

Zeitschrift: Farnblätter : Organ der Schweizerischen Vereinigung der Farnfreunde

Herausgeber: Schweizerische Vereinigung der Farnfreunde

Band: - (1990)

Heft: 22

Artikel: Aspekte zur sexuellen und vegetativen Vermehrung des Sumpffarns
Thelypteris palustris Schott

Autor: Marti, Katharina

DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-1002144>

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: 09.02.2026

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

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

Katharina Marti

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

Einleitung

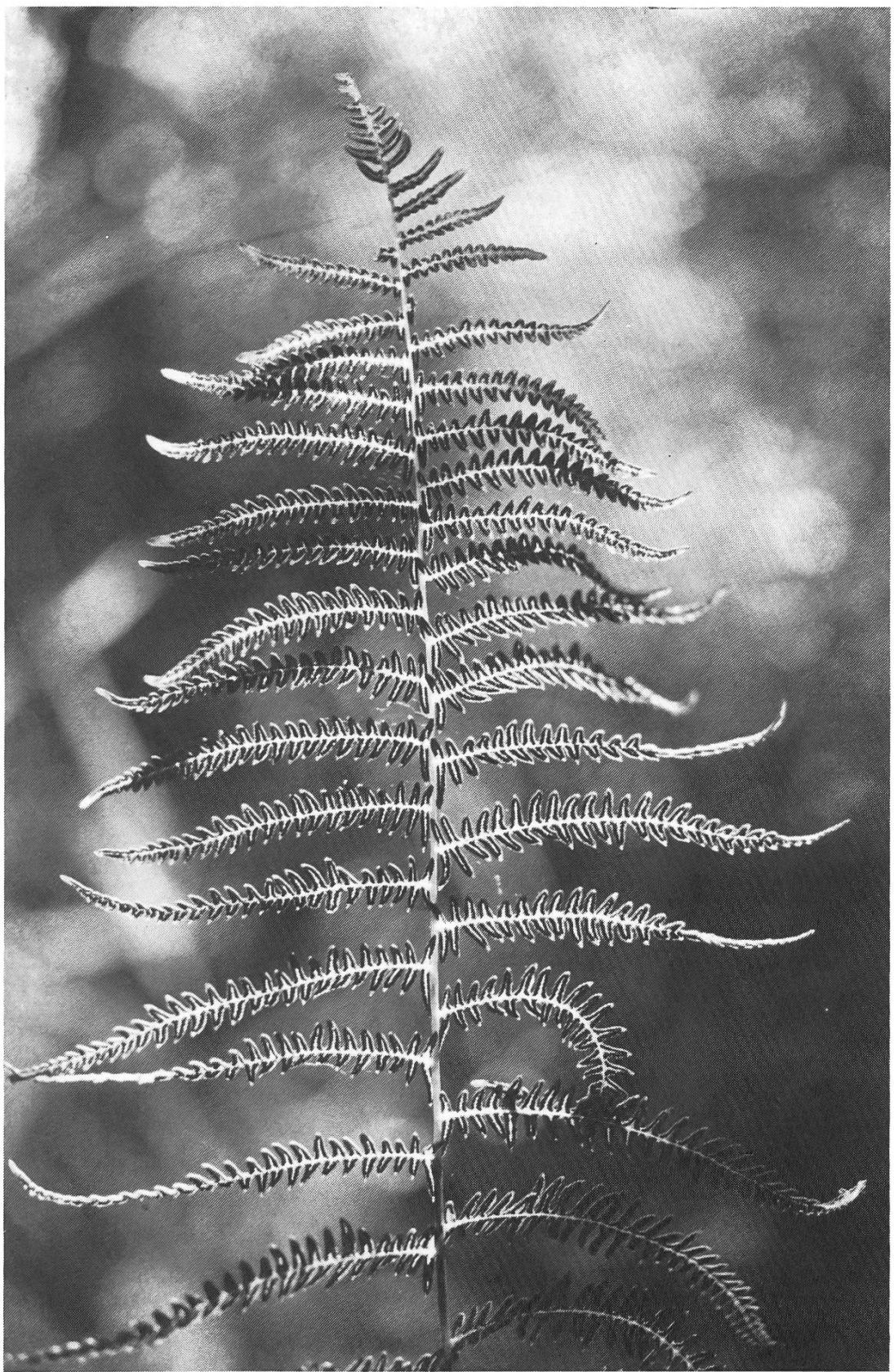
Ich möchte in diesem Beitrag einige Aspekte meiner Diplomarbeit (MARTI, 1988) zur sexuellen und vegetativen Vermehrung des Sumpffarnes (*Thelypteris palustris* SCHOTT) vorstellen. Der Sumpffarn ist, wie sein Name schon sagt, ein Farn der Feuchtgebiete. Er bevorzugt wasserdurchtränkte Torfböden und ist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

