Zeitschrift: Farnblätter : Organ der Schweizerischen Vereinigung der Farnfreunde

Herausgeber: Schweizerische Vereinigung der Farnfreunde

Band: - (1995)

Heft: 26-27

Artikel: Morphologische Untersuchungen innerhalb der Dryopteris carthusiana-Gruppe

Autor: Seifert, Manuela / Holderegger, Rolf

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-1002136

Nutzungsbedingungen

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

Conditions d'utilisation

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

Terms of use

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

Download PDF: 14.07.2025

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

Farnblätter 26/27: 58 - 77 *(1995)*

Morphologische Untersuchungen innerhalb der Dryopteris carthusiana - Gruppe

Manuela Seifert

Instituto de la Dehesa, c/ Gabriel y Galán 17,
E - 10694 Torrejón el Rubio (Cáceres), Spanien

Rolf Holderegger

Institut für Systematische Botanik der Universität Zürich
Zollikerstr. 107, CH - 8008 Zürich

In Erinnerung an unseren Lehrer Prof. Dr. K.U. KRAMER.

Zusammenfassung

Zur Bestimmung von *Dryopteris carthusiana*, *D. dilatata* und *D. expansa* wichtige Merkmale wurden einer kritischen Prüfung unterzogen. Untersuchungen von metrischen Blattmerkmalen, der Dromieverhältnisse, des Ausmasses der Bedrüsung, der Stomatalänge, der Sporengrösse, sowie der Sporenoberfläche wurden durchgeführt. Die Bedeutung der einzelnen Merkmale für die Artbestimmung wird diskutiert. Nur die Kombination mehrerer Merkmale erlaubt die sichere Bestimmung von *D. expansa*.

Abstract

Important characteristics for the identification of *Dryopteris carthusiana*, *D. dilatata* and *D. expansa* were examined in a critical investigation. The evaluation of metrical characters (leaf measures, stomata length, spore length) and of qualitative characters (amount of different types of dromy, density of glands, sculpture of the spores) were carried out. The importance of these different characters for the identification of the species is discussed. A reliable identification of *D. expansa* is only possible if a combination of different characters is used.

Einleitung

In den Wäldern Mitteleuropas sind die beiden Wurmfarnarten *Dryopteris carthusiana* und *D. dilatata* weitverbreitet und häufig (JESSEN 1983; KRAMER 1984). Vermutlich wurde ihre lokale Verbreitung und Häufigkeit durch die Anbaumethoden der Forstwirtschaft (Fichtenforste!) zusätzlich vergrössert bzw. erhöht (LANDOLT 1992; HOLDEREGGER 1994). Beide Arten wachsen oft gemeinsam am gleichen Standort. Von den höheren Lagen der Mittelgebirge an und bis in die subalpine Stufe der Gebirge hinein tritt nicht selten eine vom Habitus her recht ähnliche Farnart hinzu, *D. expansa* (KRAMER 1984). Besonders die Unterscheidung von *D. dilatata* und *D. expansa* kann erhebliche Schwierigkeiten bereiten. Ziel der vorliegenden Arbeit ist es deshalb, einige der häufig zur Artunterscheidung gebrauchten Merkmale kritisch zu betrachten.

Die *Dryopteris carthusiana*-Gruppe wurde erstmals von MANTON (1950; dort als "*D. spinulosa* complex") erfasst. FRASER-JENKINS (1986) stellt die *D. carthusiana*-Gruppe in die Sektion *Lophodium*, zu der in Mitteleuropa vier Arten gezählt werden. Es sind dies *D. cristata* (L.) A. GRAY, *D. carthusiana* (VILL.) H.P. FUCHS, *D. dilatata* (HOFFM.) A. GRAY em. S. WALKER und *D. expansa* (C. PRESL) FRASER-JENKINS et JERMY (BENL & ESCHELMÜLLER 1983; KRAMER 1984). Auf die morphologisch gut abtrennbare, tetraploide Art *D. cristata* (2n = 164) wird in der vorliegenden Arbeit nicht näher eingegangen. *Dryopteris expansa* wurde erst von WALKER (1955, 1967) als eigenständige Art erkannt. Mit Hilfe morphologischer (z.B. CRANE 1955; GÄTZI 1966; PIEKOŚ 1975; PIEKOŚ-MIRKOWA 1979; VIANE 1986), cytologischer (z.B. WALKER 1955, 1967; DÖPP & GÄTZI 1964; GIBBY & WALKER 1977; GIBBY et al. 1977), chemotaxonomischer (Phloroglucin-Chromatographie) (z.B. WIDÉN & BRITTON 1971; WIDÉN et al. 1976), sowie enzymelektrophoretischer Methoden (z.B. WERTH 1989, 1991; SOLTIS & SOLTIS 1987) gelang schliesslich die genauere Abklärung der Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der *D. carthusiana*-Gruppe. Die allotetraploide Art (Polyploidie, die aus einer Artkreuzung resultiert; Kramer et al. 1995) *D. dilatata* (2n = 164) ist hybridogenen Ursprungs und besitzt als Elternarten einerseits die nordamerikanische, diploide Art *D. intermedia* (2n = 82) und andererseits die ebenfalls diploide Art *D. expansa* (2n = 82). *Dryopteris carthusiana*, ebenfalls allotetraploiden Ursprungs mit 2n = 164 Chromosomen, wird hingegen als Abkömmling der oben erwähnten *D. intermedia* und einer diploiden, noch unbekannten (ev. auch ausgestorbenen) Art mit dem hypothetischen

Namen "*D. semicristata*" betrachtet (GIBBY & WALKER 1977; JESSEN 1983; KRAMER 1984) (Abb. 1). Zwischen den in dieser Arbeit untersuchten drei *Dryopteris*-Arten kommen in Mitteleuropa alle drei möglichen, tri- und tetraploiden Hybriden vor (KRAMER 1984).

