

**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.  
**Kapitel:** II.: Dryopteris Filix-Mas und ihr Formenkreis  
**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:** 29.01.2026

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

## 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 gebüschtelt, 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 blasses 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

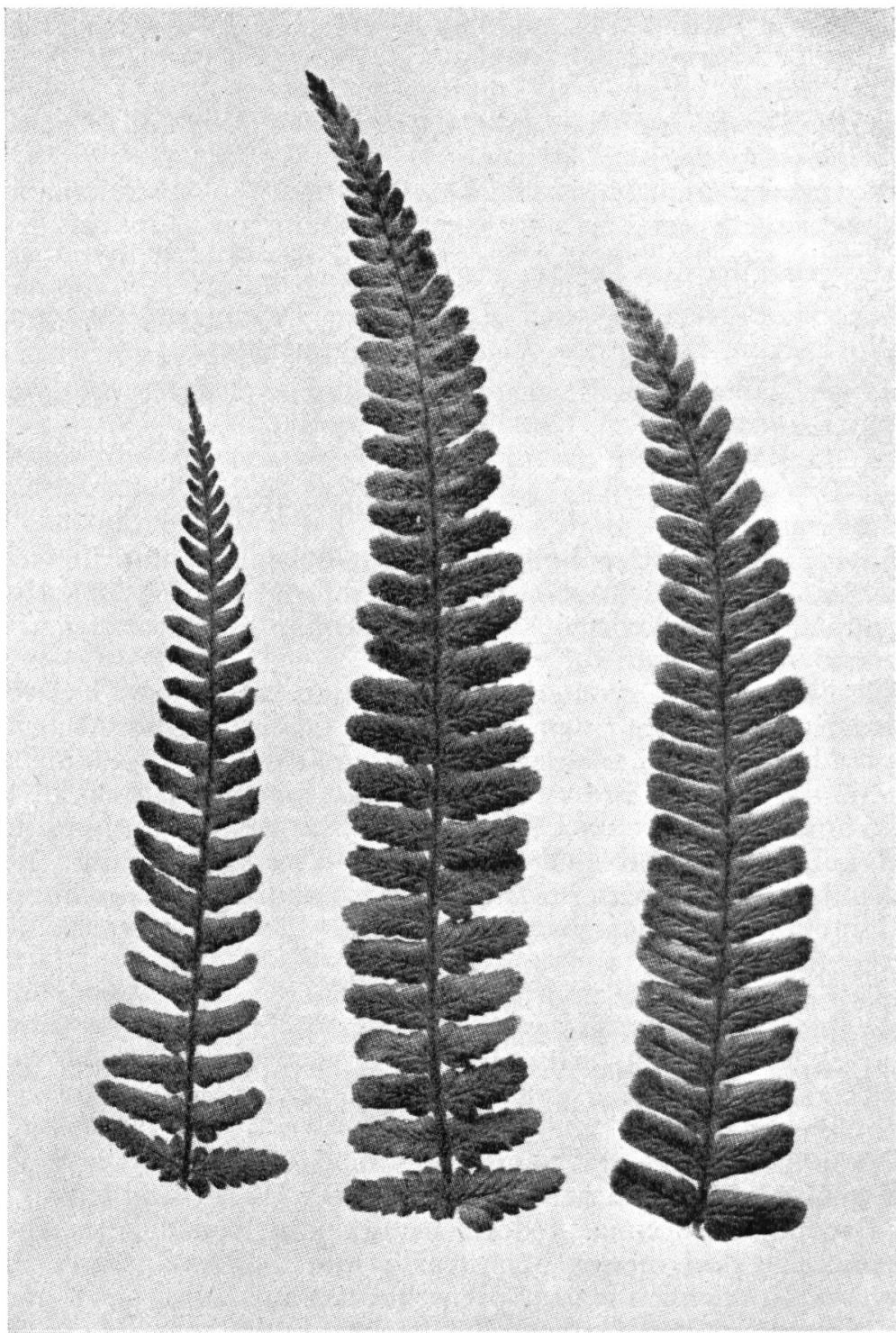


Abb. 1 (aus MANTON 1950). Reife fertile Fiedern von *Dryopteris abbreviata* (links), von *Dryopteris Filix-mas* s. str. (Mitte) und *Dryopteris Borreri* (rechts). Nat. Größe.

