

Beitrag zu Chromosomenzahlen und zur Taxonomie der Farne und Farnverwandten (Lycopodiophytina bis Polypodiophytina)

Kommentare und Ergänzungen zur 22. Auflage der Rothmaler Exkursionsflora von Deutschland – Grundband, 2019: Zweiter Beitrag

Stefan JEßEN

Zusammenfassung: Jeßen, S. 2019: Beitrag zu Chromosomenzahlen und zur Taxonomie der Farne und Farnverwandten (Lycopodiophytina bis Polypodiophytina). Kommentare und Ergänzungen zur 22. Auflage der Rothmaler Exkursionsflora von Deutschland – Grundband, 2019: Zweiter Beitrag. *Schlechtendalia* **36**: 71–85.

Es werden kritische Fragen zu Chromosomenzahlen und zum taxonomischen Status bzw. zur Nomenklatur verschiedener Taxa der Lycopodiophytina, Equisetophytina, Psilotophytina und Polypodiophytina im Hinblick auf die in Vorbereitung befindliche 22. Auflage von Rothmaler, Exkursionsflora von Deutschland, diskutiert. Einschlägige und neue Resultate zytologischer, flow-cytometrischer und molekulargenetischer Untersuchungen werden mitgeteilt und die daraus abgeleitete taxonomische Behandlung der kritischen Sippen im genannten Werk begründet. Eine bisher unbenannte Hybride aus *Asplenium ruta-muraria* subsp. *ruta-muraria* und *Asplenium trichomanes* subsp. *pachyrachis* wird als *Asplenium* × *clermontae* Syme nothosubsp. *rasbachiae* beschrieben.

Abstract: Jeßen, S. 2019: Contribution to the number of chromosomes and taxonomy of ferns and fern allies (Lycopodiophytina bis Polypodiophytina). Comments and supplements to the 22nd edition of Rothmaler Exkursionsflora von Deutschland – Grundband, 2019. *Schlechtendalia* **36**: 71–85.

Critical questions on chromosome numbers and the taxonomic status, and on the nomenclature of various taxa of Lycopodiophytina, Equisetophytina, Psilotophytina and Polypodiophytina are discussed with regard to the upcoming 22nd edition of Rothmaler, Excursion Flora of Germany. Relevant and new results of cytological, flow-cytometric and molecular genetic studies are reported, and the resulting taxonomic treatment of the critical taxa in the mentioned work is stated. A previously unnamed hybrid between *Asplenium ruta-muraria* subsp. *ruta-muraria* and *Asplenium trichomanes* subsp. *pachyrachis* is described as *Asplenium* × *clermontae* Syme nothosubsp. *rasbachiae*.

Key words: Chromosome number, cytology, hybrids, *Asplenium*, *Asplenium trichomanes* agg., *Asplenium* × *clermontae* nothosubsp. *rasbachiae*, *Diphasiastrum*, *Dryopteris affinis* agg., *Equisetum*, *Huperzia*, *Ophioglossum*, *Oreopteris*, *Vandenboschia*, *Woodsia*.

Published online 23 Apr. 2019

1 Einführung

Bis zur 10. Auflage des Bandes 4 der „Exkursionsflora von Deutschland“ „Gefäßpflanzen: Kritischer Band“ (JÄGER & WERNER 2005), wurden im „ROTHMALER“ die somatischen Chromosomenzahlen zu den einzelnen Taxa angegeben. Das war praktisch, weil dadurch Rückschlüsse auf Verwandtschaften bzw. genetische Unterschiede sowie z.T. auf die Struktur ganzer Komplexe möglich waren. Weil die Chromosomenzahlen nicht nur auf Zählungen an aus Deutschland stammendem Material beruhten und ihre Herkunft oft nicht nachvollziehbar war, entschloss man sich, diese in der 20. Auflage des nunmehr auch die kritischen Taxa umfassenden Grundbandes (JÄGER 2011) wegzulassen. Umso erfreulicher ist es, dass die Chromosomenzahlen wieder Einzug in die 22. Auflage halten sollen. Eine bedeutende Neuerung ist dabei, dass neben den an deutschem Material ermittelten Werten auch z.T. seit langem bekannte und gesicherte Zahlen anderer Herkunft kursiv genannt werden. So wird bei an sich gut untersuchten Gruppen auch dann ein Wert genannt, wenn für Deutschland direkt keine Zählung vorliegt. Allerdings scheint die Ermittlung der „richtigen“ bzw. „höchstwahrscheinlichen“ Chromosomenzahl selbst in unserer Zeit der weltweit vernetzten Chromosomendatenbanken nicht unproblematisch zu sein. So erhält man zwar Zugriff auf zahlreiche unterschiedliche Daten. Jedoch bleibt die Entscheidung darüber, welche Resultate letztendlich vertrauenswürdig sind, nach wie vor dem Überblick bzw. dem Literaturstudium des sich damit Beschäftigenden überlassen. Ähnliches trifft auch auf die Taxonomie kritischer Formenkreise innerhalb der Gefäßpflanzen zu. Das Folgende sei ein Beitrag dazu, die eine oder andere kritische Chromosomenzahl oder taxonomische Einordnung sowie daraus folgende Behandlung in der 22. Auflage von ROTHMALER zu begründen.

2 Zu einzelnen Taxa und Aggregaten

2.1 *Huperzia selago* (L.) SCHRANK & MART. subsp. *selago*

In JÄGER & WERNER (2005) wird als Chromosomenzahl $2n = 264$ angegeben. Dieser Wert stammt angeblich von MANTON (1950) und geht möglicherweise auf Angaben in TUTIN et al. (1993) bzw. frühere Auflagen zurück. MANTON (1950) fand jedoch offenbar ≥ 260 . Auch die Zahl 90 wird z.T. für *H. selago* angegeben. Dies ist jedoch eine Zahl für eine als subsp. *arctica* (GROSSH. ex TOLM.) Á. LÖVE & D. LÖVE bzw. *H. arctica* (GROSSH. ex TOLM.) SIPLIV. (= *H. apressa* [DESV.] Á. LÖVE & D. LÖVE) abgetrennte Sippe (vgl. u.a. TUTIN et al. 1993, HASSLER & SCHMITT 2019).

Für Nordamerika wird *H. selago* mit $2n = 268$ angegeben (WAGNER & BEITEL 1993). Die Chromosomengrundzahl von *Huperzia* ist nach diesen Autoren $x = 67$ oder 68 . Das bedeutet, dass *H. selago* als tetraploid und die mit $2n = 134$ angegebene *H. lucidula* (MICHX.) TREV. als diploid angesehen wird. Die Grundzahl der sehr nahe verwandten Gattung *Phlegmariurus* (HERTER) HOLUB, zu der heute viele früher zu *Huperzia* zählende Arten gestellt werden, wird in bei WAGNER & BEITEL mit $x = 68$ angegeben. Es liegen jedoch von Taiwan Resultate vor, nach denen Arten dieser Gattung in der Meiose 34 Bivalente, also $2n = 68$ zeigen und somit diploid sein müssten [unter *Huperzia cunninghamioides* (HAYATA) HOLUB und *H. fargesii* (HERTER) HOLUB, vgl. TSAI & SHIEH 1987]. Die daraus resultierende Grundzahl wäre $x = 34$, die gleiche wie bei der ebenfalls sehr nahe verwandten Gattung *Lycopodium*. Wäre dies der Fall und 34 die Grundzahl, so hätte eine diploide Art $2n = 68$ Chromosomen, eine tetraploide $2n = 136$ und eine octoploide $2n = 272$. Die Zahl von 272 wurde mehrfach für *Phlegmariurus*-Arten nachgewiesen (LÖVE & LÖVE 1977, TSAI & SHIEH 1987). Da auch für *H. selago* subsp. *selago* zuverlässige Zählungen mit dem Ergebnis von $2n = 272$ vorliegen (LÖVE & LÖVE 1965), scheint diese Zahl am wahrscheinlichsten zu sein (vgl. auch KRAMER et al. 1984) und wird in der 22. Aufl. von ROTHMALER genannt. Nach neueren Untersuchungen gibt es in Europa verschiedene polyploide bzw. hochpolyploide Taxa, deren Status noch zu klären ist (EKRT unpubl.).

2.2 *Diphasiastrum* HOLUB

Auf Grund der intermediären Morphologie, der Ökologie und Verbreitung besteht kein Zweifel daran, dass es sich bei *D. issleri* (ROUY) HOLUB, *D. oellgaardii* STOR, BOUDRIE, JEROME, K. HORN & BENNERT und *D. zeilleri* (ROUY) HOLUB um zwischen den Ausgangsarten *D. alpinum* (L.) HOLUB, *D. complanatum* (L.) HOLUB und *D. tristachyum* (PURSH) HOLUB stehende Taxa handelt. Während in Nordamerika diese „Zwischenarten“ als „homoploide, anscheinend fruchtbare interspezifische Hybriden“ bezeichnet (WAGNER & BEITEL 1993) und als reguläre Hybriden geführt werden, werden sie in Europa zumeist nicht als Hybriden behandelt (u.a. KRAMER et al. 1984, BENNERT 1999, JONSELL 2000, SENGHANS & SEYBOLD 2003, JÄGER & WERNER 2005, JÄGER 2011, BUTTLER & THIEME 2018). Während BENNERT et al. (2011) zeigen, dass sich auch die DNA-Gehalte der sechs mitteleuropäischen Taxa unterscheiden und es außer den bekannten diploiden Zwischenformen noch triploide Hybriden (Rückkreuzungen) gibt, kommen HANUŠOVA et al. (2014) anhand morphometrischer und flow-cytometrischer Analysen zu dem Ergebnis, dass zwischen den verschiedenen Taxa introgressive Hybridisierung eine große Rolle spielt, die zu einer schwierigen Abgrenzbarkeit untereinander führt. KAUFMANN (2017) und SCHNITTLER et al. (2018) stellen fest, dass auf Grund der hohen genetischen Diversität davon auszugehen ist, dass es sich bei den „Hybridarten“ jeweils um immer wieder neu entstehende F1-Hybriden handelt.

