

FID Biodiversitätsforschung

Decheniana

Verhandlungen des Naturhistorischen Vereins der Rheinlande und
Westfalens

Dryopteris expansa (C. Presl) Fraser-Jenkins & Jermy und *D. x ambroseae*
Fraser-Jenk. & Jermy (Dryopteridaceae) in Nordrhein-Westfalen -
Identifizierung, Verbreitung, Ökologie

Bennert, Wilfried Herbert

2012

Digitalisiert durch die *Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg, Frankfurt am Main* im
Rahmen des DFG-geförderten Projekts *FID Biodiversitätsforschung (BIOfid)*

Weitere Informationen

Nähere Informationen zu diesem Werk finden Sie im:

Suchportal der Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg, Frankfurt am Main.

Bitte benutzen Sie beim Zitieren des vorliegenden Digitalisats den folgenden persistenten
Identifikator:

[urn:nbn:de:hebis:30:4-197164](https://nbn-resolving.org/urn:nbn:de:hebis:30:4-197164)

***Dryopteris expansa* (C. PRESL) FRASER-JENKINS & JERMY und
D. × ambroseae FRASER-JENK. & JERMY (Dryopteridaceae)
in Nordrhein-Westfalen – Identifizierung, Verbreitung, Ökologie**

***Dryopteris expansa* (C. PRESL) FRASER-JENKINS & JERMY and
D. × ambroseae FRASER-JENK. & JERMY (Dryopteridaceae)
in North Rhine-Westphalia – identification, distribution, ecology**

H. WILFRIED BENNERT, WOLFGANG JÄGER, HANS BÄPPLER, MARCUS LUBIENSKI,
ROLF THIEMANN, RONALD VIANE & ANDREAS SARAZIN

Kurzfassung: *Dryopteris expansa* ist eine der beiden diploiden Ausgangssippen der allotetraploiden *D. dilatata*. Wegen dieser engen genetischen Verwandtschaft ähneln sich beide Arten morphologisch stark und sind im Gelände oft nicht eindeutig unterscheidbar. Erschwert wird die Identifizierung durch das Auftreten von Hybriden zwischen beiden Arten (*D. × ambroseae*). *D. expansa*, die erst spät als eine eigenständige Sippe erkannt und zunächst in Süddeutschland gefunden wurde, blieb in NRW jahrzehntelang unentdeckt. Sie wurde zuerst in der Eifel, dann aber auch in anderen Landesteilen nachgewiesen. Derzeit sind acht Lokalitäten bekannt, an denen zumeist auch *D. × ambroseae* vorkommt. Die ersten beiden Funde von *D. expansa* und *D. × ambroseae* wurden durch Chromosomenzählungen, die folgenden mit Hilfe der Flow-Cytometrie abgesichert.

D. expansa kommt in Nordrhein-Westfalen überwiegend im Bergland vor (Eifel, Süderbergland), lediglich zwei Bestände sind aus dem Flachland (Westfälische Bucht) bekannt. Damit wird das gesamte Höhenspektrum des Landes von der planaren bis zur montanen Stufe abgedeckt (höchstes Vorkommen am Hunau-Kamm bei 804 m). Die meisten Bestände befinden sich in Vegetationstypen mit oberflächennahem Grundwasser (Erlenbruch- bzw. Hangquellwälder, bachbegleitende Auenwälder). Die beiden Vorkommen in Fichtenforsten liegen in der niederschlagsreichen Kammregion von Mittelgebirgen.

Insgesamt sind die Populationen von *D. expansa* auffallend individuenarm, was auf die geringere Konkurrenzfähigkeit zurückgehen dürfte. Die Art bevorzugt feuchtere und kühlere Wuchsorte als *D. dilatata* und erreicht die Höhengrenze in den Alpen erst bei 2.700 m. In nördlichen Breiten und höheren Lagen werden auch offener und sogar baumfreie Wuchsorte besiedelt (wie Birkenwälder, Hochstaudenfluren, Blockhalden, selbst offene Heiden und küstennahe Dünen).

Schlagworte: Farne, Hybridenbildung, Polyploidie, Chromosomenzählungen, Flow-Cytometrie, Höhenverbreitung, Ökologie

Abstract: *Dryopteris expansa* (C. PRESL) FRASER-JENKINS & JERMY and *D. × ambroseae* FRASER-JENK. & JERMY in North Rhine-Westphalia – identification, distribution, ecology.

Dryopteris expansa represents one of the two diploid progenitors of the allotetraploid *D. dilatata*. Due to this close genetic relationship, both species are morphologically very similar and often not clearly separable in the field. Their identification is additionally hampered by easily forming hybrids (*D. × ambroseae*). *D. expansa*, which only retardedly was recognized as an independent taxon and initially was found in Southern Germany, remained undiscovered in North Rhine-Westphalia for decades. It was first detected in the Eifel, followed by other parts of the federal state. Presently, eight localities are known, where in most cases *D. × ambroseae* was recorded as well. The early finds of *D. expansa* and *D. × ambroseae* were confirmed by chromosome counts, the ones to follow by means of flow-cytometry.

In North Rhine-Westphalia *D. expansa* occurs predominantly in mountain areas (the Eifel, the Süderbergland), only two are known from lowland sites (Westfälische Bucht), thus covering the whole altitudinal range of the state from the planar to the montane level (highest record is for the Hunau-Kamm at 804 m). The majority of stations are located in vegetation types with shallow ground water (alder fens, marshy slope forests, river valley woodlands). Both the stations in spruce stands are located in the high-rainfall crest areas of uplands.

Generally, the populations of *D. expansa* are remarkably poor in individuals, what could be the result of its low competition ability. The species prefers moister and cooler habitats than *D. dilatata* and reaches its upper altitudinal limit in the Alps only above 2700 m. At northern latitudes and higher elevations more open and even woodless habitats are colonized as well (as birch forests, tall forb communities, bolder screes, even open heathlands and coastal dunes).

Keywords: Ferns, hybridisation, polyploidy, chromosome counts, flow-cytometry, altitudinal range, ecology

1. Einleitung

Als *Dryopteris carthusiana*-Komplex (früher auch *D. spinulosa*-Komplex genannt) werden verschiedene Arten und Hybriden zusammengefasst, die durch zwei- bis mehrfach gefiederte Wedel, (meist) zweifarbige Spreuschuppen sowie fein-stachelspitzige Sporen gekennzeichnet sind. Wegen der dornartig auslaufenden Zähne an den Rändern der Fiedersegmente werden sie oft als Dornfarne bezeichnet und von den meist weniger stark gefiederten „eigentlichen“ Wurmfarne (*D. filix-mas*-Komplex) abgetrennt. FRASER-JENKINS (1986) stellt die Dornfarne in seiner systematischen Gattungsgliederung zu subgen. *Dryopteris* sect. *Lophodium*. In Mitteleuropa gehören hierzu die diploide *D. expansa* (C. PRESL) FRASER-JENK. et JERMY var. *alpina* (MOORE) VIANE sowie die beiden allotetraploiden Arten *D. carthusiana* (VILL.) H. P. FUCHS und *D. dilatata* (HOFFM.) A. GRAY; alle drei zwischen diesen Arten möglichen Hybriden sind aus Mitteleuropa bekannt.

D. dilatata ist durch Hybridisierung zwischen der diploiden *D. expansa* (Genomformel EE) und der ebenfalls diploiden *D. intermedia* (MUHLENBERG ex WILLDENOW) A. GRAY (Genomformel II) mit anschließender Chromosomenverdoppelung entstanden und besitzt daher die Genomformel EEII'. *D. carthusiana* hat sich in analoger Weise gebildet, wobei wiederum *D. intermedia*, als zweiter Elter jedoch eine Art beteiligt war, deren Identität seit langer Zeit kontrovers diskutiert wird. WAGNER (1971) prägte für sie den Arbeitsnamen *D. „semicristata“* (Genomformel SS), in der Annahme, sie müsse *D. cristata* (L.) A. GRAY ähneln und sei aus der Natur unbekannt, möglicherweise sogar ausgestorben (CARLSON & WAGNER 1982, WERTH & LELLINGER 1992). Die Genomformel von *D. carthusiana* würde dann IISS lauten.

D. carthusiana und *D. dilatata* sind also genetisch nahe verwandt, die Hälfte ihrer Genome stimmt überein. Dies ist auch die Ursache für die morphologische Ähnlichkeit beider Arten. Eine entsprechende genomische Verwandtschaft besteht auch zwischen *D. carthusiana* und der ebenfalls allotetraploiden *D. cristata*¹. In diesem Fall ist *D. „semicristata“* der gemeinsame Elter, was wiederum die Ähnlichkeit beider Arten begründet.

Der Versuch, *D. „semicristata“* einer bekannten rezenten Art zuzuordnen, ist bisher erfolglos geblieben. Hypothesen, die nordamerikanische *D. ludoviciana* (KUNZE) SMALL (HICKOK & KLEKOWSKI 1975, GIBBY & WALKER 1977; s. auch JUSLÉN et al. 2011) bzw. die in Ostasien vorkommende *D. tokyoensis* (MATSUM. ex MA-

KINO) C. CHR. (WIDÉN & BRITTON 1985) repräsentierten das gesuchte „missing link“, wurden durch molekularbiologische Untersuchungen widerlegt (WERTH 1989, STEIN et al. 2010). Der zweite Elter von *D. cristata* ist die diploide nordamerikanische *D. ludoviciana* (wie bereits von WALKER 1960 richtig vermutet). Die mutmaßliche Trichom- und Wedelmorphologie von *D. „semicristata“* wurde auf der Basis dieser Verwandtschaftsverhältnisse rekonstruiert und abgebildet (VIANE 1986, WERTH & KUHN 1989, KUHN & WERTH 1990, FRASER-JENKINS 2001). Die Art ist durch ihr Isoenzym-Spektrum (WERTH 1989, SARAZIN 1999, STEIN et al. 2010) sowie ihre Chloroplasten-DNA (HUTTON 1992, STEIN et al. 2010) molekularbiologisch charakterisiert worden, und selbst die für sie zu erwartende Genomgröße lässt sich aus publizierten Daten der Kern-DNA-Gehalte rezenter Arten berechnen (BAINARD et al. 2011; vgl. auch EKRT et al. 2010).

Der Arbeitsname *D. „semicristata“* wurde nie „korrekt“ beschrieben; FRASER-JENKINS (2001) hat als neuen Namen *D. stanley-walkeri* vorgeschlagen, wobei er sich mit Absicht ausschließlich auf morphologische Merkmale stützt.

Innerhalb des *Dryopteris carthusiana*-Komplexes ist *D. expansa* die einzige in Kontinentaleuropa vorkommende diploide Art; die diploide *D. intermedia* ist (in der typischen Unterart, subsp. *intermedia* (MUHLENBERG ex WILLDENOW) A. GRAY) auf Nordamerika beschränkt. Allerdings gibt es zwei ihr nahestehende Sippen, die auf den Azoren bzw. auf Madeira vorkommen. Ihr Areal weist also eine wesentlich geringere Entfernung zum europäischen Kontinent auf. Ihre taxonomische Bewertung ist umstritten; sie werden entweder als eigene Arten angesehen und dann mit den Namen *D. azorica* (CHRIST) ALSTON und *D. maderensis* ALSTON belegt (WIDÉN et al. 1970, GIBBY & WALKER 1977, GIBBY 1983) oder als Unterarten (subsp. *azorica* (CHRIST) JERMY bzw. subsp. *maderensis* (MILDE ex ALSTON) FRASER-JENK.) zu *D. intermedia* gestellt (VIANE 1986). Durch Untersuchung künstlich hergestellter di- und triploider Hybriden konnte gezeigt werden, dass die Chromosomen dieser drei sehr disjunkt verbreiteten Taxa homolog und voll paarungsfähig sind (WALKER 1960, 1961; s. auch GIBBY & WALKER 1977).

