

Zeitschrift: Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse
Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft
Band: 85 (1975)
Heft: 1

Artikel: Untersuchungen an einheimischen Farnen, insbesondere der Dryopteris filix-mas-Gruppe. 2. Teil, Cytologische Untersuchungen
Autor: Schneller, Johann Jakob
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-60166>

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: 22.01.2026

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

Untersuchungen an einheimischen Farnen, insbesondere der *Dryopteris filix-mas*-Gruppe 2. Teil. Cytologische Untersuchungen

von Johann Jakob Schneller

Mitteilungen aus dem Botanischen Museum
der Universität Zürich
Nr. 275

Manuskript eingegangen am 11. März 1974

2.1. Einleitung

Zur Terminologie:

- *Apomixis* ist Ersatz des normalen sexuellen Vorgangs durch einen Fortpflanzungsmodus, der keine Gensegregation und Rekombination aufweist (übersetzt aus Heslop-Harrison, 1972).
- *Apogamie* ist Entwicklung des Sporophyten aus einer vegetativen Zelle des Prothalliums.
- *Displosporie* ist die Entstehung einer unreduzierten Spore aus einer Sporenmutterzelle (Rutishauser, 1967).

Die ersten Angaben über Apogamie bei Farnen finden sich bei Farlow (1874) und bei de Bary (1878), die Prothallien von *Pteris cretica* L. untersuchten. Dass Apogamie nicht nur bei dieser Art vorkommt, sondern auch bei anderen Farnen, in diesem Fall *Dryopteris filix-mas* var. *cristata* Hort. (nach Rothmaler, (1943–46) *D. x tavelii*, meineserachtens vielleicht aber auch *D. pseudo-mas*) und *Cyrtomium fortunei* J.Sm., konnte de Bary (1878) beobachten. Neuere Arbeiten geben umfangreichere Listen apogamer Farne. Sie zeigen, dass Apogamie recht weit verbreitet ist (Manton, 1950; Döpp, 1967). De Barys (1878) Beschreibung der apogamen Sprossung hat sich als richtig erwiesen. Recht viele Autoren beschäftigten sich in der Folge mit der Apogamie (Steil, 1919, 1939, 1951; Bower, 1923; Döpp, 1939; Duncan, 1943; Kanamori, 1967; Whittier, 1970). Die apogame Entstehung des Sporophyten stellt das cytologische Problem, wie das Fehlen des Sexualvorganges mit der normalen Meiose, die zu beobachten ist, vereinbar sei. Die eine Möglichkeit wäre, eine Chromosomenverdoppelung im Gametophyten anzunehmen. Farmer und Digby (1907) glaubten, diese gefunden zu haben, als sie Zellkernwanderungen in vegetativen Zellen von Prothallien entdeckten. Es ist aber sehr wahrscheinlich,

dass die beobachteten Zellkernwanderungen als Artefakte anzusehen sind. Andere Autoren versuchten, den Kompensationsvorgang im Sporophyten nachzuweisen. Allen (1911), die die Sporangien von *Cyrtomium fortunei* untersuchte, glaubte, dass je zwei der sechzehn Sporenmutterzellen verschmelzen, weil sie in vielen Sporangien nur acht Sporenmutterzellen fand. Die korrekte Deutung gelang Steil (1919), der herausfand, dass das achtzellige Archespor durch Restitutionskernbildung in achtzellige Sporenmutterzellen übergang. Die Kerne dieser Zellen besitzen also vor der Meiose doppelt so viele Chromosomen wie die somatischen Zellen der Pflanze. Döpp (1932) ergänzte und vervollständigte die Kenntnis der Sporogenese apomiktischer Farne am Beispiel *Dryopteris x remota* Al. Br. Er erklärte auch die bei der Sporenbildung auftretenden Störungen. Zu gleichen Resultaten gelangte unabhängig von Döpp auch Manton (1950).

Für die Taxonomie spielte auch die Bestimmung der Chromosomenzahlen in zunehmendem Masse eine Rolle. Die Ermittlung der Chromosomenzahlen bei Farnen (im weiten Sinn) bot manche Schwierigkeiten. Das äussert sich darin, dass verglichen mit den Blütenpflanzen erst spät Angaben erschienen. Setzten bei den Angiospermen schon Ende des letzten Jahrhunderts Bestimmungen von Chromosomenzahlen ein (Gaiser, 1930), so sind sie bei vielen Farnen erst seit 1950 (Manton) bekannt. Nach 1950 erscheint eine Reihe von Publikationen, in denen cytologische und cytotaxonomische Fragen behandelt werden (Manton und Walker, 1954; Manton und Sledge, 1954; Loyal, 1959; Walker, 1955, 1961; Hirabayashi, 1967; Lovis und Reichstein, 1968, 1969; Vida et al., 1971, u.a.).

Auch Gametophyten haben sich als geeignete Untersuchungsobjekte für cytologische Probleme erwiesen. Manton (1950) stellte bei *Osmunda regalis* eine polyploide und aneuploide Serie von Prothallien her. Partanen (1961, 1965) und Partanen et al. (1955) untersuchten Zusammenhänge zwischen Polyploidie und Differenzierung bei normalen und kallusartigen Gewebeskulturen.

In dieser Arbeit wurde eine grössere Anzahl von Pflanzen cytologisch untersucht. Einmal interessierte die Verteilung der Cytotypen von *D. pseudo-mas* und die Häufigkeit von *D. x tavelii*. Dann sollte die Chromosomenzahl von *D. filix-mas* für schweizerisches und norditalienisches Material ermittelt werden. Auch die Sporogenese bei den verschiedenen Proben wurde untersucht, wobei vor allem Meiosestadien berücksichtigt wurden. Von den apogamen Pflanzen *D. pseudo-mas* und *D. x tavelii* wurden Prothallien kultiviert; dabei fiel vor allem *D. x tavelii* durch Besonderheiten auf.

2.2. Material und Methoden

Diverse Pflanzen der verschiedenen Gebiete (Schneller, 1974) konnten cytologisch untersucht werden. Nach Möglichkeit wurden Meiosen analysiert. Meiosestadien lassen sich bei Farnen einfach und mit gutem Erfolg präparieren. Vor allem wurde die Carminessigsäure-Quetschmethode angewendet (Manton, 1950). Für Untersuchungen an Prothallien wurde die Feulgen-Quetschmethode verwendet; eine etwas verlängerte Hydrolyse (10–12 Min. statt 6–8) ermöglichte ein besseres Ausbreiten der Zellen. Die Prothallien wurden für diese Versuche auf Agar-Agar gezogen (nach Mohr und Ohlenroth, 1962).

2.3. Chromosomenzahlen und Angaben zur Häufigkeit der Chromosomenrassen von *D. pseudo-mas* und *D. x tavelii* in den Untersuchungsgebieten

D. filix-mas ist tetraploid und besitzt 164 Chromosomen (Basiszahl $x = 41$). Nach den cytologischen Untersuchungen von Manton (1950) ist *D. filix-mas* aus *D. abbreviata* ($2n = 82$) und einer unbekannten (evtl. ausgestorbenen) Art entstanden; es handelt sich in diesem Fall also um eine allotetraploide Art. Von *D. pseudo-mas* lassen sich cytologisch zwei Rassen unterscheiden, die diploide ($2n = 82$) und die triploide ($2n = 123$). Beide kommen sowohl in der Schweiz als auch in Norditalien vor (Tabelle 1). *D. x tavelii*, der mutmassliche Bastard zwischen *D. filix-mas* und *D. pseudo-mas*, kann ebenfalls in zwei cytologisch unterscheidbaren Rassen auftreten ($2n = 164$ und $2n = 205$), wie Manton (1950) dies für England bestätigt hat. Beide Cytotypen konnten von Döpp (1955) experimentell hergestellt werden. Bei den vorliegenden Untersuchungen wurden ausschliesslich pentaploide ($2n = 205$) Bastarde gefunden (Abb. 1 und Tab. 1).