Die zuletzt genannten vier Publikationen zeigen die Problematik bei der taxonomischen Einordnung der Zwischenarten bzw. Hybriden. Vielleicht zu wenig untersucht wurde, inwieweit Apomixis (wie beispielsweise in der Gattung *Dryopteris* weit verbreitet) eine größere Rolle bei der Sippenbildung und dem Reproduktionsprozess spielt. Bis zum Vorliegen weiterer einschlägiger Ergebnisse wird deshalb für die 22. Auflage des ROTHMALER die Beibehaltung des Artranges der drei „Zwischenarten“ aus folgenden Gründen vorgeschlagen:

- Die Taxa treten oft nur gemeinsam mit einer ihrer Ausgangsarten oder völlig isoliert von diesen auf.

- Die Sporen von *D. issleri*, *D. oellgaardii* und *D. zeilleri* (eigenes Material besonders aus Sachsen, Thüringen und Sachsen-Anhalt, aber auch weiteres Material aus den Herbarien DR und GLM) zeigen entweder keinerlei oder nur einen geringen Anteil an abortiertem Material. Es gibt deshalb dem äußeren Anschein nach im Vergleich mit den Ausgangsarten keinen Grund zur Annahme, dass keine bzw. eingeschränkte Fertilität vorliegt.
- Bei der Seltenheit des Auftretens allein der Ausgangsarten und des sehr langwierigen und speziellen Reproduktionsmechanismus ist die Bildung ständig neuer F1-Hybriden schwer vorstellbar. Denkbar wäre hingegen, dass es sowohl F1-Hybriden als auch z.B. durch Diplosporen gebildete und sich selbst generativ vermehrende Klone gibt.

2.3 *Ophioglossum vulgatum* L.

Die Angaben zur Chromosomenzahl von *O. vulgatum* differieren beträchtlich. JÄGER & WERNER (2005) geben als Chromosomenzahl 480 an. Die Zahl geht offenbar zurück auf LÖVE & LÖVE (1976). ØLLGAARD & TIND (1993) fanden für europäisches Material $n = 250-260$, somit $2n = 500-520$. In den Appalachen (Nordamerika) existiert eine Sippe, die offenbar auch *O. vulgatum* zugeordnet wird, mit $2n = 1320$ (WAGNER & WAGNER 1993). Für Deutschland scheint bisher weder eine Chromosomenzählung noch eine DNA-Gehaltsmessung vorzuliegen. In ROTHMALER, 22. Aufl., wird die Chromosomenzahl deshalb mit „480?“ angegeben.

2.4 *Equisetum* L.

Die Arten der Gattung *Equisetum* sind bekannt für ihre Fähigkeit, sich mittels metertief und weit kriechender Rhizome vegetativ stark auszubreiten. Diese Vitalität ist z.T. noch ausgeprägter bei ihren Hybriden. So bildet z.B. *E. ×font-queri* (*E. palustre* × *E. telmataia*) in Schottland Bestände von 8 km Ausdehnung (LUBIENSKI 2013). Bei Vorkommen an der Küste werden oft durch die Brandung Pflanzenteile dieser Hybride abgerissen und an anderer Stelle angespült. Auf diese Weise entstehen vermutlich ausgehend von einem einzigen Klon an mehreren Orten größere Bestände (so auf Rügen, vgl. LUBIENSKI et al. 2000, LUBIENSKI et al. 2004). Die ausgedehnten Vorkommen der *Equisetum*-Hybriden dürften z.T. Jahrhunderte alt sein und ihre Elternarten müssen daher nicht mehr in unmittelbarer Nähe auftreten. Es kann somit der Eindruck entstehen, dass manche Hybriden unabhängig von den Ausgangsarten auftreten, eigene Bestandsbildung und eigene ökologische Ansprüche zeigen. Das war möglicherweise dafür Ausschlag gebend, dass die Hybriden bei BUTTLER et al. (2018) als Arten geführt werden. Bis auf die Tatsache, dass für manche Hybriden die Bildung von Diplosporen bekannt ist, die offenbar keimfähig sind und Prothallien bilden können (BENNERT et al. 2005), zeichnen sich alle *Equisetum*-Hybriden durch nahezu völlig abortierte, sterile Sporen aus. Auch einige Hybriden anderer Gattungen (z.B. *Asplenium*, vgl. REICHSTEIN 1981, KRAMER et al. 1984) können vereinzelt Diplosporen bilden. So lange keine deutliche Ausbreitung auf generativem Wege nachgewiesen wird, besteht deshalb kein Anlass, sie als Arten einzustufen. *Equisetum*-Hybriden werden auch in neuerer Zeit (BENNERT et al. 2005, LUBIENSKI 2010, 2013, HASSLER & SCHMITT 2019) als solche geführt und auch im ROTHMALER weiterhin mit dem Hybridzeichen „×“ gekennzeichnet.

2.5 *Vandenboschia speciosa* (WILLD.) G. KUNDEL (≡ *Trichomanes speciosum* WILLD.)

Das Auftreten unabhängiger Gametophyten-Kolonien des Prächtigen Dünnfarns in Mitteleuropa und auch in Deutschland hat für einiges Aufsehen gesorgt, handelt es sich doch um reliktsche Vorkommen aus einer warm-feuchten Klimaepoche, wie sie hier vermutlich vor allem im sogenannte „Atlantikum“ geherrscht haben muss. Die zur Familie Hymenophyllaceae zählende und ehemals ca. 80 Arten umfassende Gattung *Trichomanes* (vgl. u.a. KRAMER et al. 1995) wird heute wieder in mehrere Einzelgattungen aufgeteilt. Die in Deutschland vorkommende Art gehört nunmehr zu der von *Trichomanes* abgetrennten Gattung *Vandenboschia* COPEL (1938) mit weltweit 20 bis 25 vor allem subtropisch und tropisch verbreiteten Arten (vgl. SCHUETTPELZ et al. 2016, HASSLER & SCHMITT 2019).

2.6 *Asplenium obovatum* Viv. subsp. *billotii* (F.W. SCHULTZ) O. BOLOS, VIGO, MASALLES & J.M. NINOT

Der Lanzettblättrige Streifenfarn wurde lange Zeit als Art unter dem Namen *Asplenium billotii* F.W. SCHULTZ geführt. Das Taxon ist autotetraploid (SLEEP 1966, LOVIS & VIDA 1969, vgl. auch REICHSTEIN 1981, KRAMER et al. 1984). Seine vier Chromosomensätze sind nahezu homolog mit denjenigen des diploiden *A. obovatum* (DEMERITZ et al. 1990, RASBACH et al. 1990, STEINECKE & BENNERT 1993, BENNERT 1999). Er ist wie andere autotetraploide Sippen grobmorphologisch kaum, höchstens durch die im Mittel größeren Sporen, von seiner Ausgangssippe zu unterscheiden. Es erscheint sinnvoll und zweckmäßig, solche autopolyploiden Taxa auf der Rangstufe von Unterarten zu trennen (vgl. u.a. REICHSTEIN 1981, KRAMER et al. 1984, KRAMER et al. 1995).

2.7 *Asplenium trichomanes* L. agg.

Asplenium trichomanes stellt einen weltweit verbreiteten Komplex sehr nahe verwandter Sippen dar. In Europa sind zwei diploide, mehrere tetraploide sowie offenbar mehrere hexaploide Vertreter bekannt, von denen eine diploide und drei tetraploide Sippen Deutschland erreichen. Bereits in Österreich, der Slowakischen Republik und in Frankreich gibt es die ausschließlich auf Kalk vorkommende subsp. *inexpectans* LOVIS, die gewissermaßen das Pendant zur silikatische Gesteine besiedelnden subsp. *trichomanes* darstellt. Auf Grund der verschiedenen Ploidiegrade, z.T. unterschiedlicher ökologischer Ansprüche und genetischer Unterschiede werden einzelne oder alle bisher beschriebenen Taxa zuweilen als Arten geführt (VOGEL et al. 1999, LANDOLT 2010, LIU et al. 2018).

Bei der Sippenbildung innerhalb des *A. trichomanes* agg. scheint Autopolyploidie eine bedeutende Rolle zu spielen (LOVIS 1964). So lässt sich die tetraploide subsp. *quadrivalens* D.E. MEY. morphologisch fast nur durch die verschiedene Sporengröße mit einiger Sicherheit von subsp. *trichomanes* unterscheiden, die als ihre Ausgangssippe gilt (REICHSTEIN 1981, KRAMER et al. 1984, EKRT & ŠTECH 2008 etc.). Dass es sich bei subsp. *quadrivalens* um eine autotetraploide Sippe handelt, geht aus den Paarungsverhältnissen in der Meiose mehrerer ihrer Hybriden mit Taxa hervor, die keinen gemeinsamen Chromosomensatz mit ihr besitzen (REICHSTEIN 1981, KRAMER et al. 1984, BENNERT et al. 1990). Triploide Hybriden dieser Art sind z.B. solche mit *A. viride* HUDS. (*A. ×bavaricum* D.E. MEY. nothosubsp. *bavaricum*) und *A. petrarchae* (GUERIN) DC. subsp. *bivalens* (D.E. MEY.) LOVIS & REICHST. (*A. ×helii* LUSINA nothosubsp. *calobraense* BENNERT, RASBACH & K. RASBACH). Diese zeigen in der Meiose bis zu 36 Bivalente; daher liegen in subsp. *quadrivalens* offenbar vier nahezu gleiche Chromosomensätze vor. Tetraploide Hybriden mit allotetraploiden Arten, die keinen gemeinsamen Chromosomensatz mit *A. trichomanes* subsp. *quadrivalens* besitzen, wie z.B. mit *A. creticum* LOVIS, REICHST. & ZAFFRAN (*A. ×khaniense* BROWNSEY & JERMY), *A. majoricum* LITARD. (*A. ×orellii* LOVIS & REICHST.) und *A. foreziense* MAGNIER (*A. ×pagesii* LITARD. nothosubsp. *pagesii*; REICHSTEIN 1973, 1981), zeigen ebenfalls 36 Bivalente, was wiederum für homologe Chromosomensätze in *A. trichomanes* subsp. *quadrivalens* spricht. Die Hybride mit *A. septentrionale* (L.) HOFFM. subsp. *septentrionale* (= *A. ×alternifolium* WULFEN nothosubsp. *heufleri* (REICHARDT) AIZPURU, CATALAN & SALVO) zeigt bis zu 72 Bivalente (REICHSTEIN 1981, KRAMER et al. 1984, RASBACH 2005), also hohe bis vollständige Paarbildung, was in diesem Falle ein Indiz dafür ist, dass sowohl *A. septentrionale* subsp. *septentrionale* als auch *A. trichomanes* subsp. *quadrivalens* vier nahezu gleiche Chromosomensätze aufweisen, also jeweils autotetraploid sind.