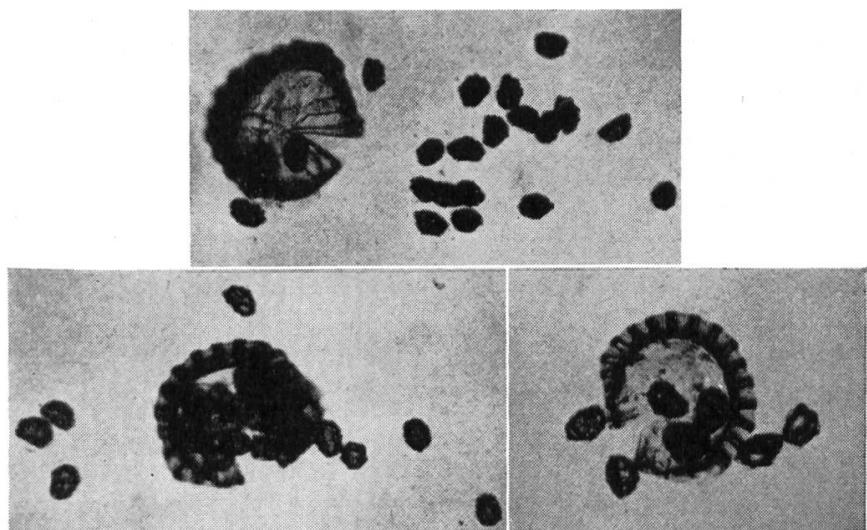


Abb. 2 (aus MANTON 1950). Sporen von *Dryopteris Filix-mas* s. str. (oben), von *Dryopteris abbreviata* (unten links) und von *Dryopteris Borreri* (unten rechts). Vergr. 100×.

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. *Duriaeae* 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. *Duriaeae* 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 konvexas (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 Drüsenhärrchen 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 gebüscht. 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*