Tabelle 1:

Fundorte und Anzahl der cytologisch untersuchten Pflanzen.

Fundort:	<i>D. pseudo-mas</i>		<i>D. x tavelii</i>	<i>D. filix-mas</i>
	$2x = 82$	$3x = 123$	$5x = 205$	$4x = 164$
Horgenerberg	2	15	1	3
Albis	1	17	—	1
Winterthur/Eschenberg	—	15	—	3
Winterthur/Rossberg	—	2	2	1
Steinmaur/Bifig	—	13	1	1
Tamins/Scalaseite	—	9	1	—
Tamins/Kunkels	—	7	2	1
Wald/Schmittenbachtobel	—	1	—	—
St. Gallen/Umgebung *)	7	13	1	—
Norditalien/ Genua und Magnasco	1	5	—	2
Summe	11	97	8	12

*) davon 10 Pflanzen von Vida untersucht (mündliche Angaben von Dr. med. W. Gätzi).

2.4. Geschlechtliche und apomiktische Fortpflanzung

2.4.1. Sporogenese bei *D. filix-mas* (sexueller Typus)

Das Sporangium geht aus einer einzigen Epidermiszelle hervor. Schon in frühem Zustand sind Stiel und Kapselanlage zu unterscheiden. Die Kapselanlage verfügt über eine tetraedrische Innenzelle, die von einer Wandschicht umschlossen ist. Der Kapselteil vergrössert nun die Zahl der Wandzellen durch antikline Teilungen.

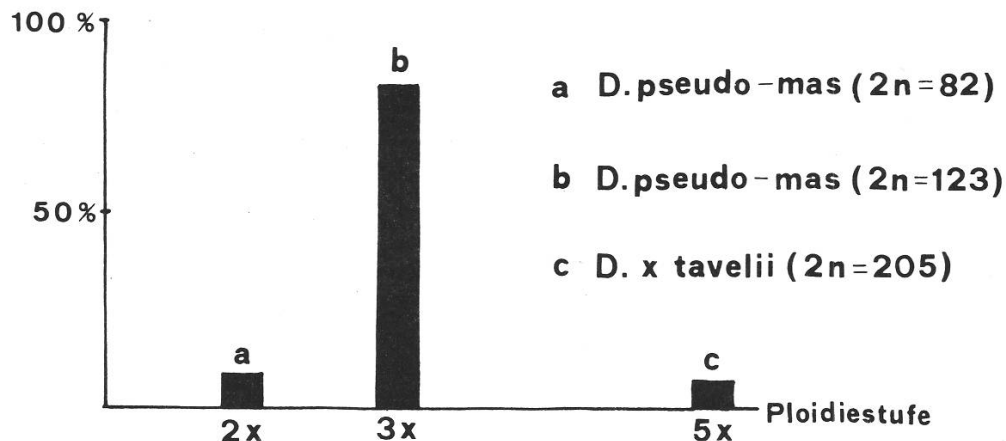


Abb. 1:

Relative Häufigkeit der apomiktischen Rassen von *D. pseudo-mas* und von *D. x tavelii* im untersuchten Material.

Auch die Innenzelle teilt sich und gliedert die Tapetenschicht ab. Die neue Zentralzelle ist eine Archespoorzelle. Aus dieser entstehen durch vier synchron verlaufende Mitosen sechzehn Sporenmutterzellen. Das Tapetum wird durch die Auflösung der Membran zu einem die Sporenmutterzellen umgebenden Plasmodium, dem sogenannten Periplasmodium. In den Sporenmutterzellen findet die Chromosomenpaarung statt. Man zählt bei *D. filix-mas* 82 Bivalente.

2.4.2. Sporogenese bei *D. pseudo-mas* und *D. x tavelii* (apomiktischer Typus)

Die Entwicklung des sporogenen Gewebes verläuft im allgemeinen bis zum achtzelligen Archespor gleich wie bei *D. filix-mas*. Bei der Bildung der Sporenmutterzellen ist folgendes zu beobachten.

- I) Im ersten Fall wird die Teilung der acht Archespoorzellen vorbereitet. Die Chromosomen ordnen sich wie bei einer normalen Mitose in der Äquatorialebene an, die Wanderung von Chromatiden zu den Polen fällt weg. Die Chromosomen bleiben in der Mitte der Zelle, die Chromatiden können sich etwas abtrennen (Abb. 2). Sie entspiralisieren sich, der Kern geht wieder in das Interphase-Stadium über (Restitutionskernbildung). Darauf entstehen nur acht Sporenmutterzellen. Die nun folgende Meiose verläuft normal, in den Zellen befinden sich gleich viele Bivalente wie eine normale somatische Zelle Chromosomen besitzt, also bei *D. pseudo-mas* 82 bzw. 123, bei *D. x tavelii* 205 Bivalente. Auch die Reduktionsteilungen verlaufen normal. Im reifen Sporangium finden sich demzufolge 32 Sporen (bei *D. filix-mas* sind es 64).
- II) Im zweiten Fall verläuft die Teilung in einer, mehreren oder allen Archespoorzellen unvollständig oder unkontrolliert. Die Sporenmutterzellen, die in diesem Fall gebildet werden, sind entweder verschieden gross oder zeigen Einschnürungen, dann nämlich, wenn die Trennwand nur teilweise gebildet wird (Abb. 3). In der Meiose sind also Zellen mit verschiedenen Chromosomen-

zahlen zu sehen. Meist treten auch in kleinen Zellen Bivalente auf, was beweist, dass sich in der letzten prämeiotischen Mitose ganze Chromosomen abtrennen können; selten sind auch Univalente zu sehen, das zeigt, dass gelegentlich Chromosomen getrennt werden und nicht immer ganze Chromosomen in einen Kleinkern eingeschlossen werden. Die Reduktionsteilungen, die auf die Bildung ungleich grosser Sporenmutterzellen folgen, liefern auch ungleich grosse Sporen oder gelegentlich wohl auch Sporen mit Einschnürungen oder ungewöhnlicher Form. Es ist jedenfalls bemerkenswert, dass Sporenmutterzellen, wie sie im ersten Fall beobachtet wurden, neben unregelmässigen im gleichen Sporangium zu finden sind (Abb. 3).

- III) Im dritten Fall verläuft die letzte prämeiotische Mitose normal wie bei *D. filix-mas*; dagegen verläuft die Meiose abnormal. Je nach Cytotyp sind verschieden viele Univalente und Bivalente zu sehen; bei *D. pseudo-mas* ($2n = 82$) soll es nur Univalente geben (Manton, 1950) (beim vorliegenden Material konnten keine Sporenmutterzellen des 16zelligen Typus gesehen werden). Bei *D. pseudo-mas* ($2n = 123$) wurden 10–15 Bivalente und 90–100 Univalente gezählt; bei *D. x tavelii* fanden sich 70–80 Bivalente und 45–70 Univalente. Bei *D. x tavelii* sind viele Sporangien mit 16 Sporenmutterzellen vorhanden (Tab. 2 u. Abb. 8). Damit im Zusammenhang stehen die vielen Störungen, die in den auf die Meiose folgenden Reduktionsteilungen vorkommen. So kommen z.B. eingeschnürte Kerne vor, es sind Chromosomenbrücken zu sehen, die vielleicht auf Inversion zurückzuführen sind (vgl. Hickok und Klekowski 1973); die Sporen sind vielfach ungleich gross, viele besitzen mehrere Kleinkerne (evtl. Univalente?), manche sind hantelförmig usw. (Abb. 4–6). Es ist gar nicht leicht, die beobachteten Störungen zu interpretieren. Es ist anzunehmen, dass sie mit den besonderen Paarungs-Verhältnissen (Univalente und Bivalente) zusammenhängen.
- IV) Sehr selten kann es sogar vorkommen, dass nur vier oder vier bis acht ungleich grosse Sporenmutterzellen in einem Sporangium zu sehen sind. Das konnte bei Vertretern von *D. pseudo-mas* ($2n = 123$) zweimal beobachtet werden. In einem Fall waren vier Zellen vorhanden, im anderen fünf, davon zwei kleinere (Abb. 7). Es darf wohl angenommen werden, dass statt einer die zwei letzten prämeiotischen Zellteilungen ausblieben. Diese Sporenmutter-

Tabelle 2:

Anzahl Sporangien mit verschiedenen Sporenmutterzellentypen.