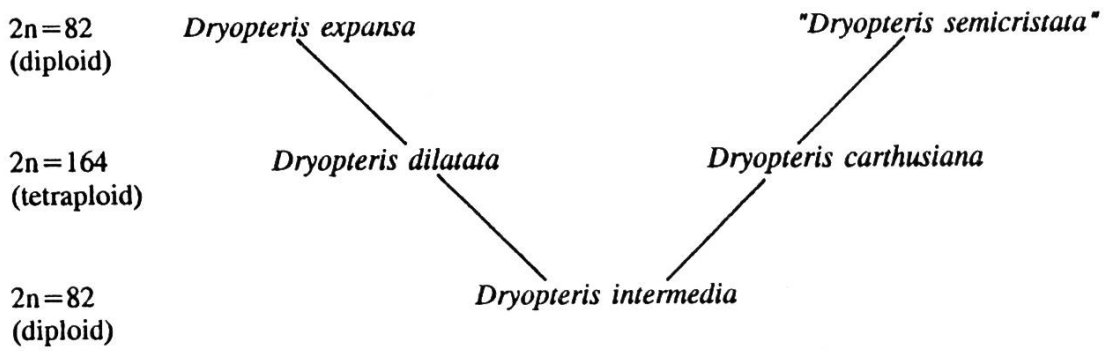


Abb. 1: Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der *Dryopteris carthusiana*-Gruppe in Mitteleuropa (nach JESSEN 1983).

In Tab. 1 sind die heute zur Unterscheidung von *D. carthusiana*, *D. dilatata* und *D. expansa* wichtigen und gebräuchlichen Merkmale (GÄTZI 1966; BENL & ESCHELMÜLLER 1983; JESSEN 1983; KRAMER 1984; VIANE 1985; HEITZ 1990; TRYON & LUGARDON 1991; SEIFERT 1992; TUTIN et al. 1993) zusammengestellt. Abb. 2 zeigt *D. carthusiana* am natürlichen Standort in einem lichten Erlenbruchwald (RASBACH et al. 1968). In Abb. 3 ist eine typische Blattsilhouette von *D. expansa* dargestellt.

Folgende Merkmale wurden in der vorliegenden Arbeit kritisch überprüft: Metrische Merkmale des Blattes, Dromie, Bedrüsung, Stomatalänge, Sporengrösse und Sporenskulptur.

Material und Methoden

Die morphologischen Untersuchungen wurden an nachbestimmten Belegen aus dem Herbarium des Instituts für Systematische Botanik der Universität Zürich (Z) vorgenommen. Da es sich um Herbarbelege handelt, muss bedacht werden, dass Daten, die phänotypisch stark varieren wie etwa Blattlänge oder Fiederlängen, dadurch in keiner Art und Weise die tatsächlich vorhandene phänotypische Variabilität der drei Arten *Dryopteris carthusiana*, *D. dilatata* und *D. expansa* darzustellen vermögen, da für Herbarbelege in der Regel typische, nicht zu kleine, aber auch nicht zu grosse Exemplare gewählt werden. Dieses Phänomen

muss bei allen morphologischen Arbeiten an Herbarmaterial berücksichtigt werden. Sporenmessungen wurden an Material, das am natürlichen Standort in der Schweiz gesammelt wurde, durchgeführt (Kappel, Sihlwald, Knonau, alle Kt. Zürich; Frauental, Buschenchappeli, Steinhausen, Oberwil, alle Kt. Zug).

Blattmerkmale wurden an trockenen Herbarbelegen (Blattlänge mindestens 20 cm) vermessen. Folgende Merkmale wurden untersucht: Länge der Blattspreite (Merkmal A), Länge der untersten Primärfieder (Merkmal B), Länge der ersten, untersten, basiskopen (gegen die Blattstielbasis gerichteten) Sekundärfieder (Merkmal C) und Länge der ersten, untersten, akroskopen (gegen die Blattspitze gerichteten) Sekundärfieder (Merkmal D), alle in [cm]. Berechnet wurden anschliessend folgende Verhältnisse A/B, C/B und C/D. Das Dromieverhalten betreffend der Fiederung der Blätter wurde gemäss KRAMER (1987) bestimmt. Hier wird der Begriff vor allem auf die Stellung der ersten Sekundärfieder an der untersten Primärfieder bezogen. Befindet sich diese Sekundärfieder auf der oberen, in Richtung Blattspitze gelegenen Seite der Primärfieder, spricht man von Anadromie, im umgekehrten Fall von Katadromie. Stehen sich die zwei Sekundärfiedern mehr oder weniger gegenüber (Abstand weniger als 2 mm), findet der Begriff Isodromie Verwendung. Im Falle der Heterodromie treten innerhalb eines Blattes verschiedene Dromieformen auf. Untersucht wurde das Dromieverhalten der untersten, zweituntersten und viertuntersten Fieder betreffend Ana-, Kata- und Isodromie. Die Bedrüsung wurde unter der Binokularlupe beobachtet und in drei, ordinale Kategorien (drüsenlos, schwach drüsig, dicht drüsig) eingeteilt. Die Bestimmung der Stomatalänge erfolgte an Herbarmaterial, welches für 2-3 Minuten aufgekocht wurde. Bei 400-facher Vergrösserung wurden 10 Stomata pro Individuum mikroskopisch vermessen. Mit einem Messokular bei 400-facher Vergrösserung wurden 10 Sporen pro Pflanze in Wasser gemessen. Exo- und Perispor wurden einzeln behandelt, die Sporenlänge wurde also mit und ohne Perispor vermessen (im folgenden als Exo- und Perisporlänge bezeichnet). Ein Vorversuch zu den Sporenmessungen sollte zeigen, ob sich Veränderungen der Sporengrössen bei längerem Aufenthalt im Untersuchungsmedium Wasser einstellen. Bei 20 Sporen jeder Art wurden zu verschiedenen Zeitpunkten (nach 2 Minuten, 60 Minuten und nach 24 Stunden) die Längen von Exo- und Perispor gemessen. Dabei wurden bei allen drei Arten höchstens Veränderungen bis zu 3 μm festgestellt. Dies wurde als vernachlässigbar klein betrachtet.

