

Die zwei diploiden *Asplenium trichomanes* × *viride*-Bastarde und ihre Fähigkeit zur spontanen Chromosomenverdoppelung

Von *J. D. Lovis*¹ und *T. Reichstein*²

Manuskript eingegangen am 16. März 1968

DOI: <https://doi.org/10.12685/bauhinia.2035>

A. Bisherige Befunde

Der bekannte Braune Streifenfarn, *Asplenium trichomanes* L. sensu lato, stellt eine Sammelart dar. In Europa sind neben tetraploiden Sippen mindestens zwei diploide bekannt. Von diesen sind die zwei folgenden genauer beschrieben: die subsp. *trichomanes* (vgl. [8]) und die subsp. *inexpectans* Lovis [8]. Die erstere ist weitverbreitet, in Europa von Italien bis Skandinavien, findet sich aber auch in anderen Kontinenten. Sie wächst fast ausschliesslich auf Urgestein, und die Pflanzen verschiedener Provenienz sind morphologisch ziemlich gleichartig. Die Verbreitung der subsp. *inexpectans* ist weniger gut bekannt. Bisher wurde sie nur in Österreich, Jugoslawien und Griechenland gefunden, vorzugsweise auf schattigen Kalkfelsen. Die aus den drei genannten Ländern stammenden Exemplaren zeigen teilweise kleine morphologische Unterschiede, und es ist noch unsicher, ob sie genetisch homogen sind.

Beide diploiden Sippen vermögen mit dem ebenfalls diploiden Grünen Streifenfarn, *Asplenium viride* Hudson, Bastarde zu erzeugen, die sich naturgemäss ebenfalls als diploid erweisen. Der Bastard, der sich von der subsp. *inexpectans* ableitet, ist kürzlich als *A. × adulteriniforme* Lovis, Melzer et Reichstein [10] beschrieben worden. Er ist bisher nur in Österreich in etwa 16-20 Exemplaren (fast alle von Melzer [14]) gefunden worden. Bereits 1965 [10] ist der sehr ähnliche, von den subsp. *trichomanes* sich ableitende Bastard kurz erwähnt worden, und Silhouetten von 3 Fiedern wurden abgebildet (Fig. 15 in [10]). Die Pflanze wurde dort noch zu *A. × adulteriniforme* sensu lato gestellt. Da sie aber offenbar einen eigenen Namen verdient, haben wir sie kürzlich [11] als *A. × protoadulterinum* bezeichnet. Sie soll hier noch etwas genauer beschrieben werden. Dabei ist zu berücksichtigen, dass von diesem Bastard bisher nur 2 Exemplare gefunden wurden, sodass es unbekannt ist, wie stark er in der Natur variieren kann.

¹⁾ Dr. J. D. Lovis, Department of Botany, University of Leeds, England.

²⁾ Prof. T. Reichstein, Institut für Organische Chemie, Universität, Basel.

B. Morphologie

Asplenium × protoadulterinum Lovis et Reichstein. Diagnose vgl. [11]. Bastardpflanze, die in ihren Merkmalen eine Mittelstellung zwischen den beiden Elternarten *A. trichomanes* subsp. *trichomanes* und *A. viride* einnimmt. Fiedern rundlich bis oval, meist mit keilförmigem Grund fast sitzend, Rand (bei den zwei bisher bekannten Pflanzen)³ deutlich gekerbt. Stiel und unterer Teil der Blattspindel dunkelbraun, Spitze grün. Die Länge der grünen Spitze wechselt, beträgt aber (ohne Endfieder) etwa $\frac{1}{10}$ – $\frac{2}{10}$ der ganzen Rachislänge. Die Rhizomschuppen sind gleich wie bei *A. × adulteriniforme* [10], ebenso die somatische Chromosomenzahl $2n = 72$. Der Inhalt der reifen Sporangien (vgl. Fig. 5) besteht zur Hauptsache aus kleinen, unregelmässigen, braunschwarzen Fragmenten, doch sind genau wie bei *A. × adulteriniforme* (vgl. die Fig. 10 u. 11 [10] sowie Fig. 5 dieser Arbeit) auch eine Anzahl gut geformter Sporen sichtbar; ihre Grösse entspricht etwa denjenigen von *A. adulterinum*.

A. × protoadulterinum ist makroskopisch von *A. adulterinum* Milde nicht zu unterscheiden; es unterscheidet sich von ihm vor allem durch die vorwiegend abortierten Sporen und die kleineren Zellen (vgl. Histogramme der Länge der Schliesszellen in Fig. 3) und selbstverständlich durch die Chromosomenzahl (Fig. 4). Von *A. × adulteriniforme* unterscheidet es sich durch die in Tab. 1 genannten Merkmale; für die sichere Unterscheidung ist es aber unerlässlich, auch das daneben wachsende *A. trichomanes* zu untersuchen und die Standortbedingungen zu beachten.

Tabelle 1. Die vier wichtigsten Merkmale zur Unterscheidung von *Asplenium × adulteriniforme* und *A. × protoadulterinum*.

