Zeitschrift: Bericht über die Tätigkeit der St. Gallischen Naturwissenschaftlichen Gesellschaft

Herausgeber: St. Gallische Naturwissenschaftliche Gesellschaft

Band: 77 (1959-1960)

Artikel: Über den heutigen Stand der Dryopterisforschung unter besonderer Berücksichtigung von Dryopteris Borreri Newman

Autor: Gaetzi, W.

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-832811

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: 09.12.2025

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

ÜBER DEN HEUTIGEN STAND DER DRYOPTERISFORSCHUNG

unter besonderer Berücksichtigung
von Dryopteris Borreri NEWMAN

Zugleich ein Beitrag zur Farnflora
des Südabhanges des Tannenbergs

von

DR. MED. W. GAETZI, ST. GALLEN

Publiziert mit Unterstützung des Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung

INHALTSÜBERSICHT

I. Einleitung 7

II. Dryopteris Filix-mas und ihr Formenkreis 9
1. Die Dryopteris-Filix-mas-Gruppe nach WOLLASTON und MANTON 9
2. Dryopteris Filix-mas SCHOTT s. str. 9
3. Dryopteris abbreviata NEWMAN 9
4. Dryopteris Borreri NEWMAN 15
a) Allgemeines 15
b) Kurzer geschichtlicher Überblick 17
c) Die Aufstellung von Varietäten durch v. TAVEL und deren Kritik durch ROTHMALER 18
d) Chromosomenzahlen der Dryopteris-Filix-mas-Gruppe 20
5. Apogamie 22
6. Die Angaben von REICHLING und LAWALREE über Dryopteris Borreri . . . 30

III. Die Bastarde zwischen Dryopteris Filix-mas und Dryopteris Borreri 34
7. Die künstlichen Bastarde 34
8. Die natürlichen Bastarde 38

IV. Farngebiet Tannenberg 42
9. Charakterisierung des Gebietes 42
10. Die im Forschungsgebiet vorkommenden Farnarten 44
11. Dryopteris Filix-mas s. str. und ihre Varietäten 45
12. Die Austriaca-Gruppe und ihre Varietäten 46
13. Dryopteris × Tavelii ROTHMALER 47
14. Dryopteris × remota 48
15. Schlußbetrachtung 66
16. Zusammenfassung 67

Anhang

Synonyma von Dryopteris Borreri nach ROTHMALER 69
Vergleichstabelle 71
Literaturverzeichnis 72

I. EINLEITUNG

Im Mittelpunkt der vorliegenden Arbeit steht Dryopteris Borreri NEWMAN. Vergleichsweise werden die verwandten Formen Dryopteris Filix-mas SCHOTT und Dryopteris abbreviata NEWMAN sowie einige Bastarde besprochen. Da frühere Autoren, die auf den folgenden Seiten zitiert werden, Dryopteris Borreri vielfach als Dryopteris paleacea bezeichneten, wird diese Benennung an den entsprechenden Stellen ebenfalls zur Anwendung kommen.

Ein längeres Kapitel ist dem der Dryopteris Borreri und andern Farnen eigenen Fortpflanzungsmodus, der Apogamie, gewidmet. Dabei werden die cytologischen Vorgänge im Sporangium erläutert. Dieser Teil der Arbeit stützt sich im wesentlichen auf die Arbeiten von DOEPP. Es ließ sich nicht vermeiden, einzelne Abschnitte fast wörtlich aus den deutschen Arbeiten zu übernehmen; Abänderungen hätten keine Vorteile, höchstens aber stilistische Verschlechterung gebracht. Englische und französische Texte sind vom Verfasser übersetzt worden.

Es werden ferner die in den letzten Jahren über Dryopteris Borreri erschienenen Veröffentlichungen von MANTON, ROTHMALER, REICHLING und LAWALREE im Auszug gegeben.

Es folgt dann die Besprechung des Bastards Dryopteris Filix-mas × Dryopteris Borreri. Abschließend werden die eigenen Funde und Feststellungen im Gebiet des Tannenbergs mitgeteilt, wobei der Bastard Dryopteris austriaca × Dryopteris Borreri besondere Erwähnung findet.

Dem Verfasser stehen keine Vergleichsexemplare von Dryopteris Borreri aus andern europäischen und um so mehr außereuropäischen Ländern zur Verfügung. Er sieht seine Aufgabe lediglich darin, den Stand der Dryopterisforschung, wie sie ihm aus der Literatur bekannt wurde, darzulegen und schließlich über die im Gebiet der engern Heimat vorkommenden Farne für die botanisch interessierten Kreise St.Gallens und Umgebung Bericht zu erstatten. Vielleicht wird dieser Bericht dem einen oder andern Leser die Anregung vermitteln, sich mit der Farnsystematik zu befassen.

Auf edaphische und geologische Verhältnisse wird nur kurz eingegangen.

Die Engländer haben von jeher ein großes, fast traditionelles Interesse für die Pteridologie an den Tag gelegt; es sei nur an die Namen MOORE, LOWE, WOLLASTON, NEWMAN, BOWER u. a. erinnert. Diese Tradition findet ihre Fortsetzung in den cytologisch-genetischen Untersuchungen von Miss J. MANTON, die in einem 1950 erschienenen Buch veröffentlich worden sind. MANTON schreibt einleitend, daß man leicht geneigt wäre, sich wieder vom

Thema Dryopteris abzuwenden, so groß seien die Schwierigkeiten der Farncytologie. Man kann beifügen, so groß ist der Wirrwarr in Benennung, Beurteilung und Klassifizierung. Es sind nicht zuletzt die eigenen Landsleute MANTON's, die die Aufstellung von Varietäten und Formen beinahe ins Groteske getrieben haben. Eine endlose Reihe von Varietäten ist in den Büchern von MOORE und LOWE beschrieben worden. CHRIST hat schon 1900 gewarnt: «sunt certi denique fines. Es gibt zahlreiche Formen, die gewisse kleine Besonderheiten darbieten, die aber so flüchtiger Natur sind oder auf so rein quantitative Verhältnisse hinauslaufen, daß man sie unmöglich neben Varietäten aufführen kann, denen einige Stabilität und markante Ausprägung innewohnt.»

Farncytologie ist ein schwieriges und mühsames Wissensgebiet wegen der hohen Chromosomenzahlen der Pteridophyten. Die höchste Chromosomenzahl im Pflanzenreich überhaupt besitzt die Natternzunge, Ophioglossum vulgatum L., nämlich n = 250–260. Die Sporophytenzellen würden also mehr als 500 Chromosomen aufweisen (MANTON). ABRAHAM und NINAN haben bei der indischen Ophioglossum-Art O. reticulatum L. sogar 631 Bivalente gezählt, so daß für die Sporophytenzellen ungefähr 1260 Chromosomen anzunehmen sind.

Der Verfasser ist zu Dank verpflichtet Herrn A. Ehrler, Luzern, für die Einführung in die Farnkunde; Herrn E. Oberholzer, Samstagern, für die Hilfe bei der Bestimmung der Farne; den Herren Reichling, Luxemburg, und Lawalrée, Brüssel, für die Zusendung der Sonderdrucke ihrer einschlägigen Arbeiten; ferner Miss J. Manton, Professor für Botanik an der Universität Leeds, welche die Reise nach St.Gallen nicht scheute, um ihr Interesse an den Farnfunden am Tannenberg durch Besichtigung an Ort und Stelle zu bekunden; ganz besonders aber Herrn Prof. W. Doepp am botanischen Institut der Universität Marburg an der Lahn für vielfache Anregung, Literaturhinweise, Überlassung mikroskopischer Präparate und die Durchsicht vorliegender Arbeit.

Die Unterstützung durch den Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung ermöglichte mir die Eingliederung der vielen Abbildungen, wofür ich dem Nationalen Forschungsrat an dieser Stelle meinen besten Dank ausspreche.

II. DRYOPTERIS FILIX-MAS UND IHR FORMENKREIS

1. Die Dryopteris-Filix-mas – Gruppe nach Wollaston und Manton

WOLLASTON und MANTON fassen drei morphologisch einander nahestehende Species zu einer Gruppe zusammen, nämlich

Dryopteris Filix-mas SCHOTT s. str.,

Dryopteris Borreri NEWMAN (Lastrea [= Dryopteris] pseudomas WOLLASTON, Dryopteris paleacea C. CHRISTENSEN),

Dryopteris abbreviata (LAM. et DC) NEWMAN (Lastrea propinqua WOLLASTON, Abb. 1).

2. Dryopteris Filix-mas Schott s. str.

Eine längere Beschreibung dieses gut bekannten und in vielen Botanikbüchern beschriebenen Farns erübrigt sich. Es seien nur kurz die hauptsächlichsten, schon am Standort ohne weiteres zu erkennenden Merkmale aufgeführt.

Die Blätter von Dryopteris Filix-mas sind laubig (im Gegensatz zu lederig); sie bilden einen Trichter. Die Oberseite ist dunkelgrün, die Unterseite etwas blasser. Die Fiederchen sind vollständig getrennt, nach der Spitze zu mehr oder weniger verschmälert, die Blattzähne sind nicht stachelspitzig. Der Rand des Indusiums liegt flach auf der Blattoberfläche. Die Sori sind meist nicht zusammenfließend, ihr Durchmesser beträgt etwa 1,5 mm. Die Spreuschuppen sind breit, an der Rachis eher spärlich. Die Blätter sterben im Herbst frühzeitig ab.

3. Dryopteris abbreviata (LAM. et DC) Newman
(= Lastrea propinqua WOLLASTON = Dryopteris Filix-mas var. recurva [FRANCIS] ROTHMALER)

Dryopteris abbreviata kommt nur im Gebirge vor. Die Stöcke sind gebüschelt, bilden keinen Trichter. Die Wedel sind kürzer als bei Dryopteris Filix-mas, jedoch straffer und, von oben gesehen, konkav. Die Sori messen höchstens 1 mm im Durchmesser. Die Rachis weist reichlich blasse Spreuschuppen auf. Cytologisch ist die Art diploid; in den Gametophytenzellen findet man 41, in den Sporophytenzellen 82 Chromosomen. Die Fortpflanzung geschieht auf sexuellem Wege. Die Sporen sind untereinander gleich wie bei Dryopteris Filix-mas (Abb. 2).

ROTHMALER betrachtet Dryopteris abbreviata als noch nicht sicher klassifiziert und führt sie deshalb in neuer Kombination als

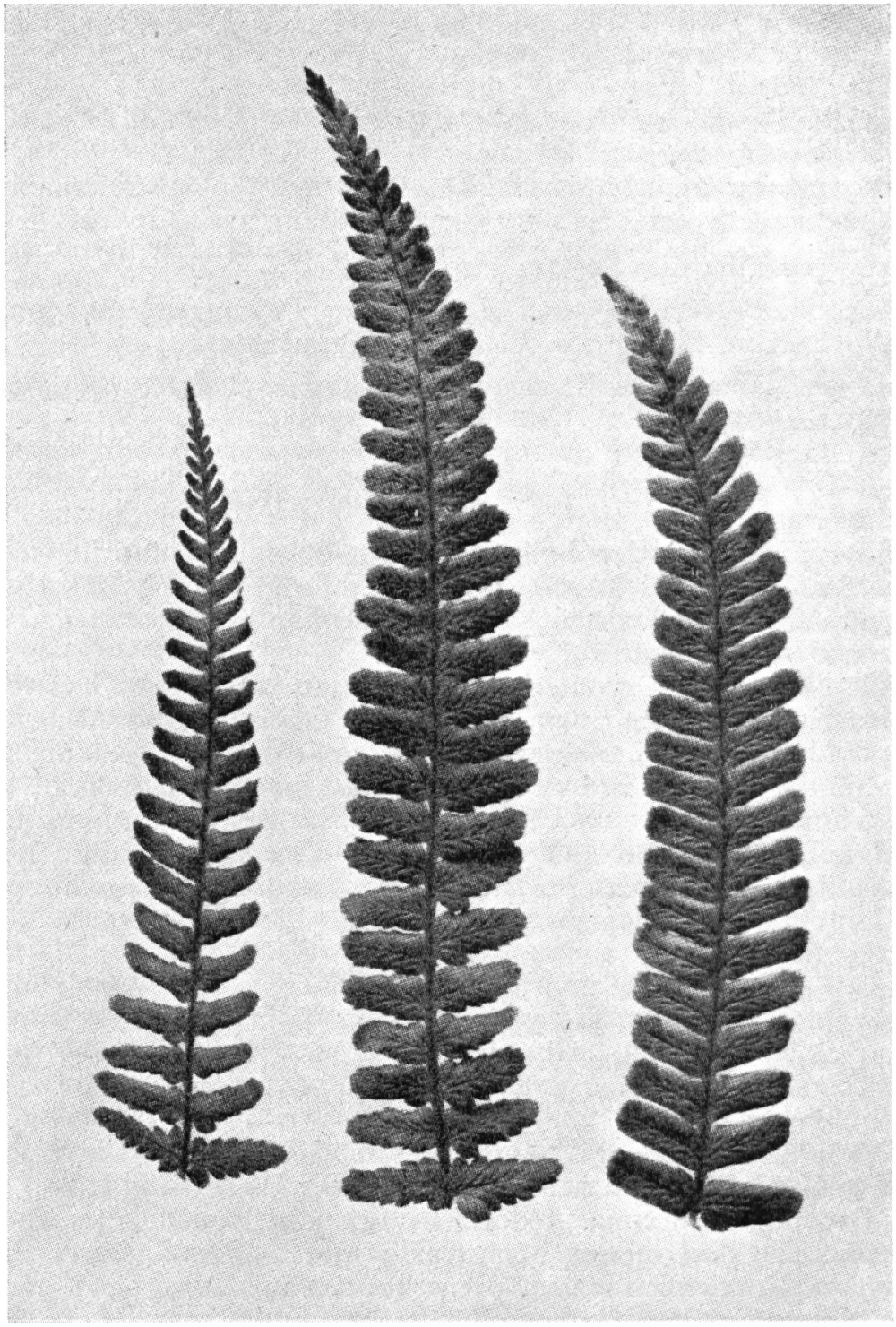

Abb. 1 (aus MANTON 1950). Reife fertile Fiedern von Dryopteris abbreviata (links), von Dryopteris Filix-mas s. str. (Mitte) und Dryopteris Borreri (rechts). Nat. Größe.

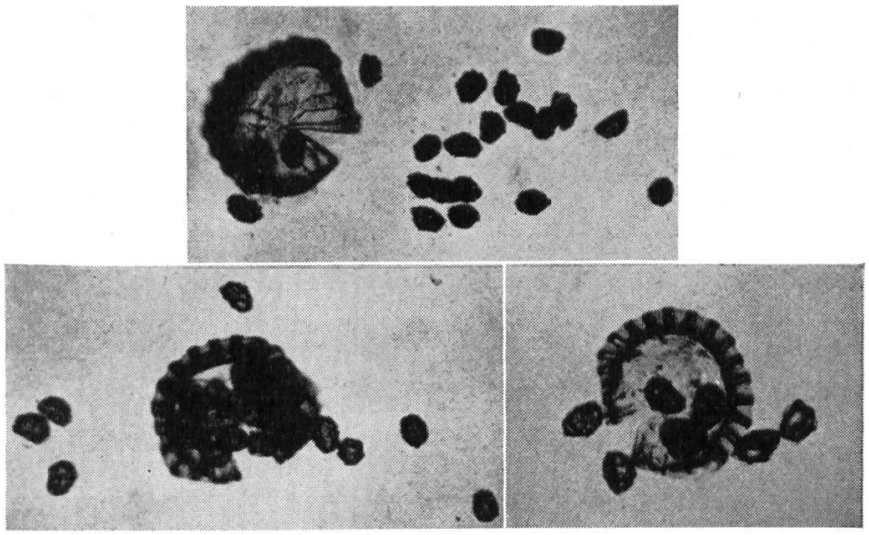

Abb. 2 (aus MANTON 1950). Sporen von Dryopteris Filix-mas s. str. (oben), von Dryopteris abbreviata (unten links) und von Dryopteris Borreri (unten rechts). Vergr. 100×.

varietas recurva von Dryopteris Filix-mas auf, in der er folgende große Reihe früher beschriebener Formen aufgehen läßt:

Polystichum abbreviatum DC = Aspidium abbreviatum POIR. 1816
Aspidium Filix-mas var. recurvum FRANCIS 1837
Lastrea Filix-mas var. abbreviata MOORE 1848
Lophodium abbreviatum NEWM. 1851
Dryopteris abbreviata NEWM. 1853
Dryopteris Filix-mas var. abbreviata NEWM. 1853
Lastrea abbreviata WOLLAST. 1855
Lastrea Filix-mas var. pumila MOORE 1855
Aspidium pumilum LOWE 1857
Aspidium Filix-mas var. Duriaei MILDE 1867
Aspidium Filix-mas var. abbreviatum BORBAS 1875
Aspidium Filix-mas var. attenuatum CHRIST 1900
? Aspidium Filix-mas var. setosum CHRIST 1900
Nephrodium rupestre SAMP. 1909
Dryopteris oreades FOMIN 1910
Aspidium Filix-mas var. paleaceum f. abbreviatum A. et GR. 1913
Nephrodium Filix-mas ssp. rupestre SAMP. 1920
Dryopteris Borreri var. Duriaei v. TAVEL 1937
Dryopteris Borreri var. pumila v. TAVEL 1937
Aspidium Filix-mas f. dolomiticum CHRIST (Herb.)

Als Erkennungsmerkmale gibt ROTHMALER an: Stark konvexer, den Sorus umfassender bleicher Schleier, welcher weicher als bei Dryopteris paleacea, fester als bei Dryopteris Filix-mas, am ungerollten Rande hyalin, undulat und oft drüsig ist. Die Fiederchen sind nach hinten gebogen, was der Spreite ein etwas konvexes (sic; von der Unterseite betrachtet?) Aussehen gibt. Die Sporen sind ebenso beschaffen wie bei Dryopteris Filix-mas.

Es ist mir nicht möglich, zu beurteilen, ob all diese oben aufgeführten Formen mit der von MANTON beschriebenen Dryopteris abbreviata identisch seien. Zweifelsohne ist es das von ASCHERSON und GRAEBNER beschriebene Aspidium abbreviatum, obwohl die konkave Spreite nicht erwähnt wird: «Blätter selten über 3 dm lang, in der Jugend drüsig. Fiedern am Grunde gefiedert. Fiederchen bzw. Abschnitte groß, kurz, an der Spitze kerbig gelappt, mit gezähnten Lappen. Schleier stets drüsig behaart. Die Form ist aus England und Frankreich bekannt.»

Des weitern sei noch die Angabe bei LUERSSEN erwähnt: «Aspidium Filix-mas var. abbreviata BABINGTON. Blätter klein, selten über 30 cm lang, Stiel mit schwach gewimperten oder gekerbten Schuppen, Sekundärsegmente an den abgerundeten oder stumpfen Enden aufwärts gebogen (so daß die Oberseite der Segmente konkav wird), am Rande unregelmäßig gekerbt oder kerbig gelappt und die Lappen stumpf gezähnt. Sori längs der Mittelrippe meist einreihig, ihre Schleier besonders in der Jugend mit Drüsenhärchen besetzt.»

Im Jahre 1815 wurde Dryopteris abbreviata von LAMARCK und DE CANDOLLE, welche die Pflanze im Zentralmassiv Frankreichs fanden, beschrieben. Die beiden Autoren vertraten die Auffassung, daß es sich bei Dryopteris abbreviata nicht einfach um eine Varietät von Dryopteris Filix-mas handeln könne.

In England war NEWMAN der erste, der 1844 DE CANDOLLE's Farn mit einer britischen Pflanze identifizierte, sie aber nicht als Species anerkannte. MOORE (1848) betrachtete sie ebenfalls als eine Varietät und gab ihr den Namen Lastrea Filix-mas var. abbreviata. In seiner Beschreibung erwähnt MOORE auch die Kleinheit der Wedel, die drüsigen Indusien, die nach oben umgebogenen Fiederchen, die der Spreite ein konkaves Aussehen geben.

Im Jahre 1855 erklärte G. B. WOLLASTON, der beste Farnkenner Englands, Dryopteris abbreviata mit Nachdruck als eine eigene Species und schlug den Namen Lastrea propinqua vor.

Daß Dryopteris abbreviata eine Species ist, führt MANTON aus, geht aus folgenden Tatsachen hervor:

1. Die Chromosomenzahl beträgt bei Dryopteris abbreviata im Gametophyten 41, bei Dryopteris Filix-mas aber 82.

2. Kreuzt man Dryopteris abbreviata mit Dryopteris Filix-mas, erhält man einen absolut sterilen Bastard (Abb. 3).

Dieser Bastard ist nicht leicht von Dryopteris Filix-mas zu unterscheiden. Er ist triploid mit der Chromosomenzahl 123. Der Wedel ist, von oben gesehen, sichtlich konkav, allerdings weniger ausgeprägt als bei Dryopteris abbreviata. Der Stock ist mehr gebüschelt. Lebensfähige Sporen konnten nie festgestellt werden. Abb. 4 stellt die cytologischen Befunde im Stadium der Diakinese dar, oben links von Dryopteris Filix-mas s. str., oben rechts von Dryopteris

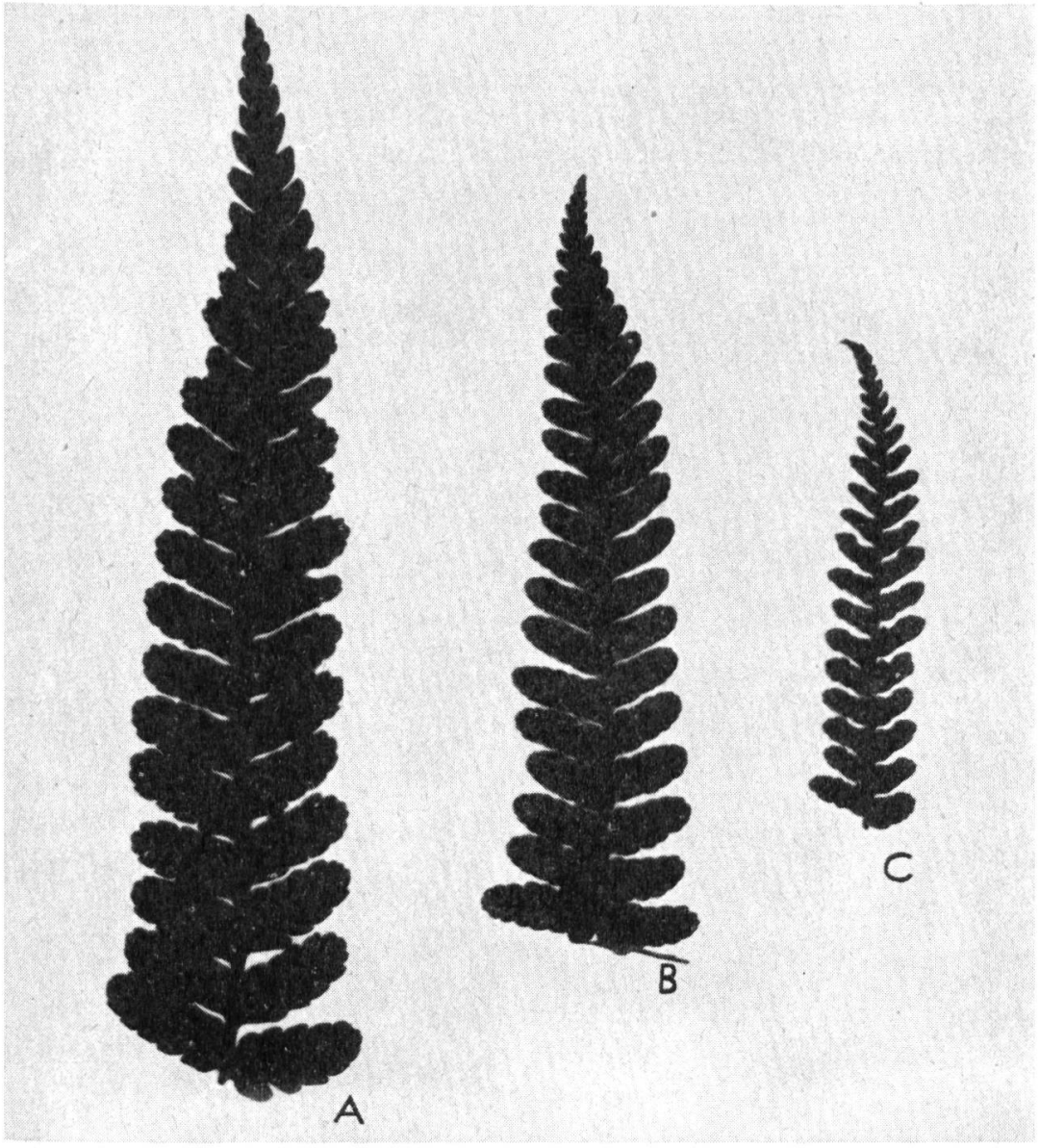

Abb. 3 (aus MANTON). A Fieder von Dryopteris Filix-mas s. str.; B vom Bastard Dryopteris Filix-mas × Dryopteris abbreviata; C von Dryopteris abbreviata. Nat. Größe.

abbreviata, unten vom triploiden Bastard zwischen Dryopteris Filix-mas und Dryopteris abbreviata. Bei letzterem ist die Unregelmäßigkeit der Chromosomenanordnung durch unvollständige Paarung augenfällig. Die 123 Chromosomen sind vertreten durch 40 Gemini, 40 Univalente, die keine Partner haben, und 1 Trivalent.

ROTHMALER zählt auch Dryopteris oreades FOMIN zu seiner var. recurva beziehungsweise zu Dryopteris abbreviata. Nach FOMIN ist Dryopteris oreades eine für den Kaukasus endemische Art. Sie bildet Bastarde mit Dryopteris Filix-mas, und zwar:

a) Dryopteris Filix-mas f. perdeorso-lobata × Dryopteris oreades,
b) Dryopteris Filix-mas f. deorso-lobata × Dryopteris oreades,
c) Dryopteris peroreades × Dryopteris Filix-mas f. deorso-lobata,
d) Dryopteris oreades × Dryopteris Filix-mas f. deorso-lobata.

a und b gleichen mehr Dryopteris Filix-mas; sie weisen verkümmerte Sporen, oft nur krümelige Massen im Sporangium auf. c und d stehen der Dryopteris oreades näher; die Sporen sind z. T. normal entwickelt, oft dimorph.