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

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

Abb. 1:

Unterseite eines sporeentragenden Blattes.
(Photo von Richard Bolli)

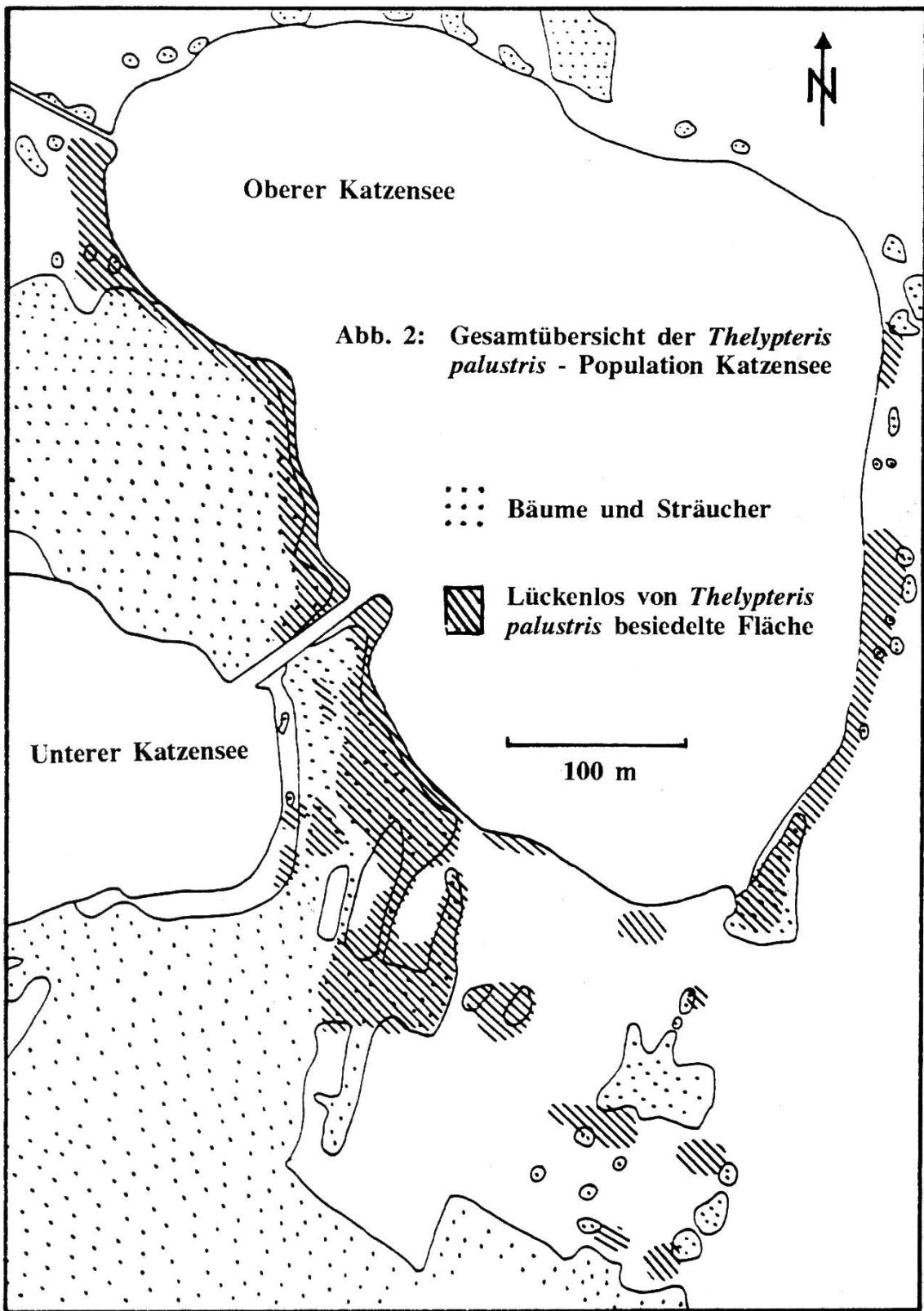


Der Sporophyt

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