Tab. 1:

Wichtige morphologische Merkmale zur Unterscheidung von *Dryopteris carthusiana*, *D. dilatata* und *D. expansa* (nach Angaben aus der Literatur).

Merkmal	*D. carthusiana*	*D. dilatata*	*D. expansa*
Rhizom	liegend bis aufrecht, meist waagrecht kriechend, 2-3 cm dick, kaum spreuschuppig	aufsteigend bis aufrecht oder schräg gestellt, 3-8 cm dick, dicht spreuschuppig	wie *D. dilatata*
Blattlänge	20-60 (-80) cm	30-100 (-160) cm	wie *D. dilatata*
Blattform	länglich bis eiförmig-lanzettlich, grob gefiedert	breit dreieckig, selten leicht eiförmig, grob gefiedert	eiförmig-dreieckig, nur selten breit dreieckig, fein gefiedert
Farbe und Struktur des Blattes	hell oder gelbgrün, derb	dunkelgrün, derb, dick	hellgrün, dünn
Winterhärte	oft winterhart	wie *D. carthusiana*	nicht winterhart
Beschuppung des Blattstieles	spärlich	dicht	wie *D. dilatata*
Spreuschuppen	5-8 mm lang, breit oval, stumpf oder kurz zugespitzt, hellbraun	16-20 mm lang, eiförmig-lanzettlich, hellbraun mit dunklem Mittelstreifen	wie *D. dilatata*
Blattstiellänge	so lang wie die Spreite	⅓ bis ½ so lang wie die Spreite	wie *D. carthusiana*

Drüsen auf Blattunterseite und Blattsiel	fehlend oder nur vereinzelt	deutlich und zahlreich vorhanden	wie *D. dilatata*
Wuchsform	aufrecht, mit gestreckter oder nur leicht überhängender Blattspitze (Abb. 2)	schlaff, mit weicher Blattspitze und weichen Fiederspitzen, bogig überhängend, breit ausladend	wie *D. dilatata*
Drüsen am Indusiumrand	fehlend	zahlreich	weniger zahlreich
Längenverhältnis der ersten, untersten, basiskopen Sekundärfieder zur untersten Primärfieder	unter 1:2	wie *D. carthusiana*	über 1:2 (Abb. 3)
Längenverhältnis der ersten, untersten, basiskopen Sekundärfieder zur ersten, untersten, akroskopen Sekundärfieder	unter 2:1	wie *D. carthusiana*	über 2:1
Chromosomenzahl	2n = 164	wie *D. carthusiana*	2n = 82
Sporen	dunkelbraun, mit deutlichen Perisporleisten, dicht stumpfwarzig, netzartige Oberfläche	wie *D. carthusiana*	hellbraun, mit weniger stark hervortretenden Perisporleisten, zerstreut spitzwarzig

Abb. 2:

Dryopteris carthusiana im lichten Erlenbruchwald Foto: K. RASBACH.

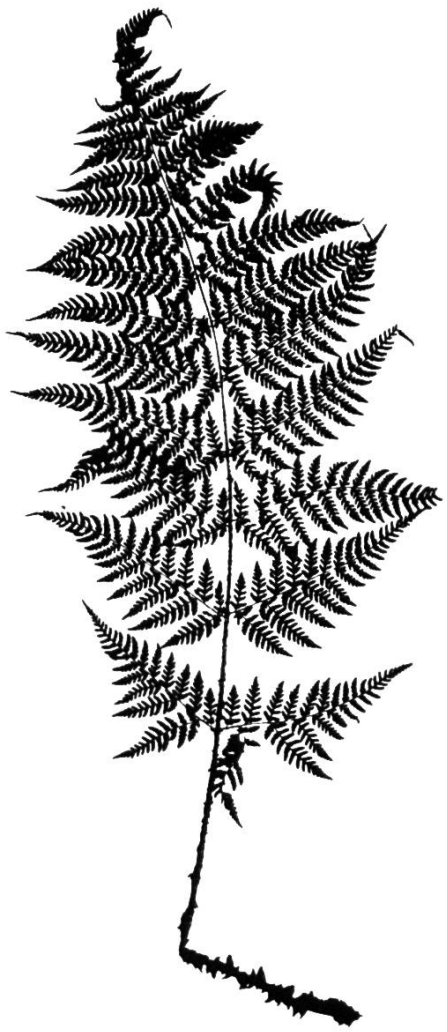


Abb. 3:

Blattsilhouette von *Dryopteris expansa*. Man beachte die Länge der ersten, untersten, basiskopen Sekundärfieder im Vergleich zur Länge der untersten Primärfieder.

Bei allen metrischen Merkmalen werden der Mittelwert ($\bar{x}$), die Standardabweichung (s), der minimale und der maximale Wert (Min-Max) und die Anzahl untersuchter Pflanzen angegeben (N). Da die vorliegenden Daten von der Datenstruktur, als auch vom Stichprobenumfang her keine formal statistische Auswertung zuliessen, wird als einziges Mass der innerartlichen Variabilität im folgenden der Variabilitätskoeffizient V ($V = s / \bar{x} \cdot 100$) angegeben (LOZÁN 1992). Ordinale Daten werden in Prozentenwerten dargestellt.

