

***Dryopteris lacunosa* – eine neue Art des *Dryopteris-affinis*-Aggregats (*Dryopteridaceae*, *Pteridophyta*)**

STEFAN JESSEN, WALTER BUJNOCH, GÜNTHER ZENNER & CHRISTOPH STARK

Der Beitrag ist Alfred Eschelmüller aus Sulzberg im Allgäu gewidmet, einem der besten Kenner des *Dryopteris-affinis*-Aggregats in Mitteleuropa. Durch zahlreiche Publikationen (vgl. u. a. ESCHELMÜLLER 1996, 2001, BÄR & ESCHELMÜLLER 2007 sowie dort zitierte Literatur) machte er morphologische, phänologische und pflanzengeographische Einzelheiten sowie das Keimverhalten verschiedener Sippen und ihrer Hybriden mit *D. filix-mas* bekannt. Zusammen mit Anton Bär, Schwabach, wurden Resultate von cytologischen Untersuchungen zahlreicher Pflanzen des *D.-affinis*-Aggregats einschließlich verschiedener Hybriden mit *D. filix-mas* publiziert (BÄR & ESCHELMÜLLER 2006, 2007 sowie dort zitierte Literatur).

Zusammenfassung: Eine weitere Sippe des *Dryopteris-affinis*-Aggregats wird als Art, *D. lacunosa* S. JESS., ZENNER, CH. STARK & BUJNOCH beschrieben. Sie lässt sich morphologisch von den anderen bisher beschriebenen Taxa des Aggregats unterscheiden, ist triploid und zeigt spezifische Phloroglucid- und RAPD-Bandenmuster. Bisher sind Funde aus Norditalien, Österreich, der Schweiz, Frankreich, Deutschland, Großbritannien und Irland belegt.

Abstract: *Dryopteris lacunosa* – a new species of the *Dryopteris affinis* aggregate (*Dryopteridaceae*, *Pteridophyta*). *D. lacunosa* S. JESS., ZENNER, CH. STARK & BUJNOCH is triploid, shows specific phloroglucinol and RAPD band patterns and can also be distinguished morphologically from the so far described taxa of this aggregate. Up to now specimens have been recorded from northern Italy, Austria, Switzerland, France, Germany, Great Britain and Ireland.

Stefan Jeßen
Walter-Meusel-Stiftung, Arktisch-Alpiner Garten, Schmidt-Rottluff-Straße 90,
09114 Chemnitz;
jessen.walter-meusel-stiftung@gmx.de

Walter Bujnoch
Neuwiese 13, 54296 Trier;
wrbujnoch@onlinehome.de,
bujnoch@uni-trier.de

Günther Zenner
Freiherr-vom-Stein-Straße 33; 55606 Kirn

Christoph Stark
Lindenstraße 18, 67346 Speyer;
chris42stark@web.de

1. Einleitung

Das *Dryopteris-affinis*-Aggregat umfasst eine Anzahl diploider bzw. triploider apogamer (agamosporer, apomiktischer) Sippen. Das Verbreitungsgebiet erstreckt sich mit Ausnahme des äußersten Nordens und der kontinentalen Teile über ganz Europa sowie Teile Westasiens und Nordafrikas. Die Abgrenzung der verschiedenen Sippen gegeneinander ist zum Teil schwierig. Ihre taxonomische Bewertung sowie ihre Benennung unterlag bereits mehrfach Änderungen. Selbst neuere Methoden wie die Cytologie, die Ermittlung der Phloroglucid-Zusammensetzung oder molekulargenetische Untersuchungen bringen nur nach und nach Licht in die Verwandtschaftsverhältnisse und Entwicklungsgeschichte der Sippen des Aggregats. Während die wichtigsten dieser Sippen bisher als Unterarten,

weitere als Varietäten geführt worden sind (FRASER-JENKINS 1980, DOSTÁL & al. 1984, WIDÉN & al. 1996), wurden sie neuerdings in den Rang von Arten bzw. Unterarten erhoben (FRASER-JENKINS 2007).

Für Mitteleuropa sind derzeit folgende dieser Taxa bekannt:

a) diploide Taxa:

D. affinis (LOWE) FRASER-JENK. subsp. *affinis*

D. affinis subsp. *punctata* FRASER-JENK.

D. affinis subsp. *paleaceolobata*

T. MOORE) FRASER-JENK.

b) triploide Taxa:

D. borrieri (NEWMAN) NEWMAN ex OBERH. & TAVEL

D. pseudodisjuncta (TAVEL ex FRASER-JENK.) FRASER-JENK.

D. cambrensis (FRASER-JENK.) BEITEL & W. R. BUCK subsp. *insubrica* (OBERH. & TAVEL ex FRASER-JENK.) FRASER-JENK.

Auch das Auftreten weiterer Sippen von *D. cambrensis*, wie subsp. *cambrensis* und subsp. *pseudocomplexa* FRASER-JENK., in Mitteleuropa ist wahrscheinlich. (FRASER-JENKINS 2007, JESSEN 2009).

In den Berg- und Schluchtwäldern der niederschlagsreichen Alpenregionen von Ostfrankreich bis zum Salzburgerland gibt es viele Gebiete, in denen Vertreter des *D.-affinis*-Aggregats außerordentlich verbreitet und stellenweise häufiger als *D. filix-mas* sind. Hier treten mitunter bis zu fünf verschiedene Sippen des *D.-affinis*-Aggregats an einem Fundort gemeinsam auf.

Seit 1990 bemerkten die Autoren des vorliegenden Beitrages an verschiedenen Fundstellen, zunächst besonders im Gebiet um Innetkirchen im Berner Oberland, dann auch im Tessin um Bellinzona und Locarno Pflanzen, die keiner der bisher aus Mitteleuropa bekannten Sippen zugeordnet werden konnten. Der Vergleich mit weiteren in Europa verbreiteten Vertretern aus dem *D.-affinis*-Aggregat



Abb. 1: *Dryopteris lacunosa* am locus typicus: Schweiz, Berner Oberland, Urbachtal bei Innetkirchen, 1020 m NN; Foto: S. Jeßen, 20.7.2003 – *D. lacunosa* at the type locality in Switzerland.

brachte keine zufrieden stellende Klärung. Aufgrund der morphologischen Ähnlichkeit wurde anfangs allerdings vermutet, dass diese nicht eindeutig bestimmbar Pflanzen zu einer diploiden Sippe aus den Süd-Karpaten (Rumänien), *D. affinis* subsp. *jessenii* FRASER-JENK. (WIDÉN & al. 1996), gehören (vgl. auch JESSEN 1985: unter „*Dryopteris affinis* ssp. *borreri* var. *splendens*“ und JESSEN 1991: unter *Dryopteris affinis* „var. ined.“). Die cytologische Untersuchung von Pflanzen verschiedener Herkunft zeigte jedoch, dass es sich bei dem im vorliegenden Beitrag behandelten Taxon um einen triploiden Cytotyp handelt. Die Sippe soll im Folgenden als eine weitere Art des *D.-affinis*-Aggregats unter dem Namen *D. lacunosa* (Lückiger Schuppen-Wurmfarn) beschrieben werden.

2. Material und Methoden

2.1 Morphologische Untersuchungen

Neben Herbarmaterial wurden verschiedentlich lebende Pflanzen gesammelt und in Chemnitz, Kirn, Speyer, Bergatreute und Trier in Kultur genommen. Darüber hinaus wurden auch aus Sporen Jungpflanzen nachgezogen. Herbarisiertes und frisches Material von Pflanzen in Kultur und von Feldaufsammlungen dienten dem Vergleich mit anderen Sippen des *D.-affinis*-Aggregats und der Untersuchung makro- wie mikromorphologischer Merkmale. Alle für die Bestimmung und Bearbeitung herangezogenen Wedel waren fertil und mindestens 60 cm lang. Neben der Ausprägung der Fiedern, Fiederabschnitte, Beschuppung und Schleier wurden die Sporenlänge (Exospor) und die Schließzellenlänge untersucht. Zur Ermittlung der Sporenlänge dienten Präparate in neutralem Kanadabalsam, für die Messung der Schließzellenlänge wurden Stücke der Epidermis aus der Spreitenunterseite in Wasser benutzt. Die Mittelwerte wurden jeweils aus mindestens 50 Einzelmessungen gewonnen.

2.2 Cytologische Untersuchungen

Für Analysen von Metaphasen in Sporenmutterzellen wurden mehrfach Fiedern mit Sporangien im entsprechenden Reifestadium in ei-

nem Gemisch aus Ethanol/Eisessig (Verhältnis 3:1) fixiert und durch H. Rasbach, Glottertal, M. Gibby, Edinburgh, und W. Bujnoch, Trier, nach der klassischen Methode von MANTON (1950) untersucht. Um Mitosen zu untersuchen, wurden Wurzelspitzen abgetrennt, in α -Bromnaphthalin-Lösung vorbehandelt und anschließend in Alkohol/Eisessig (3:1) fixiert. Nach Mazeration in 1 M Salzsäure bei 60 °C oder in Cellulase-Enzym-Lösung bei Raumtemperatur wurden die Wurzelspitzen mit Karmin-Essigsäure angefärbt und zu Quetschpräparaten weiterverarbeitet.

Die weitere Analyse dieser Präparate wurde in Trier mit einem ZEISS-Photomikroskop mit Phasenkontrast-Objektiven bei 1000- bis 1250-facher Vergrößerung durchgeführt. Die Chromosomenzählung erfolgte im Lifebild direkt am Monitor mit Hilfe des MOTICAM 1 000 Systems. Zur fotografischen Dokumentation der Metaphasen wurde bei den Sporenmutterzellen ein 63-faches, bei Mitosen in Wurzelspitzen ein 100-faches Phasenkontrast-Objektiv benutzt.

2.3 Chemotaxonomische Untersuchungen

Zur Durchführung qualitativer Analysen der Phloroglucide wurden Stielbasen der neuen Sippe sowie weiterer Vertreter des *D.-affinis*-Aggregats im Feld bzw. von kultivierten Pflanzen entnommen. Die dünnschichtchromatographischen Untersuchungen wurden in Trier nach der bereits früher beschriebenen Methode (BUJNOCH 1998, BUJNOCH & ESCHELMÜLLER 1999) in Anlehnung an die Arbeiten von VON EUW & al. (1980) und WIDÉN & al. (1996) durchgeführt. Auch in der vorliegenden Untersuchung wurden ungereinigte Etherextrakte (CEE = crude ether extract) benutzt. Ergänzend zu den in der oben erwähnten Literatur gemachten Angaben ist zu vermerken, dass DC-Fertigplatten (Merck, Darmstadt, Kieselgel 60F) benutzt wurden, die durch Besprühung mit entsprechenden Pufferlösungen auf den gewünschten pH gebracht und nach Aktivierung bei 105 °C über gesättigten Salzlösungen (NaCl, MgCl₂, K₂CO₃) equilibriert wurden (REICH & SCHIBLI 2007). Laufmittel war ein Gemisch aus Methanol + Diisopropylether + Cyclohexan (2:7:11). Die Sichtbarmachung (Derivatisierung) erfolgte mit Echtblausalz B (Merck, Darmstadt, Deutschland). Zur Dokumentation wurde ein Scanner benutzt.

2.4 Molekulargenetische Untersuchungen

Da sich trotz ausgiebiger Suche im Chloroplastengenom der hier interessierenden Sippen keine Längen- und im trnL-trnF-Spacer auch keine Sequenz-Polymorphismen finden ließen (Bujnoch unpubliziert), ist zur Charakterisierung von Sippen des *D.-affinis*-Aggregats die RAPD-Methode (Random Amplification of Polymorphic DNA) benutzt worden (HVARLEVA & al. 2008, TORAL-IBANEZ 2009, KRIPPEL & al. 2009). Dabei werden mit geeigneten Primern Sequenzabschnitte unterschiedlicher Länge in einer PCR (Polymerase Chain Reaction) vervielfältigt, die auf einem Agarose-Gel elektrophoretisch aufgetrennt werden. Die dabei entstehenden Fingerprint-Muster wurden auf die Sippen differenzierenden Banden (Differenzbanden) hin

abgesucht und konnten dann in vielen Fällen zur Charakterisierung der Sippen herangezogen werden.

DNA-Isolation und PCR. Aus frischen oder bei -30°C konservierten Fiederproben (ca. 100 mg) wurde mit dem DNeasy Plant Mini DNA Kit (Qiagen, Hilden, Deutschland) gemäß des Protokolls des Herstellers reine DNA isoliert. Diese DNA diente in der nachfolgenden PCR als Template. PCR-Bedingungen: HotStar Taq Plus Mastermix (Qiagen, Hilden) mit den Endkonzentrationen 0,5 U/Rkt. Polymerase, 200 μm je dNTP, Primer 1,5 μM , MgCl_2 1,5 mM, Template (ungemessen) ca. 0,5–1,5 μl / 200 μl Gesamtextrakt. Cycler (Biometra TPersonal): Vor-schmelzen 95°C 5 min; 45 Zyklen von 95°C 1 min, 36°C 1 min, 72°C 1,5 min; Endverlängerung 10 min.

RAPD-Primer (Roth, Karlsruhe, Deutschland):

A 08 5' - GTG ACG TAG G - 3'

B 01 5' - GTT TCG CTC C - 3'

B 03 5' - CAT CCC CCT G - 3'

B 08 5' - GTC CAC ACG G - 3'

B 15 5' - GGA GGG TGT T - 3'

B 20 5' - GGA CCC TTA C - 3'

Auftrennung, Nachweis und Dokumentation

Die Auftrennung der Fragmente erfolgte mit 1,6 % Agarose-Mini-Gelen bei ca. 25–35 mA im TBE-Puffer. Den Gelen wurde Ethidiumbromid hinzugefügt, das die DNA-Banden auf einem UV-Transilluminator sichtbar macht. Zur Dokumentation wurde eine Nikon-Coolpix Kamera mit Interferenzfilter 605 nm benutzt.

3. Ergebnisse

3.1 Morphologie

Wie die jahrelange Kultur verschiedener Pflanzen von *D. lacunosa* zeigte, bleibt die spezifische Morphologie erhalten und ist somit keine ökologisch bedingte Modifikation. Die Pflanzen wachsen langsam, bleiben relativ klein (meist bis ca. 100 cm Wedellänge), sind nicht so vital wie beispielsweise *D. borrieri* oder *D. cambrensis* subsp. *insubrica* und zeigen im Vergleich zu den vorstehend genannten Taxa unter gleichen Bedingungen einen späteren Blattaustrieb und

etwas spätere Sporenreife. Sie stellen offenbar besonders hohe Ansprüche an den Wasserhaushalt des Bodens und die Luftfeuchtigkeit. Dies deckt sich mit den Beobachtungen in der Natur, wo die Sippe im Verein mit anderen Vertretern des *D.-affinis*-Aggregats meist in Individuenzahl und Üppigkeit zurücktritt.