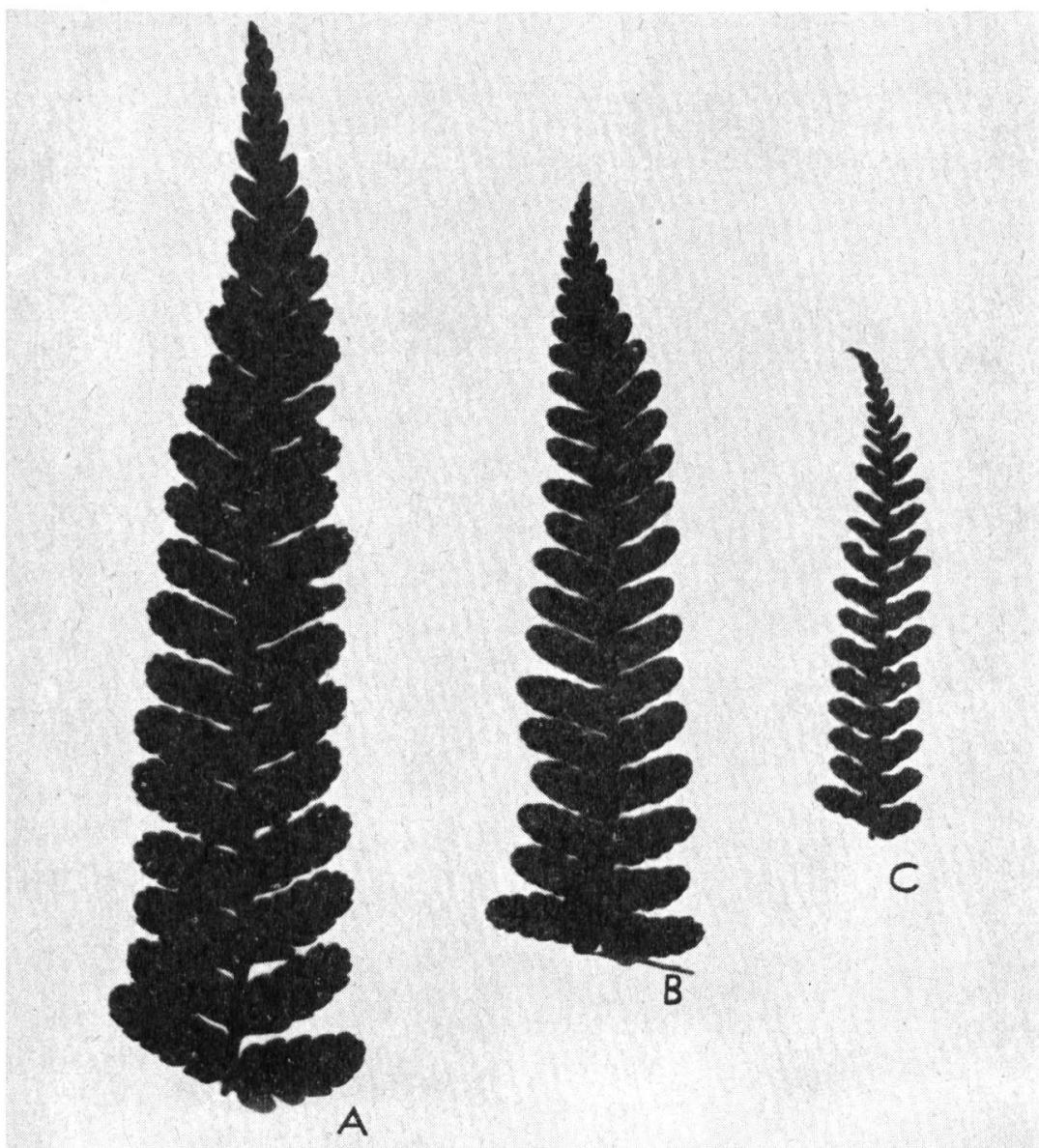


Abb. 3 (aus MANTON). A Fieder von *Dryopteris Filix-mas* s. str.; B vom Bastard *Dryopteris Filix-mas* × *Dryopteris abbreviata*; C von *Dryopteris abbreviata*. Nat. Größe.

*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

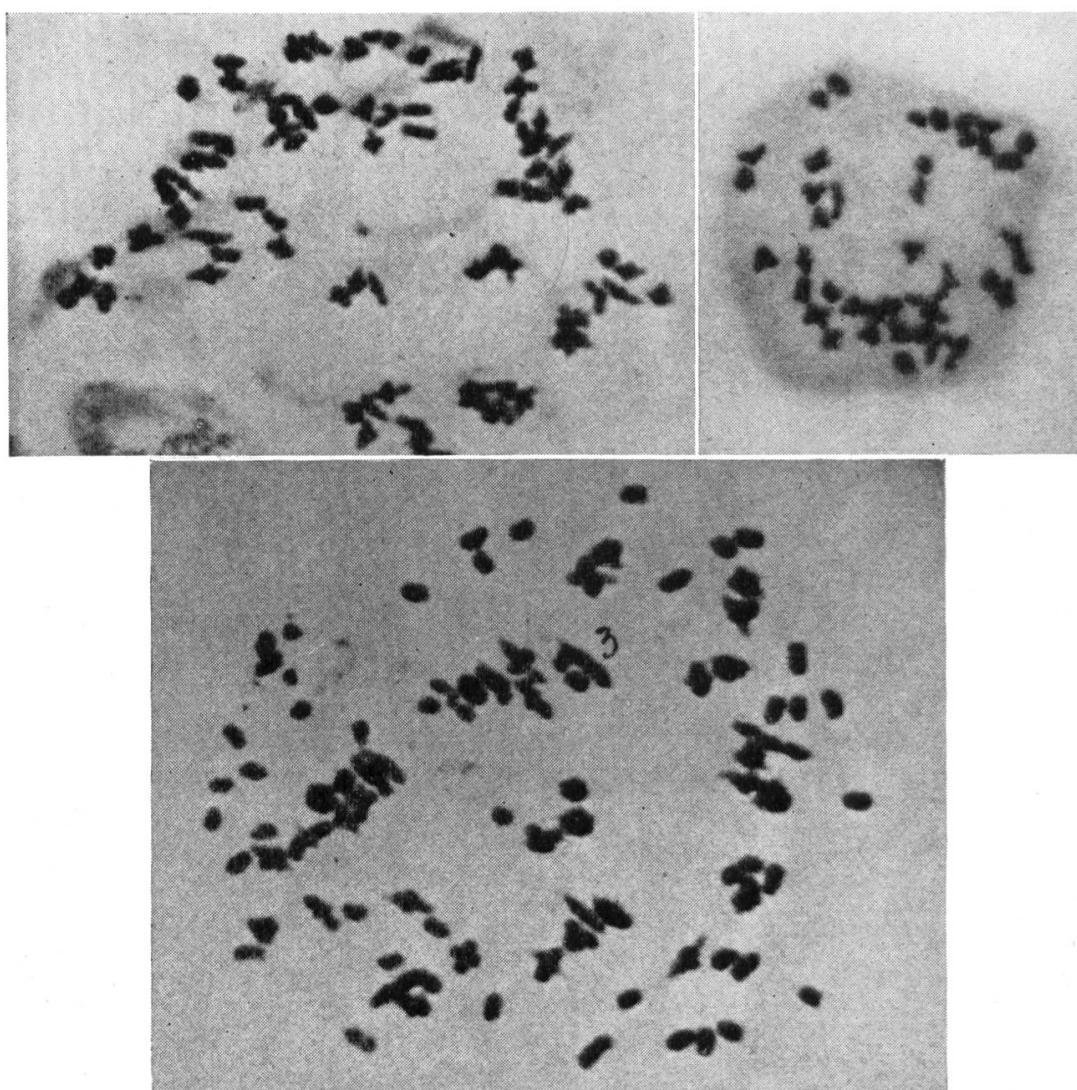


Abb. 4 (aus MANTON) siehe Text. Vergr. der beiden oberen Bilder 1000×, des untern 1500×. 3 = Trivalent.

