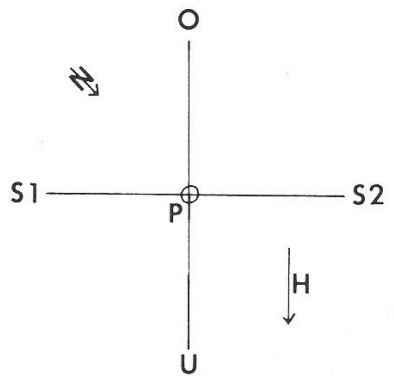

Abb. 3: Erläuterung zu Tabelle 6

Anordnung der Objektträger (mit Klebband) um die Pflanze.

P	Pflanze
O	Oberhalb der Pflanze
U	Unterhalb der Pflanze
S_1, S_2	Seitlich der Pflanze
H	Fallrichtung des Hanges

Tabelle 6:

Sporenverteilung um eine Pflanze von *D. pseudo-mas* (Horgenerberg, Versuch 1971); die Zahlen bedeuten Anzahl auf 5,2 cm². (vgl. Abb. 4).

Kat.	Lage	Versuche	Abstand in m						
			0,1	0,6	1,0	2,0	3,0	5,0	7,0
Total	O	I	175	73	15	21	19	–	–
		II	189	207	68	14	11	–	–
		III	305	81	39	12	8	–	–
Total	U	I	181	186	96	247	93	34	21
		II	149	168	133	168	120	104	39
		III	149	146	182	63	90	68	32
Total	S 2	I	209	124	30	12	28	–	–
		II	179	193	25	21	14	–	–
		III	264	63	71	25	32	–	–
Total	S 1	I	179	259	23	20	22	–	–
		II	140	166	28	11	13	–	–
		III	216	127	34	16	15	–	–
(2)	O	II	2	1	2	–	–	–	–
		III	6	–	–	–	–	–	–
(2)	U	II	4	–	1	2	6	3	–
		III	3	2	2	2	2	–	–
(2)	S 2	II	2	2	–	–	–	–	–
		III	4	–	1	–	–	–	–
(2)	S 1	II	3	1	1	–	–	–	–
		III	1	2	–	–	–	–	–
(3)	O	II	1	1	–	–	–	–	–
		III	2	–	–	–	–	–	–
(3)	U	II	1	1	–	1	–	–	–
		III	1	–	–	–	–	–	–
(3)	S 2	II	–	1	–	–	–	–	–
(3)	S 1	III	1	–	–	–	–	–	–
(5)	O	II	1	–	–	–	–	–	–
(5)	U	II	–	1	1	–	–	–	–
(5)	S 2	II	1	–	–	–	–	–	–
		III	1	–	–	–	–	–	–
(5)	S 1	II	–	1	–	–	–	–	–
		III	–	1	–	–	–	–	–
(9)	O	II	1	1	–	–	–	–	–
		III	1	–	–	–	–	–	–
(9)	U	II	–	3	–	–	–	–	–
(9)	S 2	II	1	–	–	–	–	–	–
		III	2	–	–	–	–	–	–
(A)	O	II	34	16	5	1	1	–	–
		III	110	8	1	–	–	–	–
(A)	U	II	45	24	51	2	–	–	–
		III	51	54	21	1	–	–	–
(A)	S 2	II	40	21	2	1	–	–	–
		III	71	24	8	–	–	–	–
(A)	S 1	II	39	30	–	–	–	–	–
		III	52	24	2	–	–	–	–

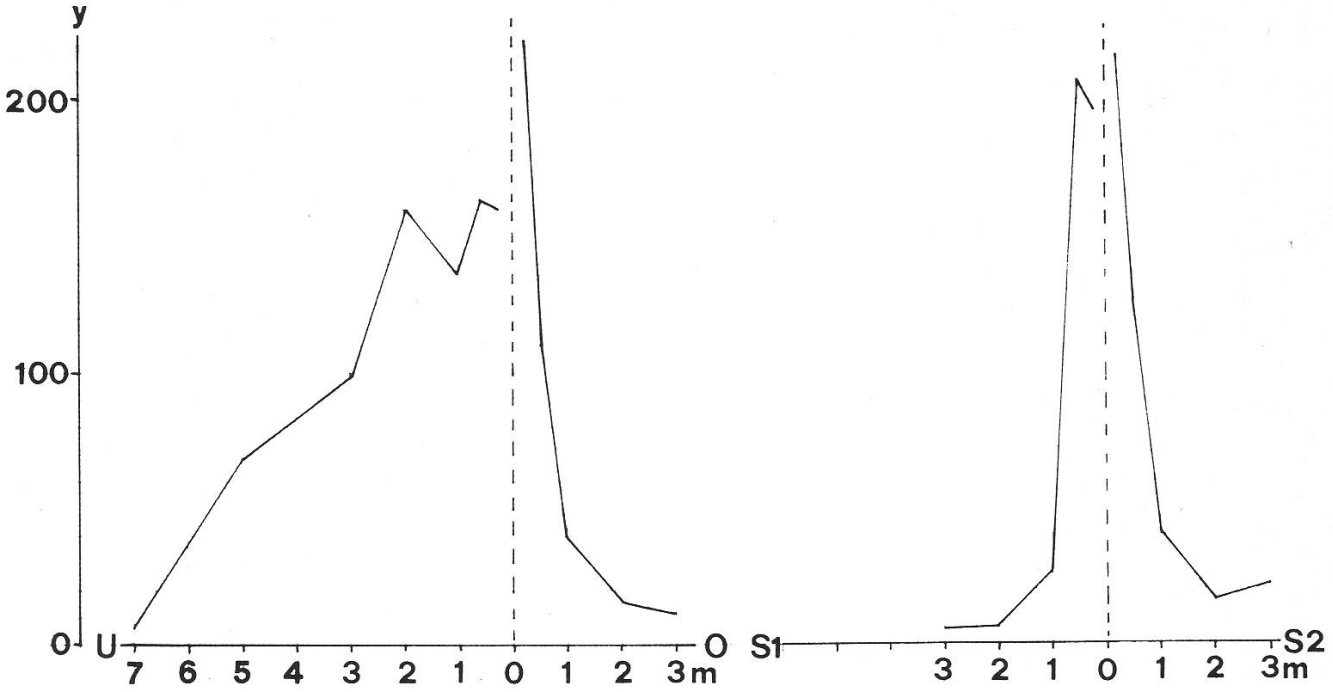

Abb. 4:

Verteilung von Einzelsporen um eine *D. pseudo-mas*-Pflanze (Versuche Horgenerberg, 1971), Mittelwerte aus drei Versuchen.
O, U, S_1, S_2 Abstand von Pflanze in m.
y-Achse Anzahl Sporen auf 5,2 cm^2.

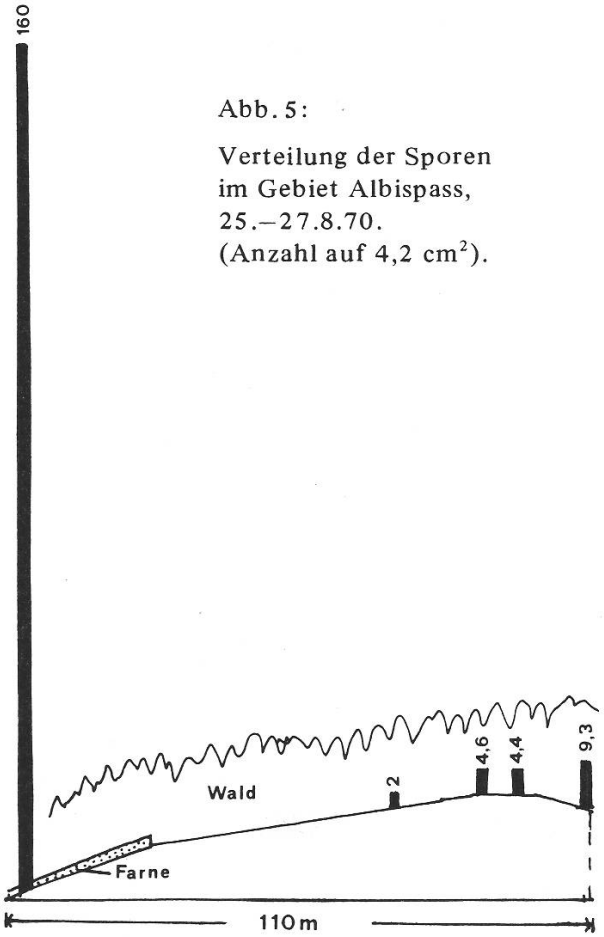

Abb. 5:

Verteilung der Sporen im Gebiet Albispass, 25.–27.8.70. (Anzahl auf 4,2 cm^2).

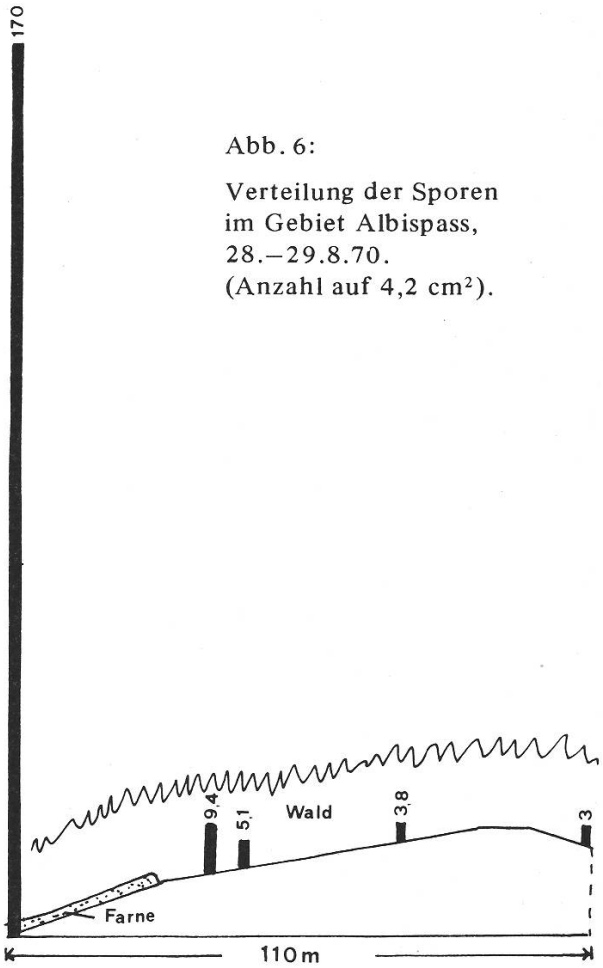

Abb. 6:

Verteilung der Sporen im Gebiet Albispass, 28.–29.8.70. (Anzahl auf 4,2 cm^2).

3.1.5.3. Sporenverbreitung in Farngebieten

Versuche im Jahr 1970: Farngebiet Albis. Hier wurden an einigen Stellen innerhalb und ausserhalb der Farnpopulationen Sporen gesammelt. Abb. 5 und 6 zeigen die in zwei Versuchen gefundenen Sporenzahlen (auf 4,2 cm^2). Das Gelände wird schematisch dargestellt.

Beim folgenden Versuch wurden Klebbänder im gleichen Gebiet an verschiedenen Stellen aufgehängt. Man beobachtet am Rand des Gebietes eher eine Zunahme von Sporen bei zunehmender Höhe, innerhalb der Populationen nimmt die Zahl der Sporen im allgemeinen mit zunehmender Höhe ab (Abb.7).

Versuche im Jahr 1971: Farngebiet Horgen, Egg. Quer zum Verlauf der Moräne wurden verschiedene Stichproben entnommen (Abb. 8).

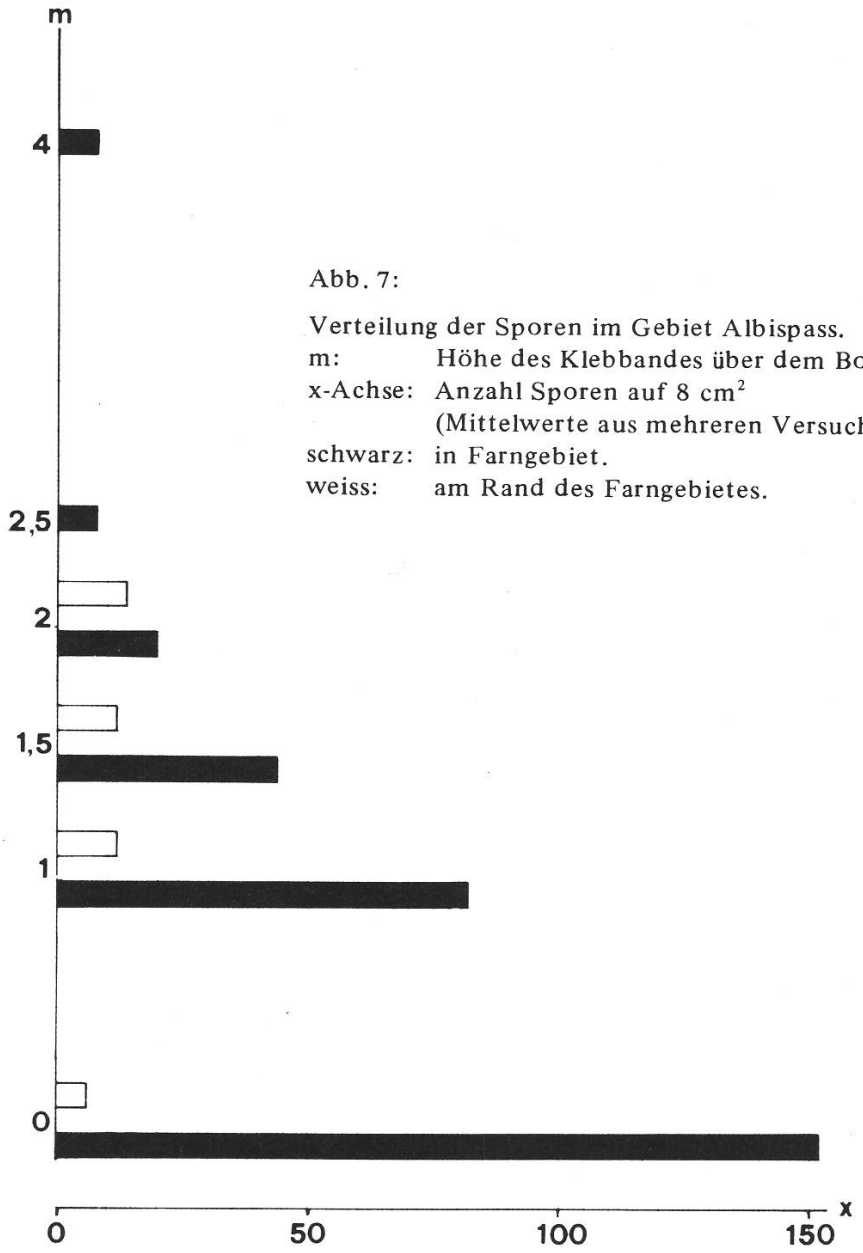

Abb. 7:

Verteilung der Sporen im Gebiet Albispass.
m: Höhe des Klebbandes über dem Boden in m.
x-Achse: Anzahl Sporen auf 8 cm^2
(Mittelwerte aus mehreren Versuchen).
schwarz: in Farngebiet.
weiss: am Rand des Farngebietes.

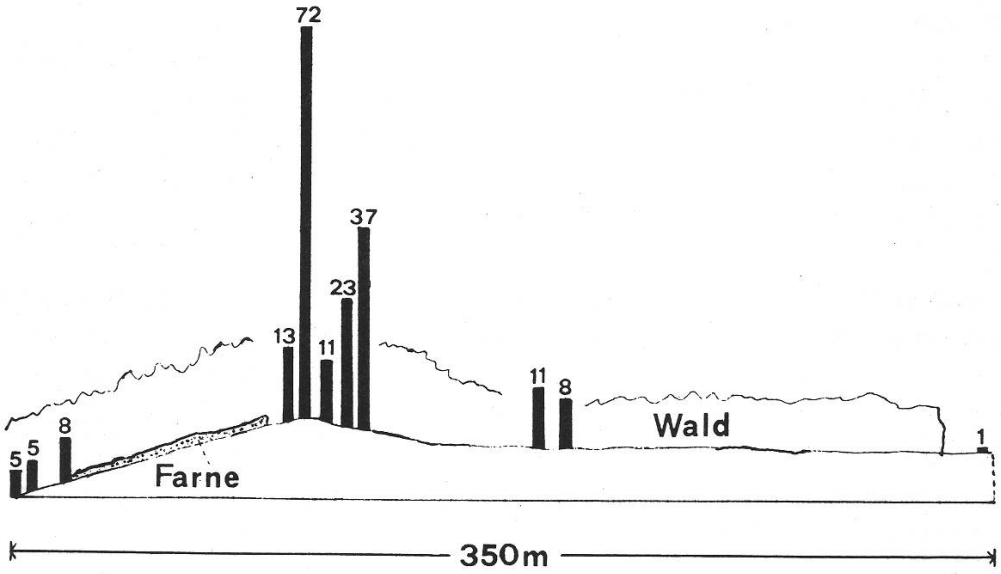

Abb. 8:

Sporenverteilung über 350 m Distanz im Gebiet Horgen.
Versuch vom 29.7.71–3.8.71. Anzahl Sporen auf 5,2 cm².

3.1.6. Diskussion

Bei den Farnen und bei vielen anderen Kryptogamen dienen die Sporen zwei wichtigen Aufgaben, was damit zusammenhängt, dass der Gametophyt vom Sporophyten gesondert entsteht. Die Sporen leisten Gewähr für eine Befruchtung – sie übertragen Erbfaktoren – und sie sorgen für die Verbreitung. Mit der Entwicklung der Samenpflanzen findet auch eine Änderung der Bedeutung der Sporen statt. Die Makrospore wird nicht mehr ausgesät, sondern sie bleibt auf dem Sporophyten; der mobilen Mikrospore kommt nur noch die Aufgabe zu, die Befruchtung zu ermöglichen, während ein weiterer Teil, der Same (oder die Samen enthaltende Frucht) mobil wird und für die Verbreitung der Pflanzen sorgt.