Merkmal	<i>A. × adulteriniforme</i>	<i>A. × protoadulterinum</i>
Wuchs	schlaff, oft niederliegend, oft unregelmässig, gewellt.	meist straff aufrecht, regelmässig
Fiedern	zur Überlappung neigend, Rand wenig, oft gar nicht gekerbt, vereinzelt unregelmässig eingeschnitten.	wenig zur Überlappung neigend, Rand regelmässig gekerbt ³
Endfieder	4–7 mm breit, oft dreilappig; oberster Lappen meist stumpf, 2,5–4 mm breit	1–5 mm breit, meist 3–5-lappig; oberster Lappen oft spitz, 1–2 mm breit.
Bisher ange- troffen auf	schattige Kalkfelsen	Silikatfels (roter Verrucano, Gneis) ⁴

³⁾ Da *A. protoadulterinum* von *A. adulterinum* makroskopisch nicht zu unterscheiden ist und da es Standorte gibt, an denen das letztere fast ungekerbte Fiedern besitzt, glauben wir, dass gelegentlich auch Pflanzen von *A. × protoadulterinum* mit fast ungekerbten Fiedern angetroffen werden können, auch wenn wir bisher keine solchen gesehen haben.

⁴⁾ Dieser Bastard wäre auch auf anderer Unterlage zu erwarten, sofern die Eltern anwesend sind, z. B. auf Serpentin s. l.

C. Spontane Chromosomenverdoppelung

1) Bei *Asplenium × adulteriniforme*. Wie früher beschrieben (vgl. Fig. 6-11 in [10]), enthalten reife Sporangien dieses Bastards neben dem üblichen abortierten Material eine merkliche Anzahl guter Sporen. Es wurde die Vermutung ausgesprochen, dass es sich um Diplosporen handle, deren Entstehung z. B. durch Bildung von Restitutionskernen bei der Meiose verursacht sein könnte. Solche Diplosporen sollten die diploide (statt der haploiden) Anzahl Chromosomen enthalten und keimfähig sein. Die entstandenen Prothallien könnten bei normaler Befruchtung tetraploide Sporophyten liefern, die sich weiter normal fortzupflanzen vermöchten. Bisher konnte wenigstens die letztgenannte Vermutung bestätigt werden. Bei Aussaat wurden regelmässig reichlich Prothallien erhalten, die anschliessend in ganz normaler Weise auch Sporophyten lieferten. Die ausgewachsenen Sporophyten waren durchaus einheitlich und ausser durch den etwas kräftigeren Wuchs makroskopisch von der Mutterpflanze nicht zu unterscheiden. Sie erwiesen sich aber als tetraploid (vgl. Fig. 4), zeigten grössere Zellen (Fig. 3) und enthielten pro Sporangium meist 64 gute Sporen (vgl. Fig. 5). Aus diesen Pflanzen liess sich auch leicht eine zweite Generation aufziehen, sie benehmen sich demnach wie eine normale Art. Sollten solche Pflanzen einmal in der Natur gefunden werden, so sollte ihnen ein besonderer Name gegeben werden. Nach den geltenden Regeln [7] haben sie vorläufig als Cultivar zu gelten. Sie stehen dem *Asplenium adulterinum* Milde sehr nahe, unterscheiden sich von ihm in ähnlicher Weise wie *A. × adulteriniforme* von *A. × protoadulterinum* (vgl. Tab. 1).

2) Bei *Asplenium × protoadulterinum*. Dieser seltene Bastard, der von Lovis [9] auch künstlich erzeugt werden konnte, zeigte ein genau gleiches Verhalten, das kürzlich bereits beschrieben wurde [9, 11]. Er produziert reichlich Diplosporen, aus denen tetraploide Sporophyten resultierten, die von natürlichem *A. adulterinum* Milde weder makro- noch mikroskopisch noch cytologisch zu unterscheiden waren. In einigen Zellen wurden bei der Meiose vereinzelte Monovalente beobachtet (vgl. z. B. Fig. 4 E sowie [11]), doch scheint dies auf die Fortpflanzungsfähigkeit keinen merkbaren Einfluss zu haben. Genau so verhielt sich das experimentell erzeugte *A. × protoadulterinum* [9]. Wir sind daher der Ansicht, dass dieser Bastard den natürlichen Vorläufer des *A. adulterinum* darstellt. Die Möglichkeit, die sich daraus für die Erklärung der eigenartigen Verbreitung des *A. adulterinum* ergibt, ist bereits diskutiert worden [11]. Wir besprechen anschliessend eine Möglichkeit zur Erklärung der Tatsache, warum der andere Bastard in der Natur offenbar nicht zur Produktion grösserer Populationen von allotetraploiden Nachkommen geführt hat.

D. Diskussion der Resultate

Die zwei diploiden *A. trichomanes × viride*-Bastarde unterscheiden sich morphologisch nur wenig, und ihnen ist die Besonderheit gemeinsam, dass sie eine relativ grosse Zahl von Diplosporen produzieren, die keimfähig sind und die weiter tetraploide fertile Sporophyten liefern. Dies ist der Weg, der auch