Für die genetische Analyse der Farne ist das Verhalten der Chromosomen bei der Reduktionsteilung oder Meiosis von größter Bedeutung. Die Aufdeckung fehlender oder unregelmäßiger Chromosomenpaarung im Stadium der Diakinese, das der Bildung der

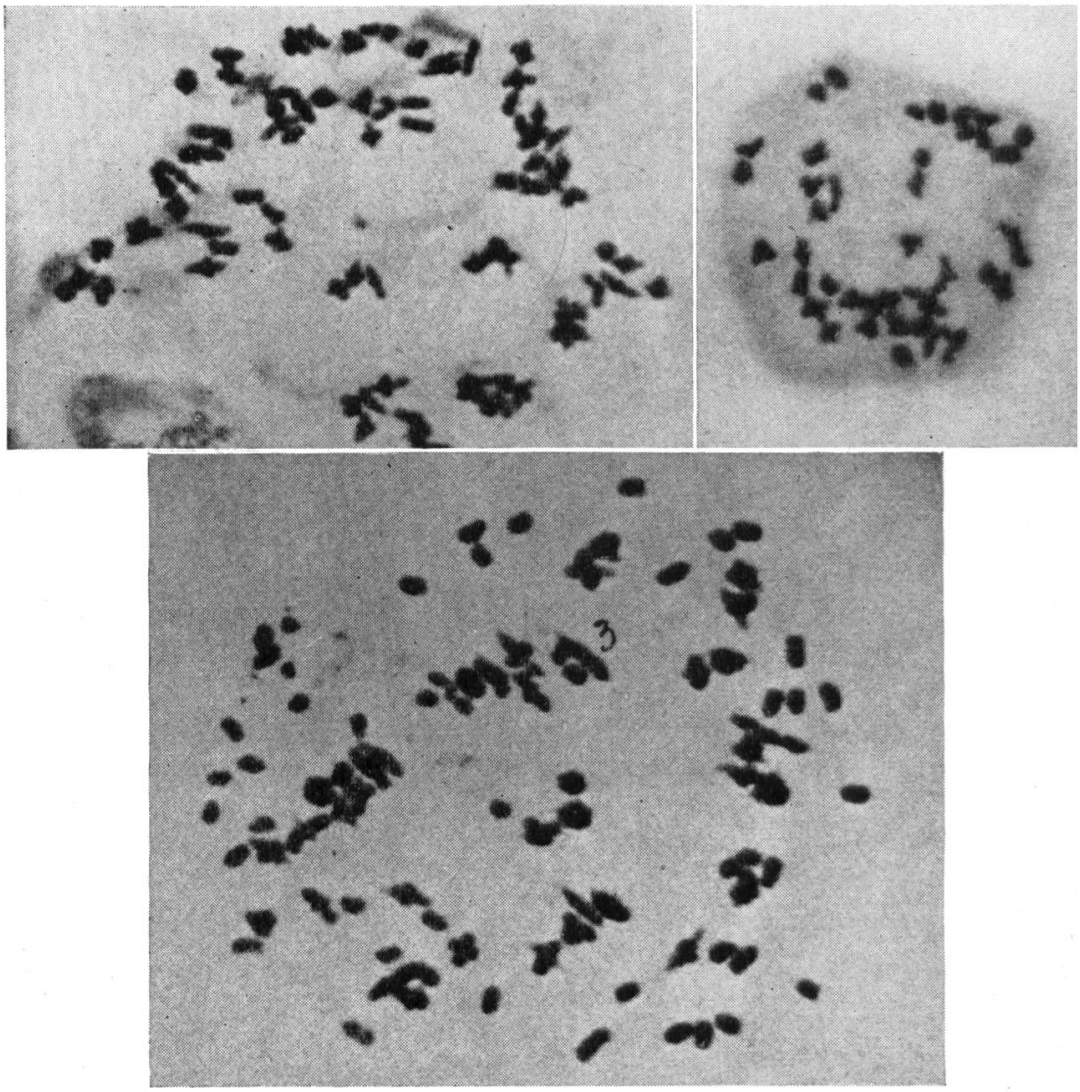

Abb. 4 (aus MANTON) siehe Text. Vergr. der beiden obern Bilder 1000×, des untern 1500×. 3 = Trivalent.

Äquatorialplatte direkt vorausgeht, spricht mit großer Wahrscheinlichkeit für das Vorliegen eines Bastards. Bei der Autopolyploidie sind die Chromosomensätze homolog; es können sich daher multivalente Chromosomengruppen bilden. Bei der Allopolyploidie, d. h. Polyploidie mit verschiedenartigen Chromosomensätzen, findet man dagegen keine multivalenten Chromosomengruppen.

Wäre nun Dryopteris Filix-mas einfach eine autotetraploide Form von Dryopteris abbreviata, würde man – so schließt MANTON – Quadrivalente finden. Diese fehlen aber mit Sicherheit, und im Bastard sind ebenso Trivalente bis auf eines nicht vorhanden. Somit kann nach MANTON kein Zweifel bestehen, daß Dryopteris abbreviata eine besondere Species darstellt. Alle Chromosomen des haploiden Satzes der diploiden Species (Dryopteris abbreviata) können nämlich Paarungspartner von der tetraploiden Species (Dryopteris Filix-mas) finden. Diese Partnerschaft erstreckt sich aber nur auf 41 Chromosomen der tetraploiden Art. Die anderen 41, im Bastard bis auf eines als Univalente erscheinend, stammen offenbar von einer andern Species mit nicht homologen Chromosomen; Dryopteris Filix-mas ist demnach der erste allopolyploide Farn, der (von MANTON) entdeckt worden ist. Dryopteris Filix-mas wäre also eine Kreuzung zwischen diploider Dryopteris abbreviata und einer zweiten diploiden, noch unbekannten Art. Wäre diese bekannt, so müßte in Zukunft gelingen, Dryopteris Filix-mas synthetisch herzustellen. Die Identifikation des zweiten Elters ist aber sehr wahrscheinlich mit Schwierigkeiten verbunden, da es nicht ausgeschlossen ist, daß er ausgestorben ist.*

Farnbastarde zu erzeugen, ist eine mühevolle Sache. Ob die Kreuzung gelungen ist, kann wegen der morphologischen Gleichheit junger Farnpflanzen etliche Monate nicht beurteilt werden. Ein Farn kann durch Chromosomenzählung an den Wurzelspitzen etwa ein Jahr nach der Aussaat als Hybride erkannt werden. Meiosis, welche für karyologische Untersuchungen besonders geeignet ist, tritt meist erst bei ungefähr dreijährigen Pflanzen auf.

4. Dryopteris Borreri Newman

(William Borrer, britischer Flechtenforscher, 1781–1861)

a) Allgemeines

WOLF gibt folgende Definition von Dryopteris Borreri:

Pergamentartige bis lederige Struktur, dichte Bedeckung des Stiels und der Rachis mit schmalen Spreuschuppen, lang und zuge-

* MANTON hält auch das tetraploide Polystichum lobatum CHEVALLIER für allotetraploid. Gegen diese Auffassung führt D. E. MEYER gewichtige Gegenargumente auf.

spitzt ausgezogenen Primärsegmenten, parallelrandigen, an der Spitze abgestumpften Sekundärsegmenten. Rand des Indusiums nach unten umgebogen. Etwas verminderte Fruktifikation gegenüber Exemplaren aus wärmeren Gegenden.

WOLF benennt die Pflanze Dryopteris paleacea C. CHRISTENSEN und erwähnt nachstehende Synonyma:

Dryopteris Borreri NEWMAN
Dryopteris Filix-mas var. Borreri NEWMAN
Lastrea pseudomas WOLLASTON
Aspidium Filix-mas var. subintegrum DOELL
Aspidium Filix-mas var. paleaceum METTENIUS
Nephrodium Filix-mas var. paleaceum FIORI
Aspidium Filix-mas var. undulatum WAISBECKER
Aspidium Filix-mas var. stillupense SABRANSKY
Aspidium Filix-mas subvar. ursinum ZIMMERMANN
Aspidium paleaceum DALLA TORRE
Dryopteris paleacea HANDEL-MAZZETTI
Dryopteris Filix-mas var. paleacea DRUCE
Dryopteris Filix-mas var. subintegra BRIQUET
Nephrodium Filix-mas var. Borreri ROUY
Dryopteris Filix-mas ssp. eu-Filix-mas var. Borreri de LITARDIERE
Dryopteris Filix-mas var. stillupensis PAUL und SCHOENAU
Dryopteris Filix-mas ssp. paleacea W. KOCH
Dryopteris mediterranea FOMIN
Dryopteris Filix-mas SCHOTT ssp. Borreri NEWMAN, BECHERER und v. TAVEL

Diese Synonymaliste ist unvollständig. ROTHMALER kommt 1943 auf annähernd 80 Nummern und spricht abschließend die Befürchtung aus, daß auch seine Aufstellung weder vollständig noch abgeschlossen sei (siehe Anhang).

Der Borreriwedel (ich folge hier der Beschreibung von ROTHMALER) ist gelblichgrün, schon auf Distanz von Dryopteris Filix-mas zu unterscheiden, oft auch dunkelgrün, steif aufrecht, zähe und lederig; die Oberseite ist glänzend, die Unterseite bleicher, graugrün. Der Blattstiel ist kürzer als die Spreite, wie die Rachis dicht mit Spreuschuppen oder Spreuhaaren besetzt. Die Spreuschuppen sind dicht und lang, jedoch nur selten über 5 mm breit, dunkelrötlich bis braun, bisweilen auch schwarzbraun, haarförmig (ein sicheres Erkennungsmerkmal). Die Primärsegmente sind dicht gestellt, häufig um 45° zur Rachis gedreht, nach oben schauend. Die Segmente zweiter Ordnung sitzen mit breiter Basis auf, das innerste, der Rachis nahe Paar ist meist der Hauptspindel parallel und öfters mehr oder weniger geöhrt. Die Fiederchenseitenränder sind ganzrandig, der Apex schief gestutzt, entweder ganzrandig oder kurz und scharf gezähnt. Das Indusium ist derb, lederig, nierenförmig, sein Rand unter den Sorus umgebogen (Abb. 5).

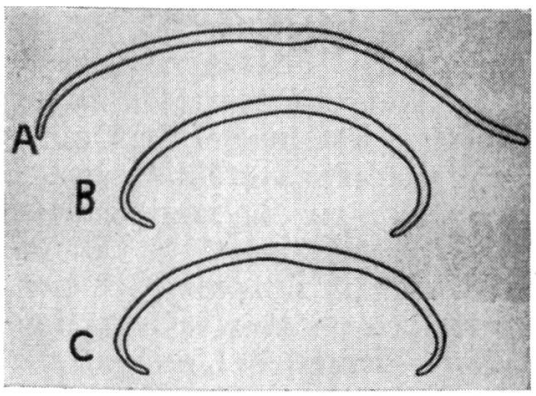

Abb. 5 (aus DOEPP 1955). Indusium im Schnitt: A von Dryopteris Filix-mas; B von Dryopteris paleacea; C von Dryopteris Filix-mas × Dryopteris paleacea var. disjuncta

Ein charakteristisches Merkmal, auch bei mutmaßlichen Hybriden, ist ein dunkler Fleck an der Basis der Fiedernrachis, wo diese in die Hauptrachis übergeht. Die Sporen sind größer als bei Dryopteris Filix-mas und Dryopteris abbreviata (Abb. 2); hie und da findet man auch abortive Sporen. Die Prothallien sind apogam. Zu den nahen Verwandten von Dryopteris Borreri gehören nach ROTHMALER Dryopteris crassirhizoma NACKAI (Dryopteris Buschiana FOMIN), ferner Dryopteris fibrillosa (CLARKE) HANDEL-MAZZETTI, dann Dryopteris polylepis (FRNCH. et SAV.) C. CHRISTENSEN und schließlich Dryopteris nigra CHING. Alle diese Arten sind in Südostchina beheimatet.

b) Kurzer geschichtlicher Überblick

Dryopteris Borreri war während eines Jahrhunderts Gegenstand dauernder Kontroverse unter den Botanikern. Meistens wurde die Pflanze von englischen und kontinentalen Forschern als eine von der gewöhnlichen Dryopteris Filix-mas sehr verschiedene Varietät angesehen. WOLLASTON hingegen verlangte für sie 1855 den Rang einer Species und nannte sie Lastrea pseudomas. MOORE führt Dryopteris Borreri unter dem Namen Lastrea Filix-mas var. paleacea auf. Seine Beschreibung hebt besonders hervor die gestutzten Abschnitte, die haarförmigen Spreuschuppen, die bläulichgrüne Unterseite, die gelblichgrüne Oberseite, die dichte Behaarung der Rachis mit goldglänzenden Schuppen, die dunkle Färbung der Fiedernerven, die unter den Sorus gebogenen Indusien.

LUERSSEN führt Dryopteris Borreri unter dem Namen Dryopteris Filix-mas var. paleacea MOORE auf. Seine Charakterisierung der Spreuschuppen und des Schleiers möge im Wortlaut hier stehen: «Rachis und meist auch Mittelrippen der Unterseite der Primärsegmente mit langen (in der Mitte der Rachis oft noch bis 1 ½ cm langen), aber sehr schmal-linealischen und fein haarartig zugespitzten, in der Regel sparrig abstehenden gold- bis dunkelkastanien-

braunen und am Grunde häufig schwärzlichen oder völlig braunschwarzen, glänzenden Spreuschuppen dicht besetzt. Sori meist groß, mit lederigem, kahlem, mit den Rändern nach unten umgebogenem und den Sorus von unten umfassendem, bei der Reife meist zweilappig (oder auch unregelmäßig dreilappig) von hinten in der Richtung der vorderen Einbuchtung und bis zur Befestigungsstelle einreißendem Schleier.»

AL. BRAUN hat nach LUERSSEN die Rißbildung des reifen Schleiers verkannt und die beiden Lappen desselben als zwei selbständige Indusien betrachtet. Er gründete auf diesen Befund die Untergattung Dichasium, die FEE später zur Gattung erhob.

c) Die Aufstellung von Varietäten durch v. Tavel und deren Kritik durch Rothmaler

In der Exkursionsflora der Schweiz von BINZ/BECHERER 1959 wird Dryopteris Borreri als Dryopteris Filix-mas SCHOTT ssp. Borreri BECHERER und v. TAVEL bezeichnet. Diese Bezeichnung datiert zurück auf das Jahr 1937. Damals berichtete v. TAVEL über Dryopteris Borreri und ihren Formenkreis. Er hat gemeinsam mit E. OBERHOLZER unternommen, eine Übersicht über die Fülle der Formen von Dryopteris Borreri zu gewinnen, jener Farngruppe, die in den Floren noch meistens unter den nicht mehr haltbaren Namen Dryopteris Filix-mas var. paleacea (MOORE) DRUCE und var. subintegra (DOELL) BRIQUET angeführt wurde. Es ergab sich folgendes Resultat:

I. Dryopteris Borreri NEWMAN s. str. Indusium hart, lederig, am Rande nach innen umgebogen, bei einzelnen Sori unter Umständen zerreißend.

1. Var. atlantica v. TAVEL, var. nova. Sori klein, bis 1 mm breit. Wedel hart, sehr derb. Madeira und Spanien.
2. Var. Duriaei MILDE (Fil. Europ. et Atlant. 1867) in Asturien.
3. Var. insubrica v. TAVEL var. nov. mit großen, sich berührenden rotbraunen Indusien, laubigen Wedeln und starker Behaarung. Tessin, Südseite des Simplon, Unterwallis bei Salvan, Bergamasker Alpen, Ligurien, Korsika. Mit kleineren Sori auch im Schwarzwald, Baden-Baden (M. LANGE) und Zastlertal (LOESCH).
4. Var. disjuncta FOMIN, die höchst entwickelte Form, die am häufigsten gespaltene Indusien hat. Tessin, Hoher Ron (OBERHOLZER), Schwarzwald (CHRIST, LOESCH), Vogesen (WALTER), Kaukasus (FOMIN).
   f. paleaceo-lobata (MOORE) Nat. print. Ferns, I. 195, pl. 33 C. Abschnitte der untersten Fiederchen eingeschnitten.

Tessin, Hoher Ron (OBERHOLZER), England, Channel Islands, Schottland.

5. Var. pumila (MOORE). Alpine Zwergform mit drüsenhaarigem Schleier. Sori in einfacher Reihe. Wales, Südseite des Simplon, Tessin z. T. in Übergangsformen zu var. insubrica.
6. Var. rubiginosa (FOMIN), außerhalb des Kaukasus noch nirgends mit Sicherheit gefunden.
7. Var. melanothrix v. TAVEL, var. nov. Blattkonsistenz weich, reiche Behaarung mit langen, abstehenden, schwarzen, fädigen und farblosen lanzettlichen Spreuschuppen. Indusien klein, schwarz. Dillingen im Saargebiet (W. FREIBERG).

II. Annäherungsformen vom Habitus der ersten Gruppe, aber mit abfälligem Schleier wie bei Dryopteris Filix-mas.

8. Var. ursina (W. ZIMMERMANN, Allg. botan. Zeitschr. 22, 1916). Parallelform zu var. insubrica, verschieden durch den Bau des Indusiums. Dies ist die Form, welche allgemein als var. subintegra DOELL bezeichnet wird, unter welchem Namen aber DOELL und CHRIST auch var. disjuncta und andere Formen verstanden. Weit verbreitet in Alpenwäldern bis 1700 m (Davos), auch im Schwarzwald und in den Vogesen. Hiezu f. aurea v. TAVEL, f. nov., anscheinend subalpine zierliche Form von hellgrüner Farbe. Hoher Ron (OBERHOLZER), Berner Oberland.
9. Var. pseudodisjuncta v. TAVEL, var. nov. Habitus der var. disjuncta, Indusien von Dryopteris Filix-mas. Zentralschweiz (OBERHOLZER), Berner Oberland.
10. Var. tenuis v. TAVEL, nom. nov. (Syn. var. subintegra FOMIN, Aspidium Filix-mas var. subintegrum DOELL p. p., CHRIST p. p.), Hoher Ron, Umgebung von Bern und St.Gallen.
11. Var. robusta v. TAVEL. In verschiedener Ausprägung zwischen Dryopteris Borreri und den verschiedenen Varietäten von Dryopteris Filix-mas stehend. Blattkonsistenz und Behaarung der erstern, Form der Fiederchen und Indusien der letztern. Möglicherweise Kreuzung zwischen beiden, aber fertil.

Diese Unterteilung der Dryopteris Borreri in verschiedene Varietäten wurde 1945 von ROTHMALER durch den lapidaren Satz: «Von Dryopteris paleacea sind keinerlei Varietäten zu unterscheiden», scharf abgelehnt. Die auffallende Armut an Variabilität erklärt ROTHMALER durch Apogamie, wie sie DOEPP für europäisches Material festgestellt habe. Was zu Dryopteris paleacea an Abänderungen gestellt worden sei, sei meist hybriden Ursprungs. Schon 1943 hatte sich ROTHMALER gegen die Aufstellung von Varietäten

ausgesprochen. Die Stelle lautet wörtlich: «Die Merkmale, die v. TAVEL zur Unterscheidung seiner Varietäten angibt, treten immer in den verschiedensten Kombinationen auf; es sind z. T. reine Individualitätsmerkmale. Die var. atlantica soll durch kleine Sori ausgezeichnet sein; das trifft aber auf alle typischen Exemplare von Dryopteris paleacea zu. Var. insubrica soll durch große, rotbraune, sich berührende Indusien gekennzeichnet sein; das trifft natürlich auf viele sonst typische Exemplare im fortgeschrittenen Reifestadium und besonders auf Bastardformen aus der Kreuzung mit Dryopteris Filix-mas zu. Seine var. Duriaei, von v. TAVEL wohl nicht selbst gesehen, da er sich nur auf MILDE bezieht, gehört m. E. zu Dryopteris Filix-mas. Var. disjuncta (FOMIN) v. TAVEL zeichnet sich durch am häufigsten gespaltene Indusien aus; auch das bedeutet nur einen Reifezustand einer normalen Dryopteris paleacea. Die var. melanothrix mit schwarzen kleinen Indusien (und wohl schwärzlichen Spreuschuppen?) ist ein Herbstzustand. Var. rubiginosa (FOMIN) v. TAVEL hat rotbraune und die f. Merinoi braunschwarze Spreuschuppen. Die var. pumila v. TAVEL hat wohl nichts mit der Pflanze von MOORE zu tun, wenigstens hat die letztere, deren Typus ich sah, nichts mit Dryopteris paleacea gemein, sie gehört zu Dryopteris Filix-mas. Die weiteren von v. TAVEL unterschiedenen Formen beziehungsweise Varietäten mit abfälligen Schleiern muß man wohl zu den Übergangsformen oder Hybriden mit Dryopteris Filix-mas stellen.» Im Gegensatz zu ROTHMALER vertritt DOEPP 1949 die Auffassung, daß die Bildung und die Existenz von Dryopteris-paleacea-Varietäten durchaus möglich sei.

Die Prüfung der Frage, ob es sich in der Aufstellung von v. TAVEL um echte Varietäten oder um verschiedenartige Kreuzungsformen, vielleicht z. T. um nicht erbliche Eigenschaften handle, muß weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben.

d) Chromosomenzahlen der Dryopteris-Filix-mas-Gruppe

Es seien nun die Ergebnisse der Chromosomenzählungen von DOEPP und MANTON zusammengefaßt:

Dryopteris abbreviata NEWMAN ist ein Farn mit normaler, d. h. sexueller Fortpflanzung, der im Gametophyten 41, im Sporophyten 82 Chromosomen aufweist. MANTON bezeichnet ihn als diploid.

Dryopteris Filix-mas SCHOTT s. str. hat ebenfalls normale, geschlechtliche Fortpflanzung mit verdoppelter Chromosomenzahl, d. h. 82 Chromosomen im Gametophyten, 164 im Sporophyten (MANTON, DOEPP). Dryopteris Filix-mas wird von MANTON als tetraploid angesehen.

Dryopteris Borreri NEWMAN ist apogam mit diploiden (82), triploiden (123), tetraploiden (164) und pentaploiden (205) Formen. Die Chromosomenzahl ist im Gametophyten und Sporophyten die

gleiche. Die tetraploiden und pentaploiden Formen sind immer Bastarde zwischen diploider beziehungsweise triploider Dryopteris Borreri und Dryopteris Filix-mas (Dryopteris × Tavelii, vgl. Abschnitt 8). In England sind fast alle Borreriformen triploid. In der Schweiz sind Dryopteris Borreri var. disjuncta FOMIN und var. punctata v. TAVEL diploid, die var. insubrica v. TAVEL triploid.

Über die Sporengröße orientiert Abb. 6.

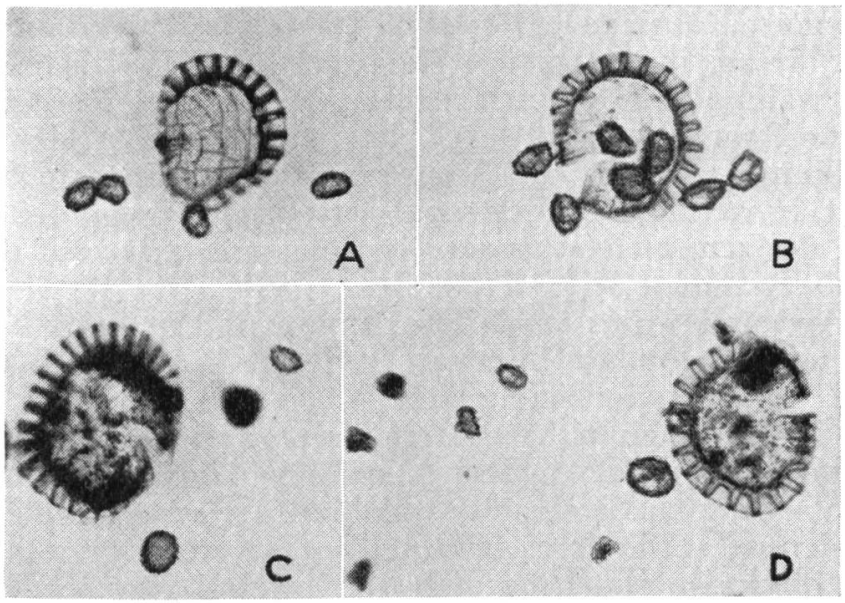

Abb. 6 (aus MANTON). Sporen der polyploiden Reihe von Dryopteris Borreri: A diploid; B triploid; C tetraploid; D pentaploid. Vergr. 100×.

5. *Apogamie*

Hier ist es nun am Platze, etwas näher auf die Verhältnisse und cytologischen Vorgänge bei obligater Apogamie einzugehen. Apogamie heißt Entstehung des Sporophyten aus einer oder mehreren vegetativen Zellen des Gametophyten ohne einen Sexualvorgang. Die Apogamie ist nicht auf die Gattung Dryopteris beschränkt, sondern wurde in weit auseinander liegenden genera gefunden, in welchen sie de novo entstanden sein muß, obwohl die cytologischen Befunde in allen Gattungen die gleichen sind. Trotz dem Vorhandensein normal aussehender und voll funktionstüchtiger Sporen entwickeln die aus ihnen hervorgegangenen Prothallien keine Archegonien, während Antheridien meistens reichlich vorhanden sind.* Der neue Sporophyt wird direkt aus dem zentralen Gewebe des Prothalliums, wo sonst die Archegonien sitzen, in dem Stadium gebildet, in welchem bei den sexuellen Gametophyten das Dickerwerden des zentralen «Kissens» beginnt, und zwar auf der dem Licht abgewandten Seite.

Die Apogamie wurde 1878 von FARLOW und DE BARY bei Pteris cretica und Cyrtomium falcatum entdeckt. Die Feststellung, daß sexuelle Kernverschmelzung fehlt, bei anscheinend normaler Meiosis im Sporangium, hat spätere Forscher annehmen lassen, daß in einem Zeitpunkt des Lebenszyklus dieser Farne ein kompensierender Vorgang existieren müsse, der die progressive Chromosomenverminderung verhindere. Diesen Vorgang im Sporangium, der Meiosis direkt vorausgehend, haben DOEPP und MANTON 1932 unabhängig voneinander und mit seltener Übereinstimmung der Resultate gefunden.

Obligate Apogamie ist bisher bei folgenden Farnen festgestellt worden:

Pteris cretica L.
Cyrtomium falcatum PRESL
Cyrtomium Fortunaei SMITH J.
Cyrtomium caryotideum (WALL.) PRESL
Dryopteris Borreri NEWMAN
Dryopteris remota (A. BRAUN) HAYEK
Dryopteris atrata CHING = Nephrodium hirtipes
Phegopteris polypodioides FEE
Pellaea atropurpurea LINK und andere Pellaea-Arten
Notholaena-Arten
Asplenium monanthes L.

---

* Ausnahmen kommen vor. So werden z. B. auf den Prothallien der apogamen Dryopteris Borreri var. polydactyla Dadds Archegonien gebildet.
Bei der apogamen Notholaena sinuata fehlen auch die Antheridien (WORONIN 1908, zitiert nach DOEPP, und DOEPP 1959).

Einem hierorts häufig vorkommenden Farn sei ein kurzer Exkurs gewidmet, nämlich dem Buchenfarn (Dryopteris phegopteris CHRISTENSEN), der stets mit dem Eichenfarn (Dryopteris Linnaeana CHRISTENSEN = Dryopteris disjuncta C. V. Morton) und dem Ruprechts- oder Storchschnabelfarn (Dryopteris Robertiana CHRISTENSEN) wegen des fehlenden Schleiers zusammengestellt wurde. Eichen- und Ruprechtsfarn weisen sexuelle Fortpflanzung auf, die Chromosomenzahl im Gametophyten beträgt 80. Der Buchenfarn ist apogam und besitzt 90 Chromosomen. Dieser Befund macht eine nahe Verwandtschaft mit der Gattung Dryopteris höchst unwahrscheinlich. MANTON hält es deswegen für berechtigt, vorderhand eine eigene Gattung Phegopteris aufzustellen und den Namen Phegopteris polypodioides FEE für den Buchenfarn beizubehalten.