Vorerst sei die Windverbreitung von Pollen mit der Verbreitung von Sporen verglichen. So wie es nötig ist, dass der Pollen auf die Narbe einer kompatiblen Blüte gelangt, so ist es bei den Farnen nötig, dass eine Spore in die Nähe einer anderen auf für die Keimung günstiger Unterlage zu liegen kommt, denn die geschlechtsreifen Prothallien müssen, sieht man von der Möglichkeit der Selbstbefruchtung und der Apogamie ab, in unmittelbarer Nähe voneinander entstehen. Der Aktionsradius der Spermatozoiden ist zwar nicht bekannt, doch es darf angenommen werden, dass er nur sehr beschränkt ist; er ist stark abhängig von Regen und Benetzung und kann vielleicht durch Regenspritzer bis über einen Meter ausmachen. Faegri und van der Pijl (1971) weisen auf einen wesentlichen Unterschied zwischen Pollen- und Sporenverbreitung hin; eine Spore hat nach ihrer Ansicht eine vergleichbar weite ökologische Nische. Auch wenn der Gametophyt sehr spezifische Ansprüche stellt, so gibt es doch verschiedene Unterlagen,

auf welchen die Spore keimen kann. Der Pollen dagegen kann nur auf einem äusserst begrenzten Ort, nämlich auf der Narbe einer kompatiblen Blüte keimen. Whitehead (1969) hat einige Bedingungen für eine wirksame Windverbreitung von Pollen zusammengefasst; weitere sind bei Faegri und van der Pijl (1971) zu finden. Einige dieser Bedingungen werden hier im Zusammenhang mit der Sporenverbreitung diskutiert.

- Es werden grosse Mengen von Sporen produziert und freigegeben. Die Sporenproduktion pro Pflanze bei diesen Untersuchungen ist vergleichbar mit der Pollenproduktion von windblütigen Pflanzen. Pohl (1937) gibt bei einigen Pflanzen die Zahlen der Produktion an, sie liegen zwischen 18 Millionen und 1 Milliarde Pollenkörner pro Pflanze. Die absolute Sporenzahl auf einen Quadratmeter dagegen liegt auch in sehr dicht besiedelten Gebieten an der unteren Grenze der von Pohl (1937) angegebenen Werte, die zwischen 12 Millionen und 4 Milliarden zu finden sind.

- Die Korngrösse liegt innerhalb einer bestimmten Grössenklasse, nämlich zwischen 20–40 Micron. Die hier untersuchten Farnsporen, auch jene von *Athyrium filix-femina* und *Dryopteris austriaca,* sind grösser, ihr Grossdurchmesser beträgt 40–70 Micron. Zwischen der Korngrösse und der Sinkgeschwindigkeit besteht eine direkte Beziehung; dies haben Versuche von Dyakowska (1936) und Durham (1945) bestätigt. Für Windpollen erhielten sie Werte, die zwischen 1,5 und 5,2 cm/sec liegen. Die hier gefundenen Sinkgeschwindigkeiten sind etwas höher, sie stimmen gut mit den grösseren Ausmassen überein, verglichen mit den Werten von Durham und Dyakowska.

- Die Exine der Pollen ist dünn, die Struktur glatt und geschmeidig. Die Sporen dagegen zeigen eine Faltenstruktur im Periderm. Im Gegensatz zu den Windpollen können die Sporen bis zu einem gewissen Grad aneinander haften, wie dies die Versuche ebenfalls gezeigt haben. Gruppen von zwei bis über zehn Sporen können verbreitet werden, die Verbreitungsdistanz ist natürlich geringer, da auch die Sinkgeschwindigkeit wesentlich höher ist. Gewisse Vorteile ergeben sich vielleicht eben darin, dass mehrere Sporen dicht beieinander zu liegen kommen, und dass auch die Nahverbreitung gewährleistet ist.

- Die Vegetation, in welcher Windblütler vorkommen ist offen oder die Blühzeit ist vor der Laubentwicklung; die Blühzeit muss mit der für die Pollenverbreitung günstigen Zeit zusammenfallen. Die Sporenreife beginnt etwa Ende Juli und endet im September, je nach Lage und Höhe des Standortes, zu einer Zeit also, in welcher die Vegetation entfaltet ist. Die Pflanzen wachsen meist in geschlossener Vegetation, sie sind ein Bestandteil der Krautschicht des Waldes. Die Sori stehen auf der Blattunterseite, also an einem für die Windverbreitung eher ungünstigen Ort.

- Die Pollenausschüttung wird reguliert, d.h. sie findet bei günstigen Witterungsverhältnissen statt. Die Sporenaussaat ist ebenfalls witterungsabhängig, der Kohäsionsmechanismus des Anulus reagiert nur bei relativ trockenem Wetter, was die Versuche von Pettersson (1940) zeigen.

Von den hier angefügten Bedingungen für die Pollenverbreitung anemochorer Blütenpflanzen ist bei den untersuchten Farnen die erste und die letzte erfüllt. Zu den anderen sind Abweichungen festzustellen, die darauf hindeuten, dass die Farnsporen nicht auf extrem entwickelte und weitreichende Windverbreitung spezialisiert sind. Die Untersuchungen in den Farngebieten geben Auskunft über die Verteilung der Sporen bei *D. filix-mas* und bei *D. pseudo-mas* während der Sporenreife. Die Hauptmenge der Sporen fällt in einen Kreis mit fünf bis sieben Metern Radius mit der Pflanze als Mittelpunkt. Die Durchmischung von Sporen verschiedener Herkunft in den Populationen ist möglich, der Individualabstand der Pflanzen liegt zwischen einem bis fünf Metern. Der Transport von Sporen im Wald über die Farngebiete hinaus ist gewährleistet; es konnten noch 300 m vom mit Farnen besiedelten Gebiet entfernt Sporen festgestellt werden, und zwar fielen hier noch mindestens eine Spore auf einen Quadratzentimeter während der Versuche. Die Höhenversuche in den Gebieten zeigen, dass die Sporen von Windströmungen im Walde über die Wedel hinaus getragen werden können, es fanden sich 4 m über dem Boden noch Sporen; diese können natürlich wesentlich weiter verbreitet werden.

Dass der Transport von Sporen über einige Kilometer wirksam sein kann, zeigen die Beobachtungen zur Neubesiedlung des Krakatau (Ernst, 1934). Einige Untersuchungen an Präparaten von Frau Dr. Leuschner in Basel (der an dieser Stelle herzlich gedankt sei) ergaben, dass bei der Sammelstelle, die 15 m über der Bernoullistrasse angebracht ist, während der Monate Juli und August Farnsporen gesammelt worden waren. Auch im September und Oktober konnten Sporen, wenn auch weniger festgestellt werden. Die Sporen vom Juli und August dürften aus den Gärten in der Stadt stammen (was auch die frühe Sporenreife vermuten lässt), diejenigen von September und Oktober dagegen aus der näheren und weiteren Umgebung von Basel, d.h. sie sind wohl über einige Kilometer vom Wind verbreitet worden. Im Verhältnis zu anderen vom Winde verbreiteten Sporen und zu Windpollen treten Farnsporen seltener auf, dies zeigen auch Untersuchungen von Philippi (1960). Da die Spore für die Verbreitung der Pflanzen verantwortlich ist, lassen sich manche Eigenschaften auch mit den Eigenschaften von Samen vergleichen. Man stellt fest, dass in den Untersuchungsgebieten die Sporenreife zeitlich mit der Samenreife mehr oder weniger übereinstimmen; viele Samenpflanzen im Walde sind wie die Farne im späteren Sommer bis anfangs Herbst reif. Wie die Samen oder die Früchte enthalten die Sporen Reservestoffe, wenn auch wesentlich weniger. Die Keimfähigkeit bleibt über längere Zeit erhalten, das gilt für viele Samen und auch für die hier untersuchten Sporen (Kap. 3.2.3.). Gross ist ebenfalls bei vielen Samen und bei den Sporen die Trockenheits- und Kälteresistenz. Die Sporen und Samen sind durch Exospor und Perispor bzw. durch die Samenschale gut geschützt. Die Samen und Sporen sind dann erfolgreich, wenn sie die für das Wachstum günstige Unterlage erreichen.

Die von den Samenpflanzen auf voneinander getrennte mobile Teile übertragenen Funktionen sind bei den Farnen weitgehend in einem einzigen mobilen Teil, der Spore, vereinigt, deshalb sind einige Übereinstimmungen mit der Pollen- *und* Samenverbreitung gut erklärlich. Die Bedingungen, dass neue Farnsporophyten entstehen können, sind aber andererseits doch spezifisch, und wesentlich anders als jene für Blütenpflanzen. Die grosse Sporenzahl pro Pflanze zeigt, dass grosse Verluste vorkommen müssen. Dass die Sporenzahl wesentlich höher ist als die Samenzahl

lässt sich auch so deuten; mit der Verbreitung der Sporen wird vorerst nur für die Verbreitung der Gametophyten gesorgt. Der Schritt vom Gametophyten zu Sporophyten erfolgt später, er erfordert eine bestimmte Dichte von Gametophyten.
Die hohe Lebensdauer und die Resistenz der Sporen sind als Eigenschaften, die dem hohen Sporenverlust entgegenwirken, zu verstehen.

Inbezug auf die Sporenverbreitung konnten zwischen *D. filix-mas* und *D. pseudo-mas* keine wesentlichen Unterschiede festgestellt werden.

3.2. Zur Ökologie der Sporen, Prothallien und Sporophyten

3.2.1. Einleitung

Valerius Cordus, der von 1515–1544 lebte, erkannte, dass aus des Sporen der Farne neue Farnpflanzen hervorgehen. Mit der Entwicklung des Mikroskopes vertieften sich auch die Kenntnisse über die Farne. Hooke (1667), Grew (1672) und Malpighi (1675) beschrieben die Sporangien und den Anulus. Malpighi erkannte die Bedeutung des Anulus für die Sporenaussaat. Morison (1609) zog erstmals Farne aus Sporen. Die Entdeckung der Antheridien an Prothallien gelang Nägeli (1844), vier Jahre später entdeckte Leszyc-Suminski (1848) die Archegonien (Angaben aus Goebel, 1930). Hofmeisters Verdienst (1849) war es, die Übereinstimmung im Generationswechsel bei Bryophyten, Pteridophyten und Samenpflanzen festzustellen. Er war der erste, der die Bedeutung und Stellung der Sporen, Prothallien, Archegonien und Antheridien und der Sporophyten im Lebenszyklus der Farne erkannte. Die Ontogenese der Vorkeime und die Entwicklung der Geschlechtsorgane waren in der Folge Ausgang vieler Untersuchungen. In diesem Zusammenhang kam es auch zu der Entdeckung der Apogamie bei Farnen (Farlow, 1874). In der zweiten Hälfte des letzten Jahrhunderts wurden Vorkeime für erste experimentelle Versuche verwendet. Borodin (1868 aus Schutz 1902) beobachtete, dass für die Sporenkeimung Licht notwendig sei. Prantl (1878 aus Heim 1896) machte Versuche über den Einfluss des Lichtes auf die Bilateralität der Vorkeime. Goebel (1889) kultivierte in Stücke geschnittene Prothallien und stellte fest, dass Randzellengruppen auswachsen und eines oder mehrere Prothallien bilden können. Weitere Versuche zur Regenerationsfähigkeit der Vorkeime und zur Neubildung aus Teilen von Vorkeimen stammen von Heim (1896). Untersuchungen zur Sporenkeimung, die teilweise ökologische Probleme berühren, finden sich bei Fischer (1911), Döpp (1927) und Mussack (1933); die Autoren gehen auf die Frage der Keimfähigkeit und die Frage der Sporenruhe ein. Viele Arbeiten fussen auf Beobachtungen und Versuchen im Laboratorium, vor allem erwiesen sich die Prothallien als geeignete Versuchsobjekte, die ja auch in neuerer Zeit wichtige Erkenntnisse geliefert haben, zu erwähnen sind hier die Arbeiten von Mohr (1956) und Mohr und Ohlenroth (1962) zur Photomorphogenese. Eine zusammenfassende Angabe über experimentelle Untersuchungen bei Gametophyten gibt Miller (1968). Dagegen sind Angaben über die Beziehungen der Sporophyten- und der Gametophytengeneration zur

Umwelt spärlich. Zur Ökologie der Gametophyten äussert sich Lagerberg (1908), der einige grundlegende und interessante Beobachtungen gemacht hat. Seine Arbeit gibt erstmals Auskunft über das Verhalten von Vorkeimen in der Natur. Einige Bemerkungen zur Ökologie des Farnes *Asplenium seelosii* finden sich bei Diels (1914). Pickett (1914) studierte die ökologischen Anpassungen von Prothallien zweier Farnarten, er testete deren Resistenzen gegen Kälte und Hitze und Austrocknung. Beobachtungen zur Lebensdauer und Lebensfähigkeit von *Dryopteris filix-mas*-Prothallien beschreibt Phillips (1919).

Wichtige Beiträge zur Ökologie des Adlerfarns *(Pteridium aquilinum)* leistete Watt (1940, 1943, 1945, 1950, 1954, 1956) und Conway (1949, 1953). Zu erwähnen sind ebenfalls zwei zusammenfassende Arbeiten über die Ökologie der Farne, jene von Gams (1938) und von Holttum (1938). Aus neuerer Zeit stammen die Untersuchungen von Kappen (1964, 1965, 1966), der Sporophyten und Gametophyten von einigen mitteleuropäischen Farnen berücksichtigte; seine Beiträge gelten der Frage der Kälte-, Trockenheits- und Hitzeresistenzen.

Die folgenden Kapitel befassen sich mit einigen ökologischen Problemen bei Gametophyten und Sporophyten, wobei, soweit es möglich war, die beiden Arten *D. filix-mas* und *D. pseudo-mas* näher in Betracht gezogen wurden.

3.2.2. Sporenverlustfaktoren

Im Farngebiet Horgen wurden zur Zeit der Sporenreife 1971 Sporenhäufchen auf Objektträger sowie in kleine Petrischalen gebracht. Die Sporen wurden auf Vaseline ausgestreut, damit sie der Wind oder der Regen nicht allzu leicht entfernen konnte. Es wurde gehofft, einige sporenfressende Tiere zu entdecken. Schon nach einer Stunde, nachdem der Versuch gestartet wurde, trafen die ersten Tiere ein. Sie wurden gesammelt und im Labor soweit möglich bestimmt. Dann wurde ihr Verdauungssystem auf Sporen geprüft und festgestellt, dass es tatsächlich Sporen enthielt. Die Tiere gehörten zu den weitaus am häufigsten gefundenen Sporenfressern. Es handelte sich um Collembolen (Abb. 9, 10). Manchmal waren 30 bis 40 Individuen auf einem Objektträger versammelt. Gelegentlich beteiligten sich auch andere Kleintiere am Sporenfrass. Bei folgenden Tieren wurden Sporen oder Sporenreste im Verdauungssystem gefunden:

Kl. Insecta

Ordnung:	Collembola, Unterordnung: Arthropleona		
Arten:	Tomocerus minor (Lubbock)	häufig	
	Tomocerus flavescens (Tullberg)	häufig	(Abb. 10)
	Orchesella flavescens (Bourlet)	häufig	(Abb. 9)
	Orchesella spec. (neue, noch unbeschriebene Art bei Dr. B. Hauser, Genf)		

Herr Dr. B. Hauser vom Musée d'histoire naturelle in Genf besorgte die Bestimmung der Springschwänze.

Ordnung:	Dermaptera
	Larve (nur ein einziges Mal gefunden). (Abb. 11).

Kl. Crustacea

Ordnung: Isopoda
Vertreter der Familie Trichoniscidae (drei Exemplare gefunden). (Abb. 12).

Kl. Myriopoda

Unterkl.: Diplopoda
Vertreter der Gattung Cylindroiulus (Familie Iulidae)
(nur ein einziges Mal gefunden).

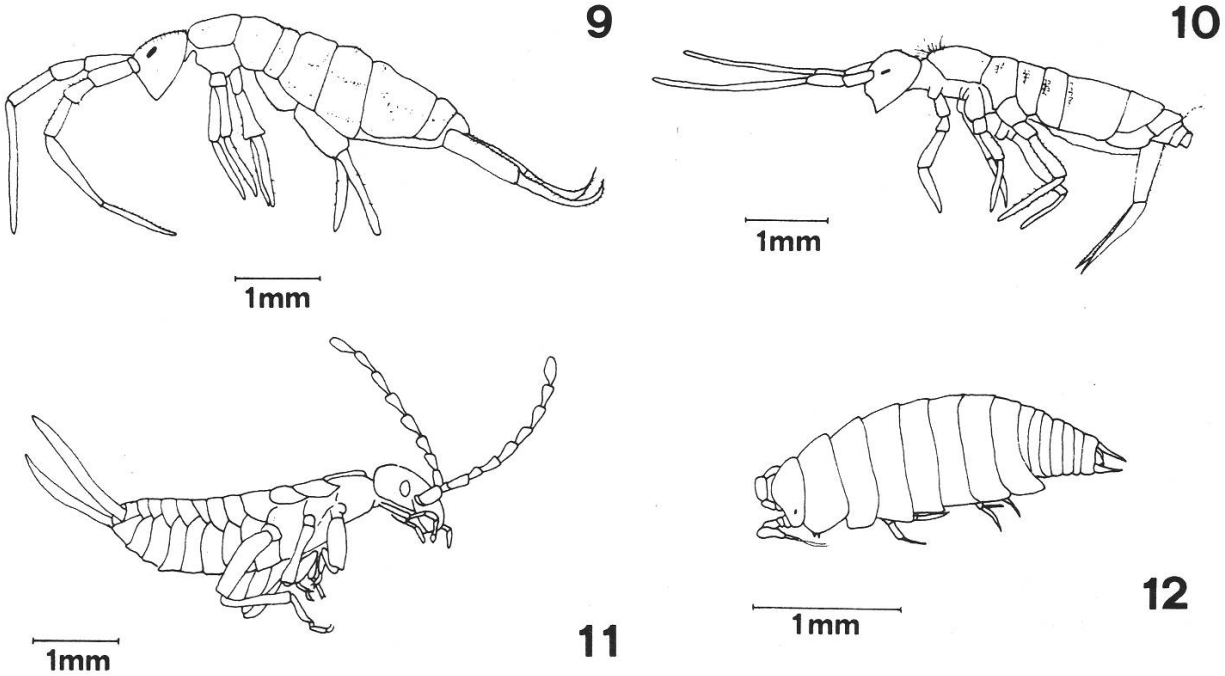

Abb. 9–12:

Zeichnungen einiger Sporenfresser.
Abb. 9: Orchesella flavescens Bourlet.
Abb. 10: Tomocerus flavescens Tullberg.
Abb. 11: Dermaptera Larve.
Abb. 12: Vertreter der Familie Trichoniscidae (Isopoda).