Pflanzen		untersuchte Individuen	Sporangien mit:			
			4 SpMZ	8 SpMZ	8–16 ungl. SpMZ	16 SpMZ
<i>D. pseudo-mas</i>	($2n = 82$)	4	0	8	1	0
<i>D. pseudo-mas</i>	($2n = 123$)	49	2	82	22	8
<i>D. x tavelii</i>	($2n = 205$)	7	0	6	6	32
<i>D. filix-mas</i>	($2n = 164$)	12	0	0	0	26

zellen besitzen gegenüber den normal somatischen Zellen der Pflanze viermal so viele Chromosomen. Erstaunlicherweise treten in der Meiose nur Paare auf (soweit dies entschieden werden konnte). Es sind also doppelt so viele Bivalente wie beim achtzelligen Typus, siehe I), vorhanden. Über die Reduktionsteilung kann in diesem Fall nichts gesagt werden, es kann sein, dass gelegentlich auftretende überaus grosse Sporen aus solchen Sporenmutterzellen hervorgegangen sind.

2.4.3. Prothallien- und Sporophytenentwicklung

Zuerst seien die Verhältnisse bei *D. filix-mas* betrachtet (sie gelten im Prinzip für alle homosporen Farne). Aus der reduzierten Spore wächst bei geeigneten Bedingungen ein Prothallium aus. Dieses bildet im Normalfall nach einiger Zeit Antheridien und Archegonien aus. Mit der Zygote beginnt die Sporophytengeneration. Der Sporophyt bleibt anfänglich noch auf dem Prothallium.

Wie aus 2.4.2. hervorgeht, variiert die Sporenbildung bei *D. pseudo-mas* und vor allem bei *D. x tavelii* auch innerhalb einzelner Individuen stark. Die Sporen, die aus Sporenmutterzellen mit vollständigen Restitutionskernen hervorgehen, sind unreduziert (Diplosporen). Aus ihnen wachsen Prothallien mit der gleichen Chromosomenzahl wie die Elternpflanze aus. Auf den Prothallien sind entweder keine Gametangien vorhanden oder es entstehen nur Antheridien. Nie wurden Archegonien beobachtet. Kurz hinter dem Vegetationspunkt des Prothalliums, etwa in der Region, in welcher bei sexuellen Arten Archegonien entstehen, wächst relativ früh ein Embryohöcker aus (vgl. Farlow, 1874; de Bary, 1878; Döpp, 1932), der bald in Blatt, Spross und Wurzel ausdifferenziert. Einige Besonderheiten, wie sie de Bary (1878) und Kanamori (1967) beschrieben haben, konnten ebenfalls beobachtet werden, so etwa, dass manchmal Tracheiden in den Prothallien zu finden sind, oder dass die Lage der Wurzelinsertion variieren kann. *D. pseudo-mas* ist in Kultur wesentlich rascher reif als *D. filix-mas*. Auf gleiche Resultate kam Whittier (1970a), der die Reifungsgeschwindigkeit von Vorkeimen von *D. filix-mas* und *D. pseudo-mas* verglich. Als Kriterium der Reife wird das Auftreten von Antheridien und Archegonien bzw. das Erscheinen des Embryohöckers gewertet.

Abb. 2:

Sich bildender Restitutionskern bei *D. pseudo-mas*. Die Chromatiden trennen sich nur wenig. Sie werden alle zusammen in einem Kern verbleiben.

Abb. 3:

Ungleich grosse Sporenmutterzellen bei *D. x tavelii*.

Abb. 4:

Unvollständige Reduktionsteilung bei *D. x tavelii*.

Abb. 5:

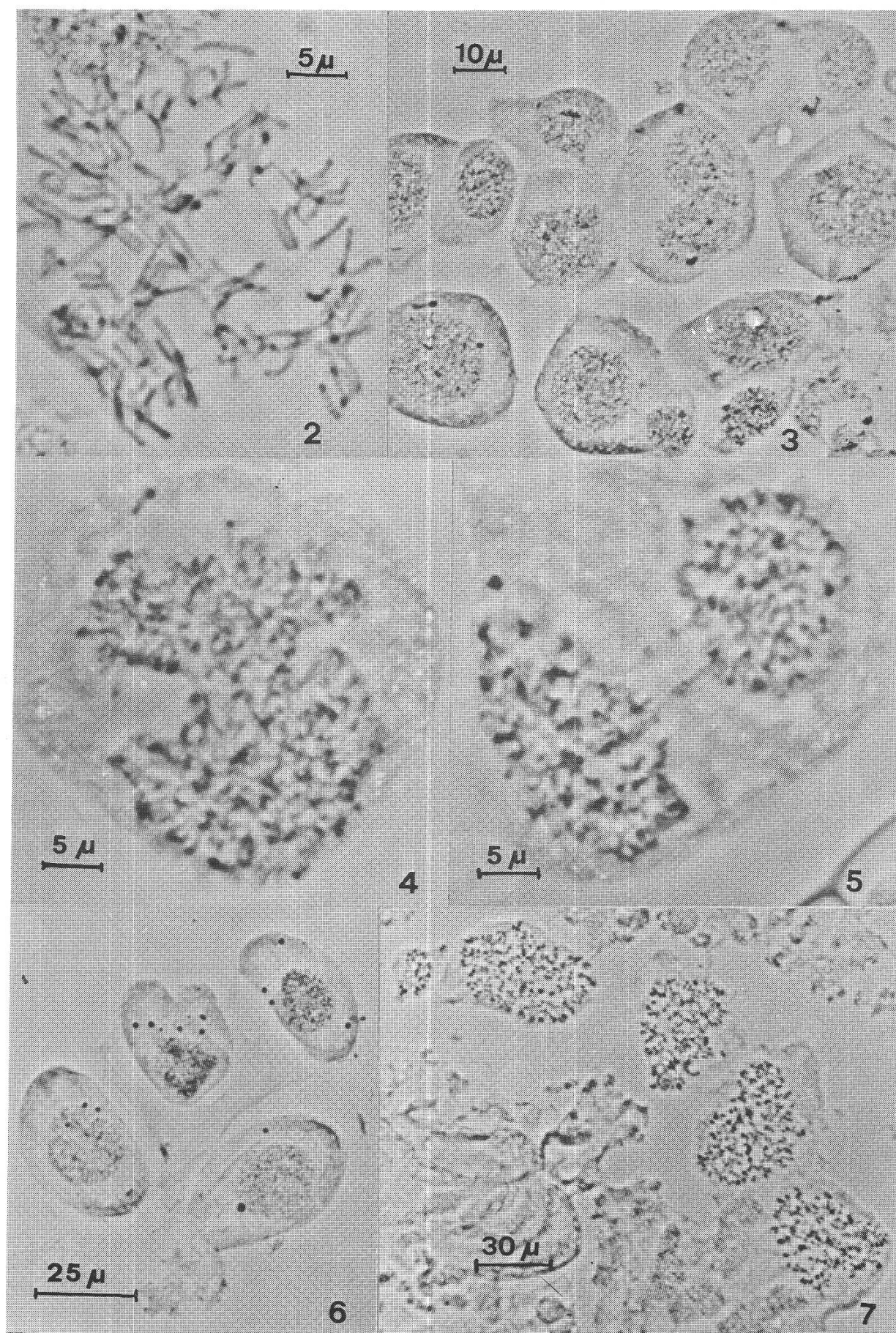
Störungen der Reduktionsteilung bei *D. x tavelii* (Chromatidbrücken).