Welche dieser drei diploiden Sippen an der Entstehung der in Europa weit verbreiteten allotetraploiden Abkömmlinge, *D. carthusiana* und *D. dilatata*, beteiligt war, ist nicht sicher geklärt. Es wird vermutet, dass *D. carthusiana* unter Beteiligung der nordamerikanischen subsp. *intermedia* entstanden ist, während *D. dilatata*

¹ Der in einer aktuellen Arbeit auf Grund von DNA-Analysen (pgiC) erhobene Befund, *D. dilatata* sei keine allo-, sondern eine (möglicherweise mehrfach entstandene) autotetraploide Art (JUSLÉN et al. 2011), widerspricht allen bekannten cytologischen und morphologischen Ergebnissen und ist daher zurückzuweisen.

² Diese Art wird von Fraser-Jenkins (1986) einer anderen Sektion, sect. *Pandae*, zugeordnet, gehört demnach also nicht zu den eigentlichen Dornfarne.

aus einer Kreuzung zwischen *D. expansa* var. *alpina* (MOORE) VIANE und entweder *D. intermedia* subsp. *maderensis* (VIANE 1986) oder subsp. *azorica* hervorgegangen sein soll (GIBBY 1983). Das nordamerikanische Pendant zur europäischen *D. dilatata* wird trotz der grundsätzlich gleichen Abstammung (WALKER 1960, GIBBY 1977) und weiterer Übereinstimmungen, wie etwa in der Phloroglucid-Zusammensetzung (WIDÉN & BRITTON 1969), in Nordamerika *D. campyloptera* (KUNZE) CLARKSON genannt, vermutlich aus historischen Gründen. Allerdings haben neuere molekularbiologische Untersuchungen (SIGEL 2012) gezeigt, dass *D. campyloptera* unter Beteiligung der nordamerikanischen *D. intermedia* subsp. *intermedia* als mütterlichem Elter entstanden ist.

Wie erwähnt, sind Hybriden zwischen allen drei mitteleuropäischen Arten bekannt, wobei sich jedoch nur Kreuzungen zwischen Arten mit genomischer Verwandtschaft häufiger bilden; sie lassen sich auch leicht experimentell herstellen (WALKER 1955). Hierzu gehören die triploide *D. × ambroseae* FRASER-JENKINS et JERMY als Rückkreuzung zwischen *D. dilatata* und *D. expansa* (Genomformel EEI) sowie die tetraploide *D. × deweveri* (JANSEN) JANSEN et WACHTER als Hybride zwischen den beiden allotetraploiden Arten *D. carthusiana* und *D. dilatata* (Genomformel EIIS). Die dritte Kombination, der Bastard zwischen *D. carthusiana* und *D. expansa* (*D. × sarvelae* FRASER-JENKINS et JERMY, Genomformel EIS), bildet sich hingegen, vermutlich weil die Eltern kein gemeinsames Genom besitzen, sehr schwer und ist in Mitteleuropa nur von Rügen bekannt (JESSEN & RASBACH 1987).

Wegen der morphologischen Ähnlichkeit der Arten und häufiger Hybridenbildung sind die Pflanzen des *Dryopteris carthusiana*-Komplexes im Gelände oft nur schwer zu unterscheiden. Zwar lassen sich *D. carthusiana* und *D. dilatata* in aller Regel leicht erkennen, sobald jedoch Hybridenbildung auftritt oder *D. expansa* hinzukommt, ist eine nur auf der Wedelmorphologie basierende Identifizierung nicht sicher möglich. Bei *D. dilatata* kommt eine bei allopolyploiden Arten oft zu beobachtende beachtliche morphologische Plastizität hinzu, wobei sich die Art im Habitus *D. expansa* stark annähern kann. Auch die Sporen beider Arten sind (zumindest unter dem Lichtmikroskop und abgesehen von der Sporenfarbe) bei der Bestimmung wenig hilfreich, da sie sich nicht in der Größe unterscheiden, wie es eigentlich bei einem Artenpaar mit unterschiedlichem Ploidiegrad zu erwarten wäre. Die Hybridnatur einer Pflanze kann zwar an den abortierten (fehlgeschlagenen) Sporen

durch mikroskopische Kontrolle leicht erkannt werden, nicht hingegen ihre genaue Abstammung. In solchen Zweifelsfällen ermöglicht nur die cytologische Untersuchung (Chromosomenzählung, Überprüfung des Paarungsverhaltens in der Meiose) oder Messungen des Kern-DNA-Gehaltes (der proportional zum Ploidiegrad ansteigt) mit Hilfe der Flow-Cytometrie eine sichere Bestimmung.

D. expansa ist zwar seit mehr als fünf Jahrzehnten aus Deutschland bekannt – der Erstnachweis (unter der Bezeichnung „diploide *Dryopteris austriaca*“) stammt aus dem Schwarzwald (Döpp 1958) – fand aber nur zögerlich das Interesse der Botaniker, und die Art wurde zunächst als eine auf die Mittelgebirge und die Alpen beschränkte Pflanze angesehen. Der 1985 von VIANE publizierte Erstfund für Belgien, also weitab der Mittelgebirge und Alpen, war Anlass für gezielte Nachforschungen in NRW. Bereits die erste Exkursion in das grenznahe Eifel-Gebiet im Jahre 1991 durch zwei der Autoren (WJ und HWB) war erfolgreich und erbrachte den Erstnachweis von *D. expansa* und *D. × ambroseae* für NRW. Seitdem wurden eine Reihe weiterer Vorkommen dieser Art und ihrer Hybride bekannt, die im Folgenden zusammengestellt und näher beschrieben werden sollen. Von allen hier mitgeteilten Vorkommen wurden Pflanzen entweder cytologisch oder flow-cytometrisch überprüft und damit ihre Identität abgesichert.

2. Methoden

2.1. Verbreitungskarten

Für die Verbreitungskarten wurden Kartengrundlagen unter Verwendung des Programms FLOREIN (Version 5.0, Zentralstelle für die Floristische Kartierung Deutschlands, Regensburg 1997) erstellt und diese dann mit Hilfe der Programme GHOSTVIEW (Version 4.7, Ghostgum Software Pty Ltd., 2005) und PHOTOSHOP ELEMENTS (Version 5.0.2, Adobe 2006) weiter bearbeitet.

2.2. Cytologie

Für Chromosomenzählungen wurden Quetschpräparate von Meiose-Stadien verwendet, die nach Angaben von MANTON (1950) unter Berücksichtigung der von RASBACH vorgeschlagenen Modifikationen (unveröffentlicht) angefertigt wurden. Ein Teil der Pflanzen wurde von H. RASBACH, Glottertal, selbst untersucht.

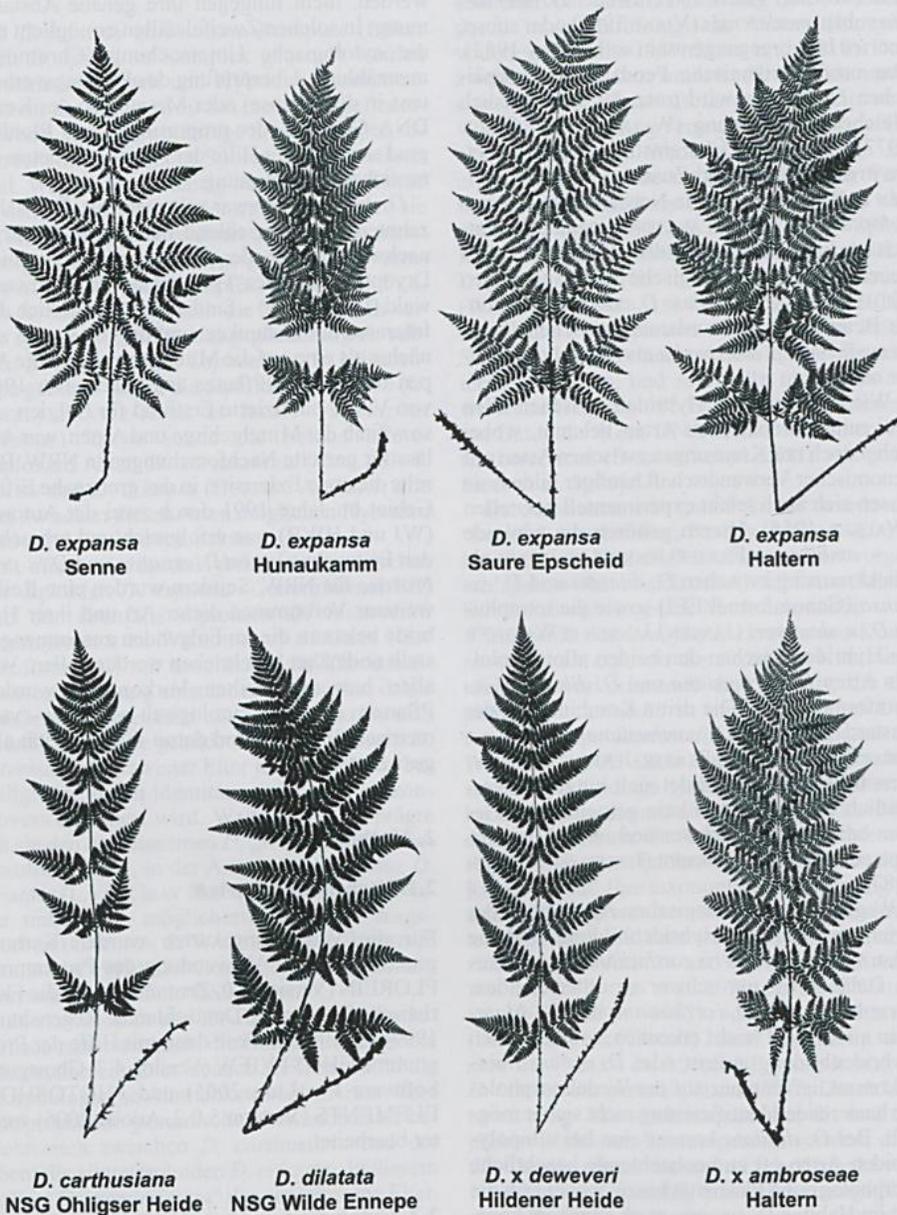


Abbildung 1. Wedel-Silhouetten von *D. expansa* (obere Reihe, 4 verschiedene Herkünfte, s. Tab. 2), *D. carthusiana*, *D. dilatata* sowie von den Hybriden *D. x deweveri* (= *D. carthusiana* × *D. dilatata*) und *D. x ambroseae* (= *D. dilatata* × *D. expansa*) (untere Reihe).

Figure 1. Frond silhouettes of *D. expansa* (upper row, 4 different origins, see Table 2), *D. carthusiana*, *D. dilatata* and of the hybrids *D. x deweveri* (= *D. carthusiana* × *D. dilatata*) and *D. x ambroseae* (= *D. dilatata* × *D. expansa*) (lower row).