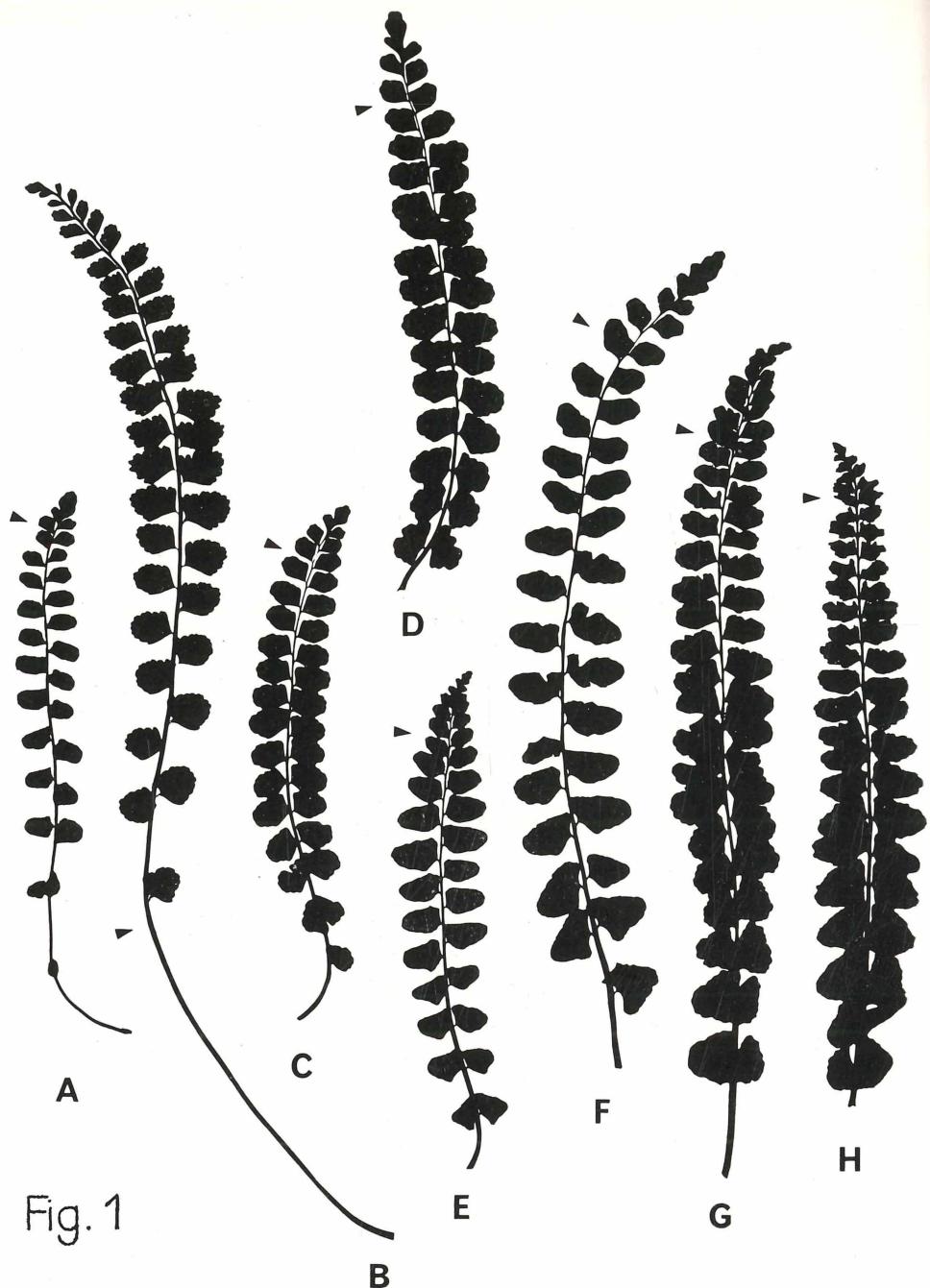


Fig. 1

Fig. 1. Photokopien gepresster Wedel in natürlicher Grösse. A = *Asplenium trichomanes* L. subsp. *inexpectans* Lovis (Typus TR-824 «an der langen Brücke» bei Gutenstein im Piesingtal, Nieder-Österreich, Kalkfels ca. 480 m, leg. H. Melzer, 25. April 1963, seither kultiviert in Basel). B = A. *viride* Hudson (JDL-1963 : 55, von gleichem Ort wie 824) C, D, E und F = A. × *adulteriniforme* Lovis, Melzer et Reichst. (Typus 823, leg. H. Melzer vom gleichen Ort wie TR-824, C und D von Teilstück kult. in Leeds 1965 u. 1966, E und F von Teilstück kult. in Basel 1964). G und H = tetraploide Pflanzen (JDL-A2 und JDL-A13) beide aus Sporen von TR-823. Die Pfeile geben die Grenze zwischen grüner und brauner Farbe der Rachis an.