Resultate

Blattmerkmale. Sowohl bei der Länge der Blattspreite als auch bei der Länge der untersten Primärfieder verhalten sich *Dryopteris dilatata* und *D. expansa* zueinander ähnlicher als gegenüber *D. carthusiana* (Tab. 2). Bei den beiden erstgenannten Arten sind beide Merkmale im Durchschnitt jeweils etwas länger (29.4 cm und 32.2 cm, bzw. 10.1 cm und 10.1 cm) als bei der letztgenannten (27.9 cm, bzw. 8.4 cm). Breite Überlappungsbereiche sind allerdings zwischen allen drei Arten erkennbar (Min-Max und s in Tab. 2). Bei der Länge der ersten, untersten, basiskopen Fieder, als auch bei der Länge der ersten, untersten, akroskopen Fieder zeigt *D. expansa* keineswegs grundsätzlich andere Werte als *D. carthusiana* und *D. dilatata* (Tab. 2). Bei diesen absoluten Grössen untersuchter Merkmale müsste eine grössenspezifische statistische Auswertung erfolgen, welche jedoch mit dem vorliegenden Datensatz nicht möglich ist. Erstaunlicherweise zeigen die vier oben erwähnten Merkmale ungefähr die gleiche innerartliche Variabilität (Variabilitätskoeffizienten um V = 30.0) ! Dies kann durchaus als Indiz dafür gelten, dass obige Aussagen tendenzmässig berechtigt sind.

Von grösserem Interesse sind paarweise Verhältnisse gewisser Blattmerkmale. Das Verhältnis A/B ist ein grobes Mass für die Umrissform des Blattes. Hier zeigt *D. dilatata* das durchschnittlich kleinste Verhältnis (2.91 in Tab. 2). Dies kann mit eher dreieckig, breiten Blättern in Zusammenhang gebracht werden. Diese Aussage gilt aber wiederum nur tendenzmässig und gilt keineswegs immer, wie dies die Standardabweichungen in Tab. 2 deutlich belegen. *Dryopteris expansa* verhält sich hier eher wie *D. carthusiana* (Tab. 2). Bei den Verhältnissen C/B und C/D weist *D. expansa* jeweils die grössten Werte (0.44, bzw. 2.04) auf, wie dies auch gemäss den Angaben in Tab. 1 zu erwarten ist. Standardabweichungen, Minima und Maxima, als auch die Variabilitätskoeffizienten (Tab. 2) zeigen aber klar, dass hier grosse Überschneidungsbereiche von *D. expansa* zu *D. carthusiana*, vor allem aber zu *D. dilatata* vorhanden sind. Beim Verhältnis C/B kommen *D. expansa*-Exemplare vor, deren Wert selbst unter dem Mittelwert von *D. dilatata* und *D. carthusiana* liegt ! Streudiagramme paarweiser Blattmerkmale ergeben dieselben Ergebnisse wie sie oben dargestellt sind und werden deshalb der Kürze wegen nicht abgebildet.

Dromie. Tab. 3 zeigt, dass die unterste Primärfieder bei allen drei Arten vor allem Anadromie aufweist, allerdings bei *D. carthusiana* im geringstem Masse (82%, gegenüber 96% und 96%). Gegen die

Blattspitze hin findet jedoch ein deutlicher Wechsel von Anadromie zu Kata- und Isodromie statt (Tab. 3). Alle drei Arten verhalten sich somit ähnlich und zeigen deutliche Heterodromie.

Bedrüsung. Aus Tab. 4 ist ersichtlich, dass *D. carthusiana* meist drüsenlose (79 %) oder höchstens schwach drüsige (21 %), nie aber dicht drüsige Blätter besitzt. Hingegen sind *D. dilatata* und *D. expansa* meistens wenigstens schwach bedrüst (69 % und 71 %). Dicht bedrüste Pflanzen sind bei diesen beiden Arten keineswegs besonders häufig (25 % und 18 %) und es kommen durchaus auch drüsenlose Individuen, wenn auch in geringer Prozentzahl, vor (Tab. 4).

Stomata. Die Grösse der Stomata bewegt sich bei allen drei untersuchten Arten in der gleichen Grössenordnung (Tab. 2). Dies ist gerade dann besonders auffällig, wenn man die Standardabweichungen mitberücksichtigt. Erstaunlich sind die geringen Variabilitätskoeffizienten ($V < 15\%$) bei diesem Merkmal. Die Stomatatlänge schwankt also nur in einem geringen Bereich. Auffällig ist, dass bei allen statistischen Angaben zu den Stomata (Tab. 2) die diploide Art *D. expansa* jeweils die kleinsten Werte aufweist.

Sporen. Die Dryopteridaceae sind durch monolete Sporen charakterisiert (TRYON & LUGARDON 1991), wobei sich die Gattung *Dryopteris* normalerweise durch wulstartige Leisten auszeichnet. Dies zeigt Abb. 4 sehr schön. Dabei ist deutlich ersichtlich, dass *D. expansa* weniger ausgeprägte Leisten besitzt (Abb. 4). Die Sporen sind mehr oder weniger dicht von stachelartigen Höckern bedeckt. Auch bei diesem Merkmal sind die Stacheln von *D. expansa* etwas weniger extrem ausgebildet und etwas weniger dicht über das Perispor verteilt. Das Perispor von *D. carthusiana* und *D. dilatata* ist dick und dunkelbraun gefärbt, jenes von *D. expansa* hingegen hellbraun-lohfarben und dünn. Tab. 2 zeigt, dass sowohl bei der Exospor- als auch bei der Perisporlänge keine bedeutenden Unterschiede zwischen den drei untersuchten Arten auftreten, dies umsomehr, wenn man die minimalen und maximalen Werte berücksichtigt. Vergegenwärtigt man sich die Tatsache, dass es sich um Unterschiede von wenigen μm handelt, kann wohl kaum mehr von Unterschieden gesprochen werden ! Seltsamerweise zeigt die diploide Art *D. expansa* den höchsten Perispor-Mittelwert (54.2 μm, gegenüber 48.1 μm bzw. 50.9 μm). Die Sporen der drei untersuchten Arten haben in der Regel Perisporlängen von rund 50 μm (Tab. 2).

Tab. 2:

Metrische Daten der Blatt-, Stomata- und Sporenmerkmale bei *Dryopteris carthusiana*, *D. dilatata* und *D. expansa*. $\bar{x}$: Mittelwert; Min-Max: Minimum bis Maximum; s: Standardabweichung; V: Variabilitätskoeffizient; N: Stichprobengrösse.