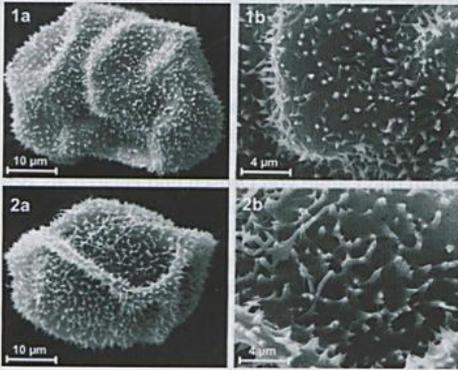


Abbildung 2. Rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen der Sporen von *D. expansa* (oben) und *D. dilatata* (unten); links: Übersicht, rechts: Ausschnitt (aus SARAZIN 1999).

Figure 2. Scanning electron microscopical photographs of spores of *D. expansa* (above) and *D. dilatata* (below); left: overview, right: detail (from SARAZIN 1999).

2.3. Flow-Cytometrie

Zur Bestimmung des Ploidiegrades wurden frisch gesammelte *Dryopteris*-Proben (Fiederstücke) zusammen mit *Agave striata* ($2x$, $2n = 60$, der 2C-DNA-Gehalt beträgt 7,8 pg; ZONNEVELD et al. 2005) als internem Standard mit einer Rasierklinge in einer Pufferlösung (2,1 % [w/v] Citronensäuremonohydrat und 0,5 % [w/v] Polysorbat 20 [Tween 20]) klein gehackt, durch ein 50-µm Nylon-Netz gefiltert und das Filtrat mit 4 Volumenteilen DAPI-Reagenz aufgefüllt (DAPI-Endkonzentration 0,16 %). Die Proben wurden mit einem Ploidy Analyser (Fa. Partec GmbH, Münster, Germany) vermessen.

3. Ergebnisse

3.1. Identifizierung von *Dryopteris expansa* und *Dryopteris × ambroseae*

3.1.1. Wedelmorphologie

Wie eingangs erwähnt, bereitet die Identifizierung von *D. expansa* im Gelände oftmals Schwierigkeiten, da die allotetraploide *D. dilatata* sehr variabel ist und sich makromorphologisch dem diploiden *D. expansa*-Elter weitgehend annähern kann. Dies gilt noch verstärkt für die zwischen beiden Arten vermittelnde triploide Hybride *D. × ambroseae*, die im Alter jedoch durch ihre beachtliche Wuchshöhe (Bastard-

wüchsigkeit) auffällig sein kann. In Tab. 1 sind die wichtigsten Unterscheidungsmerkmale zusammengestellt. Dabei ist zu bedenken, dass es sich bei den makromorphologischen Merkmalen lediglich um Tendenzmerkmale handelt, die stark variieren und auch überlappen können und dann nicht mehr sippenspezifisch sind. Generell zeichnen sich die Wedel von *D. expansa* durch eine zartere Textur, eine etwas gelblichere Färbung und wegen des schmaleren Schnitts der Fiederabschnitte letzter Ordnung auch durch eine graziler erscheinende Gestalt aus (Abb. 1). Die in dieser Abbildung dargestellten Silhouetten illustrieren auch ein oft in der Literatur erwähntes Merkmal anschaulich, nämlich die verstärkte Asymmetrie des basalen Fiederpaares, die dadurch zu Stande kommt, dass die basiskopen (nach unten weisenden) Fiederchen deutlich länger ausgebildet sind als die akroskopen (nach oben weisenden). Am deutlichsten wird dies bei den an die Primär-Rhachis angrenzenden, größten Fiederchen. Die geschilderte Asymmetrie ist in abgeschwächter Form auch bei *D. × ambroseae* zu beobachten (Abb. 1).

Zur Identifizierung können zusätzlich verschiedene mikromorphologische Merkmalskomplexe herangezogen werden. Dies sind zunächst die Sporen, deren Beschaffenheit sich bei sexuell vermehrenden Arten und Hybriden unterscheidet. Generell bilden erstere normal aussehende und funktionsfähige Sporen aus, während bei Hybriden wegen der gestörten Meiose nur irreguläres, dunkel gefärbtes Material entsteht. An solchen abortierten Sporen ist *D. × ambroseae* leicht zu erkennen; allerdings ist die Diagnose nur eindeutig, wenn *D. × deweveri* ausgeschlossen werden kann. Diese zwischen *D. carthusiana* und *D. dilatata* vermittelnde Hybride besitzt ebenfalls abortierte Sporen, zeigt aber nicht den feinen Wedelschnitt, welcher für *D. expansa* und *D. × ambroseae* typisch ist (Abb. 1). Üblicher Weise kann die Größe der Sporen verwendet werden, um verschiedene Cytotypen eines Verwandtschaftskomplexes zu identifizieren. Dies trifft jedoch für *D. dilatata* und *D. expansa* nicht zu, die sich allenfalls geringfügig in ihren Sporengrößen unterscheiden (WALKER & JERMY 1964, GÄTZY 1966, PIEKOS-MIRKOWA 1979, FRASER-JENKINS & REICHSTEIN 1984, VIANE 1985, SEIFERT 1992, SARAZIN 1999). Dafür gibt es Differenzen bei der Sporenfarbe (Tab. 1), die jedoch nur bei voll ausgereiftem Sporenmaterial und nur mit einer gewissen Übung zu erkennen sind (VIANE 1985, SEIFERT 1992, JESSEN 1997, SARAZIN 1999). Mit Hilfe der Rasterelektronenmikroskopie lassen sich weiterhin Unterschiede in der Struktur der

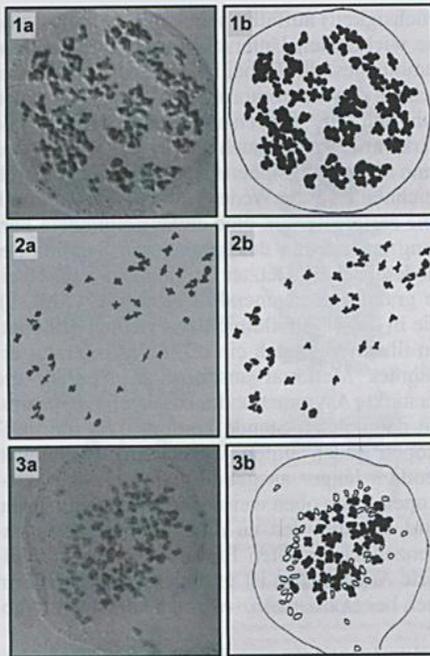


Abbildung 3. Meiosestadien (Metaphase) von *D. dilatata* (oben, 82 Bivalente), *D. expansa* (Mitte, 41 Bivalente) und *D. x ambroseae* (unten, 41 Bivalente und 41 Univalente); links: Foto, rechts: erläuternde Zeichnung (Bivalente schwarz, Univalente weiß) (aus SARAZIN 1999).

Figure 3. Meiotic stages (metaphase) of *D. dilatata* (above, 82 bivalents), *D. expansa* (middle, 41 bivalents) and *D. x ambroseae* (below, 41 bivalents and 41 univalents); left: photograph, right: explanatory diagram (bivalents black, univalents white) (from SARAZIN 1999).

mit feinen Stacheln besetzten (echinulaten) Sporenoberflächen darstellen (CRANE 1955, CRABBE et al. 1970, VIANE 1985, SARAZIN 1999). *D. dilatata* weist (tendenziell) eine größere Anzahl von schlanken, bis zu bis zu 1,5 µm langen Stacheln auf, die an der Basis zumeist durch niedrige Kämmen miteinander verbunden sind, während *D. expansa* nur bis 1 µm große, voneinander isolierte Stacheln ausbildet (Abb. 2). Die das Relief prägenden hoch aufragenden Exospor-Falten sind an der Basis bei *D. expansa* deutlich breiter (bis 10 µm) als bei *D. dilatata*, bei der diese Strukturelemente lediglich eine Breite von 3–6 µm erreichen.

Weitere diagnostisch wertvolle mikromorphologische Merkmalsbereiche sind die Spaltöffnungen sowie das Indument (Tab. 1). Die

Werte der Stomatalängen von *D. dilatata* und *D. expansa* zeigen zwar einen breiten Überlappungsbereich, sie sind jedoch bei *D. dilatata* größer (Tab. 1). Die Unterschiede zwischen den Mittelwerten (6 µm) und den Maxima (12 µm) reichen zur Bestimmung der Sippen aus (VIANE 1985; s. auch PIĘKOS-MIRKOWA 1979). Auch Form und Länge von Drüsen und Haaren als Besatz auf Blattspreite und Indusium können zur Identifizierung herangezogen werden (Tab. 1). Vor allem die Länge der (einzelligen) Drüsen zeigen verwertbare Unterschiede (VIANE 1985, 1986).

3.1.2. Cytologie

Die einzige unmittelbar zielführende Methode zur Identifizierung der drei sich cytologisch unterscheidenden Sippen (*D. dilatata*, *D. expansa* und ihrer Hybride, *D. x ambroseae*) ist die Zählung der Chromosomen. Dies ist bei Farnpflanzen auf Grund der Kleinheit und großen Anzahl der Chromosomen schwierig. Zumeist werden nicht Mitosen, sondern Meiose-Stadien untersucht, die wegen der maximalen Kontraktion der Chromosomen und Bildung von Bivalenten (geringere Anzahl von Zählleinheiten!) leichter auszuzählen sind; allerdings werden hierfür zum richtigen Zeitpunkt fixierte Proben benötigt.

Diese Methode hat seit der Einführung der „Quetschmethode“ durch IRENE MANTON (1950) zu bahnbrechenden Erfolgen geführt. Sie erkannte bereits, dass es in diesem Verwandtschaftskreis eine eigenständige diploide Sippe gibt, die zunächst als „*D. dilatata* (2n)“ oder „diploide *D. dilatata*“, dann als *D. assimilis* (WALKER 1961) bezeichnet wurde. Die triploide Hybride (*D. x ambroseae*) wurde bereits 1951 in Bayern gesammelt und von WALKER (1955) durch Zählung der Chromosomen erkannt. Der erste cytologisch bestätigte Fund der diploiden Sippe in Deutschland (Feldberggebiet, Südschwarzwald) gelang DÖPP (1958), dem später Nachweise (durch Zählungen von Mitosen in der Wurzelspitze) aus dem Allgäu folgten (ESCHELMÜLLER & BÄR 1973).

Die ältesten hier für NRW mitgeteilten Funde von *D. expansa* und *D. x ambroseae* (Hellenthal, Eifel sowie Hårdler, Hochsauerlandkreis) wurden ebenfalls cytologisch abgesichert (Abb. 3, Tab. 1). Erwartungsgemäß wurde bei *D. expansa* eine reguläre Meiose mit 41 gepaarten Chromosomen (Bivalenten) beobachtet (insgesamt also 82 Chromosomen). Da die Basiszahl bei *Dryopteris* $x = 41$ beträgt, sind diese Pflanzen also diploid. *D. x ambroseae* weist mit etwa 41 Chromosomenpaaren und 41 Einzel-

Tabelle 1. Zur Identifizierung von *D. dilatata*, *D. expansa* und *D. × ambroseae* bedeutsame makro- und mikromorphologische sowie cytologische Merkmale; ergänzt wurden einzelne Angaben aus VIANE (1985, 1986), JESSEN & RASBACH (1987), JESSEN (1997), SARAZIN (1999) und IVANOVA (2006).

