

Bemerkungen zur Biologie der Wurmfarngruppe

Autor(en): **Schneller, J.**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Farnblätter : Organ der Schweizerischen Vereinigung der Farnfreunde**

Band (Jahr): - **(1981)**

Heft 7

PDF erstellt am: **28.06.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-1002200>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Bemerkungen zur Biologie der Wurmfarngruppe

J. Schneller, Institut für Systematische Botanik, Zollikerstrasse 107,
8008 Zürich

(nach einem Vortrag gehalten am 14. März 1981 an der Farnverein-
Hauptversammlung)

Einleitung

Die Kenntnis über die Farnarten und deren Abgrenzung hat in den letzten Jahrzehnten bedeutende Fortschritte gemacht; dies wohl nicht zuletzt dank cytotaxonomischen Methoden. Wir dürfen heute mit Recht behaupten, wir kennen die grösste Anzahl der in Europa vorkommenden Arten. Eine wichtige und notwendige Grundlage also ist gegeben, die es erlaubt, weitergehende etwa fortpflanzungs- oder populationsbiologische und ökologische Arbeiten in Angriff zu nehmen. Gerade in den letztgenannten Bereichen gilt es bei den Farnen, noch viele Probleme zu lösen. In diesen Ausführungen hier werde ich mich vor allem mit einigen Fragen der Fortpflanzungsbiologie befassen und versuchen, einige Beobachtungen und Resultate in einen etwas grösseren Zusammenhang zu stellen.

Taxa der Wurmfarngruppe

Ich stelle hier einige Taxa (Taxon = systematische Einheit) nur kurz vor, für weitere genauere Angaben verweise ich auf Fraser-Jenkins (1980) und Fraser-Jenkins & Corley (1972).

Dryopteris filix-mas (L.) Schott, der Echte Wurmfarne. Er ist in Europa weit verbreitet und findet sich von Süden bis Norden, von tiefen Lagen bis in die alpine Stufe, meist in mehr oder weniger schattigen humusreichen Stellen. Die Art zeigt eine bemerkenswerte ökologische Toleranz. Der Wurmfarne ist tetraploid mit $2n=164$ Chromosomen. Es konnte gezeigt werden, dass er aus zwei diploiden ($2n=82$) Arten hervorgegangen ist, die beide noch existieren, die allerdings in ihrer Verbreitung verglichen mit dem Wurmfarne wesentlich eingeschränkt sind.

Eine Ausgangsart ist *Dryopteris oreades* Fom. (= *D. abbreviata* (DC.) Newm.); diese ist subatlantischer, submediterraner Verbreitung, sie ist bis jetzt in der Schweiz vergeblich gesucht worden. Die zweite Ausgangsart ist *D. caucasica* (A.Br.) Fraser-Jenkins, die wie ihr Name sagt hauptsächlich im Kaukasus aber auch in anliegenden Gebieten vorkommt.

Dryopteris affinis (Lowe) Fraser-Jenkins (= *D. pseudomas* (Woll.) Holub et Pouzar, = *D. borrieri* Newm.), der Spreuschuppige Wurmfarne. Auch diese Art ist in Europa recht weit verbreitet, allerdings ist sie mehr auf atlantisches, subatlantisches Klima beschränkt und dringt nicht so weit in den Norden und ins kontinentale Europa vor wie etwa *D. filix-mas*. Ökologisch ist sie weniger tolerant, also stärker auf bestimmte Bedingungen spezialisiert. Es werden eine Reihe von Taxa unterhalb der Artstufe unterschieden (Fraser-Jenkins 1980).

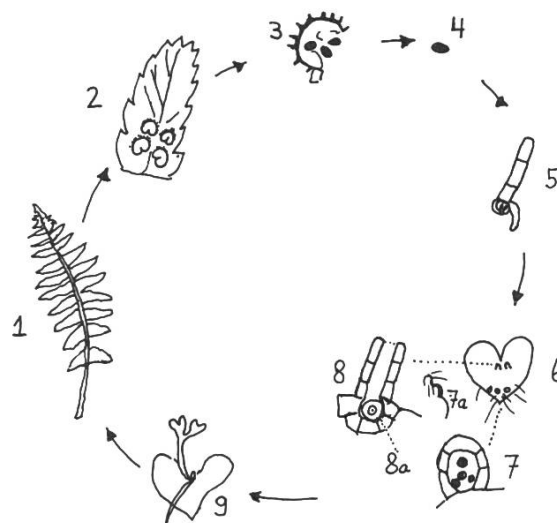
Cytotaxonomisch sind zwei Sippen zu trennen. Eine diploide mit $2n=82$ Chromosomen (subsp. *affinis*, var. *affinis*, var. *disjuncta*, var. *punctata*) und eine triploide mit $2n=123$ Chromosomen (subsp. *borrieri*, subsp. *robusta*, subsp. *stilluppensis*). Die triploide Sippe ist wesentlich variabler als die diploide.

