
Tropische und subtropische Farnpflanzen arider Standorte

KLAUS MEHLTRETER

Abstract

Xerophytic ferns grow in constantly or periodically dry habitats of the tropics. Their centers of distribution are from the southwestern United States to central Mexico, Madagascar and southeastern Africa. They belong mainly to two subfamilies of Pteridaceae: Cheilantheoideae and Taenitioideae. Their ecological adaptations are diverse: reduction of the leaf surface, hairs, scales or exudates on the lower leaf surface, CAM, or fire resistance, and frequent apogamic reproduction. Especially some species of *Cheilanthes*, *Notholaena* and *Pityrogramma* are estimated as ornamentals because of their leaf architecture or the colored coat of flavonoids.

Resumen

Helechos xerofíticos crecen en hábitats secos o periódicamente secos de los trópicos. Sus centros de distribución se encuentran en el suroeste de los Estados Unidos hasta el centro de México, Madagascar y en el sureste de África. Pertenecen principalmente a dos subfamilias de los Pteridaceae, los Cheilantheoideae y los Taenitioideae. Las adaptaciones ecológicas son diversas, desde la reducción de la superficie foliar, pelos, escamas y flavonoides en el envés de las hojas, hasta el CAM, resistencia a incendios, y la reproducción por apogamia. Especialmente algunas especies de los géneros *Cheilanthes*, *Notholaena* y *Pityrogramma* son estimadas como plantas ornamentales por su arquitectura de las hojas o las capas coloridas de flavonoides.

Zusammenfassung

Xerophytische Farne wachsen an trockenen und wechselfeuchten Standorten der Tropen und Subtropen. Ihre Verbreitungszentren liegen im Südwesten der USA bis Zentralmexiko, in Madagaskar und Südost-Afrika. Sie gehören hauptsächlich zwei Unterfamilien der Pteridaceae an, den Cheilantheoideae und den Taenitioideae. Ihre ökologischen Anpassungen sind vielfältig. Sie reichen von der Reduktion der Blattoberfläche, der Ausbildung von Schuppen, Haaren oder wachsartigen Belägen der Blattunterseite, CAM oder Feuerresistenz bis zur gehäuften apogamen Vermehrung. Insbesondere Arten der Gattungen *Cheilanthes*, *Notholaena* und *Pityrogramma* werden vor allem wegen ihrer Blattarchitektur oder der farbigen Flavonoidbeläge als Zierpflanzen geschätzt.

1. Einleitung

Im Gegensatz zur allgemein vorherrschenden Auffassung, dass tropische Farne auf feuchte Standorte beschränkt seien, gibt es eine nicht geringe Zahl xerophytischer Arten (auf englisch oft als hardy ferns bezeichnet), die an trockenen oder wechselfeuchten Standorten vorkommen. Lebensräume terrestrischer, xerophytischer Farne sind vorwiegend Savannen und Trockenwälder. Außerdem wachsen Farne auf Gestein und in Gesteinsritzen. Epiphytische Farne sind in den Baumkronen tropischer Wälder zu finden (PAGE 1979 a). An all diesen Standorten sind die Pflanzen tagsüber starker Sonnenstrahlung und Austrocknungsgefahr ausgesetzt, müssen also an Trockenheit angepasst sein. Die trockenheitsangepassten Farne sind auf der Erde höchst ungleich verbreitet (TRYON & TRYON 1973). Eine besonders hohe Vielfalt xerophytischer Farne findet man in drei Regionen, nämlich

vom Südwesten der USA bis nach Zentralmexiko, in Madagaskar und in Südost-Afrika. Unklar ist jedoch, weshalb sich in den trockenen Regionen Asiens und Australiens keine ebenso reiche xerophytische Farnflora entwickelt hat (KRAMER et al. 1995). Farne nehmen meist 2–10 % der Gesamtartenzahl einer lokalen Flora ein. In der regenreichen (durchschnittlich 1400 mm Jahresniederschlag) mexikanischen Provinz Veracruz östlich der Sierra Madre Oriental machen Farne beispielsweise ca. 7 % der 8000 bekannten Gefäßpflanzenarten aus (SOSA & GOMEZ-POMPA 1994). Im benachbarten Trockental Tehuacáns auf der Westseite der Sierra Madre mit weniger als 400 mm Jahresniederschlag sind 172 der 2703 (6,4 %) bekannten Gefäßpflanzen Farne (DAVILA ARANDA et al. 1993). Der Anteil der Farne beider Gebiete unterscheidet sich nur geringfügig. Das bedeutet, dass die Anzahl der Farne und Blü-



