

# **x *Asplenoceterach barrancense* Bennert et Meyer (Aspleniaceae, Pteridophyta) : Neufunde und cytologische Untersuchungen**

Autor(en): **Rasbach, Helga / Rasbach, Kurt / Bennert, H. Wilfried**

Objektyp: **Article**

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

Band (Jahr): - **(1987)**

Heft 17

PDF erstellt am: **16.08.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-1002174>

## **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.

# × *Asplenoceterach barrancense* Bennert et Meyer (Aspleniaceae, Pteridophyta) – Neufunde und cytologische Untersuchungen

Helga Rasbach, Kurt Rasbach, Dätscherstrasse 23, D-7804 Glottertal,  
und H. Wilfried Bennert, Spezielle Botanik, Ruhr-Universität  
Bochum, Universitätsstrasse 150, D-4630 Bochum 1

Herrn Prof. Dr. T. Reichstein zu seinem 90. Geburtstag gewidmet

## Abstract

A report is given on the rediscovery of × *Asplenoceterach barrancense* Bennert et Meyer near Sóller, Mallorca, and its cytology. It is a tetraploid plant and shows a varying number of bivalents (28–35) and univalents (74–88) at meiosis. This cytological result is in full agreement with the original interpretation given by BENNERT & MEYER (1972) on morphological grounds; they claimed that × *Asplenoceterach barrancense* represents an intergeneric hybrid, with the endemic *Asplenium majoricum* and *Ceterach officinarum* subsp. *officinarum* being its parents. The high number of bivalents formed at meiosis indicates that *Ceterach officinarum* subsp. *officinarum* is most probably of autotetraploid origin.

## Einführung

Die Familie der Aspleniaceae umfasst in Europa die Gattungen *Asplenium*, *Ceterach*, *Phyllitis*, *Phyllitopsis* und *Pleurosorus* (TUTIN et al. 1964, JALAS & SUOMINEN 1972, REICHSTEIN 1981 u. a.). Alle Arten dieser Gattungen zeichnen sich u. a. dadurch aus, dass sie dieselbe Chromosomengrundzahl, nämlich  $x = 36$ , aufweisen. Die Gattung *Asplenium* ist in Europa, aber auch weltweit, die artenreichste innerhalb der Familie und durch das Auftreten zahlreicher interspezifischer Hybriden gekennzeichnet (REICHSTEIN 1981).

Solche Bastarde sind unter verschiedenen Gesichtspunkten von Interesse: Sie haben oftmals eine eng begrenzte Verbreitung und stellen

ausgesprochene Seltenheiten dar, die nur in Einzelexemplaren gefunden wurden. Auch morphologisch weisen sie häufig Besonderheiten auf. Ihrer Cytologie aber, insbesondere der Chromosomenzahl und dem Paarungsverhalten der Chromosomen während der Meiose, kommt besondere Bedeutung zu. In vielen Fällen lassen diese cytologischen Merkmale nicht nur Rückschlüsse auf die mutmasslichen Ausgangsarten zu, sondern ermöglichen unter Umständen auch Aussagen über eine Verwandtschaft der Elternarten.

In der Natur sind ausser Hybriden zwischen Arten einer Gattung auch solche zwischen Arten aus verschiedenen Gattungen gefunden worden. Solche sog. Gattungsbastarde (intergenerische Hybriden) sind bisher bekannt zwischen Arten der Gattungen *Asplenium* und *Ceterach* sowie zwischen *Asplenium* und *Phyllitis* (MEYER 1957; VIDA 1960, 1970; GIRARD & LOVIS 1968; LOVIS & VIDA 1969; REICHSTEIN 1981). In diesem Zusammenhang sollte auch *Phyllitopsis hybrida* (= *Phyllitis hybrida*) erwähnt werden, eine in der gesamten europäischen Farnflora einzigartige und besonders eigentümliche Art, die ihre Entstehung einem Bastard zwischen den Gattungen *Ceterach* und *Phyllitis* verdankt. Der ursprüngliche, diploide Bastard (*Ceterach officinarum* subsp. *bivalens* × *Phyllitis sagittata*) konnte zwar in der Natur bisher nicht gefunden, wohl aber künstlich erzeugt werden (VIDA 1965). *Phyllitopsis hybrida* muss daraus durch Chromosomenverdoppelung entstanden sein und wurde so zu einer sich normal fortpflanzenden eigenständigen allotetraploiden Art; im Experiment konnte dieser Vorgang nachvollzogen werden (VIDA 1973). Auch bei der auf Korsika gefundenen und als *Asplenium* × *dutartrei* Berthet (BERTHET 1981) beschriebenen Hybride handelt es sich um einen Gattungsbastard zwischen den Gattungen *Ceterach* und *Phyllitis*. Diese Pflanze war steril, und BERTHET (1981) vermutet, dass sie aus einer Kreuzung zwischen *Ceterach officinarum* subsp. *officinarum* (tetraploid) und *Phyllitis sagittata* (diploid) entstanden ist; die Cytologie dieser bemerkenswerten Hybride ist leider nicht geprüft worden. Einen Bastard zwischen den Gattungen *Asplenium* und *Pleurosorus* hat LOVIS (1973) künstlich hergestellt.

In unserem Zusammenhang interessieren die Bastarde zwischen den Gattungen *Asplenium* und *Ceterach*, für die, wie in solchen Fällen üblich, ein eigener Hybridgattungsname geprägt wurde, der sich aus den Namen der Elterngattungen zusammensetzt und mit einem vorangestellten Kreuz versehen ist. Die Hybridgattung heisst in unserem Fall × *Asplenoceterach* D. E. Meyer (MEYER 1957).

