

**Zeitschrift:** Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse  
**Herausgeber:** Schweizerische Botanische Gesellschaft  
**Band:** 79 (1969)

**Artikel:** Der Farnbastard *Asplenium X sollerense* hybr. nov. = *Asplenium majoricum* Litard. X *A. petrarchae* (Guérin) DC. subsp. *petrarchae*  
**Autor:** Lovis, J.D. / Sleep, A. / Reichstein, T.  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-55547>

### **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

### **Conditions d'utilisation**

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

### **Terms of use**

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

**Download PDF:** 24.04.2026

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

**Der Farnbastard *Asplenium* × *sollerense*<sup>1</sup> hybr. nov. =  
*Asplenium majoricum* Litard. × *A. petrarchae* (Guérin)  
DC. subsp. *petrarchae*<sup>2</sup>**

Von *J.D.Lovis*<sup>3</sup>, *A.Sleep*<sup>4</sup> und *T.Reichstein*<sup>5</sup>

Manuskript eingegangen am 2. Juli 1969

**A. Bisherige Befunde**

Kürzlich ist die experimentelle Erzeugung von fünf verschiedenen Bastarden des *Asplenium majoricum* Litard. beschrieben worden (Sleep, 1967). Ein sechster wurde von Lovis erhalten (Lovis und Reichstein, 1969). Dadurch konnte gezeigt werden, dass das tetraploide *A. majoricum* (Jermy und Lovis, 1964) eine allotetraploide Art darstellt, die ein Genom mit *A. fontanum* gemeinsam hat, das somit einen seiner Vorfahren darstellt. Der zweite konnte damals noch nicht eindeutig ermittelt werden, es liess sich lediglich zeigen, dass es sich dabei sicher nicht um *A. onopteris*, *A. obovatum*, *A. viride* und *A. trichomanes* handelt. Aufgrund der Morphologie, des Verhaltens im Sommer (Einrollung) und der geographischen Verbreitung wurde vermutet, es könne sich um das diploide *Asplenium petrarchae* (Guérin) DC. subsp. *bivalens* (D.E.Meyer) Lovis und Reichstein (1969) handeln, das von A. und Ch. Nieschalk auf dem Festland (bei Grazalema, westlich Ronda, westlich Malaga) in Südspanien gefunden worden war. Diese diploide Pflanze lässt sich im Feld nicht von der viel weiter verbreiteten tetraploiden Sippe des *A. petrarchae* unterscheiden und dürfte in Spanien auch an anderen Stellen wachsen, vielleicht auch in Mallorca, obwohl alle bisher von dort untersuchten Pflanzen sich als tetraploid erwiesen. Aus dem genannten Grunde wurden in Leeds weitere Bastardierungsversuche mit der diploiden Sippe unternommen, die den gesuchten Beweis dafür lieferten, dass diese Sippe tatsächlich den zweiten Vorfahren des *A. majoricum* darstellt (Lovis und Reichstein, 1969). Bei den erwähnten früheren Experimenten (Sleep, 1967) gelang es nicht in allen Fällen, Bastarde zu erhalten. Zu den Kombinationen, bei denen dies nicht glückte, gehörte auch *A. majoricum* × *petrarchae* subsp. *petrarchae*. Dieser

---

<sup>1</sup> Die Pflanze sollte ursprünglich als *A. × balearicum* bezeichnet werden, und Belege sind unter diesem Namen an einige Interessenten versandt worden. Da aber eine neue Species inzwischen so benannt wurde (Shivas 1969), haben wir für unseren Bastard den Namen *A. × sollerense* gewählt.

<sup>2</sup> Nomenklatur nach Crabbe, Jermy und Lovis in *Flora Europaea*.

<sup>3</sup> Dr. J.D.Lovis, Department of Botany, University of Leeds, England.

<sup>4</sup> Dr. Anne Sleep, Botanical Institute, Faculty of Science, Tokyo University of Education, Tokyo, Japan.

<sup>5</sup> Prof. T.Reichstein, Institut für Organische Chemie der Universität Basel.

Bastard ist aber inzwischen in der Natur gefunden worden; seine Morphologie und Zytologie soll hier kurz beschrieben werden.

### B. Beschaffung des Materials

Wie jüngst erwähnt (Lovis und Reichstein, 1969) wurde anlässlich einer kurzen Reise nach Mallorca der Bastard von *Asplenium majoricum* mit dem tetraploiden *A. trichomanes* gesucht und gefunden (= *A. × orellii* Lovis und Reichstein). Dabei sammelten wir auch eine Kolonie von vier ganz kleinen lebenden Pflänzchen von *A. petrarchae* für Vergleichszwecke, die in Basel weiter kultiviert wurden. Unter diesen befand sich eine Bastardpflanze (Nr. TR-1675), die erst später als solche erkannt wurde. Die vier kleinen Pflänzchen wuchsen zusammen auf engstem Raum (ca. 2–3 cm Durchmesser) in einer Spalte von N-exponiertem, teilweise überhängendem Kalkfels. Unmittelbar daneben wuchsen zwei grosse Pflanzen von *A. petrarchae*. *A. majoricum* war erst in einigen Metern Abstand spärlich vorhanden, reichlicher in den Trockenmauern der nahe gelegenen Olivenhaine.