Abb. 6:

Sporen mit Kleinkernen bei *D. x tavelii*.

Abb. 7:

Fünf anstelle von acht Sporenmutterzellen bei *D. pseudo-mas*. Paarungsverhältnisse, soweit sie zu beurteilen sind, normal.



2.5. Beobachtungen zur Morphogenese und zur Cytologie der Prothallien besonders von *D. x tavelii*

Die Morphogenese der Prothallien von *D. filix-mas* und vieler anderer isosporer Farne ist im wesentlichen schon lange bekannt. Dass sie mit der Lichtqualität in engem Zusammenhang steht, hat Mohr (1956, Mohr und Ohlenroth, 1962) gezeigt. Die normale Morphogenese, die bei in Tageslicht oder entsprechendem Kunstlicht gezogenen Prothallien abläuft, ist schematisch so zu umreißen: Aus der Spore wächst ein eindimensionales Protonema (Zellfaden), das nach einer gewissen Zeit eine zweischneidige Scheitelzelle ausdifferenziert; es entsteht ein flächiger Vorkeim (Prothallium). Beim weiteren Verlauf der Entwicklung wird das Prothallium im zentralen Teil mehrschichtig. Erst flächige Vorkeime bilden im allgemeinen bei sexuellen Arten Gametangien. Die Antheridien können (meist) vor den Archegonien entstehen (Klekowski, 1970; Klekowski und Lloyd, 1968).

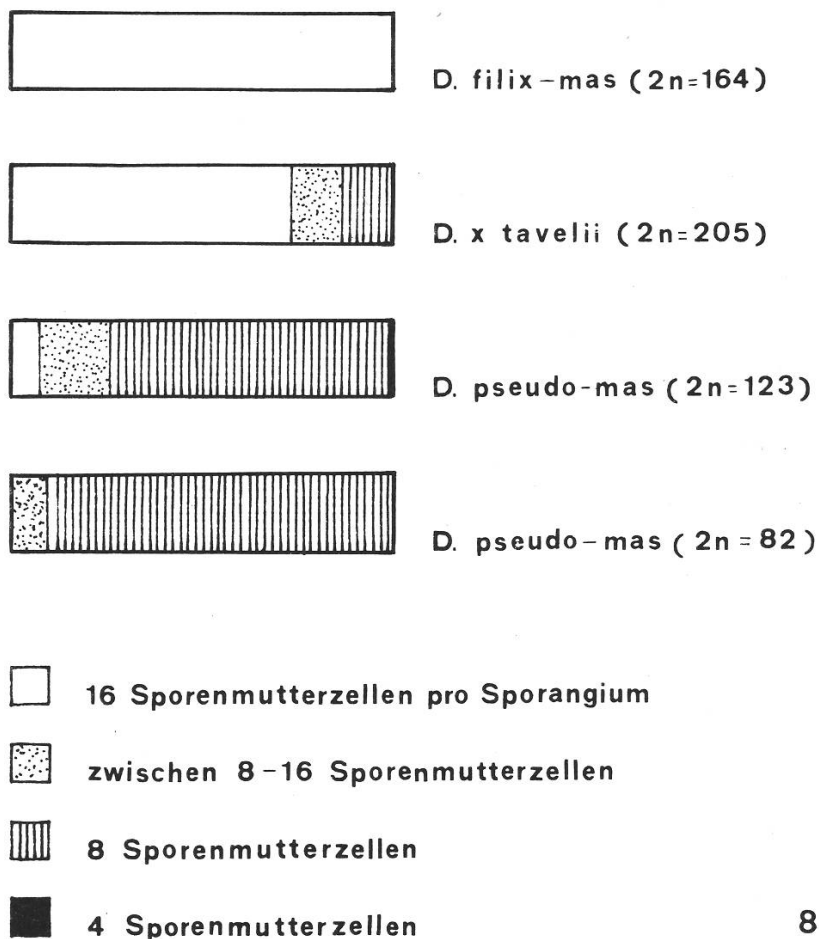


Abb. 8:

Relative Häufigkeit der verschiedenen Sporenmutterzellentypen (graphische Darstellung zu Tabelle 2).



Abb. 9:

Prothallien von *D. x tavelii* mit verschieden stark ausgeprägten Entwicklungsstörungen.

Bei günstigen Licht- und Ernährungsverhältnissen gezogene Gametophyten von *D. x tavelii* zeigen im Gegensatz zu gleich gehaltenen Vorkeimen von *D. filix-mas* Differenzierungsstörungen. Die Formenvariabilität ist gross: Kurze, wenigzellige Fäden oder verzweigte Fäden, sehr lange fadenförmige oder nur schmalflächige Vorkeime, im Umriss bizarre Prothallien mit einzellreihigen Auswüchsen, auf denen Haare stehen, selten sogar unorganisierte Zellhaufen können beobachtet werden (vgl. Abb. 9). Sogar an fädig bleibenden Gametophyten sind oft Antheridien sichtbar; Archegonien konnten aber keine beobachtet werden. Es lag nahe, anzunehmen, dass zwischen der gestörten Morphogenese und den variablen Sporengrössen (Schneller, 1974 und Kap. 2.4.2.) ein direkter Zusammenhang bestehe. Es können Sporen ganz verschiedener Grösse auskeimen. Es wurde vermutet, dass sie karyologisch sehr verschieden sind, was ja aus der Sporogenese sehr wahrscheinlich ist. Cytologische Untersuchungen an Gametophyten von *D. x tavelii* verschiedener Herkunft bestätigten diese Annahme. Es kommen aneuploide Prothallien vor; folgende ungefähre Chromosomenzahlen wurden ermittelt: 200, 150, 140, 110, 100, 100, 90, 85, (Abb. 10–12). Obwohl es schwierig war, genaue Zahlen zu erhalten, wird doch klar, dass viele Vorkeime wesentlich weniger Chromosomen als der Sporophyt besitzen, ganz im Gegensatz zu den meisten Prothallien von *D. pseudo-mas*, die gleichviel Chromosomen wie der Sporophyt haben (Kap. 2.4.3.).

Seltener sind auch bei *D. pseudo-mas* aberrante Gametophyten zu sehen, was ebenfalls mit der Sporogenese übereinstimmt, die viel weniger gestört ist (Kap. 2.4.2.).

Sporen, die aus sechzehnzelligen Sporenmutterzellen oder aus gestörten Restitutionskernen hervorgegangen sind (bzw. aus gestörter Meiose), sind also trotzdem fähig, auszukeimen und (aberrante) Gametophyten zu bilden. Bei einer so grossen Chromosomenzahl und bei einem so hohen Ploidiegrad wie *D. x tavelii* ihn aufweist, scheint ein recht grosses Muster von aneuploiden Gametophyten möglich. Weitere Beobachtungen der cytologischen Verhältnisse in aneuploiden Vorkeimen zeigten, dass vielfach bei der Spermatogenese, die sich ja durch synchrone Teilungen auszeichnet, Teilungsstörungen auftreten können. Selten sind dagegen Störungen bei den Zellteilungen anderer Prothalliumzellen. Ungefähr 60–70% der *D. pseudo-mas*-Prothallien in Kultur bilden Embryonen (vgl. Whittier, 1970a), dagegen nur etwa 10–20% jener von *D. x tavelii*.