Merkmal	Art	$\bar{x}$	Min-Max	s	V	N
Länge der Blattspreite in [cm] (A)	*D. carthusiana*	27.9	14.7-46.3	8.7	31.2	40
	D. dilatata	29.4	10.3-56.4	10.3	35.0	37
	D. expansa	32.2	9.7-54.0	10.8	33.5	28
Länge der untersten Primärfieder in [cm] (B)	*D. carthusiana*	8.4	5.5-18.9	2.5	29.8	40
	D. dilatata	10.1	4.8-16.4	2.6	25.7	37
	D. expansa	10.1	3.4-18.4	3.2	31.7	28
Länge der ersten, untersten, basiskopen Primärfieder in [cm] (C)	*D. carthusiana*	3.4	1.8-6.4	0.9	26.5	40
	D. dilatata	4.0	2.2-7.6	1.2	30.0	37
	D. expansa	4.4	1.6-8.1	1.6	36.4	28
Länge der ersten. untersten, akroskopen Primärfieder in [cm] (D)	*D. carthusiana*	2.1	1.2-3.5	0.6	28.6	40
	D. dilatata	2.4	1.0-4.4	0.8	33.3	37
	D. expansa	2.2	0.8-4.1	0.6	27.3	28
A/B	*D. carthusiana*	3.36	2.04-5.18	0.82	24.4	40
	D. dilatata	2.91	1.63-5.13	0.67	23.0	37
	D. expansa	3.28	2.21-6.14	0.94	28.7	28
C/B	*D. carthusiana*	0.41	0.20-0.56	0.07	17.1	40
	D. dilatata	0.40	0.24-0.49	0.06	15.0	37
	D. expansa	0.44	0.32-0.55	0.06	13.6	28

C/D	*D. carthusiana*	1.63	1.06-2.25	0.28	17.2	40
	D. dilatata	1.79	0.73-3.36	0.47	26.3	37
	D. expansa	2.04	1.25-3.68	0.49	24.0	28
Länge der Stomata in [μm]	*D. carthusiana*	54.2	35.2-70.4	6.1	11.3	196
	D. dilatata	48.5	35.2-67.2	6.3	13.0	186
	D. expansa	47.0	32.0-60.8	4.8	10.2	200
Exosporlänge in [μm]	*D. carthusiana*	39.1	30.0-54.0	3.4	8.7	380
	D. dilatata	40.6	23.0-54.0	3.9	9.6	480
	D. expansa	40.1	28.8-52.0	4.0	10.0	250
Perisporlänge in [μm]	*D. carthusiana*	48.1	38.0-58.0	4.2	8.7	109
	D. dilatata	50.9	38.0-64.0	4.9	9.6	220
	D. expansa	54.2	44.0-64.0	4.1	7.6	100

Tab. 4:

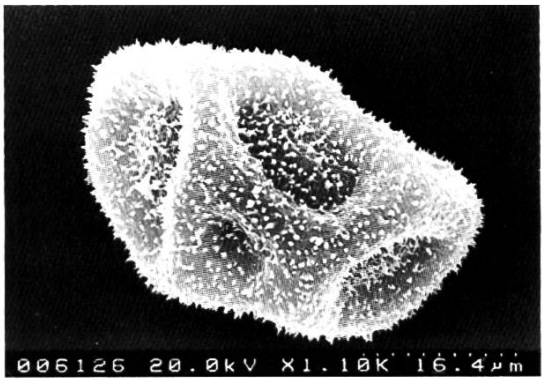
Bedrüsung bei *Dryopteris carthusiana*, *D. dialatata* und *D. expansa* in [%] der drei Klassen "drüsenlos", "schwach drüsig" und "dicht drüsig". N: Stichprobengrösse.

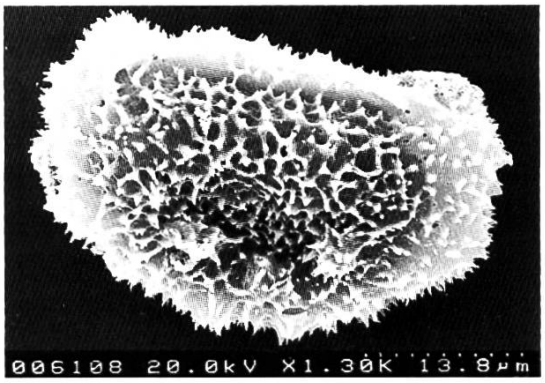
Merkmal	Art	drüsenlos	schwach drüsig	dicht drüsig	N
Bedrüsung	*D. carthusiana*	79%	21%	0%	19
	D. dilatata	6%	69%	25%	16
	D. expansa	12%	71%	18%	20

Tab. 3:

Dromieverhalten der untersten, zweituntersten und viertuntersten Primärfieder bei *Dryopteris carthusiana*, *D. dilatata* und *D. expansa* in [%]. N: Stichprobengrösse.

Merkmal	Art	unterste Fieder	zweitunterste Fieder	viertunterste Fieder	N
Anadromie	*D. carthusiana*	82%	16%	0%	50
	D. dilatata	96%	28%	0%	50
	D. expansa	96%	38%	0%	50
Katadromie	*D. carthusiana*	2%	2%	8%	50
	D. dilatata	2%	8%	20%	50
	D. expansa	0%	6%	34%	50
Isodromie	*D. carthusiana*	16%	82%	92%	50
	D. dilatata	2%	64%	80%	50
	D. expansa	4%	56%	66%	50





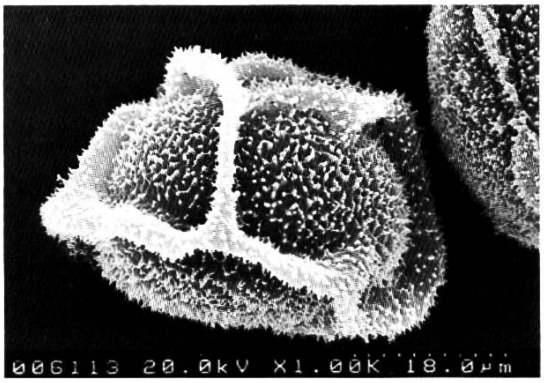


Abb. 4:

Rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen monoleter Sporen von *Dryopteris expansa* (oben), *D. carthusiana* (Mitte) und *D. dilatata* (unten). Vergrösserung und Massstab sind jeweils am unteren Bildrand angegeben.