## *Die Hybridgattung × Asplenoceterach*

Bisher sind in Europa zwei verschiedene Bastarde gefunden worden, die zur Hybridgattung × *Asplenoceterach* gehören. Im Jahre 1956 gelang D. E. Meyer im Kaiserstuhl/Baden der Fund von × *Asplenoceterach badense* D. E. Meyer (MEYER 1957). Dieses Vorkommen ist infolge von Baumassnahmen inzwischen wieder erloschen. Die Chromosomenzählung in den Wurzelspitzen dieser Hybride ergab eine Zahl von  $2n = 144$ , die Pflanze war also tetraploid. Die Meiose wurde nicht untersucht. Aus der Chromosomenzahl liess sich schliessen, dass auch die Eltern tetraploid sein müssten. Nach sorgfältigem Studium der Morphologie und aufgrund der am Wuchsort vorkommenden Farnarten kam Meyer zu dem Ergebnis, dass es sich bei den Eltern um das tetraploide *Asplenium ruta-muraria* und das ebenfalls tetraploide *Ceterach officinarum* handeln müsse. Die Wedel der Hybride waren auffällig unregelmässig gestaltet und zeigten Merkmale der beiden mutmasslichen Elternarten. Meyer fand eine zweite Pflanze von × *Asplenoceterach badense* an einer Gartenmauer in Bôle bei Neuchâtel/Schweiz (MEYER 1959, p. 46); von ihr wurden weder Angaben über die Chromosomenzahl noch eine Abbildung publiziert.

Die zweite aus der Natur bekannt gewordene Hybride zwischen den Gattungen *Asplenium* und *Ceterach* wurde auf der Insel Mallorca gefunden und als × *Asplenoceterach barrancense* Bennert et Meyer beschrieben (BENNERT & MEYER 1972). Benannt wurde die Hybride nach ihrem Fundort, einer grossen Bachschlucht des Torrent d'es Barranc östlich von Sóller. Da die Pflanze, nachdem sie in Kultur genommen worden war, einging, konnten keine cytologischen Untersuchungen durchgeführt werden; die Chromosomenzahl blieb zunächst unbekannt. BENNERT & MEYER (1972) mussten sich daher bei der von ihnen gegebenen Deutung der Entstehung dieses Bastards weitgehend auf morphologische und anatomische Merkmale stützen. Einige auffällige Besonderheiten, so vor allem die der Rhachis breit ansitzenden, ungestielten Fiedern sowie die Ausbildung eines deutlichen, wenn auch dünnen Schuppenkleides auf der Wedelunterseite, konnten nur durch die Annahme erklärt werden, dass *Ceterach officinarum* eine der beiden Elternarten darstellt. Auch die Ausprägung der Blattnervatur und die Anatomie der Spreuschuppen liessen einen deutlichen Einfluss von *Ceterach officinarum* erkennen. Unter Berücksichtigung aller in der Umgebung des Gattungsbastardes wachsenden Farnarten ermittelten BENNERT & MEYER (1972) als zweite Elternart *Asplenium majori-*

*cum*. Neben anderen Merkmalen sprach dafür vor allem die Grünfärbung der Rhachis und des Wedelstiels. Die Hybride, die 1971 in einem einzigen Exemplar gefunden wurde, wuchs an einer alten Stützmauer eines Olivenhaines. Diese Stützmauern bieten reichlich Möglichkeiten zur Besiedlung durch Felsspaltenbewohner wie *Ceterach officinarum*, *Asplenium petrarchae*, *Asplenium trichomanes* und *Asplenium majoricum*. Letztere ist eine auf Mallorca endemische Art, die selbst auf dieser Insel nur ein ziemlich kleines Verbreitungsgebiet mit Schwerpunkt bei Sóller besitzt (JAQUOTOT & ORELL 1968).

Der Vollständigkeit halber sei erwähnt, dass auch ein bereits 1852 von C. Bolle auf der Insel La Palma (Kanarische Inseln) gesammelter Farn, der von ihm als *Asplenium newmani* C. Bolle beschrieben wurde, offenbar einen Gattungsbastard darstellt. MEYER (1968, 1969) interpretiert diese Pflanze als eine Hybride zwischen *Asplenium anceps* und *Ceterach aureum* und benennt sie neu als  $\times$  *Asplenoceterach newmani* (Bolle) D. E. Meyer. Es sei dahingestellt, ob tatsächlich die genannten Arten als Eltern beteiligt waren (vgl. auch LOVIS 1973, p. 221); die Diagnose von Meyer, dass es sich um einen Gattungsbastard zwischen *Asplenium* und *Ceterach* handelt, dürfte jedoch zutreffend sein. Weitere intergenerische Bastarde dieser Gattungskombination sind ausserhalb von Europa offensichtlich nicht bekannt geworden (vgl. KNOBLOCH 1976, KNOBLOCH et al. 1984).

### *Neuere Funde von $\times$ Asplenoceterach barrancense*

Nach dem Erstfund im Jahre 1971 wurde  $\times$  *Asplenoceterach barrancense* längere Zeit nicht mehr beobachtet. Offenbar in der Nähe des locus classicus entdeckte Herr Dr. H. Diekjobst, Iserlohn, im Jahre 1983 eine weitere Pflanze (DIEKJOBST, mdl. Mitteilung). Der Vergleich mit dem in Berlin aufbewahrten Typusmaterial von  $\times$  *Asplenoceterach barrancense* bestätigte die Zugehörigkeit zu dieser Bastardsippe.