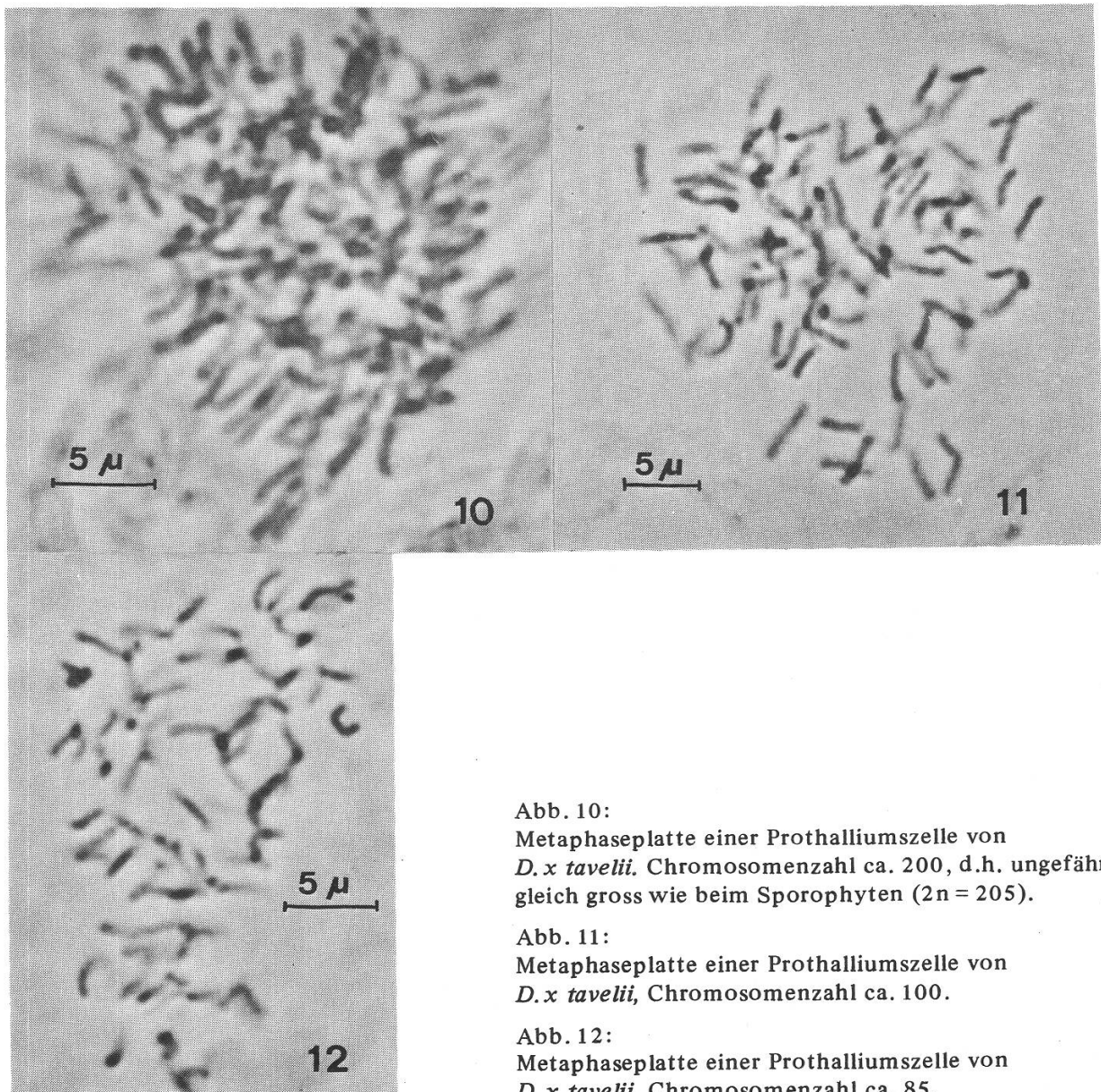


Abb. 10:
Metaphaseplatte einer Prothalliumszelle von
D. x tavelii. Chromosomenzahl ca. 200, d.h. ungefähr
gleich gross wie beim Sporophyten ($2n = 205$).

Abb. 11:
Metaphaseplatte einer Prothalliumszelle von
D. x tavelii, Chromosomenzahl ca. 100.

Abb. 12:
Metaphaseplatte einer Prothalliumszelle von
D. x tavelii. Chromosomenzahl ca. 85.

2.6. Diskussion

2.6.1. Zu den Chromosomenzählungen und der Häufigkeit der Chromosomenrassen von *D. pseudo-mas* und von *D. x tavelii*

Die Chromosomenzahl von *D. filix-mas* wurde hier, soweit bekannt, erstmals an Material aus der Schweiz und aus Norditalien bestimmt; sie stimmt mit der aus England usw. gefundenen Zahl überein. Die diploide *D. pseudo-mas* konnte ausserhalb der bekannten Fundorte in St. Gallen (Gätzi, 1960), Hoher Ron und Tessin (v. Tavel, 1937) auch in Horgen und am Albis gefunden werden. Neu ist auch die Angabe über das Vorkommen des diploiden Cytotyps in Norditalien. Soweit bekannt sind auch triploide *D. pseudo-mas* cytologisch erstmals für Norditalien bestätigt.

Die cytologischen Untersuchungen dienten zunächst als Basis für die morphologischen und ökologischen Vergleiche. Wie aus dem 1. Teil dieser Arbeit (Schneller, 1974) hervorgeht, ist das Resultat der morphologischen Untersuchungen ein Grund zur Kritik an den Angaben über die Häufigkeit von *D. x tavelii*. Dieser Einwand wird durch die cytologischen Untersuchungen gestützt. Die triploiden *D. pseudo-mas* sind weitaus am häufigsten zu finden, und zwar in allen Gebieten mit Ausnahme vom Gebiet Winterthur/Rossberg, wo nur wenig Proben cytologisch untersucht wurden. Es bleibt zwar noch abzuklären, ob dies für die Gebiete, die Lawalrée (1957, 1961, 1962, 1968) und Reichling (1953, 1963) angeben und fürs Gesamtareal ebenfalls zutrifft. Die Sporogenese und die Gametophytenentwicklung sind bei *D. x tavelii*, wie die Untersuchungen zeigten, weitgehend gestört, auch die Sporophytenbildung ist stark eingeschränkt (Schneller, unveröffentlicht). Eine Verbreitung über Sporen und somit ein von *D. pseudo-mas* unabhängiges Verbreitungsgebiet ist wenig wahrscheinlich. In den Gebieten fanden sich der Bastard *D. x tavelii* immer zusammen mit *D. filix-mas* und *D. pseudo-mas*; man darf annehmen, dass er spontan entsteht.