D. lacunosa fällt gegenüber anderen Sippen des *D.-affinis*-Aggregats durch folgende Merkmale besonders auf: Die Fiedern aus der Spreitenmitte sind deutlich (2–5 mm) gestielt, so dass im Unterschied zu einigen anderen triploiden Vertretern des *D.-affinis*-Aggregats die Oberseite der Rhachis in der Regel völlig unbedeckt bleibt. Die relativ großen Abstände zwischen den unteren Abschnitten der Fiedern verleihen der Spreitenmitte ein aufgelockertes Aussehen (Abb. 1, 2a, 2c). Der Fiederstiel und die Fiederspindel sind bis zum Mittelnerv der untersten Fiederabschnitte tief schwärzlich bis dunkel-violett gefärbt, was auch häufig schon bei Wedelaufsicht zu erkennen ist. Die untersten Fiederabschnitte sind an ihrer Basis beidseitig (1/2–2/3), die folgenden wenigstens an der zur

Fiederspitze hin gerichteten Seite verschmälert, so dass die Zwischenräume eine andeutungsweise stiefel- bzw. schuhförmige Form zeigen (Abb. 2a). Diese charakteristischen Lücken reichen bei größeren Fiedern fast immer bis zum 10. Abschnitt, nicht selten auch darüber hinaus

(Abb. 2a, c). Das deutlich gestutzte bis gerundete Ende eines Fiederabschnittes trägt kräftige, spitze, vorwärts bis leicht einwärts gerichtete Zähne; bei gestutzten Fiederabschnitten sind die eckständigen Zähne nicht selten besonders ausgeprägt („Katzenhoren“). Seitlich und seltener

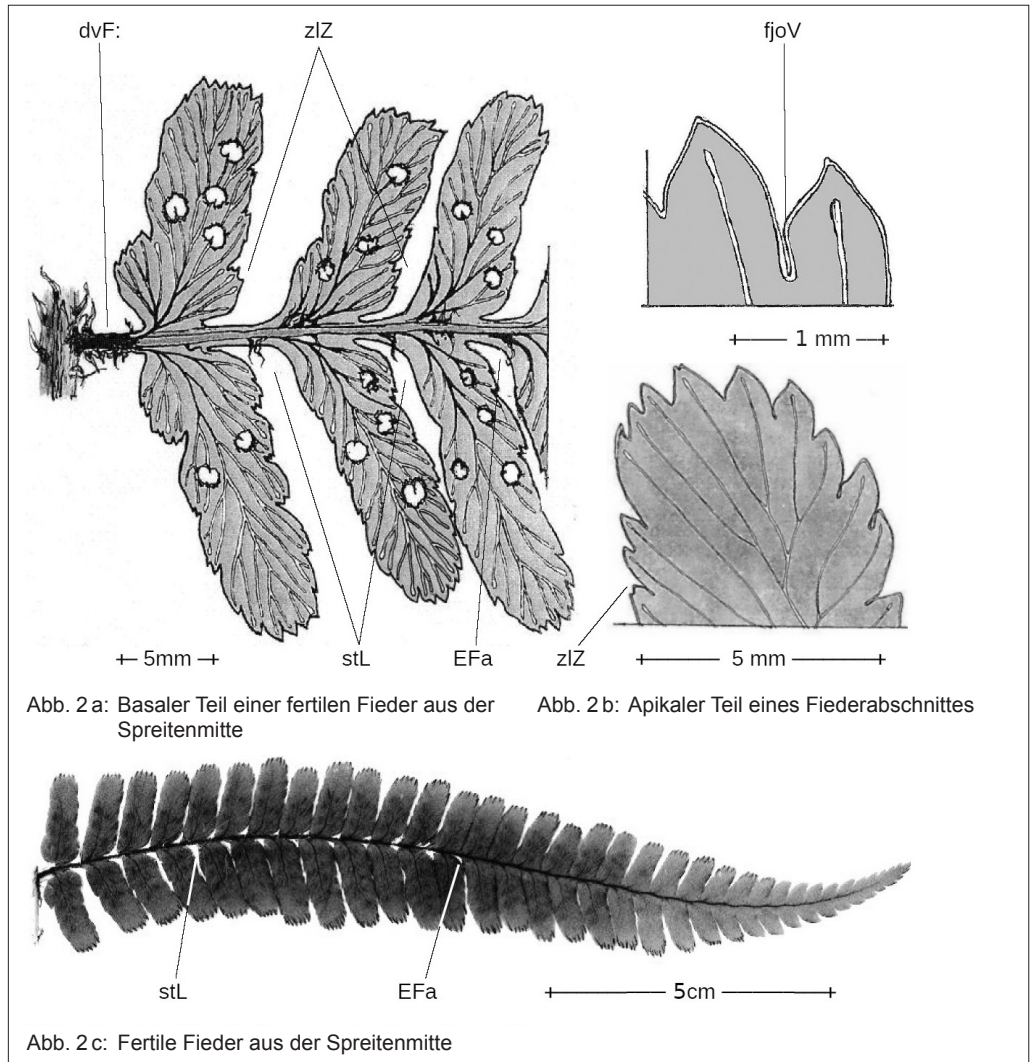


Abb. 2: Morphologie der Fieder und Fiederabschnitte. – [Fig. 2a: Basal part of fertile pinna from the central part of leaf. Fig. 2b: Apical part of pinnule. Fig. 2c: Fertile pinna from the center of leaf.] – Zeichnungen C. Stark.
 Abkürzungen:
 dvF: dunkel-violette Färbung am Stiel der Fieder – dark purple blotch at base of pinna.
 zIZ: zweispitziger, lateraler Zahn eines Fiederabschnittes – pinnule with lateral bifid tooth.
 fjoV: fjordartige Verlängerung einer Lücke zwischen apikalen Zähnen – fjord-like incision between two apical teeth of pinnule.
 stL: stiefelähnliche Lücken – boot-shaped interspace between pinnules.
 EFa: Einschnitt am Ansatz des 3. (Abb. 2a) bzw. 12. (Abb. 2c) basiskopen Fiederabschnittes – notch at base of 3rd (fig. 2a) and 12th (fig. 2c) pinnule resp.

auch apikal finden sich zwischen den Zähnen tiefere, fjordartige Einschnitte (Abb. 2b). Die Seiten vieler Fiederabschnitte weisen tiefe Einschnitte, Lappen und große, oftmals zweispitzige Zähne auf. Die Nervatur auf der Oberseite der Abschnitte ist meist deutlich eingesenkt. Im Gegensatz zu den diploiden Vertretern *D. affinis* subsp. *affinis* und *D. affinis* subsp. *punctata* sowie *D. cambrensis* heben sich die Indusien nach der Sporenreife trichterartig empor, schrumpfen und fallen später zum Teil ab. Die Mittelwerte der Schließzellenlängen lagen zwischen 48 und 58 μm , wobei sich 83 % aller Mittelwerte zwischen 50 und 56 μm befanden. Die Mittelwerte der Sporenlängen betragen 48 bis 59 μm , dabei befanden sich 68 % aller Mittelwerte im Bereich zwischen 51 und 57 μm . Die Werte entsprechen weitgehend denen anderer triploider Sippen (vgl. FREIGANG & ZENNER 2007).

3.2 Cytologie

Im apogamen *D.-affinis*-Aggregat verläuft die Sporenbildung auf verschiedenen Wegen (DÖPP 1932, 1939, 1967, MANTON 1950, SCHNELLER 1975). Die beiden wichtigsten führen über Sporenmutterzellen vom Typ I und Typ III, wobei aber nur der Typ III zu fertilen Sporen führt. Bei den sexuellen Farnarten werden aus der Archesporzelle eines Sporangiums nach einer Abfolge von vier mitotischen Kern- und Zellteilungen 16 Sporenmutterzellen (SMZ) gebildet. Durch die sich anschließende Meiose I und II entstehen pro Sporenmutterzelle vier Meiosporen, also pro Sporangium 64 fertile Sporen, die alle infolge chromosomaler Reorganisation und Neuverteilung der elterlichen Chromosomen genetisch verschieden und haploid, also „reduziert“ sind. Bei den apogamen Pflanzen des *D.-affinis*-Aggregats erfolgt die Sporenbildung in einer abgeänderten Form. Bei Typ I verläuft die Sporogenese über eine Sporenmutterzelle mit einem Restitutionskern, der gegenüber der Archesporzelle (und den übrigen Zellen des Sporophyten) die doppelte Chromosomenzahl enthält. Der Restitutionskern entsteht dadurch, dass nachdem bis einschließlich der dritten Mitose der Verlauf der Sporenbildung wie bei sexuellen Arten abläuft, nach der vierten mitotischen Chromosomenteilung jeweils beide Tochterchromosomen bei der Bildung der SMZ

in einem Kern verbleiben (Endomitose), und eine Zellteilung unterbleibt; es entstehen nur acht SMZ. In der Metaphase der sich anschließenden Kernteilung werden 82 Bivalente bei diploiden oder 123 Bivalente bei triploiden Sippen gebildet. Dabei handelt es sich um Chromosomenpaare aus Tochterchromosomen, nicht wie bei einer Meiose um homologe elterliche Chromosomen; es findet weder eine Vermischung der elterlichen Chromosomen (Segregation), noch Rekombination von Allelen statt (GASTONY & WINDHAM 1989). Durch eine sich anschließende Kern- und Zellteilung wird die Chromosomenzahl wieder halbiert und nach einer weiteren Teilung entstehen vier fertile unreduzierte Sporen (Diplosporen), insgesamt nur 32 Sporen pro Sporangium. Sie besitzen dieselbe Chromosomenzahl wie die Zellen des sie bildenden Sporophyten und sind mit diesen erbgleich (von spontan auftretenden Mutationen wird hier abgesehen). Die aus den Diplosporen erwachsenden Pflanzen bilden deshalb mit der Mutterpflanze einen Klon.

Bei der Sporogenese über Sporenmutterzellen des Typ III finden wie bei sexuellen Arten vier Mitosen der sporogenen Zellen statt, es werden pro Sporangium 16 SMZ gebildet. Die sich anschließende Meiose (Reduktionsteilung) führt aber bei den apogamen Pflanzen des *D.-affinis*-Aggregats zu einer Metaphase mit nur ungepaarten (Univalente) oder einem Gemisch aus gepaarten (Bivalente) und ungepaarten Chromosomen, weil das Kern-Genom teilweise oder ganz aus nicht homologen Chromosomen besteht. Die der Metaphase folgende Anaphase und Telophase verläuft deshalb irregulär, d. h. es werden in Bezug auf die reguläre Chromosomenzahl $n \times x$ (x = Chromosomenbasiszahl) der Sippe Kerne mit zu großer oder zu kleiner Chromosomenzahl gebildet und die entstehenden Sporen sind nicht lebensfähig (abotiert).

Nach DÖPP (1967) wird bei Typ II in der 4. Mitose kein Restitutionskern gebildet und es schließt sich auch keine Endomitose an, sondern die in Chromatide gespaltenen Chromosomen werden mechanisch und scheinbar willkürlich durch Einschnürung in zwei Kerne aufgeteilt und es entstehen ungleich große, ungleiche Chromosomenzahlen enthaltende SMZ. Es entstehen keine keimfähige Sporen. Dieser Sporenmutterzellentyp spielt aber eine nur untergeordnete Rolle.

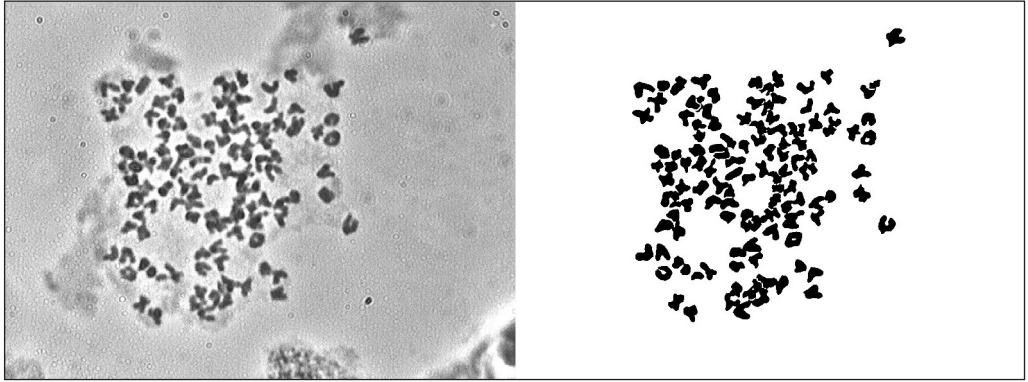


Abb. 3: Metaphase in einer Sporenmutterzelle vom Typ I von *Dryopteris lacunosa*. Material von einer aus Sporen (leg. G. Zenner & C. Stark 8.8.1993, Dr 20, Urbachtal) von W. Bujnoch (FZ-93/13) nachgezogenen Pflanze (GWBT109). Es sind circa 123 Bivalente zu erkennen. – *D. lacunosa* spore mother cell metaphase showing c. 123 bivalents (type I).

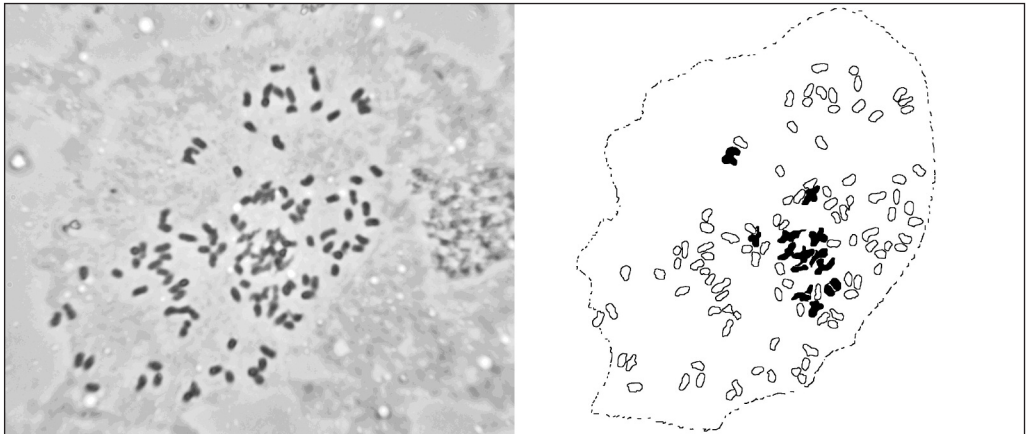


Abb. 4: Metaphase in einer Sporenmutterzelle vom Typ III von *Dryopteris lacunosa*. Es wurde das gleiche Material wie für Abb. 3 benutzt. Die Auswertung ergibt etwa 99 Univalente (im Umriss) und 12 Bivalente (schwarz). – *D. lacunosa* spore mother cell metaphase showing c. 99 univalents and 12 bivalents (black; type III).

