**Zeitschrift:** Botanica Helvetica
**Herausgeber:** Schweizerische Botanische Gesellschaft
**Band:** 103 (1993)
**Heft:** 1

**Artikel:** Biosystematische Untersuchungen an schweizerischen Drosera-Arten
**Autor:** Seeholzer, Christian
**DOI:** https://doi.org/10.5169/seals-71327

**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:** 22.08.2025

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

Bot Helv 103: 39–53

0253-1453/93/010039-15 $ 1.50 + 0.20/0
© 1993 Birkhäuser Verlag, Basel

# Biosystematische Untersuchungen an schweizerischen *Drosera*-Arten

**Christian Seeholzer**

Geobotanisches Institut ETH, Zollikerstraße 107, CH-8008 Zürich

Manuskript angenommen am 12. Februar 1993

**Abstract**

Seeholzer C. 1993: Biosystematical investigations on Swiss *Drosera* species. Bot. Helv. 103: 39–53

All Swiss taxa of the genus *Drosera* L. (*D. rotundifolia* L. 2n = 20, *D.* × *obovata* Mert. et Koch 2n = 30, *D. anglica* Huds. 2n = 40, *D. intermedia* Hayne 2n = 20) belong to the section *Rossolis* Planch. They were examined cytologically and by isoenzyme analysis. Testing of 204 individuals from 12 sites resulted in genetic identities I = 1.00 between populations within the taxa, and average heterozygosities $H_m$ of 18.8–37.5%. This was explained by selfpollination, vegetative reproduction, colonization of low competition ecological niches, and high plasticity of the phenotypes of all taxa. The speciation of *D. anglica* originates from a hybrid with *D. rotundifolia* as one parent. *D.* × *obovata*, the hybrid *D. anglica* × *D. rotundifolia*, stands isoenzymatically between both parents. *D. intermedia* is clearly separated from the other three taxa. Some loci of *D. intermedia* and *D. rotundifolia* possibly show fixed heterozygosity and indicate a chromosome number of x = 5 for the genus *Drosera*. A comparison of the four taxa with two individuals of *D. adelae* (section *Arachnopus* Planch.) showed that both sections are probably well differentiated from each other. Subalpine dwarfed forms of *D. anglica* and *D. rotundifolia* are genetically indistinguishable from normal forms. Because of their lack for genetic adaption, the Swiss *Drosera* taxa depend on the unchanging conservation of peatland biotopes.

*Key words: Drosera*, Isoenzyme analysis, Cytology, Speciation

## 1. Einleitung

### *1.1. Anlaß der Untersuchungen*

In der Schweiz kommen drei *Drosera*-Arten vor: *D. rotundifolia* L., *D. anglica* Huds. und *D. intermedia* Hayne. Zudem ist *D.* × *obovata* Mert. et Koch, der Bastard zwischen *D. rotundifolia* und *D. anglica*, aus dem Gebiet bekannt. Eine Bestimmung von *D. anglica*, *D.* × *obovata* und *D. intermedia* ohne Blütenstände bereitet Probleme, so unter anderem bei Arbeiten am Inventar der Hoch- und Übergangsmoore (Grünig et al. 1986) sowie am Schwingraseninventar der Schweiz (Zimmerli 1988, 1989). In einer Diplomar-

beit am Geobotanischen Institut der ETH Zürich wurde untersucht, ob die schweizerischen *Drosera*-Sippen im nichtblühenden Zustand unterschieden werden können (Thommen 1990). Seine Untersuchungen warfen die Frage auf, wie Kümmerformen aus der oberen montanen und der subalpinen Stufe (von Brügger [in schedis] als *D. anglica f. alpina* bezeichnet) taxonomisch gedeutet werden müssen. Diese Frage war Anlaß für die vorliegende Arbeit. Mittels Elektrophorese wurden Isoenzyme von kultivierten Pflanzen aus mehreren Populationen untersucht. Zur Absicherung der Bestimmung des Untersuchungsmaterials nach morphologischen Merkmalen wurden eingehende zytologische Untersuchungen durchgeführt.

Im folgenden werden die Sippen aus systematischen Gründen stets in der Reihenfolge *D. rotundifolia, D.* × *obovata, D. anglica and D. intermedia* genannt (vgl. Abb. 1).

### *1.2. Selbstbestäubung und vegetative Fortpflanzung*

Die untersuchten *Drosera*-Sippen bilden Blüten aus, die von kleinen, tagaktiven Insekten bestäubt werden können (Drude 1891). Die einzelnen Blüten werden nur für wenige Stunden geöffnet (Kerner von Marilaun 1891). Daher ist Autogamie nach dem Blühen (Knuth 1898) häufig, daneben kommt aber auch echte Kleistogamie vor (Drude 1891).

Obwohl schon im 19. Jahrhundert bekannt war, daß die einheimischen *Drosera*-Sippen sich vegetativ fortpflanzen können, erklärte erst Schaeftlein (1960) das Massenvorkommen von *D.* × *ovovata* an manchen Fundorten mit der ausgeprägten Fähigkeit dieser Pflanzen zur vegetativen Fortpflanzung. Dies stimmt mit der allgemeinen Feststellung von Stebbins (1950) überein, daß Bastarde, verglichen mit ihren Eltern, häufig eine verstärkte vegetative Vermehrung aufweisen. Auch bei Polyploiden wird vegetative Fortpflanzung vermehrt beobachtet (Dobzhansky et al. 1977). Aber selbst bei *D. rotundifolia* ist die Vermehrung durch Adventivknospen mindestens ebenso bedeutend wie diejenige durch Samen (Nitschke 1860).

### *1.3. Zur Entstehung von D. anglica und D.* × *obovata (Abb. 1)*

Wood (1955) untersuchte und beschrieb diploide, sterile Bastarde zwischen *D. linearis* Goldie (2n = 20) und *D. rotundifolia* (2n = 20), die am Ufer des Lake Huron bei Hammond Bay, Michigan (U.S.A.), zwischen den beiden Eltern gefunden worden waren. *D. linearis* kommt nur in Nordamerika im Bereich der Großen Seen vor und weist noch schmälere und längere Blattspreiten als *D. anglica* auf. Die Blätter sind insgesamt etwas länger als diejenigen von *D. anglica* und steigen schräg bis senkrecht aus der Blattrosette auf (Fernald 1950). Mittels morphologischer, zytologischer und ökologischer Untersuchungen belegte Wood (1955) den hybridogenen Ursprung des sterilen Bastards. In der gleichen Region wurde auch ein seltener fertiler Bastard zwischen *D. linearis* and *D. rotundifolia* gefunden. Er stimmte in sämtlichen untersuchten Merkmalen mit *D. anglica* überein, obwohl diese Art nicht am gleichen Fundort vorkommt. Die Ploidiestufe des fertilen Bastards (2n = 40) bestimmte Wood (1955) aus unbekannten Gründen nur indirekt über Ausmessen der Schließzellen und dem daraus geschätzte Volumen. Nach Stebbins (1950) deutet Fertilität und geradzahlige Polyploidie von Bastarden auf Stabilisierung durch Allopolyploidisierung hin. Zur gleichen Schlußfolgerung kam auch Wood (1955) für *D. anglica.*

Durch Bastardierung von *D. anglica* (2n = 40) mit *D. rotundifolia* (2n = 20) entstand der sterile Bastard *D.* × *obovata* (2n = 30) (Rosenberg 1909).