Während subsp. *trichomanes* und subsp. *quadrivalens* makroskopisch kaum zu unterscheiden sind, sind die wie subsp. *quadrivalens* ebenfalls tetraploiden Sippen subsp. *pachyrachis* (CHRIST) LOVIS & REICHST. und subsp. *hastatum* (CHRIST) S. JESS. morphologisch mehr oder weniger auffällig von dieser verschieden. Die in der Natur vereinzelt auftretenden Hybriden der drei Sippen untereinander (nothosubsp. *lovisianum* S. JESS., nothosubsp. *moravicum* S. JESS. und nothosubsp. *staufferi* LOVIS & REICHST.) zeigen einen hohen Anteil abortierter Sporen (mindestens 80 bis 90 %). Die Meiose ist deutlich gestört, was sich durch das Auftreten einer höheren Anzahl an Univalenten ausdrückt (KRAMER et al. 1984, LOVIS & REICHSTEIN 1985,

JESEN 1995). Auch eine Hybride zwischen subsp. *hastatum* und *A. viride* zeigte mehr Univalente als es von subsp. *quadrivalens* × *A. viride* (= *A. ×bavaricum* nothosubsp. *bavaricum*) bekannt ist (JESEN 1991). Ebenso verhält sich die Hybride subsp. *pachyrachis* × *A. ruta-muraria* L. subsp. *ruta-muraria*. Dieses Paarungsverhalten in der Meiose ist ein Zeichen dafür, dass sowohl subsp. *pachyrachis* als auch subsp. *hastatum* zwar nicht vier nahezu homologe Chromosomensätze haben, jedoch auch nicht zwei völlig verschiedene Chromosomensatzpaare besitzen. Dies wird auch als segmentale Allopolyploidie bezeichnet (LOVIS 1977).

Während subsp. *inexpectans* in Mitteleuropa makroskopisch meist schwer von subsp. *quadrivalens* zu unterscheiden ist, gibt es in der Provence (Lubéron, Nesque- und Verdon-Tal in Südfrankreich) bisher zu subsp. *inexpectans* gestellte diploide Sippen (PRELLI & BOUDRIE 1992, JESEN 1995), die morphologisch von Pflanzen aus Mitteleuropa abweichen. So gibt es eine Sippe, die subsp. *pachyrachis*, eine andere, die subsp. *hastatum* zum Verwechseln ähnlich ist. Die Existenz dieser besonderen Sippen ist vermutlich mitverantwortlich für die Entstehung der verschiedenen tetraploiden Vertreter des Komplexes.

Nach cpDNA-Untersuchungen durch LIU et al. (2018) gehören subsp. *trichomanes* und subsp. *inexpectans* zwei deutlich voneinander getrennten Kladen an. Es wird festgestellt, dass subsp. *trichomanes* genetisch wenig variabel ist, während subsp. *inexpectans* größere Variabilität zeigt (zu bekannten morphologischen Unterschieden s.o.). Nach den genetischen Befunden wäre es an der Zeit gewesen, diese besonderen geografischen Sippen als Unterarten bzw. Varietäten auszuweisen. Die europäischen Taxa, auch des *A. trichomanes*-Komplexes im engeren Sinne, werden von LIU et al. (2018) als Arten behandelt. Wichtig wäre jedoch zu untersuchen, inwieweit die beiden diploiden Ausgangssippen subsp. *trichomanes* und subsp. *inexpectans* homologe Genome besitzen. Das kann durch die Bestimmung der Paarungsverhältnisse in der Meiose einer künstlich hergestellten Hybride beider Sippen geschehen. LOVIS (REICHSTEIN in KRAMER 1984) hat diese Kreuzung experimentell erzeugt und vollständige Paarbildung festgestellt. Es wäre jedoch theoretisch möglich, dass diesem Ergebnis nicht die wirkliche Kreuzung der beiden Sippen zugrunde gelegen hat. Selbst wenn subsp. *trichomanes* und subsp. *inexpectans* z.B. nur zur Hälfte homologe Chromosomen zeigen würden, wäre die Bewertung der sehr eng verwandten Sippen als Arten oder Unterarten dennoch nur eine Ermessensfrage.

Die Ergebnisse der cpDNA-Untersuchungen von LIU et al. (2018) lassen keinen Schluss darüber zu, ob es sich bei subsp. *quadrivalens* und die anderen tetraploiden Sippen um auto- oder allopolyploide Sippen handelt. Hexaploide Vertreter wurden nicht in die Untersuchungen einbezogen. Eine Neukombination der intra- und interspezifischen Hybriden steht noch aus.

Auf Grund der dargestellten genetischen Zusammenhänge und der Tatsache, dass die europäischen Vertreter des *A. trichomanes*-Komplexes im engeren Sinne (ohne *A. anceps* HOOK. & GREW., *A. tripteropus* NAKAI aus Ostasien und *A. densum* BRACK. von Hawaii sowie weitere verwandte Arten) auf Grund ihrer sehr engen Verwandtschaft morphologisch nur mit ausreichender Erfahrung zu unterscheiden sind, soll im ROTHMALER das u.a. von LOVIS (1964), REICHSTEIN (1981), REICHSTEIN in KRAMER (1984), LOVIS & REICHSTEIN (1985) und BENNERT & FISCHER (1993) vertretene Prinzip der Behandlung als Unterarten beibehalten werden. Dies ist auch insofern praktikabler, als die Neukombination der mittlerweile in der deutschen Flora recht gut bekannten intra- und auch mehrerer interspezifischer Hybriden noch ausstehen würde. Auch sei erwähnt, dass es neben den genannten Unterarten in Europa weitere bisher unbeschriebene Taxa dieses schwierig zu fassenden Komplexes gibt.

2.8 *A. ×trichomaniforme* WOYNAR nothosubsp. *praetermissum* (LOVIS, MELZER & REICHSTEIN) MUNOZ GARM

Die Angabe dieser Hybride für die Exkursionsflora von Deutschland geht auf einen Fund in Bayern im Jahr 1992 zurück:

Deutschland, Oberpfalz, 6540/4: Kalvarienberg bei Winklarn, leg. J. Vogel 15.09.1992 (Beleg SJ-2289, Abb. 1).

Es handelt sich um die tetraploide Hybride aus *Asplenium adulterinum* MILDE und *A. trichomanes* subsp. *quadrivalens* (REICHSTEIN 1981). Wie eine Nachforschung des Autors des vorliegenden Beitrages am 03.10.1992 am Fundort ergab, kommt hier neben *A. adulterinum*, *A. cuneifolium* VIV. und *A. trichomanes* subsp. *quadrivalens* auch das diploide *A. trichomanes* subsp. *trichomanes* vor. Es wäre deshalb theoretisch möglich, dass die triploide Hybride *A. ×trichomaniforme* nothosubsp. *trichomaniforme* (*A. adulterinum* × *A. trichomanes* subsp. *trichomanes*) vorliegt. Diese entsteht jedoch ungleich schwerer als die tetraploide und ist deshalb viel seltener (bisher nur in Einzelexemplaren an wenigen Stellen in Österreich, Norditalien und der Schweiz gefunden; REICHSTEIN in KRAMER et al. 1984, JEBEN unpubl.). Als Vergleichsmaterial dienten Belege von nothosubsp. *praetermissum* aus der Tschechischen und der Slowakischen Republik sowie aus der Schweiz und nothosubsp. *trichomaniforme* aus der Schweiz. Die nothosubsp. *praetermissum* ist gegenüber nothosubsp. *trichomaniforme* etwas weniger *A. adulterinum* ähnlich, zeigt meist längere Wedel mit mehr Fiederpaaren, eine von der Spreitenspitze etwas weniger herabreichende Grünfärbung der Rhachis und länglichere, meist etwas dichter stehende, kaum gestielte Fiedern. Nach J. Vogel (pers. Mitt. 26.10.1995) erwies sich die Pflanze von Winklarn als tetraploid und eine cpDNA-Analyse erbrachte, dass *A. adulterinum* den weiblichen und *A. trichomanes* subsp. *quadrivalens* den männlichen Gameten beigesteuert haben.

