Untersuchungen an einheimischen Farnen, insbesondere der Dryopteris filix mas-Gruppe. 1. Teil

Autor(en): **Schneller, Johann Jakob**

Objekttyp: **Article**

Zeitschrift: **Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse**

Band (Jahr): **84 (1974)**

Heft 3

PDF erstellt am: **16.05.2024**

Persistenter Link: https://doi.org/10.5169/seals-59256

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.
Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.
Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Ein Dienst der *ETH-Bibliothek*
ETH Zürich, Rämistrasse 101, 8092 Zürich, Schweiz, www.library.ethz.ch

http://www.e-periodica.ch

Ber. Schweiz. Bot. Ges. *84* (3), 195–217 (1974)

Untersuchungen an einheimischen Farnen, insbesondere der *Dryopteris filix mas*-Gruppe 1. Teil

von *Johann Jakob Schneller*

Mitteilungen aus dem Botanischen Museum
der Universität Zürich
Nr. 274

Manuskript eingegangen am 30. Januar 1974

Der „Waldfarn mennle" (*Dryopteris filix-mas* (L.) Schott), wie Fuchs (1543) ihn nennt, ist einer der bekanntesten Farne. Sein heutiger deutscher Name Wurmfarn ist von der früheren offizinellen Verwendung der Pflanze gut verständlich. Schon Dioskurides und Plinius beschrieben die Wirksamkeit von Farnrhizomen (ob von *D. filix-mas?*) als Wurmmittel. Bis vor kurzem war Rhizoma Filicis in Apotheken als Mittel gegen Bandwürmer erhältlich. Allerlei Aberglaube hatte sich in früherer Zeit um die Farne entwickelt; das Geheimnisvolle, Eigenartige dieser Pflanzen mag dafür ein Grund gewesen sein. Auch in der Geschichte der Botanik spielen die Farne eine bedeutende Rolle. Auf einige Entdeckungen, die wesentlich zur Kenntnis der Farne beigetragen haben, und auf Literatur ist in den Einleitungen der einzelnen Kapitel hingewiesen. Der vorliegenden Arbeit lagen vorerst einige cytologische Untersuchungen zugrunde, die bei Prof. Dr. A. Rutishauser (gestorben 1967) ausgeführt wurden. Sporenmaterial von *D. pseudo-mas* (Woll.) Holub et Pouzar (syn. *D. borreri* Newm.) aus der Umgebung von St. Gallen, welches Dr. med. W. Gätzi zur Verfügung gestellt hatte, war der Ausgang der Untersuchungen über Apomixis. Auf der Grundlage der bei den cytologischen Untersuchungen erworbenen Kenntnisse wurden die Fragestellungen erweitert. Die Absicht, von einer kleinen einheimischen Pflanzengruppe, in diesem Fall also der *D. filix-mas*-Gruppe, mehrere Teilaspekte und nicht nur einen zu berücksichtigen, spielte bei der Ausweitung des Themas eine Rolle. Allerdings musste aus den vielen Untersuchungsmöglichkeiten, die auch eine nur wenige Arten umfassende Gruppe bietet, eine Auswahl getroffen werden. Die cytologischen Untersuchungen führten zu verschiedenen Fragen: Wie sind die Cytotypen von *D. pseudo-mas* in der Natur verteilt? Wie steht es mit deren morphologischen Unterscheidbarkeit? Ist der Bastard zwischen

D. pseudo-mas und *D. filix-mas* häufig? In der Folge erstreckten sich die Untersuchungen auch auf die Lebensbedingungen dieser Farne. Es wurden ökologische Probleme berücksichtigt, die über die *D. filix-mas*-Gruppe hinaus führten und auch das Verhalten der einheimischen Waldfarne im allgemeinen betrafen.

Für die Bestimmung von Collembolen danke ich Herrn Dr. B. Hauser. Herrn Dr. W. Meier verdanke ich die Bestimmung von Blattläusen. Für die Ratschläge und Unterstützung in der statistischen Auswertung danke ich den Herren Prof. Dr. E. Batschelet und Dr. F. Hampel. Ganz besonders danke ich Herrn Prof. Dr. C.D.K. Cook für sein stetes Interesse und die vielen Ratschläge und Hinweise. Auch meiner Frau danke ich herzlich für die Mithilfe bei der Abschrift dieser Arbeit.

Beschreibung der Untersuchungsgebiete

Horgen, Horgenerberg, Egg (Landeskarte 1:25'000 Albis, Nr. 1111, im Koordinatenquadrat 687–88/233–34, 610–650 m ü.M.).

Dieses Gebiet bot den grossen Vorteil, dass es von Zürich aus leicht und rasch zu erreichen war. Hier konnten sehr viele Beobachtungen gemacht, viel Untersuchungsmaterial gesammelt werden. Die ausgewählte Fläche liegt in einem Fichtenforst an der Nordostseite einer hoch-spätwürmeiszeitlichen Moräne, die mehr oder weniger parallel zum linken Zürichseeufer verläuft. Die Luft- und Bodenfeuchtigkeit der Nordostseite ist recht gross, so dass sich vor allem auf dieser Seite Farne finden. Im Untersuchungsgebiet selbst fallen die vielen *Rubus fruticosus*-Pflanzen im Unterwuchs auf. Die Frequenzen der häufigsten Pflanzen der Krautschicht sind:

Rubus fruticosus in 97,7% der Aufnahmeflächen, *Oxalis acetosella* in 72,7%, *Impatiens parviflora* in 70,4%, *Rubus idaeus* in 36,6%, *Asperula odorata* in 22,7% (insgesamt 28 Arten gezählt).

Albispass, Rängger-Berg (Landeskarte 1:25'000 Albis, Nr. 1111, im Koordinatenquadrat 682'200–400/236'000–200, 820–850 m. ü.M.).

Aus diesem Teilgebiet wurden Pflanzen für cytologische Untersuchungen gesammelt. Der Wald auf dem Nordosthang war zur Zeit der ersten Untersuchungen nur im oberen Teil durch Wind geschädigt. Im Jahre 1970 fällte ein Sturm weitere Bäume; durch Aufrüstarbeiten wurde die Unterlage ebenfalls verändert. Die meisten der bezeichneten Pflanzen gingen verloren. Bei diesem und beim folgenden Gebiet besteht die geologische Unterlage aus höherem Deckenschotter (Oligozän) und im unteren Teil aus oberer Süsswassermolasse (Miozän).

Albispass, Schnabel (Koordinaten: 682'300–500/235'500–700, 830–870 m ü.M.).

Die Farne sind hier ebenfalls im Fichtenforst auf der Nordostseite zu finden, die im oberen Teil in kleinen Senken äusserst dicht mit Farnen bewachsen ist. Die häufigsten Begleitpflanzen sind:

Oxalis acetosella 100%, *Rubus fruticosus* 95%, *Athyrium filix-femina* 85%, *Impatiens noli tangere* 35%, *Asperula odorata* 30% (insgesamt 18 Arten).

Winterthur, Eschenberg, Riet (Landeskarte 1:25'000 Winterthur, Nr. 1072, im Koordinatenquadrat 697–98/259–60, 540 m ü.M.).

Das Gebiet ist eben und es wird von Gräben und kleinen Wasserläufen durchzogen, die aber nicht immer Wasser führen, sondern nur während der niederschlagsreichen Zeit und nach

grösseren Regenfällen. Die Gräben sind aber während der ganzen Vegetationsperiode feucht. Die geologische Unterlage besteht aus einer hoch-spätwürmeiszeitlichen Moräne. Die Begleitflora im Fichtenforst ist recht artenreich (Krautschicht). Es wurden 39 verschiedene Arten gezählt; die häufigsten sind:

Oxalis acetosella 100%, *Impatiens noli tangere* 90%, *Asperula odorata* 85%, *Carex silvatica* 80%, *Geranium robertianum* 75%, *Rubus idaeus* 55%, *Brachypodium silvaticum* 50%, *Rubus fruticosus* 45%.

Winterthur, Eschenberg, Loh (Koordinaten: 698'400–500/259'600–700, 530–540 m ü.M.).
Ein nordostexponierter Hang in einem Fichtenforst. Die geologische Unterlage besteht aus oberer Süsswassermolasse. Hier wurden Pflanzen für cytologische Untersuchungen gesammelt.

Winterthur, Tösstal, Bannhalden (Koordinaten: 696'900–697'000/257'900–258'000, 480 m ü.M.).
Ein Nordosthang in einem Fichtenforst. Die geologische Unterlage besteht aus oberer Süsswassermolasse. Ein kleiner Schuttfächer war von Interesse. Die häufigsten Begleitpflanzen sind:

Oxalis acetosella 100%, *Asperula odorata* 100%, *Lamium galeobdolon* 100%, *Fraxinus excelsior* (Jungpflanzen) 87,5%, *Carex silvatica* 62,5%, *Carex pendula* 62,5% (insgesamt 19 Arten, neben dem Schuttfächer nur 9 Arten).

Winterthur, Rossberg, Leisacher (Koordinaten 696'500–700/257'800–900 und 696'500–600/256'900–257'000, 570–600 m ü.M.).
Die geologische Unterlage ist obere Süsswassermolasse. Aus dem Fichtenforst wurden Pflanzen für cytologische Untersuchungen gesammelt.

Tamins, Ober Kunkels, Rüti (Landeskarte 1:25'000 Reichenau, Nr. 1195, Koordinaten: 749'500–600/192'500–700, 1300 m ü.M.).
Das Gebiet liegt in einem nach Nordosten gerichteten Hang eines Fichtenforstes.
Die geologische Unterlage ist eine jungpleistozäne Moräne. Als Begleitpflanzen fanden sich 56 Arten; die häufigsten davon sind:

Oxalis acetosella 93%, *Viola biflora* 86%, *Veronica chamaedrys* 80%, *Chaerophyllum hirsutum* 73%, *Veronica latifolia* 66%, *Melampyrum silvaticum* 60%, *Adenostyles alpina* 60%, *Vaccinium myrtillus* 53%, *Hieracium murorum* 53%, *Saxifraga rotundifolia* 53%, *Maianthemum bifolium* 46%, *Fragaria vesca* 46%, *Homogyne alpina* 46%, *Melica nutans* 46%, *Anemone hepatica* 46%.