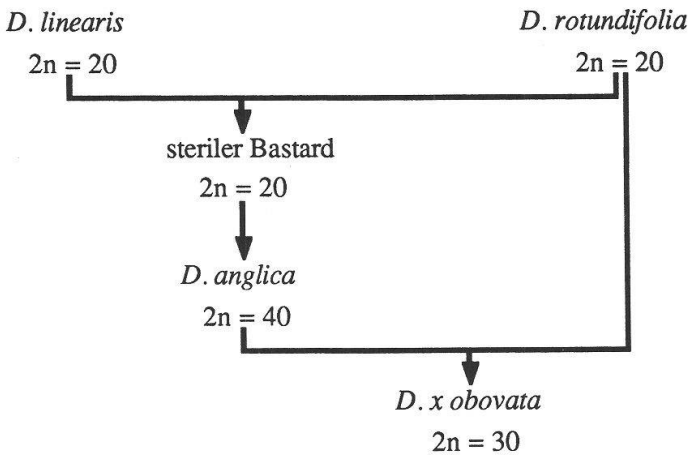


Abb. 1. Abstammung von *Drosera anglica* (nach Wood 1955) und *D. obovata* (nach Rosenberg 1909)

## 2. Material und Methoden

### *2.1. Zytologische Untersuchungen*

Die Pflanzen wurden im Gewächshaus in *Sphagnum*-Torf oder dem Substrat vom Fundort kultiviert. Zum Gießen wurde Regenwasser verwendet.

Möglichst junge Blätter in Knospenlage wurden mit einer Pinzette entnommen und 30 Minuten bei Raumtemperatur in Colchizin 0,05% eingelegt. Die Proben wurden anschließend mindestens 24 Stunden bei 3 °C in Ethanol/Eisessig 3:1 fixiert. Danach erfolgte die Färbung in Orcein-Lactopropionsäure (Dyer 1963) während 3 Tagen. Die Proben wurden in der Färbelösung kurz aufgekocht und sogleich zu Quetschpräparaten weiterverarbeitet. Die Chromosomen wurden bei 1200facher Vergrößerung mit einem Lichtmikroskop mit Grünfilter gezählt. Pro Population wurden 3 bis 20 Pflanzen untersucht. Gut zählbare Metaphasen waren relativ selten und fanden sich hauptsächlich in den Anlagen für die Drüsententakeln.

### *2.2. Isoenzymuntersuchungen*

Pro Pflanze wurden vier Knospenblätter in 0,2 ml Tris-HCl-Puffer für Extrakte mit hohen Konzentrationen von Störsubstanzen (pH 7,5; Soltis et al. 1983) bei ca. 3 °C gemörsert. Mit horizontaler Stärkegelelektrophorese wurden 12 verschiedene Enzyme aufgetrennt.

Für alle Enzyme wurde ein Gel mit 12,7% Stärke (Soltis et al. 1983) verwendet. Die Enzyme **ACO, ALD, ACP, G6PDH** und **IDH** wurden in einem Histidin-Citrat-Puffersystem (pH 7,0; Soltis et al. 1983) bei anfänglich 45 mA, nach 15 Minuten 80 mA Stromstärke aufgetrennt. Für die Enzyme **DIA, IDH, LAP, MDH, 6PGD, PGI, PGM** und **TPI** wurde ein Tris-Citrat-Puffersystem (pH 7,2; Soltis et al. 1983) bei 35 bzw. 50 mA angewendet. Die Gele wurden bei 3 °C so lange im elektrischen Feld belassen, bis die Lösungsmittelfront etwa 8 cm weit gewandert war. Die Färbemittel wurden für **DIA** nach Wendel & Weeden 1989, für alle andern Enzyme nach Soltis et al. 1983 zubereitet.

Für die genetische Interpretation wurden der hybridogene Ursprung von *D. x obovata* (Rosenberg 1909) sowie Informationen über die Quartärstruktur und die mögliche Anzahl von Isoenzymen aus Weeden & Wendel (1989) verwendet. Von sämtlichen Populationen wurde die durchschnittliche Gendiversität innerhalb einer Population $H_S$ (Nei 1973), von allen Arten die gesamte durchschnittliche Gendiversität innerhalb einer Sippe $H_T$ (Nei 1973) und die Gendifferenzierung zwischen den Populationen einer Sippe $D_{ST}$ (Nei 1973) berechnet. Mit einem Computerprogramm von Swofford et al. (1989) wurde aus den Allelhäufigkeiten jeder Population die mittlere Heterozygotie aller Sippen $H_m$ (Nei 1973), die genetische Identität I (Nei 1973) und die genetische Distanz D (Nei 1972)

Tab. 1. Fundorte, Anzahl in dieser Arbeit zytologisch untersuchter Pflanzen c, Anzahl elektrophoretisch untersuchter Pflanzen e und Höhe der Fundorte über Meer. (Die Tabelle gilt für die Enzyme **DIA, IDH, MDH, PGI** und **TPI** ohne Einschränkungen. Bei den Enzymen **G6PDH** und **6PGD** wurden von Fundort 10 nur 8 Pflanzen untersucht, bei **PGM** von Fundort 12 nur 6 *Drosera anglica*. Insgesamt 10 *D. anglica* und 72 *D. rotundifolia*, verteilt über die Fundorte 1 bis 5 und 10 bis 12, wurden für das Enzym **LAP** weniger untersucht als in der Tabelle angegeben ist.) Die *D. obovata*-Populationen ohne Chromosomenzählungen wurden in einer vorhergehenden Arbeit zytologisch untersucht. Für alle Populationen finden sich im Herbarium ZT Belege.

| Art | Nr. | Fundort, Gemeinde, Kanton | c | e | Höhe ü. M. |
|---|---|---|---|---|---|
| *D. rotundifolia* | 1 | Robenhauserriet, Pfäffikon, ZH | – | 64 | 540 |
| | 3 | Spitzenmoos, Hirzel, ZH | – | 2 | 670 |
| | 4 | Munzenriet, Wildhaus, SG | – | 2 | 1026 |
| | 5 | Egelsee, Menzingen, ZG | 7 | 5 | 768 |
| | 8 | Untere Schluecht, Sarnen, OW | 4 | 3 | 1396 |
| | 12 | Mauntschas, St. Moritz, GR | 3 | 12 | 1822 |
| *D.* × *obovata* | 1 | Robenhauserriet, Pfäffikon, ZH | – | 1 | 540 |
| | 3 | Spitzenmoos, Hirzel, ZH | – | 2 | 670 |
| | 4 | Munzenriet, Wildhaus, SG | 8 | 4 | 1026 |
| | 6 | Balmoos, Hasle, LU | 11 | 7 | 968 |
| | 7 | Wengli, Sarnen, OW | 11 | 6 | 1575 |
| | 8 | Untere Schluecht, Sarnen, OW | 16 | 4 | 1396 |
| | 9 | Siterenmoos, Sarnen, OW | 10 | 5 | 1675 |
| *D. anglica* | 2 | Egelsee, Bubikon, ZH | 9 | 7 | 495 |
| | 3 | Spitzenmoos, Hirzel, ZH | 10 | 3 | 670 |
| | 4 | Munzenriet, Wildhaus, SG | 8 | 3 | 1026 |
| | 10 | Alp Nadels, Trun, GR | 13 | 27 | 1935 |
| | 11 | Brätschenflue, Göschenen, UR | 12 | 5 | 1915 |
| | 12 | Mauntschas, St. Moritz, GR | 13 | 31 | 1822 |
| *D. intermedia* | 1 | Robenhauserriet, Pfäffikon, ZH | 20 | 12 | 540 |

Tab. 2. Abkürzungen und E.C.-Codes der untersuchten Enzyme

| Abk. | E.C.-Code | Bezeichnung nach Richter (1988) |
|---|---|---|
| ACO | 4.2.1.3 | Isocitrat-Lyase |
| ALD | 4.1.2.13 | Fructosebisphosphat-Aldolase |
| ACP | 3.1.3.2 | Saure Phosphatase |
| DIA | 1.6.4.3 | Dihydroliponamid-Dehydrogenase |
| G6PDH | 1.1.1.49 | Glucose-6-phosphat-Dehydrogenase |
| IDH | 1.1.1.42 | Isocitrat-Dehydrogenase |
| LAP | 3.4.11.1 | Leucin-Aminopeptidase |
| MDH | 1.1.1.37 | Malat-Dehydrogenase |
| 6PGD | 1.1.1.44 | 6-Phosphogluconat-Dehydrogenase |
| PGI | 5.3.1.9 | Glucosephosphat-Isomerase |
| PGM | 5.4.2.2 | Phosphoglucomutase (früher E.C.2.7.5.1) |
| TPI | 5.3.1.1 | Triosephosphat-Isomerase |

zwischen zwei Sippen ermittelt. Mit dem selben Programm wurde eine Clusteranalyse nach der UPGMA (unweighted pair-group method using arithmetic averages; Sneath & Sokal 1973) mit den genetischen Identitäten I durchgeführt und in einem Dendrogramm graphisch dargestellt. Die Güte des Dendrogramms wurde mit dem cophänetischen Korrelationskoeffizienten $r_{CS}$ (Sneath & Sokal 1973) getestet.