Die Arbeit von DOEPP «Die Apogamie bei Aspidium remotum Al. Br.» erschien 1932. Das Wesentliche dieser Arbeit ergibt zusammengefaßt folgendes:

Bei den geschlechtlichen Formen der Farne verläuft die Entwicklung in den Sporangien in der Weise, daß die zunächst aus einer Zelle bestehende Archesporanlage sich durch aufeinanderfolgende Teilungsschritte in 2, 4, 8 und schließlich 16 Zellen teilt. Diese 16 Zellen lösen sich aus dem Verband, runden sich ab und stellen die Sporenmutterzellen dar, die nach Reduktionsteilung je vier Sporen liefern. Diese besitzen also ebenso wie die aus ihnen entstehenden Prothallien nur halb soviel Chromosomen wie die Sporenmutterzelle und alle Zellen des Farnsporophyten. Bei den apogamen Farnen vollzieht sich die Entwicklung so, daß an Stelle derjenigen Kernteilung, die im achtzelligen Archespor zur Bildung von 16 Kernen führt, eine Restitutionskernbildung auftritt, d. h., es spalten sich zwar die Chromosomen wie bei jeder Kernteilung in zwei Hälften; diese rücken aber nicht an die Spindelpole, wie es bei der normalen Teilung geschieht, sondern die beiden Tochterchromosomen eines jeden Chromosoms werden alle zusammen in einen einzigen Kern eingeschlossen, eben den Restitutionskern, der also dadurch die doppelte Zahl von Chromosomen gegenüber den andern Kernen des Sporophyten erhält und entsprechend seiner Entstehungsweise oft sehr charakteristische Formen besitzt. Eine Teilung der acht Archesporzellen findet nicht statt; es treten höchstens die eigentümlichen unvollständigen Wände auf, so daß nur acht Sporenmutterzellen entstehen (Abb. 7).

Diese acht Sporenmutterzellen führen nun eine Reduktionsteilung aus, so daß die Sporen wiederum dieselbe Chromosomenzahl wie die Zellen des Sporophyten besitzen. *Prothallium und Sporophyt haben demnach die gleiche Chromosomenzahl.* Der Kernphasenwechsel bleibt aber trotz Ausbleiben der Befruchtung erhalten. DOEPP beschreibt drei Typen von Sporenbildung in den Sporenmutterzellen.

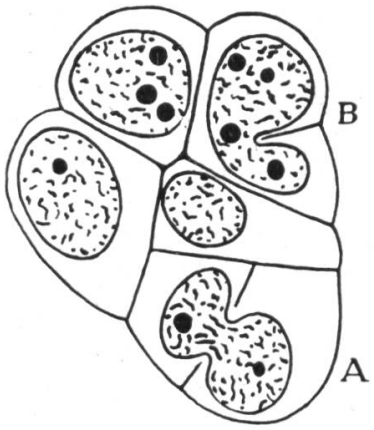

Abb. 7 (aus Doepp 1955). Sporogenes Gewebe nach der Restitutionskernbildung. Bei A und B Sporenmutterzellen vom Typus I mit eingeschnürten Kernen und unvollständiger Wandbildung. Vergr. 850×.

Typus I. Im Sporangium finden sich acht Sporenmutterzellen, die unter Restitutionskernbildung aus dem achtzelligen sporogenen Gewebe hervorgegangen sind. Ihre Chromosomenzahl ist daher verdoppelt. Es findet normale Reduktionsteilung statt. Die aus diesen Sporenmutterzellen gebildeten Sporen sind meist normal gestaltet und fertil. Auf frühen Stadien findet man häufig unvollständige Wände und eingeschnürte Kerne (Abb. 8).

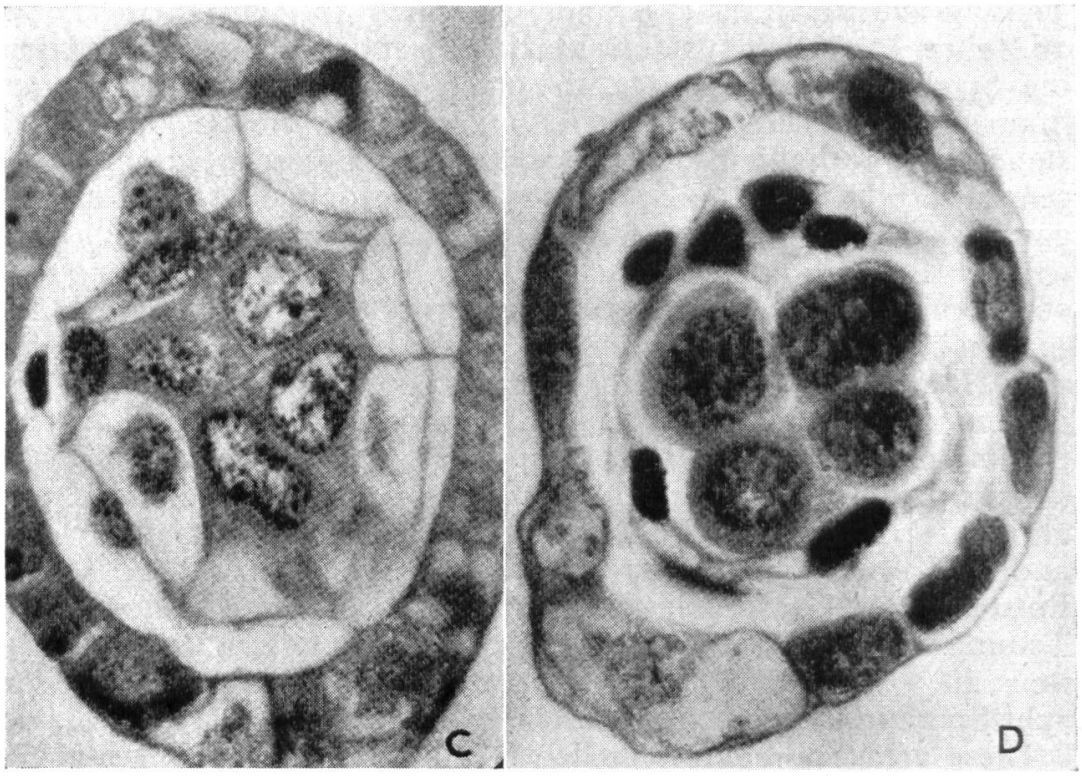

Abb. 8 (aus Manton). Sporangium von Cyrtomium falcatum, Achtzellstadium (nur vier Zellen sichtbar). C prämeiotische Telophase. Die Restitutionskerne sind gebildet, keine Cytoplasmateilung. D Beginn der Meiosis, vier große Sporenmutterzellen, jede mit doppelter Chromosomenzahl. Andeutung von Cytoplasmateilung in der rechts oben gelegenen Zelle. Vergr. 1000×.

Typus II. Auf dem Achtzellstadium des sporogenen Gewebes kann infolge unregelmäßiger Durchschnürung der Masse gespaltener Chromosomen in einer bis mehreren, seltener in allen acht sporogenen Zellen eines Sporangiums statt der Restitutionskernbildung die Bildung zweier meist ungleich großer Kerne und danach die Teilung in zwei meist verschieden große Sporenmutterzellen erfolgen (Abb. 9 und 10).

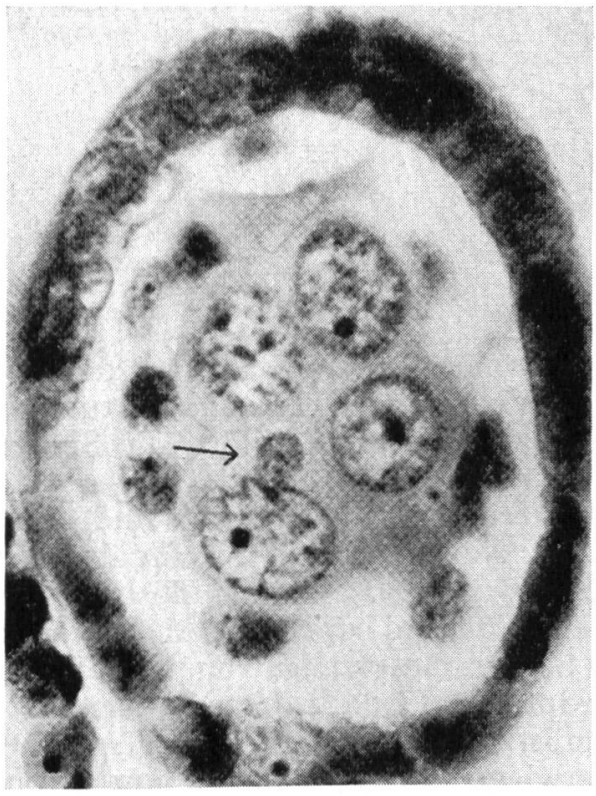

Abb. 9 (aus MANTON). Sporangium von Dryopteris Borreri. Achtzellstadium mit Bildung zweier ungleichgroßer Sporenmutterzellen vom Typus II. Vergr. 1000×.

Keimfähige Sporen gehen aus diesen Sporenmutterzellen mit ihren unvollständigen Genomen nicht hervor, obwohl in ihnen normale Diakinese zu beobachten ist. Denkbar, aber nicht erwiesen ist das gelegentliche Auftreten heteroploider Formen, indem aus Sporenmutterzellen vom Typus II hypoploide Sporen und Nachkommen hervorgehen.

Typus III. Auf dem Achtzellstadium des sporogenen Gewebes findet, wie im Normalfall, z. B. wie bei Dryopteris Filix-mas, eine ganz normale Zell- und Kernteilung statt, so daß 16 gleich große Sporenmutterzellen entstehen. Bei der ersten und zweiten Reife-

teilung treten aber mancherlei Unregelmäßigkeiten auf, z. B. Zurückbleiben eines Teiles der Chromosomen bei der Wanderung zu den Polen, und in der Diakinese beobachtet man anstatt der in den Sporenmutterzellen vom Typus I vorhandenen bivalenten meistens

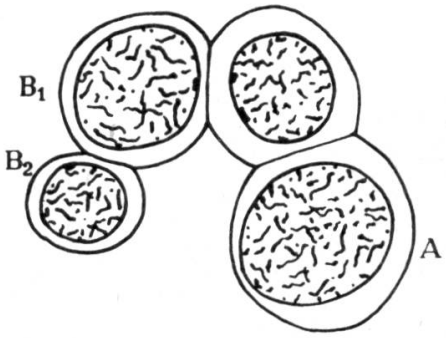

Abb. 10 (aus Doepp 1955). Sporenmutterzellen, schon fast ganz abgerundet. A große Sporenmutterzelle vom Typus I, B_1 und B_2 kleinere Sporenmutterzellen vom Typus II (Schwesterzellen). Vergr. 680×.

univalente Chromosomen. Es tritt also bei der Meiosis in diesen Sporenmutterzellen vom Typus III keine Paarung auf. Der normale Ablauf der Meiosis ist dadurch gestört, die Sporen schlagen fehl (Abb. 11).

Die Sporenmutterzellen vom Typus I sind größer als die vom Typus II und III. Nur sie erzeugen keimfähige Sporen. Sporenmutterzellen vom Typus I sind bei den Bastarden verhältnismäßig selten anzutreffen. Während bei Dryopteris Borreri etwa 30 bis 40% der Sporangien Sporenmutterzellen vom Typus I aufweisen, zeigen bei den Bastardpflanzen nur 2 bis 5% der Sporangien diesen Typus. Dagegen ist bei den Bastarden im Gegensatz zu Dryopteris Borreri ein Überwiegen von Sporangien vom Typus III festzustellen. Das ist zweifellos auf die Gene von Dryopteris Filix-mas zurückzuführen. Diese fördern somit die Bildung desjenigen Sporangientyps, in dem keine Paarung eintritt. Die Folge davon ist Sterilität dieser Sporangien. Daher sind die Bastarde nicht vollständig, aber doch bis zu einem gewissen Grade steril. Daß die Sterilität nicht vollständig ist, ist auf die Restitutionskernbildung im achtzelligen Gewebe zurückzuführen. Diese hat somit eine entscheidende Bedeutung im Entwicklungsablauf sowohl von Dryopteris Borreri als auch der Bastarde. Sie bedingt einen normalen Paarungsmechanismus in der Meiosis. Die Spalthälften eines jeden Chromosoms der vormeiotischen Metaphase liefern nämlich einen Geminus, da sie nicht auf zwei Kerne verteilt werden, sondern in einem Kern, nämlich dem Restitutionskern, vereinigt bleiben. Der Bastard Asplenium × germanicum, in dessen Sporangien keine Restitutionskernbildung erfolgt, ist völlig steril. Bei ihm werden nur Sporenmutterzellen vom Typus III gebildet.

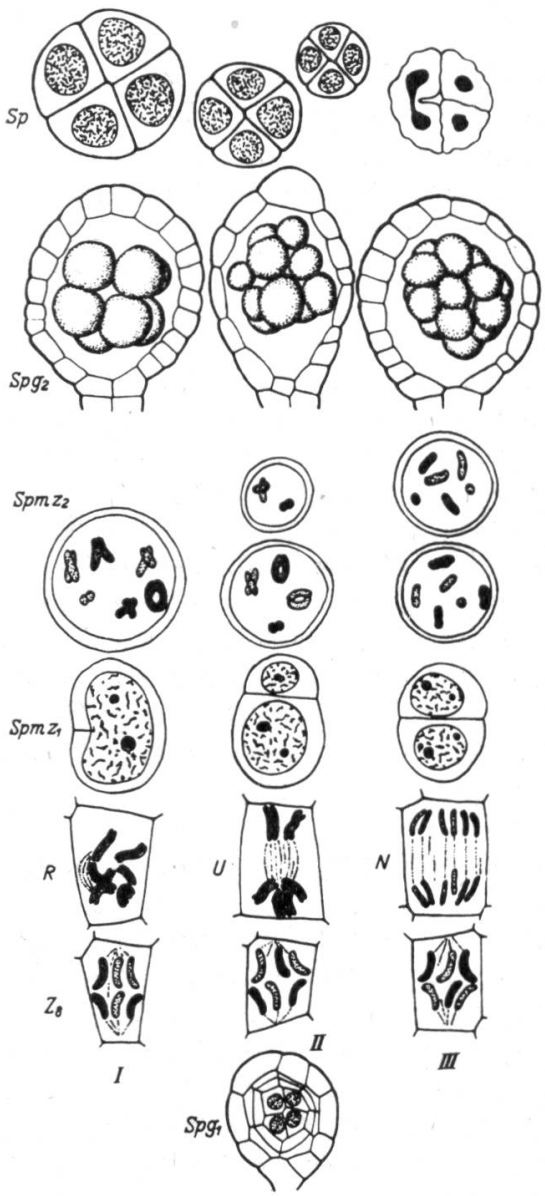

Abb. 11 (Abbildung und Text aus Doepp 1955). Schematische Darstellung der Vorgänge in den Sporangien des Bastards Dryopteris Filix-mas × Dryopteris paleacea. Spg_1 Sporangium mit achtzelligem sporogenem Gewebe,

Z_8 Einzelzellen aus dem achtzelligen sporogenen Gewebe in Metaphase aus drei verschiedenen Sporangien,

I Entwicklung einer Sporenmutterzelle vom Typus I, entsprechend II und III,

R Restitutionskernteilung,

U unregelmäßige Kernteilung, durch die in Verbindung mit unregelmäßiger Zellteilung zwei ungleich große Sporenmutterzellen vom Typus II entstehen,

N normale Kernteilung, die mit nachfolgender normaler Zellteilung zwei gleich große Sporenmutterzellen vom Typus III liefert,

$Spmz_1$ junge Sporenmutterzellen,

$Spmz_2$ ältere Sporenmutterzellen in Diakinese, bei I und II mit Gemini, bei III nur einige Chromosomen gepaart,

Spg_2 Sporangien mit abgerundeten Sporenmutterzellen,

Sp Sporentetraden.

In den sporogenen Zellen sind sechs Chromosomen angenommen, von denen die drei schwarz gezeichneten von Dryopteris Filix-mas, die punktierten von Dryopteris paleacea stammen mögen.

Manton beschreibt einen weiteren, sehr seltenen modus in der Sporenbildung. Bei Dryopteris Borreri, bei Pteris cretica und bei Cyrtomium Fortunaei entwickelt sich das Sporangium nur bis zum Vierzellstadium und zeigt nur vier Riesensporenmutterzellen bei der Meiosis, jede mit viermal statt zweimal soviel Chromosomen wie die Sporophyten aufweisen. Trotz der hohen Chromosomenzahl verhalten sich diese Zellen in der Folge ganz normal. Man würde erwarten, daß man in ihnen Quadrivalente finden würde, da jedes Chromosom viergeteilt wird und alle Fragmente nahe beieinander liegen. Dies ist aber nicht der Fall. Paarung scheint auf Schwesterchromosomen beschränkt zu sein, und das Resultat ist eine Meiosis, welche in allen Details so ungestört verläuft wie im Achtzellsporangium. Solche Sporangien enthalten in der Reife nur 16 Riesensporen, jede mit verdoppeltem Kerninhalt im Vergleich mit der Pflanze, die sie trägt. Ihr ferneres Schicksal ist nicht bekannt, aber es macht den Anschein, daß sie in einzelnen Fällen für Polyploidie durch einfache Chromosomenverdoppelung (Autopolyploidie) verantwortlich sind, namentlich bei Pteris cretica.

Die Merkmale, welche die Diagnose Apogamie erlauben, sind zusammengefaßt folgende:

1. Die Chromosomenzahl von Prothallium und Elternpflanze ist dieselbe.
2. Die Geschlechtsorgane sind fast immer unvollständig oder fehlend; im allgemeinen werden Antheridien, aber keine Archegonien entwickelt.
3. Das zentrale «Kissen» des Prothalliums bleibt oft dünn, und ziemlich rasch entwickelt sich aus ihm ein Sporophyt.
4. Das erste Blatt eines apogamen Pflänzlings gleicht dem zweiten oder dritten Blatt eines geschlechtlichen Farns.
5. Die Sporangien entwickeln gewöhnlich nur 32 statt 64 Sporen wie bei normalen Farnen. Es können unter den gut entwickelten Sporen auch abortive gefunden werden.

Aus den cytologischen Befunden bei der Apogamie ergibt sich, daß die Nachkommenschaft der apogamen Farne und restitutionskernbildenden Bastarde konstant sein muß. Es tritt keine Mendelspaltung auf. Ich zitiere hier Doepp wörtlich: «In den Sporenmutterzellen vom Typus I nämlich, die allein keimfähige Sporen liefern, trennen sich in der Metaphase der ersten Reifeteilung die zu einem Geminus vereinigten Spalthälften eines und desselben Chromosoms. Somit hat also die Restitutionskernbildung mitsamt der anschließenden ersten Reifeteilung im Grunde keinen andern Effekt als eine gewöhnliche Mitose. Einschränkend muß aber gesagt werden, daß eine gewisse Variabilität auf Grund von Chromosomenelimination, die in allen Fällen von Apogamie in der Gattung Dryo-

pteris anzutreffen ist, durchaus möglich erscheint. Zuweilen sondern sich nämlich einzelne Chromosomen bei der Bildung des Restitutionskerns ab und werden resorbiert. Theoretisch wäre ferner denkbar, daß in seltenen Fällen einmal aus den Sporenmutterzellen der Typen II und III keimfähige Sporen hervorgehen.»

Doepp schlägt 1949 für die Fälle von Restitutionskernbildung die Bezeichnung mitotische Autogamie vor. Ich zitiere hier wieder wörtlich: «Der Begriff Apogamie hat den Nachteil, daß er nur das Negative ausdrückt, d. h. die verlorene Fähigkeit zur Eibefruchtung, während doch diesem Verlust auf der andern Seite etwas Positives, eine Neuerwerbung, nämlich die Fähigkeit zur Embryobildung aus vegetativen Zellen und zur Restitutionskernbildung gegenübersteht. Daher möchte ich nicht die sexuellen Arten mit Eibefruchtung von asexuellen (apogamen) Arten mit Restitutionskernbildung unterscheiden, sondern beide Entwicklungstypen als *oogamen* Typ und als *Restitutionskern*typ oder mitotisch autogamen Typ kennzeichnen. Mit diesen Ausdrücken ist jeweils auch gesagt, was bei dem andern Typus fehlt.

Von wesentlich größerem Interesse als die abweichende Entwicklung ist die Tatsache, daß Dryopteris paleacea gerade vermöge der Apogamie im Kulturversuch der Dryopteris Filix-mas überlegen ist, ferner, daß der durch Dryopteris paleacea repräsentierte Restitutionskerntyp sich im Kreuzungsversuch gegenüber dem oogamen Typ durchzusetzen vermag. Bei Kultur von Dryopteris paleacea und von apogamen Prothallien anderer Farne ergab sich im Auftreten von Keimpflanzen ein erhebliches Voraneilen in der Entwicklung gegenüber geschlechtlichen Prothallien. Auch wurden solche immer in viel größerer Zahl gebildet. Zur Befruchtung ist Wasser als Medium für die Spermatozoiden erforderlich. Apogame Prothallien dagegen bedürfen zur Bildung von Embryonen keiner Benetzung. Aber selbst dann, wenn man den sexuellen Prothallien reichlich Feuchtigkeit durch häufiges Überspritzen oder vorsichtiges Begießen mit Regenwasser bot, bildeten sie bei weitem nicht so viele Keimpflanzen aus wie die apogamen Prothallien. So kommt bei Apogamie ein erheblicher Vorsprung in der Entwicklung zustande. Es ist also auf Grund verschiedener Kulturversuche anzunehmen, daß auch in der Natur Dryopteris paleacea hinsichtlich der Entwicklung der jungen Pflanzen gegenüber Dryopteris Filix-mas überlegen ist. Der Restitutionskerntyp ist vermöge seiner Apogamie als durchaus gleichberechtigt, in vielen Fällen sogar als überlegen gegenüber dem oogamen Typ anzusehen. Daß Archegonien nicht ausgebildet werden, wohl aber Antheridien, weist darauf hin, daß ursprünglich bei diesen Farnen sexuelle Fortpflanzung vorhanden war. Dafür spricht auch die Tatsache, daß die Kerne auf dem Achtzellstadium des sporogenen Gewebes, wenn auch keine Teilung in zwei Kerne erfolgt, stets den Ansatz zu einer Teilung

machen, indem durchaus normal gestaltete Äquatorialplatten entstehen, die Chromosomen sich spalten und unvollständige Wände gebildet werden.»

6. Die Angaben von Reichling und Lawalree über Dryopteris Borreri

Nachdem W. Freiberg 1951 in Luxemburg Dryopteris × Tavelii entdeckt hatte, wurde daselbst von Reichling, von der Annahme ausgehend, daß auch die Eltern dieses Bastards in dem in Frage kommenden Gebiet gefunden werden müssen, Dryopteris Borreri gesucht und 1953 entdeckt. Er gibt von der Pflanze eine ausgezeichnete Beschreibung, die hier in den wesentlichen Punkten zusammengefaßt wird:

Das Rhizom ist dick, schräg gestellt und weist Narben alter Blätter auf. Oft reicht es bis zu 20 cm über die Bodenoberfläche hinaus (Lawalree). Stiel und Rachis sind gelbgrünlich. Das Ramentum besteht aus dicht stehenden, lang ausgezogenen, an den Rändern gewimperten Spreuhaaren (Abb. 12).

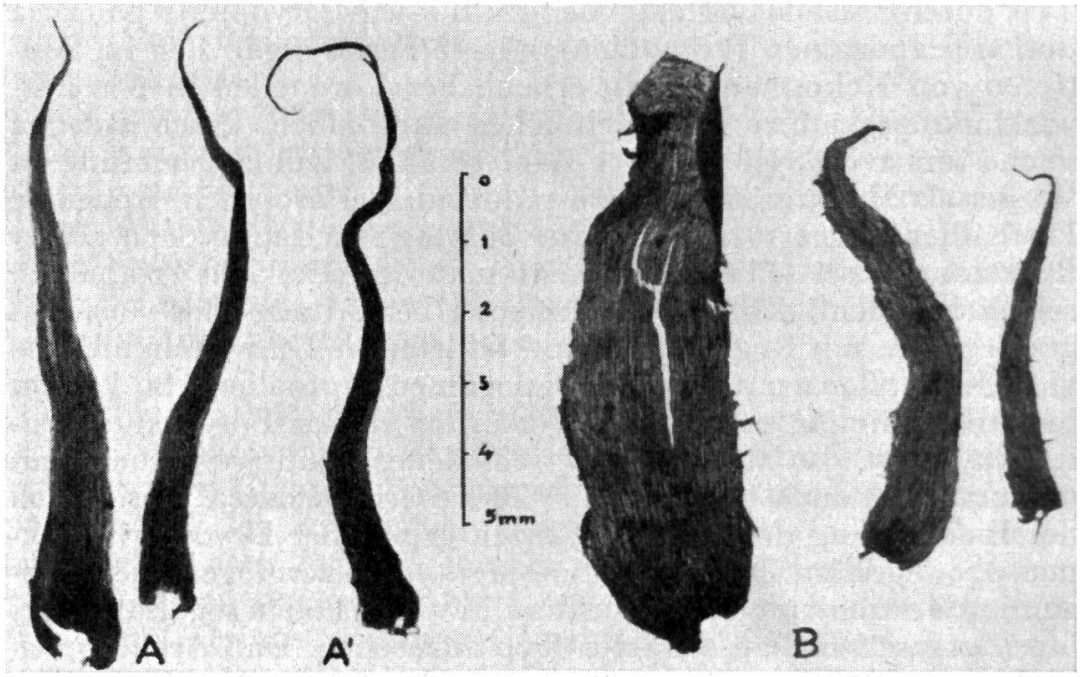

Abb. 12 (aus Reichling 1953). Stielschuppen von Dryopteris paleacea.
A von einer aus Luxemburg stammenden Pflanze,
A′ von einer aus Mexiko stammenden Pflanze,
B Stielschuppen von Dryopteris Filix-mas (Luxemburg).

Die Wimpern, bestehend aus zwei der Länge nach miteinander verbundenen Zellen, sind spitziger und weniger zahlreich, die Spreuhaarzellen enger als bei Dryopteris Filix-mas (LAWALREE). Die Farbe der Spreuschuppen wechselt von braunrot bis braunschwarz. Die Spreite ist lederig und dicker als bei Dryopteris Filix-mas, plötzlich verschmälert, etwas ausgezogen, die Spitze hängend. Die Oberfläche ist dunkelgrün, mit einem leicht metallischen Glanz. Die Unterseite ist hellgrau-grünlich. Da die Fiederchen einander sehr genähert sind, erhalten die Fiedern erster Ordnung das Aussehen eines zusammenhangenden Bandes. Die Basis der Fiedern ist am Übergang in die Hauptrachis schwarz gefärbt. Die Fiederchen haben die Form eines Parallelogramms, ihre Seitenränder sind glatt oder nur wenig tief gekerbt, der Apex schief gestutzt. Die Zähnung ist stumpf. Im mittleren und obern Drittel der Spreite trägt das untere rachisnahe Fiederchen meistens ein stumpfes Öhrchen. Dieses Fiederchen ist an der Basis etwas verjüngt, während die andern zusammenfließend sind, getrennt durch einen geraden Sinus, der die Sekundärrachis nicht ganz erreicht (Abb. 13).

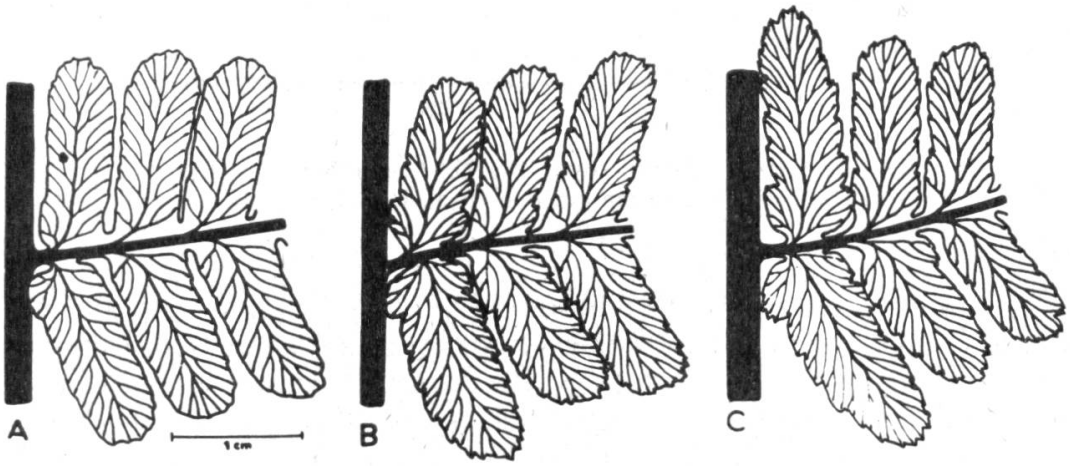

Abb. 13 (aus REICHLING 1953). Fiederbasis: A von Dryopteris paleacea; B von Dryopteris × Tavelii; C von Dryopteris Filix-mas.