Tamins, Girsch, Scalasiten (Koordinaten: 749'700–800/189'300–400, 900 m ü.M.).
Aus diesem Gebiet, das in einem Fichtenforst an einem Nordosthang liegt, wurde Material für cytologische Untersuchungen gesammelt. Die geologische Unterlage ist Trias.

Steinmaur, Egg, Bifig (Landeskarte: 1:25'000 Bülach, Nr. 1071, im Koordinatenquadrat 674'800–900/263'700–900, 560 m ü.M.).
Das Gebiet ist in einem Fichtenforst, der leicht nach Nordosten geneigt ist. Die Unterlage besteht aus einer spätrisseiszeitlichen Moräne. Von den 32 Arten in diesem Gebiet sind die häufigsten:

Oxalis acetosella 100%, *Asperula odorata* 100%, *Carex silvatica* 90%, *Lamium galeobdolon* 90%, *Circaea lutetiana* 60%, *Rubus fruticosus* 45%, *Agrostis alba* 40%, *Brachypodium silvaticum* 40%.

Weitere Gebiete, aus welchen Pflanzen für cytologische Untersuchungen gesammelt wurden:

Sihlwald, zwischen vorderem und hinterem Risleten (Landeskarte 1:25'000 Albis, Nr. 1111, Koordinaten: 683'700–900/236'200–300, 570 m ü.M.).
Obere Süsswassermolasse als Unterlage, Nordostexposition, Fichtenforst.

Wald, Schmittenbachtobel (Landeskarte 1:25'000 Ricken, Nr. 1113, im Koordinatenquadrat 712'300–400/238'100–200, 670–680 m ü.M.).
Nordwesthang in Tobel, Fichtenforst, obere Süsswassermolasse.

St. Gallen, Tannenberggebiet (Grütterwasen, Kressbrunnen, Brudertobel, Seckiwald, Tannenrain, Schnat, Hohfirst).
Die Pflanzen aus diesem Gebiet wurden von Herrn Dr. med. W. Gätzi gesammelt.

Norditalien

Magnasco bei Santo Stefano d'Aveto auf ca. 1000 m ü.M., am Weg gegen Lago delle Lame, in Blockschutt und im Laubwald auf ca. 900 m.

Savona, i Brasi, in der Nähe eines kleinen Bachlaufs, ca. 350 m ü.M., im Laubwald.

Genua, Strasse nach Madonna delle Guardie, ca. 300 m ü.M., in der Nähe eines Baches bei Ceranesi, ca. 100 m ü.M. im Laubwald.

1. Teil: Systematik von Dryopteris filix-mas (L.) Schott, D. pseudo-mas (Woll.) Holub et Pouzar und D. x tavelii Rothm.

1.1 Einleitung

Viele wesentliche Beiträge zur Systematik der Farne stammen aus dem letzten Jahrhundert. Über bedeutende Forscher jener Zeit und über die Geschichte der Systematik äussern sich Christ (1897) und Stearn (1962). Dass auch heute noch viele Probleme in der Farnsystematik bestehen, wird aus folgendem sehr deutlich: „Ein fertiges und allgemein akzeptiertes System der Farnpflanzen gibt es (noch) nicht" (Wilmanns, 1968). In neuerer Zeit sind die Farne wieder vermehrt Gegenstand von Untersuchungen geworden; auf ihre Bedeutung in der Lösung biologischer Fragestellungen weist Wagner (1971) hin. Cytologische, chemische, ökologische und statistische Methoden haben viele neue Erkenntnisse geliefert, die das Bild der Farnsystematik wesentlich verändert haben.

Das vorliegende Kapitel befasst sich mit einigen Problemen der Systematik des *Dryopteris filix-mas*-Formenkreises.

1.2. Material und Methoden

Aus den verschiedenen Gebieten wurden Belegspflanzen gesammelt. Die Belege befinden sich im Zürcher-Herbar des Botanischen Gartens. Von vielen Individuen wurden zwischen Juli und September jeweilen Sporen gewonnen. Für morphologische Untersuchungen an Sporophyten dienten Herbarbelege oder frische Pflanzen. Die Sporen, die zu Messungen

verwendet wurden, liessen sich gut in Euparal einbetten; alle Sporen wurden gleich behandelt. Die Messungen an Sporen erfolgten bei 800facher Vergrösserung. Die Messwerte sind in Messokular-Teilstrichen angegeben. Die Längenmessungen der Schliesszellen wurden bei 320facher Vergrösserung gemacht. Die Grösse in Mikron ist in den graphischen Darstellungen eingezeichnet. Bei der graphischen Darstellung der Sporengrösse und deren Auswertung fand der Wert Länge x Breite (L x B) Verwendung. Die statistische Auswertung der Messresultate erfolgte mit Hilfe eines parameterfreien Verfahrens, das sich für beliebige Verteilungen (unbekannter Form) verwenden lässt. Es handelt sich um das als Mann-Whitney-Test (Wilcoxon-Test) bekannte Verfahren, und zwar wurde ein Zwei-Segment-Test angewandt (Conover, 1971; Weber, 1967). Nebst dem Mass L x B gelangte auch die Abweichung vom Median der Werte L x B zur Auswertung. Auch diese Werte wurden dem Rangnummerntest nach Mann-Whitney unterworfen (Pfanzagl, 1968).

1.3. Zur Taxonomie und Nomenklatur

Die Schwierigkeiten, die sich der Farntaxonomie im vorletzten und letzten Jahrhundert gestellt haben, und die zum Teil auch heute noch bestehen, haben verständlicherweise zu einer Vielfalt von Synonymen geführt. So sind viele Namen immer noch nicht als endgültig zu bezeichnen und können aufgrund besserer Erkenntnisse und besseren Verständnisses geändert werden, wie dies am Beispiel der Auftrennung der Gattung *Dryopteris* in neuerer Zeit geschah (Ching, 1933; Holttum, 1969). Als ein Beispiel für den vielfachen Wechsel der Nomenklatur möge *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott dienen, die im Laufe der Zeit folgenden Gattungen zugeordnet war: *Polypodium* (Linné, 1753), *Polystichum* (Roth, 1799), *Aspidium* (Swartz, 1800), *Nephrodium* (L. Richard, 1801), *Tectaria* (Cavanilles, 1804), *Lastrea* (Presl, 1836), *Lophodium* (Newman, 1851).

Der Name *Dryopteris* geht auf Adanson (1763) zurück; er gilt heute als nomen conservandum (Pichi-Sermolli, 1960; Stafleu, 1972). Der Typus von *D. filix-mas* findet sich bei Linné (als *Polypodium filix-mas,* Species Plantarum, 1753) (Stafleu, 1972).

Noch komplizierter sind die taxonomischen und nomenklatorischen Verhältnisse bei *Dryopteris pseudo-mas* (Woll.) Holub et Pouzar. Die taxonomischen Schwierigkeiten äussern sich in der verwirrenden Vielfalt von Synonymen, die teilweise auf Verwechslungen oder Identifizierung mit asiatischen oder amerikanischen Taxa, teilweise auf die Unsicherheit über die Stellung und Vielfalt des Taxons zurückzuführen sind. Die grosse Synonymenliste, die Rothmaler (1943) gibt, zeigt das; sie enthält aber nicht ausschliesslich Synonyme für *D. pseudo-mas,* was mit seiner Auffassung von der Art *D. paleacea* (Sw.), Hand. Mazz. zusammenhängt. Auf dieses Problem wird in Kap. 1.7. näher eingegangen. In dieser Arbeit wird der Name *D. pseudomas* verwendet, der für das europäische Taxon nun allgemein gebraucht wird (Basionym: *Lastrea pseudo-mas* Wollaston, The Phytologist 1:172, 1855). Nomenklatorisch korrekt hat er den vorher verbreiteten Namen *D. borreri* Newman abgelöst (Holub, 1967). Der älteste Name dürfte *Aspidium distans* Viviani (1825) sein, der aber nach den Nomenklaturregeln nicht verwendet werden darf (Pichi-Sermolli, 1960).

Nomenklatorisch und taxonomisch unklar ist die Benennung des Bastards zwischen *D. filix-mas* und *D. pseudo-mas*. Rothmaler (1943–46) bezeichnet *D. filix-mas* (L.) Schott x *D. paleacea* (Sw.) Hand. Mazz. als *D. x tavelii*. Berücksichtigt man Rothmalers Auffassung des Taxons *D. paleacea*, so könnten sowohl amerikanische wie auch asiatische Taxa als Eltern von *D. x tavelii* in Betracht kommen. Auf der Synonymenliste für *D. x tavelii* erwähnt Rothmaler aber nur europäische Taxa. In dieser Arbeit wird dennoch der gebräuchliche Name *D. x tavelii* Rothm. verwendet.

1.4. Beschreibung von D. filix-mas, D. pseudo-mas und D. x tavelii

In vielen früheren Arbeiten sind Charakterisierungen zum Vergleich der Taxa angeführt (Rothmaler, 1943; Manton, 1950; Lawalrée, 1950, 1957; Reichling, 1953; Gätzi, 1960). Die Merkmale werden hier in einer Tabelle einander gegenübergestellt (Tab. 1). Ergänzend dazu kommen Zeichnungen und Photos (Abb. 1–9).

Bei näherer Beschäftigung mit der *D. filix-mas*-Gruppe wird deutlich, dass *D. filix-mas* s. str. nach äusseren Merkmalen leicht von *D. pseudo-mas* und *D. x tavelii* zu trennen ist. Die Ansicht, dass *D. pseudo-mas* sich eindeutig und klar von *D. x tavelii* unterscheide (Rothmaler, 1943; Reichling, 1953; Lawalrée, 1961), konnte in dieser Arbeit dagegen nicht bestätigt werden. Bei den im Laufe dieser Arbeit identifizierten (cytologisch bestätigten) *D. x tavelii* sind die Merkmale manchmal intermediär zwischen *D. filix-mas* und *D. pseudo-mas* (Abb. 1–5), manchmal aber *D. pseudo-mas* sehr ähnlich.

Die Tabelle 1 stützt sich auf jene von Reichling (1953); im Gegensatz dazu soll aber deutlich werden, dass die Übergänge von *D. pseudo-mas* zu *D. x tavelii* fliessend sind, und dass nach den angegebenen Merkmalen allein die Taxa nicht zu trennen sind.