Der Bastard scheint sich übrigens nicht so schwer zu bilden, wie man aufgrund der erwähnten negativen Versuche annehmen könnte. Er entstand nämlich auch ganz zufällig in Basel aus einigen spontan aufgegangenen Prothallien. Diese fanden sich in einem Topf mit *A. majoricum*, der neben einem solchen von *A. petrarchae* gestanden hatte, und wurden weiter kultiviert. Sie lieferten sechs Sporophyten, von denen sich einer zu *A. majoricum*, drei zu *A. petrarchae* und zwei (Nrn. 1820 und 1821) zu dem genannten Bastard entwickelten.

### C. Diagnose

*Asplenium × sollerense* Lovis, Sleep et Reichstein hybr. nov. = *A. majoricum* Litard. × *petrarchae* (Guérin) DC. subsp. *petrarchae*. Planta hybrida, media inter parentes. Frondes ad 10 cm longae ad 2 cm latae. Simile *A. majorici*. Ab hoc distinguitur: 1. Dentes pinnarum obtusiores. 2. Rhachis superne ad  $\frac{1}{2}$ – $\frac{3}{4}$  partem longitudinis castanea. 3. Petiolus et rhachis glandulis petiolatis praediti. Chromosomata sporophyti  $2n = 144$ .

Holotypus: Kalkfelsen östlich des Fussweges «Sa Torrantera» auf der Südostseite des Barranc östlich Biniaraix (ca. 2,5 km östlich Soller), Mallorca, bei 150 m zwischen *A. petrarchae* und (ca. 2 m entfernt) *A. majoricum*. Etwas weiter auch *A. trichomanes* L. subsp. *quadrivalens*, *Ceterach officinarum* sowie zwergiges *Polypodium*, vermutlich Zwergform von *P. australe* Fée, leg. H.L.Reichstein und T.Reichstein, seither kultiviert in Basel. Die Pflanze wird später gepresst und im Herbarium des British Museum (Natural History), London (BM), deponiert.

Bastardpflanze, welche die Merkmale der beiden Elternarten *A. majoricum* und *A. petrarchae* vereinigt, dem ersteren aber äusserlich näher steht und von ihm nur bei genauer Betrachtung unterschieden werden kann. Wedel bis 10 cm lang und bis zirka 2 cm breit, im Umriss lanzettlich, grösste Breite über der Mitte, nach unten allmählich verschmälert. Von *A. majoricum* durch folgende Merkmale unterschieden: 1. Zähne der Fiedern stumpfer. 2. Rhachis auf Oberseite  $\frac{1}{2}$  bis  $\frac{3}{4}$  ihrer Länge braun

(bei *A. majoricum* meist  $\frac{1}{4}$  bis  $\frac{1}{2}$ ). 3. Stiel und Rhachis dicht mit gestielten Drüsen besetzt (am besten mit Lupe in frischem Zustand sichtbar). Sporen abortiert. Chromosomenzahl des Sporophyten  $2n = 144$ .

Der Bastard dürfte in Mallorca nicht gar zu selten sein, ist aber sehr schwer zu erkennen. Das Auffinden dürfte vermutlich auch nur zwischen November und April möglich sein, da er sich später wie seine Elternarten einrollen dürfte.

#### D. Zytologische Untersuchung

Unreife Sporangien wurden in Basel durch Einwerfen in Alkohol-Eisessig (3:1) fixiert, 24 Std. bei  $0^\circ$  gehalten, die Lösung erneuert und nochmals 48 Std. bei  $0^\circ$  gehalten. Hierauf wurde die Lösung durch 70prozentigen Alkohol ersetzt und die Präparate nach Tokio und Leeds gesandt; dort wurden sie bis zur Verarbeitung bei  $-15^\circ$  gehalten. Färbung und Herstellung der Quetschpräparate geschah wie früher beschrieben (Manton, 1950). Die Abbildung 5 zeigt zwei Sporenmutterzellen (A und B) in erster Reduktionsteilung (Meiose) und zugehörige erläuternde Diagramme (A' und B'). Die Analyse erwies sich als äusserst schwierig, die gegebene Interpretation kann daher keinen Anspruch auf absolute Genauigkeit machen. Eindeutig ist jedoch, dass total zirka 144 Chromosomen vorliegen, dass es sich also um einen tetraploiden Bastard mit sehr unregelmässiger Meiose handelt. Ausser vielen univalenten wurden aber nicht nur bivalente, sondern auch viele (15 bzw. 12) trivalente Chromosomen gefunden. Zwei weitere untersuchte Zellen (nicht abgebildet) gaben ein ähnliches Bild, zeigten aber sogar vereinzelt Quadrivalente.