Anlässlich einer Exkursion, die von den Autoren der vorliegenden Arbeit im Herbst 1986 nach Mallorca durchgeführt wurde und die in erster Linie dem Studium einer neuen *Asplenium*-Hybride (*Asplenium*  $\times$  *reichsteinii*, vgl. BENNERT et al. 1987) diente, konnten am 14. 10. 1986 zwei weitere Exemplare von  $\times$  *Asplenoceterach barrancense* gefunden werden (Ras-543, jetzt in Kultur bei Prof. T. Reichstein, Basel, als TR-6542 und Ras-563, in Kultur in Basel als TR-6543). Beide



Abb. 1. × *Asplenoceterach barrancense* am Standort auf Mallorca (Ras-563). Oben im Bild eine Pflanze von *Ceterach officinarum*. Foto: Rasbach.

Pflanzen wuchsen zwischen den vermuteten Elternarten an Stützmauern von Olivenhainen oberhalb des Torrent d'es Barranc bei Biniaraix unweit Sóller, in der gleichen Region, in der auch 1971 die erste Pflanze von × *Asplenoceterach barrancense* gefunden wurde. Eine der Pflanzen

wuchs bei ca. 160 m, die andere bei ca. 220 m Höhe, beide in etwa nordexponierter Lage. In ihrer Morphologie entsprachen die Pflanzen dem Erstfund von 1971. In den der Exkursion vorangegangenen Wochen waren auf Mallorca ungewöhnlich hohe Niederschläge gefallen, so dass die Farne in sehr guter Verfassung waren; sowohl Wedel mit reifen Sporen als auch frisch ausgetriebene Wedel waren vorhanden.

Ein weiteres, allerdings sehr kleines Exemplar dieses Gattungsbastardes wurde von Herrn T. Rebassa, Sóller, gefunden, der einen Wedel

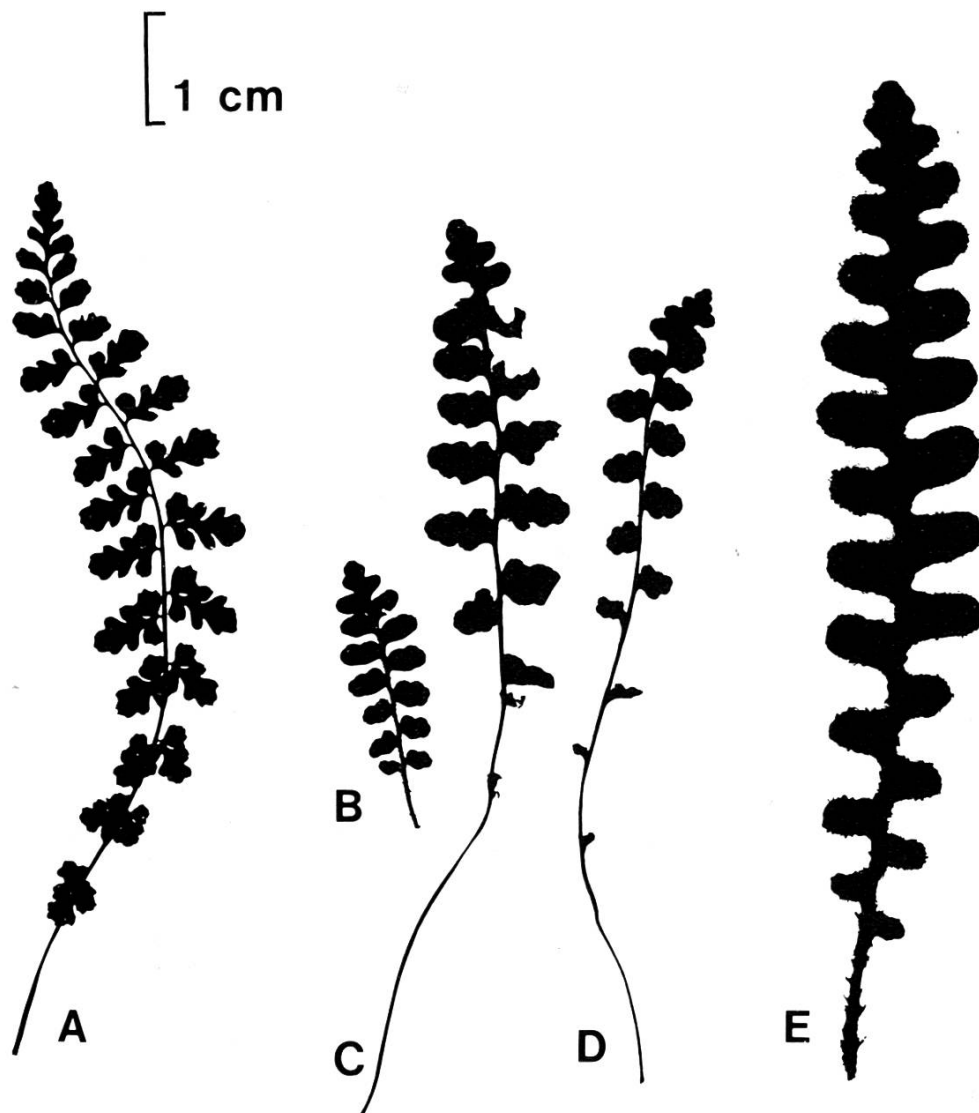


Abb. 2: Silhouetten von Wedeln von  $\times$  *Asplenoceterach barrancense* (B-D) und seinen Elternarten. A: *Asplenium majoricum*; bei Sóller, Mallorca; WB 167/71. B-D:  $\times$  *Asplenoceterach barrancense*; Biniarix bei Sóller, Mallorca; B: Ras-563, C: Ras-543, D: 24. 3. 1983, leg.: H. Diekjobst (in Herbar WB). E: *Ceterach officinarum*; bei Sóller, Mallorca; WB 8/71.

davon im Dezember 1986 zur Ansicht sandte. Die Zugehörigkeit zu  $\times$  *Asplenoceterach barrancense* war eindeutig. Dieser Beleg stammte von einer Pflanze, die an einer Olivenhainmauer oberhalb des Friedhofes von Sóller wuchs und damit aus einer etwas anderen Region als die übrigen hier beschriebenen Funde. Dies zeigt, dass der Gattungsbastard zwar sehr selten ist, sich aber grundsätzlich überall dort bilden kann, wo auch die Elternarten vorkommen.