1.5. Messungen an Sporen und Schliesszellen

Neben den grobmorphologischen Eigenschaften wurden auch die Grösse der Sporen und die Länge der Spaltöffnungen bei den verschiedenen Taxa berücksichtigt. Es wurde erwartet, dass sich Unterscheidungsmöglichkeiten ergeben würden, die erlauben sollten, die Rassen von *D. pseudo-mas* und *D. x tavelii* auseinander zu halten. Die Messungen wurden an mehreren Individuen des gleichen Taxons gemacht. Die Resultate werden in Histogrammen einander gegenübergestellt (Abb. 10, 11). Mitberücksichtigt wurde hier noch eine Pflanze der Art *D. abbreviata* Newm. aus dem Botanischen Garten (statistische Auswertungen Tab. 2–5, S. 204, 207).

Tabelle 1:

Vergleich zwischen *D. pseudo-mas, D. x tavelii* und *D. filix-mas* (nach Reichling (1953), verändert).

	D. pseudo-mas	*D. x tavelii*	*D. filix-mas*
Ramentum	sehr dicht	sehr dicht	mässig dicht
Spreuschuppen (Abb. 6–9)	eng lanzettlich – lanzettlich lang zugespitzt – braun, rotbraun, schwarz	eng lanzettlich – oval-lanzettlich lang zugespitzt – zugespitzt braun, rotbraun, schwarz	oval-lanzettlich spitz braun, hell, fahlbraun
Blattspreite Textur	ledrig – schwach ledrig	ledrig, öfter schwach ledrig	weich
Oberseite	grün-dunkelgrün glänzend	grün-dunkelgrün glänzend	grün ± hell matt
Unterseite	grau-grün	grau-grün	grün
Segmente	dicht stehend oft rechtwinklig inseriert	dicht stehend oft rechtwinklig inseriert	locker stehend schräg inseriert
Verzweigung der Rachis (Basis der Fiedern)	schwarz *)	schwarz *)	grün
Fiederchen (Abb. 1–5)	seitliche Ränder parallel bis schwach konvergent ganzrandig-etwas gezähnt Spitze gestutzt bis abgerundet Rand nach unten umgebogen, gewölbt	seitliche Ränder parallel bis schwach konvergent ± gezähnt Spitze gestutzt, abgerundet, manchmal verschmälert Rand ± nach unten umgebogen, gewölbt	seitliche Ränder konvergent gelappt-gezähnt Spitze verschmälert, abgerundet Rand kaum umgebogen, flach
Indusium	ledrig-schwach ledrig Rand unter den umgebogen während der Reife die Form behaltend, sich spaltend oder nach oben krümmend	schwach ledrig Rand unter den Sorus umgebogen während der Reife sich nach oben krümmend	weich Rand um Sorus ausgebreitet während der Reife sich kräuselnd
Fortpflanzung	apogam	apogam	sexuell

*) nur bei frischen Pflanzen sichtbar, verschwindet im Herbar.

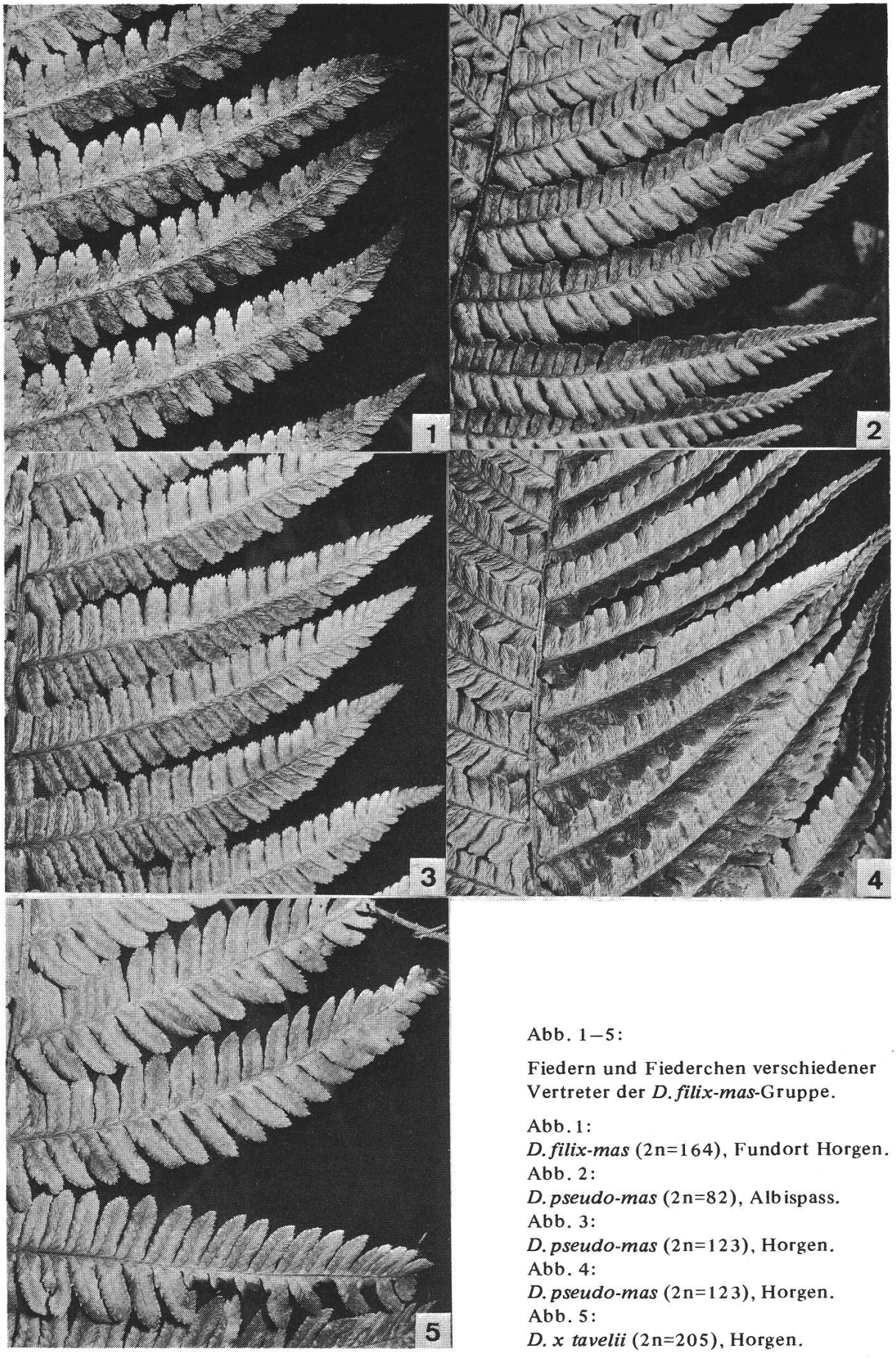


Abb. 1–5:

Fiedern und Fiederchen verschiedener Vertreter der *D. filix-mas*-Gruppe.

Abb. 1:
D. filix-mas (2n=164), Fundort Horgen.
Abb. 2:
D. pseudo-mas (2n=82), Albispass.
Abb. 3:
D. pseudo-mas (2n=123), Horgen.
Abb. 4:
D. pseudo-mas (2n=123), Horgen.
Abb. 5:
D. x tavelii (2n=205), Horgen.

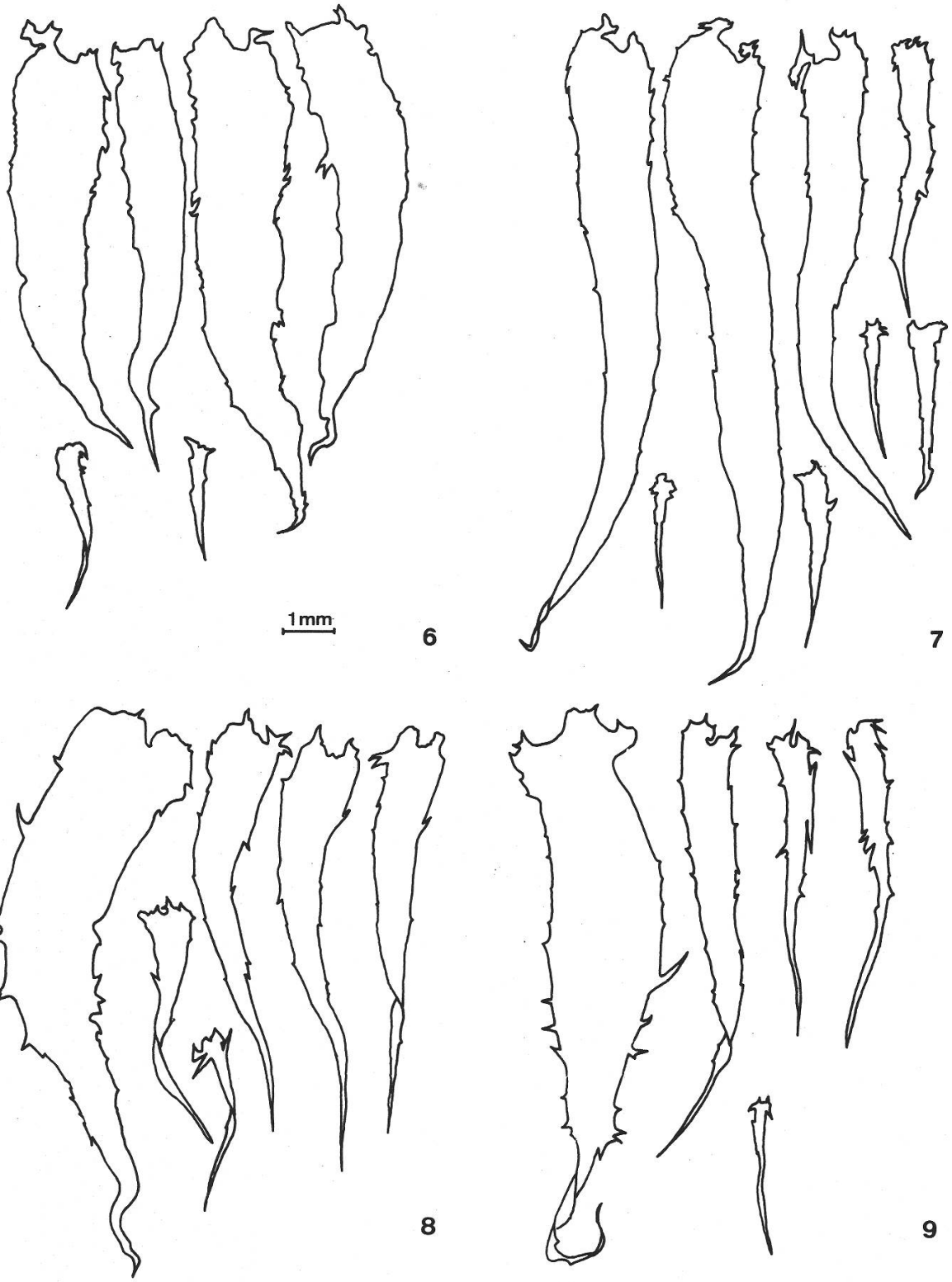


Abb. 6–9:

Spreuschuppen verschiedener Vertreter der *D. filix-mas*-Gruppe.