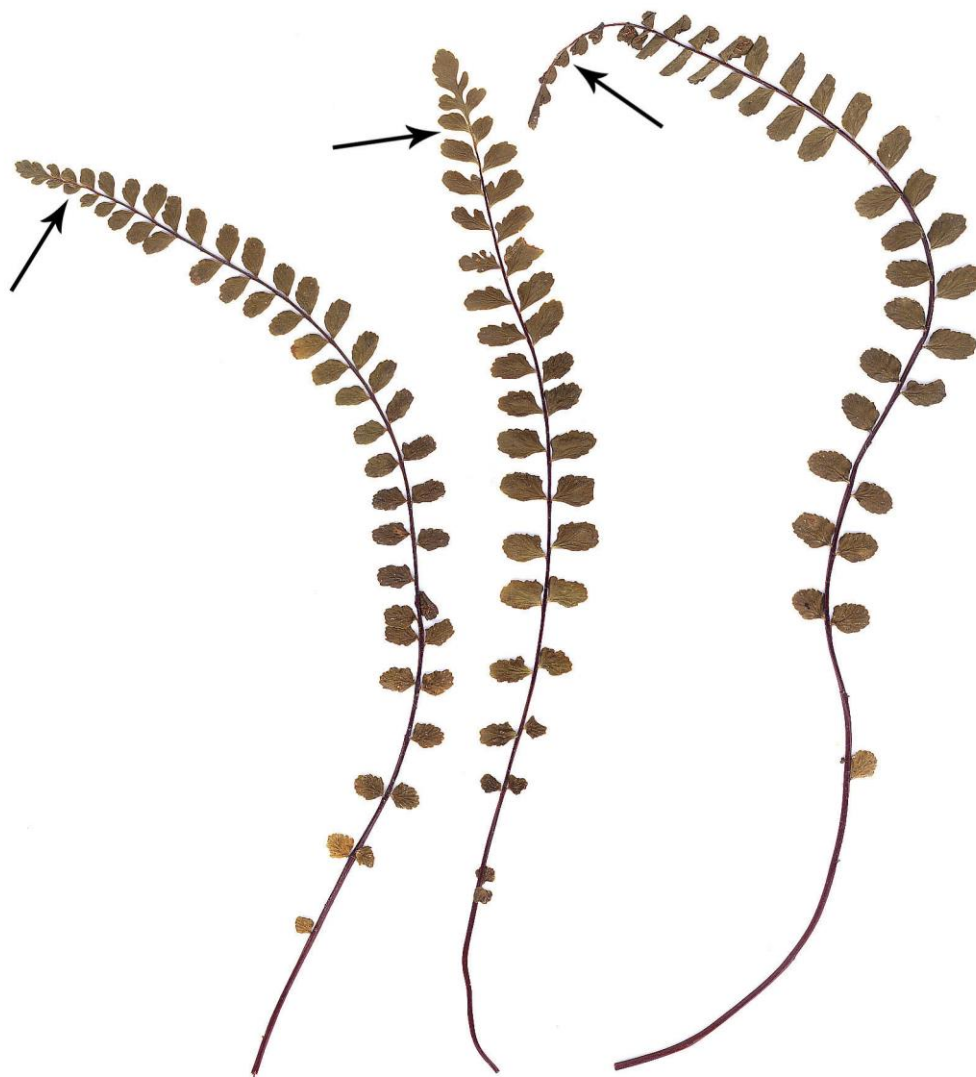


Abb. 1: *Asplenium* ×*trichomaniforme* nothosubsp. *praetermissum*, SJ-2289, Winklarn, leg. J. Vogel 15.09.1992; Maßstab: 5 cm; Pfeile: Grünfärbung der Rhachis von der Spitze herab.

2.9 *Asplenium* × *clermontae* SYME

Die seltene Hybride wurde in verschiedenen Ländern Europas (REICHSTEIN 1981, THIEMANN & BENNERT 2009, RUMSEY 2018) sowie an zwei Stellen in Nordamerika (WAGNER 1963, WAGNER & WAGNER 1976) gefunden. Es handelt sich um eine tetraploide Hybride, deren eine Elternart das tetraploide *Asplenium ruta-muraria* subsp. *ruta-muraria* ist. Als zweite Elternsippe wurde das sehr oft mit *A. ruta-muraria* zusammen vorkommende, ebenfalls tetraploide *A. trichomanes* subsp. *quadrivalens* benannt (LOVIS 1977, REICHSTEIN 1981). Allerdings wurden früher die beiden tetraploiden Sippen subsp. *pachyrachis* und subsp. *hastatum* nicht von subsp. *quadrivalens* unterschieden, die ebenfalls zuweilen mit *A. ruta-muraria* am gleichen Standort gemeinsam wachsen. Dass es sich beim Typusexemplar von *A. ×clermontae* wirklich um die Kombination *Asplenium ruta-muraria* subsp. *ruta-muraria* × *A. trichomanes* subsp. *quadrivalens* handelt, ist allerdings sehr wahrscheinlich, weil es aus Irland stammt (SYME 1886) und subsp. *pachyrachis* und subsp. *hastatum* (bis auf einen Beleg von subsp. *hastatum*: SJ-2485, Irland, Burren, Kifenora, in Fugen der Kirche, leg. W. Lang 18.07.1995) von dort nicht bekannt sind (WARDLAW & LEONARD 2005).

Es ist jedoch ganz offensichtlich, dass es auch die Hybride *A. ruta-muraria* subsp. *ruta-muraria* × *A. trichomanes* subsp. *pachyrachis* gibt. Die Belege des Typusexemplares der im Folgenden als nothosubsp. *rasbachiae* beschriebenen Hybride stammen von einer von vier Pflanzen, die der Autor des vorliegenden Beitrages am 12.10.1991 am bekannten Fundort bei Unteraspang in Niederösterreich aufgefunden hat. Alle Exemplare wuchsen unmittelbar zusammen mit den in großer Zahl vorkommenden Elternsippen *Asplenium ruta-muraria* subsp. *ruta-muraria* und *A. trichomanes* subsp. *pachyrachis*. Nur in weiterer Entfernung in der Südwest-Ecke des Friedhofes fanden sich einige wenige Exemplare von *A. trichomanes* subsp. *quadrivalens*. Eine Beteiligung dieser Unterart ist auf Grund der genannten unmittelbaren Vergesellschaftung der Hybride nahezu auszuschließen. Von einer Pflanze der genannten Hybride (SJ-2188/1) wurden mehrere Fixierungen von Sporenmutterzellen genommen. Leider war eine genaue Analyse der Chromosomenpaarung in der Meiose nicht möglich. Drei Zellen lieferten folgende, allerdings nur ungefähre Resultate (Fixierung S. Jeßen 12.10.1991, Präp. & det. H. Rasbach 20.10.1991):

n = ca. 57 Bivalente + ca. 18 Univalente (= 132)

n = ca. 62 Bivalente + ca. 19 Univalente (= 143)

n = ca. 61 Bivalente + ca. 19 Univalente (= 141)

Weil die Chromosomenzahl bei einer tetraploiden Pflanze von *Asplenium* $2n = 144$ beträgt, würde eine Hybride aus zwei autotetraploiden Sippen, wie es *A. ruta-muraria* subsp. *ruta-muraria* und *A. trichomanes* subsp. *quadrivalens* sind, in der Meiose nahezu vollständige Paarbildung, also ca. 72 Bivalente zeigen. Wie sich aus den Werten der drei Zellen von SJ-2188/1 ergibt, konnte nicht die gesamte Anzahl an Bivalenten und Univalenten ermittelt werden. Dennoch zeigen die Zählungen, dass eine hohe Zahl (mindestens 18, möglicherweise bis 20 oder maximal sogar bis 30) an Univalenten vorliegt. Solche hohen Zahlen an Univalenten wurden offenbar bei anderen Exemplaren von *A. ×clermontae* nicht gefunden. Nach REICHSTEIN in KRAMER (1984) zeigten die Meiosen an Material aus der Steiermark sowie aus Norditalien (Valganna) 68–72 Bivalente, d.h. nur 0–8 Univalente. Die Paarungsverhältnisse in der Meiose bei SJ-2188/1 weisen somit darauf hin, dass die beteiligte tetraploide *A. trichomanes*-Sippe weniger homologe Chromosomen aufweist, als dies bei subsp. *quadrivalens* der Fall ist (vgl. Abschnitt über Paarungsverhältnisse der intraspezifischen *A. trichomanes*-Hybriden).

Weil sowohl die Vergesellschaftung am Standort, als auch die Morphologie der genannten Hybridpflanze ganz offensichtlich für die Kombination *A. ruta-muraria* subsp. *ruta-muraria* × *A. trichomanes* subsp. *pachyrachis* sprechen und auch die zytologischen Resultate dies zu bestätigen scheinen, soll sie hier wie folgt beschrieben und benannt werden:

***Asplenium* × *clermontae* SYME nothosubsp. *rasbachiae* S. JESS. hybr. nov.** Abb. 2–3

[= *Asplenium ruta-muraria* L. subsp. *ruta-muraria* × *A. trichomanes* L. subsp. *pachyrachis* (CHRIST) LOVIS & REICHSTEIN]

Holotypus: Österreich, Niederösterreich, Gerichtsbezirk Neunkirchen, Unteraspang bei Aspang-Markt: Innenmauer des Kirchhofs der Kirche St. Johannes der Täufer, ca. 460 m NN (SJ-2188/1), 12. Oktober 1991, leg. I. & S. Jeßen (JE). **Paratypi:** SJ-2188/2, SJ-2188/3, SJ-2188/4 vom gleichen Fundort und vom gleichen Datum; SJ-1102, Niederösterreich: auf der Kirchhofmauer zu Unteraspang in etlichen Exemplaren, 11. Oktober 1965, leg. H. Melzer (ex Herbarium H. Melzer); SJ-1969, Niederösterreich: Unter-Aspang im Wechselgebiet, 5 Exemplare in Fugen der Friedhofsmauer unter den Elternarten, hier 1895 entdeckt; 1. März 1964, leg. H. Melzer (ex Herbarium H. Melzer).