Fig. 2

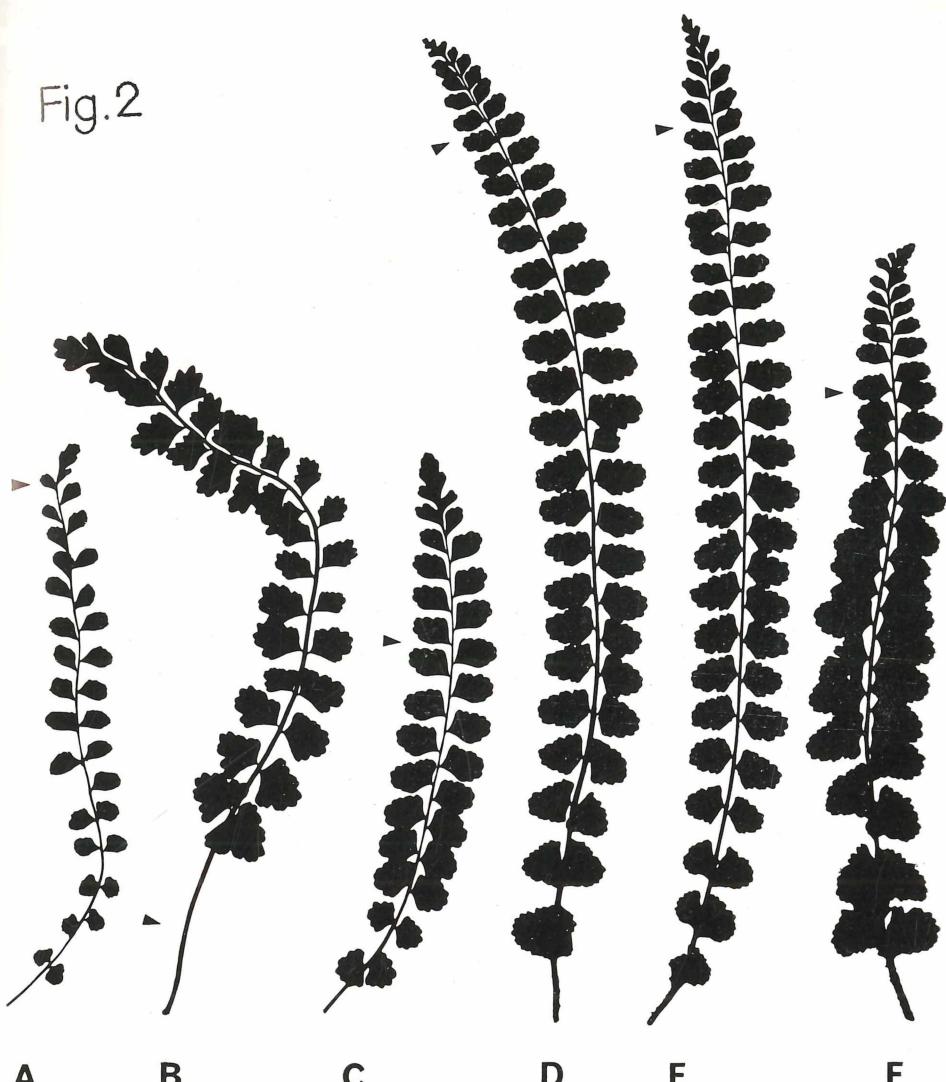


Fig. 2. Photokopien gepresster Wedel in natürlicher Grösse. A = *Asplenium trichomanes* L. subsp. *trichomanes* (TR-1032 unter Überhang in Fels und Trockenmauer aus rotem Verrucano bei Biederen ob Quarten, Walensee Südufer, N-exponiert ca. 980 m leg. W. Gätzzi et T. Reichstein, 20. Okt. 1963, seither kultiviert in Basel, dipl. det. JDL). B = *A. viride* Hudson (TR-1031 von gleicher Stelle und gleichem Datum wie 1032). C, D und E = *A. × protoadulterinum* Lovis et Reichstein (WG-70, leg. W. Gätzzi von gleicher Stelle wie TR-1032 und nur ca. 20 cm von diesem entfernt, 2. Sept. 1963, später Teilstück kult. in Basel, Leeds u. St. Gallen) davon C in Basel 1964, D und E in Leeds 1965. F = *A. adulterinum* Milde (JDL-1A kult. Leeds 1966) spontan entstanden aus Sporen von *A. × protoadulterinum* (WG-70). Die Pfeile geben die Grenze zwischen brauner und grüner Farbe der Rachis an.

Fig. 3. Histogramme der Länge von je 100 Schliesszellen in *A. × protoadulterinum* und *A. × adulteriniforme* sowie den spontan daraus entstandenen tetraploiden Nachkommen.