Table 1. Macro- and micromorphological as well as cytological characteristics useful for identification of *D. dilatata*, *D. expansa* and *D. × ambroseae*; single data from VIANE (1985, 1986), JESSEN & RASBACH (1987), JESSEN (1997), SARAZIN (1999) and IVANOVA (2006) were added.

Merkmal	<i>D. expansa</i>	<i>D. × ambroseae</i>	<i>D. dilatata</i>
Blattspreite	hell bis gelblich-grün, meist aufrecht, seltener leicht überhängend, rel. dünn und zart, im Herbst vollständig absterbend	dunkelgrün ähnlich <i>D. dilatata</i> , meist aufrecht, seltener überhängend, ledrig und derb, je nach Witterungsverlauf grün bis in den Spätwinter	meist kräftig- bis dunkelgrün, rel. dick und derb, fast ledrig, oft schlaff bis überhängend, je nach Witterungsverlauf grün bis in den Spätwinter
Blattstiel (bei größeren Wedeln)	etwa halb so lang wie die Spreite	etwa ein Drittel bis halb so lang wie die Spreite	etwa ein Drittel der Spreitenlänge
Segmente letzter Ordnung	mehr oder weniger dreieckig, zugespitzt und schwach sichelförmig, flach ausgebreitet, nur selten schwach nach unten gebogen	dreieckig bis rechteckig, oft am Rand nach unten gebogen	mehr oder weniger rechteckig, meist am Rand nach unten gebogen
erstes basiskopes Fiederchen des untersten Fiederpaares	oft etwa oft halb so lang wie die ganze Fieder und (mehr als) doppelt so lang wie das gegenüberstehende Fiederchen; dadurch unterste Fiedern stark asymmetrisch	deutlich kürzer bis halb so lang wie die ganze Fieder; oft doppelt so lang wie das gegenüberstehende Fiederchen; unterste Fiedern deutlich asymmetrisch	meist viel kürzer als die ganze Fieder, länger als das gegenüberstehende Fiederchen; unterste Fiedern schwach asymmetrisch
Zähne	meist fein und allmählich in die Spitze auslaufend	meist kräftig und plötzlich in die Spitze auslaufend	kräftig und plötzlich in die Spitze auslaufend
Spreuschuppen	sehr variabel, lang und schmal bis breit oval, an der Stielbasis oft breit, nahezu einfarbig bis hellbraun mit diffusum dunkleren, manchmal rötlichbraunen Mittelstreifen	sehr variabel, lang und schmal bis breit oval, hellbraun mit dunkelbraunen oft schwärzlichen Mittelstreifen	sehr variabel, von relativ schmal bis breit oval, oft zweifarbig, braun mit dunkelbraunen bis oft schwarzen Mittelstreifen
Länge der Drüsen	80 ± 11 µm	101 ± 11 µm	109 ± 12 µm
Länge und Zellzahl d. Haare	911 µm/18	655 µm/16	650 µm/14
Sporenlänge und -breite sowie Sporenfarbe	L: 38,2 – 40,1 – 42,0 µm B: 26,4 – 27,3 – 28,1 µm etwas durchscheinend, lehmfarben	Sporen abortiert, Sporangieninhalt braun-schwarz, krümelig, unregelmäßig geformt	L: 39,2 – 41,0 – 42,7 µm B: 26,6 – 27,6 – 28,6 µm Sporen fast undurchsichtig, dunkelbraun
Länge der Schließzellen	43 – 46 – 50 µm	36 – 42 – 51 µm	47 – 52 – 57 µm
Ploidiegrad, Chromosomenzahl und Meioseverhalten	diploid 2n = 82; 41 ^{II}	triploid 2n = 123, 41 ^{II} + 41 ^I	tetraploid 2n = 164, 82 ^{II}

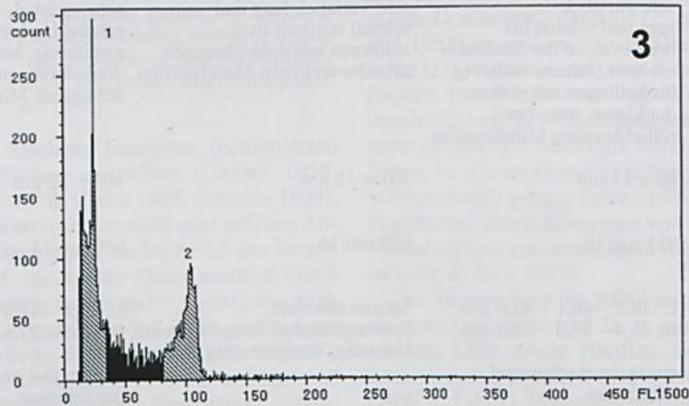
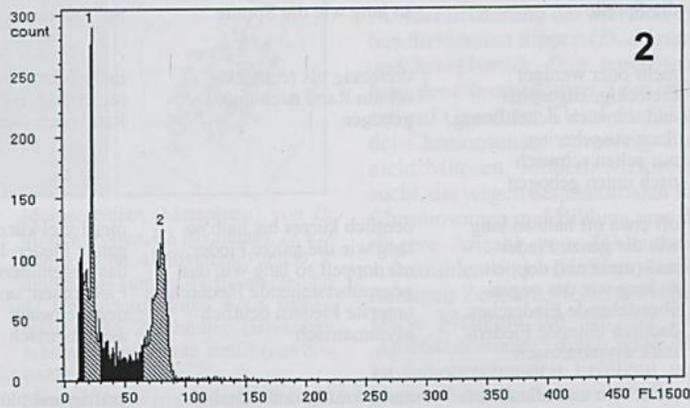
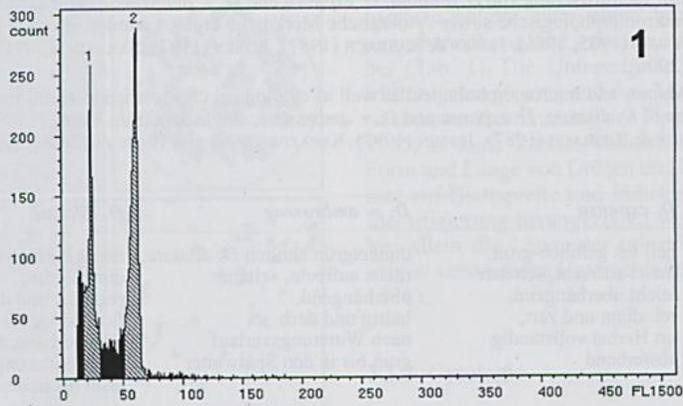


Abbildung 4. Mit Hilfe der Flow-Cytometrie erhaltene Histogramme für *D. expansa* (1), *D. × ambroseae* (2) und *D. dilatata* (3); Peak 1: Referenzmaterial, Peak 2: *Dryopteris*-Probe.

Figure 4. Histograms obtained by flow cytometry for *D. expansa* (1), *D. × ambroseae* (2) and *D. dilatata* (3); peak 1: reference, peak 2: *Dryopteris* sample.

chromosomen (Univalenten) eine gestörte Meiose auf. Die Gesamtzahl beträgt damit 123 Chromosomen, was dem triploiden Cytotyp entspricht.

3.1.3. Flow-Cytometrie

Die diffizile cytologische Methode wird heutzutage meist durch Flow-Cytometrie ersetzt, die eine Bestimmung der Kern-DNA-Menge und damit auch des Ploidiegrades erlaubt. Dieses Verfahren setzt zwar eine aufwändige Apparatur voraus, liefert aber zuverlässige und rasche Ergebnisse (u. U. innerhalb weniger Minuten). Bei unseren Analysen wurde DAPI als Farbstoff verwendet, womit zwar keine absoluten DNA-Gehalte, sondern nur relative Werte bestimmt werden können. Diese sind aber, wie eine erst kürzlich erschienene umfassende Untersuchung gezeigt hat (EKRT et al. 2010), nicht nur geeignet, die verschiedenen Cytotypen innerhalb des *D. carthusiana*-Komplexes zu erkennen, sondern auf der tetraploiden Stufe auch zwischen *D. carthusiana*, *D. dilatata* und ihrer Hybride, *D. × deweveri*, zu unterscheiden.

Abb. 4 zeigt beispielhaft Histogramme, welche für *D. dilatata*, *D. expansa* und *D. × ambroseae* erhalten wurden. Die aus dem Verhältnis der relativen Fluoreszenz der beiden Peaks (des Referenz-Materials, in unserem Fall *Agave striata*, s. Material und Methode, und der zu analysierenden Probe) errechneten Quotienten betragen 1,9–2,2 für *D. expansa*, 2,7–3,0 für *D. × ambroseae* und 3,4–3,7 für *D. dilatata* (Tab. 2). Die Wertebereiche überlappen also nicht, sondern erlauben eine eindeutige Identifizierung der Proben.

3.2. Verbreitung

Nach den vorliegenden Befunden ist *D. expansa* in Nordrhein-Westfalen überwiegend eine im Bergland verbreitete Art (Abb. 5). Insgesamt sechs Vorkommen im Bergland (Eifel, Süderbergland), stehen lediglich zwei im Flachland der Westfälischen Bucht gegenüber. Rechnet man die Wuchsorte, an denen nur *D. × ambroseae* nicht aber *D. expansa* gefunden werden konnte (Abb. 5), hinzu (was sinnvoll erscheint, da die Anwesenheit der Hybride als Hinweis auf bislang nicht entdeckte ehemalige oder aktuelle *D. expansa*-Vorkommen in der Nähe gelten kann), ändert sich das Verhältnis auf acht (Berglandvorkommen) zu zwei (Flachlandvorkommen). Bei allen in jüngerer Zeit entdeckten Vorkommen handelt es sich um Wuchsorte im Sü-

derbergland, die gezielt auf Grund geeigneter erscheinender Standortbedingungen (s. u.) aufgesucht wurden. Es ist daher zu vermuten, dass die Art im südwestfälischen Bergland, wo solche Wuchsorte nicht selten sind, weit häufiger ist, als bisher bekannt.

Die im Verbreitungsatlas von Nordrhein-Westfalen (HAEUPLER et al. 2003) angegebenen drei aktuellen Vorkommen (MTB-Nrn. 4218/2, 4815/3 und 5504/2) wurden im Rahmen der hier vorgestellten langjährigen Beobachtungen entdeckt und die Daten seinerzeit für den NRW-Atlas zur Verfügung gestellt. Die dort im Anmerkungsteil aufgeführten Angaben für die Messfischblätter 4318 und 4814 sind allerdings falsch und stimmen folglich auch nicht mit der (korrekten) Verbreitungskarte überein. Ein viertes bei HAEUPLER et al. (2003) wiedergegebenes, historisches Vorkommen (MTB 4911/2) bezieht sich auf einen Herbarbeleg (Genkeltal, 1930, leg./det. A. SCHUMACHER, Herbar BONN). Da eine ausschließlich auf der Makromorphologie basierende Bestimmung nicht völlig sicher ist (s.o.), sollte dieses Vorkommen als fraglich eingestuft werden. Gleichwohl kommt im Genkeltal (genauer: an der heutigen Genkeltalsperre) die Hybride *D. × ambroseae* vor (Abb. 5), was die ehemalige oder aktuelle Existenz von *D. expansa* in dem Gebiet nahe legt.