Da vielen Lesern der «Farnblätter» die Originalarbeit über  $\times$  *Asplenoceterach barrancense* von BENNERT & MEYER (1972), in der sowohl eine Fotografie der Hybride als auch Einzelwedel abgebildet sind, nicht ohne weiteres zugänglich ist, geben wir hier ein Standortfoto (Abb. 1) sowie Silhouetten von Einzelwedeln (Abb. 2) wieder, die auf Mallorca gesammelt wurden.

### *Erläuterungen zur Cytologie der Elternarten von $\times$ *Asplenoceterach barrancense**

Um die Interpretation des Chromosomenbildes, das  $\times$  *Asplenoceterach barrancense* in der Meiose zeigt (s. das folgende Kapitel), und die darauf aufbauende Deutung der Entstehung dieser Hybride besser verständlich zu machen, seien zunächst die cytologischen Verhältnisse der beiden mutmasslichen Elternarten erläutert. Wir verwenden dafür sog. Genomformeln.

In jeder Zelle des Sporophyten (d. h. der eigentlichen Farnpflanze) sind bei einer tetraploiden *Asplenium*- und *Ceterach*-Art 144 Chromosomen vorhanden,  $2n = 144$ . Diese Chromosomen liegen in zwei homologen (oder fast homologen) Sätzen, den Genomen, vor, wobei je ein Genom von den Elternpflanzen stammt. *Asplenium majoricum* Litar-dière ist eine allotetraploide Art; sie stammt von zwei diploiden Arten ab, nämlich von *Asplenium fontanum* (L.) Bernh. mit der Genomformel FoFo und von *Asplenium petrarchae* (Guérin) DC. subsp. *bivalens* (Meyer) Lovis et Reichstein mit der Genomformel PePe. *Asplenium majoricum* enthält infolgedessen im Sporophyten die Genome FoFo-PePe (SLEEP 1967, 1983; LOVIS & REICHSTEIN 1969; LOVIS et al. 1969). Während der Sporenbildung findet eine Reduktionsteilung (Miose) statt, bei der in komplizierten Vorgängen einerseits die Chromosomenzahl reduziert wird, andererseits das Erbgut der Elternpflan-



zen mehr oder weniger unverändert in die Sporen übergeht. Es ordnen sich dabei die Chromosomen so an, dass sich jeweils ein väterliches mit dem entsprechenden mütterlichen (dem homologen) Chromosom zu einem Paar (einem Bivalenten) zusammenlegt; im Fall von *A. majoricum* sind dies 72 Paare,  $n = 72$ . In bestimmten Stadien der Meiose, der Diakinese und Metaphase I, sind die Chromosomen in den Sporenmutterzellen dann besonders gut zu erkennen und zu zählen. Im weiteren Verlauf der Meiose werden die Paare wieder getrennt und die Hälften der Bivalenten gegen den Rand der Zelle transportiert. Es bilden sich zwei Gruppen von Chromosomen, die in statistischer Verteilung das väterliche und mütterliche Erbmateriale enthalten. Es schließt sich eine zweite Reifeteilung an, die wie eine normale Zellteilung (Mitose) verläuft, und es entwickeln sich Sporen mit reduzierter Chromosomenzahl, in unserem Fall mit 72 Einzelchromosomen und der Genomformel FoPe.

Der Vorgang der Sporenbildung bei *Ceterach officinarum* läuft im Prinzip genauso ab, nur handelt es sich bei dieser Art nicht um eine allo-, sondern um eine autopolyploide Sippe (VIDA 1963, 1965). Man nimmt an, dass sich durch besondere Vorgänge in der Meiose zu einem Zeitpunkt, den wir nicht kennen, aus einer diploiden Sippe von *Ceterach officinarum* (Genomformel CeCe) eine tetraploide gebildet hat, der man die Genomformel CeCeCe'Ce' geben kann; der Sporophyt enthält also vier gleiche (oder fast gleiche) Genome. Das Auffinden der triploiden Hybride *Ceterach* × *mantoniae* Váróczy et Vida (= *Ceterach officinarum* subsp. *bivalens* × *C. officinarum* subsp. *officinarum*) (VIDA 1963) und deren cytologische Untersuchung lieferten einen guten Beweis für die autotetraploide Natur des vierwertigen *Ceterach officinarum*. Die Hybride zeigt in der Meiose 5 Trivalente, 35 Bivalente und 23 Univalente, ein Resultat, welches für eine weitgehende Homologie der Chromosomen spricht.