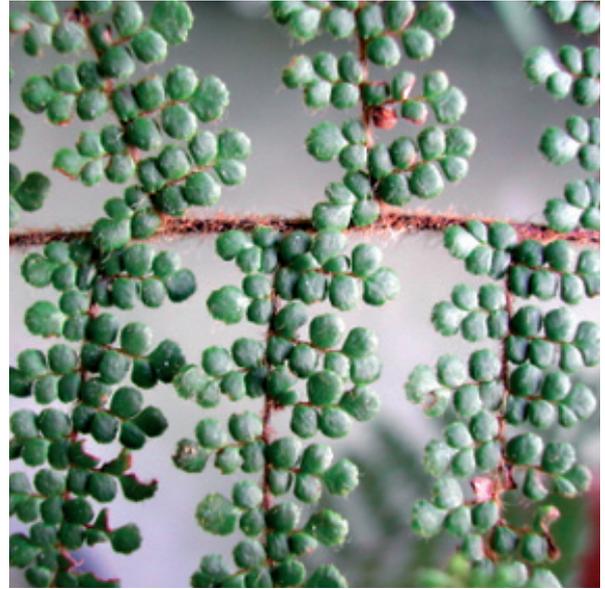
tenpflanzen an trockeneren Standorten in gleichem Maße abnimmt, Farne also nicht erkennbar schlechter an trockenere Bedingungen angepasst sind als Blütenpflanzen. Nur in extrem trockenen Gebieten, wie in der Mojave-Wüste (80–230 mm Jahresniederschlag) Südkaliforniens, ist der Anteil der Farne an der Gesamtartenzahl deutlich geringer. Im Mojave-Nationalpark kommen auf einer Fläche von 6500 km² gerade noch 16 Farn- und 741 Blütenpflanzen vor, was einem Anteil von 2,1 % entspricht.

2. Systematische Zugehörigkeit

Die meisten der xerophytischen Arten gehören der Unterfamilie der Cheilantheoideae innerhalb der Familie der Pteridaceae an. Hierzu gehören insbesondere die Gattungen *Argyrochosma*, *Cheilanthes*, *Doryopteris*, *Mildella*, *Notholaena*, *Pellaea* und *Pentagramma*. Zur nächst verwandten Unterfamilie der Taenitioideae gehören die Gattungen *Actinopteris* und *Pityrogramma*. Aus anderen Familien stammen die Gattungen *Anemia* und

Abb. 1 (links): Die falsche Rose von Jericho, *Selaginella lepidophylla*, am Naturstandort in Mexiko. In trockenem Zustand rollt die Pflanze die Blätter nach innen ein.

Abb. 2 (rechts): Teilansicht des dreifach gefiederten Blattes von *Cheilanthes lendigera*.



Mohria (beide Schizaeaceae). Einen größeren Bekanntheitsgrad haben sicherlich die trockenheitsresistenten Moosfarn-Arten (*Selaginella*). Zu diesen gehört auch die poikilohydre *Selaginella lepidophylla* (HOOK. & GREV.) SPRING, die „falsche Rose von Jericho“, welche sich bei Austrocknung einrollt und bei Befeuchtung selbst nach Absterben der Pflanze innerhalb von Minuten wieder entrollt (Abb. 1, siehe auch BRUNKEN 2001). Ähnlich verhält sich auch *S. tamariscina* (BEAUV.) SPRING, eine Heilpflanze aus Ostasien (KRAMER et al. 1995). Ebenfalls als Auferstehungsfarn (engl. „resurrection fern“) wird *Polypodium polypodioides* (Polypodiaceae) bezeichnet (ANDREWS & WINDHAM 1993).