#### E. Diskussion der Resultate

Die gefundene Anzahl von Chromosomen und die Unregelmässigkeiten bei der Meiose stehen zwar in bestem Einklang mit der Natur der Hybride. Das Auftreten von vielen Trivalenten und sogar vereinzelter Quadrivalenten stellt in der Gattung *Asplenium* aber doch eine Besonderheit dar (siehe unten). Das beobachtete Verhalten lässt sich leicht deuten, wenn man die eingangs erwähnte Abstammung des *A. majoricum* berücksichtigt. Bezeichnet man ein Genom (also den haploiden Chromosomensatz) des *A. fontanum* mit f und denjenigen des diploiden *A. petrarchae* mit p, so entsteht der diploide Bastard *A. fontanum*  $\times$  *petrarchae* durch Vereinigung der Gameten f mit p zu fp. Das durch Chromosomenverdoppelung aus diesem Bastard entstehende *A. majoricum* hat somit die Formel ffpp und seine Sporen wieder fp. *A. petrarchae* subsp. *petrarchae* ist eine autotetraploide Pflanze. Dies folgt bereits aus der Morphologie (Lovis, Melzer und Reichstein, 1966) und wurde von Sleep (1966) zytologisch bewiesen. Die Zellen seiner Sporophyten enthalten daher vier gleiche oder nahezu gleiche Genome pppp und seine Sporen pp. *A.  $\times$  sollerense* entsteht aus der Vereinigung von fp mit pp. Es hat somit die Formel fppp, enthält also drei gleiche Chromosomensätze. Bei der Reduktionsteilung der total 144 Chromosomen können theoretisch durch Syndese zunächst 36 Paare (pp) entstehen, wobei 72 Einzelchromosomen übrigbleiben, nämlich 36 f und 36 p. Es scheint, dass in unserem Falle ein Teil der einzelnen p-Chromosomen sich durch Autosyndese weiter an einen Teil der pp-Paare anlagern und so die Trivalenten bilden. Dies Verhalten

#### Abbildung 1

Photographien gepresster Wedel. 1671 = *Asplenium majoricum* von Olivenhain, nahe des Wuchsortes von 1675 (18.3.66, seither kult. in Basel, Wedel gepresst 16.5.69). 1675 = *A. × sollerense* (Typusexemplar, kult. in Basel, Wedel gepresst 16.5.69). 1680 = *A. petrarcae*, normale Form (Chemin de sa Coma Negre bei Soller, Mallorca, 18.3.66, seither kult. in Basel, Wedel gepresst 24.11.67). 1175 und 1175b = *A. petrarcae*, geschlitzte Form, von zwei benachbarten Pflanzen, Kalkstein, Trockenmauer in der Nähe des Wuchsortes von 1675 (23.5.64, leg. C.J. De Joncheere und T.R., 1175 sofort gepresst, 1175b nach Kultur in Basel, gepresst 6.6.65). 1838b = geschlitzte Form, Puig d'En Barrera, bei Soller, Mallorca (leg. J.Orell 28.2.67, seither kult. in Basel, gepresst 24.11.67)

#### Abbildung 2

*A. × sollerense*. Wedel im Durchlicht vergrößert, zeigt Umriss und Nervatur

#### Abbildung 3

Rhizomschuppen: Oben *A. × sollerense* (T.R., 1675), unten *A. majoricum* (T.R. 1650). *A. petrarcae* hat völlig undurchsichtige, schwarze Schuppen