Dryopteris × *tavelii* Rothm. Es ist dies die Kreuzung zwischen *D. filix-mas* und *D. affinis*. Zwei Cytotypen werden unterschieden, tetraploide ($2n=164$) und pentaploide ($2n=205$), die ersteren sind sehr selten. Die pentaploide Hybride findet sich in Populationen, in welchen *D. filix-mas* und triploide *D. affinis* sich mischen.

Generationswechsel sexueller und apomiktischer Arten

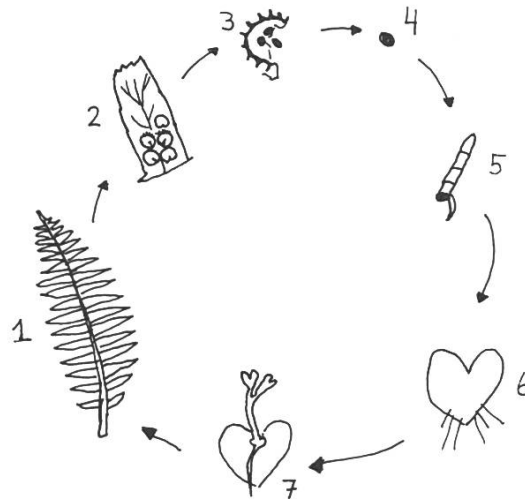
Sexuelle Arten:

D. filix-mas,
D. oreades,
D. caucasica.



- (1) Sporophyt (enthält doppelten Chromosomensatz; bei *D. filix-mas* also $2n=164$ Chromosomen)
- (2) Fiedern mit Sori (Sporangienhäufchen) und Indusium (Schleier)
- (3) Sporangium offen. Im Sporangium entstehen nach der Reduktionsteilung 64 reduzierte Sporen (mit in unserem Beispiel $n=82$ Chromosomen)
- (4) Spore, wird durch Wind verbreitet
- (5) Keimende Spore. Vorkeim im Fadenstadium (Protonema)
- (6) Reifes Prothallium mit Antheridien (7) und Archegonien (8)
- (9) Aus der Verschmelzung der Spermazelle (7a) und der Eizelle (8a) resultiert eine Zygote, die wieder 164 Chromosomen enthält; aus dieser entwickelt sich die neue Farnpflanze

Apomiktische Arten: *D. affinis*, *D. × tavelii*
 (Apomixis: Ersatz der geschlechtlichen Fortpflanzung durch einen ungeschlechtlichen Vermehrungsprozess)



- (1) Sporophyt (zum Beispiel *D. affinis* subsp. *borreri* mit $2n = 123$ Chromosomen)
- (2) Fiederchen mit Sorus und Indusien
- (3) Sporangium. Es tritt in diesem Fall keine Reduktion der Chromosomenzahl bei der Sporenbildung ein (in den allermeisten Fällen; Störungen der Sporogenese jedoch sind bis zu einem gewissen Grad vorhanden). Es entstehen meist nur 32 Sporen pro Sporangium
- (4) Unreduzierte Spore mit in unserem Beispiel 123 Chromosomen. Unreduzierte Sporen werden auch als Diplosporen bezeichnet
- (5) Fädiges Stadium des Vorkeims
- (6) Prothallium. Es entstehen keine Archegonien, höchstens unter besonderen Umständen Antheridien
- (7) Der neue Sporophyt wächst aus dem Prothalliumsgewebe heraus ohne Befruchtung (= apogam), er ist wie das Prothallium in unserem Beispiel mit 123 Chromosomen pro Zelle versehen

Versuche zur Fortpflanzungsbiologie

Zehn Pflanzen von *D. filix-mas* aus verschiedenen Regionen dienten als Sporenlieferanten. Von jeder Pflanze wurden junge Prothallien isoliert und in kleinen Schälchen weitergezogen. Mich interessierte dabei besonders, wieviele dieser Einzelprothallien fähig sein würden, Sporophyten zu erzeugen.