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. So mit 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 allopolyplioide 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 verminderde 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 gehört. 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).

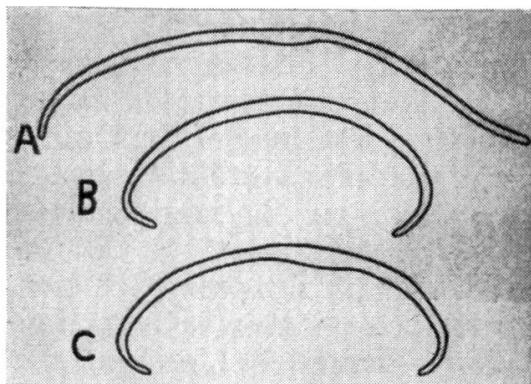


Abb. 5 (aus DOEPP 1955). Indusium im Schnitt: A von *Dryopteris Filix-mas*; B von *Dryopteris paleacea*; C von *Dryopteris Filix-mas* × *Dryopteris paleacea* var. *disjuncta*

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) HANDELMAZZETTI, 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  $1\frac{1}{2}$  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 LUERSEN 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. *sub-integra* (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 Salvian, 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 abfälligerem 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 steril.

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. *ruginosa* (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 Schleieren 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 handelt, 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.

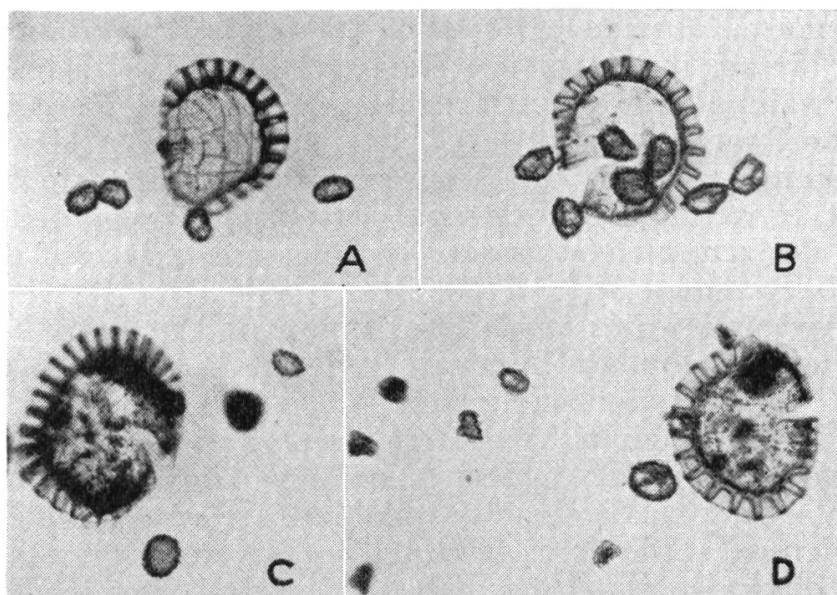


Abb. 6 (aus MANTON). Sporen der polyploiden Reihe von *Dryopteris Borreri*: A diploid; B triploid; C tetraploid; D pentaploid. Vergr. 100×.

## 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 Linnæana 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.

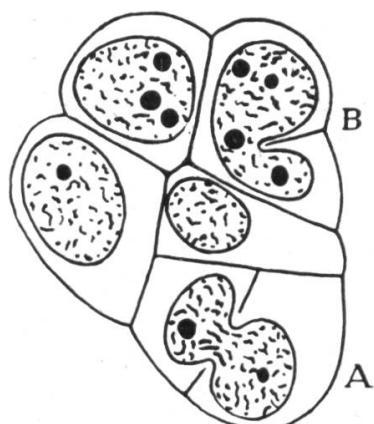


Abb. 7 (aus DOEPP 1955). Sporogenes Gewebe nach der Restitutionskernbildung. Bei A und B Sporenmutterzellen vom Typus I mit eingeschnürten Kernen und unvollständiger Wandbildung. Vergr. 850×.

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 fertig. Auf frühen Stadien findet man häufig unvollständige Wände und eingeschnürte Kerne (Abb. 8).