Diskussion

Die Daten der vorliegenden Arbeit zeigen, dass die metrischen Blattmerkmalen, vor allem aber auch die paarweisen Verhältnisse von zwei Blattmerkmalen tendenzmässig die in der Literatur gebrauchten Unterscheidungsmerkmale von *Dryopteris carthusiana*, *D. dilatata* und *D. expansa* (Tab. 1) zwar bestätigen können, jedoch als Einzelmerkmale kaum für die Artbestimmung benutzt werden sollten. *Dryopteris dilatata* zeigt etwa die breitesten Blättern (A/B), wie sich das ja für den breiten Wurmfarn auch gehört, *D. expansa* besitzt die verhältnismässig längsten ersten, untersten, basiskopen Sekundärfiedern. Aber selbst bei diesen beiden Merkmalen treten breite Überlappungs-bereiche auf. Es muss daher betont werden, dass morphologische Blattmerkmale nur in Kombination und auch dann keineswegs eindeutig für die Artbestimmung verwendet werden können. Insbesondere gilt dies für das so häufig verwendete Merkmal Längenverhältnis der ersten, untersten, basiskopen Sekundärfieder zur untersten Primärfieder (C/B) bei *D. expansa* über 1:2 (JESSEN 1983; BENL & ESCHELMÜLLER 1983; KRAMER 1984; HEITZ 1990). Dabei wird deutlich, dass die Abgrenzung von *D. dilatata* und *D. expansa* aufgrund äusserer Blattmerkmale besondere Schwierigkeiten ergibt. Alle diese Ergebnisse bestätigen die Arbeit von PIEKOŚ-MIRKOWA (1979). *Dryopteris carthusiana* kann ja in der Regel bereits durch die einfarbig hellbraunen Spreuschuppen deutlich von *D. dilatata* und *D. expansa* getrennt werden. Zusammenfassend lässt sich festhalten: Aus den an Blättern durchgeführten Messungen zeigt sich, dass die Arten aufgrund der in der in der Literatur verwendeten Kriterien nur schwer unterschieden werden können. Selbst das häufigste in der Literatur genannte Unterscheidungskriterium zwischen *D. dilatata* und *D. expansa*, das Verhältnis C/B, ist nur sehr bedingt verwendbar. Alle untersuchten Merkmale zeigen zudem eine beträchtliche Variabilität.

Heterodromie ist bei den Dryopteridaceae weit verbreitet (KRAMER & GREEN 1990), mit einem Wechsel von der Blattbasis zur Blattspitze von Anadromie zu Katadromie. Bei der Gattung *Dryopteris* soll nach KRAMER & GREEN (1990) allerdings Anadromie fehlen, was unter anderem eine Abtrennung der Gattung *Arachnoides* erlaubt. Diesem Befund widersprechen die Daten der vorliegenden Arbeit (Tab. 2). Im wesentlichen zeigen *D. carthusiana*, *D. dilatata* und *D. expansa* das selbe Dromieverhalten. Die untersten Primärfiedern sind bei allen drei Arten fast vollständig anadrom. Das Merkmal ist jedoch bereits auf der zweituntersten Primärfieder stark reduziert und auf der viertuntersten Fieder vollständig verschwunden. Von Abwesenheit der Anadromie kann

bei diesen drei, mehrfach gefiederten Arten zumindest in der basalen Blattregion sicher nicht gesprochen werden.

Nach KRAMER (1984) sollen *D. carthusiana*-Blätter nicht oder höchstens schwach bedrüst sein. Unsere Resultate bestätigen diese Aussage. Auch *D. dilatata* fanden wir meist nur schwach bedrüst. Dies im Gegensatz zu *D. dilatata* in Polen, wo PIEKOŚ-MIRKOWA (1979) vor allem stark bedrüste Pflanzen fand. Für *D. expansa* gelingt eine deutliche Abtrennung aufgrund der Bedrüsung nicht. VIANE (1985) erwähnt aber als Unterscheidungskriterium die Grösse der Drüsen. *Dryopteris expansa* lässt sich offenbar durch ihre kleineren Drüsen von *D. carthusiana* und *D. dilatata* abtrennen. Anhand verschiedener Charaktere von Blattemergenzen gelang es VIANE (1986) ausserdem einen Bestimmungsschlüssel für die Vertreter der *D. carthusiana*-Gruppe im weiteren Sinn aufzustellen.

Die diploide Art *Dryopteris expansa* besitzt den kleinsten Mittelwert der Stomatalängen (Tab. 2). Bei *D. dilatata* liegt in der vorliegenden Untersuchung der Mittelwert näher bei jenem von *D. expansa*. Bei PIEKOŚ-MIRKOWA (1979) und VIANE (1985) näher bei *D. carthusiana*. Aufgrund dieser grösseren Werte der beiden tetraploiden Arten, *D. carthusiana* und *D. dilatata*, gegenüber dem deutlich kleineren Wert der diploiden Art *D. expansa* konnten die beiden oben genannten Autoren die Hypothese stützen, dass Zellgrösse und Ploidiegrad korreliert sind, wie dies MANTON (1950) und BARRINGTON et al. (1986) diskutieren. Aufgrund der Daten der vorliegenden Arbeit ist dies nicht möglich. Frühere Arbeiten zum Zusammenhang von Ploidiegrad und Zellgrösse (Stomata oder Sporen) zeigten aber bei den Auswertungen Schwächen und beruhten oft eher auf Vermutungen als auf statistisch untermauerten Aussagen (BARRINGTON et al. 1986).