3. Ökologische Anpassungen

Xerophytische Farne sind in vielfältiger Weise an trockene Umweltverhältnisse angepasst. Erstaunlicherweise haben die meisten Arten keine einfachen, sondern fiederteilige oder ein- bis mehrfach gefiederte Blätter (Abb. 2, 3). Die Blattspreite ist jedoch generell deutlich reduziert, wodurch die Wasserverluste durch Verdunstung gering gehalten werden. Als Transpirationsschutz werden auch Schuppen (Abb. 4), Haare und wachsartige Beläge (Abb. 5, 6), vor allem der Blattunterseite,



interpretiert. Bei Austrocknung werden die Blätter dieser Arten nach oben eingerollt, wodurch die beschuppte oder bewachste Unterseite dem Licht zugewandt wird. Eine andere trockenresistente Art, die nicht über diesen Oberflächenschutz verfügt, ist *Actiniopteris radiata* aus Afrika. Diese schlägt die Blattspreite beim Austrocknen nach unten um. Im Widerspruch zur vorgestellten Hypothese steht, dass auch zahlreiche Farnarten feuchterer Standorte dicht behaart sind oder Schuppen und Oberflächenausscheidungen aufweisen (KRAMER et al. 1995). Möglicherweise besteht die Hauptfunktion der Oberflächenbedeckung im Infektionsschutz gegen Pilze und Mikroben oder im Fraßschutz gegen Insekten (WOLLENWEBER 1978, WOLLENWEBER & DIETZ 1981) und nicht, wie bisher vermutet, in der erhöhten Trockenresistenz.

Die wachsartigen Überzüge auf der unteren Epidermis werden sehr häufig in den Gattungen *Argyroschisma*, *Cheilanthes*, *Pityrogramma* und *Pentagramma* ausgebildet und befinden sich dort zum Teil in artspezifischer Zusammensetzung. Dadurch können biochemisch Arten, Unterarten und Varietäten unterschieden werden (WOLLENWEBER & DIETZ 1980, WOLLENWEBER 1978, 1985, 1989).

Da jedoch nicht alle Vertreter der cheilanthoiden Gruppe diesen Typ von sekundären

Stoffwechselprodukten produzieren, ist es nur beschränkt möglich, sie für vergleichend chemotaxonomische Studien heranzuziehen. Chemisch handelt es sich um eine Vielfalt von Flavonoiden, vor allem von Chalkonen, die nicht an Zuckerreste gebunden sind und von einzelligen Drüsen ausgeschieden werden. Manche Arten scheiden zusätzlich auch Diterpene ab. Die Beläge können so dicht sein, dass sie die gesamte Blattunterseite einschließlich der Sporangien überdecken. Bei Berührung fällt dieser „Mehlstaub“ leicht ab (Abb. 5). Viele Artnamen wie zum Beispiel *Cheilanthes farinosa*, *Notholaena sulphurea* und *Pityrogramma argentea* beziehen sich auf die Anwesenheit oder die Farbe solcher Beläge.

Nur wenige Farne verfügen über einen Crassulaceen-Säurestoffwechsel (CAM), der es gestattet, den Transpirationsverlust durch Schließen der Spaltöffnungen tagsüber gering zu halten. Hierzu gehören fast ausschließlich epiphytische Arten wie *Drymoglossum piloselloides* (L.) PRESL und *Pyrrhosia longifolia*

Abb. 3 (links): 3,5-fach gefiedertes Blatt von *Cheilanthes kaufussii* mit Drüsenhaaren.

Abb. 4 (rechts): Blattoberseite von *Notholaena sinuata* mit feinen haarartigen Schuppen. Die Blattunterseite dieser Art ist vollständig mit Schuppen bedeckt.



(BURM.f.) MORTON (KLUGE et al. 1989, ONG et al. 1986). Eine sehr interessante Ausnahme stellen die im Wasser untergetaucht lebenden Brachsenkräuter (Isoetaceae) dar, die ebenfalls CAM-Pflanzen sind (KRAMER et al. 1995).

Arten arider Lebensräume sind häufiger Bränden ausgesetzt, weshalb die Feuerresistenz vor allem ihrer Meristeme von entscheidendem Vorteil sein kann. Die meisten feuerresistenten Arten sind aus den Savannen und Trockenwäldern Afrikas bekannt (KORNÁS 1978). Einige stammen aber auch aus dem neotropischen Paramó, wie z. B. *Blechnum buchtienii* ROSENST. (MEHLTRETER 1997).