Abb. 6: *D. filix-mas* (2n=164), Fundort Ober Kunkels.
Abb. 7: *D. pseudo-mas* (2n=82), Horgen.
Abb. 8: *D. pseudo-mas* (2n=123), Steinmaur.
Abb. 9: *D. x tavelii* (2n=205), Winterthur Rossberg.

Legende zu den Tabellen 2–5:

Art	fm	D. filix-mas (2n = 164)
	pm 82	D. pseudo-mas (2n = 82)
	pm 123	D. pseudo-mas (2n = 123)
	xt	D. x tavelii (2n = 205)
	ab	D. abbreviata (2n = 82)
Statistische Werte	z	Standardnormalvariable
	p	Wahrscheinlichkeit

Tabelle 2:

Ausgangsmaterial

Art:	fm	pm 82	pm 123	xt	ab
Anzahl Individuen:					
Sporenmessungen	10	5	8	6	1
Schliesszellenmessungen	6	6	6	6	1
Anzahl Stichproben:					
Sporenmessungen	200	100	160	120	20
Schliesszellenmessungen	147	150	150	150	50

Tabelle 3:

Vergleich von Werten L x B (Länge x Breite ohne Exospor) der Sporen verschiedener Arten.

Artenpaar:	fm / pm 82	fm / pm 123	fm / xt	fm/ab	fm82/pm123
z	6,62	12,30	3,76	4,37	7,68
p	$1x10^{-9}$	$1x10^{-9}$	$2x10^{-4}$	$2x10^{-5}$	$1x10^{-9}$
Artenpaar:	**pm82/xt**	**pm123/xt**	**pm82/ab**	**pm123/ab**	**xt/ab**
z	0,61	3,19	6,21	6,43	3,38
p	0,5	0,002	$1x10^{-9}$	$1x10^{-9}$	0,001

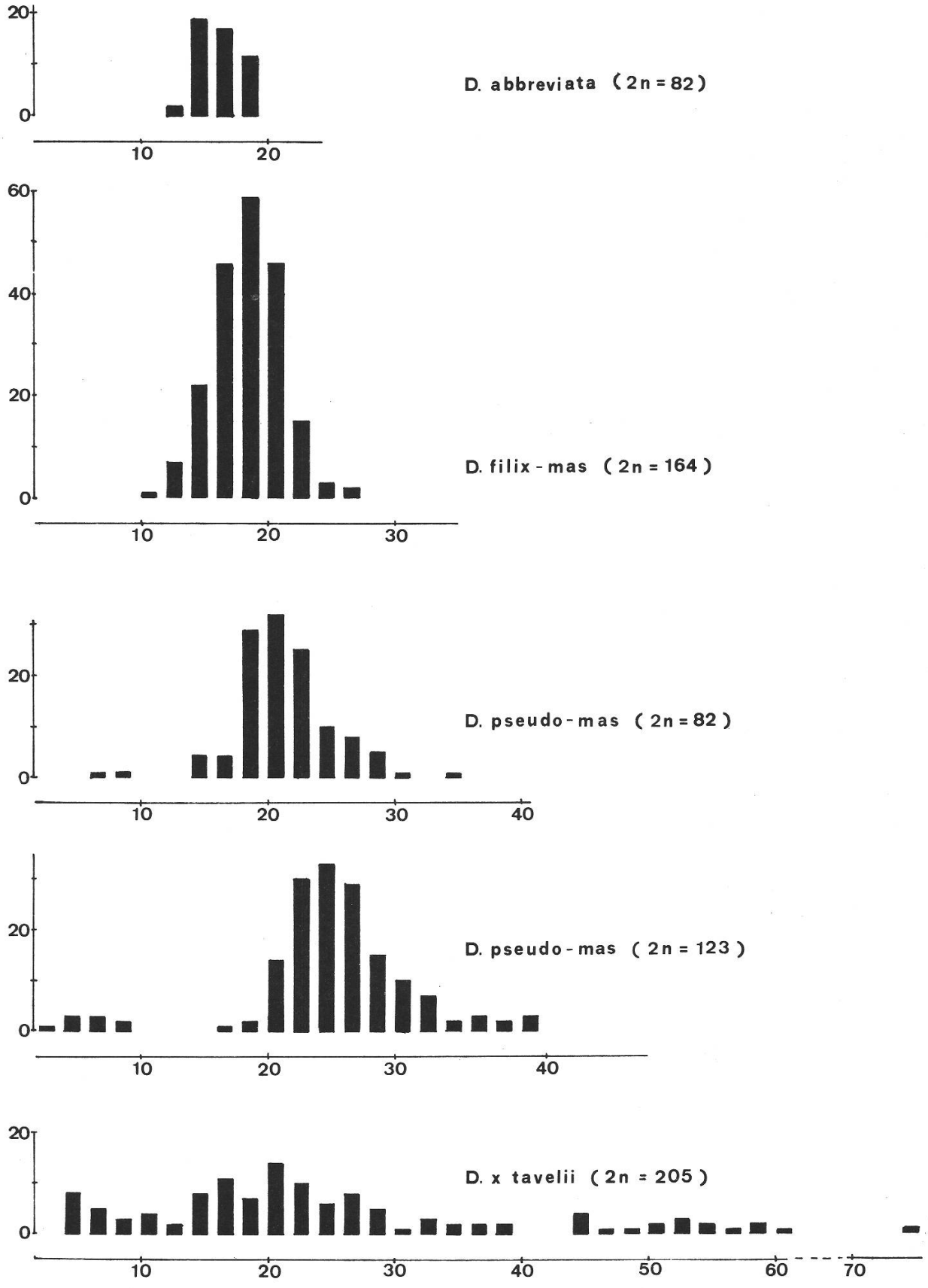
Aus Tab. 3 wird ersichtlich, dass sich für die gewählten Masse *pm82* und *xt* nicht signifikant unterscheiden.

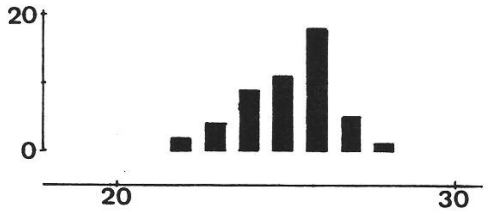
Abb. 10:

Graphische Darstellung (Histogramme) der Sporenmessungen. Abszisse: Länge x Breite in Messokular-Einheiten (10 Einheiten = 700 μ^2). Ordinate: Anzahl Sporen.

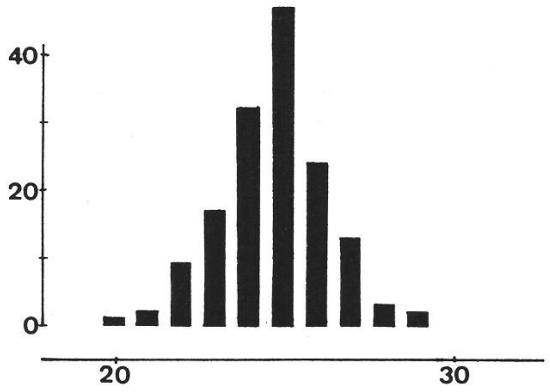
Abb. 11:

Graphische Darstellung (Histogramme) der Schliesszellenmessungen.
Abszisse: Länge in Messokular-Einheiten (10 Einheiten = 19 μ.
Ordinate: Anzahl Zellen.

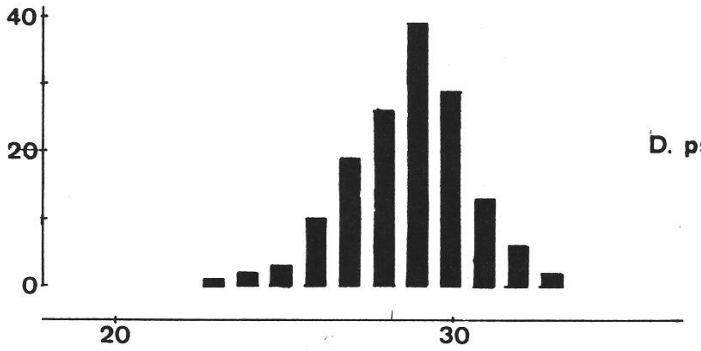

20
0
10
20
D. abbreviata (2n = 82)
60
40
20
0
10
20
30
D. filix-mas (2n = 164)
20
0
10
20
30
40
D. pseudo-mas (2n = 82)
20
0
10
20
30
40
D. pseudo-mas (2n = 123)
20
0
10
20
30
40
50
60
70
D. x tavelii (2n = 205)



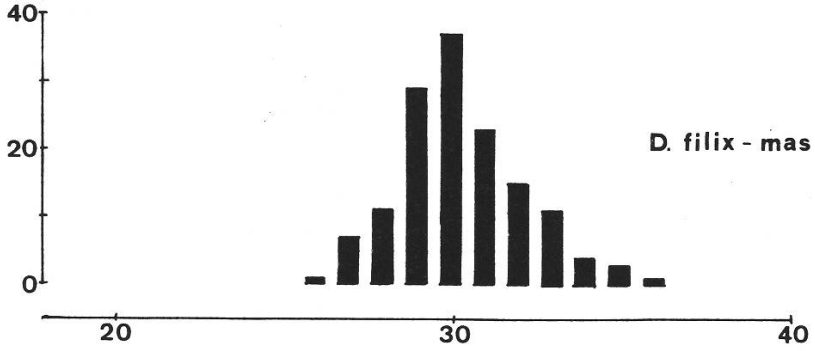
D. abbreviata (2n = 82)



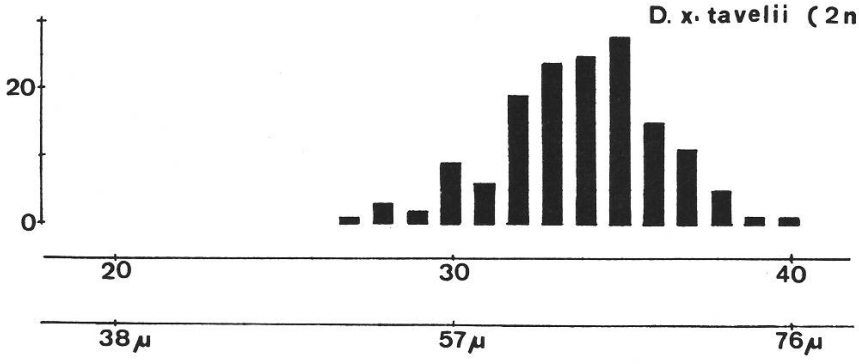
D. pseudo - mas (2n = 82)



D. pseudo - mas (2n = 123)



D. filix - mas (2n = 164)



D. x. tavelii (2n = 205)

Tabelle 4:

Vergleiche der Abweichungen vom Median der Sporenmasse L x B (Vergleich der Streuung).