Das nordrhein-westfälische Verbreitungsbild von *D. expansa* fügt sich gut in die bislang bekannte Verbreitung der Art in Mitteleuropa ein. Hier liegen viele Nachweise für die zentralen und östlichen Mittelgebirge vor: Harz (JESSEN 1983, BENKERT et al. 1996, HILMER 1996, HERDOM 1998), Elbsandsteingebirge (BENKERT et al. 1996, HARDTKE & IHL 2000, JESSEN 2009), Erzgebirge, Thüringer Wald (JESSEN 1983, BENKERT et al. 1996, HARDTKE & IHL 2000), Hoher Meißner (DÖPP 1958, LUDWIG 1962), Rhön (NIESCHALK & NIESCHALK 1966, BAIER et al. 2005).

In Süddeutschland ist die Art noch häufiger vertreten, wie die z.T. reichen Vorkommen im Bayerischen Wald (ESCHELMÜLLER 1982, DIEWALD & HORN 2001, HORN & DIEWALD 2005), im bayerischen Alpen- und Voralpenraum (ESCHELMÜLLER 1969, ESCHELMÜLLER & BÄR 1973, BENL & ESCHELMÜLLER 1983, DÖRR, & LIPPERT 2001, vgl. auch SCHÖNFELDER et al. 1990) und im Schwarzwald (DÖPP 1958) belegen (vgl. auch PHILIPPI 1993). In den Kalkalpen kommt sie nicht vor.

Vorkommen in niederen Lagen Deutschlands sind hingegen vergleichsweise selten. Die Art ist nachgewiesen für Mecklenburg-Vorpommern (JESSEN 1983, vgl. auch FUKAREK & HENKER 2006) sowie das niedersächsische Tiefland (GARVE 2007). Im Jahre 1992 konnte *D. expansa*

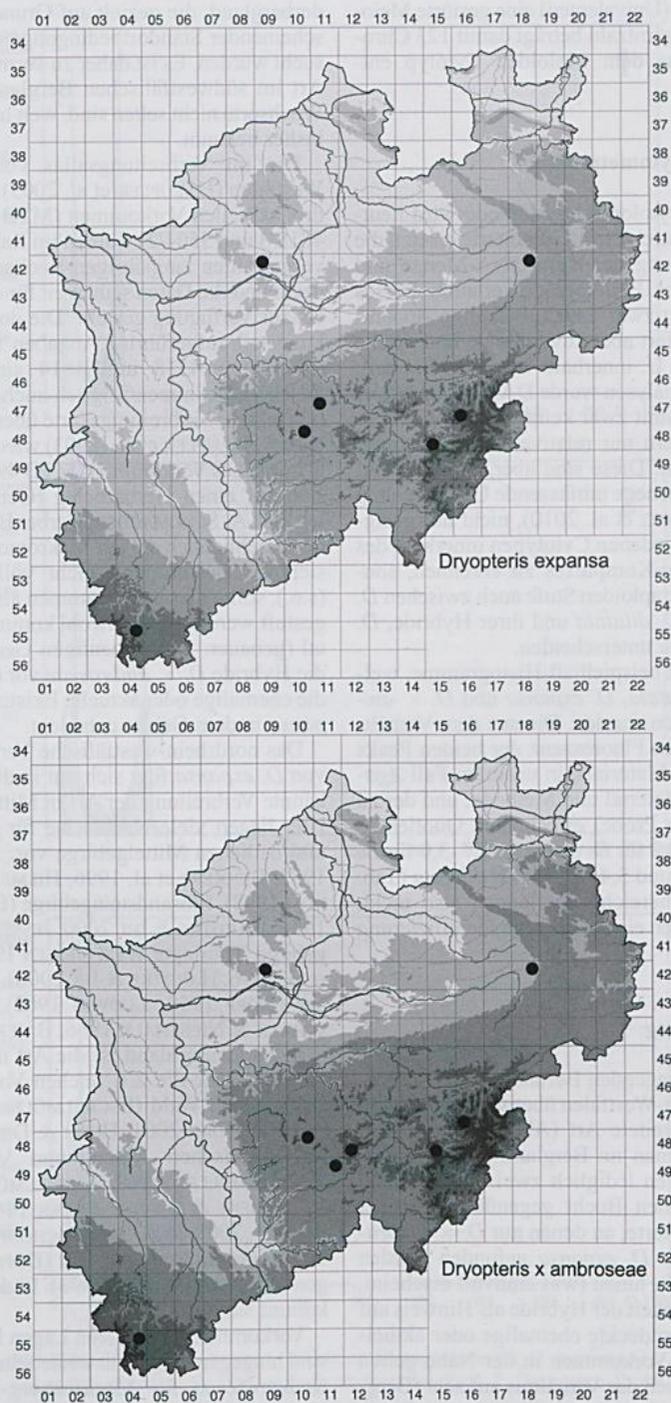


Abbildung 5. Verbreitung von *D. expansa* und *D. x ambroseae* in NRW.
 Figure 5. Distribution of *D. expansa* and *D. x ambroseae* in NRW.

sa durch zytologische Untersuchungen erstmals für Berlin nachgewiesen werden (SARAZIN 1999), für das Bundesland Brandenburg gelang der Erstdnachweis einige Jahre später (JESSEN 1997).

Die allgemeine Verbreitung von *D. expansa* ist charakterisiert durch ein boreal-zirkumpolares Areal, das südlich bis in das mitteleuropäische Bergland, den Kaukasus sowie östlich nach Korea und Japan ausstrahlt (SARVELA 2000). Auf dem nordamerikanischen Kontinent ist die Art disjunkt verbreitet. Sie findet sich im Westen von Alaska (inklusive des Aläuten-Archipels) bis Kalifornien und im Osten von Südwest-Grönland bis zu den Großen Seen, fehlt aber im zentralen Nordamerika (FRASER-JENKINS & REICHSTEIN 1984, LELLINGER 1985, CODY & BRITTON 1989, SMITH 1993, SARVELA 2000).

In Europa reicht das Areal vom Norden (Island, Färöer Inseln, Shetland Inseln, Schottland, England, Dänemark, Norwegen, Schweden, Finnland, Estland, Lettland, Litauen) über die Mitte (Belgien, Niederlande, Luxemburg, Deutschland, Frankreich) bis zu den Alpen und den Gebirgen im Süden Europas (Portugal, Spanien, Italien, Schweiz, Österreich) (WALKER & JERMY 1964, GÄTZI 1966, SIMON & VIDA 1966, WIDÉN et al. 1967, 1970, JALAS & SUOMINEN 1972, FRASER-JENKINS & REICHSTEIN 1984, SALVO & ARRABAL 1986, LAASIMER et al. 1993, ØLLGAARD & TIND 1993, PAGE 1997, PARENT 1997, BONAFEDE et al. 1998, BIZOT 2001, PRELLI 2001, BERNARDELLO & MARTINI 2004, MARCHETTI 2004, WARDLAW & LEONARD 2005, HOHLA et al. 2009, BECK & WILHALM 2010). Darüber hinaus konnte die Art im Osten Europas für Polen, Ungarn, Tschechien, die Slowakei, Rumänien, Bulgarien, Nord-Griechenland und das ehemalige Jugoslawien nachgewiesen werden (JALAS & SUOMINEN 1972, FRASER-JENKINS & REICHSTEIN 1984, VIANE 1985, EKRT et al. 2010).

3.3. Ökologie und Vergesellschaftung

Die nordrhein-westfälischen Vorkommen von *D. expansa* decken das gesamte Höhenspektrum des Landes ab und reichen von der planaren bis zur montanen Stufe (Tab. 2). Das höchste Vorkommen am Hunau-Kamm (Abb. 6) liegt mit 804 m nur unwesentlich niedriger als der Langenberg, der mit 843 m die höchste Erhebung des Landes repräsentiert. Die Klimabedingungen an den verschiedenen Wuchsorten sind entsprechend vielfältig. Die Jahresmitteltemperaturen liegen im Flachland (Haltern und Senne) bei 9,3 °C, im Hochsauerland aber 1,5–3 °C niedriger

(Härdler: 7,8 °C, Hunau-Kamm: 6,3 °C). Auch die jährlichen Niederschlagssummen variieren beträchtlich und erreichen im Flachland mit etwa 800 mm eher landestypische Werte, während die Höhenlagen mit etwa 1.150–1.300 mm wesentlich regenreicher sind (alle Klimadaten aus HAEUPLER et al. 2003).

Allerdings hängt die Wasserversorgung der Böden nicht nur von den Niederschlägen, sondern auch vom Grundwasserregime ab. In diesem Zusammenhang ist auffällig, dass vier der zehn Vorkommen von *D. expansa* bzw. *D. × ambroseae* sich in Erlenbruch- bzw. Hangquellwäldern befinden (Abb. 6, Tab. 2) und weitere vier im Bereich von Bächen oder kleineren Siepen liegen. Erstere werden dominiert von *Alnus glutinosa*, teilweise zusammen mit *Frangula alnus*, und sind durchsetzt mit anderen Gehölzen als Begleiter, wie etwa *Fagus sylvatica*, *Pinus sylvestris* und *Sorbus aucuparia*. Vorkommen in diesem Vegetationstyp finden sich nur in der planaren und submontanen Stufe (bis 485 m, Herveler Bruch). Weiterhin werden als Feuchtstandorte bachbegleitende Auenwälder besiedelt, in denen *Alnus glutinosa* und *Fraxinus excelsior* als Haupt-Baumarten wachsen. Das Vorkommen am Härdler liegt in der Nähe eines kleinen Siepens, an welchem aber wegen der geringen Ausdehnung kein Auenwald ausgebildet ist, sondern nur die im gesamten Waldbestand vorherrschenden Baumarten (*Fagus sylvatica* und *Acer pseudoplatanus*) zu finden sind. Etwas seltener (in der Eifel und am Hunau-Kamm, Abb. 6) gedeihen *D. expansa* bzw. *D. × ambroseae* auch in Fichtenforsten, die hier als anthropogene Ersatzgesellschaften auf bodensaurer Buchenwald-Standorten stocken. Dieses sind zwar keine grundwassergespeisten Feuchtstandorte, beide Wuchsorte liegen jedoch in der Kammregion der jeweiligen Mittelgebirge mit entsprechend hohen Niederschlägen (nahe oder über 1000 mm; LANUV NRW 2012). Auch im Südschwarzwald wächst die Art in (naturnahen) Fichtenwäldern (*Bazzanio-Piceetum*) in montaner Lage (PHILIPPI 1993).

Insgesamt sind die Populationen von *D. expansa* auffallend individuenarm; an vier der acht Wuchsorte wurden lediglich eine oder zwei Pflanzen nachgewiesen (Tab. 2). *D. carthusiana* und *D. dilatata*, Arten mit denen *D. expansa* regelmäßig vergesellschaftet ist, bilden generell und auch an den gemeinsamen Wuchsorten wesentlich größere Bestände aus. Die geschichteten ökologischen und vegetationskundlichen Befunde liefern hierfür keinen Erklärungsansatz, allerdings könnte die im Vergleich zu *D. carthusiana* und *D. dilatata* geringere Konkurrenzfähigkeit von *D. expansa* in niede-

ren und mittleren Lagen (PAGE 1997, RÜNK et al. 2004) dafür verantwortlich sein. Das von SEIFERT (1992) beobachtete langsamere Prothallienwachstum könnte dabei ebenfalls eine Rolle spielen.