Zahl der Versuche: 84.
 Sporophyten entstanden bei: 74.
 Erfolg: 88 %.

Die verschiedenen Pflanzen zeigen alle die ungefähr gleiche Erfolgsquote von ca. 90 %. Bei *D. affinis* entsteht aus jeder guten Spore ein Sporophyt; es ist ja, wie wir gesehen haben, keine Befruchtung nötig, der Sporophyt entsteht apogam aus dem Prothallium.

Vergleicht man nun bei beiden Arten die Geschwindigkeit, mit welcher unter gleichen Bedingungen eine neue Sporophytgeneration entsteht, so stellt man fest, dass *D. affinis* wesentlich (einige Wochen) rascher ist als *D. filix-mas*, dies wohl auch wieder dank der Apogamie; es müssen nicht zuerst Gametangien differenziert werden, der neue Sporophyt kann direkt aus dem Prothallium herauswachsen.

Bemerkungen zur Fortpflanzungsbiologie

Bei den aus isolierten Prothallien hervorgehenden Sporophyten entstehen theoretisch auf einen Schlag vollkommen homozygote Pflanzen. Die Nachkommen einer solchen homozygoten Pflanze müssten also alle gleich aussehen und genetisch identisch sein. Man spräche in einem solchen Fall von einer Klonbildung. Es werden heute aber Möglichkeiten diskutiert, die auch bei dieser scheinbar reinen Inzucht eine gewisse genetische Variabilität bei den daraus entstehenden Generationen erlauben (Klekowski 1973). Die theoretischen Erklärungen dazu sind relativ kompliziert und die experimentellen „Beweise“ noch nicht ganz schlüssig.

In ähnlicher Weise kann man auch bei den Apomikten annehmen, die Nachkommen seien mit den Eltern identisch. Eine gewisse Möglichkeit für Rekombination von Genen musste man auch hier einräumen, wenn man den neuen Hypothesen folgen will (Klekowski 1973). Allerdings schränkt der fehlende Genaustausch (fehlende Sexualität) zwischen den Individuen diese Möglichkeit für Rekombination zusätzlich ein, sodass also die weiteren Generationen wesentlich einheitlicher wären als bei sexuellen Arten. Bei den sexuellen Arten kann die genetische Variabilität durch gelegentliche Kreuzbefruchtung wieder erhöht werden.

Vom populationsbiologischen Gesichtspunkt aus scheint eine Selbstbefruchtung, oder auch Apomixis insofern sinnvoll zu sein, als einmal erreichte, gute Kombinationen von genetischen Eigenschaften beibehalten werden und nicht durch Mischungseffekte wieder verändert werden. Auf ähnliche Weise geht der Mensch bei der Pflanzenzüchtung vor, geeignete Kulturpflanzen werden als Klone (x-fache Vielfache ein und desselben Typs) gezogen. Drastische Umweltsveränderungen allerdings wirken sich auf solch fixierte Genotypen ungünstig aus.

Die hohe Erfolgsquote bei *D. filix-mas* in der Erzeugung homozygoter Nachkommen kann allerdings auch einen anderen Grund haben. Dazu muss ich etwas weiter ausholen. *D. filix-mas* ist wie erwähnt aus *D. oreades* und *D. caucasica* entstanden. Die Entstehungsweise hat man sich folgendermassen vorzustellen. Aus den beiden diploiden Ausgangsformen entstand (und entsteht vielleicht noch immer wo beide Eltern vorkommen) ein diploider Hybride, der meist

steril ist, aber doch gelegentlich unreduzierte Sporen erzeugt. In den unreduzierten Sporen sind dann also 82 Chromosomen zu finden, in unserem Beispiel 41 von *D. oreades* und 41 von *D. caucasica*. Wenn nun eine solche Spore ein Prothallium und Gametangien produziert, so kann durch eine Selbstbefruchtung ein tetraploider Nachkomme entstehen (82 Chromosomen der Eizelle und 82 der Spermazelle = 164). Diese Pflanze besitzt dann 2×41 *oreades*- und 2×41 *caucasica*-Chromosomen. Sie ist eine normal sexuelle *D. filix-mas*. Eine solche Bildung einer in diesem Fall allotetraploiden neuen Art gelingt wohl nur, wenn die Selbstbefruchtung auf einem einzigen Prothallium funktioniert. Die Fähigkeit von *D. filix-mas*, aus Einzelprothallien Sporophyten zu bilden, dürfte also damit zusammen hängen. Da die Bildung von Diplosporen (unreduzierten Sporen) bei den diploiden Hybriden schon ein seltenes Ereignis darstellt, so ist es wohl sehr unwahrscheinlich, dass zwei solcher unreduzierter Sporen in unmittelbarer Nähe zueinander zu liegen kommen, dass also zwei unreduzierte Prothallien nebeneinander entstehen.