Den untersuchten *Drosera*-Sippen aus der Sektion *Rossolis* wurden zwei Individuen von *D. adelae* aus der Sektion *Arachnopus* gegenübergestellt, um einen Vergleich mit einer anderen Sektion innerhalb der Gattung zu haben.

## 3. Ergebnisse

### *3.1. Zytologische Untersuchungen*

Die Chromosomenzählungen ergaben für jede Sippe einheitliche Resultate: *D. rotundifolia* 2n = 20 (14 Zählungen), *D.* × *obovata* 2n = 30 (56 Zählungen), *D. anglica* 2n = 40 (65 Zählungen) und *D. intermedia* 2n = 20 (20 Zählungen).

Die Chromosomen sind zwischen 1,0 und 2,5 µm lang, ihre Form variierte sowohl innerhalb der einzelnen Metaphasen als auch zwischen verschiedenen Präparaten. Weder Zentrometer noch einzelne Chromosomenarme waren sichtbar. Eine Analyse des Karyotyps war aus diesen Gründen nicht möglich.

In Ergänzung zu den Angaben in Thommen (1990) wurden in der Literatur die folgenden Chromosomenzählungen gefunden, welche die bisherigen Resultate bestätigten: Tischler 1935, Krogulevich 1984, Chinappa & Chmielewski 1987, Kapoor et al. 1987 und Jankun et al. 1990.

### *3.2. Isoenzymuntersuchungen*

Das der Anode am nächsten liegende Isoenzym wurde mit 1 bezeichnet, die weiteren Isoenzyme aufsteigend durchnumeriert. Die untersuchten *Drosera*-Sippen zeigten bei den Enzymen **ACO, ALD** und **ACP** nicht genügend Aktivität, um diese Enzyme auswerten zu können. Die 9 lesbaren der 12 angewendeten Enzymfärbemethoden machten bei den untersuchten *Drosera*-Sippen gesamthaft 16 Isoenzyme sichtbar. Davon waren 5 (**LAP-1, TPI-1, TPI-2, MDH-1, MDH-2**) bei allen in der Schweiz vorkommenden *Drosera*-Sippen identisch und homozygot. In allen anderen Isoenzymen stimmte *D. interemedia* nicht mit den anderen Sippen überein. Die gesamte durchschnittliche Gendiversität innerhalb der Populationen einer Sippe $H_T$ war wie auch die durchschnittliche Gendiversität innerhalb einer Sippe $H_S$ bei allen Sippen 0. Demzufolge ergab sich auch für die Gen-Differenzierung zwischen Populationen einer Sippe $D_{ST}$ für alle Populationen aller Sippen auch 0.

Die beiden Vergleichspflanzen von *D. adelae* aus der Sektion *Arachnopus* waren miteinander elektrophoretisch identisch. Sie unterschieden sich in 14 Isoenzymen von allen, in 2 weiteren (**PGI-1, DIA-2**) von einzelnen in der Schweiz vorkommenden *Drosera*-Sippen. Bei *D. anglica* and *D.* × *obovata* wurde Heterozygotie in **G6PDH-2, MDH-3, 6PGD-1, PGI-2** und **PGM-1** gefunden. *D. rotundifolia* war nur in **MDH-3** und **6PGD-1** heterozygot. Heterozygotie wurde bei *D. intermedia* in **G6PDH-2** und **PGM-2** gefunden. *D. anglica* und *D.* × *obovata* waren in **MDH-3, G6PDH-2, IDH-1, 6PGD-1, PGI-2** und **PGM-1** heterozygot. Keine Banden (= Null-Allele) wurden bei *D. anglica* bei **PGI-1**, bei *D. intermedia bei* **DIA-2** und bei *D. rotundifolia* bei **DIA-1** gefunden. Bei *D.* × *obovata* wurde bei **DIA-1, G6PDH-2, PGI-1, PGI-2** und **PGM-1** insgesamt eine Stellung zwischen den beiden Eltern festgestellt. In Abb. 3 wird ein Beispiel für die intermediäre Stellung von *D.* × *obovata* zwischen *D. anglica* und *D. rotundifolia* gezeigt. Außerdem

Tab. 3. Allelfrequenzen und relative Laufdistanzen $R_m$ (nach Cheliak & Pitel 1984) der Alloenzyme. Das anodennächste Alloenzym der schweizerischen *Drosera*-Sippen wurde als Standard (=1,00) gewählt.

| Isoenzym | Allo-enzym | $R_m$ | *D. rotundifolia* | *D.* × *obovata* | *D. anglica* | *D. intermedia* | *D. adelae* |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| DIA-1 | 1 | 1,00 | – | 1,00 | 1,00 | – | – |
| | 2 | 0,90 | – | – | – | – | 1,00 |
| | 3 | 0,87 | – | – | – | 1,00 | – |
| DIA-2 | 1 | 0,63 | 1,00 | 1,00 | 1,00 | – | – |
| G6PDH-1 | 1 | 1,00 | 1,00 | 1,00 | 1,00 | – | – |
| | 2 | 0,98 | – | – | – | 1,00 | – |
| | 3 | 0,95 | – | – | – | – | 1,00 |
| G6PDH-2 | 1 | 0,90 | 1,00 | 0,50 | 0,50 | – | – |
| | 2 | 0,86 | – | – | – | 0,25 | – |
| | 3 | 0,89 | – | 0,50 | 0,50 | – | – |
| | 4 | 0,79 | – | – | – | 0,50 | – |
| IDH-1 | 1 | 1,00 | 1,00 | 1,00 | 1,00 | – | – |
| | 2 | 0,87 | – | – | – | – | 1,00 |
| | 3 | 0,81 | – | – | – | 1,00 | – |
| LAP-1 | 1 | 1,00 | 1,00 | 1,00 | 1,00 | 1,00 | – |
| | 2 | 0,98 | – | – | – | – | 1,00 |
| MDH-1 | 1 | 1,10 | – | – | – | – | 1,00 |
| | 2 | 1,00 | 1,00 | 1,00 | 1,00 | 1,00 | – |
| MDH-2 | 1 | 0,98 | – | – | – | – | 1,00 |
| | 2 | 0,90 | 1,00 | 1,00 | 1,00 | 1,00 | – |
| MDH-3 | 1 | 1,08 | – | – | – | – | 1,00 |
| | 2 | 1,00 | 0,25 | 0,25 | 0,25 | – | – |
| | 3 | 0,90 | 0,50 | 0,50 | 0,50 | – | – |
| | 4 | 0,80 | 0,25 | 0,25 | 0,25 | – | – |
| | 5 | 0,54 | – | – | – | 1,00 | – |
| 6PGD-1 | 1 | 1,00 | 0,25 | 0,25 | 0,25 | – | – |
| | 2 | 0,91 | – | – | – | – | 1,00 |
| | 3 | 0,90 | 0,50 | 0,50 | 0,50 | 1,00 | – |
| | 4 | 0,83 | 0,25 | 0,25 | 0,25 | – | – |
| PGI-1 | 1 | 1,00 | – | – | – | 1,00 | – |
| | 2 | 0,87 | 1,00 | 1,00 | – | – | 1,00 |
| PGI-2 | 1 | 0,63 | – | 0,25 | 0,25 | – | – |
| | 2 | 0,56 | – | 0,50 | 0,50 | – | – |
| | 3 | 0,44 | 1,00 | 0,25 | 0,25 | – | – |
| | 4 | 0,34 | – | – | – | 1,00 | – |
| PGM-1 | 1 | 1,16 | – | – | – | – | 1,00 |
| | 2 | 1,00 | – | 0,50 | 0,50 | – | – |
| | 3 | 0,97 | – | – | – | 1,00 | – |
| | 4 | 0,91 | 1,00 | 0,50 | 0,50 | – | – |