Das basale Fiederchenpaar ist im Gegensatz zu Dryopteris Filix-mas nicht länger als die folgenden. Die Fiederchennerven sind fast gerade und meist nur einmal geteilt. Der obere Ast der seitlichen Nerven verläuft vorerst parallel zum Mediannerven, um dann plötzlich abzubiegen und parallel mit dem untern Ast zu verlaufen. Die Seitennerven bilden mit dem medianen Fiederchennerv einen stumpferen Winkel von etwa 45°, bei Dryopteris Filix-mas von 20 bis 30°. Bei Dryopteris Filix-mas sind die Nerven überhaupt verzweigter und verlaufen bogig zum lateralen Rande. Die Sori sind an der Umbiegungsstelle des obern Nervenastes gelegen. Der Rand

des lederigen Indusiums ist unter den Sorus umgebogen. Unter dem Druck der Sporangien erfährt das Indusium mannigfaltige Veränderungen. Im klassischen Fall platzt das Indusium in zwei Teile. Der Riß beginnt gegenüber dem Sinus und geht bis zur Insertionsstelle (Abb. 14).

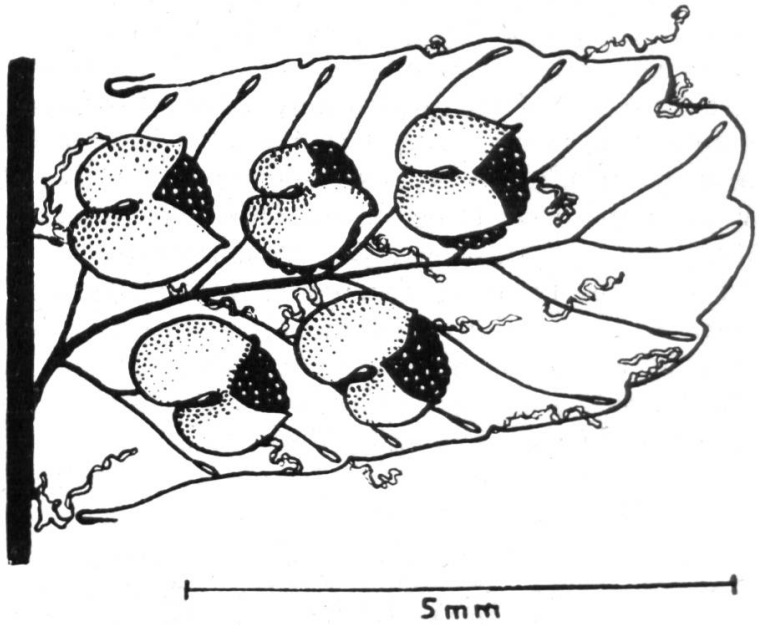

Abb. 14 (aus Reichling 1953). Fertiles Fiederchen von Dryopteris paleacea von unten gesehen. Indusien eingerissen.

In andern Fällen bilden sich nur einzelne mehr oder weniger tiefe Einrisse. Welche Art des Platzens eintritt, hangt vom Druck in den Sporangien und vom Klima ab. Im Mittelmeerraum scheint man mehr geplatzte Indusien anzutreffen als im Kontinent. Das Indusium bleibt während der ganzen Vegetationsperiode am receptaculum angeheftet und behält die Form, welche es bei der Sporenreife angenommen hat. Bei Dryopteris Filix-mas wird es kraus, unansehnlich und hinfällig. Die Sporen sind braun und weisen eine dorsale Oberflächenleiste auf. Die Prothallienzellen sind größer, die Prothallienränder vielfach gezackt, da die einzelligen Haare auf einem Sockel von einer bis mehreren gewöhnlichen Prothallienzellen stehen. Die früher durch Doepp bekanntgewordenen Befunde, wie Apogamie, Fehlen der Archegonien auf den Prothallien, werden auch von Reichling bestätigt.

Die jungen Blätter von Dryopteris Borreri unterscheiden sich in nichts von denen von Dryopteris Filix-mas. Erst vom dritten Jahr an ist ein Unterschied festzustellen. Vom vierten Jahr an zeigen die beiden Farne ihre typischen Unterscheidungsmerkmale. Im Herbar verlieren die im Sommer und am Standort eindrucksvollen Borreri-

blätter einzelne ihrer charakteristischen Merkmale, vor allem den Metallglanz der Oberseite, die Wölbung der Indusien, auch die schwarze Pigmentierung am Grunde der Sekundärrachis wird weniger augenfällig. Die Blätter entwickeln sich im Mai, aber auch später. Sie bleiben den Winter über grün. Die Sporenreife tritt anfangs August ein. Dryopteris Borreri braucht ziemlich viel Feuchtigkeit, ein permeables und saures Substrat (pH 4,5 bis 5). In der Nähe des Atlantik und im Gebirge findet der Farn genügend Feuchtigkeit auch außerhalb des Waldes. Im Tirol steigt er (nach HANDEL-MAZZETTI) bis 1650 m, in Mexiko bis 2000 m, in Bolivien bis 2600 m ü. M. hinauf.

Die taxonomische Bewertung hat in den verflossenen 150 Jahren großen Wechsel erfahren und viele Diskussionen verursacht. Es wurden dem Farn alle taxonomischen Stufen zugeschrieben, von der einfachen Form (Nephrodium Filix-mas f. paleacea FIORI) bis zur Gattung (Dichasium A. BR.). Auch heute ist noch keine Einigung erzielt. FIORI taxiert den Farn 1943 als varietas, SILVA und SOBRINCHO 1950 als subspecies, die meisten Autoren aber (WOLF 1936, DOEPP 1939, 1941, 1950, ROTHMALER 1943, NORDHAGEN 1944, LAWALREE 1950 und REICHLING 1953) erkennen ihm den Rang einer Species zu. Ein wichtiges Unterscheidungsmerkmal gegenüber Dryopteris Filix-mas ist die apogame Entwicklung. Sie

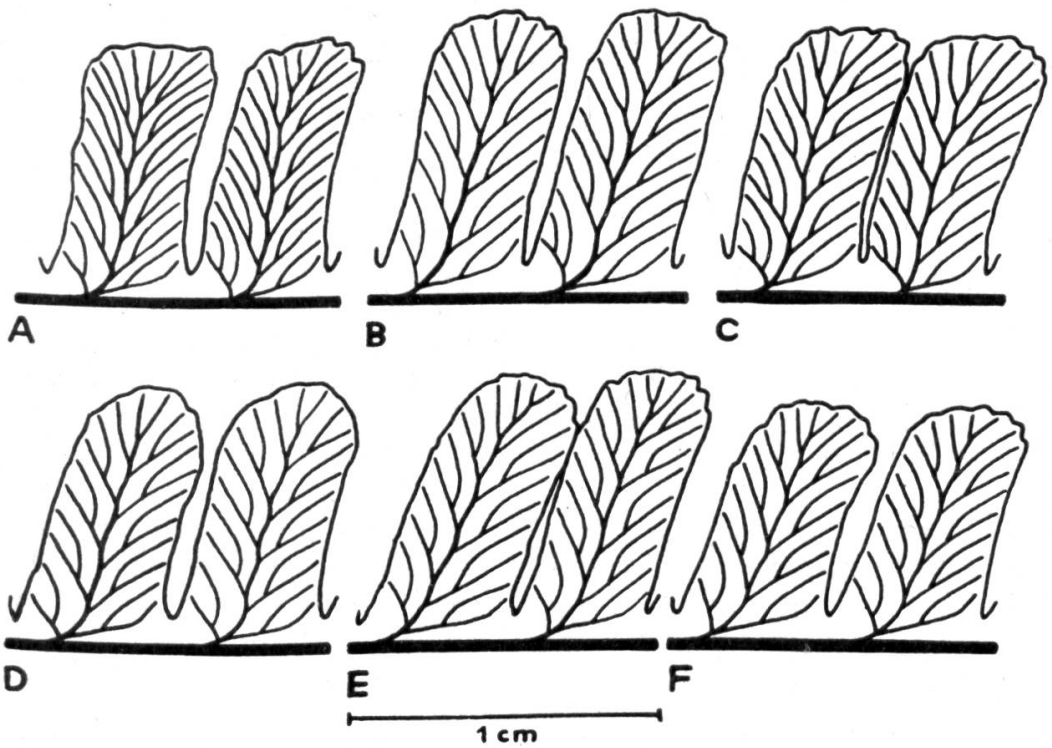

Abb. 15 (aus REICHLING 1953). Fiederchen von Dryopteris paleacea. A aus China, B aus Mexiko, C aus Bolivien, D aus Portugal, E aus Luxemburg, F aus Irland.

ist 1954 von MANTON für Borreripflanzen aus Ceylon und 1959 von DOEPP (briefliche Mitteilung) für solche aus Indien und Mexiko festgestellt worden. ROTHMALER kommt nach Bearbeitung der Borreriformen des ganzen Erdkreises zur Überzeugung, daß die tropischen und europäischen Pflanzen nur *eine* Species bilden. Dieser Auffassung schließen sich NORDHAGEN (zit. nach REICHLING) und REICHLING an (Abb. 15).

III. DIE BASTARDE ZWISCHEN DRYOPTERIS FILIX-MAS UND DRYOPTERIS BORRERI

7. *Die künstlichen Bastarde*

In den Jahren 1937 bis 1939 gelang es DOEPP, Bastarde zwischen Dryopteris Filix-mas und Dryopteris paleacea var. cristata hort. herzustellen. Die Bastarde waren äußerlich nur wenig von Dryopteris Filix-mas verschieden. Ganz vereinzelt zeigte sich an der Blattspitze oder an der Spitze einer Fieder eine schwache Andeutung von Gabelung. Von für Dryopteris paleacea eigentümlichen Merkmalen waren nahezu ganzrandige Fiederchen und nach unten umgebogene Indusien zu verzeichnen. Die cytologische Untersuchung bestätigte, daß es sich wirklich um einen Bastard handelte. Neben den Sporangien mit 16 Sporenmutterzellen nämlich fanden sich auch Sporangien mit acht Sporenmutterzellen, die man niemals bei Dryopteris Filix-mas findet. Dieser cytologische Befund würde allein schon die Bastardnatur beweisen. In den Sporangien mit acht Sporenmutterzellen fanden sich auf jungen Stadien die charakteristischen Formen der Restitutionskerne mit unvollständigen Wänden und Kleinkernen. Auf dem Diakinesestadium waren beim Typus III zahlreiche Univalente neben bivalenten Chromosomen festzustellen. Die Paarung war also gestört, während in den Sporenmutterzellen vom Typus I normale Konjugation zu beobachten war. Bei Dryopteris Filix-mas bleiben in der Anaphase der ersten Reifeteilung keine oder höchstens nur wenige Chromosomen auf der Wanderung zu den Polen hinter den andern zurück; die Chromosomen wandern also in gleicher Front. Beim Bastard hingegen rückten die Chromosomen in unregelmäßiger Weise vor. Auch bei der zweiten Reifeteilung zeigte eine größere Anzahl von Chromosomen das gleiche anormale Verhalten. Die geernteten und ausgesäten Sporen der Bastardpflanzen ergaben gegenüber den Elternpflanzen stets eine

geringere Fertilität. Immer erwiesen sich die Prothallien als apogam. Die Zellgröße dieser Prothallien übertraf diejenige der Elternpflanzen bei weitem, was auf eine beträchtlich höhere Chromosomenzahl schließen ließ. Berücksichtigt man das im Abschnitt 5 (Apogamie) Gesagte, daß eine normale Meiosis nur in den Sporenmutterzellen vom Typus I vor sich geht, so ergibt sich, daß die Prothallien nur den Sporenmutterzellen vom Typus I ihren Ursprung verdanken. «Die Prothallien erhalten sowohl die Anlagen für Apogamie wie für die Entstehung von Archegonien. Trotzdem bilden sich niemals Archegonien aus, sondern sie erzeugen stets auf apogamem Wege einen Sporophyten. Hieraus ergibt sich, daß die Anlage oder der Anlagenkomplex für die Apogamie gegenüber der Anlage (oder dem Anlagenkomplex) für die Entstehung von Archegonien dominant ist. Daraus ergibt sich die wichtige Schlußfolgerung, daß ein Farn mit normaler Fortpflanzung, wenn er mit einem apogamen Farn gekreuzt wird, einen Bastard, der nicht aufspaltet, sondern mit gleichförmiger Nachkommenschaft erzeugt.» (Doepp, 1939.)

Im Jahre 1941 gelang es Doepp, auch die Kreuzung zwischen Dryopteris Filix-mas und Dryopteris Borreri vom natürlichen Standort zu verwirklichen. Die Bastardierung erfolgte mit Dryopteris paleacea var. disjuncta und in einem zweiten Versuch mit Dryopteris paleacea var. insubrica. Beide Paleaceapflanzen waren schweizerischen Ursprungs.

Diese Dryopteris-Filix-mas × Dryopteris-paleacea-Bastarde unterscheiden sich äußerlich nur wenig von Dryopteris paleacea. Bei näherer Betrachtung lassen sich aber auch Merkmale von Dryopteris Filix-mas feststellen. Der Seitenrand der Fiederchen ist glatt oder nur schwach gezähnt. Besonders weisen die Fiederchen der untern Blattregion Zähnelung, also Filix-mas-Charakter auf. Das Indusium ist wie bei Dryopteris paleacea am Rande umgebogen, gelegentlich ist es auch tellerförmig. Bei der Reife wird der Schleier gehoben, er wird unansehnlich, scheint aber doch nicht so hinfällig zu sein wie bei Dryopteris Filix-mas. Bei der Kreuzung mit var. disjuncta (Versuch 1) sind die Fiederchen fast ganzrandig, nur an der Spitze findet man schwach ausgebildete Zähne, während sie bei der Kreuzung mit var. insubrica (Versuch 2) deutlicher zur Ausbildung kommen. Diese Feststellung ist auch an Bastarden am natürlichen Standort zu machen (Murgtal).

Die Epidermis- und Schließzellen der Blattunterseite sind beim Bastard größer beziehungsweise länger als bei Dryopteris paleacea. Die Sporen zeigen bei Dryopteris Filix-mas durchweg normale Ausbildung und nur geringe Größenunterschiede. Bei Dryopteris paleacea sind sie dagegen teilweise fehlgeschlagen oder abnorm gestaltet. Bei den Bastarden findet man zahlreiche fehlgeschlagene Sporen und erhebliche Größenunterschiede (Abb. 16).

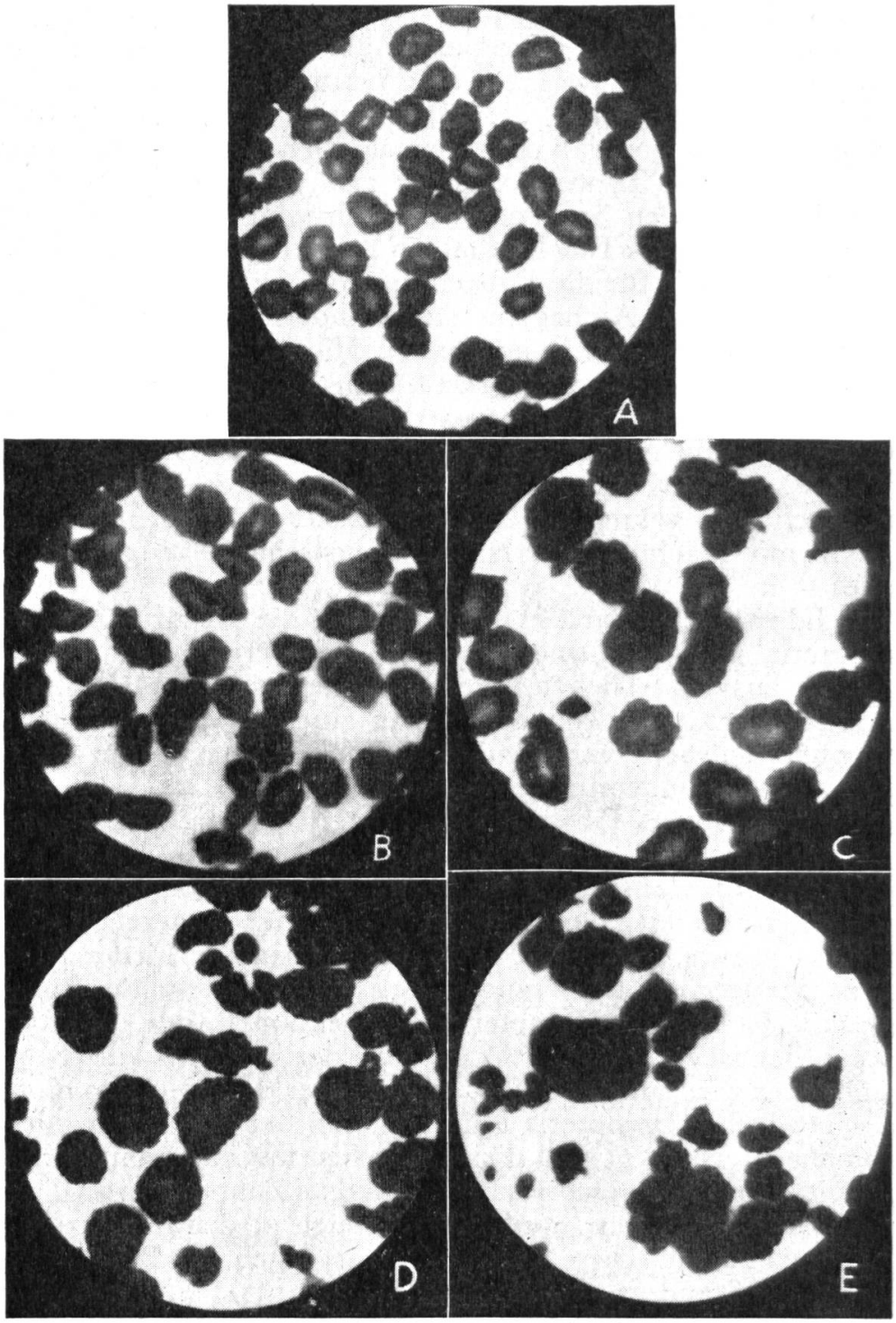

Abb. 16 (aus Doepp 1955). Sporen:
A von Dryopteris Filix-mas;
B von Dryopteris paleacea var. disjuncta;
C von Dryopteris paleacea var. insubrica;
D von Dryopteris Filix-mas × Dryopteris paleacea var. disjuncta;
E von Dryopteris Filix-mas × Dryopteris paleacea var. insubrica.
Vergr. 113×.

Da die var. disjuncta von Dryopteris paleacea diploid mit 82 Chromosmen, die var. insubrica triploid mit 123 Chromosomen ist, weisen die Bastarde folgende Chromosomenzahlen auf:

Dryopteris Filix-mas × Dryopteris paleacea var. disjuncta 82 + 82 = 164, ist also tetraploid.

Dryopteris Filix-mas × Dryopteris paleacea var. insubrica 82 + 123 = 205, ist also pentaploid.

In den Bastardsporenmutterzellen (nicht bei Dryopteris paleacea) vom Typus III tritt verhältnismäßig häufig Paarung auf, obwohl eine Restitutionskernbildung nicht vorausgegangen ist. Bei den pentaploiden Bastarden ist diese Paarung häufiger als bei den tetraploiden.

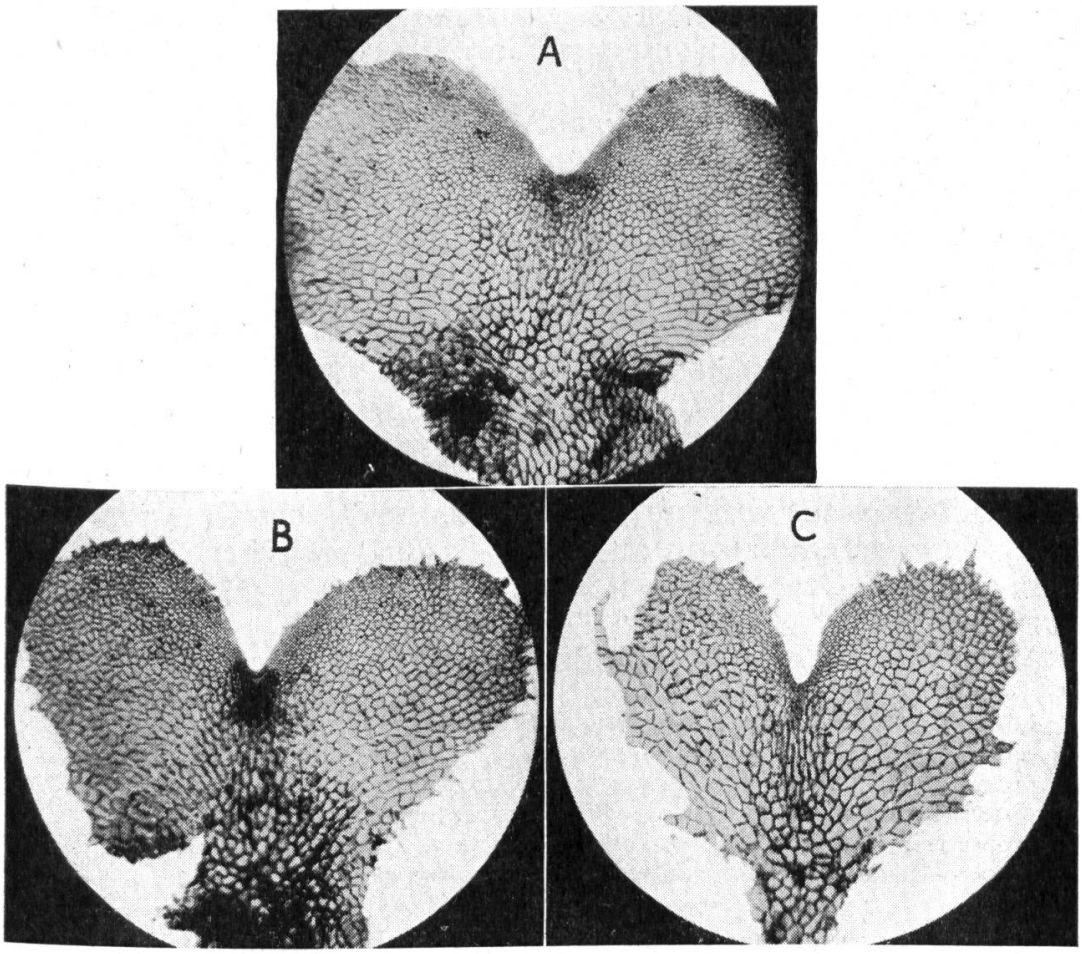

Abb. 17 (aus Doepp 1955). Prothallien:
A von Dryopteris Filix-mas;
B von Dryopteris paleacea var. disjuncta;
C von Dryopteris Filix-mas × Dryopteris paleacea var. disjuncta.
Vergr. 15×.

Doepp erklärt dies mit der Annahme, daß in der triploiden elterlichen Pflanze (var. insubrica) eine Chromosomengarnitur von Dryopteris Filix-mas oder ein der Dryopteris Filix-mas nahe verwandtes Genom vorliegt. Allerdings ist die in Mitteleuropa vorkommende Dryopteris Filix-mas mit ihren 164 Chromosomen tetraploid. Wie im Abschnitt 3 mitgeteilt wurde, hat aber Manton 1950 gezeigt, daß in Großbritannien eine 82chromosomige, der Dryopteris Filix-mas nahestehende Art vorkommt, nämlich Dryopteris abbreviata Newman. Von früheren englischen Autoren wurde diese Art als Varietät von Dryopteris Filix-mas angesehen. Es wäre auch denkbar, wie von Doepp weiter ausgeführt wird, daß Dryopteris Filix-mas selbst in einer 82chromosomigen Form vorkommt oder früher existiert hat. Dryopteris paleacea var. insubrica mit ihren 123 Chromosomen dürfte also aus einer Kreuzung von Dryopteris paleacea mit 82 Chromosomen und von Dryopteris Filix-mas oder einer nahestehenden Art mit 41 Chromosomen im Gametophyten entstanden sein, was die häufigere Paarung beim Typus III erklären würde.

Die erhöhte Chromosomenzahl der Bastardprothallien bedingt Vergrößerung der Zellen gegenüber den Prothallien der elterlichen Arten. Die Prothallien sind am Rande vielfach gezackt, da die einzelnen Haare auf einem Sockel von einer bis mehreren gewöhnlichen Prothallienzellen stehen. Bei Dryopteris Filix-mas ist der Rand, abgesehen von einzelnen Haaren, glatt (Abb. 17).

8. Die natürlichen Bastarde

Es kann kein Zweifel bestehen, daß die beschriebenen Bastarde auch in der Natur vorkommen. Rothmaler beschreibt 1943 seine Dryopteris × Tavelii nov. hybr. als Bastard zwischen Dryopteris Filix-mas und Dryopteris paleacea.

Als Synonyma gibt Rothmaler an:

Aspidium Filix-mas var. undulatum Waisbecker 1901
Dryopteris paleacea f. subintegra Fomin 1901
Dryopteris Borreri Newman var. tenuis v. Tavel 1937
Dryopteris Borreri Newman var. robusta v. Tavel 1937
? Dryopteris Borreri Newman var. pseudodisjuncta v. Tavel 1937
? Dryopteris Borreri Newman var. ursina Zimmermann ex v. Tavel 1937

Rothmaler beschreibt den Bastard wie folgt: dunkelgrünes Laub wie bei Dryopteris paleacea, aber weicher, Fiederchen stärker sichelförmig gekrümmt und an der Spitze nicht gestutzt, sondern abgerundet, spitzlich, die Ränder weniger umgerollt und schwach gezähnt. Die Schleier sind am Rande nicht nach unten umgerollt, sondern flach, weich und hinfällig. Die Sporen sind oft mißgestaltet.

Die cytologischen Untersuchungen in der Gattung Dryopteris von MANTON haben ergeben, daß in England auch tetra- und pentaploide Dryopteris Borreri vorkommt (Abb. 18).