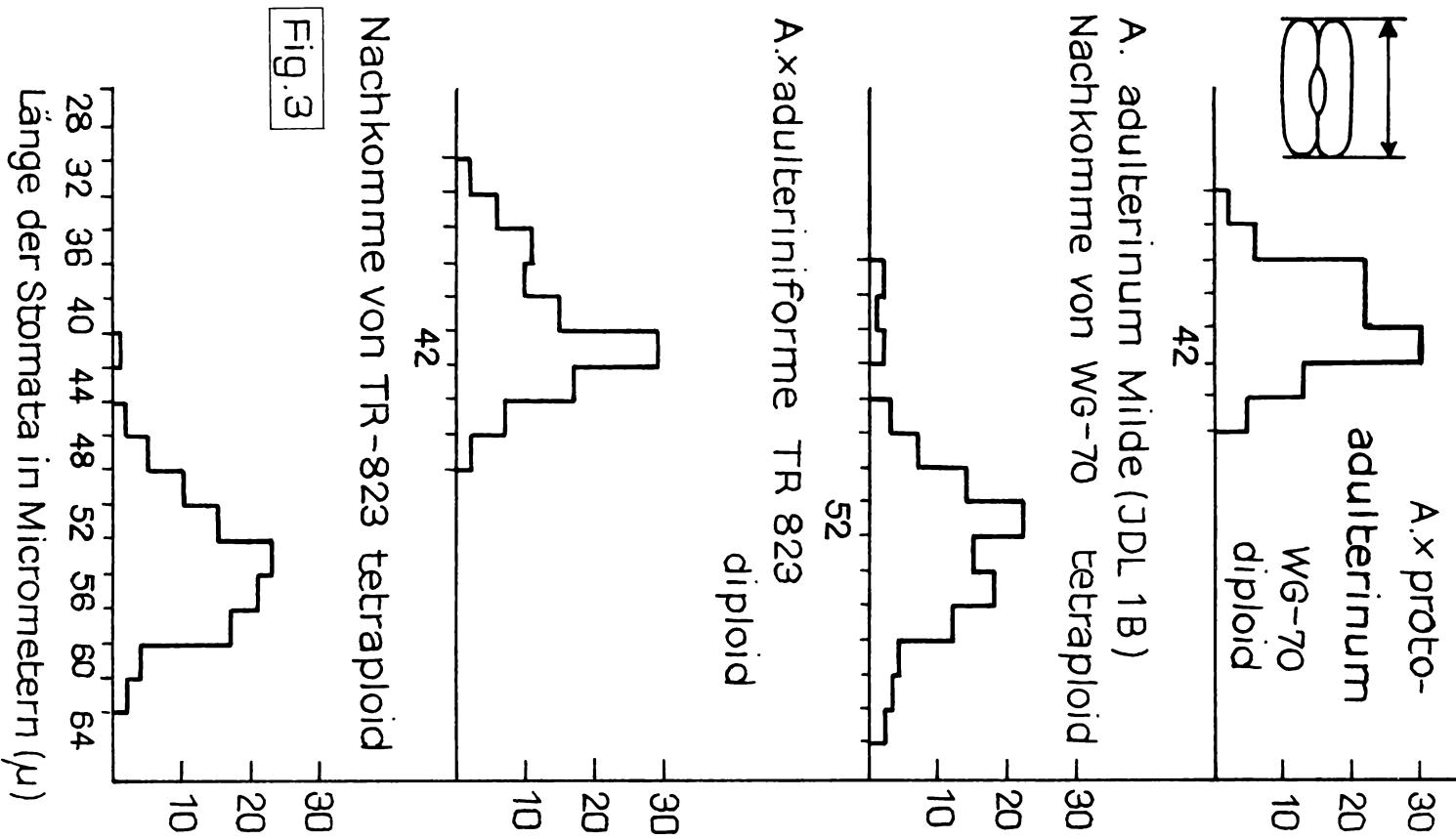
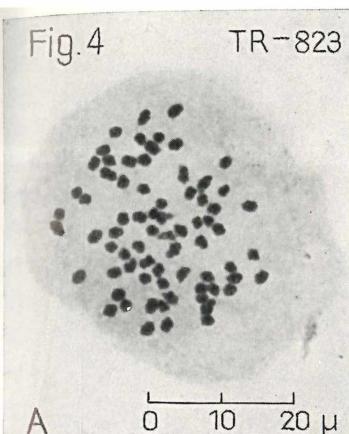