Tab. 3. (Fortsetzung)

| Isoenzym | Allo-enzym | $R_m$ | *D. rotundifolia* | *D.* × *obovata* | *D. anglica* | *D. intermedia* | *D. adelae* |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| PGM-2 | 1 | 0,81 | 1,00 | 1,00 | 1,00 | – | – |
| | 2 | 0,72 | – | – | – | 0,50 | – |
| | 3 | 0,61 | – | – | – | 0,50 | – |
| TPI-1 | 1 | 1,00 | 1,00 | 1,00 | 1,00 | 1,00 | – |
| | 2 | 0,93 | – | – | – | – | 1,00 |
| TPI-2 | 1 | 0,83 | – | – | – | – | 1,00 |
| | 2 | 0,78 | 1,00 | 1,00 | 1,00 | 1,00 | – |

Tab. 4. Mittlere Anzahl Proben pro Locus p, mittlere Anzahl Allele pro Locus a und mittlere Heterozygotie $H_m$ über alle Populationen einer Art mit Standardabweichungen

| Sippe | p | a | $H_m$ (in %) |
|---|---|---|---|
| *D. rotundifolia* | 81,5 ± 4,5 | 1,2 ± 0,1 | 18,8 ± 10,1 |
| *D.* × *obovata* | 29,0 ± 0,0 | 1,4 ± 0,1 | 37,5 ± 12,5 |
| *D. anglica* | 68,7 ± 2,6 | 1,4 ± 0,1 | 37,5 ± 12,5 |
| *D. intermedia* | 12,0 ± 0,0 | 1,3 ± 0,1 | 25,0 ± 11,2 |

Tab. 5. Genetische Identität I (unterhalb der Diagonalen) und genetische Distanz D zwischen den einzelnen Sippen (oberhalb der Diagonalen)

| Sippe | *D. rot.* | *D.* × *obovata* | *D. ang.* | *D. int.* |
|---|---|---|---|---|
| *D. rotundifolia* | – | 0,14 | 0,22 | 1,05 |
| *D.* × *obovata* | 0,87 | – | 0,08 | 1,00 |
| *D. anglica* | 0,80 | 0,92 | – | 1,00 |
| *D. intermedia* | 0,35 | 0,37 | 0,37 | – |

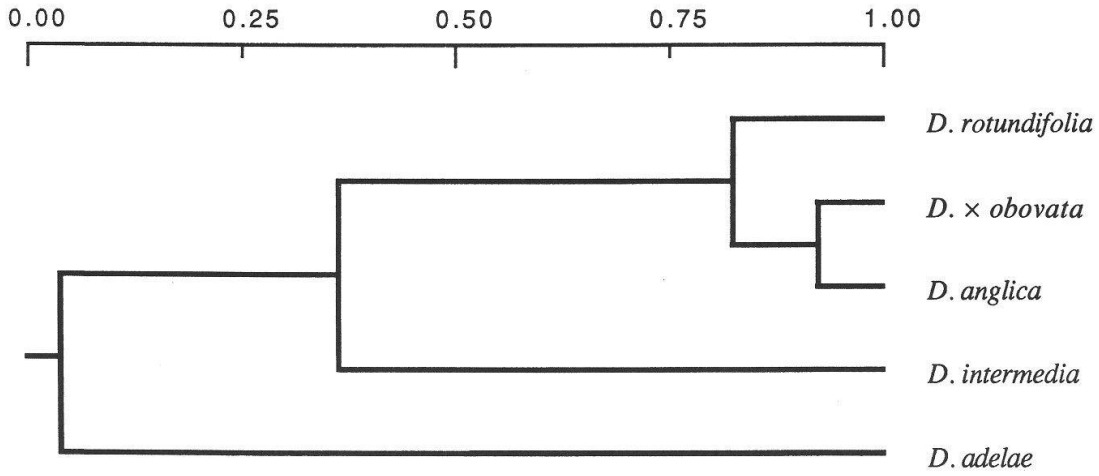


Abb. 2. Dendrogramm basierend auf UPGMA-Clustering der genetischen Identitäten

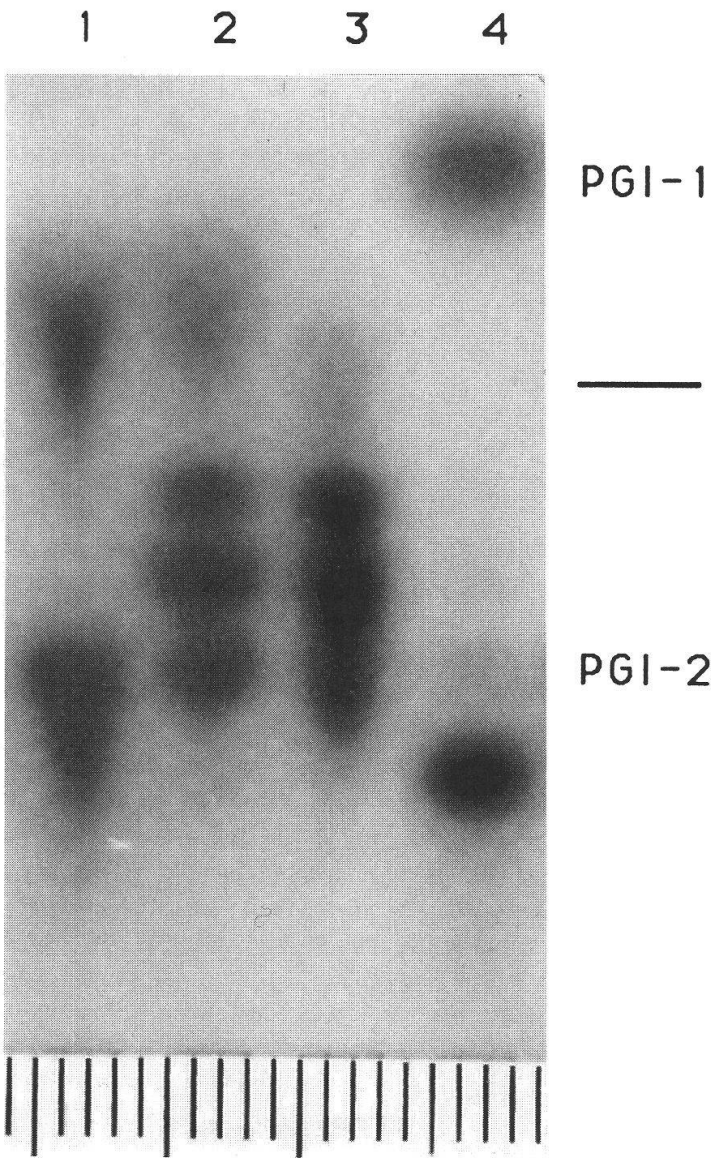


Abb. 3. Isoenzyme **PGI-1** und **PGI-2** der schweizerischen *Drosera*-Sippen. Reihenfolge: 1. *D. rotundifolia*; 2. *D.* × *obovata*; 3. *D. anglica*; 4. *D. intermedia*. Am unteren Rand ist eine Millimeterskala abgebildet. **PGI** ist ein Dimer (Weeden & Wendel 1989). *D. intermedia* und *D. rotundifolia* sind in beiden Loci homozygot. *D. anglica* und *D.* × *obovata* sind in **PGI-2** heterozygot. **PGI-1** wird bei *D. anglica* nicht mehr exprimiert.

sieht man starke Indizien für fixierte Heterozygotie von *D. anglica*, wobei *D. rotundifolia* der eine Elternteil wäre (vgl. 4.2.4. Folgerungen Prognose für das Isoenzymmuster von *D. linearis*).

