Zeitschrift: Farnblätter : Organ der Schweizerischen Vereinigung der Farnfreunde
Herausgeber: Schweizerische Vereinigung der Farnfreunde
Band: - (1995)
Heft: 26-27

Artikel: Neue Funde von zwei seltenen Asplenium-Hybriden in Frankreich
Autor: Rasbach, Helga / Rasbach, Kurt / Viane, Ronald L.L.
DOI: https://doi.org/10.5169/seals-1002138

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: 13.07.2025

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

Farnblätter 26/27: 89 - 101 *(1995)*

Neue Funde von zwei seltenen Asplenium-Hybriden in Frankreich

Helga und Kurt Rasbach
Dätscherstr. 23, D - 79286 Glottertal

Ronald L. L. Viane
Leerstoel voor Morfologie, Systematiek en Ecologie van de Planten
Rijksuniversiteit Gent, K.L.Ledeganckstraat 35, B - 9000 Gent

Michel Boudrie
Les Charmettes C, rue Cotepet 21 bis, F - 63000 Clermont-Ferrand

In Dankbarkeit dem Andenken an Prof. Dr. K.U. KRAMER gewidmet, der nicht nur unsere biosystematischen Arbeiten immer gefördert hat und uns fruchtbare Anregungen und Hilfen zuteil werden liess, sondern der auch Prof. Dr. T. REICHSTEIN bestärkt hat, seine bekannte Arbeit über die europäischen *Asplenium*-Hybriden zu schreiben.

Zusammenfassung

In Frankreich gibt es, auch ausserhalb der Alpen und der Pyrenäen, ausgedehnte Felsen-Gebirge aus verschiedenen Gesteinen und unter sehr unterschiedlichen Klimabedingungen. Die Felsen bieten einer grossen Zahl von Farnen, darunter seltenen Arten und Endemiten, vielfältige Lebensbedingungen. Die Gattung *Asplenium* ist unter diesen Farnen besonders reich vertreten. Es sind zahlreiche Hybriden bekannt, von denen einige ihren locus classicus in Frankreich haben und/oder auch bisher an keinem anderen Ort gefunden wurden. Zu den besonderen Seltenheiten gehören *Asplenium x souchei* (= *A. obovatum* subsp. *lanceolatum x A. septentrionale* und *Asplenium x ruscinonense* (= *A. foreziense x A. onopteris*). 1994 konnte von diesen Hybriden je eine Pflanze an neuen Lokalitäten (Dépt. Hérault bzw. Lozère) gefunden werden. Die Morphologie der Wedel und die Sporen wurden geprüft; zusätzlich wurden cytologische Untersuchungen durchgeführt. Diese Untersuchungen bestätigten die Abstammung der beiden Hybriden. Einige weitere cytologische Resultate werden mitgeteilt (darunter von *Asplenium x sleepiae* und *A. x ticinense*).

Résumé

Mis à part ceux des Alpes et des Pyrénées, l'on rencontre également en France d'autres massifs montagneux étendus, de nature géologique diversifiée et soumis à des influences climatiques fort différentes. Leurs manifestations rocheuses offrent des conditions écologiques favorables à un grand nombre de fougères, parmi lesquelles des espèces rares ou même endémiques. Parmi ces ptéridophytes, le genre *Asplenium* est particulièrement bien représenté. L'on connaît de nombreux hybrides dont certains ont leur locus classicus en France et/ou qu'on n'a jamais trouvés ailleurs jusqu'à present. *Asplenium x souchei* (= *A. obovatum* subsp. *lanceolatum x A. septentrionale*) et *Asplenium x ruscinonense* (= *A. foreziense x A. onopteris*) font partie de ces raretés botaniques. En 1994, une plante de chacun de ces deux hybrides a été trouvé dans des stations inédites, respectivement dans les départements de l'Hérault et de la Lozère. La morphologie des frondes a éte précisée, les spores ont été observées au microscope et une analyse cytologique approfondie a éte réalisée. Ces examens ont confirmé l'ascendance présupposée des deux hybrides. D'autres résultats d'ordre cytologique sont communiqués, notamment à propos d'*Asplenium x sleepiae* et d'*Asplenium x ticinense*.

Summary

Apart from the Alps and the Pyrenees, extensive rocky moutain chains composed of various kinds of bedrock and subjected to various climates, exist in France. Rocky areas offer a multitude of micro-habitats to numerous ferns, some of which are very rare and/or endemic (e.g. *Asplenium jahandiezii*). Among these rock-loving (=chasmophytic) ferns the genus *Asplenium* is very well represented. Several *Asplenium* hybrids have their locus classicus in France (e.g. *A. x bouharmontii, A. x contrei, A. x costei, A. x pagesii, A. x sleepiae*, etc.) or have not been found elsewhere. Though some hybrids, such as *A. x souchei* (= *A. obovatum* subsp. *lanceolatum x A. septentrionale*) and *A. x ruscinonense* (= *A. foreziense x A. onopteris*), are extremely rare, the present authors found one new plants of each of them at new localities in the departments Hérault and Lozère respectively. Frond morphology and spores were checked, and the necessary additional cytological studies were done. Our results confirm the earlier proposed hybrid origin for both taxa. Finally, some additional cytological results (e.g., for *A. x sleepiae* and *A. x ticinense*) are communicated.