Tafel I

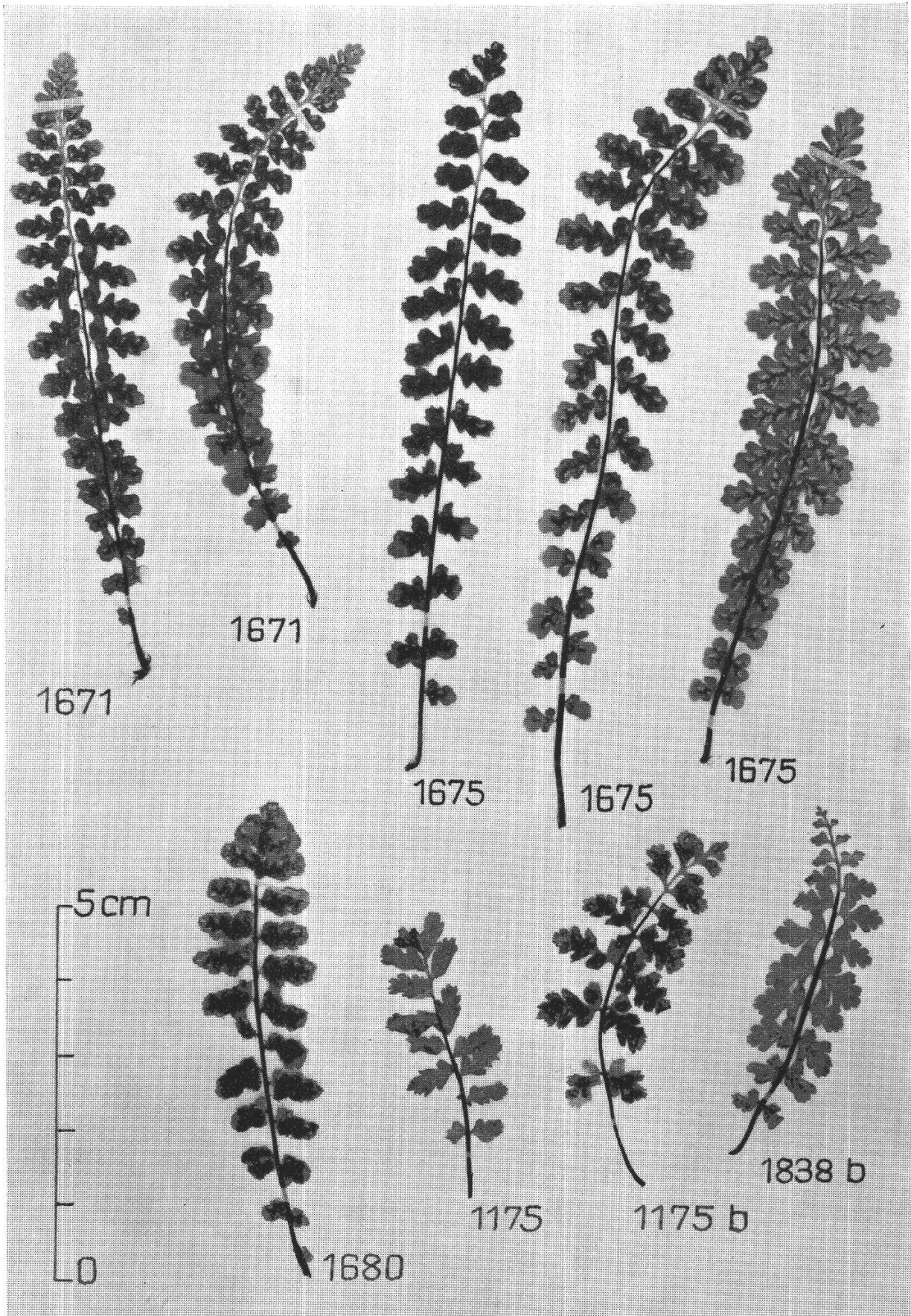