Die mittlere Heterozygotie $\mathbf{H_m}$ von *D. rotundifolia* ist gemäß t-Test (nach Sokal & Rohlf 1981) mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit $\alpha < 0{,}1\%$ kleiner als $\mathbf{H_m}$ von *D. anglica* und *D.* × *obovata*. $\mathbf{H_m}$ von *D. intermedia* ist mit $\alpha < 1\%$ kleiner als $\mathbf{H_m}$ von *D. anglica* und $\alpha < 2\%$ kleiner als $\mathbf{H_m}$ von *D. x obovata* (Tab. 4).

Die UPGMA-Clusteranalyse der genetischen Identitäten I ergab ein Dendrogramm mit einem cophänetischen Korrelationskoeffizienten $r_{CS}$ von 0,996 (Abb. 2).

## 4. Diskussion

### *4.1. Zytologische Untersuchungen*

Rosenberg (1909) kam zum Resultat, daß einzig Chromosomenzählungen eine sichere Bestimmung von *D.* × *obovata* zulassen. Diese Aussage hat sich sowohl bei Thommen (1990) als auch in dieser Arbeit bestätigt.

Aneuploidie ist bisher bei *Drosera* nur von einigen australischen Arten bekannt (Kondo & Lavarck 1984), Euploidie kommt weitaus am häufigsten vor (Lewis 1980).

Die Chromosomengrundzahl der untersuchten *Drosera*-Arten wurde lange mit $x = 10$ angegeben (Lewis 1980). Kondo & Lavarck (1984) fanden aber bei *D. paleacea* DC. aus der Sektion *Lamprolepsis* der Untergattung *Rorella*, einer australischen Art, $2n = 10$, so daß eine neue Grundzahl von $x = 5$ zur Diskussion steht (Kondo & Lavarck 1984). Demzufolge ließen sich alle *Drosera*-Arten mit $2n = 20$ Chromosomen als Tetraploide interpretieren. Die Resultate der Isoenzymanalysen dieser Untersuchungen stützen diese Hypothese (vgl. 4.2.3. Resultate; Heterozygote Loci von *D. rotundifolia* und *D. intermedia*).

### *4.2. Isoenzymuntersuchungen*

#### 4.2.1. Material

Die Vernachlässigung seltener Allele beeinträchtigt zwar die systematische Aussagekraft nicht (Crawford 1989), deren Berücksichtigung kann aber die Zuordnung der Banden zu einzelnen Loci vereinfachen. Deswegen wurde aus der *D. rotundifolia*-Population von Robenhausen 64 Individuen aus einer Fläche von etwa 36 ha untersucht. Da in dieser Population wie auch bei den anderen immer alle Individuen einer Sippe monomorph waren, ist es nicht nötig, bei den anderen, wesentlich kleineren Populationen derart große Individuenzahlen zu untersuchen.

Das Enzymmuster der Pflanzen änderte sich im Laufe der Entwicklung nicht, wobei über Nuancen in der Enzymaktivität keine Aussagen gemacht werden können, da sie oft gering war und auch innerhalb der 4 Sippen stark schwankte.

#### 4.2.2. Methode

Weder konstante Probenmengen noch Extrakte mit gleicher Färbung oder gleicher Farbintensität wiesen eine konstante Enzymaktivität auf. Die besten Resultate wurden mit 4 Blattknospenblättern auf 200 µl Extraktionspuffer erzielt. Ein Extraktionspuffer für Proben mit hohen Konzentrationen an Störsubstanzen (Soltis et al. 1983) eignet sich am besten.

**Genetische Interpretation der Bandenmuster**. – Für die Zuordnung der Banden zu einzelnen Loci wären Zusatzuntersuchungen aufschlußreich: Um die Beurteilung von hetero- bzw. homozygoten Loci abzusichern, wären haploides Material oder Kreuzungsexperimente notwendig. Elektrophorese mit *Drosera*-Pollen wäre allerdings äußerst aufwendig, da pro Blüte nur 5 Staubblätter vorhanden sind, die insgesamt nur wenige hundert Pollenkörner produzieren. Eine zweite Variante, um hetero- und homozygote Loci unterscheiden zu können, wäre die Untersuchung der $F_2$-Segregation. Kreuzungsexperimente sind aber angesichts der Blütenbiologie (vgl. 1. Einleitung) der untersuchten *Drosera*-Arten schwierig und bei *D.* × *obovata* wegen deren Sterilität nicht durchführbar.

Weil aus den oben genannten Gründen weder Untersuchungen an haploidem Material noch Kreuzungsexperimente möglich waren, wurden für die genetische Interpretation der Bandenmuster Informationen über die Quartärstruktur (Weeden & Wendel 1989) der untersuchten Enzyme herangezogen.

4.2.3. Resultate

**Gründe für die fehlende genetische Variabilität innerhalb einer Sippe** – Fehlende genetische Variabilität innerhalb einer Art ist ein eher seltenes Phänomen, das aber schon mehrfach festgestellt wurde (Koniuszek & Verkleij 1982, McLeod et al. 1983, Gottlieb 1984). Im Fall der untersuchten *Drosera*-Suppen dürften im wesentlichen folgende Faktoren dafür verantwortlich sein: Vegetative Fortpflanzung, hohes Regenerationsvermögen, Thermokleistogamie, echte Kleistogamie, Autogamie nach dem Blühen, Sterilität bei *D.* × *obovata*, konstante und konkurrenzarme ökologische Nischen sowie hohe Plastizität der Phänotypen von *D. rotundifolia*, *D.* × *obovata* und *D. anglica*.

**1. Grund: Selbstbestäubung und vegetative Fortpflanzung** – Extrem niedrige oder fehlende Variabilität ist schon oft mit Selbstbestäubung erklärt worden (Babbel & Selander 1974, Koniuszek & Verkleij 1982, McLeod 1983). Gottlieb (1977) fand bei einer Metaanalyse in 8 von 28 selbstbestäubenden Arten aus z. T. verschiedenen Familien weder innerhalb von Populationen noch innerhalb der einzelnen Arten polymorphe Loci. 18 dieser 28 Arten waren zudem in allen Loci homozygot. Im Gegensatz zu den andern 3 untersuchten *Drosera*-Arten ist es bei *D.* × *obovata* die hochgradige Sterilität, welche sexuelle Fortpflanzung und damit Rekombination fast vollständig verhindert.