Sexualität der Gametophyten

Beobachtungen an individuenreichen Kulturen von *D. filix-mas* zeigen, dass nach einiger Zeit zuerst rein männliche Prothallien auftreten, die meist etwas kleiner als die am weitesten entwickelten Prothallien derselben Kultur sind. Später lassen sich auch weibliche und zwittrige Prothallien unterscheiden. Die folgenden Stichproben stammen aus verschiedenen ungefähr gleichaltrigen Kulturen

männlich	weiblich	zwittrig
89	30	16
66 %	22 %	12 %

Das Geschlecht ist aber nicht genetisch fixiert. Isoliert man Prothallien, seien es männliche oder weibliche, so erhält man nach einiger Zeit immer zwittrige.

In der Natur sind Beobachtungen dadurch erschwert, dass es nicht möglich ist, die Arten der Gattung *Dryopteris* anhand von Prothallien zu unterscheiden, immerhin kann die Gattung erkannt werden. Aus verschiedenen Proben, die aus individuenreichen Populationen stammen, sammelte ich folgende Typen

männlich	weiblich	zwittrig
93	9	45
63 %	6 %	31 %

Es zeigt sich, dass sowohl in Kulturen als auch in der Natur 78 % bis über 90 % aller gametangientragenden Prothallien Antheridien tra-

gen, verglichen damit aber nur etwa die Hälfte mit Eizellen versehen sind. Es ist also eine Art Differenzierung der Geschlechter festzustellen. Wie kommt es dazu?

Folgende Versuche erlauben, etwas mehr darüber zu erfahren. Verwendet man Erde alter Kulturen und mischt diese mit frischer Erde, stellt man fest, dass schon nach kurzer Zeit nach der Sporenaussaat – die Vorkeime sind meist noch sehr klein und wenigzellig – Antheridien differenziert werden. Ganz ähnliche Beobachtungen macht man, wenn man zu einer Sporenaussaat ein älteres Prothallium dazugibt, in der Nähe davon entstehen ebenfalls schon sehr früh Männchen. Diese Wirkung basiert auf folgendem Prinzip. Ältere, kurz vor der Archegonienbildung stehende Prothallien beginnen einen Stoff (Hormon) zu produzieren und in die Umgebung abzugeben, der die Antheridienbildung fördert. Man nennt solche Stoffe Antheridiogene. Diese Antheridiogene sind bei vielen Farnen vorhanden, bei *Athyrium* und bei *Pteridium* scheinen es die chemisch gleichen Substanzen zu sein wie bei *Dryopteris*. Es konnte gezeigt werden, dass schon kleinste Verdünnungen (etwa 1:30'000) Wirkung haben. Es scheint sich um gibberellinähnliche Substanzen zu handeln. Die Struktur des Hormons, das beim Wurmfarne produziert wird, ist allerdings noch nicht geklärt. Man kennt dagegen das Antheridiogen von *Anemia* (Schizaeaceae) (Näf 1979). Das *Anemia*-Antheridiogen zeigt aber bei *Dryopteris filix-mas* keine Wirkung.

Wie Gibberelline wirkt sich das Antheridiogen auf die Keimung aus. Erde älterer Kulturen oder fast reife Prothallien bringen die Sporen dazu, im Dunkeln zu keimen (Fig. 3). Der Kontrollversuch mit normaler Erde zeigt nur ungekeimte Sporen. Die im Dunkeln wachsenden Vorkeime bilden meist 1–2 Antheridien mit funktionsfähigen Spermatozoiden (Fig. 3). Die Protonema-Zellen sind durchsichtig, ohne Blattgrün.