Artenpaar:	pm82/xt	pm123/xt	pm82/pm123
z	7,76	6,19	2,61
p	$1x10^{-9}$	$1x10^{-9}$	0,01

Artenpaar:	pm123/fm	pm82/fm	xt/fm
z	4,24	0,695	9,51
p	$1x10^{-5}$	0,5	$1x10^{-9}$

Tabelle 5:

Vergleich der Schliesszellenlänge

Artenpaar:	fm/pm82	fm/pm123	fm/xt	fm/ab	pm82/pm123
z	10,15	6,26	11,16	10,42	8,84
p	$1x10^{-9}$	$11x10^{-9}$	$1x10^{-9}$	$1x10^{-9}$	$1x10^{-9}$

Artenpaar:	pm82/xt	pm82/ab	pm123/xt	pm123/ab	xt/ab
z	10,53	0,44	13,5	9,34	10,57
p	$1x10^{-9}$	0,5	$1x10^{-9}$	$1x10^{-9}$	$1x10^{-9}$

In den Tabellen 3 bis 5 sind die statistischen Auswertungen dargestellt. Bei einer Wahrscheinlichkeit von p = 0,05 und kleiner wird die Nullhypothese (beide Verteilungen stammen aus der gleichen Grundgesamtheit) abgelehnt.

1.6. Variabilität und Chromosomenzahlen bei D. filix-mas, D. pseudo-mas und D. x tavelii

D. filix-mas weist eine grosse Variabilität auf, die sich vor allem in der Gliederung der Spreite äussert (Abb. 12). Diese Variabilität beschäftigte viele Autoren des letzten und zu Beginn dieses Jahrhunderts. Viele Varietäten und Rassen sind beschrieben worden (Moore, 1859; Milde, 1867; Luerssen, 1889; Christ, 1900; Hayek, 1908; Fomin, 1911). Alle bis anhin untersuchten Pflanzen sind tetraploid (2n = 4x = 164). Chromosomenzählungen wurden vorgenommen an Material aus England von Manton (1950), aus Finnland (Sorsa, 1958, 1962), aus der Schweiz und aus Norditalien (Schneller, noch unveröffentlicht).

In der Literatur wird allgemein erwähnt, dass *D. pseudo-mas* ein kleineres Variationsspektrum als *D. filix-mas* besitze (Rothmaler, 1943–46; Reichling, 1953) (Abb. 13, 14). Andererseits sind auch für *D. pseudo-mas* manche Varietäten beschrieben worden (v. Tavel, 1937). Eindeutig ist die Trennung in zwei cytologische Rassen, eine diploide (2n = 2x = 82) und eine triploide (2n = 3x = 123). Pflanzen dieser zwei Rassen können mit *D. filix-mas* kreuzen, es entstehen tetraploide (2n = 4x = 164) und pentaploide Bastarde (2n = 5x = 205), die als *D. x tavelii* Rothm. benannt werden. Döpp (1955) erbrachte den experimentellen Beweis für das Entstehen des Bastards. In der Schweiz konnte bis jetzt nur die pentaploide *D. x tavelii* gefunden werden. Theoretisch müsste die tetraploide ebenfalls zu finden sein.

Nach eigenen Erfahrungen ist es nicht immer leicht, nach morphologischen Gesichtspunkten die diploide Rasse von *D. pseudo-mas* von der triploiden abzugrenzen. Im Allgemeinen darf gesagt werden, dass die diploiden Vertreter die „*pseudo-mas*"-Merkmale wie Derbheit und Glanz des Blattes, Ausbildung der Indusien und Spreuschuppen in ausgeprägterem Masse aufweisen. Dazu sind die var. disjuncta Fomin und die var. punctata v. Tavel (Manton 1950) zu zählen.

Zu der im Gebiet am häufigsten vorkommenden triploiden Rasse und teilweise auch zu *D. x tavelii* sind etwa folgende Varietäten von v. Tavel (1937) zu zählen: var. insubrica, var. ursina, var. robusta, var. tenuis, var. pseudodisjuncta (Vertreter der letzteren von Döpp et al., (1963), untersucht, sind triploid).

Die Variabilität der triploiden *D. pseudo-mas* ist nicht abzustreiten, wenn sie auch, nach dem untersuchten Material zu beurteilen, geringer ist als jene von *D. filix-mas.* Sie äussert sich ebenfalls in der Gliederung der Spreite, der Fiederchen, in der Textur des Blattes und in der Ausbildung der Spreuschuppen. Es wurde nicht versucht, die triploiden Formen einer Varietät zuzuordnen.

Der morphologische Vergleich von triploiden *D. pseudo-mas* mit pentaploiden *D. x tavelii* zeigte, dass sie vielfach nicht zu trennen sind (Abb. 13–15, Tab. 1).

1.7. Diskussion

1.7.1. Zur Variabilität von D. filix-mas

D. filix-mas (L.) Schott ist gut gegen andere nahe verwandte Arten abzugrenzen. Verwechslungsmöglichkeiten mit anderen Arten sind deshalb bei sorgfältiger Analyse auszuschliessen. Das Vorkommen und die Verbreitung dieser Art ist gut bekannt; es handelt sich um ein circumpolares Verbreitungsgebiet der nördlichen gemässigten Zone (Lawalrée, 1950; Meusel, 1965).

Die intraspezifische Variabilität ist recht vielfältig (Abb. 12). Nach Befunden aus der Natur und aus dem Herbar ist sie aber schwer zu ordnen, einmal, weil die Formen vielfach im gleichen Areal nebeneinander vorkommen (Hayek, 1908), dann wegen der vielen Übergangsformen (Luerssen, 1889). Diese Tatsachen bewirkten, dass die Autoren, die sich nur auf die Morphologie stützten, zu unsicheren intraspezifischen Klassifizierungen gelangten. Viele Autoren besassen

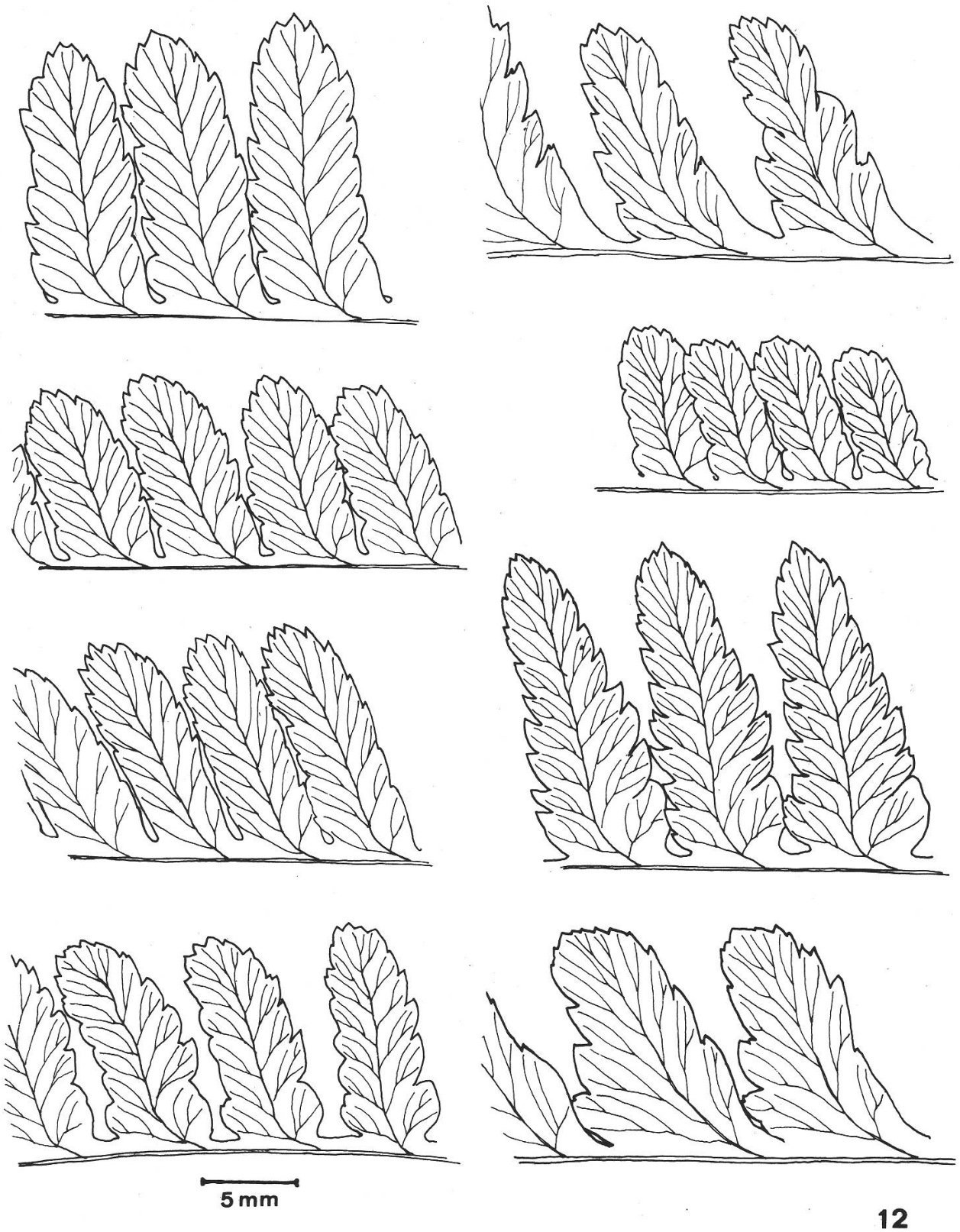


Abb. 12:

Sekundärfiedern verschiedener Individuen von *D. filix-mas;* die Variabilität ist gross.