**2. Grund: Besiedlung konkurrenzarmer Nischen durch Spezialisierung** – Die *Drosera*-Sippen der Nordhemisphäre werden als Glazialrelikte (Hess et al. 1976) betrachtet, die in Hochmooren überdauert haben (Diels 1906). Reliktarten sind oft genetisch homogen und nur in engen ökologischen Nischen erfolgreich, also hochgradig spezialisiert (Stebbins 1942). Moore bieten recht konstante, wenn auch extreme Standortbedingungen. Gerade die edaphischen Faktoren, die oft als Ursache für die Bildung von Ökotypen angeschaut werden (Braun-Blanquet 1928), schwanken in einem Hochmoor kaum. Ausnahmen bilden Populationen an Standorten, die am Rande der ökologischen Amplitude einer Sippe liegen. So beobachteten De Ridder & Dhondt (1992 a) bei *D. intermedia* eine beschleunigte Generationsabfolge an sehr nassen und an eher trockenen Standorten. Mit widrigen Umweltfaktoren ging allerdings auch eine geringere sexuelle Reproduktion einher. Der Standort der untersuchten *Drosera*-Sippen ist konkurrenzarm: Auch andere Blütenpflanzen kommen nur in niedriger Abundanz vor. An das Wachstum der vorherrschenden Torfmoose sind die untersuchten *Drosera*-Sippen bestens angepaßt, indem alljährlich der Sproß weiterwächst und eine neue Blattrosette an der Moosoberfläche ausgebildet wird. Die Arten haben sich untereinander eingenischt. Einzig *D.* × *obovata* konkurrenziert seine Eltern. Daß die Pflanzengesellschaften, in denen die untersuchten *Drosera*-Sippen vorkommen, sehr alt sind, belegt ein Fossilfund aus dem Pleistozän von Don Valley (Kanada). Die Begleitflora der dort gefundenen *Drosera*-Art, die von *D. rotundifolia* nicht zu unterscheiden ist, stimmt mit der rezenten überein (Hegi & Huber 1961–1966). Die hier untersuchten *Drosera*-Sippen stehen also wahrscheinlich schon seit langem nicht mehr unter Selektionsdruck. Bei Populationen, deren Nischenbreite oder ökologische Amplitude abnimmt, stellten Babbel & Selander (1974) allgemein geringere genetische Variabilität fest. Jefferies & Gottlieb (1982) untersuchten 2 morphologisch sehr ähnliche, sexuell aber isolierte *Salicornia*-Arten (*Chenopodiaceae*). *Salicornia* ist hochgradig auf feuchte bis nasse Standorte mit hohem Salzgehalt spezialisiert (Braun-

Blanquet 1928). Die eine Art besiedelt etwas höher gelegene, weniger feuchte Standorte in Marschen als die andere. Beide Arten sind fast zu 100% kleistogam. Alle 800 untersuchten Individuen waren in 30 Loci homozygot. In 6 Loci unterschieden sich die beiden Arten voneinander. Auch bei bzw. zwischen den untersuchten *Drosera*-Sippen findet man hohe morphologische Ähnlichkeit, Kleistogamie (und andere Selbstbestäubungsmechanismen), kleine ökologische Amplituden bezüglich Bodenfaktoren und Konkurrenzkraft, Homozygotie in fast allen Loci (oder fixierte Heterozygotie) und die Besiedlung verschiedener *Sphagnum*-Synusien durch die einzelnen Arten.

**3. Grund: Hohe Plastizität des Phänotypen** – Die Phänotypen von *D. anglica, D. rotundifolia* and *D.* × *obovata* sind äußerst plastisch. Das zeigen die morphologischen Anpassungen an höher gelegene Standorte sowie die Variabilität der Blattmorphologie in und zwischen Populationen ähnlicher Höhenlage (Thommen 1990), die zu Überlappungen zwischen den Arten führt. De Ridder & Dhondt (1992b) ziehen die Genotypplastizität als wichtige Grundlage für die Phänotypplastizität von *D. intermedia*-Populationen verschiedener Standorte in Betracht.

**Vergleiche mit D. adelae** – *D. adelae* wird in die Sektion *Arachnopus* gestellt, währenddem die schweizerischen *Drosera*-Sippen zur Sektion *Rossolis* gezählt werden. Beide Sektionen gehören der Untergattung *Rorella* an. Diese Einteilung basiert auf Befunden morphologischer, zytologischer, ökologischer, chorologischer (Diels 1906) und palynologischer (Takahashi & Sohma 1982) Untersuchungen. Die Isoenzymanalyse bestätigt diese Sonderstellung von *D. adelae* gegenüber den untersuchten Sippen der Sektion *Rossolis*.

**Fixierte Heterozygotie, Allopolyploidie und Vorläufer-Abkömmling-Beziehungen** – Die mit $\alpha < 0{,}001$ signifikant höhere Heterozygotie von *D. anglica* und *D.* × *obovata* bzw. gegenüber *D. rotundifolia* und $\alpha < 0{,}1$ bzw. $\alpha < 0{,}2$ gegenüber *D. intermedia* könnte auf fixierte Heterozygotie bei *D. anglica* zurückzuführen sein (vgl. 4.2.4. Folgerungen, Prognose für das Isoenzymmuster von *D. linearis*). *D. rotundifolia* wäre nach der vorliegenden Untersuchung eindeutig der eine Elternteil von *D. anglica*, wie es schon Wood (1955) vermutete. Diese muß demnach als autopolyploider Bastard, der durch Polyploidisierung eines sterilen Bastardes entstanden ist, angesehen werden. Cai et al. (1990) fanden bei Allopolyploiden erhöhte Heterozygotie. Gottlieb (1974) berechnete für die genetische Identität I (Nei 1972) zwischen einem Vorläufer-Abkömmling-Paar von 2 *Clarkia*-Arten den Wert 0,88. Werte in diesem Bereich wurden auch zwischen *D. rotundifolia* und *D.* × *obovata*, *D. rotundifolia* und *D. anglica* sowie *D.* × *obovata* und *D. anglica* gefunden, die ebenfalls Vorläufer-Abkömmling-Paare darstellen. Bei *D.* × *obovata* und *D. anglica* hat Sippenbildung durch Rekombination (Grant 1971) stattgefunden.

**Intermediäre Stellung des Bastardes *D.* × *obovata* zwischen seinen Eltern** – Der Bastard *D.* × *obovata* zeigte erwartungsgemäß ein intermediäres Allelmuster, das näher bei *D. anglica* als bei *D. rotundifolia* liegt. Das läßt sich dadurch erklären, daß *D.* × *obovata* zwei Genome von *D. anglica* und ein Genom von *D. rotundifolia* enthält. Gastony (1986) fand bei einem triploiden, sterilen *Asplenium*-Bastard (*Polypodiaceae*) ebenfalls ein zwischen den beiden Eltern stehendes Muster der Allele. – Wohl auch wegen des Verhältnisses der Elterngenome von 2:1 steht *D.* × *obovata* in der Blattmorphologie *D. anglica* näher als *D. rotundifolia* (Thommen 1990). Huber (1988) untersuchte u.a. Bastarde zwischen *Ranunculus kuepferi* Greuter & Burdet und *R. seguieri* Vill. mit Elterngenomverhältnissen von 1:1 bis 4:1 sowie zwischen *R. parnassifolius* L. und *R. seguieri* von 2:1 und 4:1. Er stellte dabei stufenweise Übergänge von intermediärer Blattmorphologie zur Blattmorphologie jenes Elternteils fest, der mit der größeren Genanzahl vertreten war, ohne daß auf Grund der Blattmorphologie sicher auf das Elterngenomverhältnis zurück-

geschlossen werden konnte. Diese Situation liegt auch in vereinfachter Art bei *D.* × *obovata* vor: Besonders zu *D. anglica* bestehen morphologische Übergänge; oft ist aber eine sichere Zuordnung innerhalb einer Population auf Grund der Blattmorphologie möglich (Thommen 1990).

**Deutung von *D. anglica f. alpina* BRÜGGER** – Nichts deutet darauf hin, daß sich *D. anglica* in einer adaptiven Radiation befinden könnte: Benachbarte ökologische Nischen sind durch *D. intermedia*, *D.* × *obovata* bzw. *D. rotundifolia* besetzt. Wahrscheinlich dürften *D. anglica* und *D. rotundifolia* seit ihrer Entstehung relativ konstant geblieben sein. Und schließlich scheint auch kein Selektionsdruck vorhanden zu sein. Adaptive Radiation als Erklärung für das Phänomen von *D. anglica f. alpina* ist daher abzulehnen. Folglich liegen diese subalpinen Kümmerformen in der großen phänotypischen Plastizität der untersuchten *Drosera*-Sippen begründet und werden vor allem durch höhenbedingte ökologische Faktoren hervorgerufen.