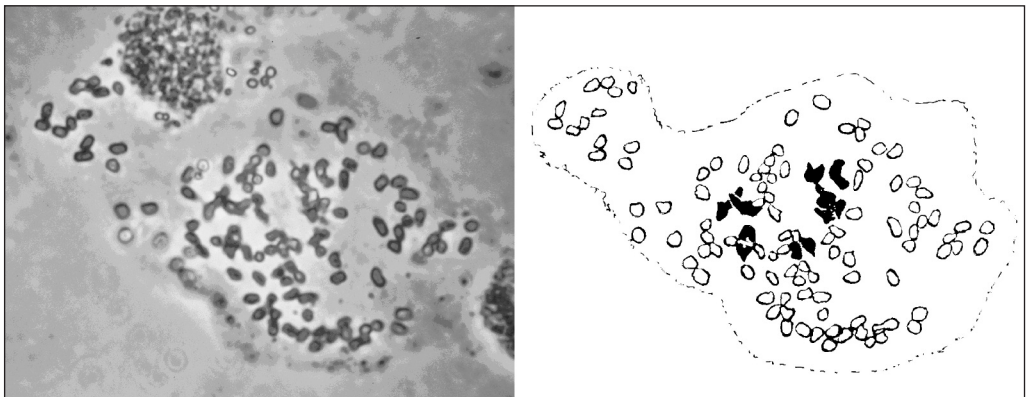


Abb. 5: Sporenmutterzelle vom Typ III von *Dryopteris lacunosa*. Material von einem Teilstück der Typuspflanze (GZ-16, kult. in Kirn). Man kann etwa 101 Univalente (im Umriss) und 11 Bivalente (schwarz) erkennen. – *D. lacunosa* spore mother cell metaphase showing c. 101 univalents and 11 bivalents (black; type III).

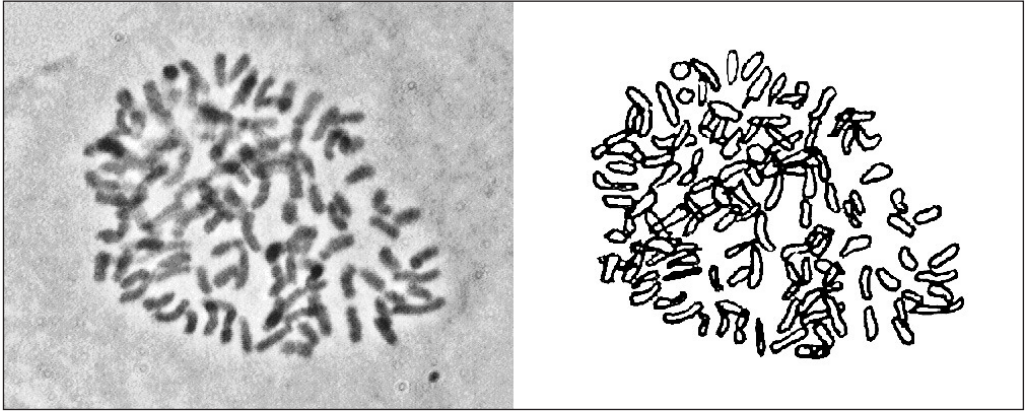


Abb. 6: Mitose in einer Wurzelspitzenzelle von *Dryopteris lacunosa*, Nachzucht aus Sporen des Stockes GZ-16 (G. Zenner KV-VIII/38, jetzt im Garten W. Bujnoch in Trier kultiviert, GWBT133). Es sind circa 120 Chromosomen zu erkennen. – *D. lacunosa*, mitosis in root-tip cell showing c. 120 chromosomes.

Bei den hier durchgeführten Analysen wurden Sporenmutterzellen vom Typ I und III untersucht und sind in den Abb. 3, 4 und 5 dargestellt. Abb. 6 zeigt eine Mitose (Metaphase) in einer Wurzelspitze. Rechts neben der Fotografie befindet sich jeweils eine Erläuterungszeichnung.

3.3 Chemotaxonomie

Bei der Auswahl der Pflanzenproben wurde, soweit möglich, darauf geachtet, dass sie aus verschiedenen Teilen Europas stammen. Genaue Angaben zur Herkunft der Pflanzen finden sich am Ende des Kapitels.

Die Abb. 7 (DC241) zeigt die Ergebnisse einer dünn-schichtchromatographischen Untersuchung von Proben aus dem *D.-filix-mas* Komplex im Vergleich mit zwei Phloroglucid-Reinstoffen. Außer den beiden Phloroglucliden Filixsäure-BBB (19-BBB, B = Butyryl) und Para-aspidin-BB (7-BB) wurden CEE-Extrakte aus vier Arten untersucht (Nummerierung der Phlorogluclide nach WIDÉN & al. 1996): von *D. lacunosa* und *D. borrieri* sowie von zwei ihrer vermutlichen Elternarten *D. caucasica* (A. BRAUN) FRASER-JENK., & CORLEY und *D. oreades* FOMIN. Die wichtigsten Chromatographie-Parameter sind auf den Dünnschichtchromatogrammen (DC) vermerkt.

Die Bandenmuster weisen in der Kopfbande (Rf ca. 0,61) auf Filixsäure-BBB hin. In reiner Form läuft Filixsäure-BBB etwas schneller als

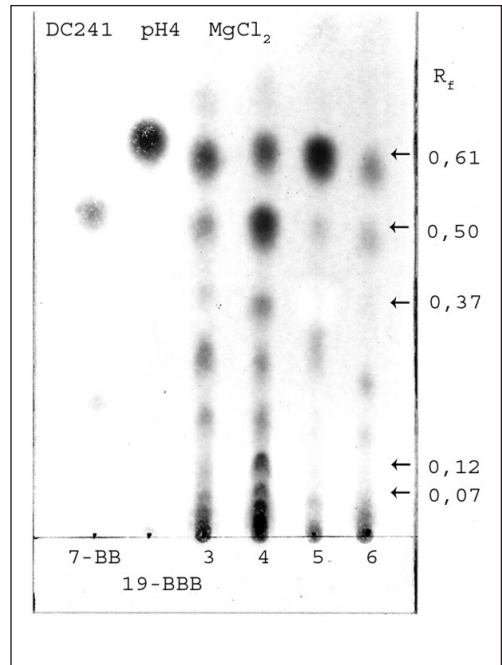


Abb. 7: Dünnschichtchromatischer Vergleich von zwei Phloroglucid-Reinstoffen und Phloroglucidextrakten aus vier Taxa des *Dryopteris-filix-mas*-Komplexes. – Thin-layer chromatographical comparison of taxa of the *D. filix-mas* group.

Spur 1: Para-aspidin-BB (7-BB, B = Butyryl); **Spur 2:** Filixsäure-BBB (19-BBB); **Spur 3:** *D. lacunosa* (Schweiz, Berner Oberland); **Spur 4:** *D. borrieri* (Schweiz, Kt. Zürich); **Spur 5:** *D. caucasica* (Georgien, West-Kaukasus); **Spur 6:** *D. oreades* (Frankreich, Hautes-Pyrénées).

in den ungereinigten Ether-Extrakten (CEE), weil sie in diesen vielleicht noch mit einem niedermolekularen Stoff assoziiert ist. Gleiches gilt wohl für den zweiten Reinstoff, Para-aspidin-BB. Aus der Lage der Frontbande auf Spur 3 kann man schließen, dass *D. lacunosa* wie auch die übrigen auf dem Chromatogramm gezeigten Taxa, 19-BBB enthält. In der zweiten Signalreihe (Rf ca. 0,50) zeigt sich in den Spuren 3–5 jeweils eine Bande, die Para-aspidin-BB (siehe Spur 1 mit dem Reinstoff) zugeordnet werden kann, was für *D. borrieri* und *D. caucasica* im Einklang mit den Angaben von WIDÉN & al. (1996) steht. Das gezeigte Signalmuster legt nahe, dass *D. lacunosa* wie *D. borrieri* und *D. caucasica* Para-aspidin-BB enthält. Dies konnte allerdings nicht durch Strukturaufklärung erhärtet werden, da den Autoren diese Möglichkeit nicht offen stand. Sowohl Abb. 7 als auch 8 zeigen, dass der Gehalt an 7-BB bei *D. borrieri* beträchtlich höher als bei *D. lacunosa* ist. Beide Arten unterscheiden sich darüber hin-

aus wesentlich auch dadurch, dass bei *D. lacunosa* zwei Hauptkomponenten der Phloroglucide bei Rf 0,12 und 0,37 in *D. borrieri* völlig oder nahezu vollständig fehlen. Die drei Proben von *D. lacunosa* und die zwei Proben aus *D. borrieri* in DC245 (Abb. 8) wurden aus Material gewonnen, das aus verschiedenen Regionen Europas stammt.

Ausführliche Angaben zu den in den Chromatogrammen untersuchten Pflanzen:

Abb. 7:

Spur 3: *Dryopteris lacunosa* (Schweiz, Berner Oberland, Urbachtal; 10.8.1998, leg. S. Jeßen, C. Stark & G. Zenner; Dr 8, Isotypus, CEE140).

Spur 4: *D. borrieri* (Schweiz, Kt. Zürich, Höhrönen, Grittbach; 10.8.2004, leg. G. Zenner & J. Freigang; Dr 12, JFV100, CEE427).

Spur 5: *D. caucasica* (Georgien, West-Kaukasus, 15 km oberhalb Ritsa-See; 4.7.1971, leg. C. R. Fraser-Jenkins, CRFJ-2850a, TR-3297, SJ-2356/2, CEE433).

Spur 6: *D. oreades* (Frankreich, Hautes-Pyrénées, zw. Gavarnie u. Gèdre; 15.6.1965, leg. A. & Ch. Nieschalk, TR-1251, SJ-2564, CEE212).

Abb. 8:

Spur 1: *Dryopteris lacunosa* (Schweiz, Berner Oberland, Urbachtal; 10.8.1998, leg. S. Jeßen, C. Stark & G. Zenner; Dr 8, Isotypus, CEE242).

Spur 2: *D. lacunosa* (Deutschland, Pfalz, nordwestl. Rinnthal, Weill-Bach; 25.8.2002, leg. G. Zenner & W. Bujnoch; Dr 3, CEE359).

Spur 3: *D. lacunosa* (Großbritannien, Wales, Ufer River Wye, nördl. Rhayader; 10.8.2007, leg. G. Zenner & J. Freigang; Dr 15, CEE438).

Spur 4: *D. borrieri* (Schweiz, Kt. Zürich, Höhrönen, Grittbach; 10.8.2004, leg. G. Zenner & J. Freigang; Dr 12, JFV100, CEE427).

Spur 5: *D. borrieri* (Deutschland, Pfalz, nordwestl. Rinnthal, Eider-Bach; 25.8.2002, leg. G. Zenner & W. Bujnoch; Dr 6, CEE358).

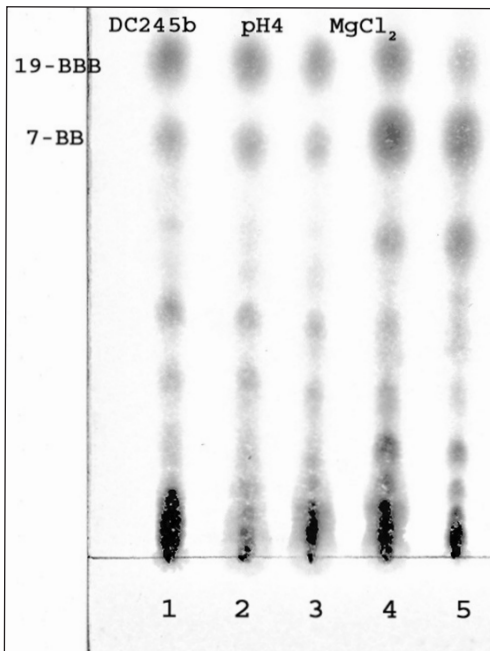


Abb. 8: Vergleich der Phloroglucide von *Dryopteris lacunosa* mit denen von *D. borrieri*. – Comparison of phloroglucides in *D. lacunosa* and *D. borrieri*.

Spur 1: *D. lacunosa* (Schweiz, Berner Oberland); **Spur 2:** *D. lacunosa* (Deutschland, Pfalz); **Spur 3:** *D. lacunosa* (Großbritannien, Wales); **Spur 4:** *D. borrieri* (Schweiz, Kt. Zürich); **Spur 5:** *D. borrieri* (Deutschland, Pfalz).

3.4 Molekulargenetik

Die Untersuchung verschiedener Vertreter des *D.-affinis*-Aggregats (eine detaillierte Liste der untersuchten Pflanzen findet sich am Ende des Kapitels) mit geeigneten Primern zeigt, dass die einzelnen Sippen gegeneinander abgegrenzt werden können. Mit Hilfe der Primer

B01, B08 und B15 lassen sich *D. lacunosa* und *D. borrieri* von anderen diploiden und triploiden Taxa abtrennen. Als Beispiel wird in Abb. 9 die Abgrenzung einiger Sippen mit Primer B01 gezeigt.

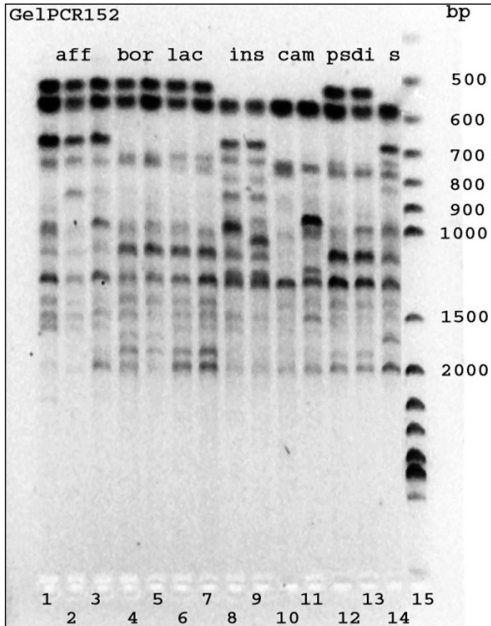


Abb. 9: RAPD-Fingerprints von *Dryopteris lacunosa* im Vergleich zu denen von anderen Sippen des *D. affinis*-Aggregats bei Einsatz von Primer B01. – RAPD fingerprints of *D. lacunosa* compared to other taxa of the *D. affinis* aggregate.