2.6.2. Zur Sporogenese

Als weiteres wurden die cytologischen Untersuchungen zur Bestimmung der Meioseverhältnisse verwendet. Aus den früheren (Döpp, 1932; Manton, 1950) und eigenen Beobachtungen geht hervor, dass bei den untersuchten apomiktischen Pflanzen die Sporenmutterzellenbildung als labil bezeichnet werden kann. Dies findet seinen Ausdruck im Vorkommen verschieden grosser Sporenmutterzellen im gleichen Sporangium und im Auftreten von achtzelligen, sechzehnzelligen und gestörten Sporenmutterzellen auf ein und demselben Individuum. Mit jeder Ploidiestufe ändert das Verhältnis der verschiedenen Sporenmutterzellentypen zueinander. Die diploiden und die triploiden *D. pseudo-mas* zeigen häufig achtzellige Sporenmutterzellen. Der Anteil sechzehnzelliger nimmt mit steigender Ploidiezahl zu; er ist höher bei den triploiden als bei den diploiden, er ist sehr hoch bei *D. x tavelii*. Bei sexuellen Taxa sind normalerweise 16 Sporenmutterzellen vorhanden (Abb. 8). Es liegt nahe, anzunehmen, dass beim Bastard *D. x tavelii* Gene von *D. filix-mas* die Sporogenese beeinflussen, das heisst den höheren Anteil von sechzehnzelligen Sporenmutterzellen bewirken. Es kommt also zu einer Verschiebung der Anteile der Faktoren, welche die Sporogenese bewirken; mindestens zwei,

sehr wahrscheinlich sogar drei Genome (eines von *D. pseudo-mas*, $2n = 123$) stammen von sexuellen Pflanzen, sie gewinnen gegenüber den apomiktischen an Einfluss.

Auch bei den triploiden *D. pseudo-mas* sind sechzehnzelige Sporenmutterzellen zu beobachten; die für sexuelle Arten geltende Sporogenese fehlt nicht vollständig, sie ist aber viel stärker unterdrückt als bei *D. x tavelii*; die Faktoren für Restitutionskernbildung überwiegen, eines der drei stark verschiedenen Genome könnte von einer sexuellen Pflanze stammen. In Sporangien der diploiden *D. pseudo-mas* sind sehr selten 16 Sporenmutterzellen zu sehen (Manton, 1950). Unregelmässige Sporenmutterzellen kommen aber vor; auch bei dieser Chromosomenrasse ist also eine ganz leichte Tendenz zur Sporogenese sexueller Arten festzustellen. Die Sporogenese scheint nicht durch ein einfaches genetisches System geregelt zu sein. Die Abwendung von der Sporogenese sexueller Arten ist also nicht vollständig verwirklicht, obwohl die Pflanzen obligat apomiktisch sind; ein Rest der „sexuellen“ Faktoren bleibt wirksam.

Die Bildung von Diplosporen ist nicht auf apomiktische Pflanzen beschränkt. Lovis und Reichstein (1968, 1969) untersuchten einen natürlichen und einen experimentell hergestellten Bastard von *Asplenium trichomanes* x *A. viride* und stellten fest, dass eine Anzahl unreduzierter Sporen gebildet wurden, die zu Gametophyten auswuchsen. Aus der Kreuzbefruchtung solcher „diploider“ Gametophyten entstand eine andere sexuelle Art, nämlich *A. adulterinum*. Diplosporie scheint auch bei der Bildung von *D. filix-mas*, die allotetraploid ist, eine Rolle gespielt zu haben (Manton, 1950). Die Tendenz zu Diplosporie kann bei sexuellen Taxa, wenn auch sehr schwach, vorhanden sein. Bei der Annahme, dass es sich um genetisch bedingte Einflüsse handelt, lässt sich folgern, dass zum Beispiel bei der Entstehung von Apomikten aus Sexuellen die Diplosporie selektiv bevorzugt wird.

Der Sonderfall von nur vier Sporenmutterzellen in Sporangien apomiktischer Pflanzen konnte ebenfalls beobachtet werden. Gleich wie bei den Untersuchungen von Manton (1950) zeigen die Meiosestadien auch solcher Zellen nur Bivalente. Aus ihnen könnten Riesensporen mit doppelt so vielen Chromosomen wie der Sporophyt entstehen. Eine Möglichkeit zur Bildung von Autopolyploiden wäre gegeben. Aus der *D. pseudo-mas*-Gruppe sind bis jetzt aber keine autopolyploiden Pflanzen gefunden worden.

2.6.3. Zur Apogamie

Dass der Generationswechsel nicht mit der Änderung der Chromosomenzahl gekoppelt sein muss, wird aus der Untersuchung der apomiktischen Farne (und Blütenpflanzen!) ersichtlich, aber auch daraus, dass Apogamie bei reduzierten (sexuellen) Prothallien vorkommt (Döpp, 1961), das heisst, dass es auch reduzierte Sporophyten gibt. Es kann somit gesagt werden, dass die Regelung oder die Regulationssysteme des Generationswechsels unabhängig vom Kernphasenwechsel wirken können.

Bei der Entstehung der untersuchten apomiktischen Farne müssen im Generationswechsel an zwei Stellen Veränderungen aufgetreten sein. Die erste betrifft die Sporogenese; Diplosporie hebt den Kernphasenwechsel auf (sporophytischer Faktor). Die zweite betrifft die Gametophytenentwicklung; aus den

unreduzierten Gametophyten entsteht apogam ein Sporophyt (gametophytischer Faktor). Döpp (1967) hat auf den Vorteil hingewiesen, den apogame Sprossung gegenüber der sexuellen Fortpflanzung haben kann, die von der Bildung der Geschlechtsorgane und der Benetzung abhängig ist. Wirkt sich die Apogamie als selektiv günstig aus, so muss gleichzeitig auch die Regelung, welche unreduzierte Gametophyten (in diesem Fall über Diplosporen) entstehen lässt, vorhanden sein, um erfolgreiche Apomikten zu erhalten.

Auch bei sexuellen Pflanzen ist die apogame Entstehung eines Sporophyten möglich, wie dies Manton und Walker (1954) und Döpp (1961) zeigen konnten. Wenn auch Umweltfaktoren hier eine wichtige Rolle spielen dürften (dies festzustellen böte aber grosse technische Schwierigkeiten), so könnten vielleicht auch genetische Faktoren beteiligt sein. Es ist auf jeden Fall denkbar, dass die Selektion genetisch bedingte Apogamie unter besonderen Umständen bevorzugen kann. Unter solchen haben apogame Prothallien, die unreduziert sind, das heisst aus diplosporen (oder auf andere Weise aus diploiden) Sporophyten hervorgegangen sind, einen grösseren Vorteil.

Auffällig ist bei apogamen Prothallien das Fehlen der Archegonien (Antheridien sind oft vorhanden). Ausser bei einem Prothallium von *D. x tavelii*, welches ein archegonium-ähnliches Gebilde zeigte, wurden nie Archegonien beobachtet (Döpp, 1932; Manton, 1950). Verschwanden die Archegonien mit dem Auftreten der Apogamie oder lief die Entwicklung über Stadien mit Archegonien, wie Döpp (1967) in Betracht zieht? Beachtenswert dazu ist immerhin, dass die junge Sporophytpflanze an der Stelle entsteht, an welcher bei sexuellen Vorkeimen Archegonien zu finden sind; die Embryohöcker entstehen recht früh, das heisst zu einem Zeitpunkt, an welchem bei sexuellen Prothallien noch kaum Archegonien auftreten.