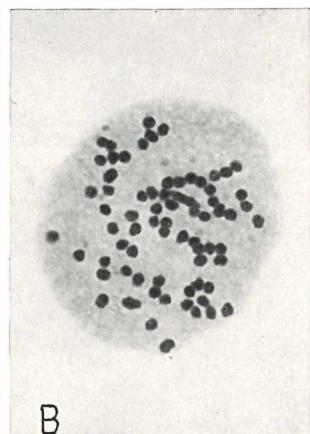
Fig. 4

TR-823

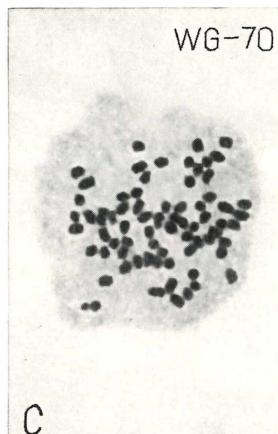


A

0 10 20 μ

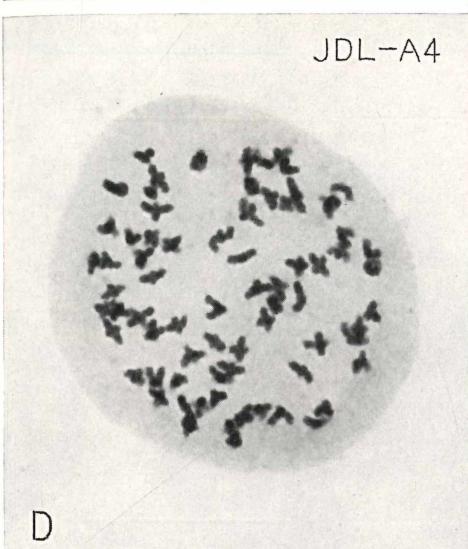


B



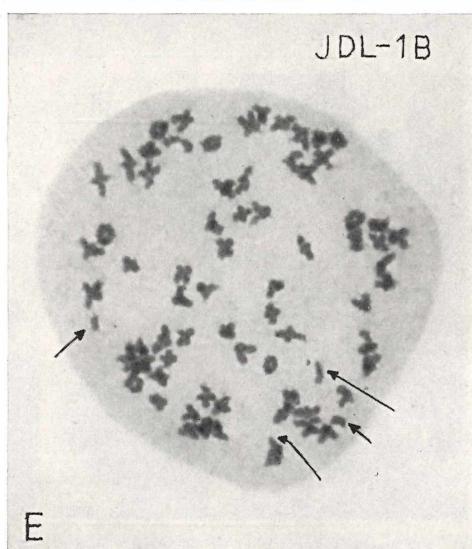
C

JDL-A4



D

JDL-1B



E

Fig. 4. Cytologie von 5 Sporenmutterzellen in Meiose. Färbung mit Karmin-Essigsäure, permanente Präparate in Balsam. Vergrößerung überall 1000-fach. Aufgenommen mit Leitz 2 mm N. A. 1,4 Apochromat mit 10-fachem Okular. A = *A. × adulteriniforme* (Typus TR 823) Metaphase mit 72 Einzelchromosomen. B = *A. × adulteriniforme* am Standort fixiert (untenhalb der Drachenhöhle bei Mixnitz, Steiermark, leg. H. Melzer 13. Sept. 1964). Metaphase mit 70 Einzelchromosomen und einem Paar (wenig rechts oberhalb der Mitte). C. = *A. × protoadulterinum* (Typus WG 70) Metaphase mit 72 Einzelchromosomen. D = tetraploide Pflanze JDL A4 = Nachkomme von *A. × adulteriniforme* (TR 823), Diakinese mit 72 Bivalenten. E. = *A. adulterinum* Milde, tetraploide Pflanze JDL 1B = Nachkomme von *A. × protoadulterinum* (WG-70), Diakinese mit 70 Bivalenten, und 4 Einzelchromosomen (durch Pfeile markiert).

Fig. 5

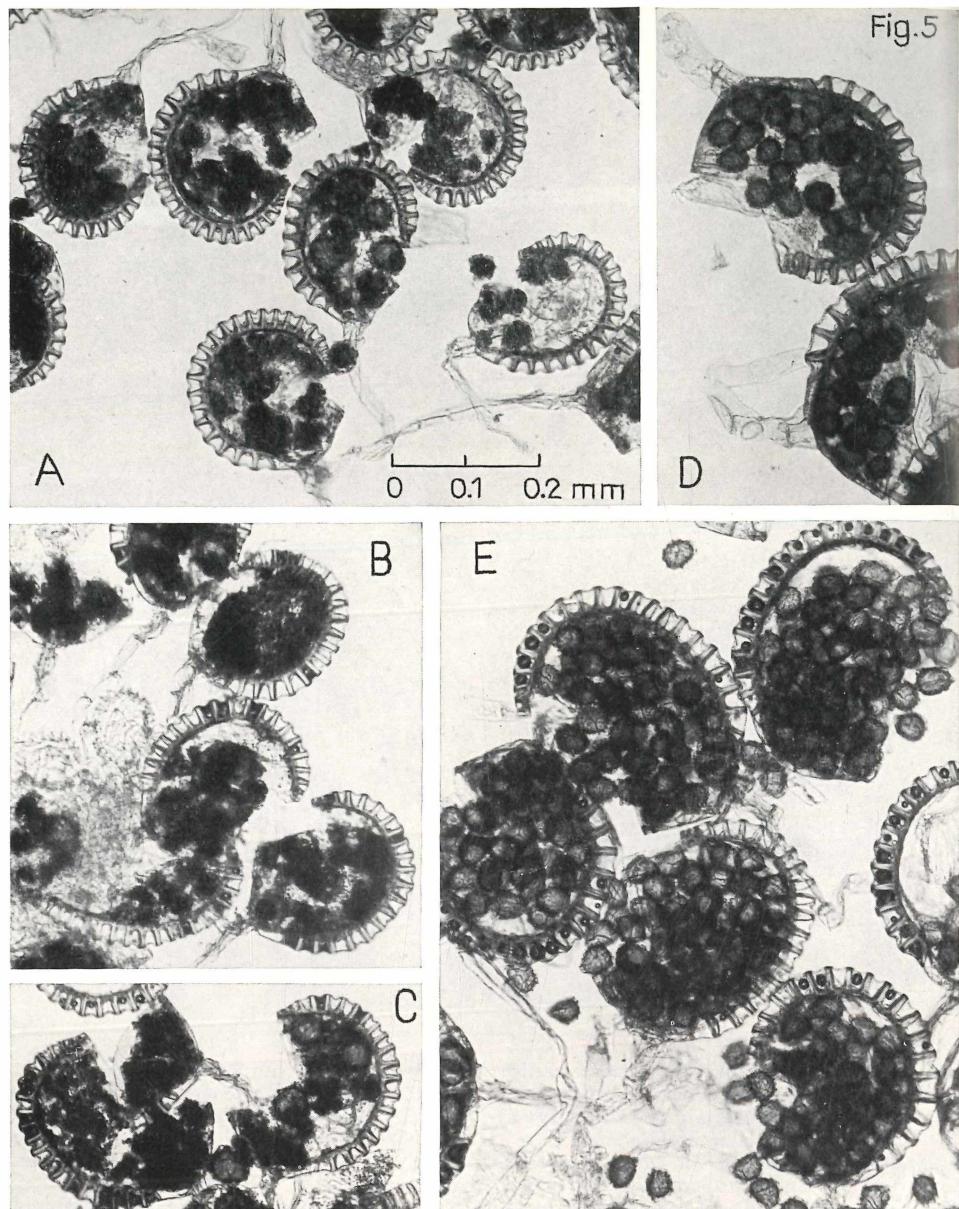


Fig. 5. Sporangien in Gelatine-Glycerin-Wasser (1 : 7 : 6) mit Zusatz von 1 % Phenol. Vergrösserung überall 100-fach. Aufnahme mit Zeiss 16 mm Apochromat mit 10-fachem Okular. A, B und C Sporangien der diploiden Bastarde, sie enthalten vorwiegend abortives Material aber auch einige gute Sporen. A = *A. × protoadulterinum* (Typus WG-70), B u. C = *A. × adulteriniforme* (Typus TR-823). D zeigt Sporangien des spontan entstandenen *Asplenium adulterinum* Milde (TR-1212, dem tetraploiden Nachkommen von WG-70). E = JDL-A2 tetraploider Nachkomme von TR-823. In beiden Fällen enthalten die Sporangien je ca. 64 gute Sporen.