Für nordamerikanische Populationen von *D. expansa* sind ein gemischtes Befruchtungssystem (sogar intragametophytische Selbstbefruchtung kommt vor) sowie Genfluss zwischen den Populationen nachgewiesen worden (SOL-

TIS & SOLTIS 1987a, b; SOLTIS et al. 1988; SOLTIS & SOLTIS 1990). Eine effektive sexuelle Vermehrung über Sporen (sogar Einzelsporen) sollte also möglich sein. Die Frage, warum die größte Individuenzahl (7 bzw. 12 Pflanzen) an den beiden einzigen Flachlandstandorten auftritt, lässt sich derzeit nicht eindeutig beantworten.

Generell verhält sich *D. expansa* zwar standortökologisch ähnlich wie *D. dilatata* und *D. carthusiana*, bevorzugt jedoch kühlere und

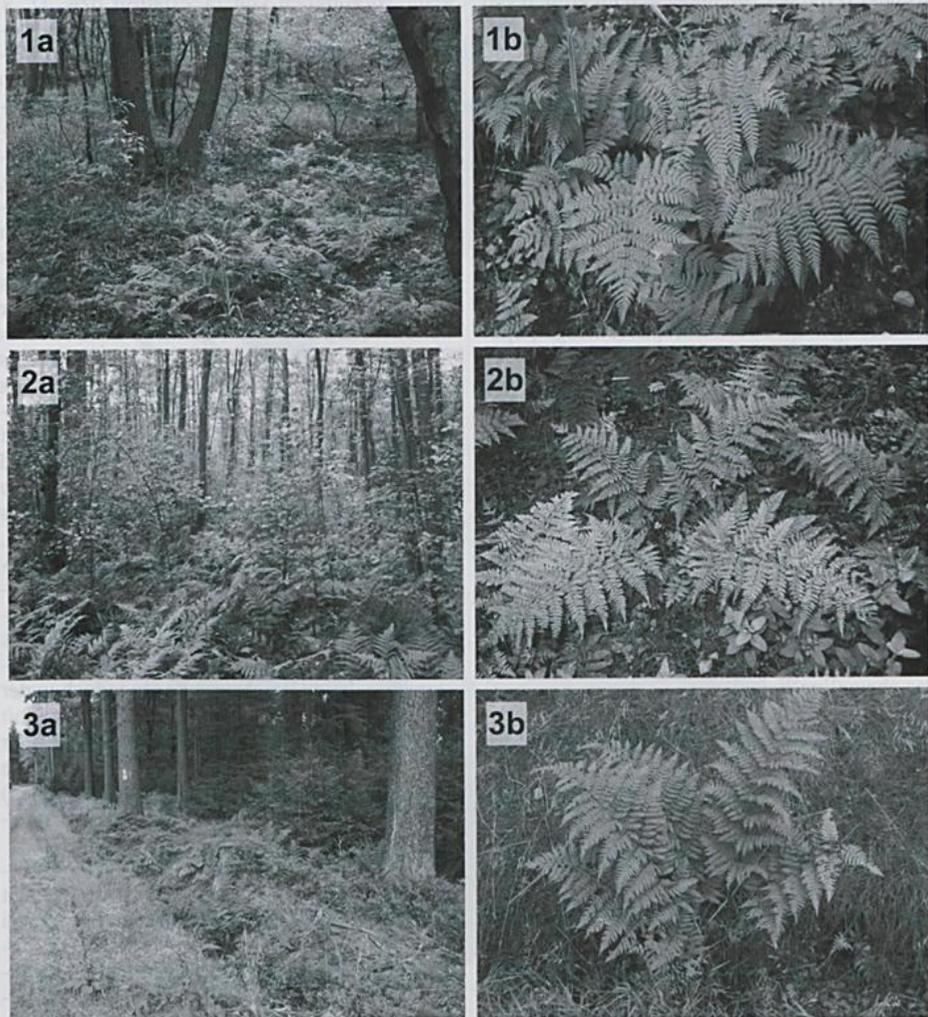


Abbildung 6. Fotos von Wuchsort (links) und Einzelpflanzen (rechts) von *D. expansa*; 1a und b: Senne, 2a und b: Wilde Ennepe, 3a und b: Hunau-Kamm (s. Tab. 2).

Figure 6. Photographs of habitat (left) and individual plants (right) of *D. expansa*; 1a and b: Senne, 2a and b: Wilde Ennepe, 3a and b: Hunau-Kamm (see Table 2).

Tabelle 2. Zusammenstellung der bislang bekannten Fundorte von *D. expansa* und *D. × ambroseae* in NRW; angegeben sind auch die Wuchsorte (Biotope), wichtige geografische Daten, die Bestandesgrößen sowie die Nachweismethoden mit den erzielten Ergebnissen; bei den durch Schrägstriche getrennten Angaben (Anzahl der Pflanzen sowie Ergebnisse) bezieht sich die erste Angabe auf *D. expansa*, die zweite auf *D. × ambroseae*.

Table 2. Compilation of presently known localities of *D. expansa* and *D. × ambroseae* in NRW; habitat (biotope), important geographical data, population size and identification method including results yielded are also indicated; in those cases, where data are separated by a slash (for number of plants and results), the first indication refers to *D. expansa*, the second one to *D. × ambroseae*.

<i>Dryopteris</i> -Sippe	Fund- und Wuchsort	MTB m. Quadrant / Meereshöhe	Anzahl der Pflanzen	Sammel- datum u. -Nr. (Herbarbeleg)	Sammler/ Beobachter	Nachweis- methode und Ergebnis
<i>D. expansa</i> , <i>D. × ambroseae</i>	Landkr. Recklinghausen, Erlenbruchwald nördl. Haltern am See bei Sythen; 2 Teilpopulationen	4209/1 ca. 40 m	12/2	06.06.2010 05.10.2010 Jä 204-207/10	R. & W. JÄGER & A. SARAZIN	FCM 1,9–2,2/ 2,9–3,0
<i>D. expansa</i> , <i>D. × ambroseae</i>	Landkreis Paderborn, Truppenübungsplatz Sennelager, Erlen- bruchwald in der Strothe-Niederung; 2 Teilpopulationen	4218/2 ca. 115 m	7/1	02.07.2011 Jä 155-157/11 & 159/11	W. BENNERT, W. JÄGER & I. SONNEBORN	FCM 2,0–2,1/ 2,7
<i>D. expansa</i>	Kreis Hagen, NSG Saure Epscheid, südl. Reckhammer, Bachtal	4711/1 226 m	1/0	10.07.2010 Jä 194/10	W. JÄGER & M. LUBIENSKI	FCM 2,1
<i>D. expansa</i> , <i>D. × ambroseae</i>	Hochsauerlandkreis, Fichtenforst, auf beiden Seiten des Hunau-Kamm- Weges südl. Bödefeld	4716/3 804 m	4/3	11.07.2010 Jä 94-95/10 Jä 97-100/10	W. JÄGER & R. THIEMANN	FCM 2,1–2,2/ 2,7–2,9
<i>D. expansa</i> , <i>D. × ambroseae</i>	Märkischer Kreis, NSG Wilde Ennepe, südl. Halver, Erlenbruchwald	4810/2 ca. 385 m	1/1	11.07.2011 o. Herbar- beleg	W. BENNERT & M. LUBIENSKI	FCM 2,0/ 3,0
<i>D. × ambroseae</i>	Märkischer Kreis, Herveler Bruch bei Hervel, südwestl. Herscheid, Erlenquellwald	4812/3 ca. 485 m	0/2	24.08.2011 o. Herbar- beleg	M. LUBIENSKI	FCM 2,7
<i>D. expansa</i>	Hochsauerlandkreis, NSG Drommecke, Bachtal östl. Milchenbach	4815/3 ca. 450 m	1/0	05.06.2010 o. Herbar- beleg	H. BÄPPLER, W. JÄGER & A. SARAZIN	FCM 2,1
<i>D. expansa</i> , <i>D. × ambroseae</i>	Hochsauerlandkreis, Siepen am Nordabfall des Hårdler, südl. Lenne & südwestl. Schmallenberg	4815/3 ca. 630 m	3/1	10.09.1994, 23.08.1997 Jä 40-41/97	H. BÄPPLER, W. BENNERT, W. JÄGER & W. LEONHARDS	Cyt 41 ^{II} / 41 ^I +41 ^{II}
<i>D. × ambroseae</i>	Oberbergischer Kreis, Genkeltalsperre, nordwestl. Helberg, kleine Bachsenke	4911/2 ca. 335 m	0/1	11.07.2010 Jä 93/10	R. & W. JÄGER	FCM 2,7
<i>D. expansa</i> , <i>D. × ambroseae</i>	Kreis Euskirchen, Eifel, Gemeinde Hellenthal, zw. Kammerwald und Reifferscheidt, Fichtenforst	5504/2 ca. 450 m	2/1	03.10.1991 Jä 128/91	W. BENNERT & W. JÄGER	Cyt 41 ^{II} / 41 ^I +41 ^{II}

feuchtere Standorte, was sowohl aus seinem Gesamtareal als auch aus seiner Verbreitung in Mitteleuropa hervorgeht. So ist *D. expansa* in ganz Skandinavien eine häufige Art, und ihr Areal erreicht die Nordkap-Region, während sich das Verbreitungsgebiet von *D. dilatata* kaum über die südliche Hälfte Skandinaviens hinaus nach Norden erstreckt (ØLLGAARD & TIND 1993, SARVELA 2000). Wie aus Untersuchungen aus Estland geschlossen werden kann, nimmt die Häufigkeit von *D. expansa* auch nach Osten hin zu, *D. dilatata* wird deutlich seltener (RÜNK et al. 2004). In Nordamerika dringt *D. expansa* mit den nördlichsten Vorkommen in Alaska und Grönland weit in die boreale Zone vor, wohingegen das Areal von *D. campyloptera* (das nordamerikanische Gegenstück zu *D. dilatata*) an der Ostküste nicht weiter als Labrador nach Norden reicht (SMITH 1993). Eine Bevorzugung kühlerer Standorte lässt sich ebenfalls an der Höhenverbreitung erkennen. In den Alpen tritt *D. expansa* in der hochmontanen und subalpinen Stufe schwerpunktmäßig auf. Der Farn erreicht hier seine Höhengrenze erst bei über 2700 m (so am Stilsfer Joch; BECK & WILHALM 2010); *D. dilatata* überschreitet die 2000 m-Höhenlinie nur geringfügig (FRASER-JENKINS & REICHSTEIN 1984); der höchste Wuchsort in den Alpen wird mit 2220 m angegeben (OBERDORFER 1994). Die offensichtlich hohe Frostresistenz könnte damit zusammenhängen, dass die Wedel, im Unterschied zu *D. carthusiana* und *D. dilatata*, im Herbst vollständig absterben.

In nördlichen Breiten und höheren Lagen vermag die Art offenere und sogar baumfreie Wuchsorte zu besiedeln, wie lichtere Birkenwälder, Hochstaudenfluren und Blockhalden (FRASER-JENKINS & REICHSTEIN 1984, PAGE 1997, SARVELA 2000). Aus Dänemark werden auch offene Heiden und Dünen als Wuchsorte angegeben (ØLLGAARD & TIND 1993). Insgesamt ist *D. expansa* offenbar auch lichtliebender als die nahe verwandte *D. dilatata*.