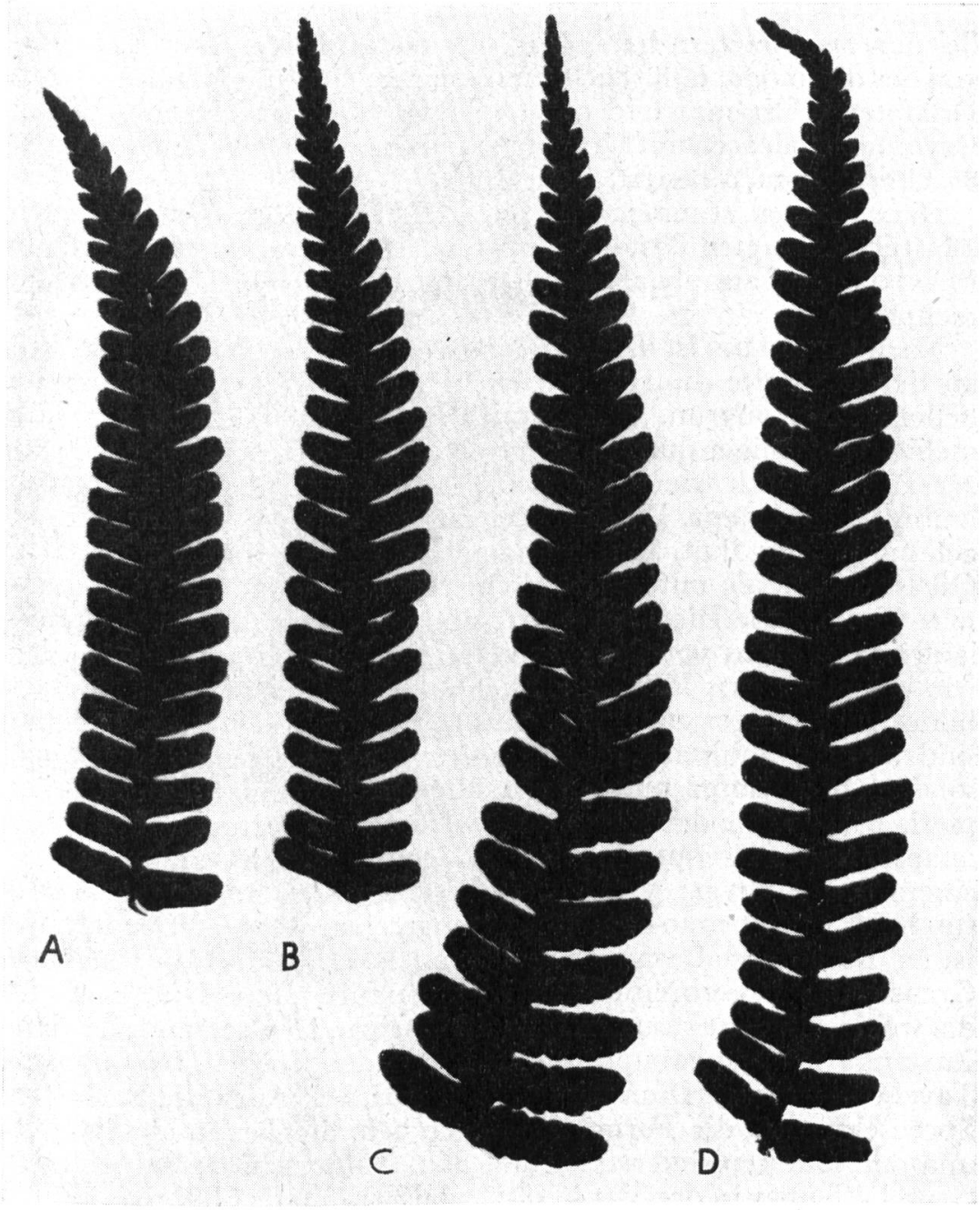

Abb. 18 (aus MANTON). Fiedern von Dryopteris Borreri: A der diploiden, B der triploiden, C der tetraploiden und D der pentaploiden Form. $^4/_5$ nat. Größe.

Die eine habe 164, die andere 205 Chromosomen. Es ergebe sich folgende polyploide Reihe:

haploid	diploid	triploid	tetraploid	pentaploid
41	82	123	164	205

Bei den zwei letztern handelt es sich nach MANTON um Kreuzungen der diploiden, d. h. 82chromosomigen Dryopteris paleacea mit Dryopteris Filix-mas und der triploiden, d. h. 123chromosomigen Dryopteris paleacea mit Dryopteris Filix-mas, die im Gametophyten 82 Chromosomen besitzt.

Diese Zahlen stimmen mit den Zählungen DOEPP's bei seinen künstlich erzeugten Bastarden überein. Die Tetra- und Pentaploide MANTON's sind also ebenfalls zu Dryopteris × Tavelii ROTHMALER zu rechnen.

Nach REICHLING ist die Farbe von Dryopteris × Tavelii (Abb. 19) an der Oberseite dunkelgrün, leicht glänzend, an der Unterseite heller und graugrün. Das Ramentum ist dicht, die Spreuhaare mehr oder weniger dunkel. An der Basis der Fiedern ist ein schwarzer Pigmentfleck wie bei Dryopteris Borreri. Die Spreite ist von laubiger Konsistenz. Die Fiederchen sind an den Seitenrändern oft gelappt und gezähnt, an den Enden bald gestutzt, bald abgerundet. Oft ist das basale untere Fiederchen länger als die übrigen (Filix-mas-Charakter). Die Fiederchen sind durch einen «etwas herablaufenden» Sinus voneinander getrennt. Die Nervatur ist ähnlich wie bei Dryopteris Filix-mas. Die Nerven sind weniger gut ausgebildet und weniger gut sichtbar als bei Dryopteris Borreri. Die Sori sind oft sehr zahlreich, die Indusien in der Jugend nicht flach, sondern nach unten umgebogen, allerdings weniger als bei Dryopteris Borreri. Bei der Sporenreife wird das Indusium gehoben und unansehnlich. Dryopteris × Tavelii gedeiht nach REICHLING auf einem Boden mit p_H 5,5 bis 7,5. Die Pflanze kann als charakteristisch für das Acereto-Fraxinetum angesehen werden. Der Bastard ist in Europa weit verbreitet, besonders längs der nordöstlichen Grenzlinie des Verbreitungsgebietes von Dryopteris Borreri. Er ist des weitern im Kaukasus, in Persien, Ungarn, Deutschland, Belgien, Luxemburg, Portugal und England gefunden worden. Dryopteris × Tavelii ist in ihren Dimensionen sehr variabel. Auch die Farbe der Spreuschuppen, die Form der Fiederchen, die Textur des Wedels und der Indusien sind wechselnd. Diese Unterschiede haben ihren Grund offenbar in der Variabilität von Dryopteris Filix-mas als der einen Elternpflanze. Es fanden sich Stöcke bis zu 1,6 m Höhe. Einzelne Exemplare erinnern mehr an Dryopteris Borreri wie die künstlichen Bastarde von DOEPP (glatte Fiederchenränder, straffere Textur, besonders reichliche Spreuschuppen). Die Variabilität bei Dryopteris × Tavelii ist noch nicht befriedigend geklärt.

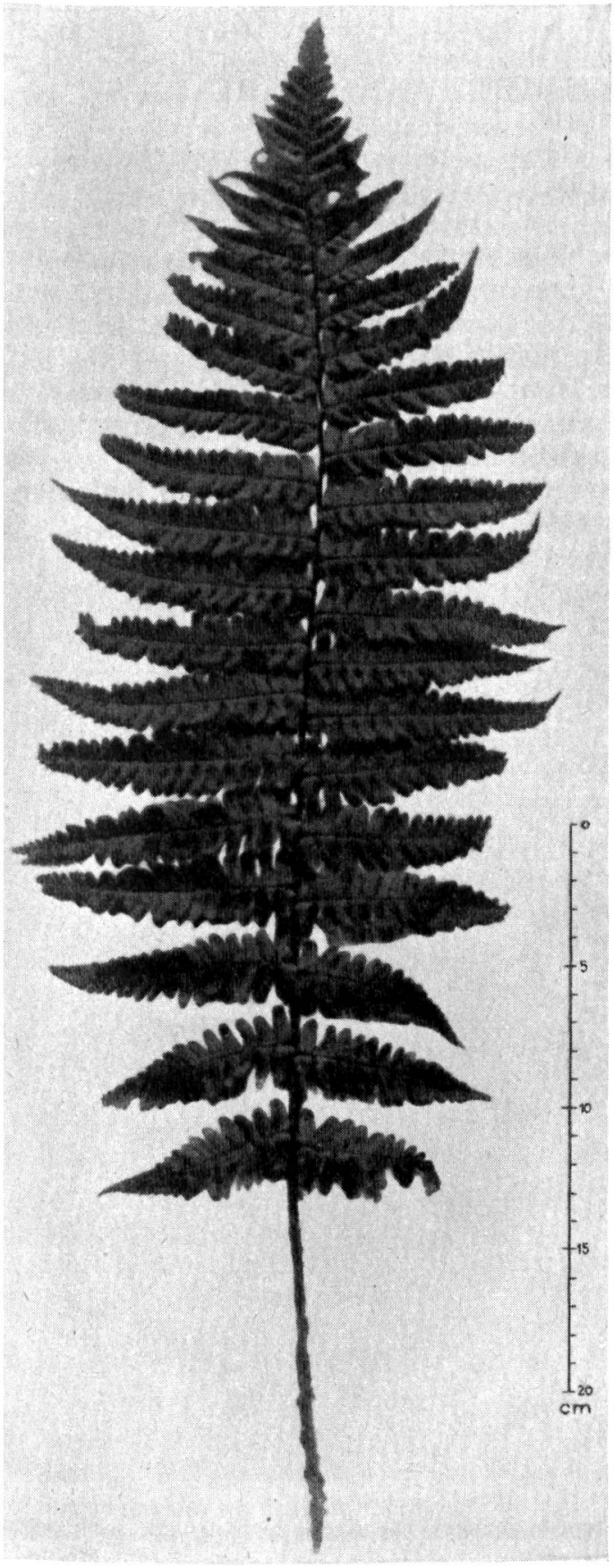

Abb. 19
(aus Reichling 1953). Wedel von Dryopteris × Tavelii.

IV. FARNGEBIET TANNENBERG

9. Charakterisierung des Gebietes

Das vom Verfasser durchforschte Gebiet ist der nordwestlich der Stadt St.Gallen gelegene Tannenberg, der von der Stadt durch den tiefen Einschnitt der Sitter (550 m ü. M.) getrennt ist. Die drei höchsten Punkte des Tannenbergs sind die Steinegg (911 m), der Tannerberg (866 m) und Hohentannen (884 m). Das Gebiet entspricht der politischen Gemeinde Gaiserwald und angrenzenden Teilen von Waldkirch und Bernhardzell (Abb. 20). 8 bis 10 km östlich von ihm liegt der etwa 350 m tiefer gelegene Bodensee.

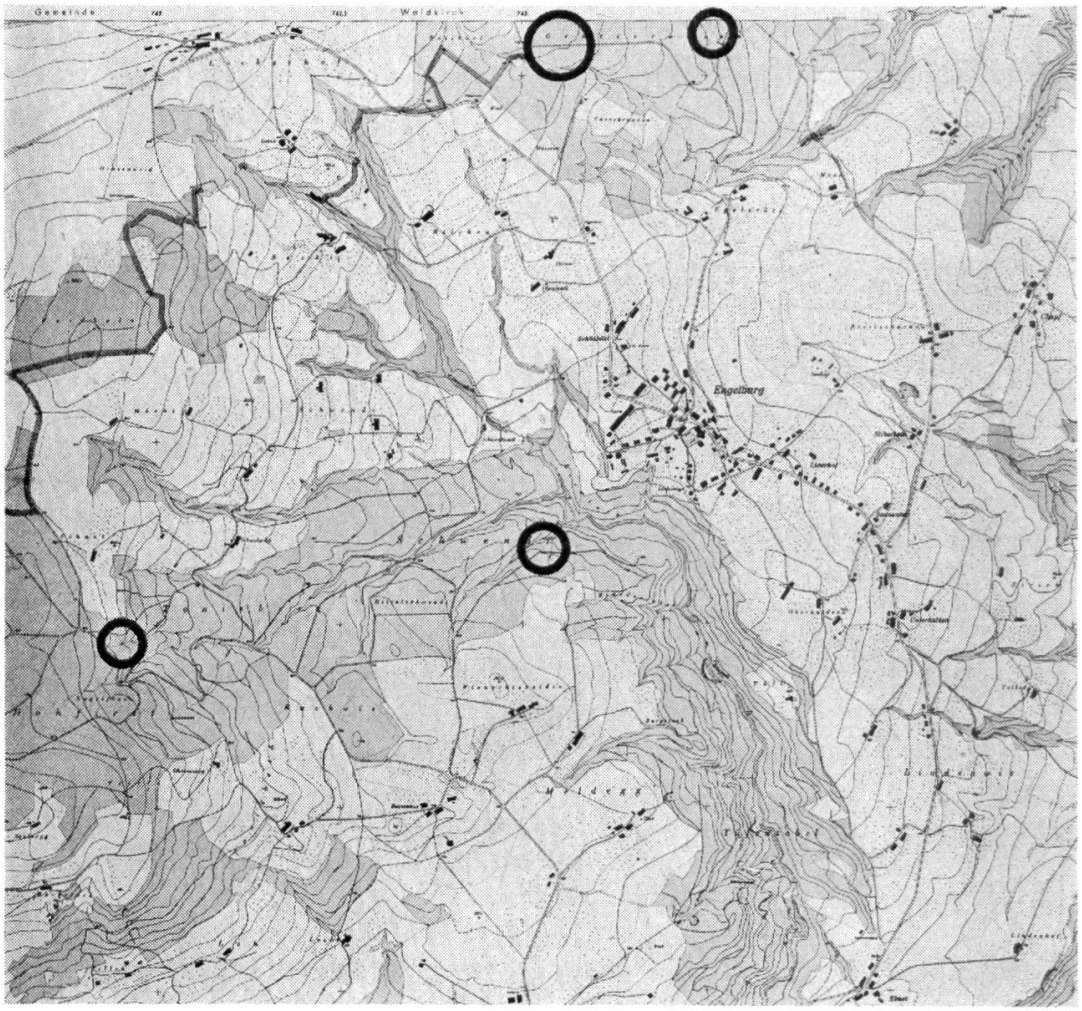

Abb. 20. Teilkarte des Tannenberg-Südhanges. Die Kreise bedeuten die wichtigsten Farnfundstellen.

15 km ostwärts erstreckt sich das große Föhntal des alpinen Rheins von Chur bis an den Bodensee. Der Südhang ist durch ein tief eingeschnittenes, der Sitter zustrebendes Waldbachtobel (Tiefenbach) in eine östliche und eine westliche Hälfte getrennt. In den Tiefenbach münden vor allem auf der Westseite eine Reihe mehr oder weniger steiler und kurzer Waldbachtobel. Nach FRITSCHI ist die Tannenberggegend «zum größten Teil mit Grundmoräne überzogen. Nur stellenweise treten Mergel- und weiche Sandsteinschichten der obern Süßwassermolasse zu Tage. Meist handelt es sich um schwach durchlüftete, feuchtigkeitshaltende und kalte Lehmböden.»

Der durchschnittliche Feuchtigkeitsgehalt der Luft beträgt 78% (dieser und die nachfolgenden Werte sind für die Stadt St.Gallen angegeben worden); infolge Föhnwetters kann dieser Wert bis auf 13, ja sogar 8% absinken. Die Niederschlagsmenge im Jahr beträgt im Mittel 1327 mm. Im Winter rechnet man mit 72 Schneedeckentagen und ungefähr 90 Frosttagen. Der für die Pflanzenwelt oft deletäre letzte Bodenfrost im Frühjahr fällt im Durchschnitt auf den 14. Mai (Eisheilige). Von den Windrichtungen dominiert keine. Ausschlaggebend für die Niederschläge sind der Südwest- und Westwind. Nord- und Ostwinde bringen die kalten Tage. Die mittlere Januartemperatur beträgt —2,2°C, die mittlere Julitemperatur +16,6°C.

Die drei wichtigsten Farnfundstellen sind:

1. Das Brudertobel, 700 m ü. M., ein von Westen her in den Tiefenbach mündendes, gegen Osten abfallendes Töbeli. Bodenbeschaffenheit: locker gekrümelter sandiger Lehmboden mit vielen Quarzkörnchen. Keine Humusauflage, sondern humos gefärbter Mineralboden. Entkalkter, versauerter Braunerdeboden. p_H 5,2. Waldtyp Buchen-/Tannenwald.*

2. Das Schnattöbeli im Tonisbergwald, 820 m ü. M., westlich vom Brudertobel, steil und eng, in der Talsohle Schichten der obern Süßwassermolasse sichtbar. Bodenbeschaffenheit: etwas bindiger Lehmboden, gekrümelt, mit Quarzkörnern. Keine Humusauflage, sondern humos graubraun gefärbter Mineralboden. Entkalkter, versauerter Braunerdeboden. p_H 5,1. Waldtyp Buchen-Tannenwald.

3. Das Gebiet Kreßbrunnen–Grütterwasen, 800 m ü. M., etwa 2 km nordöstlich vom Brudertobel gelegen. Kreßbrunnen und Grütterwasen sind durch ein weniger tiefes, in südöstlicher Rich-

* Diese und die nachher folgenden Angaben über Bodenbeschaffenheit, Waldtyp und Umgebungsflora wurden mir ermöglicht durch die freundliche Mithilfe von Herrn Forstverwalter A. Fritschi, wofür ich ihm hier meinen verbindlichsten Dank ausspreche.

tung verlaufendes Waldbachtobel getrennt. Etwa 200 m nördlich von diesem Tobel befindet sich eine sanft östlich geneigte Mulde, die folgende Bodenbeschaffenheit ausweist: graubrauner, locker gekrümelter, sandiger Lehmboden, viele Quarzkörner enthaltend. Keine Humusauflage. Entkalkter, versauerter Braunerdeboden. p_H 5,2. Waldtyp: tannenreiche Variante des Buchen- Tannenwaldes. Alle drei Standorte sind vor kalten Ost- und Nordwinden geschützt und bieten den Farnen ein vorteilhaftes lokales Klima.

10. Die im Forschungsgebiet vorkommenden Farnarten

Athyrium Filix-femina ROTH, sehr häufig.
Cystopteris fragilis BERNHARD, selten (Ebnet, Langhalde, Gießenstein).
Dryopteris disjuncta C. V. MORTON (D. Linnaeana CHRISTENSEN), häufig.
Dryopteris Robertiana CHRISTENSEN, selten (Burgruine Etschberg, Sennhüslen, Ebnet).
Phegopteris polypodioides FEE (D. Phegopteris CHRISTENSEN), häufig.
Dryopteris oreopteris MAXON, ziemlich häufig.
Dryopteris Filix-mas SCHOTT, häufig.
Dryopteris austriaca WOYNAR, ssp. dilatata et spinulosa SCHINZ und THELLUNG, sehr häufig.
Polystichum lobatum CHEVALLIER, ziemlich häufig.
Blechnum spicant ROTH, häufig.
Phyllitis scolopendrium NEWMAN, eine einzige Pflanze im Brudertobel.
Asplenium trichomanes L., sehr selten (Bernhardzeller Quelle).
Asplenium viride HUDSON, selten (Gießenstein, Fuchsloch).
Asplenium ruta-muraria L., selten (Post Abtwil, Langhalde).
Pteridium aquilinum KUHN, häufig.
Polypodium vulgare L., sehr selten (Secki).
Ophioglossum vulgatum L. Nach WARTMANN und SCHLATTER in einem Gebüsch am linken Ufer der Sitter beim Hätternsteg. Bisher nicht wieder bestätigt.

Außerdem findet man folgende Bastarde:

Dryopteris × Tavelii ROTHMALER = Dryopteris Filix-mas × Dryopteris Borreri.
Dryopteris × remota = Dryopteris austriaca × Dryopteris Borreri.
Dryopteris Filix-mas × Dryopteris pseudodisjuncta.
Dryopteris austriaca ssp. dilatata × ssp. spinulosa?

Bezüglich der Eltern der beiden erstgenannten Bastarde im Gebiet des Tannenbergs ist folgendes zu sagen: Dryopteris Filix-mas und Dryopteris austriaca mit ihren beiden Unterarten spinulosa und dilatata sind reichlich vorhanden. Der zweite Elter, nämlich Dryo-

pteris Borreri, konnte trotz intensivem Suchen während vieler Jahre nicht gefunden werden. Es waren nur immer drei Borreri-Annäherungsformen nach v. TAVEL (siehe Abschnitt 4c) vertreten, einmal die var. pseudodisjuncta an acht Standorten. Sie wird nachstehend noch ausführlicher beschrieben. Ferner kommen vor die Annäherungsformen var. tenuis und var. robusta v. TAVEL. Beide sind jetzt als hybrid erkannt (Dryopteris Filix-mas × Dryopteris Borreri). Beide sind apogam.

Das Fehlen von Dryopteris Borreri gab Anlaß zu folgenden Erwägungen:

Als nächste Standorte von Dryopteris Borreri sind der Hohe Ron und das St.-Galler Oberland bekannt. Möglicherweise wird sie in Zukunft noch näher zu finden sein! Es ist auch denkbar, daß Dryopteris Borreri in frühern Zeiten im Tannenberggebiet beheimatet war. Nachdem die Bastarde einmal gebildet waren, konnten sie sich, da sich ihre Sporen als teilweise fertil erwiesen, fortpflanzen. Es ist auch möglich, daß von einem nähern, noch unbekannten Borreristandort Sporenflug an den Tannenberg stattgefunden hat.

Noch eine andere Möglichkeit ist in Erwägung zu ziehen. Die tropische, atlantische und mediterrane Dryopteris Borreri ist besser ausgebildet, je näher sie an den Meeresküsten wächst. Schon an den guten schweizerischen Borreristandorten weist sie vielleicht nicht alle vollausgebildeten Merkmale der «guten» Dryopteris Borreri auf. Dies gilt für die Härte der Schleier und die Derbheit der Blätter. Klimatische und edaphische Faktoren sind hier wohl mit im Spiele. Während Dryopteris Borreri vom Tessin noch typische Indusien aufweist, diejenigen von der Hohen Ron noch als sehr gut zu bezeichnen sind, bereitet die Bestimmung der Borrerifarne vom St.-Galler Oberland schon ziemliche Schwierigkeiten. Es gibt dort Dryopteris-Wedel, die für Dryopteris × Tavelii fast zu «gut» und für echte Borreri zu «schlecht» sind. Im Murgtal wachsen die Stöcke auf Verrucano. Vielleicht ist dieses Gestein für Dryopteris Borreri nicht so günstig wie Gneis und Granit. «Man könnte diese zweifelhaften Farne als Verrucano-Form der echten Dryopteris Borreri auffassen, von diesen verschieden durch weichere, nur selten sich spaltende Schleier und durch weniger derbe Textur.» (OBERHOLZER, briefliche Mitteilung.) Es gibt auch auf unserm Tannenberg-Moränen-Molasse-Gebiet Exemplare von Dryopteris × Tavelii und pseudodisjuncta, die bezüglich Derbheit der Schleier und Textur ziemlich nahe an Dryopteris Borreri herankommen.

11. Dryopteris Filix-mas s. str. und ihre Varietäten

Dryopteris Filix-mas ist am Tannenberg meist gut entwickelt. Die Formen mit eingeschnittenen Fiederchen (Incisa-Ausbildung) sind

häufiger anzutreffen als der Typus crenata MILDE. Die Ränder der Indusien sind auf der Fiederchenoberfläche ausgebreitet. Bei den stark fruktifizierenden Exemplaren kommt es vor, daß der flache Teil des Schleiers den Nachbarsorus teilweise, oft bis zur Soruskuppe bedeckt, so daß dieser wenigstens auf einer Hälfte zweifachen Schleierschutz besitzt.

Von Dryopteris Filix-mas SCHOTT kommen folgende Varietäten und Formen vor:

var. crenata MILDE,
var. deorsolobata HAYEK,
var. subincisa v. TAVEL,
var. dentata LOWE,
var. pseudorigida CHRIST,
var. athyriformis FOMIN,
var. tenuisecta KAULFUSS,
var. producta MOORE (angenähert),
lusus heleopteris MILDE,
sublusus latipes CHRIST.

12. Die Austriaca-Gruppe und ihre Varietäten

Von Dryopteris austriaca WOYNAR ssp. spinulosa SCHINZ und THELLUNG ist sowohl die var. exaltata LASCH als auch die var. elevata A. BRAUN vertreten und die von v. TAVEL angegebenen Formen minor, robusta, longipes, latifrons.

Von Dryopteris austriaca WOYNAR ssp. dilatata SCHINZ und THELLUNG findet man:

var. deltoidea MILDE,
var. oblonga MILDE,
var. collina MOORE,
var. alpina MOORE,
var. medioxima CHRIST
und die von v. TAVEL aufgestellten Formen venusta, euryloba, longipes, obtusiloba, acutiserrata, ferner f. remotiloba FOMIN und f. recurvata LASCH. Auch die diploide Dryopteris austriaca ssp. dilatata mit 41 Chromosomen im Gametophyten (siehe Abschnitt 14) ist am Südhang des Tannenbergs vertreten. Die diesbezügliche cytologische Bestätigung erfolgte durch DOEPP (1959) und MANTON (1960).

13. Dryopteris × Tavelii Rothmaler

Dryopteris × Tavelii kommt am Tannenberg sozusagen auf Schritt und Tritt vor. Sie stimmt in ihrer äußeren Erscheinung mit den Schilderungen von ROTHMALER und REICHLING überein, so daß sich eine nochmalige Beschreibung erübrigt. Dryopteris × Tavelii ist meistens auf Distanz erkennbar. Dies gilt ganz besonders für die Beobachtung im Frühjahr. Beim Entrollen nämlich ist Dryopteris × Tavelii viel heller gefärbt, gelblichgrün, während Dryopteris Filix-mas auch im Frühjahr grüne Färbung aufweist. Noch deutlicher ist dieser Farbunterschied bei der var. pseudodisjuncta v .TAVEL. Der Apex der Dryopteris × Tavelii-Fiederchen ist bald gerade oder schief gestutzt, bald rundlich bis spitzlich. Gestutzte und rundliche Fiederchen können auf dem gleichen Wedel und auf der gleichen Fieder vorkommen. Ein wechselnd großer Teil der Beschuppung ist haarförmig wie bei Dryopteris Borreri, darunter gemischt finden sich besonders am Stiel breite, plumpe Filix-mas-Schuppen. Die Indusien sind durchweg stärker als bei Dryopteris Filix-mas, in ihrer Derbheit oft nicht weit hinter den Dryopteris-Borreri-Indusien zurückbleibend; Einrisse am Indusium, wie man sie bei Dryopteris Borreri var. disjuncta FOMIN sieht, können jedoch niemals beobachtet werden. Spätblätter, Sommeraustriebe kommen vor. Des weitern fällt in Gaiserwald auf, daß Dryopteris × Tavelii, wie dies auch von REICHLING betont wird, variabel in den Dimensionen ist. Stellenweise klein von Format (30 bis 40 cm) auch bei alten, längst bekannten und jährlich mehrmals kontrollierten Stöcken, weist der Bastard eine dunkelgrüne Farbe auf. Dies ist wohl die Form, der v. TAVEL den Namen var. tenuis gegeben hat. Andernorts stehen aber Stöcke, wie z. B. im Schnattöbeli (wo 20 bis zu 1,3 m hohe Wedel einen imposanten Trichter bilden), die der bestentwickelten Dryopteris Filix-mas an Ausmaß keineswegs nachstehen und als luxuriant bezeichnet werden müssen (Bastardwüchsigkeit, Heterosis, Hybrid vigour, MANTON). Diese Exemplare entsprechen der var. robusta v. TAVEL. Die kleinere, der var. tenuis gleichzusetzende Pflanze, weist an verschiedenen Standorten eine auffallende Neigung zu monströser Veränderung auf, die nicht allein auf Frostschäden zurückgeführt werden kann. Sowohl die schwache wie die gut gebaute Dryopteris × Tavelii zeigen an der Basis der Fiedern erster Ordnung immer die schwarzen Flecken (black patches MANTON, tâches noirâtres REICHLING). Einzelne Exemplare weisen nicht nur schwarze Flecken an der Fiedernbasis, sondern eine auffallende teilweise Schwarzfärbung der Fiedernrachis auf. Diese schwarzen Flecken findet man auch bei einem andern sehr problemreichen Farn beziehungsweise Bastard, nämlich bei

14. Dryopteris × remota = Dryopteris austriaca × Dryopteris Borreri

Daß Dryopteris × remota ohne den Autorennamen A. Braun angegeben ist, wird im Text begründet. Es konnte auch nicht die Bezeichnung Dryopteris remota Hayek (Fl. Steiermark 1908) in Anwendung kommen, da Dryopteris remota Hayek in Ascherson und Graebner ebenfalls als Aspidium Filix-mas × Aspidium spinulosum aufgeführt wird.