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

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



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

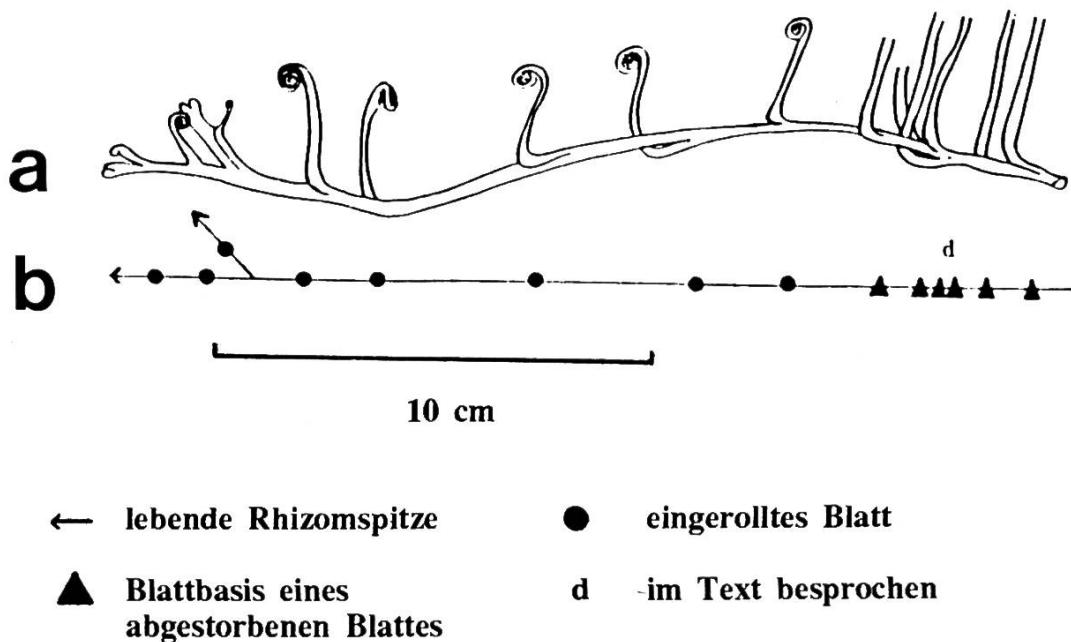


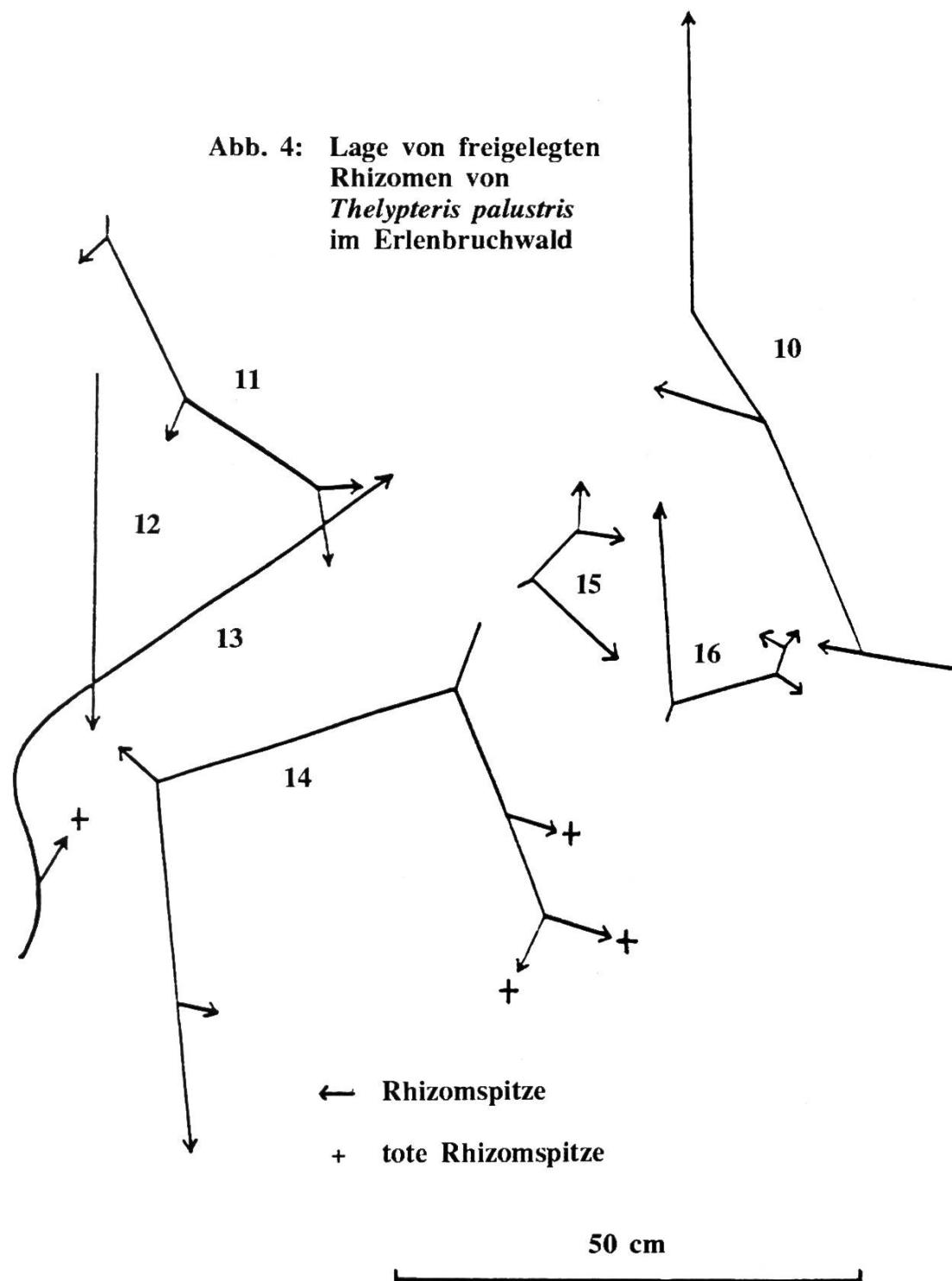
Abb. 3:

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

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