Spur 1: *D. affinis* (Deutschland, Rheinl.-Pfalz); **Spur 2:** *D. affinis* subsp. *affinis* (Portugal, Madeira); **Spur 3:** *D. affinis* subsp. *affinis* var. *disjuncta* (Deutschland, Schwarzwald); **Spur 4:** *D. borrieri* (Deutschland, Rheinl.-Pfalz); **Spur 5:** *D. borrieri* (Deutschland, Eifel); **Spur 6:** *D. lacunosa* (Schweiz, Berner Oberland); **Spur 7:** *D. lacunosa* (Deutschland, Pfalz); **Spur 8:** *D. cambrensis* subsp. *insubrica* (Deutschland, Saarland); **Spur 9:** *D. cambrensis* subsp. *insubrica* (Schweiz, Wallis); **Spur 10:** *D. cambrensis* subsp. *cambrensis* (Großbritannien, NW-Wales); **Spur 11:** *D. cambrensis* subsp. *cambrensis* (Großbritannien, Schottland); **Spur 12:** *D. pseudodisjuncta* (Deutschland, Allgäu); **Spur 13:** *D. pseudodisjuncta* (Schweiz, Kt. Zug); **Spur 14:** *D. schorapanensis* (Iran, südl. Siadun); **Spur 15:** DNA-100bp-Leiter extended.

In dem obigen Gelchromatogramm lässt sich *D. lacunosa* von den untersuchten diploiden Sippen des *D. affinis*-Aggregats und von den beiden *D. cambrensis*-Taxa, aber praktisch nicht

von *D. borrieri* und *D. pseudodisjuncta* trennen. *D. pseudodisjuncta* lässt sich von *D. lacunosa* und *D. borrieri* durch Primer B15 (nicht gezeigt) und die beiden letzteren wiederum mit den Primern B03 und B20 und vor allem aber mit dem relativ spät gefundenen Primer A08 unterscheiden. Mit den Primern B03 und B20 wurden Pflanzen von vielen den Autoren bekannten Fundorten untersucht, mit Primer A08 nur ein Teil. In Abb. 10 sind eine größere Anzahl von mit Primer A08 erhaltenen Fingerprints der beiden Arten *D. borrieri* und *D. lacunosa* einander gegenübergestellt.

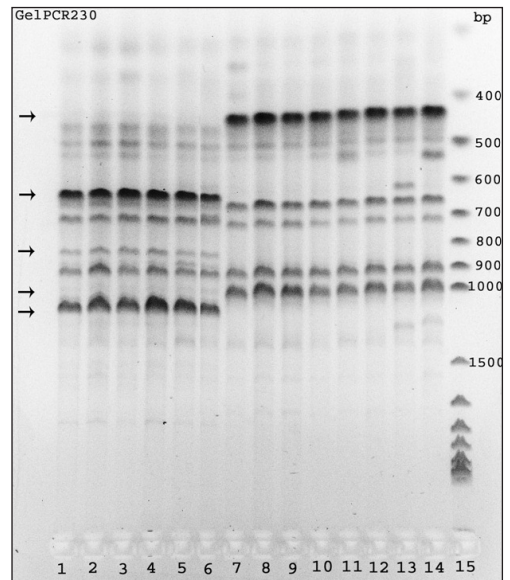


Abb. 10: GelPCR230 zeigt Bandenmuster von *Dryopteris lacunosa* und *D. borrieri*, wie sie mit Primer A08 erhalten werden können. Die Pfeile in der Abb. weisen auf differenzierende Banden hin. – Banding patterns of *D. lacunosa* and *D. borrieri* (primer A08); arrows indicate differentiating banding.

Spur 1: *D. borrieri* (Deutschland, Eifel); **Spur 2:** *D. borrieri* (Luxemburg, nördl. Stadt Luxemburg); **Spur 3:** *D. borrieri* (Österreich, Südsteiermark); **Spur 4:** *D. borrieri* (Frankreich, Haut-Rhin); **Spur 5:** *D. borrieri* (Deutschland, Oberschwaben); **Spur 6:** *D. borrieri* (Schweiz, Kt. Zürich); **Spur 7:** *D. lacunosa* (Schweiz, Berner Oberland); **Spur 8:** *D. lacunosa* (Deutschland, Pfalz); **Spur 9:** *D. lacunosa* (Deutschland, Rheinl.-Pfalz); **Spur 10:** *D. lacunosa* (Schweiz, Tessin); **Spur 11:** *D. lacunosa* (Österreich, Süd-Steiermark); **Spur 12:** *D. lacunosa* (Nord-Italien, Lago Maggiore); **Spur 13:** *D. lacunosa* (Großbritannien, Süd-Wales); **Spur 14:** *D. lacunosa* (Österreich, Vorarlberg, Montafon); **Spur 15:** DNA-100 bp-Leiter extended.

Ausführliche Angaben zu den in den Elektropherogrammen untersuchten Pflanzen:

Abb. 9:

Spur 1: *Dryopteris affinis* (Deutschland, Rheinl.-Pfalz, Osburger Hochwald, südöstl. Trier, obh. Riveris-Stausee; 1.8.1994, leg. W. Bujnoch; GWBT116, DNA33).

Spur 2: *D. affinis* subsp. *affinis* (Portugal, Madeira, Lombo das Faias westl. Machico, 640m; 14.4.1995, leg. G. Zenner; Dr 1, WB: FZ-95/22, GWBT153, DNA18).

Spur 3: *D. affinis* subsp. *affinis* var. *disjuncta* (Deutschland, Schwarzwald, südöstl. Offenburg, südwestl. Nordrach; 26.6.2004, leg. J. Freigang & G. Zenner; JFV98, kult. in Bergatreute, DNA120).

Spur 4: *D. borrieri* (Deutschland, Rheinl.-Pfalz, untere Saar, südwestl. Trier, östl. Mannebach, süd. Tawern; 25.9.2005, leg. W. Bujnoch; DNA123).

Spur 5: *D. borrieri* (Deutschland, Eifel, Bitburger Gutland, nördl. Trier, südwestl. Lorich, Loricher Bach; 21.7.2007, leg. W. Bujnoch & G. Zenner; GWBT163, DNA229).

Spur 6: *D. lacunosa* (Schweiz, Berner Oberland, süd. Innertkirchen, Urbachtal; 21.8.1993, leg. G. Zenner & C. Stark; Knospe B vom Typusstock, GZ-16, DNA210).

Spur 7: *D. lacunosa* (Deutschland, Pfalz, nordwestl. Rinnthal, Eider-Bach; 25.8.2002, leg. W. Bujnoch & G. Zenner; GWBT148, DNA57).

Spur 8: *D. cambrensis* subsp. *insubrica* (Deutschland, Saarland, Merzig, Kieselberg; 12.10.2001, leg. G. Zenner; Dr 4, WB: FZ-01/2, DNA4).

Spur 9: *D. cambrensis* subsp. *insubrica* (Schweiz, Wallis, unterhalb Leukerbad, Lochwald, 1335m NN; 31.7.1995, leg. G. Zenner; Dr 5, GZ-161, GWBT73, DNA48).

Spur 10 *D. cambrensis* subsp. *cambrensis* (Großbritannien, NW-Wales, Snowdonia, nordwestl. Bala, westl. Pant-yr-Hedydd, locus typicus; 6.8.1994, leg. G. Zenner, C. Stark, M. Gibby, J. Vogel; Dr 7, NZ WB: FZ-95/1, GWBT149, DNA3).

Spur 11 *D. cambrensis* subsp. *cambrensis* (Großbritannien, Schottland, Glen Shiel; 1994, leg. C. R. Fraser-Jenkins; CRFJ-12591, Wedel an C. Stark, G. Zenner KV-II/9, kult. in Kirn, GZ-371F, DNA93).

Spur 12 *D. pseudodisjuncta* (Deutschland, Allgäu, Nordhang Immenstädter Horn; 1970, leg. A. Eschelmüller; kult. Sulzberg/Allgäu durch A. Eschelmüller, Teilpflanze an W. Bujnoch, GWBT121, DNA51).

Spur 13 *D. pseudodisjuncta* (Schweiz, Kt. Zug, östl. Zug, östl. Finstersee, südöstl. Gehöft Bostadel, Mülibach, locus typicus; 4.8.2004, leg. J. Freigang & G. Zenner; JFV102, DNA122).

Spur 14: *D. schorapanensis* (Iran, südl. Siadun, Nav Valley, Assalem; 30.6.1977, leg. C. F. Fraser-Jenkins; CRFJ-5925, kult. in Basel durch T. Reichstein, TR-4281; Pflanze seit 8.5.1989 kult. im Garten Wiest/Sulzberg durch A. Eschelmüller; Wedel ex horto Wiest; 28.7.1994, leg. G. Zenner; Dr 6; Nachzucht W. Bujnoch FZ-95/2, kult. in Trier GWBT140, DNA16).

Abb. 10:

Spur 1: *Dryopteris borrieri* (Deutschland, Eifel, westlich Bitburg, nördl. Neuhaus bei Glashütte; 22.7.1990, leg. W. Bujnoch; Nachzucht FZ-90/17, kultiviert in Trier GWBT48, DNA9).

Spur 2: *D. borrieri* (Luxemburg, nördl. Stadt Luxemburg, Grengewald, unterer Glaasburgronn; 14.9.1994, leg. W. Bujnoch & G. Zenner; GWBT64, DNA11)

Spur 3: *D. borrieri* (Österreich, Südsteiermark, südl. Graz, südwestl. Gamlitz, Gamlitzbach; 28.10.1995, leg. L. Schmitt & L. Dreher ex horto G. Zenner; GZ-254A, DNA91).

Spur 4: *D. borrieri* (Frankreich, Haut-Rhin, Vogesen, westl. Ribeauvillé, Strengbach; 26.8.2005, leg. G. Zenner & J. Freigang; Dr1, DNA111).

Spur 5: *D. borrieri* (Deutschland, Oberschwaben, südwestl. Tettngang, Tettnanger Wald, Langenargen; 25.7.2004, leg. W. Bujnoch, J. Freigang & G. Zenner; T 13, DNA173).

Spur 6: *D. borrieri* (Schweiz, Kt. Zürich, Nordseite Höhronen, südl. Hütten, Grittbach; 4.8.2004, leg. G. Zenner & J. Freigang; Dr 12, DNA118).

Spur 7: *D. lacunosa* (Schweiz, Berner Oberland, südl. Innertkirchen, Urbachtal; 8.8.1993, leg. G. Zenner & C. Stark; Dr 20, Typusstock; Nachzucht W. Bujnoch FZ-93/13c, GWBT109, DNA17).

Spur 8: *D. lacunosa* (Deutschland, Pfalz, nordwestl. Rinnthal, Eider-Bach; 25.8.2002, leg. W. Bujnoch & G. Zenner; GWBT148, DNA57).

Spur 9: *D. lacunosa* (Deutschland, Rheinl.-Pfalz, untere Saar, südwestl. Trier, Pflauberg; 14.8.2007, leg. W. Bujnoch; WB: FZ-02/7, GWBT191, DNA113).

Spur 10: *D. lacunosa* (Schweiz, Tessin, östl. Locarno, westl. Agarone, Valle della Pesta, obh. Piandessio; 14.8.1995, leg. G. Zenner; GZ-185, DNA156).

Spur 11: *D. lacunosa* (Österreich, Süd-Steiermark, südl. Graz, südwestl. Gamlitz, Gamlitzbach; 28.10.1995, leg. L. Schmitt & L. Dreher; LS-184, ex horto GZ, GZ-253A, DNA159).

Spur 12: *D. lacunosa* (Nord-Italien, Ufer im Nord-Osten des Lago Maggiore, nördl. Luino, nördl. Maccagno, unth. Orascio; 5.7.1995, leg. S. Jeßen; ex horto CS, CS-1649, DNA231).

Spur 13: *D. lacunosa* (Großbritannien, Süd-Wales, nördl. Bridgend, südwestl. Treorchy, Felsen an der A4061; 8.8.2005, leg. J. Freigang & G. Zenner; Dr 5 und JFGB4, MPb237, DNA410).

Spur 14: *D. lacunosa* (Österreich, Vorarlberg, Montafon, südl. Bludens, südwestl. Vandans, Rellsbach, Schattenwald oberhalb 1225 m NN; 14.9.2006, leg. J. Freigang; JFA331, DNA352).

4. Diskussion der Ergebnisse

Die morphologische Unterscheidbarkeit der verschiedenen Sippen innerhalb des *D.-affinis*-Aggregats bereitet oft Probleme. Verantwortlich dafür sind neben der engen Verwandtschaft die durch Apogamie bedingte Ausbildung von Klonlinien, deren Morphologie manchmal die Grenzen zwischen den Sippen verwischen. Bei der Zuordnung einer Pflanze zu einem bestimmten Taxon ist deshalb die Verwendung möglichst vieler Merkmale notwendig. Erfahrungsgemäß ist der Vergleich bestimmter Merkmalskombinationen von Vorteil, was einige Erfahrung erfordert. Dies gilt für *D. lacunosa* ebenso wie für die übrigen Vertreter des Aggregats. Die wichtigsten Kriterien hierzu wurden im Abschnitt 3.1. formuliert. Einen Vergleich mit anderen mitteleuropäischen Vertretern des *D.-affinis*-Aggregats ermöglichen die Schlüssel von FRASER-JENKINS (2007) und JESSEN (2005) sowie die Merkmalstabelle von FREIGANG & ZENNER (2007). Dennoch gibt es Zweifelsfälle, in denen über die morphologischen Merkmale hinaus weitere Untersuchungsmethoden nützlich sein können.

Die bisher durchgeführten Bestimmungen der Ploidiestufe zeigen, dass *D. lacunosa* eine triploide Sippe ist. Die relativ geringe Zahl an Bivalenten in Sporenmutterzellen von Typ III weist wie bei triploider *D. borrieri* auf stark unterschiedliche Chromosomensätze im Genom hin (SCHNELLER 1975).

Unter den sekundären Inhaltsstoffen sind vor allem die acylierten Phloroglucide für die Gattung *Dryopteris* charakteristisch. Diese phenolischen Substanzen werden in einzelligen Drüsen gebildet, die überwiegend im Rhizom und in den Wedelbasen zu finden sind. Aus getrocknetem Rhizom von *D. filix-mas* wurden als Entwurmungsmittel benutzte Extrakte hergestellt (KRAMER & al. 1995). Man kann vermuten, dass die Pflanze sie unter anderem zum Schutz vor Fressfeinden bildet.

Wie frühere Untersuchungen zeigten (VON EUW & al. 1980, WIDÉN & al. 1996), besitzt unter den in Europa verbreiteten und untersuchten Taxa des *D.-affinis*-Aggregats nur *D. borrieri* die Phloroglucide Para-aspidin-BB und Para-aspidin-AB. Da auch die diploide *D. caucasica* und ihr Abkömmling, die tetraploide *D. filix-mas*, Para-aspidin enthalten, wertet man dies als Hinweis dafür, dass *D. borrieri* mindestens einen Chromosomensatz von *D. caucasica* enthält. Wie die dünnschichtchromatographischen Untersuchungen gezeigt haben, exprimiert *D. lacunosa* ebenfalls Para-aspidin als sekundären Inhaltsstoff. Auch hier liegt die Vermutung nahe, dass eine der Elternarten des neuen Taxons *D. caucasica* ist. In Abb. 7 findet man im Signalmuster des aus den Pyrenäen stammenden *D.-oreades*-Exemplars eine Bande, deren R_f -Wert nur wenig kleiner als jener der Para-aspidin-Banden ist. Die von WIDÉN & al. (1996) untersuchten Pflanzen aus anderen Teilen Europas (Schottland, Wales, Korsika, Anatolien, Italien) enthielten kein Para-aspidin. Ob es sich bei der in dieser Untersuchung aufgetretenen Bande um dieses handelt oder um ein anderes Phloroglucid, können wir nicht entscheiden, vermuten aber wegen des abweichenden R_f -Wertes und den Befunden von WIDÉN & al. (1996) eher letzteres.