2.6.4. Zur Ursache der Apomixis

Viele Apomikten sind Bastarde. Dies führte Ernst (1918) zu der Hypothese, dass Bastardierung die Ursache von Apomixis sei. Diese Hypothese konnte nicht bewiesen werden; experimentelle Untersuchungen führten dann zu der heute verbreiteten Ansicht, dass Apomixis eine genetische Grundlage habe, und dass der Bastardcharakter apomiktischer Pflanzen eher als Folge denn als Ursache der Apomixis angesehen wird, was auf dem konservierenden Effekt der Apomixis beruht (Rutishauser, 1967). Die apomiktischen Farne, die in dieser Arbeit untersucht wurden, sind wie die allermeisten bekannten apomiktischen Farne wohl Bastarde. Die Hypothese von Ernst kann aber auch hier nicht bewiesen werden. Die bei 2.6.3. erwähnte Möglichkeit der Entstehung apomiktischer Farne würde eher der neueren Ansicht von der genetischen Grundlage der Apomixis gerecht. Es ist nicht auszuschliessen, dass erst durch eine Kreuzung die Faktoren für Apomixis, die im Ausgangsmaterial bis zu einem gewissen Grad vorhanden, aber nicht von Bedeutung sind, zum Zuge kommen. Die Apomixis ermöglicht auf jeden Fall, dass Bastarde, die vielfach tri- und pentaploid sind, erhalten bleiben. Ein weiterer Grund zum erfolgreichen Bestehen von apomiktischen Bastarden mag im Heterosis-Effekt liegen (Döpp, 1967).

2.6.5. Zur Prothalliumentwicklung

Die grosse Variabilität in der Morphogenese von Vorkeimen bei *D. x tavelii* war überraschend. Die Annahme, dass die allermeisten Sporen dieser Bastarde nicht keimfähig seien, wurde widerlegt. Viele Sporen wachsen zu Vorkeimen mit gestörter Morphogenese aus; nur wenige führen zu apogamen Sporophyten. Die Chromosomenzählungen zeigen, dass eine Menge aneuploider Prothallien auftreten, die wegen der unbalancierten Verteilung der Chromosomen ganz verschiedene Entwicklungsstörungen aufweisen (Abb. 9). Da *D. x tavelii* pentaploid ist, scheint ein grosses Spektrum von aneuploiden Vorkeimen möglich zu sein. Es wäre vielleicht aufschlussreich, anhand dieser nicht durch äussere Faktoren (wie Chemikalien, Bestrahlung) beeinflussten Entwicklungsstörungen Differenzierungsprobleme zu studieren, zumal man ja die Prothallien sehr gut kultivieren kann. Die Entwicklungsstörungen gleichen jenen, die Partanen (1972) bei Tumorgewebe von Prothallien von *Pteridium aquilinum* beobachtet hat. Auch die von Pray (1968) beobachteten, in der Entwicklung teilweise gestörten Vorkeime apomiktischer *Pellaea andromedaefolia* dürften aneuploid sein. Es fragt sich, ob aneuploide Vorkeime evolutiv von Bedeutung sein könnten. Dies kann bis jetzt nicht bestätigt werden. Auf jeden Fall ist bei so riesigen Sporenmengen, wie Farne sie produzieren (Schneller, unveröffentlicht), eine grosse Mannigfaltigkeit von Aneuploidie möglich, wenn die in der Meiose univalenten Chromosomen zufällig verteilt werden, und wenn oft eine oder beide Reduktionsteilungen unvollständig oder gar nicht ablaufen. Bei sehr vielen Prothallien von *D. x tavelii* wurde eine grosse Anzahl von Antheridien festgestellt. Viele Spermatozoiden waren in Wasser aktiv beweglich, sie könnten theoretisch mit sexuellen Arten kreuzen.

Zusammenfassung

1. Vertreter der *Dryopteris filix-mas*-Gruppe aus der Ostschweiz und aus Norditalien wurden cytologisch untersucht. *D. filix-mas* s. str. ist sexuell und tetraploid ($2n = 4x = 164$). *D. pseudo-mas* ist apomiktisch und es können zwei verschiedene Cytotypen gefunden werden, diploide ($2n = 2x = 82$) und triploide ($2n = 3x = 123$). In der Schweiz konnte auch der Bastard zwischen *D. pseudo-mas* ($3x$) und *D. filix-mas* ($4x$), *D. x tavelii*, gefunden werden. Er ist pentaploid ($2n = 5x = 205$) und apomiktisch wenn auch nicht so ausgeprägt wie *D. pseudo-mas*. Am häufigsten unter den Apomikten ist *D. pseudo-mas* ($3x$), die diploiden *D. pseudo-mas* und *D. x tavelii* sind wesentlich seltener. *D. x tavelii* wurde immer zusammen mit seinen Eltern gefunden.
2. Die Sporogenese der verschiedenen Vertreter der *D. filix-mas*-Gruppe wurde untersucht. Die sexuellen Arten zeigen 16 Sporenmutterzellen pro Sporangium. Die apomiktischen Sippen haben entweder 8 oder 16 Sporenmutterzellen, oder die Zahl variiert. Wenn 8 vorhanden sind, dann hat eine Restitutionskern-

bildung stattgefunden. Wenn die Zahl 16 zu finden ist, dann ist diese ausgeblieben. Bei einer variablen Zahl variiert die Grösse der Sporenmutterzellen, die letzte prämeiotische Mitose verläuft zum Teil mit Störungen. Bei dem achtzelligen Sporenmutterzellentyp verläuft die Meiose normal. Ist die Zahl der Sporenmutterzellen variabel oder 16, so treten in der Meiose Störungen auf. Gegenüber *D. pseudo-mas* weist *D. x tavelii* viel mehr 16-zellige Sporenmutterzellentypen auf und deshalb auch viel mehr Meiosestörungen. Die Ursachen dieser Störungen werden diskutiert.

3. Die Entwicklung der Gametophyten und Sporophyten der apomiktischen Taxa wurde untersucht. Die Prothallien von *D. x tavelii* zeigen viele morphogenetische Störungen, die, wie gezeigt werden konnte, mit Aneuploidie korreliert sind. Aneuploide Sporen resultieren aus irregulären meiotischen Teilungen.
4. Einige Probleme der Apomixis bei Farnen werden diskutiert.

Summary

1. Cytological investigations on East Swiss and North Italian representatives of the *Dryopteris filix-mas* group are described. *D. filix-mas* sensu stricto is sexual and tetraploid ($2n = 4x = 164$). *D. pseudo-mas* is apomictic and has two different cytotypes, diploid ($2n = 2x = 82$) and triploid ($2n = 3x = 123$). In Switzerland the hybrid between *D. pseudo-mas* ($3x$) and *D. filix-mas* ($4x$), *D. x tavelii* was found; it is pentaploid ($2n = 5x = 205$) and apomictic but less efficient than *D. pseudo-mas*. The commonest apomictic is the triploid *D. pseudo-mas*; diploid *D. pseudo-mas* is comparatively less common than the triploid; *D. x tavelii* is also rare and always found with its parents.
2. The sporogenesis of the different representatives of the *D. filix-mas* group has been investigated. The sexual races have consistently 16 spore mother cells in each sporangium. The apomictic races have either consistently 8 or 16, or the number varies. When the number is consistently 8 then an endomitotic duplication has taken place. When the number is consistently 16 then no endomitosis has taken place. In 16 and variable numbered spore mother cell types meiotic disturbances are observed. *D. x tavelii* has more 16 spore mother cell types and a much more disturbed meiosis than *D. pseudo-mas*. The reasons for this variability in meiotic disturbance are discussed.
3. The development of the sporophytes and gametophytes of the apomicts is described. The prothallia of *D. x tavelii* show many morphogenetic disturbances which are shown to be correlated with aneuploidy.
4. Some problems concerning apomixis are discussed.