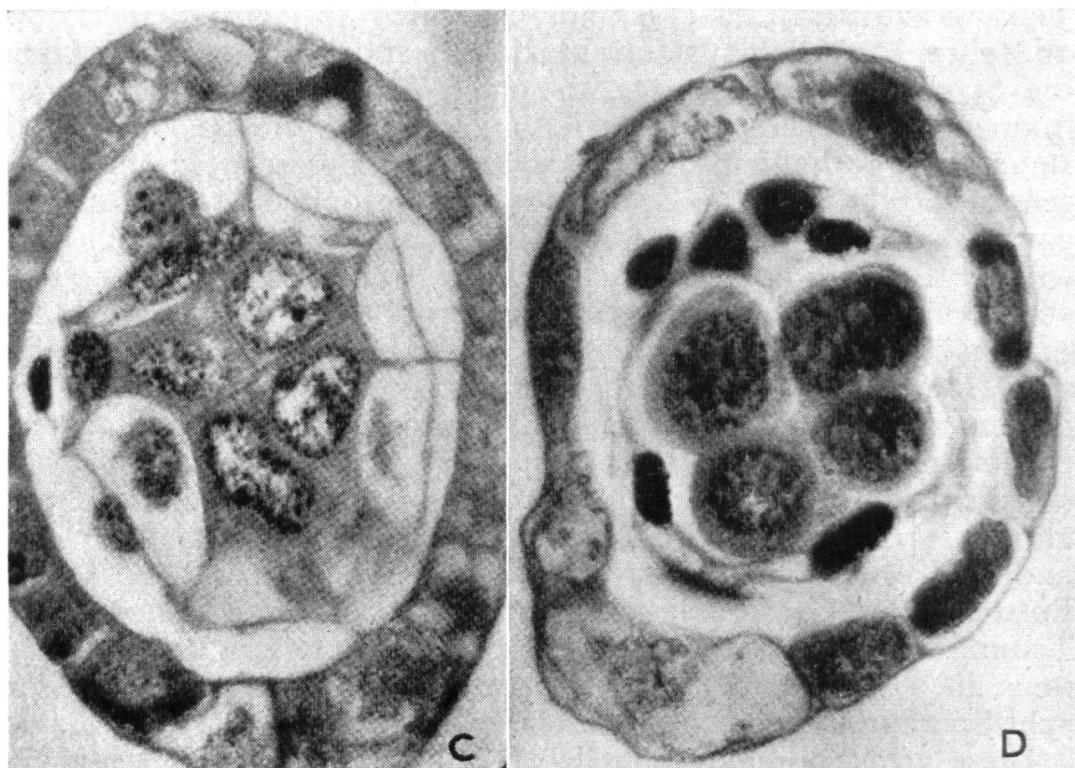


Abb. 8 (aus MANTON). Sporangium von *Cyrtomium falcatum*, Achtzellstadium (nur vier Zellen sichtbar). C prämeiotische Telophase. Die Restitutionskerne sind gebildet, keine Cytoplasmateilung. D Beginn der Meiosis, vier große Sporenmutterzellen, jede mit doppelter Chromosomenzahl. Andeutung von Cytoplasmateilung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

Typus II. Auf dem Achtzellstadium des sporogenen Gewebes kann infolge unregelmäßiger Durchschnürung der Masse gespalter 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 verschiedenen großen Sporenmotherzellen erfolgen (Abb. 9 und 10).

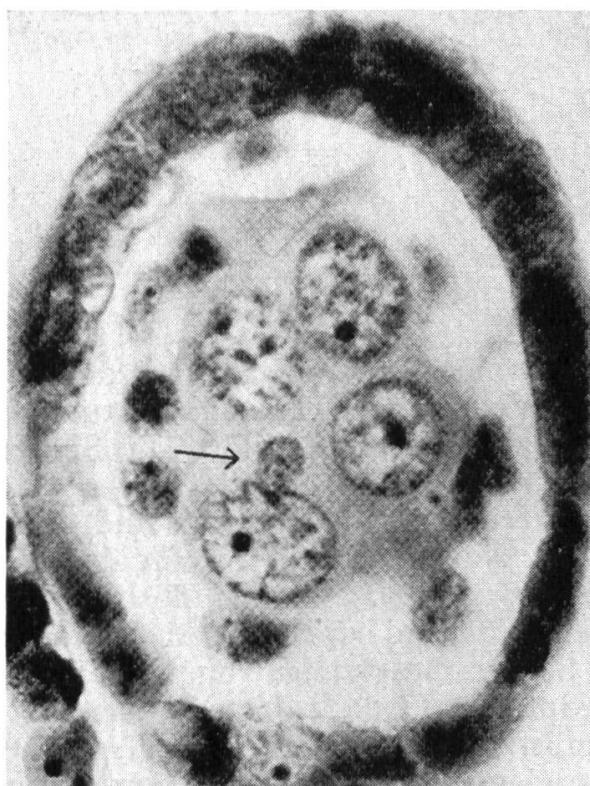


Abb. 9 (aus MANTON). Sporangium von *Dryopteris Borreri*. Achtzellstadium mit Bildung zweier ungleichgroßer Sporenmutterzellen vom Typus II. Vergr. 1000 $\times$ .