Bei den hier dargestellten chemotaxonomischen und molekulargenetischen Untersuchungsmethoden gibt es eine ganze Reihe prinzipieller Schwierigkeiten. So ist die Dünnschichtchromatographie überaus empfindlich gegenüber kleinsten Variationen der Untersuchungsbedingungen. Solange man die interessierenden Komponenten nicht mit aufwändigen Methoden sicher analysieren kann und lediglich, wie hier geschehen, die Retentionswerte als Maßstab verwendet, ist es unter Umständen möglich, dass eine nicht interessierende Inhaltskomponente zufällig den selben R_f -Wert besitzt und so zu einer falschen Schlussfolgerung verleitet. Auch die RAPD-Methode ist fehleranfällig und schwer zu handhaben, wurde aber hier aus den im Methodenteil ausgeführten Gründen eingesetzt. Bei einer Pflanze widersprach die Zuordnung nach morphologischen Kriterien den Ergebnissen der molekulargenetischen Untersuchung mit Primer B20. Da durch eine Untersuchung mit Primer A08 die Zuordnung der Pflanze zu *D. lacunosa* bestätigt wurde, kann man ver-

muten, dass in einer der beiden Hybridisierungsstellen des RAPD-Primers B20 eine Mutation aufgetreten war, die die Entstehung der Differenzierungsbande verhindert hat, oder aber an dieser Stelle aus anderen strukturellen Gründen eine Amplifikation ausgeblieben ist. In einem anderen Fall konnte bei einer von A. Eschelmüller im Zillertal/Nordtirol gefundenen Pflanze, deren Ploidiegrad von M. Gibby als triploid bestimmt worden war, keine Zuordnung getroffen werden. Die morphologische Untersuchung erbrachte sowohl Argumente für als auch gegen *D. lacunosa*. Die Banden im RAPD-Fingerprint sprechen zwar für die Zugehörigkeit zu der neuen Art, das Phloroglucidmuster ist für diese aber untypisch.

D. lacunosa wächst an den meisten bekannten Fundorten sympatrisch mit anderen Vertretern des Aggregats. Bei sexuellen Taxa wäre dies ein Argument für die Einstufung als Species. Im vorliegenden Fall ist die Hybridisierungsbarriere primär durch die obligate apogame (agamospore) Fortpflanzung verursacht. Daraus folgt, dass der Gebrauch der taxonomischen Rangstufe Subspecies problematisch ist. Die Autoren schließen sich deshalb der heute bei der Behandlung apogamer Pflanzengruppen (z. B. *Alchemilla*, *Rubus*) geübten Verfahrensweise an, dass bei Apomikten ein taxonomisches Konzept benutzt wird, bei dem morphologisch unterscheidbare und über größere Areale verbreitete Sippen ohne Rücksicht auf den Grad der Verwandtschaft als (Klein-) Arten (Agamospecies) eingestuft werden (siehe z. B. GREGOR & MATZKE-HAJEK 2002). In diese Richtung weist auch die Arbeit von FRASER-JENKINS (2007), in der schon eine ganze Anzahl von Sippen zu Arten erhoben wurde. Wünschenswert wären Messungen der genetischen Distanzen der im *D.-filix-mas*- und *D.-affinis*-Aggregat vertretenen Taxa, um ein weiteres gewichtiges Kriterium zum taxonomischen Status zu erhalten.

5. Typisierung und Beschreibung

Dryopteris lacunosa S. JESS., ZENNER, CH. STARK & BUJNOCH, **spec. nov.**
(Lückiger Schuppen-Wurmfarn)

Holotypus: 10.8.1998, leg. G. Zenner (Dr 8) & C. Stark (CST5795); JE.

Isotypi: 10.8.1998, leg. G. Zenner (Dr 8) & C. Stark (CST5795) (Herbarium Zenner, Herbarium C. Stark).

Paratypi: SJ-2262, 20.7.1992, leg. S. Jeßen (Herbarium S. Jeßen und kult. Arktisch-Alpiner-Garten Chemnitz); 8.8.1993 Dr 20, 8.8.1993, leg. G. Zenner & C. Stark (Herbarium G. Zenner); S.CH 1409 und SCH 210893/01, 21.8.1993, leg. C. Stark (Herbarium C. Stark und kult. Garten C. Stark); GZ-16 und 21.08.1993 Dr 7, 21.8.1993, leg. G. Zenner (Herbarium G. Zenner und kult. Garten G. Zenner); JFV104, 5.8.2004, leg. J. Freigang (kult. Garten J. Freigang); 05.08.2004 Dr 16, 5.8.2004, leg. G. Zenner (Herbarium G. Zenner); JFCH0007, 10.8.2009, leg. J. Freigang (Herbarium J. Freigang).

Locus: Schweiz, Berner Oberland, nördliche Zentral-Alpen: Innerkirchen bei Meiringen, Urbachtal bei Understock, offener, farnreicher Hang unter Dirreschwand, 1020 m NN; 46°39'54,5"N, 08°12'24,1"E; eine mehrköpfige Pflanze benachbart von *D. cambrensis* subsp. *insubrica* und *D. borrieri*.

Descriptio: Rhizoma saepe polycephalum; frondes usque ad 120 cm, rarius ad 120 cm longae, sed plerumque breviores; petiolus 1/5 usque ad 1/4 longitudinis frondis; lamina ovata-lanceolata, basi paulum angustior; squamae petioli clare ad obscure fuscae; macula basalis squamarum rhachidis in media parte laminae sitarum fulginea et splendida; pinnae longissimae evidenter 2–5 mm stipitatae, stipes earum 2–5 mm violacei; pinnulae saepe ut in parallelogrammi formatae, in apice truncatae aut rotundatae cum dentibus robustis, acutis, introrsum ad protinus directis; dentes laterales earum saepe crassi et bidentati; facies superior frondis non aut paulum nitens, nervis evidenter sulcata; depressiones supra soros oblongae; pinnulae pinnarum longiorum prope rhachidem sitae plerumque evidenter inter se disjunctae; indusium post maturatiorem sporarum corrugans et ut infundibulum eminens; longitudo media sporarum (48)51–57(59) µm, longitudo media cellularum stomatis (48)50–56(58) µm; planta triploidea, chromosomatum numerus = 123.

Beschreibung:

Rhizom ein-, nicht selten auch mehrköpfig;
 Sprossrosetten im Frühjahr mit dunkelbraunen,
 fast erdfarbenen Spreuschuppen;
 Wedel weit trichterförmig bis unregelmäßig angeordnet;
 Blattspreite meist \pm glanzlos, breit lanzettlich,
 drüsenlos, 80–100 (–120) cm lang und bis
 35 cm breit;
 Blattstiel 1/5–1/4 der Wedellänge;
 Spreuschuppen hell- bis mittelbraun, schmal,
 am Grunde meist mit dunkelbrauner Zone,
 diese besonders auffällig an den Schuppen
 der mittleren Rhachis und an den Fieder-
 spindeln;
 Unterste Fiedern dreieckig, deutlich 2–6 mm
 gestielt; unterster basiskoper Fiederabschnitt
 ca. 1,2–1,5 mal länger als der ihm gegen-
 überstehende, akroskope Abschnitt, rhachis-
 nahe Seite mit 1–2 Lappen, am gestutzten
 Ende mit kräftigen, vorwärts gerichteten,
 spitzen Zähnen;
 Mittlere Fiedern deutlich 2–5 mm gestielt, relativ
 breit (10–16 cm lang und 2,5–3,5 cm breit)
 mit 20–26 Segmentpaaren; Fiederspindel
 deutlich auf 2–5 mm Länge hin (meist bis
 zum Hauptnerv des ersten Fiederchens)
 schwärzlich bis violett gefärbt; erste Fieder-
 abschnitte der mittleren Fiedern an der Basis
 meist beidseits (1/2–2/3), die darauf folgenden
 wenigstens an der zur Fiederspitze hin ge-
 richteten Seite verschmälert; besonders die
 rhachisnahen, aber auch die darauf folgenden,
 mindestens bis zum 10. (selten auch bis 18.)
 Paar deutlich von den folgenden durch \pm
 breite, ansatzweise stiefel- bzw. schuhförmige
 Zwischenräume getrennt; 2–2,5 mal länger
 als breit, etwas schief (breit-)rechteckig (\pm
 parallelogrammartig), am Rande nicht gewellt,
 mit oft zweispitzigen Zähnen bzw. mehrspit-
 zigen Lappen, an ihrem Ende oft deutlich
 gestutzt bis leicht gerundet und mit kräftigen,
 vorwärts bis leicht einwärts gerichteten, spitzen
 Zähnen; zwischen den lateralen Zähnen nicht
 selten und zuweilen auch apikal treten fjord-
 artige Einschnitte auf (Abb. 2b);
 Nervatur auf der Oberseite der Fiederabschnitte
 meist deutlich eingesenkt; Nerven im Durch-
 licht als helle, am Ende leicht verdickte
 Spuren erkennbar, die nicht ganz bis in die
 Zahnspitzen reichen;
 Sori 1,3–1,6 mm im Durchmesser;
 Indusium zunächst den Sorus umfassend, nach

der Sporenreife schrumpfend und sich trich-
 terförmig abhebend, nicht vom Rande her
 einreißend, drüsenlos;

Sporenreife je nach Höhenlage Juli bis August
 (etwas später als *D. borrieri* und *D. cam-
 brensis* subsp. *insubrica* am gleichen Wuchs-
 ort);

Mittelwerte der Sporenlänge (48)51–57(59) μ m;
 Mittelwerte der Schließzellenlänge (48)50–
 56(58) μ m;

Cytologie: triploid, apogam; 123 Bivalente in
 Sporenmutterzellen von Typ I und ca. 93–
 101 Univalente + 11–15 Bivalente in Spo-
 renmutterzellen von Typus III.

Derivatio: Von lat. *lacunosus* = lückig; wegen
 der entfernten rhachisnahen Fiederabschnitte
 der Fiedern.

6. Verbreitung

D. lacunosa ist bisher aus den Süd- und Zen-
 tralalpen (zerstreut im südlichen Tessin, im an-
 schließenden nördlichen Italien um den Lago
 Maggiore sowie im Haslital-Gebiet im Berner
 Oberland), aus Deutschland (Rheinland-Pfalz,
 Baden-Württemberg, Nordrhein-Westfalen, Saar-
 land), außerdem aus Frankreich, Österreich,
 Irland und Großbritannien bekannt. Sie wurde
 bisher zwischen 8 m (Küstenniveau in Schott-
 land) und 1480 m (Österreich, Montafon) ge-
 funden. Bevorzugt werden offenbar mehr oder
 weniger saure Waldböden der Silikatgebiete,
 doch auch Funde auf basischen Böden sind
 bekannt.

Die Höhenlage der Fundorte wurde aus den
 Angaben in den amtlichen topographischen
 Karten ermittelt.

Folgende Belege wurden revidiert:

Großbritannien**Schottland****VC 104 North Ebuades**

- NW-Teil der Isle of Skye, SE Dunvegan Castle,
 Wald in einem Tälchen SE eines Wasserfalles,
 25–65 m; NGR: NG 1 24 970/ 8 48 810; 16.8.2007,
 leg. J. Freigang (JFGB153), conf. et leg. G. Zenner
 (16.08.2007 Dr 23).

VC 105 West Ross

- Glen Shiel, NNW Fort William, SE Invershiel, S
 Gehöft Ford, an der A 87, 20 m; NGR: NG 1 96

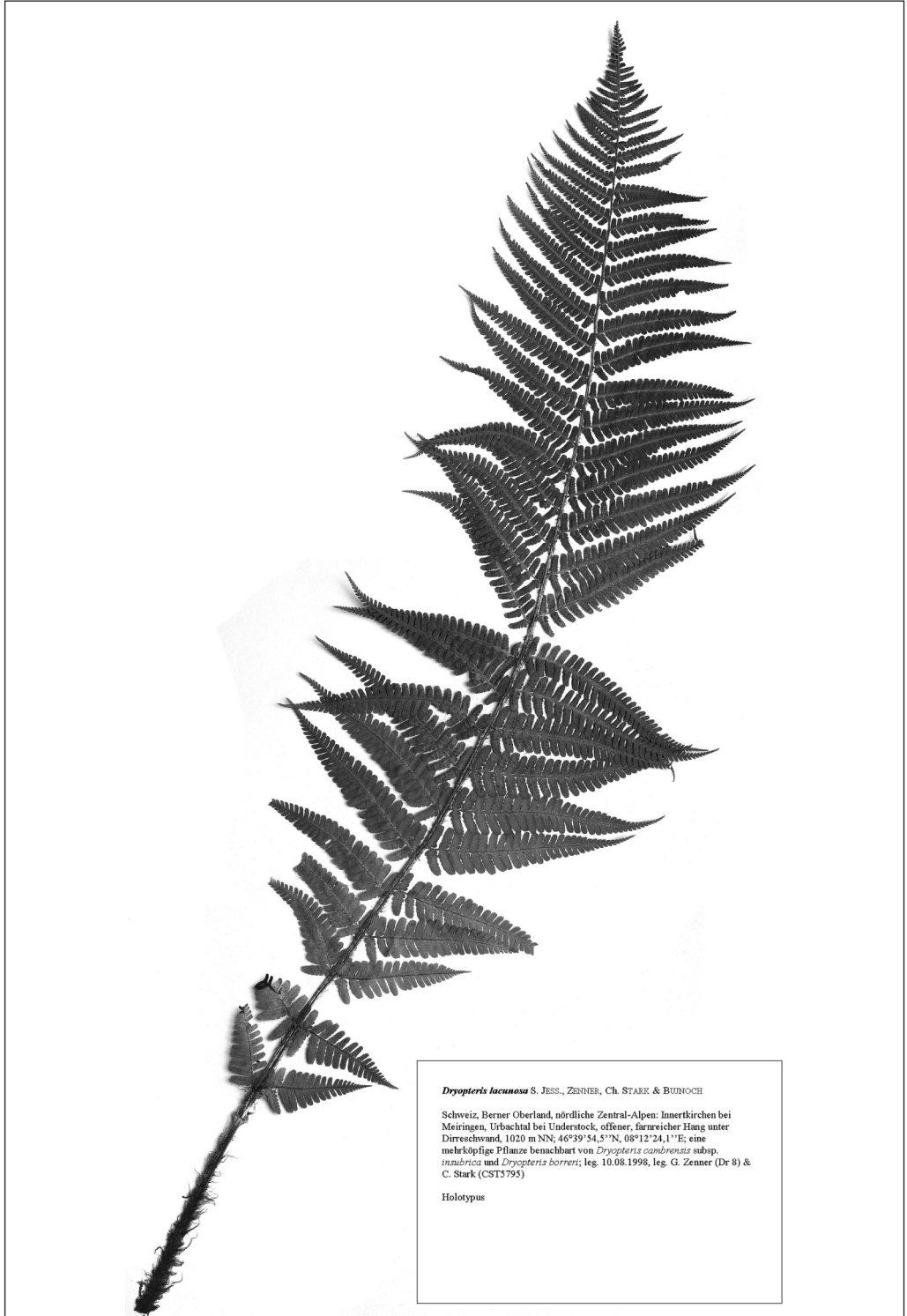


Abb. 11: Holotypus von *Dryopteris lacunosa*.