**Stellung von *D. intermedia*** – *D. intermedia* steht klar außerhalb der anderen drei Sippen. Dies entspricht den Erwartungen, die auf chorologischen, morphologischen und ökologischen Daten sowie der Häufigkeit von Bastarden mit *D. rotundifolia* und *D. anglica* (Hegi & Huber 1961–1966) basieren. Verglichen mit *D. adelae* steht *D. intermedia* den anderen schweizerischen *Drosera*-Sippen klar näher. Gottlieb (1977) berechnete in einer Metaanalyse für die genetische Identität I (Nei 1972) einen Durchschnittswert für I zwischen Arten der gleichen Gattung von 0,67 (Standardabweichung 0,07). Dieser Wert war bei Vorläufer-Abkömmling-Beziehungen wesentlich höher. Gemessen an diesem Wert steht *D. intermedia* überdurchschnittlich weit außerhalb der anderen schweizerischen *Drosera*-Sippen (vgl. Tab. 5).

**Heterozygote Loci von *D. rotundifolia* und *D. intermedia*** – Bei *D. rotundifolia* sind 3, bei *D. intermedia* sind 4 heterozygote Loci gefunden worden (Tab. 3). Eingehendere Untersuchungen wären hier wünschenswert, um sicherzustellen, daß diese Pflanzen an den betreffenden Loci tatsächlich heterozygot sind. Wie in «4.1. Zytologische Untersuchungen» bereits erwähnt, fanden Kondo & Lavarck 1984 bei *D. palaeacea* DC. eine Chromosomenzahl von $2n = 10$. Folglich ließen sich alle *Drosera*-Arten mit $2n = 20$ Chromosomen als Tetraploide interpretieren. Diese Hypothese ist nicht besonders abwegig, schätzt doch Lewis (1980) 40–50% aller Pflanzen als allopolyploid ein. Die hier als heterozygot interpretierten Loci von *D. rotundifolia* und *D. intermedia* wären demnach Zeugen einer fixierten Heterozygotie, die heute nur noch in wenigen Loci sichtbar ist. Entwicklungsgeschichtlich sehr alte Allopolyploide zeigen oft das Allelmuster von Diploiden (Crawford 1989). Ellisens & Crawford (1988) interpretierten einen **TPI**-Locus einer tetraploiden, alten endemitischen *Mabrya*-Art (*Scrophulariaceae*) als möglicherweise dupliziert und damit als Zeugnis einer weit zurückliegenden Artbildung durch Allopolyploidisierung.

### 4.2.4. Folgerungen

**Prognose für das Isoenzymmuster von *D. linearis*** – Trifft die plausible Entstehungshypothese für *D. anglica* (Wood 1955) zu, so lassen sich gewisse Allele von *D. linearis* voraussagen, die in *D. anglica*, nicht aber in *D. rotundifolia* vorhanden sind: **DIA-1** Alloenzym 1, **G6PDH-2** Alloenzym 3, **PGI-2** Alloenzym 1 und **PGM-1** Alloenzym 2.

**Deutung der ökologischen Amplitude der untersuchten Drosera-Sippen** – Hohe Phänotypplastizität erübrigt die Ausbildung verschiedener genetisch fixierter Ökotypen (Hamrick et al. 1979). Dies ist auch bei den untersuchten *Drosera*-Sippen der Fall, welche

wegen ihrer Phänotypplastizität Moorbiotope von der kollinen bis knapp an die alpine Stufe besiedeln können.

**Folgerungen für den Naturschutz** – Hingegen sind die hier untersuchten *Drosera*-Sippen bezüglich Bodenfaktoren auf sehr enge ökologische Nischen spezialisiert. Daraus leitet sich ab, daß zur Erhaltung dieser Sippen die Biotope, welche sie besiedeln, unverändert erhalten werden müssen.

**Folgen der Isoenzymanalyse für die systematische Botanik** – Mit der Isoenzymanalyse ist es möglich geworden, ganze Pflanzenpopulationen genetisch zu untersuchen. Als Folge davon werden immer mehr Übergänge zwischen einzelnen Arten durch Allopolyploidisierung und Bastardierung entdeckt. Ein extremes Beispiel dafür ist die Arbeit von Stutz (1978) über Arten der Gattung *Atriplex* (*Chenopodiaceae*). Er stellte Bastarde sowohl zwischen nahen als auch entfernten Verwandten, Autopolyploide und Allopolyploide in dieser Gattung fest. Raven (1976) gibt zu bedenken, daß genetische Übergänge zwischen Arten wahrscheinlich der Normallfall sind. Das klassische Artkonzept stößt dadurch an seine Grenzen. Die 4 untersuchten *Drosera*-Sippen wären demzufolge mit genetisch derartig klaren Grenzen ein Spezialfall.

Ich danke Dr. M. Baltisberger, Dr. W. Huber, Prof. Dr. E. Landolt und Dr. A. Leuchtmann herzlich für die vielen wertvollen Hinweise und Anregungen bei meiner Arbeit. F. Thommen danke ich für die Begleitung auf den Sammelexkursionen im Sommer 1990. Für die Sammelbewilligungen der Kantone Graubünden, Obwalden, St. Gallen, Uri und Zürich sei den betreffenden kantonalen Institutionen gedankt.

## Literatur

Babbel G. R. und Selanmder R. K. 1974. Genetic variability on edaphically restricted and widespread plant species. Evolution 27: 619–630.

Behre K. 1929. Physiologische und cytologische Untersuchungen über *Drosera*. Planta 7: 208–306.

Braun-Blanquet J. 1928. Pflanzensoziologie, Grundzüge der Vegetationskunde. Springer, Berlin: 330 S.

Cai Q., Macdonald S. E., Chinnappa C. C. 1990. Studies on the *Stellaria longipes* complex (Caryophyllaceae): isozyme variability and the relationship between *Stellaria longipes* and *S. longifolia*. Plant Syst. Evol. 173: 129–141.

Cheliak W. M. und Pitel J. A. 1984. Techniques for starch gel electrophoresis of enzymes from forest tree species. Information Report P1-X-42 Petawa National Forestry Institute: 1–41.

Chinnappa C. C. und Chmielewski J. G. 1987. Documented plant chromosome numbers 1987, 1. Miscellaneous counts from western North-America. Sida 12: 409–417.

Crawford D. J. 1989. Enzyme electrophoresis and plant systematics. In: Soltis D. E. und Soltis, P. S., Isozymes in plant biology. Dioscorides press, Portland Oregon: 146–164.

De Ridder F. und Dhondt A. A. 1992a. The demography of a clonal herbaceous perennial plant, the longleaved sundew *Drosera intermedia*, in different heathland habitats. Ecography 15: 129–143.

De Ridder F. und Dhondt A. A. 1992b. The reproductive behaviour of a clonal herbaceous perennial plant, the longleaved sundew *Drosera intermedia*, in different heathland habitats. Ecography 15: 144–153.

Diels L. 1906. Droseraceae. In: Engler A., Das Pflanzenreich IV. 112, Heft 26: 1–136.

Dobzhansky T., Ayala F. J., Stebbins G. L. und Valentine J. W. 1977. Evolution W. H. Freeman and Co., San Francisco: 572 pp.

Drude O. 1891. Droseraceae. In: Engler A., Die natürlichen Pflanzenfamilien, 1. Aufl., Bd. III 1. 2: 261–272.