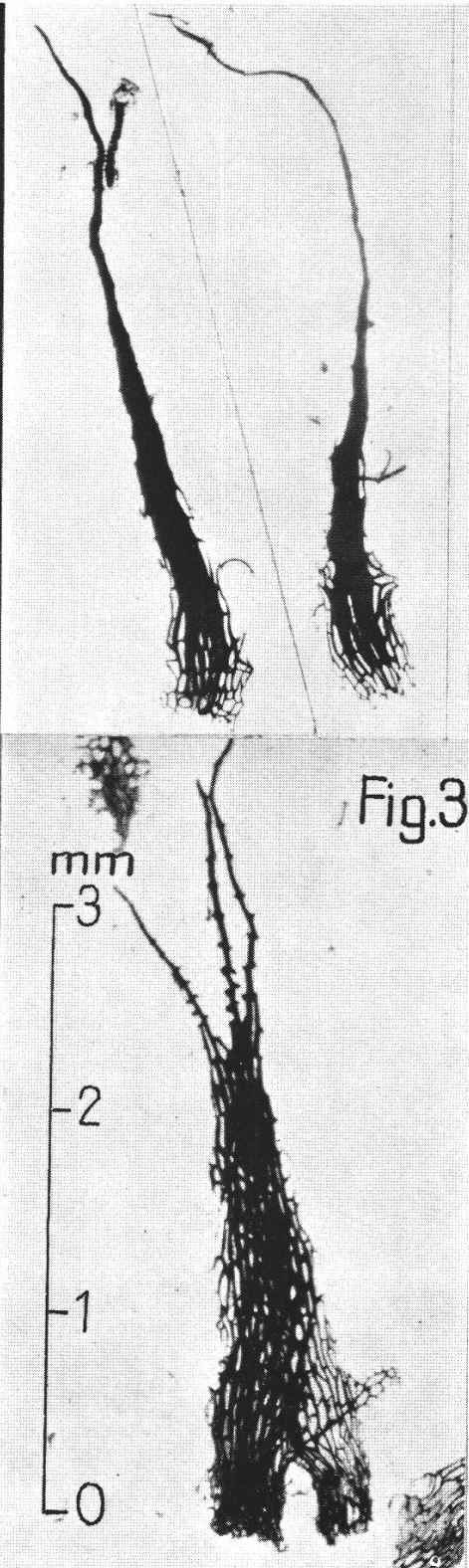
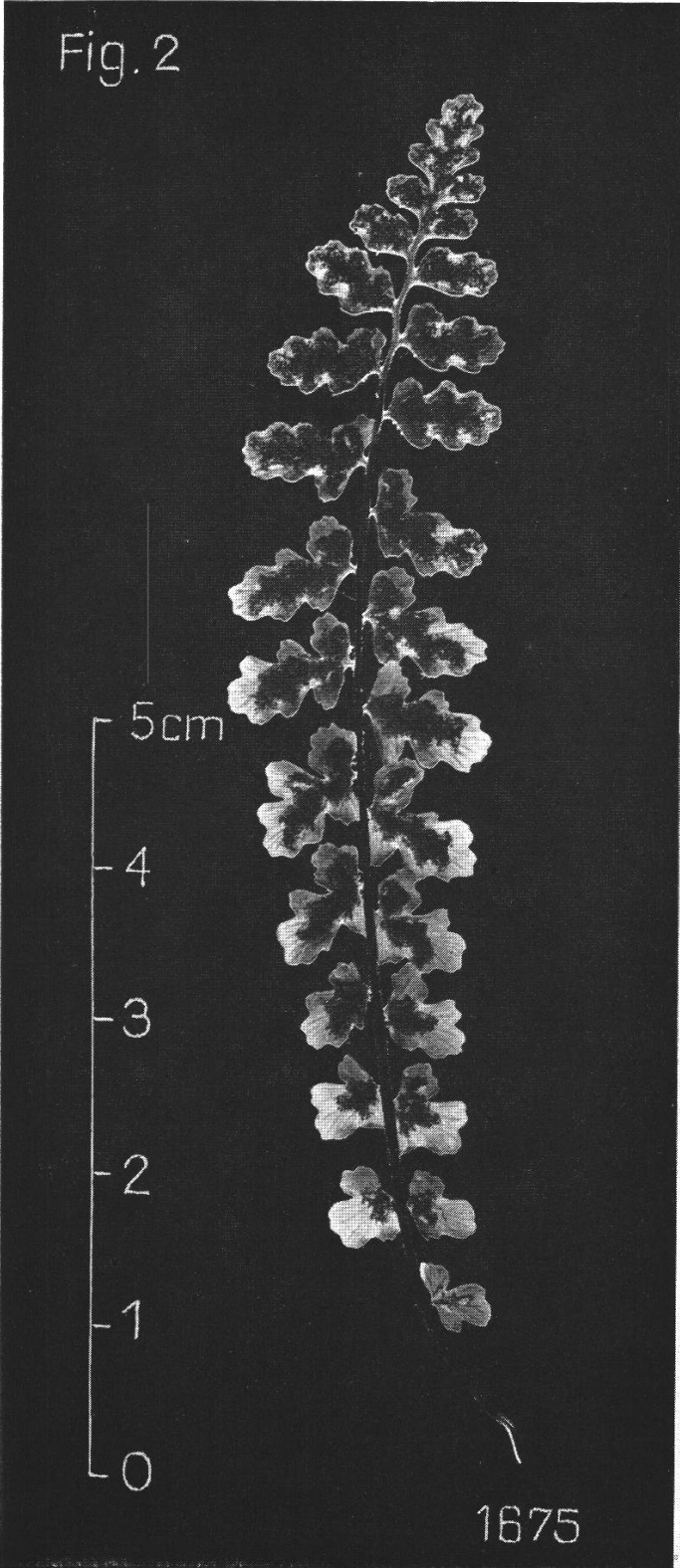