Diagnosis: Foliis nothosubspeciei *clermontae* consimilis, sed pinnis plerumque spissioribus, lamina cyaneo-viridis, margine lucida hyalina paulum; lamina 3–10 cm longa, pinnata vel (in parte inferiore) bipinnata; sporae abortivae; planta tetraploidea, numerus chromosomaticus 144, meiosi bivalentibus c. 57–62 et univalentibus ≥ 18 .

Very similar to nothosubsp. *clermontae*, but in contrast to this the pinnae usually more dense, bluish green, with a bright, somewhat hyaline margin; leaves 3–10 cm long, once-bipinnate (at the base of the blade); spores aborted; $2n = 144$, tetraploid, in meiosis with 57–62 bivalents and ≥ 18 univalents, significantly fewer bivalents and more univalents than nothosubsp. *clermontae* (this with 68–72 bivalents and 0–8 univalents).

Beschreibung: Blätter 3–10 cm lang, Blattstiel wie die Rhachis ungeflügelt, Blattspreite lineal-lanzettlich, 1–2-fach gefiedert mit 3–12 Fiederpaaren; unterste Fiedern deltoid, drei- bis fünfzählig oder gefiedert; Rhachis von der Spitze herab 1/5 bis 1/2 ihrer Länge (bei jungen Blättern noch weiter herab) grün; Indusien unregelmäßig geschweift bis gefranst; Sporen weitgehend abortiert, aber oft mit einem gewissen Anteil gut entwickelter Sporen; im Unterschied zu nothosubsp. *clermontae* die Fiedern meist dichter stehend, bläulichgrün, mit hellem, etwas hyalinem Rand; $2n = 144$, tetraploid, in der Meiose mit ca. 57–62 Bivalenten und ≥ 18 Univalenten, also deutlich weniger Bivalenten und mehr Univalenten als bei nothosubsp. *clermontae*.

Etymologie: Benannt nach Helga Rasbach (1925–2018). Von ihr stammen die zytologischen Resultate der neuen Hybride. Sie und ihr Mann, Dr. Kurt Rasbach (1923–2019), haben die Pteridologie in Europa entscheidend mitbestimmt, viel zur Klärung der Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Farne und Farnverwandten beigetragen und neue Taxa, vor allem innerhalb der Gattung *Asplenium* beschrieben.

Eine cpDNA-Analyse von SJ-2188/1 erbrachte, dass *A. trichomanes* subsp. *pachyrachis* den weiblichen Gameten und damit *A. ruta-muraria* subsp. *ruta-muraria* den männlichen Gameten beigesteuert haben (J. Vogel in litt. 13.05.1995).

Dass *A. ×clermontae* nothosubsp. *rasbachiae* auch in Deutschland gefunden wurde, geht aus THIEMANN & BENNERT (2009) hervor. Die Autoren weisen darauf hin, dass höchstwahrscheinlich subsp. *pachyrachis* und nicht subsp. *quadrivalens* an der Bildung der in der Fränkischen Schweiz entdeckten Hybride beteiligt war. Die beschriebene Vergesellschaftung und Morphologie sowie die Abbildung lassen auch kaum einen Zweifel daran zu. Der folgende Fund zeigt jedoch, dass auch nothosubsp. *clermontae* in Deutschland vorkommt:

Deutschland, Sachsen: 5538/413, Pirk/Rosenthal bei Plauen, an schattigem Silikاتفels in Nähe der Unterführung der Straße B173, ca. 370 m NN; 1 Exemplar mit 3 ca. 1,5 cm langen Blättern mit grüner Rhachis; 09. August 2012, leg. E. Geißler, teste S. Jeßen (Beleg SJ-3900, vgl. Abb. 4).

An der genannten Fundstelle von *A. ×clermontae* bei Pirk treten als Begleitarten *A. ruta-muraria* subsp. *ruta-muraria*, *A. septentrionale*, *A. trichomanes* subsp. *quadrivalens* und subsp. *trichomanes* sowie *A. ×alternifolium* nothosubsp. *alternifolium* auf. Eine Beteiligung von subsp. *hastatum* oder subsp. *pachyrachis* ist auszuschließen, weil die beiden kalksteten Arten nicht an Silikاتفelsen (gelegentlich allerdings auf kalkhaltigem Sandstein) vorkommen. Auch subsp. *trichomanes* kommt als Kreuzungspartner kaum in Frage. Eine derartige Hybridkombination wäre triploid, weniger *A. trichomanes* ähnlich und wurde bisher nie gefunden.



Abb. 2: *Asplenium* × *clermontae* nothosubsp. *rasbachiae* am locus classicus: Niederösterreich, Unteraspang, links unten *A. trichomanes* subsp. *pachyrachis*; Foto: J. Vogel 1995.



Abb. 3: *Asplenium* × *clermontae* nothosubsp. *rasbachiae*, **A** – SJ-2188/1, Holotypus; **B** – nothosubsp. *clermontae*, SJ-3900, Deutschland, Sachsen: Pirk bei Plauen, 09.08.2012, leg. E. Geißler; links = Originalwedel; rechts = kult. E. Geißler, entnommen Juli 2013; Maßstab: 5 cm.

2.10 *Oreopteris limbosperma* (ALL.) HOLUB

KRAMER et al. (1984) führen die Art unter der weltweit drei Arten umfassenden Gattung *Oreopteris* HOLUB. Die Autoren BUTTLER et al. (2018) folgen wie u.a. KRAMER et al. (1995) der weiten Fassung der Gattung *Thelypteris* SCHMIDEL mit über 270 Arten, wonach der Bergfarn wie der Sumpffarn (*Thelypteris palustris* SCHOTT) zu *Thelypteris* gezählt wird. Neuerdings wird die Familie der Thelypteridaceae wieder stark aufgegliedert und *Oreopteris* von der zwei bis drei Arten umfassenden Gattung *Thelypteris* getrennt (SCHUETTPELZ et al. 2016, HASSLER & SCHMITT 2019). Auch weil *Thelypteris* und *Oreopteris* verschiedene Chromosomengrundzahlen aufweisen, scheint die getrennte Behandlung beider Gattungen gerechtfertigt und wird im ROTHMALER weiterhin so gehandhabt.

2.11 *Dryopteris affinis* (LOWE) FRASER-JENK.

Derzeit werden von der diploiden, apomiktischen (agamosporen) *D. affinis* s.str. fünf Unterarten unterschieden (FRASER-JENKINS 2007), von denen subsp. *affinis* und subsp. *punctata* FRASER-JENK. seit längerem auch aus Deutschland bekannt sind. Während sich das Vorkommen von subsp. *punctata* auf das südliche Deutschland (Süd-Bayern, vor allem Allgäu sowie das Bodenseegebiet im südlichen Baden-Württemberg) beschränkt, reicht die besonders im Alpenvorland und im Schwarzwald zerstreut auftretende subsp. *affinis* vereinzelt bis nach Rheinland-Pfalz, Nordrhein-Westfalen, Thüringen, Sachsen und Sachsen-Anhalt (vgl. u.a. ESCHELMÜLLER & SCHNELLER 1980, BÄR & ESCHELMÜLLER 1984, KRAMER et al. 1984, ESCHELMÜLLER 1996, FREIGANG & ZENNER 2007, BENNERT et al. 2013, JEßEN 2009 sowie JEßEN unpubl.). Die subsp. *affinis* umfasste ursprünglich (FRASER-JENKINS 1980) die westeuropäische („Atlantic Europe“) var. *affinis*, var. *azorica* FRASER-JENK. von den Azoren und die vom Kaukasus bis Mitteleuropa verbreitete var. *disjuncta* (FOMIN) FRASER-JENK. Während die Existenz der westlichen Sippe var. *affinis* im westlichen Deutschland fraglich war, wurde var. *disjuncta* als „eine sehr auffallende Pflanze, die wichtigste diploide Sippe von *D. affinis* in Zentraleuropa“ bezeichnet (FRASER-JENKINS & REICHSTEIN in KRAMER et al. 1984).

Zunächst wurde angenommen, dass alle deutschen Vorkommen von subsp. *affinis* einheitlich sind und zu ein und demselben Taxon gehören. Dies scheint jedoch nach neueren Studien nicht der Fall zu sein. Vielmehr gehört der überwiegende Teil der Vorkommen zur genannten „auffallenden“ Sippe, während Pflanzen einiger Fundpunkte in Rheinland-Pfalz und offenbar alle in Nordrhein-Westfalen einer anderen, offenbar mehr westlich verbreiteten Sippe zugehören (ZENNER unpubl., JEßEN nach Herbarbelegen). Unterstützt wird diese Auffassung durch die Resultate molekulargenetischer Untersuchungen, nach denen beide Sippen offenbar verschiedene Signalmuster des 15/16-Fragments des nukleären *PgiC*-Gens zeigen (BUJNOCH unpubl.). Bis zur weiteren Klärung werden in der 22. Auflage von ROTHMALER von subsp. *affinis* vorerst weiterhin zwei Sippen, die mehr westlich verbreitete var. *affinis* und die östliche, vom Kaukasus bis Zentraleuropa (westlich wenigstens bis in die Vogesen) verbreitete var. *disjuncta* unterschieden werden.