Danksagung

Unser besonderer Dank gilt HELGA RASBACH (Glottertal) für die cytologischen Untersuchungen von Proben aus der Eifel und dem Händler-Gebiet. Weiterhin danken wir ANTON BÄR (Schwabach), KARSTEN HORN (Dormitz) und STEFAN JEBEN (Chemnitz) für Literaturangaben, HJALMAR THIEL (Rosdorf) für Auskünfte über Vorkommen von *D. expansa* am Hohen Meißner sowie DIRK JANZEN (Biologische Station im Ennepe-Ruhr-Kreis e.V.) für die Möglichkeit, DIN A3-Kopien von Herbarbelegen für die Wedel-Silhouetten anfertigen zu können. Herr GUY VAN DER KINDEREN, Ghent, analysierte die Proben flow-cytometrisch; wir danken ihm für seine sorgfältige Mitarbeit.

Literatur

- BAIER, E., PEPPLER-LISBACH, C. & SAHLFRANK, V. (2005): Die Pflanzenwelt des Altkreises Witzenhausen mit Meißner und Kaufunger Wald, 2. Aufl. – Schr. Werratalvereins Witzenhausen (Witzenhausen) **39**, 1–460.
- BAINARD, J.D., HENRY, T.A., BAINARD, L.D. & NEWMASER, S.G. (2011): DNA content variation in monilophytes and lycophytes: large genomes that are not endopolyploid. – *Chromosome Research* (Heidelberg) **19**, 763–775.
- BECK, R. & WILHALM, T. (2010): Die Farnpflanzen Südtirols. – Bozen (Naturmuseum Südtirol), 172 S.
- BENKERT, D., FUKAREK, F., & KORSCH, H. (Hrsg.) (1996): Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen Ostdeutschlands (Mecklenburg-Vorpommern, Brandenburg, Berlin, Sachsen-Anhalt, Sachsen, Thüringen). – Jena, Stuttgart, Lübeck, Ulm (Gustav Fischer), 615 S.
- BENL, G. & ESCHMÜLLER, A. (1983): Zum Vorkommen weniger bekannter *Dryopteris*-Sippen im bayerischen Alpen- und Voralpenraum. – *Ber. Bayer. Bot. Ges. (München)* **54**, 77–102.
- BERNARDELLO, R. & MARTINI, E. (2004): Felci e piante affini in Liguria e in Italia. – *Recco-Genova (Le Mani)*, 239 S.
- BIZOT, A. (2001): Decouverte de *Dryopteris expansa* (C. Presl) Fraser-Jenkins et de *Dryopteris × ambroseae* F.J. et J. dans les Vosges méridionales. – *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle du Pays de Montbéliard (Seloncourt)* **2001**, 196.
- BONAFEDE, F., MARCHETTI, D., TODESCHINI, R., VIGNODELLI, M. & DEL PRETE, C. (1998): Felci e piante affini nella provincia di Modena: Uno studio preliminare finalizzato al monitoraggio ambientale e alla conservazione della biodiversità. – *Quaderni di documentazione ambientale (Modena)* **9**, 1–75.
- CARLSON, T.M. & WAGNER, W.H. JR. (1982): The North American distribution of the genus *Dryopteris*. – *Contributions of the University of Michigan Herbarium (Ann Arbor)* **15**, 141–162.
- CODY, W.J. & BRITTON, D.M. (1989): Les fougères et les plantes alliées du Canada. – Ottawa (Ministre des Approvisionnement et Services Canada), 452 S.
- CRABBE, J.A., JERMY, A.C. & WALKER, S. (1970): The distribution of *Dryopteris assimilis* S. Walker in Britain. – *Watsonia (London)* **8**, 3–15.
- CRANE, F.W. (1955): Comparative study of diploid and tetraploid spores of *Dryopteris dilatata* from Britain and Europe. – *Watsonia (London)* **3**, 168–169.
- DIEWALD, W. & HORN, K. (2001): Weitere Nachweise bemerkenswerter Farnpflanzen (Pteridophyta) im Nationalpark Bayerischer Wald und angrenzenden Gebieten. – *Hoppea, Denkschr. Regensb. Bot. Ges. (Regensburg)* **62**, 349–365.
- DÖPP, W. (1958): Diploide *Dryopteris austriaca* in Deutschland. – *Die Naturwissenschaften (Berlin, Göttingen, Heidelberg)* **45**, 95.
- DÖRR, E. & LIPPERT, W. (2001): Flora des Allgäus und seiner Umgebung, Band 1. – Eching (IHW-Verlag), 680 S.
- EKRIT, L., HOLUBOVÁ, R., TRÁVNÍČEK, P. & SUDA, J. (2010): Species boundaries and frequency of hybridization in the *Dryopteris carthusiana* (Dry-

- opteridaceae) complex: A taxonomic puzzle resolved using genome size data. – Amer. J. Bot. (St. Louis) **97**, 1208–1219.
- ESCHELMÜLLER, A. (1969): Vorläufige Mitteilung über *Dryopteris assimilis* S. Walker im Allgäu. Mitt. Naturwiss. Arbeitskr. Kempten (Kempten) **13**, 57–58.
- ESCHELMÜLLER, A. (1982): Zur Kenntnis von *Dryopteris expansa* (= *Dryopteris assimilis*) im Bayerischen Wald. – Naturwiss. Z. Niederbayern (Lands-hut) **28**, 5–9.
- ESCHELMÜLLER, A. & BÄR (1973): *Dryopteris assimilis* S. Walker Ein übersehener Farn im Allgäu. Mitt. Naturwiss. Arbeitskr. Kempten (Kempten) **17**, 33–44.
- FRASER-JENKINS, C.R. (1986): A classification of the genus *Dryopteris* (Pteridophyta: Dryopteridaceae). – Bull. Br. Mus. Nat. Hist. Bot. (London) **14**, 183–218.
- FRASER-JENKINS, C.R. (2001): *Dryopteris stanley-walkeri* Fras.-Jenk., the missing diploid common ancestor of *D. carthusiana* and *D. cristata* (Pteridophyta: Dryopteridaceae), in: PANDA, P.C. & SAMANT, S.S. (eds.): Plant diversity of the Himalaya: Prof. Y. P. S. Pangtey commemorative volume. Nainital, India (Gyanodaya Prakashan), 119–152.
- FRASER-JENKINS, C.R. & REICHSTEIN, T. (1984): *Dryopteris*, in: HEGL, G. (Begr.): Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Band I. Teil 1. Pteridophyta. Berlin, Hamburg (Paul Parey), 136–169.
- FUKAREK, F. & HENKER, H. (2006): Flora von Mecklenburg-Vorpommern. Farn- und Blütenpflanzen. – Jena (Weissdorn-Verlag), 428 S.
- GARVE, E. (2007): Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen in Niedersachsen und Bremen. – Naturschutz Landschaftspfl. Niedersachsen (Hannover) **43**, 1–507.
- GÄTZI, W. (1966): Zur Kenntnis von *Dryopteris assimilis* Walker. – Ber. Schweiz. Bot. Ges. (Bern) **76**, 146–156.
- GIBBY, M. (1977): The origin of *Dryopteris campyloptera*. – Canad. J. Bot. (Ottawa) **55**, 1419–1428.
- GIBBY, M. (1983): The *Dryopteris dilatata* complex in Macaronesia and in the Iberian peninsula. – Acta Bot. Malacitana (Málaga) **8**, 59–72.
- GIBBY, M. & WALKER, S. (1977): Further cytogenetic studies and a reappraisal of the diploid ancestry in the *Dryopteris carthusiana* complex. – British Fern Gaz. (London) **11**, 315–324.
- HAEUPLER, H., JAGEL, A., & SCHUMACHER, W. (2003): Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen in Nordrhein-Westfalen. – Recklinghausen (Landesanstalt für Ökologie, Bodenordnung und Forsten NRW), 616 S.
- HARDTKE, H.-J. & IHL, A. (2000): Atlas der Farn- und Samenpflanzen Sachsens. – Dresden (Sächsisches Landesamt für Umwelt und Geologie), 806 S.
- HERDOM, H. (1998): Neufunde und Nachträge zur "Neuen Flora von Halberstadt" (4. Mitteilung). – Abh. Ber. Mus. Heineanum (Halberstadt) **4**, 21–96.
- HICKOK, L.G. & KLEKOWSKI, E.J. Jr. (1975): Chromosome behaviour in hybrid ferns: a reinterpretation of Appalachian *Dryopteris*. – Amer. J. Bot. (St. Louis) **62**, 560–569.
- HILMER, O. (1996): *Dryopteris expansa* (C.B.Presl) Fraser-Jenkins & Jermy - Feingliedriger Wurmfarn – Verbreitung, Bestimmungserkmale und Vorkommen im Harz. – Flor. Rundbr. (Bochum) **30**, 132–141.
- HOHLA, M., STÖHR, O., BRANDSTÄTTER, G., DANNER, J., DIEWALD, W., ESSL, F., FIEREDER, H., GRIMS, F., HÖGLINGER, F., KLEESADL, G., KRAML, A., LENGGLACHNER, F., LUGMAIR, A., NADLER, K., NIKLFELD, H., SCHMALZER, A., SCHRATT-EHRENDORFER, L., SCHRÖCK, C., STRAUCH, M. & WITTMANN, H. (2009): Katalog und Rote Liste der Gefäßpflanzen Oberösterreichs. – Stapfia (Linz) **91**, 1–324.
- HORN, K. & DIEWALD, W. (2005): Weitere Nachweise bemerkenswerter Farnpflanzen (Pteridophyta) im Nationalpark Bayerischer Wald und angrenzenden Gebieten (2. Beitrag). – Hoppea, Denkschr. Regensb. Bot. Ges. (Regensburg) **66**, 233–242.
- HUTTON, C. (1992): The common ancestor of the allotetraploid ferns *Dryopteris carthusiana* and *Dryopteris cristata*: A chloroplast DNA analysis. M.S. thesis, Mount Holyoke College, South Hadley, Massachusetts, USA.
- IVANOVA, D. (2006): *D. × ambroseae* (Dryopteridaceae: Pteridophyta), a hybrid new to Bulgaria. – Phytologia Balcanica (Sofia) **12**, 351–356.
- JALAS, J. & SUOMINEN, J. (Hrsg.) (1972): Atlas Florae Europaeae. 1. Pteridophyta (Psilotaceae to Azollaceae). – Helsinki (The Committee for Mapping the Flora of Europe and Societas Biologica Fennica Vanamo), 121 S.
- JESSEN, S. (1983): *Dryopteris expansa* (Presl) Fraser-Jenkins et Jermy im Erzgebirge, Thüringer Wald und Harz. – Gleditschia (Berlin) **10**, 173–179.
- JESSEN, S. (1997): *Dryopteris expansa* – eine neue Farnart für das Land Brandenburg. – Verh. Bot. Ver. Berlin Brandenburg (Berlin) **130**, 203–207.
- JESSEN, S. (2009): Seltene und kritische Farne (Polypodiopsida) im Böhmisches-Sächsischen Elbsandsteingebirge – aktuelle Verbreitung und notwendige Artenschutzmaßnahmen. – Ber. Arbeitsgem. Sächs. Bot., NF (Dresden) **20**, 61–147.
- JESSEN, S. & RASBACH, H. (1987): *Dryopteris × sarvelae*, erster Nachweis für Mitteleuropa - Abstammung, verwandte Arten und Hybriden - (Pteridophyta). – Gleditschia (Berlin) **15**, 57–72.
- JUSLÉN, A., VÄRE, H. & WIKSTRÖM, N. (2011) Relationships and evolutionary origins of polyploid *Dryopteris* (Dryopteridaceae) from Europe inferred using nuclear *pgiC* and plastid *trnL-F* sequence data. – Taxon (Bratislava) **60**, 1284–1294.
- KUHN, C. A. & WERTH, C. R. (1990): Reconstructive illustration of an extinct fern, *Dryopteris semicristata*, from its hybrid derivatives. – Amer. J. Bot. (St. Louis) **77** Suppl., 109 (Abstract).
- LAASIMER, L., KUUSK, V., TABAKA, L. & LEKAVIČIUS, A. (Hrsg.) (1993): Flora of the Baltic Countries. Compendium of vascular plants. I. – Tartu (Estonian Academy of Sciences), 362 S.
- LANUV NRW (2012): Klimaatlas Nordrhein-Westfalen; <http://www.klimaatlas.nrw.de/site/08.02.2012>.
- LELLINGER, D.B. (1985): A Field manual of the ferns and fern-allies of the United States and Canada. – Washington (Smithsonian Institution Press), 389 S.