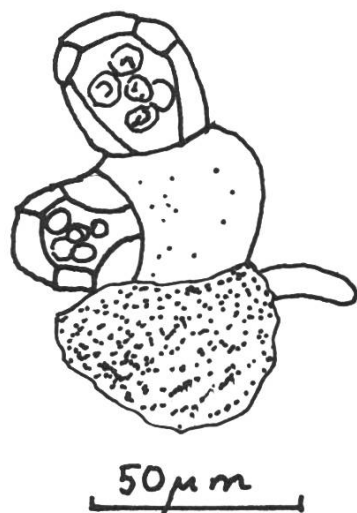


Fig. 3. Unter Antheridiogeneinfluss im Dunkeln gewachsenes Protonema von *D. filix-mas* mit 2 Antheridien.

Die Dunkelkeimung ist nicht nur etwas, was in Kulturen gesehen werden kann; ich konnte beobachten, dass auch in natürlichen Prothallien-Populationen Sporen im Erdreich auskeimten und in Form und Ausbildung den künstlich gekeimten Sporen glichen (Schneller 1979).

Sexualität bei Apomikten

In Kulturen mit vielen Individuen entstehen etwa dann, wenn die ersten Sporophyten sichtbar werden, auch kleinere männliche Prothallien. Es wird also auch hier Antheridiogen erzeugt werden, das die Antheridienbildung fördert. Allerdings scheint die Menge wesentlich geringer zu sein. Ältere Prothallien von *D. affinis* bewirken nur bei ganz wenigen Sporen Dunkelkeimung. Substrat oder Prothallien vom Wurmfarn dagegen bringen viele *D. affinis*-Sporen dazu, im Dunkeln zu keimen und Antheridien zu bilden. Auch im Licht entstehen auf altem Medium (von *D. filix-mas*) *D. affinis*-Vorkeime mit Antheridien.

Bemerkungen zur Sexualität

Die beobachtete Hormonwirkung hat vor allem in Prothallien-Populationen mit vielen Individuen auf kleiner Fläche Bedeutung. Es entstehen um eine Eizelle herum genügend Spermatozoiden, sodass die Befruchtung (vor allem wohl auch Kreuzbefruchtung) gewährleistet ist. Der Anlockungsmechanismus der Archegonien, der über Chemotaxis geschieht, wirkt sich nur auf relativ kurze Distanz aus. Es ist also „sinnvoll“, wenn genügend Antheridien gebildet werden und in unmittelbarer Nähe entstehen.

Die Hormone bewirken auch eine Art von Geschlechtsbestimmung, sie ermöglichen oder fördern sogar die Wahrscheinlichkeit für Kreuzbefruchtung, also Verschmelzung von Gameten verschiedener Individuen; dies erhöht die genetische Variabilität und die Rekombination. Als Hypothese, die wohl äusserst schwierig zu beweisen wäre, könnte man die Hormone auch als „Waffe“ im Konkurrenzkampf ansehen. Ein reifes Prothallium mit Eizellen beeinflusst die Umgebung so, dass in der Nähe keine Konkurrenz-Eizellen mehr entstehen, umsomehr aber Spermatozoiden, die es ermöglichen, dass eine der eigenen Eizellen befruchtet wird, somit also deren Gene in die nächste Generation gelangen.

Ein Antheridiogensystem bei Apomikten allerdings scheint weniger „sinnvoll“ zu sein. Apomikten brauchen ja keine Geschlechtszellen für die Vermehrung, sie könnten also auf deren Bildung verzichten. Meines Erachtens ist die Sexualität bei Apomikten ein Ueberbleibsel von sexuellen Vorfahren.

Einzig die Dunkelkeimung könnte auch bei den Apomikten von Vorteil sein. Dunkelkeimung kann als ein dem riesigen Sporenverlust entgegenwirkendes Prinzip angesehen werden, das zudem bei sexuellen Arten die Wahrscheinlichkeit für eine Befruchtung erhöht. Dank Dunkelkeimung können an günstiger Stelle sehr viele Prothallien entstehen, auch wenn die meisten Sporen durch Erde, Detritus zugedeckt sind.

Wegen der Tatsache, dass *D. affinis*-Prothallien auch Antheridien und Spermatozoiden bilden, kommt es zur Möglichkeit für Kreuzungen, wie z.B. *D. × tavelii* (*D. affinis* × *felix-mas*).