Abbildung 1



Abbildungen 2 und 3

Tafel III

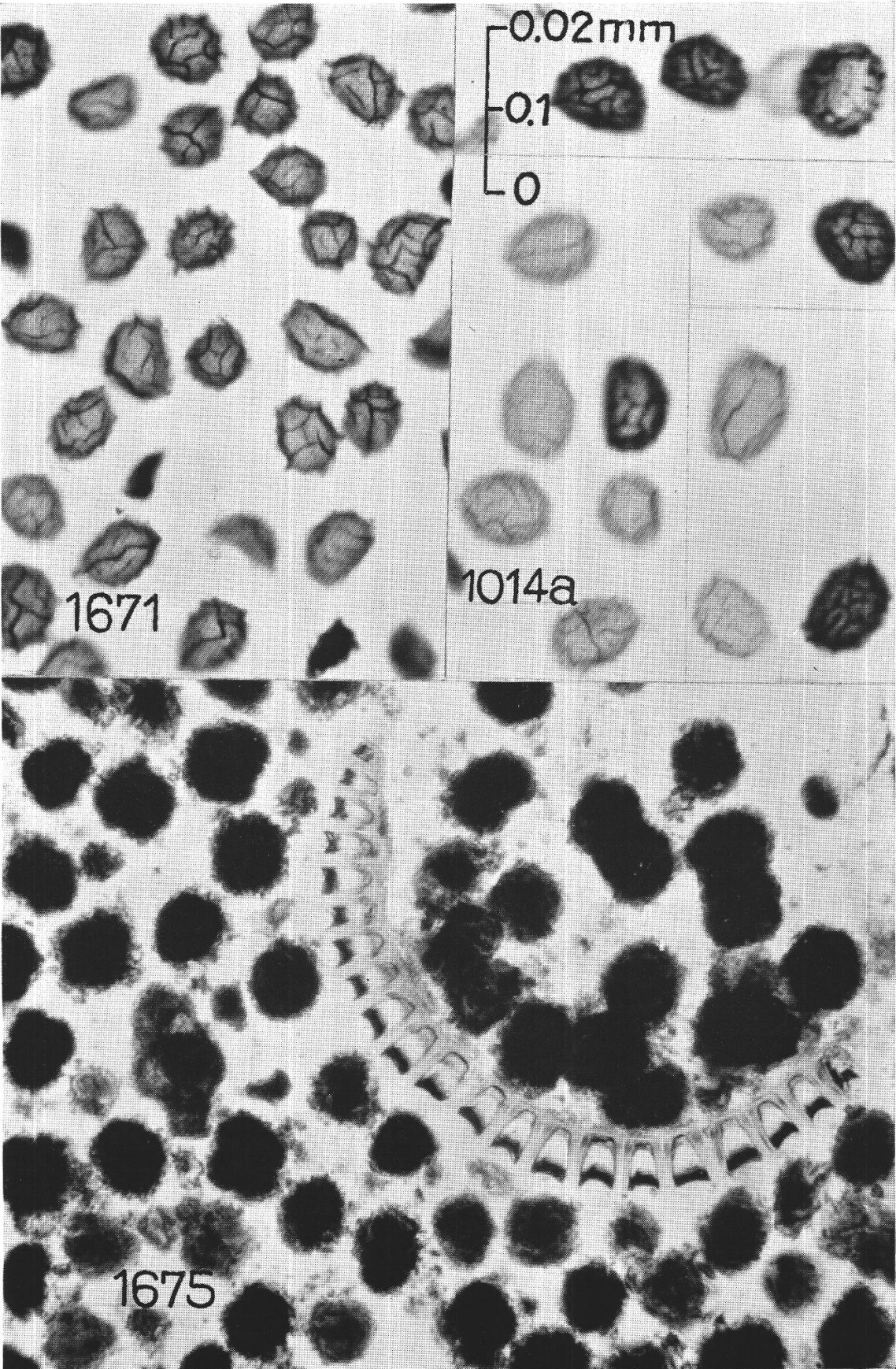


Abbildung 4

Tafel IV

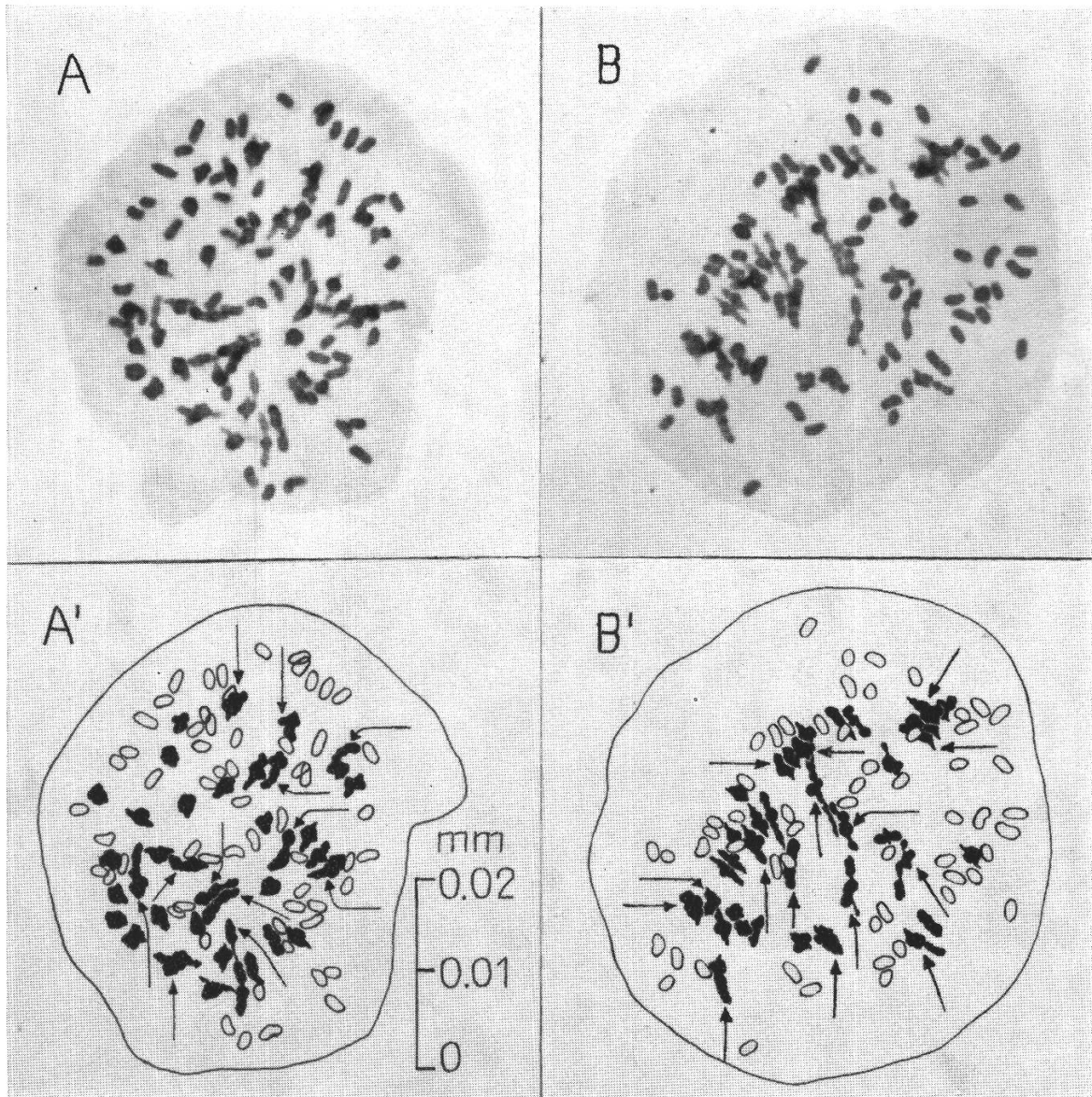


Abbildung 5

#### Abbildung 4

Sporen beziehungsweise Sporangieninhalt. 1671 = *A. majoricum*. 1014a = *A. petrarchae* subsp. *petrarchae* (Barrage de Bimont, östlich Aix-en-Provence, Frankreich, leg. T.R. 4.10.63). 1675 = *A. × sollerense*