Dryopteris × remota ist in der Gegend des Tiefenbaches, besonders im Brudertobel und von dort an aufwärts bis zum Schifflimacherwald, ziemlich häufig anzutreffen. Der Verfasser hat sie dort 1949 zum erstenmal festgestellt. Im Verlaufe der Jahre sind ihm in dieser Gegend wohl an die 50 Stöcke bekanntgeworden. Vereinzelte Exemplare sind auch im Tonisbergwald und im Gschwendwald. Weitere Kolonien mit insgesamt etwa 30 Stöcken befinden sich im Gebiet Kreßbrunnen–Grütterwasen. Von letzteren wird noch die Rede sein. Sicher ist, daß der Bastard – ob durch neue Kreuzung der im Gebiet anwesenden mutmaßlichen Eltern oder Sporenkeimung bleibe dahingestellt – an verschiedenen Orten neu aufgetreten ist. Es können fast jedes Jahr neue Stöcke festgestellt werden an Orten, wo in den vorangehenden Jahren bestimmt keine Dryopteris × remota oder nur eine undefinierbare Jungpflanze gestanden hat. Im Brudertobel findet man Dryopteris × remota in der obern Hangzone des Bacheinschnittes. Etliche Stöcke stehen auch etwa 50 m ostwärts in einer Fichtenschonung. In der Umgebung findet man Dryopteris Filix-mas, Dryopteris × Tavelii (var. tenuis und var. robusta), Dryopteris Borreri var. pseudodisjuncta, Dryopteris oreopteris, Dryopteris austriaca ssp. dilatata und spinulosa, Phegopteris polypodioides und Dryopteris Linnaeana, Polystichum lobatum, Athyrium Filix-femina, Blechnum spicant und die Moose Polytrichum attenuatum, Hookeria lucens, Thuidium tamariscinum, Calypogeia trichomanis, ferner die Blütenpflanzen Rubus, V. Myrtillus, Oxalis, Hedera, Carex silvatica, dann Lonicera nigra und xylosteum, Ahorn-, Eschen-, Buchen- und Tannenkeimlinge.

Da kommt man nun zu der schwer zu lösenden Frage: Ist unsere Dryopteris × remota (die auch oberhalb Notkersegg, im Stadtwald Winterthur [Hirzel], im Haltiwald bei Luzern [Steiger, Ehrler], am Hohen Ron [Oberholzer], oberhalb Quarten im Hieneboden und im untern Murgtal in Schwendi und Plätze [Verfasser] vorkommt) identisch mit Aspidium remotum Al. Braun, das der genannte Autor zum erstenmal am 7. Juli 1834 bei Baden-Baden und ein zweites Mal am 2. September 1859 in der Rheinpfalz gefunden hat? Der Farn wurde zunächst in Doell's Rheinischer Flora als Aspidium rigidum β-remotum Al. Braun bezeichnet, dann von Al. Braun als Bastard zwischen Aspidium Filix-mas und Aspidium spinulosum angesehen. Exemplare des Standortes bei Baden-Baden

wurden von AL. BRAUN in verschiedene botanische Gärten verpflanzt. In den darauffolgenden Jahren zeigten diese Pflanzen oft erhebliche Unterschiede in der Beschuppung und im Abstand der Primärsegmente. An einzelnen Blättern waren die untersten Primärsegmente charakteristisch entfernt gestellt, an andern aber auffällig nahe gerückt. Schon LUERSSEN fiel die Mannigfaltigkeit der Sporen bei dieser BRAUNschen Pflanze auf. Er fand abnorm vergrößerte und regel- oder unregelmäßig bisquitförmig eingeschnürte, ferner kleine, mit körnigen oder krümeligen Massen vermengte Sporen. FISCHER (zitiert nach DOEPP) dagegen stellte 1909 bei Exemplaren aus den Vogesen fast immer normale Sporen fest, und es gelang ihm, solche zur Keimung zu bringen. FISCHER gibt auch als erster an, daß «Aspidium remotum» keine Archegonien ausbilde, sondern auf apogamem Wege Sporophyten hervorbringe. 1932 hat DOEPP in seiner Arbeit «Die Apogamie bei Aspidium remotum AL. BR.» auch eine detaillierte Beschreibung der Sporen gegeben. Er fand große Sporen von normaler Ausbildung, die größtenteils keimfähig waren und die Sporen von Aspidium spinulosum an Größe übertrafen; ferner mittelgroße, meistens geschrumpfte Sporen; des weitern sehr kleine, nicht keimfähige Sporen ohne Inhalt und schließlich Sporen von verschiedener Größe mit Einschnürungen, degenerierte Einzelsporen oder Sporengruppen in Form von krümeligen braunen Massen.

Dryopteris × remota ist auch in England 1859 festgestellt und von MOORE und LOWE in ihren Büchern beschrieben worden. Die Sporen wurden von MOORE als länglich und gekörnelt bezeichnet.

1875 fand BORBAS in Siebenbürgen und Kroatien Pflanzen, die er als Aspidium remotum var. subalpinum bezeichnete und als Bastarde zwischen Aspidium Filix-mas und Aspidium dilatatum betrachtete:

«Si Aspidium remotum A. BR. certe hybrida progenies est, plantam meam ex Aspidio Filice-mari var. crenata Milde et ex Aspidio dilatato Sw. ortam puto; istae enim proveniunt formae in valle rivi Zsiec subalpina ad Petroszény, ubi rarissimum hunc florae Europae civem detexi. Lacinias ambitu latiore profundius pinnatifidas et paleas lanceolatas medio nigrofuscas ab Aspidio dilatato Sw. hereditatas puto.»

In seiner 1939 erschienenen Arbeit «Cytologische und genetische Untersuchungen innerhalb der Gattung Dryopteris» kommt DOEPP zur Auffassung, daß der eine Elter von Dryopteris × remota nicht Dryopteris Filix-mas, sondern Dryopteris Borreri sei. Durch die von letzterer übernommene Restitutionskernbildung in den Sporangien lasse sich das Auftreten fertiler Sporen erklären. Der Bastard könne sich, einmal entstanden, nun seinerseits durch Sporen ausbreiten. Einen weitern Hinweis für die Auffassung DOEPP's bezüglich der Dryopteris Borreri als Elternpflanze bei Dryopteris × remota liefern

die Verbreitungsverhältnisse. Abb. 21 zeigt die Ostgrenze der Verbreitung von Dryopteris Borreri nach WOLF. Hauptsächlich auf Grund der Literaturangaben sind die Fundorte von Dryopteris × remota angegeben. Es zeigt sich, daß die meisten Fundorte westlich der Verbreitungslinie von Dryopteris Borreri liegen.

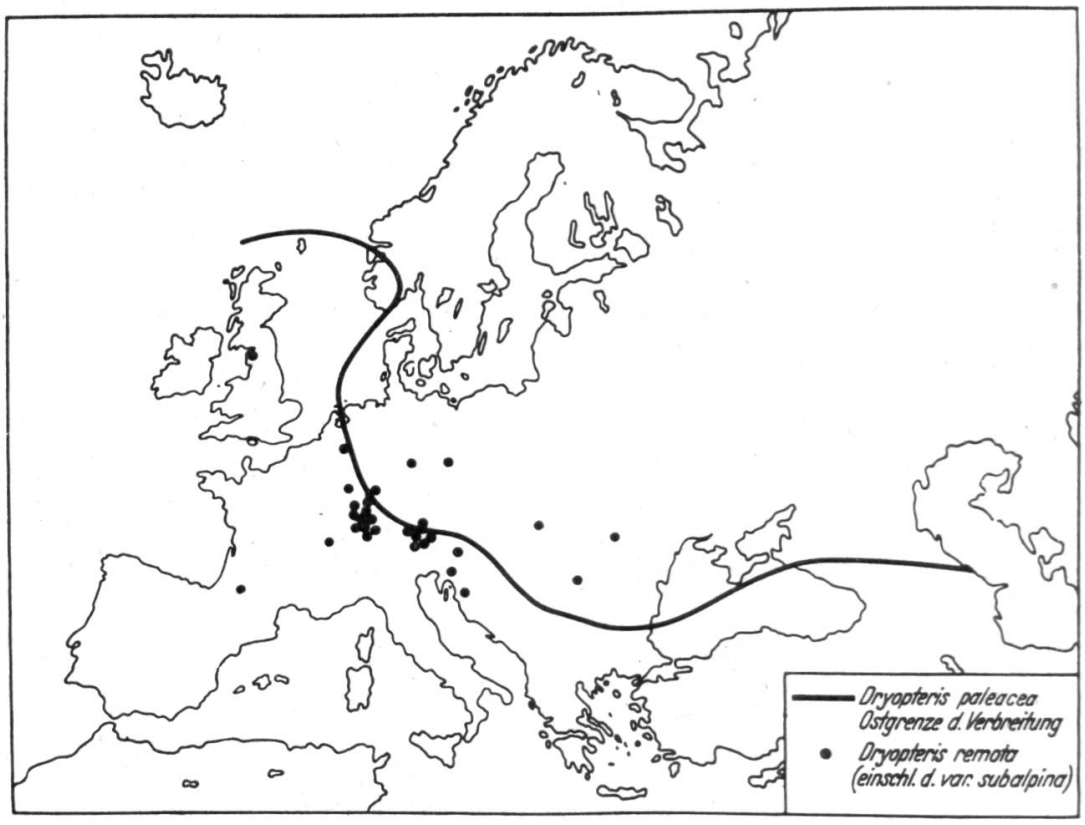

Abb. 21 (aus DOEPP 1939). Ostgrenze der Verbreitung von Dryopteris paleacea (nach WOLF) und Fundorte von Dryopteris × remota (einschließlich der var. subalpina) in Europa. Letztere wurden eingetragen auf Grund der Angaben von CHRIST (1900), DALLA TORRE und v. SARNTHEIM, ASCHERSON-GRAEBNER sowie nach brieflichen Mitteilungen von Herrn OBERHOLZER, Samstagern, und Herrn WALTER, Zabern.

Durch die cytologischen Untersuchungen von MANTON kommt neues Licht in diese kompliziertem Fragen: Die in Windermere gefundene Lastrea remota MOORE weist eine Chromosomenzahl von 164 auf; sie ist also tetraploid. Im Kulturverfahren erwies sie sich als steril. Es kann sich nach Ansicht von MANTON nicht um dieselbe Pflanze handeln wie die kontinentalen, die mit dem Namen Dryopteris × remota bezeichnet werden. Äußerlich ist sie den übrigen Dryopteris × remota-Formen ähnlich. Die von DOEPP 1932 untersuchte Pflanze, die aus dem botanischen Garten in Marburg stammte und in seiner Arbeit als Aspidium remotum AL. BRAUN bezeichnet ist, erwies sich als triploid. Eine von MANTON geprüfte Dryopteris

× remota var. subalpina BORBAS schweizerischer Herkunft erwies sich als apogam und triploid. Mit dieser sind zwei sporadisch in England vorkommende Formen von Dryopteris × remota bezüglich Apogamie und Triploidie identisch, eine in Stansfield in Irland gefundene Dryopteris × remota und die in Loch Lomond wachsende Lastrea Boydii.

Die Tatsache der Triploidie bei Dryopteris × remota aber ließ ihre bisher vermutete Abstammung, nämlich Dryopteris Filix-mas × Dryopteris spinulosa beziehungsweise × Dryopteris dilatata, sehr fraglich erscheinen, da diese mutmaßlichen Eltern nur als tetraploid bekannt waren und deswegen nicht durch einfache Kreuzung einen triploiden Bastard hervorbringen können. Woher käme dann ferner bei der Kreuzung Dryopteris Filix-mas × Dryopteris spinulosa die für Dryopteris × remota habituelle Apogamie?

Da wurde von MANTON im Jahre 1948 zuerst in Jämtland in Schweden und später in Arolla in der Schweiz eine diploide Form von Dryopteris austriaca ssp. dilatata entdeckt mit 41 Gemini in ihren Sporenmutterzellen statt der üblichen 82 (Abb. 22). Seither

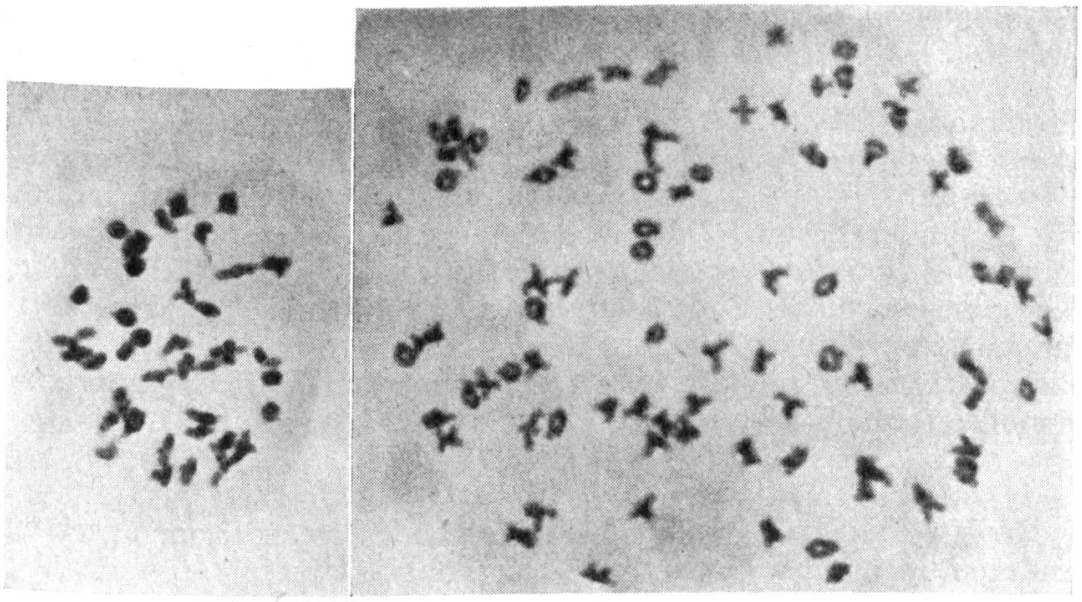

Abb. 22 (aus MANTON). Cytologisches Bild im Diakinesestadium, links diploide Dryopteris dilatata, rechts tetraploide Dryopteris dilatata. Vergr. 1000×.

ist Dryopteris austriaca ssp. dilatata in ihrer diploiden Form auch in England, Nordamerika, Grönland, 1958 von DOEPP im Schwarzwald (Feldberggebiet, in der Nähe der Zastlerhütte) und im Tannenberggebiet (siehe Abschnitt 12) gefunden worden.

Die Entdeckung der diploiden Dryopteris dilatata hat den Anlaß

gegeben, die bis dahin wenig erforschte Dryopteris-austriaca-Gruppe, ssp. dilatata und spinulosa, näher zu untersuchen. 1951 fand ALSTON (zitiert nach WALKER) in Bayern eine triploide Dryopteris dilatata (Kreuzung zwischen diploider und tetraploider Form). WALKER beschreibt 1953 neben tetraploider auch triploide und diploide Dryopteris spinulosa, alle nordamerikanischen Ursprungs. Wie weit das Ausmaß der Bastardierung in der Dryopteris-austriaca-Gruppe am natürlichen Standort ist, bleibt weiterer Forschung vorbehalten. Es gibt auch am Tannenberg Zwischenformen, die dem Systematiker Schwierigkeiten bei der Klassifizierung bereiten. Hieher gehören wohl die Pflanzen, die mit den Namen f. intermedia WARNSTORF und f. medioxima CHRIST bezeichnet werden. Es ist anzunehmen, daß viele der von v. TAVEL innerhalb der Dryopteris-austriaca-Gruppe aufgestellten Formen, die, soweit ich übersehen kann, nicht Allgemeingut der Systematiker geworden sind, sich als Bastarde herausstellen werden.

Die diploide Dryopteris dilatata zeigt engere und ovale Umrisse und eine feinere Fiederung (Abb. 23). Diese Merkmale wurden ab und zu in der ältern englischen Literatur bei Dryopteris dilatata erwähnt, so z. B. von MOORE (1863) in seiner Beschreibung der Dryopteris dilatata var. alpina. Es ist also mehr als wahrscheinlich, daß die 41chromosomige Dryopteris dilatata längst vorhanden, aber cytologisch nicht erkannt war. Es besteht die Möglichkeit, das Problem der Dryopteris × remota auf einem neuen Wege zu lösen. Wenn die diploide Dryopteris dilatata mit diploider Dryopteris Borreri und Dryopteris Filix-mas gekreuzt werden kann, so müßte ein triploider Bastard entstehen, der apogam oder nicht apogam sein kann, aber die Charaktere von Dryopteris × remota besitzt. Die Kreuzungsversuche sind bereits angelegt worden. Es wird aber etliche Jahre dauern, bis die Entscheidung getroffen werden kann. Bisher kann nur mit Sicherheit gesagt werden, daß Dryopteris × remota «triploid and certainly hybrid» ist (MANTON).

ROTHMALER (1945) unterscheidet folgende Bastardformen (neben anderen, in unserer Gegend nicht vorkommenden):

1. Dryopteris paleacea × Dryopteris spinulosa s. str. = Dryopteris × Doeppii ROTHMALER nov. hybr.
2. Dryopteris paleacea × Dryopteris dilatata = Dryopteris × Woynarii ROTHMALER nov. hybr.
3. Dryopteris Filix-mas × Dryopteris spinulosa = Dryopteris × remota (AL. BR.) DRUCE.
4. Dryopteris Filix-mas × Dryopteris dilatata = Dryopteris × subaustriaca ROTHMALER nom. nov. = Aspidium remotum var. subalpinum BORBAS.

Abb. 23 (aus MANTON). Wedel der diploiden Dryopteris dilatata aus Jämtland. $^1/_2$ nat. Größe.

Die einzelnen Bastarde werden von ROTHMALER wie folgt charakterisiert:

1. Dryopteris × Doeppii ist durch die nicht dreieckige, sondern längliche Spreite und durch die weit abgerückten untern Fiedern sofort als Spinulosa-Kreuzung zu erkennen. Die starke Bekleidung mit vor allem dunklen und langen Spreuschuppen sowie die geringe Teilung der mit breitem Grund sitzenden Fiederchen weisen auf Dryopteris paleacea als Vater hin.
2. Dryopteris × Woynarii ist häufig anzutreffen. Dieser Bastard ist vom vorigen durch die fast dreieckige Spreite mit nicht abgerückten untersten Fiedern als Austriaca-dilatata-Bastard leicht zu erkennen. Der Einfluß von Dryopteris paleacea macht sich durch noch stärkere Spreuschuppigkeit, als Dryopteris austriaca ohnehin aufzuweisen hat, und die mit breitem Grund sitzenden Fiederchen bemerkbar.
   Von den parallelen Bastarden mit Dryopteris Filix-mas unterscheiden sich die aus der Kreuzung mit Dryopteris paleacea hervorgegangenen vor allem durch den Reichtum an Spreuschuppen, durch deren haarförmige Gestalt und dunkle Farbe, durch die mit breiterer Basis sitzenden Fiederchen und die festere Konsistenz des Laubes.
3. Dryopteris × remota AL. BRAUN ist auffallend nicht nur durch die abgerückten untersten Fiedern, sondern auch vor allem durch die ganz geringe Bekleidung von ganz bleichen Spreuschuppen. Die echte Dryopteris × remota AL. BRAUN tritt immer nur vereinzelt und sehr selten auf.
4. Dryopteris × subaustriaca hat eine dreieckige Spreite und geringere Spreuschuppigkeit als Dryopteris × Woynarii.
   Soweit die Ausführungen von ROTHMALER.

Ob nun diese an sich klare und einleuchtende Einteilung von ROTHMALER bezüglich Ziffern 3 und 4 zukünftig in cytologischer Hinsicht bestätigt werde, bleibt abzuwarten.

In diesem Zusammenhange muß erwähnt werden, daß FOMIN (1911) drei Formen von Dryopteris-austriaca × Dryopteris-paleacea-Kreuzungen beschreibt:

a) Dryopteris dilatata × Dryopteris paleacea, die identisch mit einer von CHRIST im Schwarzwald gefundenen Pflanze sei,
b) Dryopteris dilatata × Dryopteris paleacea f. rubiginosa,
c) Dryopteris perdilatata × Dryopertis paleacea.

Bei allen drei Formen hat FOMIN fehlgeschlagene Sporen gefunden. Nachuntersuchungen durch DOEPP haben jedoch ergeben, daß die Sporen zum Teil keimfähig sind und apogame Prothallien aus ihnen entstehen. Es ist anzunehmen, daß die von FOMIN beschriebenen Bastarde zu Dryopteris × Woynarii ROTHMALER gehören.

Die heutige Auffassung, die zwar nicht von allen Farncytologen geteilt wird, geht dahin, daß man unter Dryopteris × remota die Bastarde zwischen den beiden Unterarten dilatata und spinulosa von Dryopteris austriaca einerseits und Dryopteris Borreri anderseits versteht, im Gegensatz zu Aspidium remotum AL. BRAUN, bei dem immer Dryopteris Filix-mas als die eine Elternpflanze angesehen wurde. Es ist anzunehmen, daß zu AL. BRAUN's Zeiten Dryopteris Borreri nicht als eigene Species angesehen, sondern in die Dryopteris-Filix-mas-Gruppe inbegriffen wurde. In diesem Sinne ist die Bezeichnung Dryopteris Filix-mas × Dryopteris spinulosa gerechtfertigt.

Die vielen Dryopteris × remota-Stöcke im Brudertobel, im Tonisbergwald, im Gschwendwald und im Grütterwasen müssen nach der Beschreibung ROTHMALER's zum Teil der Dryopteris × Doeppii, zum Teil aber der Dryopteris × Woynarii zugestellt werden.

Daß Dryopteris Borreri der eine Elter von Dryopteris × remota vom Tannenberg ist, kann aus zwei Gründen geschlossen werden: 1. wegen des äußeren Aussehens und 2. wegen der Apogamie, die von DOEPP (briefliche Mitteilung) an Exemplaren von der Tannenberggegend festgestellt wurde. Sie können nicht zu 3. in der Aufstellung ROTHMALER's, also nicht zu Aspidium remotum AL. BRAUN gehören, da sie stark spreuschuppig und im Gesamtumriß stets breiter als die Braunsche Pflanze sind; zudem lassen sie sich durch Sporen leicht vermehren.

In der Form ist Dryopteris × remota des Tannenbergs ziemlich variabel. Sowohl die Höhe der einzelnen Pflanzen als auch der Abstand der untern Fiedern, ferner die Form und Teilung der Fiederchen sind verschieden. Aber zwei Merkmale weisen alle auf: einmal die Anordnung der Sekundärsegmente. Sie sind in der untern Hälfte des Blattes deutlich anadrom (wie dies von LUERSSEN für Aspidium remotum AL. BRAUN beschrieben wurde), in der obern Hälfte gegenständig bis katadrom. Das zweite Merkmal ist die Schwarzfärbung an der Basis der Primärsegmente, die sich häufig bis in den medianen Fiedernnerv, oft auch in die Mittelnerven der rachisnahen Fiederchen fortsetzt. Diese Pigmentierung schließt Dryopteris Filix-mas als Elternpflanze aus. Die Identifizierung von Dryopteris × remota bereitet oft Schwierigkeiten in jenen Fällen, bei welchen die Merkmale der mütterlichen Elternpflanze (Dryopteris spinulosa beziehungsweise dilatata) überwiegen.

Am 24. September 1959 fand ich im nördlich gelegenen Teil des Grütterwasen – endlich – die lang gesuchte echte Dryopteris Borreri var. disjuncta FOMIN. Sie weist folgende typische Borrerimerkmale auf:

dichtstehende, haarartig zugespitzte braunschwarze Spreuschuppen an Stiel und Rachis; länglich-lanzettliche, an der Oberseite glänzende Spreite; lineal-lanzettliche, langzugespitzte, gerade,

stellenweise etwas sichelförmig nach oben gebogene, rechtwinklig abstehende, unten gegenständige, oben fast gegenständige Segmente erster Ordnung; schwarze Flecken am Grunde der Sekundärrachis; schräg gestutzte Segmente zweiter Ordnung mit fast ganz glatten Seitenrändern und kaum gezähntem Apex; klarer, einfacher Aufbau der gut durchscheinenden Fiederchennerven, deren oberer Gabelast mit dem Fiederchenmediannerv parallel verläuft (siehe Abschnitt 6); typisch in zwei Teile zerrissene Indusien. Einschränkend muß gesagt werden, daß die Indusien und die Blattspreite nicht ganz so dick lederig sind wie bei ganz guter Dryopteris Borreri. Auf diesen Unterschied hat auch REICHLING 1955 bei der in Luxemburg gefundenen Dryopteris Borreri hingewiesen. Auf die Bodenverhältnisse, die dicht neben der neu gefundenen Pflanze untersucht wurden, ist im Abschnitt 9 hingewiesen worden. In der Umgebung fanden sich folgende Moose und Blütenpflanzen: Thuidium tamariscinum, Eurhynchium striatum, Atrichum undulatum, Mnium affine; V. Myrtillus, Rubus, Fragaria, Galium rotundifolium, Epilobium montanum, Lysimachia nemorum, Oxalis, Carex silvatica, Carex maxima, Brachypodium silvaticum, Agrostis capillaris, ferner Lonicera nigra und xylosteum, Fichten-, Buchen- und Tannenkeimlinge. Die Farne sind vertreten durch Dryopteris Filix-mas, Dryopteris austriaca ssp. spinulosa und dilaata, Dryopteris oreopteris, Dryopteris × Tavelii, Dryopteris Borreri var. pseudodisjuncta, Phegopteris polypodioides, Athyrium und Blechnum spicant.

Im Grütterwasen ist somit alles vorhanden, die Gegenwart der Bastarde Dryopteris × Tavelii und Dryopteris × remota zu erklären, nämlich:

1. Dryopteris Filix-mas und Dryopteris Borreri, die beiden Eltern von Dryopteris × Tavelii.
2. Dryopteris austriaca ssp. spinulosa und dilatata und Dryopteris Borreri, die beiden Eltern von Dryopteris × remota (Abb. 24).