- LUDWIG, W. (1962): Neues Fundortverzeichnis zur Flora von Hessen (= Supplement zu H. Klein: Flora von Hessen und Mainfranken) Teil 1 (Vorbemerkungen, Pteridophyta). – Jahrb. Nass. Verein Naturkde. (Wiesbaden) **96**, 6–45.
- MANTON, I. (1950): Problems of cytology and evolution in the Pteridophyta. – Cambridge (University Press), 316 S.
- MARCHETTI, D. (2004): Le pteridofite d'Italia. – Ann. Mus. Civ. Rovereto (Rovereto) **19**, 71–231.
- NIESCHALK, A. & NIESCHALK, C. (1966): Zur Vegetation des Meißners, insbesondere das Vorkommen von *Polystichum* × *luerssenii* (Dörf.) Hahne. – Hess. Florist. Briefe (Darmstadt) **15**, 16–19.
- OBERDORFER, E. (1994): Pflanzensoziologische Exkursionsflora. 7. Aufl. – Stuttgart (Ulmer), 1050 S.
- ØLLGAARD, B. & TIND, K. (1993): Scandinavian Ferns. – Copenhagen (Rhodos), 317 S.
- PAGE, C.N. (1997): The Ferns of Britain and Ireland. 2. ed. – Cambridge (University Press), 540 S.
- PARENT, G.H. (1997): Atlas des Pteridophytes des régions lorraines et vosgiennes, avec les territoires adjacents. – Trav. sci. Mus. nat. hist. Nat. Lux. (Luxembourg) **25**, 1–307.
- PHILIPPI, G. (1993): Aspidiaceae, in: SEBALD, O., SEYBOLD, S. & PHILIPPI, G. (Hrsg.): Die Farn- und Blütenpflanzen Baden-Württembergs. Band 1. Allgemeiner Teil – Spezieller Teil (Pteridophyta, Spermaphyta) – Lycopodiaceae bis Plumbaginaceae. 2. Auflage. Stuttgart (Ulmer), 121–149.
- PIEKOS-MIRKOWA, H. (1979): Paprocie z grupy *Dryopteris dilatata*-complex in Poland. – Monogr. Bot. (Warszawa) **59**, 1–75.
- PRELLI, R. (2001): Les fougères et plantes alliées de France et d'Europe occidentale. – Paris (Belin), 431 S.
- RÜNK, K., MOORA, M. & ZOBEL, M. (2004): Do different competitive abilities of three fern species explain their different regional abundances? – J. Veg. Sci. (Uppsala) **15**, 351–356.
- SALVO, A.E. & ARRABAL, M.I. (1986): *Dryopteris* Adans., in: CASTROVIEJO, S., LAÍZ, M., LÓPEZ GONZALEZ, C., MONTSERRAT, P., MUÑOZ GARMENDIA, F., PAIRA J. & VILLAR, L.: Flora Iberica: Plantas vasculares de la Península Iberica e Islas Baleares. Vol. 1. Lycopodiaceae–Papaveraceae. Madrid (Real Jardín Botánico), 128–143.
- SARAZIN, A. (1999): Untersuchungen zur Biosystematik einheimischer *Dryopteris*-Arten (Dryopteridaceae, Pteridophyta). Unveröffentlichte Diplomarbeit, Ruhr-Universität Bochum.
- SARVELA, J. (2000): *Dryopteris* Adans., in: JONSELL, B. (ed.): Flora Nordica. Volume 1. Lycopodiaceae to Polygonaceae. Stockholm (Bergius Foundation), 74–84.
- SCHÖNFELDER, P., BRESINSKY, A., GARNWEIDENER, E., KRACH, E., LINHARD, H., MERGENTHALER, O., NEZADAL, W. & WIRTH, V. (1990): Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen Bayerns. – Stuttgart (Ulmer), 752 S.
- SEIFERT, M. (1992): Populationsbiologie und Aspekte der Morphologie zweier Wurmfarne, *Dryopteris carthusiana* und *Dryopteris dilatata*. – Dissertation, Univ. Zürich, 135 S.
- SIGEL, E. (2012): Systematics of ferns: *Dryopteris campyloptera* and allies. – <http://www.uvm.edu/~plantbio/barringtonSIGEL.html> [08.02.2012].
- SIMON, T. & VIDA, G. (1966): Neue Angaben zur Verbreitung der *Dryopteris assimilis* S. Walker in Europa. – Ann. Univ. Sci. Budapest. Rolando Eötvös, Sect. Biol. (Budapest) **8**, 275–284.
- SMITH, A.R. (1993): Dryopteridaceae Herter – Wood Fern Family, in: Flora of North America Editorial Committee (ed.): Flora of North America north of Mexico. Vol. 2: Pteridophytes and gymnosperms. New York (Oxford University Press), 246–308.
- SOLTIS, D.E. & SOLTIS, P.S. (1987a): Breeding system of the fern *Dryopteris expansa*: evidence for mixed mating. Amer. J. Bot. (St. Louis) **74**, 504–509.
- SOLTIS, D.E. & SOLTIS, P.S. (1987b): Polyploidy and breeding system in homosporous Pteridophyta: A reevaluation. – Amer. Naturalist (Chicago) **130**, 219–232.
- SOLTIS, P.S. & SOLTIS, D.E. (1990): Evolution of inbreeding and outcrossing in ferns and fern allies. – Plant Species Biol. (Kyoto) **5**, 1–11.
- SOLTIS, P.S., SOLTIS, D.E. & HOLSINGER, K.E. (1988): Estimates of intragametophytic selfing and inter-populational gene flow in homosporous ferns. – Amer. J. Bot. (St. Louis) **75**, 1765–1770.
- STEIN, D.B., HUTTON, C., CONANT, D.S., HAUFLE, C.H. & WERTH, C.R. (2010): Reconstructing *Dryopteris* “*semicristata*” (Dryopteridaceae): Molecular profiles of tetraploids verify their undiscovered diploid ancestor. – Amer. J. Bot. (St. Louis) **97**, 998–1004.
- VIANE, R.L.L. (1985): *Dryopteris expansa* and *Dryopteris* × *ambroseae* (Pteridophyta) new for Belgium. – Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique (Bruxelles) **118**, 57–67.
- VIANE, R.L.L. (1986): Taxonomical significance of the leaf indument in *Dryopteris* (Pteridophyta): I. Some North American, Macaronesian and European taxa. – Pl. Syst. Evol. (Wien) **153**, 77–105.
- WAGNER, W.H. JR. (1971): Evolution of *Dryopteris* in relation to the Appalachians, in: HOLT, P.C. (ed.): The distributional history of the biota of the southern Appalachians. Research Division Monograph 2. Blacksburg (Virginia Polytechnic Institute and State University), 147–192.
- WALKER, S. (1955): Cytogenetic studies in the *Dryopteris spinulosa* complex I. – Watsonia (London) **3**, 193–209.
- WALKER, S. (1960): Evolution within the genus *Dryopteris*. – Proc. Linn. Soc. (London) **171**, 130–132.
- WALKER, S. (1961): Cytogenetic studies in the *Dryopteris spinulosa* complex II. – Amer. J. Bot. (St. Louis) **48**, 607–614.
- WALKER, S. & JERMY, A.C. (1964): *Dryopteris assimilis* S. WALKER in Britain. – Brit. Fern Gaz. (London) **9**, 137–140.
- WARDLAW, A.C. & LEONARD, A. (2005): New Atlas of Ferns & Allied Plants of Britain & Ireland. BPS Special Publication No. 8. – London (The British Pteridological Society), 98 S.
- WERTH, C.R. (1989): Isozyme evidence of the origin of *Dryopteris cristata* and *D. carthusiana*. – Amer. J. Bot. (St. Louis) **76** Suppl., 208 (Abstract).
- WERTH, C.R. & KUHN, C.A. (1989): A study of the morphological attributes of the hypothetical diploid

- fern *Dryopteris "semicristata"*. – Amer. J. Bot. (St. Louis) **76** Suppl., 208 (Abstract).
- WERTH, C.R. & LELLINGER, D.B. (1992): Genomically preserved plants and their nomenclature. – Taxon (Wien) **41**, 513–521.
- WIDÉN, C.-J. & BRITTON, D.M. (1969): A chromatographic and cytological study of *Dryopteris dilatata* in eastern North America. – Canad. J. Bot. (Ottawa) **47**, 1337–1344.
- WIDÉN, C.-J. & BRITTON, D.M. (1985): Phloroglucinol derivative of *Dryopteris tokyoensis* and the missing genome in *Dryopteris cristata* and *Dryopteris carthusiana* (Dryopteridaceae). – Ann. Bot. Fennici (Helsinki) **22**, 213–218.
- WIDÉN, C.-J., SARVELA, J. & AHTI, T. (1967): The *Dryopteris spinulosa* complex in Finland. – Acta Bot. Fenn. (Helsinki) **77**, 1–24.
- WIDÉN, C.J., SORSA, V. & SARVELA, J. (1970): *Dryopteris dilatata* s. lat. in Europe and the Island of Madeira, a chromatographic and cytological study. – Acta Bot. Fenn. (Helsinki) **91**, 1–30.
- ZONNEVELD B.J., LEITCH I.J., & BENNETT M.D. (2005): First nuclear DNA amounts in more than 300 angiosperms. – Ann. Bot. (Oxford) **96**, 229–244.

Anschrift der Autoren:

HANS BÄPPLER, Am Wall 17, D-57489 Drolshagen; WILFRIED BENNERT, Plessenweg 28, D-58256 Ennepetal; E-Mail: wilfried.bennert@rub.de; WOLFGANG JÄGER, Finkenweg 45, D-42489 Wülfrath-Düssel; MARCUS LUBIENSKI, Am Quambusch 25, D-58135 Hagen; ANDREAS SARAZIN, Heinickestr. 47, D-45128 Essen; ROLF THIEMANN, Im Tüssenberg 10, D-58762 Altena; RONALD VIANE, Dept. of Biology, Section Pteridology, K.L. Ledeganckstr. 35, B-9000 Gent.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Decheniana](#)

Jahr/Year: 2012

Band/Volume: [165](#)

Autor(en)/Author(s): diverse

Artikel/Article: [Dryopteris expansa \(C. Presl\) Fraser-Jenkins & Jermy und D. x ambroseae Fraser-Jenk. & Jermy \(Dryopteridaceae\) in Nordrhein-Westfalen - Identifizierung, Verbreitung, Ökologie 37-53](#)