für die Entstehung allotetraploider Arten in der Natur als der wahrscheinlichste angenommen wird [2, 3, 6, 12]. Bei Blütenpflanzen konnten solche Vorgänge unter Laboratoriumsbedingungen schon öfters festgestellt [1, 2] und teilweise durch physikalische oder chemische Mittel künstlich provoziert werden [1, 2], und gelegentlich ist die spontane Bildung neuer allopolyploiden Arten in der Natur auch in historischer Zeit beobachtet worden [5, 15]. Bei Farnen ist unseres Wissens eine solche spontane Chromosomenverdoppelung bei einem Bastard unter kontrollierten Bedingungen erst einmal von Wagner und Whitmire [16] beobachtet worden, und zwar bei der Bildung von tetraploidem *Asplenium ebenoides* aus dem diploiden Bastard von *A. platyneuron* × *Camptosorus rhizophyllus*. Die Anzahl der erhaltenen tetraploiden Nachkommen war aber sehr klein. In eigenen Versuchen konnten wir auch bei einigen anderen diploiden Farnbastarden die Bildung keimfähiger Sporen (vermutlich Diplosporen) beobachten (vgl. spätere Mitt.), in anderen Fällen wurden gar keine solchen erhalten [11]. Demgegenüber genügt es, bei den zwei hier besprochenen *A. trichomanes* × *viride*-Bastarden den Sporangieninhalt von ca. 3 reifen Wedeln auszusäen, um mehrere Hundert tetraploider Sporophyten zu erzeugen.

Die zwei genannten Bastarde haben einen Elternanteil (*A. viride*) gemeinsam. Ihre Unterschiede sind nur durch den zweiten Elternanteil (*A. trichomanes*) bedingt, der in einem Fall ein Genom der subsp. *trichomanes*, im andern Fall ein solches der subsp. *inexpectans* besitzt. Diese zwei Unterarten sind aber morphologisch sehr ähnlich. Außerdem scheint zwischen ihnen keine genetische Barriere zu bestehen, denn ein experimentell erzeugten Bastard (also *A. trichomanes* subsp. *trichomanes* × *inexpectans*) zeigte bei der Reduktionsteilung ein völlig normales Bild mit 36 Bivalenten (Lovis, spätere Mitteilung). Die Voraussetzungen für Introgression wären somit gegeben. Dass man sie bisher nicht beobachtet hat, dürfte teilweise daran liegen, dass die zwei Sippen verschiedene Standorte besiedeln; Zwischenformen wären vermutlich aber auch schwer zu erkennen. Es ist demnach nicht verwunderlich, dass die zwei aus *A. viride* und den beiden nahe verwandten Unterarten des *A. trichomanes* entstehenden Bastarde auch morphologisch sehr ähnlich sind und dass dies für ihre tetraploiden Nachkommen ebenfalls zutrifft. Um so bemerkenswerter ist es, dass die letzteren doch ein recht unterschiedliches Verhalten zeigen.

Das aus *A. × protoadulterinum* ein- oder mehrmal entstandene und vielleicht auch heute noch gelegentlich entstehende [11] *A. adulterinum* Milde findet sich in der Natur zwar nur relativ lokal auf weit verstreuten Standorten, ausschliesslich auf Serpentin s. l. und Magnesit, dort aber oft in ansehnlichen Populationen von vielen Tausenden von Exemplaren. Demgegenüber sind tetraploide Pflanzen, wie sie von uns aus Sporen des *A. × adulteriniforme* so leicht erhalten wurden, in der Natur, wie erwähnt, noch nie angetroffen worden, obwohl sie genau so viele gute Sporen produzieren wie *A. adulterinum*. Wenn sie überhaupt vorkommen, so dürften sie so selten sein, dass man sie bisher übersehen hat. Sie scheinen die für das Überleben im Freien erforderlichen Eigenschaften nicht zu besitzen. Es ist dies ein erstaunliches Beispiel dafür, wie kleine erbliche Unterschiede für das Überleben und die Ausbreitung von allotetraploiden Arten in der Natur bestimmend sein können. In unserem Fall könnte es sich um physiologische Unterschiede, speziell in den Ansprüchen an das Substrat, handeln.