240/8 14 950; 16.8.2007, leg. J. Freigang (JFGB134), conf. et leg. G. Zenner (16.08.2007 Dr 3).

VC 100 Clyde Isles

- Isle of Arran, Ostküste, NW-Rand von Brodick an der A 841, nahe Rosa Bridge, 8 m; NGR: NS 2 00 740 / 6 36 780; 5.8.1999, leg. G. Zenner (05.08.2007 Dr 2); 14.8.2007, leg. G. Zenner (14.08.2007 Dr 9) & J. Freigang (JFGB106).
- Isle of Arran, Ostküste S Brodick, Cordon Wood, 8–20 m; NGR: NS 2 02 950 / 6 29 910; 13.8.2007, leg. G. Zenner (13.08.2007 Dr 8), conf. et leg. J. Freigang (JFGB89).

Wales

VC 48 Merionethshire

- Snowdonia, NW Bala, nah Llyn Celyn, W Weiler Fferm Bodrenig, 335–355 m; NGR: SH 2 83 020 / 3 39 205; 12.8.2007, leg. G. Zenner (12.08.2007 Dr 2) & J. Freigang.
- Snowdonia, N Dolgellau, S Trawsfynydd, Wald Coed Ganllwyd nah Black Waterfalls (Afon Gamlan), 100 m; NGR: SH 2 72 200 / 3 24 400; 7.8.1994, leg. G. Zenner (07.08.1994 Dr 19), M. Gibby, J. Vogel, C. Stark & L. Schmitt; 11.8.2007, leg. G. Zenner (11.08.2007 Dr 5), conf. et leg. J. Freigang (JFGB58).

VC 43 Radnorshire

- Cambrian Mountains, NW Rhayader, N von Pencaeu, rechte Talseite am River Wye, Fahrweg im Wald „Cwm-bach“, 230–240 m; NGR: SN 2 95 670 / 2 69 550; 10.8.2007, leg. J. Freigang (JFGB31), conf. et leg. G. Zenner (10.08.2007 Dr 4).

VC 41 Glamorgan

- N Bridgend, SW Rhondda, Steinbruch an der A 4061, 439 m; NGR: SS 2 93 060 / 1 94 620; 8.8.2007, leg. J. Freigang (JFGB4), conf. G. Zenner (08.08.2007 Dr 5).

England

VC: 40 Shropshire

- Western Midlands, SW Ludlow, Croft Castle, Fishpool Valley, rechte Seite des Tales, 160–180 m; NGR: SO 3 45 090 / 2 65 960; 8.8.2007, leg. G. Zenner (08.08.2007 Dr 15), conf. et leg. J. Freigang (JFGB13).

Irland

VC: H1 South Kerry

- SW Kenmare, NE Parknasella, Straße von Tahilla Bridge nach Rossdohan, 18 m; NGR: 0 73 980 / 0 65 500; 20.8.1996, leg. G. Zenner (20.08.1996 Dr 6) & L. Schmitt.

Frankreich

Dép. Gard

- Cevennen, NNW Alès, WNW Bessèges, W Peyremale, Tal des le Luech Riv., am Seitenbach „Revermanoux“, 210 m; 2839 ouest Bessèges; 10.8.1993, leg. S. Jeßen (SJ-2326), conf. G. Zenner (10.08.1003 Dr 16)

Dép. Aveyron

- Languedoc, NW Bédarieux, S Brusque, N Col de Coustel, Tal Sarlenq, 840 m; 2543 ouest St-Gervais-sur-Mare; 29.12.2005, leg. J. Freigang (JFF0125).

Dép. Tarn

- Haut Languedoc, Montagne Noir, SWW Mazamet, N Roquerlan, 640 m; 2344 ET Montagne Noir Est; 5.9.2009, leg. J. Freigang (JFF0256), conf. G. Zenner (05.09.2009 Dr 6).

Deutschland

Saarland

6708/2 St. Johann

- NE Saarbrücken, NE St. Ingbert, N am Wombacher Weiher, 245 m; 2.7.2005, leg. F.-J. Weicherding (Flora des Saarlandes 0089/2006); 5.11.2005, det. G. Zenner (02.07.2005 Dr 1); 4.12.2008, leg. F.-J. Weicherding, det. G. Zenner (04.12.2008 Dr 3).

Rheinland-Pfalz

Trierer Land

6305/1 Saarburg

- Untere Saar, SW Trier, S Tawern, Ostseite Pflaumberg, 235 m; 25.8.2002, leg. G. Zenner (25.08.2002 Dr 1) & W. Bujnoch; 7.9.2002, leg. W. & R. Bujnoch (HWB 2002/7); 14.8.2007, leg. W. Bujnoch (GWBT191).

Westpfalz

6511/1 Landstuhl

- NW Kaiserslautern, SE Obermohr, Tal des Mohrbaches, 235 m; 29.12.2008, leg. G. Zenner (29.12.2008 Dr 2) & K. Schaubel.

6611/4 Hermersberg

- SW Kaiserslautern, S Hermersberg, Klappertal, 278 m; 19.10.2008, leg. G. Zenner (19.10.2008 Dr 15) & K. Schaubel.

6810/4 Hornbach

- SW Pirmasens, NW Schweix, Nordhang Schweixer Berg, ca. 315 m; 20.9.2008, leg. G. Zenner (20.08.2008 Dr 19) & K. Schaubel.

Pfälzer Wald

6514/3: Bad Dürkheim:

- WSW Bad Dürkheim, NE des Drachenfels, mittleres Dreibrunnen-Tal, 280 m; 28.12.2009 leg. C. Stark (CST 281209/27).

6613: Elmstein

- W Neustadt an der Weinstraße (zahlreiche Vorkommen im Bereich dieses Kartenblattes).

6613/ 1: Enken-Bach-Tal:

- W Elmstein, N Speyerbrunn, 308 m; 4.12.2009, leg. C. Stark (CST-041209/11), leg. G. Zenner (04.12.2009 Dr 9).

6613/ 2: Breiten-Bach-Tal:

- E Elmstein, 238 m; 24.11.2008, leg. C. Stark (CST241108/32), 28.11.2008, conf. G. Zenner (24.11.2008 Dr 16).
- Kl. Legel-Bach-Tal, NW Elmstein, 260 m; 24.11.2008 leg. C. Stark (CST-241108/18).

6613/3: Helm-Bach-Tal:

- SW Elmstein, nahe der Mündung des Lindenteichs, 320 m; 4.12.2009, leg. C. Stark (CST-041209/46), leg. G. Zenner (04.12.2009 Dr 16).

6613/4: Iggel-Bach-Tal:

- S Elmstein, Nordhang des Gr. Schweins-Berg, 260 m; 4.12.2009, leg. C. Stark (CST-041209/35), leg. G. Zenner (04012ß2009 Dr 21 und Dr 22).
- Helm-Bach-Tal, S Elmstein, SW der Geiswiese, 286 m; 4.12.2009, leg. C. Stark (CST-041209/28), leg. G. Zenner (04.12.2009 Dr 13').

6712 Merzalben:

- S Kaiserslautern (zahlreiche Vorkommen im Bereich dieses Kartenblattes).

6712/1: Schwarz-Bach-Tal:

- NW Leimen, E Röderhof, 360 m; 16.12.2000, leg. C. Stark (CST 8131) & K. Bug; 1.8.2001, leg. G. Zenner (01.08.2001 Dr 2).

6712/2: Rauschen-Bach-Tal:

- NW Leimen, 329 m; 1.8.2001, leg. G. Zenner (01.08.2001 Dr 22 und GZ-585).
- Floß-Bach-Tal SE Leimen, 348 m; 8.11.2008, leg. C. Stark (CST-081108/15), leg. G. Zenner (08.11.2008 Dr 4) & K. Schaubel.

6712/4: Warten-Bach-Tal:

- VE Merzalben, S Leimen, 250–260 m; 12.8.2001, leg. G. Zenner (12.08.2001 Dr 3) und 17.10.2009, leg. G. Zenner (17.10.2009 Dr 3).
- Scheid-Bach-Tal SE Merzalben, S Leimen, ca. 250 m; 12.8.2001, leg. G. Zenner (12.08.2001 Dr 8 und 17.10.2009), leg. G. Zenner (17.10.2009 Dr 4).
 - Dreibrunnen-Tal, E Merzalben, SE Leimen, ca. 295 m; 6.8.1998, leg. G. Zenner (06.08.1998 Dr 15).
 - Ziegler-Tal, N Hinterweidenthal, S Leimen, am Bachlauf unter der Bahnlinie und am Bahndamm, 312 m; 26.6.2009, leg. C. Stark (CST-260609/02).

6713 Annweiler am Trifels:

- E Pirmasens, NW Annweiler a. Trifels, NW Rinnthal (zahlreiche Vorkommen im westlichen Bereich dieses Kartenblattes).

6713/1: Well-Bach-Tal:

- NW Fassenteich, E Hofstätten, 312 m; 13.10.2009, leg. G. Zenner (13.10.2009 Dr 2), C. Stark & K. Schaubel.
- Well-Bach-Tal, SE Hofstätten, entlang der B 48, linkes Ufer Well-Bach, Ausgang Gr. Fisch-Bach-Tal, 233 m; 4.11.2001, leg. G. Zenner (04.11.2001 Dr 12), 25.8.2002, leg. W. Bujnoch (HBW 2002/8), & G. Zenner (25.08.2002 Dr 3), 29.12.2003, leg. C. Stark (CST-291203/28).
- Eider-Bach-Tal, SE Hofstätten, 240–275 m; 4.11.2001, leg. G. Zenner (04.11.2001 Dr 2); 13.8.2002, leg. G. Zenner (13.08.2002 Dr 5); 25.8.2002, leg. W. Bujnoch (GWBT148) & G. Zenner; 17.11.2002, leg. C. Stark (CST-9918) & K. Bug.
- Kalten-Bach-Tal, S Hofstätten, S Kälber-Eck, rechte Talseite, 245 m; 29.12.2003, leg. G. Zenner (29.12.2003 Dr 1), K. Bug & C. Stark.
- Schneiderwoog, links des Bachlaufes, 252 m; 7.8.2009, leg. G. Zenner (07.08.2009 Dr 7) und rechts des Baches (07.08.2009 Dr 8), C. Stark & K. Schaubel.

6713/4: Moden-Bach-Tal:

- S Hofstätten, N Wilgartswiesen, 317 m; 20.12.1997, leg. G. Zenner (20.12.1997 Dr 7), (GZ-385 †) & C. Stark, 1999 det. W. Bujnoch & G. Zenner, conf. Sept. 2000; S. Jeßen (SJ-3299) Sept. 2000 (**Erstnachweis für D**); 25.9.2009, leg. G. Zenner (25.09.2009 Dr 3) & C. Stark.
- Freisch-Bach-Tal, S Hofstätten, N Wilgartswiesen, 223 m; 13.10.2009, leg. G. Zenner (13.10.2009 Dr 8), C. Stark & K. Schaubel (mindestens 200 Exemplare).

6811/4 Pirmasens-Süd:

- S Pirmasens, SW Glashütte, Großer Kröppenbach-Tal, Klumpenfelsen, 310 m; 14.9.2008, leg. G. Zenner (14.11.2008 Dr 6) & K. Schaubel.

Vorderpfalz

6914/3 Schaidt:

- Östlicher Bienwald, SW Bad Bergzabern, S Schaidt, Bahnhofsallee, Brückchen, Böhlgraben nahe Waldstück „Brünnel“, 138 m; 14.11.2008, leg. C. Stark (CST 141108/19) & G. Zenner (14.11.2008 Dr 8).

Nordrhein-Westfalen

4616/4 Olsberg:

- Hochsauerland, SW Olsberg, SE Ramsbeck, Ramsbecker Wasserfall, 505 m; 26.8.2000, leg. G. Zenner (26.08.2000 Dr 6 und GZ-567) & W. Bujnoch.

Baden-Württemberg**Schwarzwald****7914/4** Sankt Peter:

- Südschwarzwald, E Freiburg, Simonswäldertal, NE St. Märgen, Tal des Steinbaches, 732 m; 21.6.2008, leg. J. Freigang (JF1597), conf. G. Zenner (21.6.2008).

Schwäbische Alb**7520/4** Mössingen:

- SW Reutlingen, N Öschingen, W Gönningen, Waldbezirk Kohlgrube, 470 m; 25.9.2005, leg. J. Freigang (JF910); 7.8. 2006, leg. G. Zenner (Dr 8) & J. Freigang.

7723/2 Munderkingen:

- SW Ulm, N Munderkingen, Altsteußlinger Halde, 685 m; 11.8. 2004, leg. J. Freigang (JF627), conf. G. Zenner (11.08.2008 Dr 1).

7821/4 Veringenstadt:

- NE Sigmaringen, NE Bingen, S Waldbezirk Truchseßbuchen im Hitzkofer Wald, 659 m; 14.11.2008, leg. J. Freigang (JF1988), conf. G. Zenner (14.11.2008 Dr 2).

Hegau**8219/3** Singen:

- Hegau, SE Singen, SW Radolfzell, Schiener Berg, NE Ruine Schrotzburg, 550 m, Waldbezirk Pfeffnang; 28.10.2009, leg. G. Zenner (28.10.2009 Dr 13) & J. Freigang.

Oberschwaben**7824/2** Biberach an der Riß-Nord:

- SW Ulm, SW Albersweiler, Wasserghau, 570 m; 11.10.2008, leg. J. Freigang (JF1947), conf. G. Zenner (11.10.1008 Dr 4).

7826/3 Kirchberg an der Iller:

- SSW Ulm, S Illertissen, Waldbezirk Schönrain, NW Burgruine, 560 m; 13.2.2008, leg. J. Freigang (JF1545), conf. G. Zenner (13.02.2008 Dr 2); Quellstelle, 555 m; 25.7.2008, leg. J. Freigang (JF1711).