Im Grütterwasen ist Dryopteris spinulosa dem Dryopteris-Borreri-Stock nah angelehnt, so daß die Wedel ineinander übergreifen. 5 m von diesen beiden Elternpflanzen entfernt steht Dryopteris × remota (Abb. 25). Diese Dryopteris × remota ist insofern von besonderem Interesse, als sie im Habitus der Dryopteris Borreri sehr nahe kommt, im Gegensatz zu andern Dryopteris × remota-Exemplaren, die mehr Dryopteris-austriaca-Merkmale zeigen. Zwei etwas weiter entfernte (an der Grenze zwischen Kreßbrunnen/Grütterwasen, 1958 entdeckte) sehr eindrucksvolle Dryopteris × remota-Stöcke weisen die Besonderheit auf, daß ihre Sporen wesentlich weniger fertil sind als die vom Brudertobel. In einer brieflichen Mitteilung äußert sich DOEPP, welcher eine der Pflanzen in Kultur

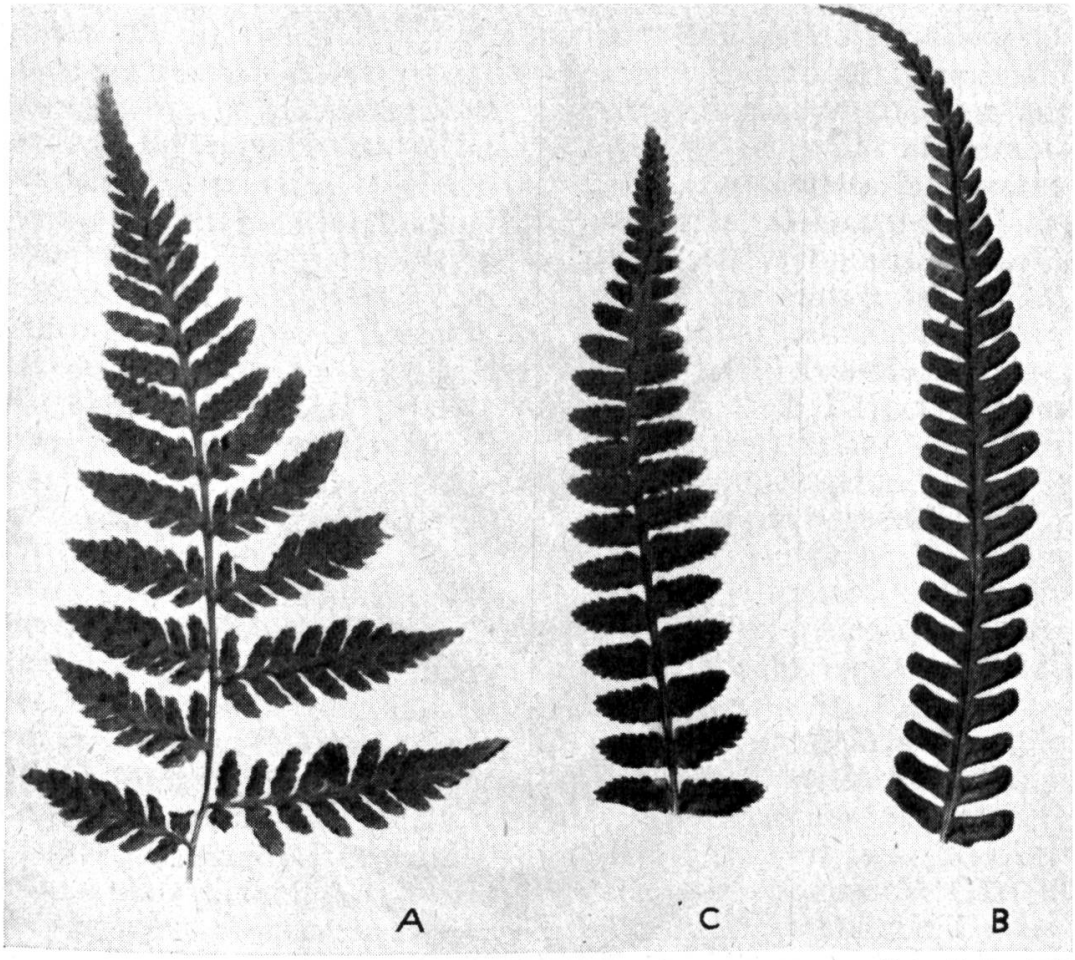

Foto: O. Zumbühl

Abb. 24
A unterste Fieder von Dryopteris spinulosa;
B Fieder aus der Blattmitte von Dryopteris Borreri var. disjuncta;
C Fieder aus der Blattmitte von Dryopteris × remota. Einzelfieder von Abb. 25. $^4/_5$ nat. Größe. Grütterwasen 1959.

genommen hat, wie folgt: «Während sonst die Dryopteris × remota-Sporen zu einem hohen Prozentsatz (bis zu 81 %) keimten, hatte ich hierbei in der einen Schale nur 6,5 %, in der andern nur 9,1 % Keimlinge.» Die beiden Stöcke im Kreßbrunnen sind triploid und weisen interessanterweise Restitutionskerne vom Typus II auf (MANTON, briefliche Mitteilung).

Die im binokularen Mikroskop so eindrucksvolle Ausschleuderung der Sporen aus den Sporangien ist bei Dryopteris × remota – ohne diese Beobachtung als Kriterium für Bastarde bezeichnen zu wollen – weniger intensiv als bei normalen, nicht hybriden Farnarten, bei welchen die Sporangien fast gleichzeitig an allen Ecken und Enden aufreißen und ein stupendes Trommelfeuer verursachen.

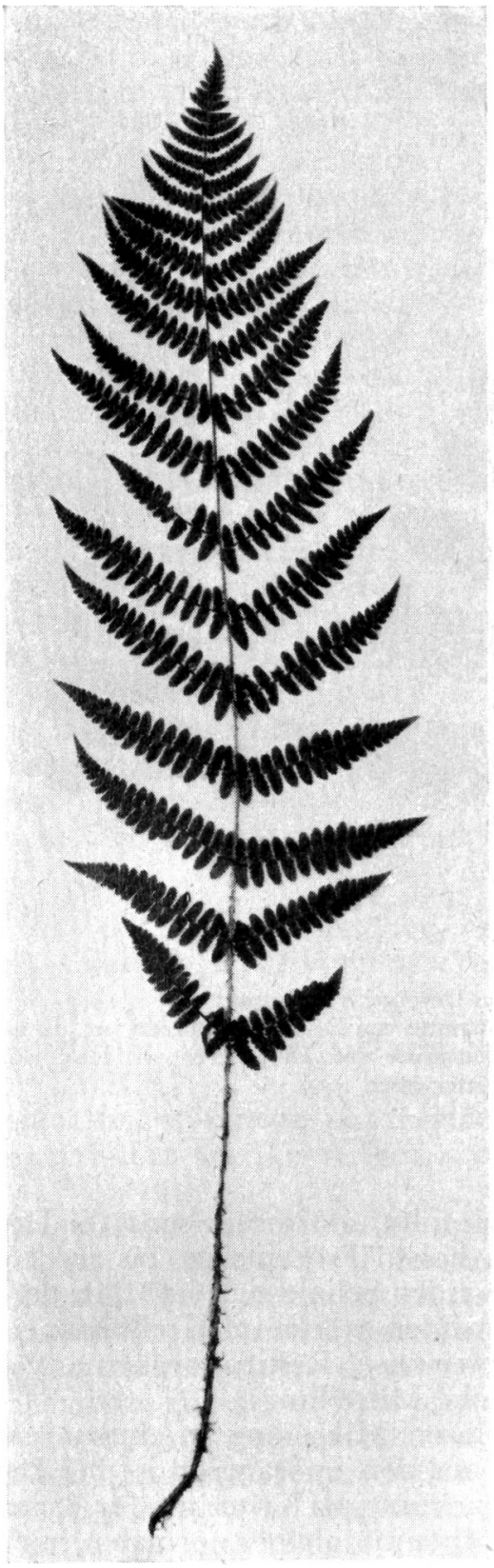

Foto: O. Zumbühl

Abb. 25. Dryopteris × remota. Oberer Grütterwasen 1959. $^1/_5$ nat. Größe.

Ob nun diese einzig festgestellte Dryopteris Borreri im Grütterwasen alle die vielen Dryopteris × remota-Stöcke und vor allem die sehr zahlreichen Stöcke von Dryopteris × Tavelii in Gaiserwald hervorgebracht hatte oder ob der oben diskutierte Sporenanflug aus andern Borrerigebieten (siehe Abschnitt 13) ebenfalls mitverantwortlich zu machen sei, kann ich nicht entscheiden. LAWALREE weist ebenfalls auf die zahlenmäßige Diskrepanz zwischen dem Vorkommen von Dryopteris Borreri einerseits und Dryopteris × Tavelii anderseits in Belgien und Luxemburg hin. Die einzige in Belgien gefundene Dryopteris Borreri (Abbaye d'Aulne) befindet sich etwa 100 m von einer größeren Dryopteris × Tavelii-Kolonie entfernt. Auch in Oberbayern, wo FREIBERG (zitiert nach LAWALREE) an verschiedenen Orten Dryopteris × Tavelii festgestellt hat, wurde im fraglichen Gebiet nur ein Dryopteris-Borreri-Stock gefunden.*

Ein weiterer interessanter Fund erfolgte am 24. September 1959 im Schnattöbeli. Es konnten dort sieben in mittlerer Hanglage stehende Prachtexemplare von Dryopteris × remota festgestellt werden. Der Habitus eines dieser Stöcke (Nr. III) schien von vorneherein etwas Besonderes zu sein und drängte den Gedanken auf, daß es sich um Dryopteris × remota im Sinne von AL. BRAUN, also um Dryopteris Filix-mas × Dryopteris spinulosa, handeln könnte, mit dem Unterschied allerdings, daß die Segmente zweiter Ordnung tiefer eingeschnitten sind, als es die Abbildung der Braunschen Pflanze im Handbuch von LUERSSEN zeigt. Es wird zwar dort erwähnt, daß die von AL. BRAUN in verschiedene botanische Gärten verpflanzten Stöcke in den folgenden Jahren erhebliche Unterschiede nicht nur bezüglich Blattlänge und Blattbreite, Stiellänge und Stieldicke, Abstand der untern Fiedern, sondern auch in der Aufteilung der Fiederchen aufwiesen. Das Blatt vom Schnattöbeli weist eine Gesamtlänge von 103 cm auf, wovon 67 cm auf die Spreite, 36 cm auf den Stiel entfallen. Die größte Breite beträgt nur 19 cm, im Bereich des untersten Primärsegmentes 13 cm. Die untersten Fiedern sind sehr remot, die Abstände betragen 9 cm, 7 cm und 5 cm. Äußerlich gleicht dieser Stock der Windermere-Pflanze, stimmt aber mit letzterer cytologisch nicht überein (MANTON, briefliche Mitteilung).

Schließlich entdeckte ich am 16. Juli 1960 im untern Teil des Grütterwasen die bisher schönste, aus 25 Stöcken bestehende Kolonie von Dryopteris × remota und mittendrin eine prachtvolle Dryopteris Borreri var. disjuncta FOMIN mit allen typischen Merkmalen. Viele dieser Stöcke weisen bis 105 cm lange, eher schmale Blätter auf wie jene vom Schnattöbeli (Nr. III), mit auseinander gerückten Fiedern, so daß erneut der Gedanke an die Braunsche Pflanze auf-

* Im Verlaufe des Sommers 1961 konnten weitere 5 Stöcke von Dryopteris Borreri NEWMAN var. disjuncta FOMIN im Tannenberggebiet festgestellt werden.

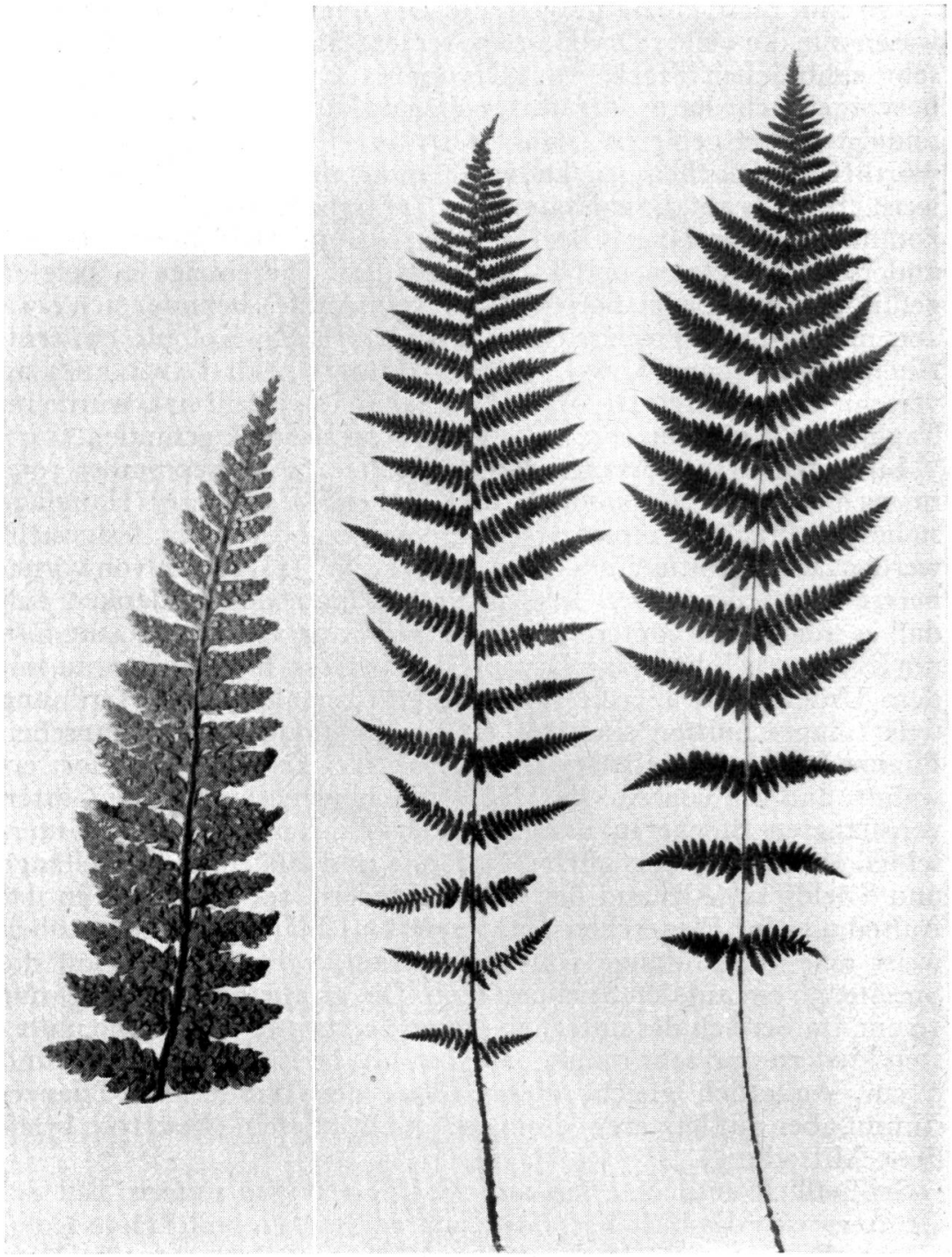

Foto: O. Zumbühl

Abb. 26. Unterer Grütterwasen 1960.
Links: Primärsegment ($^4/_5$ nat. Größe) aus der Blattmitte von unten gesehen. Schwarzfärbung der Fiedernrachis bis über die Mitte hinaus.
Mitte: Blatt von Dryopteris × remota mit mehr wechselständigen Fiedern.
Rechts: Blatt von Dryopteris × remota mit gegenständigen Fiedern. $^1/_6$ nat. Größe.

tauchte. Aber – und das ist wohl entscheidend, daß es sich nicht um Dryopteris Filix-mas × Dryopteris spinulosa handeln kann – die Fiedern weisen nicht nur schwarze Flecken an der Basis der Fiedernrachis, sondern Schwarzfärbung der Fiedernrachis bis zur Mitte und darüber hinaus auf (Abb. 26). Die Sporen dieser Pflanzen vom untern Grütterwasen sind zum Teil gut, zum Teil fehlgeschlagen.

Ob Dryopteris Borreri var. pseudodisjuncta v. TAVEL, die am Tannenberg an allen mir bekannten Standorten von Dryopteris × remota mehr oder weniger nahe anzutreffen ist, als Remota-Elter in Frage komme, ist noch nicht endgültig entschieden. Die Möglichkeit dieser Annahme ist nicht von vorneherein abzulehnen, da eine Pseudodisjuncta-Pflanze vom Grütterwasen von DOEPP als apogam befunden wurde (briefliche Mitteilung). Sie stimmt also bezüglich Fortpflanzung mit Dryopteris Borreri var. disjuncta überein. Vielleicht ist sie überhaupt die an veränderte Umweltsfaktoren angepaßte Dryopteris Borreri mit schwachen Indusien, die aber in einzelnen Jahren doch auch in ziemlich kräftiger Ausbildung angetroffen werden. Jedenfalls ist die var. pseudodisjuncta in ihrem Habitus von Dryopteris × Tavelii ROTHMALER so verschieden, daß man ihr bis zur endgültigen Abklärung dieser Frage durch Kreuzungsversuche den ihr von v. TAVEL zugeschriebenen Rang einer Annäherungsform an Dryopteris Borreri zugestehen muß.* Eine kurze Beschreibung der var. pseudodisjuncta vom Tannenberg möge hier folgen:

Stattliche, bis 1,2 m Höhe erreichende Pflanze; Stiellänge $^1/_4$ bis $^1/_6$ der aus der Mitte nach oben und unten verschmälerten, selten annähernd dreieckigen Spreite. Fiedern bis 15 cm lang, gleichhälftig, allmählich in eine scharfe Spitze auslaufend (Abb. 27), Fiederchen wechselnd stark disjunct, das rachisnahe Paar wenig oder nicht länger als die folgenden, mit ihrer ganzen Basisbreite der Fiedernrachis aufsitzend, mit Ausnahme des rachisnahen Paares, nach der Spitze hin sich verjüngend, so daß zwischen den einzelnen Abschnitten ein V-förmiger Zwischenraum entsteht (Abb. 28). Seitenränder fast ganzrandig, unmerklich gekerbt, der abgerundete bis selten gestutzte Apex wenig tief gezahnt, am untern rachisnahen Fiederchen nur angedeutetes Öhrchen. Nervatur gut durchscheinend, Seitenäste der Fiederchenmediannerven einfach gegabelt. Oberseite lebhaft grün, glänzend, mit kommaartigen Vertiefungen, Unterseite graugrün. Sori meistens groß, auf gut entwickelten Pflanzen sich berührend. Indusien untergreifend, bei der Sporenreife

* Während der Drucklegung konnte diese Auffassung noch cytologisch bestätigt werden. Dryopteris Borreri var. pseudodisjuncta v. TAVEL vom Grütterwasen hat sich als triploid (123 Chromosomen) erwiesen (DOEPP, briefliche Mitteilung, Mai 1961). Sie kommt demnach als Elter unserer triploiden Dryopteris × remota am Tannenberg nicht in Betracht. Sie kann jetzt aber nicht nur durch das äußere Aussehen, sondern auch cytologisch von Dryopteris × Tavelii ROTHMALER unterschieden werden.

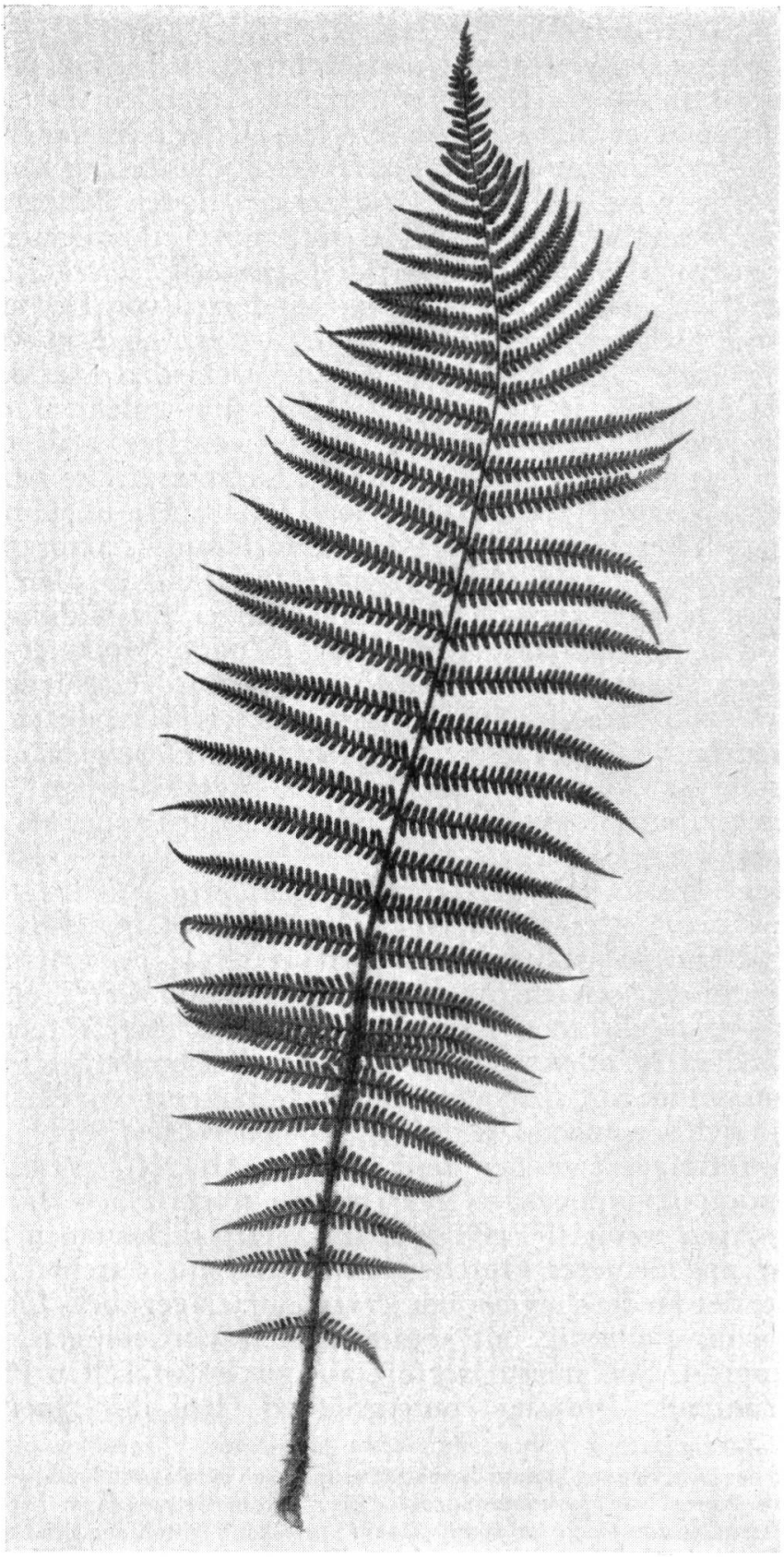

Foto: O. Zumbühl

Abb. 27. Dryopteris Borreri var. pseudodisjuncta v. TAVEL, Grütterwasen. $^1/_6$ nat. Größe.

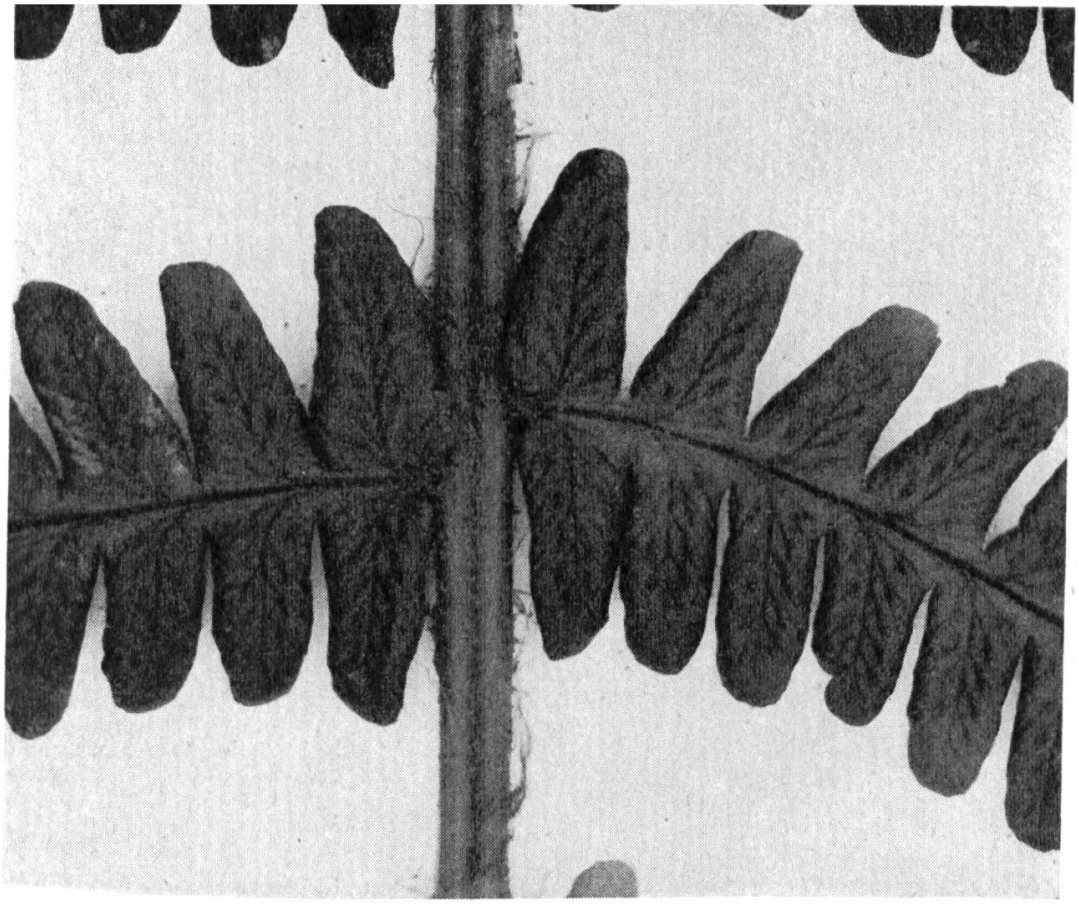

Foto: O. Zumbühl

Abb. 28. Dryopteris Borreri var. pseudodisjuncta v. TAVEL, Grütterwasen. V-förmige Zwischenräume zwischen den Fiederchen. Vergr. 3×.

schrumpfend und unansehnlich werdend (Abb. 29). Spreuschuppenbekleidung immer sehr dicht wie bei Dryopteris Borreri, dichter als bei Dryopteris × Tavelii, in der Hauptsache abstehende, schmale bis haarförmige, am Grunde oft braunschwarz gefärbte, wenig glänzende Schuppen. An der Unterseite der Segmente zweiter Ordnung bis 1 cm lange, feinste, blasse, an der Spitze oft geknäuelte Haare (Abb. 30). Schwarze Flecken an der Fiedernbasis markant, Fortsetzung des Pigments oft in die Fiedernrachis und den Mediannerv der Fiederchen. In voll entwickeltem Zustand ist dieser Farn sehr eindrucksvoll und von den übrigen Wurmfarnen unschwer zu unterscheiden. Bastarde zwischen Dryopteris Filix-mas und pseudodisjuncta kommen vor.