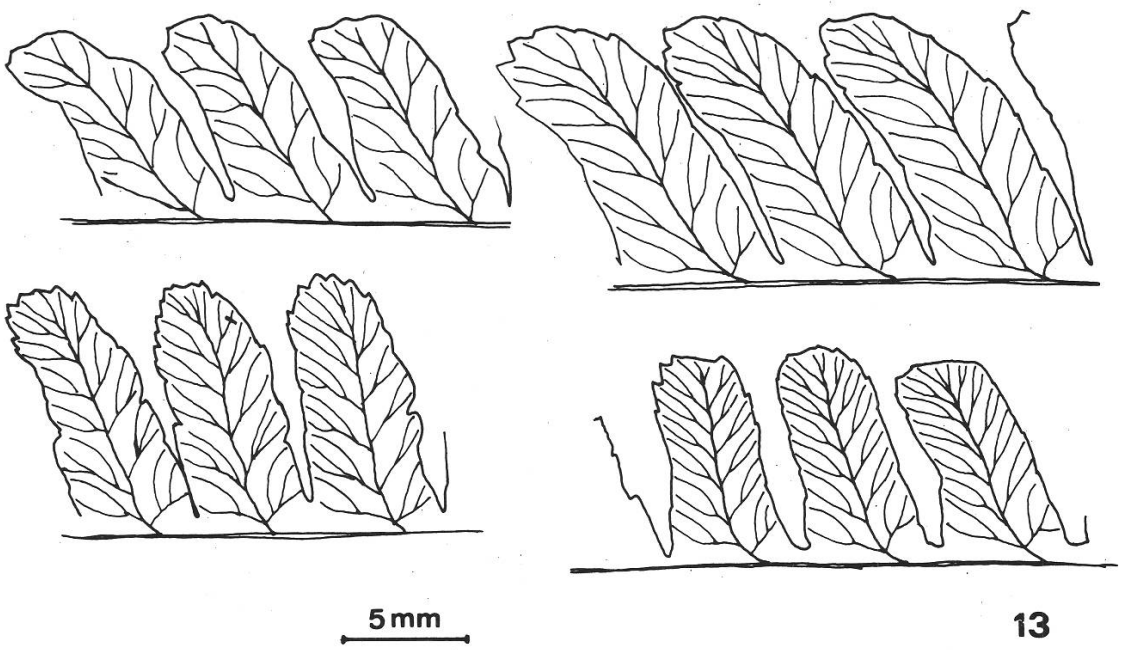


Abb. 13:

Sekundärfiedern verschiedener Individuen von *D. pseudo-mas* (2n=82); die Variabilität ist geringer als bei *D. filix-mas.*

zudem wohl nur eine beschränkte Auswahl von Untersuchungsmaterial. Rothmaler (1943) dagegen hält sämtliche Formen nur für Modifikationen, was heissen würde, dass die Art eine grosse phänotypische Plastizität besitzt. In dieser Diskussion wird das Problem der intraspezifischen Variabilität aufgeworfen, um zu zeigen, dass sie noch nicht befriedigend erklärt werden kann. Es darf angenommen werden, dass die Variabilität von *D. filix-mas* mit der Fortpflanzung zusammenhängt: *D. filix-mas* ist sexuell. Klekowski (1971, 1972) zeigt, dass zwar bei einigen homosporen Farnen (z.B. *Pteridium aquilinum, Osmunda regalis, Onoclea sensibilis, Stenochlaena tenuifolia*) Selbstbefruchtung durchaus möglich ist, dass aber eine normale Sporophytbildung durch rezessive Letalfaktoren stark eingeschränkt ist. Auch bei *D. filix-mas* ist deshalb Autogamie nicht auszuschliessen (Versuche, die das bestätigen, sind keine bekannt). Beobachtungen in der Natur haben gezeigt, dass oft viele Prothallien sehr nahe beieinander wachsen. Kreuzbefruchtung scheint gut möglich zu sein; das würde also heissen, dass der Genaustausch gewährleistet ist und Rekombination stattfinden kann. Zur Klärung der Variabilität sind weitere Untersuchungen notwendig. Dabei müssen morphologische, ökologische und genetische Gesichtspunkte berücksichtigt werden.

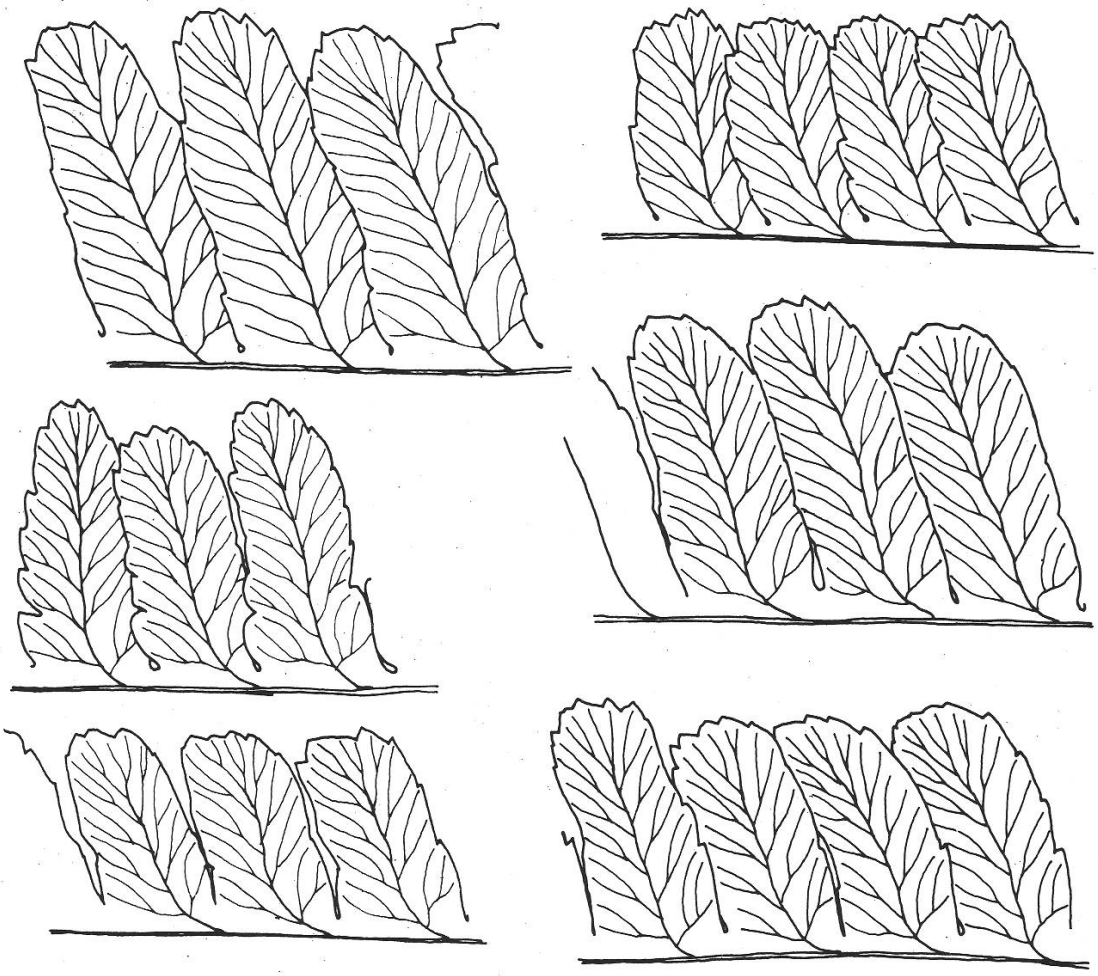


Abb. 14:

Sekundärfiedern verschiedener Individuen von *D. pseudo-mas* (2n=123); die Variabilität ist geringer als bei *D. filix-mas*. Der Übergang zu *D. x tavelii* ist fliessend.

1.7.2. Bemerkungen zur Stellung von D. pseudo-mas

Die Abgrenzung von *D. pseudo-mas* (Woll.) Holub et Pouzar und die Stellung dieses Taxons innerhalb nahe verwandter Formen bot und bietet immer noch grosse Schwierigkeiten. Hier seien zwei grundsätzliche Ansichten erwähnt:

- Nach Rothmaler (1943) ist *D. paleacea* (Sw.) Hand. Mazz. eine weltweit verbreitete Art, die sehr wenig variabel ist. Zu dieser wäre *D. pseudo-mas* zu rechnen.
- Pichi-Sermolli (1960) ist der Ansicht, es sei besser, drei Arten auseinanderzuhalten, die asiatische *D. wallichiana* (Sprengel) Hylander, Bot. Notiser 3 (1953), die amerikanische *D. parallelo-gramma* (Kze.) Alston, Amer. Fern J. 47 (1957), und die europäische *D. pseudo-mas* (Woll.) Holub et Pouzar, Folia geobot. phytotax. 2 (1967).