Schlussbetrachtungen

Der Vergleich zwischen der sexuellen *D. felix-mas* und der apomiktischen *D. affinis* erlaubt, einige Vor- und Nachteile der beiden Fortpflanzungsweisen zu diskutieren. Apomikten haben, wenn wir den Ideen der Populationsbiologen folgen, vor allem als Pionierpflanzen, als Neubesiedler einen grösseren Erfolg. Dies trifft bis zu einem gewissen Grad tatsächlich auch für *D. affinis* zu. An gestörten Stellen wie Lawinenkegeln (ein schönes Beispiel ist die Wilerlauri bei Erstfeld/Kt. Uri), Schuttfächern treten Vertreter dieser Art in grosser Menge auf. Vorteil der apomiktischen Farne ist einmal die rasche Sporophytbildung, die zudem ohne die doch komplizierten Befruchtungsmechanismen sexueller Arten möglich ist. Eine einzige Spore an günstiger Stelle kann als Beginn für eine individuenreiche Population genügen. Andererseits ist *D. affinis* genetisch fixiert oder doch in der genetischen Variabilität wesentlich eingeschränkt. Dies mag der Grund sein für die schwächere Konkurrenzfähigkeit der Art und für die ökologisch stärker eingeschränkte Verbreitung im Vergleich zu *D. felix-mas*.

Die durch Hormone steuerbare Antheridienbildung bei den Apomikten weist auf sexuelle Ahnen hin. Die Hormone könnten immerhin für die Dunkelkeimung eine gewisse Bedeutung beibehalten haben.

Bei der sexuellen Art *D. felix-mas* finden wir vor allem im Prothalliumstadium auch Pioniereigenschaften – isolierte Prothallien sind nämlich in den meisten Fällen, wie die Versuche zeigen, fähig, Sporophyten zu bilden –. Farnprothallien können ja allgemein als Pioniere, Neubesiedler gestörter Kleinstandorte angesehen werden. Auch bei *D. felix-mas* kann eine Spore also Ursprung einer späteren Kolonie sein. Allerdings benötigt die Befruchtung bei sexuellen Arten Bedingungen, die bei Apomikten nicht erfüllt sein müssen. Es muss genügend Wasser vorhanden sein, damit die Spermatozoiden zum Ei gelangen können. Die Reifung der Gameten muss mehr oder

weniger synchron ablaufen. Im Gegensatz zu *D. affinis* hat *D. filix-mas* die Möglichkeit, das genetische Material durch Kreuzbefruchtung zu kombinieren. Diese Kreuzbefruchtung wird durch die Hormonwirkung gefördert, indem viele eingeschlechtliche männliche Prothallien entstehen. Das Hormonsystem scheint vor allem in etablierten Farn-Populationen, die genügend Sporen produzieren, zum Zuge zu kommen. *D. filix-mas* ist ökologisch wesentlich anpassungsfähiger und konkurrenzfähiger, was ja auch aus der gesamteuropäischen Verbreitung zu sehen ist. Diese grössere Anpassungsfähigkeit scheint eine wesentlich grössere genetische Variabilität als Hintergrund zu haben.

LITERATUR

- Fraser-Jenkins C.R. 1980. *Dryopteris affinis*: a new treatment for a complex species in the European pteridophyte flora. *Willdenowia* 10: 107–115.
- Fraser-Jenkins C.R. and Corley H.V. 1972. *Dryopteris caucasica* – an ancestral diploid in the Male Fern aggregate. *Brit. Fern Gaz.* 10: 221–231.
- Klekowski E.J. 1973. Sexual and subsexual systems in homosporous pteridophytes: a new hypothesis. *Amer. J. Bot.* 60: 535–544.
- Näf U. 1977. Antheridiogens and antheridial development, in: Dyer A.F. ed. *The experimental biology of ferns*. Academic Press, London. 435–470.
- Schneller J.J. 1979. Biosystematic investigations on the Lady Fern. *Pl. Syst. Evol.* 132: 255–277.

Farne am Südfuss der Julischen Alpen

Hans Böppler, Am Wall 17, D-5962 Drolshagen.

Die ersten Tage im August 1980 führte uns unser Urlaub nach Bovec, am Fusse des 2585 m hohen Kanin in den Julischen Alpen, NW-Slowenien. Eine Publikation von H. Vitalis (*Stille Tage im Soča Tal*. Kosmos 3/1980: 202) gab uns dazu die Anregung. Ausführliche Arbeiten von Frau Prof. Dr. A. Piskernik (publ. in: *Naturschutz und Naturpark*, 1964, Heft 34) gewährten uns einen guten Ueberblick über die botanischen Besonderheiten dieses Gebietes.