Die Collembolen hinterliessen an der Futterstelle kleine Kothäufchen. Es zeigte sich, dass zwar die Sporen in diesen z.T. noch ihre Form beibehalten hatten, dass sie aber, wie der Versuch erwies, ihre Keimfähigkeit verloren hatten. Der Nährstoff liefernde Teil dürfte wohl der Sporeninhalt sein, der im Verdauungssystem der Kleintiere herausgelöst wird. Der Mageninhalt abseits von der Futterstelle gefangener Springschwänze wurde ebenfalls untersucht. Es liessen sich Pilzhyphenreste, Pilzsporen und Coniferenpollen erkennen, hier und da waren auch Farnsporen zu sehen (bei einem Springschwanz fanden sich 30 bis 40 Sporen im Verdauungssystem). Die Farnsporen stellen also nur einen Teil der Nahrung dieser Collembolen und wohl auch der anderen Kleintiere dar. Die Sporen werden gefressen, wenn ein Angebot da ist.

3.2.3. Sporenkeimung

3.2.3.1. Material und Methoden

In Papierbogen wurden fertile Wedel verschiedener Pflanzen getrocknet. Die Sporen, die sich auf dem Papier gesammelt hatten, wurden in kleine Tablettengläser gebracht. Diese wurden bei Zimmertemperatur im Dunkeln aufbewahrt. Für die Versuche zur Kälteresistenz wurden Tablettengläser mit Sporen in den Tiefkühlschrank gebracht (Temperatur −20° C). Sie wurden nur für die kurze Zeit der Aussaat aus dem Tiefkühlschrank genommen. Der grösste Teil der Keimlinge und der Prothallien wurde auf Agar-Agar gezogen (nach Mohr und Ohlenroth, 1962). Der Agar mit Nährlösung wurde in Petrischalen (3–6 cm Durchmesser) ausgeplattet. Die Sporen wurden ohne vorheriges Quellen auf den Agar ausgesät. Die Petrischalen standen in einem kleinen Versuchsgewächsraum mit künstlicher und natürlicher Beleuchtung. Die Temperatur schwankte zwischen 18–30° C. Die Schalen wurden zur Untersuchung geöffnet. Die Infektion durch Pilze oder Bakterien war gering.

3.2.3.2. Versuche zur Bestimmung der Keimfähigkeit

Bei den verschiedenen Aussaaten wurde vorerst die Keimdauer bestimmt, das heisst die Zeit vom Aussäen der Sporen bis zum Sichtbarwerden der ersten Zelle. Die Bestimmung der Keimfähigkeit erfolgte dann eine Woche später (Tab. 7). Nach einem Monat wurden bei einer Versuchsreihe nochmals die Keimzahlen bestimmt. Dabei zeigte sich, dass bei *D. x tavelii* die Zahl der Keime noch recht stark zugenommen hatte, während sie bei den anderen Arten nicht wesentlich grösser geworden war (Abb. 13). Versuche über die Abhängigkeit der Keimfähigkeit vom Alter der Sporen zeigten folgende Resultate. 0 bis 2 1/2jährige Sporen keimten mit hohen Keimprozenten. 3 1/2jährige und ältere dagegen keimten bei diesen Versuchen nicht mehr (Tab. 7 und Abb. 14). Beobachtungen, die im Jahre 1969 gemacht wurden, zeigten, dass einige Sporen von 1965 (4jährige Sporen) noch keimten.

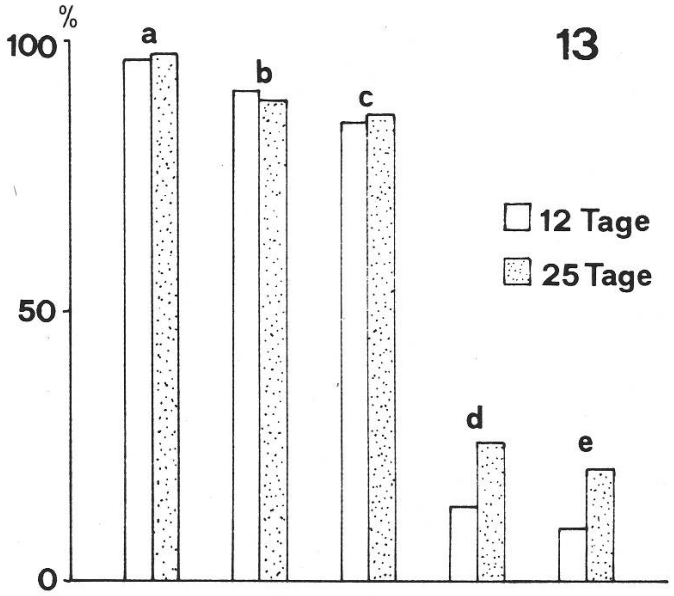

Abb. 13:

Keimprozente der Sporen verschiedener Taxa nach 12 und nach 25 Tagen nach der Aussaat.
a. *D. filix-mas*
b. *D. pseudo-mas* (Nr. 5)
c. *D. pseudo-mas* (Nr. 19)
d. *D. x tavelii* (Nr. 101)
e. *D. x tavelii* (Nr. 101), um ein Jahr ältere Probe.

Die Auswertung zeigt, dass die Keimprozente, soweit sie getestet werden konnten, bei den verschiedenen Arten signifikant verschieden sind mit Ausnahme von *D. pseudo-mas* (2n = 82) und *D. pseudo-mas* (2n = 123) und mit Ausnahme der frischen Sporen von *D. filix-mas* und *D. pseudo-mas* (2n = 123). Der Vergleich zwischen den Altersklassen zeigt, dass frische Sporen (Sporenalter 0) sich in ihrer Keimfähigkeit signifikant von älteren unterscheiden, ihre Keimfähigkeit ist tiefer.

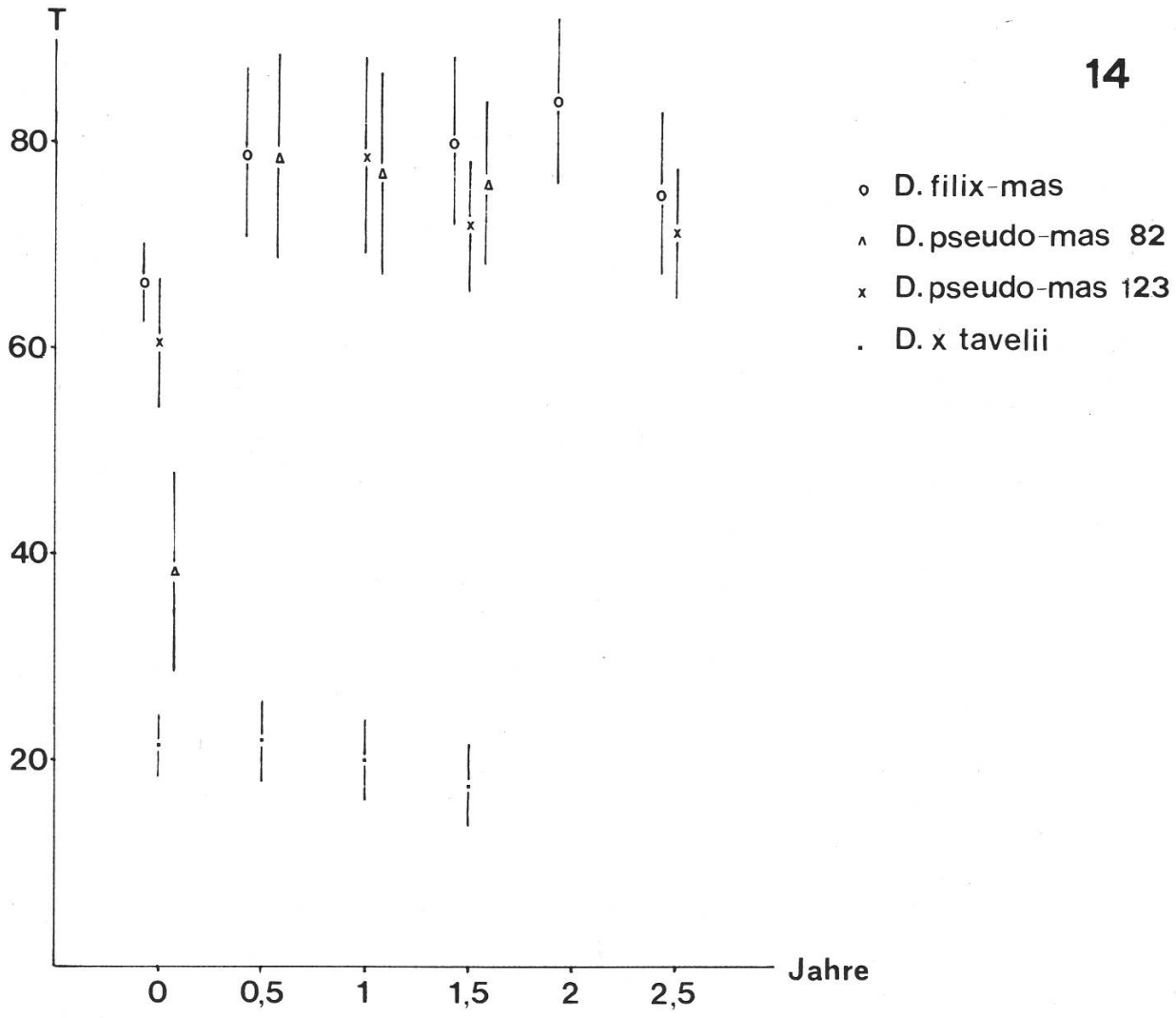

Abb. 14:

Keimraten der verschiedenen Taxa (mit Standardabweichung).
x-Achse: Alter der Sporen in Jahren.
T: Transformierte Werte (Transformation: arc sin $\sqrt{p}$).

Tabelle 7:

Keimfähigkeit der Sporen.

Pflanzen-Nr.	Jahr	Aussaat	keimt am	keimend	nicht keimend	Summe	% keimend	Alter Sporen
Dryopteris filix-mas (2n = 164)								
F17	1969	2.8.69	10.8.69	268	21	289	92,7	0
DfG2	1971	7.8.71	17.8.71	439	167	606	72,4	0
DfG1	1972	5.7.72	12.7.72	610	65	675	90,4	0
DfM1	1972	5.7.72	12.7.72	476	151	627	75,9	0
DfG2	1972	5.7.72	12.7.72	697	90	787	88,5	0
DfG2	1971	3.3.72	9.3.72	958	34	992	96,5	1/2
F42	1970	13.3.72	20.3.72	2048	67	2115	96,8	1 1/2
F18	1969	7.8.71	17.8.71	771	7	778	99,1	2
F18	1969	3.3.72	9.3.72	903	30	933	96,7	2 1/2
DfKu	1968	25.4.72	– –	–	673	673	0,0	3 1/2
Dryopteris pseudo-mas (2n = 82)								
DbG2	1972	14.7.72	12.7.72	303	466	769	39,4	0
DbG2	1971	3.3.72	9.3.72	1487	57	1544	96,3	1/2
92	1970	7.8.71	17.8.72	605	33	638	94,8	1
92	1970	3.3.72	9.3.72	907	61	968	93,6	1 1/2
69	1970	13.3.72	20.3.72	1494	77	1571	95,0	1 1/2
WG 01	1965	3.3.72	–	–	732	732	0,0	6 1/2
WG102	1965	20.3.72	–	–	516	516	0,0	6 1/2
Dryopteris pseudo-mas (2n = 123)								
DbB2	1972	14.7.72	23.7.72	705	524	1229	57,3	0
DbM1	1972	14.7.72	23.7.72	558	259	817	68,3	0
23	1972	21.9.72	26.9.72	795	101	896	88,7	0
1	1969	2.8.69	10.8.72	181	34	215	83,7	0
82	1970	7.8.71	17.8.71	728	29	757	96,1	1
16	1970	13.3.72	20.3.72	1693	168	1861	90,9	1 1/2
5	1970	3.3.72	9.3.72	740	76	816	90,6	1 1/2
5	1969	3.3.72	9.3.72	1202	103	1305	92,1	2 1/2
19	1969	3.3.72	9.3.72	815	143	958	85,0	2 1/2
9	1969	13.3.72	20.3.72	834	70	904	92,2	2 1/2
1K	1967	20.3.72	–	–	351	351	0,0	4 1/2
WG138	1965	3.3.72	–	–	527	527	0,0	6 1/2
3	1969	2.8.69	10.8.69	14	190	204	6,8	0
101	1971	7.8.71	17.8.71	122	446	568	21,4	0
101	1971	3.3.72	9.3.72	175	1078	1153	14,0	1/2
99	1970	7.8.71	17.8.71	194	863	1057	18,4	1
70	1970	7.8.71	17.8.71	100	741	841	11,8	1
3	1970	7.8.71	17.8.71	61	604	665	9,1	1
61	1970	7.8.71	17.8.71	98	763	861	11,3	1
101	1970	3.3.72	10.3.72	72	761	833	9,7	1 1/2

Statistische Auswertung der Tabelle
(t-Test mit transformierten Prozentzahlen). Transformation arc sin $\sqrt{p}$.

Legende:	*Art*	
	fm	D.filix-mas
	pm 82	D.pseudo-mas (2n = 82)
	pm 123	D.pseudo-mas (2n = 123)

Vergleich zwischen den Arten (Sporenalter 0)

Artenpaar:	*fm/pm 123*
Freiheitsgrade	7
t 0,05	2,776
t (Test)	1,150

Vergleich zwischen den Arten (Sporenalter 1/2 und grösser)

Artenpaar:	*fm/pm82*	*fm/pm123*	*pm82/pm123*
Freiheitsgrade	6	8	8
t 0,05	2,45	2,306	2,306
t (Test)	2,626	3,709	1,98

Vergleich zwischen Altersklassen (Sporenalter 0 und Sporenalter 1/2 und grösser)

Vergleich bei:	*fm*	*pm 123*
Freiheitsgrade	7	8
t 0,05	2,36	2,306
t (Test)	3,611	2,911

Tabelle 8:

Vergleich der Keimfähigkeit von Sporen, die bei Zimmertemperatur aufbewahrt wurden, mit Sporen, die überwinterten.

Legende:	d	Keimzeit in Tagen
	k	keimend
	nk	nicht keimend
	% k	Prozent keimend
	Nr.	Pflanzen-Nummer

Im Labor aufbewahrte Sporen:						Überwinterte Sporen (1971–1972):				
Nr.	Jahr	d	k	nk	% k	Nr.	d	k	nk	% k
9	1969	7	834	70	92,2	9	7	172	25	85,4
16	1970	7	1693	168	90,9	16	7	279	68	80,4
69	1970	7	1494	77	95,0	69	7	482	46	90,4

3.2.3.3. Kälteresistenz der Sporen

Vorversuch: Sporen, die auf Wedeln einer *D. pseudo-mas*-Pflanze in Horgen überwinterten, wurden im Frühjahr 1971 in eine Petrischale mit angefeuchtetem Fliesspapier gebracht. Es zeigte sich, dass Sporen keimfähig geblieben waren.

Im Jahre 1972 wurden Wedel dreier überwinterter *D. pseudo-mas*-Pflanzen (Nr. 9, 16, 69) aus Horgen ins Labor gebracht und getrocknet. Auf der Unterlage (Papierbogen) waren nach dem Trocknen genügend Sporen vorhanden, die nun auf Agar ausgesät werden konnten. Als Vergleich dienen die Keimzahlen von Sporen, die im Labor aufbewahrt wurden (Tab. 8). Sporen von *D. pseudo-mas* (beide cytologische Rassen), *D. filix-mas* und *D. x tavelii* wurden tiefgekühlt; es erfolgten Aussaaten nach verschieden langer Frostzeit. Als Vergleich dienen die Zahlen der Keime unbehandelter Sporen (Tab. 8, 9, Abb. 15).

Tabellen 8 und 9 zeigen, dass in der Natur überwinterte Sporen etwas von ihrer Keimfähigkeit einbüssen; die Laborversuche dagegen hatten keinen wesentlichen Einfluss auf die Sporenkeimfähigkeit.

Tabelle 9:

Laborversuche zur Kälteresistenz (Sporen in Tiefkühlschrank)

Legende: *Art:*

F42	D. filix-mas	übrige Abkürzungen vgl. Tab. 8
DbG2	D. pseudo-mas (2n = 82)	
16	D. pseudo-mas (2n = 123)	
101	D. x tavelii (2n = 205)	

Behandlungsdauer in Tagen	Nr.	Jahr	d	k	nk	% k
unbehandelt	F42	1970	7	2048	67	96,8
	DbG2	1971	7	1487	57	96,8
	16	1970	7	1693	168	90,9
	101	1971	7	179	1078	14,0
3	F42	1970	7	831	22	97,4
	DbG2	1971	6	573	25	95,8
	16	1970	6	876	76	92,0
	101	1971	7	245	828	22,1
7	F42	1970	6	769	28	96,4
	DbG2	1971	5	444	24	94,8
	16	1970	5	461	36	93,6
	101	1971	7	156	834	15,8
39	F42	1970	7	1076	55	95,1
	DbG2	1971	7	457	28	94,2
	16	1970	7	618	45	93,2
	101	1971	9	78	697	10,0

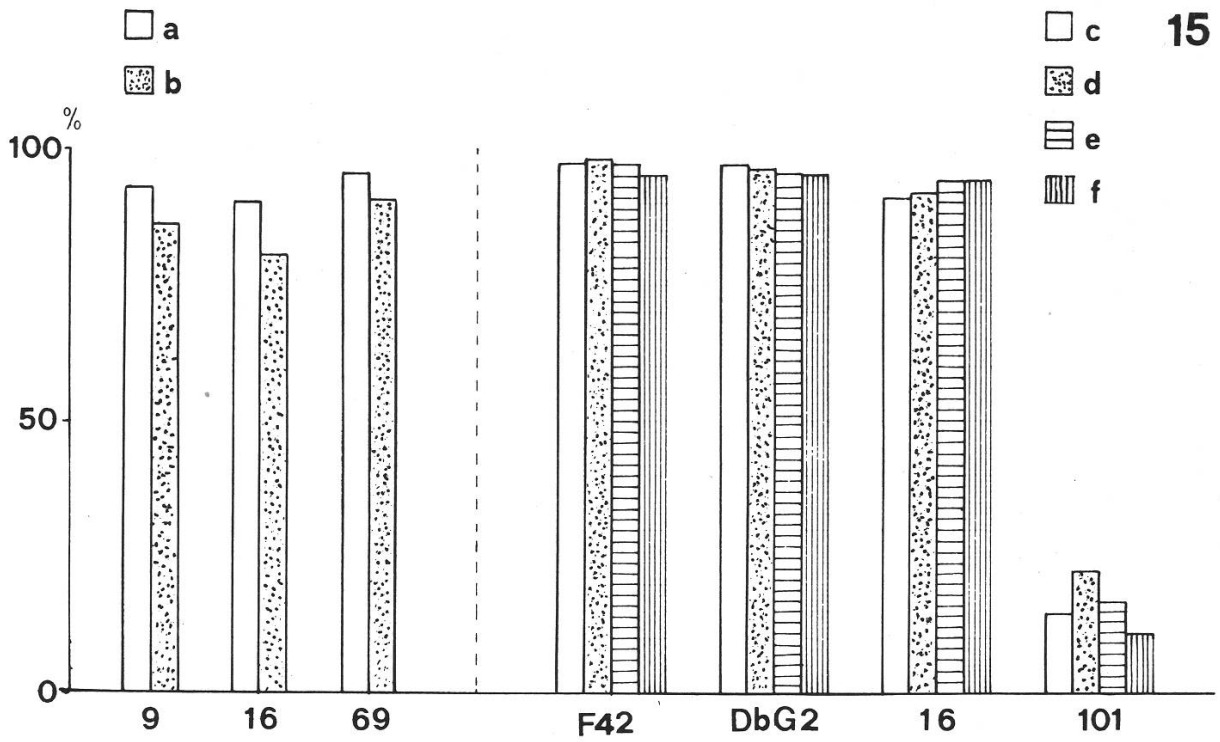

Abb. 15:

Vergleich der Keimfähigkeit von Sporen, die im Freien überwinterten, und kältebehandelten Sporen.

a Sporen im Labor aufbewahrt.
b im Freien überwinterte Sporen.
c unbehandelt (im Labor aufbewahrt).
d 3 Tage tiefgekühlt.
e 7 Tage tiefgekühlt.
f 39 Tage tiefgekühlt.