Für systematische und taxonomische Untersuchungen sind Sporen als morphologisches Merkmal von grosser Bedeutung. Die Sporenoberfläche und die Feinstruktur des Perispors ist im allgemeinen typisch für bestimmte Gattungen, zum Teil sogar für bestimmte Arten (TRYON & LUGARDON 1991). Eine lockere Anordnung kleiner Höcker kennzeichnet *D. expansa* (GÄTZI 1966). Im Gegensatz dazu besitzen *D. dilatata* und *D. expansa* grössere Höcker in dichter Anordnung, wodurch sich die Höcker an der Basis berühren (VIANE 1985). Die Spitzen der Höcker bei *D. dilatata* und *D. expansa* werden von CRANE (1955) als stumpf beschrieben, während PIEKOŚ (1975) diese als zugespitzt angeführt. Bei HEITZ (1990) sind die Sporen mit stumpfen Stacheln bei *D. dilatata* solchen mit spitzen Stacheln bei *D. expansa* gegenübergestellt und diese

Merkmale werden zur Unterscheidung verwendet. Unseres Erachtens sind die Sporenmerkmale, bis auf die Perisporfarbe (!), zwar tendenziell vorhanden, jedoch derart gering, dass sie nur mit geübtem Auge für Bestimmungszwecke zu verwenden sind ! *Dryopteris expansa* ist durch die hellbraune Farbe ihres Sporenpulvers eindeutig bestimmt. Bei den tetraploiden Arten *D. carthusiana* und *D. dilatata* sollten gemäss der Hypothese von BARRINGTON et al. (1986) die Sporen grösser sein als bei der diploiden Art *D. expansa*. Während die Exospormessungen keine Unterschiede zeigen (Tab. 2), besitzt beim Perispor gerade *D. expansa* die durchschnittlich grössten Längen, dies im Widerspruch zur obigen Hypothese! Zu ähnlichen Resultaten kamen WIDÉN et al. (1967) und PIEKOŚ-MIRKOWA (1979). Auch dort zeigte die diploide *D. expansa* eine Tendenz zu grösseren Perisporlängen als die beiden tetraploiden Arten.

Was lässt sich nun zusammenfassend über jene Merkmale aussagen, die für die Charakterisierung von *D. expansa* und deren Abgrenzung von *D. carthusiana* und vor allem *D. dilatata* wichtig sind ? Aus den in der vorliegenden Arbeit gegebenen Daten aber vor allem auch jenen von PIEKOŚ (1975), PIEKOŚ-MIRKOWA (1979) und VIANE (1985) geht hervor, dass viele Merkmale eine grosse Variabilität innerhalb der *D. carthusiana*-Gruppe aufweisen, die Arten also nicht durch Einzelmerkmale trennbar sind. Im Feld wird man meistens so auf *D. expansa* aufmerksam, dass man eine Pflanze findet, die scheinbar *D. dilatata* entspricht, aber durch ihre hellgrüne Farbe auffällt. Im Herbst welken die zarteren, nicht winterharten Blätter zudem früher als jene von *D. dilatata*. Blattmorphologische Merkmale können nun den Verdacht auf *D. expansa* erhärten. Es sind dies die Länge des Blattstiels, das Längenverhältnis der ersten, untersten, basiskopen Sekundärfieder zur untersten Primärfieder oder das Längenverhältnis der ersten, untersten basiskopen Sekundärfieder zur ersten, untersten, akroskopen Sekundärfieder. Eine sichere Bestimmung anhand dieser Merkmale erscheint uns aber letzlich nur bei typisch ausgeprägten Individuen möglich zu sein. Ein gutes Unterscheidungsmerkmal, dass auch einfach überprüft werden kann, ist die Farbe des Sporenpulvers. Hier fällt *D. expansa* durch lohfarbene Sporen auf. Letzte Gewissheit, aber meist nur dem Spezialisten möglich, bietet die Chromosomenzahlbestimmung. Die sichere Bestimmung von *D. expansa* bietet also erhebliche Schwierigkeiten und ist nur durch die Kombination mehrerer Merkmale möglich. Gerade das häufig zur Bestimmung verwendete Einzelmerkmal der Länge der ersten, untersten, basiskopen Fieder ist hierfür keineswegs besonders geeignet.

Danksagung

Wir danken Prof. Dr. K.U. KRAMER und Prof. Dr. J.J. SCHNELLER, die die Arbeit angeregt und begleitet haben. Prof. Dr. T. REICHSTEIN, Dr. M. BAUERT, Dr. R. BOLLI, Dr. F. GARTMANN, Dr. H. SOMMERLATTE, Dr. M.J. ZINK, Dr. H.J. ZOPFI, D. FISCHER und G. KAPPELER gaben wichtige Hinweise zu einzelnen Aspekten der Untersuchungen. Dr. K. RASBACH stellte grosszügigerweise eine Photographie von *Dryopteris carthusiana* zu Verfügung. A. ZUPPIGER und U. JAUCH halfen bei photographischen Belangen und am REM. Prof. Dr. J.J. SCHNELLER hat das Manuskript kritisch durchgelesen. Zuletzt möchten wir auch unseren Eltern ERIKA und ERNST-ULRICH SEIFERT, sowie RUTH und BASIL HOLDEREGGER herzlichen Dank aussprechen.

Literatur

BARRINGTON, D.S., PARIS, C.A. & RANKER, T.A. 1986. Systematic inferences from spore and stomata size in the ferns. - Amer. Fern J. 76: 149 - 159.

BENL, G. & ESCHELMÜLLER, A. 1983. Zum Vorkommen weniger bekannter *Dryopteris*-Sippen im bayerischen Alpen- und Voralpenraum. - Ber. Bayer. Bot. Ges. 54: 77 - 102.