Einführung

Frankreich ist aufgrund seiner vielfältigen Gesteine und seines vielfältigen Klimas besonders reich an felsspaltenbewohnenden Farnen (PRELLI 1990). Wechselnde Höhenlagen und Expositionen und sehr unterschiedliche Temperaturen und Niederschlagsmengen bieten Farnen feuchte Standorte, Standorte mit ausgeglichenen Klimabedingungen und auch sehr trockene Standorte, die nur von trockenresistenten Arten besiedelt werden können. Ausgedehnte Felsen-Gebirge, auch ausserhalb der Alpen und Pyrenäen, von bis zu vielen Quadratkilometern Grösse, bieten den felsbewohnenden Farnen unterschiedliche Möglichkeiten zur Besiedelung von Spalten, Höhlen und Überhängen. Durch Verwitterung der Gesteine entsteht nicht nur das Feinmaterial, das den Pflanzen Nährstoffe liefert; durch Absprengung und Ausspülung der Felsen entstehen immer wieder freie Standorte, die eine Neubesiedelung ermöglichen. So sind die grossen Felsen-Gebirge, die nur lückenhaft von Wald oder von Busch-Vegetation erobert werden konnten, vermutlich sehr alt-besiedelte Standorte vieler Farn-Arten. Durch räumliche oder ökologische Separation oder aufgrund der Vegetationsgeschichte können Gebirge auch Endemiten bewahren, wie es in den Gorges du Verdon für *Asplenium jahandiezii* (LITARD.) ROUY gilt.

Besonders reich vertreten unter den felsspaltenbewohnenden Farnen ist die Gattung *Asplenium*, und unter den Arten dieser Gattung gibt es kalkliebende, silikatliebende, bodenvage oder auf schwermetallhaltige Gesteine "spezialisierte" Arten. Je nach Zusammentreffen verschiedener Arten (oder Unterarten) auf dem gleichen Gestein, in unmittelbarer Nachbarschaft verschiedener Gesteine oder auf Mischgesteinen bilden sich in der Gattung *Asplenium* zahlreiche Hybriden. Seit langem haben diese Hybriden grosses Interesse gefunden; sei es durch ihre auffallende Form, durch ihre Seltenheit, aber auch - in neuerer Zeit - zum Verständnis ihrer Abstammung und der Verwandtschaft ihrer Elternarten. An in der Natur gefundenen und an künstlich hergestellten Hybriden haben diese z.B. Aufschluss über die Verbindungen innerhalb einer Arten-Gruppe oder über die Beziehung zu anderen Arten-Gruppen gegeben. Es seien hier die *Asplenium adiantum-nigrum*-Gruppe und die *Asplenium obovatum*-Gruppe genannt (SHIVAS 1969; SLEEP 1983; DEMIRIZ et al. 1990).

Aus Frankreich sind mehrere *Asplenium*-Hybriden bekannt, die dort ihren locus classicus haben, d.h. sie sind dort zum ersten Mal gefunden und mit einem Namen belegt worden. Dazu gehören: *A. x bouharmontii*

BADRÉ & PRELLI (= *A. obovatum* VIV. subsp. *obovatum x A. onopteris* L.), *A. x contrei* CALLÉ, LOVIS & REICHST. (= *A. adiantum-nigrum* L. x *A. septentrionale* (L.) HOFFM.), *A. x costei* LITARD. (= *A. foreziense* LEGRAND x *A. septentrionale*), *A. obovatum* nothosubsp. *cyrnosardoum* (RASBACH et al.) RASBACH et al. (= *A. obovatum* subsp. *obovatum* x *A. obovatum* subsp. *lanceolatum* P.SILVA), *A. x pagesii* LITARD. (= *A. foreziense* x *A. trichomanes* L.) und *A. x sleepiae* BADRÉ & BOUDRIE (= *A. foreziense* x *A. obovatum* subsp. *lanceolatum*). Von zwei der sehr seltenen Hybriden, *A. x souchei* LITARD. (= *A. obovatum* subsp. *lanceolatum* x *A. septentrionale*) und *A. x ruscinonense* A.NIESCH., LOVIS & REICHST. (= *A. foreziense* x *A. onopteris*), konnte 1994 je eine Pflanze neu gefunden werden (CALLÉ et al. 1975; BADRÉ et al. 1981; REICHSTEIN 1981, 1984).

Asplenium x souchei LITARD.

Vorgeschichte

Diese Hybride zwischen *A. obovatum* subsp. *lanceolatum* (= *A. billotii* F.W.SCHULTZ) und *A. septentrionale* wurde zum ersten Mal im Vallon de Magnerolles, Commune de Nanteuil (Dépt. Deux-Sèvres) im Jahr 1865 gefunden. 1910 wurde die Pflanze als *A. x souchei* LITARD. publiziert (LITARDIÈRE 1910). Aus Briefwechseln verschiedener Botaniker und entsprechend mehreren Belegen in Herbarien kann man schliessen, dass alle diese Belege von dort vorhandenen Pflanzen stammen (CALLÉ et al. 1975). Einer von uns, M.B., hat den locus classicus am 17.6.1992 und am 12.7.1993 aufgesucht und einen Stock dieser Hybride in guter Verfassung angetroffen. Vermutlich wurde *A. x souchei* 1874 auch bei Asprières (Dépt. Aveyron) gefunden. Über diesen Fundort ist nichts mehr bekannt geworden (CALLÉ et al.1975).

Der neue Fund von *A. x souchei* und die cytologische Untersuchung.