9, 16	*D. pseudo-mas* (3x).
69, DbG2	*D. pseudo-mas* (2x).
F42	*D. filix-mas.*
101	*D. x tavelii.*

3.2.3.4. Beobachtungen zur Sporenkeimung

Bei einem Versuch zur Sporenverbreitung lag ein Objektträger für sieben Tage im Freien. Während dieser Zeit war das Wetter feucht und regnerisch. Beim Auswerten zeigte es sich, dass einzelne Sporen gekeimt waren (Unterlage Vaselinefilm auf Objektträger). Im Juni 1972 wurden Holzstücke und Rindenteile gesammelt, auf welchen Prothallien wuchsen. Bei der Kontrolle fiel es auf, dass viele Anuli auf der rauhen Holzoberfläche hafteten. Nähere Untersuchungen zeigten dann auch, dass recht viele Sporen (auch Sporen von *D. filix-mas*) sich auf den Holzteilen in kleine Nischen und Ecken angesammelt hatten. Auf der gleichen Unterlage waren nebst grösseren Prothallien auch wenigzellige, noch fädige Vorkeime zu sehen. Die daraus gefolgerte Annahme, dass im Gebiet überwinterte Sporen, wenn sie auf günstige Bedingungen stossen, keimfähig bleiben und effektiv keimen, bestätigte sich; auf den Holzteilen angesammeltes Sporen-Material wurde entfernt und auf feuchtes Fliesspapier gelegt. Nach fünf Tagen waren viele keimende Sporen zu sehen. Im Jahre 1972 (kurz vor der Sporenreife) wurde ein Rindenstück, das im Farngebiet Albis am Boden gefunden wurde, ins

Labor gebracht, stark befeuchtet und in eine Petrischale ins Gewächshaus gelegt. Nach einer Woche keimten darauf viele Sporen. Nach drei Wochen waren viele Prothallien daraus entstanden; sie bildeten einen dichten grünen Bewuchs. Ebenfalls wuchsen auf Waldboden, der im Farngebiet Horgen gesammelt und in einer Petrischale feucht gehalten wurde, nach 3 bis 4 Wochen sehr viele Prothallien.

3.2.4. Prothallien und Sporophyten

3.2.4.1. Material und Methoden

Die Prothallien wurden auf Agar-Agar und in Terrinen gezüchtet. Die Ermittlung der Prothalliendichte in den Farngebieten erfolgte durch Aufnahme einer grösseren Anzahl von kleinen Flächen (20 x 20 cm). Nebst der Anzahl der Prothallien wurden auch deren Standorte (Unterlage) festgehalten. Quadrate von 5 x 5 m waren die Einheit bei der Bestimmung der Sporophytendichte. Folgende Arten wurden bei den Aufnahmen berücksichtigt: *D. filix-mas, D. pseudo-mas, D. austriaca, Athyrium filix-femina.*

3.2.4.2. Wachstum von Prothallien und jungen Sporophyten unter künstlichen Bedingungen

Nach zwei Monaten Entwicklungszeit differenzierten schon manche Prothallien von *D. pseudo-mas* unter Kulturbedingungen kleine Embryohöcker heraus. Bei *D. x tavelii* entstanden nach der gleichen Zeit sehr wenig Vorkeime mit Embryohöckern. Nach längerer Entwicklungszeit bildeten etwa 60 bis 70 Prozent der Vorkeime von *D. pseudo-mas* Embryonen, bei *D. x tavelii* dagegen konnten nur 10 bis 20 Prozent Embryonen-bildende Vorkeime gesehen werden. Die Prothallien von *D. filix-mas* bildeten nach etwa zwei Monaten Entwicklungszeit Antheridien und etwas später Archegonien aus. In den Petrischalen entwickelten sich bei *D. filix-mas* keine Sporophyten (Benetzung fehlte). Die Prothallien von *D. filix-mas* und *D. pseudo-mas* wachsen unter Kulturbedingungen etwa gleich schnell. Bei den Terrinen-Kulturen waren die ersten Sporophyten von *D. pseudo-mas* ca. 1 1/2 Monate früher entstanden als die ersten Sporophyten von *D. filix-mas* (die Terrinen wurden regelmässig begossen). Ein Jahr nach der Aussaat der Sporen standen die Sporophyten von *D. pseudo-mas* und *D. filix-mas* in den Terrinen sehr dicht beieinander; *D. pseudo-mas* war grösser als *D. filix-mas.*

3.2.4.3. Beobachtungen an Prothallien und Sporophyten in der Natur

Die Prothallien vieler Polypodiaceen lassen sich nach äusseren Merkmalen nicht genau unterscheiden (Döpp, 1927; Kappen 1965). Auch ganz junge Sporophyten sind nicht gut zu unterscheiden. Bei der Untersuchung der von Prothallien und Sporophyten bewachsenen Unterlagen konnte deshalb die Artzugehörigkeit der Pflanzen nicht bestimmt werden. Vor allem dürften Vorkeime und junge Sporophyten der vier am häufigsten auftretenden Arten *Athyrium filix-femina, Dryopteris austriaca, D. filix-mas, D. pseudo-mas* in Frage kommen (vgl. Kap. 3.2.4.5.). Es wurden fünf Haupttypen von Substraten unterschieden. Aus 750 bzw. 650 Probe-

Tabelle 10:

Standorte von Prothallien und Sporophyten

Generation (auf 15 m²)	fester Wald-boden	Laub- und Nadel-streu	Steine	frisches Holz	altes Holz	unter-suchte Flächen	Summe	%
Gametophyten	194 15,3%	1 0,08%	31 2,4%	4 0,3%	1040 81,82%	750	1270 100%	83,1
1–3 blättrige Sporophyten	83 44,9%		5 2,7%	11 5,9%	86 46,5%	650	185 100%	12,1
4–9 blättrige Sporophyten	44 63,8%		2 2,9%	8 11,6%	15 21,7%	650	69 100%	4,5
fertile Sporophyten	5 100%						5 100%	0,3

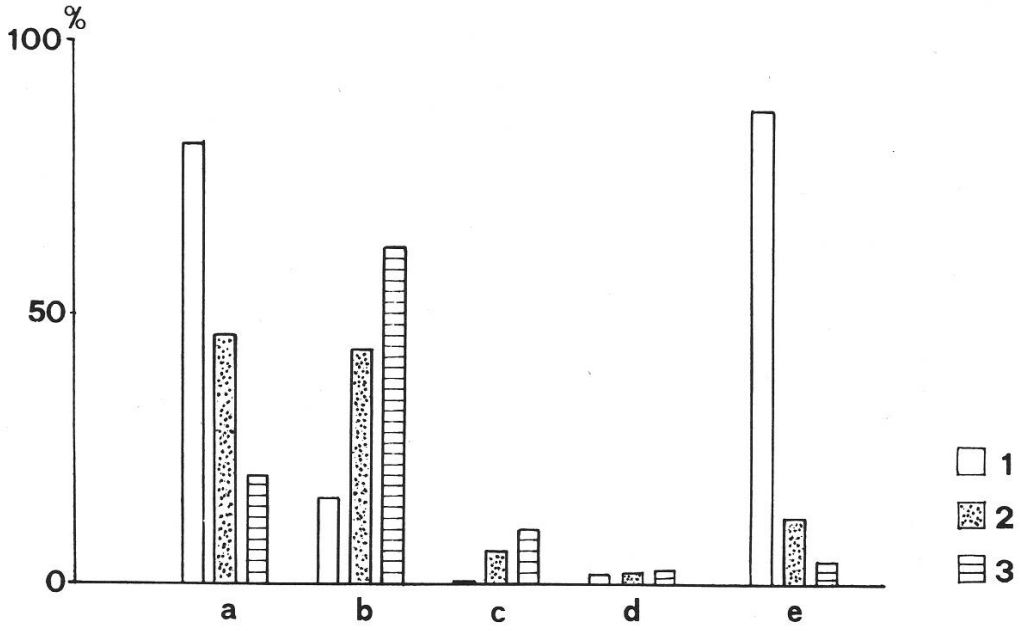

Abb. 16:

Verteilung von Gametophyten und Sporophyten auf verschiedenen Substraten.

1 Gametophyten.
2 1–3 blättrige Sporophyten.
3 4–9 blättrige Sporophyten.
a auf altem Holz.
b auf Waldboden.
c auf frischem Holz, an der Basis von Bäumen.
d auf Steinen.
e %-Anteile aller zusammen.

flächen (20 x 20 cm) ergaben sich folgende Resultate (Tab. 10, erhalten aus den Untersuchungsgebieten Horgen, Albis, Eschenberg, Rossberg). In Tabelle 10 ist noch die Zahl der fertilen Pflanzen angegeben; alle Zahlen sind auf die gleiche Fläche bezogen (vgl. auch Abb. 16).

In Horgen wurde auch das Gebiet, das ans Farngebiet angrenzt, nach Prothallien durchsucht. Abb. 17 zeigt die Verteilung der Gametophyten und Sporophyten auf der Anhöhe und am Nordosthang des bewaldeten Hügelzuges.

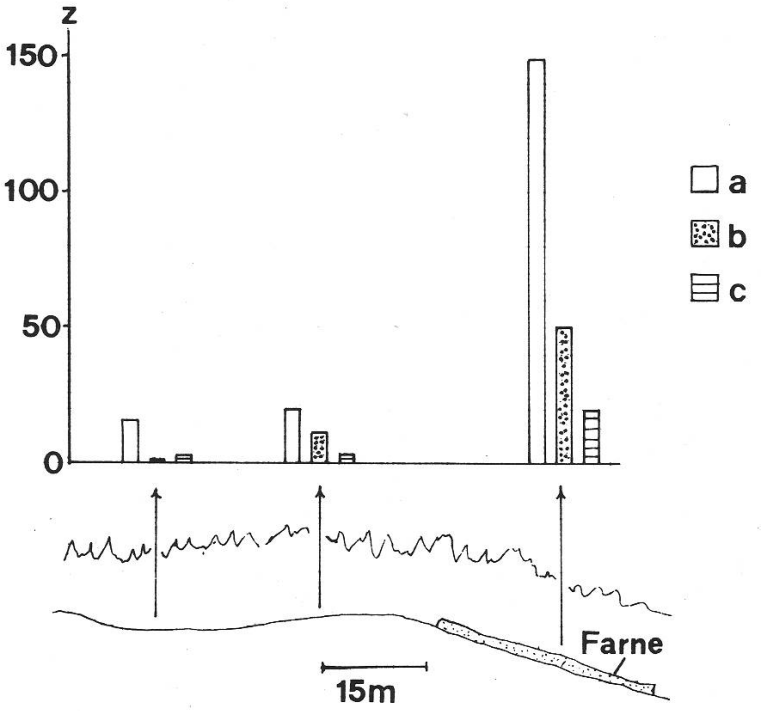

Abb. 17:

Gametophyten und Sporophyten am Rande des Untersuchungsgebietes Horgenerberg.
z Zahl auf 2 m².
a Gametophyten.
b 1–3 blättrige Sporophyten.
c 4–9 blättrige Sporophyten.

3.2.4.4. Schädigungen an Prothallien und Sporophyten

Prothallien aus den Gebieten Eschenberg, Horgen und Albis wurden auf Schäden untersucht. Weder bei der Untersuchung in der Natur noch bei der Durchsicht im Labor konnten Tiere als Schädlinge beobachtet werden. Es wurden aber Schädigungen festgestellt, deren Ursache nicht mit Sicherheit herauszufinden war. Die Schäden bestanden aus abgestorbenen Zellen oder Zellgruppen. Bei manchen Vorkeimen war der ältere Teil (die Basis) abgestorben. Der zentrale Teil und die angrenzenden Flügel waren aber meist ohne Beeinträchtigungen (Abb. 18, 19). Antheridien und Archegonien sind bei grösseren Prothallien häufig anzutreffen, auch bei solchen mit den genannten Schäden. Abgestorbene Vorkeime wurden keine beobachtet. Kappen (1965) zeigt Bilder von frostgeschädigten Prothallien, die im Aussehen und Charakter den beobachteten Schäden gleichen. Neben dem Einfluss des Frostes könnten Bodencollembolen als Schädlinge in Betracht kommen, was Conway (1953) bei *Pteridium aquilinum* beobachtete. Einzelne einfache Versuche zur Frostresistenz von Vorkeimen lassen eine verschiedene Frostresistenz von *D. filix-mas* und *D. pseudo-mas* vermuten. Prothallien beider Arten wurden für zwei Stunden in den Kühlschrank gebracht (-3^0 C). Die Prothallien von *D. filix-mas* blieben

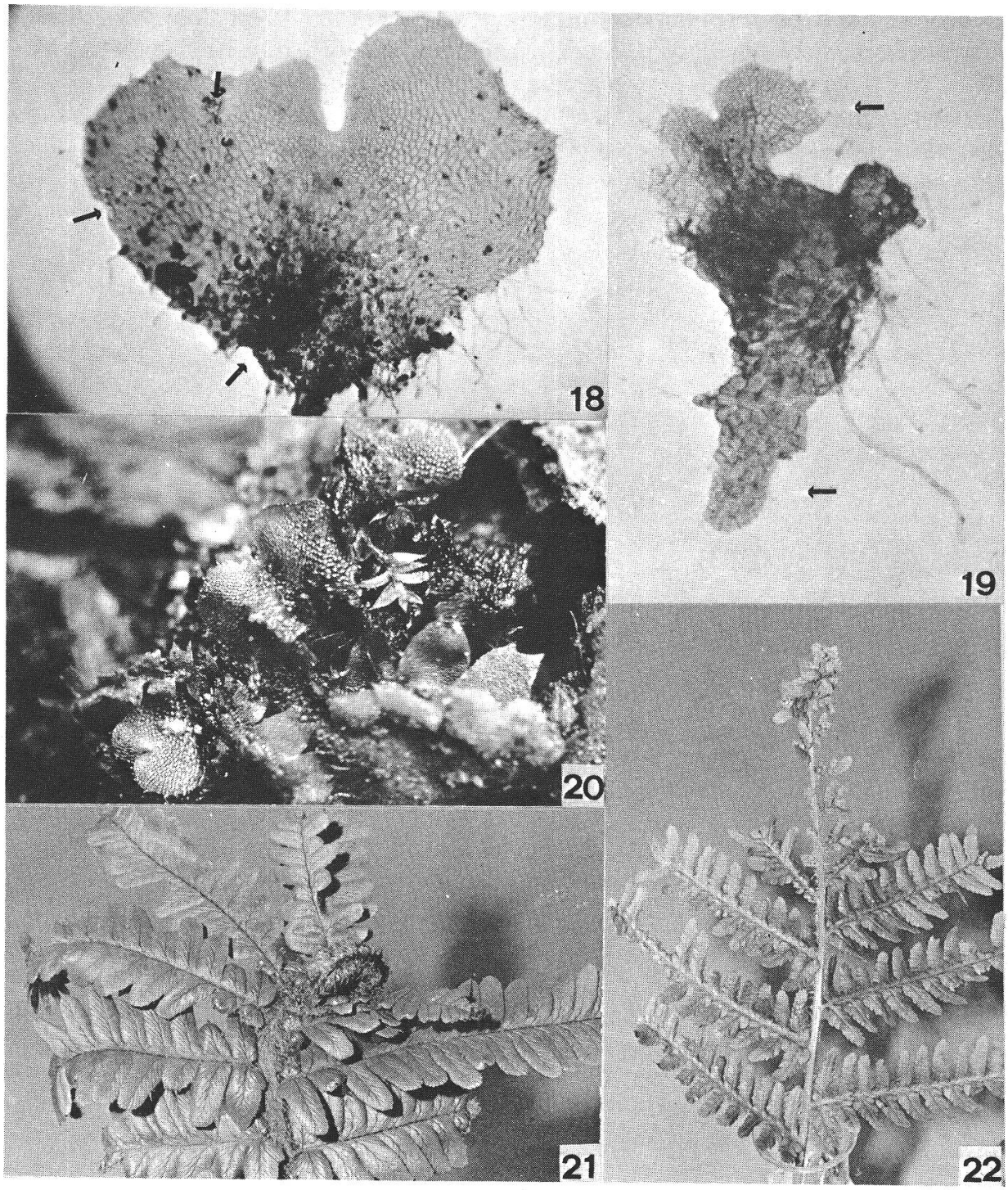

Abb. 18: Prothallium aus dem Gebiet Horgen. Basis und einige Zellen im Flügelteil sind geschädigt (Pfeile).

Abb. 19: Prothallium aus dem Gebiet Horgen. Basis stark geschädigt, es wachsen neue Teile aus (Pfeile).

Abb. 20: Prothallien auf einem Stück alten Holz zusammen mit *Lophocolea heterophylla* und *Plagiothecium denticulatum.*

Abb. 21: Wedel von *D. pseudo-mas* mit Frost-geschädigten Fiedern und mit verfrorener Blattspitze.

Abb. 22: Wedel von *D. filix-mas* mit Frost-geschädigten Fiedern und Fiederchen.

unversehrt, jene von *D. pseudo-mas* zeigten unterschiedliche Reaktionen, teils blieben sie ohne Schaden, teils waren sie fähig zu regenerieren, teils starben sie ab.

Auch Beeinträchtigungen durch Konkurrenz dürfen nicht ausgeschlossen werden. Vielfach werden Prothallien, *Lophocolea heterophylla* und *Plagiothecium denticulatum* auf gleicher Unterlage vorgefunden (Abb. 20).