CRANE, F.W. 1955. Comparative study of diploid and tetraploid spores of *Dryopteris dilatata* from Britain and Europe. - Watsonia 3: 168 - 169.

DÖPP, W. & GÄTZI, W. 1964. Der Bastard zwischen diploider und tetraploider *Dryopteris dilatata*. - Ber. Schweiz. Bot. Ges. 74: 45 - 53.

FRASER-JENKINS, C.R. 1986. A classification of the genus *Dryopteris* (Pteridophyta; Dryopteridaceae). - Bull. Brit. Mus. Nat. Hist., Bot. 14: 183 - 218.

GÄTZI, W. 1966. Zur Kenntnis von *Dryopteris assimilis* S.WALKER. - Ber. Schweiz. Bot. Ges. 76: 146 - 156.

GIBBY, M. & WALKER, S. 1977. Further cytogenetic studies and a reappraisal of the diploid ancestry in the *Dryopteris carthusiana* complex. - Fern Gaz. 11: 315 - 324.

--------, JERMY, A.C., RASBACH, H., REICHSTEIN, T. & VIDA, G. 1977. The fern genus *Dryopteris* in the Canary Islands and Azores and the description of two new tertraploid species. - Bot. J. Linn. Soc. 74: 251 - 277.

HEITZ, CH. 1990. A. BINZ, Schul- und Exkursionsflora für die Schweiz mit Berücksichtigung der Grenzgebiete. - Schwabe, Basel.

HOLDEREGGER, R. 1994. Zur Farnflora des Pfannenstils, Kt. Zürich. - Farnblätter 25: 3 - 21.

JESSEN, S. 1983. *Dryopteris expansa* (PRESL) FRASER-JENKINS et JERMY im Erzgebirge, Thüringer Wald und Harz. - Gleditschia 10: 173 - 179.

KRAMER, K.U. (Hrsg.). 1984. G. HEGI, Illustrierte Flora von Mitteleuropa, 3. Aufl., Bd. I, Teil 1: Pteridophyta. - P.Parey, Berlin & Hamburg.

-------- 1987. A brief survey of the dromy in fern leaves, with an expanded terminology. - Bot. Helv. 97: 219 - 228.

-------- & GREEN, P.S. (eds.). 1990. Pteridophytes and Gymnosperms. In: K. KUBITZKI (ed.), The Families and Genera of Vascular Plants, Vol. I. - Springer, Heidelberg etc.

--------, SCHNELLER, J.J. UND WOLLENWEBER, E. 1995. Farne und Farnverwandte. Morphologie, Systematik, Biologie. - G.Thieme, Stuttgart & New York.

LANDOLT, E. 1992. Veränderungen der Flora der Stadt Zürich in den letzten 150 Jahren. - Bauhinia 10: 149 - 164.

LOZÁN, J.L. 1992. Angewandte Statistik für Naturwissenschaftler. - P.Parey, Berlin & Hamburg.

MANTON, I. 1950. Problems of Cytology and Evolution in the Pteridophyta. - Cambridge University Press, Cambridge (UK).

PIEKOŚ, H. 1975. Perispore sculpture of *Dryopteris cristata* and those in the *D. dilatata* complex in Poland. - Bull. Acad. Polon. Sci. Sér. Sci. Biol. 23: 755 - 759.

PIEKOŚ-MIRKOWA, H. 1979. Paprocie z grupy *Dryopteris dilatata* w Polsce. - Monogr. Bot. 59: 1 - 75.

RASBACH, K., RASBACH, H. & WILMANNS, O. 1968. Die Farnpflanzen Zentraleuropas. Gestalt, Geschichte, Lebensraum. - Quelle & Meyer, Heidelberg.

SEIFERT, M. 1992. Populationsbiologie und Aspekte der Morphologie zweier Wurmfarne, *Dryopteris carthusiana* und *Dryopteris dilatata*. - Dissertation Philosophische Fakultät II, Universität Zürich.

SOLTIS, D.E. & SOLTIS, P.S. 1987. Breeding system of the fern *Dryopteris expansa*: evidence for mixed mating. - Amer. J. Bot. 74: 504 - 509.

TRYON, A.F. & LUGARDON, B. 1991. Spores of the Pteridophyta. - Springer, New York etc.

TUTIN, T.G. et al. (eds.). 1993. Flora Europaea, 2. ed., Vol. I. - Cambridge University Press, Cambridge (UK).

WALKER, S. 1955. Cytogenetic studies in the *Dryopteris spinulosa* complex, I. - Watsonia 3: 193 - 209.

-------- 1961. Cytogenetic studies in the *Dryopteris spinulosa* complex, II. - Amer. J. Bot. 48: 607 - 614.

VIANE, R. 1985. *Dryopteris expansa* and *D.* x *ambrosaceae* (Pteridophyta) new for Belgium. - Bull. Soc. Roy. Bot. Belg. 118: 57 - 67.

-------- 1986. Taxonomical significance of the leaf indument in *Dryopteris* (Pteridophyta). I. Some North American, Macronesian and European taxa. - Pl. Syst. Evol. 153: 77 - 105.

WERTH, C.R. 1989. Isozyme evidence on the origin of *Dryopteris cristata* and *D. carthusiana*. - Amer. J. Bot. 76 (Suppl.): 208.

-------- 1991. Isozyme studies on the *Dryopteris* "*spinulosa*" complex. I. The origin of the log fern *Dryopteris celsa*. - Syst. Bot. 16: 446 - 461.

WIDÉN, C.J. & BRITTON, D.M. 1971. A chromatographic and cytological study of *Dryopteris dilatata* in North America and eastern Asia. - Can. J. Bot. 49: 247 - 258.

--------, SARVELA, J. & AHTI, T. 1976. The *Dryopteris spinulosa* complex in Finland. - Acta Bot. Fenn. 77: 1 - 24.