Bei der Suche nach Farnen in dem ausgedehnten Felsen-Gebirge zwischen Lamalou-les-Bains und St.Gervais-sur-Mare (Dépt. Hérault) wurde am 25.5.1994 auf Glimmerschiefer eine *Asplenium*-Hybride gefunden, die als *A. x souchei* angesehen wurde. Der Fundort liegt im nordöstlichen Teil des Massif de Caroux in einer Höhe von 650 m ü.M. (Kartenblatt 2543W, St.Gervais-sur-Mare).

Die Pflanze (Ras-920/F = RV-5906) wuchs in einer Felsspalte in einer allgemein lückigen Garrigue mit einzelnen Exemplaren von *Quercus pubescens* und *Castanea sativa*. Begleitende Farne waren *Anogramma leptophylla* (L.) LINK, *Asplenium adiantum-nigrum* L., *A. x costei, A. foreziense, A. obovatum* subsp. *lanceolatum, A. septentrionale* und *A. trichomanes*. Auffallend waren die (im Vergleich zu *A. x costei*) schmalen Fiederabschnitte mit stark zugespitzten Zähnen (Abb. 1). Die Sori zeigten eine dunkelbraune Färbung. Im Feld wurde ein Sporenpräparat hergestellt, in dem sich neben abortierten auch gut

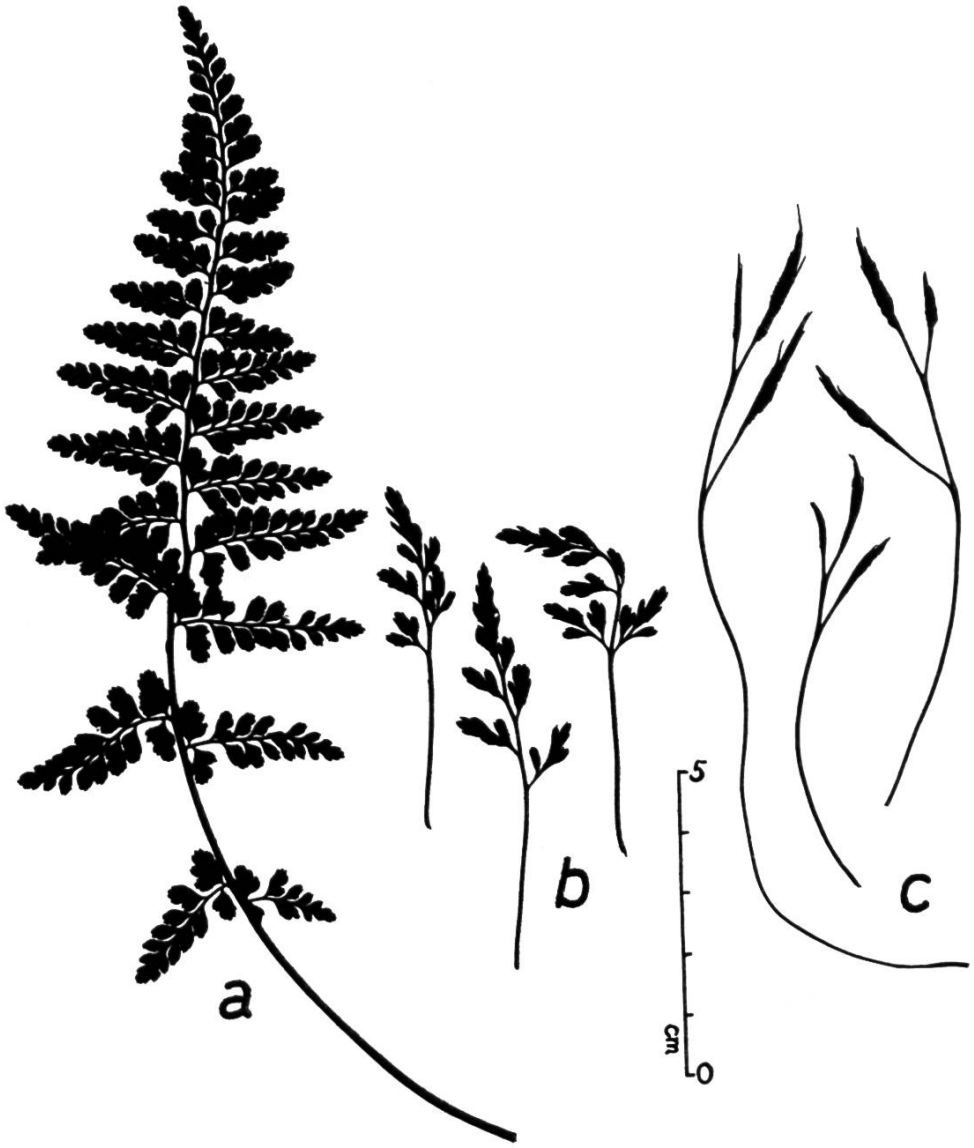

Abb. 1:

Silhouetten von Wedeln. **a** = *A. obovatum* subsp. *lanceolatum* (Ras-913/F). **b** = *A. x souchei* (Ras-920/F). **c** = *A. septentrionale* (Ras-975).

ausgebildete Sporen fanden (Abb. 2). Für eine cytologische Untersuchung wurden einzelne Fiedern mit unreifen Sporangien in einer Mischung von Eisessig / abs. Alkohol im Verhältnis 1 : 3 fixiert. Die Präparation des fixierten Materials zu Hause folgte im wesentlichen der Methode von MANTON (1950). Es konnten 8 Sporenmutterzellen in der Meiose analysiert werden; die Chromosomen zeigten das folgende Paarungsverhalten: n = ca. 50 - 60 Chromosomenpaare und 14 - 44 ungepaarte Chromosomen (Abb. 3). Dieses Resultat entspricht der ersten Untersuchung dieser Hybride (CALLÉ et al. 1975). Das Paarungsverhalten der Chromosomen in der Meiose ergibt sich aus der genetischen Konstitution der Elternarten. *A. obovatum* subsp. *lanceolatum* ist eine autotetraploide, durch Chromosomenverdoppelung aus einer diploiden Sippe entstandene Art (DEMIRIZ et al. 1990; RASBACH et al. 1990). *A. septentrionale* ist ebenfalls autotetraploid mit vier homologen Genomen. Das folgende Schema kann die Zusammenhänge verdeutlichen:

A. obovatum subsp. *lanceolatum*
tetraploid
Genomformel **ObObObOb**

x → *A. x souchei*
tetraploid
Genomformel **ObObSeSe**

A. septentrionale
tetraploid
Genomformel **SeSeSeSe**

Ob steht für ein Genom von *A. obovatum*, **Se** für ein solches von *A. septentrionale*.

In der Meiose (bei der Sporenbildung) können demnach die Ob-Genome und die Se-Genome Chromosomenpaare bilden und somit auch gute Sporen. Dies hat zur Folge, dass die Sori dunkelbraun aussehen, während die Sori des ähnlichen *A. x costei* orange bis rotbraun sind. Bei dieser Hybride sind nicht nur die Sporen abortiert, sondern auch die Sporangien sind bereits in einem frühen Entwicklungsstadium missgebildet. Theoretisch könnten bei *A. x souchei* also 72 Paare gebildet werden, und die Sporen könnten nach Aussaat eine neue fertile Pflanze bilden. LOVIS (1977) hat diesen Vorgang der Paarbildung bei Hybriden zwischen zwei autopolyploiden Arten als verzögerte Allopolyploidie ("delayed allopolyploidy") bezeichnet.

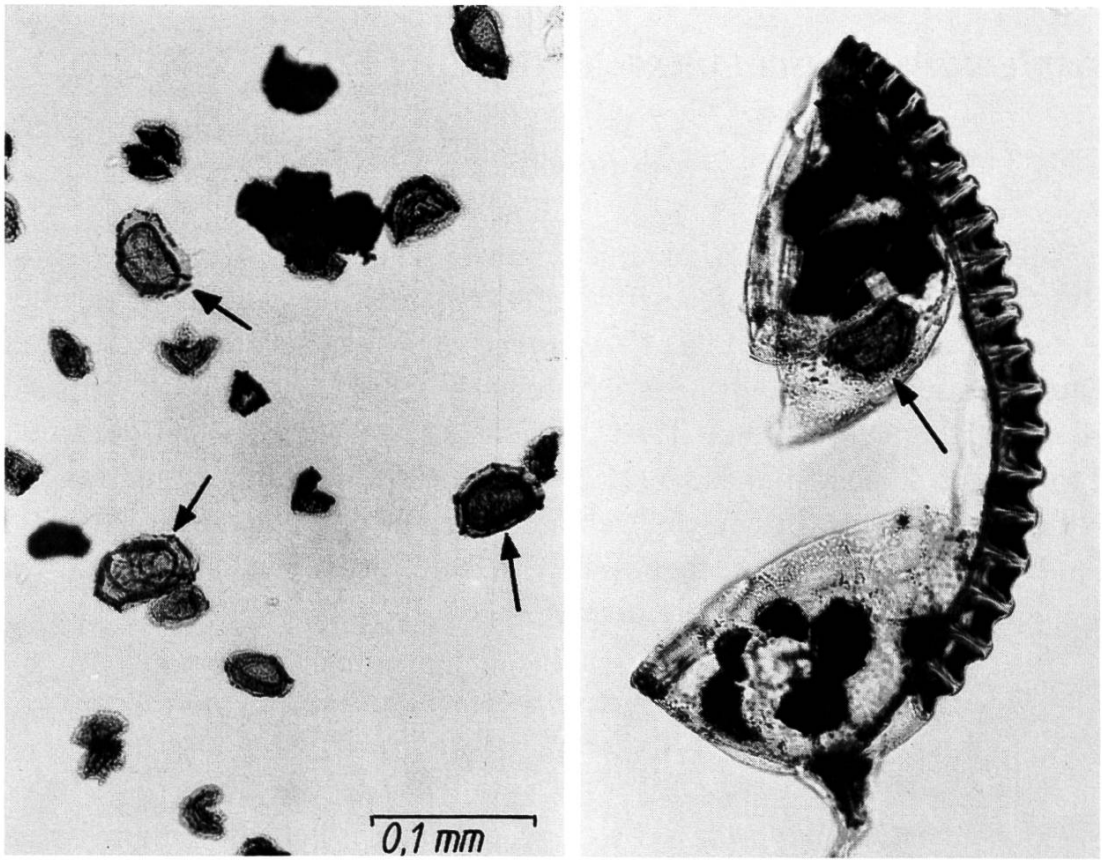

Abb. 2:

Sporen und Sporangium von *A. x souchei*. Neben vorwiegend abortierten Sporen sind einige gute Sporen zu erkennen (Pfeile).