#### Abbildung 5

Zytologie von *Asplenium × sollerense*. A und B zwei Sporenmutterzellen in Meiose. Färbung mit Karmin-Essigsäure, permanente Präparate in Balsam, Vergrößerung zirka 1000fach. Hergestellt, aufgenommen und interpretiert von J.D.L. Photographie mit Leitz 2 mm NA, 1,4 Apochromat mit 10fachem Okular. Das Resultat der Analyse ist in den Diagrammen A' und B' dargestellt. Univalente Chromosomen in Umriss, bivalente und trivalente schwarz, die trivalenten durch Pfeile hervorgehoben. Zelle A in Metaphase I vom Pol aus gesehen:  $60^{\text{I}} + 24^{\text{II}} + 12^{\text{III}}$ . Zelle B ebenfalls in Metaphase I von der Seite aus gesehen:  $57^{\text{I}} + 21^{\text{II}} + 15^{\text{III}}$ . Zwei weitere Zellen (C und D) zeigten: C =  $56^{\text{I}} + 28^{\text{II}} + 8^{\text{III}} + 2^{\text{IV}}$  und D =  $57^{\text{I}} + 22^{\text{II}} + 13^{\text{III}} + 1^{\text{IV}}$

ist bei ähnlich gebauten Bastarden verschiedener Phanerogamen bekannt (Darlington, 1937).

In der Gattung *Asplenium* ist die Bildung von Trivalenten in so hohem Ausmass dagegen noch nie beobachtet worden, auch nicht in Fällen, wo sie theoretisch (Manton, 1950) erwartet werden könnte, also bei autotetraploiden Arten oder bei Bastarden mit drei gleichen Genomen. Autotetraploide Asplenien mit vier gleichen oder nahezu gleichen Genomen, zum Beispiel *A. billotii* (Sleep, 1966; Girard und Lovis, 1968), *A. ruta-muraria*<sup>6</sup>, *A. trichomanes* subsp. *quadrivalens* (Lovis, 1955a, 1958), *A. septentrionale* (Lovis, 1964) und das ebenfalls autotetraploide *A. petrarchae* (siehe oben) sowie verwandte Arten wie *Ceterach officinarum* (Vida, 1963) und die tetraploiden Sippen von *Phyllitis scolopendrium* (Emmott, 1964) zeigen bei der Meiose meist nur normale Paare und keine Bildung von Tri- oder Tetravalenten.

Auch bei den bisher untersuchten tetraploiden *Asplenium*-Bastarden mit drei gleichen Genomen wurden Tri- oder Quadrivalente höchstens ganz vereinzelt, meist gar nicht gefunden. Dazu gehören zum Beispiel *A. adulterinum* × *trichomanes* subsp. *quadrivalens* (Lovis, 1958). *A. adulterinum* besitzt die Genomformel ttv (Lovis, 1955b, 1968), wobei t ein Genom von *A. trichomanes* und v ein solches von *A. viride* darstellt. Dem Bastard *A. adulterinum* × *trichomanes* subsp. *quadrivalens* kommt somit die Genomformel ttv zu. Trotzdem zeigt er bei der Meiose zirka 36 Paare und 72 Einzelchromosomen und nur gelegentlich vereinzelt Trivalente (Lovis, 1958). In der Gattung *Asplenium* scheinen gepaarte Chromosomen weitgehend abgesättigt zu sein und zeigen meist sehr geringe Neigung zur Bildung von Trivalenten. In einigen Fällen, so zum Beispiel bei den experimentell erzeugten triploiden Pflanzen von *A. ruta-muraria* (rrr) und *A. septentrionale* (sss), hat der eine von uns (Lovis, unpubliziert) eine merkliche Anzahl von Trivalenten beobachtet. Über die Bildung von Multivalenten berichtet auch Bir (1963) bei einem (vermutlich auto-)triploiden *A. unilaterale*. Unser Bastard ist aber das erste genau analysierte Beispiel in der Gattung *Asplenium*, bei der eine so hohe Anzahl von Trivalenten gefunden wurde.

Recht auffallend ist die Tatsache, dass bei unserem Bastard nur Stiel und Rhachis Drüsenhaare tragen, während die Fiedern in ausgewachsenem Zustand völlig kahl sind. Dies ist bemerkenswert, weil der Bastard drei Genome von *A. petrarchae* enthält, das bekanntlich ganz mit Drüsenhaaren besetzt ist. Die Dominanz des kahlen *A. fontanum* macht sich bei der Unterdrückung dieses Merkmals bei unserem Bastard somit noch stark bemerkbar. Sie erklärt auch die Kahlheit des *A. majoricum*, das ja, wie oben erwähnt, auch zwei Genome des *A. petrarchae* enthält.