7921/3 Sigmaringen:

- SSW Sigmaringen, S Inzighofen, Paulter Wald, 645 m; 4.6.2006, leg. J. Freigang (JF1020); 7.8.2006, leg. G. Zenner (07.08.2006 Dr 4 und Dr 5) & J. Freigang.

7923/1 Bad Saulgau-Ost:

- ESE Sigmaringen, SW Durnau, NE Kleintissen, Waldbezirk Rabbau, 625 m; 11.9.2005, leg. J. Freigang (JF898); 7.8.2006, leg. G. Zenner (07.08.2006 Dr 2) & J. Freigang.

7924/4 Biberach an der Riß-Süd:

- S Biberach an der Riß, SSE Ulm, SE Hochdorf, Tobel im Reicheck-Wald, 615–620 m; 12.6.2004, leg. J. Freigang (JFV266); 16.8.2008, leg. J. Frei-

gang ex horto J. Freigang (JFV266), conf. G. Zenner (16.08.2008 Dr 3).

8021/1 Pfullendorf:

- S Sigmaringen, NW Pfullendorf, SE Rengetsweiler, NW Litzelbach, 646 m; 11.4.2007, leg. J. Freigang (JF1245).

8022/2 Ostrach:

- SE Sigmaringen, E Ostrach, N Oberweiler, Waldbezirk Wagenhart, NW der Sandäcker, 649 m; 5.10.2002, leg. J. Freigang (JF140), conf. G. Zenner (05.10.2002 Dr 1).

8026/3 Aitrach:

- S Ulm, NE Treherz, W Aitrach, Waldbezirk Klotzenweiler S Talhaus, 672 m; 13.7.2008, leg. J. Freigang (JF1689), conf. G. Zenner (13.07.2008 Dr 12).

8124/3 Wolfegg:

- NE Ravensburg, N Wolfegg, NE Weiler Wäsch, Tal der Wolfegger Ach, 620 m; 13.12.2006, leg. J. Freigang (JF1225); 27.7.2007, leg. G. Zenner (27.07.2007 Dr 1) & J. Freigang.

8223/1 Ravensburg:

- SW Ravensburg, N Oberzell, Hotterloch, Güllenbach, 452 m; 10.10.2003, leg. J. Freigang (JF353); 8.8.2006, leg. G. Zenner (08.08.2006 Dr 2); 24.1.2008, leg. J. Freigang (JFV473) und (JFV474).

Westallgäu**8125/3** Leutkirch im Allgäu-West:

- Westallgäu, W Leutkirch im Allgäu, W Immenried, Linderholz, 698 m; 10.6.2006, leg. G. Zenner (10.06.2006 Dr 1) & J. Freigang; 20.8.2009, leg. J. Freigang (JF2159).

8125/2 Leutkirch im Allgäu-West:

- Westallgäu, NW Leutkirch im Allgäu, N Diepoldshofen, Diepoldshofer Wald, 710 m; 6.8.2006, leg. J. Freigang (JF1055) & G. Zenner (06.08.2006 Dr 16).

8224/4 Vogt:

- Westallgäu, NW Wangen im Allgäu, SSW Leupolz, Waldbezirk Missenholz, N Hof Missen, 578 m; 5.8.2006, leg. J. Freigang (JF1105), conf. et leg. G. Zenner (05.08.2006 Dr 1).

Bodenseegebiet**8121/1** Heiligenberg:

- SW Pfullendorf, E Herdwangen-Schönach, NE des Waldhofs, Waldbezirk Rosenacker, 562 m; 28.9.2001, leg. J. Freigang (JF3); 14.9.2002, leg. G. Zenner (14.09.2002 Dr 4); 16.6.2004, leg. J. Freigang (JFV90).

8220/3 Überlingen-West:

- NW Konstanz, Bodanrück, S des Mindelsee, Waldbezirk Hornhalde, 445 m; 30.11.2001, leg. J. Freigang (JF19), conf. G. Zenner (30.11.2001 Dr 2).

8221/2 Überlingen-Ost:

- Bodensee, N Konstanz, E Überlingen, Tüfingen Wald, Waldbezirk Winkelholz, 482 m; 23.11.2001, leg.

J. Freigang (JF15) und am 22.7.2007, leg. J. Freigang (JF1342), conf. G. Zenner (22.07.2007 Dr 1).

8323/3 Tettngang:

- Bodensee, SW Tettngang, NW Oberdorf, Tettnganger Wald, südliche Lindenbögen, 418 m; 25.7.2004, leg. J. Freigang (JFV92), conf. et leg. G. Zenner (25.07.2004 T 8), leg. W. Bujnoch (Wedelbasen).

Bayern

8326 Isny im Allgäu-Süd:

- Oberallgäu, SW Kempten, südlich der Adelegg, SE Kleinweiler, 845 m; 22.7.2009, leg. J. Freigang (JF2098).

Schweiz

Kanton Zürich

- SE Zürich, SW Richterswil, Höhronen, Richterswiliger Egg S über Hütten, Waldbereich „Brand“, 930–950 m; 1132 Einsiedeln; km²: 693/224; 4.8.2004, leg. G. Zenner (04.08.2004 Dr 9a) & J. Freigang.

Kanton Obwalden

- E Sarnen, Gebiet um Schwandirank, SW Ächerli-Pass, ca. 1032 m; 1170 Alpnach; km²: 666/194; 14.8.1999, leg. S. Jeßen (SJ-3188).

Kanton Bern

Berner Oberland, Oberhasli:

- NW Meiringen, Züünwald, Straße von Balm nach Unterzün 100 m westlich einer Tunneldurchfahrt unterhalb Ob. Prasti; 840–860 m; 1209 Brienz; km²: 653/175; 29.6.2006, leg. C. Stark (CST-290606/44); 10.8.2009, leg. J. Freigang (JFCH24), G. Zenner (10.08.2009 Dr 28a) & C. Stark.
- SE Meiringen, SE Geissholz, Waldgebiet „Chirichen“, 740 m; 1210 Innertkirchen; km²: 659/173; 29.6.2006, leg. C. Stark (CST-290606/04); 10.8.2009, leg. J. Freigang (JFCH0019), G. Zenner (10.08.2009 Dr 22') & C. Stark.
- SE Innertkirchen, nahe Grimselpassstraße, SE eines größeren Kalksteinbruches in der Achenlauri nahe Gebiet „Tschachen“, ca. 650 m; 1210 Innertkirchen; km²: 661/171; 12.8.1999, leg. S. Jeßen (SJ-3185).
- S Innertkirchen, Urbachtal, NW-Hang des Loibstock, SW Geissgädmer, Understockwald, ca. 960 m; 1210 Innertkirchen; km²: 660/170; 20.7.1992, leg. S. Jeßen (SJ-2262); triploid det. M. Gibby 1995.
- Hohstaldenwald zwischen Hohstalden und Loibschwand am unteren Rand einer Lawinenrinne, ca. 1110 m; km²: 659/170; 19.9.1992, leg. C. Stark (CST 893), conf. G. Zenner (19.09.1992 Dr 21); 28.6.2006, leg. C. Stark (CST-2806906/35).
- SE Innertkirchen, NE-Hang am Loibstock, Geschlechtswald unterhalb Hirschi, Waldwiese, 810 m;

1210 Innertkirchen; km²: 661/171; 14.8.1998, leg. S. Jeßen (SJ-3017).

- S Innertkirchen, SW Understock, Urbachtal, Vordertal am Fahrweg, Bereich „Pfang“, 815 m; 1210 Innertkirchen; km²: 659/170; 5.7.1995, leg. S. Jeßen, conf. G. Zenner (GZ-170).
- S Innertkirchen, Urbachtal S Understock, SW-Hang des Loibstock, NW Loib, ca. 1220 m; 1230 Guttannen; km²: 659/169; 28.6.2006, leg. C. Stark (CST-280606/23).
- S Innertkirchen, S Understock, Urbachallmeind im Urbachtal, Mürvorsess, 895 m; km²: 658/169; 1230 Guttannen; 8.8.1993, leg. G. Zenner (08.08.1993 Dr 8) & C. Stark; 5.8.1995, leg. G. Zenner (GZ-169) & C. Stark; 17.10.1998, leg. G. Zenner ex horto G. Zenner von GZ-169 Basen an W. Bujnoch (DC131, CEE187).
- S Innertkirchen, S Understock im Urbachtal, Urbachallmeind, N Alp Rohrmatten, SW des Felshanges: Dirreschwand, extensiv genutztes Weideland im Auslauf einer Lawinenrinne, 20 m entfernt von Ecke des Waldes, 1020 m; 1230 Guttannen; km²: 658/168; **locus typicus**; 8.8.1993, leg. G. Zenner (08.08.1993 Dr 20) (**Typusstock**) & C. Stark; Nachzucht W. Bujnoch (Garten W. Bujnoch: GWBT109, Garten G. Zenner: GZ-55); 21.8.1993, leg. G. Zenner (21.08.1993 Dr 7) und (GZ-16), triploid det. W. Bujnoch 14.3.1995; Nachzucht aus Sporen von 21.08.1993 Dr 7 im Garten W. Bujnoch (GWBT133); 21.8.1993, leg. C. Stark (SCH-210893/01) und Rosette vom Typusstock (CST-1409), triploid det. H. Rasbach, 11.6.1995; 10.8.1998, leg. S. Jeßen (SJ-3011) vom Typusstock; leg. G. Zenner (10.08.1998 Dr 8a / Holotypus) und (10.08.1998 Dr 8b bis Dr 8h / Isotypi); leg. C. Stark (CST5795 / Isotypus); Nachzucht aus Sporen von 10.08.1998 Dr 8a im Garten J. Freigang (JFV166); 5.8.2004 am locus typicus bei ca. 1000 m, leg. J. Freigang (JF598 und JFV104), leg. G. Zenner (05.08.2004 Dr 16); unterhalb locus typicus, 980 m; 10.8.2009, leg. J. Freigang (JFCH0007) & G. Zenner (10.08.2009 Dr 1) & C. Stark.
- SE Guttannen, Sagenwald, 1070–1150 m; 1230 Guttannen; km²: 665/166; 6.8.1995, leg. G. Zenner (06.08.1995 Dr 3 und GZ-172), C. Stark (CST-1806) & R. Mues; im unteren Waldbereich, 1130 m; leg. G. Zenner (GZ-173A), C. Stark & R. Mues; 10.8.1998, leg. C. Stark (CST 5786), G. Zenner (10.08.1998 Dr 1 und 10.08.1998 Dr 5) & S. Jeßen.

Kanton Tessin

- NNE Biasca, E Malvaglia, Val Malvaglia, SE nahe Biusagn, oberhalb der Straße in einer Rinne, ca. 830 m; 1273 Biasca; km²: 720/141; 26.5.2009,

- leg. C. Stark (CST-260509/40)
- N Locarno, Val Verzasca, Straße von Brione (Verzasca) nach Norden, W Weiler Alnasca, 780–800 m; 1292 Maggia; km²: 704/128; 17.8.1998, leg. S. Jeßen (SJ-3020)
 - N Bellinzona, E oberhalb Osogna, am Valle d'Osogna, NW Pönt, 520 m; 1293 Osogna; km²: 719/130; 16.7.1990, leg. S. Jeßen (SJ-2953), E. Kopp, K. Rasbach & P. Vogel
 - SE Osogna, Hang SE Gaggio, 500 m; 1293 Osogna; km²: 719/129; 13.8.1995, leg. G. Zenner (GZ-181).
 - SW Gaggio, nahe Wasserbassin, 340 m; 6.8.2004, leg. J. Freigang (JF609), conf. G. Zenner (6.8.2004Dr16).
 - N Bellinzona, SW Lodrino, unteres Val di Lodrino, Steig südlich der Brücke über die Klamm, ca. 655 m; 1293 Osogna; km²: 717/128; 25.5.2009, leg. C. Stark (CST-290509/49); unterhalb Gebiet „Bedrina“, 530 m; km²: 1293 Osogna; 718/128; 25.5.2009, leg. C. Stark (CST-25.05.09/70).
 - NE Locarno, NE Lavertezzo, Val Verzasca, unteres Val d'Agro, E unterhalb Cognera, nahe Behelfslift über den Bach, 680 m; 1293 Osogna; km²: 708/124; 22.5.2009, leg. C. Stark (CST-220509/05).
 - E Locarno, W Cugnasco, Ortsrand von Piandessio an der Straße nach Bugaro, östlich an der Brücke über Valle della Pesta, 360 m; 1313 Bellinzona; km²: 712/115; 21.7.1991, leg. S. Jeßen (SJ-2142); 4.10.2009, leg. C. Stark (CST 041009/01).
 - N Bugaro, Valle della Pesta, Talsohle unterhalb Wasserfall, 428 m; 1313 Bellinzona; km²: 712/115; 14.8.1995, leg. G. Zenner (GZ-185); 15.5.2007, leg. C. Stark (150507/06).
 - E Locarno, NW Cugnasco, Valle di Cugnasco, 470 m; 1313 Bellinzona; km²: 714/115; 27.5.2009, leg. C. Stark (CST-270509/31).
 - E Locarno, E Cugnasco, NW Gudo, Valle di Pro-

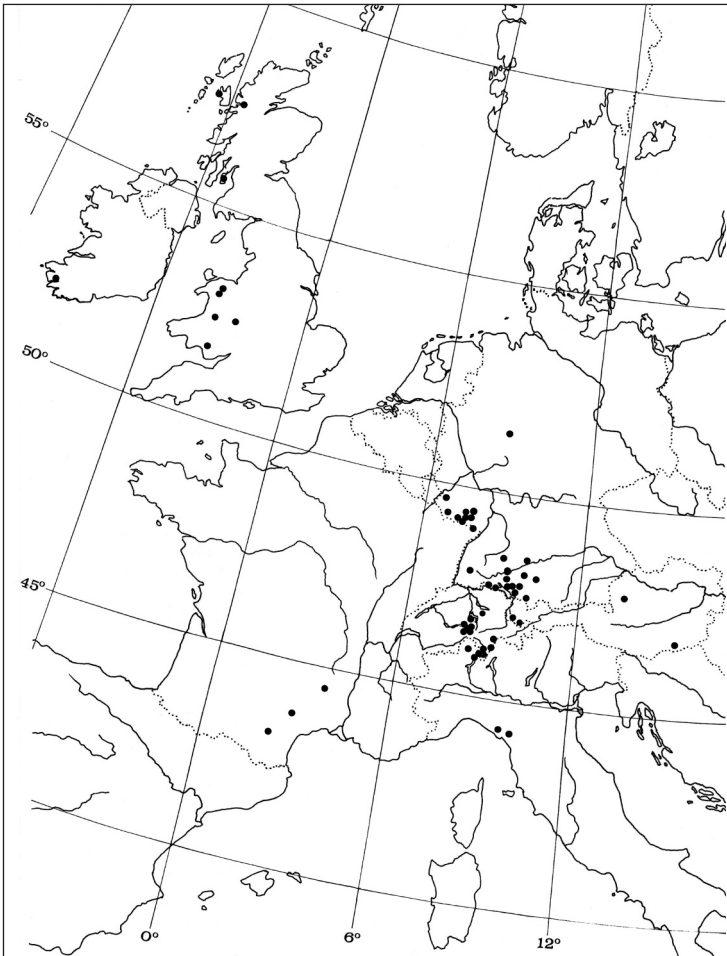


Abb. 12: Fundorte von *Dryopteris lacunosa* in Europa. – Documented collection sites of *D. lacunosa* in Europe.

gero, NW Pian Palerm, 1313 Bellinzona; 575 m; km²: 716/115; 22.5.2005, leg. C. Stark (CST-220509/42).