2.12 *Dryopteris cambrensis* (FRASER-JENK.) BEITEL & W.R. BUCK

Von *D. cambrensis* ist die triploide subsp. *insubrica* (OBERH. & TAVEL ex FRASER-JENK.) FRASER-JENK. aus Deutschland gut bekannt (vgl. u.a. ESCHELMÜLLER & SCHNELLER 1980, KRAMER et al. 1984, JEßEN 1984, 1985, ESCHELMÜLLER 1996, HILMER 1996, FREIGANG & ZENNER 2007, RÖHNER et al. 2011). Vereinzelt erreicht Deutschland (bisher Thüringen, Sachsen und Niedersachsen, vgl. JÄGER & WERNER 2005, JÄGER 2011, JEßEN 2009 sowie JEßEN unpubl.) aber noch eine weitere Sippe von *D. cambrensis*, die vor allem in den Südalpen (z.B. Tessin) und weiter südlich (nördliches Italien, Ligurien etc.) nicht selten ist. Zwei Pflanzen aus dem Piemont erwiesen sich nach flow-cytometrischer Untersuchung als triploid (SJ-3272, Druogno bei Malesco, Prov. Verbano-Cusio-Ossola, 26. Juli 2000, leg. S. Jeßen & G. Zenner, flow-cyt. unters. L. Ekrt; SJ-4072, Val Sorba, Prov. Vercelli, 27. Juli 2012, leg. W. Bennert: HWB 26/12, SP 23/12, flow-cyt. unters. J. Fuchs). Die Resultate molekulargenetischer Untersuchungen ergaben, dass die betreffende Sippe vom Val Sorba (SJ-4072) und subsp.

insubrica offenbar verschiedene Signalmuster des 15/16-Fragments des nukleären *PgiC*-Gens zeigen (BUJNOCH unpubl.).

Die genannte Sippe wird im ROTHMALER, 10. Auflage des Bands 4 (Kritischer Band, JÄGER & WERNER 2005) als *D. affinis* subsp. *cambrensis* FRASER-JENK. var. *paleaceo-crispa* (MOORE) FRASER-JENK. (WIDÉN et al. 1996) geführt. Als FRASER-JENKINS (2007) „*cambrensis*“ zur Art erhob, ordnete er var. *paleaceo-crispa* als Synonym *D. cambrensis* subsp. *cambrensis* zu. Als solche wurde sie im ROTHMALER Grundband, 20. Aufl. (JÄGER 2011) übernommen. FRASER-JENKINS (2007) beschreibt neben subsp. *cambrensis*, die er von Großbritannien, Irland, Norwegen, Frankreich, Spanien und Portugal angibt, noch folgende zwei weitere Unterarten:

subsp. *pseudocomplexa* FRASER-JENK.: Großbritannien, Irland, Norwegen und Frankreich sowie fraglich für Österreich und

subsp. *distans* (VIV.) FRASER-JENK.: Frankreich, Korsika und Italien.

Auf die zweite in Deutschland vorkommende *D. cambrensis*-Sippe würde nach FRASER-JENKINS (2007) nunmehr am ehesten die Beschreibung von subsp. *distans* passen, die von Korsika beschrieben wurde. Allerdings besteht der Holotypus in BOLO dieser Sippe nur aus zwei unreifen Wedeln ohne Sporenmaterial. Eine sichere Entscheidung, ob es sich tatsächlich um *D. cambrensis*, und wenn, nicht um subsp. *insubrica* handelt, ist deshalb unter Verwendung herkömmlicher Mittel kaum möglich. Das Taxon soll dementsprechend vorerst weiterhin unter subsp. *cambrensis* geführt werden.

2.13 *Woodsia* R. BR.

Für die 50 bis 58 Arten umfassende Gattung *Woodsia* sind offenbar verschiedene Chromosomengrundzahlen bekannt. So werden $x = 33, 38, 39$ oder $40-41$ angegeben (WINDHAM 1993, KRAMER et al. 1995). Die Arten werden zuweilen auf bis zu sieben Gattungen aufgeteilt (SHMAKOV 2015, 2018). Von den drei mitteleuropäischen Vertretern scheint die Chromosomenzahl von *Woodsia glabella* mit $2n = 78$ ziemlich sicher zu sein (MEYER 1959, BRITTON 1963, LÖVE 1970, LÖVE & LÖVE 1976, WINDHAM 1993 sowie VIDA unpubl.). Hingegen variieren die Angaben für *W. ilvensis* zwischen 78, 82 und 84. Am häufigsten und am besten belegt scheint die Zahl 82 zu sein (MANTON 1950, SORSA 1961, VIDA 1965, WAGNER 1987, WINDHAM 1993). Von *W. alpina* werden $n = 82, 84$ bzw. $2n = 156, 160, 162, 164$ angegeben (MANTON 1950, LÖVE & LÖVE 1961, 1976, VIDA 1965, WINDHAM 1993). Wie auch Isoenzym-Untersuchungen bestätigen, handelt es sich bei *W. alpina* offenbar um eine allotetraploide Art, die einst durch Chromosomenverdopplung aus der Hybride *W. glabella* $\times$ *W. ilvensis* hervorgegangen ist. Es erscheint demzufolge am wahrscheinlichsten, dass ihr die Chromosomenzahl $2n = 160$ zukommt (WINDHAM 1993). Bis neuere verlässliche Zahlen vorliegen, soll im ROTHMALER deshalb „160?“ angegeben werden.

Woodsia glabella R. BR. subsp. *pulchella* (BERTOL.) Á. LÖVE & D. LÖVE wird oft als eigenständige Art, *W. pulchella* BERTOL. geführt. Sie besiedelt ein von der nordisch-zirkumpolar verbreiteten subsp. *glabella* isoliertes Verbreitungsareal, das sich von den Pyrenäen über die Alpen bis in die Nord- und die Südkarpaten (CIOCĂRLAN & POP 2003, KRUK et al. 2015) erstreckt. Zwar hat subsp. *pulchella* gegenüber subsp. *glabella* in Europa meist auch eine etwas verschiedene Morphologie, doch sind die Unterschiede gering und weltweit betrachtet kann die Trennung auf Artniveau kaum aufrechterhalten werden. *Woodsia glabella* zeigt bei ihrer weiten Verbreitung entsprechende morphologische Variabilität. So waren z.B. Pflanzen aus Japan auch nach Kultur unter gleichen Bedingungen nicht von solchen der subsp. *pulchella* aus den Dolomiten zu unterscheiden (REICHSTEIN in KRAMER et al. 1984). Bei Pflanzen aus Nord-Finnland im Vergleich mit solchen aus dem Alpengebiet ist ähnliches festzustellen (vgl. Abb. 4). Auch die Ansicht, dass beide Sippen unterschiedliche Chromosomenzahlen hätten, erwies sich als irrtümlich. Es erscheint deshalb am sinnvollsten, die auch in Deutschland vorkommende Sippe im Sinne von KRAMER et al. (1984) als Unterart subsp. *pulchella* von *W. glabella* zu führen.



Abb. 4: *Woodsia glabella* subsp. *glabella* (Finnland) und *W. glabella* subsp. *pulchella* (Alpen); Maßstab: 5 cm. Die untere Zeile gibt die Sammelnummern an.

SJ-2585: **subsp. glabella**: N-Finnland: Kevojoki, gegenüber Madjokskaidi, ca. 130 m NN; 18. August 1996, leg. S. Jeßen & L. Lehmann.

SJ-2387: **subsp. glabella**: O-Finnland, Kuusamo: Oulanka-Tal, Stromschnellen Kiutaköngäs, ca. 165 m NN; 07. August 1995, leg. S. Jeßen & L. Lehmann.

SJ-2601: **subsp. glabella**: NW-Finnland: Saanatunturi, ca. 800 m NN; 22. August 1996, leg. S. Jeßen & L. Lehmann.

SJ-2392: **subsp. glabella**: O-Finnland, Kuusamo: Stromschnellen Jyrävä im Kitkanjoki-Tal SO Juumajärvi, ca. 210 m NN; 07. August 1995, leg. L. Lehmann & S. Jeßen.

SJ-3602: **subsp. pulchella**: N-Italien, Bergamasker Alpen, Presolana, südlich Cólere, ca. 1450 m NN; 06. September 2002, leg. S. Jeßen & L. Lehmann.

SJ-2896: **subsp. pulchella**: N-Italien, Dolomiten, Cortina d'Ampezzo, Sorapiss-Massiv: zwischen Passo di Tre Croci und Lago del Sorapiss, 1875 m NN; 14. September 1997, leg. S. Jeßen & L. Lehmann.

SJ-1786: **subsp. pulchella**: Österreich, Kärnten: "Gössering" bei Weißbriach, ca. 900 m NN; 13. September 1987, leg. S. Jeßen bei Exkursion mit H. Melzer und H. Wagner.

SJ-2060: **subsp. pulchella**: N-Italien, Dolomiten: Pragser Wildsee, ca. 1500 m NN; 22. August 1990, leg. J. Hübl, S. Jeßen, J. Riethausen & C. Schmidt.

Danksagung

Für die Anregung zu diesem Artikel und die Durchsicht und Korrekturen danke ich Prof. Dr. Karsten Wesche (Senckenberg Museum für Naturkunde Görlitz). Ich danke Lutz Lehmann (Walter-Meusel-Stiftung Chemnitz) für wertvolle Korrekturvorschläge, Prof. Dr. Johannes Vogel (Museum für Naturkunde Berlin) für die Resultate von cpDNA-Untersuchungen und die Abbildung zu *Asplenium ×clermontae* nothosubsp. *rasbachiae*, Helga Rasbach † und Dr. Kurt Rasbach † (Glottertal) für die Meiose-Untersuchungen und für vielfältige weitere technische Unterstützung, Prof. Dr. Wilfried Bennert (Ennepetal) für die Mitteilung flow-cytometrischer Resultate, Literatur und Herbarbelege, Dr. Jörg Fuchs (Leibniz-Institut für Pflanzengenetik und Kulturpflanzenforschung Gatersleben) für flow-cytometrische Untersuchungen, Dr. Libor Ekt (Jihočeská univerzita, Přírodovědecká fakulta, Katedra botaniky, České Budějovice) für die Überlassung von Resultaten flow-cytometrischer Ergebnisse, Walter Bujnoch † (Trier) für zytologische und molekulargenetische Untersuchungen sowie die intensive Zusammenarbeit in Fragen der Evolutionsbiologie und Taxonomie der Gattung *Dryopteris*, Erhard Geißler (Leisnig) für einen Herbarbeleg von *Asplenium ×clermontae* sowie Angaben zu dessen Soziologie am Fundort, Günther Zenner (Kirn), für Herbarmaterial und für die Diskussion zur Taxonomie und Nomenklatur kritischer *Dryopteris*-Sippen, Karsten Horn (Dormitz) für Literatur und die Diskussion über die Gattung *Diphasiastrum* und Dr. Annalisa Managlia (Herbarium and Botanical Garden – Università di Bologna – BOLO) für einen Scan des Holotypus von *Dryopteris cambrensis* subsp. *distans*. Frau C. Kretschmann (Chemnitz) und Herrn Prof. Eckehart J. Jäger (Halle) danke ich für die Hilfen bei der lateinischen Diagnose. Für Herbarbelege der Gattungen *Asplenium*, *Diphasiastrum* bzw. *Dryopteris* danke ich Peter

Rességuier (Marktheidenfeld), Petra Gebauer (Herbarium Senckenbergianum Görlitz – GLM), Mathias Breitfeld (Markneukirchen) und Hjalmar Thiel (Jameln).