Aus dem bisher Gesagten lässt sich ableiten, welches cytologische Bild zu erwarten ist, wenn sich *Asplenium majoricum* und tetraploides *Ceterach officinarum* miteinander kreuzen. In der dann entstehenden Hybride vereinigen sich die Genome FoPe mit den Genomen CeCe'. Letztere sind homolog (oder fast homolog) und sollten in der Meiose ca. 36 Paare bilden. Die Chromosomen der beiden Genome FoPe dagegen finden keinen homologen Partner und sollten infolgedessen als ungepaarte Einzelchromosomen (Univalente) vorliegen. Dies ist auch der Grund, weshalb die Sporenbildung nicht normal ablaufen kann und sich abortierte Sporen entwickeln.

## Die Cytologie von $\times$ *Asplenoceterach barrancense*

Bereits im Gelände konnte Material von  $\times$  *Asplenoceterach barrancense* für Chromosomenuntersuchungen fixiert werden; die Pflanzen hatten, wie schon erwähnt, im Oktober 1986 neue Wedel gebildet. In kleinen Glasröhrchen wurden Wedelteile mit unreifen Sporangien in

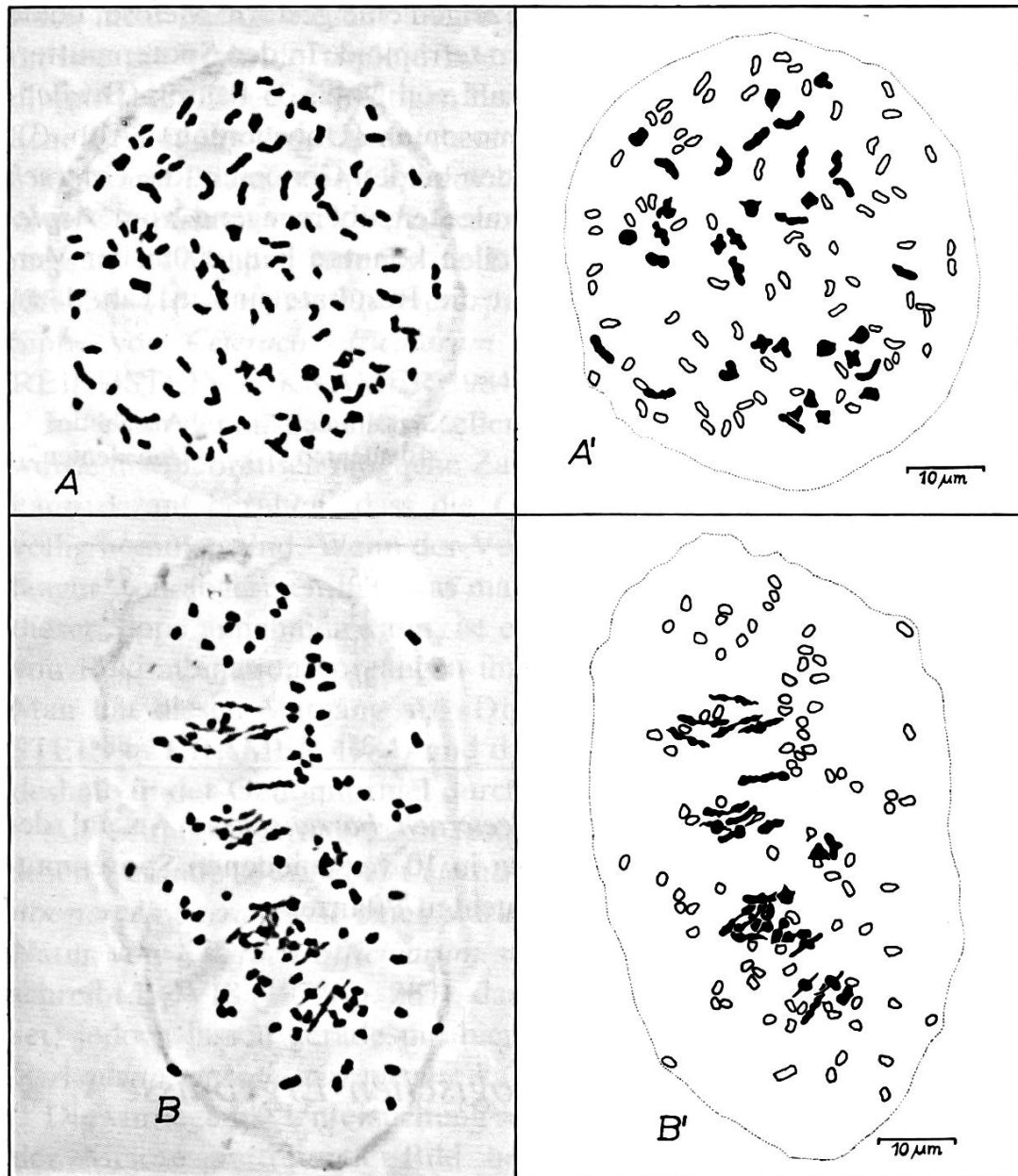


Abb. 3: Cytologie von  $\times$  *Asplenoceterach barrancense*. A: Ras-543; Foto von Sporenmutterzelle in der Meiose mit  $n = 35^{II}$  und  $74^I$ ; A': erläuterndes Diagramm. B: Ras-563; Foto von Sporenmutterzelle in der Meiose mit  $n = 28^{II}$  und  $88^I$ ; B': erläuterndes Diagramm. Bivalente schwarz, Univalente im Umriss. Präp. und Foto: H. R.

einem frisch hergestellten Gemisch aus Eisessig und absolutem Alkohol im Verhältnis 1:3 fixiert. Die Lösung wurde nach 24 Stunden erneuert und nach drei Tagen durch 70%igen Alkohol ersetzt. Sobald als möglich wurden die Fixierungen bei etwa  $-18^{\circ}\text{C}$  gelagert und so bis zur Untersuchung aufbewahrt. Die Präparation der Sporenmutterzellen erfolgte nach der klassischen Methode, bei der mit Karmin-Essigsäure angefärbt wird und die Zellen mit den Chromosomen in einem Quetschpräparat ausgebreitet werden (MANTON 1950).