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

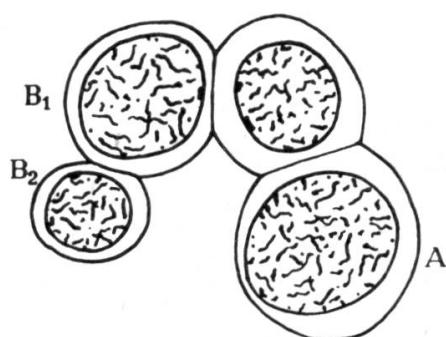


Abb. 10 (aus DOEPP 1955). Sporenmutterzellen, schon fast ganz abgerundet. A große Sporen-  
mutterzelle vom Typus I, B<sub>1</sub> und B<sub>2</sub> kleinere  
Sporenmutterzellen vom Typus II (Schwester-  
zellen). Vergr. 680×.

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. Sporen-  
mutterzellen 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.

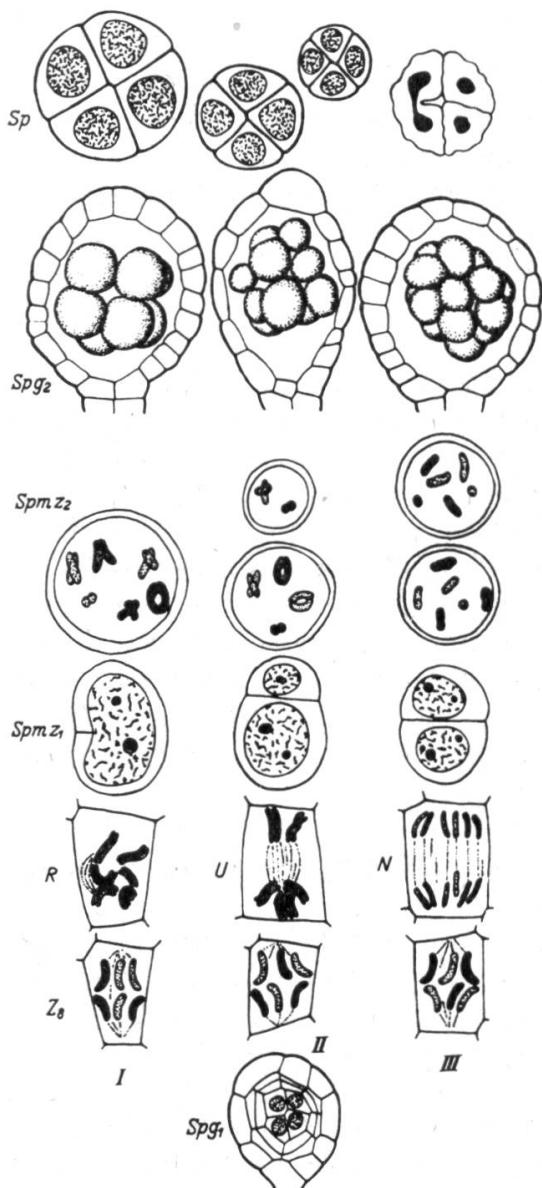


Abb. 11 (Abbildung und Text aus DOEPP 1955). Schematische Darstellung der Vorgänge in den Sporangien des Bastards *Dryopteris Filix-mas* × *Dryopteris paleacea*.  $Spg_1$  Sporangium mit achtzelligem sporogenem Gewebe,

- $Z_8$  Einzelzellen aus dem achtzelligen sporogenen Gewebe in Metaphase aus drei verschiedenen Sporangien,
- I Entwicklung einer Sporenmotherzelle vom Typus I, entsprechend II und III,
- R Restitutionskernteilung,
- U unregelmäßige Kernteilung, durch die in Verbindung mit unregelmäßiger Zellteilung zwei ungleich große Sporenmotherzellen vom Typus II entstehen,
- N normale Kernteilung, die mit nachfolgender normaler Zellteilung zwei gleich große Sporenmotherzellen vom Typus III liefert,
- $Spmz_1$  junge Sporenmotherzellen,
- $Spmz_2$  ältere Sporenmotherzellen in Diakinese, bei I und II mit Gemini, bei III nur einige Chromosomen gepaart,
- $Spg_2$  Sporangien mit abgerundeten Sporenmotherzellen,
- 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 Pflanzlings 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 *Restitutionskerntyp* 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 Voranreilen 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 zu stande. 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).