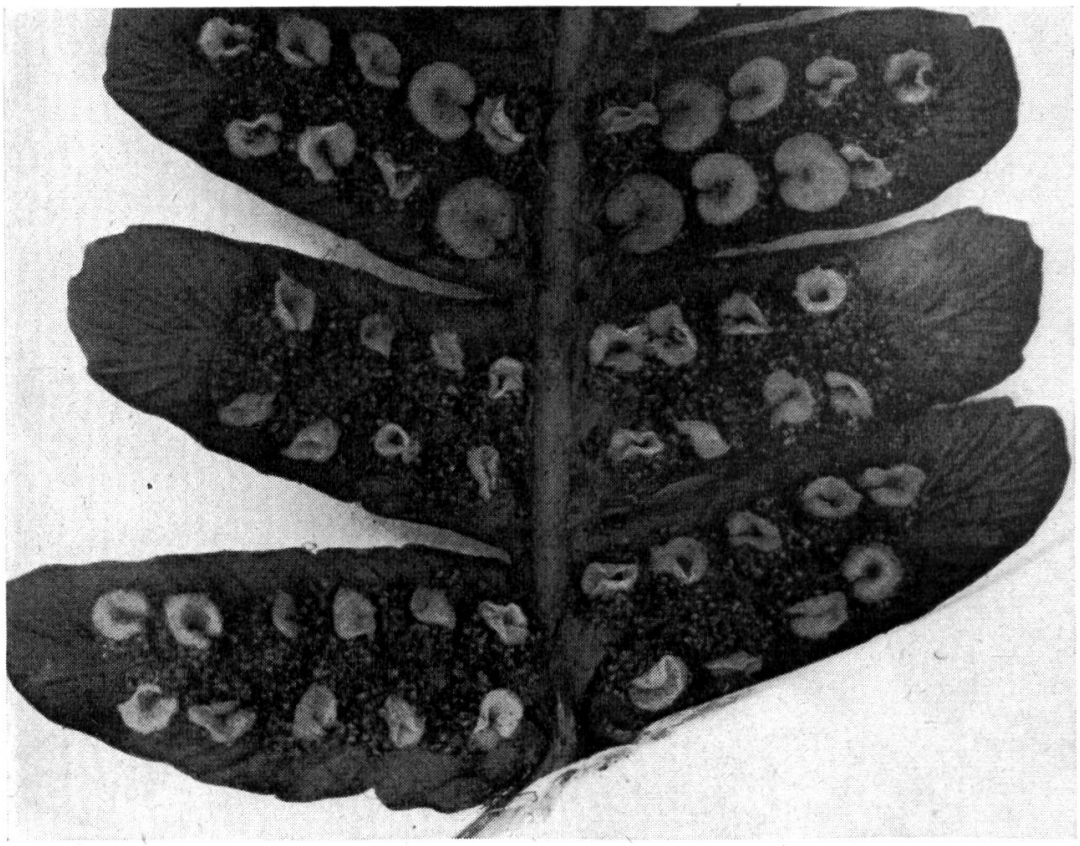

Foto: O. Zumbühl

Abb. 29. Dryopteris Borreri var. pseudodisjuncta v. TAVEL, Grütterwasen. Einzelne gut erhaltene, nicht eingerissene neben geschrumpften, hinfälligen Indusien. Vergr. ungefähr 5×.

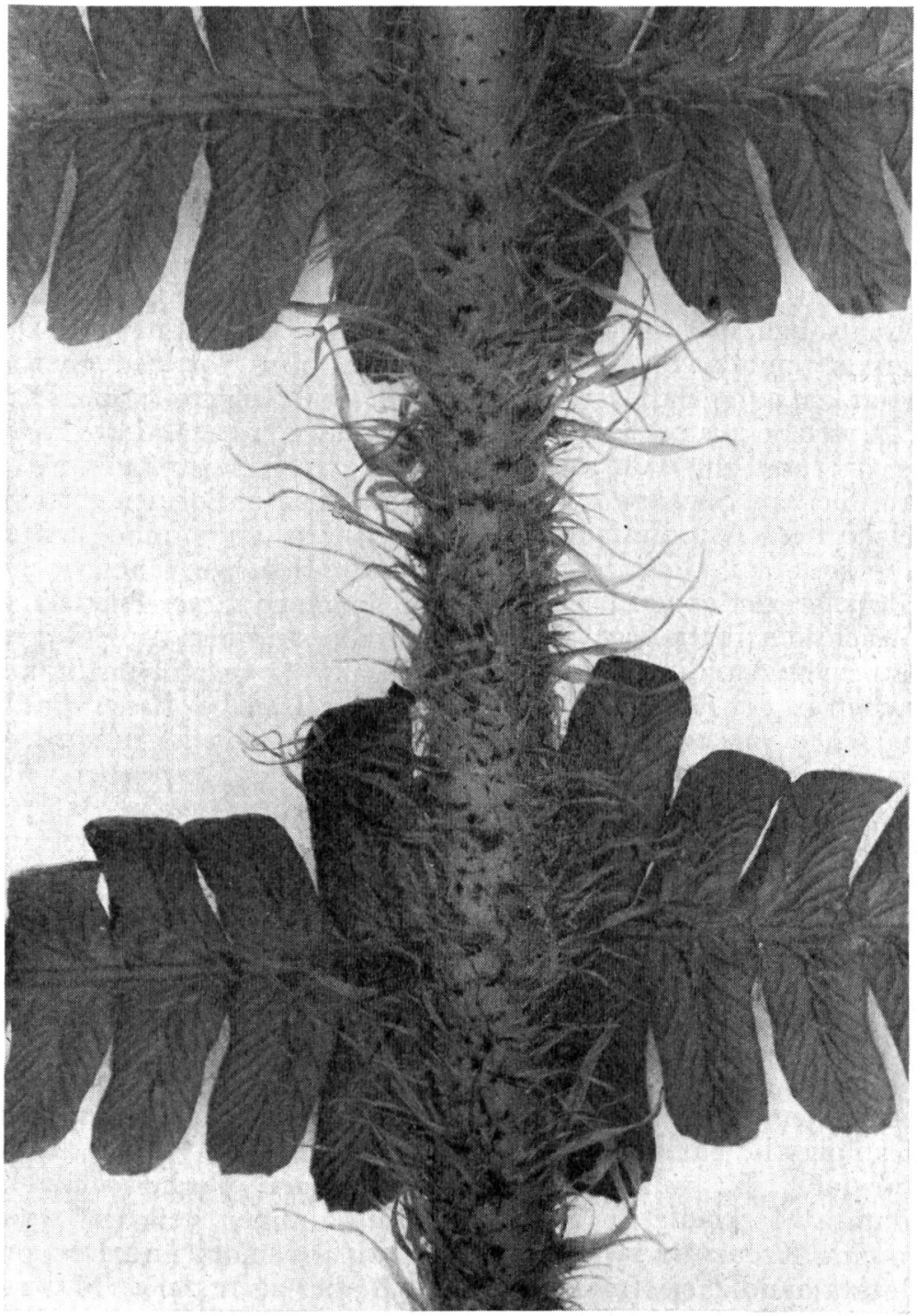

Foto: O. Zumbühl

Abb. 30. Dryopteris Borreri var. pseudodisjuncta v. TAVEL, Grütterwasen. Schmale, zum Teil haarförmige Spreuschuppen. Vergr. 3×.

15. Schlußbetrachtung

Das Tannenberggebiet schien anfänglich im Vergleich mit den bekannt guten Farngebieten der Schweiz farnarm und eintönig zu sein. Im Verlauf der Jahre erwies sich die Durchforschung der Gegend wider Erwarten als lohnenswert. Die Dryopteris × remota-Funde haben bei den Farncytologen großes Interesse gefunden. Soweit bis jetzt ein Urteil möglich ist, handelt es sich bei Dryopteris × remota vom Brudertobel um die apogame und triploide kontinentale Form, wie sie von DOEPP und MANTON beschrieben wurde. Im Schnattöbeli und im untern Grütterwasen liegt hingegen Dryopteris × remota von ungewöhnlichem Habitus vor. Sie legen den Gedanken nahe, daß Dryopteris × remota eine unstabile Species darstellt, welche aus noch unbekannten Gründen* abgeänderte Formen hervorbringt, die dann vermöge der apogamen Fortpflanzung konstant bleiben. So wäre es wohl möglich, daß u. a. Formen entstehen, welche dem Aspidium remotum AL. BRAUN zum mindesten sehr nahe kommen. Diese Vermutung drängte sich, wie schon oben erwähnt, bei der ersten Begegnung mit einzelnen dieser Pflanzen auf. Hinsichtlich ihrer vegetativen Merkmale stimmen fünf Originalblätter von Aspidium remotum AL. BRAUN** (sowohl vom Standort Aachen in der Rheinprovinz als auch Gerolsau bei Baden-Baden), abgesehen von geringerer Spreuschuppigkeit, mit der in vorliegender Arbeit behandelten Dryopteris × remota des Tannenbergs überein. Einzig die von früheren Autoren gemachte Angabe, daß Aspidium remotum AL. BRAUN völlig steril sei, hält von der Identifikation der Braunschen mit der Tannenberg-Remota ab. Nach den bisherigen Ergebnissen kommt Dryopteris × remota vom Kreßbrunnen bezüglich Sterilität dem Aspidium remotum AL. BRAUN am nächsten.

Es ist auch nicht ausgeschlossen, daß Dryopteris × remota sich wieder mit einer verwandten sexuellen Art kreuzt. Cytologisch müßte aus einer derartigen Kreuzung ein tetra- oder pentaploider Bastard entstehen. Die Erkennung eines solchen Mischlings ist ohne karyologische Kontrolle wohl kaum möglich. Eine Pflanze aus dem Murgtal z. B., welche am Standort wegen Vorherrschens der Dilatata-Merkmale die Vermutung aufkommen ließ, daß es sich um eine Kreuzung zwischen Dryopteris × remota und Dryopteris dilatata handle, erwies sich cytologisch aber als triploid (MANTON). Schon 1935 versuchte DOEPP die experimentelle Kreuzung zwischen Dryopteris × remota und Dryopteris dilatata. Die Sterblichkeits-

* Aus Sporen vom Typus I mit Chromosomenelimination bei der Bildung der Restitutionskerne oder aus hypoploiden Sporen vom Typus II entstandene Pflanzen? (Siehe Abschnitt 5)

** Diese Blätter wurden mir vom Institut für spezielle Botanik der ETH Zürich zur Verfügung gestellt, wofür ich den Herren Dres. Heß und Landolt bestens danke.

zahl der erhaltenen Prothallien war aber sehr hoch, die Entwicklung der Sporophyten sehr verlangsamt. Auf die Dauer waren diese Bastarde nicht lebensfähig, Sporangien wurden keine gebildet. An Wurzelspitzen vorgenommene Chromosomenzählungen ergaben etwa 210 Chromosomen.

Die diploide Dryopteris dilatata ist offenbar weiter verbreitet, als man bisher angenommen hat. Auch große Formen können diploid sein, so z. B. eine Kolonie von Dryopteris dilatata var. alpina MOORE im Hohenfirstwald, deren Blätter an Größe und Ausbildung der best entwickelten tetraploiden Form keineswegs nachstehen. Bis jetzt ist zur sicheren Diagnose die cytologische Kontrolle nicht zu umgehen. Immerhin lassen gewisse Merkmale, wie ovaler Blattumriß, feinere Teilung der Fiederchen, Art der Beschuppung, oft auch hellere Blattfärbung, die diploide Dryopteris dilatata schon am Standort zum mindesten vermuten. Es bleibt die Aufgabe, am Tannenberg nach der triploiden Dryopteris dilatata und der diploiden und triploiden Dryopteris spinulosa zu suchen und allfällige makroskopische Unterscheidungsmerkmale festzulegen.

Die Nähe des erforschten Gebietes ermöglicht dem Verfasser eine häufige Kontrolle der verschiedenen Fundstellen. Die einzelnen Stöcke werden so zu guten alten Bekannten. Man sieht sie im Frühjahr beim Entrollen; man sieht sie zur Zeit der Sporenreife, wenn uns der Wald schützt «vor des Hundsgestirnes Wut»; man sieht sie im Spätherbst, wenn durch schon leichten Frost die Athyrien braun am Boden liegen, Dryopteris Filix-mas welk und Dryopteris austriaca gespenstisch blaß geworden sind, während Dryopteris Borreri, Dryopteris Borreri var. pseudodisjuncta und Dryopteris × remota noch kaum etwas von ihrem lebhaften Grün eingebüßt haben.

Es war dem Verfasser von vorneherein klar, daß eine Gesamtdarstellung von Dryopteris Borreri und ihres Verwandtschaftskreises durch einen Nichtbotaniker ein gewagtes Unternehmen sei. Man ist gar sehr auf die Untersuchungen anderer und auf die in der Literatur selten und verstreut zu findenden Veröffentlichungen angewiesen. Man durfte sich nicht verdrießen lassen, Horazens Beispiel zu folgen, und mußte «nach Weise und Art der Biene vom Matinusberg, die in sehr viel Arbeit die süßen Thymianblüten absucht, als kleiner Mann sein mühevolles Werk gestalten» (Übersetzung von KRANZ).

16. Zusammenfassung

Es werden Dryopteris Filix-mas SCHOTT, Dryopteris abbreviata NEWMAN und Dryopteris Borreri NEWMAN, die Bastarde Dryopteris Filix-mas × Dryopteris Borreri und Dryopteris austriaca × Dryopteris Borreri anhand der Arbeiten von DOEPP, LAWALREE, MANTON, REICHLING und ROTHMALER beschrieben sowie die cyto-

logischen Vorgänge bei obligater Apogamie nach DOEPP, die cytologischen Ergebnisse bei der Dryopteris-Filix-mas-Gruppe nach MANTON dargestellt. Anschließend werden die eigenen Farnfunde am nordwestlich der Stadt St.Gallen gelegenen Tannenberg mitgeteilt, wobei die neu für diese Gegend festgestellten Farne, wie Dryopteris × Tavelii ROTHMALER, Dryopteris Borreri var. pseudodisjuncta v. TAVEL, Dryopteris × remota, Dryopteris Borreri NEWMAN und die diploide Dryopteris dilatata, besondere Erwähnung finden.

Summary

A description is given of Dryopteris Filix-mas SCHOTT, Dryopteris abbreviata NEWMAN and Dryopteris Borreri NEWMAN, also the hybrids Dryopteris Filix-mas × Dryopteris Borreri and Dryopteris austriaca × Dryopteris Borreri, based on the works of DOEPP, LAWALREE, MANTON, REICHLING and ROTHMALER, together with the cytological processes in the case of obligate apogamy according to DOEPP, and the cytological results within the Dryopteris-Filix-mas-groupe according to MANTON. Then the author's own finds of ferns on the Tannenberg north-west of St.Gall are communicated; in this connection special attention is paid to the ferns that have been identified for the first time in this district, such as Dryopteris × Tavelii ROTHMALER, Dryopteris Borreri var. pseudodisjuncta v. TAVEL, Dryopteris × remota, Dryopteris Borreri NEWMAN and the diploid Dryopteris dilatata.

Adresse des Verfassers:

Dufourstraße 118
St.Gallen

ANHANG

Es sei hier die Synonymaliste nach ROTHMALER aufgeführt, um dem Leser zu zeigen, unter wie vielen Namen Dryopteris Borreri in der Literatur zu finden ist und wie schwierig es ist, eine an sich gut charakterisierte Farnspecies unter ein Indusium zu bringen!

Dryopteris paleacea (SW)

HANDEL-MAZZETTI 1908, C. CHRISTENSEN 1911, ROBINS. 1912

Aspidium paleaceum SW. 1806, DON 1825
Aspidium distans VIV. 1825
Aspidium Wallichianum SPR. 1827
Aspidium Donianum SPR. 1827, nomen Wallichianum ob A. Wallichii mutatum
Aspidium patentissimum WALL. 1828
Aspidium Blackwellianum TEN. 1830
Nephrodium affine LOWE 1834 non al.
Lastrea patentissima PRESL 1836
Aspidium parallelogrammun KZE. 1839
Aspidium crinitum MART. et GAL. 1842 non al.
Lastrea parallelogramma LIEBM. 1849
Dichasium parallelogrammum FEE 1850–1852
Dichasium patentissimum FEE 1850–1852
Lastrea Filix-mas var. cristata MOORE et HOULST. 1851
Lastrea Filix-mas var. paleacea MOORE 1853
Lastrea truncata BRACKENRIDGE 1854
Dryopteris Borreri NEWMAN 1854
Dryopteris Filix-mas var. Borreri NEWMAN 1854
Aspidium Filix-mas var. subintegrum DOELL 1855
Lastrea pseudomas WOLLASTON 1855
Lastrea Filix-mas var. Borreri Newman JOHNSON ex SOWERBY 1855
Lastrea Filix-mas var. Pinderi MOORE 1855
Lastrea Filix-mas var. paleaceo-lobata MOORE 1857
Lastrea Filix-mas var. dichotoma MOORE 1857
Aspidium Filix-mas var. paleaceum METTENIUS 1858
Lastrea paleacea MOORE 1858
Nephrodium Filix-mas var. paleaceum HOOKER 1859
Lastrea Filix-mas var. crispa SIM 1859
Lastrea Filix-mas var. multifida MOORE 1859
Dryopteris Filix-mas subvar. paleaceo-crispa MOORE 1859
Lastrea Filix-mas var. cristata subvar. prolifera WOLLASTON 1859
Lastrea Filix-mas var. cristata angustata MOORE 1859
Lastrea Filix-mas var. dentex MOORE 1859

Nephrodium Filix-mas var. parallelogrammum HOOKER 1862
Nephrodium patentissimum CLARKE 1876
Nephrodium Filix-mas var. patentissimum CLARKE 1880
Aspidium Filix-mas var. fusco-atrum HILLEBR. 1888
Lastrea Filix-mas var. parallelogramma BEDD. 1892
Nephrodium Filix-mas f. paleaceum FIORI 1896
Aspidium Filix-mas var. stillupense SABRANSKY 1902
Nephrodium Parallelogrammum var. patentissimum HOPE 1903
Aspidium Filix-mas var. paleaceum subvar. Merinoi CHRIST 1904
Aspidium Filix-mas var. parallelogrammum CHRIST 1905
Dryopteris Filix-mas var. patentissima C. CHRIST. 1905
Dryopteris Filix-mas var. parallelogramma C. CHRIST. 1907
Dryopteris Filix-mas var. paleacea DRUCE 1908
Dryopteris Filix-mas var. crinita ROSENST. 1910?
Dryopteris Filix-mas var. subintegra BRIQUET 1910
Dryopteris Filix-mas ssp. paleacea C. CHRIST. 1911
Lastrea propinqua WOLLASTON ex DRUERY 1911 pp.
Dryopteris paleacea f. disjuncta FOMIN 1911
Dryopteris paleacea f. rubiginosa FOMIN 1911
Dryopteris fusco-atra (Hillebr.) ROBINS. 1912
Dryopteris Filix-mas ssp. parallelogramma CHRIST 1912
Nephrodium Filix-mas var. Borreri ROUY 1913
Aspidium Filix-mas subvar. ursinum ZIMMERMANN 1916 pp.
Polystichum Filix-mas var. paleaceum FIORI 1923
Dryopteris paleacea var. fusco-atra (HILLEBR.) C. CHRIST. 1925
Aspidium Filix-mas var. Borreri E. Walter 1926
Dryopteris Filix-mas ssp. eu-Filix-mas var. Borreri LIT. 1928
Dryopteris Filix-mas var. stillupensis PAUL et v. SCHOENAU 1931
Dryopteris paleacea var. madagascariensis C. CHRIST. 1932
Dryopteris mediterranea FOMIN 1934
Dryopteris Filix-mas ssp. Borreri BECHERER et v. TAVEL 1934
Dryopteris Filix-mas ssp. Borreri var. disjuncta (FOMIN) BECHERER et v. TAVEL 1934
Dryopteris Filix-mas ssp. Borreri var. paleaceo-lobata (MOORE) BECHERER et v. TAVEL 1936
Aspidium Filix-mas ssp. paleaceum (METT.) E. WALTER 1936
Dryopteris paleacea var. Borreri (NEWMAN) WOLF 1936
Dryopteris Borreri var. atlantica v. TAVEL 1937
Dryopteris Borreri var. insubrica v. TAVEL 1937
Dryopteris Borreri var. disjuncta (FOMIN) v. TAVEL 1937
Dryopteris Borreri var. rubiginosa (FOMIN) v. TAVEL 1937
Dryopteris Borreri var. pumila v. TAVEL 1937
Dryopteris Borreri var. melanothrix v. TAVEL 1937
Dryopteris Borreri var. disjuncta f. paleaceo-lobata (MOORE) v. TAVEL 1937
Dryopteris Borreri var. atlantica f. Merinoi (CHRIST) v. TAVEL 1937

Vergleichstabelle (zusammengestellt nach DOEPP und REICHLING)

	Dryopteris Filix-mas	Dryopteris Borreri	Dryopteris × Tavelii
Sporen	durchweg normal gebildet, geringe Größenunterschiede	teilweise fehlgeschlagen oder abnorm gestaltet, kleine Sporen vorhanden	keimfähige Sporen im Durchschnitt größer als bei Dryopteris Filix mas und Dryopteris Borreri, sehr zahlreiche fehlgeschlagene oder abnorm gestaltete Sporen, zahlreiche kleine Sporen
Sporenkeimung (Keimprozent)	85 bis 95	73	16 bis 41
Blätter Dauer Oberseite Unterseite	weich welken im Herbst grün, ± hell, matt grün	derb-lederig bleiben grün im Winter glänzend, dunkelgrün graugrün	derb, lederig, weich bleiben grün im Winter dunkelgrün, glänzend graugrün
Schuppen	weniger dicht, hellbraun, oval-lanzettlich	sehr dicht stehend, eng lanzettlich, haarförmig ausgezogen, braun bis schwarzbraun	sehr dicht stehend, lanzettlich, braun bis schwarzbraun
Fiedern (Segmente erster Ordnung)	untere Fiedern meist alternierend, schief ansitzend	untere Fiedern gegenständig, senkrecht ansitzend, dicht stehend	häufig fast gegenständig, senkrecht ansitzend
Fiederchen (Segmente zweiter Ordnung)	gezähnt, Seitenränder meist konvergent, spitzenwärts verschmälert, abgerundet	mit breiter Basis sitzend, glatt oder fast glatt oder schwach gezähnt, Seitenränder meist parallel, Apex schief gestutzt bis abgerundet, erstes Paar parallel der Rachis, die übrigen etwas nach außen geneigt	fast glatt bis schwach gezähnt, Seitenränder meist parallel, Apex stumpf abgerundet
Ramifikation der Rachis	grün	schwarz	schwarz
Nervatur	undeutlich, wenig durchscheinend, grün, mehr gegabelt, Äste bogig	deutlich durchscheinend, farblos, meistens nur einmal gegabelt, Äste gerade und parallel	ziemlich deutlich, ± durchscheinend, mehr gegabelt, Äste bogig
Indusium	weich, flach, tellerförmig, den Sorus nicht mit den Rändern umfassend, bei der Reife kraus, schrumpfend, hinfällig	derb, Rand unter den Sorus umgebogen, bei der Reife Form beibehaltend oder Einriß gegenüber der Ansatzstelle	weich bis ziemlich derb, Rand unter den Sorus umgebogen, bei der Reife nach oben umgebogen
Fortpflanzung	sexuell	apogam	apogam
Chromosomenzahl	$4n = 164$, tetraploid	$2n = 82$, diploid; $3n = 123$, triploid	$4n = 164$ $(82 + 82)$, tetraploid; $5n = 205$ $(82 + 123)$, pentaploid
Sporenmutterzellen	16	8, Typus I in etwa 30 bis 40% der Sporangien	8, Typus I weniger häufig als bei Dryopteris Borreri, Typus III häufiger

LITERATURVERZEICHNIS

1. ABRAHAM, A., and NINAN, C. A.	1954	The chromosomes of Ophioglossum reticulatum L. Current Science, July 1954, 23, 213–214.
2. ASCHERSON und GRAEBNER	1913	Synopsis der mitteleuropäischen Flora. 2. Aufl., I.
3. BINZ, A./BECHERER	1959	Schul- und Exkursionsflora der Schweiz.
4. CHRIST, H.	1900	Die Farnkräuter der Schweiz.
5. DOEPP, W.	1932	Die Apogamie bei Aspidium remotum AL. BRAUN. Planta 17. Bd., Heft 1.
–	1933	Weitere Untersuchungen an apogamen Farnen. Ber. DBG, 51. Bd., Heft 8.
–	1935	Versuche zur Herstellung von Artbastarden bei Farnen. Ber. DBG, 53. Bd., Heft 7.
–	1936	Ein Beitrag zur Frage der experimentellen Mutationsauslösung bei Pflanzen. Ber. der Ges. zur Förderung der ges. Nat. Wissenschaften zu Marburg. 71. Bd. Heft 2.
–	1939	Cytologische und genetische Untersuchungen innerhalb der Gattung Dryopteris. Planta, 29. Bd., Heft 4.
–	1941	Über Dryopteris paleacea CHRISTENSEN (D. Borreri NEWMAN). Ber. DBG, 59. Bd., Heft 9.
–	1949	Zur Problematik von Dryopteris paleacea (Sw.) C. CHRISTENSEN und ihres Formen- und Verwandtschaftskreises. Ber. DBG, 62. Bd., Heft 3.
–	1955	Experimentell erzeugte Bastarde zwischen Dryopteris Filix-mas (L.) SCHOTT und Dryopteris paleacea (Sw.) C. CHRISTENSEN. Planta, 46. Bd., S. 70–91.
–	1958	Diploide Dryopteris austriaca in Deutschland. Die Naturwissenschaften, 45. Jg., Heft 4.
–	1959	Über eine hemmende und eine fördernde Substanz bei der Antheridienbildung in den Prothallien von Pteridium aquilinum. Ber. DBG, 72. Bd., Heft 1.
6. FALKNER, CH., und LUDWIG, A.	1916	Die geologischen Verhältnisse in: «Die Stadt St.Gallen und ihre Umgebung.» Herausgegeben von Felder, G.
7. FOMIN, A.	1911	Übersicht der Dryopterisarten im Kaukasus. Moniteur du Jardin Botanique de Tiflis.
8. FRITSCHI, A.	1956	Über die natürliche Waldvegetation der Umgebung St.Gallens. Ber. St.Gall. Naturwissenschftl. Gesellschaft, Bd. 75.
9. HEGI, G.	1935	Illustrierte Flora von Mitteleuropa. II. Aufl., Bd. I
10. KRUCKER, H.		Beobachtungen zum Klima von St.Gallen in: «Die Siedelung St.Gallen.»
11. DE LAMARCK et DE CANDOLLE	1815	Flore Française. 3ème édition, Tome second.
12. LAWALREE, A. M., et A.	1951	Du nouveau sur les Ptéridophytes du Grand-Duché de Luxembourg. Bulletin no 45. Soc. des Naturalistes Luxembourgeois.
13. LAWALREE, A.	1957	Dryopteris Borreri NEWMAN en Belgique. Bulletin Soc. Royale de Bot. de Belgique. Tome 90, Fasc. 1.
14. LOWE	1880	Our Native Ferns. London.
15. LUERSSEN, C.	1889	Die Farnpflanzen in Rabenhorsts Kryptogamenflora.
16. MANTON, J.	1950	Problems of Cytology and Evolution in the Pteridophyta.

17. MANTON, J., and WALKER, S. 1953 Cytology of the Dryopteris spinulosa Complex in Eastern North America. Nature, Vol. 171, p. 1116.
18. MEYER, D. E. 1959 P. × eberlei (P. braunii × lonchitis). Ein neuer Farnbastard. Nova Hedwigia, I., 1.
19. MILDE, J. 1865 Die höheren Sporenpflanzen Deutschlands und der Schweiz.
20. MOORE 1859 Nature Printed Ferns. London.
21. REICHLING, L. 1953 Dryopteris paleacea (Sw.) HANDEL-MAZZETTI et Dryopteris × Tavelii ROTHMALER au Grand-Duché de Luxembourg et en Belgique. Bulletin Soc. Royale de Bot. de Belgique. Tome 86.
– 1954 L'élément atlantique dans la végétation de la vallée inférieure de l'Ernz noire. Arch. Tome XX.
22. ROTHENBERGER, A., und RUETSCHI, G. 1916 Lage und Klima in: «Die Stadt St.Gallen und ihre Umgebung.»
23. ROTHMALER, W. 1943 Über Dryopteris paleacea (Sw.) HANDEL-MAZZETTI. Boissiéra VII.
– 1945 Der Formenkreis von Dryopteris paleacea (Sw.) HANDEL-MAZZETTI. Candolléa X.
24. v. TAVEL 1937 Verhandlungen der Schweiz. Bot. Ges. in Genf.
25. VERDOORN 1938 Manual of Pteridology.
26. WALKER, S. 1955 Cytogenetic Studies in the Dryopteris Spinulosa Complex. Watsonia, Vol. 3, Part. 4.
27. WARTMANN und SCHLATTER 1888 Gefäßpflanzen der Kantone St.Gallen und Appenzell.
28. WOLF 1936 Über Dryopteris paleacea C. CHRISTENSEN. Pollichia, Bd. V.