Die beiden untersuchten Pflanzen zeigen eine gestörte Meiose, beide besitzen 144 Chromosomen, sind also tetraploid. In den Sporenmutterzellen findet sich eine wechselnde Zahl von 28 bis 35 Paaren (Bivalenten) und 74 bis 88 einzelnen Chromosomen (Univalenten) (Abb. 3). Dabei stammen die Bivalenten von den beiden Genomen, die *Ceterach* beigesteuert hat (CeCe'), die Univalenten überwiegend vom *Asplenium*-Elter (FoPe). Insgesamt 10 Zellen konnten bei 1000facher Vergrößerung genau analysiert werden; die Resultate sind in Tab. 1 zusammengefasst.

Sammelnummer der Pflanze	Anzahl der Zellen mit entsprechender Chromosomen- verteilung	Anzahl der Bivalenten	Anzahl der Univalenten
Ras-543	1	35	74
	2	34	76
	3	31	82
	3	28	88
Ras-563	1	28	88

Tab. 1. Cytologie von  $\times$  *Asplenoceterach barrancense*; Anzahl der Bivalenten und Univalenten in 10 verschiedenen Sporenmutterzellen der beiden untersuchten Pflanzen.

### *Diskussion der cytologischen Ergebnisse*

Die Deutung von BENNERT & MEYER (1972), dass es sich bei  $\times$  *Asplenoceterach barrancense* um eine Hybride zwischen *Asplenium majoricum* und *Ceterach officinarum* subsp. *officinarum* handelt, wird durch die vorliegenden cytologischen Ergebnisse bestätigt. Keine der

theoretisch möglichen Kreuzungskombinationen zwischen Sippen von *Asplenium* und *Ceterach*, die bei Berücksichtigung aller am Fundort der Hybride vorkommenden *Asplenium*-Arten denkbar sind, würde das gleiche cytologische Bild wie bei den hier untersuchten Pflanzen ergeben, ganz abgesehen von den morphologischen Merkmalen. Dies gilt auch dann, wenn man in Betracht zieht, dass diploides *Ceterach officinarum* subsp. *bivalens* und diploides *Asplenium petrarcae* subsp. *bivalens* vorkommen könnten (beide Sippen sind jedoch bis heute auf Mallorca nicht nachgewiesen). Wäre eine solche diploide Sippe beteiligt, müsste die Hybride triploid oder, falls beide Eltern diploid wären, diploid sein. Einen endgültigen Beweis könnte allerdings nur die künstliche Erzeugung des Bastards aus seinen Elternarten liefern.

Bei einer Pflanze von *Ceterach officinarum*, die in der Nachbarschaft von  $\times$  *Asplenoceterach barrancense* wuchs, wurden die Sporen ausgemessen; es ergaben sich für die Länge des Exospors folgende Werte: (35–)38–41(–45)  $\mu\text{m}$ . Dies entspricht genau der für die tetraploide Sippe von *Ceterach officinarum* zu erwartenden Sporenlänge (vgl. REICHSTEIN in KRAMER 1984).

In keiner der ausgezählten Zellen von  $\times$  *Asplenoceterach barrancense* wurde die theoretisch mögliche Zahl von 36 Bivalenten gefunden. Dies kann darauf beruhen, dass die *Ceterach*-Genome  $\text{CeCe}'$  nicht mehr völlig homolog sind. Wenn der Vorgang der Polyploidisierung sich vor langer Zeit abgespielt hat, was man angesichts der weiten Verbreitung dieser Sippe annehmen kann, ist es möglich, dass die Genome infolge von Rekombinationsvorgängen ihre volle Homologie verloren haben. Man hat diesen Vorgang als «Diploidisierung» bezeichnet (REICHSTEIN in KRAMER 1984) und drückt die Unterschiede der Genome deshalb in der Genomformel durch die Schreibweise  $\text{CeCeCe}'\text{Ce}'$  aus.

Als Schlussfolgerung kann festgehalten werden, dass die cytologischen Befunde sowohl bei *Ceterach*  $\times$  *mantoniae* als auch bei  $\times$  *Asplenoceterach barrancense* einen starken Verdacht auf die autotetraploide Natur von *Ceterach officinarum* subsp. *officinarum* begründen. Zwar schreibt LOVIS (1977, p. 363), dass dies noch nicht schlüssig bewiesen sei; jedoch lassen gerade die hier mitgeteilten neuen Ergebnisse bei  $\times$  *Asplenoceterach barrancense* kaum eine andere Deutung zu.

Die vorliegende Untersuchung schildert zum ersten Mal das während der Meiose auftretende Bild bei einer Sippe der Hybridgattung  $\times$  *Asplenoceterach*. Für zusätzliche Informationen über die Cytologie solcher bemerkenswerten Pflanzen wäre es wünschenswert, weitere Hybriden dieser Gattungskombination unter Beteiligung anderer *Asplenium*-Arten zu finden und untersuchen zu können. Vielleicht

kann diese Arbeit auch dazu anregen, an Orten mit gemischten Populationen von *Asplenium*- und *Ceterach*-Sippen intensiver nach Hybriden zu suchen.