Von den zwei Zytotypen des *A. petrarchae* ist auf Mallorca, wie erwähnt, bisher nur die tetraploide Sippe aufgefunden worden. Sie wächst dort relativ spärlich, verstreut, meist in kleinen Gruppen, teilweise zusammen mit *A. majoricum*, bevorzugt aber sonnigere Stellen. Ausser der Form mit normalen Fiedern (Abb. 1) findet sich gelegentlich eine andere mit auffallend stark geschlitzten Fiedern (Abb. 1), deren Sporen wieder gleiche Nachkommen liefern. Auch diese Form (Nrn. 1175, 1192 und 1838) erwies sich als tetraploid (det. J.D. Lovis sowie A. Sleep).

---

<sup>6</sup> *A. ruta-muraria* zeigt meistens normale Meiose mit 72 Bivalenten, gelegentlich wurden aber auch Pflanzen mit gestörter Meiose gefunden, die eine merkliche Anzahl von Multivalenten aufwiesen (Lovis, Reichstein und Vida, unpubl.).

### Summary

The fern hybrid *Asplenium majoricum* × *petrarchae* subsp. *petrarchae* has been discovered growing with its parent species near Soller, Mallorca, and is described as *A.* × *sollerense*, hybr. nov.

*Asplenium* × *sollerense* is intermediate in morphology between its parents, and is tetraploid with an irregular meiosis producing abortive spores. Multivalents are numerous, 12–15 trivalents being present. Such a high proportion of trivalents, though interpretable on account of the presence of three *petrarchae* genomes in *A.* × *sollerense*, has not been previously recorded in a natural *Asplenium* hybrid.

Wir danken Frau Prof. I. Manton, Leeds, auch hier für ihr Interesse und die Förderung dieser Arbeit, Herrn Dr. A. Becherer, Lugano, für seine Hilfe bei der lateinischen Diagnose und freundliche Korrekturvorschläge sowie Herrn Dr. L. Jenny für die Photographien der Abbildungen 1 bis 4.

## Literatur

- Bir S.S. 1963. Evolution in the Indian members of the genus *Asplenium* Linn. The Memoirs of the Indian Botanical Society Nr. 4, 41–50 (bes. S. 46).
- Crabbe J.A., A.C.Jermy und J.D.Lovis. 1964. In Flora Europaea I. Cambridge University Press.
- Darlington C.D. 1937. Recent advances in cytology, 2<sup>nd</sup> ed. Churchill, London. (Siehe bes. Kap. IV und VI sowie S. 126 und 210.)
- Emmott J.I. 1964. A cytogenetic investigation in a *Phyllitis-Asplenium* complex. The New Phytologist 63, 306–318.
- Girard P.J. und J.D.Lovis. 1968. The rediscovery of  $\times$  *Asplenophyllitis* microdon with a report on its cytology. The British Fern Gazette 10 (1), 1–8.
- Jaquotot Ma.C. y Orell J. 1968. *Asplenium majoricum* R. Litardière su área de expansión en la sierra de Mallorca. E Collectanea Botanica, Vol. VII, in memoriam D.P.Font Quer dicato, Barcelona.
- Jermy A.C. und J.D.Lovis. 1964. *Asplenium majoricum* Litardière. The British Fern Gazette 9, 163–167.
- Lovis J.D. 1955a. The problem of *Asplenium trichomanes* in species studies in the British flora. Ed.Lousley, J.E. Bot. Soc. British Isles Conf. Report 4, 99–103.
- 1955b. *Asplenium adulterinum* and its probable parents. Proc. Bot. Soc. Brit. Isles 1, 388–390.
- 1958. An evolutionary study of the fern *Asplenium trichomanes*. Ph. D. Thesis, University of Leeds.
- 1964. Autoploidy in *Asplenium*. Nature 203, 324–325.
- 1968. Artificial reconstruction of a species of fern, *Asplenium adulterinum*. Nature 217, 1163–1165.
- und T.Reichstein. 1964. A diploid form of *Asplenium ruta-muraria*. The British Fern Gazette 9, 141–146.
- — 1969. *Asplenium*  $\times$  *orellii* hybr. nov. = *A. majoricum* Litard.  $\times$  *trichomanes* L. subsp. *quadri-valens* D.E.Meyer. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 79, 335–345.
- H.Melzer und T.Reichstein. 1966. *Asplenium*  $\times$  *stiriicum* D.E.Meyer emend. und *A.*  $\times$  *aprutianum* hybr. nov., die zwei *Asplenium lepidum*  $\times$  *trichomanes*-Bastarde. Bauhinia 3 (1), 87–101.
- Manton I. 1950. Problems of cytology and evolution in the Pteridophyta. Cambridge University Press.
- Meyer D.E. 1964. Über neue und seltene *Asplenien* Europas. III. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 77, 3–13.
- Shivas M. G. (Mrs. T. G. Walker). 1969. A cytotaxonomic study of the *Asplenium adiantum-nigrum* complex. The British Fern Gazette 10, 68–79.
- Sleep A. 1966. Some cytotaxonomical problems in the fern genera *Asplenium* and *Polystichum*. Ph. D. Thesis, University of Leeds.
- 1967. A contribution to the cytotaxonomy of *Asplenium majoricum*. The British Fern Gazette 321–329.
- Vida G. 1963. A new *Asplenium* (sectio Ceterach) species and the problem of the origin of *Phyllitis hybrida* (Milde) C.Christ. Acta Bot. Acad. Sci. Hungaricae 9, 197–215.