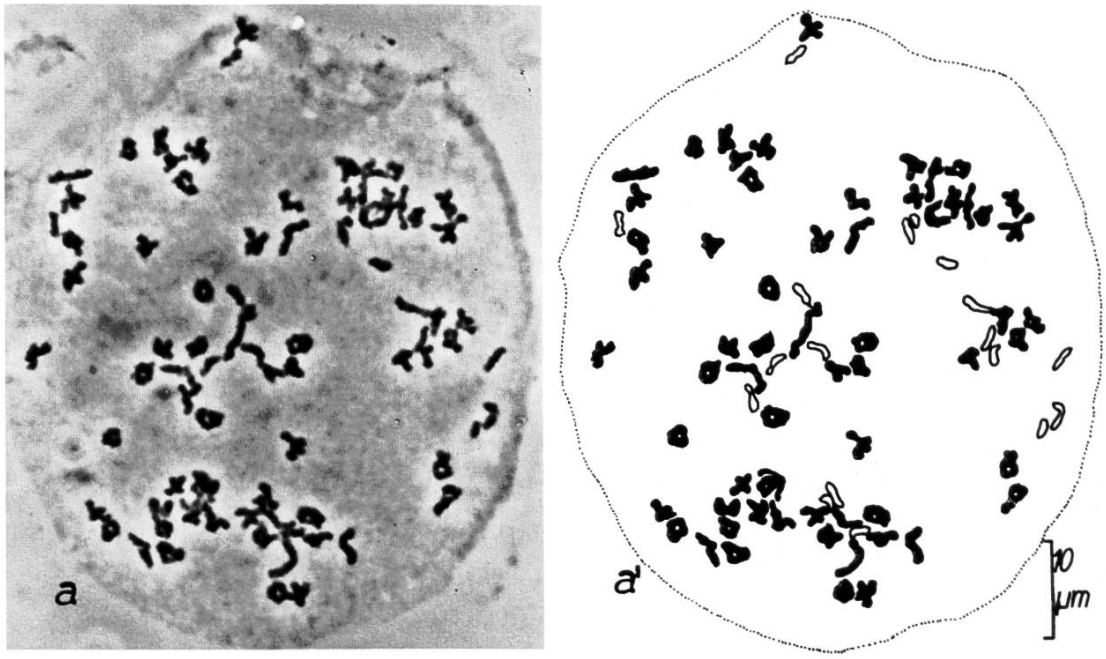

Abb. 3:

Cytologie von *A. x souchei*. Sporenmutterzelle in der Meiose mit
n = 63 Chromosomenpaaren und 18 Einzelchromosomen (63^{II} und 18^{I}).
a = Foto, **a'** = erläuterndes Diagramm. Paare schwarz, Univalente im Umriss.

Asplenium x ruscinonese A.NIESCH., LOVIS & REICHST.

Vorgeschichte

Diese Hybride ist bisher nur einmal, 1968, bei Cerbère (Dépt. Pyr.Or.) gefunden worden (REICHSTEIN 1981). Es ist die Kreuzung zwischen *A. foreziense* und *A. onopteris*. Diese Kreuzung wurde auch experimentell hergestellt und cytologisch untersucht; sie ist triploid (REICHSTEIN 1981; SLEEP 1983). Bei REICHSTEIN (1981) ist auf Seite 116 für die Typus-Pflanze von *A. x ruscinonense* irrtümlich eine falsche Nummer genannt worden; die richtige Nummer der Pflanze ist TR-2195 (s. auch Fig. 11A in derselben Arbeit). Heute ist die Typus-Lokalität bei Cerbère durch Strassenarbeiten zerstört.

Der neue Fund von *A. x ruscinonense* und die cytologische Untersuchung.

Im Feld ist die Hybride schwer zu erkennen, weil die Eltern-Arten morphologisch ziemlich variabel sind und weil - nach der Morphologie - auch andere Arten beteiligt sein könnten. Diese Situation fand sich bei der Entdeckung einer als *A. x ruscinonense* angesehenen grossen Pflanze am 23.5.1994 in einem der Täler von Moissac Vallée Française, Cévennes (Dépt. Lozère), in einer Höhe von ca. 290 m ü.M. (Kartenblatt 2740E, St.Jean-du-Gard) (Abb. 4).

An steilen Felsen aus Schiefer wuchsen nahe beieinander *A. foreziense, A. obovatum* subsp. *lanceolatum* und *A. trichomanes*. In einer schmalen, schuttreichen Rinne, am Fuss der Felsen und im Schatten von *Quercus ilex* standen unmittelbar benachbart *A. adiantum-nigrum* und *A. onopteris*. Im Feld wurden von der Hybride (Ras-914/F = RV-5896 = MB-2371) die Sporen geprüft; sie waren vollständig abortiert (Abb. 5). Die Sori hatten eine rotbraune Farbe, und auch ein grosser Teil der Sporangien war missgebildet. In der Morphologie erinnerte die Pflanze auch an *A. x sleepiae* und an *A. x sarniense* SLEEP (= *A. adiantum-nigrum x A. obovatum* subsp. *lanceolatum*). Bei der gleichzeitigen Anwesenheit von *A. adiantum-nigrum* und *A. onopteris* konnte nach der Morphologie nicht entschieden werden, welche dieser beiden Arten (neben *A. foreziense* oder *A. obovatum* subsp. *lanceolatum*) an der Bildung der Hybride beteiligt war. Die cytologische Untersuchung brachte ein eindeutiges Ergebnis: Es konnten 9 Sporenmutterzellen analysiert werden. Die Pflanze ist triploid und zeigt in der Meiose n = 108 Einzel-Chromosomen (Abb. 6). Es bilden sich keine Chromosomen-