Dyer A. F. 1963. The use of lacto-propionic orcein in rapid squash methods for chromosome preparations. Stain. Technol. 38: 85–90.
Elisens W. J. und Crawford D. J. 1988. Genetic variation and differentiation in the genus *Mabrya* (Scrophularaceae – Antirrhineae): Systematic and evolutionary inferences. Amer. J. Bot. 75; 85–96.
Fernandes A. 1950. Sobre a cariológia de algumas plantas da Serra do Gerés. Agron. Lusit. 12: 551–600.
Fernald M. L. 1950. Gray's manual of botany (8th ed.). American Book Company, New York: 1632 pp.
Ficini G., Garbari F., Giordani A. und Tomei P. E. 1980. Numeri cromosomici per la Flora Italiana: 683–689. Informatore Botanico Italiano 12: 113–116.
Gastony G. J. 1986. Electophoretic evidence for the origin of fern species by unreduced spores. Amer. J. Bot. 73: 1563–1569.
Goldblatt P. 1988. Index to plant chromosome numbers 1984–1985. Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard. 23: 1–264.
Goldblatt P., Johnson D. E. 1990. Index to plant chromosome numbers 1986–1987. Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard. 30: 1–243.
Gottlieb L. D. 1974. Genetic confirmation of the origin of *Clarkia lingulata*. Evolution 28: 224–250.
Gottlieb L. D. 1977. Electrophoretic evidence in plant systematics. Ann. Missouri Bot. Gard. 64: 161–180.
Gottlieb L. D. 1984. Electrophoretic analysis of the phylogeny of the self-pollinating populations of *Clarkia xantiana*. Plant Syst. Evol. 147: 91–102.
Grant V. 1971. Plant speciation. Columbia Univ. Press, New York: 445 pp.
Grünig A, Vetterli L. und Wildi O. 1986. Die Hoch- und Übergangsmoore der Schweiz. EAFV Berichte Nr. 281. Birmensdorf: 62 S.
Hamrick J. L., Linhart Y. B. und Mitton J. B. 1979. Relationships between life history characteristics and electrophoretically detectable genetic variation in plants. Ann. Rev. Ecol. Syst. 10: 173–200.
Hegi G. und Huber H. 1961–1966. Illustrierte Flora von Mitteleuropa (2. Aufl.), Bd. IV, 2. A. Carl Hauser, München: 448 S.
Hess H. E., Landolt E. und Hirzel R. 1976. Flora der Schweiz und angrenzender Gebiete, Bd. 1 (2. Aufl.). Birkhäuser, Basel: 858 S.
Huber W. 1988. Natürliche Bastardierungen zwischen weissblühenden *Ranunculus*-Arten in den Alpen. Veröff. Geobot. Inst. ETH Stiftung Rübel 100: 1–160.
Jankún A., Pogan E. und Wcisło H. 1990. Further studies in chromosome number of Polish Angiosperms Part XXII. Acta Biol. Cracov., Ser. Bot. XXXI: 1–17.
Jefferies R. L. und Gottlieb L. D. 1982. Genetic differentiation of the microspecies *Salicornia europaea* L. (sensu stricto) and *S. ramosissima* J. Woods. New Phytol. 92: 123–129.
Kapoor B. M., Ramcharitar S. und Gervais C. 1987. Liste annotée de nombres chromosomiques de la flore vasculaire du nord-est de l'Amérique. Naturaliste Canad. 114: 105–116. (zitiert nach Goldblatt und Johnson 1990).
Kerner von Marilaun A. 1891. Pflanzenleben, Bd. 2. Bibliographisches Institut, Leipzig, Wien: 896 S.
Knuth P. 1898. Handbuch der Blütenbiologie (unter Zugrundelegung von Hermann Müllers Werk: Die Befruchtung der Blumen durch Insekten), Bd. I. Wilhelm Engelmann, Leipzig: 400 S.
Kondo K. und Lavarck P. S. 1984. A cytotaxonomic study in some species of *Drosera* L. (*Droseraceae*). J. Linn. Soc., Bot., 88: 317–333.
Kondo K. und Segawa M. 1988. A cytotaxonomic study in artificial hybrids between *Drosera anglica* Huds. and its certain closely related species in series *Drosera*, section *Drosera*, subgenus *Drosera, Drosera*. La Kromosomo II 51–52: 1697–1709.
Koniuszek J. W. J. und Verkleij J. A. C. 1982. Genetical variation in two related annual *Sennecio* species occuring on the same habitat. Genetica 59: 133–137.
Krogulevich R. E. 1984. Kromosomskye Chisla Tsvetkovykle Rostonii i Sibiri Dal'nego Vostoka, Izdatel'stvo „Nauka". Sibiriskoe Otdelenie, Novosibirsk. (zitiert nach Goldblatt 1988).
Lewis W. H. 1980. Polyploidy: Biological relevance. Plenum Press, New York: 583 pp.

McLeod M. J., Guttman S. I., Eshbaugh W. H. und Rayle R. E. 1983. An electrophoretical study of evolution in *Capsicum* (Solanaceae). Evolution 37: 562–574.
Nakajima G. 1933. Chromosome numbers in some angiosperms. Jap. J. Genet. 9: 1–5.
Nei M. 1972. Genetic distance between populations. Amer. Naturalist 106: 283–292.
Nei M. 1973. Analysis of gene diversity in subdivided populations. Proc. Natl. Acad. U.S.A. 70: 3321–3323.
Nitschke T. 1860. Wachstumsverhältnisse des rundblättrigen Sonnenthaues. Bot. Zeitung (Leipzig), 18 (7 und 8): 57–64 und 65–69.
Raven, P. H. 1976. Systematics and plant population biology. Syst. Bot. 1: 284–316.
Richter G. 1988. Stoffwechselphysiologie der Pflanzen (5. Aufl.). Georg Thieme, Stuttgart, New York: 639 S.
Rosenberg O. 1909. Cytologische und morphologische Studien an *Drosera longifolia* × *rotundifolia*, Kongl. Svenska Vetenskapsakad. Handl. N. S. 43(11): 1–65.
Schaeftlein H. 1960. *Drosera* (Sonnentau) auf der Turracher Höhe: Ein Beitrag zur Kenntnis von *Drosera* × *obovata* Mert. u. Koch. Carinthia II 70: 61–81.
Sneath P. H. A. und Sokal R. R. 1973. Numerical taxonomy. W. H. Freeman and Co., San Francisco: 573 pp.
Sokal R. R. und Rohlf J. R. 1981. Biometry, (2. Aufl.). W. H. Freeman and Co., San Francisco: 859 pp.
Soltis D. E., Haufler C. H., Darrow D. C. und Gastony G. J. 1983. Starch gel electrophoresis of ferns: a compilation of grinding buffers, gel and electrode buffers, and staining schedules. Amer. Fern J. 73: 9–27.
Stebbins G. L. 1942. The genetic approach to problems of rare and endemic species. Madrono 6: 241–258.
Stebbins G. L. 1950. Variation and evolution in plants. Columbia Univ. Press, New York, London: 643 pp.
Stutz H. C. 1978. Explosive evolution of perennial *Atriplex* in Western America. Great Basin Naturalist Mem. 2: 161–168.
Swofford D. L. und Selander R. B. 1989. BIOSYS-1 release 1.7: A computer program for the analysis of allelic variation in population genetics and biochemical systematics. Illinois Natural History Survey.
Takahashi H., Sohma K. 1982. Pollen morphology of the *Droseraceae* and its related taxa. Sci. Rep. Tohoku Imp. Univ. Ser. 4, Biol. 38: 81–156.
Thommen F. B. 1990. Systematisch-ökologische Untersuchungen an schweizerischen *Drosera*-Arten. Ber. Geobot. Inst. ETH Stiftung Rübel 56: 150–174.
Tischler G. 1935. Die Bedeutung der Polyploidie für die Verbreitung der Angiospermen, erläutert an den Arten. Bot. Jahrb. Syst., 67: 1–36.
Weeden N. F. und Weeden N. F. 1989. Visualization and interpretation of plant isozymes. In: Soltis D. E. und Soltis P. S.: Isozymes in plant biology. Dioscorides Press, Portland Oregon: 5–45.
Wood C. E. jr. 1955. Evidence for the hybrid origin of *Drosera anglica* Huds.. Rhodora 57 (676): 105–130.
Zimmerli S. 1988. Das Inventar der Schwingrasen der Schweiz. Unveröffentlicht, deponiert: BUWAL Bern, KOSMOS, WSL, Birmensdorf, Geobot. Inst. ETH Stiftung Rübel, Zürich, ca. 220 S.
Zimmerli S. 1989. Das Inventar der Schwingrasen der Schweiz. Ber. Geobot. Inst. ETH Stiftung Rübel 55: 51–68.