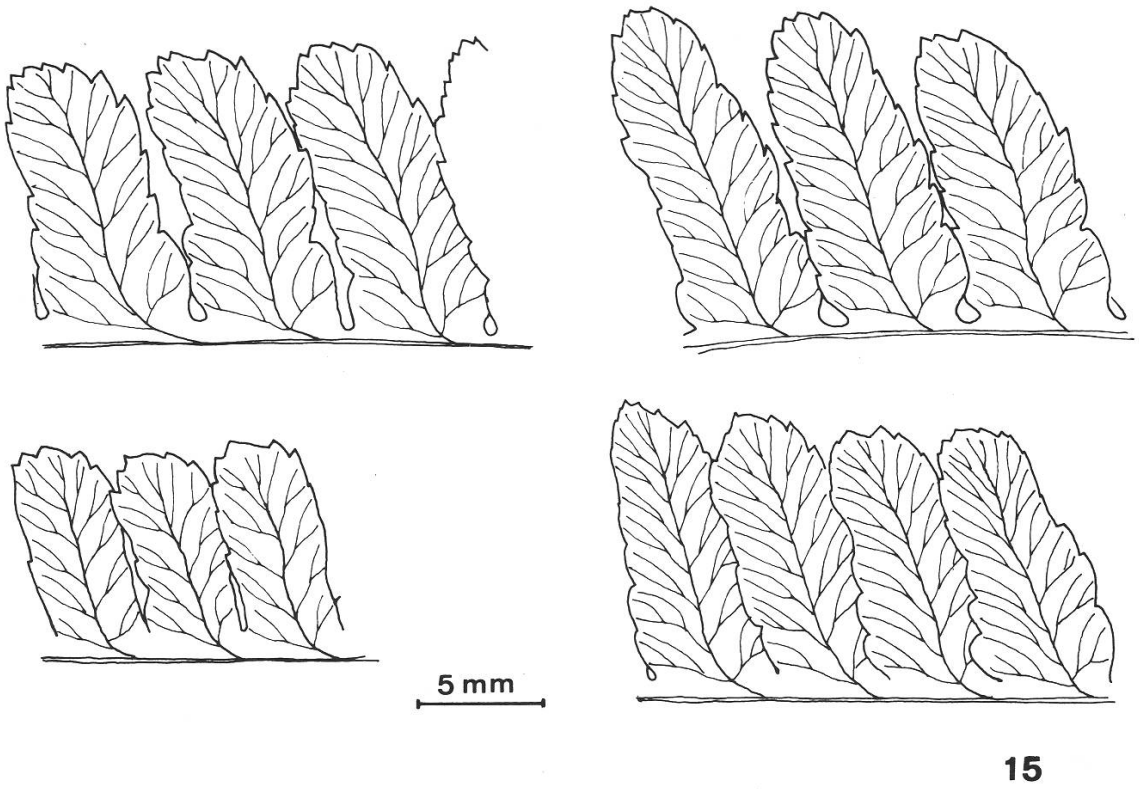


Abb. 15:

Sekundärfiedern verschiedener Individuen von *D. x tavelii*. Die Ausprägung der Sekundärfiedern ist *D. pseudo-mas* ähnlich oder intermediär zwischen *D. filix-mas* und *D. pseudo-mas*.

Es dürfte zur Zeit nicht leicht sein, eine dieser Ansichten zu beweisen. Kritisch sei vorerst die Behauptung von Rothmaler (1943) betrachtet, *D. paleacea* gehöre zu den einförmigsten, am wenigsten variablen Arten der Gattung *Dryopteris*. Dieses Urteil basiert auf einigen morphologischen Merkmalen (Spreuschuppen, Fiedern, Fiederchen). Diese Merkmale allein scheinen zu wenig stichhaltig zu sein. Für eine genaue Analyse sind weitere, umfangreichere Untersuchungen wohl unerlässlich. Die Einförmigkeit der Merkmale trifft für das europäische Taxon nicht in dem Masse zu, wie Rothmaler es erwähnt (Kap. 1.7.3.).

Die cytologischen Verhältnisse sind bei einigen asiatischen Vertretern untersucht worden. Wie in Europa bei *D. pseudo-mas*, kommen in Asien zwei cytologische Rassen vor, nämlich im Himalaya diploide (Mehra und Loyal, 1965; Loyal, 1959) und triploide (Bhavanandan, 1968), in Ceylon triploide (Manton und Sledge, 1954) und in Japan triploide (Hirabayashi, 1967). Sämtliche untersuchten Pflanzen sind apogam. Diese Resultate sprechen für eine enge Verwandtschaft; als Einschränkung sei dagegen erwähnt, dass Apogamie innerhalb der Gattung *Dryopteris* bei einigen Arten vorkommt, z.B. *D. fibrillosa, D. odontoloma, D. fructuosa* (Mehra und Loyal, 1965).

Sporenuntersuchungen an südamerikanischen Pflanzen der Art *D. parallelogramma* aus dem Zürcher Herbar lassen vermuten, dass auch dieses Taxon apogam ist. Zur Untersuchung gelangten Pflanzen aus Costa Rica, Mexico und Bolivien. Cytologische Untersuchungen von Mickel et al. (1966) zeigten, dass *D. parallelogramma* triploid ist. Auf Grund dieser Angaben ist es sicher verfrüht, eine Lösung des Problems zu versuchen, wie sich die europäischen Taxa verwandtschaftlich zu den aussereuropäischen stellen.

Das europäische Taxon *D. pseudo-mas* bietet ebenfalls manche Probleme. Während der eine Elter von *D. filix-mas* vermutlich *D. abbreviata* ist (Manton, 1950), scheint die Abstammung von *D. pseudo-mas* nicht lösbar zu sein. Ist die diploide die ursprünglichere? Entstand die triploide aus der diploiden durch eine Kreuzung mit einer unbekannten Art? Diese Fragen müssen offen bleiben und es dürfte schwer sein, sie beantworten zu können.

1.7.3. Bemerkungen zur Taxonomie und Variabilität im Zusammenhang mit Apomixis

Bei vielen apomiktischen Gattungen der Blütenpflanzen wie *Rubus, Taraxacum, Hieracium, Ranunculus* sind hunderte von „Arten" beschrieben worden. Die Variationsmuster sind oft so vielfältig, dass eine formale taxonomische Gliederung nicht möglich ist (Heywood, 1971). Bei Farnen im allgemeinen und bei der *D. filix-mas*-Gruppe im besonderen sind die taxonomischen Probleme verglichen damit einfacher, weil die Variabilität der Apomikten wesentlich weniger ausgeprägt ist. Folgende Prinzipien können bei der Klassifikation in Betracht gezogen werden:

- Man spricht von einer einzigen apomiktischen Art, welche di-, tri-, tetra-, pentaploide Cytotypen einschliesst (auch noch höhere Ploidiestufen wären denkbar). Diese Auffassung würde gerechtfertigt durch den morphologischen Vergleich innerhalb der cytologisch verschiedenen Pflanzen (Kap. 1.4., Tab. 1). Eine solche Klassifizierung hätte also einen sehr praktischen Sinn.

- Man stützt sich auf die cytologischen Merkmale und erklärt jede Ploidiestufe als eigene Art. Diese Auftrennung kann für speziellere Untersuchungen von Nutzen sein, dagegen ist sie, vom praktischen Standpunkt aus gesehen, erschwerend.

- Aus nomenklatorischen Gründen wird in dieser Arbeit folgende Klassifizierung beibehalten. Mit *D. pseudo-mas* werden di- und triploide Pflanzen bezeichnet. Die Herkunft dieser Pflanzen ist ungewiss. Der Name *D. x tavelii* steht für die tetra- und pentaploiden Pflanzen, es handelt sich mit grosser Wahrscheinlichkeit um Bastarde zwischen *D. pseudo-mas* und *D. filix-mas* (Döpp, 1955). *D. x tavelii* zeigt die Fortpflanzungsweise von *D. pseudo-mas:* Sie kann sich apogam vermehren, die Sporenfertilität dagegen ist stark herabgesetzt.

Die Ansicht Rothmalers (1943) über die Variabilität von *D. pseudo-mas* muss kritisch betrachtet werden. Er vertritt die Meinung, dass die Varietäten von Fomin (1911) und v. Tavel (1937) nur Modifikationen seien, oder dass sie zu *D. x tavelii* zu stellen seien. Dagegen sprechen einerseits die cytologischen Befunde, dass zwei Chromosomenrassen bei *D. pseudo-mas* vorkommen, andererseits die morphologischen Eigenschaften der häufigen triploiden Rasse und deren fliessender Übergang zu *D. x tavelii.* Dass *D. x tavelii* mit der üblichen morphologischen Charakterisierung oft nicht von den triploiden *D. pseudo-mas* zu trennen ist, führt zu folgendem Problem. Sind die Angaben von Reichling (1953, 1963) und von Lawalrée (1960, 1961, 1962, 1968) über das Vorkommen von *D. x tavelii* richtig? Schon Rothmaler (1943) ging mit seiner Diagnose fehl, *D. pseudo-mas* var. *pseudodisjuncta* v. Tavel zu *D. x tavelii* zu zählen. Viele der von Reichling und Lawalrée als Bastarde bezeichneten Pflanzen könnten ebensogut der triploiden Rasse von *D. pseudo-mas* angehören.

Die Messungen an Sporen und Schliesszellen zeigen einmal, dass im Gegensatz zu den Sporen der *D. spinulosa*-Gruppe (Britton, 1968) eine Korrelation zwischen Sporengrösse und Ploidiegrad der Sporen festgestellt werden kann: Die Sporengrösse nimmt mit der Ploidiestufe zu (Kap. 1.5., Abb. 10). Die Unterschiede zwischen *D. abbreviata, D. filix-mas, D. pseudo-mas* (diploid), *D. pseudo-mas* (triploid) untereinander sind signifikant. Davon ausgenommen ist *D. x tavelii,* welche sich durch sehr viele aberrante Sporen auszeichnet; sie unterscheidet sich beim Mediantest nicht von *D. pseudo-mas* (diploid), sie unterscheidet sich aber signifikant bezüglich der Streuung der Sporengrösse von allen anderen Taxa. Die Resultate zeigen auch, dass bei den apogamen Taxa mit zunehmender Ploidiestufe die Streuung zunimmt.

Die Korrelation zwischen Schliesszellengrösse und Ploidiestufe ist beim untersuchten Material ebenfalls ersichtlich (Kap. 1.5., Abb. 11). Die beiden diploiden Formen *D. abbreviata* und *D. pseudo-mas* unterscheiden sich nicht signifikant; von *D. abbreviata* konnte zwar nur ein Individuum untersucht werden. Zwischen den anderen Arten oder Ploidiestufen sind die Unterschiede signifikant.

Konnten bei diesen Messmethoden die Tendenzen der Masse bei den verschiedenen Taxa festgestellt werden, so heisst das natürlich nicht, dass jedes Individuum auf Grund von Messungen eindeutig zugeordnet werden könne. Die Messungen stellen aber für die Diagnose eine wesentliche Hilfe dar.