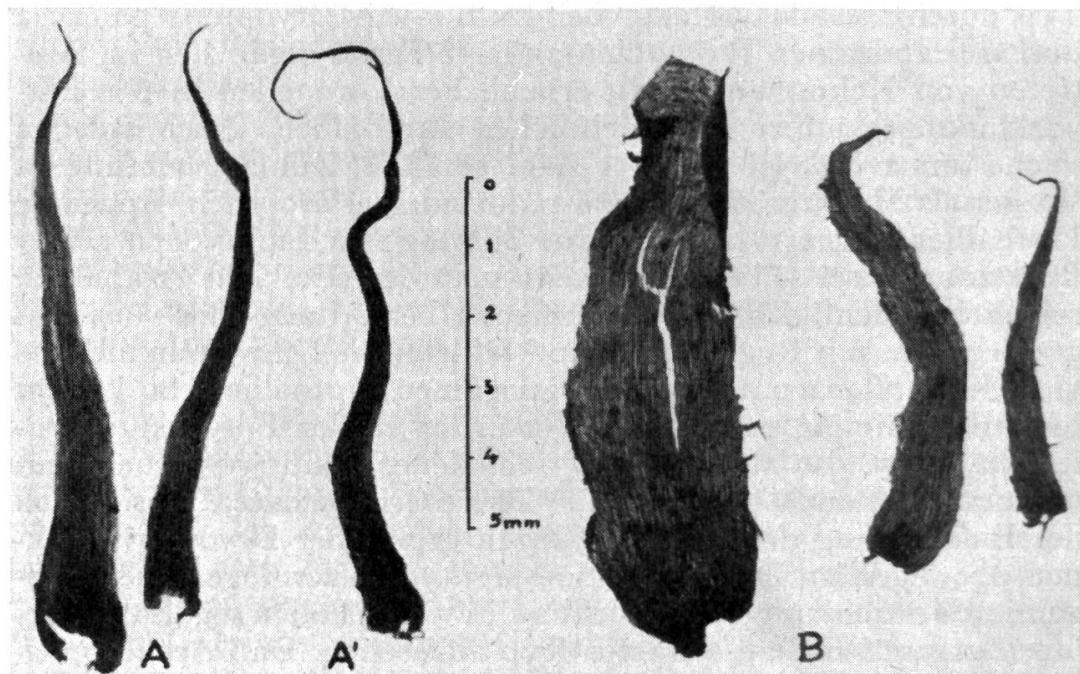


Abb. 12 (aus REICHLING 1953). Stielschuppen von *Dryopteris paleacea*.

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 obem 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).

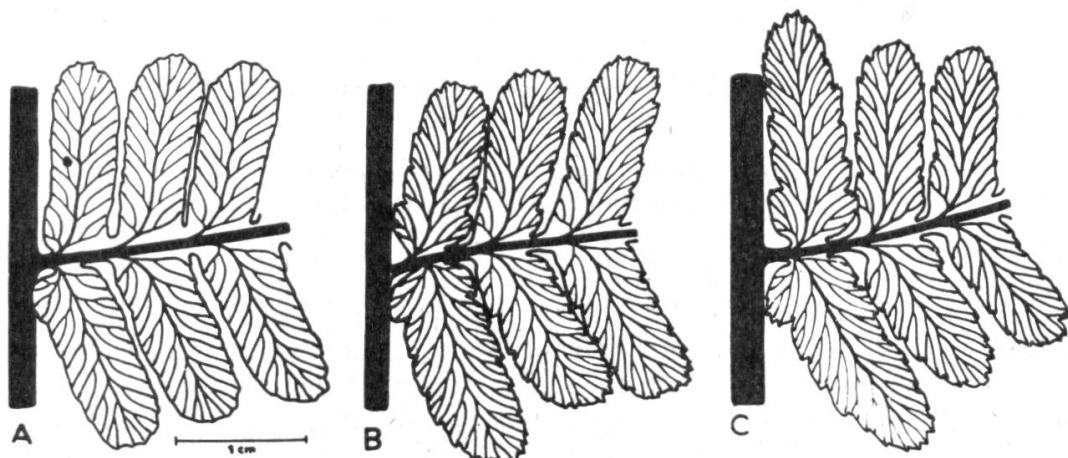


Abb. 13 (aus REICHLING 1953). Fiederbasis: A von *Dryopteris paleacea*; B von *Dryopteris* × *Tavelii*; C von *Dryopteris Filix-mas*.

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 Medianen, um dann plötzlich abzubiegen und parallel mit dem untern Ast zu verlaufen. Die Seitennerven bilden mit dem medianen Fiederchennerv einen stumpferen Winkel von etwa  $45^\circ$ , bei *Dryopteris Filix-mas* von 20 bis  $30^\circ$ . Bei *Dryopteris Filix-mas* sind die Nerven überhaupt verzweigter und verlaufen bogig zum lateralen Rande. Die Sori sind an der Umbiegungsstelle des oberen 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).