Da Farne während ihrer Entwicklung einen Generationswechsel durchlaufen, ist es von Vorteil, wenn beide Generationen, also sowohl das Prothallium als auch der Sporophyt, trockenresistent sind (PAGE 1979b). Eine recht eindeutige Anpassung xerophytischer Farne scheint daher das gehäufte Vorkommen von asexueller Vermehrung (Apogamie) zu sein. Da den Farnen an trockenen Standorten nur selten Wasser für die sexuelle

Reproduktion zur Verfügung steht, bietet die vegetative Vermehrung einen großen Vorteil (WHITTIER 1968). Bei der Apogamie wird der Kernphasenwechsel unterbunden. Es werden daher von der Elternpflanze diploide statt haploide Sporen produziert. Aus diesen Diplosporen keimt ein ebenfalls diploider Gametophyt, aus dessen vegetativen Zellen sich nun direkt neue, wiederum diploide Sporophyten entwickeln können. Da auf diese Weise weder Eizellen noch Spermatozoiden ausgebildet werden und auch keine Befruchtung stattfindet, wird kein Wasser benötigt.

4. Trockenheitsliebende Farne als Zierpflanzen

Vor allem die Flavonoide produzierenden Arten aus den Gattungen *Cheilanthes*, *Notholaena* und *Pityrogramma* sind besonders schöne Zierpflanzen, da unter anderem auch die Farbe ihrer Beläge auf den Blättern zwischen weiß, silbern (*Cheilanthes argentea*), gelb, und goldfarben variiert. Bisher sind nur wenige Arten im Handel erhältlich wie zum Beispiel *Cheilanthes lanosa*, *C. lendigera* (Abb. 2), *C. tomentosa*, *Pellaea falcata* und *P. rotundifolia* (HOSHIZAKI & MORAN 2001, JONES 1987, RICKARD 2000). Als Alternative bietet sich die Anzucht aus Sporen, da Farnengesellschaft-

Abb. 5 (links): Kahle Blattoberseite von *Pityrogramma tartarea*.

Abb. 6 (rechts): Blattunterseite von *Pityrogramma tartarea* mit Flavonoidbelägen.

ten und Botanische Gärten weitaus häufiger über Sporenmaterial verfügen. Insbesondere zwei Gesellschaften haben sich auf diese Farngruppe spezialisiert, nämlich die Hardy Fern Foundation und die San Diego Fern Society (siehe Internetseiten).

Dank

Ein besonderer Dank gilt Prof. Dr. LUDWIG MÜLLER für die kritischen Kommentare am Manuskript.

Literatur

- ANDREWS, E. G. & M. D. WINDHAM 1993: *Pleopeltis*. In: Flora of North America Committee: Flora of North America, Vol 2: Pteriophytes and Gymnosperms. – New York.
- BRUNKEN, U. 2001: Zur „Rose von Jericho“. – Palmengarten **65**: 34–39.
- DAVILA ARANDA, P., VILLASEÑOR RIOS, J. L., MEDINA LEMOS, R., RAMIREZ ROA, A., SALINAS TOVAR, A., SANCHEZ-KEN, J. & TENORIO LEZAMA, P. 1993: Listados florísticos de México, X. Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Instituto de Biología, UNAM, México.
- HOSHIZAKI, B. J. & MORAN, R. C. 2001: Fern grower's manual, 2. Aufl. – Portland, Oregon.
- JONES, D. L. 1987: Encyclopedia of ferns. – Portland, Oregon.
- KLUGE, M., FRIEMERT, V., ONG, B.L., BRULFERT, J. & GOH, J. C. 1989: In situ studies of crassulacean acid metabolism in *Drymoglossum piloselloides*, an epiphytic fern of the humid tropics. – J. Exp. Bot. **40**: 441–452.
- KORNÁS, J. 1978: Fire-resistance in the pteridophytes of Zambia. – Fern Gaz. **11**:373–384.
- KRAMER, K. U., SCHNELLER, J. J. & WOLLENWEBER, E. 1995: Farne und Farnverwandte. – Stuttgart.

MEHLTRETER, K. 1997: Farne der neotropischen Hochgebirge III – die Gattung *Blechnum* LINNÉ. – Palmengarten **61**: 58–61.