Sehr wenig Schäden sind im allgemeinen an jungen und ausgewachsenen Sporophyten zu sehen. Folgende Schädlinge können nach Angaben aus der Literatur auf *D. filix-mas* vorkommen: *Milesia kriegeriana* (Uredinales) (Sorauer, 1962) und *Taphrina vestergrenii* (Ascomycetes) (Sorauer, 1928). Im Botanischen Garten Zürich konnte *Herpobasidium filicinum* (in Sorauer, 1932, erwähnt) auf *D. filix-mas* gefunden werden. Es waren einige Farnpflanzen vom Pilz befallen. In der Natur dagegen ist *Herpobasidium filicinum* sehr selten anzutreffen. Er konnte ein einziges Mal auf einer Farnpflanze im Melchtal beobachtet werden (nach Angaben von Prof. Dr. E. Müller wurde dieser Pilz bis dahin erst einmal in der Schweiz gefunden). Als tierische Schädlinge werden Blattläuse und Wanzen genannt. *Amphorophora ampullata* (Homoptera) wurde auf Farnen im Gebiet Horgen im Frühjahr 1972 beobachtet, es konnten aber keine bedeutende Schäden festgestellt werden.

Auch abiotische Faktoren können Schädigungen erzeugen. Die Wirkung eines Faktors konnte näher beobachtet werden. Späte Fröste im Frühjahr 1972 blieben auch bei den Waldfarnen nicht ohne Wirkung. Bei früh sich entwickelnden Arten wie *Athyrium filix-femina* und *Dryopteris austriaca* verfroren die ersten Blätter bei vielen Pflanzen völlig. Im Laufe der zweiten Hälfte des Monats Mai und im Juni wuchsen neue Blätter aus. *D. filix-mas* und *D. pseudo-mas* entrollen ihre Blätter etwas später als die oben genannten Arten. *D. filix-mas* geht *D. pseudo-mas* in der Entwicklung um eine Woche zirka voraus. An exponierten Stellen in den Untersuchungsgebieten Horgen und Steinmaur starben bei vielen Arten viele der sich entrollenden Blätter ab. Manche Stöcke besassen Wedel mit Schädigungen, die sich meist an Fiedern und Sekundärfiedern manifestierten (Abb. 21, 22).

Die Frostwirkung auf *D. filix-mas* und *D. pseudo-mas* wurde an fünfzig Pflanzen untersucht (Tab. 11 und Abb. 23).

Tabelle 11:

Frostwirkung auf 50 Pflanzen von *D. pseudo-mas* und *D. filix-mas* im Frühjahr 1972.

Art	Fundort	Anzahl Pflanzen	Wedel fertil	Wedel steril	geschädigt oder abgestorben	Total
D. filix-mas	Horgen	40	78	107	193	
	Steinmaur	10	56	13	14	
		50	134	120	207	451
in %			29,1	26,0	44,9	100
D. pseudo-mas	Horgen	40	74	55	218	
	Steinmaur	10	43	5	19	
		50	117	60	237	414
in %			28,2	14,5	57,3	100

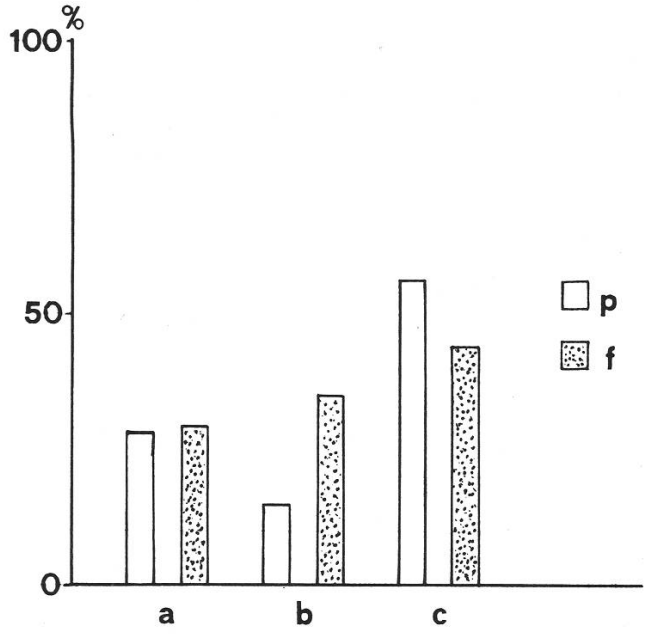

Abb. 23:

Zustand der Wedel von *D. filix-mas* und *D. pseudo-mas* nach einem Frost im Frühjahr 1972.
a fertil.
b steril.
c frostgeschädigt.
p *D. pseudo-mas.*
f *D. filix-mas.*

3.2.4.5. Sporen-, Prothallien- und Sporophytendichte

Resultate aus vorangehenden Kapiteln werden hier nochmals geordnet. Es geht um den Vergleich der Individuenzahl pro Flächeneinheit. Zum Vergleich gelangen verschiedene Phasen im Generationswechsel der häufigsten Waldfarne. Wegen der Gleichartigkeit der Vorkeime konnten die Arten nicht getrennt werden. Die Zahlen geben also die Dichtigkeiten von *Athyrium filix-femina, D. austriaca, D. filix-mas* und *D. pseudo-mas* zusammen an (Tab. 12 und Abb. 24).

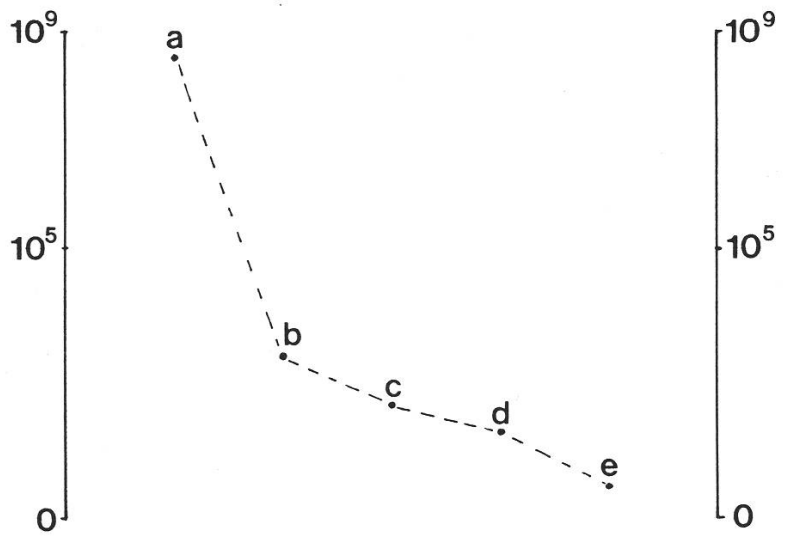

Abb. 24:

Die Häufigkeiten der verschiedenen Stadien des Farnlebenszyklus in den Untersuchungsgebieten (Anzahl auf 10 m² in 10er Potenzen).
a Sporen
b Gametophyten
c 1–3 blättrige Sporophyten
d 4–9 blättrige Sporophyten
e fertile Sporophyten

Tabelle 12:

Dichtigkeiten von Sporen, Prothallien und Sporophyten in den Untersuchungsgebieten (Anzahl auf 10 m²).

Sporen	Gametophyten	1–3 blättrige Sporophyten	4–9 blättrige Sporophyten	fertile Sporophyten
350 Mio.	846	140	46	3,5
log: 8,5441	2,9274	2,1461	1,6628	0,5441

Tabelle 13:

Legende: *Art*

fm	D.filix-mas
pm	D.pseudo-mas
au	D.austriaca
ff	A.filix-femina

	fm	pm	au	ff
Kunkels				
Anzahl auf 10 m²	1,093	0,181	0,565	1,620
max Dichtigkeit	3,6	1,6	3,6	6,4
relative Häufigkeit in %	31,7	5,2	16,3	46,8
Albis				
Anzahl auf 10 m²	1,713	0,060	2,016	6,391
max. Dichtigkeit	10,0	2,5	20,0	20,0
relative Häufigkeit in %	16,8	0,6	19,8	62,8
Horgen				
Anzahl auf 10 m²	0,352	0,274	0,929	1,624
max. Dichtigkeit	2,4	4,8	5,6	7,2
relative Häufigkeit in %	11,0	8,6	29,3	51,1
Eschenberg				
Anzahl auf 10 m²	0,309	0,073	1,549	1,735
max. Dichtigkeit	3,2	4,0	7,2	8,4
relative Häufigkeit in %	8,4	2,0	42,2	47,4
Rossberg / Töss				
max. Dichtigkeit	2,0	10,0	3,6	2,0

Im Gebiet Rossberg wechseln die Standortverhältnisse sehr rasch auf eine kleine Fläche, deshalb wurden keine Angaben zur Dichtigkeit und relativen Häufigkeit gemacht.

3.2.4.6. Beobachtungen zum ökologischen Verhalten von D. filix-mas, D. pseudo-mas, D. austriaca und A. filix-femina sowie deren Dichtigkeiten und relative Häufigkeiten

Tab. 13 enthält die Dichtigkeiten und die relativen Häufigkeiten der verbreitetsten Waldfarne in verschiedenen Untersuchungsgebieten. Zusätzlich ist noch die grösste Dichtigkeit angegeben.

Von den folgenden, detaillierten Aufnahmen wurde erhofft, dass sie Angaben über einige Reaktionsunterschiede der Farne erlauben würden.

Gebiet Horgen: (Abb. 25)

Über den Hügelzug wurden Transects gelegt. Die obere gestrichelte Linie gibt die Anhöhe des Hügels an. Interessant erschien hier die Verteilung der Farne über den gegen Nordosten geneigten Abhang und die Grenzen der Populationen im oberen Teil.

Gebiet Eschenberg: (Abb. 26)

Die untersuchte Fläche ist eben. Die gestrichelten Linien geben Gräben wieder, die sehr feucht sind oder gelegentlich Wasser führen.

Gebiet Rossberg: (Abb. 27)

Das Gebiet ist gegen Nordosten exponiert. Ein kleiner Schuttfächer (in der Abb. 58 durch eine gestrichelte Linie dargestellt) fiel durch die dichte Besiedelung mit Farnen auf.

3.2.4.7. Besondere Standorte für D. filix-mas und D. pseudo-mas

Wie auch viele andere Waldfarne unserer Region sind diese beiden Arten nicht ausschliesslich an schattige Wälder gebunden. Nicht nur *D. filix-mas* sondern auch *D. pseudo-mas* kann ausser in Laub- und Nadelwäldern auch in Hochstaudengebüschen, Steinschutthalden und auf Bergweiden anzutreffen sein (Abb. 26). *D. pseudo-mas* wurde im Engadin in Felsspalten auf 2'200 m ü.M. gefunden (Angaben von Herrn A. Gerber, Zürich). Auch in der Nähe von Sedrun auf ca. 1'500 m ü.M. fand sich *D. pseudo-mas* in Gesteinsnischen, ähnlich wie *D. filix-mas* und *Athyrium filix-femina.*

In Norditalien und auch im Tessin ist *D. pseudo-mas* häufig in Laubwäldern zu finden; *D. pseudo-mas* bevorzugt hier Standorte, die sich in der Nähe von Bachläufen befinden. Nach den Befunden aus dem Zürcher Herbar wird ersichtlich, dass *D. pseudo-mas* im Tessin wesentlich häufiger ist als in der Nordschweiz.

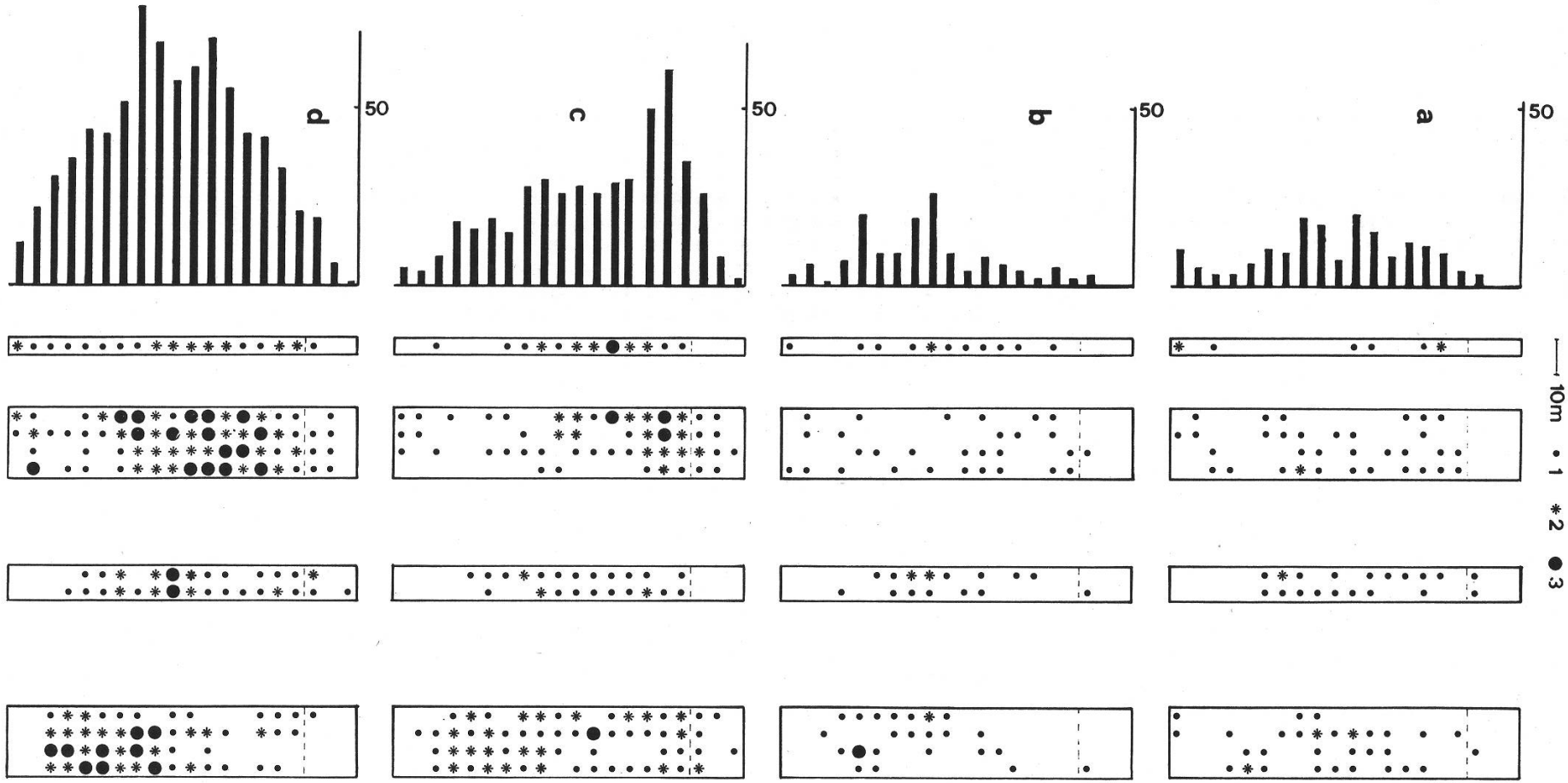

Abb. 25:

Verteilung der Individuen verschiedener Arten im Farngebiet Horgen (gestrichelte Linie bedeutet Scheitel des Hügelzuges).

1 Ein bis drei Individuen auf 25 m²
2 Vier bis neun Individuen auf 25 m²
3 Mehr als neun Individuen auf 25 m²

a *D. filix-mas*
b *D. pseudo-mas*
c *D. austriaca*
e *A. filix-femina*

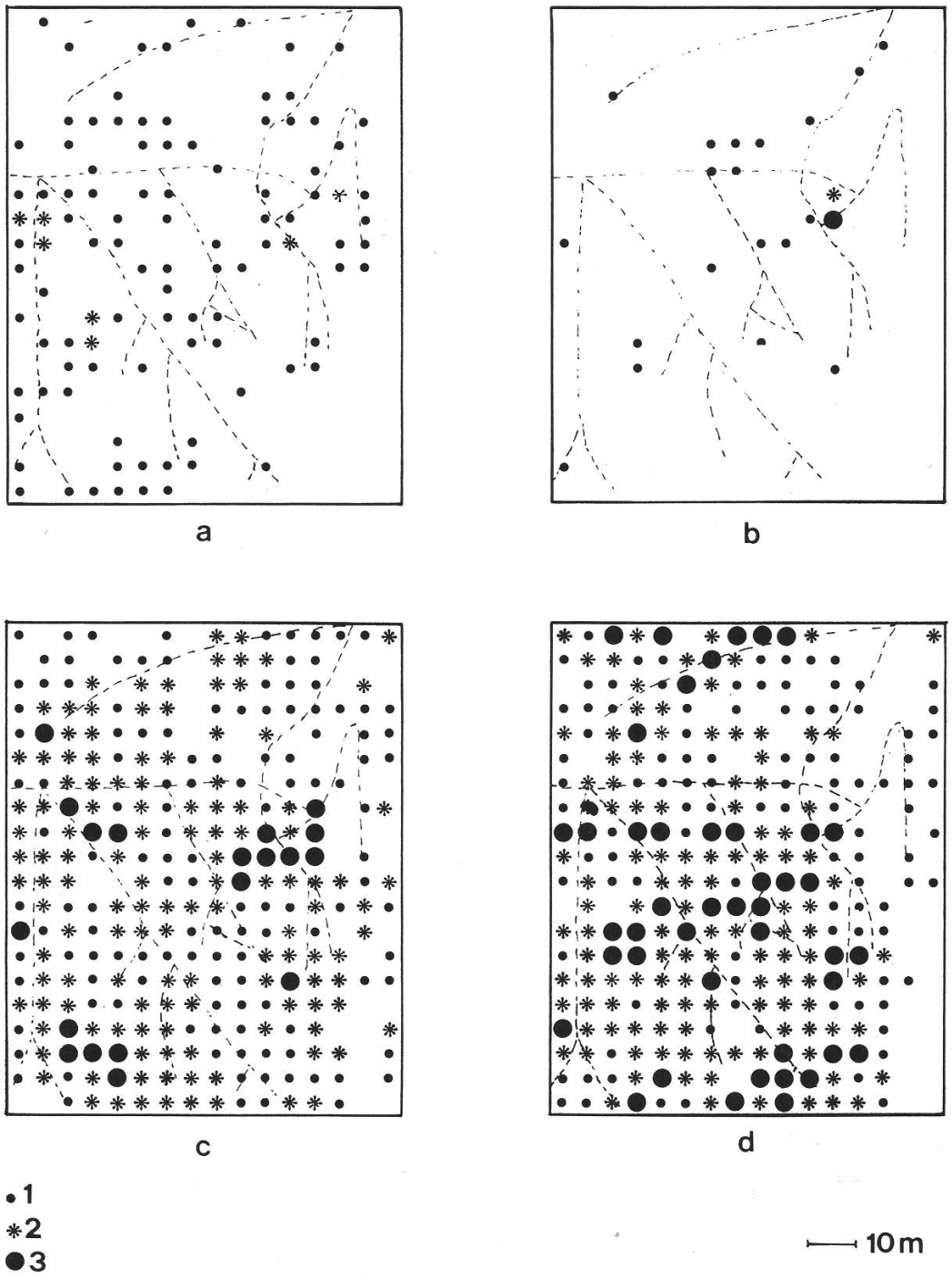

Abb. 26:

Verteilung der Farne im Gebiet Eschenberg (gestrichelte Linien bedeuten ein teilweise wasserführendes Grabensystem).