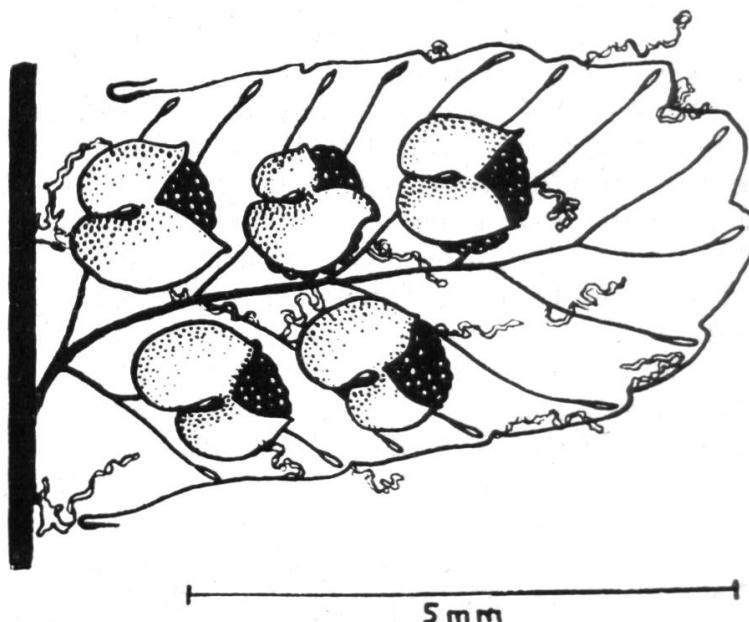


Abb. 14 (aus REICHLING 1953). Fertiles Fiederchen von *Dryopteris paleacea* von unten gesehen. Indusien eingerissen.

In andern Fällen bilden sich nur einzelne mehr oder weniger tiefe Einrisse. Welche Art des Platzens eintritt, hängt 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 Eingruppierung 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

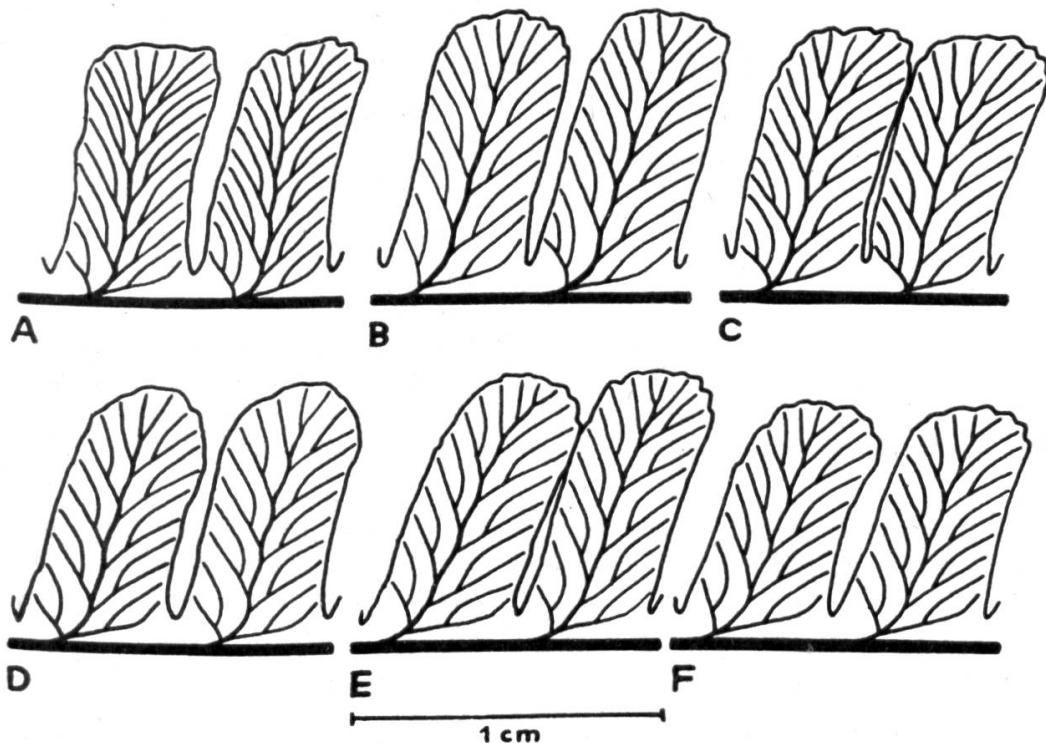


Abb. 15 (aus REICHLING 1953). Fiederchen von *Dryopteris paleacea*. A aus China, B aus Mexiko, C aus Bolivien, D aus Portugal, E aus Luxemburg, F aus Irland.

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