## *Asplenium majoricum* und seine Hybriden

Mit den hier geschilderten Untersuchungen sind nunmehr alle 4 bekannten Hybriden, an denen *Asplenium majoricum* beteiligt ist, cytologisch bearbeitet. Abb. 4 gibt einen Überblick über diese Hybriden, die beteiligten Arten sowie ihre Ploidiestufen und Genomformeln

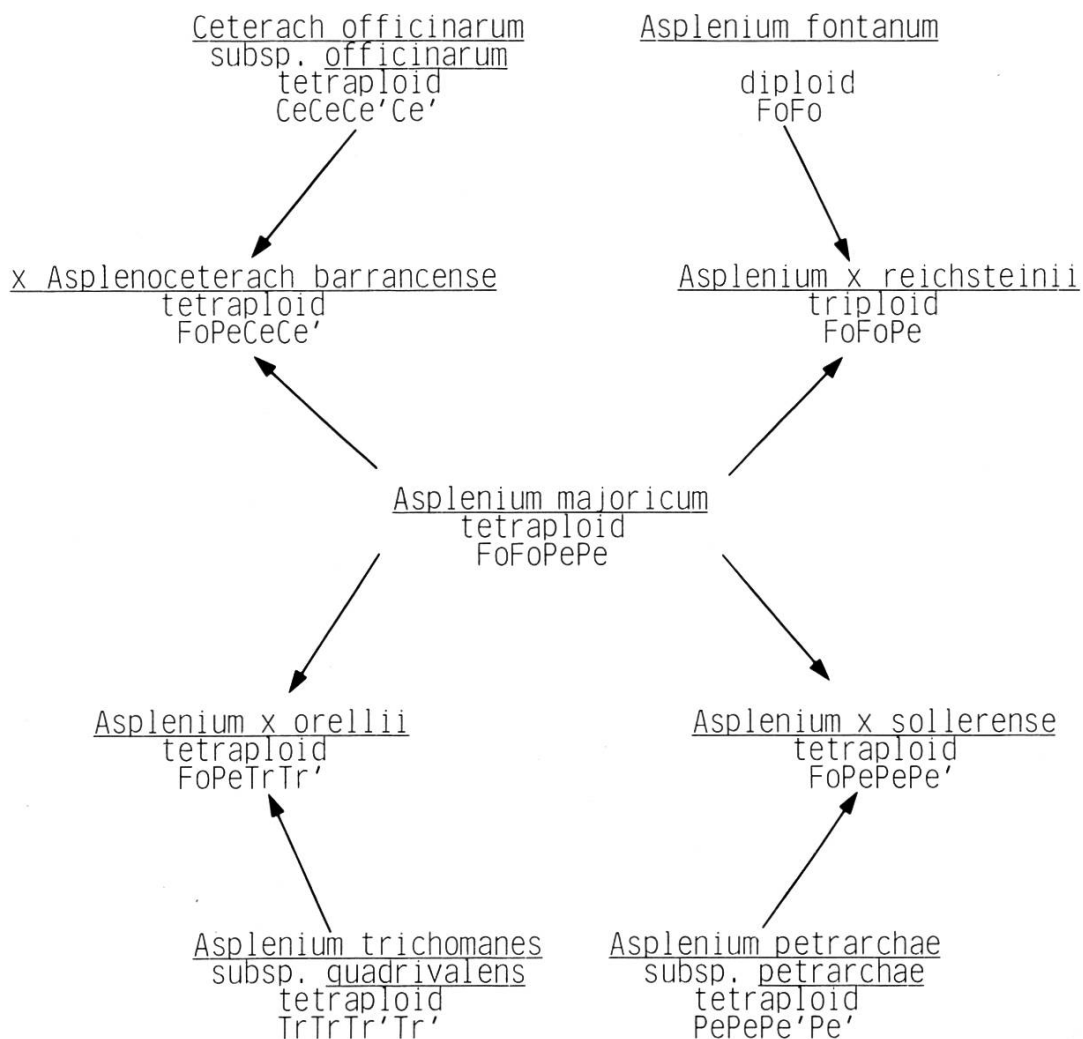


Abb. 4. Übersicht über die 4 bisher bekannten Bastarde, an denen *Asplenium majoricum* beteiligt ist; es sind die jeweiligen Ploidiestufen und Genomformeln angegeben (siehe hierzu insbesondere REICHSTEIN 1981).

(LOVIS & REICHSTEIN 1969, LOVIS et al. 1969, BENNERT & MEYER 1972, BENNERT et al. 1987). Auffällig ist die Neigung von *Asplenium majoricum*, mit fast allen Aspleniaceen-Arten, mit denen es auf Mallorca vergesellschaftet ist, Hybriden zu bilden. Dies steht ganz im Gegensatz zu dem Verhalten seiner Ausgangssippen; von *Asplenium petrarchae* subsp. *bivalens* sind überhaupt keine, von *Asplenium fontanum* nur 2 gesicherte Bastarde bekannt und dies, obwohl zumindest letztere Art wesentlich weiter verbreitet ist als *Asplenium majoricum* selbst.

## *Danksagung*

Wir danken Herrn Dr. H. Diekjobst, Iserlohn, für die Überlassung eines von ihm im Jahre 1983 gesammelten Wedels von  $\times$  *Asplenoceterach barrancense* sowie Frau I. Künzel, Bochum, für die Anfertigung des Silhouetten-Fotos.