Literatur

- Bär, A. & Eschelmüller, A. 1984: Diploide *Dryopteris affinis* (Lowe) Fraser-Jenkins im Allgäu. Mitteilungen des Naturwissenschaftlichen Arbeitskreises Kempten **26**: 7–20.
- Bennert, H. W. 1999: Die seltenen und gefährdeten Farnpflanzen Deutschlands. Bonn-Bad Godesberg.
- Bennert, H. W. & Fischer, G. 1993: Biosystematics and evolution of the *Asplenium trichomanes* complex. *Webbia* **48**: 743–760.
- Bennert, H. W., Horn, K., Kauth, M., Fuchs, J., Jakobsen, I. S. B., Øllgaard, B., Schnittler, M., Steinberg, M. & Viane, R. 2011: Flow cytometry confirms reticulate evolution and reveals triploidy in Central European *Diphasiastrum* taxa (Lycopodiaceae, Lycopphyta). *Annals of Botany* **108**: 867–876.
- Bennert, H. W., Lubienski, M., Körner, S. & Steinberg, M. 2005: Triploidy in *Equisetum* subgenus *Hippochaete* (Equisetaceae, Pteridophyta). *Annals of Botany* **95**: 807–815.
- Bennert, H. W., Neikes, N., Gausmann, P., Jäger, W., Lubienski, M. & Viane, R. 2013: Erstnachweis von *Dryopteris affinis* s.str. (Dryopteridaceae, Pteridophyta) für Nordrhein-Westfalen. *Kochia* **7**: 87–107.
- Bennert, H. W., Rasbach, H. & Rasbach, K. 1990: *Asplenium petrarchae* (Guerin) DC. subsp. *bivalens* und *Asplenium* × *helii* nothosubsp. *calobraense* – Neufunde auf der Insel Mallorca. *Farnblätter* **21**: 15–26.
- Britton, D. M. In: Fabbri, F. 1963: Primo supplemento alle Tavole cromosomiche delle Pteridophyta di Alberto Chiarugi. *Caryologia* **16**: 237–335.
- Buttler, K. P., May, R., Metzger, D. 2018: Liste der Gefäßpflanzen Deutschlands. Florensynopse und Synonyme. Bundesamt für Naturschutz, Bonn.
- Ciocârlan, V. & Pop, O. 2003: *Woodsia pulchella* Bertol. in Romanian flora. – In: Pop, O. & Verghelet, M. (eds.): Research in Piatra Craiului National Park, Vol. **1**: 84–86. Braşov.
- Demiriz, H., Viane, R. & Reichstein, T. 1990: *Asplenium obovatum* var. *protobillotii* var. nov. and var. *deltoideum* var. nov. in Turkey, with remarks on the status of *A. billotii*. *Candollea* **45**: 241–259.
- Ekrt, L. & Štech, M. 2008: A morphometric study and revision of the *Asplenium trichomanes* group in the Czech Republic. *Preslia* **80**: 325–347.
- Eschelmüller, A. & Schneller, J. J. 1980: Beitrag zur Kenntnis der Variabilität von *Dryopteris affinis* im Allgäu. Mitteilungen des Naturwissenschaftlichen Arbeitskreises Kempten **24**: 1–12.
- Eschelmüller, A. 1996: Verbreitung des *Dryopteris-affinis*-Komplexes im Bayerischen Alpen- und Voralpenraum. *Berichte der Bayerischen Botanischen Gesellschaft* **66/67**: 195–207.
- Fraser-Jenkins, C. R. 1980: *Dryopteris affinis*: a new treatment for a complex species in the European Pteridophyte flora. *Willdenowia* **10**(1): 107–115.
- Fraser-Jenkins, C. R. 2007: The species and subspecies in the *Dryopteris affinis* group. *The Fern Gazette* **18**: 1–26.
- Freigang, J. & Zenner, G. 2007: Die Verbreitung von *Dryopteris affinis* (Lowe) Fraser-Jenkins (Pteridophyta, Dryopteridaceae) im baden-württembergischen Alpenvorland mit einer Anleitung zur Bestimmung ihrer hier aufgefundenen Sippen. *Berichte der Botanischen Arbeitsgemeinschaft Südwestdeutschland* **4**: 37–64.
- Hanušová, K., Ekrt, L., Vít, P., Kolár, F. & Urfus, T. 2014: Continuous morphological variation correlated with genome size indicates frequent introgressive hybridization among *Diphasiastrum* species (Lycopodiaceae) in Central Europe. *Plos one* **9**: 1–13.
- Hassler, M. & Schmitt, B. 2019: Checklist of Ferns and Lycophytes of the World. V7.63. <http://worldplants.webarchiv.kit.edu/ferns/>
- Hilmer, O. 1996: *Dryopteris affinis* (Lowe) Fraser-Jenkins, Spreuschuppiger Wurmfarne, die Unterarten ssp. *borreri* (Newman) Fras.-Jenk., ssp. *cambrensis* Fras.-Jenk. und ihre Vorkommen im Harz. *Floristische Rundbriefe* **30**: 142–150.
- Jäger, E. J. & Werner, K. (Hrsg.) 2005: Rothmaler, W. (Begr.): Exkursionsflora von Deutschland, Bd. 4, Gefäßpflanzen: Kritischer Band. 10. Aufl. München.
- Jäger, E. J. (Hrsg.) 2011: Rothmaler, W. (Begr.): Exkursionsflora von Deutschland, Gefäßpflanzen: Grundband. 20. Aufl. Heidelberg.
- Jeßen, S. 1984: Beitrag zur Kenntnis der einheimischen Pteridophytenflora. Mitteilungen zur floristischen Kartierung Halle **10**(1/2): 76–92.
- Jeßen, S. 1985: A reappraisal of *Dryopteris affinis* subsp. *borreri* var. *robusta* and new records of *D. affinis* subspecies in Eastern Europe. *The Fern Gazette* **13**: 1–6.
- Jeßen, S. 1991: Neue Angaben zur Pteridophytenflora Osteuropas. *Farnblätter* **23**: 14–47.