1 Ein bis drei Individuen auf 25 m²
2 Vier bis neun Individuen auf 25 m²
3 Mehr als neun Individuen auf 25 m²
a *D. filix-mas*
b *D. pseudo-mas*
c *D. austriaca*
d *A. filix-femina*

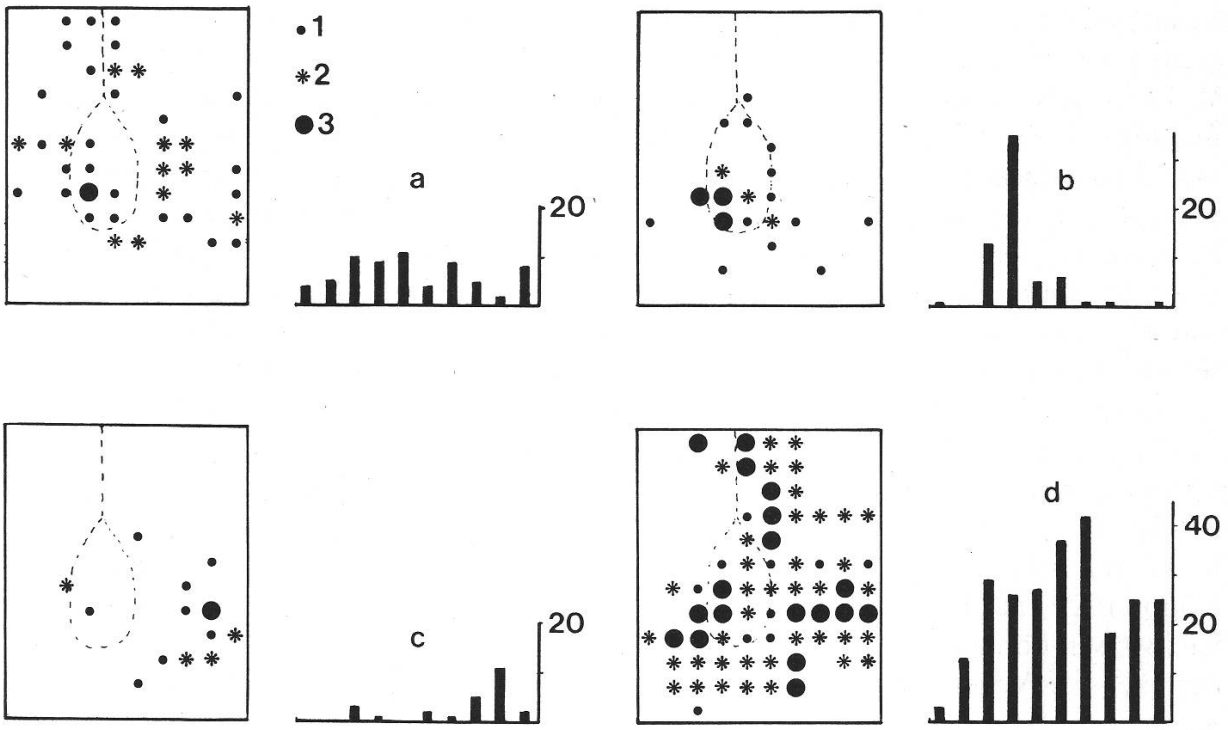

Abb. 27:

Verteilung der Farne im Gebiet Rossberg (gestrichelte Linie bedeutet einen kleinen Schuttfächer).

1 Ein bis drei Individuen auf 25 m^2
2 Vier bis neun Individuen auf 25 m^2
3 Mehr als neun Individuen auf 25 m^2
a *D. filix-mas*
b *D. pseudo-mas*
c *D. austriaca*
d *A. filix-femina*

3.2.5. Diskussion

3.2.5.1. Zum Sporenverlust

Es stellt sich grundsätzlich die Frage, ob vor allem die Sporen oder erst die Gametophyten stark einschränkenden Faktoren unterliegen. Wie aus Kap. 3.1.2. hervorgeht, ist die durchschnittliche Sporenzahl pro Quadratmeter in den untersuchten Gebieten riesig gross. Der Vergleich der Anzahl Sporen pro Fläche mit der Anzahl Prothallien pro Fläche zeigt, dass vor allem eine grosse Menge, ja die allermeisten Sporen verloren gehen müssen. Es wurde versucht, einigen Ursachen näher zu kommen. Es kommen klimatische Einflüsse in Frage, nämlich Schädigung der Sporen durch Frost oder Trockenheit. Die Sporenaussaat findet bekanntlich im Herbst statt; kurz nach der Sporenreife konnten gelegentlich

keimende Sporen beobachtet werden (Kap. 3.2.3.4.). Es waren aber im Herbst nicht vermehrt kleine Prothallien zu sehen als im späten Frühjahr oder im Sommer. Das heisst also, dass viele Sporen überwintern, ohne auszukeimen. Um die Frostresistenz zu prüfen, wurden Sporen in den Tiefkühlschrank gebracht, weder die tiefe Temperatur (-20^0 C) noch die verschieden lange dauernden Gefrierzeiten wirkten sich auf die Keimfähigkeit der Sporen aus. Bestätigung dieses Versuches lieferten Aussaaten von in der Natur überwinterten Sporen, die sich in Sporangien von grün überwinternden Wedeln von *D. pseudo-mas* fanden. Bei diesen Versuchen war die Keimfähigkeit etwas geringer als bei den Kontrollen, aber sie war dennoch sehr hoch (die leicht verminderte Keimfähigkeit kann auf andere Einflüsse zurückzuführen sein als auf Frosteinwirkung). Eine weitere Bestätigung für Frostresistenz, zugleich auch ein Hinweis auf Austrocknungsresistenz lieferten Proben aus der obersten Bodenschicht des Waldes, die etwa einen Monat vor der Sporenreife im Juni im Gebiet Albis gesammelt wurden. Nach zwei Wochen keimten hunderte von Sporen aus, die alle aus dem Vorjahr stammen mussten. Döpp (1927) hat bei Sporen von *Asplenium ruta-muraria* ebenfalls Frostresistenz nachweisen können. Auf die Möglichkeit, dass Sporen überwintern und erst in der nächsten Vegetationsperiode auskeimen, hat schon Lagerberg (1908) hingewiesen.

Es stellt sich die Frage, ob die Sporen zwischen Aussaat und Keimung eine bestimmte Ruheperiode benötigen oder, ob sie direkt nach der Reife keimen können. Fischer (1911) schreibt, dass die Mehrzahl der Farnsporen einer mehrere Wochen oder Monate dauernden Ruheperiode bedürfe; erst nach Ablauf dieser Zeit werde die volle Keimkraft erreicht. Mussack (1933) dagegen fand für *Cystopteris fragilis* bei frischen Sporen weder Sporenruhe noch reduzierte Keimfähigkeit. Auch Conway (1949) stellte bei Sporen von *Pteridium aquilinum* keine Keimruhe fest. Eigene Versuche mit Sporen der *Dryopteris filix-mas*-Gruppe zeigen, dass Sporen direkt nach der Sporenreife keimen können (Kap. 3.2.3.). Die Variabilität der Keimzahlen ist aber bei frischen Sporen in diesen Untersuchungen wesentlich höher als bei halbjährigen und älteren Sporen. Im Mittel sind bei der statistischen Auswertung die frischen Sporen weniger keimfähig als die älteren. Die Konsequenzen einer geringeren Keimfähigkeit frischer Sporen sind die, dass mehr Sporen ohne auszukeimen überwintern können. Versuche zur Austrocknungsresistenz wurden keine gemacht. Dass sie in grossem Masse vorhanden ist, zeigt die Tatsache, dass Sporen über längere Zeit in Tablettengläsern gehalten werden können (bei Zimmertemperatur), ohne dass ihre Keimfähigkeit erlischt.

Die Sporen sind also, wie die Untersuchungen zeigen, gegen Frost und Austrocknung gut geschützt. Es scheint gut möglich, dass sie in der Natur sogar über mehrere Jahre keimfähig bleiben können, dass sie es mindestens ein Jahr lang sind, konnte gezeigt werden (unter künstlichen Bedingungen sind Sporen 2 1/2 bis 3 Jahre keimfähig). Die Resistenzen sind als günstige Anpassungen an die sehr stark begrenzten Möglichkeiten für die Keimung zu betrachten. Gelangen Sporen auf ungünstige Unterlage, so besteht eine gewisse Wahrscheinlichkeit dafür, dass die Bedingungen im Laufe eines oder mehrerer Jahre für die Keimung günstiger werden. Diese Möglichkeit kann durch lange Lebensfähigkeit und gute Resistenz ausgenutzt werden. Frost und Austrocknung scheinen also nicht die wesentlichsten Faktoren zu sein, die den grossen Sporenverlust bewirken.

Die Vermutung, dass biotische Faktoren an der Sporenreduktion beteiligt seien, hat sich bestätigt. Bei genügend grossen Sporenmengen, die im Gebiet bereit gestellt wurden, frassen Kleinlebewesen ganz verschiedener Herkunft fast ausschliesslich Sporen. Die Vertreter der Collembolenfamilie Tomoceridae leben unter Fallaub, Nadelstreu, in Moosdecken und unter Holz; bei günstigen Feuchtigkeitsverhältnissen sind sie auch auf der obersten Bodenschicht zu sehen. *Tomocerus flavescens* (Tullbg.) ist nach Brauns (1970) in Europa und Nordamerika verbreitet. *Tomocerus minor* (Lubb.) ist an sehr feuchten Orten in Wäldern häufig zu finden (Gisin, 1960). *Orchesella flavescens* (Bourlet) lebt frei an Kräutern und Sträuchern, hält sich aber auch am Waldboden auf. Sie ist häufig (Gisin, 1943, 1960). Auch die Vertreter der Isopodenfamilie Trichoniscidae und der Diplopodenfamilie Iulidae und der Ordnung Dermaptera bevorzugen feuchte Orte und leben in oder auf der oberen Bodenschicht. Für die meisten Farne des gemässigten Klimas und für diese Sporenfresser ist die Bindung an feuchte Unterlagen gemeinsam, sie dürften also vielfach zusammen im gleichen Biotop zu finden sein. Dass Sporen als Nahrung dienen können, steht fest. Es ist nicht auszuschliessen, dass weitere Tiere Sporen fressen. Conway (1953) beobachtete in einem Treibhaus in Schottland zwei Collembolenarten, nämlich *Podura vulgaris* (Tullbg.) und *Bourletiella signata* (Nicolet), die Sporen von *Pteridium aquilinum* frassen. Dass es aber in der Natur Spezialisten gebe, die sich ausschliesslich von Farnsporen ernähren, scheint wenig wahrscheinlich. Die sehr häufig zu findenden Collembolen fressen verschiedene Pflanzenreste, die im und auf dem Humus zu finden sind. Im Verdauungskanal dieser Tiere konnten Pilzhyphen, Pilzsporen, Coniferenpollen und weiteres nicht bestimmbares organisches Material beobachtet werden, auch im Verdauungstrakt der anderen Tiere, die beim Fütterungsversuch erhalten wurden, fanden sich neben den Farnsporen weitere organische Reste. Es ist anzunehmen, dass diese Bodentiere während der ganzen Vegetationsperiode am Sporenverlust beteiligt sind. Die Sporen scheinen aber nur bei Gelegenheit gefressen zu werden. Der Sporenverlust durch Tiere ist ein Faktor, der berücksichtigt werden muss. Es ist aber im Moment noch nicht klar zu entscheiden, wie stark einschränkend er wirkt.

Die Wirksamkeit der Sporenverbreitung ist in Kap. 3.1. erläutert. Die Verteilung der Grosszahl der Sporen ist distanzmässig mehr oder weniger begrenzt; sie ist aber nicht zielgerichtet sondern zufällig. Bei der Aussaat fallen die Sporen auf beliebige Unterlagen. Erstaunlich ist festzustellen, dass auch die Laub- und Nadelstreu, die einen grossen Teil der Bodenfläche der Wälder bedecken, und in welcher die Sporophyten stehen, für die Keimung der Sporen und das Wachstum der Vorkeime ungeeignet ist. Dass genügend keimfähige Sporen auf dem Waldboden nach fast einem Jahr nach der Sporenaussaat vorhanden sind, zeigt der Versuch. Bringt man etwas Walderde aus einem Farngebiet ins Labor und legt sie in Petrischalen, so keimen nach kurzer Zeit (1 bis 2 Wochen) hunderte von Sporen aus (Kap. 3.2.3.4.). Im Wald dagegen kann man auf Laub- und Nadelstreu nur äusserst selten Vorkeime finden (Kap. 3.2.4.3.). Es fragt sich, welche Gründe für das spärliche Auskeimen von Sporen auf der Waldstreu verantwortlich seien. Man darf annehmen, dass folgende Faktoren eine wichtige Rolle spielen. Die obere Bodenschicht, die noch unzersetzt ist, wird durch Wind und Regen – im Herbst nach der Sporenreife auch durch Laubfall – relativ rasch verändert und umgelagert. Dieser starke Umtausch ist für keimfähige oder schon gekeimte Sporen ungünstig, sie werden verlagert oder

zugedeckt, gelangen in tiefer liegende Schichten. Es kann auch sein, dass viele Sporen auf der Oberflächenschicht deshalb nicht keimen können, weil diese rasch austrocknen kann. Lundegårdh schreibt (1954), dass Streu in Nadelwäldern und die Laubschicht auf dem Rohhumus der Laubwälder zur Keimung von Samen ungünstig sei, die Streudecke trocknet bei Dürre vollkommen aus, sie ist schwer durchdringlich und enthält nur wenige Nährsalze. Zudem darf man annehmen, dass eine grosse Menge von Sporen durch Blätter und andere Teile lebender Pflanzen abgefangen wird, viele davon gelangen aber bei Regen oder Wind ebenfalls auf den Boden. Die Bedingungen für die Keimung sind sehr begrenzt, beim weitaus grössten Teil des Waldbodens sind sie nicht erfüllt. Der Hauptteil des Sporenverlustes wird durch ungünstige Unterlagen verursacht.

3.2.5.2. Zur Ökologie der Gametophyten

Übereinstimmend mit Lagerberg (1908), Döpp (1927) und Kappen (1965) wurde festgestellt, dass Prothallien überwintern; auch an relativ exponierten Stellen wie auf dem Boden liegende Äste oder Baumstrünke waren im Frühjahr kurz nach den letzten Frösten lebensfähige Prothallien ganz verschiedener Grösse zu finden. Dass über die ganze Vegetationsperiode eines Jahres Vorkeime verschiedenen Alters gefunden wurden, bestätigte ebenfalls die Beobachtungen von Lagerberg (1908). Auffallend sind die Standorte der Prothallien (Tab. 10, Kap. 3.2.4.3.). Weitaus am häufigsten besiedeln sie altes, zum Teil faulendes Holz in Bodennähe und alte Baumstöcke. Das alte Holz hält die Feuchtigkeit sehr gut, es wirkt ähnlich wie ein Schwamm. Auch in Nischen und an geschützten Stellen auf fester Erde, auf Steinen nahe am Boden oder in Nischen an der Basis lebender Bäume konnten Vorkeime beobachtet werden. Alle diese Unterlagen haben folgende Eigenschaften gemeinsam: Sie stehen fest, d.h. Regen, Wind und andere Faktoren können sie nicht leicht bewegen und verändern im Gegensatz zu Nadeln der Streu. Die Unterlagen zeigen hohe Feuchtigkeit, sie trocknen nicht rasch aus, sie sind aber oft nicht dem Regen oder der Tropfenwirkung aus den Bäumen direkt ausgesetzt.

Zu den beobachteten Schädigungen an Vorkeimen finden sich in Kap. 3.2.4.4. Angaben. Der Umfang und die Ursache der Schäden sind schwer zu beurteilen. Schädigungen durch Tiere scheinen selten zu sein. Es ist möglich, dass gewisse Collembolen ebenfalls Prothallien als Nahrung verwenden können. Die Frostwirkung scheint nach den hier gemachten Untersuchungen nicht grosse Schäden hervorzurufen. Kappen (1965) misst der Austrocknung wesentlich grössere einschränkende Wirkung bei als dem Frost. Konkurrenz durch andere Pflanzen (Moose) und durch Prothallien der verschiedenen Arten dürften bei der Besiedelung der günstigen Standorte ebenfalls eine Rolle spielen. Die Bedingungen für das Keimen der Sporen und das Wachstum der Prothallien sind nur bei einer charakteristischen Auswahl von Standorten erfüllt. Diese Standorte können natürlich auch ausserhalb der von Sporophyten besiedelten Gebiete zu finden sein, sie können auch über die Verbreitungsgrenzen der Sporophyten hinaus von Vorkeimen besiedelt werden (Abb. 17 zeigt die Besiedelungsverhältnisse am Rand eines Gebietes). Farrar (1967) schreibt, dass sich Gametophyten einiger Arten völlig unabhängig von den Sporophyten mit Gemmen verbreiten können. Man kann sagen, dass diese Gametophyten ihre speziellen

Anpassungen an bestimmte ökologische Verhältnisse in diesen Fällen auf besondere Weise ausgenutzt haben und somit eine eigene Verbreitung erhalten haben.

Die besonderen Eigenschaften der Vorkeime unterscheiden sich in mancher Hinsicht von jenen der Sporophyten. Sie basieren auf Faktoren wie der grossen Abhängigkeit von Feuchtigkeit (Kappen, 1965) wie dem Mangel von geeigneten Verankerungsmöglichkeiten in belebtem Boden, weshalb eine feste, sichere Unterlage wichtig ist; hier genügt die Befestigung durch Rhizoiden vollauf. Ein weiterer Faktor stellt die Grösse und die Verletzlichkeit der Prothallien dar, die leicht durch Bodenbewegungen zugedeckt werden können.