## *LITERATUR*

- BENNERT, H. W. & D. E. MEYER 1972. Der Gattungsbastard  $\times$  *Asplenoceterach barrancense* hybr. nov. (*Asplenium majoricum* Lit.  $\times$  *Ceterach officinarum* Lam. et DC.). Willdenowia 6: 461–470.
- BENNERT, H. W., H. RASBACH & K. RASBACH 1987. *Asplenium*  $\times$  *reichsteinii* (= *Asplenium fontanum*  $\times$  *A. majoricum*; Aspleniaceae, Pteridophyta), a new endemic fern hybrid from Mallorca, Balearic Islands. Fern Gaz. Im Druck.
- BERTHET, P. 1981. Un nouvel hybride d'*Asplenium*: *A.*  $\times$  *dutartrei* (fougères). Bull. mens. Soc. Linn. Lyon 50: 250–253.
- GIRARD, P. J. & J. D. LOVIS 1968. The rediscovery of  $\times$  *Asplenophyllitis microdon*, with a report on its cytogenetics. Brit. Fern Gaz. 10: 1–8.
- JALAS, J. & J. SUOMINEN (Eds.) 1972. Atlas Florae Europaeae. 1. Pteridophyta (Psilotaceae to Azollaceae). 121 Seiten. The Committee for Mapping the Flora of Europe and Societas Biologica Fennica Vanamo, Helsinki.
- JAQUOTOT, M. C. & J. ORELL 1968. *Asplenium majoricum* R. Litardière; su area de expansion en la sierra norte de Mallorca. Collectanea Bot. 7: 559–571.
- KNOBLOCH, I. W. 1976. Pteridophyte hybrids. Publ. Museum Michigan State University, Biol. Ser. 5: 273–352.
- KNOBLOCH, I. W., M. GIBBY & C. FRASER-JENKINS 1984. Recent advances in our knowledge of pteridophyte hybrids. Taxon 33: 256–270.
- LOVIS, J. D. 1973. A biosystematic approach to phylogenetic problems and its application to the Aspleniaceae. In: JERMY, A. C., J. A. CRABBE & B. A. THO-

- MAS (Eds.), The Phylogeny and Classification of the Ferns. Bot. J. Linn. Soc. 67, Suppl. No. 1, 211–228.
- LOVIS, J. D. 1977. Evolutionary patterns and processes in ferns. Adv. Bot. Res. 4: 229–415.
- LOVIS, J. D. & T. REICHSTEIN 1969. Der Farnbastard *Asplenium* × *orellii* hybr. nov. = *Asplenium majoricum* Litard. × *A. trichomanes* L. subsp. *quadrivalens* D.E. Meyer und die Abstammung von *A. majoricum*. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 79: 335–345.
- LOVIS, J. D. & G. VIDA 1969. The resynthesis and cytogenetic investigation of × *Asplenophyllitis microdon* and × *A. jacksonii*. Brit. Fern Gaz. 10: 53–67.
- LOVIS, J. D., A. SLEEP & T. REICHSTEIN 1969: Der Farnbastard *Asplenium* × *sollerense* hybr. nov. = *Asplenium majoricum* Litard. × *A. petrarchae* (Guérin) DC. subsp. *petrarchae*. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 79: 369–376.
- MANTON, I. 1950. Problems of cytology and evolution in the Pteridophyta. 316 Seiten. Cambridge University Press, Cambridge.
- MEYER, D.E. 1957. Zur Zytologie der Asplenien Mitteleuropas (I–XV). Ber. Deutsch. Bot. Ges. 70: 57–66.
- MEYER, D. E. 1959. Zur Zytologie der Asplenien Mitteleuropas (XXI–XXIII). Ber. Deutsch. Bot. Ges. 72: 37–48.
- MEYER, D. E. 1968. Über neue und seltene Asplenien Europas. 5. Mitteilung. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 81: 92–106.
- MEYER, D. E. 1969. *Asplenium newmani* Bolle von den Kanarischen Inseln ist ein × *Asplenoceterach*. Willdenowia 5: 221–229.
- REICHSTEIN, T. 1981: Hybrids in European Aspleniaceae (Pteridophyta). Bot. Helv. 91: 89–139.
- REICHSTEIN, T. 1984. Aspleniaceae. In: KRAMER K. U. (Hrsg.). Hegi G. Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Bd. I. Pteridophyta. S. 211–275 Parey, Berlin & Hamburg.
- SLEEP, A. 1967. A contribution to the cytotaxonomy of *Asplenium majoricum*. Brit. Fern Gaz. 9: 321–329.
- SLEEP, A. 1983. On the genus *Asplenium* in the Iberian Peninsula. Acta Bot. Malacitana 8: 11–46.
- TUTIN, T. G., V. H. HEYWOOD, N. A. BURGESS, D. H. VALENTINE, S. M. WALTERS & D. A. WEBB (Eds.) 1964. Flora Europaea. Vol. 1. Lycopodiaceae to Platanaceae. 464 Seiten. Cambridge University Press, Cambridge.
- VIDA, G. 1960. Ein neuer intergenerischer Farnbastard. Acta Bot. Hung. VI/3–4: 427–432.
- VIDA, G. 1963. A new *Asplenium* (sectio *Ceterach*) species and the problem of the origin of *Phyllitis hybrida* (Milde) C. Christ. Acta Bot. Acad. Sci. Hung. 9: 197–215.
- VIDA, G. 1965. Ursprung und Systematik der tetraploiden *Asplenium*-Arten. Bot. Közlem. 52: 166.
- VIDA, G. 1970. The nature of polyploidy in *Asplenium ruta-muraria* L. and *A. lepidum* C. Presl. Caryologica 23/4: 525–547.
- VIDA, G. 1973. A polyploidias evoluciono vizsgalata Filicidae fajakon. (The study of polyploid evolution in species of Filicidae) Dissertation. Hung. Acad. of Sciences, Budapest.