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

Abb. 4: Lage von freigelegten Rhizomen von *Thelypteris palustris* im Erlenbruchwald



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

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

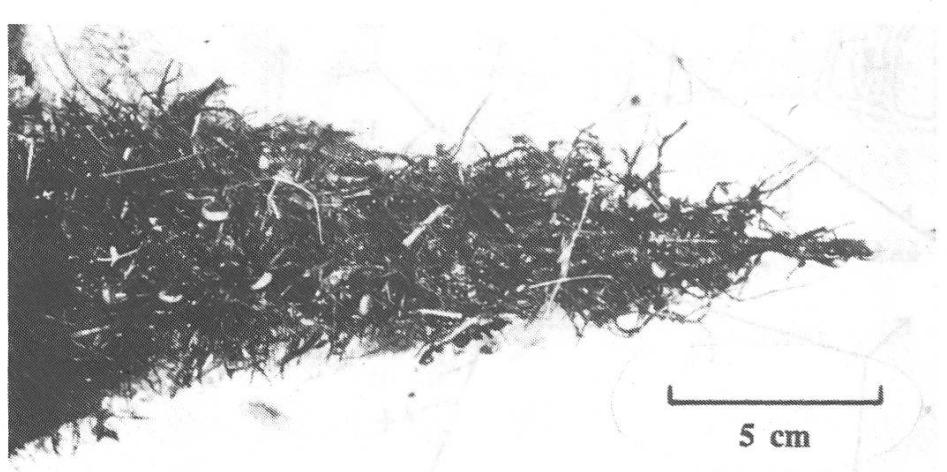


Abb. 5:

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

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

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

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

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

Ökologie der Sporen, Prothallien und jungen Sporophyten

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

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

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

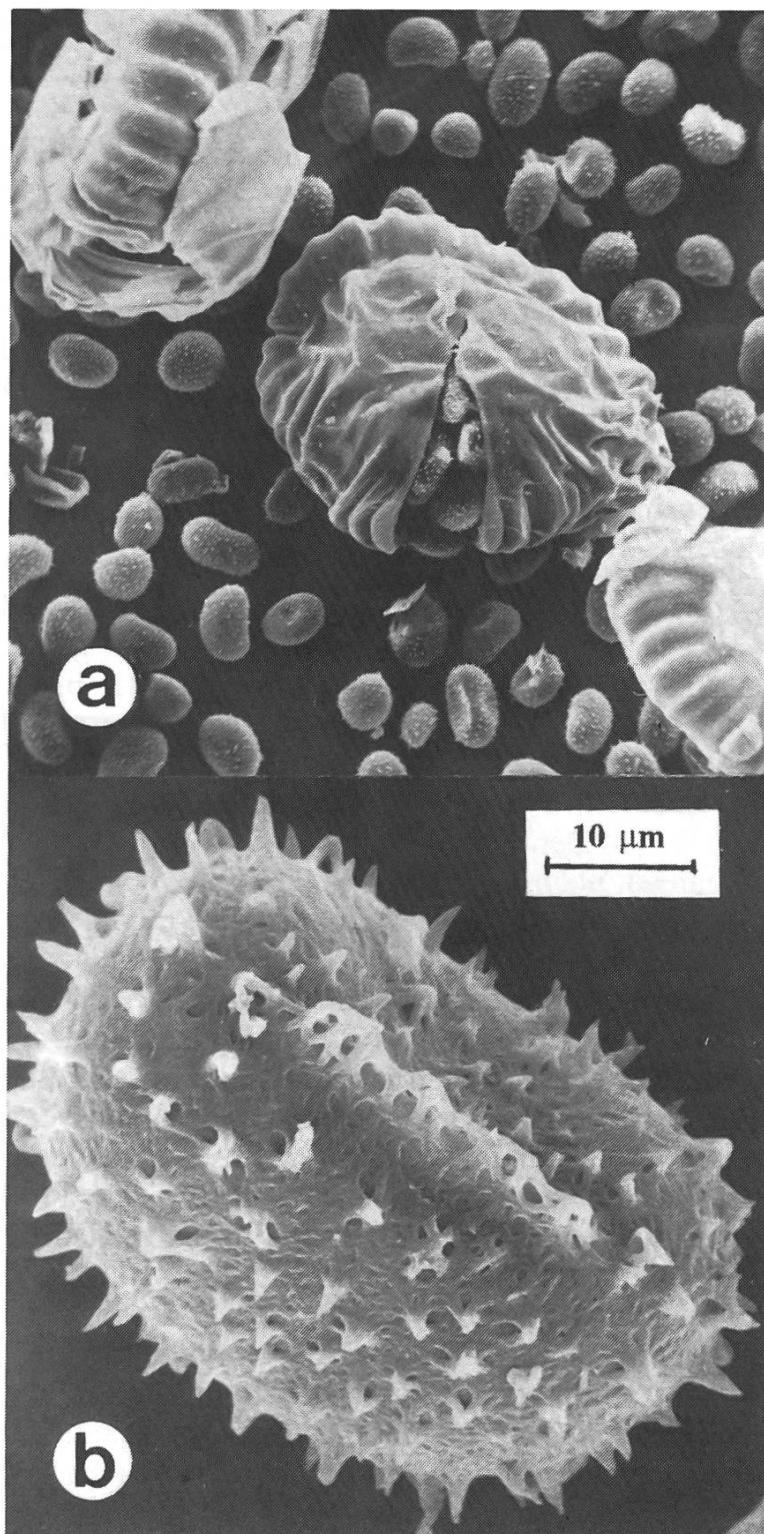


Abb. 6:

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

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

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

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

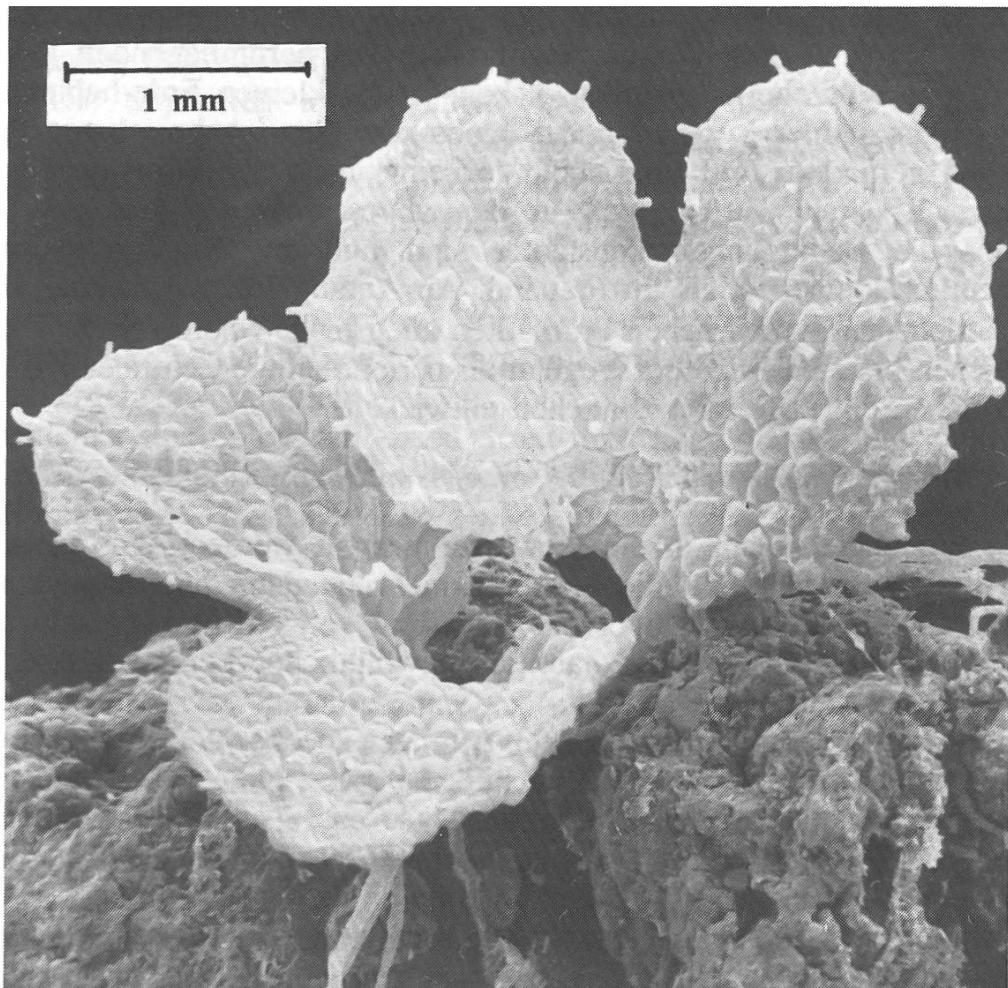


Abb. 7:

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

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

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

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

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

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

Diskussion

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Ich danke Alex Zuppiger für das Anfertigen der photographischen Abbildungen.

Literatur

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

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

Summary

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

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

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

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

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

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