Literatur

- Allen R.F. 1911. Studies in spermatogenesis and apogamy in ferns. Trans. Wisc. Acad. Sci. Arts Letters 17, 1–44.
- Bary A. de. 1878. Über apogame Farne und die Erscheinung der Apogamie im Allgemeinen. Bot. Ztg. 36, 450–487.
- Bower F.O. 1923–28. The Ferns I–III. Reprint edition, 1963. Today and tomorrow's book agency, New Delhi.
- Döpp W. 1932. Die Apogamie bei *Aspidium remotum*. Planta 17, 86–152.
- 1939. Cytologische und genetische Untersuchungen in der Gattung *Dryopteris*. Planta 29, 481–533.
- 1955. Experimentell erzeugte Bastarde zwischen *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott und *D. paleacea* (Sw.) C. Chr. Planta 41, 70–91.
- 1961. Eine in Kultur entstandene diploide Pflanze von *Dryopteris filix-mas*. Planta 57, 8–12.
- 1967. Apomixis bei Archegoniaten. Handbuch der Pflanzenphysiologie 18, 531–550. Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York.
- Duncan R.E. 1943. Origin and development of embryos in certain apogamous forms of *Dryopteris*. Bot. Gaz. 105, 202–211.
- Ernst A. 1918. Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich. G. Fischer, Jena.
- Farlow W.G. 1874. An asexual growth from the prothallus of *Pteris cretica*. Quart. Journ. Mic. Sci. NS 14, 266–272.
- Farmer J.G. und Digby L. 1907. Studies in apospory and apogamy in ferns. Ann. Bot. 21, 161–199.
- Gaiser L.O. 1930. Chromosome numbers in Angiosperms. Bibliographia genetica 6, 171–466.
- Gätzi W. 1961. Über den heutigen Stand der Dryopterisforschung. Ber. St. Gall. Naturwiss. Ges. 77, 3–73.
- Heslop-Harrison J. 1972. In: Plant physiology, a treatise, 44. Hg. FC. Steward. Academic Press, New York und London.
- Hickok L.G. und Klekowski, E.J. 1973. Abnormal reductional and nonreductional meiosis in *Ceratopteris*: Alternatives to homozygosity and hybrid sterility in homosporous ferns. Amer. Journ. Bot. 60, 1010–1022.
- Hirabayashi H. 1967. Chromosome numbers in Japanese species of *Dryopteris*. Journ. Japanese Bot. 42, 44–48.
- Kanamori K. 1967. Origin and early development of apogamous embryos in the prothallia of *Dryopteris chinensis*. Journ. Japanese Bot. 42, 111–118.
- Klekowski E.J. 1970. Populational and genetic studies of a homosporous fern-*Osmunda regalis*. Amer. Journ. Bot. 57, 1122–1138.
- und Lloyd R.M. 1968. Reproductive biology of the Pteridophyta. 1. General considerations and a study of *Onoclea sensibilis*. Journ. Linn. Soc. Bot. 60, 315–324.
- Lawalrée A. 1957. *Dryopteris Borreri* Newman en Belgique. Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique 90, 25–27.
- 1961. *Dryopteris x tavelii* in the valley of Chamonix, France. Amer. Fern Journ. 51, 180–185.
- 1962. Quelques ptéridophytes du Zillertal supérieur (Autriche) Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique 94, 279–283.
- 1968. Une étrange station de *Dryopteris x tavelii* Rothmaler à Lisens (Tyrol autrichien). Collect. Bot. Barcelona 7, 621–624.
- Lovis J.D. und Reichstein T. 1968. Über das spontane Entstehen von *Asplenium adulterinum* aus einem natürlichen Bastard. Naturwiss. 55, 117–120.
- und Reichstein T. 1969. Die zwei diploiden *Asplenium trichomanes x viride* Bastarde und ihre Fähigkeit zur spontanen Chromosomenverdoppelung. Bauhinia 4, 53–63.
- Loyal D.S. 1959. Some observations on the cytology and apogamy of Himalayan *Dryopteris paleacea* (Don) Hand.-Mazz. Journ. Indian Bot. Soc. 39, 608–613.
- Manton I. 1950. Problems of cytology and evolution in the Pteridophyta. Cambridge, University Press.

- und Sledge W.A. 1954. Observation on the cytology and taxonomy of the Pteridophyte flora of Ceylon. Phil. Trans. Roy. Soc. London 238, 127–185.
- und Walker S. 1954. Induced apogamy in *Dryopteris dilatata* (Hoffm.) A. Gray and *D. filix-mas* (L.) Schott emend. and its significance for the interpretation of the two species. Ann. Bot. N.S. 18, 377–383.
- Mohr H. 1956. Die Beeinflussung der Keimung von Farnsporen durch Licht und andere Faktoren. Planta 46, 534–551.
- und Ohlenroth K. 1962. Photosynthese und Photomorphogenese bei Farnvorkeimen von *Dryopteris filix-mas*. Planta 57, 656–664.
- Partanen C.R. 1961. Endomitosis in a polyploid series of fern prothalli. Journ. of Heredity 52, 139–144.
- 1965. On the chromosomal basis for cellular differentiation. Amer. Journ. Bot. 52, 204–209.
- 1972. Comparison of gametophytic callus and tumor tissues of *Pteridium aquilinum*. Bot. Gaz. 133, 287–292.
- , Sussex I.M. und Steeves T.A. 1955. Nuclear behavior in relation to abnormal growth in fern prothalli. Amer. Journ. Bot. 42, 245–256.
- Pray T.R. 1968. Interpopulational variation in the gametophytes of *Pellaea andromedaefolia*. Amer. Journ. Bot. 55, 951–960.
- Reichling L. 1953. *Dryopteris paleacea* (Sw.) Handel-Mazetti et *Dryopteris x tavelii* Rothmaler au Grand Duché de Luxembourg et en Belgique. Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique 86, 39–57.
- 1963. Deux fougères méconnues de la flore Portugaise: *Dryopteris abbreviata* (DC.) Newman et *Dryopteris tavelii* Rothm. Bot. Soc. Brot. 37, 35–43.
- Rothmaler W. 1943–46. Der Formenkreis von *Dryopteris paleacea* (Sw.) Hand.-Mazz. Candollea 10, 91–101.
- Rutishauser A. 1967. Fortpflanzungsmodus und Meiose apomiktischer Blütenpflanzen. Protoplasmatologia 6; Springer Verlag, Wien, New York.
- Schneller J.J. 1974. Untersuchungen an einheimischen Farnen, insbesondere der *Dryopteris filix-mas*-Gruppe. 1. Teil. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 84, 195–217.
- Steil W.N. 1919. A study of apogamy in the *Nephrodium hirtipes* Hk. Ann. Bot. 33, 107–132.
- 1939. Apogamy, apospory and parthenogenesis in the Pteridophytes. Bot. Rev. 5, 433–453.
- 1951. Apogamy, apospory and parthenogenesis in the Pteridophytes II. Bot. Rev. 17, 90–104.
- Tavel F. von. 1937. *Dryopteris Borreri* Newman und ihr Formenkreis. Verh. Schweiz. Naturf. Ges. 118, 153–154.
- Vida G., Page C.N., Walker T.G. und Reichstein T. 1971. Cytologie der Farngattung *Cheilanthes* in Europa. Bauhinia 4, 223–253.
- Walker S. 1955. Cytogenetic studies in the *Dryopteris spinulosa* complex I. Watsonia 3, 193–209.
- 1961. Cytogenetic studies in the *Dryopteris spinulosa* complex II. Amer. Journ. Bot. 48, 607–614.
- Whittier D.P. 1970. The initiation of sporophytes by obligate apogamy in *Cheilanthes castanea*. Amer. Journ. Bot. 57, 1249–1254.
- 1970a. The rate of gametophyte maturation in sexual and apogamous species of ferns. Phytomorphology 20, 30–35.

Johann Jakob Schneller
 Institut für systematische Botanik
 der Universität Zürich
 Pelikanstrasse 40
 8039 Zürich