D. pseudo-mas und *D. x tavelii* verhalten sich soweit bekannt obligat apogam. Die Variabilität innerhalb apogamer Formen müsste also als Folge von genetisch fixiertem, heterogenem Ausgangsmaterial angesehen werden. Als Beispiel zur Erklärung möge *D. x tavelii* dienen. Der eine Elter *D. filix-mas* ist sehr variabel. *D. x tavelii* pflanzt sich wie der andere Elter *D. pseudo-mas* apogam fort, das heisst, die zufällige Genkombination kann erhalten bleiben. Je nach den adaptiven Eigenschaften solcher Kombinationen ist die Verbreitung begünstigt, erschwert oder verunmöglicht. Eine Reihe von verschiedenen sich wenig unterscheidenden Klonen kann bestehen bleiben und sich verbreiten, wie dies bei *D. pseudo-mas* (vor allem bei den triploiden) der Fall sein dürfte.

Zusammenfassung

Dryopteris filix-mas (L.) Schott ist von *D. pseudo-mas* (Woll.) Holub et Pouzar und *D. x tavelii* Rothm. grobmorphologisch gut zu unterscheiden. Dagegen sind die Übergänge zwischen *D. pseudo-mas* und *D. x tavelii* fliessend; dies widerspricht der bisherigen Ansicht. Die bestehenden Angaben ihrer Verbreitung müssen daher kritisch betrachtet werden.

Messungen an Sporen und Schliesszellen liefern weitere Hilfsmittel zur Diagnose kritischer Formen innerhalb der *D. filix-mas*-Gruppe. Es konnten Korrelationen zwischen Chromosomenzahl und Grösse von Sporen und Schliesszellen festgestellt werden.

D. filix-mas ist morphologisch wesentlich variabler als *D. pseudo-mas,* was mit der Fortpflanzungsweise zusammenhängen dürfte. *D. filix-mas* ist sexuell, Genaustausch und Rekombination sind ermöglicht. *D. pseudo-mas* und *D. x tavelii* sind apogam. Es zeigte sich aber, dass auch die apogamen Formen variabel sind. Neben den Unterschieden im Ploidiegrad ist auch innerhalb der Ploidiestufen eine (wenn auch geringere) Variabilität zu beobachten, die ebenfalls genetisch bedingt sein dürfte.

Die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den europäischen *D. pseudo-mas* und den aussereuropäischen *D. wallichiana* (Sprengel) Hylander und *D. parallelogramma* (Kze.) Alston sind bis jetzt noch nicht geklärt. Die bisherigen, zum Teil spärlichen, Untersuchungen erlauben es nicht, auf eine sehr enge Verwandtschaft zu schliessen und die drei Arten in einer Art zusammenzufassen. Die von Rothmaler erwähnte Einheitlichkeit hat sich nicht bestätigt, denn sogar innerhalb des europäischen Taxons ist Variabilität festzustellen.

Summary

On macromorphological characters *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott is distinct from *D. pseudo-mas* (Woll.) Holub et Pouzar and *D. x tavelii* Rothm. Numerous intermediates between *D. pseudo-mas* and *D. x tavelii* have been found. This has not been generally realised and therefore, exsisting statements on their distribution must be taken critically.

Measurements of spores and guard cells give further help in the diagnosis of the critical variants within the *D. filix-mas* group. There are correlations between the size of spores and guard cells and the chromosome number.

D. filix-mas is morphologically considerably more variable than *D. pseudo-mas* and *D. x tavelii.* This probably hangs together with the breeding system. *D. filix-mas* is sexual and therefore, shows recombination and geneflow. *D. pseudo-mas* and *D. x tavelii* are apogamous but, nevertheless, show a certain degree of variability. Beside the differences in polyploidy, there are also separate chromosome races at each polyploid level.

The phyletic relationship between the European *D. pseudo-mas* and the extra-European species, *D. wallichiana* (Sprengel) Hylander and *D. parallelogramma* (Kze.) Alston, is not fully understood. However, following the investigations up to date it is not likely that the three species are closely related and should therefore not be lumped into one species. The uniformity of all the taxa, mentioned by Rothmaler, has not been confirmed.

Literatur

Bhavanandan K.V. 1968. Studies on the cytology of sixteen species of South Indian ferns. Caryologia 21, 333–338.

Britton D.M. 1968. The spores of four species of spinulose wood ferns *(Dryopteris)* in Eastern North America. Rhodora 70, 340–347.

Ching R.C. 1933. On the nomenclature and systematic position of *Polypodium dryopteris* L. and related species. Contr. Biol. Lab. Sci. Soc. China 9, 30–43.

Christ H. 1897. Die Farnkräuter der Erde. G. Fischer, Jena.

– 1900. Die Farnkräuter der Schweiz. K.J. Wyss, Bern.

Conover W.J. 1971. Practical nonparametric statistics. J. Wiley, New York.

Döpp W. 1955. Experimentell erzeugte Bastarde zwischen *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott und *D. paleacea* (Sw.) C. Chr. Planta 41, 70–91.

– , Gätzi W. und Oberholzer E. 1963. *Dryopteris borreri* Newman (*D. paleacea* Hand.-Mazz.) var. *pseudodisjuncta* v. Tavel. Ber. Dtsch. Bot. Ges. 76, 99–111.

Fomin A. 1911. Übersicht der *Dryopteris*-Arten im Kaukasus. Moniteur Jard. Bot. Tiflis 20, 20–70.

Fuchs L. 1543. New Kreuterbuch. Facsimile H. Marzell, Koehlers Antiquarium, Leipzig 1938.

Gätzi W. 1960. Über den heutigen Stand der Dryopterisforschung. Ber. St.Gall. Naturwiss. Ges. 77, 7–73.

Hayek A. v. (1908–11). Flora von Steiermark I. Berlin.

Heywood V.H. 1971. Taxonomie der Pflanzen. G. Fischer, Stuttgart.

Hirabayashi H. 1967. Chromosome numbers in Japanese species of Dryopteris. J. Japanese Bot. 42, 44–48.

Holttum R.E. 1969. On the significance of some name changes in Ferns. Brit. Fern Gaz. 10, 92–96.

Holub J. 1967. Remarks on the nomenclature of „*Dryopteris borreri* Newman 1854". Folia Geobot. et Phytotax. 2, 329–332.

Klekowski E.J. 1971. Ferns and genetics. Bio Science 21, 317–322.

– 1972. Evidence against genetic selfincompatibility in the homosporous fern *Pteridium aquilinum*. Evolution 26, 66–73.

Lawalrée A. 1950. Flore générale de Belgique. Ptéridophytes. Bruxelles.

– 1957. *Dryopteris Borreri* Newman en Belgique. Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique 90, 25–27.

– 1960. *Dryopteris x Tavelii* dans la vallée de l'Amblève. Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique 92, 272.

– 1961. *Dryopteris x Tavelii* in the valley of Chamonix, France. American Fern J. 51, 180–185.

– 1962. Quelques ptéridophytes x du Zillertal supérieur (Autriche). Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique 94, 279–283.

– 1968. Une étrange station de *Dryopteris x tavelii* Rothmaler à Lisens (Tyrol autrichien). Collect. Bot. 7, 621–624.

Loyal D.S. 1959. Some observations on the cytology and apogamy of Himalayan *Dryopteris paleacea* (Don) Hand.-Mazz. J. Indian Bot. Soc. 39, 608–613.

Luerssen C. 1889. Die Farnpflanzen. Rabenhorsts Kryptogamen-Flora Bd. 3. Leipzig.

Manton I. 1950. Problems of cytology and evolution in the Pteridophyta. University Press, Cambridge.
– und Sledge W.A. 1954. Observation on the cytology and taxonomy of the Pteridophyte flora of Ceylon. Phil. Trans. Roy. Soc. London 238, 127–185.
Mehra P.N. und Loyal D.S. 1965. Cytological investigations in the Himalayan *Dryopteris* Adanson. Caryologia 18, 461–498.
Meusel H., Jäger E. und Weinert E. 1965. Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. G. Fischer, Jena.
Mickel J.T., Wagner W.H. und Chen K.L. 1966. Chromosome observations on the ferns of Mexico. Caryologia 19, 95.
Milde J. 1867. Filices Europae et Atlantidis Asiae nemoris et Sibiriae. Lipsiae.
Moore T. 1859. The octavo nature-printed British ferns. Vol. 1, London.
Pfanzagl J. 1968. Allgemeine Methodenlehre der Statistik II. Sammlung Göschen, Berlin.
Pichi-Sermolli R.E.G. 1960. The identification of *Aspidium distans* Viv. American Fern J. 50, 133–138.
Reichling L. 1953. *Dryopteris paleacea* (Sw.) Hand.-Mazz. et *Dryopteris x tavelii* Rothm. au Grand-Duché de Luxembourg et en Belgique.
– 1963. Deux fougères méconnues de la flore Portugaise: *Dryopteris abbreviata* (DC.) Newman et *Dryopteris x tavelii* Rothm. Bot. Soc. Brot. 37, 35–43.
Rothmaler W. 1943. Über *Dryopteris paleacea* (Sw.) Hand.-Mazz. Boissiera 7, 166–181.
– 1943–46. Der Formenkreis von *Dryopteris paleacea* (Sw.) Hand.-Mazz. Candollea 10, 91–101.
Sorsa V. 1958. Chromosome studies on Finnish Pteridophyta. Hereditas 44, 541–546.
– 1962. Chromosomenzahlen finnischer Kormophyten. Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser. A 4, Biol. Nr. 58, 1–14.
Stafleu F.A. 1972. International code of botanical nomenclature. Utrecht.
Stearn W.T. 1962. Fée's „Mémoires sur la famille des fougères". Webbia 17, 207–222.
Tavel F. v. 1937. *Dryopteris Borreri* Newman und ihr Formenkreis. Verh. Schweiz. Naturf. Ges. 118, 153–154.
Wagner W.H. 1971. Ferns in biology: Some final comments. Bio Science 21, 323–324.
Weber E. 1967. Grundriss der biologischen Statistik. G. Fischer, Jena.
Wilmanns O., Rasbach K. und Rasbach H. 1968. Die Farnpflanzen Zentraleuropas. Quelle und Meyer, Heidelberg.

Dr. Johann Jakob Schneller
Institut für systematische Botanik
und Botanischer Garten der Universität Zürich
Pelikanstrasse 40
8039 Zürich