- NE Lugano, Val Colla, SW Cimadera, Valle delle Spine, 1060–1100 m; 1333 Tesserete; km²: 724/103; 11.8.2009, leg. J. Freigang (JFCH0038); conf. G. Zenner (11.8.2009 Dr 20); leg. G. Zenner (11.8.2009 Dr 13) & C. Stark.
- NE Lugano, Val Colla, Straße im Tal, SE Curtina, 695 m; 1333 Tesserete; km²: 722/104; 11.8.2009, leg. J. Freigang, conf. G. Zenner (11.8.2009 Dr 40)
- NE Lugano, oberes Valcolla, NE Bogno, V. Giu-mella, ca. 1200 m; 1334 Porlezza; km²: 726/105; 16.6.2009, leg. C. Stark (CST 160609/10; det. G. Zenner (16.06.2009 Dr 1); 11.8.2009, leg. C. Stark, J. Freigang & G. Zenner.
- SW Lugano, NW Muzzano, SW Biogno, Pfad W nahe Nava. 420–445 m; 1353 Lugano; km²: 714/095; 11.8.2009, leg. G. Zenner (11.08.2009 Dr. 3), conf. J. Freigang (JFCH0029), leg. J. Freigang (JFV717) & C. Stark.

Kanton Graubünden

- Graubünden, Valle Mesolcina, NNW Mesocco, N Pian San Giacomo, Wald E des Weilers Monda, 1200 m; 1274 Mesocco; km²: 736/143; 3.6.2007, leg. J. Freigang (JFV380); 19.8.2009, leg. J. Freigang (JFCH0076), conf. G. Zenner (19.08.2009 Dr 20, Dr 21 und Dr 22)

Italien

Piemont

- Valle Vigezzo, SW E Domodossola, SW Druogno, 940–960 m; TK (CH) 50: 285 Domodossola; km²: 676/108; 06.8.2005, leg. J. Freigang (JF606) & G. Zenner (06.08.2005 Dr 5).

Lombardei

- S Locarno, Ostufer des Lago Maggiore, N Mac-cagno, NW Orascio, 200 m; TK (CH): 1332 Brissago; km²: 699/101; 5.7.1995, leg. S. Jeßen, an C. Stark in Speyer (S.CH 1649).
- S Locarno, Ostufer des Lago Maggiore, SE Zenna, unterstes Valle Molinera, linke Talseite, Fels, 205 m; TK (CH) 25: 1332 Brissago; km²: 701/106; 16.8.1998, leg. S. Jeßen (SJ-3018).

Ligurien

- N La Spezia, W Piana Battolla, Seitenschlucht, 100 m; TK (I) 25: 95 I S. O. Beverino; 13.8.1992, leg. S. Jeßen (SJ-2232), D. Marchetti & J. Müller.

Toskana

- Alpi Apuane, NE Massa, SW Gronda, SW des Weilers Redicesi, ca. 270 m; TK (I) 25: 96 III S. E. Massa; 1998, leg. L. Schmitt (LS-200) & L. Dreher.

Österreich

Land Salzburg

- 65 Mondsee/SW. SW Salzkammergut, E Stadt Salzburg, S Mondsee, SW Au, E einer Schotter-grube, 560–570 m; 8246/2; 25.8.2001, leg. G. Zenner (25.08.2001 Dr 13).

Vorarlberg

- 141 Feldkirch/SE. Montafon SW Vandans, Rellstal, Schattenwald E Gehöft Rellstal, ca. 1240 m; 8924/2; 14.9.2006, leg. J. Freigang (JFA328).
- 169 Gaschurn/NE, Montafon, Verwall-Gruppe, NE Gaschurn, E Winkel, Tal des Valschavielbaches, W Alm Gibbau, 1480 m; 9026/1; 3.10.2007, leg. J. Freigang (JFA0364), 20 gr. Stöcke; 18.8.2009, leg. J. Freigang (JFA456), conf. G. Zenner (18.08.2009 Dr 24) & K. Trewren.

Steiermark

- 207 Amfels/NE. Windische Bühel, SW Gamlitz, N Karner Berg, Kranach, Ufer Gamlitzbach, ca. 360 m; 9358/2; 28.10.1995, leg. L. Schmitt (LS-184), conf. G. Zenner (GZ-253A); an der gleichen Stelle, 12.7.1999, leg. G. Zenner (12.07.1999 Dr 9) & H. Melzer.
- Weitere Funde: SE Karner Berg, Fötschach, SW Tirsch, 370 m; 9358/2; 2.7.1999, leg. G. Zenner (12.07.1999 Dr 8) & H. Melzer.

Dank

Wir danken H. Rasbach & Dr. K. Rasbach (Glottertal) und Prof. M. Gibby (Edinburgh) für cytologische Untersuchungen, F. Großhans (Kirn) für das Anfertigen der lateinischen Beschreibung und Prof. H. W. Bennert (Bochum) für die Durchsicht und Ergänzungen der lateinischen Beschreibung. A. Eschelmüller (Sulzberg) danken wir für den jahrelangen fachlichen Austausch und für Herbar- und Lebendmaterial. Wir bedanken uns bei den Professoren P. Uotila, C.-J. Widén und I. Laakso (Helsinki) für das Überlassen von Reinstoffproben von Phlorogluciden sowie bei C. R. Fraser-Jenkins (Kathmandu) für die Vermittlung der Probenabgabe. Bei den Professoren P. Müller †, T. Schmitt und M. Veith bedankt sich W. Bujnoch für die Möglichkeit, am Biogeographischen Institut der Universität Trier arbeiten zu können. K. Schaubel (Imbsbach) und K. Bug (Speyer) danken wir für die Hilfe bei der Kartierungsarbeit. Ein besonderer Dank geht an J. Freigang (Bergatreute) für die sehr konstruktive fachliche Diskussion, die Mitteilung zahlreicher *D.-lacunosa*-Fundstellen und die Überlassung von Belegen. Für die Übersetzung

der Zusammenfassung sei Dipl.-Biol. K. Witzemberger (Trier) gedankt. Dr. J. C. Vogel (London) danken wir für die Vermittlung einer cytologischen Untersuchung einer Probe durch Prof. M. Gibby. C. Stark und S. Jeßen danken Prof. T. Reichstein († 1996) und seinen Enkeln Dr. B. Straumann, Dr. T. Straumann und P. Straumann für die Unterkunft und Forschungsmöglichkeit im Garten ihres Großvaters in Agarone (Tessin). Der Baseler Chemiker Prof. T. Reichstein, einer der besten Farnkenner seiner Zeit, hatte hier eine umfangreiche Sammlung lebender Farne aufgebaut. Den Redakteuren der Zeitschrift „Kochia“, Dr. R. Hand und Dr. T. Gregor, danken wir für die gedeihliche Zusammenarbeit sowie den Sachverständigen Dr. K. B. Buttler und Prof. H. E. Weber für die zahlreichen Korrekturvorschläge.

7. Literatur

- BÄR, A. & ESCHELMÜLLER, A. 2006: Farnstudien: Der tetraploide Bastard *Dryopteris filix-mas* × *Dryopteris affinis* subsp. *affinis* (*Dryopteris* × *complexa* FRASER-JENKINS 1987). – Ber. Bayer. Bot. Ges. 76: 53–84.
- & — 2007: Aktuelle Taxonomie und Übersicht unserer Funde von *Dryopteris affinis* (LOWE) FRASER-JENKINS und von Bastarden mit *Dryopteris filix-mas*. – Mitt. Naturwiss. Arbeitskr. Kempten (Allgäu) 42: 21–35.
- BUJNOCH, W. 1998: Zur dünn-schichtchromatographischen Abgrenzung von *Dryopteris affinis* subsp. *borreri* (NEWMAN) FRASER-JENKINS (*Pteridophyta*) von anderen Unterarten in unserem Gebiet. – *Dendrocopos* 25: 283–292.
- & ESCHELMÜLLER, A. 1999: Dünn-schichtchromatographische Untersuchungen an Stichproben von *Dryopteris affinis* (LOWE) FRASER-JENKINS (*Pteridophyta*) aus dem süd-deutschen Raum und dem angrenzenden Gebiet von Österreich. – Mitt. Naturwiss. Arbeitskr. Kempten (Allgäu) 36: 69–76.
- DOSTÁL, J., REICHSTEIN, T. & FRASER-JENKINS, C. R. 1984: *Dryopteris*. – p. 136–169. In: KRAMER, U. (ed.), *Hegi, Illustrierte Flora von Mitteleuropa*, 1(1), ed. 3. – Berlin & Hamburg: Paul Parey.
- DÖPP, W. 1932: Weitere Untersuchungen an apogamen Farnen. I. *Aspidium filix-mas* Sw. var. *crist. hort.* – Ber. Deutsch. Bot. Ges. 51: 341–347.
- 1939: Cytologische und genetische Untersuchungen innerhalb der Gattung *Dryopteris*. – *Planta* 39: 481–533.
- 1967: Apomixis bei Archegoniaten. – p. 531–550. In: RUHLAND, E. O. W. (ed.), *Handbuch der Pflanzenphysiologie* 18. – Berlin & al.: Springer.
- ESCHELMÜLLER, A. 1996: Verbreitung des *Dryopteris affinis* Komplexes im bayerischen Alpen- und Voralpenraum. – Ber. Bayer. Bot. Ges. 66/67: 195–207.
- & ESCHELMÜLLER, H. 2001: *Dryopteris affinis* subsp. *pseudodisjuncta* – eine Farnsippe, die mehr Beachtung verdient. – Mitt. Naturwiss. Arbeitskr. Kempten (Allgäu) 38: 3–16.
- EUW, J. VON, LOUNESMAA, M., REICHSTEIN, T. & WIDÉN, C.-J. 1980: Chemotaxonomy in *Dryopteris* and Related Fern Genera. – *Stud. Geobot.* 1: 275–311.
- FRASER-JENKINS, C. R. 1980: *Dryopteris affinis*: a new treatment for a complex species in the European Pteridophyte flora. – *Willdenowia* 10: 107–115.
- 2007: The species and subspecies in the *Dryopteris affinis* Group. – *Fern Gaz.* 18: 1–26.
- FREIGANG, J. & ZENNER, G. 2007: Die Verbreitung von *Dryopteris affinis* (LOWE) FRASER-JENKINS (*Pteridophyta*, *Dryopteridaceae*) im baden-württembergischen Alpenvorland mit einer Anleitung zur Bestimmung ihrer hier aufgefundenen Sippen. – Ber. Bot. Arbeitsgem. Südwestdeutschland 4: 37–64.
- GASTONY, G. J. & WINDHAM, M. D. 1989: Species concept in pteridophytes: The treatment and definition of agamosporous species. – *Amer. Fern J.* 79: 65–77.
- GREGOR, T. & MATZKE-HAJEK, G. 2002: Apomikten in roten Listen: Kann der Naturschutz einen Großteil der Pflanzenarten übergehen? – *Natur Landschaft* 77: 64–71.
- HVARLEVA, T., KAPARI-ISAIA, T., PAPAYIANNIS, L., ATANOSSOV, A., HADJINICOLI, A. & KYRIAKOU, A. 2008: Characterization of *Citrus* cultivars and clones in Cyprus through microsaellite and RAPD analysis. – *Biotechnol. & Biotechnol. Eq.* 22: 787–794.
- JESSEN, S. 1985: A reappraisal of *Dryopteris affinis* subsp. *borreri* var. *robusta* and new records of *D. affinis* subspecies in eastern Europe. – *Fern Gaz.* 13: 1–6.
- 1991: Neue Angaben zur Pteridophytenflora Osteuropas. – *Farnblätter* 23: 14–47.

- 2005: *Pteridophyta* – Gefäß-Sporenpflanzen. – S. 112–137. In: JÄGER, E. J. & WERNER, K. (ed.), Rothmaler, Exkursionsflora von Deutschland. 4, ed. 10. – München: Elsevier
- 2009: Seltene und kritische Farne (*Polypodiopsida*) im Böhmisches-Sächsischen Elbsandsteingebirge – aktuelle Verbreitung und notwendige Artenschutzmaßnahmen. – Ber. Arbeitsgem. Sächs. Bot. 20: 61–147.
- KRAMER, K. U., SCHNELLER, J. J. & WOLLENWEBER, E. 1995: Farne und Farnverwandte. – Stuttgart & New York: Thieme.
- KRIPPEL, Y., BUJNOCH, W. & ZENNER, G. 2009: Nachweis diploider und triploider Sippen aus dem *Dryopteris affinis* Aggregat und einer Hybride mit *Dryopteris filix-mas* (*Dryopteridaceae*, *Pteridophyta*) im Gebiet der Obersauer (Luxemburg). – Bull. Soc. Naturalistes Luxemb. 110: 43–52.
- MANTON, I. 1950: Problems of Cytology and Evolution in the *Pteridophyta*. – Cambridge: Cambridge University
- REICH, E. & SCHIBLI, A. 2007: High-Performance Thin-Layer Chromatography for the Analysis of Medical Plants. – New York & Stuttgart: Thieme
- SCHNELLER, J. J. 1975: Untersuchungen an einheimischen Farnen, insbesondere der *Dryopteris filix-mas*-Gruppe, 2. Teil. Cytologische Untersuchungen. – Ber. Schweiz. Bot. Ges. 85: 1–17.
- TORAL-IBANEZ, M., CARU, M., HERRERA, M., GONZALES, L., MARTIN, L. M., MIRANDA, J. & NAVARRO-CERILLO, R. M. 2009: Clones identification of *Sequoia sempervirens* (D. DON) ENDL. in Chile by using PCR-RAPDs technique. – J. Zhejiang Univ., Sci. B. 10: 112–119.
- WIDÉN, C.-J., FRASER-JENKINS, C. R., REICHSTEIN, T., GIBBY, M. & SARVELA, J. 1996: Phloroglucinol derivatives in *Dryopteris* sect. *Fibrillosae* and related taxa (*Pteridophyta*, *Dryopteridaceae*). – Ann. Bot. Fenn. 33: 69–100.