3.2.5.3. Zur Ökologie der Sporophyten

Damit Sporophyten entstehen, müssen die Bedingungen für die Befruchtung erfüllt sein. Wie schon lange bekannt ist, benötigen die Farne zur Befruchtung Wasser. Die Versuche mit Prothallienkulturen bestätigen diese Tatsache deutlich; bei nicht benetzten Prothallien sexueller Arten entstehen keine Sporophyten (Kap. 3.2.4.2.). Bei Selbstbefruchtung genügt ein einziges Prothallium, falls die Benetzung ermöglicht ist, um einen neuen Sporophyten zu bilden. Bei einigen homosporen Farnen kommen Letalfaktoren vor (Klekowski, 1971); bei Selbstbefruchtung wird in diesem Fall der Wirkungsgrad verkleinert, normale Sporophyten zu bilden. Selbststerilität dagegen konnte bis jetzt bei Farnen nicht nachgewiesen werden. Es darf angenommen werden, dass die Kreuzbefruchtung genetisch gesehen Vorteile bietet. Für die Kreuzbefruchtung müssen mehrere Vorkeime der gleichen Art nahe beieinander entstehen. In den Untersuchungsgebieten konnte dies häufig beobachtet werden. An den meisten Fundorten traten die Vorkeime in Mehrzahl auf, an altem Holz konnten auf kleinen Flächen bis über hundert Prothallien gezählt werden, die Dichte auf Holz betrug bis 40 Individuen auf einen Quadratzentimeter.

Vergleicht man die Häufigkeit der Gametophyten mit jener der Sporophyten, so ist eine grosse Abnahme der Individuenzahl zu sehen. Vergleicht man die Standorte der Gametophyten mit jenen der jungen und reifen Sporophyten, so ist folgende Beobachtung zu machen. Sind die Gametophyten noch weitaus am häufigsten auf altem Holz zu finden, so verändert sich die Häufigkeit bei den Sporophyten zugunsten des Waldbodens. Die Sporophyten zeigen besondere, sich von den Gametophyten unterscheidende Anpassungen. Diese bewirken eine weitere Einschränkung. Nicht alle Standorte, auf welchen die Prothallien gedeihen und kleine Sporophyten entstehen können, sind für das Weiterwachsen der Sporophyten geeignet. Junge Sporophyten, die auf dem Boden entstehen, scheinen im Vorteil zu sein. Ein junger Sporophyt auf Holz oder an einem Baumstrunk befindet sich dagegen in einer zur Weiterentwicklung ungünstigeren Lage, er muss den Kontakt zum Boden durch die Wurzeln herstellen können. Bei Sporophyten, die nahe am Boden entstanden sind, ist es möglich, dass die Wurzeln in den Boden gelangen können und der Sporophyt sich von der ursprünglichen Lage lösen kann.

Die Rhizome befinden sich in Nischen zwischen Steinen oder Felsen oder in geschützten Senken, an Orten, die genügend Feuchtigkeit besitzen; sie boten ja günstige Verhältnisse für das Gedeihen der Gametophyten. Die besonderen An-

passungen der Sporophyten gewähren der Pflanze nicht so sehr die Möglichkeit, weit weg vom Gametophyten zu wachsen, als vielmehr sich über ihm zu entfalten, also weitaus grösser zu werden, Austrocknung besser zu ertragen, das Licht besser ausnutzen zu können. Der Gametophyt stellt also eine der wichtigsten Begrenzungen für den Sporophyten dar. Wie die Abnahme der Häufigkeit mit zunehmendem Alter der Sporophyten zeigt, spielen auch bei der Entwicklung der Sporophyten weitere begrenzende Faktoren eine Rolle, auf welche in dieser Arbeit nicht näher eingegangen wurde. Schäden an ausgewachsenen Sporophyten sind nicht häufig zu beobachten. Im Frühjahr 1972 erwiesen sich Spätfröste als ein Faktor, der die Wedel in ihrer Entwicklung wesentlich zu beeinträchtigen imstande war. Über die Frostempfindlichkeit äussert sich Kappen (1964). Die Wedel im Frühjahr sind nach seinen Angaben am meisten frostempfindlich. Bei den geschädigten Pflanzen wuchsen im Laufe des Frühlings neue unversehrte Blätter nach. Der Einfluss durch tierische Schädlinge ist sehr gering.

Der Pilz *Herpobasidium filicinum* konnte nur ein einziges Mal im Freien auf *D. filix-mas* gesehen werden (Melchtal). Die befallene Farnpflanze stand inmitten von gesunden Farnen, es konnten keine weiteren Pflanzen mit Pilzen in diesem Gebiet beobachtet werden. Im Botanischen Garten dagegen sind recht viele Pflanzen von *D. filix-mas* vom Pilz befallen. Die Wedel gehen durch den Pilz nicht zugrunde, die Fiederchen sind leicht geschädigt, sie zeigen charakteristische Flecken. Die Sporenaussaat scheint aber, wie aus dem Botanischen Garten zu sehen war, nicht wesentlich beeinträchtigt zu sein.

3.2.5.4. Zur Ökologie der D. filix-mas-Gruppe

Die Unterschiede in der Sporenkeimfähigkeit zwischen *D. filix-mas* und *D. pseudomas* (2n = 82, 2n = 123) einerseits und *D. x tavelii* andererseits sind gross. Die geringe Sporenkeimfähigkeit von *D. x tavelii* ist auf den Bastardcharakter der Pflanzen zurückzuführen (Schneller, 1975). Für die Verbreitung der Pflanze durch Sporen stellt sie einen wesentlichen einschränkenden Faktor dar. Die statistische Auswertung zeigt beim Untersuchungsmaterial, dass frische Sporen von *D. filix-mas* und *D. pseudomas* (2n = 123) sich in ihrer Keimfähigkeit signifikant von älteren unterscheiden. Die Streuung der Keimrate ist bei frischen Sporen wesentlich grösser; die Keimfähigkeit ist geringer als bei älteren Sporen. Es kommt bei diesen Farnen zwar keine eigentliche Sporenruhe vor, nach der Sporenaussaat scheint aber noch ein Reifungsprozess stattzufinden und erst nach einiger Zeit wird die volle Keimfähigkeit erreicht. Die frischen Sporen von *D. filix-mas* und jene von *D. pseudo-mas* (2n = 123) unterscheiden sich bei diesen Versuchen in der Keimfähigkeit nicht signifikant, bei beiden Gruppen ist die Streuung gross. Bei den halbjährigen und älteren Sporen dagegen sind die Unterschiede zwischen *D. filix-mas* und *D. pseudo-mas* (2n = 82 und 2n = 123) signifikant. Die Resultate stimmen mit den Untersuchungen der Sporogenese überein, es sind mehr sterile Sporen bei *D. pseudo-mas* (2n = 82, 2n = 123) zu erwarten, als bei *D. filix-mas.* Dass in den Versuchen die Keimfähigkeit bei *D. pseudomas* (2n = 82) höher liegt als jene von *D. pseudo-mas* (2n = 123), stimmt ebenfalls mit der Sporogenese überein. Der Unterschied ist aber statistisch nicht signifikant.

Die Keimfähigkeit der apogamen Rassen von *D. pseudo-mas* ist überraschend hoch. Der kleine Unterschied zu *D. filix-mas* dürfte an der geringeren Häufigkeit von *D. pseudo-mas* kaum einen grossen Anteil haben. Die diploide *D. pseudo-mas* ist noch seltener zu finden als die triploide, was von der Sporenfertilität her nicht zu erklären ist.

Die Kälteresistenz ist bei allen Sporen der untersuchten Pflanzen hoch. Verschieden lange Zeit im Tiefkühlschrank gehaltene Sporen behalten ihre Keimfähigkeit bei. Man darf annehmen, dass Winterfröste keinen bedeutenden Einfluss auf die Sporen ausüben können. Bestätigung dafür brachten Versuche mit im Freien überwinterten Sporen von *D. pseudo-mas* (2n = 123).

Ein auffallender Unterschied zwischen *D. filix-mas* und *D. pseudo-mas* (und *D. x tavelii*) ist hier erwähnenswert. Es betrifft dies die Sporenzahl pro Sporangium, bei sexuellen Arten entstehen 64, bei apogamen im Normalfall 32 (Schneller, 1975). Wie aus der Tab. 18, Kap. 3.2.4.4. hervorgeht, bilden die Pflanzen aus *D. pseudo-mas* nicht mehr fertile Wedel pro Pflanze aus als *D. filix-mas.* Treten ungefähr gleichviele Sori auf, so heisst das, dass bei Apomikten die produzierte Sporenmenge pro Pflanze nur etwa halb so gross ist wie bei Sexuellen. Die Reduktion der Sporenzahl pro Sporangium ist eine Einschränkung, die mit der Apomixis verknüpft ist. Sie verringert sicher die Erfolgschance für die Entstehung eines neuen Sporophyten. Die Agarkulturen mit Prothallien dagegen machen einen wesentlichen Vorteil von *D. pseudo-mas* gegenüber *D. filix-mas* deutlich, der ebenfalls mit der Apomixis verknüpft ist. Die Prothallien von *D. pseudo-mas* sind fähig, ohne Benetzung Sporophyten zu bilden. Die Sporophyten entstehen verglichen mit *D. filix-mas* wesentlich rascher, was die Terrinekulturen bestätigten, wo die Befruchtung für *D. filix-mas* ermöglicht wurde (Kap. 3.2.4.2.). Die Vorteile der Sporophytenbildung bei Apomikten machen sich nach Whittier (1970a) in der Verbreitung mancher Arten und in der Fähigkeit, an trockeneren Orten zu bestehen, bemerkbar. Übereinstimmend mit Whittier konnten bei *D. pseudo-mas* (bei beiden Rassen) 60–70% sporophytenbildende Vorkeime beobachtet werden. Bei *D. x tavelii* waren es dagegen nur 10–20%. Zur grösseren Einschränkung der Sporenfertilität und zu der vielfach gestörten Morphogenese der Vorkeime kommt bei der letzteren noch die beschränkte Möglichkeit der Sporophytenbildung hinzu. Die Verbreitung der Pflanzen wird um einen weiteren wesentlichen Faktor erschwert.

Versuche, bei welchen Gametophyten von *D. pseudo-mas* und *D. filix-mas* kältebehandelt wurden, deuten darauf hin, dass *D. pseudo-mas*-Vorkeime empfindlicher auf Frost reagieren. Dazu sind aber noch weitere Versuche nötig, wobei die Kälteempfindlichkeit über ein Jahr zu untersuchen wäre. Bemerkenswert ist der Einfluss der Spätfröste auf *D. filix-mas* und *D. pseudo-mas.* Die 50 Stichproben zeigen, dass im Sommer, als die Pflanzen sich erholt hatten, *D. filix-mas* weniger Schäden aufwies als *D. pseudo-mas,* d.h. ein kleinerer Prozentanteil der pro Pflanze entstehenden Wedel war geschädigt (Kap. 3.2.4.4.). Der Unterschied äussert sich vor allem in der Zahl unversehrter Wedel, während bei beiden der Prozentanteil der fertilen Blätter ungefähr gleich gross ist. *D. pseudo-mas* ist nach diesen Befunden frostempfindlicher, d.h. gegenüber *D. filix-mas* im Nachteil.

Hauptsächlich finden sich die Vertreter der *D. filix-mas*-Gruppe an nördlich, nordwestlich und nordöstlich exponierten, bewaldeten Standorten, die nährstoffreiche Böden enthalten, und die sich durch Feuchtigkeit und Schatten auszeichnen.

Die Austrocknungsgefahr ist an solchen Orten geringer; die Begrenzung auf diese Standorte ist wohl vor allem auf die Ansprüche der Prothallien zurückzuführen (Kap. 3.2.5.2.), denn die Sporophyten sind imstande, auch wesentlich andere klimatische Bedingungen zu ertragen (Kap. 3.2.4.7.). Die Verteilung der Arten in drei ausgewählten Gebieten erlaubt einige Aussagen über ihre Ansprüche. *D. austriaca* und *Athyrium filix-femina* wurden in den Aufnahmen mitberücksichtigt. Sie treten zusammen mit *D. filix-mas* und *D. pseudo-mas* auf. *A. filix-femina* ist der häufigste einheimische Waldfarn; er ist nach Wilmanns (1968) gesellschaftsvag. Die gute Anpassungsfähigkeit äussert sich in der Verbreitung, die in den Gebieten eine wesentlich grössere Spannweite umfasst als jene der *D. filix-mas*-Gruppe (Kap. 3.2.4.6., Abb. 25–27). Auch bei *D. austriaca* ist eine weitere Spannweite zu beobachten. Für *D. austriaca* und *A. filix-femina* scheint die Bindung an schattige, bodenfeuchte Unterlagen weniger stark zu sein.

Vergleicht man innerhalb der *D. filix-mas*-Gruppe, so stellt man fest: *D. pseudo-mas* kommt immer zusammen mit *D. filix-mas* vor, die relative Häufigkeit ist kleiner als jene von *D. filix-mas.* An besonderen, relativ eng begrenzten Standorten kann *D. pseudo-mas* dagegen wesentlich häufiger sein (Kap. 3.2.4.6., Abb. 27). Vorerst wird auf die Besiedelung der einzelnen Gebiete eingegangen. In Horgen kommt *D. pseudo-mas* annähernd so häufig vor wie *D. filix-mas.* Die Dichtigkeiten beider Arten sind verglichen mit anderen Gebieten nicht gross. Die Verteilung über den nordost-exponierten Hang erlaubt keine Aussagen über grosse Unterschiede in den Ansprüchen. Auch die obere Grenze beider Populationen findet sich auf gleicher Höhe (*D. austriaca* und *A. filix-femina* gehen über diese hinaus). Im Gebiet Eschenberg ist *D. filix-mas* wesentlich häufiger als *D. pseudo-mas.* Letztere zeichnet sich aus durch die durchwegs engere Bindung an die wasserführenden oder sehr feuchten Gräben; die Verbreitung von *D. filix-mas* ist nicht so eng begrenzt. Eine interessante Verteilung der Arten lieferte das Gebiet Rossberg (Abb. 27). Die enge Bindung von *D. pseudo-mas* an den Schuttfächer, auf welchem die Art auch die weitaus grösste Dichtigkeit (aller Untersuchungen) erreichte, ist auffallend. Auch hier besitzt aber *D. filix-mas* eine grössere Spannweite.

Zwischen *D. filix-mas* und *D. pseudo-mas* bestehen keine scharfen Abgrenzungen, beide Arten durchmischen sich, sie sind sich nicht nur morphologisch sehr ähnlich sondern auch in ihrer Standortswahl. Dass aber besondere Anpassungen an ökologische Nischen vorhanden sind, konnte gezeigt werden. *D. pseudo-mas* bevorzugt im grösseren Verbreitungsgebiet von *D. filix-mas* besondere Standorte. An diesen kann sie eine wesentlich grössere Häufigkeit und Dichtigkeit erlangen und ist *D. filix-mas überlegen.*

Es scheint, dass für *D. pseudo-mas* die Feuchtigkeit und die Bindung an luft-feuchte Orte von Bedeutung ist, wie dies Wilmanns (1968) in der Beschreibung der Art erwähnt. Dazu steht auch das Resultat aus dem Gebiet Horgen (Abb. 25) nicht im Widerspruch. Es befindet sich in einer niederschlagreichen Zone, die annähernd gleiche Verbreitung liesse sich so erklären: Die Feuchtigkeit wirkt hier auf *D. pseudo-mas* nicht begrenzend. Auch Ansprüche an spezifische Boden-eigenschaften oder ans Mikroklima sind als Faktoren, welche die besondere Verbreitung von *D. pseudo-mas* bewirken, nicht auszuschliessen.

3.3. Zusammenfassung (3. Teil)

1. Es wurden Untersuchungen zur Produktion, Verbreitung, Lebensdauer und Keimfähigkeit der Sporen gemacht.

2. In der Bodenfauna kommen Kleintiere vor, die Sporen fressen. Den Hauptanteil am Verlust aber haben die Eigenschaften der Unterlage (physikalische Faktoren), z.B. die Bodenbeweglichkeit, die Austrocknung.

3. Das Vorkommen von Gametophyten, Keimlingen und fertilen Sporophyten in den Farnpopulationen wurde untersucht. Die Gametophyten besiedeln spezifische ökologische Nischen. Mit der Entwicklung des Sporophyten wechseln die ökologischen Ansprüche, was mit einer weiteren Reduktion der Individuenzahl verbunden ist.

4. In verschiedenen Gebieten wurde die Verteilung der vier häufigsten Farnarten (*Dryopteris filix-mas, D. pseudo-mas, D. austriaca* s.l., *Athyrium filix-femina*) untersucht. *D. pseudo-mas* befindet sich in den Probeflächen immer in Populationen von *D. filix-mas,* innerhalb dieser können aber ökologische Differenzierungen beobachtet werden. Vor allem bei der Neubesiedlung von Arealen besitzt die apomiktische *D. pseudo-mas* gegenüber der sexuellen *D. filix-mas* einige Vorteile.

Summary

1. Quantitative data on spore production, distribution and longevity are presented. Factors controlling the germination of the spores have been studied.

2. Several spore eating animals have been found but the most important factors preventing the germination of spores and the establishment of sporelings are physical (ie. drying, movements in the substrate etc.).

3. The distribution of gametophytes, sporelings and mature sporophytes was studied within fern populations. The gametophytes colonise specific ecological niches. With the development of the sporophyte the ecological demands change, which in turn leads to a further reduction in the number of individuals.