- Jeßen, S. 1995: *Asplenium trichomanes* L. subsp. *hastatum*, stat. nov. – eine neue Unterart des Braunstiel-Streifenfarnes in Europa und vier neue intraspezifische Hybriden (Aspleniaceae, Pteridophyta). *Berichte der Bayerischen Botanischen Gesellschaft* **65**: 107–132.
- Jeßen, S. 2009: Seltene und kritische Farne (Polypodiopsida) im Böhmisches-Sächsischen Elbsandsteingebirge – aktuelle Verbreitung und notwendige Artenschutzmaßnahmen. *Berichte der Arbeitsgemeinschaft sächsischer Botaniker, Neue Folge* **20**: 61–147.
- Jonsell, B. (ed.) 2000: *Flora Nordica*, Vol. 1. Stockholm.
- Kaufmann, R. 2017: Entwicklung einer Strategie für die Neuetablierung von Populationen der hochgradig gefährdeten mitteleuropäischen *Diphasiastrum*-Arten basierend auf Untersuchungen ihrer Reproduktionsbiologie und der besiedelten Standorte. *Dissertationsarbeit*, Ernst-Moritz-Arndt-Universität Greifswald. <https://epub.ub.uni-greifswald.de/frontdoor/index/index/docId/2237>
- Kramer, K. U. et al. 1984 (Hrsg.): Pteridophyta. In: HEGI, G. (Begr.): *Flora von Mitteleuropa*. Bd. 1, Teil 1. Berlin-Hamburg.
- Kramer, K. U., Schneller, J. J. & Wollenweber, E. 1995: *Farne und Farnverwandte – Bau, Systematik, Biologie*. Georg Thieme Stuttgart, New York.
- Kruk, J., Sliwinska, E., Grabowska-Joachimik, A., Kromer, K. & Szymańska, R. 2015: *Woodsia pulchella* in the Western Carpathians: a relict species at the northern limit of its distribution. – *Annales Botanici Fennici* **52**: 193–201.
- Landolt, E. 2010: *Flora Indicativa: Ökologische Zeigerwerte und biologische Kennzeichen zur Flora der Schweiz und der Alpen*. Bern.
- Liu, H.-M., Russell, S. R., Vogel, J. & Schneider, H. 2018: Inferring the potential of plastid DNA-based identification of derived ferns: a case study on the *Asplenium trichomanes* aggregate in Europe. *Plant Systematics and Evolution* **304**: 1009–1022. <https://doi.org/10.1007/s00606-018-1529-9>
- Lovis, J. D. 1964: The taxonomy of *Asplenium trichomanes* in Europe. *Brit. Fern. Gaz.* **9**: 147–160.
- Lovis, J. D. 1977: Evolutionary patterns and processes in ferns. *Advances in Botanical Research* **4**: 229–415.
- Lovis, J. D. & Vida, G. 1969: The resynthesis and cytogenetic investigation of $\times$ *Asplenophyllitis microdon* and $\times$ *A. jacksonii*. *The British Fern Gazette* **10**: 53–67.
- Lovis, J. D. & Reichstein, T. 1985: *Asplenium trichomanes* subsp. *pachyrachis* (Aspleniaceae, Pteridophyta), and a note on the typification of *A. trichomanes*. *Willdenowia* **15**: 187–201.
- Löve, Á. 1970: *Íslénsk ferðaflora*. 428 S. Almenna Bokafélagid. Reykjavík.
- Löve, Á. & Löve, D. 1961: *Opera Botanica* (Suppl. Bot. Notiser) **5**: 22.
- Löve, Á. & Löve, D. 1965: In: *Index to plant chromosome numbers for 1965 (IPCN65)*. *Regnum Vegetabile* **50**.
- Löve, Á. & Löve, D. 1976: In: *IOPB chromosome number reports LIII*. *Taxon* **25**: 483–500.
- Löve, Á., Löve, D. & Pichi Sermolli, R. E. G. 1977: *Cytotaxonomical atlas of the Pteridophyta*. Vaduz.
- Lubienski, M. 2010: Die Schachtelhalme (Equisetaceae, Pteridophyta) der Flora Deutschlands – ein aktualisierter Bestimmungsschlüssel. *Online-Veröffentlichungen des Bochumer Botanischen Vereins* **2**: 82–100.
- Lubienski, M. 2013: Hybriden der Gattung *Equisetum* (Equisetaceae, Equisetopsida, Monilophyta) in Europa. *Berichte des Instituts für Landschafts-Pflanzenökologie der Universität Hohenheim, Beiheft* **22**: 91–124.
- Lubienski, M., Bennert, H. W. & Jeßen, S. 2004: *Equisetum* $\times$ *font-queri* Rothm. (= *E. palustre* L. $\times$ *E. telmateia* Ehrh., Equisetaceae, Pteridophyta) seit mehr als 150 Jahren auf Rügen. *Tuexenia* **24**: 329–337.
- Lubienski, M., Jeßen, S., Levermann, G. & Bennert, H. W. 2000: *Equisetum* $\times$ *font-queri* Rothm. (= *E. palustre* L. $\times$ *E. telmateia* Ehrh., Equisetaceae, Pteridophyta) auf Rügen, ein Erstfund für Deutschland und Mitteleuropa. *Gleditschia* **28**: 65–79.
- Manton, I. 1950: *Problems of cytology and evolution in the Pteridophyta*. Cambridge University Press.
- Meyer, D. E. 1959: Die Chromosomenzahl der *Woodsia glabella* R.Br. Mitteleuropas. *Willdenowia* **2**: 214–217.
- Øllgaard, B. & Tind, K. 1993: *Scandinavian ferns. A natural history of the ferns, clubmosses, quillworts, and horsetails of Denmark, Norway, and Sweden*. Copenhagen, Rhodos.
- Prelli, R. & Boudrie, M. 1992: *Atlas écologique des Fougères et Plantes Alliées – Illustration et répartition des Ptéridophytes de France*. Paris.
- Rasbach, H. 2005: Neufunde von *Asplenium* $\times$ *heufleri* Reichardt im Schwarzwald und ein Vergleich mit *Asplenium* $\times$ *alternifolium* Wulfen (Pteridophyta). *Carolinea* **63**: 87–94.
- Rasbach, H., Rasbach, K., Reichstein, T., Viane, R. L. L. & Bennert, H. W. 1990: *Asplenium obovatum* subsp. *obovatum* var. *protobillotii* and its hybrid with *Asplenium obovatum* subsp. *lanceolatum* in Spain (Aspleniaceae, Pteridophyta). *Botanica Helvetica* **100**: 3–16.

- Reichstein, T., Lovis, J. D., Greuter, W. & Zaffran, J. 1973: Die Asplenien der Insel Kreta. *Annales Musei Goulandris* **1**: 133–163.
- Reichstein, T. 1981: Hybrids in European Aspleniaceae (Pteridophyta). *Botanica Helvetica* **91**: 89–139.
- Röhner, G., Zenner, G., Stark, C. & Schaubel, K. 2011: Meldung von Funden bestimmungskritischer Farne im Gebiet der Bergstraße, des Odenwaldes und des unteren Neckartals. *Hessische Floristische Briefe* **59**: 33–40.
- Rumsey, F. 2018: Two new finds of *Asplenium* × *clermontae* in Britain and Ireland. *Pteridologist* **6**: 403–404.
- Shmakov, A. I. 2015: The new system of family Woodsiaceae. *Turczaninowia* **18**(2): 11–16.
- Shmakov, A. I. 2018: Synopsis of family Woodsiaceae (Diels) Herter. *Ukrainian Journal of Ecology* **8**(4): 298–306.
- Schnittler, M., Horn, K., Kaufmann, R., Rimgailė-Voicik, R., Klahr, A., Bog, M., Fuchs, J. & Bennert, H. W. 2018: Genetic diversity and hybrid formation in Central European club-mosses (*Diphasiastrum*, Lycopodiaceae) – New insights from cp microsatellites, two nuclear markers and AFLP. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **131**: 181–192.
- Schuettpelz, E. et al. 2016: A community-derived classification for extant lycophytes and ferns. *Journal of Systematics and Evolution* **54**: 563–603.
- Senghans, K. & Seybold, S. 2003: Schmeil-Fitschen: Flora von Deutschland und angrenzender Länder. 92. Aufl. Wiebelsheim.
- Sleep, A. 1966: Some cytotaxonomic problems in the fern genera *Asplenium* and *Polystichum*. Ph. D. Thesis, Univ. Leeds.
- Sorsa, V. 1961: Chromosome studies on Finnish Pteridophyta II. *Hereditas* **47**: 480–488.
- Steinecke, K. & Bennert, H. W. 1993: Biosystematic investigations of the *Asplenium obovatum* complex (Aspleniaceae, Pteridophyta). I. Morphology. *Botanisches Jahrbuch für Systematik* **114**: 481–502.
- Syme, J. T. B. 1886: English Botany. 3rd edition. Vol 12. London.
- Thiemann, R. & Bennert, H. W. 2009: Erstfund von *Asplenium* × *clermontae* Syme (= *A. ruta-muraria* × *A. trichomanes*, Aspleniaceae, Pteridophyta) in Bayern. *Berichte der Bayerischen Botanischen Gesellschaft* **79**: 89–96.
- Tsai, J. L. & Shieh, W. C. 1987: Cytotaxonomic studies on the Lycopodiaceae in Taiwan. *Journal of Science and Engineering* **24**: 49–58.
- Tutin, T. G., Burges, N. A., Chater, A. O., Edmondson, J. R., Heywood, V. H., Moore, D. M., Valentine, D. H., Walters, S. M. & Webb, D. A. 1993 (second edition): *Flora Europaea*. Vol. I. Cambridge.
- Vida, G. 1965: Chromosome numbers of Hungarians *Woodsia* species. *Acta Botanica Hungarica* **11**: 281–285.
- Vogel, J. C., Rumsey, F. J., Russell, S. J., Cox, C. J., Holmes, J. S., Bujnoch, W., Stark, C., Barrett, J. A. & Gibby, M. 1999: Genetic structure, reproductive biology and ecology of isolated populations of *Asplenium csikii* (Aspleniaceae, Pteridophyta). *Heredity* **83**: 604–612.
<https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6886120>
- Wagner, F. S. 1987: Evidence for the origin of the hybrid cliff fern *Woodsia* × *abbeae* (Aspleniaceae: Athyrioideae). *Systematic Botany* **12**: 116–124.
- Wagner, W. H. 1963: A biosystematic survey of United States ferns – Preliminary abstract. *American Fern Journal* **53**: 1–16.
- Wagner, W. H. & Beitel, J. M. 1993: Lycopodiaceae. In: *Flora of North America*. http://www.efloras.org/florataxon.aspx?flora_id=1&taxon_id=10527
- Wagner, W. H. & Wagner, F. S. 1976: *Asplenium* × *clermontae* Syme from Clifton Gorge, Greene County, Ohio – A second North American record. *Ohio Journal of Science* **76**: 99–102.
- Wagner, W. H. & Wagner, F. S. 1993: Ophioglossaceae. In: *Flora of North America*. http://www.efloras.org/florataxon.aspx?flora_id=1&taxon_id=10634
- Wardlaw, A. C. & Leonard, A. 2005: *New Atlas of Ferns & Allied Plants of Britain & Ireland*. British Pteridological Society Special Publications no. **8**: 1–101, London.
- Widén, C.-J., Fraser-Jenkins, C. R., Reichstein, T., Gibby, M. & Sarvela, J. 1996: Phloroglucinol derivatives in *Dryopteris* sect. *Fibrillosae* and related taxa (Pteridophyta, Dryopteridaceae). *Annales Botanici Fennici* **33**: 69–100.
- Windham, M. D. 1993: *Woodsia* R. Brown. In: *Flora of North America*. http://efloras.org/florataxon.aspx?flora_id=1&taxon_id=134973

Anschrift des Verfassers

Stefan Jeßen, Walter-Meusel-Stiftung, Arktisch-Alpiner-Garten, Schmidt-Rottluff-Straße 90, 09114 Chemnitz, Deutschland.
(E-Mail: jessen.walter-meusel-stiftung@gmx.de)

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Schlechtendalia](#)

Jahr/Year: 2019

Band/Volume: [36](#)

Autor(en)/Author(s): Jeßen Stefan

Artikel/Article: [Beitrag zu Chromosomenzahlen und zur Taxonomie der Farne und Farnverwandten \(Lycopodiophytina bis Polypodiophytina\) Kommentare und Ergänzungen zur 22. Auflage der Rothmaler Exkursionsflora von Deutschland – Grundband, 2019: Zweiter Beitrag 71-85](#)