Von den Stammeltern des *A. adulterinum* wächst *A. viride* vorwiegend auf Kalk, das *A. trichomanes* subsp. *trichomanes* fast ausschliesslich auf Silikat. Bemerkenswerterweise vermögen beide aber auch gut auf Serpentin s. l. zu wachsen, und öfters findet man sie beide reichlich zusammen auf diesem Gestein (auch wenn sich von den zwei verschiedenen Sippen des *A. trichomanes* die subsp. *quadrivalens* D. E. Meyer häufiger auf Serpentin findet). Es ist dies sogar eines der wenigen Gesteine, auf dem man die beiden zusammen findet. Dies ergibt nicht nur die Möglichkeit zur Bildung des Bastards auf solchen Standorten, sondern könnte dem tetraploiden Nachkommen, also dem *A. adulterinum*, geradezu die Möglichkeit zum Überleben eröffnen. Da das *A. adulterinum* dieselben Genome besitzt, wie seine diploiden Vorfahren, dürfte es von diesen bereits die Fähigkeit ererbt haben, auf Serpentin wachsen zu können, was bekanntlich für eine relativ geringe Anzahl von Pflanzen zutrifft. *A. adulterinum* dürfte daher bereits bei seiner Entstehung an Serpentin angepasst sein und zudem keine Fähigkeit zu haben, dieses Substrat zu verlassen. Wie Kruckeberg [4] sowie Mason und Stout [13] ausführen, vermögen viele Serpentinpflanzen sich auf anderem Gestein nicht gegen die Konkurrenz anderer Pflanzen durchzusetzen. Es besteht aber auch die Möglichkeit, dass dieses Magnesiumsilikat den Serpentinpflanzen noch irgend einen anderen direkten Vorteil bietet.

Bei *A. × adulteriniforme* liegen die Verhältnisse etwas anders. Die Eltern sind gemeinsam bisher nur auf schattigen Kalkfelsen angetroffen worden, daselbe gilt für den Bastard. Seine tetraploiden Nachkommen müssten auf ähnlichem Substrat vermutet werden, wenn sie existieren. Diese Pflanzen sind aber offenbar nicht stark genug um sich gegen die sehr grosse Konkurrenz auf Kalk durchzusetzen.

Wir danken Frau Prof. I. Manton auch hier bestens für ihr Interesse und die Förderung dieser Arbeit und Herrn Dr. A. Becherer für seine Hilfe bei der Korrektur des Manuskripts.

Summary

The two diploid *Asplenium viride* × *trichomanes* hybrids, namely *A. × protoadulterinum* (= *A. viride* × *trichomanes* ssp. *trichomanes*), and *A. × adulteriniforme* (= *A. viride* × *trichomanes* ssp. *inexpectans*), are compared. The abundant production of tetraploid progeny from both of these hybrids by means of diplospores is described, and the significance of this process for the production of allopolyploid ferns in nature is discussed. It is suggested that the restriction in nature of *A. adulterinum* (the tetraploid derivative of *A. × protoadulterinum*) to serpentine and allied rocks is attributable to a physiological restriction to serpentine inherited from its parents, whereas the failure of tetraploid progeny of *A. × adulteriniforme* to establish itself in nature is believed to be due to a constitutional lack of sufficient vigour for it to compete successfully in the conditions of the limestone habitats where its parent hybrid is found.

Literaturverzeichnis

- [1] Darlington, C. D. 1956. Chromosome Botany. Allen and Unwin, London.
- [2] Dobzhansky, Th. 1951. Genetics and the Origin of Species. 3-rd revised ed. Columbia University Press, New York, London.

- [3] Heberer, G. (Herausgeber) 1957. Die Evolution der Organismen. 2. erweiterte Ausgabe. G. Fischer Verlag, Stuttgart.
- [4] Kruckeberg, A. R. 1954. The Ecology of Serpentine Soils III. Plant species in relation to serpentine soils. *Ecology* 35, 267-274.
- [5] Lamprecht, H. 1966. Die Entstehung der Arten. Springer-Verlag Wien, New York.
- [6] Lanjouw, J., Mamay, S. H., Mc Vaugh, R., Robyns, W., Rollins, R. C., Ross, R., Rousseau, J., Schulze, G. M., De Vilmorin, R. und Stafleu, F. A. 1966. International Code of Botanical Nomenclature. *Regnum vegetabilis* 46, Utrecht.
- [8] Lovis, J. D. 1964. The Taxonomy of *Asplenium trichomanes* in Europe. *British Fern Gazette* 9 (5) 149-160.
- [9] Lovis, J. D. 1968. The Artificial Reconstruction of a Species of Fern, *Asplenium adulterinum*. *Nature* 217, 1163-65.
- [10] Lovis, J. D., Melzer, H. und Reichstein, T. 1965. *Asplenium × adulteriniforme* hybr. nov. = diploides *Asplenium trichomanes* L. × *viride* Hudson. *Bauhinia* 2, 231-237, 315-321.
- [11] Lovis, J. D. und Reichstein, T. 1968. Die spontane Entstehung von *Asplenium adulterinum* Milde aus einem natürlichen Bastard. *Naturwiss.* 55, 117-120.
- [12] Manton, I. 1950. Problems of Cytology and Evolution in the Pteridophyta. Cambridge University Press.
- [13] Mason, H. L. and Stout P. R. 1954. The role of plant physiology in plant geography. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 5, 249-270.
- [14] Melzer, H. 1966. Neues zur Flora von Steiermark, IX. Mitt. des Naturwiss. Vereins für Steiermark 96, 82-96.
- [15] Ownbey, M. 1950. Natural hybridisation and amphiploidy in the genus *Tragopogon*. *Amer. Journ. of Botany* 37, (10) 487-499.
- [16] Wagner, W. H., Jr. and Whitmire, R. S. 1957. Spontaneous production of a morphologically distinct, fertile allotetraploid by a sterile diploid of *Asplenium ebenoides* Bull. *Torrey Bot. Club* 84, 79-89.

Als Separatum ausgegeben am 25. Mai 1968.