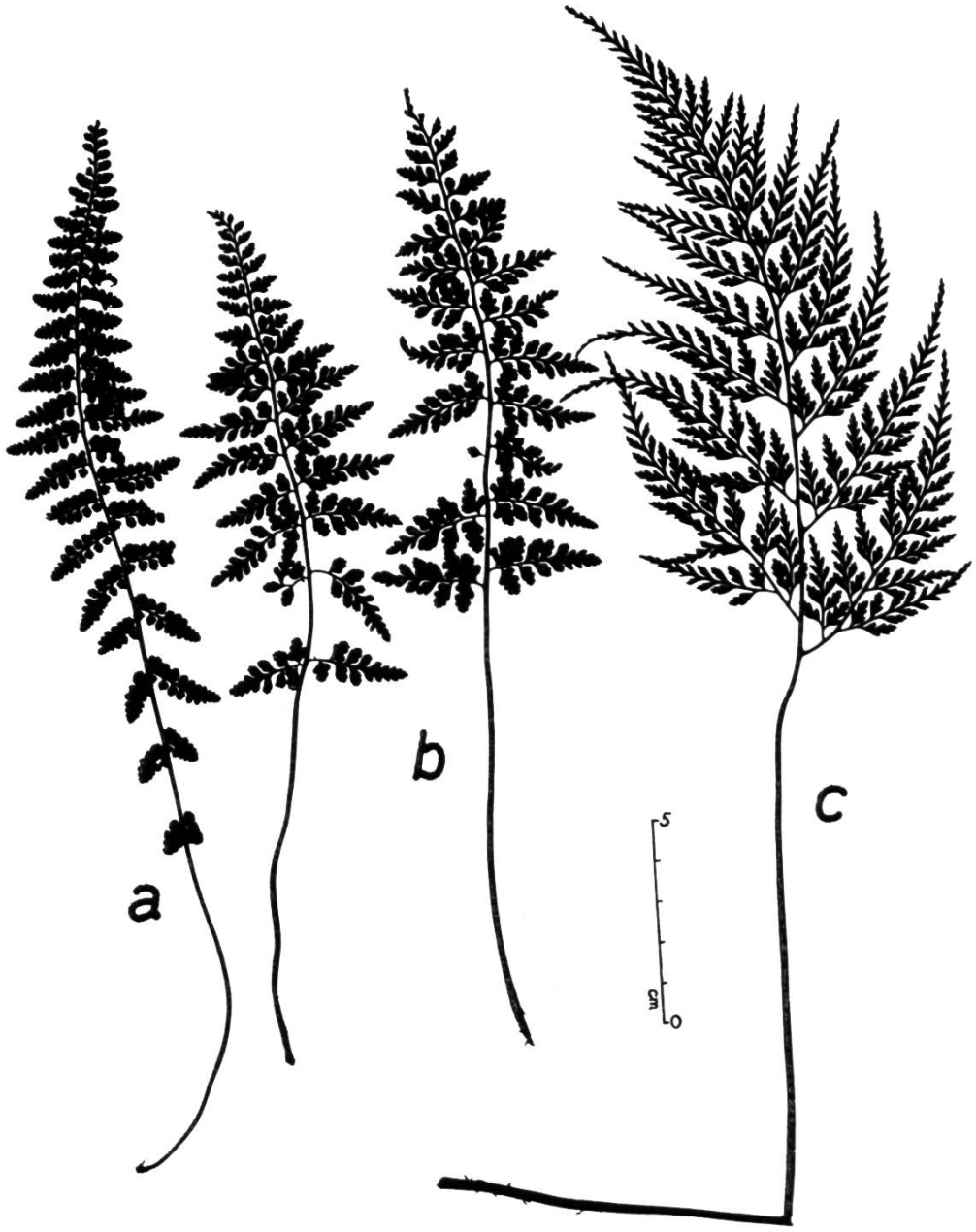

Abb. 4:

Silhouetten von Wedeln. **a** = *A. foreziense* (Ras-967). **b** = *A. x ruscinonense* (Ras-914/F). **c** = *A. onopteris* (Ras-969).

paare, weil keine homologen Genome vorhanden sind, denn *A. foreziense* ist eine allotetraploide und *A. onopteris* eine diploide Art, und diese ist nicht mit *A. foreziense* verwandt. Die Sporen sind infolgedessen völlig abortiert.

Das Schema kann die Zusammenhänge wiederum erläutern:

A. foreziense
tetraploid
Genomformel **FoFoObOb**

x ⟶ *A. x ruscinonense*
triploid
Genomformel **FoObOn**

A. onopteris
diploid
Genomformel **OnOn**

Fo steht für ein Genom von *A. fontanum* (L.) BERNH., das in *A. foreziense* enthalten ist, **On** ist ein Genom von *A. onopteris*, **Ob** eines von *A. obovatum*.

Stellt man die Frage, ob die Cytologie wirklich beweisend ist, und ob diese Hybride nicht durch eine andere Arten-Kombination zustande gekommen sein kann, so sollen die möglichen Kombinationen überprüft werden:

1. *A. foreziense* (FoFoObOb) x *A. obovatum* subsp. *lanceolatum* (ObObObOb) = *A. x sleepiae* (FoObObOb) ist eine tetraploide Hybride und bildet in der Meiose neben Univalenten (Einzelchromosomen) Bivalente (Paare) und Trivalente.

2. *A. adiantum-nigrum* (CuCuOnOn) x *A. foreziense* (FoFoObOb) = *A. x brissaginense* D.E.MEY. (CuOnFoOb) ist ebenfalls tetraploid und zeigt in der Meiose nur Einzelchromosomen, weil keine homologen Genome vorhanden sind und sich folglich keine Paare bilden.