4. The dispersion of the four commonest fern species (*Dryopteris filix-mas, D. pseudo-mas, D. austriaca* s.l., *Athyrium filix-femina*) was described in a series of chosen habitats. *D. pseudo-mas* was always found in the presence of *D. filix-mas.* However, within these populations ecological differentiation is seen. In the establishment of new populations the apomictic species *D. pseudo-mas* has some advantages over the sexual *D. filix-mas.*

3.4. **Schlussdiskussion** (unter Einschluss der Arbeiten 1974, 1975)

Innerhalb der *D. filix-mas*-Gruppe kommen zwei verschiedene Fortpflanzungsmodi vor, sexuelle Fortpflanzung und Apomixis (Diplosporie und Apogamie). Dass Apomixis bei den Pteridophyten mehrfach auftritt, zeigen Manton (1950) und Döpp (1967). Auch bei den Blütenpflanzen ist Apomixis eine bei vielen Gattungen und manchen Familien auftretende Erscheinung. Bei vielen apomiktischen Blütenpflanzen können komplexe Systeme festgestellt werden; es treten variable, schwer zu gliedernde Sippen auf, und es werden fortlaufend neue Formen gebildet. Die apomitischen Vertreter der *D. filix-mas*-Gruppe sind verglichen damit sehr einheitlich ausgebildet: sie stellen zum grossen Teil fixierte Formen dar, die zwar sich selber propagieren können, aber in den hier untersuchten Gebieten keinen wesentlichen Beitrag zur Neubildung oder Neukombination leisten. Zu den spontan entstehenden Formen darf nur *D. x tavelii,* der Bastard zwischen der sexuellen *D. filix-mas* und der apomiktischen *D. pseudomas,* gerechnet werden. Nach den vorliegenden Untersuchungen ist es wesentlich wahrscheinlicher, dass der Bastard jeweils neu entsteht, als dass er sich selbst über Sporen verbreiten und vermehren kann. *D. x tavelii* ist wesentlich seltener als *D. pseudo-mas.* Sie scheint nur zusammen mit *D. filix-mas* und *D. pseudo-mas* vorzukommen. Die Sporenfertilität ist gering, die Chancen, dass neue Sporophyten wachsen, sind ebenfalls klein. Berücksichtigt man dazu die vielen Verluste, die im Laufe eines Generationswechsels auftreten können, so bestehen manche Gründe zur Kritik an Lawalrées (1960, 1961, 1962, 1963, 1968) und Reichlings (1953, 1963) Ansicht, *D. x tavelii* habe eine von *D. pseudo-mas* unabhängige Verbreitung.

Obwohl die Variabilität innerhalb der cytologischen Rassen von *D. pseudo-mas* gering ist, kann eine morphologische Variabilität nicht bestritten werden. Diese Variabilität kann kaum durch Umweltfaktoren allein bedingt sein. Es muss sich daher genetisch verschiedenes Material in einigen sich obligat apomiktisch fortpflanzenden Linien erhalten haben, oder aber, was weniger wahrscheinlich ist, es treten somatische oder chromosomale Änderungen auf. Es könnten auch aneuploide Rassen entstanden sein (oder spontan entstehen). Das konnte jedoch nicht bewiesen werden, weil die Chromosomenzahlen so hoch sind, dass nicht genau zu entscheiden ist, ob eines oder einige wenige Chromosomen fehlen oder überzählig sind. Von den gestörten meiotischen Vorgängen her gesehen, wäre die Möglichkeit zur Bildung von Aneuploiden gegeben.

Auch *D. x tavelii* ist morphologisch variabel. Dies ist gut erklärlich, wenn man annimmt, dass sie spontan aus *D. pseudo-mas* und *D. filix-mas* entsteht; letztere ist sexuell und weist eine breite Variabilität auf.

Wie lassen sich die auffallenden Gegensätze zwischen wenig variablen Apomikten, wie sie hier die *D. pseudo-mas*-Vertreter zeigen, mit der riesigen Mannigfaltigkeit vieler apomiktischer und partiell apomiktischer Blütenpflanzen (wie Hieracium oder die Rubus fruticosus-Gruppe) erklären? Es ist möglich, dass die heutigen *D. pseudo-mas*-Vertreter einen Rest einer früher stärker variablen apomiktischen oder partiell apomiktischen Gruppe darstellen. *D. pseudo-mas* befände sich also verglichen mit den sehr polymorphen apomiktischen Blütenpflanzen in einem späteren Evolutionsstadium. Es können bei *D. pseudo-mas,* welche obligat apomik-

tisch ist, nur bestehende phänogenetische Kombinationen für die Verbreitung und Erhaltung der Art sorgen, es kommen aber keine adaptiv veränderte Formen durch Kreuzung neu dazu. Die Eltern von *D. pseudo-mas* sind unbekannt. Es ist auszuschliessen, dass sie in den hier untersuchten Gebieten vorkommen. Entweder befindet sich *D. pseudo-mas* jetzt da, wo früher die Eltern vorhanden waren, oder aber sie hat sich unabhängig von den Eltern über weite Strecken als erfolgreiche apomiktische Art verbreitet. Das grosse Verbreitungsgebiet, das in Europa noch kaum vollständig bekannt sein dürfte, steht ebenfalls im Gegensatz zu vielen apomiktischen Blütenpflanzen; die Verbreitung dieser ist begrenzter. Die Elternformen sind bei den letzteren im Verbreitungsgebiet vielfach vorhanden.

Abgesehen von der Möglichkeit chromosomaler Mutationen kann sich *D. pseudo-mas* genetisch gesehen nicht verändern. Dies dürfte ein Grund sein, weshalb sie in den Untersuchungsgebieten eine gegenüber *D. filix-mas* begrenzte Standortswahl aufweist. *D. filix-mas* ist durch die Sexualität die Möglichkeit zur Neukombination von genetischem Material gegeben, was sich für die Anpassung als günstig erweist. Die für *D. pseudo-mas* geeigneten Standorte sind von *D. filix-mas* Populationen umschlossen. In begrenzten Gebieten dagegen kann *D. pseudo-mas* häufiger als *D. filix-mas* sein. Welche ökologische Faktoren die Begrenzung von *D. pseudo-mas* bewirken, ist dagegen nicht leicht zu beurteilen. Nach diesen Untersuchungen scheint die Frostempfindlichkeit eine Rolle zu spielen.

Die Vertreter der *D. filix-mas*-Gruppe unterliegen wie viele Farne verschiedenen Faktoren, die sehr einschränkend auf die Sporophyt-Bildung wirken. Für die Prothallien-Entwicklung sind gewisse Kleinstandorte wie verrottendes Holz, Baumstrünke und geschützte Stellen besonders vorteilhaft. Von den vielen Sporen gehen die allermeisten zugrunde, obwohl sie über längere Zeit – auch über den Winter hinaus – keimfähig bleiben. Die Sporen können auch als Nahrung für Bodentiere dienen. Der effektive Verlust durch Tierfrass ist aber schwierig zu beurteilen. Sicher ist er aber wesentlich geringer als der Verlust durch Bodenfaktoren. Auch beim Schritt vom Gametophyten zum Sporophyten, der, wie gezeigt werden konnte, auch bis zu einem gewissen Grade einen Schritt von einer ökologischen Nische in eine etwas anders gestaltete darstellt, sind viele Verluste zu verzeichnen. Ein Faktor scheint *D. pseudo-mas* gegenüber *D. filix-mas* auszuzeichnen. Es ist dies die von Benetzung unabhängige Möglichkeit zur Sporophytenentwicklung. Diesem Vorteil müssen aber andere Nachteile entgegenwirken. Möglicherweise spielt auch in der Gametophytphase die Frostempfindlichkeit als beschränkender Faktor eine Rolle. Für die Bevorzugung milder Winter scheint ebenfalls die atlantisch mediterrane Verbreitung zu sprechen. Eine besondere Bedeutung kann die Apogamie möglicherweise bei der Neubesiedelung von Standorten haben. Herrschen in Populationen von *D. filix-mas* die gleichen Verhältnisse, wie sie Klekowski (1973) bei *Osmunda regalis* gefunden hat, so weist eine gut entwickelte Population vor allem Kreuzbefruchtung auf (intergametophytic mating). Bei der Neubesiedelung dagegen kommt vor allem Selbstbefruchtung vor (intragametophytic mating), *D. filix-mas* könnte durch Letal-Faktoren benachteiligt sein, die sich bei der Selbstbefruchtung auswirken. Die Vorkeime sind, um neue Sporophyten zu bilden, auf Benetzung und auf andere Vorkeime bis zu einem gewissen Grade angewiesen. Bei *D. pseudo-mas* dagegen kann ein einziges Prothallium einen Sporophyten

(apogam) bilden. Dieser Vorteil könnte z.B. bei der Besiedelung des kleinen Schuttfächers (Abb. 27) eine Rolle gespielt haben. Hier steht *D. pseudo-mas* sehr dicht und ist viel häufiger als *D. filix-mas*. In den untersuchten Farnpopulationen ist *D. pseudo-mas* seltener als *D. filix-mas*. Dies dürfte auf die beschränktere Anpassungsfähigkeit und auf die stärkere Konkurrenz der sexuellen Arten zurückzuführen sein. Bei der Neubesiedelung dagegen scheint sich für apogame Arten wie *D. pseudo-mas* ein gewisser Vorteil zu bieten. Die weite und erfolgreiche Verbreitung einer apomiktischen Gruppe unabhängig von den Eltern fände somit eine Erklärung.

Literatur

Brauns A. 1970. Taschenbuch der Waldinsekten, Bd. 1,2. G. Fischer Verlag, Stuttgart.

Conover W.J. 1971. Practical nonparametric statistics. J. Wiley, New York.

Conway E. 1949. The autecology of the bracken (Pteridium aquilinum (L.) Kuhn): Germination of the spore and the development of the prothallus and the young sporophyte. Proc. Roy. Soc. Edinb. 63, 325–343.

– 1953. Sore and sporeling survival in bracken (Pteridium aquilinum (L.) Kuhn). Journ. Ecol. 41, 289–294.

Diels L. 1914. Einige Bemerkungen zur Ökologie des Asplenium Seelosii Leyb. Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenbg. 56, 178–183.

Docters van Leeuwen W. 1929. Kurze Mitteilung über Ameisen-Epiphyten aus Java. Ber. dtsch. Bot. Ges. 47, 90–99.

Döpp W. 1927. Untersuchungen über die Entwicklung von Prothallien einheimischer Polypodiaceen. Pflanzenforschung 8, G. Fischer, Jena.

– 1967. Apomixis bei Archegoniaten. In Handbuch Pfl. physiol. 18, 531–550.

Durham O.C. 1945. The volumetric incidence of atmospheric allergens. III. Rate of fall of pollen grains in still air. Journ. Allergy 16, 70–78.

Dyakowska J. 1936. Researches on the rapidity of the falling down of pollen of some trees. Bull. int. Acad. Pol. Sci. Lett. Ser. B. 3, 155–168.

Erdtmann G. 1954. An introduction to pollen analysis. Chronica botanica, Waltham, Mass. USA.

Ernst A. 1934. Das biologische Krakatauproblem. Vierteljahresschr. Naturf. Ges. Zürich 79, Beiblatt 22.

Faegri K. und Iversen J. 1964. Textbook of pollen analysis. Munksgaard, Denmark.

– und van der Pijl L. 1971. Principles of pollination ecology. Pergamon Press, second revised edition, Ixford.

Farrar D.R. 1967. Gametophytes of four tropical fern genera reproducing independently of their sporophytes in the Southern Appalachians. Science N.S. 155, 1266–1267.

Fischer H. 1911. Wasserkulturen von Farnprothallien mit Bemerkungen über die Bedingungen der Sporenkeimung. Beih. Bot. Centralbl. 27, 54–59.

Gams H. 1938. Ökologie der extratropischen Pteridophyten. In Manual of Pteridology, ed. Fr. Verdoorn, the Hague Martinus Nijhoff, 383–419.

Gaultier de Claubry M. 1855. Corps organisés, germes sporules flottant dans l'atmosphère. Comptes rendus Acad. Sci. Paris 41, 645.

Gisin H. 1943. Ökologie und Lebensgemeinschaften der Collembolen im schweizerischen Exkursionsgebiet Basels. Diss. Genf.

– 1960. Collembolenfauna Europas. Museum d'histoire naturelle, Genf.

Goebel K. 1889. Über die Jugendzustände der Pflanzen. Flora 72, 1–45.
– 1930. Organographie der Pflanzen. 2. Teil, 3. Aufl. G. Fischer, Jena.
Gregory P.H. 1945. The dispersion of air-borne spores. Trans. Brit. Mycol. Soc. 28, 26–72.
Harris W.F. 1955. A manual of the spores of New Zealand Pteridophyta. Wellington, New Zealand.
Holttum R.E. 1938. The ecology of tropical Pteridophytes. In Manual of Pteridology, ed. Fr. Verdoorn, the Hague Martinus Nijhoff, 420–450.
Kappen L. 1964. Untersuchungen über den Jahreslauf der Frost-, Hitze- und Austrocknungsresistenz von Sporophyten einheimischer Polypodiaceen (Filicinae). Flora Abt. A 155, 123–166.
– 1965. Untersuchungen über die Widerstandsfähigkeit der Gametophyten einheimischer Polypodiaceen gegenüber Frost, Hitze und Trockenheit. Flora Abt. A 156, 101–115.
– 1966. Der Einfluss des Wassergehaltes auf die Widerstandsfähigkeit von Pflanzen gegenüber hohen und tiefen Temperaturen, untersucht an Blättern einiger Farne und von Ramonda myconi. Flora Abt. B 156, 427–445.
Klekowski E.J. 1971. Ferns and genetics. Bio Science 21, 317–322.
– 1973. Genetic load in Osmunda regalis populations. Amer. Journ. Bot. 60, 146–154.
Lagerberg T. 1908. Morphologische-biologische Bemerkungen über die Gametophyten einiger schwedischer Farne. Svensk Botanisk Tidskr. 2, 229–275.
Lawalré A. 1960. Dryopteris x tavelii dans la vallée de l'Amblève. Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique 92, 272.
– 1961. Dryopteris x tavelii in the valley of Chamonix, France. Amer. Fern Journ. 51, 180–185.
– 1962. Quelques ptéridophytes du Zillertal supérieur (Autriche). Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique 94, 279–283.
– 1963. Les données acquises sur la distribution en Belgique de Dryopteris x tavelii Rothm. Bull. Jard. Bot. de l'Etat Bruxelles 33, 503–510.
– 1968. Une étrange station de Dryopteris x tavelii Rothm. à Lisens (Tyrol Autrichien). Collect. Bot. 7, 621–624.
Lundegårdh H. 1954. Klima und Boden in ihrer Wirkung auf das Pflanzenleben. G. Fischer, Jena.
Manton I. 1950. Problems of cytology and evolution in the Pteridophyta. At the University Press, Cambridge.
Miller J.H. 1968. Fern gametophytes as experimental material. Botanical Review 34, 361–440.
Mohr H. 1956. Die Beeinflussung der Keimung von Farnsporen durch Licht und andere Faktoren. Planta 46, 534–551.
– und Ohlenroth K. 1962. Photosynthese und Photomorphogenese bei Farnvorkeimen von Dryopteris filix-mas. Planta 57, 656–664.
Mussack A. 1933. Untersuchungen über Cystopteris fragilis. Beih. Bot. Centralbl. 51, 204–254.
Pasteur M.L. 1860. Expériences relatives aux générations dites spontanées. Comptes rendus Acad. Sci. Paris 50, 303–307.
– 1862. Mémoire sur les corpuscules organisés, qui existent dans l'atmosphère. Ann. Chimie et Physique III 64, 5–110.
Pettersson B. 1930. Ferns and flowering plants on erratic blocks with special reference to their modes of dispersal. Memor. Soc. Fauna Flora Fennica 6, 25–47.
– 1940. Experimentelle Untersuchungen über die euanemochore Verbreitung der Sporenpflanzen. Acta Bot. Fenn. 25, 1–103.
Pfanzagl. J. 1968. Allgemeine Methodenlehre der Statistik I und II. Sammlung Göschen, Berlin.
Philippi E. 1960. Über den Blütenstaub in der Luft von Frankfurt am Main. Diss. Frankfurt am Main.
Phillips R.W. 1919. Note on the duration of the prothallia of Lastrea filix-mas Presl. Ann. Bot. 33, 265–266.
Pickett F.L. 1914. Ecological adaptions of certain fern-prothallia Amer. Journ. Bot. 1, 477–498.
Pohl F. 1937. Die Pollenerzeugung der Windblütler. Beih. Bot. Centralbl. 56, 365–470.
Reichling L. 1953. Dryopteris paleacea (Sw.) Handel-Mazzetti et Dryopteris x tavelii Rothmaler au Grand-Duché de Luxembourg et en Belgique. Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique 86, 39–57.
– 1963. Deux fougères méconnues de la flore Portugaise: Dryopteris abbreviata (DC.) Newman et Dryopteris tavelii Rothm. Bot. Soc. Brot. 37, 35–43.

Schneller J.J. 1974. Untersuchungen an einheimischen Farnen, insbesondere der Dryopteris filix-mas-Gruppe. I. Systematische Untersuchungen. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 84, 195–217.
– 1975. II. Cytologische Untersuchungen. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 85, 1–17.
Sorauer P. 1928. Die pflanzlichen Parasiten. Handb. der Pflanzenkrankheiten 2, 5. Aufl. Parey Verlag, Berlin.
– 1932. Die pflanzlichen Parasiten. Handb. der Pflanzenkrankheiten 3, 5. Aufl. Parey Verlag, Berlin.
– 1962. Basidiomycetes. Handb. der Pflanzenkrankheiten 3, 6. Aufl. 4. Lief. Parey Verlag, Berlin und Hamburg.
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.
Weber Erna. 1967. Grundriss der biologischen Statistik. G. Fischer, Jena.
Whitehead D.R. 1969. Wind pollination in the Angiosperms: Evolutionary and environmental considerations. Evolution 23, 28–35.
Whittier D.P. 1970. The rate of gametophyte maturation in sexual and apogamous species of ferns. Phytomorph. 20: 30–35.
Wilmanns O. und Rasbach K. und H. 1968. Die Farnpflanzen Zentraleuropas. Quelle und Meyer, Heidelberg.

Dr. Johann Jakob Schneller
Institut für systematische Botanik
und Botanischer Garten der Universität Zürich
Pelikanstrasse 40
8039 Zürich

Anhang

Pflanzenliste (Belegspflanzen im Herbar des Botanischen Gartens)

Gebiet	Pflanze	Nr.
Horgen	D.filix-mas	F11 – F13
	D.pseudo-mas	8–16, 69, 90–97
	D.x tavelii	101
Albispass	D.filix-mas	F3, F18, F19
	D.pseudo-mas	24–37, 85–89
Winterthur / Eschenberg	D.filix-mas	F20, F21, F25, F39, F40, F42
	D.pseudo-mas	38–41, 52–58, 77–81
Winterthur / Rossberg	D.filix-mas	F2, F32 – F38, F44
	D.pseudo-mas	6, 103, 104
	D.x tavelii	7, 72
Tamins	D.filix-mas	F22, F23, F30, F31, F43
	D.pseudo-mas	42–49, 98
	D.x tavelii	50
Tamins / Kunkels	D.filix-mas	F27 – F29
	D.pseudo-mas	59, 60, 62, 65–68, 100
	D.x tavelii	61, 63, 64, 99
Steinmaur	D.filix-mas	F1, F14 – F17, F41
	D.pseudo-mas	1, 2, 4, 5, 17–23, 82–84
Wald	D.pseudo-mas	108
Norditalien / Umgebung Genua	D.filix-mas	DfM1, DfM2
	D.pseudo-mas	DpM1 – DpM3, DpB1, DpB2, DpG1, DpG2