3. *A. adiantum-nigrum* (CuCuOnOn) x *A. obovatum* subsp. *lanceolatum* (ObObObOb) = *A. x sarniense* (CuOnObOb) ist auch tetraploid und bildet in der Meiose ca. 36 Chromosomenpaare und 72 Einzelchromosomen.

Andere als die genannten Arten-Kombinationen kämen auch aus morphologischen Gründen für die Bildung von *A. x ruscinonese* nicht in Frage.

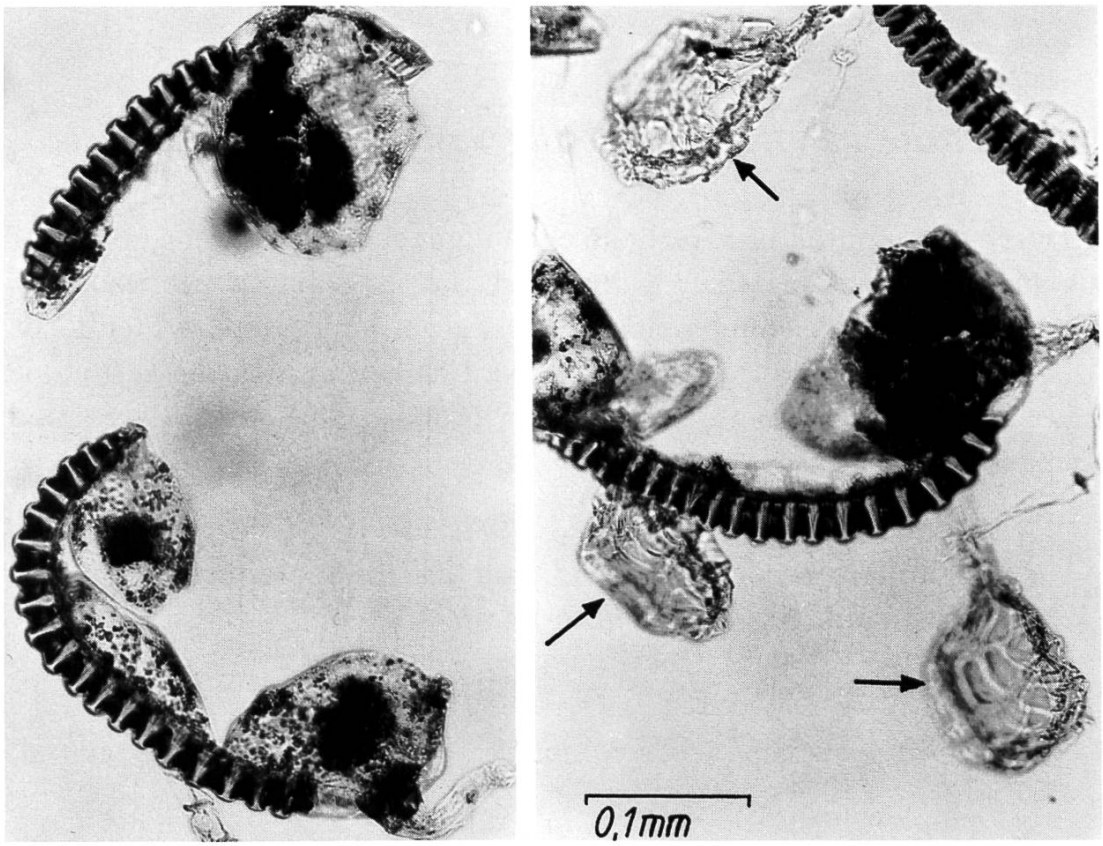

Abb. 5:

Abortierte Sporen von *A. x ruscinonense*. Drei geöffnete Sporangien enthalten vollständig abortierte Sporen. Die kleinen schwarzen Punkte an der Sporangienwand rühren von Teilen des abortierten Sporangieninhaltes her. Im rechten Bildteil auch abortierte Sporangien (Pfeile).

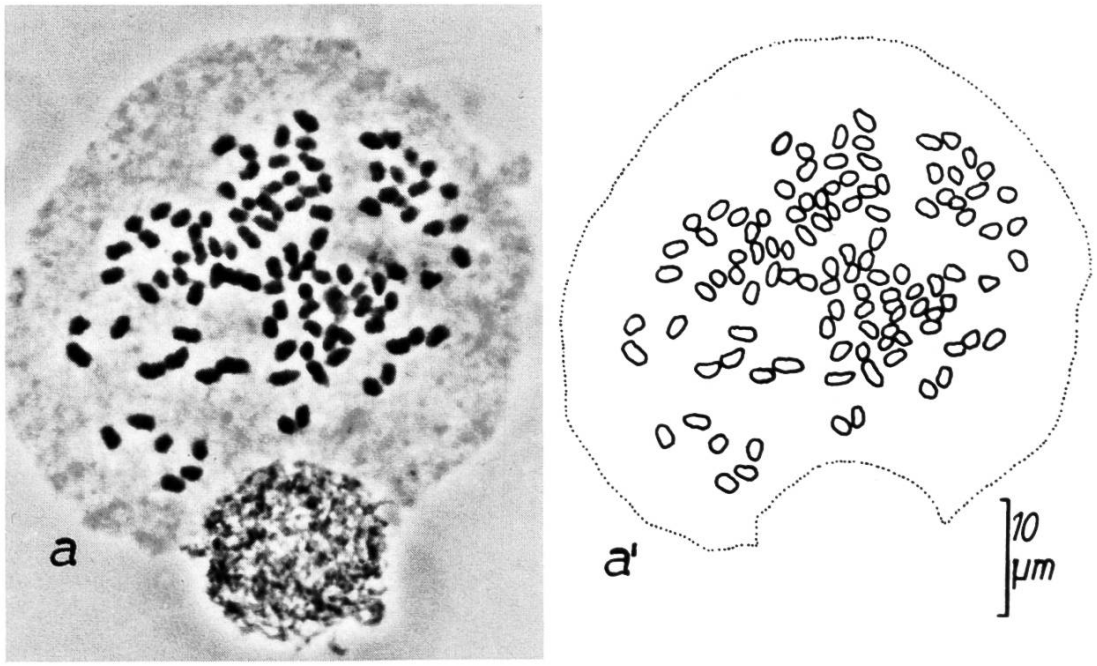

Abb. 6:

Cytologie von *A. x ruscinonense*. Sporenmutterzelle in der Meiose mit n = 108 Einzelchromosomen (108^{I}). Unten liegt neben der Zelle der Zellkern einer anderen Zelle im Prophase-Stadium. **a** = Foto, **a'** = erläuterndes Diagramm.

Die Farne aus der Umgebung von A. x ruscinonense.

Durch die unmittelbare Nachbarschaft einer steilen Felswand und einer schuttreichen, beschatteten Rinne sind auf engem Raum besonders günstige Standortbedingungen für Farne mit unterschiedlichen Ansprüchen gegeben. Der Vollständigkeit halber wurden die Cytologie bzw. die Sporengrössen aller dort wachsenden *Asplenium*-Arten und Hybriden untersucht.

1. *A. adiantum-nigrum* (Ras-981, 982, 983, 984). Sporengrösse (Exosporlänge) nach Messung von je 20 Sporen: 36 - 37μm; demnach sind die vier Pflanzen tetraploid.

2. *A. foreziense* (Ras-967), n = 72^{II}, tetraploid.

3. *A. obovatum* subsp. *lanceolatum* (Ras-913/F), n = 72^{II}, tetraploid.

4. *A. onopteris* (Ras-969), n = 36^{II}, diploid.

5. *A. x sleepiae* (Ras-912/F), n = 4 - 15^{III}, 25 - 38^{II}, 50 - 61^{I}, tetraploide Hybride. Dieses Ergebnis ist in Übereinstimmung mit der bei RASBACH et al. (1991) mitgeteilten Untersuchung einer Pflanze vom locus classicus.

6. *A. x ticinense* D.E.MEY. (= *A. adiantum-nigrum* x *A. onopteris*), (Ras-969, 970, 971), n = ca. 36^{II}, 36^{I}, triploide Hybriden (CuOnOn).

Verdankung

Herrn CLAUDE JÉRÔME danken wir vielmals für die Übersetzung der Zusammenfassung in die französische Sprache.

Literatur

BADRÉ, F., BOUDRIE, M., PRELLI, R. & SCHNELLER, J. 1981. *Asplenium x sleepiae (A. billotii x A. foreziense)* et *Asplenium x bouharmontii (A.obovatum x A. onopteris)* hybr. nov. (Aspleniaceae, Pteridophyta). - Bull. Mus. Natl. Hist. Nat., B, Adansonia 4: 473 - 381.

CALLÉ, J., LOVIS, J.D. & REICHSTEIN, T. 1975. *Asplenium x contrei (A. adiantum-nigrum x A. septentrionale)* hybr. nova et la vraie ascendance de l'*Asplenium x souchei* LITARD. - Candollea 30: 189 - 201, 10 pl.

DEMIRIZ, H., VIANE, R. & REICHSTEIN, T. 1990. *Asplenium obovatum* var. *protobillotii* var. nov. and var. *deltoideum* var. nov. in Turkey, with remarks on the status of *A. billotii*. - Candollea 45: 241 - 259.

LITARDIÈRE, R. DE 1910. Les fougères des Deux-Sèvres. - Bull. Soc. Bot. Deux Sèvres 21: 68 - 123.

LOVIS, J.D. 1977. Evolutionary patterns and processes in ferns. - Bot. Res. Advances 4: 229 - 415.

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

PRELLI, R. 1990. Guide des fougères et plantes alliées, 2e ed. - Editions Lechevalier, Paris.

RASBACH, H., RASBACH, K., REICHSTEIN, T., VIANE, R.L.L. & BENNERT, H.W. 1990. *Asplenium obovatum* subsp. *obovatum* var. *protobillotii* and its hybrid with *Asplenium obovatum* subsp. *lanceolatum* in Spain (Aspleniaceae, Pteridophyta). - Bot. Helv. 100: 1 - 16.

RASBACH, H., RASBACH, K., REICHSTEIN, T. & BENNERT, H.W. 1991. *Asplenium trichomanes* subsp. *coriaceifolium*, a new subspecies and two new intraspecific hybrids of the *A. trichomanes* complex. (Aspleniaceae, Pteridophyta). II. Description and illustrations. With appendix on pairing behaviour of chromosomes in fern hybrids. - Willdenowia 21: 239 - 261.

REICHSTEIN, T. 1981. Hybrids in European Aspleniaceae (Pteridophyta). Bot. Helv. 91: 89 - 139.

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

SHIVAS, M.G. 1969. A cytotaxonomical study of the *Asplenium adiantum-nigrum* complex. - Brit. Fern Gaz. 10: 68 - 80.

SLEEP, A. 1983. On the genus *Asplenium* in the Iberian Peninsula. - Acta Bot. Malac. 8: 11 - 46.